

УДК 569.742.7:551.793(477.75)

РАННЕПЛЕЙСТОЦЕНОВАЯ РЫСЬ *LYNX ISSIODORENSIS* (FELIDAE, CARNIVORA) ИЗ ПЕЩЕРЫ ТАВРИДА, КРЫМ

© 2021 г. А. В. Лавров¹, Д. О. Гимранов^{2,*}, Б. А. Вахрушев³, академик РАН А. В. Лопатин¹

Поступило 18.05.2021 г.
После доработки 16.07.2021 г.
Принято к публикации 16.07.2021 г.

Из раннеплейстоценового местонахождения пещера Таврида (Крым, поздний виллафранк, возраст 1.8–1.5 млн. лет) описаны краниальные и нижнечелюстные остатки двух взрослых особей *Lynx issiodorensis* (Croizet et Jobert, 1828). Этот вид рысей был типичным представителем виллафранкской фауны Восточного Средиземноморья. Отмечена высокая краниологическая изменчивость *L. issiodorensis*.

Ключевые слова: *Lynx issiodorensis*, поздний виллафранк, пещера Таврида, Крым, премоляры, нижний моляр, сагиттальный гребень, внутривидовая изменчивость

DOI: 10.31857/S2686738921060081

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 ископаемых костей 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, 2]. В поздневиллафранкское время пещера через горизонтальный южный коридор открывалась в склоне долины р. Зуя и использовалась хищниками как логово [3–5].

В ходе раскопок 2020 г. в южном коридоре пещеры в 150 м от входа были найдены остатки двух особей исуарской рыси *Lynx issiodorensis* (Croizet et Jobert, 1828): мозговая часть черепа с фрагментом левой глазницы сравнительно молодой особи (экз. ПИН, № 5644/90; рис. 1) и почти полная нижняя челюсть (без резцов и клыков) старой особи (экз. ПИН, № 5644/89; рис. 2). Кроме того, там же и в 100 м от выхода были найдены фраг-

менты трех лопаток, две плечевые кости, две локтевые кости, фрагменты пяти ребер, семи позвонков, две полные большие берцовые кости и другие фрагменты не менее чем еще от пяти взрослых особей.

Описанные в статье материалы хранятся в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), Москва. Принятые сокращения: Нвс – высота мозговой коробки; Лро – посторбитальная длина черепа; Wbc – максимальная ширина мозговой коробки; Wpo – ширина заглазничного перехвата; L – длина; W – ширина; Ld – длина диастемы; La–p3 – длина нижней челюсти от заднего края сочленовного отростка до переднего края p3; dex – правый; sin – левый; n – число экземпляров; ЗММУ – Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова; APL – коллекция из местонахождения Апполония-1, Университет имени Аристотеля в Салониках, Греция; ING – коллекция из местонахождения Ингарано (Апулия), Зоологический музей, Рим, Италия; MHNВ Prr – коллекция из местонахождения Перье, Музей естественной истории, Базель, Швейцария; MHNЛ QSV – коллекция из местонахождения Сен-Валье, Музей естественной истории, Лион, Франция; SBAU – Управление архивами археологии Умбрии, Италия; ТВ – коллекция из местонахождения Туркобуния, Афинский университет, Греция.

Сохранившаяся часть черепа (экз. ПИН, № 5644/90) включает мозговую коробку и большую часть левой глазницы (рис. 1). Поверхность кости умеренно эродирована. Череп принадле-

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

*e-mail: djulfa250@rambler.ru

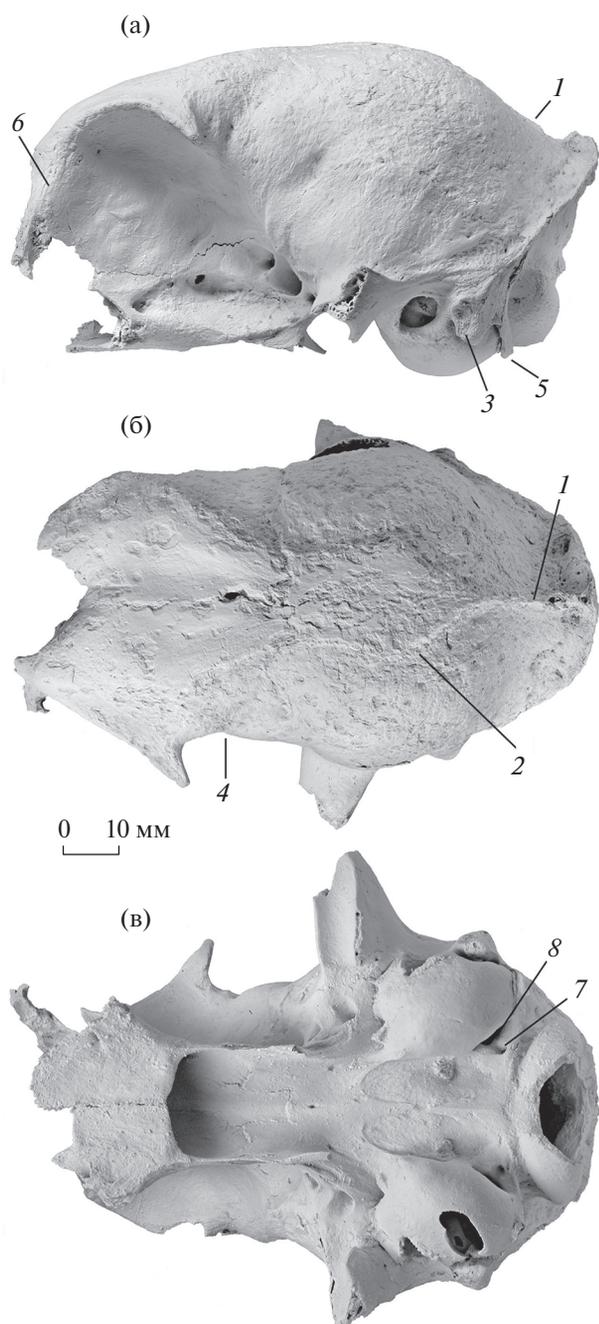


Рис. 1. *Lynx issiodorensis* (Croizet et Jobert, 1828), экз. ПИН, № 5644/90, мозговая часть черепа с фрагментом левой глазницы: а – с левой латеральной стороны; б – с дорсальной стороны; в – с вентральной стороны; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен. Обозначения: 1 – сагиттальный гребень; 2 – левый теменной гребень; 3 – сосцевидный отросток; 4 – положение заглазничного перехвата; 5 – околозатылочный отросток; 6 – передний край глазницы; 7 – подъязычное отверстие; 8 – заднее рваное отверстие.

жал сравнительно мелкой особи. По форме мозговая коробка сходна с экз. МННВ Prr 200 *L. issiodorensis* из местонахождения Этуэр, ранний виллафранк Франции [6]. У экз. ПИН, № 5644/90

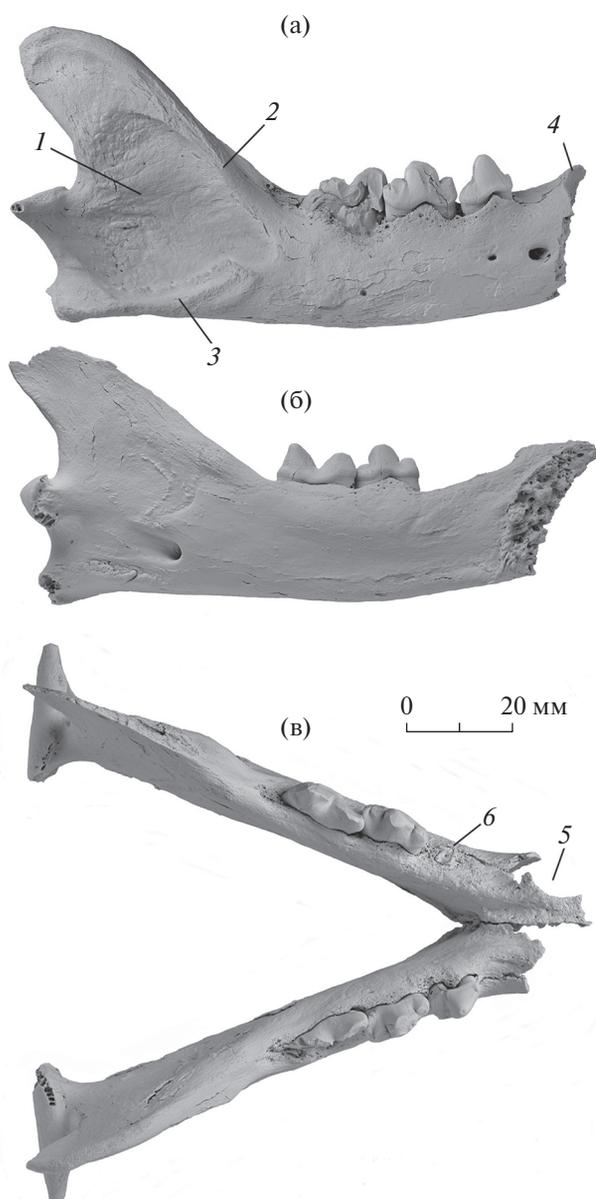


Рис. 2. *Lynx issiodorensis* (Croizet et Jobert, 1828), экз. ПИН, № 5644/89, парные ветви нижней челюсти: а – экз. ПИН, № 5644/89а, правая нижнечелюстная кость с р3–m1 с лабиальной стороны; б – экз. ПИН, № 5644/89б, левая нижнечелюстная кость с р4–m1 с лингвальной стороны; в – левые и правая ветви нижней челюсти в анатомическом сочленении с окклюзионной стороны; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен. Обозначения: 1 – массетерная ямка; 2 – массетерный гребень; 3 – площадка для крепления средней порции массетера (*m. masseter medialis*); 4 – положение постеролингвального края альвеолы правого c1; 5 – край альвеолы левого c1; 6 – задний корень разрушенного при жизни левого р3 (альвеола переднего корня оссифицирована).

высота нейрокраниума по дорсовентральной оси больше, чем у экз. МННЛ QSV 1133 из Сен-Валье, поздний плиоцен Франции [7]. Экз. SBAU 337653 *L. issiodorensis valdarnensis* Werdelin, 1981 из Пантал-

Таблица 1. Размеры нейрокраниума современной *Lynx lynx* (Linnaeus, 1758) и *L. issiodorensis* (Croizet et Jobert, 1828) из нижнего плейстоцена Перуджи (Италия) и Крыма

Параметр	<i>L. lynx</i> , ЗММУ, <i>n</i> = 24, min–max	<i>L. issiodorensis</i>	
		Перуджа, экз. SBAU 337653 [8]	Крым, экз. ПИН, № 5644/90
1 Максимальная ширина мозговой коробки (Wbc)	54.8–64.5	62.3	58.8
2 Длина от носо-лобного шва до края затылочного гребня	94.9–118.2	105.3 ¹	88.7
3 Ширина заглазничного перехвата (Wpo)	35.2–44.1	43.6	44.8
4 Ширина в сосцевидных отростках	58.1–71.8	58.3	58.9
5 Высота мозговой коробки (от уровня основной затылочной кости до верхней точки теменной кости, Hbc)	46.3–55.6	50.7 ¹	53.9
6 Высота мозговой коробки от верхней точки теменной кости до вентрального края слухового барабана	57.1–69.2	56.9 ¹	49.8
7 Длина от заглазничного перехвата до заднего края затылочного гребня (заглазничная длина черепа, Lpo)	65.9–78.6	71.4	78.1
8 Отношение высоты мозговой коробки к заглазничной длине черепа (Hbc/Lpo)	0.644–0.749, <i>n</i> = 22; среднее = 0.678	0.797	0.637
9 Отношение ширины заглазничного перехвата к ширине мозговой коробки (Wpo/Wbc)	0.631–0.728 <i>n</i> = 22; среднее = 0.693	0.699	0.762

¹ Вычислено по фотографии из [8].

лы (поздний виллафранк Италии, Перуджа) резко отличается от экз. ПИН, № 5644/90 уплощенной формой мозговой коробки [8].

Сагиттальный гребень развит на черепах *L. issiodorensis* из Сен-Валье (экз. MNHL QSV 1133), Панталлы (экз. SBAU 337653) и Перье (экз. MNHB Prg 200), также как у многих экземпляров современной обыкновенной рыси *L. lynx* (Linnaeus, 1758). Этот гребень у *Lynx* очень низкий – на большей части протяжения его высота 1–2 мм. Сагиттальный гребень на черепе из пещеры Таврида развит только в задней части свода черепа – его длина всего 15 мм. Теменные гребни находятся в 13–17 см друг от друга (рис. 1б). Форма лирообразной фигуры, образованной этими гребнями, соответствует типу С, выделенному для *L. pardinus* (Temmink, 1827) [9]. У современной *L. lynx* степень развития сагиттального гребня очень изменчива (*n* = 104, ЗММУ): у 36.7% экземпляров он хорошо выражен, у 38.3% случаев он не развит, и положение теменных гребней близко к таковому у экз. ПИН, № 5644/90 (рис. 1). В 25% случаев состояние теменных гребней близко к слиянию: расстояние между ними составляет 3–4 мм, но сагиттальный гребень не сформирован. Передний край мозговой коробки широкий, что типично для *Lynx*. Отношение высоты мозговой коробки к заглазничной длине черепа (Hbc/Lpo) у

образца из Крыма близко к значениям у *L. lynx* (табл. 1).

Форма и размер слухового барабана у экз. ПИН, № 5644/90 как у современной *L. lynx*: он удлиненный и выпуклый (рис. 1в), в отличие от округлого слухового барабана у экз. SBAU 337653 из Перуджи. Заглазничный перехват выражен слабо – отношение ширины заглазничного сужения к ширине мозговой коробки (индекс Wpo/Wbc) у *Lynx* больше, чем у *Puma* и многих других родов Felinae. Значение этого индекса у современных и ископаемых видов *Lynx* имеет невысокую изменчивость (табл. 1). На черепе экз. ПИН, № 5644/90 отверстие подъязычного нерва (for. hypoglossum) и заднее рваное отверстие (for. lacerum posterius) расположены близко в небольшом углублении: образуется подобие единого синуса, что свойственно *L. pardinus*, *L. rufus* (Schreber, 1777) и *L. issiodorensis* (рис. 1в) [9, 10]. Такое состояние данного признака считается ключевой характеристикой этих трех видов [10].

Левая и правая нижнечелюстные кости, экз. ПИН, № 5644/89, принадлежали одной старой особи. Ветви нижней челюсти идеально стыкуются между собой в сохранившейся части симфиза, имеют одинаковые размеры и особенности зубной морфологии (рис. 2). Угол смыкания ветвей нижней челюсти в симфизе равен 50° (как у современной *L. lynx*). По соотношению размеров

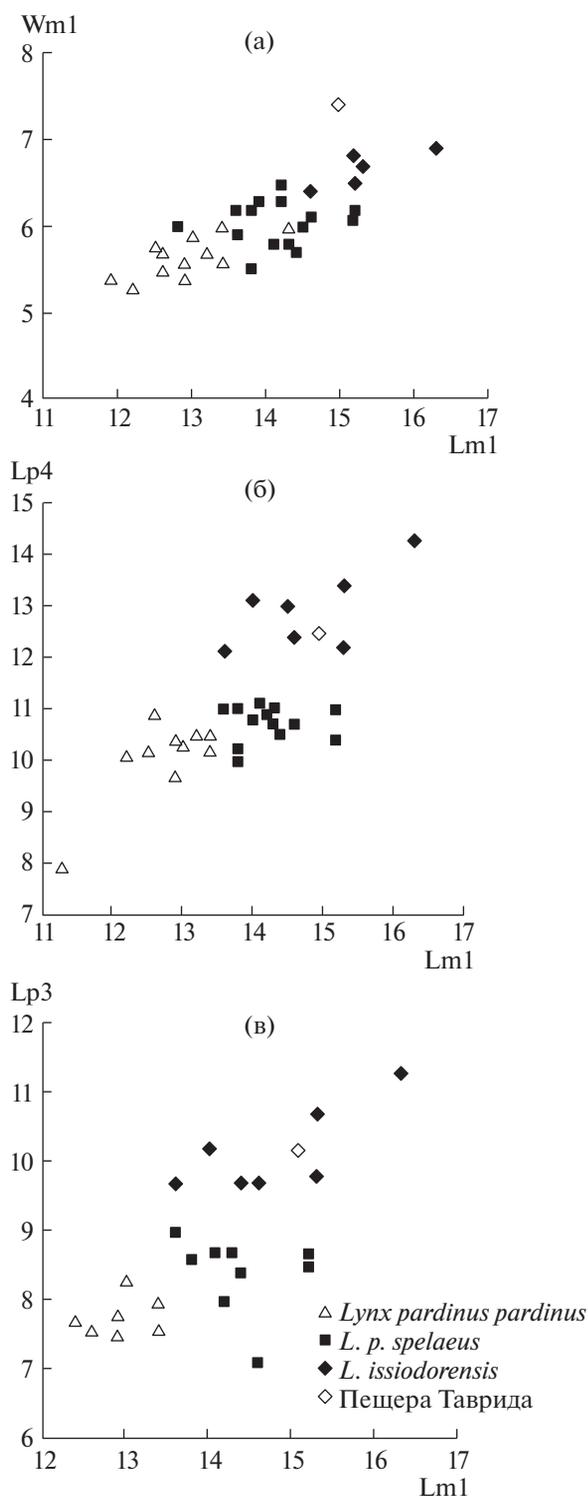


Рис. 3. Диаграммы соотношения размеров нижних щечных зубов (в мм) у некоторых представителей рода *Lynx* (по [11] с учетом экз. ПИН, № 5644/89): а – отношение длины к ширине m1 ($Lm1/Wm1$); б – отношение длины р4 к длине m1 ($Lp4/Lm1$); в – отношение длины р3 к длине m1 ($Lp3/Lm1$).

Lp3/Lm1 экз. ПИН, № 5644/89 занимает среднее положение в поле значений *L. issiodorensis* (рис. 3). *L. pardinus* характеризуется меньшими размерами р3, р4 и m1 (рис. 3) [11].

Левый р3 сломан при жизни (альвеола его переднего корня оссифицирована), правый m1 расколот вдоль длинной оси и его лабиальная часть отсутствует. Оставшиеся зубы имеют следы значительного износа, особенно на вершинах бугорков, в их лабиальной части (рис. 2). Особенность морфологии нижней челюсти *L. issiodorensis* – компактность щечного зубного ряда р3–m1 (при более крупных размерах челюсти Lp3–m1 у нее меньше, чем у *L. lynx*). Превосходство в длине челюсти у *L. issiodorensis* обеспечивается за счет большего размера области массетерной ямки. Эта особенность выражается отношением Lp3–m1/La–р3 (табл. 2). Данные различия в пропорциях отражают только индивидуальную изменчивость. Форма венечного и углового отростков, длина диастемы, положение заднего края симфиза и другие детали морфологии нижней челюсти у *L. issiodorensis* и *L. lynx* очень сходны.

В строении зубов экз. ПИН, № 5644/89 имеются следующие особенности. Главный бугорок р3 невысокий (длина зуба больше его высоты), в отличие от экземпляра из Аполлонии-1, Греция [12]. Для *L. issiodorensis* характерно развитие переднего базального бугорка р3, который хорошо выражен и на экз. ПИН, № 5644/89а (рис. 2а). Последний премоляр р4 имеет очень крупный базальный бугорок, высота р4 меньше длины (строение сходно с р4 экз. ТВ-5 из нижнего виллафранка Греции [13]). На экз. ПИН, № 5644/89 Lm1 больше среднего значения для вида. При этом по массивности зуба (Wm1) он занимает одно из первых мест в выборке (рис. 3). По длине лезвие параконида равно лезвию протоконида. Высота параконида равна высоте протоконида. Задний гребень протоконида хорошо развит. Талонид рудиментарный, метаконид отсутствует, что типично для *L. issiodorensis* (рис. 2). Прикорневая часть альвеолярного края челюсти в области обоих m1 имеет следы патологической дегенерации (рис. 2а, 2в), вероятно, связанной с периодонтитом.

L. issiodorensis близка по краниальной морфологии к *L. lynx* и *L. canadensis* Kerr, 1792. Наиболее надежным признаком, разделяющим их, является полуобъединенное состояние заднего рваного отверстия и подъязычного отверстия (их расположение в едином углублении) у *L. issiodorensis*. Такое полуобъединенное состояние этих отверстий характерно также для современных и ископаемых *L. pardina*. Считается, что *L. issiodorensis*, *L. pardina* и *L. rufus* отличаются от *L. lynx* и *L. canadensis* еще одним краниальным признаком – отсутствием сагиттального гребня [9, 10]. Однако развитие са-

Таблица 2. Размеры нижней челюсти и зубов (p3, p4, m1) *Lynx issiodorensis* (Croizet et Jobert, 1828) и *L. lynx* (Linnaeus, 1758) (L – длина, W – ширина; Ld – длина диастемы)

Вид, экземпляр, местонахождение	p3		p4		m1		Ld	Lp3–m1
	L	W	L	W	L	W		
<i>L. issiodorensis</i> , экз. ПИН, № 5644/89; Таврида, Крым, Россия	10.2	5.8	13.3	6.8	15.1	7.3	8.0	38.4
<i>L. issiodorensis</i> , экз. FP1-2001-0120; Фонелас Р-1, Гранада, Испания [14]	9.3	4.6	11.4	5.3	14.1	5.8	9.8	34.7
<i>L. issiodorensis</i> , экз. APL-14; Аполлония 1, Греция [13]	9.8	5.3	11.6	6.0	13.8	6.8	8.5	35.0
<i>L. issiodorensis</i> , экз. СА-101; пещеры Альманзора, Испания [11]	9.7	4.2	12.1	5.3	13.6	5.9	8.3	34.4
<i>L. issiodorensis</i> , экз. SBAU 167337; Панталла, Перуджа, Италия [8]	9.4	–	11.0	–	14.5	–	10.8	35.2
<i>L. issiodorensis</i> [17, табл. X(I), фиг. 1–3], Туркобуния (ТВ-5), Греция [12, 17]	10.2	6.1	15.2	7.2	16.2	8.6	11.2	40.4
<i>L. lynx</i> , ЗММУ, n = 24	8.5–11.1	4.6–6.1	11.3–12.4	5.3–6.4	14.1–16.2	5.5–7.3	5.3–11.1	34.5–40.2

гиттального гребня у *L. lynx* очень изменчиво. В то же время черепа *L. issiodorensis* из Сен-Валье, Перье и Панталлы имеют сагиттальный гребень. У черепов из Италии и Испании, отнесенных к *L. pardina*, сагиттальный гребень тоже иногда сформирован (экз. ING 76) [10]. Таким образом, степень развития этого признака у *Lynx* варьирует.

По морфологии посткраниального скелета виды *Lynx* неотличимы.

Сравнение находок из пещеры Таврида с материалами по *L. issiodorensis* [6–8, 10, 11, 14] позволяет заключить, что крымские экземпляры принадлежат этому виду. Они имеют минимальное сходство с наиболее уклоняющейся формой вида *L. issiodorensis valdarnesis*. В этой статье мы не рассматриваем подвиды исуарской рыси. Обзор разнообразия форм, объединяемых в *L. issiodorensis*, и уровень изменчивости краниологических признаков у ископаемых и современных представителей *Lynx* приводят к заключению о недостаточной разработанности таксономии ископаемых рысей рубежа плиоцена–плейстоцена в Евразии.

Lynx issiodorensis иногда считается прямым предком всех современных видов рода *Lynx* [15]; при этом несоответствие ряда признаков этой гипотезе объясняется реверсивной эволюцией. Анализ ДНК современных Felidae не подтверждает эту гипотезу [16].

Экземпляры *L. issiodorensis* из пещеры Таврида являются типичными представителями данного вида – как по размерам, так и по пропорциям черепа, зубов и деталям их морфологии. При этом отмеченные выше особенности строения черепа *L. issiodorensis* из европейских местонахождений

свидетельствуют о высокой внутривидовой краниологической изменчивости.

Находка *L. issiodorensis* в Крыму подтверждает ранее определенный поздневиллафранкский возраст костеносного слоя пещеры Таврида [1, 2] и является связующим звеном между восточной и западной частями ареала этого вида в раннем плейстоцене.

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. Вислобокова И.А., Титов В.В., Лавров А.В., и др. Раннеплейстоценовые винторогие антилопы (*Artiodactyla*, Bovidae) из пещеры Таврида (Крым, Россия) // Палеонтологический журнал. 2020. № 1. С. 78–88.
3. Гимранов Д.О., Лавров А. В., Старцев Д.Б., и др. Первая находка этрусского медведя (*Ursus etruscus*, Ursidae, Carnivora) в Крыму (пещера Таврида, ранний плейстоцен) // Доклады РАН. Науки о жизни. 2020. Т. 491. № 1. С. 130–133.
4. Оксиденко П.В., Лавров А.В. История формирования пещеры Таврида – памятника фауны позвоночных позднего виллафранка // Вестник МГУ. Сер. геогр. 2021. № 1. С. 27–42.
5. Лавров А.В., Гимранов Д.О., Старцев Д.Б., Зайцев Б.А. Саблезубые кошки (Carnivora, Felidae, Machairodontinae) из нижнего плейстоцена пещеры Таврида, Крым // Доклады РАН. Науки о жизни. 2020. Т. 495. С. 567–571.
6. Kurten B. The lynx from Etouaires, *Lynx issiodorensis* (Croizet and Jobert), Late Pliocene // Annales Zoologici Fennici. 1978. V. 15. P. 314–322.

7. *Viret M.J.* Le loess a bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens // Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon. 1954. V. 4. P. 1–195.
8. *Cherin M., Iurino D.A., Sardella R.* New well-preserved material of *Lynx issiodorensis valdarnensis* (Felidae, Mammalia) from the Early Pleistocene of Pantalla (central Italy) // Bollettino della Società Paleontologica Italiana. 2013. V. 52. № 2. P. 103–111.
9. *García-Perea R., Gisbert J., Palacios F.* Review of the biometrical and morphological features of the skull of the Iberian lynx, *Lynx pardinus* (Temminck, 1824) // Säugetierkundl. Mitt. 1985. V. 32. P. 249–259.
10. *Boscaini A., Madurell-Malapeira J., Llenas M., Martínez-Navarro B.* The origin of the critically endangered Iberian lynx: speciation, diet and adaptive changes // Quaternary Science Reviews. 2015. V. 123. P. 247–253.
11. *Montoya P., Morales J., Sendra J.* Una mandíbula de *Lynx issiodorensis* (Croizet y Jobert, 1828) (Carnivora, Mammalia) en el Plioceno inferior de Cuevas de Almanzora (Almería, España) // Revista Española de Paleontología. 2001. Núm. ext. P. 125–131.
12. *Koufos G.D.* The Villafranchian carnivoran guild of Greece: implications for the fauna, biochronology and paleoecology // Integrative Zoology. 2014. V. 9. P. 444–460.
13. *Koufos G.D.* The Pleistocene carnivores of the Mygdonia basin (Macedonia, Greece) // Annales de Paléontologie. 1992. V. 78. P. 205–257.
14. *Garrido G.* Linceos y guepardos (Felidae, Carnivora, Mammalia) en el Plioceno superior terminal del Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada) // Cuadernos del Museo Geominero. 2008. № 10. P. 231–249.
15. *Werdelin L.* The evolution of lynxes // Annales Zoologici Fennici. 1981. V. 18. P. 37–71.
16. *Li G., Davis B.W., Eizirik E., Murphy W.J.* Phylogenomic evidence for ancient hybridization in the genomes of living cats (Felidae) // Genome Research. 2016. V. 26. № 1. P. 1–11.
17. *Symeonidis N., De Vos J.* Grossäuger-Funde aus den Pleistozänen spaltenfüllungen von Turkovunia in Athen // Annales géologiques des Pays helléniques. 1977. V. 28. P. 135–144.

EARLY PLEISTOCENE *LYNX ISSIODORENSIS* (FELIDAE, CARNIVORA) FROM THE TAURIDA CAVE, CRIMEA

A. V. Lavrov^a, D. O. Gimranov^{b,#}, B. A. Vakhrushev^c, and Academician of the RAS A. V. Lopatin^a

^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 *Vernadsky Crimean Federal University, Simferopol, Russian Federation*

[#]*e-mail: djulfa250@rambler.ru*

The cranial and mandibular remains of two adult individuals of *Lynx issiodorensis* (Croizet et Jobert, 1828) are described from the Early Pleistocene locality of the Taurida cave (Crimea, Late Villafranchian, 1.8–1.5 Ma). This lynx species was a typical representative of the Villafranchian fauna of the Eastern Mediterranean. A high craniological variability of *L. issiodorensis* is noted.

Keywords: *Lynx issiodorensis*, Late Villafranchian, Taurida cave, Crimea, premolars, lower molar, sagittal crest, intraspecific variability