

УДК 569.742.7+551.793(477.75)

САБЛЕЗУБЫЕ КОШКИ (Carnivora, Felidae, Machairodontinae) ИЗ НИЖНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА ПЕЩЕРЫ ТАВРИДА, КРЫМ

© 2020 г. А. В. Лавров^{1,*}, Д. О. Гимранов^{2,3}, Д. Б. Старцев⁴, Б. А. Зайцев⁵

Представлено академиком РАН А. В. Лопатиным

Поступило 17.02.2020 г.

После доработки 05.05.2020 г.

Принято к публикации 07.05.2020 г.

Из раннеплейстоценового местонахождения пещера Таврида (Крым, поздний виллафранк, возраст 1.8–1.5 млн лет) описаны верхнечелюстные кости взрослых экземпляров саблезубых кошек *Homotherium crenatidens* (Fabrini, 1890) и *Megantereon* sp. Отмечается высокая морфометрическая изменчивость *H. crenatidens* в строении верхнего хищнического зуба и длине диастемы С1–Р3.

Ключевые слова: *Homotherium*, *Megantereon*, поздний виллафранк, пещера Таврида, Крым, верхний хищнический зуб

DOI: 10.31857/S268673892006013X

Пещера Таврида была открыта в 2018 г. Она расположена на северном макросклоне Крымских гор, в междуречье рек Бештерек и Фундуклы (притоки р. Зуи, бассейн р. Салгир). В южном коридоре пещеры было обнаружено большое число костей ископаемых наземных позвоночных. Этот комплекс соответствует поздневиллафранкским фаунам Европы (зоны MNQ18–MNQ19) и пскупскому фаунистическому комплексу России. Время существования ассоциации определено в интервале 1.8–1.5 млн л.н. [1],

В ходе раскопок в 2018 г. были найдены остатки представителей Machairodontinae. *Homotherium crenatidens* (Fabrini, 1890) представлен правой верхнечелюстной костью с фрагментом клыка, альвеолой Р3, целым Р4 и альвеолой М1 (экз. КФУ, № 10-145; рис. 1). Обнаружены также изолированные резцы *Homotherium*: I3 (экз. ПИН, № 5644/62) и I2 (экз. ПИН, № 5644/63). *Megantereon* представлен

изолированным левым i3 (экз. ПИН, № 5644/64) и фрагментом левой верхнечелюстной кости с частью клыка, альвеолой Р3 и передней альвеолой Р4 (экз. ПИН, № 5644/60; рис. 2).

Описанные в статье челюстные материалы хранятся в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН, Москва (ПИН), и Крымском федеральном университете им. В.И. Вернадского, Симферополь (КФУ). Промеры зубов (максимальная длина и ширина) проводились по общепринятой методике [2]. Измерения приведены в мм.

Верхнечелюстная кость *H. crenatidens* с сильно стертым Р4, принадлежит старой особи. Отнесение к данному виду основано на морфологии зубного ряда, строении Р4 и его корней (см. ниже). Фрагмент С1 имеет участки сохранившейся зазубренной поверхности режущих гребней, характерной для этого рода. Форма клыка в поперечном сечении отличается от таковой *Megantereon* (рис. 3) и является типичной для *Homotherium*, имеются передний и задний режущие гребни. Нервный канал С1 сильно склеротизирован. На задней стороне клыка зазубренный гребень развит до края альвеолы клыка.

Р3 однокорневой (рис. 1), размеры альвеолы 6.3 × 4.8 мм (у большинства экземпляров *H. crenatidens* из Европы и Таджикистана Р3 также однокорневой), длина (L) коронки Р3 составляет 5.5–11.5 мм ($n = 12$; табл. 1) [2, 3].

Расстояние от переднего края альвеолы Р3 до переднего края Р4 у экз. КФУ, № 10-145 равно 10.9. Задний край коронки Р3 у *Homotherium*, как правило, вплотную примыкает к Р4. Поэтому для

¹ Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук, Москва, Россия

² Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Россия

³ Уральский федеральный университет им. Б.Н. Ельцина, Екатеринбург, Россия

⁴ Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского, Симферополь, Россия

⁵ Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: lavrov_av@inbox.ru

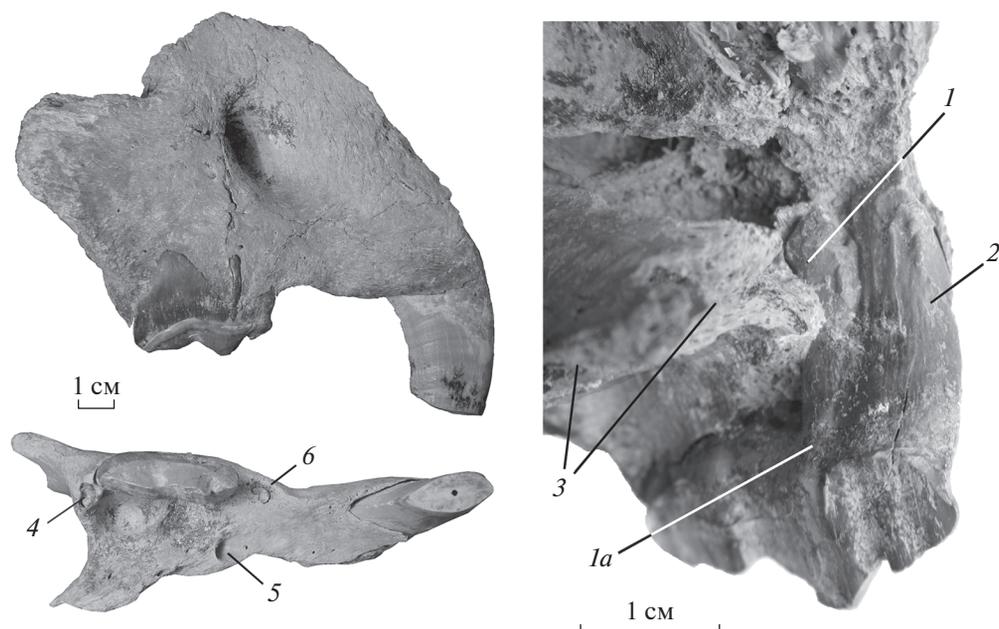


Рис. 1. *Homotherium crenatidens* (Fabrini, 1890), экз. КФУ, № 10-145, верхнечелюстная кость с С1, Р4 и альвеолами Р3 и М1; вид с латеральной стороны (вверху слева), вентральной (внизу слева), вид с краниомедиальной стороны на вскрытые корни Р4 (справа); нижний плейстоцен, пещера Таврида, Крым, Россия. Обозначения: 1 – корень протокона; 1а – выступ рудиментарного протокона; 2 – корень парастыля; 3 – фрагменты твердого нёба; 4 – альвеола М1; 5 – большое нёбное отверстие (foramen palatinum majus); 6 – альвеола Р3.

экз. КФУ, № 10-145 реконструируемая длина коронки Р3 (L рек.) составляет 11.5 мм. Можно заключить, что размеры Р3 у гомотерия из Крыма близки к максимальным размерам Р3 у *H. crenatidens*.

Лабильный цингулюм Р4 развит хорошо, что характерно для *H. crenatidens*. Парастыль крупный. Экторапастыль слабо различим. Его граница с парастылем из-за сильного износа зуба почти не заметна (рис. 1). Длина метастыля (от хищниче-

Таблица 1. Размеры верхнечелюстного зубного ряда у *H. crenatidens* (Fabrini, 1890) и *Megantereon* sp. (L – длина, W – ширина)

Образцы/ промеры	<i>H. crenatidens</i> экз. КФУ № 10-145	<i>H. crenatidens</i> Таджикистан (Сотникова, 1988)	<i>H. crenatidens</i> Европа (Viret, 1954; Sardella, Iurino, 2012; Palmquis et al., 2007)	<i>Megantereon</i> sp., экз. ПИН № 5644/60	<i>M. cultridens</i> Европа (Palmquis et al., 2007)
LC1	28.5	32.4–33.0 ¹	25.0–38.2	23.4	17.1–29.0
WC1	13.3	12.2–13.4	10.0–17.2	12.6	8.5–16.5
LP3	6.3 ¹	9.0 ¹ –11.5	5.5–11.0	10.9 ¹	12.2–18.5
WP3	4.8 ¹	5.0–6.5	3.5–7.0	5.1 ¹	6.0–9.8
LP4	37.6	35.1 ¹ –40.0	37.0–45.3	–	26.8–36.0
WP4	11.1	12.8 ¹ –13.1	10.0–13.8	10.5 ¹	11.2–18.3
LM1	4.1 ¹	–	–	–	4.0–7.8
WM1	11.1 ¹	–	–	–	7.8–11.6
длина диас- темы Ld-C1-P3	21.8	13.3–16.0	–	11.0	–
LC1-P4	98.2	96.0–98.0 ¹	–	–	–
LC1-M1	105.0	100.4 ²	–	–	–

¹ – измерения по альвеоле;

² – для экз. ГИН, № 3848/901-97.



Рис. 2. *Megantereon* sp., экз. ПИН, № 5644/60, фрагмент верхнечелюстной кости с С1 и альвеолами Р3 и частично сохранившейся альвеолой Р4, вид с латеральной (вверху) и вентральной (внизу) стороны; нижний плейстоцен, пещера Таврида, Крым, Россия. Обозначения: 1 – альвеола корня парастилия; 2 – альвеолы Р3; 3 – корень протокона.

ской вырезки) составляет 47% длины Р4. Корень под параконем небольшой и примерно равен корню под протоконом (как и на образцах из других регионов). Корень под протоконом уплощен лабиолингвально. На экз. КФУ, № 10-145 этот корень почти на всем своем протяжении слит с корнем парастилия и только самый его конец является свободным. М1 располагался на костном гребне, образующим постеролабиальный край твердого нёба, и был высоко приподнят над его поверхностью. Судя по альвеоле, зуб имел один корень.

Считается, что в Европе и Черноморско-Кавказском регионе в виллафранское время существовал вид *H. crenatidens* (Fabrini, 1890) [4–6]. Ключевые отличия поствиллафранского *H. latidens* (Owen, 1846) от *H. crenatidens* заключаются в строении резцов и нижней челюсти [6], морфологии премоляров, усложнении зубчатости верхних клыков у *H. latidens* [7–9]. У *H. latidens* (включая морфотип “*H. moravicum*”) на Р4, как

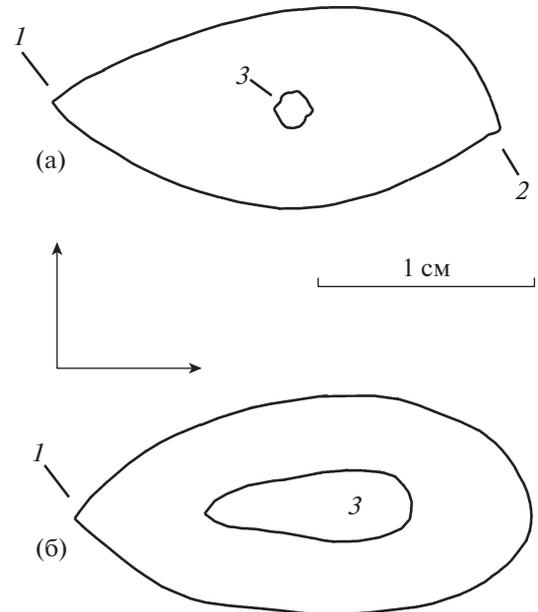


Рис. 3. Поперечное сечение верхнего правого клыка вблизи основания (вид на сечение клыка снизу) у представителей Machairodontinae: а – *Homotherium crenatidens* (Fabrini, 1890), экз. КФУ, № 10-145, правый клык; б – *Megantereon* sp., экз. ПИН, № 5644/60, правый клык; нижний плейстоцен, пещера Таврида, Крым. Обозначения: 1 – заднее лезвие; 2 – переднее лезвие; 3 – нервный канал. Стрелка вверх означает лабиальное направление, стрелка вправо – переднее направление.

правило, корень протокона редуцирован или отсутствует, корень паракона отсутствует. Стратиграфическая граница между двумя видами *Homotherium* не является четкой. В составе таманского териюкомплекса (конец позднего виллафранка–начало галерия) в Приазовье существовал *H. latidens* [6]. В размерах зубов *Homotherium* отмечается значительная трансгрессия, как между видами рода, так и с представителями *Megantereon* [3].

Длина диастемы С1–Р3 составляет 21.8 мм, существенно больше, чем у находок из Таджикистана. По размеру зубов и длине зубного ряда С1–М1 (табл. 1) размеры животного сходны с размерами *H. crenatidens* из Таджикистана [2]. Размеры Р4 и С1 у экз. КФУ, № 10-145 средние для вида [2, 3].

Обращает на себя внимание большая изменчивость параметров зубного ряда. У *H. crenatidens* размеры Р3 могут различаться по длине и ширине в два раза (табл. 1) [10, 3, 11, 9]. Р3 может быть одно- или двухкорневым, корни могут быть частично слитыми или раздельными.

У *H. crenatidens* Р4 имеет четыре корня: большой корень парастилия, небольшой корень паракона (расположен непосредственно лабиальнее корня протокона и меньше него), небольшой, часто уплощенный лабиолингвально корень прото-

кона и крупный корень метакона. Такой полный набор корней P4 свойственен также *Machairodus*.

Следует отметить, что у экз. КФУ, № 10-145 на P4 корень протокона слит с корнем парастилиа на всем протяжении. Выступ протокона P4 у *H. crenatidens* рудиментарный или отсутствует. Считается, что у *H. crenatidens* “корень протокона на P4, как правило, есть” [2]. О его наличии часто можно судить только после вскрытия кости или рентгенографического исследования. В связи с редуцицией выступа протокона его корень может быть добавочным корнем на корне парастилиа. У экз. КФУ, № 10-145 корень протокона крупный, уплощен лабиолингвально. Он смещен лабиально под основание паракона и плотно, со срастанием, прилегает к крупному корню парастилиа (рис. 1).

У *H. latidens* P4 имеет два крупных корня: корень парастилиа и корень метакона. Корень паракона, как правило, полностью редуцирован [3]. Корень протокона часто сохраняется, но рудиментарный (тонкий и короткий). Например, на экз. № МР 158 (Монте-Апулия, Италия) есть небольшой корень протокона. На части экземпляров *H. latidens* на P4 корня протокона нет (экз. G21, Пирро-Норд, Италия; экз. 5410, Странска-Скала, Чехия) [3].

Таким образом, строение корней P4 важно для видовой диагностики находок *Homotherium*, особенно фрагментарных. Изменчивость представителей *Homotherium* по размерам альвеолы клыка C1, диастемы C1–P3 и P3 значительно перекрывает амплитуду значений этих промеров у *Megantereon* (табл. 1).

Фрагмент левой верхнечелюстной кости *Megantereon* sp. (экз. ПИН, № 5644/60) принадлежит взрослой нестарой особи, что установлено по состоянию кости и ее швов, а также большому диаметру нервного канала C1 (рис. 3). Таксономическое определение сделано на основании малой длины альвеолы C1, форме поперечного сечения клыка, отсутствию зазубренности на его режущем лезвии, по наличию короткой диастемы C1–P3 и крупной альвеолы двухкорневого P3 (рис. 2).

C1 узкий, его передний край округлый. На зубе развит только задний гладкий режущий гребень (без пильчатого края). Форма поперечного сечения клыка типичная для *Megantereon*, она каплевидная (рис. 3). Длина альвеолы клыка (23.4 мм) меньше (табл. 1), чем минимальные значения у *H. crenatidens* (25.0 мм). Значение длины альвеолы клыка у представителей *Megantereon* варьирует в пределах 16.9–33.0 мм ($n = 29$) [12]. Размер альвеолы P3: длина составляет 10.9 мм, ширина 5.1 мм. Судя по альвеоле (табл. 1), размеры P3 были близки к минимальным для *M. cultridens*. Реконструированная длина зуба P3 составляет 12.5 мм. Задний корень зуба немного крупнее пе-

реднего. Длина диастемы у экз. ПИН, № 5644/60 составляет 11.0, что близко к значению у *M. cultridens* из Сенеза (SE 311). У *Megantereon* sp. из Крыма корень протокона P4 изолирован от основания корня парастилиа, не прирастает к корню паракона.

Присутствие *H. crenatidens* и *Megantereon* sp. в отложениях пещеры Таврида согласуется с ранее сделанным заключением о возрасте фаунистического комплекса [1]. На основании размеров зубов и альвеол можно предположить, что описанный экземпляр принадлежит виду *Megantereon cultridens* (Cuvier, 1824); однако недостаточная сохранность материала не позволяет сделать однозначное заключение о его видовой принадлежности.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке проекта РФФИ № 19-05-00982.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лопатин А.В., Вислобокова И.А., Лавров А.В. и др. Пещера Таврида—новое местонахождение раннеплейстоценовых позвоночных в Крыму // ДАН. 2019. Т. 485. № 3. С. 40–43. <https://doi.org/10.31857/S0869-56524853381-385>
2. Сотникова М.В. Отряд Carnivora // Биостратиграфия позднего плиоцена—раннего плейстоцена Таджикистана. М: Наука, 1988. С. 38–49.
3. Sardella R., Iurino D.A. The latest Early Pleistocene sabertoothed cat *Homotherium* (Felidae, Mammalia) from Monte Peglia (Ubria, central Italy) // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 2012. V. 51. № 1. P. 15–22.
4. Fiscarelli G. The Villafranchian machairodonts of Tuscany // Paleontographica Italica. 1979. V. 71 (n.s. 41). P. 17–26.
5. Bishop M.J. The Mammalian fauna in the Early Middle Pleistocene cavern in full site of Westbury-sub-Mendip, Somerset // Spec. paper in Paleontology. 1982. № 28. P. 1–106.
6. Sotnikova M.V., Titov V.V. Carnivora of the Tamaian faunal unit (the Azov Sea area) // Quat. Intern. 2009. V. 201. P. 43–52. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2008.05.019>
7. Galobart À.L. Phylogeny, anatomy and palaeobiology of the machairodont cat *Homotherium latidens* (Owen) (Felidae, Carnivora) // Acta Paleontologica. 2007. V. 12. P. 57–68.
8. Christiansen P. Phylogeny of the sabertoothed felids (Carnivora: Felidae: Machairodontinae) // Cladistics. 2013. V. 29. P. 543–559.
9. Diedrich C.G., McFarlane D.A. *Homotherium* from Middle Pleistocene archaeological and carnivore den sites of Germany. Taxonomy, taphonomy and a revision of the Schöningen, West-Runton and other saber-tooth cat sites // Quat. Intern. 2017. V. 436. P. 76–83. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.10.015>

10. *Viret M.J.* Le loess a bancs dursis de Saint-Vallier // Nov. Arch. Museum Natur. Lion. 1954. Fasc. 4. P. 1–104.
11. *Antón M., Salesa M. J., Galobart A., Tseng Z. J.* The Plio-Pleistocene scimitar-toothed felid genus *Homotherium* Fabrini, 1890 (Machairodontinae, Homotheri-
ni): diversity, palaeogeography and taxonomic implications // Quat. Sci. Rev. 2014. V.96. P. 259–268.
12. *Palmquist P., Torregrossa V., Perez-Claros J. et al.* A re-evaluation of the diversity of *Megantereon* (Mammalia, Carnivora, Machairodontinae) and the problem of species identification in extinct carnivores // J. Vertebrate Paleontology. 2007. V.27. № 1. P. 160–175.

SABER-TOOTHED CATS (Carnivora, Felidae, Machairodontinae) FROM THE LOWER PLEISTOCENE OF TAURIDAE CAVE, CRIMEA

A. V. Lavrov^{a,#}, D. O. Gimranov^{b,c}, D. B. Startsev^d, and B. A. Zaitsev^e

^a Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

^b Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation

^c Ural Federal University, Yekaterinburg, Russian Federation

^d Vernadsky Crimean Federal University, Simferopol, Russian Federation

^e A. P. Karninsky Russian Geological Research Institute, Saint-Petersburg, Russian Federation

[#]e-mail: lavrov_av@inbox.ru

Presented by academician of the RAS A. V. Lopatin

In the early Pleistocene locality of the Taurida cave (Crimea, Late Villafranche, 1.8–1.5 Ma) was found maxillary bones from adult specimens of *Homotherium crenatidens* (Fabrini, 1890) and *Megantereon* sp. A high morphometrical variability of *H. crenatidens* in the structure of the carnassial teeth and the length of C1–P3 diastema is noted.

Keywords: *Homotherium*, *Megantereon*, Late Villafranchian, Taurida cave, Crimea, upper carnassial tooth