

УДК 569.423:551.793(477.75)

**РАННЕПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЙ ПОДКОВОНОС  
*RHINOLOPHUS MACRORHINUS CIMMERIUS* SUBSP. NOV.  
(RHINOLOPHIDAE, CHIROPTERA) ИЗ ПЕЩЕРЫ ТАВРИДА В КРЫМУ**

© 2022 г. Академик РАН А. В. Лопатин<sup>1,\*</sup>

Поступило 15.05.2022 г.  
После доработки 27.05.2022 г.  
Принято к публикации 01.06.2022 г.

Из нижнеплейстоценовых отложений пещеры Таврида в центральном Крыму описаны многочисленные остатки (неполный череп, черепные и нижнечелюстные фрагменты, изолированные зубы) крупного подковоноса из группы *Rhinolophus ferrumequinum*, отнесенного к новому подвиду *Rhinolophus macrorhinus cimmerius* subsp. nov. По зубным признакам новый подвид менее специализирован, чем *R. m. anomalidens* Topál, 1979 из позднего виллафранка Центральной Европы, что подразумевает его происхождение от более древней формы, морфологически близкой *R. m. macrorhinus* Topál, 1963. Хорошая сохранность черепных структур позволила изучить следы небных валиков и строение носовых раковин *R. macrorhinus cimmerius* subsp. nov.

**Ключевые слова:** *Rhinolophus macrorhinus*, Rhinolophidae, Chiroptera, ранний плейстоцен, Крым, пещера Таврида, небные валики, носовые раковины

**DOI:** 10.31857/S2686738922050171

Раннеплейстоценовые мелкие млекопитающие из пещеры Таврида в центральном Крыму (Белогорский район, пос. Зуя) включают насекомоядных, зайцеобразных, грызунов [1, 2] и рукокрылых. Наиболее многочисленны остатки Rodentia и Chiroptera. Проведенное нами предварительное изучение показало присутствие в составе ассоциации летучих мышей из этого местонахождения представителей родов *Rhinolophus* (Rhinolophidae), *Eptesicus*, *Plecotus* и *Myotis* (Vespertilionidae).

В настоящей статье описываются черепные, нижнечелюстные и зубные остатки крупных подковоносов *Rhinolophus macrorhinus* Topál, 1963 из нижнеплейстоценовых отложений пещеры Таврида, собранные в 2018, 2020 и 2021 г. Хорошая сохранность черепных материалов позволила изучить следы небных валиков и строение носовых раковин; обычно эти структуры не попадают в область внимания исследователей ископаемых рукокрылых.

Возраст фаунистического комплекса пещеры Таврида определен в пределах позднего виллафранка, около 1.8–1.5 млн л.н. [1, 2].

Изученный материал хранится в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) в г. Москве. Размеры приведены в мм. Методика измерений черепа по [3]. Терминология строения зубов по [4]. О составе и эволюции группы *Rhinolophus ferrumequinum* в плейстоцене Европы см. [5–8].

Отряд Chiroptera Blumenbach, 1779

Семейство Rhinolophidae Gray, 1825

Подсемейство Rhinolophinae Gray, 1825

Род *Rhinolophus* Lacépède, 1799

*Rhinolophus macrorhinus* Topál, 1963

*Rhinolophus macrorhinus cimmerius* Lopatin, subsp. nov.

Название подвида — лат. киммерийский, от Киммерии, античного названия Крыма и всего Северного Причерноморья.

Г о л о т и п — ПИН, № 5644/940, неполный череп с правыми и левыми С<sup>1</sup>, Р<sup>4</sup>–М<sup>3</sup> (рис. 1а–1г, 4а); Россия, Республика Крым, Белогорский район, местонахождение Таврида (точка “Логово гиен”, шурф 3, глубина 130–140 см; сборы 2020 г.); нижний плейстоцен.

О п и с а н и е (рис. 1–4). Размеры сравнительно крупные, как у современного *R. ferrumequinum* (Schreber, 1774). Череп относительно низкий, мозговая коробка широкая, отчетливо выпуклая латерально. Межглазничный промежуток узкий. Ширина черепа в скуловых дугах немного пре-

<sup>1</sup> Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук, Москва, Россия

\*e-mail: alop@paleo.ru



**Рис. 1.** *Rhinolophus macrorhinus cimmerius* Lopatin, subsp. nov.: а–г – голотип ПИН, № 5644/940, неполный череп с правыми и левыми  $C^1$ ,  $P^4-M^3$ : а – с дорсальной стороны, б – с вентральной стороны, в – с правой латеральной стороны, г – с ростральной стороны; д – экз. ПИН, № 5644/936, лицевая часть черепа с правыми и левыми  $C^1$ ,  $P^4-M^3$  с вентральной стороны; е – экз. ПИН, № 5644/803, лицевая часть черепа с левыми  $C^1$ ,  $P^4-M^2$  и правыми  $P^4-M^2$  с вентральной стороны; ж – экз. ПИН, № 5644/801, лицевая часть черепа с правыми  $C^1$ ,  $P^2$ ,  $P^4-M^3$  и левыми  $C^1$ ,  $P^4-M^3$  с вентральной стороны; з – экз. ПИН, № 5644/938, лицевая часть черепа с правыми и левыми  $P^4-M^3$  с вентральной стороны; и – экз. ПИН, № 5644/810, левая верхнечелюстная кость с  $C^1-M^3$  с окклюзиальной стороны; к–м – экз. ПИН, № 5644/822, правая нижнечелюстная кость с  $C_1-M_3$ : к – с лабиальной стороны, л – с окклюзиальной стороны, м – с лингвальной стороны; н–п – экз. ПИН, № 5644/821, правая нижнечелюстная кость с  $C_1-M_3$ : н – с лабиальной стороны, о – с окклюзиальной стороны, п – с лингвальной стороны; р – экз. ПИН, № 5644/851, левая нижнечелюстная кость без зубов с лабиальной стороны; Россия, Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

восходит ширину в мастоидных отростках. Суставные впадины сравнительно небольшие.

Ростральный отдел черепа массивный (рис. 1а, 1б). Клыки широко расставлены. Носовое вздутие умеренно высокое, короткое, спереди не выступает за край носовой вырезки. Парные сре-

динные вздутия хорошо развиты, но слабо обособлены друг от друга, парные боковые вздутия слабо обозначены. Надглазничные гребни четко выражены, ограниченная ими дистально и латерально ростральная (или лобная) впадина (расположенная позади срединных вздутий) уме-

ренно углубленная. Сагиттальный гребень, тянущийся от места слияния надглазничных гребней к затылку, хорошо развит на всем протяжении и особенно высок на уровне передней части мозговой коробки (рис. 1в, 1г).

Подглазничное отверстие крупное, треугольной формы. Костный мостик, отделяющий подглазничное отверстие от глазницы, очень узкий и тонкий, палочковидный. Мелкое щелевидное слезное отверстие находится в дорсальной основе этого костного мостика, на уровне середины  $M^2$ . Скуловая дуга тонкая, низкая, с очень легким дорсальным изгибом (рис. 1в).

Наименьшее расстояние между наиболее выступающим постеролингвальным краем полки гипокона  $M^2$  и задним краем верхнечелюстной кости примерно равняется ширине полки гипокона  $M^2$  или в полтора-два раза превосходит ее.

Небный мостик сравнительно короткий (длина без переднего выступа и заднего шипа составляет 31–36.5% от длины верхнечелюстного зубного ряда  $C^1-M^3$ ), его передний край находится на уровне паракона, протокона или мезостилиа  $M^1$ , а задний край расположен на уровне мезостилиа, метакона или метастилиа  $M^2$  либо парастилиа  $M^3$ . Хоаны заметно расширены постеролатерально.

На некоторых экземплярах в пределах костного неба сохранились следы мягких тканей, позволяющие реконструировать наличие пяти слегка изогнутых дистально поперечных небных складок (или небных валиков, *plcae palatinae transversae vel rugae palatinae*). Эти следы имеют вид легких субпараллельных углублений, часто подчеркнутых осветлениями на поверхности кости в форме широких субпоперечных полос и более четких тонких линий на месте осевых частей небных валиков (экз. ПИН, №№ 5644/801, 803, 806, 816, 937, 938, 954, 956, 959, 963 и голотип).

На экз. ПИН, № 5644/936 остатки оснований небных складок сохранились в виде светлоокрашенного корковидного рыхловатого непрочного образования на костном небе, с шевронообразными поперечными утолщениями по осевым гребням отдельных валиков (рис. 1д, 2а, 2б). Латеральные края наиболее дистального из идентифицированных небных валиков располагаются у полка гипоконных левого и правого  $M^2$ . Более мезиальные небные складки находятся соответственно на уровне середины  $M^2$ , лингвального промежутка  $M^1/M^2$ , середины  $M^1$  и заднего края  $P^4$ . Очевидно, еще два крупных передних небных валика располагались в пределах твердого неба спереди от небного мостика (валик I между клыками, валик II между противоположными  $P^4$  или промежутками  $C^1/P^4$ ), как у других представителей рода *Rhinolophus* [9, 10]. Таким образом, сохранившиеся на экз. ПИН, № 5644/936 следы от-

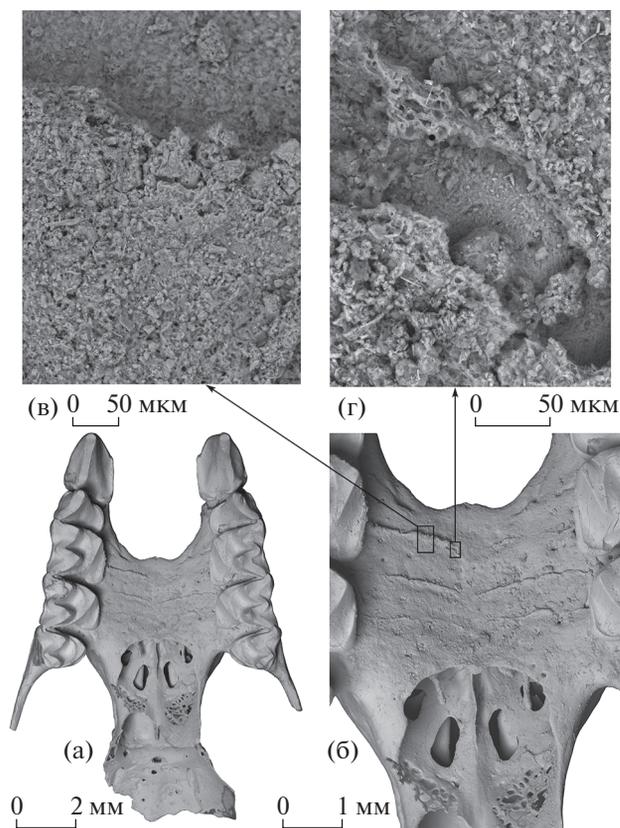
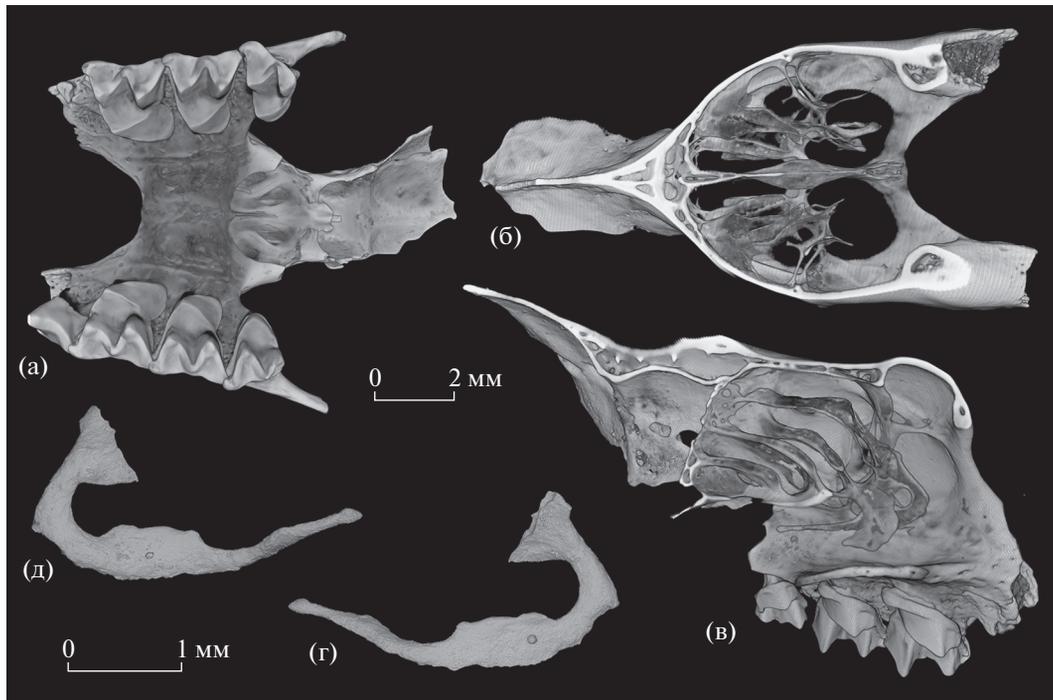


Рис. 2. *Rhinolophus macrorhinus cimmerius* Lopatin, subsp. nov., экз. ПИН, № 5644/936, лицевая часть черепа с правыми и левыми  $C^1$ ,  $P^4-M^3$  с вентральной стороны (СЭМ): а – общий вид; б – костное небо; в – увеличенный фрагмент правой части небного гребня IV; г – увеличенный фрагмент правой части небного гребня IV в области разрушения (видна поверхность кости); Россия, Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

носятся к небным валикам III (между промежутками  $P^4/M^1$ ), IV (между средними частями противоположащих  $M^1$ ), V (между промежутками  $M^1/M^2$ ), VI (между средними частями противоположащих  $M^2$ ) и VII (между полками гипоконных  $M^2$ , у заднего края небного мостика). На экз. ПИН, №№ 5644/803, 816, 938 сохранились следы небных валиков III–VI, на экз. ПИН, № 5644/806 – небных валиков IV–VII, на прочих – только небных валиков V и VI (рис. 1б, 1е–1з).

Изучение корковидных образований, слагающих остатки небных валиков на экз. ПИН, № 5644/936, на сканирующем электронном микроскопе Tescan Vega II ХМУ в ПИН показало их слоисто-комковатую неупорядоченную ячеистую структуру (рис. 2в, 2г). Исследование данного образца методом энергодисперсионной рентгеновской спектроскопии на указанном СЭМ (программное обеспечение INCA 4.14, Oxford Instruments) продемонстрировало отсутствие качествен-



**Рис. 3.** *Rhinolophus macrorhinus cimmerius* Lopatin, subsp. nov., экз. ПИН, № 5644/939, лицевая часть черепа с правыми  $P^4-M^3$  и левыми  $M^1-M^3$ : а – с вентральной стороны; б – томограмма носовой полости, аксиальная проекция (медиальный и латеральный тяжи правого комплекса турбиналий удалены); в – томограмма левой половины носовой полости, сагиттальная проекция (в антеровентральной части комплекса турбиналий видны крупные костные тяжи, более длинный латеральный тяж сильно выступает дистально); г, д – изъятый из носовой полости правый латеральный тяж (СЭМ): г – с латеральной стороны, д – с медиальной стороны; Россия, Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

ных и количественных различий в химическом составе (при преобладании Са, Р и О) между веществом остатков небных валиков и костным веществом других частей черепа. Следует полагать, что описанные остатки небных валиков представляют собой fossilized фрагменты соединительной ткани, слагавшей основания небных валиков при жизни животного [см. 9]. Внешне они соответствуют высохшим морфологическим структурам соединительных тканей твердого неба на черепах современных рукокрылых из остеологических коллекций.

Носовые раковины (турбиналии) внутри носовой полости имеют характерное для *Rhinolophidae* (и уникальное среди *Mammalia*) строение, связанное с назофонацией (испусканием эхолокационных сигналов через ноздри), свойственной этим летучим мышам [11–13]. В антеровентральной части комплекса турбиналий каждой стороны обособлены два резко изогнутых и вытянутых дистально тонких костных тяжа – медиальный и латеральный (рис. 1г, 3). Более длинный латеральный тяж достигает уровня заднего края небного мостика (экз. ПИН, №№ 5644/801, 803, 937, 954), слегка выступает за него (экз. ПИН, №№ 5644/802, 938, 939; рис. 3а) или заметно вы-

ходит за пределы носовой полости и достигает уровня парастилия – паракона  $M^3$  (голотип; рис. 1б) или даже метакона  $M^3$  (экз. ПИН, № 5644/936; рис. 1д, 2а, 2б). Средняя часть горизонтальной порции латерального тяжа расширена дорсовентрально и имеет по одному миниатюрному отверстию на латеральной и медиальной сторонах (рис. 3г, 3д). Медиальный тяж существенно короче латерального и не выходит за край небного мостика (рис. 3в).

Ряд  $C^1-P^4$  по длине в 1.5–1.7 раза уступает ряду  $M^1-M^3$  (рис. 1б, 1д, 1ж, 4а, 4б).

Верхний клык  $C^1$  мощный, высокий, трехгранный, с резкими ребрами и слегка загнутой дистально вершиной (рис. 1в, 1г). Основание коронки трапециевидных очертаний. Лингвальная сторона длиннее лабиальной, прямая, с заметным постеролингвальным выступом. Цингулом непрерывный, его высота положения и толщина изменчивы. На антеролабиальной стороне цингулом резко изогнут в апикальном направлении. Постеролабиальный край основания коронки с глубокой вырезкой, в которой помещается коронка  $P^2$ . Постеролингвальная сторона основания коронки слегка вогнутый (рис. 4а, 4б).

Рудиментарный верхний малый премоляр  $P^2$  однокорневой, с округлой плоской коронкой (рис. 1ж, 1и, 4б). Он смещен к лабиальному краю зубного ряда и не препятствует прямому контакту  $C^1$  и  $P^4$  (хотя обычно между этими зубами сохраняется небольшой промежуток).

Верхний большой премоляр  $P^4$  короткий и широкий, с мелким парастилем, развитым талонном и узким цингулюмом, который существенно расширяется в лингвальной части. Цингулюм прерывается в середине задней стороны основания коронки, на месте отчетливой задней вырезки (рис. 4а, 4б).

Верхние моляры  $M^1$  и  $M^2$  с широкой полкой гипокона, особенно мощной и сильно выступающей постеролингвально на  $M^1$  (рис. 1б, 1д–1з, 2а, 4а, 4б). Прецингулюм короткий и узкий, постцингулюм хорошо развитый. Задняя вырезка неглубокая, но отчетливая.  $M^3$  сравнительно слабо редуцированный, субтреугольный, с крупным парастиллярным выступом. Метастиль отсутствует, метакон хорошо развит. Прецингулюм и постцингулюм рудиментарные, короткие и узкие.

Горизонтальная ветвь нижнечелюстной кости относительно длинная и низкая, с вогнутым вентральным краем и хорошо развитым подбородочным выступом (рис. 1к–1р). Подбородочное отверстие округлое, расположено под  $P_2$ , задней частью  $C_1$  или границей  $C_1/P_2$ . Симфиз достигает уровня задней части  $C_1$ . Нижнечелюстное отверстие крупное, овальное, продольно вытянутое. Восходящая ветвь длинная и низкая. Венечный отросток субтреугольный, по высоте приблизительно равен  $C_1$ . Передний и задний края венечного отростка пологие, вершина слегка загнута назад. Сочленовный отросток длинный, суставной мыщелок широкий. Постдентальная длина нижнечелюстной кости (расстояние от  $M_3$  до заднего края суставного мыщелка) приблизительно равна длине ряда  $M_1$ – $M_3$ . Угловой отросток мощный, длинный и сравнительно широкий, с тупым концом, направлен дистолатерально (рис. 1л, 1о).

Альвеолы двух нижних резцов тесно сближенные (рис. 4в).

Длина ряда  $C_1$ – $P_4$  приблизительно в 1.8–1.9 раза меньше длины ряда  $M_1$ – $M_3$  (рис. 4в, 4г).

Нижний клык  $C_1$  высокий, вертикальный. Основание коронки полукруглое, задний край слегка вогнутый. Цингулид непрерывный, узкий, формирует заметный постеролингвальный выступ.

Нижние малые премоляры представлены  $P_2$  и рудиментарным  $P_3$  (рис. 1к, 1л, 1н, 1о, 4в, 4г). В редких случаях  $P_3$  не развит, его альвеола отсутствует (рис. 1р).

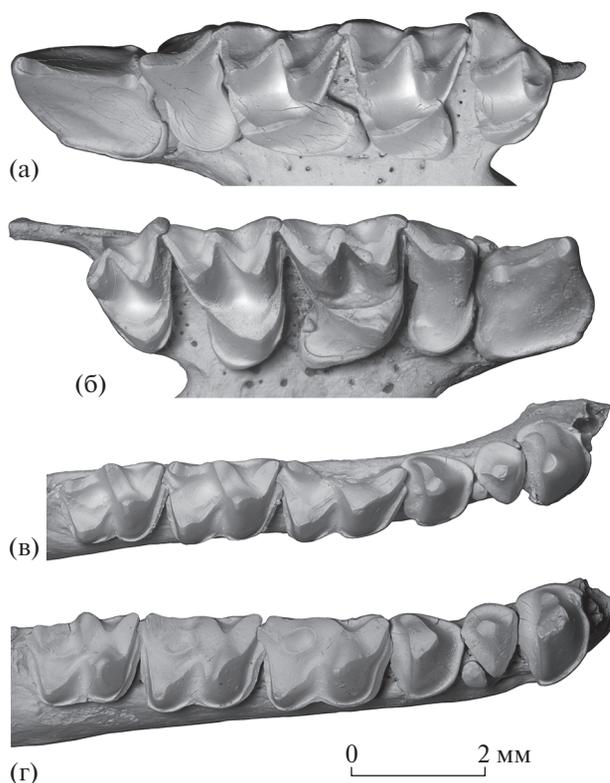


Рис. 4. *Rhinolophus macrorhinus cimmerius* Lopatin, subsp. nov.: а – голотип ПИН, № 5644/940, левые  $C^1$  и  $P^4$ – $M^3$  с окклюзиальной стороны; б – экз. ПИН, № 5644/801, правые  $C^1$ – $M^3$  с окклюзиальной стороны; в – экз. ПИН, № 5644/822, правые  $C_1$ – $M_3$  с окклюзиальной стороны; г – экз. ПИН, № 5644/821, правые  $C_1$ – $M_3$  с окклюзиальной стороны; Россия, Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

$P_2$  низкий, приблизительно вчетверо ниже  $C_1$ . Коронка короткая и широкая, с округло-треугольной окклюзиальной поверхностью (лингвальная сторона заметно длиннее лабиальной) и узким цингулидом по всему основанию коронки.

$P_3$  очень мелкий, однокорневой, столбиковидный, смещен лабиально от оси зубного ряда и не препятствует контакту  $P_2$  и  $P_4$ . Дистально  $P_3$  прилегает к антеролабиальной стороне коронки  $P_4$ , а антеродорсально частично перекрывается задней частью коронки  $P_2$ . Коронка  $P_3$  овальная, поперечно вытянутая. Этот рудиментарный зуб участвует в окклюзии на поздних онтогенетических стадиях, при очень сильном стирании  $P_2$  (рис. 4г).

Нижний большой премоляр  $P_4$  приблизительно вдвое ниже  $C_1$ , но заметно выше остальных нижних зубов. Коронка  $P_4$  трехгранная, с непрерывным узким цингулидом, слабо утолщенным у дистального края.

Нижние моляры никталодонтного типа, с узким непрерывным лабиальным цингулидом.  $M_1$

**Таблица 1.** Размеры (в мм) черепа и верхних зубов *Rhinolophus macrorhinus* Topál, 1963 (*n* – число экземпляров)

Параметры	<i>R. macrorhinus cimmerius</i> subsp. nov.			<i>R. macrorhinus macrorhinus</i> [5, 6]	<i>R. macrorhinus anomalidens</i> [6]
	<i>n</i>	пределы	среднее	голотип	пределы
Длина небного мостика	22	2.45–3.1	2.68	2.8	2.45–2.95
Высота носовой выпуклости	19	3.9–4.3	4.1	4.7	4.4–4.45
Межглазничная ширина	10	2.4–2.9	2.79	3.2	–
Ширина на уровне С <sup>1</sup> –С <sup>1</sup>	4	6.2–6.7	6.5	6.7	7.1–7.3
Ширина на уровне М <sup>2</sup> –М <sup>2</sup>	10	7.9–8.4	8.13	–	–
Ширина на уровне М <sup>3</sup> –М <sup>3</sup>	6	8.2–8.7	8.45	8.7	8.6–8.75
Длина С <sup>1</sup> –М <sup>3</sup>	6	8.2–8.5	8.37	9.2	8.3–8.85
Длина С <sup>1</sup> –Р <sup>4</sup>	8	3.15–3.4	3.29	3.77	3.68–3.91
Длина Р <sup>2</sup> –М <sup>3</sup>	2	6.65–6.7	6.68	–	6.6–7.0
Длина Р <sup>4</sup> –М <sup>3</sup>	18	6.05–6.5	6.29	6.75	6.15–6.7
Длина М <sup>1</sup> –М <sup>3</sup>	26	4.8–5.4	5.19	5.65	4.68–5.49
Наименьшее расстояние между С <sup>1</sup> и Р <sup>4</sup>	7	0.1–0.15	0.11	–	0.14–0.23
Длина С <sup>1</sup>	28	2.0–2.2	2.11	2.4	2.08–2.45
Ширина С <sup>1</sup>	28	1.6–1.9	1.75	1.8	1.72–2.08
Длина Р <sup>2</sup>	3	0.45–0.55	0.48	–	0.25–0.5
Ширина Р <sup>2</sup>	3	0.4–0.5	0.47	–	0.41–0.59
Длина Р <sup>4</sup>	29	1.2–1.4	1.3	–	1.22–1.5
Ширина Р <sup>4</sup>	28	2.1–2.5	2.31	–	2.13–2.54
Длина М <sup>1</sup>	62	1.9–2.2	2.02	2.24	1.9–2.23
Ширина М <sup>1</sup>	60	2.35–2.65	2.49	3.25	2.72–3.32
Длина М <sup>2</sup>	52	1.8–2.15	1.95	2.16	1.72–2.08
Ширина М <sup>2</sup>	51	2.25–2.6	2.46	2.88	2.41–3.0
Длина М <sup>3</sup>	38	1.35–1.6	1.45	1.44	1.18–1.4
Ширина М <sup>3</sup>	38	2.0–2.25	2.11	2.12	2.03–2.31

немного длиннее М<sub>2</sub>, протокристид на М<sub>1</sub> короче и сильнее скошен назад, чем на М<sub>2</sub>. М<sub>3</sub> немного короче М<sub>2</sub>. На М<sub>3</sub> талонид сравнительно узкий, гипоконулид мельче, чем на М<sub>1</sub> и М<sub>2</sub>.

Размеры в мм представлены в табл. 1, 2.

Голотип ПИН, № 5644/940: длина небного мостика – 2.7; высота носового вздутия (от переднего края небного мостика до вершины) – 4.1; межглазничная ширина (в межглазничном сужении) – 2.6; ширина на уровне С<sup>1</sup>–С<sup>1</sup> – 6.7; ширина на уровне М<sup>2</sup>–М<sup>2</sup> – 8.1; ширина на уровне М<sup>3</sup>–М<sup>3</sup> – 8.5; расстояние от середины сагиттального гребня до латерального выступа правой скуловой дуги – 6.4 (реконструированная ширина черепа в скуловых дугах – около 12.5–12.8); ширина черепа в мастоидных отростках – 11.6; длина С<sup>1</sup>–М<sup>3</sup> – 8.45 (dex – правый, sin – левый); длина С<sup>1</sup>–Р<sup>4</sup> –

3.35 (dex, sin); длина Р<sup>4</sup>–М<sup>3</sup> – 6.3 (dex, sin); длина М<sup>1</sup>–М<sup>3</sup> – 5.2 (dex, sin); наименьшее расстояние между С<sup>1</sup> и Р<sup>4</sup> – 0.1 (dex), 0.15 (sin). Отношение длины небного мостика к длине С<sup>1</sup>–М<sup>3</sup> – 0.32; отношение длины М<sup>1</sup>–М<sup>3</sup> к длине С<sup>1</sup>–Р<sup>4</sup> – 1.55. Размеры зубов (L – длина, W – ширина, H – высота): С<sup>1</sup> (dex): L – 2.1; W – 1.75; H – 3.5; С<sup>1</sup> (sin): L – 2.1; W – 1.8; H – 3.5; Р<sup>4</sup> (dex, sin): L – 1.25, W – 2.35; М<sup>1</sup> (dex): L – 2.0, W – 2.45; М<sup>1</sup> (sin): L – 2.05, W – 2.45; М<sup>2</sup> (dex): L – 1.95, W – 2.4; М<sup>2</sup> (sin): L – 2.0, W – 2.4; М<sup>3</sup> (dex): L – 1.5, W – 2.15; М<sup>3</sup> (sin): L – 1.35, W – 2.15.

Экз. ПИН, № 5644/801: длина небного мостика – 2.7; высота носового вздутия – 3.9; межглазничная ширина – 2.9; ширина на уровне С<sup>1</sup>–С<sup>1</sup> – 6.6; ширина на уровне М<sup>2</sup>–М<sup>2</sup> – 8.15; ширина на уровне М<sup>3</sup>–М<sup>3</sup> – 8.6; длина С<sup>1</sup>–М<sup>3</sup> – 8.3 (dex, sin);

**Таблица 2.** Размеры (в мм) нижней челюсти и нижних зубов *Rhinolophus macrorhinus* Topál, 1963 (*n* – число экземпляров)

Параметры	<i>R. macrorhinus cimmerius</i> subsp. nov.			<i>R. macrorhinus anomalidens</i> [6]	<i>R. cf. macrorhinus</i> [7, 8]		
	<i>n</i>	пределы	среднее	пределы	<i>n</i>	пределы	среднее
Длина $C_1-M_3$	4	8.7–9.2	8.85	9.05–9.6	–	–	–
Длина $C_1-P_4$	7	3.0–3.45	3.24	3.36–3.6	2	3.36–3.38	3.37
Длина $P_2-M_3$	7	7.6–8.1	7.84	–	–	–	–
Длина $P_2-P_4$	10	2.0–2.35	2.15	–	–	–	2.36
Длина $P_4-M_3$	28	6.8–7.3	7.03	7.1–7.6	–	–	–
Длина $M_1-M_3$	41	5.7–6.15	5.9	5.71–6.2	2	6.04–6.2	6.12
Длина $C_1$	7	1.2–1.3	1.26	1.5 (голотип)	2	1.3	1.3
Ширина $C_1$	7	1.4–1.6	1.5	1.72 (голотип)	–	–	–
Длина $P_2$	10	0.85–1.0	0.91	0.86–1.0	–	–	–
Ширина $P_2$	9	0.95–1.3	1.13	1.04–1.27	–	–	–
Длина $P_3$	7	0.25–0.38	0.31	–	–	–	–
Ширина $P_3$	7	0.3–0.65	0.42	–	–	–	–
Длина $P_4$	43	1.15–1.4	1.26	1.18–1.45	6	1.36–1.43	1.39
Ширина $P_4$	43	1.15–1.45	1.29	1.13–1.4	6	1.21–1.49	1.34
Длина $M_1$	75	2.05–2.25	2.16	2.0–2.27	5	2.07–2.21	2.17
Ширина талонида $M_1$	71	1.3–1.6	1.45	1.31–1.54	5	1.38–1.58	1.5
Длина $M_2$	68	1.9–2.2	2.0	1.9–2.13	4	2.08–2.1	2.09
Ширина талонида $M_2$	66	1.3–1.6	1.46	1.27–1.54	4	1.41–1.64	1.52
Длина $M_3$	56	1.75–1.95	1.88	1.81–2.03	3	1.93–2.0	1.96
Ширина тригониды $M_3$	57	1.2–1.5	1.35	–	3	1.29–1.41	1.36
Ширина талонида $M_3$	56	1.05–1.3	1.18	1.04–1.27	2	1.14–1.15	1.15
Постдентальная длина	43	5.35–6.15	5.8	–	–	–	–
Высота в венечном отростке	46	3.9–4.4	4.14	4.05–4.36	–	–	–

длина  $C^1-P^4$  – 3.15 (dex, sin); длина  $P^2-M^3$  – 6.7 (dex); длина  $P^4-M^3$  – 6.4 (dex, sin); длина  $M^1-M^3$  – 5.3 (dex, sin). Отношение длины небного мостика к длине  $C^1-M^3$  – 0.325; отношение длины  $M^1-M^3$  к длине  $C^1-P^4$  – 1.68.

Экз. ПИН, № 5644/936: длина небного мостика – 3.1; высота носового вздутия – 4.1; межглазничная ширина – 2.9; ширина на уровне  $C^1-C^1$  – 6.2; ширина на уровне  $M^2-M^2$  – 8.4; ширина на уровне  $M^3-M^3$  – 8.7; длина  $C^1-M^3$  – 8.5 (dex); длина  $C^1-P^4$  – 3.3 (dex); длина  $P^4-M^3$  – 6.45 (dex); длина  $M^1-M^3$  – 5.3 (dex); наименьшее расстояние между  $C^1$  и  $P^4$  – 0.1 (dex). Отношение длины небного мостика к длине  $C^1-M^3$  – 0.365; отношение длины  $M^1-M^3$  к длине  $C^1-P^4$  – 1.61.

Экз. ПИН, № 5644/939: длина небного мостика – 2.7; высота носового вздутия – 4.2; ширина на уровне  $M^2-M^2$  – 8.0; длина  $P^4-M^3$  – 6.35 (dex);

длина  $M^1-M^3$  – 5.3 (dex); длина латерального тяжа антеровентральной турбиналии – 3.1, высота горизонтальной порции латерального тяжа антеровентральной турбиналии – 0.5.

Экз. ПИН, № 5644/821: длина  $C_1-M_3$  – 8.8; длина  $C_1-P_4$  – 3.1; длина  $P_2-M_3$  – 7.6; длина  $P_2-P_4$  – 2.0; длина  $P_4-M_3$  – 6.9; длина  $M_1-M_3$  – 5.7; постдентальная длина – 6.0; высота в венечном отростке – 4.2.

Экз. ПИН, № 5644/822: длина  $C_1-M_3$  – 8.7; длина  $C_1-P_4$  – 3.2; длина  $P_2-M_3$  – 7.7; длина  $P_2-P_4$  – 2.15; длина  $P_4-M_3$  – 6.8; длина  $M_1-M_3$  – 5.8; постдентальная длина – 5.7; высота в венечном отростке – 4.1.

**Изменчивость.** Положение небного мостика относительно верхнего зубного ряда у описываемой формы изменчиво – его передний и задний края находятся соответственно на уровне

паракона  $M^1$  и мезостиля  $M^2$  (экз. ПИН, №№ 5644/815, 938), паракона  $M^1$  и метакона  $M^2$  (экз. ПИН, № 5644/810), протокона  $M^1$  и метакона  $M^2$  (голотип; экз. ПИН, №№ 5644/801–803, 805, 939, 950), мезостиля  $M^1$  и метастыля  $M^2$  (экз. ПИН, №№ 5644/804, 952), протокона  $M^1$  и парастыля  $M^3$  (экз. ПИН, № 5644/936). У современных крупных подковоносов *R. ferrumequinum* (Schreber, 1774) и *R. nippon* Temminck, 1835 передний край небного мостика характеризуется более постоянным положением – немного дистальнее уровня вершины метакона  $M^1$  у *R. ferrumequinum*, на уровне или немного мезиальнее мезостиля  $M^1$  у большинства *R. nippon* [14].

$P_3$  полностью редуцирован (нет альвеолы  $P_3$  между альвеолами  $P_2$  и  $P_4$ ) в двух случаях (экз. ПИН, №№ 5644/849, 851; рис. 1р), тогда как его присутствие наблюдается в 82 случаях (семь экземпляров с сохранившимся  $P_3$ : экз. ПИН, №№ 5644/775, 776, 821, 822, 852, 853, 974; 75 экземпляров – с альвеолой  $P_3$ ), т.е. у 97.6% всех изученных экземпляров.

В материале имеется несколько лишенных корней и не вполне сформированных в основании нестертых коронок нижних моляров ( $M_1$ , экз. ПИН, №№ 5644/916, 945;  $M_2$ , экз. ПИН, №№ 5644/917, 918), которые принадлежали ювенильным особям с еще не прорезавшимися коренными зубами. Обусловленная стиранием онтогенетическая изменчивость зубной системы отражена увеличением площади фасеток стирания и уменьшением высоты зубных бугорков. У наиболее старых особей из-за сильного стирания жевательная поверхность моляров выровнена, высота главных бугорков клыков и больших премоляров заметно уменьшена, малые премоляры также несут следы стирания (рис. 4г).

На экз. ПИН, № 5644/822  $M_1$  частично разрушен – отколота лингвальная стенка коронки на участке от передней части метаконида до середины энтокониды, в результате чего вскрыта полость зуба в области метаконида. Видимо, это прижизненное повреждение, так как поверхность и границы слома заглажены и слегка затерты (рис. 1д, 1м, 4в), что может свидетельствовать о довольно продолжительном функционировании данного зуба после травмы.

Сравнение и замечания. Крупные верхние зубы, сильно развитые полки гипокона  $M^1$ – $M^2$ , относительно длинный и узкий  $M^3$  и степень редукции малых премоляров  $P^2$  и  $P_3$  позволяют отнести раннеплейстоценового крымского подковоноса к виду *R. macrorhinus* – широко распространенному в Центральной и Юго-Восточной Европе в начале плейстоцена представителю крупных подковоносов из группы *R. ferrumequinum* [5–7, 15–17].

Новый подвид отличается от *R. m. macrorhinus* Torál, 1963 из виллафранка Венгрии (Беременд 4) более мелкими размерами, существенно меньшей высотой носовой выпуклости (табл. 1), наличием постеролингвального углубления в основании коронки  $C^1$ , а также заметно большим расстоянием между полкой гипокона  $M^2$  и задним краем верхнечелюстной кости.

Отличия нового подвида от поздневиллафранкского *R. m. anomalidens* Torál, 1979 включают слабее выраженную носовую выпуклость, относительно мелкие верхние и нижние клыки (при сходной величине моляров) и менее редуцированные по длине  $M^3$  (табл. 1, 2). Отношение длины  $M^1$ – $M^3$  к длине  $C^1$ – $P^4$  у *R. m. cimmerius* subsp. nov. (1.47–1.68) существенно выше, чем у *R. m. anomalidens* (~1.3–1.4, см. [6]), как и отношение длины  $M_1$ – $M_3$  к длине  $C_1$ – $P_4$  (1.8–1.9 у крымской формы против ~1.7 у *R. m. anomalidens*).

Описание *R. macrorhinus cimmerius* subsp. nov. является первой регистрацией *Rhinolophus* в раннем плейстоцене Крыма. По ряду зубных признаков (величина клыков, отношение длины  $M^1$ – $M^3$  к длине  $C^1$ – $P^4$ , степень редукции  $M^3$ ) новый подвид менее специализирован, чем *R. m. anomalidens*, что подразумевает его происхождение от более древней формы, морфологически близкой *R. m. macrorhinus*.

Современные подковоносы обитают в тропиках, субтропиках и на юге умеренного пояса Восточного полушария, в разнообразных ландшафтах от пустынь до горных лесов, охотятся на насекомых и других мелких членистоногих поблизости от убежищ. Большой подковонос *R. ferrumequinum* населяет пустынные предгорья и лиственные леса, часто селится в пещерах. Обилие остатков *R. macrorhinus cimmerius* subsp. nov. в нижнеплейстоценовых отложениях пещеры Таврида свидетельствует о теплом климате и наличии как открытых, так и лесных биотопов во времена формирования данного местонахождения.

Материал. Помимо голотипа, из пещеры Таврида (из разных точек и уровней) 227 экземпляров, в том числе фрагменты лицевой части черепов: с правыми  $C^1$ ,  $P^2$ ,  $P^4$ – $M^3$  и левыми  $C^1$ ,  $P^4$ – $M^3$  (экз. ПИН, № 5644/801), с правыми и левыми  $C^1$ ,  $P^4$ – $M^3$  (экз. ПИН, № 5644/936), с левыми  $C^1$ ,  $P^4$ – $M^3$  и правыми  $C^1$ ,  $P^4$ – $M^2$  (экз. ПИН, № 5644/950), с правыми и левыми  $P^4$ – $M^3$  (экз. ПИН, №№ 5644/802, 937, 938), с правыми  $P^4$ – $M^3$  и левыми  $M^1$ – $M^3$  (экз. ПИН, № 5644/939), с левыми  $C^1$ ,  $P^4$ – $M^2$  и правыми  $P^4$ – $M^2$  (экз. ПИН, № 5644/803), без зубов (экз. ПИН, № 5644/951); ростральные фрагменты черепов: с правыми и левыми  $P^4$ – $M^2$  (экз. ПИН, № 5644/952), с правым  $M^1$  и левыми  $M^2$ – $M^3$  (экз. ПИН, №№ 5644/804, 805), с правыми  $M^1$ – $M^3$  (экз. ПИН, № 5644/953),

с правыми  $M^1-M^2$  и фрагментом левого  $P^4$  (экз. ПИН, № 5644/954), с правым  $M^1$  (экз. ПИН, №№ 5644/806, 955), без зубов (экз. ПИН, №№ 5644/807, 808); фрагменты межглазничной части черепов (экз. ПИН, №№ 5644/809, 949); фрагменты верхнечелюстных костей: с обломанным  $S^1$  и целыми  $P^2-M^3$  (экз. ПИН, № 5644/810), с  $S^1$  и  $P^2-M^2$  (экз. ПИН, № 5644/956), с  $P^4-M^3$  (экз. ПИН, №№ 5644/811–813, 941, 942, 957–959), с  $P^4-M^2$  (экз. ПИН, №№ 5644/814–816), с  $P^4-M^1$  (экз. ПИН, № 5644/960), с  $P^4$  (экз. ПИН, №№ 5644/961, 962), с обломанным  $P^4$  (экз. ПИН, № 5644/963), с  $M^1-M^3$  и обломанным  $P^4$  (экз. ПИН, № 5644/771), с  $M^1-M^2$  и обломанным  $P^4$  (экз. ПИН, № 5644/772), с  $M^1$  и обломанным  $P^4$  (экз. ПИН, № 5644/818), с  $M^3$  и обломанным  $P^4$  (экз. ПИН, № 5644/773), с  $M^1-M^3$  (экз. ПИН, №№ 5644/817, 964), с  $M^1-M^2$  (экз. ПИН, № 5644/965), с  $M^1$  (экз. ПИН, № 5644/966), с  $M^2-M^3$  (экз. ПИН, № 5644/967–969), с  $M^2$  (экз. ПИН, №№ 5644/819, 970), с  $M^3$  (экз. ПИН, № 5644/880), без зубов (экз. ПИН, №№ 5644/820, 971–973, 983, 997); полные или почти полные нижнечелюстные кости: с  $S_1, P_2, P_3$  и  $P_4-M_3$  (экз. ПИН, №№ 5644/821, 822, 974), с  $S_1, P_2$  и  $P_4-M_3$  (экз. ПИН, № 5644/823), с  $P_2$  и  $P_4-M_3$  (экз. ПИН, №№ 5644/774, 824, 825), с  $P_3$  и  $P_4-M_3$  (экз. ПИН, №№ 5644/775, 776), с  $P_4-M_3$  (экз. ПИН, №№ 5644/777, 826–831, 833–839, 975–978), с  $M_1-M_3$  (экз. ПИН, №№ 5644/778, 840–846, 979, 980), с  $M_1$  (экз. ПИН, № 5644/981), с  $M_2-M_3$  (экз. ПИН, № 5644/779), без зубов (экз. ПИН, №№ 5644/780, 847–851, 913, 982); фрагменты нижнечелюстных костей: с  $S_1, P_2, P_3$  и  $P_4-M_2$  (экз. ПИН, № 5644/852), с  $S_1, P_2, P_3$  и  $P_4-M_1$  (экз. ПИН, № 5644/853), с  $S_1, P_2$  и  $P_4$  (экз. ПИН, № 5644/984), с  $P_4-M_3$  (экз. ПИН, № 5644/855), с  $P_4-M_2$  (экз. ПИН, № 5644/985), с  $P_4-M_1$  и обломанным  $M_2$  (экз. ПИН, № 5644/904), с  $P_4-M_1$  (экз. ПИН, №№ 5644/781, 856–861, 905, 986, 987), с  $P_4$  (экз. ПИН, №№ 5644/854, 862), с  $M_1-M_3$  и обломанным  $P_4$  (экз. ПИН, № 5644/988), с  $M_1-M_3$  (экз. ПИН, №№ 5644/782, 863), с  $M_1-M_2$  (экз. ПИН, №№ 5644/864–868, 989, 995), с  $M_1$  (экз. ПИН, №№ 5644/783, 869), с  $M_1$  и фрагментом  $M_2$  (экз. ПИН, № 5644/921), с  $M_2-M_3$  (экз. ПИН, №№ 5644/870–875, 877, 878, 990–992), с  $M_2$  (экз. ПИН, №№ 5644/879), с  $M_3$  (экз. ПИН, №№ 5644/881, 993, 994), с основаниями  $M_1-M_3$  (экз. ПИН, № 5644/882), с основаниями  $M_2-M_3$  (экз. ПИН, № 5644/920), без зубов (экз. ПИН, №№ 5644/791–799, 883–888, 912, 996); изолированные зубы (экз. ПИН, №№ 5644/784–790, 800, 832, 847, 876, 889–903, 906–911, 914–919, 922–935, 943–948, 998).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен Д.О. Гимранову (Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН, Екатеринбург) и А.В. Лаврову (ПИН) за сборы материалов в пещере Таврида, С.В. Багирову и Р.А. Ракитову (ПИН) — за помощь в подготовке фотографий, В.С. Лебедеву (Зоологический музей Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, ЗМ МГУ) — за предоставленные для сравнительного изучения материалы по современным рукокрылым из коллекции ЗМ МГУ.

## ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лопатин А.В., Вислобокова И.А., Лавров А.В., и др. Пещера Таврида — новое местонахождение раннеплейстоценовых позвоночных в Крыму // Доклады Академии наук. 2019. Т. 485. № 3. С. 381–385.
2. Лопатин А.В., Тесаков А.С. Раннеплейстоценовая белозубка *Crocidura kornfeldi* (Lipotyphla, Soricidae) из Крыма // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. 2021. Т. 501. № 1. С. 499–504.
3. Topál G., Csorba G. The subspecific division of *Rhinolophus luctus* Temminck, 1835, and the taxonomic status of *R. beddomei* Andersen, 1905 (Mammalia, Chiroptera) // Miscellanea Zoologica Hungarica. 1992. V. 7. P. 101–116.
4. Gunnell G.F., Eiting T.P., Geraads D. New late Pliocene bats (Chiroptera) from Ahl al Oughlam, Morocco // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abh. 2011. V. 260. № 1. P. 55–71.
5. Topál G. Description of a new bat, *Rhinolophus macrorhinus* sp. n. from the Lower Pleistocene of Hungary // Vertebrata Hungarica. 1963. V. 5. № 1–2. P. 219–226.
6. Topál G. Fossil bats of the *Rhinolophus ferrumequinum* group in Hungary (Mammalia: Chiroptera) // Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica. 1979. V. 9. P. 61–101.
7. Wołoszyn B.W. Pliocene and Pleistocene bats of Poland // Acta Palaeontologica Polonica. 1987. V. 32. № 3–4. P. 207–325.
8. Wołoszyn B.W. Microevolutionary trends in Western Palaeartic bats. Case study: microevolutionary trends among bats of *Rhinolophus "ferrumequinum"* group (Mammalia: Chiroptera) // Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa". 2010. V. 53. P. 413–421.
9. Shimizu M., Miyao T. A study of bats. II. The palatal ridges of the bat // Journal of the Faculty of Liberal Arts, Shinshu University. 1967. Pt 2. № 1. P. 1–25.
10. Eisentraut M. Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen // Bonner Zoologische Monographien. 1976. № 8. P. 1–214.

11. Curtis A.A., Simmons N.B. Unique turbinal morphology in horseshoe bats (Chiroptera: Rhinolophidae) // The Anatomical Record. 2017. V. 300. № 2. P. 309–325.
12. Curtis A.A., Smith T.D., Bhatnagar K.P., et al. Maxillo-turbinal aids in nasophonation in horseshoe bats (Chiroptera: Rhinolophidae) // The Anatomical Record. 2020. V. 303. № 1. P. 110–128.
13. Ito K., Tu V.T., Eiting T.P., et al. On the embryonic development of the nasal turbinals and their homology in bats // Frontiers in Cell and Developmental Biology. 2021. V. 9. Art. 613545. P. 1–19.
14. Ikeda Y., Jiang T., Oh H., et al. Geographic variations of skull morphology in the *Rhinolophus ferrumequinum* species complex (Mammalia: Chiroptera) // Zoologischer Anzeiger. 2020. V. 288. P. 125–138.
15. Topál G. Bats from the Lowermost Pleistocene Locality 15 at Beremend, Hungary (Mammalia: Chiroptera) // Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica. 1985. V. 12. P. 51–57.
16. Stormark J.G. Fossil bat fauna (Mammalia: Chiroptera) from Pliocene/Pleistocene localities in Southern Poland // Karst Waters Institute Special Publication. 1996. № 2. P. 43–44.
17. Rosina V.V., Agadjanian A.K., Shunkov M.V. Bats (Chiroptera) and other small mammals (Rodentia, Lagomorpha, Carnivora) from the Pleistocene site Trlica (Montenegro): biostratigraphical and paleoecological implications // Quaternaire. 2016. V. 27. № 4. P. 353–367.

## EARLY PLEISTOCENE HORSESHOE BAT *RHINOLOPHUS MACRORHINUS CIMMERIUS* SUBSP. NOV. (RHINOLOPHIDAE, CHIROPTERA) FROM THE TAURIDA CAVE IN CRIMEA

Academician of the RAS A. V. Lopatin<sup>a, #</sup>

<sup>a</sup> Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

<sup>#</sup> e-mail: alop@paleo.ru

Numerous remains (incomplete skull, cranial and mandibular fragments, and isolated teeth) of a large horseshoe bat of the *Rhinolophus ferrumequinum* group are described from the Lower Pleistocene deposits of the Taurida cave in the central Crimea. They are assigned to *Rhinolophus macrorhinus cimmerius* subsp. nov. In dental characters the new subspecies is less specialized than *R. m. anomalidens* Topál, 1979 from the Late Villafranchian of Central Europe, which implies the origin of the former from an earlier form morphologically close to *R. m. macrorhinus* Topál, 1963. The perfect preservation of the cranial structures made it possible to observe the remnants of the palatal ridges and the morphology of the nasal turbinals of *R. macrorhinus cimmerius* subsp. nov.

**Keywords:** *Rhinolophus macrorhinus*, Rhinolophidae, Chiroptera, Early Pleistocene, Taurida cave, Crimea, palatal ridges, nasal turbinals