

УДК 569.735.3(571.5);551.791(571.5)

О ЗНАЧЕНИИ НАХОДКИ ЧЕРЕПА ОЛЕНЕЛОСЯ (*CERVALCES* SP., CERVIDAE) СО ШТАНГАМИ РОГОВ РАЗНОЙ ДЛИНЫ

© 2019 г. П. А. Никольский^{a, *}, А. Э. Басилян^{a, **}, А. М. Анисимов^{b, c, ***}, В. С. Зажигин^{a, ****},
Е. Ю. Павлова^{c, *****}, В. В. Питулько^{d, *****}

^aГеологический институт РАН, Москва 119017, Россия

^bИнститут наук о Земле, С.-Петербургский государственный университет, С.-Петербург 199034, Россия

^cГНЦ РФ Арктический и антарктический научно-исследовательский институт, С.-Петербург 199397, Россия

^dИнститут истории материальной культуры РАН, С.-Петербург 191186, Россия

*e-mail: cervalces@rambler.ru

**e-mail: alexandr.basilyan@gmail.com

***e-mail: m.anisimov@spbu.ru

****e-mail: zazhvol@gmail.com

*****e-mail: pavlovaelena759@gmail.com

*****e-mail: pitulko.vladimir@gmail.com

Поступила в редакцию 10.03.2019 г.

После доработки 25.03.2019 г.

Принята к публикации 10.04.2019 г.

Изучен череп оленелоса *Cervalces* sp. (Cervidae), имеющий штанги рогов существенно разной длины. Этот череп, вместе с нижней челюстью и четырьмя позвонками, был найден в низовьях р. Яна. Его геологический возраст самый конец эоплейстоцена—первая половина раннего неоплейстоцена. Неравная длина штанг воспроизводилась у данной особи в каждой генерации рогов на протяжении всей жизни, что может указывать на генетическую природу явления, хотя возможна и негенетическая причина такой диспропорции — многие полевые наблюдения и экспериментальные данные показывают, что асимметричные нарушения роста рогов у современных оленей часто происходят из-за травм, особенно поврежденных передних конечностей. Если верна генетическая гипотеза, то такая аномалия может быть проявлением интенсивного формообразования, которое могло быть адаптивной реакцией на первое в плейстоцене значительное похолодание климата. Пропорции штанг рогов являются наиболее ценным критерием видовой и подвидовой таксономии и диагностики ископаемых лосей. Описанный нами случай, ввиду его исключительной редкости, вовсе не делает этот признак бесполезным. Однако данная генетическая аномалия может указывать на увеличение изменчивости эволюционных признаков в периоды значительных изменений климата, которое следует иметь в виду при интерпретации морфологии животных, живших в такие эпохи.

Ключевые слова: палеобиология, лось, оленелось, *Cervalces*, плейстоцен, Восточная Сибирь, био-стратиграфия, морфология, рога

DOI: 10.1134/S004451341910009X

Первые представители трибы лосей *Alceini* (Brookes 1828) появляются в геологической летописи два с половиной (Kahlke, 1990; Breda, Marchetti, 2005, Никольский, 2010) или даже три миллиона лет назад (Vislobokova et al., 1995). Приблизительно 800 тыс. л. н. древние лоси распространились по большей части Палеарктики (кроме самого ее юга) и проникли в Северную Америку (Churcher, Pinosof, 1987; Никольский, 2010). Триба включает до 13 короткоживущих широкоареальных таксонов видового и подвидового ранга, относящихся к вымершему роду *Cervalces*

Scott 1885 (оленелоси) и ныне живущему роду *Alces* Gray 1821 (лоси).

Многие исследователи считают развитие *Alceini* в Евразии филетическим (Johnson, 1874; Scott, 1885; Heintz, Poplin, 1981; Шер, 1986; Lister, 1993; Breda, Marchetti, 2005; Никольский, 2010). Проследить единую слабоветвящуюся филетическую линию *Alceini* позволяет доступная для морфометрического выражения эволюционная тенденция, сохраняющаяся на протяжении всей истории трибы. Этой тенденцией является сокращение относительной длины штанги рога при одновременном увеличении площади лопаты (рис. 1).

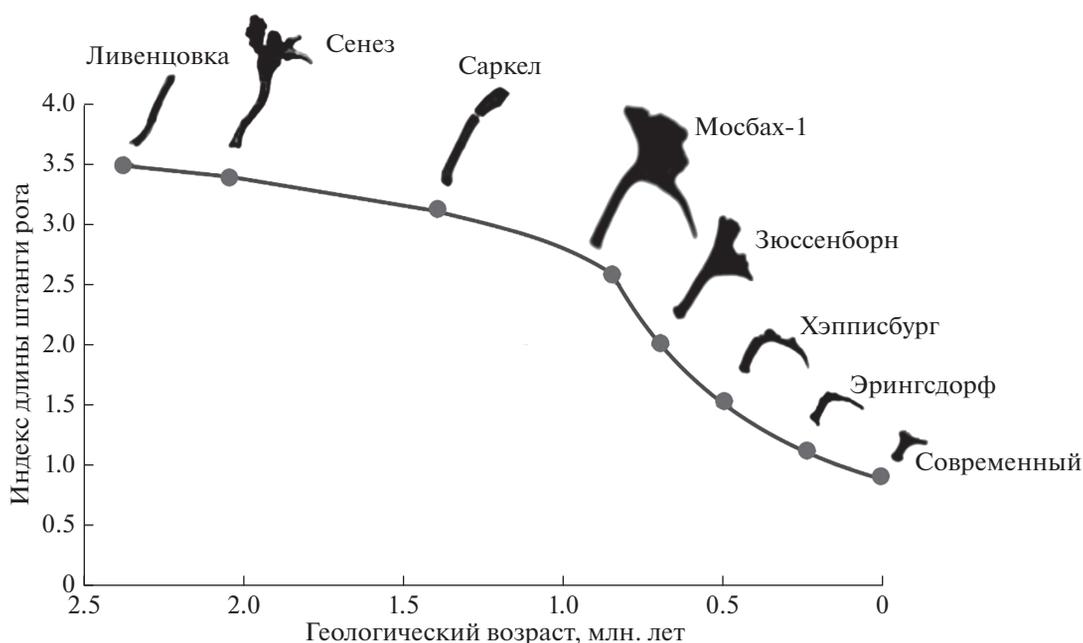


Рис. 1. Уменьшение относительной длины штанги рога в эволюционном процессе.

Однако другие авторы высказывались против филетической модели развития *Alceini* (Azzaroli, 1985, 1994; Kahlke, 1990; Вислобокова, 1990; Боевский, 2001). В том числе они указывали на то, что в ряде местонахождений морфотипы *Alceini* существенно разной эволюционной продвинуто-сти встречаются совместно, следовательно, они геологически одновозрастны. Главными из таких местонахождений в Европе являются Мосбах (Германия) и побережье Норфолка (Англия). В Восточной Сибири к ним относится Улахан-Суллар в низовьях р. Адыча (Республика Саха-Якутия). В качестве возражения можно предположить, что подобное смещение морфотипов может быть результатом аллювиальной или иной тафономической конденсации (палимпсестизации). Иллюзию совместного залегания остатков разного эволюционного уровня также может создавать неточность стратиграфических данных или неверная привязка находок к слоям разреза. Нам показалось полезным исследовать одну удивительную находку, имеющую прямое отношение к этому вопросу. В 2008 г. в низовьях р. Яны (северо-восток Сибири, Республика Саха-Якутия) в ходе исследований геологического строения окрестностей Янской палеолитической стоянки был найден череп, часть нижней челюсти и несколько позвонков древнего оленелоса. Штанги рогов этого черепа значительно различаются по длине, одновременно демонстрируя таким образом как архаичные, так и продвинутое признаки на разных рогах. Полностью исключая оба приведенных выше возражения, эта находка пря-

мо указывает на возможность наличия у лосей одного вида (и даже у отдельного индивидуума) признаков разной эволюционной продвинуто-сти. Задачей нашего исследования является ввести в научный оборот эту важную находку и обсудить ее значение для изучения эволюции *Alceini* и биостратиграфии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал

Часть скелета половозрелого самца среднего индивидуального возраста: фрагмент черепа со штангами рогов, обломанными у начала лопат ГИН-1134-1f (рис. 2), левая ветвь нижней челюсти ГИН-1134-1a, атлант ГИН-1134-1b (рис. 3a–3d), III шейный позвонок ГИН-1134-1c (рис. 3e), IV шейный позвонок ГИН-1134-1d (рис. 3f), поясничный позвонок ГИН-1134-1e (рис. 3g). Местонахождение Соп-Хая (нижнее течение р. Яна), криофагия 2b слоя 2 – алевролиты с псевдоморфозами по повторно-жильным льдам в основании третьей террасы.

Методика

Важнейшим таксономическим признаком древних лосей является относительная длина штанги рога. Для ее определения обычно измеряют обхват или диаметр штанги рога в ее середине, а также длину штанги до начала лопаты. У древних *Alceini* переход штанги в лопату очень постепенный, что затрудняет однозначное определение

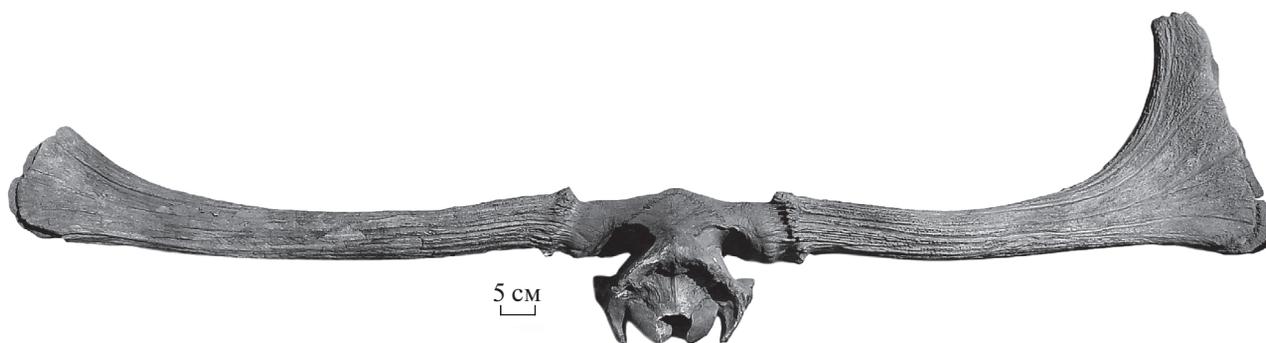


Рис. 2. Фрагмент черепа оленелося *Cervalces* sp. ГИН-1134-1f из местонахождения Соп-Хая (слой 2), вид сзади.

места перехода штанги в лопату. У разных авторов разброс измерений длины штанги рога достигает по меньшей мере 25%. Для исключения такой неопределенности на основе принципа, предложенного Чачером и Пинсофом (Churcher, Pinsof, 1987), нами была разработана усовершенствованная методика, согласно которой длина штанги рога (рис. 4a) определяется как расстояние от розетки до того места начала лопаты (рис. 4b), где обхват рога равен двум обхватам в средней части штанги (рис. 4c).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Стратиграфия местонахождения Соп-Хая и геологический возраст находки

В 2001 г. в низовьях р. Яна была открыта древнейшая в Заполярье палеолитическая стоянка возрастом около 31 000 календарных лет (Pitulko et al., 2004). В ходе многолетнего изучения геологии и стратиграфии окрестностей стоянки в основании разреза четвертичных отложений были выявлены неизвестные здесь ранее досредне-плейстоценовые слои и найдены разнообразные палеонтологические материалы, в том числе остатки представителя трибы *Alceini*, обсуждаемые в настоящей статье. Открытое местонахождение древней фауны в соответствии с названием местности получило название Соп-Хая.

Соп-Хая находится на левом берегу р. Яна в 100 км от берега Северного Ледовитого океана (рис. 5). Здесь в береговых обрывах вскрываются разновозрастные четвертичные отложения, слагающие три надпойменные террасы. Высота третьей террасы достигает 40–45 м, второй — 16–18 м, первой — 10–12 м.

Разрез III террасы имеет следующее строение снизу вверх (рис. 6):

Слой 1. Гравелиты серо-бурые в песчаном матриксе, видимая мощность 1 м.

Слой 2. Геологические тела, обозначенные нами как “слой 2a” и “слой 2b” представляют раз-

личные криофации слоя 2. Слой 2a — непротаявший участок слоя 2, вскрывающийся в западной части обнажения: алевриты серые, песчаные, с сетью сингенетических повторно-жильных льдов. Слой 2b — протаявший в древности участок слоя 2, вскрывающийся в восточной части обнажения: алевриты серые, песчаные с тонкими прослоями торфа и псевдоморфозами по повторно-жильным льдам. В слое 2b встречены единичные остатки мелких и крупных млекопитающих, в том числе описываемый в настоящей статье экземпляр древнего лося. Мощность слоя 2 достигает 5 м.

Слой 3. Песок серо-желтый, мелко-среднезернистый с мелкой галькой. Встречены многочисленные остатки мелких млекопитающих. Мощность 0.8 м.

Слой 4. Песок серый средне-мелкозернистый, косослоистый с повторно-жильными льдами. Мощность 15 м.

Слой 5. Алеврит серо-бурый песчаный, косослоистый, эоловый, с повторно-жильными льдами. Мощность 13 м.

Слой 6. Алеврит серый, песчаный с повторно-жильными льдами, обогащен органикой, из-за чего имеет почти черный цвет. Встречены остатки крупных млекопитающих. Мощность 30 м.

Слой 7. Алеврит серо-бурый, песчаный с повторно-жильными льдами, аллювиальный. Встречаются остатки крупных млекопитающих. Мощность 15 м.

Остатки *Alceini* ГИН-1134-1a-f найдены в алевритах перетаявшей части слоя 2 — в “слое” 2b (рис. 6).

Находки в слое 2 остатков *Lemmus* sp. указывают на то, что он сформировался не ранее начала эоплейстоцена. Присутствие здесь зубов *Dicrostonyx* sp. позволяет уточнить нижнюю границу слоя, поместив ее на уровень границы эоплейстоцена и неоплейстоцена, так как *Dicrostonyx* сменили *Predicrostonyx* на этом рубеже (Зажигин, 2004). Верхний возрастной предел слоя 2 опреде-

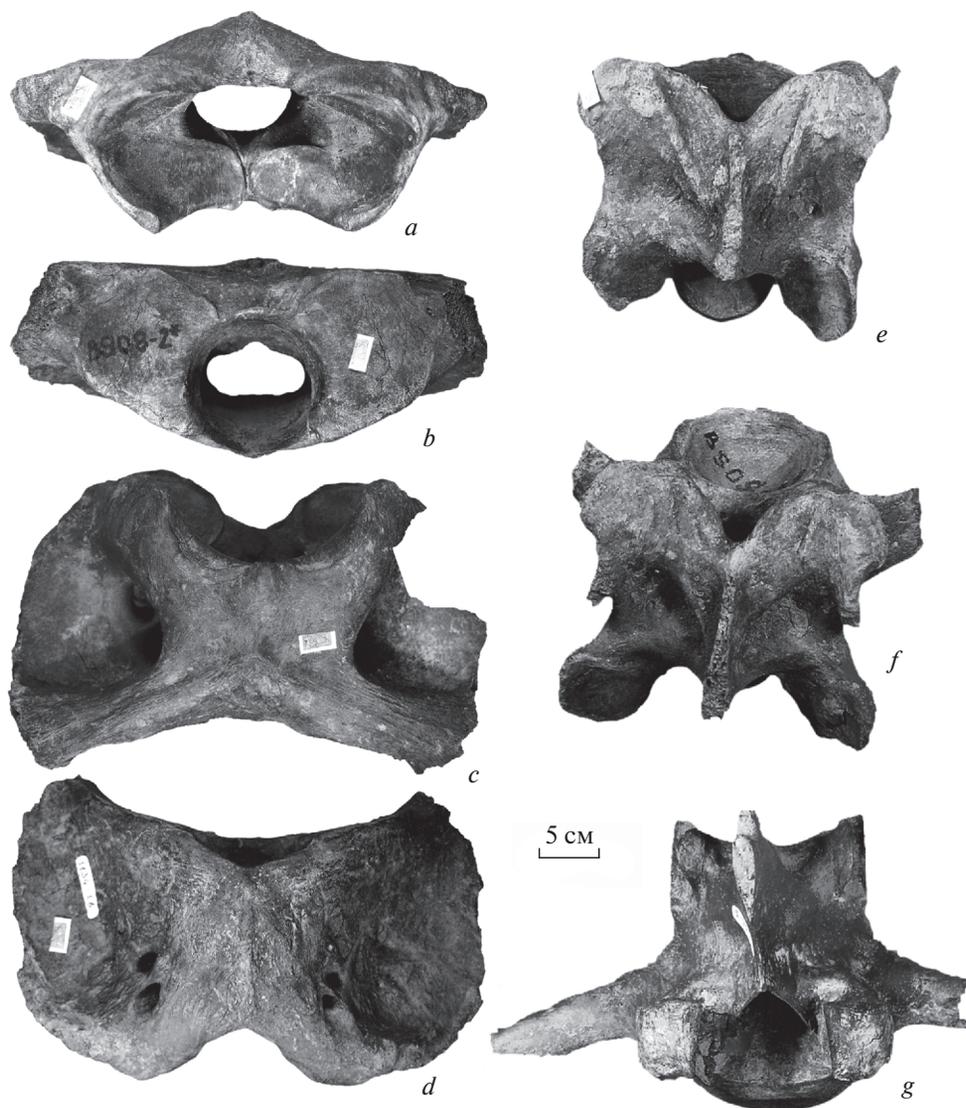


Рис. 3. Позвонки оленелося *Cervalces* sp. из местонахождения Соп-Хая (слой 2): *a–d* – атлант ГИН-1134-1*b*; *e* – III шейный позвонок ГИН-1134-1*c*; *f* – IV шейный позвонок ГИН-1134-1*d*; *g* – поясничный ГИН-1134-1*e*.

ляется возрастом фауны из слоя 3, который с разрывом перекрывает слой 2:

Rodentia: *Clethrionomys* ex gr. *rutilus* Pallas; *Lemmus sibiricus* Kerr.; *Dicrostonyx simplicior* Fejfar; *Microtus* sp.; *Miomys* sp. (переотложен);

Lagomorpha: *Lepus* sp.; *Ochotona* sp.

Остатки *D. simplicior* характерны для второй половины раннего неоплейстоцена на уровне окской холодной фазы плейстоцена (Зажигин, 2004). Таким образом, по биостратиграфическим данным возраст слоя 2 находится в интервале между самым концом эоплейстоцена и началом второй половиной нижнего неоплейстоцена, что примерно соответствует геохронологическому диапазону 0.8–0.5 млн лет.

Таксономические признаки, промеры и индексы

Промеры костей, необходимые для определения родовой принадлежности находки приведены в табл. 1.

Промеры штанг рогов (табл. 2) показали, что левый рог длиннее правого на 38%. Индекс левого рога (отношение длины штанги к ее обхвату) равен 3.58, а правого – 2.6 (табл. 2).

Изучение костей, зубов и рогов экземпляра ГИН-1134-1 выявило следующие эволюционно-значимые морфологические и морфометрические особенности: штанги рогов длинные (рис. 2, табл. 1); переход штанги в лопату очень постепенный (рис. 2); s-образный изгиб штанг рогов выражен; череп низкий и широкий (рис. 2, табл. 1), рostrальная часть черепа короткая. Хотя сама

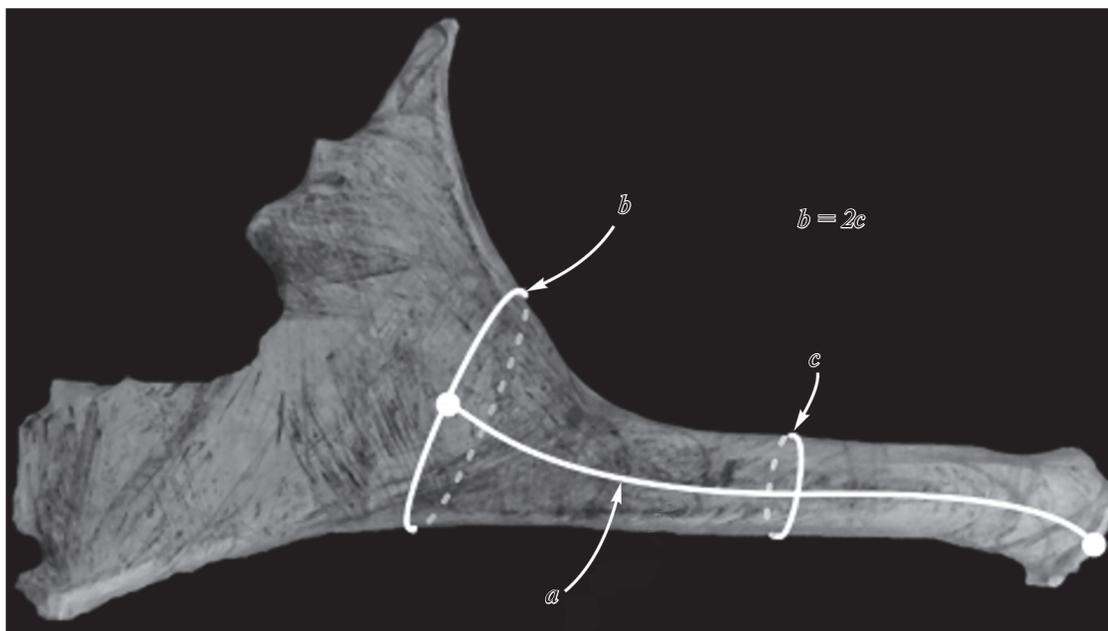


Рис. 4. Схема промеров длины штанги рога: *a* — обхват в середине штанги; *b* — обхват рога в месте его удвоения; *c* — длина штанги рога от ее начала до места, где обхват увеличивается вдвое.



Рис. 5. Место находки части скелета *Cervalces* sp. ГИН-1134-1a-f.

ростральная часть и не сохранилась, на это указывает небольшая относительная длина нижней челюсти (табл. 1).

Особенности морфологии позвонков

Все позвонки, поясничный и три шейных, однообразно деформированы, особенно поясничный. Деформация заключается в отклонении

верхней части невральнй дуги вправо. Остистые отростки (там, где они есть) отклоняются от вертикального положения на угол до 15° .

ОБСУЖДЕНИЕ

Большие абсолютные размеры скелета (табл. 1), огромная длина штанг рогов (табл. 2), очень постепенный переход штанги в лопату, заметный

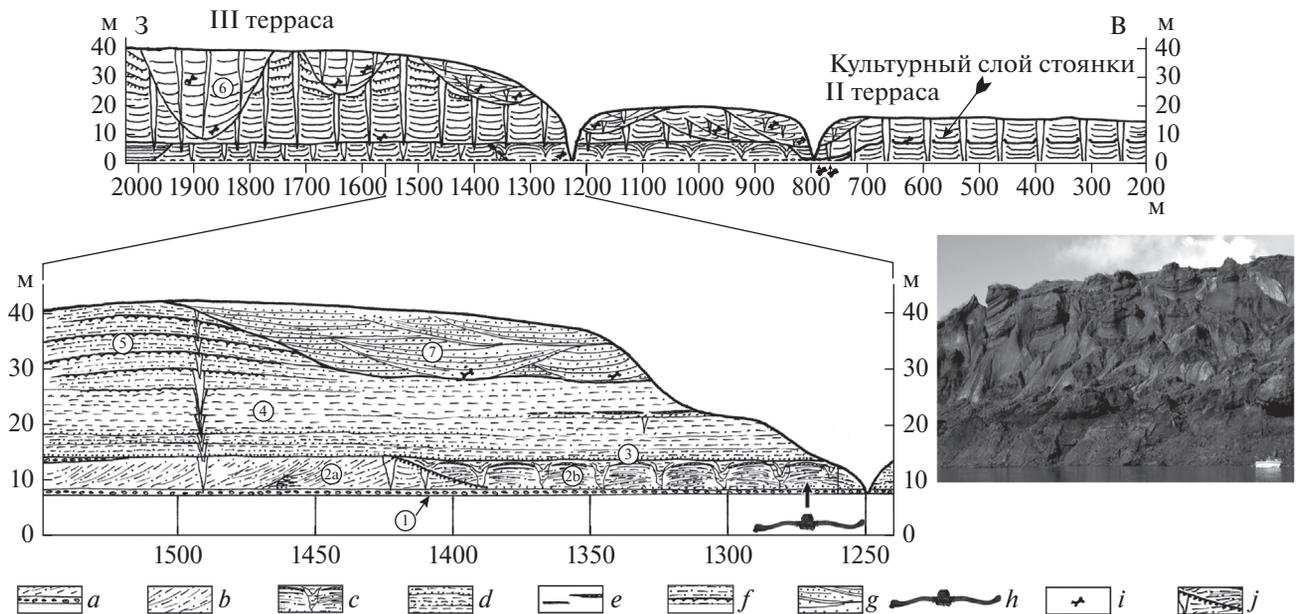


Рис. 6. Общий вид и детали строения разреза Соп-Хая: *a* – гравелиты, *b* – алевриты песчаные с повторно-жильными льдами, *c* – алевриты песчаные с псевдоморфозами по повторно-жильному льду, *d* – песок средне-мелкозернистый с линзами гравия, *e* – прослой торфа, *f* – алевриты песчаные эоловые с палеопочвами, *g* – алевриты песчаные, *h* – место находки *Cervalces* sp., *i* – находки костей млекопитающих, *j* – граница между непротаявшей (2a) и протаявшей (2b) фациями слоя 2. На детальном разрезе сеть повторно-жильных льдов не показана. Цифра в кружке обозначает номер слоя.

s-образный изгиб штанг рогов, низкий и широкий череп, короткий рострум (табл. 1) – признаки, совместное наличие которых позволяет уверенно отнести рассматриваемый экземпляр к роду *Cervalces* и исключить его принадлежность к роду *Alces*. Видовую принадлежность находки мы тут не рассматриваем, так как имеющиеся противоречивые данные не позволяют решить эту задачу без таксономической ревизии трибы, что выходит за пределы темы настоящего сообщения.

Итак, в отложениях финального эоплейстоцена–начала нижнего неоплейстоцена северо-востока Сибири найден череп оленелоса, штанги рогов которого различаются по длине почти на 40%. Такая диспропорция штанг рогов является уникальной. На 210 изученных нами черепках лосей разного геологического возраста из Евразии и

Северной Америки разница длин штанг ни разу не превысила 10%. (Никольский, неопубликованные данные).

Асимметрия развития сохранялась у данного индивидуума в каждой генерации рогов, начиная с юного возраста. Об этом свидетельствуют значительные однотипные деформации шейных и поясничных позвонков. Характер этих деформаций указывает на компенсацию скелетно-мышечной системой скручивающего момента, воспринимаемого (в том числе) позвоночником от черепа, правая и левая стороны которого испытывали неодинаковую нагрузку от рогов. Воспроизведение асимметрии развития рогов в каждой их генерации может указывать на генетическую природу этого явления. С другой стороны, большое количество наблюдений и эксперименталь-

Таблица 1. Промеры костей и зубов экземпляра *Cervalces* sp. ГИН-1134-1 в сравнении с теми же промерами современных и ископаемых *Alces*

Промеры и индексы	Экземпляр ГИН-1134-1, мм	Современные и ископаемые <i>Alces</i> , мм
Межротовая ширина черепа	262	186–206 ($n = 44$)
Высота затылка	139	112–138 ($n = 44$)
Ширина затылка	196	157–189 ($n = 44$)
Длина зубного ряда	187	154–176 ($n = 82$)
Индекс высоты затылка (отношение ширины затылка к его высоте)	1.41	1.20–1.37 ($n = 44$)

Таблица 2. Промеры штанг рогов ГИН-1134-1f

Рог	Обхват в середине штанги	Длина штанги	Индекс длины штанги рога (отношение длины штанги рога к ее обхвату)
Правый	212	550	2.6
Левый	212	760	3.58

ные данные показывают, что к односторонней аномалии развития рогов у оленей могут приводить самые разные негенетические причины: травмы и ампутация одной из передних конечностей, серьезные ранения, односторонние повреждения зубов, патологии верхней части пенька рога и даже односторонняя кастрация (Clarke, 1916; Penrose, 1924; Moore, 1931; Seton, 1937; Cowan, 1956; Davis, 1983; Marburger et al., 1972; Karns, Ditchkoff, 2013).

Ввиду отсутствия мягких тканей и большей части скелета мы не можем надежно верифицировать травматическую гипотезу асимметрии рогов у оленелоса с Яны, кроме ее части, касающейся патологии пеньков рогов. Пеньки и розетки обоих рогов имеют обычный, не измененный вид — они не были повреждены. Это исключает из числа причин аномалии формирования рогов повреждения пеньков. Серьезные патологии другого типа, особенно отсутствие одной из передних конечностей, ввиду изобилия крупных хищников в начале раннего плейстоцена в Западной Берингии наверняка не позволили бы рассматриваемому оленелосу прожить много лет (стертость зубов и срощенность швов черепа указывают на ранний взрослый возраст особи). Таким образом, более вероятной нам кажется генетическая гипотеза.

Наличие генетической аномалии, выразившейся в обнаруженных нами фенотипических особенностях у лосей именно этого геологиче-

ского возраста кажется нам не только не удивительным, но и закономерным. В это время, на рубеже эоплейстоцена и неоплейстоцена, началась эпоха наибольшей амплитуды флуктуаций климата (Head, Gibbard, 2005), что стало причиной резких и значительных изменений условий окружающей среды. У лосей такое разрушение привычной среды обитания привело к резкому ускорению эволюции (Никольский, 2010) (рис. 1). Поиск полезных адаптивных новообразований должен был сопровождаться увеличением пределов изменчивости эволюционно-значимых признаков, одним из которых как раз и является укорочение штанги рога.

Заставляет ли обсуждаемый феномен отказаться от применения индексов пропорций штанг рогов для таксономии и филогенетики? Опровергает ли он филетическую модель эволюции Alceini? По всей видимости, нет. Изучение большой серии хорошо датированных черепов с достаточно сохранившимися рогами из всех главных местонахождений ископаемых представителей трибы показывает, что в целом филетический эволюционный тренд сохраняется (Никольский, 2010) (табл. 3, рис. 1). Наши данные показывают, что максимальную величину изменчивости следует ожидать только у лосей, обитавших в промежутке между концом эоплейстоцена и началом среднего неоплейстоцена (Никольский, 2010). На этом рубеже произошла первичная адаптация к новым условиям холодного плейстоцена, после чего наступила относительная стабилизация, хотя заданный в начале плейстоцена (2.5 млн. л. н.) эволюционный тренд сохранился, правда, скорость эволюции увеличилась. Неразличимые при сегодняшней разрешающей способности летописи бифуркации никогда не приводили к закреплению параллельных филетических ветвей (единственное исключение — ответвление американских лосей в раннем неоплейстоцене).

Рассмотренный в настоящем сообщении случай имеет большее значение для биостратигра-

Таблица 3. Индексы длины штанги рога некоторых важнейших представителей филетической линии *Cervalces—Alces* (в Европе)

Местонахождение	Возраст, млн лет	Индекс длины штанги рога (отношение длины штанги к ее окружности)
Ливенцовка	2.45	3.5
Сенез	2.05	3.4
Саркел	1.4	3.18
Мосбах-1	0.85	2.6
Зюссенборн	0.7	2.03
Хэпписбург	0.5	1.547
Веймар-Эрингсдорф	0.2	1.35
Моршанск (Современный)	0.01	0.928

фии. Точность биостратиграфических датировок по остаткам лосей для нижнего неоплейстоцена может оказаться низкой из-за больших пределов морфологической изменчивости, связанной с ускорением эволюции, спровоцированным глобальным похолоданием. Если бы рога рассматриваемого в статье экземпляра были бы найдены по отдельности, то по левому рогу, индекс длины штанги рога которого 3.58, можно было бы датировать вмещающие осадки самым началом эоплейстоцена (2.6 млн. лет), а по правому, индекс 2.6, – рубежом эоплейстоцена и неоплейстоцена (0.8 млн. лет) (рис. 1). Возможно в какой-то степени именно с кратковременным возрастанием пределов морфологической изменчивости, а не только, или не столько, с плохой привязкой и тафономической конденсацией связано присутствие в местонахождениях близкого возраста (нижние слои Мосбаха, Кромер Форест Бэд в Норфолке, Улахан-Сулла) “разновозрастных” морфотипов оленелосей.

Получить более надежные данные по обсуждаемым вопросам станет возможным после более точного датирования эволюционно значимых морфотипов лосей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Данная статья, как и выпуск Зоологического журнала, посвящены 80-летию со дня рождения выдающегося российского палеонтолога и палеогеографа Андрея Владимировича Шера. Андрей Владимирович был учителем П.А. Никольского и многолетним партнером В.С. Зажигина и П.А. Никольского по изучению ископаемой биоты четвертичной Берингии. Многие Андрей Владимирович заставил полюбить суровый Север своим неумным энтузиазмом и жадной разгадать тайны прошлого арктической природы. А.В. Шер всегда питал живой интерес к изучению древних лосей. Ему принадлежат замечательные исследования систематики, эволюции и стратиграфического значения этих удивительных представителей фауны плейстоцена (Шер, 1971, 1986; Sher, 1986, 1986a, 1987).

Авторы благодарны анонимному рецензенту за ценные замечания.

Работа выполнена в рамках плана НИР ГИН РАН при финансовой поддержке РНФ (16-18-10265).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боесков Г.Г., 2001. Систематика и происхождение современных лосей. М.: Наука. 120 с.
 Вислобокова И.А., 1990. Ископаемые олени Евразии // Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 240. С. 1–208.
 Зажигин В.С., 2004. О копытных леммингах (*Dicrostonyx*, Microtinae, Rodentia) Ойгос-Яра Восточной Сибири и о видовом статусе среднеплейстоценово-

го вида рода *Dicrostonyx* // Естественная история российской восточной Арктики в плейстоцене и голоцене. М.: ГЕОС. С. 14–31.

- Никольский П.А., 2010. Систематика и стратиграфическое значение лосей (Alcini, Cervidae, MAMMALIA) в позднем кайнозое Евразии и Северной Америки. Дис. ... канд. геол.-минерал. наук. М.: ГИН РАН. 258 с.
 Шер А.В., 1971. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. М.: Наука. 310 с.
 Шер А.В., 1986. История и эволюция лосей. Биология и использование лосей. М.: Наука. С. 6–35.
 Azzaroli A., 1985. Taxonomy of the Quaternary Alcini (Cervidae, Mammalia) // Acta Zoologica Fennica. V. 170. P. 179–180.
 Azzaroli A., 1994. Forest Bed elks and giant deer revisited // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 112. № 1–2. P. 119–133.
 Breda M., Marchetti M., 2005. Systematical and biochronological review of Plio-Pleistocene Alcini (Cervidae; Mammalia) from Eurasia // Quaternary Science Review. V. 24. № 5–6. P. 775–805.
 Churcher C.S., Pinsof J.D., 1987. Variation in the antlers of North American *Cervalces* (Mammalia; Cervidae): Review of new and previously recorded specimens // Journal of Vertebrate Paleontology. V. 7. № 4. P. 373–397.
 Clarke F.C., 1916. Malformed antlers of deer // California Fish and Game. V. 2. № 2. P. 119–123.
 Cowan I.M., 1956. Life and times of the coast black-tailed deer // The Deer of North America. Taylor W.P. (ed.). Harrisburg, Pennsylvania: The Stackpole Co. P. 523–617.
 Davis T.A., 1983. Antler asymmetry caused by limb amputation and geophysical forces // Antler development in Cervidae. Ed. Brown R.D. Kingsville, Texas, USA: Caesar Kleberg Wildlife Research Institute. P. 223–229.
 Head M.J., Gibbard E.L., 2005. Early-Middle Pleistocene Transitions: The Land-Ocean Evidence. London: Geological Society. 326 p.
 Heinz E., Poplin F., 1981. *Alces carnutorum* (Laugel, 1862) du Pleistocene de Saint-Prest (France). Systematique et evolution des Alcines (Cervidae, Mammalia) // Quartarpalaontologie. V. 4. P. 105–122.
 Johnson R., 1874. Notice of a new species of deer from the Norfolk Forest Bed // The Annals and Magazine of Natural History. № 73. P. 1–4.
 Kahlke H.D., 1990. On the Evolution, Distribution and Taxonomy of Fossil Elk/Moose // Quartarpalaontologie. V. 8. P. 83–106.
 Karns G.R., Ditchkoff S.S., 2013. Trauma-Induced Malformed Antler Development in Male White-Tailed Deer // Wildlife Society Bulletin. V. 37. № 4. P. 832–837.
 Lister A.M., 1993. The stratigraphical significance of deer species in the Cromer Forest-bed Formation // Journal of Quaternary Science. V. 8. № 2. P. 95–108.
 Marburger R.G., Robinson R.M., Thomas J.W., Andregg M.J., Clark K.A., 1972. Antler malformation produced by leg injury in white-tailed deer // Journal of Wildlife Diseases. V. 8. № 4. P. 311–314.

- Moore W.H., 1931. Notes on Antler Growth of Cervidae // Journal of Mammalogy. V. 12. № 2. P. 169–170.
- Penrose C.B., 1924. Removal of the testicle in a sika deer followed by deformity of the antler on the opposite side // Journal of Mammalogy. V. 5. № 2. P. 116–118.
- Pitulko V.V., Nikolsky P.A., Girya E.Y., Basilyan A.E., Tumskey V.E., Koulakov S.A., Astakhov S.N., Pavlova E.Y., Anisimov M.A., 2004. The Yana RHS Site: Humans in the Arctic before the Last Glaciation // Science. V. 303. P. 52–56.
- Scott W.B., 1885. *Cervalces americanus*, a Fossil Moose, or Elk, from the Quaternary of New Jersey // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. V. 37. P. 181–202.
- Seton E.T., 1937. Hoofed Animals // Lives of game animals. V. 3. New York: Literary Guild of America. 780 p.
- Sher A.V., 1986. Olyorian Land Mammal Age of Northeastern Siberia // Palaeontographia Italica. V. 74. P. 97–112.
- Sher A.V., 1986a. On the history of mammal fauna of Berin-gida // Quartärpaläontologie. V. 6. P. 185–193.
- Sher A.V., 1987. History and Evolution of Moose in USSR // Proceedings of the Second International Moose Symposium. Swedish Wildlife Research Suppl. 1. Part 1. P. 71–97.
- Vislobokova I., Dmitrieva E., Kalmykov N., 1995. Artiodac-tyls from the Pliocene of Udunga, Western Trans-Bai-kal, Russia // Journal of Vertebrate Paleontology. V. 15. № 1. P. 146–159.

IMPLICATIONS OF THE DISCOVERY OF A STAG-MOOSE (*CERVALCES* SP., CERVIDAE, MAMMALIA) SKULL WITH DIFFERENT-SIZED ANTLER BEAMS

P. A. Nikolskiy^{1, *}, A. E. Basilyan^{1, **}, A. M. Anisimov^{2, 3, ***}, V. S. Zazhigin^{1, ****},
E. Yu. Pavlova^{3, *****}, V. V. Pitulko^{4, *****}

¹Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow 119017, Russia

²Institute of Earth Sciences, St. Petersburg State University, St. Petersburg 199034, Russia

³Arctic and Antarctic Research Institute, Russian Federal Service for Hydrometeorology and Environmental Monitoring, St. Petersburg 199397, Russia

⁴Institute for the History of Material Culture, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 191186, Russia

*e-mail: cervalces@rambler.ru

**e-mail: alexandr.basilyan@gmail.com

***e-mail: m.anisimov@spbu.ru

****e-mail: zazhvol@gmail.com

*****e-mail: pavlovaelena759@gmail.com

*****e-mail: pitulko.vladimir@gmail.com

A unique case of asymmetric antler malformation in the skull of a *Cervalces* from the uppermost Upper to lower Middle Pleistocene of the lower course of Yana River was studied. A significant difference in the length of the antler beams had been reappearing in the individual in each generation of antlers, this likely indicating its genetic nature. The occurrence of some kind of morphological abnormalities in stag-moose of this geological age appears to be highly expected, since it was then, at the Upper/Middle Pleistocene boundary, that intense morphogenesis of the early Alceini seems to have taken place, reflecting their adaptations to the first significant climate cooling in the Pleistocene. Proportions of antler beams used to be key to the species- and subspecies-level taxonomy and diagnostics of the fossil representatives of the tribe Alceini. The particular case described here, due to its exceptional rarity, does not exclude the utility of antler beam proportions for both taxonomy and biostratigraphy. However, it may indicate an increase in morphological variability during abrupt climate change periods. This should be taken into account when interpreting the morphological features of Alceini antlers in such times.

Keywords: paleobiology, moose, stag-moose, Pleistocene, *Cervalces*, western Siberia, biostratigraphy, morphology, antler