

УДК 569.735

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ БОЛЬШЕРОГИХ ОЛЕНЕЙ (CERVIDAE, MEGACERINI)

© 2011 г. И. А. Вислобокова

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: ivisl@paleo.ru

Поступила в редакцию 17.11.2010 г.

Принята к печати 18.01.2011 г.

Уточнены происхождение мегацерин, направления их адаптациогенеза и экогенеза. Даны характеристика основных филетических линий, оценка возраста основных эволюционных событий и их сопоставление с изменениями окружающей среды. Установлено, что основные эволюционные преобразования мегацерин проходили на фоне крупных изменений окружающей среды, соответствующих глобальным климатическим и крупным региональным ландшафтно-климатическим событиям.

Мегацеринины (семейство Cervidae, триба Megacerini) представляли собой одну из наиболее динамично развивавшихся и процветавших групп парнопалых и были одной из доминирующих групп млекопитающих позднего кайнозоя Евразии. Динамика их разнообразия, основные дисперсионные события, изменение размеров и развитие гигантизма и карликовости, особенности экологии, становление пищевых и локомоторных адаптаций зависели от изменений окружающей среды. Историческое развитие мегацерин, как и других растительноядных животных, было тесно связано с изменениями растительного покрова и преобразованиями ландшафтно-климатических зон, формированием и сменой биомов, а их экологическая эволюция была направлена на расширение пространства обитания.

Сравнительная морфология Megacerini позволяет уточнить филогению, адаптациогенез и экогенез группы, а данные по географическому распространению особенности расселения. Благодаря хорошей изученности биоты позднего кайнозоя и данным по изменению климата и ландшафтов возможна корреляция основных событий в истории Megacerini с глобальными климатическими и крупными региональными событиями, а также анализ сопряженной эволюции мегацерин и окружающей среды.

Происхождение и архетип

До находок доплейстоценовых Megacerini во Внутренней Азии реконструкции исторического развития группы основывались на европейских плейстоценовых формах. Многие исследователи полагали, что предком большерогих оленей был род *Eucladoceros* (Pohlig, 1892; Щеглова, 1950; Kahlke, 1951; Флеров, 1952), а наиболее ранние представители большерогих оленей принадлежали к *Prae-*

megaceros verticornis и близким к нему формам. Предками большерогих оленей считали *Cervus dicranios* (= *Eucladoceros dicranios*) из позднего виллафранка Италии (Pohlig, 1892) и *Cervus pliotarandoides* Alessandri (= *Praemegaceros verticornis*) из нижнего плейстоцена Италии (Soergel, 1927). Некоторые исследователи и сейчас склонны видеть в *Eucladoceros* предка мегацерин. Морфология черепа и посткраниального скелета *Eucladoceros* и отсутствие пахиостоза определенно свидетельствуют о его принадлежности к *Cervini*, а не к *Megacerini*. Ископаемые представители триб *Megacerini* и *Cervini* обладали многими сходными признаками, приобретенными параллельно. В число таких признаков входили и особенности рогов, придающие сходство некоторым *Eucladoceros* с *Praemegaceros*. По уровню эволюционного развития *Eucladoceros* превосходил ранних мегацерин и не мог быть их предком.

Находки ископаемых остатков *Megacerini* в позднем миоцене Тувы и Монголии, плиоцене Монголии, Забайкалья и Таджикистана (Вислобокова, 1983, 1988; Vislobokova, 2009a, b) подтвердили предположение о том, что корни группы уходят к позднemiоценовым формам (Короткевич, 1970, 1971; Вислобокова, 1981). *Megacerini* произошли от рода *Cervavitus* Chomenko, 1913 из трибы *Pliocervini*, базальной группы подсемейства *Cervinae*. *Cervavitus*, характерный элемент гиппарионовой фауны, был широко распространен в Центральной Евразии с начала позднего миоцена (валлезия) по средний плиоцен (MN10–16), а в Китае существовал вплоть до раннего плейстоцена. *Pliocervini* представляли переходную ступень от *Muntiacinae* к *Cervinae* и дали начало *Megacerini* и *Cervini*. Дивергенция *Megacerini* и *Cervini* произошла в позднем миоцене, возможно, не позднее середины туролия (MN12). Самые ранние *Megacerini* — *Praesinomegaceros asiaticus* и *P. venustus* — известны из позднего миоцена Мон-

голии (Хиргис-Нур II) и Тувы (Таралык-Чер) (Вислобокова, 1983; Vislobokova, 2009a, b), а древнейшие *Cervini* – *Axis speciosus* – из позднего миоцена Китая (Эртэмтэ) [Schlosser, 1903; Qiu, Qiu, 1995; Qiu, 2006; NMU11 (≈MN13: Deng, 2006)].

Историческое развитие мегацерин проходило в русле эволюции биосферы и биогеоценозов континента. Основные события в истории мегацерин хорошо коррелируются со значительными биотическими и абиотическими событиями на основных геологических рубежах позднего кайнозоя. Они совпадают с глобальными климатическими и крупными региональными событиями (орогенез, аридизация, смена биомов и др.). Эволюция *Megacerini* проходила на фоне нарастания глобального похолодания и усиления амплитуды климатических колебаний – от начала формирования Арктического щита в позднем миоцене к первому континентальному оледенению в Северном полушарии на рубеже среднего и позднего плиоцена (пьяченце и гелазия) и чередованию ледниковой и межледниковой в плейстоцене. В позднем кайнозое в Центральной Евразии основные глобальные климатические события были выражены сильнее, чем в других регионах континента, и оказывали большее влияние на эволюцию фаун. Данные по доплейстоценовым мегацеринам Центральной Евразии определенно показывают, что в позднем кайнозое в Центральной Азии находились формообразующие центры мегацерин, откуда они расселялись в Европу и Восточную Азию и где подвергались дальнейшим эволюционным преобразованиям.

Центр происхождения мегацерин расположен почти в середине Азии. Первые *Megacerini* появились на территории Алтае-Саянского экорегиона в позднем миоцене около 7–8 млн. л.н. (на рубеже тортона и мессиния). Там начали складываться особые ландшафтно-климатические условия в связи с усилением орогенеза и изменением климата под влиянием нарастающего похолодания в Арктическом бассейне и поднятия Гималаев и Тибетского плато. Контрастность рельефа, мозаичность ландшафтов, сочетание широтной и вертикальной поясности (Девяткин, 1981; Девяткин и др., 1989; Додонов, 2002), изменение климата и увеличение градиента температур привели к дифференциации растительного покрова, разнообразию стадий и эволюционным преобразованиям биоты. Усиление аридизации в Центральной Азии и распространение трав C_4 также влияли на растительный покров в регионе (Pagani et al., 1999; Retallack, 2001; Bredenkamp, 2002). Новые условия обитания сопровождались адаптацией к ним растительноядных млекопитающих. Достаточно высокая первичная продуктивность лесных биомов и морфологическая пластичность *Cervavitus* явились основой для новых трендов в эволюции *Cervinae* и появления предков ряда бореальных форм, в том числе мегацерин. Геохимические особенности почв, олово-свинцовые процессы и

повышенное содержание кальция и других минеральных компонентов в разносимых воздушными и водными потоками осадках могли способствовать появлению у мегацерин особой специализации, отличающей их от других групп *Cervinae* – значительному утолщению костей черепа (пахиостозу).

Архетип *Megacerini* сформировался на основе “предмегацеринных” признаков рода *Cervavitus*. В число этих признаков *Cervavitus* входят: 1) удлиненность зароговой части черепа; 2) сравнительно короткий лицевой отдел (длина лицевого отдела лишь немного превышает длину мозгового, длина лицевого отдела до глазниц примерно равна длине мозгового отдела); 3) хорошо развитая носослезная (этомойдальная) щель; 4) значительный излом лицевой линии; 5) линия основания черепа слабо опущена и почти параллельна оси зубного ряда; 6) широкий затылок, имеющий форму округленной трапеции; 7) почти прямая в плане линия затылка со средним заостренным наружным затылочным выступом (*protuberantia occipitalis externa*); 8) положение пеньков в плоскости лба; 9) уплощенные рога; 10) длинный уплощенный первый отросток; 11) присутствие небольших базальных дополнительных отростков; 12) низкое тело нижнечелюстной кости; 13) дугообразные верхние зубные ряды; 14) кулисообразное положение верхних зубов; 15) брахиодонтность; 16) голометакарпальность. В позднем миоцене цервавитусы населяли разреженные широколиственные леса, были листопадными (браузерами) и питались преимущественно мягкой сочной растительностью среднего яруса (Короткевич, 1988).

Преобразование *Cervavitus* в *Praesinomegaceros* сопровождалась увеличением размеров тела и рогов, развитием пахиостоза, прогрессивными изменениями черепа, зубной системы и посткраниального скелета, в частности редукцией боковых метаподий и развитием плезиометакарпальности. *Praesinomegaceros* был лучше адаптирован к новым условиям окружающей среды. Он отличался от *Cervavitus* более крупными размерами, увеличением и изменением положения и формы рогов, пахигнатией нижней челюсти, более прогрессивным строением щечных зубов, массивными метаподиями. У *Praesinomegaceros* были более массивные и менее отклоненные назад пеньки и рога, рога имели более сильный развал, верхняя часть ствола (ниже второго разветвления) была отогнута вперед, терминальные ветви рогов направлены вверх и вперед, отсутствовали характерные для *Cervavitus* продольные лобные (надорбитальные) валики и палеомериксовая складка на нижних коренных. Олени рода *Praesinomegaceros* были лесными обитателями и, возможно, предпочитали экотоны на границах широколиственного листопадного леса, в их рационе могла быть и небольшая доля травянистых растений.

Направления эволюции и сопряженность биологических событий с изменениями окружающей среды

Мегацеринины занимали особое место в экосистемах позднего кайнозоя. Они не имеют аналогов в современной фауне, но общее направление и отдельные особенности адаптациогенеза *Megacerini* и *Cervini* были сходны. Основное направление адаптациогенеза (экогенеза) в этих группах связано с переходом из лесных местообитаний в более открытые, постепенным включением трав в пищевой рацион и совершенствованием локомоции.

В состав трибы *Megacerini* входило 10 родов: *Megaloceros Brookes*, 1827, нижний плейстоцен—голоцен, Евразия; *Megaceroides Joleaud*, 1914 (*M. algericus*), верхний плейстоцен, Северная Африка; *Praemegaceros Portis*, 1920, верхний плиоцен—голоцен, Евразия; *Praedama Portis*, 1920, нижний—средний плейстоцен, Евразия; *Sinomegaceros Dietrich*, 1933, верхний плиоцен—плейстоцен, Азия; *Arvernoceros Heintz*, 1970, средний плиоцен—нижний плейстоцен, Европа; *Neomegaloceros Korotkevitch*, 1971, верхний миоцен, Украина; *Candiacervus Kuss*, 1975, средний—верхний плейстоцен, Средиземноморье; *Orchonoceros Vislobokova*, 1979, средний плиоцен, Центральная Азия; *Praesinomegaceros Vislobokova*, 1983, верхний миоцен, Центральная Азия. По морфологии черепа, рогов и зубной системы они различаются между собой не меньше, чем роды современных *Cervini* (*Axis*, *Cervus*, *Elaphurus*, *Dama*, *Przewalskium*).

Мегацеринины сохраняли много примитивных особенностей, унаследованных от *Cervavitus*, и по уровню развития признаков, связанных с адаптациями к питанию растительной пищей, обычно уступают представителям трибы *Cervini*. Как и у *Cervavitus*, лицевой отдел черепа мегацерин слабо удлинен и короче, чем у многих современных цервин (благородного оленя *Cervus elaphus*, оленя Давида *Elaphurus davidianus*, замбара и др.), а мозговой отдел черепа длиннее, чем у них. По ширине неба и укороченности лицевого отдела среднеплейстоценовые *Megaloceros giganteus* (Blumenbach, 1803) и *Sinomegaceros pachyosteus* (Young, 1932) напоминают современного беломордого тибетского оленя *Przewalskium albirostris* (Przewalski, 1883). К.К. Флеров (1952) отмечал сходство этого оленя с ископаемым *Epirusa hiltzheimeri* Zdansky, 1925 из Хонани, Китай. Вид *Epirusa hiltzheimeri* отнесен к *Sinomegaceros* (Kahlke, Hu, 1957).

Своеобразие мегацерин отчетливо выявляется в форме черепа, строении основания и крыши черепа, предглазничной области, носовой полости и нижней челюсти. Оно отражает свойственное им направление адаптациогенеза и, кроме того, в значительной мере связано с распределением нагрузок при ношении рогов. К важнейшим апоморфиям *Megacerini* относятся основные морфологические

особенности группы: 1) расширение и уплощение свода зароговой части черепа; 2) расширение носовой полости и уплощение лобноносовой области впереди глазниц; 3) уменьшение размеров носослезной (этмоидальной) щели; 4) уменьшение и углубление предглазничной ямки, с нависающей, почти горизонтальной верхней поверхностью; 5) утолщение лобной, затылочной костей, базисфеноида и мастоидной части каменной кости; 6) изгиб основания черепа между базиокипитале и базисфеноидом; 7) пахиостоз нижней челюсти; 8) увеличение и удлинение рога и отгиб его верхней части вперед; 9) слабое сворачивание рогов наружу, наибольшая ось пенька у основания рога горизонтальная; 10) увеличение двудольности (билобии) на верхних предкоренных; 11) значительное переднезаднее удлинение задних половин коронок верхних коренных; 12) опережающее увеличение M^2 по сравнению с M^3 ; 13) массивность пястных костей (*os canon*, *metacarpales III + IV*); 14) расширение дистальных эпифизов пястных костей; 15) плезиометакарпальный тип редукции второй и пятой пястных костей (*metacarpales II и V*).

Благодаря работам многих исследователей в эволюции плейстоценовых *Megacerini* прослеживаются несколько линий (Kahlke, 1951; Azzaroli, 1953, 1994; Ambrosetti, 1967; Radulesco, Samson, 1967; Shikama, Tsugawa, 1962; Heintz, 1970; Вислобокова, 1990; Vislobokova, Hu, 1990; Abbazzi, 2004). До находок доплейстоценовых форм родственные связи этих линий были не ясны, а время их появления в геологической летописи завывшалось, так как определялось по данным из Европы.

А. Аццароли (Azzaroli, 1953) показал, что плейстоценовые мегацеринины разделяются на две ветви, морфологические группы “*Megaceros giganteus*” и “*Megaceros verticornis*”. Позже все виды группы *verticornis* были отнесены им сначала к подроду, а затем к роду *Megaceroides* (Azzaroli, 1994). Предком *Megaceroides* он считал *Eucladoceros boulei* Teilhard et Piveteau, 1930 из позднего плиоцена—раннего плейстоцена Китая (Azzaroli, Mazza, 1992; Azzaroli, 1994). Группа “*Megaceros giganteus*” (Azzaroli, 1953) включала европейские и азиатские виды, но было неизвестно, от кого они произошли (Azzaroli, Mazza, 1992; Azzaroli, 1994). Виды группы *Megaloceros giganteus* принадлежат к родам *Megaloceros*, *Praedama* и *Sinomegaceros*. Близкородственным этой группе является род *Arvernoceros* (Heintz, 1970; Вислобокова, 1981, 1990; Vislobokova, Hu, 1990). В данной работе они включены в группу *Megaloceros*. Почти все виды группы “*Megaceros verticornis*” (Azzaroli, 1953) принадлежат к роду *Praemegaceros*, введенному Г.-Д. Кальке (Kahlke, 1965). Вместе с близкородственным к группе родом *Orchonoceros* (Вислобокова, 1981, 1990; Vislobokova, Hu, 1990) в этой работе они включены в состав группы *Praemegaceros*. Родственные связи *Megaceroides algericus* из группы “*M. verticornis*” требуют уточнения. Этот олень из

позднего плейстоцена Северной Африки (север Алжира и Марокко) мог быть потомком азиатских мегацерин (Joleaud, 1916; Hadjouis, 1990; Abbazzi, 2004). Он близок к группе “*M. verticornis*” (Azzaroli, Mazza, 1993, Azzaroli, 1994) и, возможно, происходит от *Sinomegaceros* (Hadjouis, 1990).

Г. Полиг (Pohlig, 1892) считал, что среднеплейстоценовый *Cervus* (*Euryceros*) *belgrandi* (= *Praemegaceros verticornis*) дал начало *Cervus* (*Euryceros*) *germaniae* и группе ланей и что потомками *Cervus* (*Euryceros*) *germaniae* являются виды *Cervus* (*Euryceros*) *hibernicus* (= *Megaloceros giganteus*) и *Cervus* (*Euryceros*) *italiae*. В отличие от него, Г.-Д. Кальке (Kahlke, 1956) полагал, что предком *Megaloceros giganteus* был *Dolichodoryceros* (= *Praedama*) из раннего и среднего плейстоцена Европы. Эту же форму считают предком *Megaloceros giganteus* Я. Ван дер Мадэ и Х. Тун (*Megaloceros aff. savini*: Made, Tong, 2008). Первое появление *Megaloceros giganteus* и родственных ему восточных форм они, как и другие современные исследователи, относят к концу среднего плейстоцена (~0.4 млн. л.н.) (Abbazzi, 2004; Lister et al., 2005; Made, Tong, 2008).

Т. Шикама (Shikama, Okafuji, 1958) разделял западную (*Megaceros dawkinsi* – *M. giganteus*) и азиатскую линии (*Sinomegaceros* и *Mongolomegaceros*) и выделил две ветви *Sinomegaceros* (*Sinomegaceros pachyosteus* и *Sinomegaceros flabellatus* – *S. yabei*). Эта схема предполагала происхождение *Megaloceros giganteus* от среднеплейстоценового *Praemegaceros dawkinsi*, связанного близким родством с *Praemegaceros verticornis*, и адаптивную радиацию рода *Sinomegaceros*.

Э. Эйнци (Heintz, 1970) выделил линию *Arvernoceros*–*Megaloceros*. Л. Аббазци (Abbazzi, 2004) показала существование двух линий *Praemegaceros* (*P. obscurus* – *P. verticornis* и *P. solilhacus*).

В наших схемах, включавших и доплейстоценовые формы, предполагалось, что линии *Arvernoceros*–*Megaloceros* и *Sinomegaceros* связаны родством, происходят от *Praesinomegaceros* и разошлись около 2.5 млн. л.н., а возможным предком *Orchonoceros* является *Neomegaloceros* из позднего миоцена Причерноморья (Вислобокова, 1979, 1981, 1990; Vислобокова, Ну, 1990).

Ван дер Мадэ и Тун (Made, Tong, 2008) подтвердили родство линий *Megaloceros* и *Sinomegaceros*, но считают, что эти линии разошлись в раннем плейстоцене около 1.2 млн. л.н.

Новые данные по древнейшим мегацеринам Внутренней Азии и плейстоценовым формам из Европы позволили уточнить предложенную ранее схему. Ревизия мегацерин и детальный сравнительно-морфологический анализ подтвердили существование трех филогенетических линий, связанных родством: 1) *Praesinomegaceros* (Центральная Азия, поздний миоцен, MN12–13) – *Sinomegaceros* (Центральная Азия, поздний плиоцен–ранний плейсто-

цен, MN17–MQ20; Восточная и Юго-Восточная Азия, плейстоцен); 2) *Orchonoceros* (Центральная Азия, средний плиоцен, MN16) – *Praemegaceros* (Центральная Азия, поздний плиоцен–ранний плейстоцен, MNQ18; Европа, поздний плиоцен, MNQ18 – голоцен); 3) *Arvernoceros* (Европа, средний–поздний плиоцен, MN16–MNQ20; Закавказье, поздний плиоцен, MNQ18) – *Megaloceros* (Северная Евразия, ранний плейстоцен, MNQ20 – голоцен). Основные направления эволюции этих линий соответствуют общим направлениям эволюции *Cervinae* и *Megacerini* и проявились в прогрессивных изменениях черепа, зубной системы, конечностей, увеличении и усложнении рогов. Наряду с нарастанием специализации характерно постепенное увеличение размеров, а для родов *Megaloceros* и *Sinomegaceros* – развитие гигантизма. Увеличение размеров мегацерин связано с изменением метаболизма из-за усиления похолодания, а также с развитием “противохищнических” адаптаций. Развитие карликовости отмечено у среднеплейстоценовых и голоценовых средиземноморских островных форм родов *Praemegaceros* и *Candiacervus*, существовавших в условиях ограниченных ресурсов (Azzaroli, 1961, 1982; Malatesta, 1980; Gliozzi, Malatesta, 1982; De Vos, 1984; Palombo, 1996, 2008; Van der Geer et al., 2006).

Мегацеринины, в основном, были лесными формами и, как и *Praesinomegaceros*, предпочитали экотопы между залесенными и открытыми участками. Во всех трех основных филогенетических линиях мегацерин наряду с чертами особой специализации прослеживается постепенное развитие адаптаций к обитанию во все более открытых ландшафтах и питанию более жесткой растительностью. Дифференциация растительного покрова и возрастание числа травянистых растений способствовали развитию у некоторых плейстоценовых мегацерин смешанноядности и изменению механики жевания, а переход к обитанию в более открытых пространствах и увеличение размеров тела – изменению и совершенствованию локомоции. Прыжково-скоростная форма бега, характерная для большинства цервин и мегацерин, трансформировалась у *Megaloceros giganteus* в скоростную. В ходе эволюции у мегацерин шло развитие некоторых адаптаций пастбищных травоядных (грейзеров): менялась на угловатую форма рога, высота горизонтальной и восходящей ветвей увеличивалась, диастема удлинялась, ряд предкоренных становился короче, задние коренные крупнее, увеличивалась гипсодонтность, эмаль становилась плотнее и тоньше. Развитие этих адаптаций шло параллельно в разных эволюционных линиях и имело разные скорости. Но основу питания всех мегацерин составляла богатая протеинами древесно-кустарниковая растительность, как и у всех крупных оленей умеренных широт.

Преимущество в развитии морфологических признаков между позднемiocеновым *Praesinome-*

gaceros и плиоценовыми *Arvernocegos*, *Sinomegaceros* и *Orchonoseros* позволяет предполагать, что эти олени возникли в результате адаптивной радиации *Praesinomegaceros*. Данные о геологическом и географическом распространении мегацерин говорят о том, что расхождение линий произошло не позднее среднего плиоцена, ранее 3.6 млн. л.н. Наиболее ранние представители *Arvernocegos* — *A. ardei* (Stoizet et Jobert, 1828) — известны из среднего плиоцена (MN16) Западной Европы; *Orchonoseros* — *O. gromovi* Vislobokova, 1979 — из среднего плиоцена (MN16) Шамара, Монголия, и Удунги, Забайкалье, а древнейший *Sinomegaceros* — *S. tadjikistanis* Vislobokova, 1988 — из верхнего плиоцена (MN17), Наврухо (Куруксай), Таджикистан.

Историческое развитие позднекайнозойской наземной биоты проходило на фоне постепенного похолодания климата Земли, формирования широтных природно-климатических зон и высотной поясности, усиления контраста температур между широтными зонами и сезонности. Расширение пространства обитания, экологические дифференцировки и эволюционные сдвиги, способность противостоять хищникам, постепенный переход и позднемиоценовых лесных местообитаний (станций) субтропического типа (обедненная тургайская флора) к лесостепным саванноподобным станциям плиоцена, а затем и к лесам и степям умеренного типа и более открытым местообитаниям перигляциальной зоны плейстоцена — вот основные направляющие адаптациогенеза мегацерин. Данные о влиянии крупных копытных на растительный покров (Саблина, 1970; Scarpe, Hester, 2008; и др.) позволяют предполагать, что мегацерин, будучи доминантами, могли активно участвовать в становлении и смене биомов. Пресс мегацерин на растительность мог приводить к сокращению подраста некоторых деревьев и кустарников, способствуя на отдельных этапах истории расширению открытых саванноподобных пространств, а на последних ее этапах в составе перигляциальной (мамонтной) фауны — сокращению широколиственной растительности в Северной Евразии и Центральной Азии и расширению зон бореальных лесов (таежной зоны) и степей.

Основные эволюционные преобразования мегацерин отмечены на следующих рубежах (рис. 1):

- (1) поздний миоцен (вторая половина туролия, ~8–7 млн. л.н.) — появление *Praesinomegaceros* в Алтае-Саянском регионе и позже (в мессинии) *Neomegaloceros* в Причерноморье;
- (2) граница раннего и среднего плиоцена (~3.6 млн. л.н.) — появление *Orchonoseros* во Внутренней Азии (Забайкалье и Монголия) и *Arvernocegos* в Европе (Франция);
- (3) граница среднего и позднего плиоцена (~2.6 млн. л.н.) — появление *Sinomegaceros* во Внутренней Азии (Памир);

(4) конец позднего плиоцена (~2 млн. л.н.) — появление *Praemegaceros* во Внутренней Азии (Итатца и Засухино 1, Забайкалье) и в Восточной Европе (Долинское);

(5) граница виллафранка и галерия (~1.2 млн. л.н.) — появление *Megaloceros* в Причерноморье (в таманском комплексе); на смену ранним премегацеросам приходит *Praemegaceros verticornis*.

(6) граница раннего и среднего плейстоцена (~0.8 млн. л.н.) — рост биоразнообразия и широкое распространение мегацерин (*Praemegaceros verticornis*, *Praedama savini*, *Megaloceros* и др.)

(7) середина среднего плейстоцена (~0.4 млн. л.н.) — широкое распространение гигантского большого оленя *Megaloceros giganteus*.

В мессинии аридизация в Центральной Азии и расширение открытых пространств способствовали вселению в Европу не только мегацерин, но и многих других представителей гиппарионовой фауны.

Основные биотические события в плиоцене и плейстоцене совпадают с крупными глобальными климатическими и ландшафтно-климатическими событиями в Евразии и Центральной Азии. По данным Н. Шеклтона (Shackleton, 1995), крупнейшие глобальные похолодания были 3.6 млн. л.н. (точка G12 изотопной кривой), 2.6 млн. л.н. (точка 100), 2–1.8 млн. л.н. (точка 68), 1.2–1.0 млн. л.н. (точка 34), 0.9–0.8 млн. л.н. (точка 22), 400 тыс. л.н. (точка 10). Этим событиям соответствуют следующие изменения природной обстановки и ландшафтов в Центральной Евразии.

(1) 3.6 млн. л.н. — активизация орогенеза и усиление аридизации в Центральной Азии; расширение открытых пространств. В Забайкалье и Монголии *Orchonoseros* жил в разреженных широколиственных лесах субтропического типа в долинах, смешанных лесах в предгорьях и на нижних ярусах гор, чередующихся с более открытыми участками.

Около 3 млн. л.н. в Центральной Азии образовались первые горные ледники. Со второй половины среднего плиоцена в Байкальском регионе климат становится более континентальным и сухим, но при этом остается достаточно теплым. Ландшафты с преобладанием лесов сменились открытыми пространствами саванного типа с островными лесами (Алексеева, 2005).

(2) 2.6 млн. л.н. возник Скандинавский ледниковый щит; развитие пермафроста на северо-востоке Евразии, в Центральной Азии отмечено усиление похолодания, сезонности и аридизации, а также усиление процессов лессообразования, в Центральной Евразии и Средиземноморье сокращение лесов и расширение открытых пространств. В районе Памиро-Алтая господствовала умеренная флора, с саванноподобными формациями в предгорьях, а выше с поясом широколиственных, затем хвойных лесов, субальпийских и альпийских лугов (Пахомов,

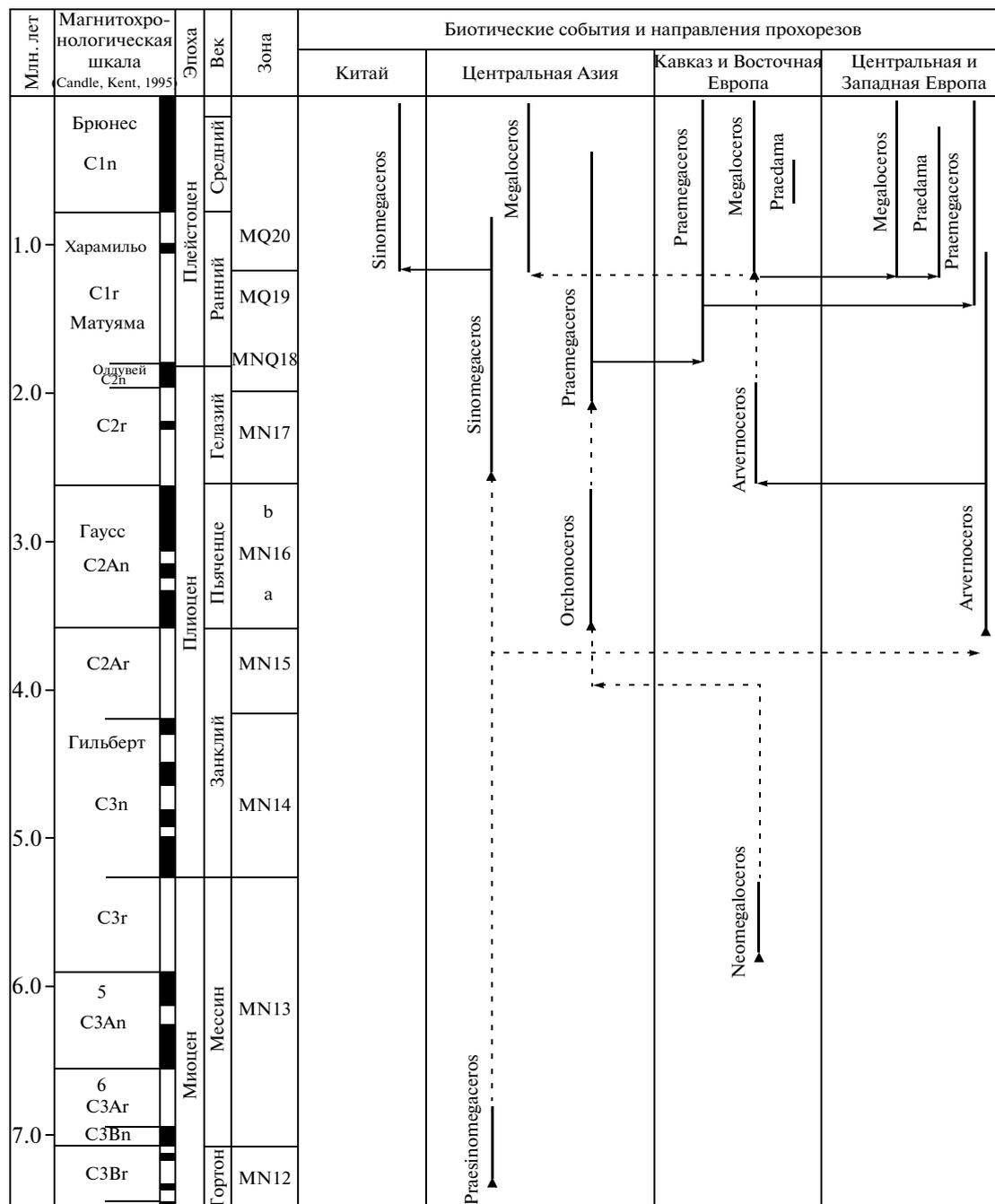


Рис. 1. Основные события в истории мегацерин и изменения окружающей среды.

1976). *Sinomegaceros*, вероятно, обитал в широколиственных лесах.

(3) 2–1.8 млн. л.н. — переход от плиоцена к плейстоцену; начало ледниково-межледниковых циклов; начало формирования тундры и тайги в высоких широтах; усиление аридизации внутри континента, формирование пустынь. В Забайкалье *Praemegaceros* жил в саванноподобных достаточно открытых и сухих биотопах.

(4) 1.2 млн. л.н. — усиление похолодания и значительное увеличение амплитуды колебаний. В межгорных впадинах и на пологих склонах Памира (Ляхути-2, ~1 млн. л.н.) *Praemegaceros* обитали в сухих саванноподобных ландшафтах, а *Sinomegaceros* — на более залесенных территориях (разреженных широколиственных листопадных лесах переходного от субтропического к умеренному типу). На юге Европы появляются олени умеренной зоны (*Megaloceros*).

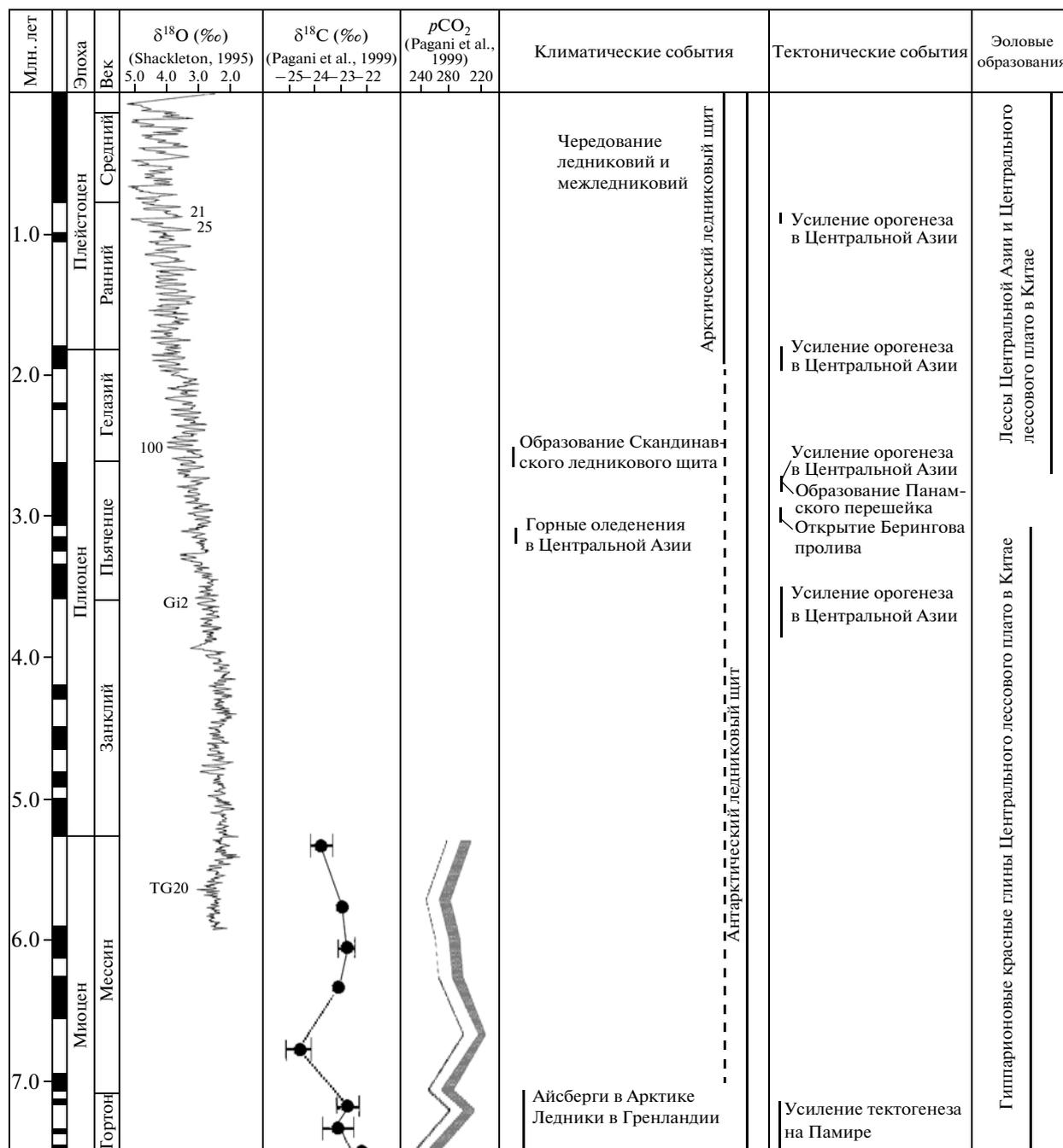


Рис. 1. Окончание.

(5) 0.8 млн. л.н. начались основные континентальные оледенения; крупная перестройка биоты; формирование субарктической фауны. В средних широтах Евразии климат был умеренно-прохладный, доминировали лесостепи. Мегацереры рода *Megaloceros* становятся более многочисленными, но доминировал в первой половине среднего плейстоцена род *Practemegaceros* (*P. verticornis*).

(6) 0.4 млн. л.н. С этого времени и до начала голоцена в средних широтах Евразии обитал гигант-

ский большерогий олень *Megaloceros giganteus*. Он населял умеренные леса, лесостепи, а в ледниковья — перигляциальные лесостепи и лесотундры.

Биотические события проходили на фоне резкого изменения тренда в сторону похолодания и увеличения амплитуды климатических колебаний. От миоцена к плейстоцену климатические сдвиги становились все более выраженными. Они способствовали ускорению процесса приспособления мегацерин к существованию во все более прохладных

условиях и повышению их толерантности в отношении температур, а также вели к элиминации или вытеснению в более южные районы теплолюбивых представителей группы. Нарастание похолодания и аридизации в Центральной Азии определило направление миграционных потоков из этого региона в Европу и на юг Азии.

В теплые интервалы плиоцена и плейстоцена содержание углерода CO₂ и метана в атмосфере было высоким. При похолоданиях содержание этих газов в атмосфере снижалось из-за снижения скорости роста растений, уменьшения их биомассы и сокращения доли высокопродуктивных биомов в экваториальных и средних широтах (Pagani et al., 1999; Ehleringer, 2005).

Направления эволюции основных линий мегацерин соответствуют общим направлениям эволюции Cervinae и в целом связаны с увеличением размеров тела, увеличением и усложнением рогов, а также прогрессивными изменениями зубной системы и конечностей. У Megacerini, как и у Cervini, увеличение веса рогов сопровождалось сокращением и утолщением пеньков, уплощением свода черепа, укорочением зароговой части и изменениями атланта-затылочного сустава (Вислобокова, 1981, 1984, 1990). Усиление опрокидывающего момента компенсировалось увеличением развала рогов, изгибом ствола, изменениями размеров, положения и направления первого и других основных отростков и появлением дополнительных. Уплощение рогов (развитие лопаты) обеспечивало распределение все возраставшей массы рога на сравнительно небольшой длине. Лопата формировалась за счет слияния терминальных ветвей. Средний и задний отростки появлялись на поздних стадиях филогенеза и онтогенеза, но, в отличие от Cervini, первым был задний отросток.

Палеонтологические данные позволяют проследить основные эволюционные преобразования в филетических линиях мегацерин.

Филетическая линия Praesinomegaceros–Sinomegaceros хорошо зафиксирована в геологической летописи. Морфология Praesinomegaceros во многом промежуточна между морфологией Cervinitus и Sinomegaceros (Вислобокова, 1981, 1983, 1990; Vislobokova, Hu, 1990; Vislobokova, 2009a). Основные эволюционные изменения в линии следующие: 1) увеличение размеров, 2) усиление уплощения первого отростка и ствола, 3) уменьшение угла медиального наклона основания первого отростка, 4) удлинение ствола и усиление его отклонения на уровне первого разветвления назад, 5) усиление разворота первого отростка и лопаты наружу, 6) усиление пахигнатии, 7) относительное удлинение ряда коренных по отношению к предкоренным (уменьшение индекса зубных сегментов), 8) увеличение высоты коронок зубов (увеличение индекса гипсодонтности). Для Sinomegaceros характерны: 1) по-

степенный переход положения основания первого отростка из вертикального (вдоль переднего края ствола) в медиально наклоненное (*S. tadjikistanis*, *S. konwanlinensis*), а затем – в поперечное (взрослые *S. pachyosteus*, *S. flabellatus*); угол медиального наклона уменьшается – верхняя точка основания первого отростка постепенно сдвигается наружу и вниз; 2) расширение первого отростка из вертикальной плоскости, примерно параллельной сагиттальной плоскости головы (*S. tadjikistanis*, *S. konwanlinensis*), постепенно переходит в вертикальную плоскость, перпендикулярную сагиттальной плоскости головы (*S. pachyosteus*, *S. flabellatus*, *S. yabei*). В ряду синомегацеросов *S. tadjikistanis* занимал одну из низших эволюционных ступеней и, очевидно, являлся предшественником других видов.

В линии Praesinomegaceros–Sinomegaceros прослеживается постепенное приспособление к обитанию на более открытых пространствах, которые проявляется как в увеличении общих размеров, так и в изменениях в строении зубов и конечностей. Sinomegaceros tadjikistanis из позднего плиоцена Курукская, Таджикистан, и Sinomegaceros konwanlinensis из раннего плейстоцена Конвалина, Китай, были обитателями лесов, а Sinomegaceros pachyosteus из среднего плейстоцена Китая обладал адаптациями к жизни в более открытых ландшафтах. Череп *S. pachyosteus* из Чжоукоудяня (Loc. 1) имел сильно выступающие в стороны глазницы и был сужен перед предкоренными. Значения δ¹³C эмали зубов показывают, что он питался преимущественно C₃-содержащими растениями (включающими деревья, кустарники и травы C₃); количество теплолюбивых трав C₄ в это время в регионе значительно сократилось (Gabaordi et al., 2005). У Sinomegaceros yabei из позднего плейстоцена Японии сильнее выражены адаптации к грейзингу, для него была характерна смешанноядность (Made, Tong, 2008). В ходе эволюции у синомегацеросов общие размеры увеличиваются, индекс зубных сегментов уменьшается, гипсодонтность зубов усиливается, дополнительные элементы в строении зубов сокращаются, стили и столбики становятся тоньше, а эмаль зубов тоньше и плотнее. Длина метаподий увеличивается, но их массивность остается довольно большой. Индексы массивности метаподий и индексы ширины дистального отдела в этой линии обычно превышают показатели у представителей других линий.

Филетическая линия Arvernoceros–Megaloceros связана близким родством с линией Praesinomegaceros–Sinomegaceros. Форма и ориентировка первого отростка у Arvernoceros близки к таковым у Praesinomegaceros. Преобразования рогов в линии Arvernoceros–Megaloceros предполагают: 1) усиление развала рогов, 2) разворот первого отростка и лопаты наружу, 3) сокращение длины первого отростка, 4) увеличение лопаты, 5) развитие заднего отростка, 6) развитие среднего отростка. Увеличение лопаты и усиление развала сопровождалось слабым сворачи-

ванием верхней половины рога (левого рога по часовой стрелке, а правого — против), которое вело к постепенному развороту лопаты. Лопата поворачивалась своей наружной выпуклой стороной сначала в сторону, а затем — вперед. При развороте первого отростка наружу верхний край его основания смещался по дуге наружу, а нижний край — чуть вверх: наибольшая ось основания отростка из почти вертикального положения у *Praesinomegaceros* и *Arverno-ceros* заняла близкое к горизонтальному положение у некоторых взрослых *Megaloceros giganteus*. Более крупные и тяжелые рога, с хорошо развитой лопатой и большим развалом, имеют более сильный разворот лопаты и первого отростка.

Один из важных центров формообразования в раннем плейстоцене находился в Причерноморье. С этим центром, по-видимому, связана трансформация *Arverno-ceros* — *Megaloceros* и ответвление от этой линии рода *Praedama*. В начале раннего плейстоцена в этом регионе существовали последние *Arverno-ceros*, а во второй половине раннего плейстоцена — первые *Megaloceros*. Около 2.5 млн. л.н. *Arverno-ceros* обитал в Приазовье (Ливнецовка), около 2 млн. л.н. — в Грузии (Дманиси) (Vékua, 1995; Vékua, Lordkipanidze, 1998). В раннем плейстоцене *Arverno-ceros verestchagini* присутствовал в фауне Сальции (Salcia) в Молдавии (Давид, 1992, 2005; Croitor, Kostopoulos, 2004), а *Arverno-ceros cf. verestchagini* — в фауне Аполлонии (Apollonia) Греции (Croitor, Kostopoulos, 2004). Самые древние *Megaloceros* известны из таманской фауны (1.2–0.8 млн. л.н.) Приморска и карьера Цимбал (Верещагин, 1959; Дуброво, Капелист, 1979).

В линии *Arverno-ceros*—*Megaloceros* прослеживается постепенное развитие приспособлений к обитанию во все более открытых ландшафтах. *Arverno-ceros ardei* из среднего плиоцена Западной Европы был лесным обитателем. Он имел низкоронковые щечные зубы, с расширяющимися к основанию коронок столбиками и стилиями и хорошо развитым цингулумом и складкой протокона. В экогенезе рода *Megaloceros*, пришедшего на смену роду *Arverno-ceros*, лесные формы постепенно преобразовывались в лесостепные. У гигантского большерога оленя *Megaloceros giganteus*, появившегося в конце минделя (~400 тыс. л.н.), лесные и лесостепные формы могли существовать одновременно в разных ландшафтах и могли сменять друг друга во времени в одном регионе при смене ландшафтно-климатических условий (Lister, 1994; Made, 2006; Made, Tong, 2008). Как и для поздних представителей филогенетической линии *Praesinomegaceros*—*Sinomegaceros*, для *Megaloceros giganteus* была характерна смешанность. У ранних популяций *Megaloceros giganteus* адаптации к грейзингу выражены слабее, чем у поздних (Lister, 1994). По пропорциям конечностей *Megaloceros giganteus* приближался к животным, адаптированным к дистанционному бегу, в

частности к северному оленю *Rangifer tarandus* (Geist, 1986).

Praedama является боковой ветвью линии *Arverno-ceros*—*Megaloceros*. Эта ветвь отделилась, по-видимому, не позднее 1 млн. л.н. Ван дер Мадэ и Тун (Made, Tong, 2008) предполагают, что дивергенция произошла около 1.2 млн. л.н. на уровне морфотипа *Praedama aff. savini* из Либакоса, Греция. Эта примитивная форма с неразвитой лопатой отличалась от *Praesinomegaceros* более высоким положением первого отростка и более сильным наклоном передней терминальной ветви вперед, а задней терминальной ветви (окончания ствола) назад. Большинство представителей рода *Praedama* были адаптированы к существованию в разреженных лесах. Вид *Praedama savini* по своим пищевым адаптациям, возможно, был довольно близок к *Praesinomegaceros*, хотя по уровню развития адаптаций к грейзингу намного превосходил его.

Филогенетические связи *Praesinomegaceros* и линии *Orchoceros*—*Praemegaceros*, хорошо прослеживаются по строению зубной системы и конечностей и менее четко по строению рогов (Вислобокова, 1979, 1981, 1990; Vislobokova, 1990a). *Neomegaloceros*, с высоким положением первого отростка и развитым задним отростком, как будто больше подходит на роль предка этой линии, но для уточнения этого вопроса данных пока недостаточно.

Род *Orchoceros* и *Praemegaceros* имели высоко расположенный первый отросток, а у некоторых *Praemegaceros*, кроме того, дополнительный отросток ближе к розетке. Степень развития и положение этих отростков у *Praemegaceros* очень изменчивы (Kahlke, 1956). На рогах *Praemegaceros*, кроме того, присутствуют средний и задний отростки. Морфология черепа и высокое положение первого отростка сближают *Orchoceros gromovi* из среднего плиоцена Шамара и Удунги (Вислобокова, 1983) и *Praemegaceros solilhacus* из Орсе, Испания (Menéndez, 1987). Отсутствие базальных отростков у ранне- и среднеплейстоценовых мегацерин группы *verticornis* иногда объясняют их редукцией (Soergel, 1927; Кальке, 1971). Сходная морфология нижней части рога *O. gromovi* трактуется нами как высокое положение первого отростка, а не как редуцированный второй отросток. Высокое положение первого отростка у *Orchoceros* может быть следствием изменчивости высоты первого разветвления в ряду предков (у *Cervavitus* и *Praesinomegaceros*). Высота первого разветвления у *Orchoceros* по сравнению с *Praesinomegaceros* увеличилась, возможно, из-за сильного отгиба ствола в сторону. В процессе эволюции роль первого отростка как противовеса на рогах такого типа становилась несущественной, и он постепенно уменьшался. Постепенное уменьшение первого отростка в линии *Arverno-ceros*—*Megaloceros*, по-видимому, тоже связано с

изменением положения рогов (от отогнутых кзади к расходящимся в стороны). Переход от *Orchonoceros* к *Praemegaceros* сопровождался небольшим сворачиванием и разворотом рога и изгибом ствола, смещением первого отростка на внутренний край ствола.

Начальный сдвиг к обитанию в более открытых и сухих ландшафтах в линии *Orchonoceros*—*Praemegaceros* был более сильным, чем в остальных линиях. Экогенез ее поздних представителей достиг более высокой стадии. *Orchonoceros gromovi* из среднего плиоцена Монголии и Забайкалья был хорошо приспособлен к жизни в условиях разреженных лесов и лесостепей и передвижению по довольно твердым грунтам. Он имел стройные метаподии средней длины и удлинённые третьи фаланги. Сменившие его представители рода *Praemegaceros* были обитателями достаточно открытых пространств, травянистые растения составляли значительную долю в их питании. Они имели прогрессивное (угловатое) строение рога и относительно высокое тело нижней челюсти. Высококоронковые зубы *Praemegaceros verticornis* были хорошо приспособлены для перетирания достаточно жесткой пищи, а конечности — для передвижения по довольно твердым грунтам. По строению рога *Praemegaceros verticornis* похож на *Cervus* и *Elaphurus*, но длина этой части черепа у него меньше.

Наряду с тремя основными филогенетическими линиями мегацерин (*Praesinomegaceros*—*Sinomegaceros*, *Orchonoceros*—*Praemegaceros* и *Arvernoceros*—*Megaloceros*), главное направление экогенеза которых было связано с постепенным освоением более сухих биотопов, существовали отдельные ветви, представители которых предпочитали влажные биотопы. Но и у них в процессе эволюции произошел определенный сдвиг к обитанию в более открытых пространствах. *Megaceroides algericus* из позднего плейстоцена Алжира и Марокко был браузером, обитавшим во влажных саваннах (Abbazzi, Masini, 1997; данные Э. Чернова: Geist, 1999).

Необычные для мегацерин адаптации к обитанию в горных условиях приобрел род *Candiacervus*: коротконогая карликовая позднеплейстоценовая форма Крита *Candiacervus sp.* II по пропорциям скелета напоминала горных козлов (Van der Geer et al., 2006).

Географическое распространение

В Центральной Евразии находились основные формообразующие центры мегацерин, откуда они расселялись в Западную Европу и Восточную Азию и где подвергались дальнейшим эволюционным преобразованиям. В Западной Европе в плейстоцене дисперсии проявили себя как важный эволюционный фактор, ускоряющей эти преобразования.

В миоцене, плиоцене и плейстоцене четко выражена зависимость дисперсионных событий от глобальных изменений климата и крупных региональных ландшафтно-климатических событий. В плейстоцене распространение и миграции мегацерин были подчинены изменениям биомов под воздействием сменявшихся друг друга холодных и теплых эпох.

Важнейшими дисперсионными событиями мегацерин в Евразии были следующие (рис. 2):

1. Конец позднего миоцена — расселение мегацерин из Центральной Азии в Северное Причерноморье; распространение там рода *Neomegaloceros*; формы, морфологически близкие к базальным мегацеринам, в мессинии при усилении похолодания и аридизации распространились из Центральной Азии на юг Восточной Европы и дали начало роду *Neomegaloceros* (рис. 3).

2. Начало среднего плиоцена — первое вселение мегацерин на территорию Западной Европы (*Arvernoceros*, Этуэр, Франция, Виллароя, Виалетт, Испания, MN16);

Древнейший *Arvernoceros* — *A. ardei* — известен из среднего плиоцена (раннего виллафранка) Франции (Этуэр, Виалетт) и Испании (Виллароя) (Heintz, 1970). В позднем плиоцене ареал *Arvernoceros* сместился на юг Восточной Европы (Ливенцовка, Приазовье) (Байгушева, 1994; Титов, 2008). Наиболее поздние представители этого рода обитали в Закавказье, Молдавии и Греции (Давид, 1992, 2005; Байгушева, 1994; Croitor, Kostopoulos, 2004) (рис. 4).

3. Ранний плейстоцен (поздний виллафранк) (~1.5 млн. л.н.) — вселение *Praemegaceros* из Азии (Забайкалье) и Восточной Европы в Юго-Восточную Европу (*Rotbav-Silvestru*, Румыния) и в Западную Европу (*Pietrafitta*, *Val di Chiana*, *Colle Curti*, Италия);

В Восточной Европе наиболее древние представители рода — *Praemegaceros sp.* (= *Eucladoceros sp.*: Алексеева, 1977, табл. XX, фиг. 1, 3, 4) из псекупского фаунистического комплекса на Украине (Долинское). В раннем плейстоцене *Praemegaceros obscurus* распространился от Великобритании до Молдовы (Azzaroli, 1953; Abbazzi et al., 1999; Abbazzi, 2004). Около 1.2 млн. л.н. его сменил *Praemegaceros verticornis*. Этот вид обитал в раннем — среднем плейстоцене от Великобритании и Испании до Причерноморья и Израиля (Кальке, 1971; Geraads, 1986), в Западной Европе он существовал вплоть до голоцена. Последние представители *P. verticornis* жили на Апеннинском полуострове около 458—366 тыс. л.н. (*Fontana Ranuccio*) (Abbazzi, 2004) (рис. 5).

Другая линия рода *Praemegaceros*—*Praemegaceros solilhacus* (Robert, 1829) — известна с конца раннего плейстоцена: Солильяк, Франция (эпизод Харамильо) (Thouveny, Bonifay, 1984), Пирро-Норд (*Pirro Nord*), Италия, ~ 1.3 млн. л.н. (*P. aff. solilhacus*: Abba-

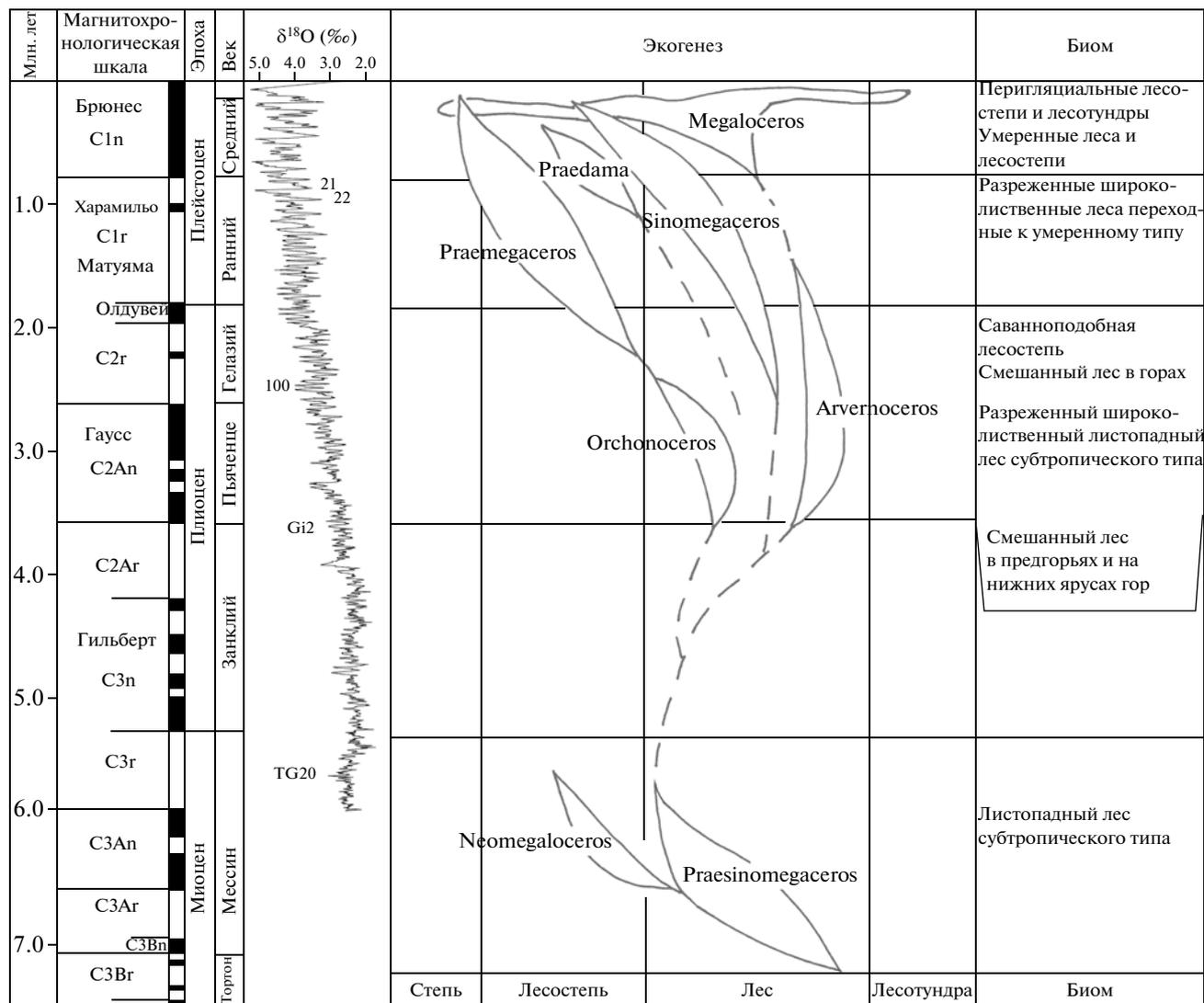


Рис. 2. Схема эволюции мегацерин.

zzi, 2004). В Италии этот вид был распространен в среднем и позднем галерии (Isernia, Mugello, Imola, Cesi, Terranera), в начале эпохи Брюнес, 0.7–0.6 млн. л.н. (Abbazzi, 2004).

Praemegaceros существовал на островах Средиземноморья до начала голоцена. Абсолютный возраст остатков Praemegaceros cazioti, найденных на Сардинии (грот Juntu), около 7500 тыс. лет (Benzi et al., 2007).

4. Граница вилафранка и галерия (~1.2 млн. л.н.) – первое появление “Megaloceros” в Причерноморье (Megaloceros sp., Цимбал, Таманский п-ов) и Praedama в Юго-Восточной Европе.

Наиболее ранние Praedama – Praedama aff. savini (=Megaloceros aff. savini: Made, Tong, 2008, рис. 7–3) – известны из Либакоса (Libakos, ~1.2 млн. л.н.), север Греции.

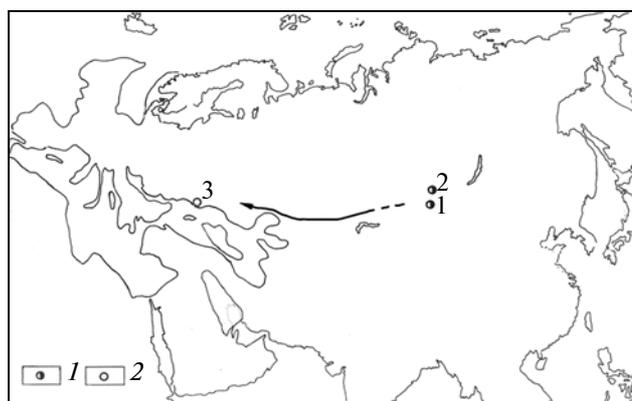


Рис. 3. Местонахождения Praesinomegaceros (1) и Neomegaloceros (2) в позднем миоцене. Обозначения местонахождений: 1 – Хиргис-Нур II; 2 – Таралык-Чер; 3 – Ананьев. Очертания Европы по данным С.В. Попова и др. (Popov et al., 2004).

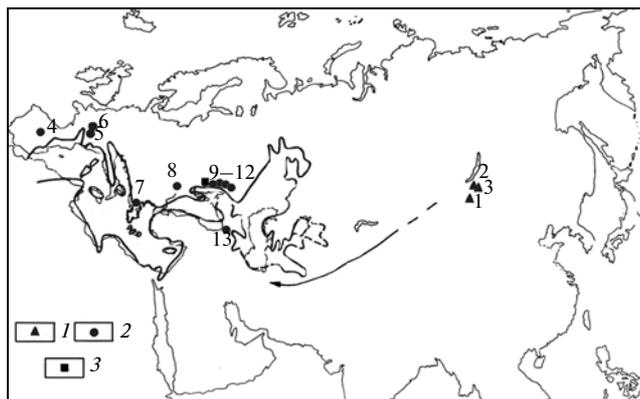


Рис. 4. Местонахождения *Orchonoceros* (1), *Arvernoceros* (2) и *Megaloceros* (3) в среднем плиоцене–раннем плейстоцене.

Обозначения местонахождений: 1 – Шамар; 2 – Улунга; 3 – Береговая; 4 – Виллароя; 5 – Виалетт; 6 – Этуэр; 7 – Апполония; 8 – Сальчия; 9 – Хапры; 10 – Ливенцовка; 11 – Морская; 12 – Воловая Балка; 13 – Дманиси; 14 – Приморск (Ногайск).

5. Граница виллафранка и галерия (~1.2 млн. л.н.) – распространение *Sinomegaceros* из внутренних районов Азии (Памир) на юго-восток Китая (Конванлин).

Ареал *Sinomegaceros* в Азии занимал территории от 50° до 25° с.ш. от Памира до островов Японии. В Китае синомегацеросы распространились из Центральной Азии. Древнейшие *Sinomegaceros* – *S. konwanlinensis* – известны из Конванлина (Гунванлин, Gongwangling), Шэньси, вместе с *Homo erectus* (ланьяньский человек). Около 1 млн. л.н. на смену *S. konwanlinensis* пришел *S. pachyosteus*.

6. Граница раннего и среднего плейстоцена (~0.8 млн. л.н.) – смещение западной границы ареала *Sinomegaceros* из внутренних районов Азии (Памир) на территорию Восточной и Юго-Восточной Азии.

На рубеже раннего и среднего плейстоцена западная граница ареала *Sinomegaceros* сместилась на восток, с этого времени синомегацеросы обитали только на территории Китая и Японии (Zdansky, 1925, 1928; Young, 1932; Teilhard de Chardin, 1936; Teilhard de Chardin, Pei, 1941; Hu, Qi, 1978; Wei, 1983; Made, Tong, 2008). Синомегацеросы были многочисленны в среднем плейстоцене и входили в число основных объектов охоты “пекинского человека” *Homo erectus* (= *Sinanthropus pekinensis*) в Чжоукоудяне 1 (Zhoukoutien, Loc. 1, ~0.8–0.3 или 0.69–0.42 млн. л.н.). *Sinomegaceros ordosianus* известен из позднего плейстоцена Шараоссогола, Ордос в Маньчжурии. Культурный слой имеет датировки 35340 ± 1900 и 50–37 тыс. лет (Huang, Hou, 1998). *S. yabei* был распространен в Японии со второй половины среднего плейстоцена до конца плейстоце-

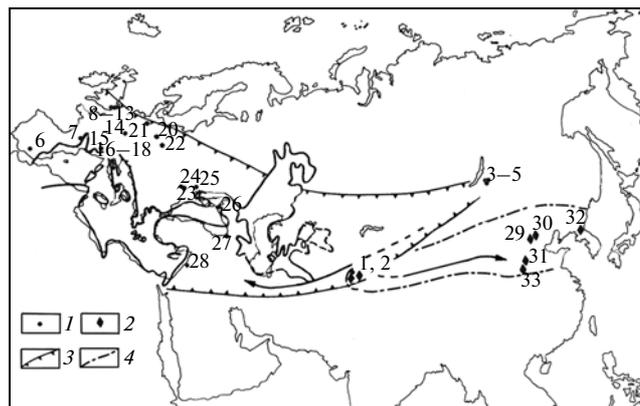


Рис. 5. Ареалы и основные местонахождения *Sinomegaceros* (1, 3) и *Praemegaceros* (2, 4) в позднем плиоцене–среднем плейстоцене и возможные пути проходов.

Обозначения местонахождений: 1 – Куруксай; 2 – Лахути-2; 3 – Ключево (Итанца); 4 – Засухино 1; 5 – Засухино 2; 6 – Гренада; 7 – Солильяк; 8 – Пейкфилд; 9 – Мандсли; 10 – Сайдстренд; 11 – Кромер; 12 – Западный Рантон; 13 – Восточный Рантон; 14 – Мосбах; 15 – Кортильоне-Монферрато; 16 – Валь ди Чьяна; 17 – Пьетрафитта; 18 – Колле Курти; 19 – Исерния; 20 – Фойгштедт; 21 – Бильсхаузен; 22 – Зюссенборн; 23 – Рени; 24 – Долинское; 25 – Тирасполь; 26 – Сенная; 27 – Ахалкалаки; 28 – Латамне; 29 – Чжоукоудянь 1; 30 – Чжоукоудянь 13; 31 – Лаочуан; 32 – Сианьюань; 33 – Конвалин.

на (Shikama, Tsugawa, 1962; Otsuka, Shikama, 1977; Made, Tong, 2008).

7. Граница раннего и среднего плейстоцена (граница раннего и среднего галерия) (~0.8 млн. л.н.) – вселение *Praedama savini* на Апеннинский полуостров (Gliozzi et al., 1997).

Вид *P. savini* (= *Megacerooides savini*) вселился на Апеннинский полуостров в среднем галерия (Isernia, около 700 тыс. л.н. (Gliozzi et al., 1997). В Великобритании этот вид существовал в кромере около 500 тыс. л.н. (Lister, 1986).

8. Средний плейстоцен (конец минделя) (~400 тыс. л.н.) – распространение *Megaloceros giganteus*.

С этого времени *M. giganteus* широко распространился в Евразии минделя (Reynolds, 1929; Theinius, 1958; Lister, 1986; Gonzalez et al., 2000; Stuart et al., 2004; Made, Tong, 2008). Ареал *Megaloceros giganteus* в позднем плейстоцене занимал значительную территорию Северной Евразии от 55°–60° до 45° с.ш., а в Западной Европе до 35° с.ш. и протягивался от Великобритании до Забайкалья (Щеглова, 1950, 1958; Stuart et al., 2004) (рис. 6). Среди мегацерин *Megaloceros giganteus* обладал наибольшей толерантностью по отношению к изменявшимся особенностям окружающей среды. В среднем плейстоцене этот вид сосуществовал с представителями сингийской и хозарской фаун, в позднем плейсто-

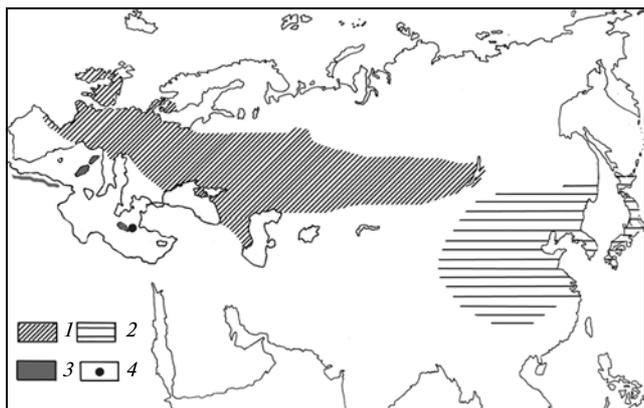


Рис. 6. Ареалы мегацерин в позднем плейстоцене. Обозначения: 1 – *Megaloceros giganteus* (по Stuart et al., 2004); 2 – *Sinomegaceros*; 3 – *Praemegaceros*; 4 – *Candiacervus*.

цене – с палеарктическими копытными мамонтового комплекса, в начале голоцена – с оленями современной фауны. В среднем плейстоцене он обитал в полуоткрытых ландшафтах, в хозарское время – в лесостепях и на границе лесостепей и степей, в позднем плейстоцене – в продуктивных перигляциальных лесостепях и лесотундре. Во время ледниковой численность и ареал этого вида сокращались. Он населял биомы с высокой первичной продуктивностью (Lister, 1994; Moen et al., 1999) и развитой древесной и кустарниковой растительностью на равнинах, слабо холмистых территориях, предгорьях, нижних ярусах гор, куда заходил по долинам рек. Поздние популяции вида по уровню адаптаций к холодному климату, возможно, приближались к маралу или вапити (Geist, 1999). В начале голоцена популяции *Megaloceros giganteus* сохранялись в отдельных рефугиумах, в частности в Ирландии и на юге Урала (Mitchell, Parkes, 1949; Косинцев, 2003; Stuart et al., 2004; Маркова и др., 2008; Chritz et al., 2009). По костям из двух местонахождений в Ирландии получены радиоуглеродные даты 9430 ± 65 и 9225 ± 85 л.н. (Gonzales et al., 2004), а из пяти местонахождений Среднего Урала – от 10260 ± 55 до 6816 ± 35 (Stuart et al., 2004). Значения ^{13}C и ^{18}O в эмали зубов M^2 и M^3 у *Megaloceros giganteus* из Ирландии, более высокие, чем у современных *Cervus elaphus* и *Dama dama*, показали, что в составе кормов была значительная доля трав (grass) и разнотравья (forb), и позволили предположить, что сокращение кустарниково-древесной растительности в раннем дриасе и недостаточная калорийность питания привели к исчезновению там этого вида (Chritz et al., 2009).

Чередование холодных и теплых эпох влияло на природную обстановку. Расширение зоны бореальных лесов с каждым последующим циклом способствовало все более широкому распространению современных видов (благородного оленя *Cervus elaphus*, лося *Alces alces*, косули *Capreolus pygargus*) и постепенному вытеснению с территории Северной Евразии типичных представителей мамонтового комплекса и *Megaloceros giganteus*. Островные рефугиумы, по-видимому, не обладали необходимым уровнем первичной продуктивности для поддержания обитавших в них видов мегацерин, а континентальные оказались более благоприятны для других, процветающих в современных фаунах оленей.

Работа выполнена в рамках программ Президиума РАН “Биоразнообразие” и “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем” и проектов РФФИ 08-04-00483а и 11-04-00933а.

Работа выполнена в рамках программ Президиума РАН “Биоразнообразие” и “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем” и проектов РФФИ 08-04-00483а и 11-04-00933а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Н.В.* Эволюция природной среды Западного Забайкалья в позднем кайнозое (по данным мелких млекопитающих). М.: ГЕОС, 2005. 141 с.
- Алексеева Э.В.* Млекопитающие плейстоцена юго-востока Западной Сибири. М.: Наука, 1980. 186 с.
- Байгушева В.С.* К строению черепа крупных оленей ханжирского комплекса // Палеотериология. М.: Наука, 1994. С. 236–252.
- Верещагин Н.К.* Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 704 с.
- Вислобокова И.А.* Новый олень из плиоцена Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. 1979. Вып. 8. С. 31–38.
- Вислобокова И.А.* К вопросу о ранней эволюции мегацерин // Палеонтол. журн. 1981. № 4. С. 105–117.
- Вислобокова И.А.* Ископаемые олени Монголии. М.: Наука, 1983. 74 с.
- Вислобокова И.А.* Об основных направлениях эволюции оленей // Палеонтол. журн. 1984. № 4. С. 88–98.
- Вислобокова И.А.* Семейство Cervidae // Биостратиграфия позднего плиоцена – раннего плейстоцена Таджикистана (по фауне млекопитающих). М.: Наука, 1988. С. 72–97.
- Вислобокова И.А.* Ископаемые олени Евразии. М.: Наука, 1990. 208 с.
- Вислобокова И.А., Лавров А.В.* Древнейшие кабарги рода *Moschus* на территории России и их значение для уточнения эволюции и родственных отношений семейства Moschidae // Палеонтол. журн. 2009. № 2. С. 87–99.
- Давид А.И.* Новый вид оленя (Cervidae, Mammalia) из позднеплиоценовых отложений Молдовы // Изв. АН Молд ССР. Сер. биол. и хим. наук. 1992. № 1. С. 67–68.
- Давид А.И.* Макротерофауна древнеаллювиальных плио-плейстоценовых отложений Салчинского местонахождения (Республика Молдова) // Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий. Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2005. С. 19–21.
- Девяткин Е.В.* Кайнозой Внутренней Азии. М.: Наука, 1981. 196 с.
- Девяткин Е.В., Малаева Е.М., Зажигин В.С. и др.* Поздний кайнозой Монголии. М.: Наука, 1989. 213 с.

- Додонов А.Е. Четвертичный период Средней Азии. Стратиграфия, корреляция, палеогеография. М.: ГЕОС, 2002. 250 с.
- Дуброво И.А., Капелист К.В. Каталог местонахождений третичных позвоночных УССР. М.: Наука, 1979. 160 с.
- Кальке Г.-Д. Семейство Cervidae Gray, 1821 // Плейстоцен Тирасполя. Кишинев: Штиинца, 1971. С. 137–156.
- Короткевич Е.Л. Позднеэоценовые олени Северного Причерноморья. Киев: Наук. думка, 1970. 175 с.
- Короткевич Е.Л. Новая форма оленя из неогеновых отложений юга Украины // Вестн. зоол. 1971. № 1. С. 59–63.
- Короткевич Е.Л. История гиппарионовой фауны Восточной Европы. Киев: Наук. думка, 1988. 162 с.
- Косинцев П.А. Находки гигантского оленя (*Megaloceros giganteus* Blumenbach, 1803) в голоцене Урала // Докл. АН. 2003. Т. 390. № 2. С. 278–279.
- Маркова А.К., Кольфсхотен Т. ван, Бохнке Ш. и др. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.). М.: КМК, 2008. 556 с.
- Пахомов М.М. Палеогеографическое и флористическое единство области древнего Средиземноморья // Палинология в СССР. М.: Наука, 1976. С. 112–116.
- Саблина Т.Б. Эволюция пищеварительной системы оленей. М.: Наука, 1970. 248 с.
- Титов В.В. Крупные млекопитающие позднего плиоцена Северо-Восточного Приазовья. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2008. 264 с.
- Флеров К.К. Кабарги и олени. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 225 с.
- Флеров К.К. Семейство Cervidae Gray, 1821 – олени // Основы палеонтологии. Т. 13. М.: Гос. науч.-тех. изд-во лит. по геол. и охране недр, 1962. С. 368–378.
- Щеглова В.В. О систематическом положении и истории развития большерогих оленей // Докл. АН СССР. 1950. Т. 73. № 6. С. 813–816.
- Щеглова В.В. О большерогих оленях (рода *Megaloceros*) на территории СССР // Учен. зап. Белорус. гос. ун-та. Сер. геол. 1958. Вып. 43. С. 173–188.
- Abbazzi L. Remarks on the validity of the generic name *Praemegaceros* Portis 1920, and an overview on *Praemegaceros* species in Italy // Rend. Fis. Acc. Lincei. Ser. 9. 2004. V. 15. P. 115–132.
- Abbazzi L., Bonfiglio L., Marra A.C., Masini F. A revision of medium and small sized deer from the Middle and Late Pleistocene of Calabria and Sicily // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 2001. V. 40. № 2. P. 115–126.
- Abbazzi L., Croitor R., David A. *Megaceroides obscurus* (Azzaroli, 1953) (Mammalia, Cervidae) from Early Pleistocene sites of Eastern Moldova // Acta Zool. Cracov. 1999. V. 42. № 3. P. 377–392.
- Abbazzi L., Masini F. *Megaceroides solilhacus* and other deer from the Middle Pleistocene site of Isernia La Pineta (Molise, Italy) // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 1997. V. 35. № 2. P. 213–227.
- Ambrosetti P. Cromerian fauna of the Rome area // Quaternaria. 1967. V. 9. P. 267–283.
- Azzaroli A. The deer of the Weybourn Crag and Forest Bed of Norfolk // Bull. Brit. Museum (Natur. History). 1953. V. 2. № 1. P. 1–96.
- Azzaroli A. Il namismo nei cervi insulari // Palaeontol. Ital. 1961. V. 56. P. 1–31.
- Azzaroli A. Insularity and its effects on terrestrial vertebrates: evolutionary and biogeographic aspect // Paleontological essential of historical geology. Modena: Montanaro Galitelli Ed., 1982. P. 193–213.
- Azzaroli A. Forest Bed elks and giant deer revisited // Zool. J. Linn. Soc. 1994. V. 112. P. 119–133.
- Azzaroli A., Mazza P. On the possible origin of the giant deer genus *Megaceroides* // Rend. Atti Accad. Lincei. Ser. 9. 1992. V. 3. P. 23–32.
- Azzaroli A., Mazza P. Large Early Pleistocene deer from Pietrafitta lignite mine, Central Italy // Palaeontol. Ital. 1993. V. 80. P. 1–24.
- Benzi V., Abbazzi L., Bartolomei P. et al. Radiocarbon and U-series dating of the endemic deer *Praemegaceros cazioti* (Deperet) from “Grotta Juntu”, Sardinia // J. Archaeol. Sci. 2007. V. 34. № 5. P. 790–794.
- Bredenkamp G.J., Spada F., Kazmierczak E. On the origin of northern and southern hemisphere grasslands // Plant Ecology. 2002. V. 163. P. 209–229.
- Cande S.C., Kent D.V. Revised calibration of the geomagnetic polarity timescale for the Late Cretaceous and Cenozoic // J. Geophys. Res. 1995. V. 100. № 4. P. 6093–6095.
- Chritz K.L., Dyke G.J., Zazzo A. et al. Palaeobiology of an extinct Ice Age mammal: stable isotope and cementum analysis of giant deer teeth // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 2009. V. 282. P. 133–144.
- Croitor R., Kostopoulos D.S. On the systematic position of the large-sized deer from Apollonia, Early Pleistocene, Greece // Paläontol. Z. 2004. Bd 78. H. 1. P. 137–159.
- Deng T. Chinese Neogene mammal biochronology // Vertebr. Palasiat. 2006. V. 44. № 2. P. 143–163.
- De Vos J. The endemic Pleistocene deer of Crete // Verh. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Natuurk. 1984. V. 31. P. 1–110.
- Ehleringer J.R. The influence of atmospheric CO₂, temperature, and water on the abundance of C₃/C₄ taxa // A history of atmospheric CO₂ and its effect on plants, animals, and ecosystems. N.Y.: Springer, 2005. P. 214–231.
- Gabaordi M., Deng T., Wang Y. Middle Pleistocene climate and habitat change at Zhoukoudian, China, from carbon and oxygen isotopic record from herbivore tooth enamel // Quatern. Res. 2005. V. 63. № 3. P. 329–338.
- Geist V. The paradox of the great Irish stags // Natur. History. 1986. V. 95. № 3. P. 54–65.
- Geist V. Deer of the World: their evolution, behaviour and ecology. Shrewsbury: Swan Hill, 1999. 421 p.
- Geraads D. Les ruminants de Pléistocène d'Oubeidiyeh (Israel) // Mém. Trav. Centre rech. franc. Jérusalem. 1986. V. 5. P. 143–181.
- Gliozzi E., Abbazzi L., Argenti P. et al. Biochronology of selected mammals, molluscs and ostracods from the Middle Pliocene to the Late Pleistocene in Italy. The state of art // Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 1997. V. 103. № 3. P. 369–388.
- Gonzalez S., Kitchener A.C., Lister A.M. Survival of the Irish elk into the Holocene // Nature. 2000. V. 405. P. 753–754.
- Hadjouis D. *Megaceroides algericus* (Lydekker, 1890) du gisement des Phacocheres (Alger, Algérie). Étude critique de la position systématique de *Megaceroides* // Quaternaire. 1990. V. 3–4. P. 247–258.

- Heintz E.* Les cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. T. 1 // *Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. Sér. 5.* 1970. V. 22. P. 1–303.
- Hu Ch., Qi T.* Gongwangling Pleistocene mammalian fauna of Lantian, Shaanxi // *Palaeontol. Sin. New Ser. C.* 1978. V. 155. P. 1–64.
- Huang W., Hou Y.* A perspective on the archaeology of the Pleistocene-Holocene transition in North China and the Qinghai-Tibet Plateau // *Quatern. Intern.* 1998. V. 49/50. P. 117–127.
- Joleaud L.* Cervus (Megaceroides) algericus Lydekker // *C.R. Soc. Biol. Marseille.* 1914. V. 76. P. 737.
- Kahlke H.D.* Der altpleistozäne Verticornis-Kreis und Frage der Entstehung der Riesenhirsche (Megaceros) // *Hallesches Jb. Mitteldeutsch. Erdgesch. I.* 1951. S. 174–179.
- Kahlke H.D.* Die Cervidenreste aus den altpleistozänen Ilmkiesen von Süßenborn bei Weimar. Berlin: Akademie-Verlag, 1956. 62 S.
- Kahlke H.D.* Die Cerviden-Reste aus den Tonen von Voigstedt in Thüringen // *Paläontol. Abh. Abt. A.* 1965. Bd 2. Hf 2/3. S. 379–426.
- Kahlke H.D., Hu Ch.* On the distribution of Megaceros in China // *Vertebr. Palasiat.* 1957. V. 1. № 4. P. 273–283.
- Lister A.M.* New results on deer from Swanscombe, and the stratigraphical significance of deer in the Middle and Upper Pleistocene of Europe // *J. Archaeol. Sci.* 1986. V. 13. P. 319–338.
- Lister A.M.* The evolution of the giant deer, *Megaloceros giganteus* (Blumenbach) // *Zool. J. Linn. Soc.* 1994. V. 112. P. 65–100.
- Lister A.M., Edwards C.J., Nock D.A.W. et al.* The phylogenetic position of the “giant deer” *Megaloceros giganteus* // *Nature.* 2005. V. 438. P. 850–853.
- Made J. van der.* The evolution and biogeography of the Pleistocene giant deer *Megaloceros giganteus* (Cervidae, Mammalia) // *Cour. Forsch. Senckenb.* 2006. Bd 256. S. 117–129.
- Made J. van der, Tong H.W.* Phylogeny of the giant deer with palmate brow tines *Megaloceros* from West and Sino-megaceros from East Eurasia // *Quatern. Intern.* 2008. V. 179. № 1. P. 135–162.
- Malatesta A.* Dwarf deer and other Late Pleistocene fauna of the Simonelli Cave in Crete // *Accad. Naz. Sci. Cultura.* 1980. № 249. P. 1–97.
- Menéndes E.* Cérvidos del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena-2, Orce (Granada, España) // *Paleontol. Evol.* 1987. V. 1. P. 129–181.
- Mitchell G.F., Parkes H.M.* The giant deer in Ireland // *Proc. Roy. Irish. Acad. Ser. B.* 1949. V. 52. P. 219–314.
- Moen R.A., Pastor J., Cohen Y.* Antler growth and extinction of Irish elk // *Evol. Ecol. Res.* 1999. V. 1. P. 235–249.
- Otsuka H., Shikama T.* Studies on fossil deer of the Takao collection (Pleistocene deer fauna in the Seto Inland Sea, West Japan – part 1) // *Bull. Nat. Sci. Museum.* 1977. V. 3. № 1. P. 39–40.
- Pagani M., Freeman K.H., Arthur M.A.* Late Miocene atmospheric CO₂ concentrations and the expansion of C₄ grasses // *Science.* 1999. V. 285. P. 876–879.
- Palombo M.R.* Large Pleistocene mammals on the Mediterranean islands // *Vie Milieu.* 1996. V. 46. № 3/4. P. 365–374.
- Palombo M.R.* Insularity and its effects // *Quatern. Intern.* 2008. V. 182. № 1. P. 1–5.
- Pohlig H.* Die Cerviden des thüringischen Diluvialtravertins // *Palaeontogr.* 1892. Bd 39. S. 215–263.
- Popov S.V., Rögl S.V., Rozanov A.Y. et al.* Lithological-paleogeographic maps of Paratethys // *Cour. Forsch. Senckenb.* 2004. Bd 250. P. 1–46.
- Qiu Zh.* Quaternary environmental changes and evolution of large mammals in North China // *Vertebr. Palasiat.* 2006. V. 44. № 2. P. 110–132.
- Qiu Z.X., Qiu Z.D.* Chronological sequence and subdivision of Chinese Neogene mammalian faunas // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 1995. V. 116. P. 41–70.
- Radulesco C., Samson P.* Sur un nouveau cerf mégacérin du Pléistocène moyen de la dépression de Brasov (Roumanie) // *Geol. Romana.* 1967. V. 6. P. 317–344.
- Retallack G.J.* Cenozoic expansion of grassland and global cooling // *J. Geol.* 2001. V. 109. P. 407–426.
- Reynolds S.H.* The British Pleistocene Mammalia. V. 3. Pt. 3. The giant deer // *Palaeontogr. Soc. London. Monogr.* 1929. V. 81. P. 1–62.
- Scarpe C., Hester A.* Plant traits, browsing and grazing herbivores, and vegetation dynamics // *The ecology of browsing and grazing. Ecol. Studies.* 2008. V. 195. P. 217–261.
- Schlosser M.* Die fossilen Cavicornier Säugetiere Chines // *Abh. Kgl. Bayer. Acad. Wiss.* 1903. Bd 22. Abt. 1. S. 1–221.
- Shackleton N.J.* New data on the evolution of Pliocene climatic variability // *Paleoclimate and evolution, with emphasis on human origin.* New Haven: Yale Univ. Press, 1995. P. 242–248.
- Shikama T., Okafuji G.* Quaternary cave and fissure deposits and their fossils in Akyyosi District // *Sci. Rep. Yokohama Nat. Univ. Sect. 2.* 1958. V. 7. P. 43–103.
- Shikama T., Tsugawa S.* Megacerid remains from Gunma Prefecture, Japan // *Bull. Natur. Sci. Museum.* 1962. V. 6. № 1. P. 1–13.
- Soergel W.* Cervus megaceros mosbachensis n. sp. und die Stammesgeschichte der Riesenhirsche // *Abh. Senck. Naturforsch. Ges.* 1927. Bd 39. S. 365–407.
- Stuart A.J., Kosintsev P.A., Higham T.F.G., Lister A.M.* Pleistocene to Holocene extinction dynamics in giant deer and woolly mammoth // *Nature.* 2004. V. 431. № 7. P. 684–689.
- Thenius E.* Geweihjüngendstadien des eiszeitlichen Reisenhirsches, *Megaloceros giganteus* (Blum.) und ihre phylogenetische Bedeutung // *Acta Zool. Cracov.* 1958. V. 2. P. 707–721.
- Teilhard de Chardin P.* Fossil mammals from Locality 9 of Choukoutien // *Palaeontol. Sin. Ser. C.* 1936. V. 7. № 4. P. 5–70.
- Teilhard de Chardin P., Pei W.C.* The fossil mammals from Locality 13 of Choukoutien // *Palaeontol. Sin. New Ser. C.* 1941. V. 11. P. 1–119.
- Thouveny N., Bonifay E.* New chronological data on European Plio-Pleistocene faunas and hominid occupation sites // *Nature.* 1984. V. 308. P. 355–358.
- Van der Geer A.A.E., De Vos J., Lyras G.A., Dermitzakis M.D.* New data on the Pleistocene Cretan deer *Candiacervus*

- sp. II (Mammalia, Cervinae) // *Cour. Forsch. Senckenb.* 2006. Bd 256. P. 131–137.
- Vekua A.K.* Die Wirbeltierfauna des Villafranchium von Dmanisi und ihre biostratigraphische Bedeutung // *Rom.-German. Zentralmus. Jb.* 1995. Bd 42. P. 77–180.
- Vekua A.K., Lordkipanidze D.* The Pleistocene paleoenvironment of the Transcaucasus // *Quaternaire.* 1998. Bd 9. P. 261–266.
- Vislobokova I.* A new species of the Megacerini (Cervidae, Artiodactyla) from the Late Miocene of Taralyk-Cher, Tuva (Russia), and remarks on relationships of the group // *Geobios.* 2009a. V. 42. P. 397–410.
- Vislobokova I.* The most ancient megacerine deer from the Late Miocene of Siberia and its implications to the evolution of the group // *Palaeoworld.* 2009b. V. 18. P. 278–281.
- Vislobokova I.A., Hu Ch.* On the evolution of megacerines // *Vertebr. Palasiat.* 1990. V. 28. № 2. P. 150–158.
- Wei Q.* A new Megaloceros from Nichowan Beds // *Vertebr. Palasiat.* 1983. V. 21. № 1. P. 87–95.
- Young C.C.* On the Artiodactyla from the Sinanthropus site at Choukoutien // *Palaeontol. Sin. Ser. C.* 1932. V. 8. № 2. P. 1–159.
- Zdansky O.* Fossile Hirsche Chinas // *Palaeontol. Sin. Ser. C.* 1925. V. 2. № 3. P. 1–93.
- Zdansky O.* Die Säugetiere der Quartärfauna von Choukoutien // *Palaeontol. Sin. Ser. C.* 1928. V. 5. № 4. P. 1–146.

Historical Development and Geographical Distribution of Giant Deer (Cervidae, Megacerini)

I. A. Vislobokova

The origin, trends in adaptatiogenesis and ecogenesis of megacerines reviewed. The major phylogenetic lineages are described, the main evolutionary events are dated and compared with changes in environments. It is shown that the major evolutionary changes in megacerines developed against a background of considerable changes in environments, which corresponded to global climatic and great regional landscape–climatic events.

Keywords: Megacerini, Cervidae, Artiodactyla, Late Cenozoic, Eurasia.