

УДК 569.735.5:551.793(477.75)

ЛАНЬ *DAMA PONTICA* SP. NOV. (ARTIODACTYLA, CERVIDAE) ИЗ НИЖНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА ПЕЩЕРЫ ТАВРИДА В КРЫМУ И РАННЯЯ ИСТОРИЯ РОДА *DAMA*

© 2024 г. И. А. Вислобокова*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

*e-mail: ivisl@paleo.ru

Поступила в редакцию 24.04.2024 г.

После доработки 15.05.2024 г.

Принята к публикации 15.05.2024 г.

Новый вид лани *Dama pontica* sp. nov. описан по материалам из нижнего плейстоцена пещеры Таврида в Крыму. Рога этого оленя средних размеров имели маленький первый отросток у розетки и примитивно узкое проксимальное веерообразное расширение. Морфология *D. pontica* sp. nov. позволяет отнести этот вид к филогенетической ветви современной иранской лани, *D. mesopotamica* (Brooke, 1875). Остатки *Dama* в Тавриде — древнейшие в Европе. Возраст фауны Тавриды, по данным биохронологии, оценивается в пределах 1.8–1.5 млн л. н. Находка свидетельствует, что дивергенция ветвей европейской и месопотамской ланей произошла не позже 1.5 млн л. н. Гипотезы о происхождении ланей от ‘*Pseudodama*’ на рубеже раннего и среднего плейстоцена требуют пересмотра.

Ключевые слова: *Dama pontica*, Cervidae, ранний плейстоцен, Крым, пещера Таврида

DOI: 10.31857/S0031031X24060104, **EDN:** QIEOOK

ВВЕДЕНИЕ

Современные представители трибы Cervini подсемейства Cervinae (настоящие олени) венчают линии, возникшие на рубеже миоцена и плиоцена, более 5 млн л. н. Род *Dama* Frisch, 1775 (лани) относится к их числу. Лани были довольно широко распространены в среднем и позднем плейстоцене, но следы их ранней истории в палеонтологической летописи пока представлены только *Dama*-подобными формами, систематическая принадлежность которых остается спорной.

В ходе раскопок 2023 г. в пещере Таврида у пос. Зуя к востоку от Симферополя (Крым) были обнаружены остатки оленя средних размеров, которого автор данной работы относит к новому виду рода *Dama*. Остатки этого оленя найдены в основном слое с фауной псекупского фаунистического комплекса, возраст которой, по биостратиграфическим данным, 1.8–1.5 млн лет (MNQ18). Эти остатки пока одни из самых древних, принадлежащих *Dama* (s.s.), ланям с уплощениями на рогах.

В состав рода *Dama* (s.s.) входят семь видов с пальмацией (расширением и уплощением) ро-

гов, из них два существуют и ныне. Это — обыкновенная (или европейская) лань, *D. dama* (L., 1758) с дистальной лопатой на рогах (средний плейстоцен — ныне) и месопотамская (персидская, или иранская) лань *D. mesopotamica* (Brooke, 1875) с проксимальным веерообразным расширением на рогах (поздний средний плейстоцен — ныне). Обыкновенная лань была характерным элементом фаун межледниковий Европы. В современное время она расселена человеком почти по всему миру и присутствует в странах Евразии, Африки, Северной и Южной Америки, Австралии и на о-вах Океании. Дикие естественные популяции сохранились, по-видимому, только в Турции (Анатолия) и на Балканах (в Греции и Болгарии) (Masseti, Mertzanidou, 2008; Masseti, Vernesi, 2014; Karastoyanova et al., 2020; Baker et al., 2024). Месопотамская лань относится к очень редким, исчезающим видам; в диком состоянии встречается только в Иране и интродуцирована в Израиле. Археозоологические данные свидетельствуют о том, что эта лань обитала на территории от Иранского плато до средиземноморского побережья и от южной Анатолии до юга Леванта (Werner et al., 2015).

Вымершие лани представлены четырьмя европейскими видами, *D. clactoniana* (Falconer, 1868) (= *D. dama clactoniana*) из среднего плейстоцена Европы; *D. peloponesiaca* (Sickenberg, 1976) [= *Cervus* (s.l.) *peloponesiacus*: Sickenberg, 1976; “*Cervus*” *peloponesiacus*: Athanassiou, 2022] из среднего плейстоцена бассейна Мегалополис (п-ов Пелопоннес) в Греции (Van der Made et al., 2016, 2023); *D. roberti* Breda et Lister, 2013 из низов среднего плейстоцена Европы (Breda, Lister, 2013; Breda, 2015; Mecozzi et al., 2024); *D. celiae* van der Made et al., 2023 из верхов среднего плейстоцена долины Манзанарез (Мадрид) в Испании (Van der Made et al., 2023); и одним азиатским видом *D. sericus* Teilhard de Chardin et Trassaert, 1937 из нижнего плейстоцена бассейна Юше, Шаньси, Китай (Teilhard, Trassaert, 1937).

В последнее десятилетие в изучении ланей и *Dama*-подобных оленей заметен значительный прогресс (Breda, Lister, 2013; Breda et al., 2015, 2020; Pfeiffer-Deml, 2016, 2018; Cherin et al., 2022; Van der Made et al., 2023; Baker et al., 2024; Mecozzi et al., 2024). Несмотря на это, многие вопросы их исторического развития все еще не очень ясны. Видовой состав, направления эволюции, время появления и родственные связи рода *Dama* требуют уточнения. Сведений о ранней истории этого рода очень мало. Поэтому находка лани в нижнем плейстоцене Тавриды представляет особый интерес.

Диагностика видов *Dama* основывается на морфологии рогов и размерах. Лань из Тавриды имеет некоторые черты сходства с месопотамской ланью, но гораздо древнее, и отличается от нее, а также от других видов, и выделена здесь в новый вид. В статье дается описание этого вида и, кроме того, обсуждаются аспекты ранней истории рода.

Принадлежность *Dama*-подобных оленей к роду *Dama* остается спорной, хотя некоторые исследователи включают их в состав этого рода (напр., Pfeiffer 1999, 2005; Van der Made, 2015; Pfeiffer-Deml, 2016, 2018; Athanassiou, 2022; Van der Made et al., 2023). Эти виды входят в состав других родов, в том числе *Cervus* (s.l.) и ‘*Pseudodama*’ Azzaroli, 1992 (см. Heintz, 1970; Azzaroli, 1992; Kahlke, 1997, 2001; Di Stefano, Petronio, 1998, 2002; Breda, Lister, 2013; Breda et al., 2020; Cherin et al., 2022; Mecozzi et al., 2024). В настоящей статье родовые названия *Dama*-подобных оленей, которые отличаются от первоначальных или данных им при последних реви-

зиях, приводятся в двойных кавычках, а группа ‘*Pseudodama*’ дана в одинарных кавычках.

Автор выражает благодарность всем участникам раскопок за сбор материалов, И.А. Ермоличу, Палеонтологический ин-т им. А.А. Борияка РАН (ПИН РАН) за томографию голотипа и С.В. Багирову (ПИН РАН) за фотографии.

СЕМЕЙСТВО CERVIDAE GRAY, 1821

ПОДСЕМЕЙСТВО CERVINAE GRAY, 1821

Триба Cervini Gray, 1821

Род *Dama* Frisch, 1775

Dama pontica Vislobokova, sp. nov.

Название вида — от Πόντος *греч.*, *pont lat.* — “понт”, “понтос” — древнее название Черного моря.

Голотип — ПИН, № 5644/3380, часть левой лобной кости с основанием рога; Россия, Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен, поздний виллафранк (MNQ18).

Описание (рис. 1). Размеры сравнительно небольшие. Лобная кость довольно широкая, плоская. Лобно-теменной (венечный) шов, трапцевидный и со срединным выступом, имеет вид фигурной скобки {}, как у *D. mesopotamica* (см. Marzban Abbasabadi et al., 2020, рис. 2, 4). Пеньек короткий, направлен назад, вверх и слегка в сторону, округлый в сечении. Розетка частично стерта; она крупная, округлая, с сохранившимися жемчужинами на медиальной стороне, скошена относительно продольной оси ствола. Рог направлен вверх и немного в сторону, его ствол слегка свернут наружу. Ствол постепенно расширяется в передне-заднем направлении и сильно уплощен поперечно, с выпуклой медиальной стороной, с почти плоской, слабовогнутой латеральной стороной и с задним и передним киями. Основание ствола почти округлое в сечении, но его передне-задний диаметр (DAPb) немного превосходит поперечный диаметр (DTb). Ствол на уровне первого отростка и выше не отгибается назад, его задний край и задний край пенька лежат примерно на одной линии (рис. 1, в, г). На уровне первого разветвления передний киль ствола переходит в верхний киль первого отростка. У основания первого отростка медиальная сторона рога сильновогнутая, а латеральная слабовыпуклая. Угол первого разветвления около 80°. Первый отросток ответвляется от ствола очень низко, его нижний край сливается с розеткой. Он очень короткий, сужающийся к концу; направлен вперед, а на конце слегка загнут внутрь. Его медиальная

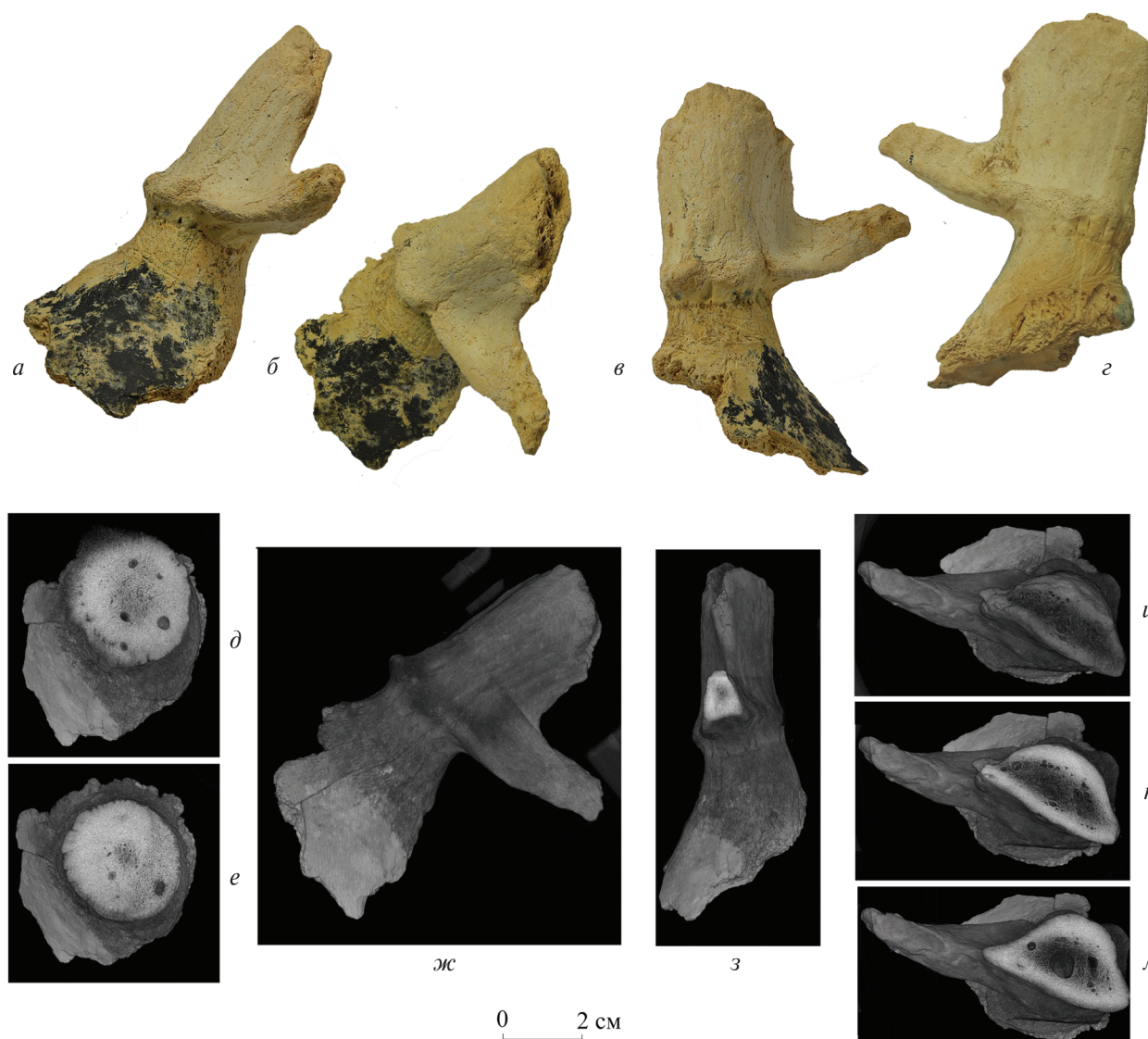


Рис. 1. *Damapontica* sp. nov., голотип ПИН, № 5644/3380, часть левой лобной кости с основанием рога: *a* — спереди, *б* — сверху, *в* — с медиальной стороны, *г* — с латеральной стороны; *д–л* — томография: 3D модели, спереди (*ж*), сверху (*и*), с поперечными сечениями розетки (*д*), пенька (*е*), первого отростка (*з*), ствола ниже облома (*к*) и у первого разветвления (*л*); Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

сторона вогнутая примерно до середины длины отростка, а нижняя и латеральная стороны почти плоские. Отросток немного сжат медиолатерально. Сечение отростка в средней части округленно-треугольное, а на конце овальное ($DAP > DT$).

Пенек правой лобной кости экз. ПИН, № 5644/3381 немного длиннее чем, у голотипа.

Размеры в мм, индексы в %. Голотип ПИН, № 5644/3380: ширина лобной кости на уровне основания пенька 48.5; рог: DAP пенька — 29, DT — 30.5; DAP розетки — 33.5, DT 29.5+, DTb основания ствола — 23, DAPb основания ство-

ла — са. 30, DT ствола на уровне первого разветвления — 21, DAP ствола на уровне первого разветвления — 36, DT основания первого отростка — 17, DAP основания первого отростка — 18.5, высота первого разветвления снаружи (Hex) — 15, изнутри — 28. Индекс высоты первого разветвления ($100Hex/DAPb$) — са. 50. Индекс уплощения ствола на уровне первого разветвления (DT/DAP) — 58. Индекс уплощения основания первого отростка (DT/DAP) — 92.

Экз. ПИН, № 5644/3381, правая лобная кость: ширина лобной кости на уровне основания пенька — 49, DAP пенька — 27, DT — 30.

Сравнение. Морфология и размеры лобной кости и рога, выраженность расширения и уплощения (пальмации) ствола, скошенное положение розетки, очень низкое положение первого разветвления и первого отростка, а также ориентация первого отростка говорят о принадлежности к роду *Dama* (s.s.).

Форма лобно-теменного шва, небольшая длина, очень низкое положение и направление первого отростка, а также проксимальная пальмация ствола сближают лань из пещеры Тавриды с *D. mesopotamica*. Новый вид отличается от *D. mesopotamica* более мелкими размерами, более сильной уплощенностью латеральной стороны ствола, присутствием заднего киля, формой сечения первого отростка и некоторыми примитивными особенностями морфологии рогов (отсутствием отгиба ствола назад и меньшим углом первого разветвления).

Лань из Тавриды отличается от видов *D. dama*, *D. peloponesiaca*, *D. roberti*, *D. celiae* и *D. sericus* меньшими размерами и пальмацией проксимальной части ствола, отсутствием отклонения заднего края проксимальной части ствола назад, очень коротким первым отростком и формой его сечения. Для этих видов характерны дистальная, а не проксимальная пальмация рога и почти округлая форма сечения ствола выше первого разветвления. У них длинный первый отросток, округлый в сечении. У всех, кроме *D. sericus*, задний край ствола отгибается назад от розетки или почти от розетки (этот отгиб у всех начинается ниже уровня первого разветвления), а угол первого разветвления 90° или больше. У *D. sericus* первый отросток расположен на некотором расстоянии от розетки, задний край ствола не отклоняется назад почти до уровня первого разветвления, угол первого разветвления меньше 90° .

Сравнительно короткий первый отросток и сравнительно небольшой угол первого разветвления имеет рог *D. peloponesiaca*, NCUA 8, из среднего плейстоцена Мегалополиса (Греция) (Van der Made et al., 2023, рис. 9-6), но этот рог проксимально менее уплощен и расширен и сильнее отогнут назад, чем рог из Тавриды. Голотип этого вида — фрагмент лобной кости с базальной частью рога, № 9-I-2, хранится в Музее палеонтологии и геологии Университета Афин (Athanassiou, 2022).

Дистальное расширение ствола начинается довольно низко по сравнению с другими видами у *D. roberti* из низов среднего плейсто-

цена Пэкфилда (Великобритания), но заметно выше, чем расширение ствола у лани из Тавриды. Форма лобно-теменного шва у *D. pontica* sp. nov. и *D. roberti* сходна. Голотип *D. roberti* (части скелета самца) включает в себя крышу черепа с неполными правым и левым рогами, NCM № 2004.831.12-14, хранится в Музее естественной истории в Лондоне (Breda, Lister, 2013, рис. 2, 3).

Замечания. Рога почти у всех *Dama*-подобных оленей и представителей группы ‘*Pseudodama*’ были простые, без пальмации, с тремя или четырьмя отростками: первым (базальным) отростком и терминальной вилкой, к которым у некоторых видов добавляется средний отросток. Надежных оснований для отнесения всех этих видов к роду *Dama* нет. Морфология костей посткраниального скелета у части из них (*Cervus rhenanus*, *C. philisi*) близка к таковой у *D. dama* (s.s.) и отражает их родство (Pfeiffer, 1999, 2002). Но вопрос, какой таксономический уровень у этого родства, родовой или выше (т.е., какова глубина их дивергенции), остается открытым.

От всех этих оленей лань из Тавриды отличается пальмацией рогов, отсутствием отгиба ствола назад и меньшей длиной первого отростка.

По данным Я. Ван дер Мада, у одного из этих видов с трехотростковыми рогами, “*D.* vallonnetensis de Lumley, Kahlke, Moigne et Moullé, 1988 (= “*Cervus*” s.l. nestii vallonnetensis: de Lumley et al., 1988; Kahlke, 1997; ‘*Pseudodama*’ vallonnetensis: Breda et al., 2020; Mecozzi et al., 2024) из Валлонне (Франция) и ряда других местонахождений интервала 1.2–1 млн л. н., намечается слабое дистальное расширение (Van der Made et al., 2023). У экз. CENIEN Ata06/TE9c/J-30/70 из Атапуэрки TE9 (Испания) терминальная вилка слабо расширена и оканчивается двумя очень длинными отростками (Van der Made et al., 2023, рис. 7-6). Развитие дистального расширения у поздних ‘*Pseudodama*’ параллельно с *Dama* не исключено. По типу дистального расширения рог из Атапуэрки TE9 отличается от рогов представителей *Dama* (s.s.). Среди материалов из Вальпарадиза (Испания) и Унтермассфельда (Германия), относящихся к ‘*P.*’ vallonnetensis, нет рогов с дистальными расширениями; в морфологии ‘*P.*’ vallonnetensis из Унтермассфельда прослеживается мозаика признаков ‘*Pseudodama*’ и *Dama*, но большее сходство с первой группой, и поэтому этот вид пока оставлен в составе ‘*Pseudodama*’ (Breda et al., 2020).

Ван дер Мад включил в состав рода *Dama* и оленя средних размеров “*D.*” *abesalomi* (Kahlke, 2001) [= *Cervus perrieri* Croizet et Jobert, 1828 и *Cervus (Dama) cf. nestii* Azzaroli 1947: Vekua, 1995; = *Cervus abesalomi*: Kahlke, 2001; = *Pseudodama nestii*: Bartolini-Lucenti et al., 2022] из Дманиси (1.76 млн л. н.) (Грузия) (Vander Made et al., 2023). Голотип — полный рог с четырьмя отростками, D1495, хранится в Национальном музее Грузии в Тбилиси (Bukhsianidze, 2015, табл. 34, фиг. 1). Первый отросток ответвляется на некотором расстоянии от розетки, а средний отросток на очень большом расстоянии от первого. По морфологии этот рог очень похож на рога голотипа *P. nestii*, IGF 363, из Верхнего Вальдарно (2–1.6 млн л. н.) (Италия), типового вида рода *Pseudodama* Azzaroli, 1992. Его голотип хранится в Музее геологии и палеонтологии Унта Флоренции. Лань из Тавриды по строению проксимальной части рога отличается от оленей из Дманиси и Верхнего Вальдарно.

Материал. Кроме голотипа, часть правой лобной кости с пеньком, экз. ПИН, № 5644/3381 из того же местонахождения.

К ИСТОРИИ РОДА DAMA

Ранняя история рода *Dama* (s.s.) очень слабо отражена в палеонтологической летописи. Реконструкции линий, ведущих к современным видам, в значительной мере основываются на данных об изменениях рогов в онтогенезе и филогенезе и зависят от их трактовки. Но последовательности эволюционного развития рогов в разных линиях на палеонтологическом материале пролеживаются плохо, и реконструкция филогенеза сильно затруднена. Большое значение для реконструкций имеют данные о хронологическом и географическом распространении видов, а также данные молекулярной генетики.

Присутствие в раннем плейстоцене Крыма *D. pontica* sp. nov., древнейшей в Европе лани с уплощенными рогами, представляет особый интерес для анализа направлений эволюции рода *Dama* (s.s.) и оценки времени ключевых дивергенций, в т.ч. дивергенции линий, ведущих к европейской лани *D. dama* и к месопотамской лани *D. mesopotamica*. Новые данные из Тавриды позволяют обсудить некоторые аспекты эволюции рода *Dama*, связанные с этими вопросами. Хронологическое положение видов приведено на рис. 2.

Направления эволюционного развития рогов и дивергенции ланей рода *Dama* (s.s.). Основные направления изменений рогов у *Dama* (s.s.) в процессе эволюции включают в себя: 1) усиление отклонения ствола назад, 2) понижение высоты первого разветвления, 3) смещение первого отростка из суббазальной в базальную позицию (к розетке), 4) увеличение угла первого разветвления, 5) появление среднего отростка, 6) сокращение длины первого отростка (в линии *D. mesopotamica*), 7) развитие проксимальной лопасти (в линии *D. mesopotamica*), 8) развитие дистальной лопасти (в линии *D. clactoniana* — *D. dama*).

Морфология рогов и порядок их изменений с возрастом у современных *D. dama* и *D. mesopotamica* существенно различаются. У *D. dama* образованию дистальной лопасти предшествует стадия с тремя—четырьмя простыми отростками: первым (базальным), вторым (средним) и одним—двумя терминальными. У *D. mesopotamica* базальный отросток короче, чем у *D. dama*; образованию дистальной лопасти предшествует проксимальное веерообразное расширение, которое развивается из второго (среднего) отростка (длинного и сравнительно низко расположенного, в отличие от *D. dama*). Рога молодых животных с хорошо развитой проксимальной пальмацией у *D. mesopotamica* могут иметь простую, неразветвленную дистальную часть. Дистальная лопасть образуется из третьего (единственного терминального отростка) и всегда она меньше и уже, чем у *D. dama* (см.: Флеров, 1952; Haultenorth, 1959; Di Stefano, 1996). Рог *D. mesopotamica* [= *Cervus (Dama) mesopotamicus* Brooke, 1875] из Шустера в Луристане (Иран), приведенный в первоописании этого вида, имеет очень короткий заостренный первый отросток около розетки, низко расположенное проксимальное веерообразное расширение и три отростка на дистальном конце рога (Brooke, 1875, рис. 3). Различия в морфологии и изменениях рогов *D. dama* и *D. mesopotamica* в онтогенезе говорят о принадлежности этих видов к разным филогенетическим линиям.

В морфологии рогов *D. pontica* sp. nov., наряду с синапоморфиями с *D. mesopotamica* (проксимальная пальмация, очень короткий первый отросток), говорящими о принадлежности к одной филогенетической ветви, сохраняются примитивные черты (отсутствие отклонения базальной части ствола назад, угол первого разветвления меньше 90° и не очень сильное прокси-

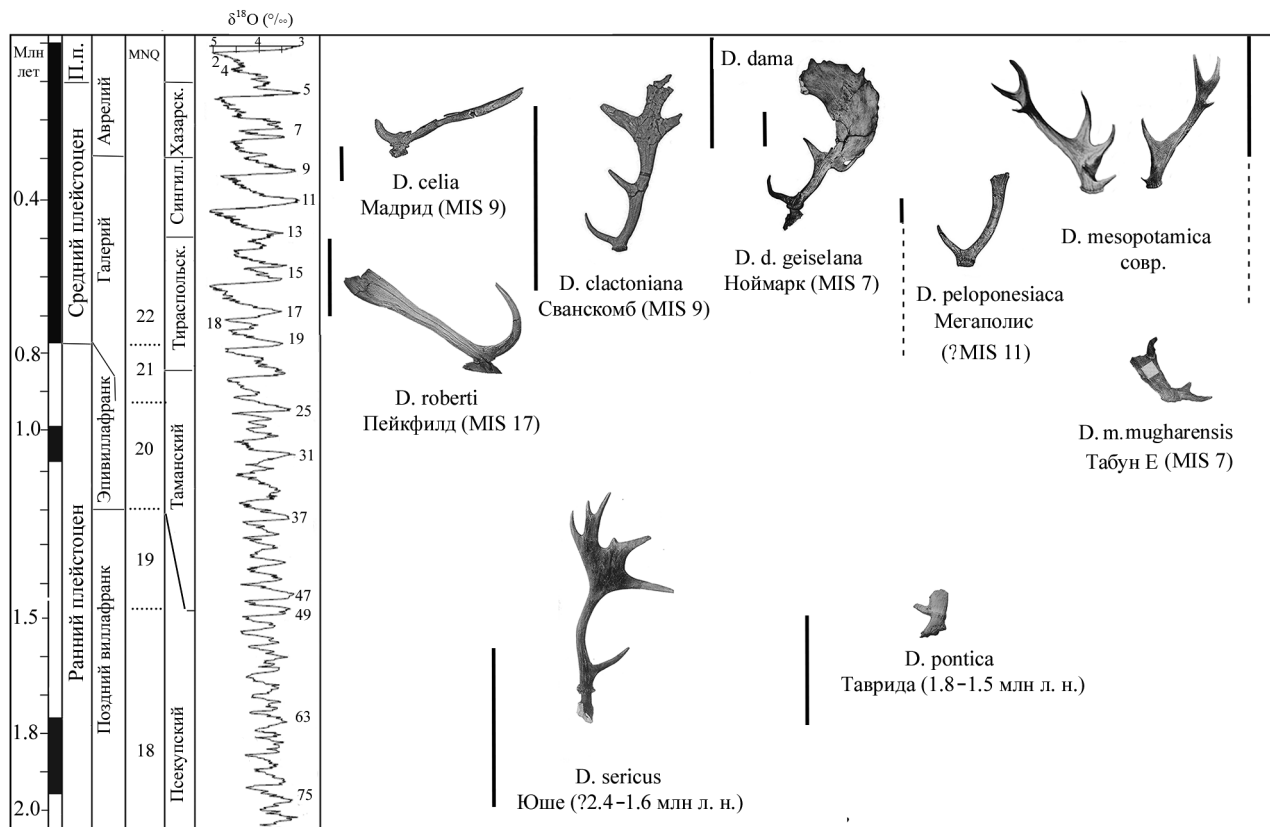


Рис. 2. Схема хронологического положения представителей рода *Dama*. Без масштаба. П.п. — поздний плейстоцен.

мальное расширение). Эти примитивные черты могут свидетельствовать о гораздо более ранней дивергенции ветвей европейских и месопотамских ланей, чем предполагалось на основе имевшихся палеонтологических данных, а также позволяют судить о морфологических признаках предковой формы.

Преобладает мнение, что *D. dama* и *D. mesopotamica* — потомки *D. clactoniana*, вида с хорошо развитой дистальной лопатой на рогах, и что их линии разошлись в раннем—среднем плейстоцене (Leonardi, Petronio, 1976; Di Stefano, Petronio, 1998). К. Гривс и П. Грабб даже считали современную *D. mesopotamica* уменьшенной версией *D. clactoniana* (Groves, Grubb, 2011). Другая гипотеза предполагает близкое родство *D. dama* и *D. clactoniana* и дивергенцию *D. dama* (*D. d. dama* + *D. d. clactoniana*) с *D. mesopotamica* (Van der Made et al., 2016, рис. 6.21; 2023, рис. 1). По этой модели, виды *D. dama* и *D. mesopotamica* разошлись с *D. peloponesiaca* около 500 тыс. л. н.

Вид *D. clactoniana* был широко распространен в европейской части Западной Палеарктики в среднем плейстоцене, в гольштейне, MIS 11 (424–374 тыс. л. н.) (Breda, Lister, 2013; Mecozzi

et al., 2024). Самые древние *D. clactoniana*, возможно, найдены в Нотарчирико (Италия) с датировками 658 ± 9 and 612 ± 5 тыс. лет (MIS 16–15) (Moncel et al., 2020), а самые поздние относятся к позднему среднему плейстоцену: Клакстон и Сванскомб, MIS 9 (Великобритания); Витиния, MIS 7 (Италия) (Leonardo, Petronio, 1976; Mecozzi et al., 2024). По типу строения рогов *D. clactoniana* близка к *D. dama*, но отличается более узкой лопатой, а также положением и размерами отростков лопаты (Leonardi, Petronio, 1976; Di Stefano, Petronio, 2002; Breda, Lister, 2013). Простая, неуплощенная проксимальная часть рога, хорошо выраженное отклонение ствола назад и дистальная лопата, характерные для этих двух видов, отличают их от *D. mesopotamica*. Эти особенности говорят о принадлежности *D. clactoniana* и *D. dama* к одной линии, а *D. mesopotamica* — к другой.

Вид *D. dama* особенно широко расселялся в европейской части Западной Палеарктики при крупных глобальных потеплениях в конце среднего и в позднем плейстоцене и сохранялся лишь в южных рефугиумах при глобальных похолоданиях. Первое появление *D. dama* в Ев-

ропе относится к треене (MIS 7, 243–191 тыс. л. н.) (Di Stefano, Petronio, 1997; Pfeiffer, 1998). В это время вид был представлен двумя подвидами: *D. d. timbering* Di Stefano et Petronio, 1997 (= *D. clactoniana*; Mecozzi et al., 2024) в Понте Молле (Рим) в Италии и *D. d. geiselana* Pfeiffer, 1998 (= *D. geiselana*; Pfeiffer-Deml, 2018) в Ноймарке в Германии. Обыкновенная лань, *D. d. dama*, впервые появилась в Европе в эме (MIS 5e, 130–115 тыс. л. н.). Этот подвид исчез в северных и центральных широтах Европы в конце позднего плейстоцена (MIS 4–2, ca. 72–12 тыс. л. н.) (Baker et al., 2024). В голоцене естественный ареал вида охватывал юг Европы и часть Турции.

В Европе самая древняя лань с дистальной пальмацией — *D. roberti* из раннего среднего плейстоцена (Breda, Lister 2013). Ее остатки присутствуют в Пэкфилде (типовое местонахождение, ca. 700 тыс. лет, MIS 17) в Великобритании, Солельяке (MIS 15) во Франции, Мосбахе в Германии (Breda, Lister 2013), пещере Вальдемино (Breda, 2015), Исернии ла Пинета (Breda et al., 2015) и Контрада Монтичелли в Италии (Mecozzi et al., 2024). Рога у *D. roberti* без среднего отростка, с базальным отростком и узкой, вытянутой назад лопатой, оканчивающейся единственным терминальным отростком. В дополнение к дистальной пальмации, у *D. roberti* много общих признаков с *D. clactoniana* и *D. dama* в строении зубов и костей посткrania, но она более примитивна по форме лопаты и по отсутствию второго и третьего отростков (Breda, Lister, 2013; Mecozzi et al., 2024). Вопрос о принадлежности *D. roberti* к линии *D. clactoniana* — *D. dama* или к боковой линии европейской ветви остается открытым, как и вопрос о родственных отношениях этого вида с ‘*Pseudodama*’ (Breda, Lister, 2013; Breda, 2015). Потомком *D. roberti*, по-видимому, является *D. celiae* из верхов среднего плейстоцена долины Манзаранез Мадрида (MIS 9, 337–300 тыс. л. н.) в Испании (Van der Made et al., 2023).

Другая лань со слабой дистальной пальмацией и без среднего отростка — *D. peloponesiaca* — присутствует в раннем среднем плейстоцене в Мегаполисе (Marathousa member, ca. 900–300 тыс. л. н.) (Van der Made et al., 2016, 2023) и, возможно, в Кипариссии (MNQ22) в Греции (Athanasios, 2018, 2022). Рога этой лани с коротким, низко сидящим первым отростком, слабо отклоненным назад стволом и с дистальной лопатой (вероятно, довольно узкой). Интерес представляет находка неполных рогов и фраг-

ментов лопаты *D. aff. peloponesiaca* в Закавказье в пещере Азох 1 (MIS 9, 300 тыс. л. н.) (Van der Made et al., 2016). Ранее ее определили как *Cervus (Dama) cf. mesopotamicus* (e.g., Rivals, 2004). Ствол у нее постепенно расширяется, а первый отросток расположен примитивно выше, чем у лани из Мегаполиса и других видов *Dama* (s.s.). Эта лань, возможно, принадлежала к боковой линии европейских ланей (Van der Made et al., 2016, 2023).

Виды раннего среднего плейстоцена, *D. roberti* и *D. peloponesiaca*, без среднего отростка и с узким дистальным уплощением, отражают определенную стадию, которая предшествовала появлению дистальной лопаты и среднего отростка в линии *D. clactoniana* — *D. dama*. По морфологии рога *D. peloponesiaca* больше соответствует предку *D. clactoniana* — *D. dama*, чем *D. roberti* с ее более сильным отклонением рогов назад, чем у *D. clactoniana*.

Вид *D. mesopotamica* был характерным элементом фаун восточной части Средиземноморской зоогеографической подобласти Палеарктики в конце среднего плейстоцена и в позднем плейстоцене. Остатки этого вида найдены в ряде стран Малой Азии и Ближнего Востока (в Иране, Ираке, Палестине, Турции и др.) (Werner et al., 2015), в т.ч. на палеолитических стоянках в Израиле (Гешер Бенот Я’аков, Табун, Холон и др.) и в Сирии (Латамне) (Bar-Yosef, Belmaker, 2011; Rabinovich, Biton, 2011). По данным Н.К. Верещагина и Г.Ф. Барышникова, *D. mesopotamica* обитала в позднем плейстоцене и в голоцене и на Кавказе (Vereshchagin, Baryshnikov, 1984). *D. cf. mesopotamica* присутствует в Аджии-Эйласе у Еревана (Армения) (Верещагин, 1959, с. 162), а *D. dama* — в Орозмани около Дманиси (Грузия) (Vekua, 1995).

Первое появление *D. mesopotamica* на Ближнем Востоке относят к MIS 8–7 (300–191 тыс. л. н.) (Di Stefano, 1996; Di Stefano, Petronio, 1998). Но, возможно, этот вид или близкие к нему формы появились там раньше. Присутствие *Dama* в Убейдии (1.5 млн л. н.) (Израиль), предполагавшееся Г. Хаасом в 1966 г., пока не подтверждено (см. Di Stefano, 1996; Bar-Yosef, Belmaker, 2011; Rabinovich, Biton, 2011). В состав этой фауны, по-видимому, входила ‘*Pseudodama*’ sp. (Pfeiffer, 1999; Belmaker, 2009). Лань из раннего среднего плейстоцена Гешер Бенот Я’акова (MIS 18, 761–712 тыс. л. н., долина Иордана), которую Д. Худжер в 60-х гг. отнес к *D. cf. mesopotamica*, позже определяли как *D. cf. clactoniana* (Di Stefano,

1996) и как *D. cf. premesopotamica*, возможный предок *D. mesopotamica* (Rabinovich et al., 2008). *D. d. cf. mesopotamica* есть в Холоне (Lister, 2007; Bar-Yosef, Belmaker, 2011). Прimitивная форма лани, близкая к *D. mesopotamica* (= *D. clactoniana mugharensis* di Stefano, 1996) присутствует в пещере Табун в фауне уровня Е (MIS 7, 205–106 тыс. л. н. по ESR) (Lister, 2007). У нее, наряду с прогрессивными признаками (сильное отклонение ствола назад, тупой угол первого разветвления) и признаками специализации (длинный раздвоенный первый отросток), сохраняется примитивная форма проксимальной пальмации. Основание первого отростка и ствол выше уплощены и образуют простое проксимальное расширение, которое тянется до основания второго отростка (Di Stefano, 1996). Эта лань предшествует виду *D. mesopotamica* (= *D. clactoniana mesopotamica*; Di Stefano, 1996) из более высоких уровней С, В, А, относящихся к позднему плейстоцену (Di Stefano, 1996).

Предлагавшаяся Дж. Ди Стефано (Di Stefano, 1996) таксономия для ланей из пещеры Табун, очевидно, связана с желанием показать их близкое родство с *D. clactoniana*. Отмеченное им сходство примитивной формы проксимальной пальмации рогов *D. clactoniana mugharensis* (= *D. mesopotamica mugharensis*) из уровня Табун Е с особенностями строения рога *D. clactoniana* из Эдесгейма может быть проявлением гомоплазии (см. Di Stefano, 1996, рис. 5). По морфологии рогов *D. m. mugharensis* отличается от *D. clactoniana* из Эдесгейма и других европейских местонахождений и проявляет явное сходство с современной *D. mesopotamica*. К общим признакам *D. m. mugharensis* и *D. mesopotamica* относятся сравнительно короткий и сильно латерально сжатый первый отросток, уплощенный ствол и проксимальное расширение ствола на уровне второго отростка (Lister, 2007). Проксимальная часть рога *D. pontica* sp. nov. примитивнее, чем у *D. m. mugharensis* из пещеры Табун. У лани из Крыма первый отросток короче и угол первого разветвления меньше.

В целом, данные морфологии, а также хронологического и географического распространения видов *D. pontica* sp. nov., *D. roberti*, *D. clactoniana*, *D. dama* и *D. mesopotamica*, соответствуют гипотезе о раннем расхождении линии *D. clactoniana* – *D. dama* и линии, ведущей к *D. mesopotamica*. Они свидетельствуют о том, что в плейстоцене существовали две ветви ланей, европейская и месопотамская. Вид *D. pontica* sp.

nov. был представителем месопотамской ветви. Принадлежал ли он к генеральной линии месопотамской ветви или был ее ответвлением, покажут будущие исследования. Судя по времени существования *D. pontica*, месопотамская и европейская ветви разошлись не позднее 1.5 млн л. н. По данным молекулярной генетики, дивергенция линий *D. dama* и *D. mesopotamica* могла произойти ранее 3 млн л. н. (Tsuboi et al., 2024, рис. 3).

Сочетание примитивных морфологических признаков проксимальной части рогов (суббазальное положение первого отростка, не отклоняющееся назад основание ствола, угол первого разветвления меньше 90°) с дистальной лопатой присутствует у самой древней лани – *D. sericus* из виллафранкской фауны (возможно, зона III) бассейна Юше на севере Китая (Teilhard de Chardin, Trassaert, 1937). Первое появление *Dama* в бассейне Юше относят к веку млекопитающих мазегоу (3.2–2.6 млн л. н., MN16) (Deng Tao, 2006; Woodburne et al., 2013). Но остатки *D. sericus*, найденные вместе с *Eucladoceros boulei* Teilhard de Chardin et Piveteau, 1930, возможно, происходят не из формации мазегоу, а из формации хайян с фауной нихэваньского века (2.2–1.7 млн л. н., MNQ18). Вид *E. boulei* есть в Нихэвани и считается характерным для нихэваньского века.

Морфологические различия крымского и китайского видов (длинный первый отросток, отсутствие проксимальной уплощенности и развитие дистальной лопаты у *D. sericus*) указывают на принадлежность *D. pontica* sp. nov. и *D. sericus* к разным филогенетическим ветвям рода: первая принадлежит к месопотамской ветви, а вторая – к ветви, общей с европейской ветвью. С представителями европейской ветви *D. sericus* объединяет такой апоморфный признак, как дистальная лопата. Сочетание в строении рогов *D. sericus* примитивных признаков проксимальной части рога с отсутствием среднего отростка говорит о более низком эволюционном уровне этого вида по сравнению с видами европейской ветви (*D. roberti*, *D. clactoniana*, *D. dama*). Хронологическое распространение *D. sericus* свидетельствует о том, что дивергенция европейской и китайской ветвей могла произойти в начале плейстоцена или в плиоцене, ранее 2.2 млн л. н. Месопотамская ветвь разошлась с этими ветвями до этого времени. Не исключено, что все три ветви появились в результате адаптивной радиа-

ции, возможно, в плиоцене или на рубеже миоцена и плиоцена.

О происхождении *Dama* (s.s.). Современные филогенетические реконструкции предполагают, что предками ланей с пальмацией рогов могли быть олени группы ‘*Pseudodama*’ из позднего плиоцена — раннего плейстоцена Европы (виллафранка и эпивиллафранка), а переход от ‘*Pseudodama*’ к *Dama* (s.s.) мог произойти на рубеже раннего и среднего плейстоцена (e.g., Pfeiffer, 1999; Breda, Lister, 2013; Van der Made et al., 2023). Рога этих оленей по типу строения похожи на рога настоящих оленей рода *Cervus*. ‘*Pseudodama*’ сохраняют плезиоморфные черты, сближающие их с *Cervus* (Breda, Lister, 2013; Breda, 2015; Cherin et al., 2022; Mecozzi et al., 2024), и в процессе эволюции приобретают некоторое сходство с *Dama*. Для поздних ‘*Pseudodama*’ характерна мозаика признаков *Cervus* и *Dama* (Mecozzi et al., 2024). В число общих признаков ‘*Pseudodama*’ и *Dama*, в частности, включают: 1) косое положение ствола относительно розетки (наклон ствола назад), 2) базальный отросток, расположенный на розетке или очень близко к ней и 3) тупой угол первого разветвления (Lister, 1996). Постепенное понижение первого разветвления и увеличение его угла в процессе эволюции прослеживаются у *Dama* и у ‘*Pseudodama*’ (Van der Made, 1999), а наклон ствола назад у раннеплейстоценовых *Dama* (*D. sericus*, *D. pontica* sp. nov.) меньше, чем у ‘*Pseudodama*’. Все эти признаки, скорее всего, развивались в этих группах параллельно. Эндокасты мозговой полости *P. nestii* из Панталы, полученные с помощью компьютерной томографии, отличаются от эндокастов современных *Dama* и *Cervus* (Cherin et al., 2022, рис. 3).

В основание *Dama* (s.s.) ставят *Pseudodama nestii* (Breda, Lister, 2013; = “*D.* nestii: Van der Made, 2015; Pfeiffer-Deml, 2016; Van der Made et al., 2023) или ‘*P.*’ *vallonnetensis* (Di Stefano, Petronio, 2002; Croitor, 2006, 2018). У первого вида рога с четырьмя отростками, а у второго — с тремя. Вид *P. nestii* был широко распространен в позднем виллафранке Италии (Верхнее Вальдарно, Пантала, Иль Тассо, Каса Фрата, Пирро Норд и др.) (Azzaroli, 1992; Cherin et al., 2022; Van der Made et al., 2023). Его хронологический диапазон — примерно 2.1–1.2 млн л. н. Вид ‘*P.*’ *vallonnetensis* был распространен в основном в интервале около 1.2–1 млн л. н. Остатки этого вида присутствуют в Валлонне (Франция), Ата-

пуэке ТЕ9 (Испания), Либакосе (Греция) и Унтермассфельде (Германия).

По мнению Т. Пфайффер-Демл, *Dama* — монофилетическая группа, которая постепенно эволюционировала с позднего плиоцена, а ‘*Pseudodama*’ может быть подродом *Dama* (Pfeiffer, 1999, 2005; Pfeiffer-Deml, 2016). Самая древняя лань в этой реконструкции — “*D.*” *lyra* (= *Pseudodama lyra* Azzaroli, 1992) из раннего — начала среднего виллафранка (фаунистические стадии Триверса и Монтополи) (Masini, Sala, 2007).

Большая примитивность *D. sericus* и *D. pontica* sp. nov. по сравнению с видами группы ‘*Pseudodama*’ по таким признакам, как отклонение ствола назад и угол первого разветвления, противоречит гипотезам о происхождении *Dama* от ‘*Pseudodama*’. Слабые места почти всех этих гипотез — допущение редукции и повторного появления признаков (в частности, второго и третьего отростков), не очень согласующееся с общим направлением эволюции *Dama* и ‘*Pseudodama*’, а также хронологические несоответствия. Первое появление *D. sericus* и *D. pontica* в раннем плейстоцене предшествует предполагаемой трансформации ‘*Pseudodama*’ — *Dama* (s.s.) на рубеже раннего и среднего плейстоцена. Скорее всего, как и у других *Cervinae*, у ланей в процессе эволюции происходило усложнение рогов, а не их упрощение, с сохранением плезиоморфий и тенденции к пальмации рогов, унаследованных от предковых форм. В каждой линии ланей развивалась особая комбинация признаков, но в основе этих линий стоял общий архетип.

Филогения, основанная на полном митохондриальном геноме, показывает, что *Dama* являются сестринской группой *Cervus* (s.l.) и занимают довольно низкую позицию среди *Cervini*, за исключением *Axis* и *Rucervus duvauceli* (Hassanin et al., 2012, рис. 1). То же показал анализ, основанный на 12 митохондриальных локусах и четырех ядерных локусах (Tsuboi et al., 2024). Результаты некоторых молекулярных анализов предполагают сестринские отношения между современной *D. dama* и типовым видом трибы *Megacerini*, гигантским большерогим оленем *Megaloceros giganteus* (Blumenbach, 1799) (e.g., Lister et al., 2005; Tsuboi et al., 2024). Сходство между представителями *Cervini* и *Megacerini* на морфологическом и молекулярном уровнях может отражать происхождение этих групп от общего предка, сходные адаптации и параллельно приобретенные в ходе экогенеза сходные

признаки (Вислобокова, 2012). Эти же причины и биомеханические факторы развития рогов лежат в основе сходства рогов ланей и других представителей *Cervini*, в т.ч. *Dama*-подобных оленей и видов группы '*Pseudodama*'.

Базальной формой цервин был *Cervavitus* (= *Cervocerus*) из позднего миоцена — плиоцена Палеарктики (Флеров, 1952; Вислобокова, 1990), последние представители этого рода обитали в раннем плейстоцене (MNQ18) Китая (Dong, 2011). У этих оленей размером с косулю рога имели два или три отростка и в разной степени выраженную уплощенность. Адаптивные радиации триб *Cervini* и *Megacerini* могли основываться на этом архетипе и, следовательно, разные линии могли унаследовать от него тенденцию к пальмации рогов.

К.К. Флеров (1952) отметил, что рога *D. mesopotamica* по общему плану строения сходны с *Cervavitus* (= *Cervocerus*). Их сближают уплощенность, слабая лирообразная изогнутость, незначительный наклон назад. Сходство с этим родом проявляется и в строении рогов *D. sericus* (Qiu, 1979). Но линия от *Cervavitus* к *Dama* на палеонтологическом материале пока не прослеживается.

По молекулярным часам время появления *Dama* — поздний миоцен в интервале 11.6–8.9 млн л. н. (Randi et al., 2001) или около 5 млн л. н. (Pitra et al., 2004).

О распространении *Dama* (s.s.). Лани — теплолюбивые олени, постоянным местом обитания которых в плейстоцене были южные районы Палеарктики, в основном Средиземноморская зоогеографическая подобласть. При крупных глобальных потеплениях границы ареалов значительно сдвигались к северу. Присутствие *D. pontica* в раннем плейстоцене Крыма, по-видимому, связано с одним из таких событий, дисперсионной волной из районов Юго-Западной Азии. Судя по данным о географическом распространении ранних *Dama*, там мог находиться центр адаптивной радиации, и отсюда лани проникли в Китай, Восточную и Юго-Восточную Европу. Возможно, Таврида является самой северной точкой распространения оленей месопотамской ветви в плейстоцене.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Новый вид *Dama pontica* — самый ранний в Европе представитель ланей рода *Dama* (s.s.), с пальмацией рогов. Особенности морфологии

D. pontica sp. nov. говорят о ее принадлежности к ветви месопотамских ланей. Находка лани в раннем плейстоцене Крыма в фауне пещеры Таврида (1.8–1.5 млн л. н.) свидетельствует о том, что история рода *Dama* (s.s.) была более длительной и сложной, чем предполагалось на основе предыдущих исследований. Показано, что европейская и месопотамская филогенетические ветви, оканчивающиеся современными видами *D. dama* и *D. mesopotamica*, могли разойтись не позже 1.5 млн л. н., а с учетом китайской ветви, время ответвления месопотамской ветви от общего ствола опускается в начало плейстоцена или в плиоцен. Возможным предком ланей был *Cervavitus* из позднего миоцена — раннего плиоцена Южной Палеарктики, а центр происхождения мог находиться на Ближнем Востоке. Глубина и время дивергенций, определенные на основе палеонтологических данных, в целом соответствуют датировкам молекулярной генетики.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-14-00214, <https://rscf.ru/project/22-14-00214/>.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Верецагин Н.К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 704 с.
- Вислобокова И.А. Ископаемые олени Евразии. М.: Наука, 1990. 208 с.
- Вислобокова И.А. История большерогих оленей (*Megacerini*, *Cervidae*, *Artiodactyla*). М.: ГЕОС, 2012. 103 с.
- Флеров К.К. Кабарги и олени. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 225 с.
- Athanassiou A. Pleistocene vertebrates from the Kyparissia lignite mine, Megalopolis Basin, S. Greece: Rodentia, Carnivora, Proboscidea, Perissodactyla, Ruminantia // *Quatern. Intern.* 2018. V. 497. P. 198–221.
- Athanassiou A. The fossil record of continental fossil deer (Mammalia: Artiodactyla: Cervidae) in Greece // *Fossil Vertebrates of Greece*. V. 2 / Ed. Vlachos E. Springer, 2022. P. 205–247.
- Azzaroli A. The cervid genus *Pseudodama* n. g. in the Villafranchian of Tuscany // *Palaeontogr. Ital.* 1992. V. 79. P. 1–41.

- Baker K.H., Gray H.W.I., Lister A.M. et al.* Ancient and modern DNA track temporal and spatial population dynamics in the European fallow deer since the Eemian interglacial // *Sci. Rep.* 2024. V. 14. № 3015. P. 1–10.
- Bar-Yosef O., Belmaker M.* Early and Middle Pleistocene faunal and hominins dispersals through Southwestern Asia // *Quatern. Sci. Rev.* 2011. V. 30. P. 1318–1337.
- Bartolini-Lucenti S., Cirilli O., Pandolfi L. et al.* Zoogeographic significance of Dmanisi large mammal assemblage // *J. Hum. Evol.* 2022. V. 163. № 103125. P. 1–18.
- Belmaker M.* Hominin adaptability and patterns of faunal turnover in the Lower–Middle Pleistocene transition in the Levant // *A Sourcebook of Paleolithic Transitions: Methods, Theories and Interpretations* / Eds. Camps M., Chauhan P.R. N.Y.: Springer, 2009. P. 211–227.
- Breda M.* The early Middle Pleistocene fallow deer *Dama roberti*: new insight on species morphology from a complete postcranial skeleton from Valdmino (northwestern Italy) // *Geol. J.* 2015. V. 50. P. 257–270.
- Breda M., Kahlke R.-D., Lister A.M.* New results on cervids from the Early Pleistocene site of Untermassfeld // *The Pleistocene of Untermassfeld near Meiningen (Thüringen, Germany). Part 4* / Ed. Kahlke R.-D. Monogr. Röm.-German. Zentralmuseums. 2020. Bd 40. H. 4. P. 1197–1249.
- Breda M., Lister A.M.* *Dama roberti*, a new species of deer from the early Middle Pleistocene of Europe, and the origins of modern fallow deer // *Quatern. Sci. Rev.* 2013. V. 69. № 1. P. 155–167.
- Brooke V.* On a new species of deer from Mesopotamia // *Proc. Zool. Soc. London.* 1875. P. 261–266.
- Bukhsianidze M.* Catalogue of the holotypes of fossil land mammals in the Georgian National Museum. Tbilisi: Georgian National Museum, 2015. 103 p.
- Cherin M., Breda M., Esattore B. et al.* A Pleistocene Fight Club revealed by the palaeobiological study of the *Dama*-like deer record from Pantalla (Italy) // *Sci. Rep.* 2022. V. 12. № 13898. P. 1–11.
- Croitor R.* Early Pleistocene small-sized deer of Europe // *Hellen. J. Geosci.* 2006. V. 41. № 1. P. 89–117.
- Croitor R.* Plio-Pleistocene Deer of Western Palearctic: Taxonomy, Systematics, Phylogeny. Chişinău: Inst. Zool. Acad. Sci. Moldova, 2018. 140 p.
- Deng Tao.* Chinese Neogene mammal biochronology // *Vertebr. Palasiat.* 2006. V. 44. № 2. P. 143–163.
- Di Stefano G.* The Mesopotamian fallow deer (*Dama*, Artiodactyla) in the Middle East Pleistocene // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 1996. Bd 199. H. 3. P. 295–322.
- Di Stefano G., Petronio C.* Origin of and relationships among *Dama*-like cervids in Europe // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 1998. Bd 207. H. 1. P. 37–55.
- Di Stefano G., Petronio C.* Systematics and evolution of the Eurasian Plio-Pleistocene tribe Cervini (Artiodactyla, Mammalia) // *Geol. Romana.* 2002. V. 36. P. 311–334.
- Dong W.* Reconsideration of the systematics of the Early Pleistocene *Cervavitus* (Cervidae, Artiodactyla, Mammalia) // *Estud. Geol.* 2011. V. 67. № 2. P. 603–611.
- Groves C., Grubb P.* *Ungulate Taxonomy.* Baltimore: The John Hopkins Univ. Press, 2011. 310 p.
- Haltenorth T.* Beitrag zur Kenntnis des mesopotamischen Damhirsches *Cervus (Dama) mesopotamicus* Brook und zur Stammes- und Verbreitungs-Geschichte der Damhirsche allgemein // *Säugt. Mitt.* 1959. Bd 7. S. 1–89.
- Hassanin A., Delsuc F., Ropiquet A. et al.* Pattern and timing of diversification of Cetartiodactyla (Mammalia, Laurasiatheria), as revealed by a comprehensive analysis of mitochondrial genomes // *C.R. Soc. Biol.* 2012. V. 335. P. 32–50.
- Heintz E.* Les cervidés villafranchiens de France et d'Espagne // *Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. Sér. C.* 1970. T. 22. P. 1–303.
- Kahlke H.-D.* Die Cerviden-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld // *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen). T. 1* / Ed. Kahlke R.-D. Monogr. Röm.-German. Zentralmuseums. 1997. Bd 40. H. 1. S. 181–275.
- Kahlke H.-D.* Neufunde von Cerviden-Resten aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld // *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen). T. 2* / Ed. Kahlke R.-D. Monogr. Röm.-German. Zentralmuseums. 2001. Bd 40. H. 2. S. 461–482.
- Karastoyanova N., Gorczyk J., Spassov N.* The natural history of the fallow deer, *Dama dama* (Linnaeus, 1758) in Bulgaria in prehistory and new evidence for the existence of an autochthonous Holocene population in the Balkans // *Int. J. Osteoarchaeol.* 2020. V. 30. P. 616–628.
- Leonardi G., Petronio C.* The fallow deer of European Pleistocene // *Geol. Romana.* 1976. V. 25. P. 1–67.
- Lister A.M.* The morphological distinction between bones and teeth of fallow deer (*Dama dama*) and red deer (*Cervus elaphus*) // *Int. J. Osteoarchaeol.* 1996. V. 6. P. 119–143.
- Lister A.M.* Cervidae // *The Lower Paleolithic Site of Holon, Israel* / Eds Chazan M., Horwitz L.K. Cambridge: Harvard Univ. Press, 2007. P. 111–121.
- 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. № 8. P. 850–853.
- Lumley H. de, Kahlke H.-D., Moigne A.-M., Moullé P.-E.* Les faunes de grands mammifères de la grotte du Vallonnet Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes // *L'Anthropologie.* 1988. V. 92. № 2. P. 465–469.
- Marzban Abbasabadi B., Ghoghji F., Rahmati S., Hajian O.* Morphological variations in the skulls of male and female Persian fallow deer (*Dama dama mesopotamica*) // *Iran. J. Vet. Med.* 2020. V. 15. № 2. P. 221–233.
- Masini F., Sala B.* Large and small-mammal distribution patterns and chronostratigraphic boundaries from the Late Pliocene to the Middle Pleistocene of the Italian peninsula // *Quatern. Intern.* 2007. V. 160. P. 43–56.

- Masetti M., Mertzaniadou D.* Dama dama. The IUCN Red List of Threatened Species. 2008. e.T42188A10656554. P. 1–10.
- Masetti M., Vernesi C.* Historic zoology of the European fallow deer, *Dama dama*: Evidence from biogeography, archaeology and genetics // *Deer and People* / Eds Baker K., Carden R., Madgwick R. Oxford: Windgather Press, 2014. P. 13–22.
- Mecozzi B., Sardella R., Breda M.* Late Early to late Middle Pleistocene mediumsized deer from the Italian Peninsula: implications for taxonomy and biochronology // *Palaeobiodiv. Palaeoenv.* 2024. V. 104. P. 191–215.
- Moncel M.H., Santagata C., Pereira A. et al.* The origin of early Acheulean expansion in Europe 700 ka ago: new findings at Notarchirico (Italy) // *Sci. Rep.* 2020. V. 10. № 1. P. 1–16.
- Pfeiffer T.* Die fossilen Damhirsche von Neumark-Nord (Sachsen-Anhalt) – *Dama dama geiselana* n. ssp. // *Eiszeit. Gegenw.* 1998. Bd 48. S. 72–86.
- Pfeiffer T.* Die Stellung von *Dama* (Cervidae, Mammalia) im System plesiometa carpaler Hirsche des Pleistozäns // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenb.* 1999. Bd 211. S. 1–218.
- Pfeiffer T.* The position of *Dama* (Cervidae, Mammalia) in the system of fossil and living deer from Europe-Phylogenetical analysis based on the postcranial skeleton // *Quatern. Hors-sér.* 2005. V. 2. P. 39–57.
- Pfeiffer-Deiml T.* Deer from the Pliocene site of Bad Deutsch-Altenburg 26 (Lower Austria, Leithagebirge): Conclusions based on skeletal morphology // *Ann. Naturhist. Mus. Wien. Ser. A.* 2016. V. 118. P. 133–173.
- Pfeiffer-Deiml T.* The fossil fallow deer *Dama geiselana* (Cervidae, Mammalia, upgrade to species level) in the context of migration and local extinctions of fallow deer in the Late and Middle Pleistocene of Europe // *Paläontol. Z.* 2018. V. 92. P. 681–713.
- Pitra C., Fickel J., Meijaard E., Groves C.P.* Evolution and phylogeny of old world deer // *Mol. Phylog. Evol.* 2004. V. 33. № 3. P. 880–895.
- Qiu Z.* Some mammalian fossils from the Pliocene of Inner Mongolia and Gansu (Kansu) // *Vertebr. Palasiat.* 1979. V. 17. № 3. P. 222–235.
- Rabinovich R., Biton R.* The Early-Middle Pleistocene faunal assemblages of Gesher Benot Ya'aqov: Inter-site variability // *J. Hum. Evol.* 2011. V. 60. P. 357–374.
- Rabinovich R., Gaudzinski-Windheuser S., Goren-Inbar N.* Systematic butchering of fallow deer (*Dama*) at the early Middle Pleistocene Acheulian site of Gesher Benot Ya'aqov (Israel) // *J. Hum. Evol.* 2008. V. 54. P. 134–149.
- Randi E., Mucci N., Claro-Hergeta F. et al.* A mitochondrial DNA control region phylogeny of the Cervinae: speciation in *Cervus* and implications for conservation // *Anim. Conserv.* 2001. V. 4. P. 1–11.
- Rivals F.* Les petits bovidés (Caprini et Rupicaprini) pléistocènes dans le bassin méditerranéen et le Caucase. Étude paléontologique, biostratigraphique, archéozoologique et paléoécologique // *Brit. Archaeol. Rep. Intern. Ser.* 2004. V. 1327. P. 1–252.
- Sickenberg O.* Eine Säugetierfauna des tieferen Bihariums aus dem Becken von Megalopolis (Peloponnes, Griechenland) // *Anal. Geol. Pays Hellen. Ser. 1.* 1976. V. 27. P. 25–73.
- Teilhard de Chardin P., Trassaert M.* The Pliocene Camelidae, Giraffidae, and Cervidae of South Eastern Shansi // *Palaeontol. Sin. N. Ser. C.* 1937. № 1. P. 1–56.
- Tsiboi M., Kopperud B.T., Matschiner M. et al.* Antler allometry, the Irish Elk and Gould revisited // *Evol. Biol.* 2024. V. 51. P. 149–165.
- Van der Made J.* Ungulates from Atapuerca TD6 // *J. Hum. Evol.* 1999. V. 37. P. 389–413.
- Van der Made J.* The latest Early Pleistocene giant deer *Megaloceros novocarthaginiensis* n. sp. and the fallow deer *Dama cf. vallonetensis* from Cueva Victoria (Murcia, Spain) // *Mastia.* 2015. V. 11–13. P. 269–323.
- Van der Made J., Rodríguez-Alba J.J., Martos J.A. et al.* The fallow deer *Dama celiae* sp. nov. with two-pointed antlers from the Middle Pleistocene of Madrid, a contemporary of humans with Acheulean technology // *Archaeol. Antropol. Sci.* 2023. V. 15. № 41. P. 1–35.
- Van der Made J., Torres T., Ortiz J.E. et al.* The new material of large mammals from Azokh and comments on the older collections // *Azokh Caves and the Transcaucasian Corridor* / Eds Fernández-Jalvo Y. et al. Springer, 2016. P. 117–162.
- Vekua A.* Die Wirbeltierfauna des Villafranchium von Dmanisi und ihre biostratigraphische Bedeutung // *Jb. Röm.-German. Zentralmuseums.* 1995. Bd 42. S. 77–180.
- Vereshchagin N.K., Baryshnikov G.F.* Quaternary mammalian extinction in Northern Eurasia // *Quaternary Extinctions* / Eds. Martin P.S., Klein R.G. Tucson: The Univ. Arizona Press, 1984. P. 483–516.
- Werner N.Y., Rabiei A., Saltz D. et al.* *Dama mesopotamica*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T6232A97672550. P. 1–15.
- Woodburne M.O., Tedford R.H., Lindsay E.H.* North China Neogene biochronology: A Chinese standard // *Fossil Mammals of Asia* / Eds Wang X., Flynn L.J., Fortelius M. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2013. P. 91–123.

**The Fallow Deer *Dama pontica* sp. nov. (Artiodactyla, Cervidae)
from the Lower Pleistocene of Taurida Cave in the Crimea and the Early History
of the Genus *Dama***

I. A. Vislobokova

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

A new fallow deer species *Dama pontica* is described from the late Early Pleistocene of Taurida cave in the Crimea. The antlers of this medium-sized deer had a small first process at the burr and a primitively narrow proximal palmation. The morphology of *D. pontica* sp. nov. allows it to be referred to a phylogenetic branch of the modern Iranian fallow deer, *D. mesopotamica* (Brooke, 1875). The fossil remains of *Dama* from the Taurida cave are the oldest in Europe. The age of the Taurida fauna, according to biochronology, is estimated at 1.8–1.5 Ma. The find indicates that the divergence of the European and Mesopotamian branches of fallow deer occurred no later than 1.5 Ma. Hypotheses about the origin of *Dama* (s.s.) from ‘*Pseudodama*’ at the Early – Middle Pleistocene transition require revision.

Keywords: *Dama pontica* sp. nov., Cervidae, Early Pleistocene, Crimea, Taurida Cave