



Раннеплейстоценовая фауна крупных млекопитающих с местонахождения Палан-Тюкан (северо-западный Азербайджан)

К.Ю. Ильцевич и М.В. Саблин*

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mails: Karina.Iltsevich@zin.ru (К.Ю. Ильцевич), Mikhail.Sablin@zin.ru (М.В. Саблин)

Представлена 15 марта 2024; после доработки 21 мая 2024; принята 9 июня 2024.

РЕЗЮМЕ

В результате проведенной инвентаризации ископаемого материала с местонахождения Палан-Тюкан, а также работы с литературой уточнен видовой состав фауны середины раннего плейстоцена на территории нынешнего северо-западного Азербайджана. Палеонтологический материал fossilized в одинаковой степени, что указывает на схожие условия захоронения. Кости животных на местонахождении накапливались в течение одного цикла осадконакопления в отложениях некогда неглубокого сильно заиленного водоема со слабо текущей или стоячей водой. Нами было определено 16 видов крупных млекопитающих, наличие которых позволило уточнить время существования данного фаунистического комплекса, а также особенности природного окружения во время образования местонахождения. Отряд Carnivora представлен 10 особями, отряд Proboscidea – 2 особями, отряд Perissodactyla – 3 особями, отряд Artiodactyla – 18 особями. Палеоландшафт Палан-Тюкана можно охарактеризовать достаточной мозаичностью: приречные равнинные участки с густой растительностью плавно переходили в холмистую саванноstepь со смешанной растительностью различной степени плотности. Проведенная нами реконструкция палеогеографической обстановки указывает на то, что крупные млекопитающие Палан-Тюкана обитали здесь в условиях относительно влажного субтропического климата. Фаунистический комплекс Палан-Тюкана относится к Средиземноморской палеозоогеографической подобласти, биоzone MNQ18, началу позднего виллафранка, и попадает во временной интервал 1.93–1.77 млн лет.

Ключевые слова: Закавказье, костные остатки, крупные млекопитающие, Палан-Тюкан, ранний плейстоцен, северо-западный Азербайджан

Early Pleistocene fauna of large mammals from Palan-Tyukan site (northwestern Azerbaijan)

K.Yu. Iltsevich and M.V. Sablin*

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mails: Karina.Iltsevich@zin.ru (K.Yu. Iltsevich), Mikhail.Sablin@zin.ru (M.V. Sablin)

Submitted March 15, 2024; revised May 21, 2024; accepted June 9, 2024.

ABSTRACT

The species composition of the mid-Early Pleistocene fauna in northwestern Azerbaijan has been elucidated through the analysis of fossil material recovered from the Palan-Tyukan site. This research also included a review

* Автор-корреспондент / Corresponding author

of the relevant literature. The paleontological material has been fossilized to a similar extent, indicating similar burial conditions. Animal bones at the site were accumulated during a single sedimentation cycle in sediments of what was once a shallow, heavily silted body of water with slow-flowing or standing water. We have identified 16 species of large mammals, whose presence has allowed us to determine the time period in which this faunal complex existed, as well as the characteristics of the natural environment at the time of its formation. The order Carnivora is represented by 10 individuals, the order Proboscidea by 2 individuals, the order Perissodactyla by 3 individuals, and the order Artiodactyla by 18 individuals. The Palan-Tyukan paleo-landscape can be described as a mosaic of different environments. Flat riverine areas with dense vegetation gradually transitioned into the hilly steppe with mixed vegetation of varying densities. Our reconstruction of the paleogeographic environment indicates that large mammals of Palan-Tyukan lived there under conditions of a relatively humid subtropical climate. The Palan-Tyukan faunal complex belongs to the Mediterranean palaeobiogeographical subregion, biozone MNQ18, at the beginning of the Late Villafranchian period, and falls within the time interval from 1.93 to 1.77 million years ago.

Key words: Transcaucasia, bone remains, large mammals, Palan-Tyukan, Early Pleistocene, northwestern Azerbaijan

ВВЕДЕНИЕ

Раннеплейстоценовое местонахождение Палан-Тюкан находится в Закавказье, на северо-западе Азербайджана, в Самухском районе (географические координаты – 41°05'53» с. ш., 46°16'39» в. д.). Всего здесь одним из авторов (М.В. Саблин) в 1986 и 1990 гг. было собрано около 300 фрагментов костей млекопитающих. С тех пор раскопки здесь не проводились. Фауна Палан-Тюкана частично описана в более ранних (Саблин [Sablin] 1990; Кузьмина и Саблин [Kuzmina and Sablin] 1991; Сотникова и Саблин [Sotnikova and Sablin] 1993) и более полно в недавних (Ильцевич [Iltsevich] 2022, 2023; Sablin and Iltsevich 2022; Титов и др. [Titov et al.] 2023; Iltsevich and Sablin 2023a, 2023b) работах. Здесь мы приводим предварительные результаты изучения данного фаунистического комплекса. Имеющийся в нашем распоряжении ископаемый материал из Палан-Тюкана вполне достаточен как для проведения реконструкции палеогеографической обстановки и природной среды региона, так и для более точного понимания истории формирования фаун крупных млекопитающих на территории Западной Евразии в раннем плейстоцене.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Коллекция крупных млекопитающих из Палан-Тюкана, собранная М.В. Саблиным, хранится в Зоологическом институте РАН (ЗИН РАН) в г. Санкт-Петербурге (Россия) и включает 224

определимых костных остатков разного размера. В большинстве своем это кости конечностей, но есть и изолированные зубы, и фрагменты черепов. Здесь нужно отметить, что зуб этрусского медведя (GIN № 886/30) не происходит из вышеуказанной линзы, а был обнаружен ранее в окрестностях Палан-Тюкана сотрудниками Геологического института РАН, Москва (ГИН РАН), и впервые описан в работе М.В. Сотниковой и М.В. Саблина ([Sotnikova and Sablin] 1993). Промеры брались по стандартным методикам (von den Driesch 1976). Кости млекопитающих измерялись электронным штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Для корректного определения данного ископаемого материала нами были задействованы литературные источники, а также богатейшие фондовые коллекции ЗИН РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Тафономия местонахождения

Тафономия – это учение о захоронении и образовании местонахождений ископаемых организмов. Оно представляет собой одно из направлений палеонтологических исследований и находится на стыке геологического и биологического циклов наук (Ефремов [Efremov] 1950; Верещагин [Vereshchagin] 1972; Очев и др. [Ochev et al.] 1994).

Кости, собранные в 1986 и 1990 гг. на Палан-Тюкане, залежали вплотную друг к другу внутри линзовидного скопления площадью 25 м² в толще нормально намагниченных (интерпре-

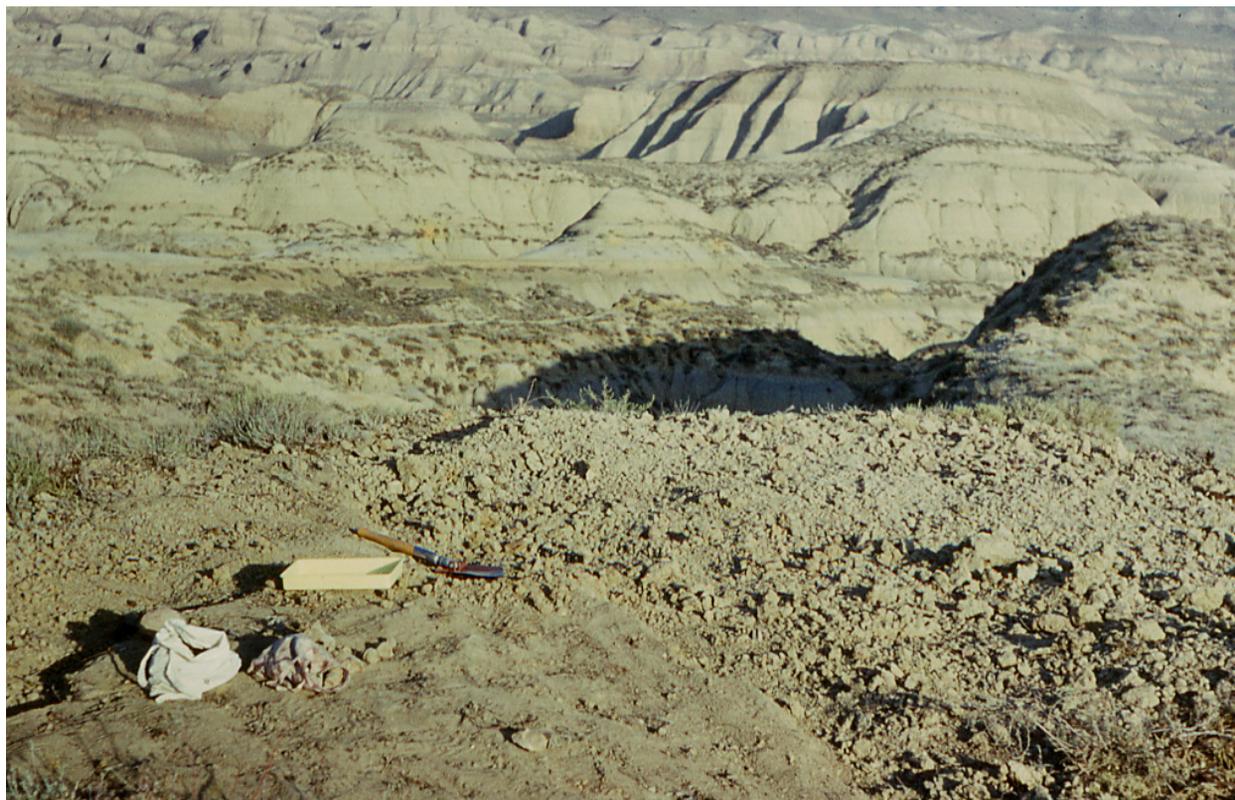


Рис. 1. Раскопки на местонахождении Палан-Тюкан, 1986 г. (фото из личного архива М.В. Саблина).

Fig. 1. Excavations at the Palan-Tyukan site, 1986 (photo from the personal archive of M.V. Sablin).

тируется как верхняя часть палеомагнитного эпизода Олдувей) желтовато-серых нижнеапшеронских суглинков (Рис. 1). Остеологический материал fossilized в одинаковой степени, что указывает на схожие условия захоронения. Большинство костей окрашены в темно-коричневый цвет, на их поверхности отсутствуют следы химической коррозии от воздействия органических кислот при контакте с корнями травянистых растений. Нет следов окатанности. Погрызы от зубов млекопитающих и порезы каменными орудиями на поверхности костей нами также не зафиксированы. Внутри линзовидного скопления также были найдены фрагменты панцирей болотной черепахи *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758), скорлупа яиц страуса, раковины пресноводного моллюска *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774) (Сотникова и Саблин [Sotnikova and Sablin] 1993).

Подробная информация о последних геологических и палеонтологических исследованиях

в южной части Прикаспия и палеоэкологических реконструкциях представлена в ряде работ (Али-Заде и др. [Ali-Zade et al.] 1972; Филиппова [Filippova] 1997; van Baak et al. 2013; Свиточ [Svitoch] 2015; Bukhsianidze and Koiava 2018; Lazarev et al. 2019, 2021). На наличие палеонтологического материала в нижнеапшеронских отложениях Палан-Тюкана указывает и Н.А. Лебедева ([Lebedeva] 1972, 1978), изучавшая геологию бассейна. Скорее всего, остатки млекопитающих накапливались здесь в течение одного цикла осадконакопления (одного сезона) в отложениях некогда неглубокого сильно заиленного водоема со слабо текущей или стоячей водой. Позже ископаемый материал оказался запечатанным в глинистой массе, которая, в свою очередь, была захоронена в ходе дальнейших геологических процессов. По нашему мнению, скопление костей на местонахождении Палан-Тюкан было обусловлено в первую очередь гидродинамическими и седиментационными

факторами. В условиях заиленных (или заболоченных) водоемов животные нередко гибнут в результате завязания конечностей в вязком субстрате дна. Во время наводнений потоки воды переносят трупы зверей, которые концентрируются под действием течения в заводях, на отмелях. Для местонахождений, сформированных водными потоками, характерна сортировка по размерам и массе костного материала (Ефремов [Efremov] 1950; Верещагин [Vereshchagin] 1961; Hanson 1980; Behrensmeyer 1982, 1988; Очев и др. [Ochev et al.] 1994).

Показатель соотношения числа определенных костей (NISP) к минимальному количеству особей (MNI) крупных млекопитающих на местонахождении составил 8.82. В целом в остеологическом материале преобладают кости конечностей – 56%. Краниальные фрагменты составляют 44%. Нами было установлено, что 6 из 31 особи были на момент гибели молодыми или полувзрослыми животными. Вместе с тем следует отметить, что основная масса (95.6%) определенных костей млекопитающих с местонахождения принадлежала все же вполне сформировавшимся крупным зрелым животным со среднестертыми зубами и приросшими эпифизами. Ископаемый материал в целом достаточно сильно фрагментирован, хотя при этом некоторые группы костей сохранились в анатомическом порядке, что указывает на то, что части тел погибших животных были захоронены относительно быстро, до разрушения мышц и связок. Степень выветренности поверхности костей низкая – все они хорошей сохранности, 1-я стадия по А.К. Беренсмейер (Behrensmeyer 1978).

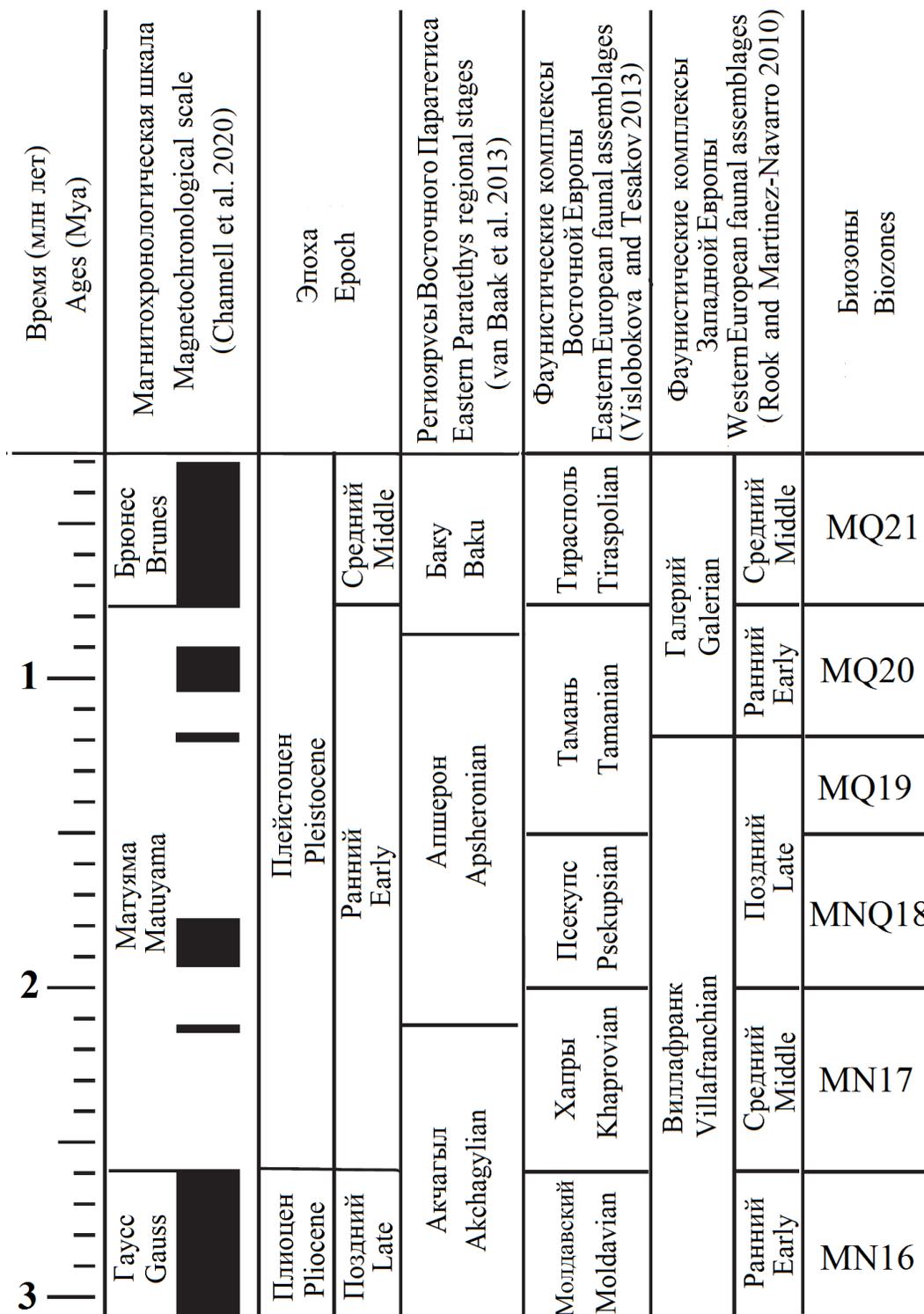
Присутствие на местонахождении остатков европейской болотной черепахи *Emys orbicularis*, которая предпочитает равнинные мелководные пресноводные заводи с пологими берегами (Ананьева и др. [Ananjeva et al.] 2004), говорит о наличии здесь в раннем плейстоцене мощной водной артерии с обширной поймой, вероятно, палео-Куры. Об этом же свидетельствуют находки в слое раковин *Corbicula fluminalis*. Этот теплолюбивый двустворчатый моллюск и ныне обитает в озерах и реках Ближнего Востока, Закавказья, Центральной и Восточной Азии, Африки (Набоженко и Набоженко [Nabozhenko and Nabozhenko] 2016).

Положение Палан-Тюкана на стратиграфической шкале плейстоцена

Крупные млекопитающие – важный элемент в каждом из сменяющих друг друга древних фаун. Их кости на местонахождениях обычно многочисленны и являются хорошими биостратиграфическими индикаторами. Плейстоценовые фаунистические комплексы с территории юга Восточной Европы, выделенные в свое время советскими исследователями, обычно сопоставляются с западноевропейскими, которые хорошо изучены и, чаще всего, имеют абсолютную датировку. Также трудно переоценить роль местонахождений Кавказа, предоставивших богатый палеонтологический материал для сравнительного анализа.

Мы придерживаемся трехчленного деления плейстоцена, согласно стандартной шкале. Начало раннего плейстоцена принимается на уровне 2.58 млн лет, конец – на уровне 0.774 млн лет, по постановлению Международной стратиграфической комиссии (International Commission on Stratigraphy) от 30 января 2020 г. (Рис. 2). Исходя из данных, приведенных в работе Дж. Э.Т. Ченнелла с коллегами (Channell et al. 2020), палеомагнитный эпизод Реюньон (Фени) располагается в магнитохронологической шкале в интервале 2.14–2.12 млн лет, а эпизод Олдувей – в интервале 1.93–1.77 млн лет. Граница отложений акчагыла и апшерона в Восточном Закавказье в настоящее время проводится по эпизоду Реюньон (Фени) (Lazarev et al. 2019, 2021).

Древние фауны Западной Евразии подразделяются на несколько биостратиграфических зон в зависимости от эволюционного уровня древних млекопитающих, а также их количественного соотношения в тафоценозах. Верхняя граница интересующей нас западноевропейской биозоны MNQ18, согласно работе И.А. Вислобоковой с коллегами (Vislobokova et al. 2020), принимается в 1.5 млн лет. Нижняя же граница данной биозоны у разных исследователей оценивается по-разному, поскольку она напрямую привязана к границе между европейским средним и поздним виллафранком, которая в настоящее время точно не установлена и варьирует от 2.12 до 2.0 млн лет (Nomade et al. 2014; Vislobokova and Tesakov 2013; Vislobokova et al. 2020; Iannucci



★ Палан-Тюкан
Palan-Tyukan

Рис. 2. Положение местонахождения Палан-Тюкан на стратиграфической шкале.

Fig. 2. Position of the Palan-Tyukan site on the stratigraphic scale.

et al. 2023). Здесь мы предпочли использовать дату начала биозоны MNQ18 в 2.0 млн лет. В целом биоэона MNQ18 совпадает по времени с песчупским фаунистическим комплексом Восточной Европы (Рис. 2).

В палеонтологическом материале из Палан-Тюкана присутствуют остатки 16 видов крупных млекопитающих, принадлежащих четырём отрядам и десяти семействам (Табл. 1). Наиболее обильно представлены Caniformia и Feliformia, а также Equidae, Suidae и Bovidae. Отряд Carnivora представлен 10 особями, отряд Proboscidea – 2 особями, отряд Perissodactyla – 3 особями, отряд Artiodactyla – 18 особями. Более всего костей принадлежит *Leptobos (Smertiobos)* cf. *etruscus* (Falconer, 1859) (28.9%), на втором месте – *Equus (Allohippus) senezensis* Prat, 1964 (20.9%), на третьем – *Sus strozzii* Forsyth Major, 1881 (17.3%), на четвертом – *Gazella cf. bouvrinae* Kostopoulos, 1996 (8.4%). Также многочисленны остатки *Panthera* cf. *gombaszogensis* (Kretzoi, 1938) (6.2%). Кости остальных млекопитающих в сумме составили 18.3% (Табл. 1).

Стратиграфические палеомагнитные данные, приведенные в работах С. Лазарева с коллегами (Lazarev et al. 2019, 2021), указывают

на вероятную принадлежность Палан-Тюкана к эпизоду Олдувей в интервале 1.93–1.77 млн лет. Рассмотрим в качестве сравнения отдельные, наиболее близкие по абсолютному геологическому возрасту местонахождения Западной Евразии.

Кавказ середины раннего плейстоцена исследователи относят к Средиземноморской палеогеографической подобласти Западной Евразии (Вангенгейм и Певзнер [Vangengeim and Pevzner] 1991; Vislobokova and Tesakov 2013). Большинство крупных млекопитающих, остатки которых были обнаружены на местонахождении Палан-Тюкан, были в интервале 2.2–1.7 млн лет широко распространены в пределах данной подобласти. Это хищные *Ursus etruscus* Cuvier, 1823, *Pannonictis nestii* (Martelli, 1906), *Megantereon cultridens* (Cuvier, 1823), *Homotherium crenatidens* (Fabrini, 1890), *Panthera gombaszogensis* (Kretzoi, 1938), *Pliocrocota perrieri* Croizet et Jobert, 1828, хоботные *Archidiskodon meridionalis* (Nesti, 1825), непарнокопытные *Equus (Allohippus) senezensis* Prat, 1964, и парнокопытные *Sus strozzii* Forsyth Major, 1877, *Palaeotragus priasovicus* Godina et Baigusheva, 1985, *Gazellospira torticornis* (Aymard, 1854), *Leptobos*

Таблица 1. Остатки млекопитающих с местонахождения Палан-Тюкан (Азербайджан, ранний плейстоцен).

Table 1. Mammalian remains from the Palan-Tyukan locality (Azerbaijan, Early Pleistocene).

Виды	NISP	MNI
<i>Nyctereutes megamastoides</i> (Pomel, 1842)	6	2
<i>Ursus etruscus</i> Cuvier, 1823	1	1
<i>Pannonictis nestii</i> (Martelli, 1906)	1	1
<i>Meles thoralis</i> Viret, 1950	3	1
<i>Lutraeximia</i> cf. <i>umbra</i> Cherin et al., 2016	2	1
<i>Megantereon</i> cf. <i>cultridens</i> (Cuvier, 1824)	6	1
<i>Homotherium</i> cf. <i>crenatidens</i> (Fabrini, 1890)	1	1
<i>Panthera</i> cf. <i>gombaszogensis</i> (Kretzoi, 1938)	14	1
<i>Pliocrocota perrieri</i> (Croizet et Jobert, 1828)	3	1
<i>Archidiskodon</i> cf. <i>meridionalis</i> (Nesti, 1825)	5	2
<i>Equus (Allohippus) senezensis</i> Prat, 1964	47	3
<i>Sus strozzii</i> Forsyth Major, 1881	39	8
<i>Palaeotragus</i> cf. <i>priasovicus</i> Godina et Baigusheva, 1985	4	1
<i>Gazellospira torticornis</i> (Aymard, 1854)	9	1
<i>Gazella</i> cf. <i>bouvrinae</i> Kostopoulos, 1996	19	3
<i>Leptobos (Smertiobos)</i> cf. <i>etruscus</i> (Falconer, 1859)	65	5
Всего	225	33

Примечание: NISP – Количество определимых костей; MNI – минимальное количество особей.

Note: NISP – Number of Identified Specimens; MNI – Minimum Number of Individuals.

(*Smertiobos*) *etruscus* (Falconer, 1859) (Ильцевич [Iltsevich] 2022, 2023; Sablin and Iltsevich 2022; Титов и др. [Titov et al.] 2023; Iltsevich and Sablin 2023a, 2023b).

В то же время остатки *Nyctereutes megamastoides* (Pomel, 1842), *Meles thoralis* Viret, 1950, *Lutraeximia umbra* Cherin et al., 2016 и *Gazella bouvrinae* Kostopoulos, 1996 не встречаются на территории Средиземноморской палеозоогеографической подобласти Западной Евразии в отложениях моложе 1.77 млн лет (Sablin and Iltsevich 2022; Титов и др. [Titov et al.] 2023).

Не обнаружены на местонахождении Палан-Тюкан *Lucaon* (*Xenocyon*) *lucaonoides* (Kretzoi, 1938), *Praemegaceros* Portis, 1920, *Pontoceros* (Vereshchagin et al., 1971), *Bison* (*Eobison*) Flerov, 1972, *Soergelia* Schaub, 1951, *Capra* Linnaeus, 1758 и *Praeovibos* Staudinger, 1908, кости которых появляются на местонахождениях Западной Евразии после 1.77 млн лет (Vislobokova and Agadjanian 2016; Лопатин [Lopatin] 2019; Лопатин и др. [Lopatin et al.] 2019; Оксиненко и Лавров [Oksinenko and Lavrov] 2021; Bartolini-Lucentia et al. 2022).

Также на Палан-Тюкане отсутствуют кости носорога *Elasmotherium* Fischer von Waldheim, 1808 и древнего верблюда рода *Paracamelus* Schlosser, 1903, которые на протяжении всей первой половины раннего плейстоцена были типичными обитателями относительно мезофитных лесостепных ландшафтов Северного Причерноморья (Европейско-Сибирская палеозоогеографическая подобласть) (Bajgusheva et al. 2001; Bajgusheva and Titov 2004; Титов [Titov] 2008; Vislobokova 2008; Vislobokova and Tesakov 2013; Лопатин [Lopatin] 2019; Лопатин и др. [Lopatin et al.] 2019; Оксиненко и Лавров [Oksinenko and Lavrov] 2021).

Фауна Палан-Тюкана относится к Средиземноморской палеозоогеографической подобласти, началу позднего виллафранка, биозоне MNQ18 и отражает лишь краткий этап непрерывного процесса эволюции раннеплейстоценовых фаунистических комплексов крупных млекопитающих Западной Евразии. Для полноценного объяснения ее генезиса необходимо понимать сложную геологическую историю региона, а также иметь информацию о природных условиях эпохи, которые обусловили большое разнообразие физико-географических, ланд-

шафтных, климатических и других особенностей территории Восточного Закавказья.

Реконструкция палеогеографической обстановки

Начало раннего плейстоцена было периодом заметного похолодания, являющегося частью более широкой тенденции снижения температуры на планете после предыдущего длительного климатического оптимума. Происходит довольно резкое чередование волн тепла и холода. В эту эпоху в Восточной и Юго-Восточной Европе, а также в Малой Азии и на Кавказе происходит замена лесных массивов на открытые ландшафты (Верещагин [Vereshchagin] 1959; Верещагин и Громов [Vereshchagin and Gromov] 1977; Torre et al. 1992; Kahlke et al. 2011). При этом в Центральной, Западной и Южной Европе продолжает существовать мозаичная среда обитания, состоящая из саванны и леса (Rook and Martinez-Navarro 2010). Похолодания, сопровождающиеся аридизацией в восточной части Западной Евразии, приводят к постепенному превращению здесь в начале раннего плейстоцена субтропических саванн в степи и полупустыни. Там появляются виды крупных млекопитающих, приспособленные к обитанию в аридных условиях, а их продвижение на запад происходит за счет широтных миграций (Титов [Titov] 2008; Vislobokova and Tesakov 2013).

На Кавказе в эту эпоху мощные горообразовательные движения с резким омоложением рельефа приводят к образованию ледников, что сочетается с опусканием предгорных равнин и неоднократным наступлением воды на сушу (van Baak et al. 2013; Свиточ [Svitoch] 2015; Bukhsianidze and Koiava 2018; Lazarev et al. 2019, 2021). Формируется Манычский пролив, который отделяет Кавказ от равнин Восточной Европы (Верещагин [Vereshchagin] 1959; Zubakov 2001; Krijgsman et al. 2019). Активно формируется высотно-поясная неоднородность горных ландшафтов (Филиппова [Filippova] 1997). Для Закавказья в первой половине раннего плейстоцена не было характерно резкое падение температур зимой, хотя климатические изменения в сторону аридизации были хорошо заметны в направлении с запада на восток. На этом фоне разрушаются прежние фаунистические комплексы, возникают новые биологические ассоциации.

Закавказье в середине раннего плейстоцена выступало, вероятно, как ключевой биогеографический перекресток – территория для перемещения разнообразных групп животных. Очевидно, что природные условия эпохи необходимо учитывать при интерпретации особенностей фауны крупных млекопитающих Палан-Тюкана.

Ранний выход человека из Африки стал очевиден после открытия на Кавказе раннеплейстоценового местонахождения Дманиси (1.77 млн лет) (Lordkipanidze et al. 2006, 2007; Ferring et al. 2011, 2022; Agusti and Lordkipanidze 2018; Tappen et al. 2022). Кроме того, археологами были зафиксированы следы присутствия человека на местонахождении Нурнус (Армения) в интервале 2.1–1.97 млн лет (Любин и Беляева [Lioubine and Beliaeva] 2006, 2008; Любин и др. [Liubin et al.] 2010; Belyaeva 2020). В 2006 г. археологическим отрядом Института археологии РАН в центральной среднегорной части Дагестана была обнаружена стоянка Мухкай 2 с многочисленными каменными орудиями и фауной раннеплейстоценового возраста (Ожерельев [Ozherelyev] 2010, 2017; Амирханов и Ожерельев [Amirkhanov and Ozherelyev] 2011; Амирханов и др. [Amirkhanov et al.] 2014, 2016, 2017; Ozherelyev 2019). На Рис. 3 показаны вышеперечисленные стоянки древнего человека.

Остатки млекопитающих накапливались и на местонахождении Мухкай 2 и на местонахождении Палан-Тюкан в течение одного цикла осадконакопления, скорее всего, небыстрыми водными потоками. Но есть и существенные отличия в процессе тафоценоза. Так, в остеологическом материале из Мухкай 2 отсутствуют остатки водных моллюсков и болотных черепах. Напротив, в основании костеносного горизонта здесь было обнаружено много раковин сухопутных моллюсков отряда *Geophila* (Саблин [Sablin] 2020; Sablin and Iltsevich 2021a, 2021b). Все это наводит на мысли о том, что водоем, где происходило захоронение остатков животных, скорее всего, был временным, слабосоленым и, вероятно, был непосредственно связан с древним Апшеронским морем (Ozherelyev 2019).

Также в материале из Мухкай 2 не обнаружены кости млекопитающих, связанных с околводными биотопами. Напротив, все виды, обнаруженные на данном местонахождении – это обитатели открытых и полукрытых про-

странств (Саблин и др. [Sablin et al.] 2013, 2018). Состав данного фаунистического комплекса позволяет считать ближайшим его аналогом сообщество животных сухой африканской саванны на побережье Апшеронского моря, где лишь изредка встречаются заросли кустарников и группы низкорослых деревьев (Саблин [Sablin] 2020; Sablin and Iltsevich 2021a, 2021b).

По утверждению Л. Габуния с коллегами (Gabunia and Vekua 1995; Gabunia et al. 2000a, 2000b, 2000c, 2002), в окрестностях Дманиси речная долина с галерейным лесом могла окаймляться склонами с кустарниковой растительностью, переходящими в низкогорную саванну за ее пределами. Полупустынная местность также могла присутствовать на скальных участках вблизи местонахождения. Кости животных здесь накапливались в пещерах-промоинах древних лавовых потоков на склонах небольшого водосборного бассейна, где последовательно укрывались мелкозернистыми эолово-коллювиальными отложениями (Ferring et al. 2022; Tappen et al. 2022).

Детальный анализ пыльцы и фитолитов из слоев А и В с местонахождения Дманиси позволил проследить изменения климата на достаточно длительном промежутке времени. В начальный период 1.85–1.77 млн лет назад, когда формировался слой А, в данной местности было много гигрофитных древесных растений, что указывает на очень теплый (субтропический) и достаточно влажный климат. В последующий период формирования слоя В, 1.77–1.7 млн лет назад, ксерофитные травянистые растения становятся преобладающими, климат в Закавказье становится чуть менее теплым и значительно более сухим, напоминающим современный средиземноморский климат (Messenger et al. 2010; Belyaeva 2020). В остеологическом материале, который весь происходит из слоя В, черепахи представлены сухопутной *Testudo graeca* (Linnaeus, 1758). Этот вид на Кавказе распространен в предгорьях и занимает широкий спектр биотопов – от полупустынных ландшафтов до аридных редколесий (Банников [Bannikov] 1951; Ананьева и др. [Ananjeva et al.] 2004; Blain et al. 2014, 2022). На местонахождении Дманиси также обнаружены кости страусов *Pachiostruthio dmanisensis* (Burchak-Abramovich et Vekua, 1990) (Burchak-Abramovich and Vekua 1990).



Рис. 3. Местонахождение Палан-Тюкан и раннеплейстоценовые стоянки древнего человека на Кавказе: Дманиси, Нурнус, Мухкай 2.

Fig. 3. Palan-Tyukan site and Early Pleistocene sites of ancient man in the Caucasus: Dmanisi, Nurnus, Muhkai 2.

Сочетание экологических предпочтений видов крупных млекопитающих, а также вероятной топографии местности в середине раннего плейстоцена на Средней Куре позволяет нам сделать выводы о палеоландшафте Палан-Тюкана, который можно охарактеризовать достаточной мозаичностью. Эти природные станции отличались по уровню увлажненности почв и плотности растительного покрова. В непосредственной близости от местонахождения, вдоль поймы реки, вероятно, произрастали более или менее густые лиственные леса, где основную роль играли ольха, граб, дуб, бук,

ильмы (Филиппова [Filipova] 1997). Характерно также присутствие ореха, лапины, папоротников, плаунов и экзотических субтропических форм – энгельгардтии, гикори, платикарии (Филиппова [Filipova] 1997). К постоянным обитателям приречных зарослей, заливных лугов, пойменных и байрачных лесов мы относим болотных черепах *Emys orbicularis*, а также следующие крупные млекопитающие Палан-Тюкана: *Nyctereutes megamastoides*, *Ursus etruscus*, *Meles thoralis*, *Pannonictis nestii*, *Lutraeximia* cf. *umbra*, *Megantereon* cf. *cultridens*, *Panthera* cf. *gombaszogensis* и *Sus strozzii*.

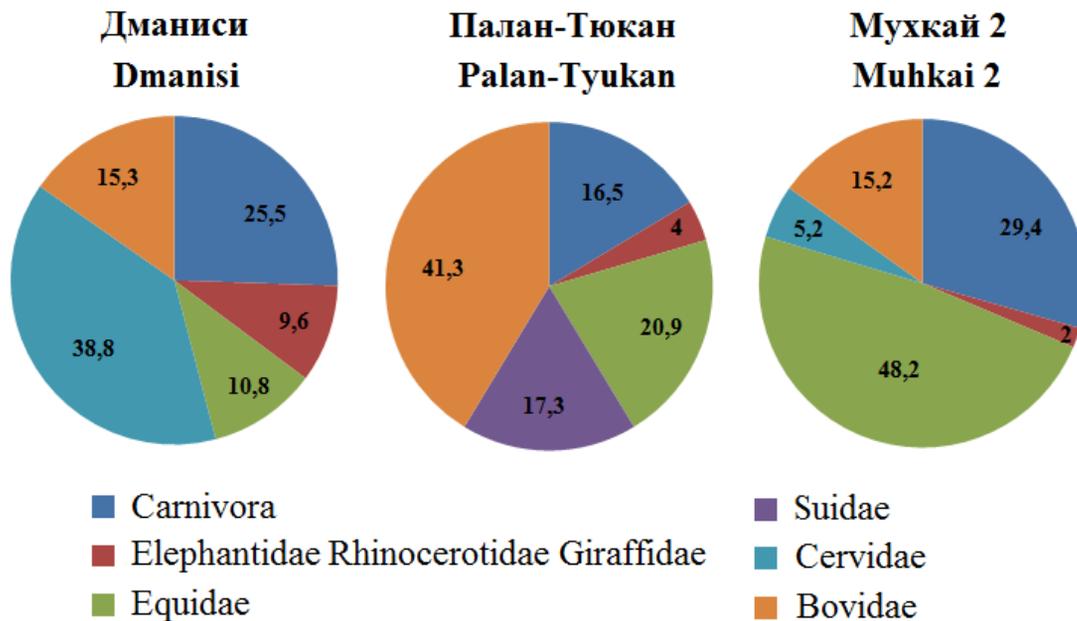


Рис. 4. Соотношение (% NISP) групп крупных млекопитающих Дманиси (по Bartolini-Lucentia et al. 2022), Палан-Тюкана и Мухкай 2 (по Sablin and Iltsevich 2021a, 2021b).

Fig. 4. Proportion (% NISP) of large mammal groups of Dmanisi (after Bartolini-Lucentia et al. 2022), Palan-Tyukan and Mukhkaï 2 (after Sablin and Iltsevich 2021a, 2021b).

Приречные равнинные участки с густой растительностью на Средней Куры в середине раннего плейстоцена плавно переходили в холмистую саванностепь со смешанной растительностью различной степени плотности. Здесь уже, вероятно, доминировали хвойные – сосны, ели, пихты, тсуги, таксодиевые, кипарисовые, а также травянисто-кустарничковые растения – маревые, злаки, сложноцветные (Филиппова [Filipova] 1997). Состав фауны Палан-Тюкана также указывает на широкое распространение здесь в раннем плейстоцене полуоткрытых и открытых пространств, где лишь изредка встречались заросли кустарников и группы низкорослых деревьев. Именно в этих биотопах могли обитать страусы *Pachiostruthio dmanisensis*, а также крупные млекопитающие: *Homotherium cf. crenatidens*, *Pliocrocota perrieri*, *Archidiskodon cf. meridionalis*, *Equus (Allohippus) senezensis*, *Palaeotragus cf. priasovicus*, *Gazellospira torticornis*, *Gazella cf. bouvrinae*, *Leptobos (Smertiobos) cf. etruscus*.

Даже простое сопоставление по числу определимых костей (NISP) групп крупных млекопитающих из Дманиси, Палан-Тюкана и Мухкай 2 свидетельствует об их несхожести (Рис. 4).

Очевидно, что климатические условия равнинной части бассейна Средней Куры в середине раннего плейстоцена отличались как от климата Малого Кавказа, так и от климата предгорной низменности северо-востока Главного Кавказского хребта. Сравнивая вероятные древние биотопы всех трех фаунистических комплексов середины раннего плейстоцена, следует отметить следующее. Во-первых, все они существовали в разные эпохи: Мухкай 2 раньше, а Дманиси позже, чем Палан-Тюкан. Во-вторых, первое местонахождение располагалось на побережье слабосоленого моря, второе – в низкогорной вулканической местности, третье – в низменной приречной равнине бассейна Средней Куры (Рис. 3). В-третьих, реконструкция палеогеографической обстановки указывает на достаточно сухой и прохладный средиземноморский климат в Мухкае 2 и Дманиси, в то время как в Палан-Тюкане – на значительно более влажный и жаркий субтропический климат. Здесь следует отметить, что и сейчас территория Восточного Закавказья находится на северной оконечности субтропического пояса (Babaev and Orudzheva 2009).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенной инвентаризации ископаемого материала с местонахождения Палан-Тюкан, хранящегося в фондах Зоологического института РАН, а также работы с литературой уточнен видовой состав фауны середины раннего плейстоцена на территории нынешнего Северо-Западного Азербайджана. Определены остатки 16 видов крупных млекопитающих, принадлежащих четырем отрядам и десяти семействам.

Анализ структуры фаунистического комплекса Палан-Тюкан свидетельствует о некотором его своеобразии.

По нашему мнению, скопление костей на местонахождении Палан-Тюкан было обусловлено в первую очередь гидродинамическими и седиментационными факторами. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что остатки млекопитающих накапливались в течение одного цикла осадконакопления в отложениях некогда неглубокого, сильно заиленного водоема со слабо текущей или стоячей водой. Позже палеонтологический материал оказался запечатанным в глинистой массе, которая, в свою очередь, была захоронена в ходе дальнейших геологических процессов.

Проделанная нами работа по изучению остатков крупных млекопитающих из Палан-Тюкана позволила уточнить положение этой фауны в общей последовательности раннеплейстоценовых фаунистических комплексов Западной Евразии. Мы относим ее к биоzone MNQ18, началу позднего виллафранка, и помещаем во временной интервал 1.93–1.77 млн лет. Установлено, что фауна Палан-Тюкана относится к Средиземноморской палеозоогеографической подобласти.

Сочетание экологических предпочтений видов крупных млекопитающих, а также вероятной топографии местности в середине раннего плейстоцена на Средней Куре позволяет нам сделать выводы о палеоландшафте Палан-Тюкана, который можно охарактеризовать как достаточно мозаичный: приречные равнинные участки с густой растительностью плавно переходили в холмистую саванностепь со смешанной растительностью различной степени плотности. Проведенная нами реконструкция

палеогеографической обстановки указывает на то, что крупные млекопитающие Палан-Тюкана обитали здесь в условиях относительно влажного субтропического климата.

Выводы

1. Обработка и переопределение палеонтологического материала с местонахождения Палан-Тюкан, его ревизия и тщательный анализ позволили впервые представить научному сообществу состав данного фаунистического комплекса во всей его полноте.

2. Костеносные слои Палан-Тюкана формировались, скорее всего, небыстрыми водными потоками. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что остатки млекопитающих накапливались в течение одного цикла осадконакопления в отложениях некогда неглубокого, сильно заиленного водоема со слабо текущей или стоячей водой.

3. Работа по уточнению систематической принадлежности остатков крупных млекопитающих из Палан-Тюкана позволила определить возраст фауны интервалом 1.93–1.77 млн лет. Мы относим ее к биоzone MNQ18, началу позднего виллафранка. Фауна Палан-Тюкана относится к Средиземноморской палеозоогеографической подобласти.

4. Реконструкция палеогеографической обстановки указывает на то, что крупные млекопитающие Палан-Тюкана обитали в саванностепи, а также широколиственных лесах и пойменных зарослях в условиях относительно влажного субтропического климата.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках госзадания ЗИН РАН № 122031100282-2.

ЛИТЕРАТУРА

- Agusti J. and Lordkipanidze D. 2018. Out of Africa: an alternative scenario for the first human dispersal in Eurasia. *Mètode Science Studies Journal. Annual Review*, 8: 99–105. <https://doi.org/10.7203/metode.8.10171>
- Ali-Zade A.A., Ali-Zade K.A., Aleskerov D.A., Buleishvili D.A., Vekua A.K., Konstantinova N.A., Lebedeva N.A., Negadaev-Nikonov K.N., Bikiforova K.V., Pevzner M.A., Khubka A.N., Chepalyga A.L. and Chernyakhovsky A.G. 1972. Guidebook excursions

- in Moldavia, Georgia, Azerbaijan May–June, 1972. VIMS, Moscow, 120 p. [In Russian].
- Amirkhanov H.A. and Ozherelyev D.V. 2011.** Muhkai II, layer 80 – a new Oldowan site in Central Dagestan. Materials of III (XIX) All-Russian Archaeological Congress, Part 1. IAE RAS, IHMC RAS, IA RAS, Saint Petersburg, Moscow, Velikiy Novgorod: 16–17. [In Russian].
- Amirkhanov H.A., Ozherelyev D.V., Sablin M.V. and Agadzhanyan A.K. 2016.** Faunal remains from the Oldowan site of Muhkai II in the North Caucasus: Potential for dating and palaeolandscape reconstruction. *Quaternary International*, **395**: 233–241. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.12.061>
- Amirkhanov H.A., Ozherel'ev D.V., Gribchenko Y.N., Sablin M.V., Semenov V.V. and Trubikhin V. 2014.** Early Humans at the eastern gate of Europe: The discovery and investigation of Oldowan sites in northern Caucasus. *Comptes Rendus Palevol*, **13**: 717–725. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2014.06.004>
- Amirkhanov H.A., Tesakov A.S. and Ozherelyev D.V. 2017.** On the geochronology of the Muhkai 2a site in Dagestan. *Bulletin of the Commission for Study of the Quaternary*, **75**: 5–10. [In Russian with English summary].
- Ananjeva N.B., Orlov N.L., Khalikov R.G., Darevsky I.S., Ryabov S.A. and Barabanov A.V. 2004.** Atlas of reptiles of Northern Eurasia (taxonomic diversity, geographical distribution and conservation status). ZIN RAS, Saint Petersburg, 232 p. [In Russian with English summary].
- Babaev M.P. and Orudzheva N.I. 2009.** Assessment of the biological activity of soils in the subtropical zone of Azerbaijan. *Eurasian Soil Science*, **42**(10): 1163–1169. <https://doi.org/10.1134/S1064229309100111>
- Bajgusheva V.S. and Titov V.V. 2004.** Results of the Khapry Faunal Unit revision. In: L.C. Maul and R.-D. Kahlke (Eds.). Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution: regional developments and interregional correlations. 18th international Senckenberg conference (25–30 April, 2004). Gutenberg Druckerei GmbH, Weimar: 72–73.
- Bajgusheva V.S., Titov V.V. and Tesakov A.S. 2001.** The sequence of Plio-Pleistocene mammal faunas from the south Russian Plain (the Azov Region). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, **40**: 133–138. <https://repository.geologyscience.ru/handle/123456789/25004>
- Bannikov A.G. 1951.** Materials for knowledge of the biology of Caucasian turtles. *News of the Moscow City Pedagogical Institute named after V.P. Potemkin*, **18**: 129–167. [In Russian].
- Bartolini-Lucentia S., Cirillia O., Pandolfia L., Bernor R.L., Bukhsianidze M., Carotenuto F., Lordkipanidze D., Tsikaridze N. and Rooka L. 2022.** Zoogeographic significance of Dmanisi large mammal assemblage. *Journal of Human Evolution*, **163**: 103125. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2021.103125>
- Behrensmeyer A.K. 1978.** Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, **4**(2): 150–162. <https://doi.org/10.1017/S0094837300005820>
- Behrensmeyer A.K. 1982.** Time resolution in fluvial vertebrate assemblages. *Paleobiology*, **8**(3): 211–217. <https://doi.org/10.1017/S0094837300006941>
- Behrensmeyer A.K. 1988.** Vertebrate preservation in fluvial channels. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **63**(1–3): 183–199. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(88\)90096-X](https://doi.org/10.1016/0031-0182(88)90096-X)
- Belyaeva E. 2020.** Palaeoenvironmental background for the Early Paleolithic occupation of the volcanic upland in the South Caucasus. *International Journal of Environmental Sciences & Natural Resources*, **26**(3): 78–88. <https://doi.org/10.19080/IJESNR.2020.26.556189>
- Blain H.-A., Agustí J., Lordkipanidze D., Rook L. and Delfino M. 2014.** Paleoclimatic and paleoenvironmental context of the Early Pleistocene hominins from Dmanisi (Georgia, Lesser Caucasus) inferred from the herpetofaunal assemblage. *Quaternary Science Reviews*, **105**: 136–150. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.10.004>
- Blain H.-A., Fagoaga A., Sánchez-Bandera C., Ruiz-Sánchez F.J., Sindaco R. and Massimo D. 2022.** New paleoecological inferences based on the Early Pleistocene amphibian and reptile assemblage from Dmanisi (Georgia, Lesser Caucasus). *Journal of Human Evolution*, **162**: 103117. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2021.103117>
- Bukhsianidze M. and Koiava K. 2018.** Synopsis of the terrestrial vertebrate faunas from the Middle Kura Basin (Eastern Georgia and Western Azerbaijan, South Caucasus). *Acta Palaeontologica Polonica*, **63**(3): 441–461. <https://doi.org/10.4202/app.00499.2018>
- Burchak-Abramovich N. and Vekua A. 1990.** The fossil ostrich *Struthio dmanisensis* sp. n., from the Lower Pleistocene of Georgia. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **33**(7): 121–132.
- Channell J.E.T., Singer B.S. and Jicha B.R. 2020.** Timing of Quaternary geomagnetic reversals and excursions in volcanic and sedimentary archives. *Quaternary Science Reviews*, **288**: 1–29. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.106114>
- Efremov I.A. 1950.** Taphonomy and geological record. *Trudy Paleontologicheskogo instituta AN SSSR*, **24**: 1–176. [In Russian].
- Ferring R., Oms O., Agustí J., Berna F., Nioradze M., Shelia T., Tappen M., Vekua A., Zhvania D. and Lordkipanidze D. 2011.** Earliest human occupations at Dmanisi (Georgian Caucasus) dated to 1.85–1.78 Ma. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**(26): 10432–10436. <https://doi.org/10.1073/pnas.1106638108>

- Ferring R., Oms O., Nomade S., Humphrey J.D., Tappen M., Coil R., Shelia T., Crislip P., Chagelishvili R., Kiladze G., Guillou H. and Lordkipanidze D. 2022.** Early Pleistocene stratigraphy, sedimentary environments and contexts of Dmanisi in the Georgian Caucasus. *Journal of Human Evolution*, **172**: 103254. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2022.103254>
- Filippova N.Yu. 1997.** Palynology of the Upper Pliocene to Middle Pleistocene deposits in the Southern Part of the Caspian Region. GEOS, Moscow, 164 p. [In Russian with English summary].
- Gabunia L. and Vekua A. 1995.** A Plio-Pleistocene hominid from Dmanisi, East Georgia, Caucasus. *Nature*, **373**: 509–512. <https://doi.org/10.1038/373509a0>
- Gabunia L., Vekua A. and Lordkipanidze D. 2000a.** The environmental contexts of early human occupation of Georgia (Transcaucasia). *Journal of Human Evolution*, **38**(6): 785–802. <https://doi.org/10.1006/jhev.1999.0383>
- Gabunia L., de Lumley M.A., Vekua A., Lordkipanidze D. and de Lumley H. 2002.** Découverte d'un nouvel hominidé à Dmanissi (Transcaucasie, Géorgie). *Comptes Rendus Palevol*, **1**(4): 243–253. [https://doi.org/10.1016/S1631-0683\(02\)00032-5](https://doi.org/10.1016/S1631-0683(02)00032-5)
- Gabunia L., Vekua A., Lordkipanidze D., Ferring R., Justus A., Maisuradze G., Mouskhelishvili A., Nioradze M., Sologashvili D., Swisher C. and Tvalchrelidze M. 2000b.** Current research on the hominid site of Dmanisi. *Études et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège*, **92**: 13–27.
- Gabunia L., Vekua A., Lordkipanidze D., Swisher C.C., Ferring R., Justus A., Nioradze M., Tvalchrelidze M., Antón S.C., Bosinski G., Jöris O., de Lumley M.A., Majsuradze G. and Mouskhelishvili A. 2000c.** Earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia: taxonomy, geological setting, and age. *Science*, **288**: 1019–1025. <https://doi.org/10.1126/science.288.5468.1019>
- Hanson C.B. 1980.** Fluvial taphonomic processes: models and experiments. In: A.K. Behrensmeyer and A.P. Hill (Eds). *Fossils in the making. Vertebrate taphonomy and paleoecology*. The University of Chicago Press, Chicago and London: 156–181.
- Iannucci A., Mecozzi B. and Sardella R. 2023.** Beware of the “Wolf event” – Remarks on large mammal dispersals in Europe and the late Villafranchian faunal turnover. *Alpine and Mediterranean Quaternary*, **36**(1): 1–16. <https://doi.org/10.26382/AMQ.2023.03>
- Iltsevich K.Yu. 2022.** *Equus (Allohippus) senezensis* from Palan-Tyukan, northwestern Azerbaijan. In: A.Yu. Rozanov and O.V. Petrov (Eds). *Paleontology and stratigraphy: current state and ways of development*. Materials of the LXVIII session of the Paleontological society at RAS, dedicated to the 100th anniversary of the birth of A.I. Zhamoydy. VSEGEI, Saint Petersburg: 214–216. [In Russian].
- Iltsevich K.Yu. 2023.** Early Pleistocene giraffe from Palan-Tyukan, northwestern Azerbaijan. In: A.Yu. Rozanov (Ed.). *Bio- and geoevents in the history of the Earth. Stages of evolution and stratigraphic correlation*. Materials of the LXIX session of the Paleontological Society of the Russian Academy of Sciences. VSEGEI, Saint Petersburg: 218–220. [In Russian].
- Iltsevich K.Yu. and Sablin M.V. 2023a.** Early Pleistocene Equidae and Suidae from Palan-Tyukan (Azerbaijan). *Historical Biology*, **35**(3): 364–374. <https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2043290>
- Iltsevich K.Yu. and Sablin M.V. 2023b.** Early Pleistocene Feliformia from Palan-Tyukan (Azerbaijan). *Historical Biology*, **35**(10): 1950–1957. <https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2130287>
- Kahlke R.D., García N., Kostopoulos D.S., Lacombat F., Lister A.M., Mazza P.P.A., Spassov N. and Titov V.V. 2011.** Western Palaeartic palaeoenvironmental conditions during the Early and early Middle Pleistocene inferred from large mammal communities, and implications for hominin dispersal in Europe. *Quaternary Science Reviews*, **30**(11–12): 1368–1395. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.07.020>
- Krijgsman W., Tesakov A., Yanina T., Lazarev S., Danukalova G., Van Baak C.G.C., Agustí J., Alçiçek M.C., Aliyeva E., Bista D., Bruch A., Büyükmeriç Y., Bukhsianidze M., Flecker R., Frolov P., Hoyle T.M., Jorissen E.L., Kirscher U., Koriche S.A., Kroonenberg S.B., Lordkipanidze D., Oms O., Rausch L., Singarayer J., Stoica M., Van de Velde S., Titov V.V. and Wesselingh F.P. 2019.** Quaternary time scales for the Pontocaspian domain: interbasinal connectivity and faunal evolution. *Earth-Science Reviews*, **188**: 1–40. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.10.013>
- Kuzmina I.E. and Sablin M.V. 1991.** On the new discovery of fossil remains of the *Equus stenonis* Cocchi in the Caucasus. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **238**: 61–67. [In Russian with English summary].
- Lazarev S., Jorissen E., van de Velde S., Rausch L., Stoica M., Wesselingh F., Van Baak C., Yanina T., Aliyeva E. and Krijgsman W. 2019.** Magneto-biostratigraphic age constraints on the palaeoenvironmental evolution of the South Caspian basin during the Early-Middle Pleistocene (Kura basin, Azerbaijan). *Quaternary Science Reviews*, **222**: 1–26. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.105895>
- Lazarev S., Kuiper K.F., Oms O., Bukhsianidze M., Vasilyan D., Jorissen E.L., Bouwmeester M.J., Aghayeva V., Van Amerongen A.J., Agustí J., Lordkipanidze D. and Krijgsman W. 2021.** Five-fold expansion of the Caspian Sea in the late Pliocene: new and revised magnetostratigraphic and ⁴⁰Ar/³⁹Ar age constraints on the Akchagylian Stage. *Global and Planetary Change*, **206**: 1–19. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2021.103624>

- Lebedeva N.A. 1972.** Geological position of the remains of terrestrial mammals of Khapry, Taman' and Tiraspol faunistical complexes in the cut of marine layers of Akchagyl and Apsheron of eastern Transcaucasia. *Bulletin of the Commission for Study of the Quaternary*, **38**: 99–115. [In Russian].
- Lebedeva N.A. 1978.** Correlation between anthropogenic strata of the Ponto-Caspian. Nauka, Moscow, 136 p. [In Russian].
- Lioubine V.P. and Beliaeva E.V. 2006.** Early prehistory of the Caucasus. Petersburg Oriental Studies Publishing House, Saint Petersburg, 108 p. [In Russian with English summary].
- Liubin V.P. and Belyaeva E.V. 2008.** New data on the Early Paleolithic of Armenia. International Conference: Early Paleolithic of Eurasia: new discoveries. (Krasnodar–Temryuk, September 1–6, 2008). SSC RAS, Rostov-on-Don: 82–84. [In Russian with English summary].
- Liubin V.P., Belyaeva E.V. and Sablin M.V. 2010.** Discovery of an Early Paleolithic site in the area of Nurnus paleolake (Central Armenia). In: O.M. Davudov (Ed.). Studies of primitive archeology of Eurasia. Digest of articles for the 60th anniversary of Kh.A. Amirkhanov. Nauka DNC, Makhachkala: 36–59. [In Russian].
- Lopatin A.V. 2019.** The Lost World of Taurida: the earliest fossil cave fauna in Crimea. *Priroda*, **6**: 31–39. [In Russian with English summary]. <https://doi.org/10.7868/S0032874X19060073>
- Lopatin A.V., Vislobokova I.A., Lavrov A.V., Startsev D.B., Gimranov D.O., Zelenkov N.V., Mashchenko E.N., Sotnikova M.V., Tarasenko K.K. and Titov V.V. 2019.** Cave Taurida – a new location of the Early Pleistocene vertebrates in the Crimea. *Doklady Akademii nauk*, **485**(3): 381–385. [In Russian with English summary]. <https://doi.org/10.31857/S0869-56524853381-385>
- Lordkipanidze D., Jashashvili T., Vekua A., Ponce de León M.S., Zollikofer C.P., Rightmire G.P., Pontzer H., Ferring R., Oms O., Tappen M., Bukhsianidze M., Agusti J., Kahlke R., Kiladze G., Martinez-Navarro B., Mouskhelishvili A., Nioradze M. and Rook L. 2007.** Postcranial evidence from early Homo from Dmanisi, Georgia. *Nature*, **449**: 305–310. <https://doi.org/10.1038/nature06134>
- Lordkipanidze D., Vekua A., Ferring R., Rightmire G.P., Zollikofer C.P., Ponce de León M.S., Agusti J., Kiladze G., Mouskhelishvili A., Nioradze M. and Tappen M. 2006.** A fourth hominin skull from Dmanisi, Georgia. *Anatomical Record. Part A. Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology*, **288**(11): 1146–1157. <https://doi.org/10.1002/ar.a.20379>
- Messenger E., Lordkipanidze D., Kvavadze E., Ferring C.R. and Voinchet P. 2010.** Palaeoenvironmental reconstruction of Dmanisi site (Georgia) based on palaeobotanical data. *Quaternary International*, **223–224**: 20–27. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2009.12.016>
- Nabozhenko M.V. and Nabozhenko S.V. 2016.** *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774), a new clam species for the Russian sector of the Caspian basin. *Science in the south of Russia*, **12**(1): 61–64. [In Russian with English summary].
- Nomade S., Pastre J., Guillou H., Faure M., Guérin C., Delson E., Debard E., Voinche P. and Message E. 2014.** 40Ar/39Ar constraints on some French landmark Late Pliocene to Early Pleistocene large mammalian paleofaunas: paleoenvironmental and paleoecological implications. *Quaternary Geochronology*, **21**: 2–15. <https://doi.org/10.1016/j.quageo.2012.12.006>
- Ochev V.G., Yanin B.T. and Barskov I.S. 1994.** Methodical guide on taphonomy of vertebrate organisms. Moscow University, Moscow, 143 p. [In Russian].
- Oksinenko P.V. and Lavrov A.V. 2021.** History of the Taurida Cave, a monument of the Late Villafranchian vertebrate fauna, and its paleontological significance. *Bulletin of Moscow University. Geography Series*, **5**(1): 27–42. [In Russian with English summary]. https://vestnik5.geogr.msu.ru/jour/article/view/802/600?locale=en_US
- Ozherelyev D.V. 2010.** Preliminary results of the study of the Early Pleistocene site Muhkai II (Dagestan, Russia). International Conference: Karabakh in the Stone Age. AEI ANAS, Baku: 217–222. [In Russian].
- Ozherelyev D.V. 2017.** Complex research at the Early Paleolithic site Muhkai IIA. Materials of V (XXI) All-Russian Archaeological Congress. ASU, IAERAS, IHMC RAS, IA RAS, Barnaul: 773–774. [In Russian].
- Ozherelyev D.V. 2019.** The Oldowan site of Muhkai II, layer 80 (northeastern Caucasus): Spatial structure and cultural and chronological attribution of the lithic assemblage. *L'Anthropologie*, **123**(2): 216–232. <https://doi.org/10.1016/j.anthro.2019.06.002>
- Rook L. and Martinez-Navarro B. 2010.** Villafranchian: the long story of a Plio-Pleistocene European large mammal biochronologic unit. *Quaternary International*, **219**(1–2): 134–144. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2010.01.007>
- Sablin M.V. 1990.** Remains of carnivores and ungulates from the Lower Absheron deposits of Azerbaijan. *Trudy Zoologicheskogo Instituta AN SSSR*, **213**: 138–142. [In Russian with English summary].
- Sablin M.V. 2020.** Fauna of the Muhkai 2 site. *Transactions of the Institute for the History of Material Culture RAS*, **22**: 176–186. [In Russian with English summary]. <https://doi.org/10.31600/2310-6557-2020-22-176-186>
- Sablin M.V., Amirkhanov H.A. and Ozherelyev D.V. 2013.** Oldowan site Muhkai II: paleontological data for dating and reconstruction of the natural environment. *Russian Archaeology*, **4**: 7–19. [In Russian with English summary].

- Sablin M.V. and Iltsevich K.Yu. 2021a.** Faunal complex of the Early Pleistocene Muhkai 2 locality. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **325**(1): 82–90. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2021.325.1.82>
- Sablin M.V. and Iltsevich K.Yu. 2021b.** Faune du site de Muhkai 2 (Russie). *L'Anthropologie*, **125**(1): 102840. <https://doi.org/10.1016/j.anthro.2021.102840>
- Sablin M.V. and Iltsevich K.Yu. 2022.** Early Pleistocene Caniformia from Palan-Tyukan (Azerbaijan). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **326**(2): 47–58. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2022.326.2.47>
- Sablin M.V., Burova N.D. and Petrova E.A. 2018.** Horses and ancient people: zooarchaeological investigation of Muhkai 2a. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **322**(3): 333–356. [In Russian with English summary]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2018.322.3.333>
- Sotnikova M.V. and Sablin M.V. 1993.** The Late Villafranchian association of carnivorous mammals from the locality Palan-Tyukan (Eastern Transcaucasia, Azerbaijan). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **249**: 134–145. [In Russian with English summary].
- Svitoch A.A. 2015.** Paleogeography of the Greater Caspian Sea. *Moscow University Bulletin, Series 5. Geography*, **4**: 69–80. [In Russian with English summary]. https://vestnik5.geogr.msu.ru/jour/article/view/158?locale=en_US
- Tappen M., Ferring R., Bukhsianidze M., Coil R. and Lordkipanidze D. 2022.** Life and death at Dmanisi, Georgia: taphonomic signals from the fossil mammals. *Journal of Human Evolution*, **171**: 103249. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2022.103249>
- Titov V.V. 2008.** Late Pliocene large mammals from Northeastern Sea of Azov Region. SSC RAS Publishing, Rostov-on-Don, 264 p. [In Russian with English summary].
- Titov V.V., Iltsevich K.Yu. and Sablin M.V. 2023.** Early Pleistocene Bovidae from Palan-Tyukan (Azerbaijan). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **327**(2): 183–201. [In Russian with English summary]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2023.327.2.183>
- Torre D., Ficarelli G., Masini F., Rook L. and Sala B. 1992.** Mammal dispersal events in the early Pleistocene of Western Europe. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **153**: 51–58.
- Van Baak C.G.C., Vasiliev I., Krijgsman W., Stoica M., Kuiper K.F., Forte A.M., Aliyeva E. and Krijgsman W. 2013.** A magnetostratigraphic time frame for Plio-Pleistocene transgressions in the South Caspian Basin, Azerbaijan. *Global and Planetary Change*, **103**: 119–134. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2012.05.004>
- Vereshchagin N.K. 1959.** Mammals of the Caucasus. History of fauna formation. USSR AS, Moscow: 706 p. [In Russian].
- Vereshchagin N.K. 1961.** On the typology of burials of remains of terrestrial vertebrates in Quaternary deposits. Materials of the All-Union meeting on the study of the Quaternary Period, **1**. USSR AS, Moscow: 374–387. [In Russian].
- Vereshchagin N.K. 1972.** On the origin of mammoth cemeteries. In: I.G. Pidoplichko (Ed.). The natural environment and fauna of the past, **6**. Naukova Dumka, Kiev: 131–148. [In Russian].
- Vereshchagin N.K. and Gromov I.M. 1977.** Formation of the theriofauna of the USSR in the Quaternary period. Advances of modern theriology. Nauka, Moscow: 32–45. [In Russian].
- Vislobokova I.A. 2008.** The major stages in the evolution of artiodactyl communities from the Pliocene–Early Middle Pleistocene of northern Eurasia: Part 1. *Paleontological Journal*, **42**(3): 297–312. <https://doi.org/10.1134/S003103010803012X>
- Vislobokova I.A. and Agadjanian A.K. 2016.** On the history of Early-Middle Pleistocene mammal faunas of the Central Balkans. *Paleontological Journal*, **50**(2): 187–201. <https://doi.org/10.1134/S0031030116020106>
- Vislobokova I. and Tesakov A. 2013.** Early and Middle Pleistocene of Northern Eurasia. In: S.A. Elias (Ed.). Encyclopedia of Quaternary Science (Second Edition). Elsevier, Amsterdam: 605–614. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53643-3.00249-1>
- Vislobokova I.A., Titov V.V., Lavrov A.V., Gimranov D.O., Startsev D.B. and Tarasenko K.K. 2020.** Early Pleistocene Spiral-Horned Antelopes (Artiodactyla, Bovidae) from the Taurida Cave (Crimea, Russia). *Paleontological Journal*, **54**(1): 81–90. <https://doi.org/10.1134/S0031030120010116>
- Von den Driesch A. 1976.** A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. Harvard University Press, Cambridge, 137 p.
- Vangengeim E.A. and Pevzner M.A. 1991.** Villafranchian of the USSR: bio- and magnetostratigraphy. In: E.A. Vangengeim (Ed.). Paleogeography and biostratigraphy of Pliocene and Anthropogene. Geological Institute RAS, Moscow: 124–145. [In Russian].
- Zubakov V.A. 2001.** History and causes of variations in the Caspian Sea level: the Miopliocene, 7.1–1.95 million years ago. *Water Resources*, **28**(3): 249–256. <https://doi.org/10.1023/A:1010440421772>