

*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

**АВТОРЕФЕРАТ**

Диссертация на соискание ученой степени

кандидата геолого-минералогических наук

Москва, 2023

Работа выполнена в Лаборатории стратиграфии четвертичного периода Федерального государственного бюджетного учреждения науки Геологического института Российской академии наук (ГИН РАН)

**Научный руководитель:** **Тесаков Алексей Сергеевич**,  
доктор геолого-минералогических наук,  
зав. лаборатории стратиграфии  
четвертичного периода Геологического  
института Российской академии наук  
(ГИН РАН), г. Москва

**Официальные оппоненты:** **Пономарев Дмитрий Валерьевич**,  
доктор геолого-минералогических наук,  
зав. лаборатории палеонтологии  
Институт геологии Коми научного  
центра Уральского отделения  
Российской академии наук (ИГ ФИЦ  
Коми НЦ УрО РАН), г. Сыктывкар

**Кузнецова Татьяна Вячеславовна**,  
кандидат геолого-минералогических  
наук, доцент кафедре палеонтологии,  
Геологический факультет, Московский  
государственный университет имени М.  
В. Ломоносова (МГУ), г. Москва

**Ведущая организация:** **ФГБУН Институт проблем экологии и  
эволюции имени А. Н. Сёверцова**  
Российской академии наук (ИПЭЭ РАН),  
г. Москва

Защита диссертации состоится « 6 » декабря 2023 г. в 14:30 на заседании диссертационного совета 24.1.019.01, созданного на базе ФГБУН Геологического института РАН, по адресу: Москва, Пыжевский пер., 7, стр. 1, в конференц-зале (4 этаж).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке геологической литературы Секции наук о Земле по адресу: Москва, Старомонетный пер., 35 (здание ИГЕМ РАН) и на официальном сайте ГИН РАН:

Отзывы на автореферат, оформленные в соответствии с требованиями ВАК, в 2-х экземплярах, просим направлять по адресу: 119017, Москва, Пыжевский пер., 7, стр. 1, Геологический институт РАН, ученому секретарю диссертационного совета, e-mail:

Автореферат разослан « \_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2023 г.

Ученый секретарь  
Диссертационного совета,



Т.В. Филимонова

К.Г.-М.Н.

## 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 и продолжается в XXI веке. Во многих местонахождениях этого региона были обнаружены различные диагностические остатки хоботных, которые легли в основу обоснования фаунистических комплексов (Громов, 1948).

Отложения серии (группы) Сивалик распространены вдоль южных предгорий Гималайского хребта. Их возраст оценивается в интервале от 18,3 до 0,22 млн лет (Johnson et al., 1985; Ranga Rao et al., 1988; Nanda, 2002). Сиваликская серия славится обилием ископаемых остатков. Серия делится на подсерии (подгруппы) - Нижнюю, Среднюю и Верхнюю (Pilgrim, 1913), которые разделены на формации (свиты) (Pilgrim, 1934; Бадам, 1977; Nanda, 1997a, 2002). В настоящей работе рассматривается Верхняя подсерия Сивалика и три ее формации - татрот, пинджор и валунных конгломератов; возраст которых оценивается в интервале плиоцен - плейстоцен.

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

Рассматриваемые регионы как в плио-плейстоцене, так и в настоящее время относятся к разным зоогеографическим провинциям, что усложняет их сопоставление. 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 по литературным данным биостратиграфическую схему плио-плейстоценовых отложений Верхнего Сивалика Индии.
3. Изучить микроструктуру бивней южного слона (род *Archidiskodon*) для целей 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 эволюционных преобразований зубов слонов родов *Archidiskodon* и *Elephas* Европы и Индийского субконтинента.
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, Государственном геологическом музее им. В.И. Вернадского РАН (ГГМ РАН) и Азовском историко-археологическом и палеонтологическом музее-заповеднике (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 фрагментов 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 одними из наиболее доступных ископаемых остатков хоботных. 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 особенностей питания и условий среды, 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 Индии.

### **Научная новизна работы**

Впервые был проведен микроструктурный анализ бивня южного слона, изучались в том числе и изолированные фрагменты. В результате было установлено что фрагменты бивня можно использовать для таксономической идентификации.

Впервые для материалов из Восточной Европы проведен микроструктурный анализ эмали щечных зубов южного слона. Были получены новые данные о внутренней призматической структуре и толщине внутренних слоев эмали разных подвидов южного слона, которые подтвердили возможность использования микроструктуры эмали для филогенетического изучения даже на подвидовом уровне.

На основании проведённого исследования и литературных данных, 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 (Barry et al., 1982) 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 подвидового уровня.
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 *E. 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 «14<sup>th</sup> 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, 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 страницы. Приложение содержит 11 фототаблиц, объяснения 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 благосклонное терпение при написании и подготовке работы. Автор благодарен профессору Р. Патнаику (R. Patnaik), Д. Чаудхари (D. Chaudhary), Р. Кумару (R. Kumar) (все с факультета геологии, Пенджабского университета, Чандигарх, Индия) за помощь в анализе материала из Индии и ценные советы по четвертичной стратиграфии Индии. П.А. Никольский любезно взял на себя роль внутреннего рецензента и выполнил огромную работу по рецензированию и редактированию работы за что автор ему чрезвычайно признателен. Я благодарен П.Д. Фролову за помощь при написании работы и постоянные полезные советы. А.А. Якимовой, А.В. Сизову, П.П. Никольской и С.А. Соколову за постоянную 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

## 1.1 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; Lister, Sher, 2015). Слоны появились на юге Восточной Европе 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 увеличение прочности черепа и нижней челюсти, увеличение гипсодонтии щёчных зубов, увеличение числа эмалевых пластин и истончение эмали. На основании этих изменений слоны Евразии были условно разделены на три хроноспецифических вида *Archidiskodon (=Mammuthus) meridionalis* (поздний плиоцен-ранний плейстоцен), *Mammuthus trogontherii* (средний плейстоцен) и *Mammuthus primigenius* (поздний плейстоцен) (Гарутт, 1986, 1992; 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 юга Европы начались еще в 1825 году, когда Ф. Нести выделил новый вид *Elephas meridionalis* из Италии (Nesti, 1825). В 1885 году Г. Полиг (Pohlig, 1885) обосновал самостоятельность рода *Archidiskodon*. Род был выделен на основании изучения находок Нести 1825 года и Х. Фальконера с П. Колли 1846 года из раннего плейстоцена Верхнего Вальдарно в Италии (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 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.

## 1.2 Верхний Сивалик Индии

Плио-плейстоценовая история Верхнего Сивалика в Индии изучается с начала 1800-х годов. Исследователи раскопали и изучили костные остатки наземных позвоночных, начиная от крупных травоядных млекопитающих и заканчивая остатками архаичных видов *Homo*. Серия Сивалик известна по целому ряду представительных геологических разрезов в зоне южных предгорий Гималаев на территории Пакистана, Индии, Непала и Мьянмы. В Индии сиваликские отложения хорошо представлены в районе 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, которые были направлены на палеонтологическое обоснование региональной стратиграфии и разработку биостратиграфических корреляций.

## Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ СЛОНОВ

### 2.1 Материал

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 2021–2023 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, Государственном геологическом музее им. В.И. Вернадского РАН (ГГМ РАН) и Азовском историко-археологическом и палеонтологическом музее-заповеднике (АМЗ).

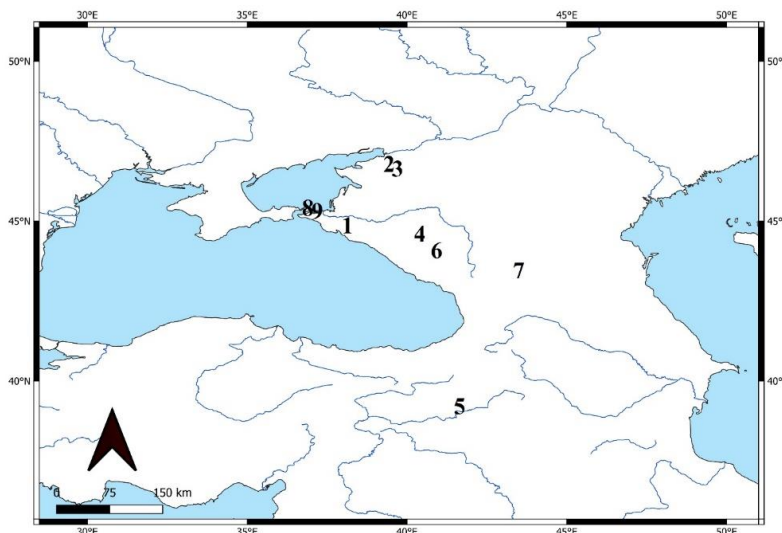


Рис 1: Схема расположения изученных разрезов юга Восточной Европы. 1 - Белореченск; 2 - Хапры; 3 - Ливенцовка; 4 - Сабля; 5 - Пекеджик; 6 - Псекупс; 7 - Георгиевск; 8 - Синяя Балка; 9 - Цымбал

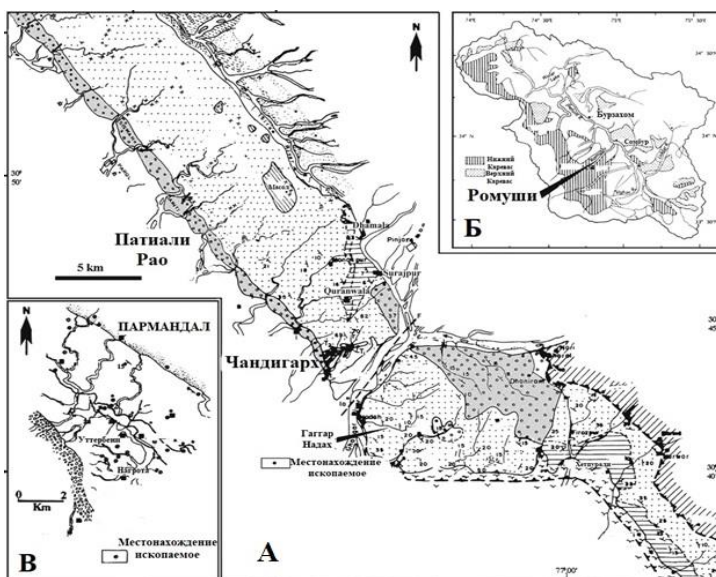


Рис 2: Схема расположения рассматриваемых разрезов Верхнего Сивалика Индии. А - регион Чандигарха; Б - регион Кашмир; В - регион Джамму

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)

Материалы по слонам из Верхнего Сивалика (Рис. 2), 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 работе использовались нижние челюсти, все 6 генераций зубов, эмаль 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.

## **2.2 Методика**

Для измерений нижней челюсти и зубов применялась система промеров, 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), 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.

### **2.2.1 Методика изучения зубов**

Все экземпляры зубов и челюстей были сфотографированы со всех сторон фотоаппаратами «Panasonic Lumix DMC-FZ200», «Микромед MC2 Zoom 2CR с камерой TOURCAM UC MOS 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, ГГМ РАН, АМЗ и PU были измерены при помощи стандартного штангенциркуля. Для измерения зуба использовались следующие методы:

- i. Генерация и локация зубов - предкоренные зубы (dp/dP) имеют меньшую общую длину и ширину по сравнению со коренными (m/M). Предкоренные зубы и два первых коренных имеют уплощение на заднем конце из-за формирования следующего зуба. Это делает заднюю часть плоской, тогда как у зуба последней генерации (M3/m3) она будет острой. Если контакт вызывает большую уплощающую поверхность в верхней части образца, это верхний зуб, а если в нижней части - нижний. 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.
- ii. Размеры зуба - измеряются три промера зуба: длина (L), ширина (Ш) и высота (В). Длина зуба измеряется вдоль жевательной поверхности, перпендикулярно видимым пластинам на поверхности. Ширина зуба измеряется в самой широкой части зуба, включая цемент. Максимальная высота зуба измеряется вертикально вдоль пластины от основания корня до самой высокой точки на его вершине. Все размеры рассчитываются в мм.
- iii. Количество пластин (зубная формула) - один из важнейших диагностических признаков как при установлении смены (генерации) зуба, так и его систематической принадлежности (Рис. 3). 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
  - 11 - количество пластин
- Например, зубная формула : -½11t
- iv. Частота пластин (LF) - количество пластин на 10 см длины зуба. Для измерений штангенциркуль был зафиксирован на 100 мм. Два измерения на лингвальной, два

на буккальной и одно на жевательной поверхности, а потом вычисляется среднее значение.

- v. Длина одной пластины (LSP) - измерения были выполнены на 5 пластинах, а затем рассчитаны для одной пластины. Подобно частоте пластин, были сделаны два измерения на лингвальной стороне зуба, два на буккальной стороне и одно на жевательной поверхности. Размеры рассчитываются в мм.
- vi. Толщина эмали (ЕТ) - измеряется путем измерения ширины эмали, видимой на жевательной поверхности, перпендикулярно длинной стороне пластины, но не поперек сгиба (Гарутт, Фооронова, 1976). Всего проводят десять измерений эмали разных пластин, после чего рассчитывают среднее значение. Размеры рассчитываются в мм.

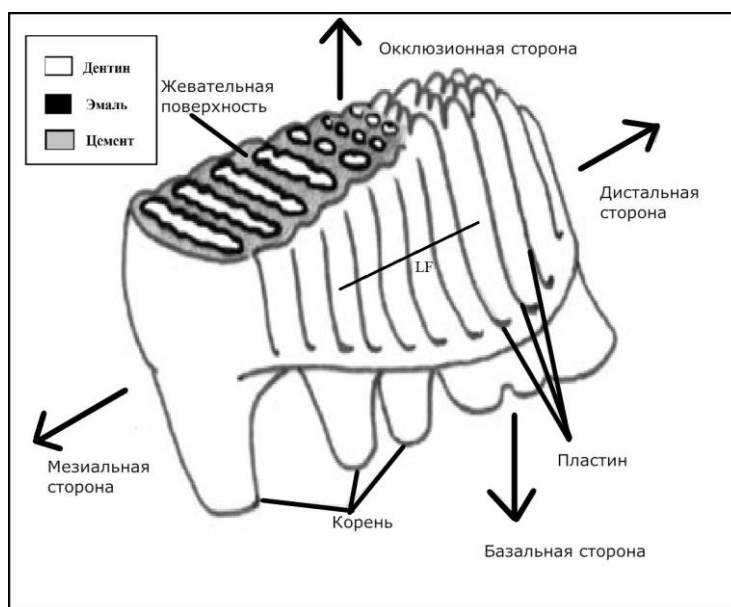


Рис. 3: Схематическое изображение нижнего зуба слона (по Ferretti, 2003 с изменением)

- vii. Уровень сохранности - рассчитывается с учетом общей сохранности образца вместе со степенью стирания жевательной поверхности. 5 обозначает самый высокий уровень стирания, а 1 самый низкий.
- viii. Фигуры стирания пластин - из-за постоянного стачивания зубов стирается эмаль на жевательной поверхности. Фигуры стирания различны для разных родов слонов, отмечается фигура стирания на передней стороне зуба (обычно вторая или третья пластинка).
- ix. Индекс гипсодонтии (HI) — это отношение высоты коронки к ее ширине. Формула для расчета индекса гипсодонтии:  $HI = В/Ш*100$ .

### 2.2.2 Методика изучения челюсти

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

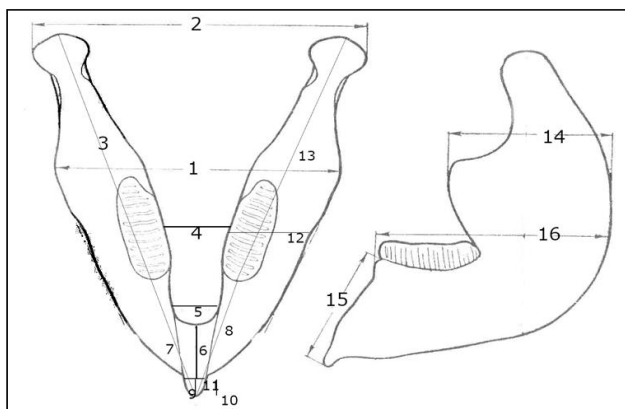


Рис 4: Нижняя челюсть слона  
(по Дуброво, 1960 с  
изменением)

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).

### 2.2.3 Методика изучения бивня

Для получения максимально качественных результатов образцы изучались в поперечных и продольных срезах. Поперечный срез делали перпендикулярно оси бивня и использовали для измерения углов Шрегера и определения узора Шрегера. Продольные срезы были сделаны параллельно оси по всей длине образца. Наилучшие результаты были получены при увеличении в 1,5х. Наличие или отсутствие этих узоров регистрировали по мере продвижения от оси бивня в сторону цемент-дентиновой границы (CDJ). Было проведено несколько измерений (мин. 3) для уменьшения погрешности измерения, а потом рассчитано среднее значение. Макрофотографии были сделаны при помощи микроскопа «Saikedigital» с цифровой камерой, подключенной к компьютеру.

#### 2.2.4 Методика изучения микроструктуры эмали зубов

Изучение микроструктуры эмали проведено с помощью СЭМ Tescan Vega 2 и 3 с напылением золотом в Палеонтологическом и Геологическом институтах РАН. Для более детального фотографирования внутренних призматических структур, видимых в эмали, образцы исследовали с помощью СЭМ. Световой микроскоп использовали для образцов без напыления для анализа относительной толщины внутренних слоев эмали.

### **Глава 3. МОРФОЛОГИЯ ИСКОПАЕМЫХ СЛОНОВ**

Были изучены представители 3 родов, принадлежащих к семейству Elephantidae. При описании особенностей щечных зубов (Рис. 3), нижних челюстей (Рис. 4), бивней (Рис. 5) и эмали (Рис. 6) использовались морфологические термины, которые описаны у Х. Осборна (Osborn, 1942), И.А. Дуброво (1960) Э. Агирре (Aguirre, 1968, 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), А. Листера (Lister and Joysey, 1992; Lister, 1996), М. Ферретти (Ferretti, 2003), Дж. Трапани и Д. Фишера (Trapani et al., 1999; Trapani and Fisher, 2003), М. Абиловой (Ábelová, 2008) и Н. Тодда (Todd, 2010). Представленная ими морфологическая схема послужила основой для изучения ископаемых слонов.

### **Глава 4. ОПОРНЫЕ РАЗРЕЗЫ ПЛИОЦЕН-ЧЕТВЕРТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ, ОХАРАКТЕРИЗОВАННЫЕ ИСКОПАЕМЫМИ ОСТАТКАМИ СЛОНОВ СЕМ. ELEPHANTIDAE**

В этой главе рассматривается геологический контекст фаун 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 восьми местонахождений: Белореченск, Хапры, Ливенцовка, Сабля, Псекупс, Георгиевск, Синяя Балка, Цымбал. Одно местонахождение находилось в Восточной Турции – Пекеджик (Рис. 1). Из Верхнего Сивалика в Индии материалы были собраны предыдущими исследователями из трех регионов: Чандигарх, Джамму, Кашмир (все в северной Индии) (Рис. 2). Наряду с этим поступали материалы и из

местонахождений пост-сиваликского интервала, а именно из центральной Индии (долина Нармада) и Индо-Гангской равнины.

## Глава 5. ИССЛЕДОВАНИЕ МИКРОСТРУКТУРЫ БИВНЕЙ ЮЖНЫХ СЛОНОВ (*Archidiskodon meridionalis*)

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 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).

На самом крупном фрагменте (длина 8,8 см, диаметр поперечного сечения 12 см) были сделаны поперечный и продольный срезы (Рис. 5). Образец GIN 1176/500 ориентировали относительно поверхности, после чего рассчитывали углы, которые измерялись относительно оси бивня, удаляясь от нее в сторону CDJ. 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).

При изучении поперечного и продольного среза бивня видно, что для него характерен узор Шрегера «V» возле полости и узор Шрегера «X» возле CDJ. Углы Шрегера показали широкий диапазон значений от оси до CDJ, с максимальными значениями в диапазоне 61–109°. 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.

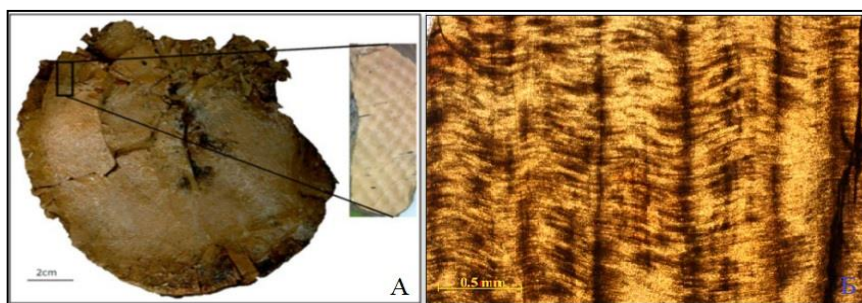


Рис 5: образец бивня GIN 1176/500, А - поперечный срез (увеличенное изображение, показывающее пересекающиеся линии Шрегера с рисунком «X» возле CDJ); Б - продольный срез показывающий волнообразный набор дентинных канальцев возле CDJ



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 даже современными *Elephas* и *Loxodonta*. От бивней *Anancus* образец ГИН 1176/500 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). 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 *Anancus*, ни *Palaeoloxodon*, ни *Elephas*, ни *Loxodonta* (Ranjan et al., 2022).

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*)**

Была изучена эмаль зубов восточноевропейских меридионоидных слонов рода *Archidiskodon* из разных плио-плейстоценовых местонахождений юга Восточной Европы и Турции. Работа была сосредоточена в основном на определении сравнительной толщины внутренних слоев эмали, а также на определении внутренней призматической структуры

(Ранджан, Титов, 2022). Исследование является первым в своем роде для эмали коренных зубов всех четырех подвидов южного слона (Ранджан, Титов, 2022; Ranjan et al., 2023).

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.

Вблизи эмаль-дентиновой границы (EDJ) ориентация призм была нерегулярной без четкой структуры. Эта часть эмали представляет собой внутренний слой, имеющий трехмерную структуру эмали (3DE). В среднем слое призмы поднимались к наружной поверхности эмали. Это характерно для структуры полос Хантера-Шрегера (HSB). Граница между средним и внешним слоем отмечена резким уменьшением наклона призм, они становятся параллельны окклюзионной плоскости (аналогично ориентации призм во внутреннем слое). Непосредственно перед эмалево-цементной границей (ECJ) располагается тонкий беспризматический слой (PE). Большинство образцов имело арочный призматический узор, который располагался горизонтальными рядами, характерными для хоботных. На макрофотографиях наиболее отчетливо виден узор эмали в виде замочной скважины (key-hole pattern) и листьев гинкго (ginkgo-leaf pattern) (Ранджан, Титов, 2022).

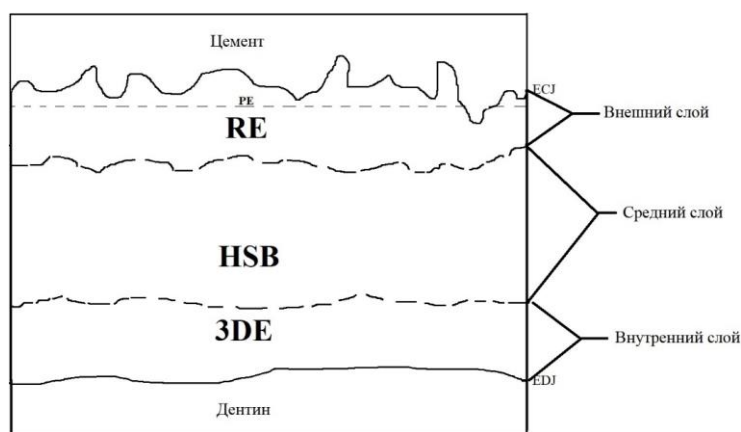


Рис 6: Схематическое изображение среза эмали щечного зуба M3 A. meridionalis

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. t. 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. Эволюционным трендом этой филогенетической линии является увеличение среднего слоя эмали за счет общей толщины внутреннего и внешнего слоев (Таб. 1).

Таблица 1. 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

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).

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.

## **Глава 7. БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ИСКОПАЕМЫХ ХОБОТНЫХ ЮГА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ И ОБЛАСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВЕРХНЕГО СИВАЛИКА ИНДИИ**

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 Европой и Индийским субконтинентом в плиоцене и плейстоцене. Оба региона известны чрезвычайно богатой летописью ископаемых позвоночных, причем в них происходит первое появление некоторых родовых таксонов. Часть этих таксонов играют важную роль в качестве биохронологических маркеров. Одной из групп млекопитающих, имеющей таксономическое разнообразие и широкое распространение в обоих регионах, является отряд хоботных (Proboscidea). Однако в обоих регионах в плио-плейстоцена выявлены значительные различия фауны хоботных на уровне рода и вида. При этом отмечаются и черты сходства между двумя ассоциациями. Прогресс в био-магнитостратиграфии, в том числе биохронологии млекопитающих, позволил заметно уточнить корреляции региональных стратиграфических подразделений.

### **7.1 Фаунистические комплексы юга Восточной Европы**

Шкала комплексов млекопитающих, разработанная В.И. 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 и таманского 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.). Комплексы В.И. Громова представляют собой классическую биохронологическую систему, подразделяющую геологическое время на основании биологических событий – стадий эволюции зубной системы хоботных. Комплексы В.И. Громова являются биохронами меридионалоидных-мамонтоидных слонов, а область их применения совпадает с ареалом их распространения в Евразии.

#### **7.1.1 Урывский фаунистический комплекс (УФК)**

Урывский фаунистический комплекс был предложен Е.А. Вангенгейм (Вангенгейм, Зажигин, 1982). Наиболее древняя форма южного слона *Archidiskodon meridionalis*

*ritanus* типична для фаунистической характеристики УФК (Рис. 8). В геологическом отношении УФК соответствует раннему виллафранку, раннему вилланию и зоне MN16 (Тесаков, 2021), временной интервал около 3,7–2,6 млн лет.

#### 7.1.2 Хапровский фаунистический комплекс (ХФК)

Комплекс был выделен В.И. Громовым (1948). Подвид южного слона *A. m. gromovi* считается типовым для ХФК. летопись ХФК по возрасту соответствует среднему виллафранку, позднему вилланию и зоне MN17 (2,6–2,2 млн лет) (Тесаков, 2021).

#### 7.1.3 Псекупский фаунистический комплекс (ПФК)

Псекупский фаунистический комплекс был выделен Громовым (1948). Номинативная форма южного слона *A. m. meridionalis* является типовым таксоном для этого комплекса. 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.

#### 7.1.4 Таманский фаунистический комплекс (ТФК)

Этот комплекс был выделен В.И. Громовым (1939, 1948). Самая молодая и наиболее прогрессивная форма южного слона, *A. m. tamanensis* является типовым таксоном ТФК (Рис. 8). ТФК соответствует позднему виллафранку, части раннего бихария, поздней части зоны MQ1. По МСШ комплекс соответствует раннему плейстоцену (калабрия), временному интервалу около 1,6/1,2–0,85 млн лет (Титов и др., 2012).

### 7.2 **Интервал-зоны Верхнего Сивалика в Индии**

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 первых появлениях таксонов крупных млекопитающих (Barry et al., 1982; Hussain et al., 1992; Agarwal et al., 1993).

#### 7.2.1 Интервал-зона *Elephas planifrons*

Плиоцен в сиваликском регионе представлен татротской формаций. Формация Татрот разделена на две интервальные зоны: интервал-зона *Hexaprotodon sivalensis* (5,3–3,6 млн лет) и интервал-зона *Elephas planifrons* (3,6–2,6 млн лет). Автором изучена только

зона *Elephas planifrons*, так как она совпадает с первым появлением слонов в Евразии (Рис. 8). Типовое местонахождение формации Татрот установлено в Пакистане. Поскольку в это время на территории современных Пакистана и Индии обитала единая фауна, Верма (Verma, 1988) определил в качестве регионального опорного разреза фауны татрот в Индии разрез мощностью 240 м расположенный в Сакети (регион Чандигарх). Интервал-зона *Elephas planifrons* соответствует верхней половине формации Татрот. В МСШ эта зона сопоставляется с поздним плиоценом (пьяченцием), в интервале 3,6–2,6 млн лет.

Нижняя граница интервала-зоны была предметом постоянных дискуссий, поскольку она проходит в многослойных толщах песчаников, в которых первое появление *E. planifrons* фиксируется в разных разрезах на разных уровнях (Azzaroli, Napoleone, 1982; Johnson et al., 1982; Nanda, 2002). Первоначально, основываясь на первом появлении *E. planifrons* на Индийском 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 Верхнем Сивалике в Пакистане, установили нижнюю границу на уровне 3,35 млн лет назад. Принятый в настоящее время возраст составляет 3,6 млн лет, который документирует первое появление *E. planifrons* в районе Джамму (Agarwal et al., 1993; Nanda, 2002). Текущее местонахождение этого материала и его морфометрический анализ неизвестны.

#### 7.2.2 Интервал-зона *Elephas hysudricus*

Третья и последняя интервальная зона Верхнего Сивалика — это зона *Elephas hysudricus* (Рис. 8). Она связана с отложениями формациями Пинджор. Первое появление *Elephas hysudricus* и *Equus sivalensis* на субконтиненте отмечает нижнюю границу интервальной зоны 2,6 млн лет назад, что совпадает с границей плио-плейстоцена (Nanda, 2002). Верхняя граница зоны носит диахронный характер и оценивается от 1,79 до 0,6 млн лет (Ranga Rao et al., 1995; Nanda, 2002, 2008). Это связано с тем, что процесс миграции или вымирания пинджорской фауны из районов распространения Верхнего Сивалика начался 1,79 млн лет назад в районе Чандигарха и продолжался до 0,6 млн лет в районе Джамму (Nanda, 2008).

#### 7.2.3 Постсиваликские фауны

Переход от формации Пинджор к формациям валунных 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 документируют ассоциации, в которых присутствуют как сиваликские формы, так и некоторые более молодые и новые виды. Эти фауны получили название пост-сиваликской фауны. Пост-сиваликские фауны отмечены в центральной Индия и на Индо-Гангской равнине (Chauhan, 2008; Nanda, 2008). По возрасту они моложе пинджорской фауны Верхнего Сивалика и датируются средним и поздним плейстоценом.

### 7.3 Биостратиграфическая корреляция

#### 7.3.1 Верхний плиоцен

Для верхнего плиоцена только урывский фаунистический комплекс юга Восточной Европы совпадает с верхней половиной татротской формаций Верхнего Сивалика (Рис. 8). У них есть сопоставимая фауна млекопитающих. Gomphotheriidae и Stegodontidae доминировали в фаунистической ассоциации из формации Татрот, где присутствуют *Stegodon bombifrons* и *S. insignis*. *Elephas planifrons* из Верхнего Сивалика в Индии знаменует собой первое появление семейства Elephantidae на субконтиненте. *Archidiskodon meridionalis rumanus* показывает самое раннее появление Elephantidae на юге Восточной Европы.

#### 7.3.2 Нижний плейстоцен

Нижний плейстоцен (2,58–0,77 млн лет) Верхнего Сивалика представлен формацией 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; Baugusheva, Titov, 2012; Титов и др., 2012), для сравнения, верхний Сивалик имеет возрастной диапазон 2,6–0,6 млн лет (Nanda, 2002) (Рис. 8). *Elephas hysudricus* впервые появляется в раннем плейстоцене Сивалика, его возраст составляет 2,7–2,6 млн лет назад (Nanda, 1992, 1997b, 2002). *E. hysudricus* можно считать типичным для пинджорской формаций, на границе 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 эволюционно преемственную 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 хоботным является *Archidiskodon meridionalis tamanensis* наряду с редкими находками *Phanagoroloxodon marmontoides* (Garutt, 1992; Baygusheva, Titov, 2012; Титов и др., 2012; Байгушева и др., 2016).

### 7.3.3 Средний плейстоцен

Большая часть среднего плейстоцена (0,77–0,12 млн лет) представлена формацией валунных конгломератов Верхнего Сивалика в Индии и тираспольским и хазарским фаунистическими комплексами на юге Восточной Европы. Считается, что *Elephas platycephalus* происходит из формации Пинджор, датируемой началом среднего плейстоцена. 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. *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.

### 7.3.4 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 Сивалика. В то же время в Центральной Индии и на Индо-Гангской равнине обнаружен ископаемый материал, 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.

## **Глава 8. МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СРАВНЕНИЕ И СКОРОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ ЗУБОВ В ЛИНИЯХ *Archidiskodon* И *Elephas***



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 равномерную скорость эволюции (Рис. 7). Изменения параметров их зубов происходили в виде увеличения частоты и количества пластин, уменьшения длины одиночной пластины и толщины эмали. С другой стороны, линия *Elephas* из Верхнего Сивалика демонстрирует более медленную скорость эволюции. Эти две линии слонов, возможно, имеющие общего предка, приспособились к разным условиям окружающей среды, поэтому у них развились разные характеристики зубной системы. Скорость эволюции южных слонов на юге Восточной Европы была более быстрой и последовательной, чем у слонов Индийского субконтинента (Ranjan et al., 2023).

Прямобивневый лесной слон *Palaeoloxodon* проник в Евразию в среднем плейстоцене из Африки. На юге Западной Европы эти слоны были 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* из индийского субконтинента демонстрировал более примитивные черты по сравнению с европейским *P. antiquus* (Ranjan et al., 2023).

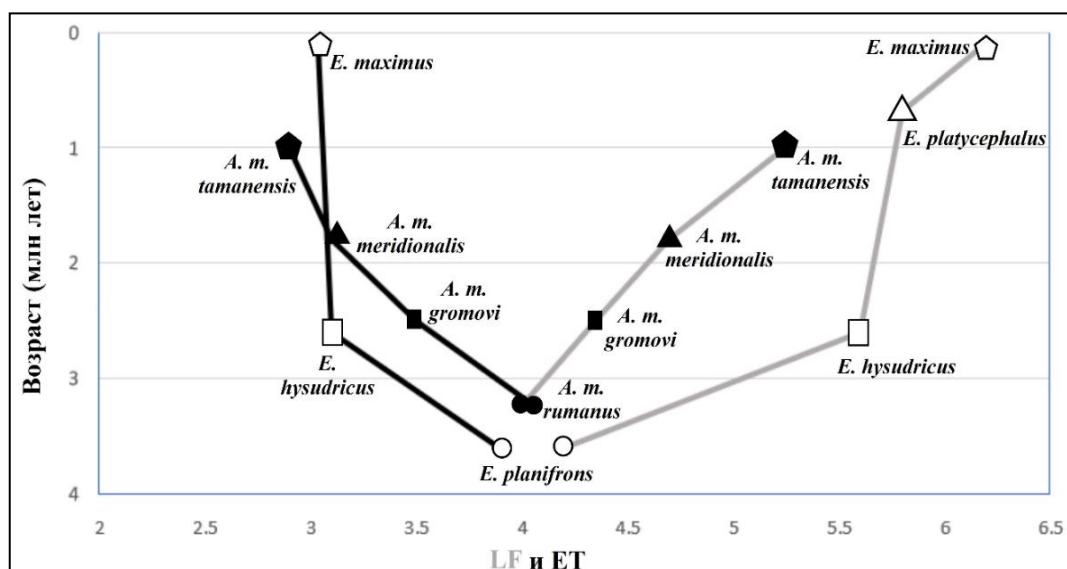


Рис. 7: Графическое представление морфометрических различий на основе ET и LF в зависимости от возраста МЗ/мЗ; серые линии представляют собой LF в зависимости от возраста, черные линии представляют собой ET в зависимости от возраста.

## Глава 9. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

В работе приводится описание следующих таксонов:

КЛАСС MAMMALIA LINNAEUS, 1758

ОТРЯД PROBOSCIDEA ILLIGER, 1811  
СЕМЕЙСТВО ELEPHANTIDAE GRAY, 1821

**РОД: ARCHIDISKODON POHLIG, 1885**

**Вид:**

*Archidiskodon meridionalis* (Nesti, 1825) - ранний плиоцен - ранний плейстоцен Евразии.

*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.

**Подвид:**

*Archidiskodon meridionalis rumanus* (Stefanescu, 1924) – Поздний плиоцен – начало плейстоцена Европы.

*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*: Машенко, 2010, p. 202.

*Archidiskodon meridionalis gromovi* (Garutt and Alexeeva, 1964) – Ранний плейстоцен Евразии.

*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.

***Archidiskodon meridionalis meridionalis* (Nesti, 1825)** – Ранний плейстоцен, Евразии.

*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.

***Archidiskodon meridionalis tamanensis* Dubrovo, 1964** – Ранний плейстоцен. Восточная Европа.

*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.

*Mammuthus meridionalis vestinus*: Azzaroli, 1972; Konidaris, Kostopoulos, Koufos, 2020, p. 72.

*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.

**РОД: *ELEPHAS* LINNAEUS, 1758** – Плиоцен-ныне. Африка, Евразия.

*Elephas*, Linnaeus: 1758: p. 11.

*Elephantus*: Cuvier and Geoffroy Saint-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.

**Вид:**

***Elephas planifrons* Falconer and Cautley, 1845** – поздний плиоцен–ранний плейстоцен. Верхние Сивалики: Сакети (Чандигарх), Харипур Хол (Химачал-Прадеш) и Самба (Джамму), Индия; Потвар, Татрот, Пакистан; Раго Кхола, Непал.

*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.

***Elephas hysudricus* Falconer and Cautley, 1845** – 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.

*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, 1973, 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.

***Elephas platycephalus* Osborn, 1929** – Ранний плейстоцен–средний плейстоцен? Верхние Сивалики.

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

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

***Elephas maximus* Linnaeus, 1758** – поздний плейстоцен–ныне. Пост-сивалик: долина Нармада (полуостров Индии), Индо-Гангская равнина.

*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.

**РОД: PALAEOLOXODON MATSUMOTO, 1924** - средний плейстоцен–поздний плейстоцен. Евразия.

**Вид:**

***Palaeoloxodon antiquus* (Falconer and Cautley, 1845)** – средний плейстоцен–поздний плейстоцен. Евразия.

*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.

***Palaeoloxodon namadicus* (Falconer and Cautley, 1845)** – средний плейстоцен–поздний плейстоцен. Азия. Пост-сивалик: долина Нармада (полуостров Индии), Индо-Гангская равнина.

*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.

## Заключение

1. Изученные микроструктурные особенности бивня южного слона (углы Шрегера, длина волны, тип узора Шрегера) позволяют проводить надежную таксономическую идентификацию бивней, в том числе и 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 может свидетельствовать 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 годовое 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.



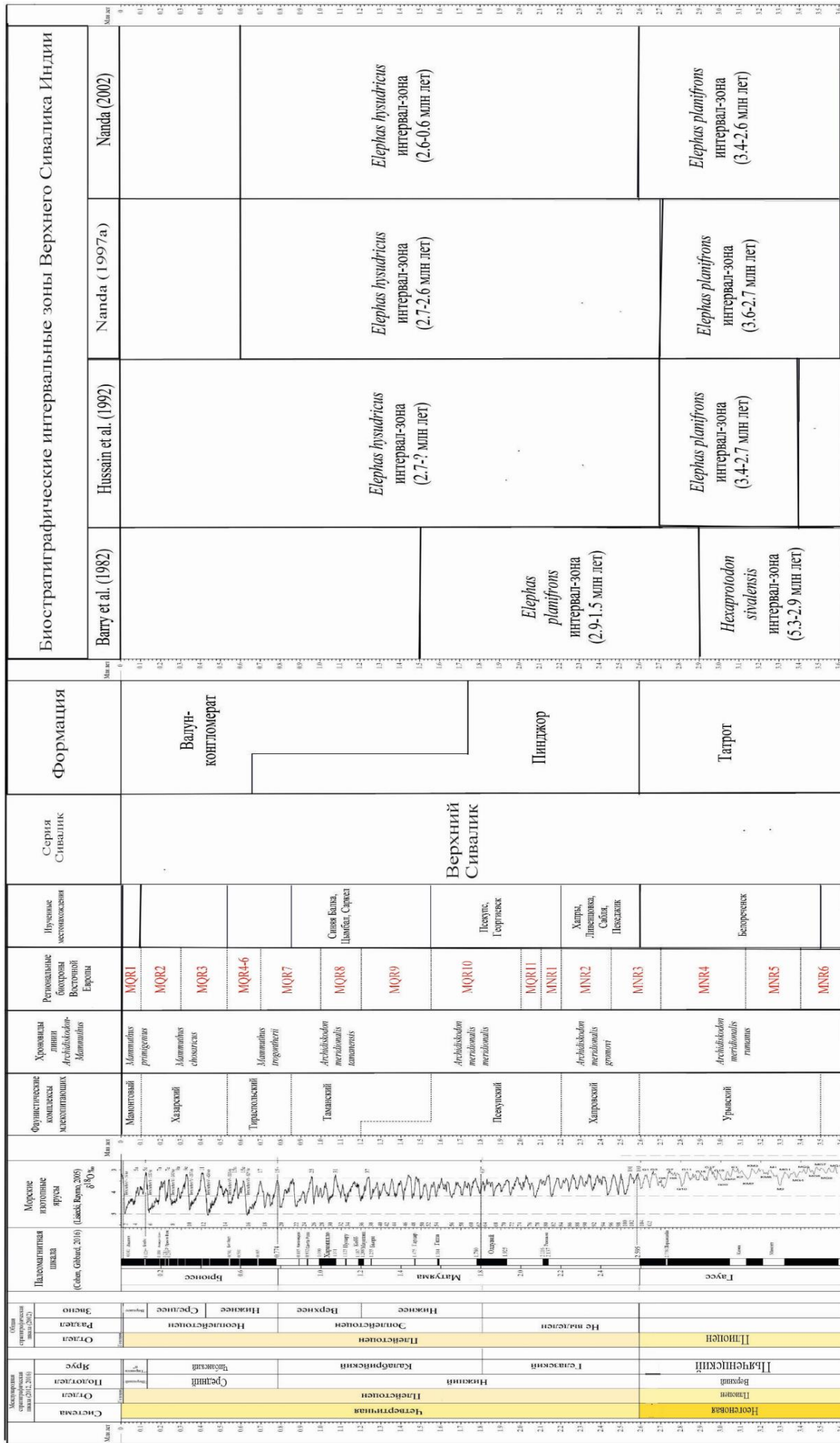


Рис. 8: Схема биостратиграфической корреляции плио-плейстоцена юга Восточной Европы, представленного различными фаунистическими комплексами, и Верхнего Сивалика Индии, представленного биостратиграфическими интервалами-зонами.