

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ, СТРАТИГРАФИЯ

Научная статья
УДК 569.742.1
doi: 10.17223/25421379/37/2

ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЙ КРАСНЫЙ ВОЛК (*CUON ALPINUS*) ИЗ КУРТАКА, ЮЖНАЯ СИБИРЬ



Дмитрий Геннадьевич Маликов¹, Геннадий Фёдорович Барышников²

¹ Институт геологии и минералогии им. В.С. Соболева СО РАН, Новосибирск, Россия

² Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

¹ dgmalikov@igm.nsc.ru

² g_baryshnikov@mail.ru

Аннотация. Нижняя челюсть из местонахождения Верхний Камень на Енисее (Куртаковский геoarхеологический район), датируемая поздним плейстоценом, на основании морфологических признаков отнесена к подвиду *Cuon alpinus gebleri*. Она позволяет существенно расширить ареал ископаемого подвида красного волка за пределы Горного Алтая вплоть до Кузнецкого Алатау и западной части Минусинской котловины. Предполагается, что территория Минусинской межгорной котловины и река Енисей выступали границей ареалов между позднплейстоценовыми подвидами южно-сибирских красных волков *C. a. gebleri* и *C. a. nischneudensis*.

Ключевые слова: *Cuon alpinus*, нижняя челюсть, систематика, плейстоцен, Сибирь

Источник финансирования: Государственное задание ИГМ СО РАН № 122041400243-9 (Маликов Д.Г.) и ЗИН РАН № 125012800908-0 (Барышников Г.Ф.).

Для цитирования: Маликов Д.Г., Барышников Г.Ф. Плейстоценовый красный волк (*Cuon alpinus*) из Куртака, Южная Сибирь // Геосферные исследования. 2025. № 4. С. 18–28. doi: 10.17223/25421379/37/2

Original article
doi: 10.17223/25421379/37/2

PLEISTOCENE DHOLE (*CUON ALPINUS*) FROM KURTAK, SOUTHERN SIBERIA

Dmitriy G. Malikov¹, Gennady F. Baryshnikov²

¹ V.S. Sobolev Institute of Geology and Mineralogy, SB RAS, Novosibirsk, Russia

² Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

¹ dgmalikov@igm.nsc.ru

² G_Baryshnikov@mail.ru

Abstract. The dhole fossil mandible from the Verhniy Kamen' beach location on the Yenisei River (Kurtak geoarchaeological area) is described. We can attribute this mandible to the Late Pleistocene based on differences in the preservation and fossilization of dhole bone and Middle Pleistocene remains from this location. This is one of the few findings of dhole outside mountains and cave locations in the Pleistocene of Siberia. A left mandibular bone with a complete row of cheek teeth p1-m2 but incisors and canine are absent. The specimen has two foramen mentale, the first larger than the second, as in modern *Cuon alpinus*. All main morphological characteristics of the mandible correspond to those of *C. alpinus*. Evolutionary changes in the dental system of *C. alpinus* show an increase length of hypoconid in the m1, which extends over almost the entire talonid area, displacing the entoconid, which is not developed at all in the modern dhole. In *C. a. caucasica* from the Late Pleistocene of the Caucasus, the entoconid is occasionally preserved as a small rudimentary tubercle on the lingual margin of the hypoconid base. There's not even a trace of entoconid on the mandibular from Kurtak. The length of m1 is also shorter than the length of this tooth in the Middle Pleistocene subspecies of dhole (*C. a. priscus* and *C. a. fossilis*) from Europe. In the Late Pleistocene of Siberia two subspecies are known for the dhole: *C. a. gebleri* for the Altai Mountains and *C. a. nischneudensis* for the Eastern Sayan Mountains. The differences between these subspecies may be related to the fact that when the range boundary was extended northward, animals from the Tien Shan migrated to Altai Mountains, and animals from Mongolia and the Far East migrated to the Eastern Sayan Mountains. The tooth sizes of the specimen from Kurtak are very similar to those of Pleistocene South Siberian *C. a. gebleri* and *C. a. nischneudensis*, and to the modern far-eastern subspecies *C. a. alpinus*. Comparison of the Kurtak mandibular with Pleistocene subspecies of the dhole from Southern Siberia reveals its significant similarity to *C. a. gebleri*. Thus, the described finding

allows us to extend the area of *C. a. gebleri* to the northeast, beyond the Altai Mountains to the Kuznetsk Alatau Mountains and the western part of the Minusinsk Depression. This suggests that the territory of the Minusinsk Depression and the Yenisei River acted as the boundary between the Late Pleistocene subspecies of South Siberian red wolves *Cuon alpinus gebleri* and *Cuon alpinus nischneudensis*.

Keywords: *Cuon alpinus*, lower jaw, systematics, Pleistocene, Siberia

Источник финансирования: state assignment of IGM SB RAS №122041400243-9 (Malikov D.G.) and ZIN RAS №125012800908-0 (Baryshnikov G.F.).

For citation: Malikov D.G., Baryshnikov G.F. (2025) Pleistocene dhole (*Cuon alpinus*) from Kurtak, Southern Siberia. *Geosfernye issledovaniya – Geosphere Research*. 4. pp. 18–28. (In Russian) doi: 10.17223/25421379/37/2

Введение

Красный волк *Cuon alpinus* (Pallas, 1811) – житель обширных горных и равнинных, преимущественно лесных областей Южной и Восточной Азии. За последние 100 лет его распространение значительно сократилось. Еще в начале XX в. северная граница ареала проходила по Тянь-Шаню, Южной Сибири (Алтай, Саяны, Забайкалье) и югу Дальнего Востока России (Сихотэ-Алинь и прилежащие равнины), но в настоящее время вид здесь полностью исчез [Аристов, Барышников, 2001].

Из северной части ареала красного волка известно два подвида: *C. a. hespericus* Afanasjev et Zolotarev, 1935, жившего на Алтае и Тянь-Шане, и *C. a. alpinus* (Pallas, 1811), встречавшегося от Саян на восток до Приморья. Предполагается, что эти подвиды являются остатками филетической линии или линий, распространенных с конца раннего плейстоцена в Евразии от Тихого до Атлантического океана [Baryshnikov, Puzachenko, 2024]. Оба подвида отличаются размерами, окраской меха и пропорциями черепа [Аристов, Барышников, 2001]. Отмечено также своеобразие в строении слухового пузыря у *C. a. hespericus* [Ivanoff, 2007]. Эти подвиды, скорее всего, уже не существуют в природе.

Данные молекулярной генетики рассматривают род *Cuon* Hodgson, 1838 как сестринскую кладу к роду *Canis* L., 1758 и относят время их расхождения к позднему миоцену (около 6.2 млн л. н.) [Hassanin et al., 2021]. Митохондриальная филогеография *Cuon alpinus* выявила в тропической части видового ареала две клады. Одна включает популяции из Индии к югу от Ганга и из Мьянмы, вторая – популяции из Индии к северу от Ганга и из Индо-Китая [Yuengar et al., 2005]. Звери с севера ареала в этот анализ не вошли.

В плейстоцене ареал красного волка был значительно обширнее. Он простирался от атлантического до тихоокеанского побережья и включал южную и среднюю Европу, Кавказ, юг Средней Сибири (Алтай, Саяны) и Дальнего Востока России; одна находка известна с Южного Урала [Kurtén, 1968; Барышников, 1978, 1995; Baryshnikov, 1996; Gimranov et al., 2015; Оводов, 2007; Оводов, Мартынович, 2009].

В северных областях Сибири его ископаемые остатки пока неизвестны [Боесков, Барышников, 2013], но присутствие вида в Северной Америке предполагает, что он расселился туда в позднем плейстоцене из Азии, проникнув через Берингийский сухопутный мост [Kurtén, Anderson, 1980].

Вопросы эволюционной истории рода *Cuon*, как и его происхождение, до сих пор остаются дискуссионными. Древнейшие находки (*Cuon majori* Del Campaña, 1913, *C. dubius* Teilhard de Chardin, 1940 и *C. dubius stehlini* Thenius, 1954), относимые к предкам красного волка [Kurtén, 1968], теперь выведены из рода *Cuon* и включены в роды *Xenocyon* Kretzoi, 1938 или *Lycaon* Brookes, 1827 благодаря изучению нового ископаемого материала [Petrucci et al., 2012]. Самым ранним представителем красных волков в Европе считается *Cuon priscus* Thenius, 1954 из раннего среднего плейстоцена, уже утративший нижний моляр m3. В позднем среднем плейстоцене зарегистрирован архаичный подвид *C. alpinus fossilis* Nehring, 1890, которого в позднем плейстоцене сменил *C. alpinus europaeus* Bourguignat, 1875. Они рассматривались как последовательные подвиды, сменявшие друг друга во времени [Adam, 1959], но затем их стали связывать с разными волнами иммиграции красных волков в Европу из Азии [Bonifay, 1971; Brugal, Boudadi-Makigne, 2011]. На сходство между плейстоценовыми красными волками Сибири и Европы указал еще Слодкевич [1932].

Предварительные результаты анализа древней ДНК, извлеченной из ископаемых образцов *C. alpinus* в Европе, выявили присутствие по крайней мере двух гаплотипов и значительные различия между древними и современными последовательностями красных волков [Taron et al., 2021]. Генетическое разнообразие плейстоценовых красных волков было выше, чем современных.

В Европе *C. alpinus* сохранялся до конца плейстоцена, и самые молодые остатки происходят из слоя 5 стоянки Рипаро Фреддиана (Италия) возрастом 10870±119 лет назад [Petrucci et al., 2012]. Причиной вымирания красного волка были, вероятно, климатические и ландшафтные перестройки в конце плейстоцена и уменьшение численности или исчезновение

мелкого и среднего размера копытных, основной добычи этих стайных зверей.

В Азии ископаемые остатки красного волка известны из Кавказа, Сибири, Дальнего Востока России, Китая и Таиланда [Kurtén, 1968; Suraprasit et al., 2016]. Установлен подвид *C. alpinus caucasicus* Baryshnikov, 1978 для позднего плейстоцена Кавказа [Baryshnikov, 1996] и подвид *C. a. antiquus* Matthew et Granger, 1923 для второй половины среднего плейстоцена Китая [Colbert, Hooijer, 1953].

На юге Сибири имеется целый ряд находок ископаемого красного волка на Алтае (пещеры Страшная, Логово Гиены, Окладникова, Разбойничья, Денисова, Усть-Канская, Малояломанская, грот Куона), в Кузнецком Алатау (гроты Двуглазка, Тохзасский), в Саянах (пещеры Маячная, Кременшет, Старый Замок, Малая Нижнеудинская, грот Ипсит, стоянка Афонтова гора II) [Оводов, 2007, 2009; Акимова и др., 2021]. Вид обнаружен в голоценовой фауне Забайкалья (пещера Долганская Яма) [Клементьев и др., 2018].

Черский [1879, с. 8] первым в Сибири по фрагментам верхней и нижней челюсти из Нижнеудинской пещеры, Восточные Саяны, описал ископаемого красного волка *Canis nischneudensis* (Tschersky, 1879). Он близок по размерам к современному *Cuon alpinus*, но характеризуется очень высоким телом нижней челюсти.

Оводов [2007, с. 228] по нижнечелюстным костям из пещеры Окладникова (голотип) и пещеры Логово Гиены (паратип) из западного Алтая описал другой вид красного волка *Cuon gebleri*, но не дал его диагноза и изображения, а также не привел коллекционные номера типового материала и не указал место его хранения. Изображение типового материала было опубликовано позднее, но также без указания коллекционных номеров [Оводов, Мартынович, 2009, рис. 3]. В качестве характерных признаков отмечено присутствие на премоляре р4 переднего дополнительного зубца («параконида») и наличие одного большого и двух малых подбородочных отверстий.

Изучение черепов и фрагмента черепа ископаемого *C. alpinus* с Алтая (пещера Куона) и с Восточных Саян (пещеры Старый Замок, Кременшет и Нижнеудинская) показало некоторые морфологические различия между ними. У алтайских волков лицевой отдел черепа более вытянут (по отношению к кондилобазальной длине), длина премоляров Р1–Р3 больше, коронка М1 близка к треугольной (у саянских волков она более вытянута в поперечном направлении), длина Р4 меньше, нет «кулисной» постановки у трех первых премоляров, что характерно для экземпляров из Восточных Саян, височный индекс меньше [Оводов, Мартынович, 2009]. Общие черты строения черепа и зубов ископаемых образцов характерны для *C. alpinus*, но перечисленные признаки позволяют

рассматривать красных волков с Алтая и с Восточных Саян как разные подвиды: *C. a. gebleri* и *C. a. nischneudensis* соответственно.

Редкость ископаемых остатков красного волка на юге Сибири делает ценной каждую новую находку. Такая новая находка, нижнечелюстная кость, сделана в Куртакском геоархеологическом районе. Данная статья посвящена ее изучению.

Местонахождение и материал

Нижнечелюстная кость красного волка происходит с территории восточной части Куртакского геоархеологического района [Дроздов и др., 1990, 2005] и была обнаружена на Верхнекаменско-Ижувльском археологическом участке ~N 55.14°, E 91.62° (рис. 1). На этом участке изучено местонахождение Верхний Камень, которое расположено в береговой зоне Красноярского водохранилища. После подъема воды и затопления берегового уступа и частично отлогого склона в коренных породах выработалась береговая отмель. Уступ здесь имеет высоту над отмелью 11–12 м и полностью сложен четвертичными отложениями [Дроздов и др., 1990].

Геологическое описание разреза взято нами из публикации Н.И. Дроздова и соавт. [Дроздов и др., 1990]. Рыхлые отложения у береговой линии представлены прерывистым маломощным чехлом пестроцветных пластичных глин с обломками глинизированных аргиллитов. На момент сбора материала основная часть береговой отмели являлась абразионной с выходом на поверхность коренных пород каменноугольного возраста. Иногда на них сохранялись остатки глинистых палеогеновых кор выветривания и неогенового аллювия. Эти образования и глины перекрыты прерывисто развитыми буровато-темнокоричневыми (гумусированными) и коричневыми плотными суглинками, сходными по внешним признакам со среднеплейстоценовыми отложениями Бережековского участка.

В разрезе абразивного уступа четвертичные породы залегают на прочных, без следов выветривания, каменноугольных песчаниках. Снизу вверх вскрываются (рис. 2) переслаивания тонких коричневых супесей, иногда суглинков, и серых тонкозернистых песков (слой 1). Слой 2 представлен почвенным комплексом, деформированным склоновыми процессами, сложенным переслаивающимися гумусированными черными суглинками, тонкими серыми супесями, буровато-серыми комковатыми суглинками с окатышами гумуса. С резким эрозионным контактом на почвенном комплексе залегают горизонтально переслаивающиеся серые, коричневатые-серые супеси, пески, гравийно-дресвяный материал слоя 3. Выше по разрезу эта пачка сменяется лессовидными карбонатными супесями слоя 4. Слой 5 представлен переувлажненными эоловыми тонкими глинистыми песками.

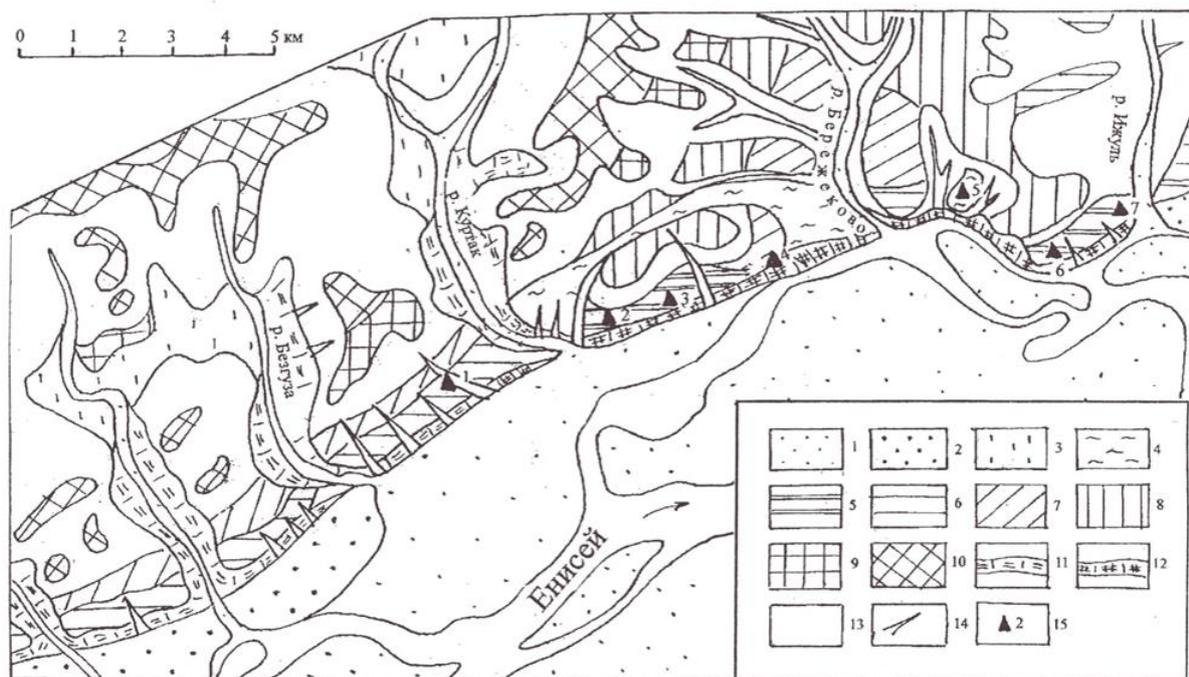


Рис. 1. Местонахождение Верхний Камень на геоморфологической карте Куртацкого геoarхеологического района по [Дроздов и др., 2005]

1 – поймы Енисея и притоков; 2 – низкие террасы; 3 – выположенные участки; 4 – погребенная долина Енисея (Q₁); высокие террасы (N₂ – N₁): 5 – 60 м; 6 – 70–90 м; 7 – 110–130 м; 8 – 150–170 м; 9, 10 – олигоцен-миоценовая, палеогеновая поверхности выравнивания; 11 – крутые склоны; 12 – обрывы; 13 – отлогие склоны; 14 – лога; 15 – палеолитические стоянки: 1 – Каштанка, 2 – Каменный лог I, 3 – Каменный лог II, 4 – Бережеково, 5 – Разлог II, 6 – Верхний Камень, 7 – Усть-Ижгуль

Fig. 1. The position of Verhnyi Kamen' section on the geomorphological map of the Kurtak geoarchaeological region according to [Drozdov et al., 2005]

1 – Yenisei River and tributaries floodplains; 2 – low terraces; 3 – leveled areas; 4 – buried valley of the Yenisei (Q₁); high terraces (N₂ – N₁): 5 – 60 m; 6 – 70–90 m; 7 – 110–130 m; 8 – 150–170 m; 9, 10 – Oligocene-Miocene, Paleogene planation surfaces; 11 – steep slopes; 12 – cliffs; 13 – gentle slopes; 14 – ravines; 15 – Paleolithic sites: 1 – Kashtanka, 2 – Kamenny Log I, 3 – Kamenny Log II, 4 – Berzhekovo, 5 – Razlog II, 6 – Verhnyi Kamen', 7 – Ust-Izhul'

Сбор ископаемых остатков и археологического материала на местонахождении проводился в 1989 г., весь материал находился во вторичном залегании на пляже, материала в положении *in situ* в разрезе не встречено. Несмотря на подъемный характер костных остатков, они интересны тем, что на сравнительно небольшом отрезке отмели (около 200 м) оказались представленными, наряду с обычными для позднего плейстоцена видами, типично среднеплейстоценовые таксоны. При этом видовой состав наиболее представлен для куртацкого района [Дроздов и др., 1990].

Более древние находки млекопитающих приурочены к площади распространения комплекса ашельско-мустьерских коррадированных орудий на участке № 1. По определению И.В. Фооновой (определения даны в авторской интерпретации, так как ревизия материала не проводилась) [Дроздов и др., 1990], среди среднеплейстоценовых видов тут обнаружены *Mammuthus chosaricus* Dubrovo, 1966 (близкого по морфологическим признакам к мамонту из

Черного Яра в Поволжье) и *M. primigenius* Blumenbach, 1799 (толстоэмалевая форма, более архаичная, чем мамонт из раннемустьерской стоянки Чокурча в Крыму), а также древние лошади *Equus ferus chosaricus* Gromova, 1949 и *Equus* (*Asinus* aut *Hemionus*) sp. (сходной с *E. sanmeniensis* Teilhard de Chardin et Piveteau, 1930, но более прогрессивной).

Совмещенное в плане залегание на пляже архаичных артефактов и остатков разновозрастной среднеплейстоценовой фауны позволяет предполагать, что выявленные следы ашельско-мустьерской индустрии были не древнее эпохи существования хазарского мамонта.

Исходя из этого, можно предполагать среднеплейстоценовый возраст фаунистического комплекса. В то же время широкое развитие верхнеплейстоценовых отложений на участке не позволяет исключить и более молодой возраст ископаемых остатков, в том числе и нашей находки.

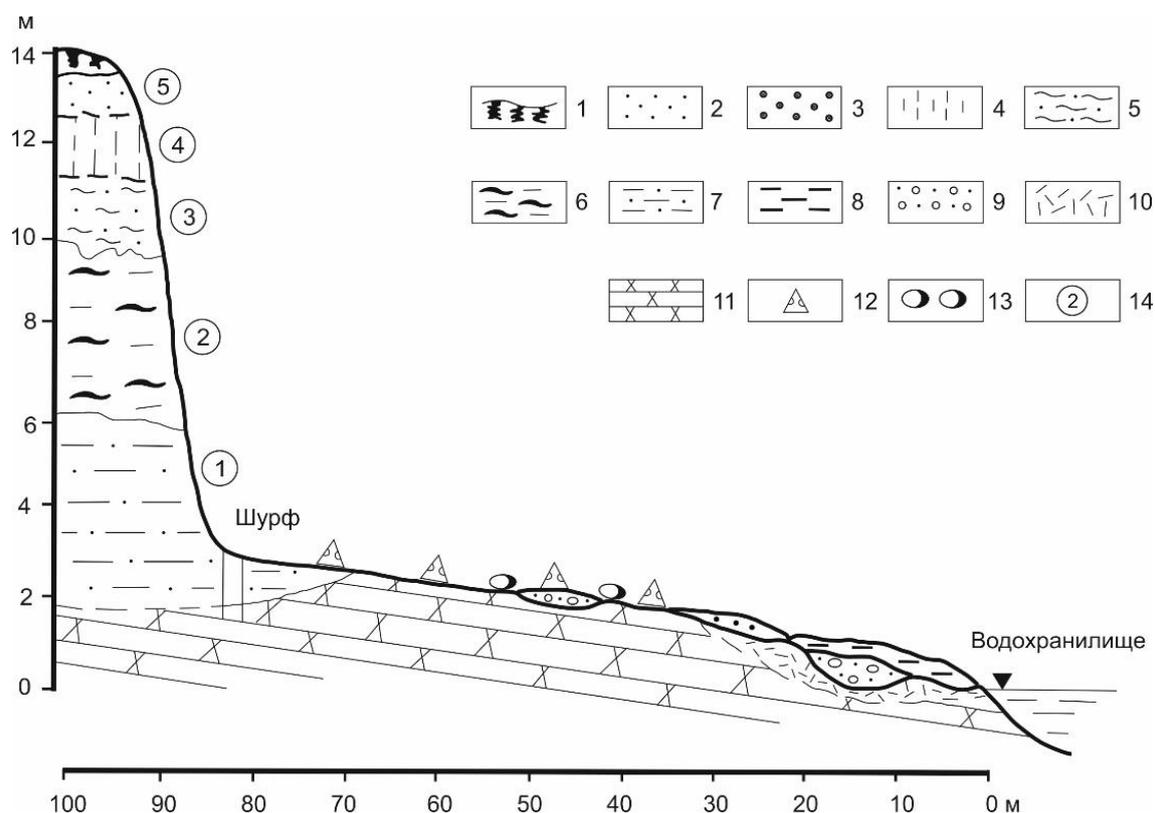


Рис. 2. Схематическое геологическое строение разреза Верхний Камень по [Дроздов и др., 1990]

1 – современная почва; 2 – супеси; пески эоловые; 3 – современные пляжные накопления; 4 – супеси лессовидные; 5 – переслаивающиеся серые, коричневато-серые супеси и пески; 6 – почвенный ископаемый комплекс; 7 – переслаивающиеся супеси, суглинки, пески с карбонатными конкрециями, горизонтами омарганцевания; 8 – глины, суглинки коричневые, с прослоями темно-коричневых гумусированных суглинков; 9 – песчано-галечные охристые отложения (неогеновый аллювий?); 10 – глинистые продукты древних кор выветривания; 11 – каменноугольные песчаники и конгломераты; 12 – места находок палеолитического материала ашель-мустьерского облика; 13 – россыпи охристых галечников и железистых конгломератов; 14 – номера геологических слоев

Fig. 2. Schematic geological structure of the Verhnyy Kamen' section according to [Drozdov et al., 1990]

1 – modern soil; 2 – sandy loam; eolian sand; 3 – modern beach deposits; 4 – loess-like sandy loam; 5 – alternating gray, brownish-gray sandy loams and sands; 6 – paleosol complex; 7 – alternating sandy loams, loams, sands with carbonate concretions, manganese horizons; 8 – clays, brown loams, with interlayers of dark brown humified loams; 9 – sandy-pebble ocher deposits (Neogene alluvium?); 10 – clay products of ancient weathering crusts; 11 – Carboniferous sandstones and conglomerates; 12 – find sites of Paleolithic material of the Acheulean-Mousterian appearance; 13 – placers of ocher pebbles and ferruginous conglomerates; 14 – numbers of geological layers

Косвенным подтверждением позднплейстоценового возраста находки может явиться сохранность челюсти *C. alpinus*, отличная от сохранности челюсти *Equus* (*Asinus* aut *Hemionus*) sp. с того же пляжа (рис. 3): челюсть лошади плотная, тяжелая, сильно минерализованная, с многочисленной пропиткой окислами марганца. Также на кости сохранился фрагмент плотного сцементированного серого суглинка. Судя по фоссилизованности костного материала, остатки лошади, вероятно, происходят из слоя 1 разреза. По корреляции разреза с разрезом Каменный лог данный слой датируется концом среднего плейстоцена, а вышележащие отложения (слой 2 – слой 5) – верхним плейстоценом [Дроздов и др., 1990, 2005].

По данным Н.И. Дроздова и соавт. [Дроздов и др., 2005], отложения слоя 1 (из которого вероятнее всего происходит среднеплейстоценовый комплекс) являются лессовидными делювиальными породами и перигляциальным аллювием и датируются бахтинским надгоризонтом (MIS8-6) региональной стратиграфической шкалы.

В последнее время взгляды на генезис и стратиграфию толщ Куртаковского геоархеологического района несколько изменились. Так, согласно концепции И.Д. Зольникова и соавт. [Зольников и др., 2023], отложение, которое ранее интерпретировалось как перигляциальный овражно-балочный аллювий, представляет собой заплесковые отложения суперпавод-

ков. Эти авторы выделяют в районе три пачки отложений катафлювиального генезиса, сложенных слоистыми песками, алевропесками, щебенниками и галечниками. Древнейшими из них являются разлогские катафлювиальные отложения, сформированные в конце среднего неоплейстоцена (возможно, на завершающей фазе MIS6) и перекрытые каменноложско-сухоложскими палеопочвами или их близко перетолженными дериватами (MIS5) [Зольников и др., 2023]. Таким образом, вне зависимости от интерпретации генезиса, отложения слоя 1 разреза Верхний Камень и, как следствие, фаунистические остатки, происходящие из них, могут быть уверенно датированы средним плейстоценом.

Описываемая челюсть красного волка окрашена в более светлые, красно-коричневые тона, обладает существенно меньшим удельным весом, чем челюсть лошади, не содержит фрагментов вмещающей по-

роды и окислов марганца (рис. 3), что позволяет предполагать их происхождение из различных вмещающих отложений. Поскольку большая часть геологического разреза заведомо относится к верхнеплейстоценовой толще, а сохранность челюсти волка не соответствует среднеплейстоценовой ассоциации, мы предполагаем позднеплейстоценовый возраст описываемой челюсти.

Левая нижнечелюстная кость красного волка (рис. 4), описываемая в настоящей работе, хранится в коллекции Института геологии и минералогии СО РАН (обр. KB-89-91). Для сравнения нами изучены ископаемые материалы из Алтая (пещеры Окладникова и Логово гиены) и Восточных Саян (Нижнеудинская пещера). Также были изучены плейстоценовая коллекция с Кавказа (пещера Кударо 3) и коллекция современных черепов и нижних челюстей с Тянь-Шаня, Алтая и Приморского края, хранящаяся в Зоологическом институте РАН в Санкт-Петербурге (ЗИН).



Рис. 3. Сравнение сохранности костных остатков *Equus* (*Asinus* aut *Hemionus*) sp. (a) и *Cuon alpinus* (KB-89-91) (b) из местонахождения Верхний Камень

Fig. 3. Comparison of the state of preservation of bone remains of *Equus* (*Asinus* aut *Hemionus*) sp. (a) and *Cuon alpinus* (KB-89-91) (b) from the Verhniy Kamen' locality

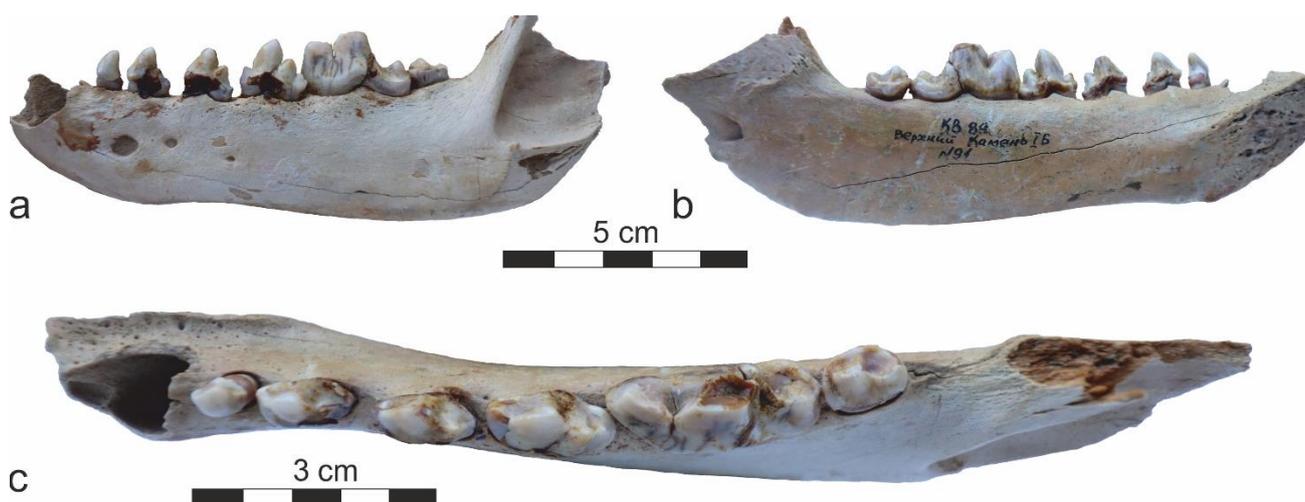


Рис. 4. Левая нижнечелюстная кость *Cuon alpinus* (KB-89-91) из местонахождения Куртак (Верхний Камень IB) на юге Сибири

Вид: а – буккальный, b – лингвальный, с – с жевательной поверхности

Fig. 4. Left mandible of *Cuon alpinus* (KB-89-91) from the Kurtak locality (Verhniy Kamen') in Southern Siberia. The buccal (a), lingual (b) and occlusal (c) views

Результаты и обсуждение

О п и с а н и е. Левая нижнечелюстная кость с поврежденным восходящим отделом. Сохранились все щечные зубы p1–m2, но резцы и клык утеряны. Имеется два подбородочных отверстия; первое крупнее второго, как у современного *Canis alpinus*, и расположено под промежутком между p1 и p2. Горизонтальная ветвь нижней челюсти незначительно повышается кзади. Нижний край ее немного вогнут на уровне p3. Передний край венечного отростка поднимается круто над уровнем зубного ряда. Массетерная ямка глубокая, не доходит кпереди до уровня m2.

Щечные зубы в челюсти расположены по плавной дуге (см. рис. 1, с), размеры их даны в таблице. Передние премоляры (p1 и p2) разделены небольшими диастемами. Длина коронок зубов последовательно возрастает от p1 к p4. Первый нижний премоляр p1 маленький, одновершинный, с одним корнем. Второй премоляр p2 крупнее, с высокой главной вершиной; на заднем крае ее расположен маленький дополнительный зубчик; по основанию коронки проходит цингулид. Третий премоляр p3 лишь немногим длиннее и шире, чем p2. Дополнительный зубец на заднем крае развит сильнее; цингулид отчетливый и формирует спереди маленький зубчик. Четвертый премоляр p4 значительной выше и массивнее, чем передние премоляры. Его высота достигает высоты параконида m1, как у современного *C. alpinus*. Премоляр расширен в заднем отделе. Есть дополнительные зубцы: небольшой передний и более крупный и высокий задний. Цингулид хорошо различим на внешней и внутренней стенках коронки.

Нижний хищнический зуб m1 узкий, с коротким талонидом. Параконид режущий, отделен от протокониды узкой щелью. Протоконид высокий, значительно выше параконида, трехгранный в сечении. Метаконид небольшой, но четкий; он расположен у заднего края протокониды или даже немного смещен кзади. Талонид небольшой, почти вся площадь его занята гипоконидом. Энтоконид не развит. По внутренней стенке талонида проходит цингулид, который не заходит за задний край основания гипоконида. Второй моляр m2 с округлой коронкой. В центре его различим приподнятый протоконид, от которого назад идет гребень; метаконид почти не различим. Последний нижний моляр m3 или его альвеола отсутствуют.

С р а в н е н и е. Все основные морфологические характеристики нижней челюсти соответствуют таковым *C. alpinus*. Размеры зубов очень сходны с размерами зубов *C. a. gebleri* и *C. a. nischneudensis*, а также с современным *C. a. alpinus*. Размеры *C. a. caucasicus* немного крупнее, а современного *C. a. hesperius*, напротив, меньше (см. табл.).

У *C. alpinus* из позднеплейстоценовых местонахождений Пиренейского п-ова нижний хищнический зуб m1 заметно длиннее (22,2–24,8 мм, n = 8) [Pérez Ripoll et al., 2010].

Относительная длина премоляра p4 (59,5%), т.е. отношение ее к длине m1, почти одинакова у ископаемых подвидов (61,0–63,8%) и у современного *C. a. alpinus* (59,1%), и лишь у *C. a. nischneudensis* этот индекс оказался больше (73,5%), а у современного *C. a. hesperius* (57,5%) меньше. Индекс длины p4 в пиренейской ископаемой выборке (58,8–65,4%) лежит в пределах значений плейстоценовой выборки из Сибири.

Премоляр p4 характеризуется развитием крупного переднего дополнительного зубца у *C. a. gebleri*. Более маленький зубец есть также у куртакского экземпляра. У *C. a. caucasicus* его нет, как нет его на исследованных челюстях современного красного волка из Алтая, Саян и Дальнего Востока России. В европейской ископаемой выборке из Польши этот зубец также отсутствует [Marciszak et al., 2021].

В эволюционных изменениях зубной системы *C. alpinus* наблюдается увеличение гипоконида m1, который распространяется почти на всю площадь талонида, почти полностью вытесняя энтоконид, который совсем не выражен у современного красного волка. У *C. a. caucasicus* из позднего плейстоцена Кавказа энтоконид иногда еще сохраняется в виде мелкого рудиментарного бугорочка на лингвальном крае у основания гипоконида [Baryshnikov, 1996]. На челюсти из Куртака нет даже следов энтокониды. По этому показателю красный волк из Куртака похож на современных зверей, что свидетельствует скорее об его позднеплейстоценовом возрасте, чем о среднеплейстоценовом. Длина m1 также меньше, чем длина этого зуба у среднеплейстоценовых подвидов *C. a. priscus* и *C. a. fossilis* из Европы, у которых она превышает 23 мм [Marciszak et al., 2021].

Сравнение куртакской челюсти с плейстоценовыми подвидами красного волка с юга Сибири показывает значительное сходство его с *C. a. gebleri*. Исходя из имеющихся геологических представлений о местонахождении Верхний Камень и возможной интерпретации возраста фаун, мы предполагаем позднеплейстоценовый возраст описываемого образца. Тем самым описанная находка позволяет расширить зону распространения *C. a. gebleri* на северо-восток, за пределы Алтая. Поскольку наиболее очевидный путь миграции для красного волка с Алтая в долину Енисея должен пролегать либо через Западный Саян, либо через Кузнецкий Алатау, это позволяет предполагать, что остатки *C. alpinus*, найденные в Кузнецком Алатау (гроты Двуглазка, Тохзасский), также могут принадлежать этому подвиду красного волка.

Размеры нижней челюсти *Cuon alpinus*, мм

Dimensions of the mandible of *Cuon alpinus*, mm

Промеры	Поздний плейстоцен						Современность	
	Сибирь				Кавказ		Тянь-Шань	Приморье
	Куртак	<i>C. a. gebleri</i>		<i>C. a. nischneudensis</i>	<i>C. a. caucasicus</i>		<i>C. a. hesperius</i>	<i>C. a. alpinus</i>
		Горный Алтай [Оводов, 2007]		Нижнеудинская пещера	Пещера Кударо 3		Аксай	Уссурийск
КВ-89-91	Пещера Окладникова, н/н, голотип	Логово гиены, н/н, паратип	ЗИН О.3741, лектотип	ЗИН О.31241, голотип	ЗИН О.34344	ЗИН О.15229 ♂, голотип	ЗИН О.18367 ♂	
Длина зубного ряда p1–m2	70,9					68,3	63,9	74,0
Длина ряда премоляров p1–p4	40,1					40,4	37,5	44,7
Длина зубного ряда p4–m1	34,5	32,9	33,9		35,6	35,1	32,3	32,2
Длина моляров m1–m2	30,4						27,6	30,3
Высота челюсти за m1	26,2	24,1		27,8	26,4		21,6	26,3
Высота челюсти за p2	21,7	22,3					18,9	20,8
Зубы								
p1 длина	4,4					5,6	5,2	5,2
ширина	3,8					3,6	3,5	3,3
p2 длина	8,9	9,2	9,2				8,1	9,8
ширина	4,9	4,8	4,8				4,1	5,1
p3 длина	10,0	11,0	11,1	~10,0	11,0			11,0
ширина	5,3	5,7	5,7		5,4			5,2
p4 длина	13,1	13,2	13,9	~14,7	13,9	14,0	12,3	13,3
ширина	7,0	6,6	7,0		6,8	6,7	6,1	6,6
m1 длина	22,0	21,8	21,8	~20,0	22,8	22,9	21,4	22,5
длина талонида	5,8				6,7	6,3	6,4	5,6
ширина	8,6	8,5	9,5		9,3	8,9	8,6	8,9
ширина талонида	7,8						7,1	7,6
m2 длина	8,7	7,6		~7,3			6,8	7,7
ширина	>6,6	5,9					5,8	6,7

В то же время это предположение требует ревизии тех материалов, описания которых неизвестно.

Мы принимаем для позднего плейстоцена Сибири два подвида красного волка: *C. a. gebleri* Ovodov для Алтая и *C. a. nischneudensis* Tschersky для Восточных Саян. Различия между ними могут быть связаны с тем, что при расширении границы ареала к северу на Алтай расселились звери из Тянь-Шаня, а на Восточные Саяны – звери из Монголии и Дальнего Востока. Возможно, река Енисей выступала границей ареалов для этих подвидов. Для уточнения этого момента необходимо детальное морфологическое изучение находок из северо-западной части Восточных Саян (пещера Маячная и стоянка Афонтова гора II).

Заключение

Проведено морфологическое изучение нижнечелюстной кости красного волка из местонахождения

Верхний Камень на Енисее. На основании сравнения сохранности костной ткани с остатками среднеплейстоценовых млекопитающих этого местонахождения предполагается позднеплейстоценовый возраст находки.

Морфологически изученный экземпляр соответствует подвиду *C. a. gebleri*, описанному из позднего плейстоцена Горного Алтая.

Это позволяет существенно расширить ареал позднеплейстоценового красного волка *C. a. gebleri*. Вероятно, помимо Горного Алтая его ареал также включал Кузнецкий Алатау и западную часть Минусинской котловины.

Не исключено, что именно Минусинская межгорная котловина и река Енисей выступали границей ареалов между позднеплейстоценовыми подвидами южно-сибирских красных волков *C. a. gebleri* Ovodov и *C. a. nischneudensis* Tschersky.

Список источников

- Акимова Е.В., Анойкин А.А., Васильев С.К., Галухин Л.Л., Дроздов Н.И., Дудко А.А., Зольников И.Д., Клементьев А.М., Лысенко Д.Н., Разгильдеева И.И., Славинский В.С., Стасюк И.В., Томилова Е.А., Харевич В.М., Цыбанков А.А. Позднепалеолитическая стоянка Афонтова Гора II: итоги мультидисциплинарных исследований 2014 года. Новосибирск : Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2021. 260 с.
- Аристов А.А., Барышников Г.Ф. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. Определители по фауне России, издаваемые Зоологическим институтом РАН. Вып. 169. СПб, 2001. 560 с.
- Барышников Г.Ф. Красные волки Кавказа // Труды Зоологического института АН СССР. 1978. Т. 79. С. 79–84.
- Барышников Г.Ф. Плейстоценовый красный волк, *Cuon alpinus* (Carnivora, Canidae) из палеолитических стоянок Большого Кавказа // Труды Зоологического института РАН. 1995. Т. 263. С. 92–120.
- Боескоров Г.Г., Барышников Г.Ф. Позднечетвертичные хищные млекопитающие Якутии. СПб. : Наука, 2013. 197 с.
- Дроздов Н.И., Чеха В.П., Лаухин С.А., Кольцова В.Г., Акимова Е.В., Ермолаев А.В., Леонтьев В.П., Васильев С.А., Ямских А.Ф., Демиденко Г.А., Артемьев Е.В., Викулов А.А., Бокарев А.А., Форонова И.В., Сидорас С.Д. Хроностратиграфия палеолитических памятников Средней Сибири (бассейн Енисея) (экскурсия № 2): Путеводитель Междунар. симп. «Хроностратиграфия палеолита Северной, Центральной, Восточной Азии и Америки». Новосибирск, 1990. 184 с.
- Дроздов Н.И., Чеха В.П., Хазартс П. Геоморфология и четвертичные отложения Куртаковского георхеологического района (Северо-Минусинская впадина). Красноярск : РИО КГПУ им. В.П. Астафьева, 2005. 112 с.
- Зольников И.Д., Филатов Е.А., Анойкин А.А., Клементьев А.М., Шпанский А.В., Новиков И.С., Джуманов А.Т., Рогозин Д.Е. Предварительные результаты междисциплинарных исследований на территории Куртаковского археологического района в 2023 году (Северо-Минусинская котловина) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. 2023. Т. 29. С. 118–123.
- Клементьев А.М., Морозов О.Н., Кобылкин Д.В. Голоценовая фауна из пещеры Долганская Яма (северное Забайкалье) и её зоогеографическое значение // Вопросы географии. Сб. 147: Спелеология и карстование. 2018. С. 252–267.
- Оводов Н.Д. Красные волки (*Cuon*, Mammalia) Алтая и Восточных Саян // Млекопитающие горных территорий. Материалы международной конференции 13–18 августа 2007 г. М. : Т-во научных изданий КМК, 2007. С. 224–229.
- Оводов Н.Д. Древние звери Хакасии // Астроархеология – естественно-научный инструмент познания протонаук и астральных религий жречества древних культур Хакасии. Красноярск, 2009. С. 189–199.
- Оводов Н.Д., Мартынович Н.В. Красные волки (genus *Cuon*, Mammalia) Алтая и Восточных Саян // Животный мир горных территорий. М. : Т-во научных изданий КМК, 2009. С. 389–393.
- Слодкевич В.С. Остатки *Cuon* из четвертичных отложений Нижнеудинской пещеры // Труды Палеозоологического института АН СССР. 1932. Т. 2. С. 277–282.
- Черский И.Д. Описание некоторых остатков млекопитающих животных (*Canis Nischneudensis* mihi, *Canis lagopus* Lin. *Myodes Brandti* mihi *etiifrustum* corii *Rhinocerotis fossis*), вырытых в Нижнеудинской пещере (с таблицей рисунков) // Известия Восточно-Сибирского отдела Императорского Русского географического общества. 1879. Т. X. № 1–2. С. 7–36.
- Adam K.D. Mittelpleistozäne Caniden aus dem Heppenloch bei Guttemberg (Württemberg) // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. 1959. V. 27. P. 1–46.
- Baryshnikov G. The dhole, *Cuon alpinus* (Carnivora, Canidae), from the Upper Pleistocene of the Caucasus // Acta Zoologica Cracoviensis. 1996. V. 39 (1). P. 67–73.
- Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Yu. Tooth variability in Pleistocene and recent dhole, *Cuon alpinus* (Carnivora, Canidae) // Fossil Imprint. 2024. V. 80 (2). P. 339–361.
- Bonifay M.F. Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France // Mémoires du Museum national d'Histoire naturelle, Serie C. 1971. V. 21. P. 145–153.
- Brugal J.-P., Boudadi-Maligne M. Quaternary small to large canids in Europe: Taxonomic status and biochronological contribution // Quaternary International. 2011. V. 243 (1). P. 171–182.
- Colbert E.H., Hooijer D.A. Pleistocene mammals from the limestone fissures of Szechwan, China // Bulletin American Museum of Natural History. 1953. V. 102. P. 1–134.
- Hassanin A., Veron G., Ropiquet A., Vuruun J.B. van, Lécu A., Goodman S., Haider J., Nguyen T.T. Evolutionary history of Carnivora (Mammalia, Laurasiatheria) inferred from mitochondrial genomes // PLoS One. 2021. V. 16 (2). P. e0240770.
- Ivanoff D.V. Unlocking the ring: Occurrence and development of the uninterrupted intrabullar septum in Canidae // Mammalian Biology. 2007. V. 72 (3). P. 145–162.
- Iyengar A., Babu V.N., Hedges S., Venkataraman A.B., Maclean N., Morin P.A. Phylogeography, genetic structure, and diversity in the dhole (*Cuon alpinus*) // Molecular Ecology. 2005. V. 14. P. 2281–2297.
- Gimranov D.O., Kosintsev P.A., Smirnov N.G. The late Neopleistocene dhole (Carnivora, Canidae, *Cuon alpinus* Pallas, 1811) from the Urals // Doklady Biological Sciences. 2015. V. 464. P. 248–250.
- Kurtén B. Pleistocene mammals of Europe. London : Weidenfeld & Nicholson, 1968. 317 p.
- Kurtén B., Anderson E. Pleistocene mammals of North America. New York : Columbia University Press, 1980. 442 p.
- Marciszak A., Kropczyk A., Lipecki G. The first record of *Cuon alpinus* (Pallas, 1811) from Poland and the possible impact of other large canids on the evolution of the species // Journal of Quaternary Sciences. 2021. V. 36 (6). P. 1101–1121.
- Pérez Ripoll M., Morales Pérez J.V., Sanchis Serra A., Aura Tortosa J. E., Montañana I.S. Presence of the genus *Cuon* in upper Pleistocene and initial Holocene sites of the Iberian Peninsula: new remains identified in archaeological contexts of the Mediterranean region // Journal of Archaeological Science. 2010. V. 37. P. 437–450.
- Petrucchi M., Romiti S., Sardella R. The Middle-Late Pleistocene *Cuon* Hodgson, 1838 (Carnivora, Canidae) from Italy // Bollettino della Società Paleontologica Italiana. 2012. V. 51 (2). P. 137–148.
- Suraprasit K., Jaeger J.-J., Chaimanee Y., Chavasseau J., Yamee C., Tian P., Panha S. The Middle Pleistocene vertebrate fauna from Khok Sung (Nakhon Ratchasima, Thailand): biochronological and paleobiogeographical implications // ZooKeys. 2016. V. 613. P. 1–157.

Taron U.H., Paijmans J.L.A., Barlow A., Preick M., Iyengar A., Drăgușin V., Vasile S., Marciszak A., Roblíčková M., Hofreiter M. Ancient DNA from the Asiatic wild dog (*Cuon alpinus*) from Europe // *Genes*. 2021. V. 12 (2). 144 p.

References

- Akimova E.V., Anoykin A.A., Vasil'yev S.K., Galukhin L.L., Drozdov N.I., Dudko A.A., Zol'nikov I.D., Klement'yev A.M., Lysenko D.N., Razgil'deyeva I.I., Slavinskiy V.S., Stasyuk I.V., Tomilova E.A., Kharevich V.M., Tsybankov A.A. *Pozdnepaleoliticheskaya stoyanka Afontova gora II: rezul'taty mul'tidistsiplinarnykh issledovaniy 2014 g* [Afontova Gora II Late Paleolithic site: Results of multidisciplinary research in 2014] Min. of Science and Higher Education of the Rus. Federation, Rus. Acad. of Sciences, Siberian Branch, Inst. of Archaeology and Ethnography; Krasnoyarsk Geoarchaeology. Novosibirsk: IAET SB RAS Publishing. 2021. 260 p. In Russian
- Aristov A.A., Baryshnikov G.F. *Fauna mlekopitayushchikh Rossii i sopredel'nykh territoriy. Kirpichi i plitka* [The Mammals of Russia and adjacent territories. Carnivores and Pinnipeds]. Identification guides to the fauna of Russia, published by the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. Issue 169. St. Petersburg. 2001. 560 p. In Russian
- Baryshnikov G.F. *Krasnyye volki Kavkaza* [dhole of the Caucasus]. *Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR*. 79. 1978. pp. 79–84. In Russian
- Baryshnikov G.F. *Pleystotsenovyy krasnyy volk, Cuon alpinus (Carnivora, Canidae) iz paleoliticheskikh stoyanok Bol'shogo Kavkaza* [Pleistocene dhole, *Cuon alpinus* (Carnivora, Canidae) from Paleolithic sites of the Greater Caucasus]. *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN*. 1995. 263. pp. 92–120. In Russian
- Boeskorov G.G., Baryshnikov G.F. *Pozdnechetvertichnyye khishchnyye mlekopitayushchiye Yakutii* [Late Quaternary of Yakutia]. Saint-Petersburg: Publishing house "Nauka". 2013. 197 p. In Russian
- Drozdov N.I., Chekha V.P., Laukhin S.A., Koltsova V.G., Akimova Ye.V., Yermolayev A.V., Leont'yev V.P., Vasil'yev S.A., Yamskikh A.F., Demidenko G.A., Artem'yev Ye.V., Vikulov A.A., Bokarev A.A., Foronova I.V., Sidoras S.D. *Khronostratigrafiya paleoliticheskikh pamyatnikov Sredney Sibiri (basseyn Yeniseya) (ekskursiya № 2)* [Chronostratigraphy of Paleolithic Sites of Central Siberia (Yenisei Basin) (Excursion No. 2)]: Putevoditel' Mezhdunar. simpoz. «Khronostratigrafiya paleolita Severnoy, Tsentral'noy, Vostochnoy Azii i Ameriki». Novosibirsk. 1990. 184 p. In Russian
- Drozdov N.I., Chekha V.P., Haesaerts P. *Geomorfologiya i chetvertichnyye otlozheniya Kurtakskogo geoarkheologicheskogo rayona (Severo-Minusinskaya vpadina)* [Geomorphology and Quaternary deposits of Kurtak Geoarchaeological District (North-Minusinsk Depression)]. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Pedagogical University named after V.P. Astafiev. 2005. 112 p. In Russian
- Zol'nikov I.D., Filatov E.A., Anoin A.A., Klement'yev A.M., Shpansky A.V., Novikov I.S., Jumanov A.T., Rogozin D.E. *Predvaritel'nyye rezul'taty mezhdistsiplinarnykh issledovaniy na territorii Kurtakskogo arkheologicheskogo rayona v 2023 godu (Severo-Minusinskaya kotlovina)* [Preliminary Results of Interdisciplinary Research in the Kurtak Archaeological Region in 2023 (Northern Minusinsk Basin)] // *Problemy arkheologii, etnografii, antropologii Sibiri i sopredel'nykh territoriy*. 2023. V. 29. pp. 118–123. In Russian
- Klementiev A.M., Morozov O.N., Kobylnik D.V. *Golotsenovaya fauna iz peshchery Dolganskaya Yama (severnoye Zabaykal'ye) i yeyo zoogeograficheskoye znachenie* [Holocene fauna from the Dolganskaya Yama Cave (Northern Transbaikaliya) and its zoogeographic significance]. *Voprosy geografii. Sb. 147. Speleologiya i karstovedeniye*. 2018. pp. 252–267. In Russian
- Ovodov N.D. *Krasnyye volki (Cuon, Mammalia) Altaya i Vostochnykh Sayan* [Dholes (*Cuon*, Carnivora, Mammalia) from the Altai and Eastern Sayan]. *Mlekopitayushchiye gornykh territoriy. Materialy mezhdunarodnoy konferentsii 13–18 avgusta 2007 g. Moscow, T-vo nauchnykh izdaniy KMK*. 2007. pp. 224–229. In Russian
- Ovodov N.D. *Drevnie zveri Hakasii* [Ancient beasts of Khakassia]. *Astroarheologiya – estestvenno-nauchnyy instrument poznaniya protonauk i astral'nykh religiy zhrechestva drevnih kul'tur Hakasii*. Krasnoyarsk. 2009. pp. 189–199. In Russian
- Ovodov N.D., Martynovich N.V. *Krasnyye volki (genus Cuon, Mammalia) Altaya i Vostochnykh Sayan* [Dholes (*genus Cuon*, Mammalia) from the Altai and Eastern Sayan]. *Zhivotnyy mir gornykh territoriy. Moscow, T-vo nauchnykh izdaniy KMK*. 2009. pp. 389–393. In Russian
- Slodkevich V.S. *Ostatki Cuon iz chetvertichnykh otlozheniy Nizhneudinskoy peshchery* [Remains of *Cuon* from Quaternary deposits of Nizhneudinskaya Cave]. *Trudy Paleozoologicheskogo instituta AN SSSR*. 2. 1932. pp. 277–282. In Russian
- Cherskiy I.D. *Opisaniye nekotorykh ostatkov mlekopitayushchikh zhivotnykh (Canis Nischneudensis mihi, Canis lagopus Lin. Myodes Brandti mihi et iifrustum corii Rhinocerotis fossis), vyrytykh v Nizhneudinskoy peshchere (s tablitsyey risunkov)* [Description of some remains of mammals (*Canis Nischneudensis mihi*, *Canis lagopus Lin.* *Myodes Brandti mihi et iifrustum corii Rhinocerotis fossis*), dug in the Nizhneudinskaya cave (with a table of drawings)]. *Izvestiya Vostochno-Sibirskogo otdela Imperatorskogo Russkogo geograficheskogo obshchestva*. X (1–2). 1879. pp. 7–36. In Russian
- Adam K.D. *Mittelpleistozäne Caniden aus dem Heppenloch bei Guttenberg (Württemberg)*. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*. 27. 1959. pp. 1–46.
- Baryshnikov G. The dhole, *Cuon alpinus* (Carnivora, Canidae), from the Upper Pleistocene of the Caucasus. *Acta Zoologica Cracoviensis*. 39(1). 1996. pp. 67–73.
- Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Yu. *Tooth variability in Pleistocene and recent dhole, Cuon alpinus (Carnivora, Canidae)*. *Fossil Imprint*. 80(2). 2024. pp. 339–361. doi: 10.37520/fi.2024.026
- Bonifay M.F. *Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France*. *Mémoires du Museum national d'Histoire naturelle, Serie C*. 21. 1971. pp. 145–153.
- Brugal J.-P., Boudadi-Maligne M. *Quaternary small to large canids in Europe: Taxonomic status and biochronological contribution* // *Quat. Int.* 2011. 243(1). pp. 171–182. doi: 10.1016/j.quaint.2011.01.046
- Colbert E.H., Hooijer D.A. *Pleistocene mammals from the limestone fissures of Szechwan, China*. *Bulletin American Museum of Natural History*. 1953. 102. pp. 1–134.
- Hassanin A., Veron G., Ropiquet A., Vuruun J.B. van, Lécua A., Goodman S., Haider J., Nguyen T.T. *Evolutionary history of Carnivora (Mammalia, Laurasiatheria) inferred from mitochondrial genomes*. *PLoS One*. 2021. 16(2). e0240770. doi: 10.1371/journal.pone.0240770
- Ivanoff D.V. *Unlocking the ring: Occurrence and development of the uninterrupted intrabullar septum in Canidae*. *Mammalian Biology*. 2007. 72(3). pp. 145–162. doi: 10.1016/j.mambio.2006.04.007

- Iyengar A., Babu V.N., Hedges S., Venkataraman A.B., Maclean N., Morin P.A. Phylogeography, genetic structure, and diversity in the dhole (*Cuon alpinus*). *Molecular Ecology*. 2005. 14. pp. 2281–2297. doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02582.x
- Gimranov D.O., Kosintsev P.A., Smirnov N.G. The late Neopleistocene dhole (*Carnivora*, *Canidae*, *Cuon alpinus* Pallas, 1811) from the Urals. *Doklady Biological Sciences*. 2015. 464. pp. 248–250. doi: 10.1134/S0012496615050117
- Kurtén B. Pleistocene mammals of Europe. Weidenfeld & Nicholson, London. 1968. 317 p.
- Kurtén B., Anderson E. Pleistocene mammals of North America. New York, Columbia University Press. 1980. 442 p.
- Marciszak A., Kropczyk A., Lipecki G. The first record of *Cuon alpinus* (Pallas, 1811) from Poland and the possible impact of other large canids on the evolution of the species // *J. of Quat. Sci.* 2021. 36(6). pp. 1101–1121. doi: 10.1002/jqs.3340
- Pérez Ripoll M., Morales Pérez J.V., Sanchis Serra A., Aura Tortosa J. E. and Montañana I.S. Presence of the genus *Cuon* in upper Pleistocene and initial Holocene sites of the Iberian Peninsula: new remains identified in archaeological contexts of the Mediterranean region.// *J. of Arch. Sci.* 2010. 37. pp. 437–450. doi: 10.1016/j.jas.2009.10.008
- Petrucchi M., Romiti S., Sardella R. The Middle-Late Pleistocene *Cuon* Hodgson, 1838 (*Carnivora*, *Canidae*) from Italy. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*. 2012. 51. pp. 137–148. doi: 10.4435/BSPI.2012.15
- Suraprasit K., Jaeger J.-J., Chaimanee Y., Chavasseau J., Yamee C., Tian P., Panha S. The Middle Pleistocene vertebrate fauna from Khok Sung (Nakhon Ratchasima, Thailand): biochronological and paleobiogeographical implications. *ZooKeys*. 2016. 613. pp. 1–157. doi: 10.3897/zookeys.613.8309
- Taron U.H., Paijmans J.L.A., Barlow A., Preick M., Iyengar A., Drăgușin V., Vasile S., Marciszak A., Roblíčková M., Hofreiter M. Ancient DNA from the Asiatic wild dog (*Cuon alpinus*) from Europe. *Genes*. 2021.12. 144 p. doi: 10.3390/genes12020144

Информация об авторах:

Маликов Д.Г., кандидат геолого-минералогических наук, старший научный сотрудник, Институт геологии и минералогии им. В.С. Соболева СО РАН, Новосибирск, Россия.

E-mail: dgmalikov@igm.nsc.ru

Барышников Г.Ф., доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Зоологический институт Российской Академии наук, Санкт-Петербург, Россия.

E-mail: G_Baryshnikov@mail.ru

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Malikov D.G., Cand. Sci. (Geol.-Miner.), Senior Researcher, V.S. Sobolev Institute of Geology and Mineralogy, SB RAS, Novosibirsk, Russia.

E-mail: dgmalikov@igm.nsc.ru

Baryshnikov G.F., Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia.

E-mail: G_Baryshnikov@mail.ru

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

The authors declare no conflicts of interests

Статья поступила в редакцию 26.06.2024; одобрена после рецензирования 27.02.2025; принята к публикации 25.11.2025

The article was submitted 26.06.2024; approved after reviewing 27.02.2025; accepted for publication 25.11.2025