

УДК 569.735.5:551.781.43(470.311)

НОВЫЙ ПОДВИД ЕВРОПЕЙСКОГО ВОДЯНОГО БУЙВОЛА (ARTIODACTYLA, BOVIDAE) ИЗ ВЕРХНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА РУССКОЙ РАВНИНЫ

© 2020 г. И. А. Вислобокова^а, *, К. К. Тарасенко^а, А. В. Лопатин^а

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

*e-mail: ivisl@paleo.ru

Поступила в редакцию 04.03.2020 г.

После доработки 06.03.2020 г.

Принята к публикации 06.03.2020 г.

Новый подвид европейского ископаемого буйвола *Bubalus murrensis extremus* описан по почти полному черепу из верхнеплейстоценовых отложений у с. Лукерьино около г. Коломны (Московская обл.). Его возраст (около 12.8 тыс. л. н.) соответствует межстадиальному потеплению аллерёд. Вид был известен только из среднего и низов верхнего плейстоцена Европы. Новые данные позволили уточнить диагноз вида и его распространение.

Ключевые слова: *Bubalus murrensis extremus*, Bovidae, поздний плейстоцен, аллерёд, Московская область, Коломна, Лукерьино, Русская равнина

DOI: 10.31857/S0031031X20060112

ВВЕДЕНИЕ

Присутствие буйволов рода *Bubalus* в плейстоцене Европы известно с конца XIX в. (Rüttimeyer, 1878), но находки их ископаемых остатков в этом регионе до сих пор чрезвычайно редки. В Западной Европе найдены только неполные черепа с роговыми стержнями и несколько фрагментов роговых стержней из межледниковых отложений среднего и, возможно, низов верхнего плейстоцена, в основном, в Рейнской области Германии, но единичные находки известны из Нидерландов, Италии, Франции, Греции и Румынии (Berckhemer, 1927, 1928; Schertz, 1937; Franzen, Koenigswald, 1979; Neuferr, Igel, 1983; Rădulescu, Samson, 1985; Koenigswald, 1986, 2011; Dam et al., 1997; Schreiber, Munk, 2002; Pushkina, 2007; Anzidei et al., 2012; Masini, 2013; Koenigswald et al., 2019). Все остатки принадлежат вымершему европейскому буйволу *Bubalus murrensis* (Berckhemer, 1927). В России ископаемые остатки *Bubalus* были представлены лишь фрагментом рогового стержня из нижнего плейстоцена карьера Цимбал Таманского п-ова (Бурчак-Абрамович, 1952; Бурчак-Абрамович, Векуа, 1980) и фрагментом пястной кости из верхнепалеолитической стоянки Пещера Географического Общества в Приморье (Оводов, 2005).

Впервые присутствие *Bubalus murrensis* на территории России было установлено лишь в 2019 г. (Вислобокова и др., 2020). Уникальный по сохранности практически полный череп взрослого буйвола этого вида был обнаружен нами среди фондовых материалов Коломенского краеведческого музея (ККМ). Этот череп был найден в 1939 г. у с. Лукерьино (Коломенский городской округ, Московская обл.) на р. Коломенке, правом притоке р. Москвы (бассейн р. Волги), в 4.5 км к западу от г. Коломны. Его калиброванный возраст – около 12.8 тыс. л.н., определен на основе радиоуглеродного анализа (¹⁴C) костного коллагена (Вислобокова и др., 2020). Он соответствует последнему межстадиальному потеплению аллерёд позднего плейстоцена.

Изучение этого образца позволило получить новые сведения о строении черепа *Bubalus murrensis* и уточнить видовой диагноз. Морфологические особенности и абсолютный возраст черепа свидетельствуют о том, что буйвол из Лукерьино – представитель самой поздней популяции этого вида, которую мы здесь выделяем в новый подвид. В настоящей статье приведен уточненный диагноз вида, дано описание нового подвида, а также рассмотрены его адаптации и родственные связи.

О Т Р Я Д ARTIODACTYLA

СЕМЕЙСТВО BOVIDAE GRAY, 1821

ПОДСЕМЕЙСТВО BOVINAE GRAY, 1821

Т р и б а Bovini Gray, 1821

Род *Bubalus* Hamilton-Smith, 1827Подрод *Bubalus* Hamilton-Smith, 1827*Bubalus (Bubalus) murrensis* (Berckheimer, 1927)

Buffelus murrensis: Berckheimer, 1927, с. 146, рис. 3, 5 (сверху), табл. 4; 1928, с. 64, рис. 1–3.

Buffelus wankeli: Schertz, 1937, с. 57, табл. 3, фиг. 2, табл. 4, рис. 1–6.

Bubalus murrensis: Franzen, Koenigswald, 1979, с. 253, рис. 1–7, табл. 1, фиг. 1–3; Koenigswald, 1986, с. 312; Koenigswald et al., 2019, с. 85, рис. 1, 4, 5.

Типовой подвид — *Bubalus (Bubalus) murrensis murrensis* (Berckheimer, 1927), средний — верхний плейстоцен Европы, гольштейн — эем, MIS 11, MIS 9 и MIS 5e.

О п и с а н и е (уточненный диагноз, см. также Berckheimer, 1927, 1928). Размеры крупные. Крыша черепа уплощенная или очень слабо выпуклая, часто ругозистая вплоть до надглазничных отверстий. Теменная кость длинная; ее теменная часть образует тупой угол с лобной поверхностью; выйная часть уплощенная или слабовогнутая. Поверхность затылка под затылочным гребнем сильновогнутая, затылочные мышелки выступают назад. Лицевой отдел сравнительно короткий, широкий и низкий. Основания роговых стержней лежат в плоскости лба или близкой к ней и расходятся назад под углом 110° – 130° . Роговые стержни слабоизогнутые и образуют дугу с направленными в стороны, назад и вверх концами; наибольший размах между концами. Стержни короткие, широкие, уплощенные, с тремя килями, плавно суживаются по дуге к концам, лежат в одной плоскости или немного развернуты наружу. Передняя поверхность самая узкая, изогнута наружу. Сечение роговых стержней субтреугольное, на концах может быть округленным.

С о с т а в в и д а. Помимо типового подвида, *B. (B.) murrensis extremus* subsp. nov. из верхов верхнего плейстоцена Европы.

С р а в н е н и е. Отличается от всех остальных видов подрода *Bubalus* формой и положением роговых стержней, а также особенностями строения черепа; от *B. arnee* (Kerr, 1792), в частности, — более высокой постановкой оснований рогов на черепе, строением затылочно-теменной части и затылка, более коротким, широким и низким лицевым отделом.

З а м е ч а н и я. Ф. Беркхемер (Berckheimer, 1927, 1928) выделил вид по почти полному мозговому отделу черепа с роговыми стержнями из Штейнгейма на р. Мурр (Германия) и показал, что строение сошника, соединение алисфеноида с височной частью теменной кости и форма роговых стержней свидетельствуют о родстве этого

вида с азиатскими буйволами. Первоначально вид был отнесен к роду азиатских буйволов *Buffelus Rüttimeyer*, 1865, младшему синониму рода *Bubalus* Hamilton-Smith, 1827 (Pilgrim, 1937, 1939; Hooijer, 1958), который в настоящее время включает всех ископаемых и современных азиатских буйволов. *B. murrensis* отличался от других видов азиатских буйволов тупым углом между плоскостью лба и теменной костью, сильным развитием затылочного гребня, почти полным слиянием верхней поверхности роговых стержней с плоскостью лба, менее широкой дугой, образуемой рогами, менее изогнутыми роговыми стержнями и некоторыми деталями их строения (Berckheimer, 1927, 1928). Э. Шертс (Schertz, 1937) по неполному черепу с частично сохранившимся лицевым отделом из Шёнебека на р. Эльбе (Германия) выделил другой вид, *Buffelus wankeli*. Диагноз этого вида включал следующие признаки: плоский лоб, близко сидящие роговые стержни, верхняя и нижняя поверхности которых вогнуты; узкоэллиптическое сечение в верхней трети и выпуклый передний верхний край в проксимальной части (Schertz, 1937). Кроме того, Шертс сравнил некоторые детали строения черепа буйвола из Шёнебека и современных представителей рода *Bubalus*, в частности, медианный профиль черепа от *nasion* до *linea puchae* и поперечный профиль носовой полости, и подтвердил принадлежность европейских форм к азиатской группе. Д. Францен и В. фон Кёнигсвальд на основании изучения материалов из местонахождений бассейна Верхнего Рейна ревизовали ископаемых буйволов Германии и отнесли их всех к одному виду *B. murrensis*, отметив при этом изменчивость формы сечения роговых стержней, а также медианного профиля черепа у этого вида (Franzen, Koenigswald, 1979, рис. 1–3, 6, 7). Недавний обзор всех находок *B. murrensis* в Европе, в том числе около 20 фрагментов черепов из бассейна Верхнего Рейна, подтвердил значительную изменчивость вида в положении рогов на черепе, их размерах и углах расхождения (Koenigswald et al., 2019, табл. 1, фиг. 1, 4, 5). Наши данные и фотографии голотипа и образцов, присланные из музеев естественной истории Штутгарта (SMNS) и Майнца (NHMMZ), позволили выяснить изменчивость важных признаков строения черепа (уплощенность или слабая вздутость крыши, степень наклона и длина выйной части теменной кости).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний — верхний плейстоцен Европы.

Bubalus (Bubalus) murrensis murrensis (Berckheimer, 1927)

Голотип — Государственный музей естественной истории, г. Штутгарт, SMNS, № 15790, часть черепа с роговыми стержнями, изображен Беркхемером (Berckheimer, 1927, табл. 4, фиг. 1–3);

Германия, местонахождение Штейнгейм на р. Мурр около Штутгарта; средний плейстоцен, гольтштейн, MIS 11 или MIS 9, “антиквусовые слои” (“antiquus-Schotter”).

Описание. Размеры крупные. Роговые стержни лежат в одной плоскости (в плоскости лба или близкой к ней).

Размеры в мм. Длина роговых стержней по выпуклому краю (L) – до 650; размах – до 1000; продольный (DAP) и поперечный (DT) диаметры основания роговых стержней – 130–173 и 82–140.

Голотип: длина мозгового отдела – ок. 430; высота затылка – 100; наибольшая ширина затылка – ок. 260; ширина черепа у заднего края орбит – 230; длина роговых стержней по выпуклому краю (L) – 460 и 510; размах – 840; продольный (DAP) и поперечный (DT) диаметры основания правого рогового стержня – 13.3 и 9.3 (по Verckhemer, 1927); индексы: DAP/L – 26, DAP/DT – 143.

Распространение. Средний – низы верхнего плейстоцена Европы.

Материал. Кроме голотипа, неполные черепа и фрагменты роговых стержней из музеев естественной истории Майнца, Билефельда, Карлсруэ, Мюнстера и других коллекций (см. Koenigswald et al., 2019).

***Bubalus (Bubalus) murrensis extremus* Vislobokova, Tarasenko et Lopatin, subsp. nov.**

Табл. XI, XII (см. вклейку)

Bubalus murrensis: Вислобокова и др., 2020, с. 125, рис. 1.

Название подвида *extremus* *лат.* – крайний, самый дальний, последний; указывает на область распространения этого животного по отношению к основному известному ареалу вида.

Голотип – КKM, № 23, череп с правым роговым стержнем и основанием левого стержня, с неполными зубными рядами, включающими правые P4–M3 и левые M1–M3; Россия, Московская обл., Лукерьино на р. Коломенке (бассейн р. Волги); верхи верхнего плейстоцена.

Описание. Крыша черепа уплощенная, слабовыпуклая в межроговой части, длинная и широкая; ее длина от акрокранион до nasion превосходит ширину в сужении за орбитами. Лобно-носовой шов лежит на уровне линии, соединяющей передние края орбит; в средней части он округлен. Теменная кость длинная; длина planum parietale чуть меньше 1/4 длины крыши черепа от акрокранион до nasion, а длина planum nuchale равна примерно 2/3 высоты затылочной поверхности от opisthokranion до lambda. Planum parietale треугольная, слабовыпуклая, лежит под углом 135° к лобной поверхности. Planum nuchale трапециевидной формы, слабовогнутая. Угол между planum parietale и planum nuchale около 130°. Вогнутая линия перегиба между planum parietale и

planum nuchale переходит в задний киль рогового стержня. В середине лобной поверхности на уровне заднего края орбит присутствует слабо выраженный впадина; между ней и sulci supraorbitales лежат косые, слабо вздутые валики. От foramen supraorbitale к латеральному отростку носовой кости идет широкий сосудистый желоб, лобная кость между ним и слезнолобным швом сильно вздута. Линия медианного профиля от nasion до linea nuchae в целом похожа на таковую экземпляра из Шёнебека (см. Schertz, 1937, с. 65, рис. 3, В.в.), с наибольшим подъемом в межроговой области, выраженным перегибом между лобной и затылочной поверхностями и вогнутой planum nuchale. Вогнутость planum nuchale видна и на черепе из Вольфсхелена Рейнского бассейна (см. Koenigswald, 1986, рис. 1b, 3), а также экз. NHMMZ, № PW 1983/103 и PW 1995/65 из Аеха. Как и у голотипа вида, ругозистость оснований роговых стержней и крыши черепа протягивается вплоть до надглазничных отверстий, перекрытых сверху.

Затылок широкий, его наибольшая ширина в области мастоидных отростков, processus mastoidei, почти в 2.5 раза превосходит высоту от opisthion до lambda. Как и у голотипа вида, поверхность затылочной кости под затылочным гребнем и выйной линией вогнута сильно и затем переходит в наклонную по направлению к выступающим назад затылочным мышцелкам, сравнительно небольшим и косо поставленным. Затылочное предбугорье, protuberantia occipitalis externa, короткое. Ямки для столбиковой части выйной связки по бокам от него широкие. Яремные отростки, processus jugulares, довольно короткие, сильно утолщенные, заостренные к концам и слабо загнутые медиально; их концы в сечении субокруглые. Почти всю вентральную поверхность яремного отростка занимает углубление (для m. digastricus) с нависающим острым латеральным краем, который антеромедиально переходит в хорошо выраженный гребень у sutura occipitomastoidea. Этот гребень разделяет борозды для n. facialis и сосудов, выходящих из foramen stylomastoideum; одна из них направляется на яремный отросток, а другая на мастоидный отросток. Такое же строение хорошо заметно на образце из Полледары (Италия) (Anzidei et al., 2012, рис. 9).

Basioccipitale удлиненное, почти треугольной формы, с парными крупными tubercula muscularia и небольшими, узкими и низкими tubercula pharyngeae. Угол между осями basioccipitale и basisphenoideum, как и у буйвола из Штейнгейма, меньше, чем у B. arnee. Foramen ovale большое, сужено кзади. Основание processus pterygoideus широкое, нижний край отростка плавно наклонен вперед (в отличие от такового у B. arnee). Область прикрепления m. pterygoideus lateralis et medialis обширная.

Височные ямки, *fossae temporales*, длинные, с заметно выгнутым назад задним краем. Они сильно углублены у затылочного гребня и под височной линией теменной кости, а также над височным гребнем, что говорит о хорошем развитии *m. temporalis*. *Linea temporalis* утолщенная, нависает над *fossa temporalis*, слита с *crista occipitalis*, проходит под основанием рогового стержня и затем продолжается гребнем скулового отростка лобной кости. Внутренние стенки *fossae temporales* слабо наклонены внутрь. Как и у голотипа вида, дорсальный отросток крыла клиновидной кости (алисфеноида) позади крыловидного гребня (*crista pterygoidea*) соединяется с височной пластинкой теменной кости, *planum temporale*. Характерные особенности соединения костей в этой области хорошо видны и на черепе молодого буйвола, экз. NHMMZ, № PW 2004/54.

Барабанная часть височной кости, *pars tympanica*, по положению и размерам барабанного пузыря, *bulla tympanica*, и наружного слухового прохода, *meatus acusticus externus*, соответствуют структурам, частично сохранившимся у голотипа вида. *Bullae* крупные, удлиненные, слабоизогнутые, с перегородками (*septi bullae*); они довольно сильно вздуты в медиальной части (на уровне и впереди *vagina processus styloidei*), с двумя мышечными отростками, *processus musculares*; один из них, крупный и уплощенный, находится на переднем конце *bulla*, а другой, небольшой и заостренный, у латерального края *bulla*. *Vagina processus styloidei* большая, круглая. *Meatus acusticus externus* чуть короче *bulla*; он сильно уплощен, немного скошен назад и образует с продольной осью черепа угол около 80° .

Суставная поверхность скулового отростка височной кости, *facies articularis*, широкая; нижнечелюстная ямка, *fossa mandibularis*, обширная. Такое строение позволяет боковые и переднезадние движения нижней челюсти.

Орбиты, как и на черепе из Шёнебека, слабо выступающие, открываются в стороны и немного вперед. Ось орбиты (между центром *aditus orbitae* и центром *foramen orbitotundum*) образует с продольной осью черепа угол около 40° , а переднезадняя ось орбиты образует с продольной осью черепа угол около 20° (примерно как и у голотипа вида). Подглазничный край, *margo infraorbitalis*, выступает сильнее, чем надглазничный, *margo supraorbitalis*; вентральная стенка, *ragies ventralis*, образованная скуловой костью, широкая.

Лицевой отдел относительно короткий, низкий и широкий. Расстояние от нижнего края орбиты до края альвеолы М3 чуть больше длины М1–М3. Лицевой гребень, *crista facialis*, впереди *margo infraorbitalis* резкий. Мощная шероховатость для *m. masseter* протягивается от *crista facialis* через широкий подглазничный край, образо-

ванный *os zygomaticum*, к концу ее *processus temporalis* на скуловой дуге. Низкий и широкий *tuber faciale* расположен на уровне Р3 и Р4. Подглазничное отверстие, *foramen infraorbitale*, небольшое, лежит на уровне переднего края Р2. Верхнечелюстной бугор, *tuber maxillae*, позади М3 хорошо развит. Слезные кости длинные и узкие. Носовые кости, *ossa nasalia*, широкие, уплощенные и утолщенные, расширены спереди (на уровне носорезцовой вырезки, *incisura nasoincisiva*) немного больше, чем сзади. На переднем конце *ossa nasalia* несут по два примерно равных по ширине отростка (их концы обломаны) и дополнительные боковые лопасти. Резцовые кости, *ossa incisiva*, имеют на передненаружном крае небольшие лопастеобразные выросты, обычно хорошо развитые у травоядных (грассифагов). Носовой отросток резцовой кости, *processus nasalis*, длинный, протягивается примерно до половины длины носовой кости и заострен на конце. Костное небо, *palatum osseum*, широкое и длинное; его задний край (точка *staphylion*) лежит позади линии, соединяющей задние края зубных рядов (на расстоянии чуть больше длины М3). Полость носа, *cavum nasi*, низкая и широкая. Поперечный профиль носовой полости и костного входа в нос, *apertura nasi ossea*, близки к таковым черепа из Шёнебека (см. Schertz, 1937, рис. 6, табл. 3, фиг. 2). Хоаны широкие и сравнительно низкие, расширены книзу (крылья развернуты наружу). Как у всех представителей *Vubalus*, они полностью разделены сошником, сращенным со всеми костями *palatum osseum*. Сзади *vomer* соединяется с *laminae horizontales* небных костей и с вентральной поверхностью *basisphenoideum*.

Основания роговых стержней расходятся в плоскости лобных костей под углом около 120° и почти слиты с ними. Правый роговой стержень слабоизогнутый, короткий и широкий, с тремя килями, слабо сужен к концу. Он направлен назад и в сторону, немного развернут наружу и в средней части опущен примерно до уровня скуловой дуги. У него узкая передняя и широкие, уплощенные, частично слабоогнутые нижняя и верхняя поверхности; сечение субтреугольное. Индекс рогового стержня близок к таковому голотипа вида, но стержень менее сужен к заднему килю и почти в два раза короче. Конец рогового стержня притуплен, как и у голотипа; его меньшая часть обломана и, вероятно, он мог быть чуть заострен у заднего края. На некоторых образцах из музеев Европы концы роговых стержней реставрированы как сильно заостренные, возможно, по аналогии с современными буйволами.

Щечные зубы довольно мелкие, слабо сужены к жевательной поверхности. Коронки моляров сравнительно узкие (их длина больше ширины), с округленными параконом и метаконом, тонкими парастилем и метастилем, сравнительно слабым

мезостилем и крупным энтостилем. На М1 и М2 энтостиль образует длинную петлю, концы которой сливаются с эмалью лингвальных полулуний. На М3 энтостиль лишь немного затронут стиранием, парастиль отогнут вперед, а метастиль сильно развит и отогнут назад. Долинки сложной конфигурации, с частично складчатой эмалью. Мощный цемент покрывал почти всю буккальную поверхность зубов. На лингвальной поверхности он, по-видимому, был развит слабее.

Размеры в мм, индексы в %. Череп: основная длина (basion—prosthion) — 460; длина мозгового отдела (basion—nasion) — 242; длина лицевого отдела (nasion—prosthion) — 261.5, наибольшая ширина затылка (otion—otion) — 216; высота затылка — 126 (basion—lambda), 87 (opisthion—lambda); длина крыши черепа (akrokranion—nasion) — 201; длина planum parietale теменной кости (akrokranion—bregma) — 46; длина planum nuchale теменной кости (lambda—akrokranion) — 54; наименьшая ширина между височными впадинами (euryon—euryon) — 105; ширина затылочных мышечков — 90; ширина в сужении за орбитами — 176, ширина у заднего края орбит (ectorbitale—ectorbitale) — 210.5, ширина у переднего края орбит — 155; ширина у tuber faciale — 143.5; ширина на уровне носорезцовой вырезки — 95; длина носовой кости (nasion—rhinion) — чуть больше 171; ширина неба между P2 — 78 (с щелью), между M3 — 86; длина неба (prosthion—staphylion) — ок. 312; длина костного входа в нос (rhinion—prosthion) — 90; его ширина и высота на уровне носорезцовой вырезки — 65 × 50; ширина и высота хоан — 49 × 56. Индексы: лобный (ect—ect/akrokranion—nasion) — 104.73; затылка (opisthion—lambda/otion—otion) — 38.43; длины planum nuchale (lambda—akrokranion/opisthion—lambda) — 62.07; длины лицевого отдела (nasion—prosthion/basion—prosthion) — 56.85.

Правый роговой стержень: L — ок. 300; диаметры основания (DAP × DT) — 90 × 53; вычисленное расстояние между концами роговых стержней — ок. 440. Индексы: DAP/L — 30, DAP/DT — 170.

Длина зубных рядов: P2—M3 — 136 и P2—P4 — 57 (правый, по альвеолам); длина M1—M3 — 80 (правый) и 80.8 (левый); длина и ширина (L × W) зубов: P4 — 17 × 17, M1 — 25 × 23, M2 — 26.8 × 21, M3 — 29.4 × 18 (правые); M1 — 26 × 22.5, M2 — 26 × 20.5, M3 — 30 × 18.5 (левые).

С р а в н е н и е. От типового подвида отличается меньшими размерами черепа и роговых стержней, более короткой выйной частью теменной кости, а также некоторым опусканием и разворотом роговых стержней наружу.

З а м е ч а н и я. Положение роговых стержней у буйволов зависит от степени пневматизации костей крыши черепа и особенностей лобного синуса, а также от биомеханики системы “черепа—рога”.

Оно меняется в онтогенезе и филогенезе. Размеры лобного синуса у представителей семейства Bovidae коррелируют с размерами лобной кости и зависят от количества костей, доступных для пневматизации в соответствии с механическими нагрузками (Farke, 2010). Особенности развития лобного синуса и пневматизации костей черепа у *Bubalus murrensis* требуют особого изучения, но связанные с ними признаки морфологии черепа важны для филогении и систематики буйволов.

У *B. murrensis murrensis* положение роговых стержней относительно крыши черепа, степень уплощенности крыши черепа, а также угол наклона и длина planum nuchale были переменными. Значительная внутривидовая изменчивость выявляется на материалах из Аеха (Германия). Так, у экз. NHMMZ, № PW 1995/65 основания роговых стержней широко расставлены, как у голотипа, но в отличие от него слегка отклонены вниз, крыша черепа между рогами слабовыпуклая. У экз. NHMMZ, № PW 1983/103 роговые стержни сближены, крыша черепа уплощенная (слабовогнутая). При этом в целом у *B. murrensis murrensis* роговые стержни были не отклонены или слабо отклонены от плоскости лба, а длина и наклон planum nuchale больше, чем у *B. murrensis extremus subsp. nov.*

Положение роговых стержней и особенности затылочно-теменной части черепа у *B. murrensis extremus subsp. nov.* отражают более высокую стадию эволюционного развития по сравнению с *B. murrensis murrensis*. Этот подвид, вероятно, был поздним дериватом от общей с *B. murrensis murrensis* линии, в основании которой стоял *B. platyceros* Lydekker, 1877 (= *B. sivalensis* Rüttimeyer, 1878) из нижнего плейстоцена Верхних Сиваликов Индии. Морфология черепа из Лукерьино подтверждает выявленное ранее (см. Berckhemer, 1927, 1928; Pilgrim, 1947; Koenigswald, 1986) наибольшее сходство *B. murrensis* с *B. platyceros*. Тип постановки рогов и значительная длина planum parietale теменной кости свидетельствуют о более раннем ответвлении линии *B. platyceros* — *B. murrensis* от общего ствола, по сравнению с линией *B. agnee*. Особенности пневматизации черепа в значительной мере обусловлены положением роговых стержней у предковых форм. В линии *B. platyceros* — *B. murrensis* (с исходным положением оснований роговых стержней в плоскости лба и их направлением назад и в стороны) межроговая часть черепа остается почти плоской, а затылочная и теменная кости подверглись сильной пневматизации. В линии *B. palaeoindicus* — *B. agnee* (с исходным положением оснований роговых стержней ниже плоскости лба и их направлением больше в стороны) шло большее усиление лобного синуса в межроговой части крыши черепа при меньшей пневматизации костей затылка (см. Alsafy et al., 2013, рис. 12d).

В отличие от *B. agnee*, эволюция *B. murrensis* была связана, в основном, с южными районами Западной Палеарктики и протекала в русле фаунистических преобразований на этих территориях (с общим трендом глобального понижения температуры). Помимо биомеханических закономерностей, в эволюционных изменениях черепа, рогов и зубной системы проявились и экологические аспекты, связанные с адаптацией к среде обитания. Форма и постановка рогов, хорошее прямое и боковое зрение и хороший слух указывают на то, что *B. murrensis extremus subsp. nov.* мог быть обитателем разреженных лесов или экотонных на границах лесов и более открытых пространств по краям водоемов. Сравнительно небольшой объем носовой полости, как у *B. murrensis murrensis*, характеризует его как довольно теплолюбивую форму, но более широкие, чем у *B. agnee*, хоаны говорят об адаптации к умеренному климату. Судя по довольно короткому лицевому отделу при мощном развитии жевательных мышц, относительно небольшой высоте верхней челюсти, особенностям зубной системы и резцовой кости, *B. murrensis extremus subsp. nov.*, скорее всего, был смешанным, в большей мере приспособленным к браунингу, но также с выраженными адаптациями к грейзингу. Особенности строения затылка (выступление затылочных мышц назад, слабое затылочное предбугорье) также говорят о режиме питания, не связанном с постоянным опусканием и подъемом головы, характерным для грейзеров. Характер мест прикрепления связок и мышц на затылке и основании черепа предполагает, что по положению головы и движениям этот буйвол был ближе к браузерам. В его рацион, наряду с водной и околоводной растительностью, могли входить листва и ветви древесных и кустарниковых растений, а также травы.

М а т е р и а л. Голотип.

* * *

Находка практически полного черепа *Bubalus murrensis* в России представляет особую ценность для уточнения морфологии и родственных связей ископаемых европейских буйволов. Морфологические особенности и остеометрические данные черепа из Лукерьино позволили выделить новый подвид европейского водяного буйвола, обитавшего в конце плейстоцена на Восточно-Европейской (Русской) равнине во время последнего крупного глобального потепления позднего плейстоцена.

Несмотря на значительный прогресс в изучении исторического развития буйволов рода *Bubalus* в последнее десятилетие, картина их филогенетических связей и путей расселения по-прежнему остается недостаточно ясной и требует

дальнейшего изучения, но ее анализ выходит за рамки нашей статьи. Полученные нами данные могут быть полезны для дальнейшего ее уточнения.

Авторы благодарны сотрудникам ККМ за возможность изучения черепа буйвола из Лукерьино и Э.П. Зазовской за помощь в определении его абсолютного возраста, проф. В. фон Кёнигсвальду, д-ру Р. Циглеру и д-ру М. Айглсторфер за предоставленные материалы и фотографии *B. murrensis*, а также проф. А. Листеру за обсуждение находки. Радиоуглеродное датирование образцов проведено ЦКП “Лаборатория радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии” Института географии РАН и центра изотопных исследований Университета Джорджии (Атланта, США).

Работа частично выполнена за счет средств Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов”, при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект 18-74-10081 “Эволюция сообществ позвоночных в позднем кайнозое Восточной Европы”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурчак-Абрамович Н.И.* Находка ископаемого буйвола (*Bubalus* sp.) на Кавказе // Изв. АН АЗССР. 1952. № 2. С. 63–75.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Векуа А.К.* Палеобиологическая история позднекайнозойских быков Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1980. 104 с.
- Вислобокова И.А., Тарасенко К.К., Лопатин А.В.* Первая находка европейского буйвола *Bubalus murrensis* (*Artiodactyla*, *Bovidae*) в плейстоцене Русской Равнины // Докл. Акад. наук. 2020. Т. 491. С. 125–129.
- Оводов Н.Д.* Буйвол (*Bubalus* sp.) в палеолите Приморья на фоне палеофаунистических идей // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Часть I. Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2005. С. 173–180.
- Alsafy M.A.M., El-Gendy S.A.A., El Sharaby A.A.* Anatomic reference for computed tomography of paranasal sinuses and their communication in the Egyptian buffalo (*Bubalus bubalis*) // *Anat. Histol. Embryol.* 2013. V. 42. P. 220–231.
- Anzidei A.P., Bulgarelli G.M., Catalano P. et al.* Ongoing research at the late Middle Pleistocene site of La Polledrara di Cekanibbio (central Italy), with emphasis on human-elephant relationships // *Quatern. Intern.* 2012. V. 255. P. 171–187.
- Berckhemer F.* *Buffelus murrensis* n. sp. Ein diluvialer Büffelschädel von Steinheim a.d. Murr // *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.* 1927. Bd 83. S. 146–158.
- Berckhemer F.* Ein Büffelfund aus den diluvialen Schottern von Steinheim a. d. Murr // *Paläontol. Z.* 1928. Bd 10. S. 64–67.
- Dam I. van, Mol D., Vos J. de, Reumer J.W.F.* De eerste vondts van de Europese waterbuffel, *Bubalus murrensis* (Berckhemer, 1927) in Nederland // *Cranium.* 1997. V. 14. P. 49–54.
- Farke A.D.* Evolution and functional morphology of the frontal sinuses in *Bovidae* (Mammalia: *Artiodactyla*), and

- implications for the evolution of cranial pneumaticity // Zool. J. Linn. Soc. 2010. V. 159. P. 988–1014.
- Franzen J.L., Koenigswald W. von. Erste Funde vom Wasserbüffel (*Bubalus murrensis*) aus pleistozänen Schottern des nördlichen Oberrhein-Grabens // Senckenb. Lethaea. 1979. V. 60. № 1/3. S. 253–263.
- Hooijer D.A. Fossil Bovidae from the Malay Archipelago and the Punjab // Zool. Verh. Museum Leiden. 1958. V. 38. P. 1–112.
- Koenigswald W. von. Beziehungen des pleistozänen Wasserbüffels (*Bubalus murrensis*) aus Europa zu den asiatischen Wasserbüffeln // Z. Säugetierkunde. 1986. Bd 51. S. 312–323.
- Koenigswald W. von. Mammalian faunas from the interglacial periods in Central Europe and their stratigraphic correlation // The climate of past interglacials / Eds F. Sirocko, M. Claussen, M.F. Sanchez Goci, T. Litt. Amsterdam: Elsevier, 2006. P. 445–454.
- Koenigswald W. von. Discontinuities in the faunal assemblages and early human populations of Central and Western Europe during the Middle and Late Pleistocene // Continuity and discontinuity in the peopling of Europe: one hundred fifty years of Neanderthal study / Eds Condemi S., Weniger G.-C. Dordrecht: Springer, 2011. P. 101–112.
- Koenigswald W. von, Schwermann A.H., Keiter M., Menger F. First evidence of Pleistocene *Bubalus murrensis* in France and the stratigraphic occurrences of *Bubalus* in Europe // Quatern. Intern. 2019. V. 522. P. 85–93.
- Masini F., Palombo M.R., Rozzi R. A reappraisal of the Early to Middle Pleistocene Italian Bovidae // Quatern. Intern. 2013. V. 288. P. 45–62.
- Neuferr F.O., Igel W. Ein Wasserbüffel-Fund aus pleistozänen Schottern bei Eich (nördlicher Oberrheingraben) // Mainzer Naturwiss. Arch. 1983. Bd 21. S. 187–197.
- Pilgrim G.E. Siwalik antelopes and oxen in the American Museum of Natural History // Bull. Amer. Museum Natur. Hist. 1937. V. 72. P. 729–874.
- Pilgrim G.E. The fossil Bovidae of India // Mem. Geol. Surv. Ind. N. S. 1939. V. 26. № 1. P. 1–356.
- Pilgrim G.E. The evolution of the buffaloes, oxen, sheep, and goats // J. Linn. Soc. Zool. 1947. V. 41. P. 272–286.
- Pushkina D. The Pleistocene easternmost distribution in Eurasia of the species associated with the Eemian *Palaeoloxodon antiquus* assemblage // Mammal Rev. 2007. V. 37. P. 224–245.
- Rădulescu C., Samson P. Pliocene and Pleistocene mammalian biostratigraphy in Southeastern Transylvania (Romania) // Trav. Inst. Spéol. “Emile Racovitza”. 1985. V. 24. P. 85–95.
- Rüttimeyer L. Überreste von Buffeln (*Bubalus*) aus quartären Ablagerungen in Europe // Verhandl. D. Naturf. Ges. Basel. 1878. Bd 6. P. 320–322.
- Schertz E. Ein neuer Wasserbüffel aus dem Diluvium Mitteldeutschlands (*Buffelus wanckeli* nov. spec.) // Paläontol. Z. 1937. Bd 19. S. 57–72.
- Schreiber H.D., Munk W. Ein Schädelfragment von *Bubalus murrensis* (Berckhemer, 1927 (Mammalia, Bovinae)) aus dem Pleistozän von Bruchsal-Büchenau (NO-Karlsruhe, Baden-Württemberg) // N. Jb. Geol. Paläontol. Mh. 2002. V. 12. P. 737–748.

Объяснение к таблице XI

Фиг. 1–7. *Bubalus murrensis extremus* subsp. nov., голотип ККМ, № 23: череп с латеральной (1, 2), дорсальной (3, 4), вентральной (5) и затылочной (6, 7) сторон; Россия, Московская обл., с. Лукерьино на р. Коломенке близ Коломны; верхний плейстоцен. Масштабная линейка 5 см.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–9. *Bubalus murrensis extremus* subsp. nov., голотип ККМ, № 23: 1, 2 – основание черепа; 3 – череп спереди; 4 – хоаны; 5–7 – роstralная часть черепа с латеральной (5), дорсальной (6) и вентральной (7) сторон; 8 – правый зубной ряд P4–M3 с буккальной (8а), лингвальной (8б) и окклюзиальной (8в) сторон; 9 – левый зубной ряд M1–M3 с окклюзиальной стороны; Россия, Московская обл., с. Лукерьино на р. Коломенке близ Коломны; верхний плейстоцен. Масштабная линейка 2.5 см.

The New Subspecies of European Water Buffalo (*Artiodactyla*, Bovidae) from the Upper Pleistocene of the Russian Plain

I. A. Vislobokova, K. K. Tarasenko, A. V. Lopatin

The new subspecies of the European fossil water buffalo, *Bubalus murrensis extremus*, is described by the almost complete skull from the Upper Pleistocene deposits at the Lukerino village near the city of Kolomna (Moscow Region). The fossil refers to the Allerød interstadial (its age is 12800 cal. kyr). The species was known only from the Middle and early Late Pleistocene of Europe. The diagnosis and distribution of the species have been clarified.

Keywords: *Bubalus murrensis extremus*, Bovidae, Upper Pleistocene, Allerød, Moscow Region, Kolomna, Lukerino, Russian Plain



