

**УЧРЕЖДЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РАН**

На правах рукописи



НИКОЛЬСКИЙ Павел Александрович

**СИСТЕМАТИКА И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЛОСЕЙ
(ALCINI, CERVIDAE, MAMMALIA) В ПОЗДНЕМ КАЙНОЗОЕ ЕВРАЗИИ
И СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ**

Специальность 25.00.02 – Палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание ученой степени
кандидата геолого-минералогических наук**

Москва – 2010

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук

Геологическом институте РАН

Научный руководитель:

Доктор геолого-минералогических наук
(Учреждение РАН ГИН РАН, Москва)

Э.А. Вангенгейм

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук
(Учреждение РАН ИГАБМ СО РАН, Якутск)

Г.Г. Боескоров

Кандидат геолого-минералогических наук
(РМСК, Москва)

С.М. Шик

Ведущая организация:

Геологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова

Защита состоится 10 ноября 2010 года в 14 ч. 30 мин. на заседании диссертационного совета Д.002.215.03 по палеонтологии и стратиграфии при Учреждении Российской академии наук Геологическом институте РАН по адресу: 119017 Москва, Пыжевский пер., д. 7.

С диссертацией можно ознакомиться в отделении геологической литературы Библиотеки по естественным наукам РАН (Старомонетный пер., д. 35)

Автореферат разослан « » 2010 г.

Ученый секретарь Совета по защите докторских
и кандидатских диссертаций

доктор геолого-минералогических наук



М.П. Долуденко

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Биостратиграфия по млекопитающим является важнейшим инструментом детального расчленения и корреляции континентальных отложений верхнего кайнозоя. Особенно перспективна биостратиграфия, построенная на основе анализа пространственно-временного распространения короткоживущих широкоареальных таксонов млекопитающих, образующих слабоветвящиеся филетические ряды. В диссертации показаны результаты исследования одной из таких групп – лосеобразных (олений трибы *Alcini*). Работа основана на изучении обширной коллекции ископаемых лосей, собранной автором с 1996 по 2007 гг. в северной Якутии. Эта территория, будучи частью Западной Берингии, являлась связующим звеном между Евразией и Северной Америкой. Вследствие такого географического положения Берингийская биота унаследовала признаки окружавших ее фаун, и потому изучение берингийских фаун является чрезвычайно важным как для собственно палеонтологии, так и для решения многих стратиграфических задач, в том числе, дальних, трансконтинентальных, и даже межконтинентальных корреляций.

Изучение большой серии оригинального материала, комплексное исследование ключевых местонахождений лосей Арктической Сибири, знакомство со многими типовыми коллекциями Европы и Северной Америки и проработка большого объема литературы по ископаемым *Alcini* позволили автору произвести таксономическую и систематическую ревизию группы и на её основе предложить обновленную детальную биостратиграфию по лосеобразным. Расчленение квартера Голарктики, основанное на стадиях эволюции лосеобразных, достигает разрешения 100 000 лет для второй половины квартера, что приближается к возможностям биостратиграфии по мелким млекопитающим. Биостратиграфия по лосям имеет самостоятельное значение и, кроме того, может стать хорошим дополнением биостратиграфических шкал, основанных на использовании комплексов млекопитающих.

Цель и задачи работы. Цель работы состояла в разработке детальной биостратиграфии конца плиоцена и плейстоцена Северной Евразии и Северной Америки на основе этапов эволюции лосеобразных. Для этого были поставлены задачи:

1. Изучить новые оригинальные материалы по лосям Северо-Востока России.
2. Изучить коллекции ископаемых лосеобразных Евразии и Северной Америки.
3. Изучить геологию и стратиграфию ключевых местонахождений лосеобразных Северо-Востока России.
4. Изучить изменчивость эволюционно значимых признаков скелета современных лосей рода *Alces*.
5. Оценить значение морфологических признаков скелета *Alcini* для таксономии и систематики.
6. Произвести таксономическую и систематическую ревизию трибы *Alcini*.
7. Скоррелировать важнейшие местонахождения лосеобразных Голарктики.
8. Уточнить филогению лосеобразных.
9. Уточнить хронологию этапов филетического развития *Alcini*.
10. На основе выявленных этапов эволюции и филогении лосеобразных разработать как можно более детальную биохронологию конца плиоцена и плейстоцена Северной Евразии и Северной Америки. Новая биохронологическая шкала позволяет выстроить высокоразрешающую биозональную стратиграфию верхнеплиоценовых и плейстоценовых отложений указанных регионов.

Фактический материал. Работа основана на изучении коллекции остатков древних лосей (411 единиц хранения), собранных автором в 1996-2007 гг. на Приморских низменностях

Якутии (р. Адыча, р. Яна, берега пролива Дм. Лаптева, низовья рек Индигирка и Колыма) и в Туолахской впадине. Автору также удалось изучить важнейшие коллекции лосеобразных Тирасполя (Приднестровье), Ливенцовки (Низовья Дона), Курукса (Таджикистан), Косякино (Ставрополье), Зюссенборна, Фойгштедта, Унтермассфельда, Таубаха, Эрингсдорфа (Центральная Германия), Алдана (серия местонахождений), Чукочьей (центральная и северная Якутия) - серия местонахождений, Аляски - серия местонахождений и Нью-Джерси (США). Изменчивость современных лосей была изучена на серийном материале из Ленинградской области, Приуралья, Восточной Сибири и севера Северной Америки. Стратиграфические выводы основаны на результатах комплексного изучения 11 опорных разрезов, расположенных в пределах Яно-Индигирской низменности, на Новосибирских островах и в Туолахской впадине (северная Якутия).

Методы исследований. В работе использовались следующие методы исследований:

1. Комплексное изучение геологии и стратиграфии ключевых местонахождений лосеобразных Приморских низменностей Якутии с применением всех доступных методов биохронологии, микропалеонтологии, радиоизотопного датирования, ЭПР датирования и палеомагнитного метода.
2. Морфологическое и морфометрическое изучение изменчивости скелета современных лосей Евразии с целью оценки значимости систематических признаков, встречающихся на ископаемом материале.
3. Морфологическое и морфометрическое изучение остатков ископаемых лосей по усовершенствованной автором методике.
4. Оценка динамики ареалов ископаемых лосеобразных с помощью построения карт распространения для отдельных временных срезов.
5. Корреляция местонахождений ископаемых лосей Голарктики.

Научная новизна работы. Собрана и изучена значительная коллекция остатков лосей Арктической Сибири. Новые сборы увеличили объем материала по *Alcini* Севера Азии более чем в два раза. Некоторые уникальные находки, сделанные автором, позволили выйти на новый уровень представлений о филетической и филогеографической истории лосей не только Северо-Востока России, но и остальных частей ареала древних лосей. Изучена стратиграфия ряда ключевых местонахождений фауны на Северо-Востоке России, по некоторым из них биостратиграфические данные получены впервые. Никогда ранее для датирования четвертичных отложений Приморских низменностей Якутии не был использован ЭПР метод (по раковинам моллюсков и костям млекопитающих). Впервые произведено детальное изучение изменчивости зубов современных лосей, позволившее найти объективные морфологические отличия зубов Европейских и Восточно-Сибирских лосей.

Вскрыты механизмы адаптивной реакции морфологии скелета лося на глобальные климатические изменения. Показано, что в результате первого существенного и резкого плейстоценового похолодания (22 МИС, граница эоплейстоцена и неоплейстоцена, 0,8 млн. лет) размеры скелета увеличились в 1,5 раза, а в строении многих частей скелета начали происходить существенные изменения.

Впервые по единой методике изучены материалы из многих важных местонахождений ископаемых лосей Европы, Азии и Северной Америки. Результатом этой работы явилась таксономическая и систематическая ревизия трибы *Alcini* и новая подробная биохронологическая шкала, имеющая разрешение около 100 000 лет для второй половины плейстоцена.

Защищаемые положения :

1. Монографически описаны 9 видов и четыре формы в открытой номенклатуре *Alcini* позднего плиоцена – голоцена Евразии и Северной Америки, относящиеся к двум родам – *Cervalces* и *Alces*. В роде *Cervalces* выделены три подрода, в том числе новый подрод *C. (Latifrons)* с новым видом *C. (L.) amplicontus*.
2. На основе таксономической ревизии и уточненной хронологической последовательности морфотипов группы постороена усовершенствованная филогенетическая схема трибы *Alcini*. Развитие *Alcini* в Евразии и берингийской части Северной Америки происходило монофилетически и синхронно вплоть до позднего неоплейстоцена. На границе эоплейстоцена и неоплейстоцена во внеберингийской Северной Америке произошло ответвление от общего ствола *Alcini* филогенетической линии подрода *C. (Cervalces)*. В позднем неоплейстоцене имела место дивергенция рода *Alces* на *A. americanus* (север Северной Америки и северная Евразия к востоку от Енисея) и *A. alces* (остальная часть северной Евразии).
3. В результате морфологического изучения остатков *Alcini* и корреляции основных местонахождений позднего плиоцена – квартера Евразии и севера Северной Америки выделены 11 стратиграфических уровней, охарактеризованных эволюционными формами лосеобразных, ставших основой новой биохронологической шкалы.

Теоретическое значение работы. Детальное исследование палеонтологии ископаемых *Alcini* позволило реконструировать историю формирования важного компонента современной фауны Голарктики – лосей. Выявлены особенности трансберингийских миграций лосей. На примере сравнения эволюции и филогенеза *Alcini* Евразии и Северной Америки изучены дивергенция и параллелизм двух филогенетических линий в условиях географической изоляции. Получено математическое выражение темпов эволюции различных признаков скелета ископаемых лосей. Получены новые данные об изменениях темпов эволюции лосеобразных во времени, установлены причины, приводящие к ускоренному формообразованию. В частности, показано, что быстрое существенное увеличение размеров тела лосей в конце эоплейстоцена было связано с первым масштабным плейстоценовым похолоданием (МИС 22).

Практическое значение работы. Выявление новых и ревизия уже известных этапов филогенетической эволюции лосеобразных позволяет использовать остатки ископаемых лосей для биостратиграфического расчленения континентальных толщ позднего плиоцена и квартера Голарктики и для корреляции удаленных разрезов, включая трансконтинентальные и межконтинентальные корреляции.

Апробация работы и публикации. Результаты исследований представлены на международных конференциях: «Beringian Paleoenvironments» (США, Фэрбенкс, 1991); «Beringian Paleoenvironments Workshop » (США, Флориссан, 1997); «Quaternary Environment of the Eurasia North (QUEEN)» (Норвегия, Ойстиз, 1999); «31 International Arctic Workshop» (США, Амхерст, 2001); «32 International Arctic Workshop» (США, Болдер, 2002); «Геология, геохимия и экология Северо-Запада России» (Санкт-Петербург, 2005); «Проблемы корреляции плейстоценовых событий на Русском Севере» (Санкт-Петербург, 2006); на Всероссийских конференциях: «Всероссийское совещание по изучению четвертичного периода» (Москва, 1994); «Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье» (Москва, 1995); «Третье Всероссийское совещание по изучению четвертичного периода» (Смоленск, 2002); «V

Всероссийское совещание по изучению четвертичного периода» (Москва, 2007). По теме диссертации опубликовано 27 работ, семь соответствуют списку изданий ВАК РФ.

Структура диссертации. Работа состоит из введения, шести глав, заключения, списка цитированной литературы и приложения (таблицы промеров черепов и костей посткраниального скелета). Объем текста 250 страниц, 97 рисунков и 8 таблиц, список литературы включает 365 названий.

Благодарности. Автор выражает огромную благодарность научному руководителю, Э.А. Вангенгейм за бесконечное терпение и деятельное участие в подготовке работы. Большую помощь в изучении многих разрезов с остатками лосеобразных оказал А.Э. Басилян. Автор признателен коллегам по лаборатории стратиграфии четвертичного периода ГИН РАН за плодотворное обсуждение работы, а также А.М. Слепцову, Н.И. Чирикову и Н.А. Божедонову – жителям п. Бетенкес Республики Саха (Якутия), за бескорыстную помощь при изучении Адычских разрезов. Отдельную благодарность хочется выразить А.В. Шеру, который помог автору сделать первые шаги в палеонтологии.

В работе использована стратиграфическая шкала МСК 1995, 1998.

Глава I. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ ЛОСЕЙ

В настоящее время большинство авторов считают валидными от 2 до 5 родов и от 4 до 9 видов ископаемых и современных лосеобразных. Огромное число выделенных в разное время синонимов свидетельствует о сложности палеонтологического изучения лосей и о неоднозначности оценки систематических признаков различными исследователями.

1.1. История изучения ископаемых лосей в Новом Свете. В 1807 г. в верхне-неоплейстоценовых отложениях у устья р. Биг Бон Лик, Кентукки, был найден фрагмент черепа ископаемого лося. К. Вистар (Wistar, 1818: 375-379; Plate X, fig. 4, 5) описав эту находку под названием “олень рода *Cervus*”, указал на ее отличия и от оленя и от лося. В 1821 г. появилось родовое название *Alces* Gray, которое было принято научным сообществом.

Р. Харлан (Harlan, 1825) предложил для оленя Вистара название *Cervus americanus*, не подозревая, что уже существует старший омоним *Cervus americanus* Erxleben, 1777, и старший синоним *Cervus americanus*, который в 1820 г. ввел Д. Клинтон (Clinton, 1822: 189-193). Название Клинтона до рубежа XIX и XX столетий не употреблялось. Номенклатура лосеобразных стала еще более запутанной после опубликования работы В. Жардана (Jardine, 1835), в которой был предложен уже третий синоним *Alces americanus*.

Со временем стало ясно, что олень Вистара все-таки ближе к лосям, чем к настоящим оленям и, таким образом, *Alces americanus* (Harlan) становится старшим синонимом *Alces americanus* Jardine, 1835 и *Cervus americanus* Clinton, 1822. Эту номенклатурную проблему снял труд В. Б. Скотта (Scott, 1885), который, несомненно, является самой значительной работой по палеонтологии американских лосей. В статье был описан полный скелет оленя из поздне-неоплейстоценового болота у Нью-Джерси. Морфология скелета этого животного сближала его с современным лосем, хотя некоторые признаки были ближе к генерализованному оленьему типу, в то время как рога имели совершенно уникальное строение. Сочетание признаков оленя и лося побудило Скотта выделить новый род *Cervalces* (Оленелось). Скотт выдвинул несколько опередивших свое время предположений о том, что *Alces* и *Cervalces* произошли от одного предка, *Cervalces* архаичнее *Alces*, *Cervalces* и *Alces* дивергировали довольно поздно, чрезвычайная длина конечностей является приспособлением

к перемещению по глубокому снегу, развитые и отставленные в сторону боковые метаподии являются приспособлением для перемещения по болотистым субстратам, короткая шея свидетельствует о питании древесной растительностью (с таким типом питания хорошо согласуется и относительно длинная голова), вымирание *Cervalces* могло произойти не только из-за общих с другими вымершими плейстоценовыми видами причин, но и из-за проигрыша в конкурентной борьбе с более приспособленным к условиям среды *Alces*.

В 1898 г. Ч. Лайдеккер ввел новый вид *Cervus scotti* (Lydekker, 1898), чтобы устранить вновь возникающую омонимию с *Cervus americanus*. Вскоре из-за наличия очевидных отличий оленелось Скотта от *Cervus* и от *Alces* видовое название *Cervus scotti* было рекомбинировано в виде *Cervalces scotti* (Scott, 1913).

С 1889 по 1937 гг. по фрагментам рогов, штанга которых в той или иной степени удлинена, были выдены еще несколько видов лосеобразных – *Alces brevitrabalis* Cope, 1889, *Alces semipalmatus* Cope, 1889, *Cervalces roosevelti* Hay, 1913, *Cervalces borealis* Bensley, 1913, *Giraffa nebrascensis* Matthew, Barbour, 1925 и *Cervalces alaskensis* Frick, 1937.

Хотя сведения о геологическом строении местонахождений и устарели, вполне может оказаться, что *Alces brevitrabalis*, *Alces semipalmatus*, *Cervalces roosevelti*, *Cervalces borealis* и *Cervalces alaskensis* имеют довольно древний, эоплейстоцен-ранненеоплейстоценовый возраст, по крайней мере, для первых трех видов об этом есть прямые указания авторов.

Новые находки XX века расширили представления об изменчивости, географическом распространении, и возрасте североамериканских *Cervalces*.

Э. К. Галбрек (Galbreath, 1939) обнаружил, что размеры рогов всех *Cervalces*, кроме *C. borealis*, увеличиваются с востока на запад, что может указывать на то, что формы, определявшиеся ранее как *C. alaskensis* и *C. roosevelti*, на самом деле являются крупными разновидностями *C. scotti*. К. В. Хиббард (Hibbard, 1940) предположил, что вариации длины штанги рога *C. scotti*, *C. roosevelti* и *C. borealis* могут объясняться возрастными изменениями и внутривидовой изменчивостью размеров *C. scotti*. Однако Э. А. Хиббард (Hibbard, 1958) показал, что идея Галбрека о клинальной изменчивости размеров рогов *Cervalces* не находит подтверждения при внимательном изучении материала.

Р. Харингтон (Harington, 1977) описал серию ископаемых остатков лосей из восьми нижненеоплейстоценовых местонахождений в бассейне р. Олд Кроу (провинция Юкон, Канада), показав, что все они по размерам и строению рогов очень близки к евроазиатским нижнеплейстоценовым *Alces latifrons*.

Ревизия североамериканских лосей впервые была произведена в конце XX в. (Churcher, Pinosof, 1987). Результатом этой ревизии стало признание валидными только двух североамериканских видов *Cervalces* – *Cervalces scotti* и *Cervalces latifrons*.

Д. Гатри (Guthrie, 1990b) пришел к выводу, что:

- 1) *Cervalces* еще населял север Северной Америки во время стадии 3 морской изотопной шкалы (MIS 3);
- 2) современный лось *Alces alces* заместил более архаичного *C. latifrons* между 24 000 и 14 000 лет назад;
- 3) *Alces alces* произошел в средних широтах Азии в результате быстрых эволюционных изменений.

Г. Г. Боесков (2001) показал, что лоси, определенные Гатри как *Cervalces scotti*, в действительности являются *Alces americanus* (= *A. alces* у Гатри). Таким образом, была поставлена под сомнение идея о том, что на севере Северной Америки *Cervalces latifrons* прожил на несколько сотен тысяч лет дольше, чем в Евразии. Эту точку зрения подтверждают и данные, обсуждаемые в более поздней работе Гатри (Guthrie, 2006).

Большую серию ископаемых остатков лосей из Восточной Берингии (из старых коллекций) описывает Г. Г. Боесков (2001).

В целом, большинством исследователей история лосеобразных Северной Америки понимается примерно одинаково. Проникнув в Новый Свет из Евразии через Берингию не раннее эоплейстоцена в условиях длительной изоляции кордильерским и лаврентийским ледниками происходило формирование новой филетической линии, представители которой приобрели новые признаки, сохранив много архаичных черт. Конечной стадией этого процесса является *Cervalces scotti*, который вымер в самом начале голоцена не выдержав конкуренции с *Alces*, рапространившимся из Берингии на юг после отступления ледников. Эволюция берингийских лосей Северной Америки происходила параллельно с евроазиатской.

1.2. История изучения ископаемых лосей в Старом Свете. Г. И. Фишер (Fischer, 1831) положил начало евроазиатской палеонтологии лосей, описав под названием *Cervus fellinus* сброшенный рог из болотных отложений в долине р. Феллин у эстонского городка Вильянди (Феллин). Позже по остаткам позднеэоплейстоценовых лосей были описаны подвиды и виды *C. Alces fossilis* Mayer, 1832 из Италии и Ирландии и *Cervus (Megaloceros) savinus* Fischer, 1834 из Подмоскovie. Лось Фишера вскоре был переописан под названием *Alces savinus* Rouillier, 1847. В XIX – начале XX вв. это название часто использовалось для обозначения крупных средне-позднеэоплейстоценовых лосей с большой лопатой в форме “бабочки” (Pavlow, 1906; Павлова, 1926б).

В 1836 г. для европейского современного лоса было предложено новое видовое название *Alces machlis* (Ogilby, 1836). Несмотря на то, что для современного лоса уже существовало валидное видовое название (*Cervus alces*), а Огилби не дал подробного описания своего таксона, новое название прижилось и часто использовалось вплоть до начала XX века.

Упоминания о находках ископаемых лосей можно найти в нескольких трудах следующих десятилетий, часто без описания и сравнения (Hardy, 1860; Bateman, 1861; Howse, 1861; Owen, 1869; Tindall, 1869). В других работах описания присутствуют. Незначительные морфологические отличия описываемых находок принимаются авторами как достаточные для выделения новых видов ископаемых лосей: *Alcelaphus alce* (Gloger, 1841), *Alces antiquorum* (Rüppel, 1842), *Alces palmatus* (Gray, 1843), *Alces leptcephalus* (Pusch, 1846), *Alces lobatus* (Agassiz, 1846), *Alces resupinatus* (Rouillier, 1847), *Alces jubata* (Fitzinger, 1860), *Cervus cameloides* (Milne-Edwards, 1867).

В 1862 г. Логель описал новый вид ископаемого оленя *Megaceros carnutorum* из Сен-Прэ (около 1 млн. лет) (Laugel, 1862). Позднейшие исследования показали, что описанные Логелем остатки относятся к трем разным видам оленей (Heintz, Poplin, 1981). Так как единственным изображенным остатком был М² (Laugel, 1862: рис. 1, стр. 721), безусловно относящийся к лосю, было решено считать именно его типом вида *carnutorum* и отнести этот вид к роду *Alces* (Heintz, Poplin, 1981).

В 1874 г. Р. Джонсон (Johnson, 1874) описал новый вид ископаемого лоса *Cervus latifrons*. К этому виду впоследствии было отнесено наибольшее число находок ископаемых лосей.

В 1886-1887 гг. Б. Докинс отнес описанного Джонсоном оленя и еще пять новых находок к роду *Alces* – *Alces latifrons* (Dawkins, 1887). Длина штанг двух рогов (Dawkins, 1887: Table I - 1-5), намного превышала таковую экземпляров Джонсона, но этот признак автор не посчитал систематически значимым. Э. Т. Ньютон (Newton, 1891) впервые выдвинул предположение о том, что большая длина штанг рогов некоторых ископаемых лосей может быть свидетельством их таксономической самостоятельности.

В самом конце XIX, начале XX века стали поступать сообщения о находках *Alces latifrons* в континентальной Европе (Kinkelin, 1889; Pohlig, 1892; Wüst, 1900; Pavlow, 1906; Freudenberg, 1914; Soergel, 1914) и в Западной Сибири (Pavlow, 1906). К настоящему времени в Евразии известно уже не менее 70 местонахождений лосей, относимых к виду *latifrons*.

В 1920 г. А. Портис без описания и сравнения выделил новый подрод *Praealces*, в составе

рода *Cervus*, рекомбинировав *Alces latifrons* в *Cervus (Praelces) latifrons* (Portis, 1920: 137). Название Портиса не прижилось, так как не было достаточно обосновано, хотя изредка встречается в работах (Kahlke, 1956; Kurtén, 1968; Стратиграфия СССР, 1982).

А. Аццароли (Azzaroli, 1952) описал новый род и вид *Libralces gallicus* из верхнеплиоценовых отложений местонахождения Сенез на юге Франции.

К *Libralces gallicus* был отнесен ряд находок из нескольких местонахождений Норфолка, Великобритания (Azzaroli, 1952, 1953). Аццароли обратил внимание на значительную дифференциацию размеров и морфологии древнейших лосей. Самые мелкие остатки лосеобразных из Норфолка им были отнесены к новому виду *Libralces minor*. Остатки лося, более крупного, чем голотип из Сенеза, Аццароли отнес к новому виду *Libralces reynoldsi* (Azzaroli, 1953). Позднее первый вид был признан синонимом *Libralces gallicus*, а второй - *Alces latifrons* (Kahlke, 1956; Azzaroli, 1979).

Значительный вклад в изучение *Alcini* внес Х. Д. Кальке. Он описал большую серию важнейших материалов из плейстоценовых местонахождений Германии - Зюссенборн, Мосбах, Фойгштедт, Эрингсдорф, Таубах и Унтермассфельд (Kahlke, 1956-59; 1958; 1960b; 1965; 1969; 1975; 1977; 2001). Кальке, вслед за Зоргелем (Soergel, 1914) и Ньютоном (Newton, 1903), заметил, что длина штанги и величина лопаты досреднеплейстоценовых лосей сильно варьирует, от чрезвычайно длинноштангового морфотипа с относительно небольшой лопатой до более короткоштангового морфотипа с лопатой большего размера. Кальке решил, что размер и геометрия рогов изменялись с течением времени и слабо зависели от экологии. Таким образом в 50-60е годы появилась предпосылка к использованию остатков лосеобразных для стратиграфии. По четырем формам лосей: *Alces gallicus*, длинноштанговой форме *Alces latifrons*, короткоштанговой форме *Alces latifrons* и современному лосю *Alces alces* можно было расчленять конец плиоцена и плейстоцен на биохроны, границы которых на тот момент были еще очень неопределенными.

Н. К. Верещагин по фрагменту лобной кости из эоплейстоценовых отложений Таманского полуострова (карьер Цимбал) описал новый род и вид *Tamanalces caucasicus* (Верещагин, 1957). Недавно было показано, что он не имеет отношения к *Alcini*, являясь видом рода *Megaceroides* (Croitor, 2005).

В 1965 г. из среднеплейстоценовых отложений Алдана был описан рог еще одной формы лося *Alces latifrons postremus* (Вангенгейм, Флеров, 1965). Авторы указывали, что по пропорциям штанги, форме и строению лопаты рога этот лось не отличался от *Cervalces latifrons*, но был гораздо мельче. По строению и времени существования лось-постремус мог бы претендовать на роль переходной формы между *Alces latifrons* и *Alces alces*. Позднее многочисленные остатки этого лося были найдены на Камчатке (Васьковский, 1966), Алдане (Русанов, 1968), Колымской низменности (Шер, 1971), р. Адыче (Котов, 1974), в дельте Лены (Лазарев, Томская, 1987), и в Западной Сибири (Форонова, 1974). Сообщалось также о находках *Alces postremus* в Западной Европе, в местонахождениях Таубах и Веймар-Эрингсдорф (Kahlke, 1975, 1977), хотя, по строению рогов лоси из Таубаха и Веймар-Эрингсдорфа были более продвинутыми, чем тип *A. postremus*. Кроме того, слои Таубаха и Веймар-Эрингсдорфа, в которых были найдены остатки лосей, несколько моложе осадков, в которых был найден тип *A. latifrons postremus*.

Из раннеплиоценовых отложений Косякинского карьера (Ставрополье, Северный Кавказ) был описан новый род и вид оленя, близкого к лосям, *Pseudalces mirandus* (Флеров, 1962; Флеров и Шевырева, 1963). Несмотря на ряд признаков, сближающих этого оленя с представителями *Alcini*, степень их родства оценивается по-разному. Часть исследователей (Флеров, Шевырева, 1963; Heintz, Poplin, 1981) считают ложнолося из Косякино ближе к группе *Eucladoceros*. Другие (Vislobokova, 1986) относят *P. mirandus* к *Alcini*. *P. mirandus* мог бы претендовать на роль таксона, близкого к предковой форме лосеобразных.

В 60-70-е годы были получены материалы, характеризующие эволюцию лосеобразных в Восточной Сибири (Вангенгейм, 1961; Вангенгейм, Флеров, 1965; Шер, 1971, 1986). Было высказано предположение, что развитие лосей в этом регионе по сравнению с Европой происходило в целом однотипно и синхронно.

Дальнейшее изучение ископаемых *Alcini* состояло в накоплении обширных материалов из уже известных и новых местонахождений и углублении знаний о таксономии, систематике, эволюции, палеобиогеографии и палеоэкологии лосей.

Большинство исследователей принимает следующие таксоны: *Cervalces gallicus*, *Cervalces carnutorum*, *Cervalces latifrons*, *Cervalces latifrons postremus*, *Alces brevirostris*, *Alces alces* и *Cervalces scotti*. Авторами, рассматривавшими историю лосеобразных в целом, было предложено не менее девяти вариантов филогений *Alcini*, не считая модификаций, имеющих непринципиальные отличия (рис. 1 приложения). Сопоставление этих схем показывает, насколько по-разному исследователи понимали историю развития группы.

И. А. Вислобокова предложила две гипотезы происхождения лосеобразных – непосредственно от азиатских плезиоморфных миоценовых оленей дремотериин (триба *Dremotheriini*) в результате раннемиоценовой радиации, которая привела к образованию всех современных групп оленей (Вислобокова, 1990а) или позже, от миоценовых американски бластомерицин (триба *Blasomerycini*) (Вислобокова, 1990б).

Наиболее дискуссионными в настоящее время представляются следующие проблемы палеонтологии лосеобразных:

1. Происхождение лосей.
2. Положение лосей в системе Cervidae.
3. Родовой статус видов лосей.
4. Количество современных и ископаемых видов лосей.
5. Синхронность эволюции *Alcini* в Европе, Азии и на севере Северной Америки.
6. Хронологические рубежи существования видов *Alcini*.
7. Была ли эволюция лосеобразных постепенной или скачкообразной.
8. Причины формообразования лосеобразных.
9. Время проникновения лосеобразных в Северную Америку, происходило ли это однократно.
10. Интенсивность трансберингийского обмена *Alcini*.
11. Стратиграфическое значение лосеобразных.

Настоящее исследование позволило в той или иной степени приблизиться к решению проблем 1, 3-9 и 11.

1.3 Кариотипические и молекулярно-генетические исследования. Число хромосом у лосей в Европе и Западной Сибири (к западу от Енисея) меньше, чем у лосей в Северной Америке, Восточной Сибири и на Дальнем Востоке, что позволило рассматривать североамериканско-азиатских и европейских лосей в качестве самостоятельных полувидов (Groves, Grubb, 1987) или видов *A. alces* и *A. americanus* (Boeskorov, 1997). Морфологические отличия подтверждают самостоятельность этих видов (Флеров, 1934; Боескоров, 1998, 2001; Боескоров, Пузаченко, 2001), причем, *A. americanus* может быть исходной формой по отношению к *A. alces* (Боескоров, 2001).

Исследования ДНК по данным некоторых авторов (Mikko, Andersson, 1995; Udina, Danilkin, 1998; Удина и др., 2001) подтверждают генетическую дивергенцию европейских и американских лосей. При этом отмечается, что Восточная Сибирь и Дальний Восток были наиболее близки к месту происхождения и формообразования современных лосей (Удина и др., 2001). Анализ вариабельности ДНК показал, что популяция лосей расширилась дважды – во время последнего интерстадиала позднего неоплейстоцена и в начале голоцене.

Глава II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

2.1. Материал. Материалом для исследования послужили более четырехсот остатков *Alcini*, собранных автором и коллегами-геологами в 1996-2009 гг. на Приморских низменностях Якутии (р. Яна, берега пролива Дмитрия Лаптева, р. Индигирка, р. Колыма) и в Туоастахской впадине (р. Адыча, Якутия). Новые сборы позволили впервые для этого региона выявить все звенья филогенетической линии *Cervalces-Alces* с конца эоплейстоцена до настоящего времени. Некоторые значимые для таксономии и систематики материалы были собраны *in situ*, что имело большое значение для реализации стратиграфического потенциала группы. Среди очень важных находок стоит отметить часть скелета *Cervalces amplicontus* sp. nov. из эоплейстоценовых слоев местонахождения Ледяная гора в низовьях р. Яны и сброшенный рог *Cervalces alaskensis* с сохранившимся большим фрагментом лопаты из нижнего неоплейстоцена местонахождения Улахан-Суллар (р. Адыча, Туоастахская впадина).

Для таксономической ревизии лосеобразных были изучены важнейшие собрания их остатков из местонахождений: Тирасполь (Приднестровье), Ливенцовка (Приазовье), Куруксай (Таджикистан), Косякино (Ставрополье), Зюссенборн, Фойгштедт, Унтермасфельд, Таубах, Эрингсдорф (Тюрингия, Центральная Германия), Алдан (Центральная Якутия), Чукочья (Северная Якутия). В музеях Вашингтона, Нью-Йорка и Фэрбенкса были изучены значительные палеонтологические материалы по ископаемым лосям Северной Америки.

Всего было просмотрено около 700 ископаемых остатков, принадлежащих 11 формам *Alcini*, относящимся к родам *Cervalces* и *Alces*. Проведено не менее 4000 измерений различных элементов скелета.

Изменчивость современных лосей была изучена на серийном материале из Ленинградской области, Приуралья, Восточной Сибири и Севера Северной Америки, всего 45 скелетов, 110 черепов, 230 зубных рядов и отдельных зубов.

2.2. Методика промеров и номенклатура элементов скелета. Промеры костей выполнены по модифицированной методике А. Дриш (Driesch, 1976). Важнейшим таксономическим признаком лосеобразных являются пропорции и размеры штанги рога. Обычно измеряют обхват и/или диаметр штанги перед розеткой, в средней части штанги и перед началом лопаты, а также длину штанги до начала лопаты (элементы рога показаны на рис. 1). Иногда измеряют длину сохранившегося фрагмента рога и размеры различных элементов лопаты (длину отростков, толщину лопаты в разных местах).

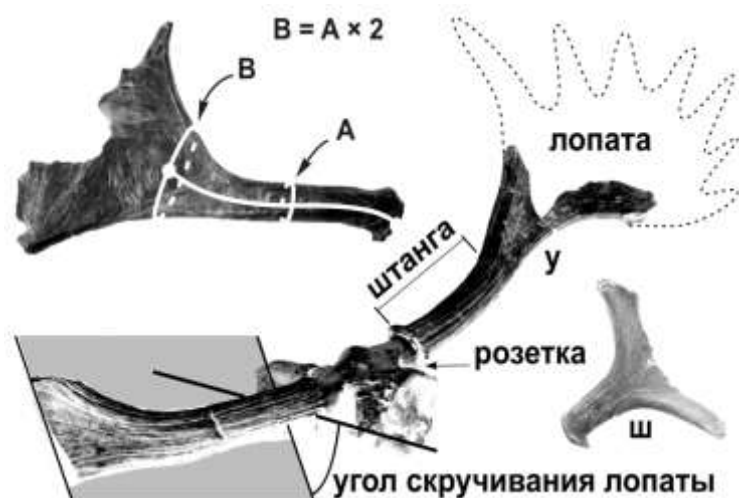


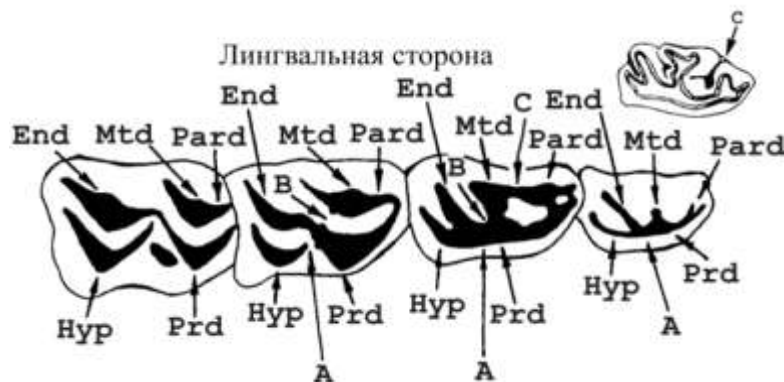
Рис. 1. Название элементов рога, схема промеров длины штанги рога и угла скручивания плоско-сти лопаты относительно длинной оси черепа

А – обхват в середине штанги; В – обхват рога в месте его удвоения; С – длина штанги рога от ее начала до места, где обхват увеличивается вдвое; у – узкое начало лопаты (*Cervalces*); ш – широкое начало лопаты (*Alces*)

Эмпирически было установлено, что наиболее воспроизводимые результаты дают промеры, выполняемые по видоизмененной методике Чачера и Пинсофа (Churcher, Pinsof, 1988). Согласно этой методике длина штанги рога (рис. 1 «С») определяется как расстояние от

проксимального конца штанги до той части начала лопаты, где обхват равен двум обхватам в средней части штанги (рис. 1 «А»).

Номенклатура морфологических элементов нижних зубов лося показана на рисунке 2.



ис. 2.
Номенклатура
элементов зубов
лося

Prd – протоконид; Mtd – метаконид;
Pard – параконид; Hyp – гипоконид;
End – энтоконид; А – соединение
гипоконида с протоконидом; В –
соединение протоконида с метаконидом;
С – вторая долинка на P₃ (отдельно

показан P₃ с открытой второй долинкой)

2.3. Признаки элементов скелета, использованные для таксономии и систематики. В данном разделе рассмотрены признаки, используемые для таксономии и систематики *Alcini*. Поиск этих признаков осуществлялся с помощью эволюционно-морфологического и сравнительно-морфологического методов с учётом изменчивости. Эволюционно-морфологический метод состоит в выявлении морфологических отличий между современными и самыми ранними формами. Сравнительно-морфологический метод основан на выявлении параллельных тенденций в развитии отдельных признаков и целых морфофункциональных систем в родственных группах млекопитающих. Особенно ценен этот метод для исследования ранних *Alcini*, имевших более генерализованное "оленеобразное" строение.

В результате были отобраны следующие признаки скелета, пригодные для систематики ископаемых *Alcini* – **череп**: высота и ширина черепа, длин роострума, ширина носового входа, вздутость верхней части носового входа, длина носовых костей, контакт носовой кости с резцовой, верхние клыки, положение глазниц, шов на внешней поверхности верхнечелюстной кости в месте прикрепления носового отростка резцовой (межчелюстной) кости к носовой кости; **нижняя челюсть**: диастема нижней челюсти, угол между телом нижней челюсти и ветвью нижней челюсти; **рога**: отношение длины штанги рога к ее диаметру, форма начала лопаты, S-образная изогнутость штанги, вогнутость основания лопаты, соотношение передней и задней частей лопаты; **зубы**: гипсодонтия, степень моляризации премоляров, степень развития добавочных лабиальных столбиков, следы складки протоконида, отношение длины ряда премоляров к длине ряда моляров; **кости посткраниального скелета**: относительная длина конечностей, отношение проксимальных отделов конечностей к дистальным, пропорции корпуса, относительная длина шеи, форма фасетки малеолярной кости астрагала, форма внешней части нижнего блока астрагала, форма пяточной фасетки астрагала, расстояние между краями нижних фасеток астрагала, выступ упора астрагала пяточной кости, форма верхней поверхности упора астрагала пяточной кости, угол выреза проксимального сустава тibia, угол фасетки проксимального сустава тibia, угол врезки для локтевой кости, впадина полулунного выреза локтевой кости, форма суставов и фасеток метакарпа и карпале.

Глава III. ГЕОЛОГИЯ ВАЖНЕЙШИХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ИСКОПАЕМЫХ ЛОСЕЙ

Остатки ископаемых лосей происходят из 124 плиоцен – плейстоценовых и нескольких сотен голоценовых местонахождений Евразии и Северной Америки. В настоящей главе рассмотрено геологическое строение местонахождений из которых известны типовые экземпляры видов ископаемых лосеобразных (подчеркнуты) и наиболее представительные остатки *Alcini* (рис. 3): Западная и Центральная Европа – Сенез (вторая половина позднего плиоцена), Сен-Прэ (вторая половина эоплейстоцена), Хэпписбург (конец раннего неоплейстоцена), Ист Рантон (первая половина позднего плиоцена), Мосбах (конец эоплейстоцена – ранний неоплейстоцен), Зюссенборн (ранний неоплейстоцен), Унтермассфельд (вторая половина эоплейстоцена); Восточная Европа – Тирасполь (первая половина раннего неоплейстоцена), Ливенцовка (первая половина позднего плиоцена); Средняя Азия – Куруксай (первая половина позднего плиоцена); восток Северной Азии – Ледяная Гора (самый конец эоплейстоцена – конец среднего неоплейстоцена), Мамонтова Гора, Тандинское обнажение, Чукочья 24 (самый конец эоплейстоцена – ранний неоплейстоцен), Улахан-Суллар (ранний неоплейстоцен – конец среднего неоплейстоцена), Оскордох (эоплейстоцен – голоцен), Святой Нос (ранний неоплейстоцен – средний неоплейстоцен). Особенно подробно разобраны разрезы, в изучении которых автор принимал личное участие (Ледяная Гора, Улахан-Суллар, Оскордох, Святой Нос, Чукочья 24). Для каждого разреза приводится описание, списки фауны, положение костеносных уровней и данные абсолютной геохронологии (если имеются). Конечным этапом работы была корреляция местонахождений ископаемых *Alcini* Евразии и Северной Америки (рис. 2 приложения).

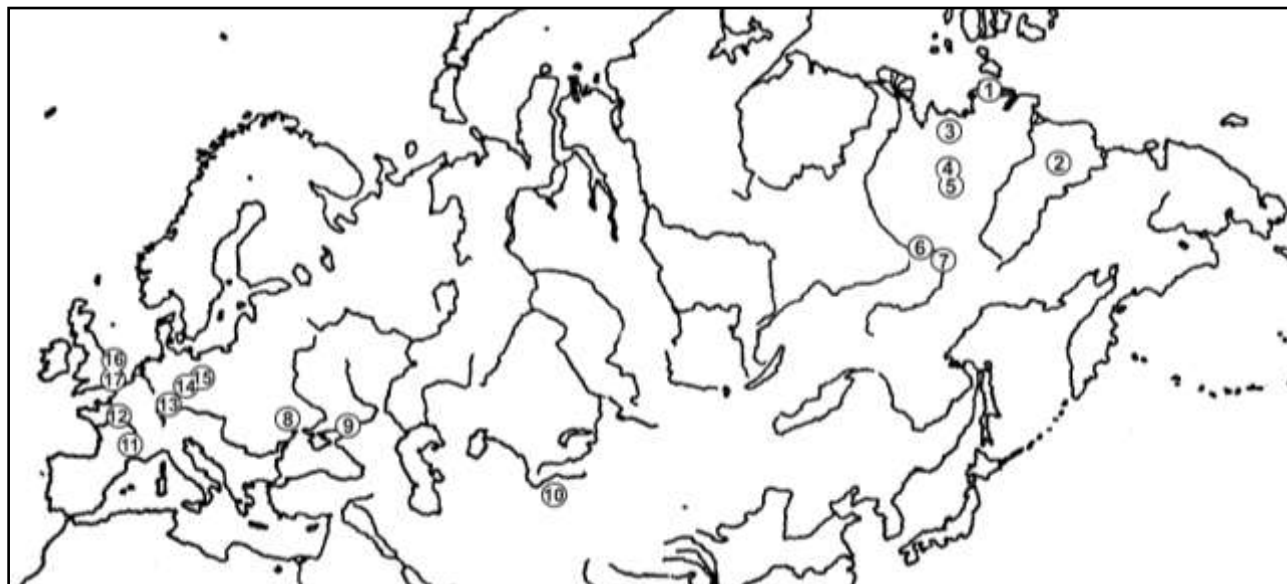


Рис. 3. Положение важнейших местонахождений ископаемых лосеобразных Евразии
1 – Ойогос-Яр; 2 – Чукочья 24; 3 – Ледяная Гора; 4 – Улахан-Суллар; 5 – Оскордох;
6 - Тандинское обнажение; 7 – Мамонтова Гора; 8 – Колкотова балка (Тирасполь);
9 - Ливенцовка; 10 – Куруксай; 11 – Сенез; 12 – Сен-Прэ; 13 – Мосбах; 14 - Унтермассфельд;
15 – Зюссенборн; 16 – Ист-Рантон; 17 – Хэпписбург

Глава IV. ИЗМЕНЧИВОСТЬ СКЕЛЕТА ЛОСЕЙ

Оценка изменчивости таксономических признаков ископаемых *Alcini* затруднена редкой встречаемостью и гетерохронностью их остатков. Компенсировать отсутствие этих данных помогает изучение изменчивости современных представителей трибы. Априори предполагается, что границы изменчивости изучаемых морфологических структур современных лосей примерно соответствуют таковым у ископаемых представителей лосеобразных.

4.1 Изменчивость эволюционно значимых признаков нижних премоляров. В ходе эволюции премоляры оленей усложнялись, становясь более похожими на моляры (Heintz, 1970; Вислобокова, 1990а). Изучение этого процесса, называемого моляризацией, в филетической линии лосеобразных позволяет выделить структуры, длительное время испытывающие однонаправленные преобразования: увеличение лингвальных конидов, разрастание лопастей, идущих вперед и назад от метаконида, прогрессирующая утрата связей протоконида с метаконидом и протоконида с гипоконидом. Такие структуры можно назвать эволюционно значимыми признаками. Изучение изменчивости этих признаков на современном материале (105 зубных рядов современного восточноевропейского лося *Alces alces* из Приуралья [Печеро-Ильчского государственного заповедника] и центра Русской равнины [Мордовского, Приокско-Терасского и Окского государственных заповедников]) позволило зафиксировать морфотип, преобладающий у современных лосей, а также установить амплитуду изменчивости для более уверенной классификации ископаемых *Alcini* по зубам. Также удалось оценить частоту встречаемости у современных *Alcini* одного из важных, но малоизученных таксономических признаков ископаемых лосей - закрытия второй долилки P₃.

Изучение изменчивости участвующих в моляризации структур предкоренных зубов современного лося показало, что в настоящее время продолжается процесс, происходивший во всех группах оленей на протяжении более чем 30 млн. лет. На частоту встречаемости признаков, участвующих в моляризации, влияет степень адаптивной значимости этих признаков.

4.2. Изменчивость черепа *Alces*. Исследования 118 черепов из различных районов Евразии и Северной Америки полностью подтвердили раннее сделанные выводы. Кроме абсолютных размеров, наиболее вариабельной является относительная длина роstralной части черепа и строение носовых отростков резцовой кости. Абсолютные размеры черепа и относительные размеры роstrума лося увеличиваются в Евразии к востоку и северо-востоку, а в Америке к западу и северо-западу (Боескоров, Пузаченко, 2001а). Различия в строение резцовой кости соответствуют географическим границам распространения *A. alces* и *A. americanus*.

Обнаружен не обсуждавшийся ранее признак, подтверждающий филетическую связь между *Cervalces* и *Alces*. Этим признаком является шов, иногда встречающийся на внешней поверхности верхней части межчелюстной кости черепа *Alces*. У поздннеоплейстоценовых европейских *Alces* (n = 15) шов на межчелюстной кости встречается в 10 % случаев, у ископаемых *Alces americanus* (n = 8) в 45% случаев; у современных *A. americanus* (n = 16) в 19 % случаев, а у *A. alces* (n = 79) не встречается совсем. Наличие шва на межчелюстной кости является атавизмом, доказывая наличие в рецессивном состоянии признаков более ранних форм. По наличию и развитию этого признака можно предположить, что уже в конце плейстоцена началась дивергенция внутри рода *Alces*, что привело, в конечном счете, к

ответвлению *Alces alces* от *Alces americanus*. Эти выводы вполне согласуются с результатами других морфологических а также молекулярно-генетических исследований.

4.3. Изменчивость костей посткrania. Всего было изучено 16 скелетов и 40 отдельных костей современных лосей разного индивидуального возраста. Материал происходит из Восточной Европы (Ленинградской области), Восточной Сибири и с Дальнего Востока. Обнаружена большая вариабельность некоторых признаков, предлагавшихся ранее для систематики ископаемых лосеобразных. Выявлен ряд признаков посткrania современных лосей, не перекрывающихся с соответствующими признаками *Cervalces*. Изменчивость всех этих признаков не имеет явно выраженной аллометрической природы, что делает их особо ценными для диагностики относительно мелких современных лосей и крупных видов *Cervalces*.

Глава V. ОПИСАНИЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА

В работе приводится описание следующих таксонов:

ОТРЯД ARTIODACTYLA Owen, 1848
ПОДОТРЯД RUMINANTIA Scopoli, 1777
СЕМЕЙСТВО CERVIDAE Goldfuss, 1820
ПОДСЕМЕЙСТВО CAPREOLINAE Brookes, 1828
Триба *Alcini* Simpson, 1945

Род *Cervalces* Scott, 1885

Подрод *Cervalces (Libralces)* Azzaroli, 1983

Cervalces (Libralces) minor (Azzaroli, 1952) – первая половина позднего плиоцена Европы и Средней Азии

Libralces sp.: Байгушева, 1971, с. 25;

Libralces cf. *gallicus*: Vislobokova, 1986, с. 240, рис. 1, 2.

Libralces sp., Байгушева: 1982, с. 9-10.

Libralces gallicus: Никольский, Титов, 2002, с. 92-98.

Cervalces (Libralces) gallicus (Azzaroli, 1952) – вторая половина позднего плиоцена Европы

Alces latifrons: Reynolds, 1934, с. 12 (pars.), рис. 7.

Libralces gallicus: Apostol, 1972, с. 434, рис. 7-10.

Cervalces (Libralces) sp. – первая половина эоплейстоцена Восточной Европы и Западной Сибири

Cervalces (Libralces) carnutorum (Laugel, 1862) – вторая половина эоплейстоцена Европы

Megaceros carnutorum: Laugel, 1862, стр. 712, фиг. 1.

Alces carnutorum: Heintz et Poplin, 1981, с. 107-110, фиг. 1, 2.

Alces carnutorum: Kahlke, 1995; Kahlke, 1997.

Alces carnutorum: Kahlke, 2001, с. 470-471, таблица 73, рис. 1, 2.

Подрод *Latifrons* subgen. nov.

Cervalces (Latifrons) amplicontus species nova – самый конец эоплейстоцена Европы и Берингии

Alces latifrons: Kahlke, 1956, с. 1-7 (pars), табл. 3.

Alces latifrons: Kahlke, 1960, с. 12-22 (pars), табл. I, 2.

Alces aff. *latifrons*: Шер, 1971, с. 196-206 (pars), рис. 29, табл. XIV рис. 2-4.

Cervalces (Latifrons) aff. amplicontus – граница эоплейстоцена и неоплейстоцена
Восточной Сибири

Alces aff. *latifrons*: Шер, 1971, с. 196-206 (pars), рис. 29, табл. XIV рис. 2-4.

Cervalces (Latifrons) alaskensis Frick, 1937 – первая половина раннего неоплейстоцена
Северной Евразии и севера Северной Америки

Alces latifrons: Павлова, 1925, с. 7-11, табл. 1: рис. 1, 1а, 2, 2а, 3.

Alces latifrons: Павлова, 1925, с. 22.

Alces latifrons: Reynolds, 1934, рис. 6А.

Cervalces alaskensis (pars): Frick, 1937, с. 199-203, рис. 19В.

Alces latifrons: Kahlke, 1956, с. 1-7 (pars), прорисовка 1, 2, 3, 4, табл. 1, 2, 4, 5.

Alces latifrons: Вангенгейм, 1961, с. 97, фиг. 44, 45.

Cervalces (Latifrons) latifrons (Johnson, 1874) – конец раннего неоплейстоцена Северной
Евразии и Берингии

Cervus latifrons: Johnson, 1874, с. 1-4, табл. 1.

Cervalces (Latifrons) sp. – первая половина среднего неоплейстоцена Берингии

Alces latifrons postremus: Vangengeim et Flerow, 1965, 166-167, рис. 1.

Cervalces scotti (pars): Боескоров, 2001, с. 79-84, рис. 276; 28б.

Cervalces latifrons postremus (pars): Боескоров, 2001, 73-78, рис. 23; 24а, б, в-е;

25а, б.

Подрод *Cervalces Azzaroli, 1983*

Cervalces (Cervalces) scotti (Lydekker, 1898) – конец неоплейстоцена – начало голоцена
центральных районов Северной Америки

Cervalces americanus Scott, 1885.

Alces scotti: Lydekker, 1898.

Cervalces scotti: A. Hibbard, 1958, с. 33-36, табл. I: рис. 1, 2.

Cervalces scotti: McDonald, 1989, с. 349-356, рис. 1, 2.

Cervalces scotti: Farlow, McClain, 1996, с. 322-330, рис. 2.

Род *Alces Gray, 1821*

Alces sp. – начало неоплейстоцена Евразии

Alces americanus (Clinton, 1822) – поздний неоплейстоцен Евразии и Берингийская
Северной Америки, голоцен-ныне Северной Америки,
Восточной Сибири, Дальнего Востока и Западной Сибири к
востоку от Енисея

Alces machlis: Newton, 1903, с. 80-88, табл. V, рис. 1-4.

Alces americanus: Боескоров, Пузаченко, 2001, с. 97-110.

Alces alces (Linnaeus, 1758) – самый конец неоплейстоцена - голоцен Европы и Западной
Сибири к западу от Енисея

Alces alces: Боескоров, Пузаченко, 2001, с. 97-110.

Глава VI. ЭВОЛЮЦИЯ, ФИЛОГЕНИЯ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЛОСЕЙ

6.1. О происхождении лосеобразных. Первые, безусловно относящиеся к *Alcini*, позднеплиоценовые олени, *Cervalces minor*, уже обладали признаками, выделяющими эту группу в системе семейства Cervidae. Высокая специализация могла быть достигнута только в результате длительного периода развития, который слабо представлен в палеонтологической летописи. По-видимому, ближе всего к предковой форме лосеобразных стоят азиатские олени рода *Pavlodaria* Vislobokova, 1980, из позднемиоценового местонахождения Гусиный перелет на Иртыше у г. Павлодар, Казахстан. Как и лоси, павлодария относится к группе американских оленей (Вислобокова, 1980), формально обозначаемой как подсемейство Odocoileinae Росоцк, 1923, или Carceolinae Brookes, 1828. Учитывая вероятность происхождения непосредственных предков лосей (которые пока не найдены) от оленей, близкородственных азиатским *Pavlodaria* и факт находки остатков оленей, близких к лосям, в среднем плиоцене Забайкалья (Удунга), растет уверенность, что корни *Alcini* следует искать в Азии.

6.2. Лосеобразные позднего плиоцена и плейстоцена Евразии. Изучение обширного нового материала по лосеобразным Азии, и ревизия старых находок позволили пересмотреть объем уже известных таксонов и выделить новые. Ревизия группы и более детальная стратиграфическая атрибуция известных и вновь выявленных морфотипов выявили существенно более подробный таксономический ряд эволюционных форм *Alcini*, чем это представлялось ранее: *Cervalces (Libralces) minor* (Azzaroli) [первая половина позднего плиоцена]; *Cervalces (Libralces) gallicus* (Azzaroli) [вторая половина позднего плиоцена]; *Cervalces (Libralces) sp.* [первая половина эоплейстоцена]; *Cervalces (Libralces) carnutorum* (Laugel) [вторая половина эоплейстоцена]; *Cervalces (Latifrons) amplicontus sp. nov.* [самый конец эоплейстоцена]; *Cervalces (Latifrons) alaskensis* (Frick) [первая половина раннего неоплейстоцена]; *Cervalces (Latifrons) latifrons* (Johnson) [самый конец раннего неоплейстоцена]; *Cervalces (Latifrons) sp.* [начало среднего неоплейстоцена]; *Alces brevirostris* Kretzoi [середина среднего неоплейстоцена]; *Alces americanus* (Clinton) [поздний неоплейстоцен-ныне]; *Alces alces* (L.) [голоцен].

На протяжении большей части эоплейстоцена остатки лосеобразных встречаются редко, однако по ним все же можно проследить постепенную эволюцию *Alcini*. В первой половине эоплейстоцена происходило небольшое постепенное увеличение скелета оленелосей, при этом относительная длина штанги рога слегка сократилась. Обозначившаяся в начале эоплейстоцена тенденция продолжилась в середине и конце эоплейстоцена. Единственная пока находка *Cervalces (Libralces) sp.* – штанга рога из Саркела на Нижнем Дону фиксирует новый эволюционный уровень, характерный для середины эоплейстоцена. Ближе к концу эоплейстоцена по крайней мере по Европейской части ареала распространилась более продвинутая форма – *Cervalces (Libralces) carnutorum*.

До сих пор находки лосеобразных из отложений финального эоплейстоцена, раннего неоплейстоцена и начала среднего неоплейстоцена относили к одному виду *latifrons* в составе родов *Alces* или *Cervalces*. Анализ стратиграфического распространения морфотипов показал, что в это время существовало несколько сменяющих друг друга форм, которые удобно рассматривать в качестве хроновидов подрода *Cervalces (Latifrons)*: *Cervalces (Latifrons) amplicontus sp. nov.* – *Cervalces (Latifrons) alaskensis* – *Cervalces (Latifrons) latifrons* – *Cervalces (Latifrons) sp.*

На рубеже эоплейстоцена и неоплейстоцена начали происходить серьезные изменения морфологии лосеобразных. Размеры представителей *Alcini* этого периода резко выросли, достигнув максимальных значений за всю историю трибы, причем скелет оставался довольно

грацильным. Именно на этом рубеже резко усилилась тенденция, наблюдавшаяся особенно отчетливо в последующей истории лосеобразных – штанга рога стала сокращаться при одновременном увеличении лопаты, конечности удлиняться, шея укорачиваться, премоляры моляризоваться (большая часть P_3 имеет уже закрытую вторую долинку), ростральная часть черепа удлиняться, высота черепа увеличиваться. Изменялись и другие, функционально сопряженные с названными признаки. Существенные морфологические и морфометрические отличия лосеобразных рассматриваемого периода потребовали выделения нового вида *Cervalces (Latifrons) amplicontus* sp. nov.

Кроме крупных морфологических преобразований, заметным событием в истории *Alcini* рубежа эоплейстоцена и неоплейстоцена стало быстрое расширение ареала на восток. Остатки *C. amplicontus* найдены не только в Европе, на Урале но и, впервые, в Восточной Сибири. Повидимому тогда же, на рубеже эоплейстоцена и неоплейстоцена, лосеобразные впервые проникли в Северную Америку. Об этом свидетельствует находка из местонахождения Олд Кроу 8, Канада, морфотипа *C. amplicontus*.

В начале раннего неоплейстоцена *C. amplicontus* по всему огромному ареалу сменяется *Cervalces (Latifrons) alaskensis*. Эта форма известна по многочисленным находкам рогов и костей посткrania из нескольких десятков местонахождений по всей северной Евразии. Полностью этот морфотип на генетическом уровне не исчезает и у более поздних лосеобразных, он все еще встречается в небольших количествах у поздннеоплейстоценовых, голоценовых и современных *Alces*.

В самом конце раннего неоплейстоцена появляется *Cervalces (Latifrons) latifrons*. Географически *C. latifrons* был распространен так же широко, как и *C. alaskensis*.

Средннеоплейстоценовый период развития *Alcini* – наиболее сложный для изучения, но, в то же время, один из самых важных, так как в это время происходила трансформация рода *Cervalces* в род *Alces*. Различия между последними *Cervalces* и первыми *Alces* размыты, а стратиграфическое положение наиболее ценных находок средннеоплейстоценовых лосей известно недостаточно точно.

По-видимому, ключевое значение для восстановления истории средннеоплейстоценовых лосей имеют три находки, фиксирующие переход от *Cervalces* к *Alces*, геологический возраст которых известен точнее: *Cervalces (Latifrons)* sp. из нижне-средннеоплейстоценовых отложений местонахождения Улахан-Суллар (р. Адыча, Восточная Арктика; *Alces brevirostris* из средне-средннеоплейстоценовых отложений пещеры Ордоглюк у д. Солимар, Венгрия (Jánossy, 1969; Vörös, 1985), и *Alces* sp. из верхне-средннеоплейстоценовых осадков Улахан-Суллара.

В конце среднего неоплейстоцена морфологические и морфометрические параметры *Alces* достигают значений крупных современных *Alces americanus*. Это подтверждают находки двух фрагментов рогов лосеобразных из слоя 3 разреза Улахан-Суллар, возраст которого – вторая половина среднего неоплейстоцена. Штанга рога лося из местонахождения Эрингсдорф (Германия), возраст которого – самое начало позднего неоплейстоцена имеет такую же длину, как и у улахан-сулларских лосей *Alces* sp. Таким образом, в среднем неоплейстоцене можно наблюдать смену последовательных стадий развития *Alcini*, морфологическая эволюция которых заключалась в удлинении ростральной части черепа с одновременным укорочением носовых костей – постепенно образовывался столь характерный для современных лосей огромный носовой вход, к которому крепился внушительный хрящевой нос, вмещающий огромный носовой лабиринт. Вторым заметным преобразованием средннеоплейстоценовых лосей стало укорочение штанги рога, которая к концу среднего неоплейстоцена достигла значений, хоть и не минимальных, но встречающихся у современных лосей. Пока все же трудно окончательно провести черту между последними *Cervalces* и первыми *Alces*. Возможно, что какое-то время представители обоих родов в Евразии и берингийской

Северной Америке существовали одновременно (не считая, конечно, внеберингийских североамериканских *Cervalces*, параллельное, но не совместное, существование которых с *Alces* не вызывает сомнений). Ответ на этот вопрос могут дать только находки хорошо датированных черепов и рогов.

Необходимо обратить внимание на давно существующее мнение (Soergel, 1912; Azzaroli, 1953, 1985; Боескоров, 2004) о том, что *Alces* не произошли непосредственно от *Cervalces*, а долгое время существовали параллельно с ними, ответвившись на ранней стадии эволюции *Alcini* от общего с *Cervalces* ствола (рис. 1 приложения). По мнению приверженцев этой гипотезы, *Alces* не могли произойти от *Cervalces*, потому что штанги рогов *Alces* значительно короче. Укорочение штанги рога лосей, по мнению Аццароли и Боескорова, противоречит закону необратимости эволюции Долло, так как раз удлинившись, штанга рога уже не может укоротиться обратно. Рассмотренная в разделе 6.1. главы VI гипотеза происхождения рога лосей снимает основания для выдвинутого Аццароли и Боескоровым предположения. Длинноштанговый рог древнейших лосей произошел из оленеобразного рога вследствие редукции отростков, а не последовательного удлинения штанги, следовательно наблюдающееся в ходе эволюции лосей сокращение длины штанги рога, в том числе и происхождение короткоштангового морфотипа *Alces* из длинноштангового морфотипа *Cervalces*, становится непротиворечивым.

В начале позднего неоплейстоцена Европы (Веймар-Эрингсдорф и Таубах, Германия) и Азии появился лось, размеры и морфология которого не выходили за границы изменчивости современных *Alces*. В настоящее время в Евразии существуют два вида лосей – *Alces alces* и *Alces americanus* с границей ареалов по Енисею. Основным морфологическим отличием этих видов являются длина штанги рога, форма лопаты и строение ростральной части черепа. Для *Alces alces* по сравнению с *Alces americanus* характерны более короткая штанга рога, меньшая не двулопастная лопата рога, более короткая ростральная часть черепа, выклинивающиеся, а не расширяющиеся, носовые отростки резцовой кости; меньшие размеры скелета и меньший размах рогов. Одним из характерных не морфологических критериев дифференциации видов *Alces* является количество хромосом – у *A. alces* их 68, в то время как у *Alces americanus* – 70. Кариологические данные, таким образом, подтверждают морфологические наблюдения – по большинству указанных морфологических признаков *A. alces* выглядит так же более продвинутым, по сравнению с *A. americanus*. Проследить момент разделения этих видов по палеонтологическим данным пока достоверно не удастся. Среди рассмотренных черепов и рогов позднеплейстоценовых лосей Евразии и Северной Америки (n=64), на которых достаточно признаков для видовой диагностики, преобладает морфотип *Alces americanus*, но в европейском материале изредка встречается и *Alces alces*. Таким образом, внутривидовая дивергенция *Alces* началась в позднем неоплейстоцене. Это же подтверждают и молекулярно-генетические данные (Удина и др., 2001; Hundertmark et al., 2002).

6.3. Лосеобразные плейстоцена Северной Америки. Лосеобразные, по-видимому, впервые проникли в Северную Америку приблизительно на границе эоплейстоцена и неоплейстоцена (*Cervalces* cf. *ampliconus*, Олд Кроу, Юкон, Канада). Однако это касается только Берингийской части Нового Света. Древнейшие находки лосеобразных к югу от Лаврентийско-Кордильерского ледникового барьера (Денисон, США и Онтарио, Канада) датируют началом нижнего неоплейстоцена. Так как сведения о стратиграфии вмещающих отложений не ревизованы, нет полной уверенности, что возраст этих осадков установлен верно. В то же время, нет никаких данных, противоречащих гипотезе о синхронности развития *Alcini* в Евразии, поэтому весьма вероятно, что и начальные этапы развития *Cervalces* в Новом Свете происходили так же, как и в Евразии. Следовательно, те редкие находки очень длинноштанговых морфотипов, которые относят к началу неоплейстоцена, по

эволюционному уровню можно считать эквивалентными *Cervalces alaskensis*. В любом случае, невозможно допустить обратимую эволюцию лосей в Новом свете, следовательно мы можем определить, по крайней мере самый поздний предел появления лосеобразных во внеберингийской Америке – начало неоплейстоцена.

Палеонтологический материал показывает, что дальнейшая эволюция *Alcini* в американской части Берингии и во внеберингийской части Нового Света протекала по-разному. Берингийская история американских лосей была тесно связана с Евразией. В Берингии найдены те же морфотипы *Alcini*, которые известны из отложений самого конца эоплейстоцена, неоплейстоцена и голоцена Старого Света: *Cervalces amplicontus* (Олд-Кроу 8, Канада), *Cervalces alaskensis* (окрестности Фэрбенкса, Аляска; Олд-Кроу 42, 18, 64, 112), *Cervalces latifrons* (окрестности Фэрбенкса, Олд-Кроу 16, 22), *Cervalces* sp. (окрестности Фэрбенкса, Олд-Кроу 10, 91), *Cervalces americanus* (Аляска, десятки местонахождений). Это по-видимому означает, что развитие лосей в Евразии и в восточной Берингии происходило одинаково и синхронно. Возможно, что связь между евразийской и американской популяциями лосеобразных на какое-то время прерывалась в результате разрушения берингийского моста суши из-за подъема уровня моря во время потеплений, но такие перерывы вряд ли были продолжительными, так как в этом случае в условиях длительной изоляции должна была произойти дивергенция, которая не наблюдается.

Здесь следует обратить внимание на совершенно уникальный целый череп оленелоса, найденного Фриком в начале 20 века в окрестностях Фэрбенкса вне стратиграфического контекста. Боескоров (2004) определил его как *Cervalces scotti*, однако гораздо более короткая, чем у голотипа *C. scotti* диастема, свидетельствующая о более короткой роstralной части черепа, указывает на большую архаичность оленелоса с Аляски по отношению к оленелосу Скотта. Это наблюдение наводит на мысль о том, что восточнберингийский оленелос является какой-то из поздних форм *Cervalces (Latifrons)*. Наибольшее сходство он обнаруживает с *Cervalces (Latifrons)* sp. из нижней части среднего неоплейстоцена местонахождения Улахан-Суллар (Адыча). В таком случае эта находка заполняет большой пробел в знаниях о строении черепа позднейших *Cervalces (Latifrons)*.

О внеберингийской истории *Alcini* известно по единичным раннеоплейстоценовым *Cervalces* sp. и по многочисленным позднеоплейстоцен-голоценовым находкам *C. (Cervalces) scotti*. Достоверные среднеоплейстоценовые находки неизвестны. Две находки, возраст которых оценивается как раннеоплейстоценовый, представлены штангами рогов. Пропорции штанги и форма начала лопат указывают на равную близость как к поздним *Cervalces (Latifrons)*, так и к позднеоплейстоценовым *Cervalces scotti*. В условиях длительной изоляции ледниками внеберингийские *Cervalces* приобрели ряд новых признаков, не встречающихся у остальных представителей рода, в то же время многие черты строения черепа и посткраниального скелета не претерпели изменений, оставшись на чрезвычайно архаичном уровне развития. В начале голоцена *Cervalces scotti*, последний представитель *Cervalces (Cervalces)*, был полностью замещен проникшим с севера после отступления ледников *Alces americanus*.

6.4. О реконструкции внешнего вида *Cervalces* в связи с проблемой палеоэкологических адаптаций лосеобразных. Считается, что слишком большой размах рогов и вертикальная ориентация плоскости лопаты плейстоценовых оленелосей делали невозможным их обитание в лесу. Детальное изучение материала позволяет считать несостоятельными эти утверждения. Размах рогов ископаемых лосей приближается к таковому у крупных современных лосей, а ориентация и форма лопаты в действительности были приспособлены для свободно перемещаться по лесу.

6.5. Причины формообразования *Alcini*. Знания об изменениях во времени морфологии, размеров и пропорций скелета лосей позволяют сделать некоторые предположения о причинах формообразования.

Формирование специфических черт ранних лосей было реакцией на начавшееся похолодание, так как все первичные морфологические преобразования были полезны для обитания в условиях холодного климата и более эффективной переработки разнообразных жестких кормов.

Около 880 000 лет назад, произошло первое значительное плейстоценовое похолодание (стадия 22 МИС), фиксируемое по многим палеоклиматическим архивам. Реакцией на похолодание было увеличение размеров тела *Alcini* (в летописи появляется максимально крупный представитель трибы – *Cervalces amplicontus* sp. nov.) Именно так многие современные животные, живущие на севере, приспосабливаются к холоду. Объем тела при увеличении линейных размеров растет гораздо быстрее площади поверхности, через которую происходит охлаждение, поэтому животному выгодно увеличивать размеры тела уменьшая удельную теплоотдачу. Дополнительным преимуществом увеличения размеров тела является более эффективная защита от хищников. Впоследствии лосям, очевидно, удалось выработать физиологические и/или поведенческие адаптации, позволявшие бороться с холодом имея не такое гигантское тело (которое трудно было прокормить). Несмотря на то, что в дальнейшей истории были существенные похолодания, вся последующая палеонтологическая летопись лосеобразных демонстрирует последовательное уменьшение размеров *Alcini*.

Второй переломный момент в истории лосеобразных произошел в среднем неоплейстоцене, когда за очень короткое время *Cervalces* превратился в *Alces*. Наиболее заметным преобразованием скелета лося в этот момент было увеличение роstralной части черепа при одновременном сокращении носовых костей. Средний неоплейстоцен отмечен выдающимися по амплитуде похолоданиями. Периоды похолоданий сопровождаются запыленностью атмосферы из-за сильной континентализации климата. Образование наиболее характерной черты лосей, его огромного носа с объемным носовым лабиринтом, является, очевидно, адаптацией к специфическим условиям обитания во время среднелипстоценовых похолоданий.

Итак, позднелипстоцен-плейстоценовая эволюция *Alcini* происходила неравномерно. Периоды плавного развития сменялись скачкообразными изменениями размеров скелета и быстрыми морфологическими преобразованиями (рис. 4), которые совпадали по времени с эпизодами резкого изменения условий среды.

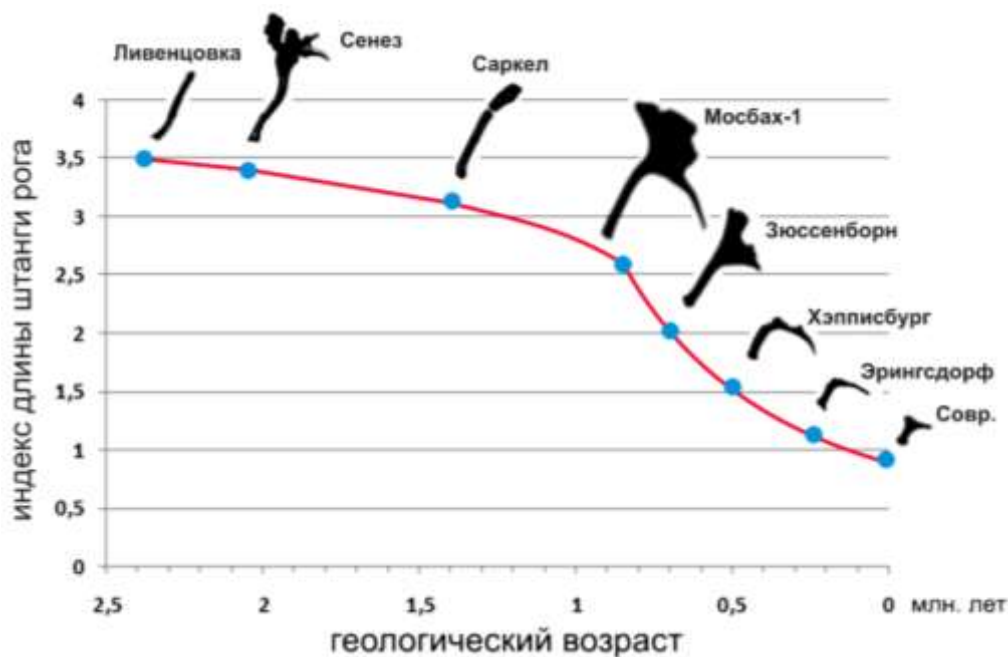


Рис. 4. Зависимость индекса длины штанги рога лосей от геологическо-возраста

6.6. Зависимость морфометрических характеристик скелета лосеобразных от геологического возраста. Уточнение стратиграфического положения форм *Alcini*, фиксирующих этапы эволюции группы позволило найти зависимость морфометрических характеристик скелета лосеобразных от геологического возраста. Для этапа эволюции лосей от 2,5 до 0,8 млн. лет эмпирически найденная зависимость индекса длины штанги рога от геологическо возраста описывается уравнением: $l/s = 0,044e^{1,1242T}$, где l – длина штанги рога, s – окружность штанги рога, e – основание натурального логарифма, а T – геологический возраст образца. Зная значения l и s можно найти геологический возраст находок T : $T = 0,864 \ln(l/s) + 2,7901$. Точность аппроксимации этого уравнения $R^2 = 0,96$.

Начиная, приблизительно, с 800 000 лет тренд резко меняется (рис. 4). Теперь зависимость индекса длины штанги рога от геологическо возраста будет описываться уравнением: $l/s = 0,891e^{1,203T}$, где l – длина штанги рога, s – окружность штанги рога, e – основание натурального логарифма, а T – геологический возраст образца. Зная значения l и s можно найти геологический возраст находки T : $T = 0,823 \ln(l/s) + 0,099$. Точность аппроксимации этого уравнения $R^2 = 0,99$.

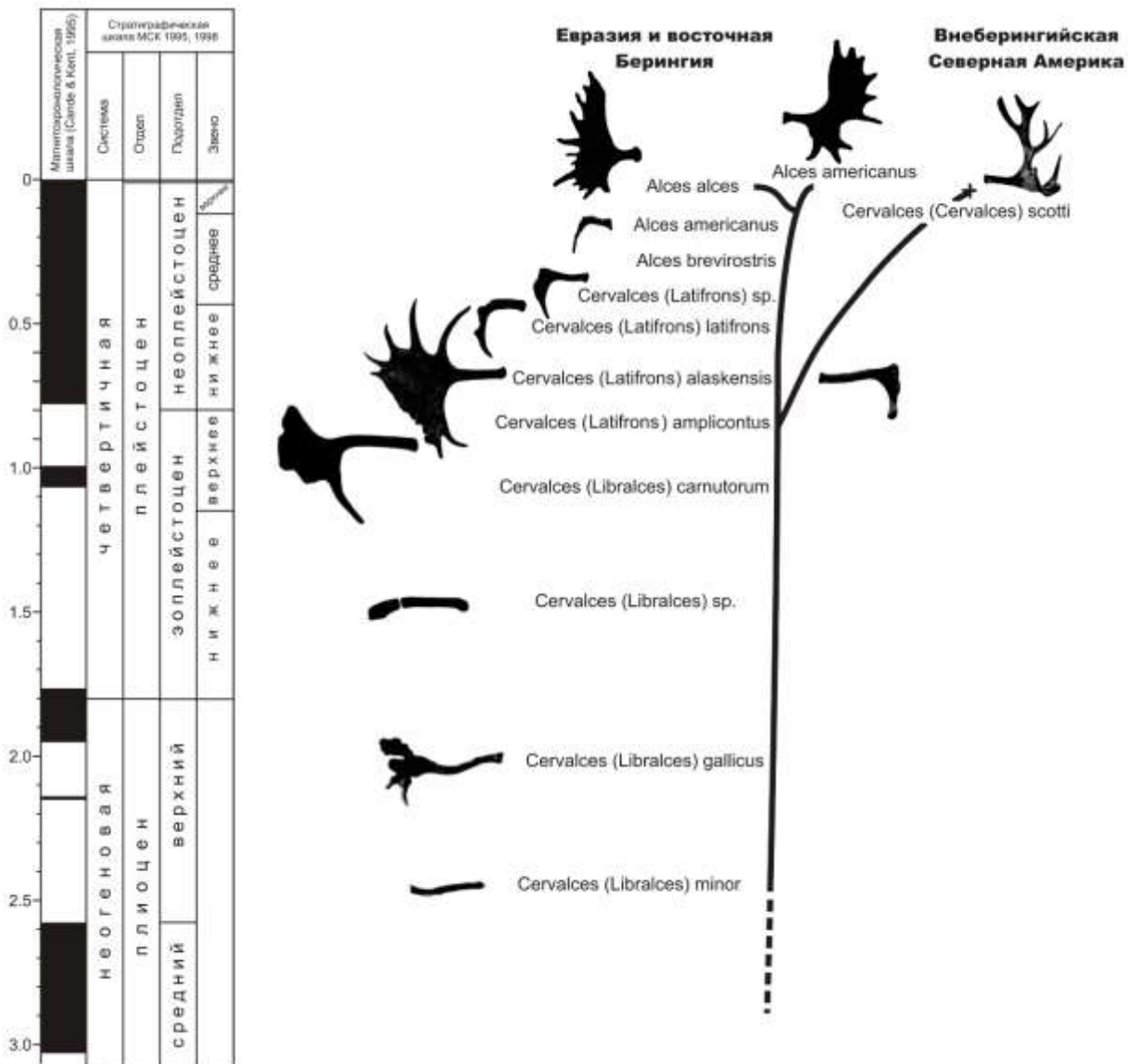


Рис 5. Филогенетическая схема *Alcini*

6.7. Филогения *Alcini*. Полученные данные о распространении морфотипов *Alcini* во времени и пространстве позволяют выстроить более подробную филогению лосеобразных, чем это было возможно ранее. Представляется, что развитие группы в Евразии и в берингийской части Северной Америки происходило монофилетически вплоть до позднего неоплейстоцена. Филетическая линия состоит из хорошо морфологически выраженных хронотаксонов: *Cervalces (Libralces) minor* – *Cervalces (Libralces) gallicus* – *Cervalces (Libralces) sp.* – *Cervalces (Libralces) carnutorum* – *Cervalces (Latifrons) amplicontus sp. nov.* – *Cervalces (Latifrons) alaskensis* – *Cervalces (Latifrons) latifrons* – *Cervalces (Latifrons) sp.* – *Alces brevirostris* – *Alces americanus* – *Alces alces*. На границе эоплейстоцена и неоплейстоцена произошло ответвление от общего ствола филетической линии подрода *Cervalces (Cervalces)*, давшей к началу позднего неоплейстоцена *Cervalces scotti*. Эта филетическая линия формировалась во внеберингийской Северной Америке в условиях изоляции Лаврентийско-Кордильерским ледниковым барьером. В позднем неоплейстоцене наблюдается дивергенция основного ствола *Alcini*, которая привела к ответвлению к началу голоцена независимой ветви *Alces alces*. Филогенетическая схема лосеобразных представлена на рисунке 5.

6.8. Стратиграфическое значение *Alcini*. Изучение нового обширного материала по лосеобразным Северной Азии и переизучение важнейших материалов мировых коллекций, таксономическая ревизия трибы *Alcini*, позволившая выделить несколько новых хорошо диагностируемых таксонов и выяснение последовательности выявленных морфотипов во времени обеспечивают необходимые условия для построения детальной биохронологической шкалы по ископаемым *Alcini*. Биохронологическая шкала, в представлении автора, есть последовательность биохронов, соответствующих времени существования эволюционных таксонов, составляющих филетическую линию. Границы биохронов определяются появлением эволюционных форм. Биохронологическая шкала не зависит от литологического расчленения разрезов. В качестве подразделений биохронологической шкалы рассматриваются биохроны. Время существования биохронов определяется корреляцией с подразделениями местных и общих стратиграфических шкал. В отдельных случаях возраст определен различными методами абсолютной геохронологии. Биохронам соответствуют биозоны (филозоны) – слои, относительный возраст которых определяется по содержанию ископаемых остатков определенного биохрона.

Всего было выделено 10 филозон для конца плиоцена-плейстоцена Европы и 5 для конца эоплейстоцена – плейстоцена Восточной Сибири (рис. 6):

Зоны, выделенные в Европе:

Cervalces (Libralces) minor, первая половина раннего плиоцена, начало тиглия, предполагаемый возраст 2,5 – 2,1 млн. лет.

Опорные местонахождения – Ист-Рантон 1 (формация Норвич Крэг), Ливенцовка;

Cervalces (Libralces) gallicus, вторая половина раннего плиоцена, вторая половина тиглия – начало эбурония, предполагаемый возраст 2,1 – 1,5 млн. лет.

Опорные местонахождения – Сенез, Ист-Рантон 2 (формация Норвич Крэг), Вест-Рантон (формация Норвич Крэг), Сайдстрент (формация Норвич Крэг), Прунду.

Cervalces (Libralces) sp., середина раннего эоплейстоцена, конец эбурония, ваалий – менапий?, предполагаемый возраст 1,5 – 1,1 млн. лет.

Опорное местонахождение – Саркел;

Cervalces (Libralces) carnutorum, первая половина позднего эоплейстоцена, бавелий, предполагаемый возраст 1,1 – 0,9 млн. лет.

Опорные местонахождения – Унтермассфельд, Сен-Прэ, Жабия;

- Cervalces (Latifrons) amplicontus, вторая половина позднего эоплейстоцена, конец бавелия - начало кромера, предполагаемый возраст 0,9 – 0,7 млн. лет.
Опорные местонахождения – Мосбах 1, Вюрцбург-Шальксберг;
- Cervalces (Latifrons) alaskensis, первая половина раннего неоплейстоцена, кромер, предполагаемый возраст 0,7 – 0,5 млн. лет.
Опорные местонахождения – Зюссенборн, Мосбах 2, Тирасполь;
- Cervalces (Latifrons) latifrons, вторая половина раннего неоплейстоцена, эльстер, предполагаемый возраст 0,5 – 0,36 млн. лет.
Опорное местонахождение – Хэпписбург (формация Кромер Форест Бэд);
- Alces brevirostris, середина среднего неоплейстоцена, заале, предполагаемый возраст 0,36 - 0,12 млн. лет.
Опорное местонахождение – Ордоглюк;
- Alces americanus, конец среднего – начало позднего неоплейстоцена, ээм, предполагаемый возраст 0,12 – 0,1 млн. лет.
Опорные местонахождения – Веймар-Эрингсдорф, Таубах; Руть.
- Alces alces, вторая половина позднего неоплейстоцена – голоцен, предполагаемый возраст 0,1 млн. лет – ныне.
Опорные местонахождения – Мытищи, Стейнс.

Зоны, выделенные в Восточной Сибири:

- Cervalces (Latifrons) amplicontus, вторая половина позднего эоплейстоцена, предполагаемый возраст 0,9 – 0,7 млн. лет.
Опорные местонахождения – Ледяная гора, Чукочьа 24, Святой Нос;
- Cervalces (Latifrons) alaskensis, первая половина позднего эоплейстоцена, предполагаемый возраст 0,7 – 0,5 млн. лет.
Опорные местонахождения – Улахан-Суллар 1, Мамонтова гора 1, Тандинское;
- Cervalces (Latifrons) latifrons, вторая половина раннего неоплейстоцена, предполагаемый возраст 0,5 – 0,36 млн. лет.
Опорное местонахождение – Оскордох;
- Cervalces (Latifrons) sp., начало среднего неоплейстоцена, предполагаемый возраст 0,36 – 0,25 млн. лет.
Опорные местонахождения – Улахан-Суллар 2, Молотковский камень;
- Alces americanus, вторая половина среднего неоплейстоцена – поздний неоплейстоцен – голоцен, предполагаемый возраст 0,25 млн. лет – ныне.
Опорные местонахождения – Улахан-Суллар 3, Ойогосс-Яр (верхние слои).

Корреляция местонахождений лосеобразных Европы, Средней Азии, Западной Сибири и Восточной Сибири (рис. 2 приложения) и сравнение морфотипов из этих местонахождений показывает, что эволюция *Alcini* происходила на этой территории синхронно. Данное обстоятельство позволяет производить дальние корреляции отложений, вмещающих остатки ископаемых *Alcini*. Недостаток геологических данных по местонахождениям лосеобразных Северной Америки затрудняет сопоставление американского материала с евроазиатским, в то же время, высока вероятность того, что в Берингийской части Нового Света лоси эволюционировали так же, как и в Евразии. Об этом свидетельствует то, что в Восточной Берингии найден полный набор морфотипов, соответствующих непрерывному ряду эволюционных форм евроазиатских *Alcini* позднего эоплейстоцена-плейстоцена.

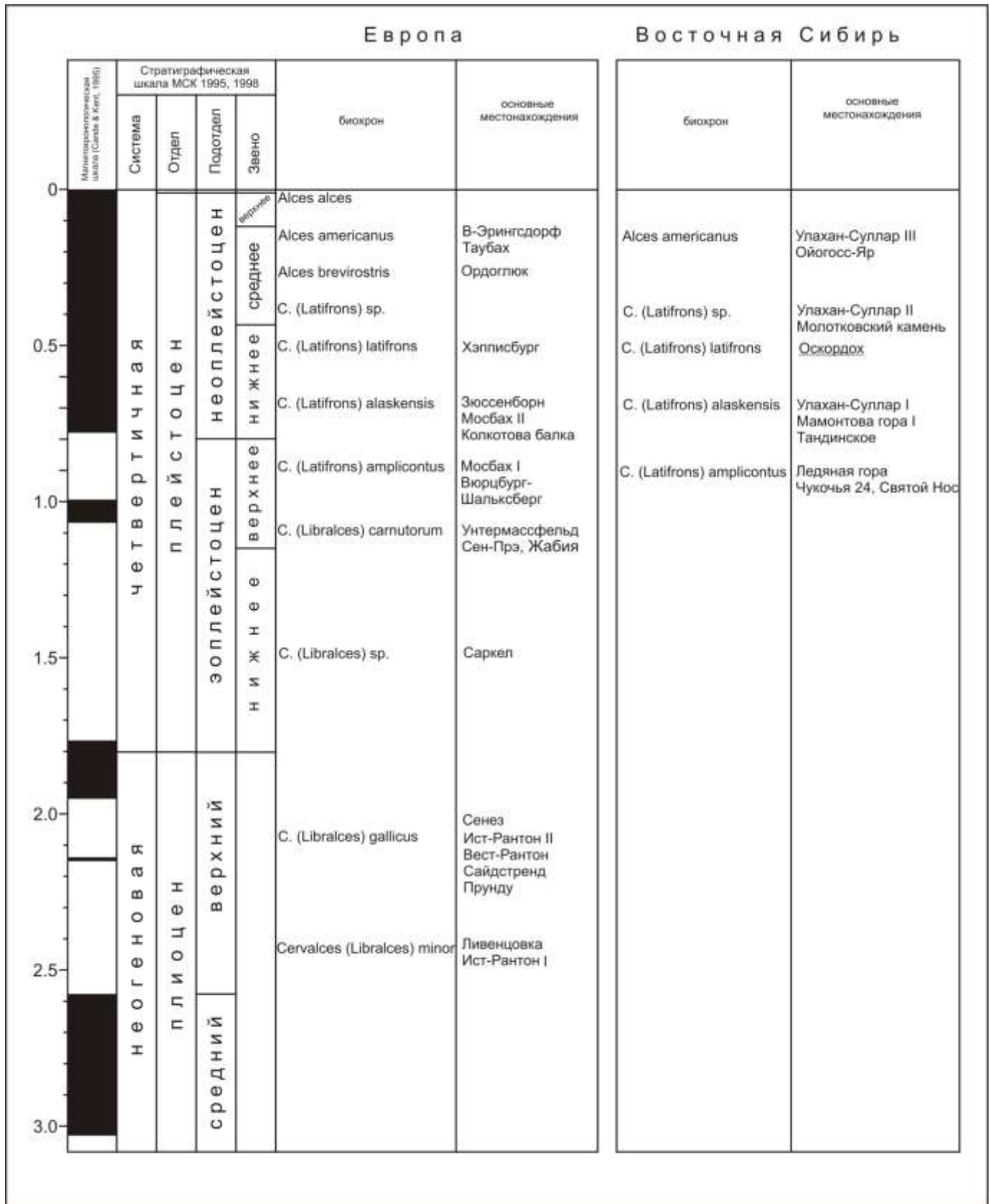


Рис. 6. Биохронологическая шкала позднего плиоцена – плейстоцена Европы и позднего зоплейстоцена – неоплейстоцена Восточной Сибири по лосеобразным

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Изучена стратиграфия ряда ключевых местонахождений фауны Северо-Востока России, по некоторым из них биостратиграфические данные получены впервые.

2. По единой методике изучены материалы из многих важных местонахождений ископаемых лосей Европы, Азии и Северной Америки. Результатом явилась таксономическая и систематическая ревизия трибы *Alcini*. Выделены три подрода рода *Cervalces*, имеющих обширные ареалы, в составе которых девять видов и четыре формы, названные в открытой номенклатуре.

3. Произведено детальное изучение изменчивости зубов современных лосей, позволившее найти объективные морфологические отличия зубов «европейских» (Европа и Западная Сибирь до Енисея) и «восточно-сибирских» лосей (весь ареал к востоку от Енисея).

4. Вскрыты механизмы адаптивной реакции морфологии скелета лосеобразных на глобальные климатические изменения.

5. На основе таксономической ревизии и уточненной хронологической последовательности морфотипов группы построена усовершенствованная филогенетическая схема трибы *Alcini*. Установлено, что развитие *Alcini* в Евразии и берингийской части Северной Америки происходило монофилетически и синхронно вплоть до позднего неоплейстоцена. На границе эоплейстоцена и неоплейстоцена во внеберингийской Северной Америке произошло ответвление от общего ствола *Alcini* филетической линии подрода *C.* (*Cervalces*). В позднем неоплейстоцене имела место дивергенция рода *Alces* на *A. americanus* (север Северной Америки и северная Евразия к востоку от Енисея) и *A. alces* (остальная часть северной Евразии).

6. Установлен высокий биостратиграфический потенциал группы для прямых внутриконтинентальных и трансконтинентальных корреляций.

7. Создана новая дробная биохронологическая шкала позднего плиоцена-плейстоцена Европы и плейстоцена востока Северной Азии - выделены 10 стратиграфических уровней, охарактеризованных эволюционными формами лосеобразных.

* * *

ЗАДАЧИ ДАЛЬНЕЙШИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. Уточнение средннеоплейстоценовой истории лосеобразных.
2. Доизучение палеонтологии лосей Северной Америки.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Рецензируемые научные журналы:

1. П.А. Никольский, В.В. Титов. *Libralces gallicus* (Cervidae, MAMMALIA) из верхнего плиоцена Северо-Восточного Приазовья. Палеонтологический журнал, 2002, №1. С. 92-98.
2. V.V. Pitulko, P.A. Nikolsky, E. Yu. Giryа, A.E. Basilyan, V.E. Tumskoy, S.A. Koulakov, S.N. Astakhov, E.Yu. Pavlova, M.A. Anisimov. The Yana RHS Site: Humans in the Arctic Befor the Last Glacial Maximum. *Science*, vol. 303, 2004. P. 52-56.
3. В.В. Питулько, Е.Ю. Павлова, С.А. Кузьмина, П.А. Никольский, А.Э. Базилян, В.Е. Тумской, М.А. Анисимов. Природно-климатические изменения на Яно-Индибирской низменности в конце каргинского времени и условия обитания людей верхнего палеолита на Севере Восточной Сибири. ДАН, серия География, 2007, 417, 1. С. 103-108.
4. D.A. Gilichinsky, E. Nolte, A.E. Basilyan, J. Beer, A.V. Blinov, V.E. Lazarev, A.L. Kholodov, H. Meyer, P.A. Nikolskii, L. Schirrmeister, V.E. Tumskoy. Dating of syngenetic ice wedges in Permafrost with ^{36}Cl . *Quaternary Science Reviews*, 2007, 26. P. 11-12 (1547-1556).
5. Блинов А.В., Беер Й., Тихомиров Д.А., Ширрмейстер Л., Мейер Х., Абрамов А.А., Базилян А.Э., Никольский П.А., Тумской В.Е., Холодов А.Л., Гиличинский Д.А. Датирование многолетнемерзлых пород с помощью космогенных радионуклидов (Сообщение 1). *Криосфера Земли*, 2009, Том XIII, № 2. С. 3-15.
6. P.A. Nikolskiy, A.E. Basilyan, L.D. Sulerzhitsky, V.V. Pitulko. Prelude to the extinction: Revision of the Achchagyi–Allaikha and Berelyokh mass accumulations of mammoth. *Quaternary International*, vol. 219, 2010. P. 16-25.
7. A. Blinov, V. Alfimov, J. Beer, D. Gilichinsky, L. Schirrmeister, A. Kholodov, P. Nikolskiy, T. Opel, D.Tikhomirov, S. Wetterich. $^{36}\text{Cl}/\text{Cl}$ ratio in ground ice of East Siberia and its application for chronometry. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems (G3)*, 2009, 10. P. 1-12.

Сборники статей, материалы и тезисы конференций:

8. P. Nikolskiy. Extinct moose in Beringia. Beringian paleoenvironments workshop. Florissant, Colorado. 1997. P. 113-114.
9. П.А. Никольский. Архаичный широколобый лось с Колымской низменности (Северная Якутия). Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье. М., 1995. С. 247-253.
10. П.А. Никольский. Ископаемые представители трибы ALCINI Simpson (Cervidae, Mammalia) Западной Берингии и стратиграфия. Всероссийское совещание по изучению четвертичного периода. Тезисы докладов. Москва. 1994. С. 178.
11. П.А. Никольский., А.Э. Базилян, А.Н. Симакова. Новые данные по стратиграфии верхнекайнозойских отложений в районе м. Св. Нос (побер. Моря Лаптевых). Ландшафтно-климатические изменения, животный мир и человек в позднем плейстоцене и голоцене. М.: ИГАН, 1999. С. 51-60.
12. П.А. Никольский., В.С. Зажигин, А.Э. Базилян. Новые данные по фауне млекопитающих и стратиграфии плейстоцена Северной Якутии. Фундаментальные проблемы квартера: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы V Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. М. ГЕОС. 2007. С. 298-300.
13. P.A. Nikolskiy; A.E. Basilyan. Preliminary report on the Upper Cenozoic locality “Cape Sviatoy Nos”. *Quaternary Environment of the Eurasia North (QUEEN) third workshop abstracts*. 16-18 April 1999. Oystese. Norway. 1999. P. 47.

14. P. Nikolskiy; A. Basilyan. Upper Cenozoic sites of the Laptev Sea coast: new data and implication for transberingian correlation. Beringian paleoenvironments workshop. Florissant, Colorado. 1997. P. 115-116.
15. P. Nikolskiy. Ancient Ice Complex: age, properties and paleoenvironmental records. Abstracts of the 31 International Arctic Workshop. Amherst, Massachusetts, USA, 2001. P. 81.
16. А.Э. Базилян, П.А. Никольский. Опорный разрез четвертичных отложений мыса Каменный (о. Новая Сибирь). Бюл. Комиссии по изуч. четвертич. периода. № 67. М. ГЕОС. 2007. С. 76–84.
17. П.А. Никольский, А.Э. Базилян. Мыс Святой Нос – опорный разрез четвертичных отложений севера Яно-Индибирской низменности. Материалы Третьего Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Смоленск. 2002. С. 186-188.
18. P. Nikolskiy. Late Pleistocene mammals of New Siberia island (Russian Arctic). Abstracts of the 32nd International Arctic workshop. INSTAAR, Boulder, Colorado, USA, 2002. P. 147-149.
19. П.А. Никольский, А.Э. Базилян. Мыс Святой Нос - опорный разрез четвертичных отложений севера Яно-Индибирской низменности. Естественная история российской восточной Арктики в плейстоцене и голоцене (ред. Никольский П.А., Питулько В.В.). Москва, ГЕОС, 2004. С. 5-13.
20. А.Э. Базилян, П.А. Никольский. Новые данные по стратиграфии четвертичных отложений о. Новая Сибирь. Материалы Третьего Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Смоленск. 2002. С. 13-14.
21. A. Basilian, P. Nikolskiy. Quaternary deposits of New Siberia Island. Abstracts of the 32nd International Arctic workshop. INSTAAR, Boulder, Colorado, USA, 2002. P. 28.
22. В.В. Иванова, П.А. Никольский. Использование РЗЭ для корректной датировки палеонтологического материала из плейстоценовых отложений. В сб.: "Геология, геохимия и экология Северо-Запада России"- Материалы I международной научной конференции 12-14 сентября 2005 г., СПбГУ, 2005. С. 33-36.
23. А.Э. Базилян, П.А. Никольский. О плейстоценовом оледенении Новосибирских островов. Материалы Всероссийского научного совещания «Геологические события неогена и квартера России: современное состояние стратиграфических схем и палеогеографические реконструкции. Москва, ГЕОС, 2007. С. 10-12
24. А.Э. Базилян, П.А. Никольский, В.Е. Тумской, М.А. Анисимов. Стратиграфия четвертичных отложений Новосибирских островов и севера Яно-Индибирской низменности. Тезисы докладов Международного рабочего совещания «Проблемы корреляции плейстоценовых событий на Русском Севере», 4-6 декабря 2006 г. СПб. С. 16-17.
25. А.Э. Базилян, П.А. Никольский, М.А. Анисимов. Плейстоценовое оледенение Новосибирских островов – сомнений больше нет. Новости МПГ 2007/2008, № 12. С. 7- 9.
26. А. Базилян, М. Анисимов, Е. Павлова, В. Питулько, П. Никольский. Опорный разрез квартера Яно-Индибирской низменности в нижнем течении реки Яна. 2009. Материалы VI Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Новосибирск, 19–23 октября, 2009 г. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. С. 63-65.
27. А.С. Тесаков, И.В. Форонова, В.В. Титов, Э.А. Вангенгейм, В.С. Байгушева, А.В. Бородин, П.А. Никольский, М.В. Сотникова, А.Г. Яковлев. Комплексы млекопитающих четвертичного периода: биохроны как основа трансконтинентальных корреляций. Фундаментальные проблемы квартера: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований: Мат. 6 Всеросс. совещ. по изуч. четверт. периода (г. Новосибирск, 19–23 октября, 2009 г. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. С. 581-582.

Приложение

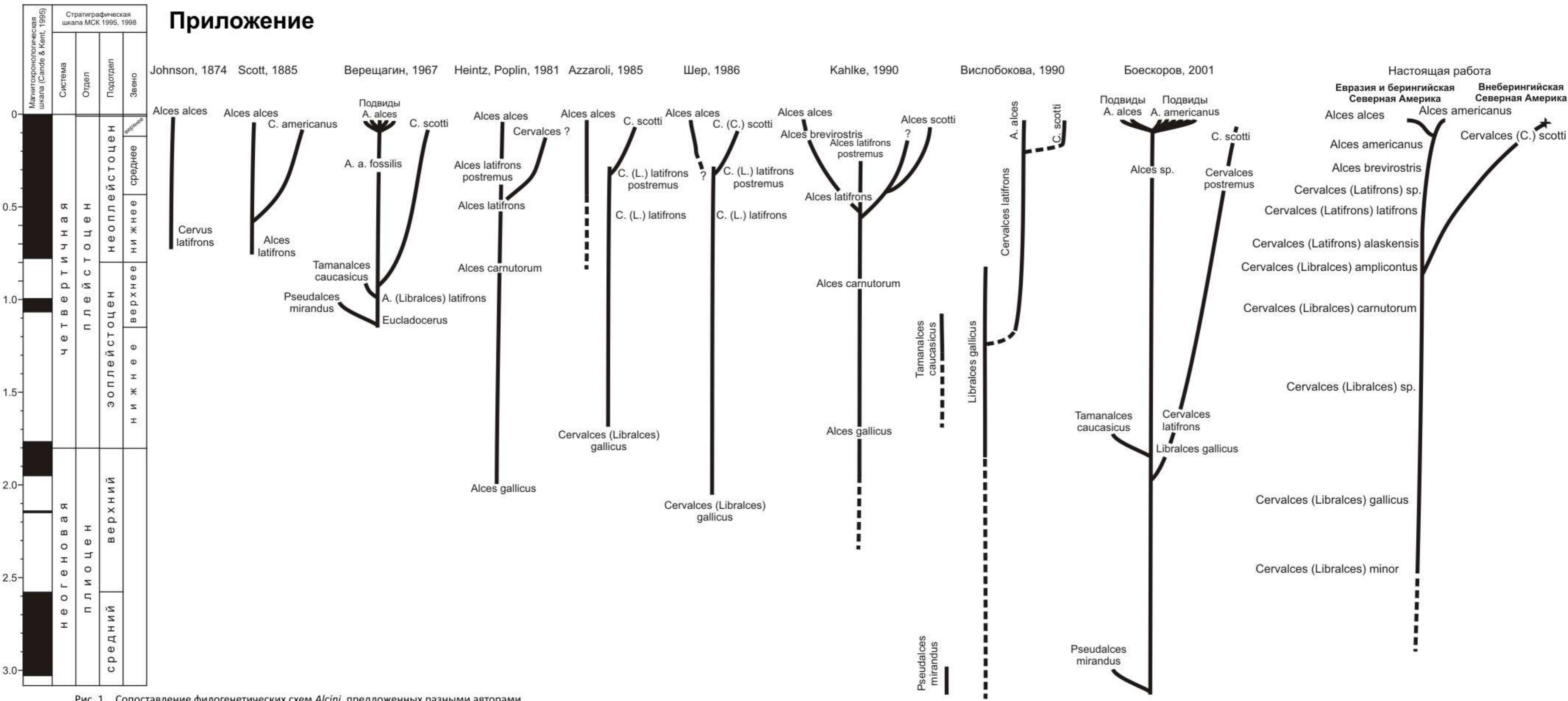


Рис. 1. Сопоставление филогенетических схем *Alcini*, предложенных разными авторами

приложение

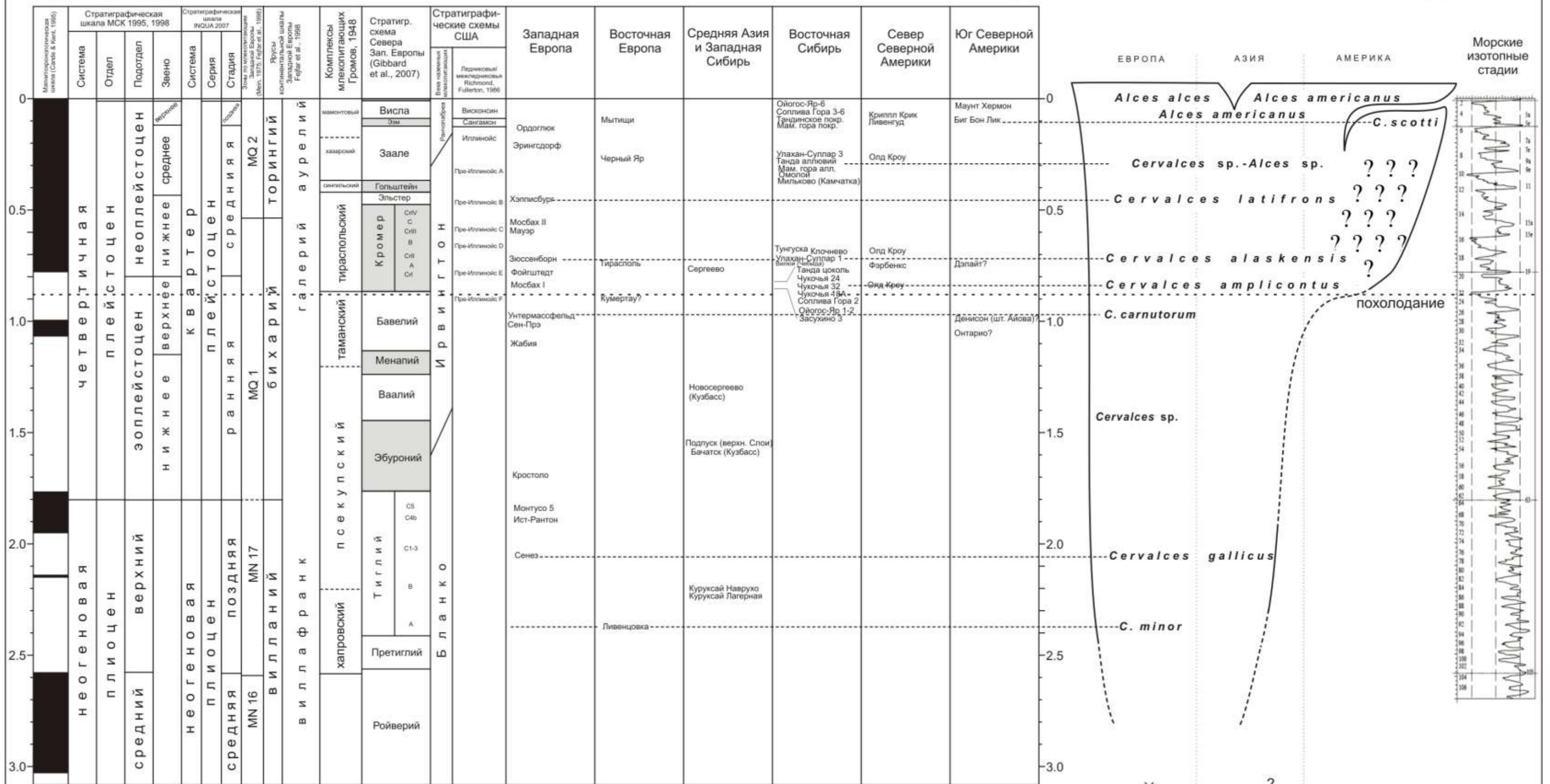


Рис. 2. Схема корреляции основных местонахождений Alcini (A), филогенетического развития и распространения Alcini (B)