

УДК 569.324.3:551.793(477.75)

**ДИКОБРАЗ *Hystrix (Acanthion) vinogradovi*
(RODENTIA, HYSTRICIDAE) ИЗ РАННЕПЛЕЙСТОЦЕНОВОГО
МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ТАВРИДА В КРЫМУ**

Академик РАН А. В. Лопатин^{1,2,*}

Поступило 05.03.2019 г.

Изучение остатков дикобразов (фрагменты верхних и нижних челюстей, изолированные зубы, фрагмент плечевой кости) из нижнеплейстоценовых отложений открытой в 2018 г. карстовой пещеры Таврида в центральном Крыму (Белогорский район, пос. Зуя) показало их принадлежность *Hystrix (Acanthion) vinogradovi* Argypulo, 1941. Этот вид довольно обычен в плейстоцене Евразии, а в Крыму ранее был описан лишь по нескольким изолированным зубам из нижнего плейстоцена м. Тарханкут.

Ключевые слова: *Hystrix vinogradovi*, дикобразы, Hystricidae, ранний плейстоцен, Крым, пещера Таврида.

DOI: <https://doi.org/10.31857/S0869-56524866756-762>

В 2018 г. в Крыму при прокладке новой федеральной автотрассы «Таврида», примерно в 15 км к востоку от г. Симферополя (Белогорский район, пос. Зуя), была открыта большая карстовая пещера, в которой обнаружено множество костей раннеплейстоценовых позвоночных (возраст 1,8–1,5 млн лет) [1].

Среди остатков млекопитающих представлены фрагменты челюстей, изолированные зубы и фрагменты посткраниального скелета мелкого дикобраза *Hystrix (Acanthion) vinogradovi* Argypulo, 1941 [1]. Этот вид был широко распространён в плейстоцене Евразии [2–4], но в Крыму ранее был описан лишь по трём изолированным верхним молярам одной особи из раннеплейстоценового местонахождения на м. Тарханкут [3, 5].

По строению черепа [3] и зубов [6] дикобраз Виноградова сходен с современным малайским дикобразом *H. (Acanthion) brachyura* L., 1758, что позволило рассматривать его в качестве подвида *H. (A.) brachyura vinogradovi* [3] или просто синонимизировать с *H. (A.) brachyura* [6]. Однако до получения результатов палеогенетических исследований правильнее сохранять за *H. (A.) vinogradovi*, известным с раннего плейстоцена, статус самостоятельного вида.

Ниже описан материал по *H. (A.) vinogradovi* из пещеры Таврида, хранящийся в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) в Москве. Терминология зубных структур по [7], обозначения стадий (классов) стирания коронок зубов по [8].

Отряд Rodentia Bowdich, 1821
Семейство Hystricidae Fischer von Waldheim, 1817
Подсемейство Hystricinae Fischer von Waldheim, 1817

Род *Hystrix* Linnaeus, 1758

Подрод *Acanthion* Cuvier, 1823

***Hystrix (Acanthion) vinogradovi* Argypulo, 1941**

Hystrix vinogradovi: [9, с. 90].

Hystrix schaubi: [10, с. 99, рис. 6].

Hystrix cristata minor: [11, с. 41, рис. 6, 7а–7с; табл. V, фиг. 1–4; табл. VI, фиг. 1–4, 6].

Hystrix vinogradovi atavus: [12, с. 173, табл. I, фиг. 1–9].

Hystrix vinogradovi kudarensis: [2, с. 47, рис. 2, 3А, 4А, Б].

Hystrix sp. (мелкая форма): [5, с. 21].

Hystrix (Acanthion) brachyura vinogradovi: [3, с. 47].

Лектотип — Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, № 21914-0, фрагмент левой нижнечелюстной кости с зубами; Азербайджан, Бинагады; средний плейстоцен.

Материал. Из пещеры Таврида фрагменты верхнечелюстных костей с DP⁴–M³ (экз. ПИН, № 5644/41), с DP⁴–M² (экз. ПИН, № 5644/36), с P⁴–M¹ (экз. ПИН, № 5644/37), с P⁴–M² (экз. ПИН, № 5644/38), изолированные фрагментарные верхние резцы (экз. ПИН, №№ 5644/34, 45, 46), P⁴ (экз. ПИН, № 5644/40), M³ (экз. ПИН, № 5644/39); нижнечелюстная кость с M₃ в стадии прорезывания и альвеолами резца и DP₄–M₂ (экз. ПИН, № 5644/35), фрагменты нижнечелюстных костей с P₄ в стадии прорезывания (экз. ПИН, № 5644/42), с альвеолами

¹ Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка
Российской Академии наук, Москва

² Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

* E-mail: alopat@paleo.ru

щёчных зубов (экз. ПИН, № 5644/43); фрагмент плечевой кости с дистальным эпифизом (экз. ПИН, № 5644/44).

Описание (рис. 1–3). Дикобраз мелких размеров с гипсодонтными зубами. Верхние щёчные зубы на различных стадиях стирания демонстрируют последовательное замыкание флексий (входящих складок) в фоссетты (эмалевые марки) и уменьшение последних в размерах и числе вплоть до полного исчезновения. По аналогии с *H. (A.) brachyura* [8] к молодым особям относятся все верхние зубные ряды, содержащие DP^4 (на любых стадиях стирания) и нестёртый M^3 , для полувзрослых особей считается характерным наличие P^4 на самых первых стадиях стирания (стадии А и В, все флексии открыты) и стёртого M^3 , для взрослых – P^4 с отчётливо стёртыми структурами (стадия С и далее, не менее одной замкнутой фоссетты) и стёртого M^3 , для старческих – моляры M^1 – M^2 в крайней степени стирания (стадии Н2/Н3, не более одной фоссетты, флексий нет).

Верхнечелюстная кость молодого экз. ПИН, № 5644/36 (рис. 1) содержит очень сильно стёртый DP^4 (стадия G7), умеренно стёртый M^1 (стадия E5) и слабо стёртый M^2 (стадия D1). DP^4 без флексий, с пятью мелкими фоссеттами (гипофоссетта, парафоссетта, передняя, задняя и лингвальная мезофоссетты) и крохотной эмалевой маркой на месте постфоссетты. На M^1 полностью сформированы парафоссетта и постфоссетта; передняя и задняя мезофлексии закрыты лабиально, дентиновые поля обрамляющих складки лофов объединены; при этом передняя мезофоссетта соединена с гипофлексией, задняя мезофоссетта слита с лингвальной мезофоссетой. На M^2 парафоссетта изолирована от гипофлексии и замкнута лабиально, но дентиновые поля антеролофа и протолофа разделены; передняя мезофлексия соединена с гипофлексией, задняя мезофлексия открыта лабиально, лингвальная мезофлексия открыта дистально, дентиновые поля гипокона и постеролофа разделены; между собой задняя и лингвальная мезофлексии соединяются, но полностью не слиты; постфоссетта замкнута, но дентиновые поля металофа и постеролофа лабиально обособлены.

В верхней челюсти молодого экз. ПИН, № 5644/41 представлены более стёртые зубы: очень сильно стёртый DP^4 (стадия G8), сильно стёртый M^1 (стадия F4) и умеренно стёртый M^2 (стадия D5). DP^4 с четырьмя мелкими фоссеттами – гипофоссеттой, парафоссеттой, передней мезофоссеттой и объединенной фоссеттой на месте задней и лингвальной мезофоссетт. На M^1 имеются гипофлексия

и четыре фоссетты, причём парафоссетта и постфоссетта очень мелкие. Передняя мезофоссетта приближена к концу гипофлексии, задняя мезофоссетта объединена с лингвальной мезофоссеттой в единую длинную фоссетту. На M^2 передняя и задняя мезофлексии открыты лабиально, передняя мезофлексия отделена от гипофлексии, парафоссетта изолирована, постфоссетта мелкая, все дентиновые поля объединены. M^3 в стадии прорезывания, совершенно нестёртый (стадия A1), с открытыми флексиями и очень короткой гипострией.

Молодой особи принадлежит изолированный M^3 (экз. ПИН, № 5644/39) в начальной стадии стирания (A1). Его жевательная поверхность состоит из эмалевых бугорков и гребней, все флексии – парафлексия, передняя мезофлексия, задняя мезофлексия, постфлексия (лабиальные складки I, II, III и IV, соответственно) и гипофлексия – открыты, гипострия длинная.

На P^4 (экз. ПИН, № 5644/40) в нестёртом состоянии (стадия A1) жевательная поверхность состоит из покрытых эмалью крупных бугорков и гребней, все флексии открыты, в срединной части передняя мезофлексия объединена с гипофлексией, а постфлексия соединена с лингвальной мезофлексией. Лингвальная эмалевая высота коронки приблизительно вдвое превышает длину жевательной поверхности. Высота гипострии составляет около 40% от лингвальной эмалевой высоты коронки, лабиальные складки чётко обозначены, наиболее глубокие складки II и III достигают до 2/5 высоты гипострии.

Верхнечелюстная кость взрослого экз. ПИН, № 5644/37 содержит довольно сильно стёртый P^4 (стадия F4) и очень сильно стёртый M^1 (стадия G7). На P^4 имеются глубокая гипофлексия и четыре фоссетты. Парафоссетта и передняя мезофоссетта сравнительно длинные, вытянутые поперечно. Прочие фоссетты (лингвальная мезофоссетта и единая фоссетта на месте задней мезофоссетты и постфоссетты) ориентированы субпродольно. На M^1 пять замкнутых фоссетт (парафоссетта, передняя, задняя и лингвальная мезофоссетты и гипофоссетта).

Верхнечелюстная кость взрослого экз. ПИН, № 5644/38 содержит очень сильно стёртые P^4 (стадия G4), M^1 (стадия G8) и M^2 (стадия G7). На P^4 семь фоссетт: парафоссетта, передняя мезофоссетта, задняя мезофоссетта (слитая с лингвальной мезофоссеттой), две марки на месте гипофоссетты и две марки на месте постфоссетты. На M^1 четыре хорошо различимые фоссетты (передняя, задняя и лингвальная мезофоссетты и гипофоссетта) и крохотная



Рис. 1. *Hystrix (Acanthion) vinogradovi* Argyporulo, 1941: экз. ПИН, № 5644/36, фрагмент правой верхнечелюстной кости с DP^4 (G7), M^1 (E5) и M^2 (D1); экз. ПИН, № 5644/39, изолированный левый M^3 (A1); экз. ПИН, № 5644/41, фрагмент левой верхнечелюстной кости с DP^4 (G8), M^1 (F4), M^2 (D5) и M^3 (A1); экз. ПИН, № 5644/40, изолированный правый P^4 (A1); экз. ПИН, № 5644/37, фрагмент левой верхнечелюстной кости с P^4 (F4) и M^1 (G7); экз. ПИН, № 5644/38, фрагмент правой верхнечелюстной кости с P^4 (G4), M^1 (G8) и M^2 (G7) (сверху вниз); Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

марка на месте парафоссетты. На M^2 пять отчётливых фоссетт: парафоссетта, передняя, задняя и лингвальная мезофоссетты и гипофоссетта.

Нижнечелюстная кость молодой особи с полупрорезавшимся M_3 (экз. ПИН, № 5644/35) довольно высокая и массивная, венечный и сочленовный отростки приблизительно равной высоты (рис. 2). Угловой отросток обширный, выступает вентрально до уровня нижнего края тела нижней челюсти, дистально его вершина находится на одном уровне с сочленовным мышцелком. Подбородочное от-

верстие расположено под окончанием диастемы. Нижний массетерный гребень высокий, начинается под передней частью альвеолы M_1 . Симфиз достигает уровня середины альвеолы премоляра (DP_4/P_4). Альвеолярный бугор нижнего резца сильно вздутый.

На P_4 в стадии прорезывания (O1) жевательная поверхность вытянута продольно и имеет характерное для вида строение [2]: состоит из двух центральных эмалевых бугорков (центральный конид и возвышение гиполофида), окружённых высоким, неглубоко изрезанным бороздками и складками валиком, вклю-

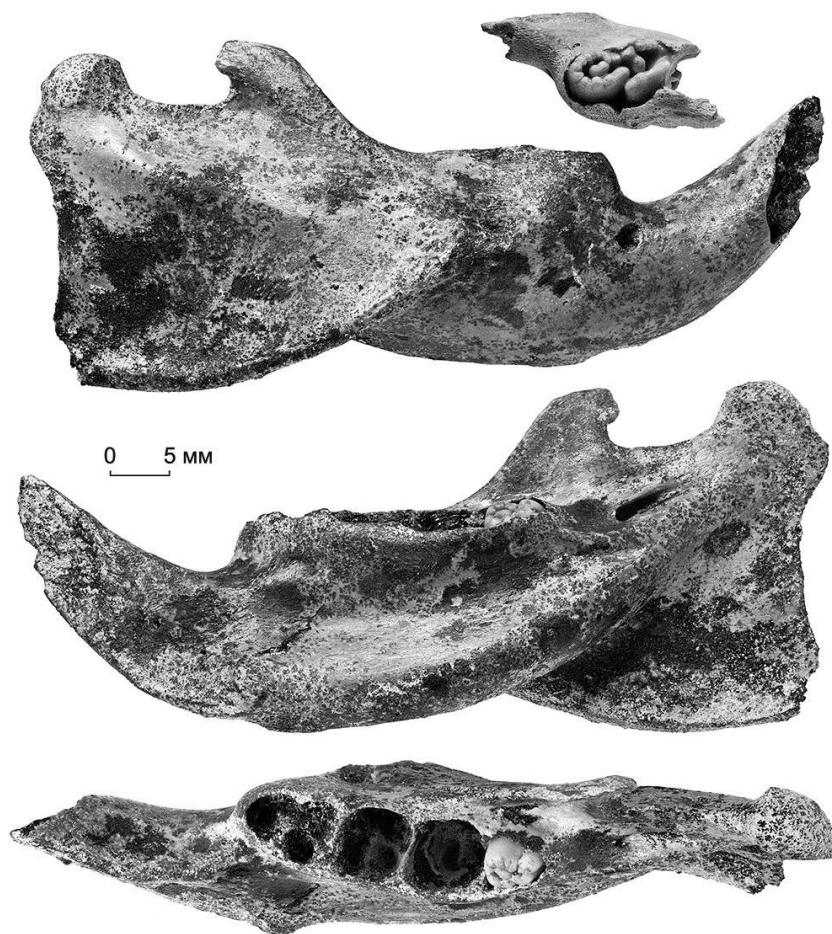


Рис. 2. *Hystrix (Acanthion) vinogradovi* Argyropulo, 1941: экз. ПИН, № 5644/42, фрагмент левой нижнечелюстной кости с P_4 в стадии прорезывания с окклюзиальной стороны; экз. ПИН, № 5644/35, фрагмент правой нижнечелюстной кости с M_3 в стадии прорезывания и альвеолами резца и DP_4-M_2 с лабиальной, лингвальной и окклюзиальной сторон (сверху вниз); Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

чающим протоконид, антеролофид, метаконид, мезостилид, энтоконид, постеролофид и гипоконид (экз. ПИН, № 5644/42). Все складки открытые, задний мезофлексид и постерофлексид имеют отчётливые узкие устья, тогда как выходы переднего мезофлексид, антерофоссеттида и лабиального мезофоссеттида обозначены поверхностными бороздками. Гипофлексид обширный, гипостриид очень глубокий.

Коронка M_3 в стадии прорезывания (O1), состоящая из полностью покрытых эмалью бугорков и гребней, возвышается над лабиальной стенкой альвеолы, но лингвальный край жевательной поверхности располагается ниже лингвальной стенки альвеолы (экз. ПИН, № 5644/35).

Размеры в мм. Верхние резцы (продольный диаметр × поперечный диаметр) – 8,0 × 5,5 (экз. ПИН, № 5644/34); 9,0 × 5,8 (экз. ПИН, № 5644/45).

Экз. ПИН, № 5644/36, верхние щечные зубы (длина × ширина): DP^4 (G7) – 7,2 × 7,0; M^1 (E5) –

7,3 × 7,0; M^2 (D1) – 7,5 × 6,0; лингвальная эмалевая высота коронки M^2 – 16,5.

Экз. ПИН, № 5644/41, верхние щечные зубы (длина × ширина): DP^4 (G8) – 6,0 × 5,5; M^1 (F4) – 6,6 × 6,9; M^2 (D5) – 7,1 × 5,5; M^3 (A1) – 5,7 × 4,5; длина зубного ряда DP^4-M^3 – 25,5.

Экз. ПИН, № 5644/37, P^4 (длина × ширина) – 8,1 × 6,9 (F4).

Экз. ПИН, № 5644/38, верхние щёчные зубы (длина × ширина): P^4 (G4) – 7,0 × 6,8; M^1 (G8) – 5,6 × 6,7; M^2 (G7) – 6,5 × 7,0.

Экз. ПИН, № 5644/40, P^4 (A1): длина по жевательной поверхности – 8,7; максимальная длина коронки – 9,5; ширина по жевательной поверхности – 6,5; максимальная ширина коронки – 7,5; лингвальная эмалевая высота коронки – 17,2; высота гипострии 6,5; высота лабиальных складок: I – 0,8, II – 2,5, III – 2,5, IV – 1,5.



Рис. 3. *Hystrix (Acanthion) vinogradovi* Аргуropolо, 1941, экз. ПИН, № 5644/44, обломанная правая плечевая кость; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

Экз. ПИН, № 5644/39, M^3 (A1): длина по жевательной поверхности — 6,0; максимальная длина коронки — 6,3; ширина по жевательной поверхности — 4,0; максимальная ширина коронки — 5,7; лингвальная эмалевая высота коронки — 12,2; высота гипострии — 4,0; высота лабиальных складок: I — 1,5, II — 0,8, III — 1,0, IV — 0,2.

Экз. ПИН, № 5644/42, P_4 (O1): длина по жевательной поверхности — 8,6.

Экз. ПИН, № 5644/35, нижнечелюстная кость: длина — 70,0; высота в венечном отростке — 30,0; высота под M_1 с лингвальной стороны — 18,0; длина ряда щёчных зубов по альвеолам — 27,0; размеры альвеол (длина × ширина): DP_4 — 8,0 × 5,6; M_1 — 6,0 × 6,5; M_2 — 6,5 × 6,8; размеры жевательной поверхности (длина × ширина) M_3 (O1) — 5,5 × 4,8.

Экз. ПИН, № 5644/43, размеры альвеол (длина × ширина): M_1 — 7,0 × 7,5; M_2 — 7,0 × 7,5; M_3 — 7,5 × 6,5.

Плечевая кость (экз. ПИН, № 5644/44, рис. 3): максимальная ширина дистального конца плечевой кости — 31,0; минимальная ширина диафиза — 10,0.

Сравнение и замечания. По строению и размерам зубов и нижней челюсти дикобраз из пещеры

Таврида соответствует *H. (A.) vinogradovi* и отличается от других видов рода. Венечный отросток нижнечелюстной кости развит заметно сильнее, чем у современного вида *H. (A.) brachyura*.

Дикобраз Виноградова чётко отличается от прочих плейстоценовых представителей рода сочетанием мелких размеров и гипсодонтных щёчных зубов. Другим плейстоценовым гипсодонтным видом является *H. (H.) refossa* Gervais, 1852, иногда встречающийся совместно с *H. (A.) vinogradovi* [12], но имеющий существенно более крупные размеры [13, 14]. Согласно Д. Ван Веерсу [6, 14], синонимами *H. (H.) refossa* являются *H. major* Gervais, 1859, *H. etrusca* Bosco, 1898 (Европа), *H. angressi* Frenkel, 1970 (Израиль), *H. makapensis* Greenwood, 1958 (Южная Африка), *H. crassidens* Lydekker, 1886 (Индия), *H. gigantea* Van Weers, 1985 (Ява, Индонезия) и *H. magna* Pei, 1987 (Китай).

По длине DP_4 – M_3 (27 мм) крымская форма входит в интервал значений *H. (A.) vinogradovi* (24,0–30,4 мм), а по длине DP_4 – M^3 (25,5 мм) даже уступает известному для данного вида нижнему пределу (28,4–30,7 мм); у *H. (H.) refossa* эти пределы существенно выше (P_4 – M_3 — 39,8–43,5 мм; P^4 – M^3 — 37,5–39,7 мм) [13]. Длина отдельных стёртых вер-

ных щёчных зубов ($P^4 - 7,0-8,1$ мм, $M^{1-2} - 5,6-7,5$ мм) также соответствует *H. (A.) vinogradovi* ($P^4 - 5,6-8,5$ мм, $M^{1-2} - 5,8-8,2$ мм) и в целом сильно уступает *H. (H.) refossa* ($P^4 - 8,7-11,6$ мм, $M^{1-2} - 6,8-10,6$ мм) [13, 14]. Длина жевательной поверхности P^4 (8,7 мм) и P_4 (8,6 мм) в стадии прорезывания у дикобраза из пещеры Таврида превосходит верхние пределы значений, известные для *H. (A.) vinogradovi* ($P^4 - 8,5$ мм, $P_4 - 8,0$ мм); однако при этом P_4 *H. (H.) refossa* существенно более крупный (9,6–13,0 мм), а минимальная длина P^4 (8,7 мм) отмечена лишь для одного экземпляра, тогда как для прочих находок значения этого параметра превосходят 9 мм и обычно составляют более 10 мм [13, 14]. По степени гипсодонтности (отношение эмалевой высоты коронки к длине жевательной поверхности) крымская форма (для нестёртого $P^4 - 1,98$ мм, для стёртого $M^2 - 2,2$ мм, для нестёртого $M^3 - 2,03$ мм) в целом соответствует *H. (A.) vinogradovi*, а по максимальным значениям уступает *H. (H.) refossa* (до 2,6 мм) [14]. Учитывая пока не вполне изученную изменчивость размеров зубов дикобраза Виноградова [14], весь материал из пещеры Таврида можно отнести здесь к этому виду.

По Д. Ван Веерсу [14], синонимами *H. (A.) vinogradovi* являются *H. schaubi* Brunner, 1954 (поздний плейстоцен Баварии, Германия), *H. cristata minor* Malez, 1963 (поздний плейстоцен Хорватии), *H. vinogradovi atavus* Janossy, 1972 (ранний плейстоцен Венгрии) и *H. vinogradovi kudarensis* Baryshnikov et Baranova, 1982 (поздний плейстоцен Грузии). Ареал вида на разных этапах его истории, очевидно, был разорванным, что должно было приводить к обособлению некоторых географических форм. В позднем плейстоцене популяции дикобраза Виноградова обитали в Западной, Центральной, Южной и Юго-Восточной Европе, в Крыму, Закавказье (причём подвидовой статус *H. vinogradovi kudarensis* хорошо обоснован морфологически, см. [2]), на Урале и на Алтае [3, 4]. До поступления новых материалов вопрос о подвидовом статусе крымской формы остаётся открытым.

Современный малайский дикобраз *H. (A.) brachyura* населяет леса и открытые участки вблизи лесных массивов в Южной и Юго-Восточной Азии. Вероятно, близкий этому виду *H. (A.) vinogradovi* существовал в похожих экологических обстановках

в условиях субтропического и умеренно тёплого климата.

Распространение. Плейстоцен Евразии (по данным А. Векуа и др. [15], вид, возможно, дожил до среднего голоцена в Западной Грузии).

Благодарности. Автор благодарен Д.Б. Старцеву (Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского), Д.О. Гимранову (Институт экологии растений и животных УрО РАН), А.В. Лаврову и К.К. Тарасенко (ПИН) за сбор материалов в 2018 г., А.О. Аверьянову (Зоологический институт РАН) за их плодотворное обсуждение, С.В. Багирову и А.М. Кузнецову (ПИН) – за помощь в подготовке фотографий.

Источник финансирования. Работа частично выполнена за счёт средств Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лопатин А.В., Вислобокова И.А., Лавров А.В. и др. // ДАН. 2019. Т. 485. № 3. С. 381–385.
2. Баришников Г.Ф., Баранова Г.И. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1982. Т. 115. С. 46–53.
3. Baryshnikov G.F. // Rus. J. Theriol. 2003. V. 2. № 1. P. 43–47.
4. Kuzmin Y.V., Kosintsev P.A., Vasiliev S.K., Fadeeva T.V., Hodgins G.W.L. // Quatern. Sci. Rev. 2017. V. 161. P. 117–122.
5. Топачевский В.А. Грызуны таманского фаунистического комплекса Крыма. Київ: Наук. думка, 1973. 235 с.
6. Weers D.J. van // Contribs. Zool. 2005. V. 74. № 3/4. P. 301–312.
7. Lopatin A.V., Tesakov A.S., Titov V.V. // Rus. J. Theriol. 2003. V. 2. № 1. P. 26–32.
8. Weers D.J. van // Bijdragen tot de Dierkunde. 1990. V. 60. № 2. P. 121–134.
9. Аргиропуло А.И. // Природа. 1941. № 3. С. 88–91.
10. Brunner G. // Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abh. 1954. Bd 100. S. 83–118.
11. Malez M. // Paleontol. Jugoslavia. 1963. V. 5. P. 1–193.
12. Janossy D. // Vertebr. Hung. 1972. V. 13. P. 163–182.
13. Salari L., Sardella R. // Mem. Atti Soc. tosc. Sci. nat. Ser. A. 2011. V. 116. P. 171–178.
14. Weers D.J. van // Scr. Geol. 1994. V. 106. P. 35–52.
15. Vekua A., Bendukidze O., Bukhsianidze M., et al. // Bull. Geogr. Nation. Acad. Sci. 2010. V. 4. № 3. P. 140–149.

**THE PORCUPINE *Hystrix (Acanthion) vinogradovi*
(RODENTIA, HYSTRICIDAE) FROM THE EARLY PLEISTOCENE
TAURIDA LOCALITY IN CRIMEA**

Academician of the RAS A. V. Lopatin

*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation
Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation*

Received March 5, 2019

The remains of porcupines from the Lower Pleistocene deposits of the Taurida karstic cave discovered in 2018 in the central Crimea (Belogorsk district, Zuya village) are referred to *Hystrix (Acanthion) vinogradovi* Argyropulo, 1941. This species is quite common for the Pleistocene of Eurasia. In Crimea, several isolated teeth of this species were described from the Lower Pleistocene of Tarkhankut previously.

Keywords: *Hystrix vinogradovi*, porcupines. Hystricidae, Early Pleistocene, Crimea, Taurida Cave.