

УДК 569.426:551.793(477.75)

**PLECOTUS MACROBULLARIS SAROMATICUS SUBSP. NOV.
(VESPERTILIONIDAE, CHIROPTERA) ИЗ РАННЕГО
ПЛЕЙСТОЦЕНА КРЫМА**

© 2024 г. Академик РАН А. В. Лопатин^{1,*}

Поступило 01.03.2024 г.

После доработки 05.03.2024 г.

Принято к публикации 06.03.2024 г.

По челюстным остаткам из нижнего плейстоцена пещеры Таврида в центральном Крыму описан вымерший горный ушан *Plecotus macrobullaris sarmaticus* subsp. nov. Это первая находка рода *Plecotus* в нижнем плейстоцене России и первая ископаемая находка *P. macrobullaris* Kuzyakin, 1965, документирующая раннюю стадию эволюционной истории вида.

Ключевые слова: *Plecotus macrobullaris*, горный ушан, рукокрылые, ранний плейстоцен, Крым

DOI: 10.31857/S2686738924030053, **EDN:** VUBNIM

Ушаны – летучие мыши рода *Plecotus*, представлены в современной фауне двумя десятками видов, обитающими в Евразии и северной Африке [1, 2]. Характерный внешний облик (прежде всего, огромные уши) долгое время воспринимался как надежный отличительный признак и одновременно свидетельство видовой однородности европейских ушанов, из-за чего все их популяции относились к *P. auritus* Linnaeus, 1758, типовому виду рода. В настоящее время, помимо *P. auritus*, в Европе распознаются *P. austriacus* Fischer, 1829, *P. kolombatovici* Dulić, 1980, *P. macrobullaris* Kuzyakin, 1965 (с двумя подвидами и *P. sardus* Mucedda et al., 2002 [1, 2]. *P. auritus*, *P. macrobullaris* и *P. sardus* вместе с азиатскими видами объединяются в группу *P. auritus*, тогда как *P. austriacus*, *P. kolombatovici* и африканские виды относятся к группе *P. austriacus* [1].

В палеонтологической летописи Европы род *Plecotus* представлен с раннего миоцена (*P. schoepfelii* Rosina et Rummel, 2012 из териозоны MN3 Германии) [3]. Для позднего миоцена (MN13) характерен *P. atavus* Topál, 1987, для раннего плиоцена (MN14) – *P. rabederi* Wołoszyn, 1987 [4, 5]. Два последних вида вместе с плио-плейстоценовым *P. crassidens* (Kormos, 1930) сближаются с североамериканским родом *Corynorhinus* и иногда рассматриваются в его составе [1, 5] либо выделяются в подрод *Paraplecotus* [6] внутри *Plecotus* (см. [7]).

Близкими современным видам *Plecotus* считаются раннеплиоценовый (MN15) *P. pliocaenicus* Topál, 1989 и плейстоценовый *P. abeli* Wettstein, 1923. Первый из них рассматривается как возможный предок всех ныне живущих ушанов [5], тогда как второй либо считается предковой формой *P. auritus* [6], либо сближается с *P. macrobullaris* [1]. При этом большинство остатков *Plecotus* из среднего и верхнего плейстоцена Европы отнесены к *P. auritus*, тогда как *P. austriacus* определен лишь из нескольких местонахождений Испании, Майорки и Болгарии [8, 9]. Палеонтологическая летопись *P. macrobullaris* (= *P. alpinus* Kiefer et Veith, 2001; = *P. microdontus* Spitzenberger in Spitzenberger et al., 2002) до настоящего времени отсутствовала; судя по его современному распространению и генетическому разнообразию популяций, возможным первоначальным ареалом этого вида был Ближний Восток [10, 11]. В этой связи большое значение имеют данные об ископаемых находках *Plecotus* в указанном регионе и прилегающей к нему Понто-Каспийской области. К их числу относятся описываемые ниже остатки *Plecotus macrobullaris sarmaticus* subsp. nov. из раннеплейстоценового местонахождения Таврида в центральном Крыму.

Раннеплейстоценовая ассоциация рукокрылых из пещеры Таврида (Республика Крым, Белогорский район, пос. Зуя) включает *Rhinolophus macrorhinus cimmerius* Lopatin, 2022, *R. mehelyi scythotauricus* Lopatin, 2023, *Eptesicus praeglacialis* Kormos, 1930 и *E. nilssonii varangus* Lopatin, 2023 [12–15], а также представителей родов *Myotis*, *Vespertilio* и *Plecotus* [13, 15]. Фаунистический комплекс местонахождения Таврида датирован поздним виллафранком

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

*e-mail: alop@paleo.ru

(около 1.8–1.5 млн л.н.) [16] и может быть сопоставлен с ранним бихарием (MQ1).

Изученные образцы из пещеры Таврида хранятся в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисьяка РАН (ПИН) в г. Москве. Для сравнения использовались современные материалы из коллекции Зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (ЗМ МГУ). Измерения сделаны при помощи окуляр-микрометра стереомикроскопа Leica MZ6, приведены в мм. Иллюстрации получены с помощью сканирующего электронного микроскопа Tescan Vega 3 XMU и рентгеновского микротомографа Neoscan N80 в ПИН.

Отряд Chiroptera Blumenbach, 1779

Семейство Vespertilionidae Gray, 1821

Подсемейство Vespertilioninae Gray, 1821

Триба Plecotini Gray, 1866

Род *Plecotus* Geoffroy, 1818

Plecotus macrobullaris Kuzyakin, 1965

Plecotus macrobullaris sarmaticus Lopatin, subsp. nov.

Название подвида — лат. сарматский, по древнему народу сарматов.

Голотип — ПИН, № 5644/652; левая нижнечелюстная кость с P_4-M_3 ; Россия, Республика Крым, Белогорский район, пещера Таврида (вблизи точки “Ванин грот”); нижний плейстоцен.

Описание (рис. 1–3). Размеры относительно крупные, сравнимые с *P. austriacus*. Подглазничное отверстие овальной формы, расположено целиком над M^1 ; передний край отверстия находится на уровне складки паракона, а задний — над серединой зуба, несколько дистальнее уровня вершины мезостилия (рис. 1а). Нижний край подглазничного отверстия расположен существенно выше нижнего края глазницы. Предглазничный мостик (костный мостик между подглазничным отверстием и передним краем глазницы) узкий.

M^1 слабо расширен поперечно (рис. 1б). Задний край коронки прямой, без выемки. Метакон значительно выше и шире паракона (соотношение ширины паракона и метакона — 0.79). Мезостиль достигает уровня лабиального края складки метакона. Метакриста ориентирована постеролабиально, складка метакона широкая. Лингвальная доля сравнительно короткая. Вершина протокона поперечно противопоставлена вершине паракона. Комплекс протокона угловатый, постпротокриста ориентирована продольно. Дистальный конец постпротокристы низкий, немного не достигает лингвального основания метакона. Цингулюм хорошо развит почти по всему периметру коронки, но отсутствует у парастилия, мезостилия и метастилия; на уровне постпротокристы

цингулюм отчетливо утолщенный, у лабиального края складки паракона — бугорчатый, у лабиального края складки метакона — тонкий, слегка волнистый.

Горизонтальная ветвь нижнечелюстной кости длинная, сравнительно высокая и толстая, с отчетливым подбородочным выступом (рис. 2). Вентральный край в целом прямой, чуть вогнутый под P_4 и немного выпуклый под M_3 . На всех трех изученных экземплярах имеется по два подбородочных отверстия: более мелкое переднее расположено под клыком (в интервале от I_3/C_1 до C_1/P_2), крупное заднее — под P_2 или промежутком P_2/P_3 . Под промежутком I_1/I_2 находится еще одно мелкое отверстие удлиненно-овальной формы (вытянутое субвертикально). Симфизный отдел высокий и длинный, достигает уровня задней части C_1 или передней части P_2 .

Передний край основания венечного отростка пологий, с крупным треугольным бугорком в медиальной (лингвальной) части, продолжающимся дорсально резким гребнем (рис. 3е) или высоким гребневидным утолщением (рис. 3б). Верхняя часть венечного отростка ориентирована вертикально и слегка выступает мезиально. Вершина венечного отростка заостренная, задний край пологий (у голотипа с небольшим зубцом посередине, см. рис. 3а, 3б), вырезка (прогиб) между венечным и сочленовным отростками слабая. Венечный гребень мощный, латеральная (лабиальная) сторона венечного отростка уплощенная. Массетерная впадина глубокая, с крупным сквозным сосудистым отверстием в центральной части (его выход на медиальной стороне сближен с нижнечелюстным отверстием, см. рис. 2а, 2в, 2ж, 2и) или без него (рис. 2г, 2е). Медиальная сторона венечного отростка отчетливо вогнутая, мышцелковый гребень умеренно развитый. Нижнечелюстное отверстие овальное, узкое, обращено дистально и с меди-

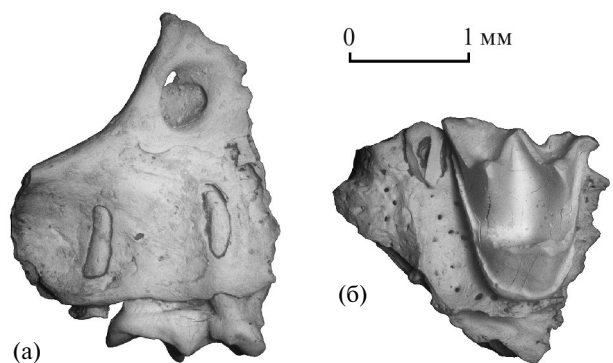


Рис. 1. *Plecotus macrobullaris sarmaticus* Lopatin subsp. nov., экз. ПИН, № 5644/651, фрагмент правой верхнечелюстной кости с M^1 (СЭМ): а — с лабиальной стороны, б — с окклюзиальной стороны; Россия, Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

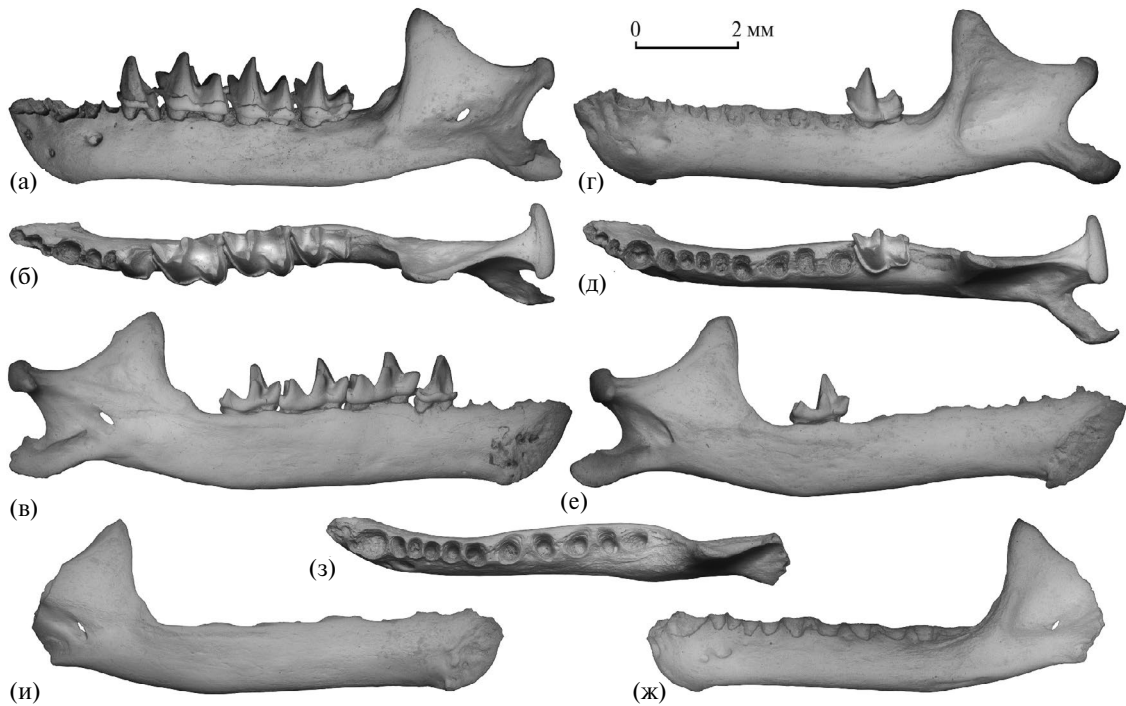


Рис. 2. *Plecotus macrobullaris sarmaticus*, Lopatin, subsp. nov. (СЭМ): а–в – голотип ПИН, № 5644/652, левая нижнечелюстная кость с P_4 – M_3 : а – с лабиальной стороны, б – с окклюзиальной стороны, в – с лингвальной стороны; г–е – экз. ПИН, № 5644/653, левая нижнечелюстная кость с M_3 : г – с лабиальной стороны, д – с окклюзиальной стороны, е – с лингвальной стороны; ж–и – экз. ПИН, № 5644/654, левая нижнечелюстная кость без зубов: ж – с лабиальной стороны, з – с окклюзиальной стороны, и – с лингвальной стороны; Россия, Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

альной стороны полностью скрыто костной стенкой. Суставный мышелок широкий, его медиальная часть заметно короче и ниже латеральной. Вырезка между сочленовным и угловым отростками глубокая. Вентральная вырезка перед угловым отростком (*incisura angularis* [17] seu *inc. praeangularis* [18] seu *inc. vasorum* [5]) плавная. Спереди от этой вырезки на вентральной стороне нижнечелюстной кости (на уровне от середины M_3 до передней части венечного отростка) имеется уплощенная узкая область для прикрепления двубрюшной мышцы.

Угловой отросток мощный, длинный, широкий в основании, сильно выступает назад (оканчивается несколько дистальнее уровня суставного мышелка) и значительно отогнут латерально. Угловой отросток лопастевидной формы, с выпуклой латеральной стороной, отчетливо вогнутой медиальной поверхностью и узкой, но закругленной вершиной. Дорсальный край углового отростка волнистый или зазубренный, на голотипе – с хорошо выраженным рогообразным выступом в средней части (рис. 3а, 3б). На латеральной стороне углового отростка выпуклая концевая часть тонким субпоперечным (относительно длинной оси отростка) гребнем отделена от уплощенного

основания, на котором имеется мощный продольный гребень (*linea masseterica*, см. [5]). Вогнутая площадка в основании медиальной стороны углового отростка (для прикрепления медиальной крыловидной мышцы) довольно широкая; дорсально она ограничена высоким и резким костным гребнем, который протягивается постероventрально от впадины позади нижнечелюстного отверстия до нижнего края вырезки между сочленовным и угловым отростками, оканчиваясь под дорсальным выступом углового отростка (рис. 3б, 3е). Передний конец этого гребня высокий, с зубовидным выростом.

Нижний зубной ряд состоит из трех резцов, клыка, двух малых премоляров P_2 и P_3 (известны по альвеолам), большого премоляра P_4 и трех моляров миотодонтного строения. Альвеолы нижних резцов мелкие, альвеола I_3 смещена лабиально относительно альвеол I_1 и I_2 . Альвеола нижнего клыка C_1 крупная, округлая, примерно вдвое длиннее альвеол P_2 и P_3 . Альвеолы премоляров расположены в одну линию, без лабиального смещения. Альвеола P_2 немного шире альвеолы P_3 .

P_4 высокий, довольно короткий, задняя часть коронки отчетливо шире передней. Основание коронки

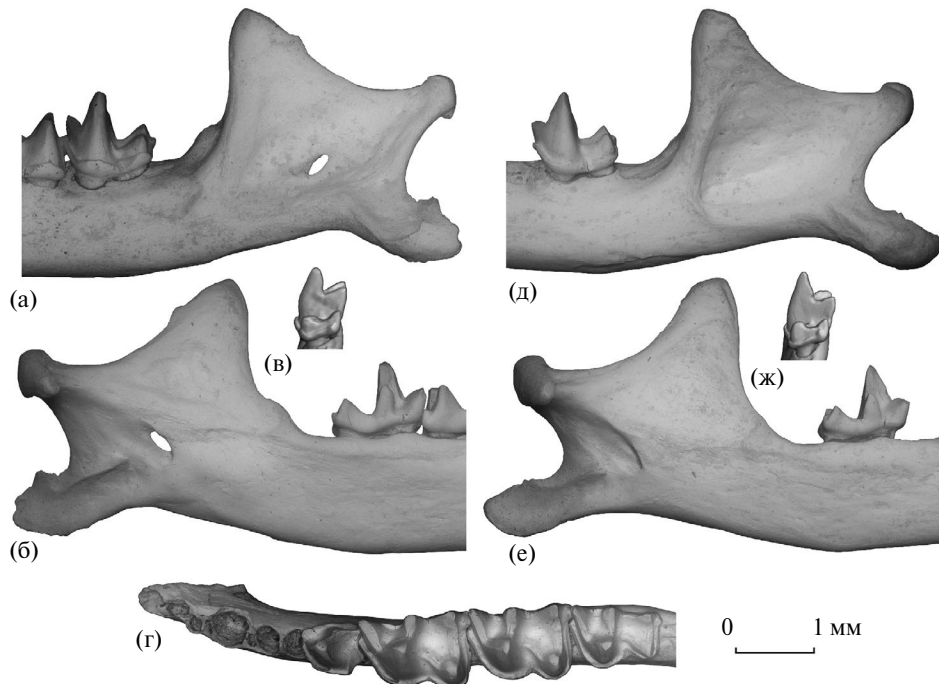


Рис. 3. *Plecotus macrobullaris sarmaticus*, Lopatin, subsp. nov.: а–г – голотип ПИН, № 5644/652, левая нижнечелюстная кость с P_4 – M_3 ; а – восходящая ветвь с лабиальной стороны, б – восходящая ветвь с лингвальной стороны, в – M_3 с задней стороны, г – горизонтальная ветвь с P_4 – M_3 с окклюзиальной стороны; д–ж – экз. ПИН, № 5644/653, левая нижнечелюстная кость с M_3 ; д – восходящая ветвь с лабиальной стороны, е – восходящая ветвь с лингвальной стороны, ж – M_3 с задней стороны (а, б, г–е – СЭМ; в, ж – компьютерные модели); Россия, Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

округленно-трапециевидное, с непрерывным мощным цингулидом (на голотипе сильно стерт в постеролабиальном углу, см. рис. 2а, 2б, 3г). Передний (антеролингвальный) дополнительный бугорок мелкий, слабо выступающий, занимает антеролингвальное положение (однако виден с лабиальной стороны). Постеролингвальный дополнительный бугорок хорошо развитый, сильно выступающий, соединен с постеролингвальным ребром главного бугорка, лингвальным цингулидом и постцингулидом. Лингвальная сторона основания коронки между дополнительными бугорками в целом прямая, слегка волнистая. Вершина главного бугорка трехгранная, его лабиальная сторона слегка выпуклая, лингвальная поверхность отчетливо вогнутая, задняя сторона прямая, постеролингвальное ребро тонкое. Постеролабиальный угол коронки выступает умеренно (на голотипе сильно стесан из-за стирания в результате окклюзии с главным бугорком P^4 , см. рис. 3г). Задний край коронки с отчетливой выемкой. Лабиальный цингулид высокий, прямой. Лингвальный цингулид в средней части слегка изогнут дорсально (рис. 2в).

M_1 примерно равен по длине M_2 . Паракристинд немного короче, а параконид лингвально выступает

слабее, чем на M_2 . Передняя сторона паракониды и задняя сторона метакониды субпараллельные (вид с лингвальной стороны, см. рис. 2в). Протоконид высокий, его передний край слегка выпуклый. Вершина метакониды немного смещена дистально по отношению к вершине протокониды, протокристинд несколько скошен (рис. 3г). Лабиальный цингулид мощный, с четким бугорком на уровне вершины протокониды (рис. 2а). Тригонидный бассейн с лингвальной стороны огорожен очень низким и тонким цингулидным гребнем (рис. 3г). Дорсальный изгиб лингвального основания тригониды небольшой (рис. 2в). Талонид заметно шире тригониды, талонидный бассейн глубокий в центральной части, лингвально закрыт высоким полным энтокристиндом с глубокой узкой вырезкой. Энтоконид сравнительно низкий, существенно ниже метакониды. Гипоконид хорошо развитый, умеренно выступающий.

M_2 отличается от M_1 сильнее сжатым продольно тригонидом и более широкой вырезкой энтокристинды. Энтоконид относительно высокий, чуть уступает по высоте метакониду (рис. 2в). Лабиальный цингулидный бугорок под протоконидом развит несколько слабее, чем на M_1 . Лингвальный цингулидный

гребень в основании тригонидного бассейна едва намечен. В остальном M_2 подобен M_1 .

M_3 намного меньше M_1 и M_2 , характеризуется узким талонидом, низкими талонидными бугорками, тонким и низким энтокротидом без вырезки. Бугорка на лабиальном цингулиде нет. Гипоконулид сильно редуцированный, слабо выступающий, но отчетливый, находится в основании задней стороны энтокротиды, соединен с постцингулидом (рис. 3б, 3в, 3е, 3ж).

На лабиальном цингулиде в основании гипофлексида каждого нижнего моляра (M_1 – M_3 на голотипе; M_3 на экз. ПИН, № 5644/653) располагается отчетливая фасетка стирания от окклюзии с параконом соответствующего верхнего моляра (рис. 2а, 2г, 3а, 3д).

Размеры в мм. Экз. ПИН, № 5644/651: M_1 : лабиальная длина – 1.4, лингвальная длина – 0.9, ширина – 1.6, ширина паракона – 0.75, ширина метакона – 0.95; ширина предглазничного мостика – 0.22.

Голотип ПИН, № 5644/652: нижнечелюстная длина (расстояние от переднего края альвеолы I_1 до заднего края мышелка, ML) – 11.4; альвеолярная длина (AL) I_1 – M_3 – 7.0; AL C_1 – M_3 – 6.15; длина P_4 – M_3 – 4.93; AL P_4 – M_3 – 4.75; длина P_4 – M_1 – 2.3; длина M_1 – M_3 – 4.15; AL M_1 – M_3 – 3.9; постдентальная длина (PL) – 4.2; лабиальная высота горизонтальной ветви (HMB) под M_1 – 1.45, под M_2 – 1.35, за M_3 – 1.5; высота в венечном отростке (расстояние от верхней точки вырезки перед угловым отростком до вершины венечного отростка с латеральной стороны, НСР) – 3.2; ширина мышелка (WC) – 1.57; длина углового отростка (расстояние от верхней точки вырезки перед угловым отростком до вершины углового отростка с латеральной стороны, APL) – 1.6; расстояние от наиболее постероventральной точки мышелка до вершины углового отростка, измеренное с латеральной стороны (CALD) – 1.85; то же расстояние, измеренное с дистальной стороны (CADD) – 2.1; размеры зубов (L – длина, W – ширина, WTR – ширина тригониды, WTAL – ширина талонида): P_4 : L – 0.85, W – 0.73; M_1 : L – 1.5, WTR – 0.9, WTAL – 1.0; M_2 : L – 1.45, WTR – 0.9, WTAL – 1.0; M_3 : L – 1.25, WTR – 0.8, WTAL – 0.6, WTAL/WTR – 0.75.

Экз. ПИН, № 5644/653: ML – 11.0; AL I_1 – M_3 – 6.8; AL C_1 – M_3 – 5.9; AL P_4 – M_3 – 4.45; AL M_1 – M_3 – 3.7; PL – 4.1; HMB под M_1 – 1.35, под M_2 – 1.35, за M_3 – 1.5; НСР – 3.3; WC – 1.57; APL – 1.7; CALD – 1.6; CADD – 1.85; M_3 : L – 1.15, WTR – 0.75, WTAL – 0.6, WTAL/WTR – 0.8.

Экз. ПИН, № 5644/654: AL I_1 – M_3 – 6.7; AL C_1 – M_3 – 6.0; AL P_4 – M_3 – 4.5; AL M_1 – M_3 – 3.8; HMB под M_1 – 1.3, под M_2 – 1.25, за M_3 – 1.3; НСР – 3.1.

Сравнение и замечания. Раннеплейстоценовая крымская форма крупнее *P. schoepfelii* Rosina

et Rummel, 2012, *P. rabederi* Wołoszyn, 1987, *P. abeli* Wettstein, 1923, и *P. crassidens* Kormos, 1930, и близка по размерам *P. atavus* Topál, 1987 и *P. pliocaenicus* Topál, 1989 (табл. 1). Среди современных видов она приблизительно соответствует по величине *P. austriacus* Fischer, 1829, *P. sardus* Mucedda et al., 2002 и *P. macrobullaris* Kuzyakin, 1965 и заметно превосходит *P. auritus* Linnaeus, 1758.

Plecotus atavus, *P. rabederi* и *P. crassidens* характеризуются положением подглазничного отверстия над P^4 и широким предглазничным мостиком (*P. atavus* – 0.55–0.68 мм, *P. crassidens* – 0.63 мм) [5], а *P. schoepfelii*, *P. atavus* и *P. rabederi* свойственно субмиотодонтное строение нижних моляров [7]. Значительно более дистальное положение подглазничного отверстия (над средней частью M^1) и полностью миотодонтное строение M_1 – M_3 исключают отнесение описанной крымской формы к какому-либо из указанных видов. Также она отличается от *P. schoepfelii* отсутствием лингвального смещения альвеолы P_3 , от *P. rabederi* – лабиальным смещением альвеолы I_3 и более длинным угловым отростком, а от *P. crassidens* – неслитыми корнями P_4 , хорошо развитыми антеролингвальным и постеролингвальным дополнительными бугорками P_4 , узким талонидом с отчетливым гипоконулидом M_3 и длинным угловым отростком.

Plecotus macrobullaris sarmaticus subsp. nov. демонстрирует узкий предглазничный мостик (0.22 мм), характерный для *P. pliocaenicus* (0.16–0.32 мм) и всех более поздних видов (*P. abeli* – 0.12–0.28 мм; *P. auritus* – 0.16–0.36 мм; *P. austriacus* – 0.23–0.36 мм) [5]. От *P. pliocaenicus* он отличается слабее редуцированным M_3 , а от *P. abeli* – более высоким положением подглазничного отверстия, крупным P_4 с глубокой выемкой заднего края и лучше выраженным лабиальным цингулидным бугорком M_1 – M_2 .

От *P. austriacus* отличается более дистальным положением подглазничного отверстия (у *P. austriacus* оно расположено над передней третью M^1), прямой лингвальной стороной основания P_4 (у *P. austriacus* она отчетливо вогнутая) и наличием явственного гипоконулида на M_3 (у *P. austriacus* гипоконулид сильно редуцирован и при этом приподнят к верхней части задней стороны энтокротиды и обособлен от постцингулида). Различия с *P. auritus* состоят в более крупных общих размерах и в форме углового отростка (у *P. auritus* он слабо отогнут латерально и утолщен на конце).

Особенности строения углового отростка нижнечелюстной кости *P. macrobullaris sarmaticus* subsp. nov., отличающие его как от *P. auritus*, так и от *P. austriacus*, требуют специального рассмотрения. У *P. auritus* угловой отросток относительно короткий, слабо отклоняется наружу и заканчивается булавовидным утолщением; дорсальный выступ маленький или

Таблица 1. Размеры нижней челюсти и нижних зубных рядов (в мм; *n* – число экземпляров, Δ – среднее; * – по коронкам) представителей рода *Plecotus* из Европы

Таксоны	Нижнечелюстная длина			Длина C ₁ –M ₃ (альвеолы)			Длина P ₄ –M ₃			Длина M ₁ –M ₃			Длина M ₁ –M ₃ (альвеолы)		
	<i>n</i>	пределы	Δ	<i>n</i>	пределы	Δ	<i>n</i>	пределы	Δ	<i>n</i>	пределы	Δ	<i>n</i>	пределы	Δ
<i>P. macrobullaris sarmaticus</i> subsp. nov.	2	11.0–11.4	11.2	3	5.9–6.15	6.02	1	4.93	4.93	1	4.15	4.15	3	3.7–3.9	3.8
<i>P. macrobullaris alpinus</i> [1]	8	10.35–10.87	10.67	8*	5.82–6.00	5.92	–			–			–		
<i>P. macrobullaris macrobullaris</i> [1]	4	10.66–11.66	10.93	4*	5.97–6.3	6.15	–			–			–		
<i>P. sardus</i> [2]	–			1*	6.2	6.2	–			–			–		
<i>P. schoepfelii</i> [3]	–			–			–			1	3.8	3.8	–		
<i>P. atavus</i> [5]	2	10.65–11.5	11.08	2	5.84–6.07	5.96	–			–			2	3.66–3.79	3.73
<i>P. rabederi</i> [4]	14	10.38–10.9	10.69	–			13	4.31–4.73	4.53	9	3.91–4.16	4.05	–		
<i>P. crassidens</i> [5]	1	10.98	10.98	3	5.75–5.79	5.76	1	4.5	4.5	2	3.91–4.05	3.98	4	3.68–3.86	3.76
<i>P. pliocaenicus</i> [5]	–			1	6.11	6.11	1	4.68	4.68	1	3.93	3.93	1	3.77	3.77
<i>P. abeli</i> [5]	6	10.31–10.98	10.62	12	5.57–6.11	5.77	9	4.27–4.72	4.46	10	3.56–4.09	3.85	16	3.4–3.91	3.6
<i>P. auritus</i> [5]	5	10.25–10.45	10.4	5	5.44–5.89	5.61	5	4.14–4.36	4.28	5	3.56–3.77	3.66	4	3.28–3.48	3.43
<i>P. austriacus</i> [5, 8]	6	11.1–11.78	11.49	8	6.11–6.53	6.3	6	4.63–5.13	4.82	6	3.91–4.27	4.08	6	3.73–4.05	3.87

отсутствует [17, 18]. У *P. austriacus* угловой отросток более длинный, сильно отогнут латерально и оканчивается небольшим утолщением; в средней части его дорсальной стороны имеется крупный рогообразный выступ [17, 18]. У рецентных *P. macrobullaris* угловой отросток широкий, с прямым или слегка волнистым дорсальным краем, к концу не расширяется или расширяется лишь немного, а по длине соответствует таковому *P. auritus* [19]. Обычно он не имеет ни столь четко выраженного дорсального рогообразного выступа, как у *P. austriacus*, ни булавовидного утолщения на конце, как у *P. auritus*, но иногда демонстрирует варианты строения, сходные с таковым *P. austriacus* [20]. Угловой отросток у *P. macrobullaris sarmaticus* subsp. nov. имеет близкое строение, но сильнее отогнут латерально – как у *P. austriacus*.

Степень удлинения (относительную длину) углового отростка можно описать отношением длины углового отростка к нижнечелюстной длине (индекс APL/ML), а степень его латерального отклонения – отношением расстояния между наиболее постероventральной точкой мышелка и вершиной углового отростка, измеренного с дистальной стороны, к этому же расстоянию, измеренному с латеральной стороны (индекс CADD/CALD). Сравнительное изучение (см. табл. 2) показывает, что у *P. macrobullaris sarmaticus* subsp. nov., *P. macrobullaris macrobullaris* и *P. auritus* угловой отросток развит по длине примерно

одинаково (APL/ML – 14.04–16.35%), тогда как у *P. austriacus* он удлинен намного сильнее (APL/ML – 20.18%). При этом у *P. auritus* (CADD/CALD – 102.78–102.94%) и *P. macrobullaris macrobullaris* (CADD/CALD – 105.13%) угловой отросток латерально отогнут заметно слабее, чем у *P. macrobullaris sarmaticus* subsp. nov. (CADD/CALD – 113.51–115.63%) и *P. austriacus* (CADD/CALD – 112.2%).

Отмеченный на медиальной стороне углового отростка *P. macrobullaris sarmaticus* subsp. nov. рельеф в виде углубленной площадки и резкого гребня хорошо выражен у современных *P. austriacus* и *P. macrobullaris*, но более сглажен у *P. auritus* (колл. ЗМ МГУ).

Помимо формы углового отростка, раннеплейстоценовый ушан из Тавриды соответствует *P. macrobullaris* по строению P₄ (прямой лингвальный край основания коронки, развитые дополнительные бугорки, строение цингулида), M₁–M₂ (субпараллельные передняя сторона параконида и задняя сторона метаконида, соотношение высоты метаконида и энтокониды) и M₃ (узкий талонид с отчетливым гипоконулидом). При этом от рецентных подвидов *P. macrobullaris macrobullaris* и *P. macrobullaris alpinus* новая форма отличается более дистальным положением подглазничного отверстия, стабильным наличием двух подбородочных отверстий, сильнее отогнутым латерально угловым отростком и лучше развитыми бугорками лабиального цингулида M₁–M₂.

Табл. 2. Избранные размеры (мм) и индексы (%) нижнечелюстных костей (dex – правая, sin – левая) у представителей рода *Plecotus* из Европы: нижнечелюстная длина (ML), длина углового отростка (APL), расстояние между наиболее постеро-вентральной точкой мышелка и вершиной углового отростка с латеральной (CALD) и дистальной (CADD) сторон, индекс удлинения углового отростка (APL/ML) и индекс латерального отклонения углового отростка (CADD/CALD)

Таксоны, экземпляры	ML	APL	APL/ML	CALD	CADD	CADD/CALD
<i>P. macrobullaris sarmaticus</i> subsp. nov., голотип ПИН, № 5644/652	11.4	1.6	14.04	1.85	2.1	113.51
<i>P. macrobullaris sarmaticus</i> subsp. nov., экз. ПИН, № 5644/653	11.0	1.7	15.45	1.6	1.85	115.63
<i>P. macrobullaris macrobullaris</i> , паратип ЗМ МГУ, № S-96545 (sin)	10.4	1.7	16.35	1.95	2.05	105.13
<i>P. auritus</i> , экз. ЗМ МГУ, № S-157987 (dex, sin)	10.6	1.6	15.09	1.7	1.75	102.94
<i>P. auritus</i> , экз. ЗМ МГУ, № S-174770 (dex)	10.5	1.5	14.29	1.8	1.85	102.78
<i>P. auritus</i> , экз. ЗМ МГУ, № S-167242 (dex, sin)	10.6	1.5	14.15	1.75	1.8	102.86
<i>P. austriacus</i> , экз. ЗМ МГУ, № S-74643 (sin)	11.4	2.3	20.18	2.05	2.3	112.2

Ушан из местонахождения Таврида – это первое свидетельство присутствия представителей рода *Plecotus* на территории России в раннем плейстоцене и первая ископаемая находка *P. macrobullaris*, документирующая раннюю стадию эволюционной истории этого вида. Можно предположить, что *P. macrobullaris sarmaticus* subsp. nov. был частью адаптивной радиации предковых представителей линии *P. macrobullaris* в Понто-Каспийской области.

Современный *P. macrobullaris* обитает в открытых горных областях и прилегающих к ним районах [2]; присутствие *P. macrobullaris sarmaticus* subsp. nov. в тафоценозе местонахождения Таврида согласуется с наличием открытых горных обстановок недалеко от пещеры.

Материал. Помимо голотипа (сборы 2022 г.), из пещеры Таврида (точка “Логово гиен”) три экземпляра: фрагмент правой верхнечелюстной кости с M¹ и передним лабиальным корнем M² (экз. ПИН, № 5644/651, сборы 2020 г.), левая нижнечелюстная кость с M₃ (экз. ПИН, № 5644/653, сборы 2020 г.), левая нижнечелюстная кость без зубов (экз. ПИН, № 5644/654, сборы 2018 г.).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен Д.О. Гимранову (Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН, Екатеринбург) и А.В. Лаврову (ПИН) за сбор материалов в пещере Таврида, Р.А. Ракитову (ПИН) – за помощь в подготовке иллюстраций, С.В. Крускопу, В.С. Лебедеву (ЗМ МГУ) и Н.В. Сердюк (ПИН) – за техническую помощь при сравнительном изучении современных образцов из коллекции ЗМ МГУ.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

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

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Были исследованы ископаемые материалы и рецентные экземпляры из музейной остеологической коллекции. Работы с живыми животными не проводились.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

У автора нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Spitzenberger F., Strelkov P.P., Winkler H., Haring E. A Preliminary Revision of the Genus *Plecotus* (Chiroptera, Vespertilionidae) Based on Genetic and Morphological Results // *Zoologica Scripta*. 2006. V. 35. № 3. P. 187–230.
2. Handbook of the Mammals of Europe. Chiroptera / Ed. Russo D. Cham, Switzerland: Springer, 2023. 980 p.
3. Rosina V.V., Rummel M. The Bats (Chiroptera, Mammalia) from the Early Miocene of Petersbuch (Bavaria, Southern Germany) // *Geobios*. 2012. V. 45. № 5. P. 463–478.
4. Wołoszyn B.W. Pliocene and Pleistocene Bats of Poland // *Acta Palaeontologica Polonica*. 1987. V. 32. № 3–4. P. 207–325.
5. Topál G. Tertiary and Early Quaternary Remains of *Corynorhinus* and *Plecotus* from Hungary (Mammalia, Chiroptera) // *Vertebrata Hungarica*. 1989. V. 23. P. 33–55.
6. Rabeder G. *Plecotus* und *Barbastella* (Chiroptera) im Pleistozän von Österreich // *Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz*. 1974 (1973). V. 19. P. 159–184.
7. Rosina V.V., Kruskop S.V., Semenov Y.A. New Late Miocene Pleistocene Bats (Chiroptera, Vespertilionidae: Plecotini) from Gritsev, Ukraine // *Palaeovertebrata*. 2019. V. 42. № 1. P. 1–13. <https://doi.org/10.18563/pv.42.1.e2>

8. Horáček I., Bogdanowicz W., Đulić B. *Plecotus austriacus* (Fischer, 1829) – Graues Langohr // Handbuch der Säugetiere Europas. V. 4 (II): Fledertiere (Chiroptera) II / Eds. Niethammer J., Krapp F. Wiebelsheim: Aula-Verlag, 2004. P. 1001–1049.
9. Galán J., Núñez-Lahuerta C., Moya-Costa R., et al. Fossil Bat Assemblages as Palaeoenvironmental and Palaeoclimatic Indicators: A Case Study in the Lower to Middle Pleistocene Gran Dolina Sequence of Sierra de Atapuerca, Northern Spain // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2019. V. 535. Art. 109365. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.109365>
10. Juste J., Ibáñez C., Muñoz J., et al. Mitochondrial Phylogeography of the Long-eared Bats (*Plecotus*) in the Mediterranean Palaeartic and Atlantic Islands // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. V. 31. № 3. P. 1114–1126.
11. Alberdi A., Gilbert M.T.P., Razgour O., et al. Contrasting Population-level Responses to Pleistocene Climatic Oscillations in an Alpine Bat Revealed by Complete Mitochondrial Genomes and Evolutionary History Inference // Journal of Biogeography. 2015. V. 42. № 9. P. 1689–1700.
12. Лопатин А.В. Раннеплейстоценовый подковонос *Rhinolophus macrorhinus cimmerius* subsp. nov. (Rhinolophidae, Chiroptera) из пещеры Таврида в Крым // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. 2022. Т. 506. С. 396–405.
13. Лопатин А.В. Раннеплейстоценовый кожан *Eptesicus praeglacialis* (Vespertilionidae, Chiroptera) из пещеры Таврида в Крыму // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. 2023. Т. 508. С. 95–104.
14. Лопатин А.В. *Rhinolophus mehelyi scythotauricus* subsp. nov. (Rhinolophidae, Chiroptera) из нижнего плейстоцена пещеры Таврида в Крыму // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. 2023. Т. 509. С. 109–114.
15. Лопатин А.В. *Eptesicus nilssonii varangus* subsp. nov. (Vespertilionidae, Chiroptera) из нижнего плейстоцена пещеры Таврида в Крыму // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. 2023. Т. 510. С. 308–315.
16. 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.
17. Ruprecht A. Metody wyróżniania *Plecotus austriacus* Fischer, 1829 i nowe stanowiska tego gatunku w Polsce // Acta Theriologica. 1965. V. 10. № 14. P. 215–220.
18. Ruprecht A.L. Taxonomic Value of Mandible Measurements in the Genus *Plecotus* Geoffroy, 1818 // Acta Theriologica. 1969. V. 14. № 6. P. 63–68.
19. Spitzenberger F., Haring E., Tvrtković N. *Plecotus microdonatus* (Mammalia, Vespertilionidae), a New Bat Species from Austria // Natura Croatica. 2002. V. 11. № 1. P. 1–18.
20. Galán J., Núñez-Lahuerta C., Bartolomé M. The Tale of an Ice-preserved Alpine Long-eared Bat in the Pyrenees // Journal of Bat Research and Conservation. 2022. V. 15. № 1. P. 69–71.

PLECOTUS MACROBULLARIS SARMATICUS SUBSP. NOV. (VESPERTILIONIDAE, CHIROPTERA) FROM THE EARLY PLEISTOCENE OF CRIMEA

Academician of the RAS A. V. Lopatin^{a, #}

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

[#]*e-mail: alop@paleo.ru*

The extinct mountain long-eared bat *Plecotus macrobullaris sarmaticus* subsp. nov. is described on the base of jaw remains from the Lower Pleistocene of the Taurida cave in central Crimea. This is the first record of the genus *Plecotus* in the Lower Pleistocene of Russia and the first fossil find of *P. macrobullaris* Kuzyakin, 1965, documenting the early stage of the evolutionary history of the species.

Keywords: *Plecotus macrobullaris*, mountain long-eared bat, chiropterans, Early Pleistocene, Crimea