

УДК 569:551.793(477.75)

BISON (EOBISON) CONSTANTINI SP. NOV. (ARTIODACTYLA, BOVIDAE) ИЗ НИЖНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА ПЕЩЕРЫ ТАВРИДА В КРЫМУ И НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ИСТОРИИ ПОДРОДА EOBISON

© 2026 г. И. А. Вислобокова^{а, *}, В. В. Титов^{б, с}, И. А. Ермольчик^а

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

^бЮжный научный центр РАН, Ростов-на-Дону, 344006 Россия

^сАкадемия биологии и медицины Южного Федерального университета, 344090 Ростов-на-Дону

*e-mail: ivisl@paleo.ru

Поступила в редакцию 08.10.2025 г.

После доработки 30.10.2025 г.

Принята к публикации 30.10.2025 г.

В статье описываются новые находки остатков мелкого бизона, входящего в состав раннеплейстоценовой фауны из пещеры Таврида в Крыму. Возраст этой фауны, по данным биохронологии, 1.8–1.5 млн лет. Роговой стержень, неполные верхние и нижние челюсти ювенильных и взрослых особей, зубы и кости конечностей отнесены к новому виду *Bison (Eobison) constantini*. В статье также обсуждаются некоторые важные аспекты истории подрода *Eobison*, его распространения и эволюции.

Ключевые слова: *Bison*, Bovidae, ранний плейстоцен, Крым, пещера Таврида

DOI: 10.7868/S3034587126010105

ВВЕДЕНИЕ

Раннеплейстоценовая фауна пещеры Таврида у пос. Зуя к востоку от Симферополя в центральном Крыму была обнаружена в 2018 г. при прокладке федеральной автомобильной трассы Симферополь–Керчь “Таврида”. Присутствие в этой фауне мелкого бизона подрода *Eobison* Flerov, 1972 совместно с крупным быком вымершего рода *Leptobos* Rüttimeyer, 1877–1878 было установлено уже по первым находкам, которые, однако, не позволяли определить его до вида. Совместное присутствие быков *Bison (Eobison)* и *Leptobos* в составе этой фауны было одним из основных аргументов, позволивших датировать ее в пределах 1.8–1.5 млн л. н. (см. Лопатин и др., 2019).

К подроду *Eobison* относятся мелкие примитивные короткорогие бизоны, обитавшие в Евразии в конце позднего плиоцена и раннем плейстоцене, в интервале примерно от 3.4 до 0.8 млн л. н. Первоначально К.К. Флеров (1972, 1979) в состав этого подрода включил три вида: *B. palaeosinensis* Teilhard de Chardin

et Piveteau, 1930 (типовой вид) из классической фауны Нихэвань (2.2–1.7 млн л. н.) (Китай), *B. sivalensis* Lydekker, 1878 из пинджора (2.6–0.6 млн л. н.) Верхних Сиваликов (Индия) и *B. tamanensis* N. Verestchagin, 1959 из фауны таманского фаунистического комплекса карьера Цимбал (ок. 1.2 млн л. н.) на Таманском п-ове, Предкавказье (Россия), а затем отнес к нему и вид *B. suchovi* Alexejeva, 1967 из фауны псекупского комплекса местонахождения Долинское (?2.2–1.8 млн л. н.) (Украина) (см. Вангенгейм, Флеров, 1982). Позже к ним добавились еще два вида: *B. degiulii* Masini et al., 2013 из позднего виллафранка и раннего галерия Италии (Masini, 1989; Masini et al., 2013; Sorbelli et al., 2023) и *B. georgicus* (Burchak-Abramovich et Vekua, 1994) [= *Dmanisibos georgicus*; Бурчак-Абрамович, Векуа, 1994] из Дманиси (ок. 1.8 млн л. н.) в Грузии (Bukhsianidze, 2005, 2020; Bukhsianidze, Koiava, 2018). К *B. degiulii* в настоящее время также относят бизонов из местонахождений интервала 1.7–1.1 млн л. н. бассейна Мигдони в Греции (Sorbelli et al.,

2023; = *B. cf. degiulii*; Kostopoulos et al., 2018; Kostopoulos, 2022).

Сведений о *Bison* (*Eobison*) юга Восточной Европы было очень мало, хотя данные о них чрезвычайно важны для уточнения картины их расселения и филогенетических связей. Вид *B. suchovi* представлен лишь голотипом (неполным, частично разрушенным роговым стержнем) (Алексеева, 1977, табл. 28, фиг. 1–3). Достоверных находок *B. tamanensis*, кроме его голотипа (небольшого фрагмента черепа с основанием рогового стержня; Флеров, 1979, рис. 10), пока нет. Л.И. Алексеева (1977) предполагала, что *B. suchovi* могли принадлежать утерянные неописанные остатки мелкого бизона из типового местонахождения псекупского комплекса Псекупс (у ст. Саратовской) (сборы В.И. Громова). В.С. Байгушева (2000) сообщила о находке *B. cf. tamanensis* (обломок черепа с рогами, КП 26386/1) в фауне таманского комплекса Семибалки (Приазовье), но без его изображения и описания.

В конце раннего плейстоцена (эпивиллафранке, 1.2–0.8 млн л. н.) в Европе были распространены бизоны еще двух под родов: к *B. (Bison) schoetensacki* Freudenberg, 1910 отнесены остатки из Валлонне (Франция), Вальпарадиза (Испания) и других местонахождений (e.g., Moullé et al., 2006; Sorbelli et al., 2021; Stefanelli et al., 2024), а *B. menneri* Sher, 1997 из Унтермассфельда (Германия) включен в под род *Poephagus* Gray, 1843 (Bukhsianidze, 2020).

Видовая диагностика *Bison* (*Eobison*) основывается преимущественно на особенностях строения черепа, роговых стержней, зубов и метаподий, а также морфометрических показателях. В последнее десятилетие для диагностики активно применяется сравнение основных морфометрических параметров, в т.ч. с использованием статистического анализа и графических методов. Эти исследования хорошо выявили основные тренды в эволюционном развитии и позволили получить интересные сравнительные данные по ключевым параметрам роговых стержней, зубной системы, метаподий раннеплейстоценовых бизонов (см. Tong et al., 2017; Kostopoulos et al., 2018; Sorbelli et al., 2021, 2023; Stefanelli et al., 2024 и др.). Однако, несмотря на значительный прогресс в изучении *Bison* (*Eobison*), реконструкции их исторического развития во многом остаются спорными, родственные связи видов не совсем ясны, систематическая принадлежность некоторых из них требует уточнения.

Изучение богатого ископаемого материала из пещеры Таврида частично восполняет пробел в знаниях о раннеплейстоценовых *Bison* (*Eobison*) юга европейской части России и дает новую информацию о морфологии и эволюции бизонов под рода *Eobison*.

В настоящей статье описываются остатки *Bison* (*Eobison*) из пещеры Таврида, собранные в ходе раскопок этого местонахождения в 2018–2024 гг. и хранящиеся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН). Своеобразие крымского эобизона позволяет нам выделить его в особый вид. Кроме того, в статье рассмотрены некоторые важные аспекты распространения и эволюции эобизонов.

Авторы выражают благодарность всем участникам раскопок за сбор материалов, С.В. Багирову (ПИН РАН) за фотографии и д-ру Л. Сорбелли (Каталонский ин-т палеонтологии им. Микеля Крусифонта) за присланные статьи.

ОПИСАНИЕ И СРАВНЕНИЕ МАТЕРИАЛА

СЕМЕЙСТВО BOVIDAE GRAY, 1821

ПОДСЕМЕЙСТВО BOVINAE GRAY, 1821 (или GILL, 1872)

Триба Bovini Gray, 1821

Род *Bison* Hamilton-Smith, 1827

Под род *Eobison* Flerov, 1972

Bison (*Eobison*) *constantini* Vislobokova, Titov et Yarmolchik, sp. nov.

Bison (*Eobison*) sp.: Лопатин и др., 2019, с. 383, рис. 3.

Вид назван в честь выдающегося российского ученого проф. К.К. Флерова.

Голотип – ПИН, № 5644/3400, почти полный левый роговой стержень; Россия, Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен (верхний виллафранк, MNQ18).

Описание (рис. 1–6). Мелкий короткорогий бизон. Роговой стержень голотипа обломан у основания и без вершины. Он небольшой, довольно сильно изогнутый и заметно сужающийся к вершине (рис. 1). У проксимального конца роговой стержень слабо отгибается вниз, затем образует плавную дугу в вертикальной плоскости со слабым гомонимным скручиванием дистальной части (дистальной трети), которая загибается верх и слегка внутрь. Хорошо выраженная грубая, глубокая бороздчатость на вентральной поверхности стержня исчезает в его верхней трети. Бороздчатость частично выражена также на передней и задней поверхностях. Примерно по средней линии дорсальной поверхности

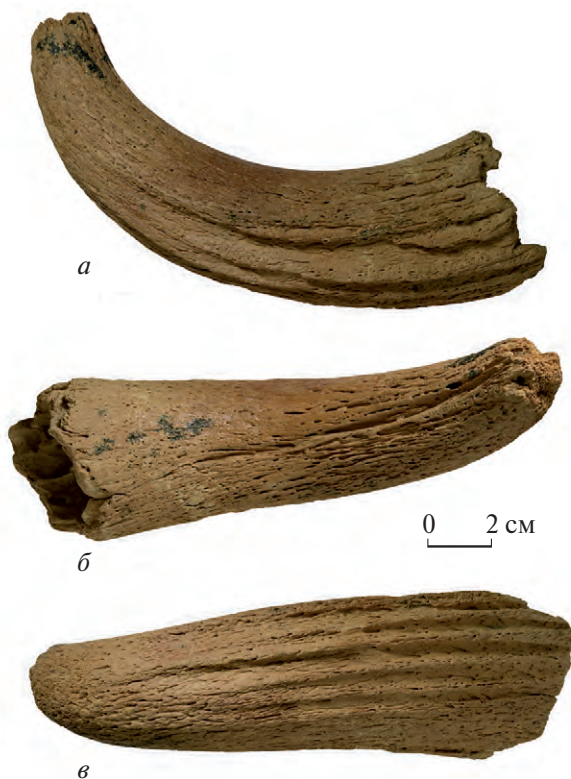


Рис. 1. Bison (*Eobison*) *constantini* sp. nov., голотип ПИН, № 5644/3400, левый рог: *а* — сзади, *б* — с дорсальной стороны, *в* — с вентральной стороны; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

расположена узкая продольная борозда. Сечение основания рогового стержня почти округлое, очень слабо сжатое дорсовентрально: переднезадний диаметр (DAP) немного больше дорсально-вентрального диаметра (DVD). Выше сечение стержня округлое. Пневматизация рогового

стержня сильная. Промеры рогового стержня приведены в табл. 1.

Основная затылочная кость, *basioccipitale*, экз. ПИН, № 5644/3401 с обломанными затылочными мышелками, *condyli occipitales*, полностью сросшаяся с сохранившейся частью базисфеноида, *basisphenoideum* (рис. 2). *Basioccipitale* сравнительно длинное, утолщенное, широкое на уровне суставных валиков и сужающееся кпереди. Площадка между суставными валиками широкая (около 12 мм), плоская с неглубоким, широким межмышцелковым желобом в середине, который переходит в слабый срединный гребень, продолжающийся на *basisphenoideum*; поверхность *basisphenoideum* выпуклая. Передние мышечные бугорки, *tuberculi pharyngei*, для *m. longus capitis*, крупные, длинные и широкие, с почти овальными основаниями. Снизу эти бугорки частично обгрызены, но, вероятно, были не очень высокими. Длина *tuberculum pharyngeum* — 34 мм, ширина в середине — 17.5 мм. Мозговая поверхность *basioccipitale* вогнутая, а на *basisphenoideum* с неглубокой ямкой турецкого седла, *sella turcica*, и широкой, низкой спинкой турецкого седла, *dorsum selae*. Излом оси основания черепа (между *basioccipitale* и *basisphenoideum*), очень слабый, почти не выражен. Ширина у суставных валиков — 60.47 мм, ширина у сращения с *basisphenoideum* — 37.86 мм, длина от валиков до сращения с *basisphenoideum* — 47.4 мм.

Подглазничное отверстие на верхнечелюстной кости экз. ПИН, №№ 5644/3424 и 5644/3431 лежит над D² и P² в карманообразном углублении (рис. 3, *а*, *з*).

Таблица 1. Основные параметры роговых стержней у разных видов Bison (*Eobison*)

Промеры, мм Индексы, %	<i>B. constantini</i>	<i>B. palaeosinensis</i>	<i>B. sivalensis</i>	<i>B. tamanensis</i>	<i>B. suchovi</i>
	Таврида ПИН, № 5644/3400	Нихэвань (Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930)	Верхние Сивалики (Lydekker, 1878)	Цимбал ЗИН, № 26010 (1)	Долинское ГИН, № 391-2
Длина по прямой (1)	165	200	—	—	172.5
Длина по изгибу (2)	260	450	—	—	180
DAP основания (3)	66	85	85	94	74
DVD основания (4)	63	78.2	65	73	61
Индекс степени изгиба (1/2)	63	44.4	—	—	95.8
Индекс сжатия (4/3)	95	92	76.5	77.6	82.4



Рис. 2. *Bison (Eobison) constantini* sp. nov., экз. ПИН, № 5644/3401, basioccipitale и basisphenoidum: а — снизу, б — сбоку; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

Неполные нижние челюсти экз. ПИН, №№ 5644/3409 и 5644/3410 имеют сравнительно высокий дентальный отдел, довольно длинную диастему и сравнительно короткий, не очень высокий симфизарный отдел с немного расширенным альвеолярным краем и вогнутым латеральным краем (рис. 4). Высота дентального отдела под задними молярами не превышала длину M_2-M_3 . У экз. ПИН, № 5644/3410 длина диастемы немного больше, чем длина ряда моляров M_1-M_3 ; длина симфизарного отдела чуть меньше длины ряда премоляров, а ширина альвеолярного края симфизарного отдела (ширина этого отдела) чуть меньше половины его длины (рис. 4, б–г; табл. 2).

Зубы гипсодонтные, с цементом (рис. 3–5). На нестертых и очень слабо стертых зубах цемент тонкий, но покрывает практически всю коронку. На стертых зубах цемент более толстый и обычно полностью покрывает энтостили верхних

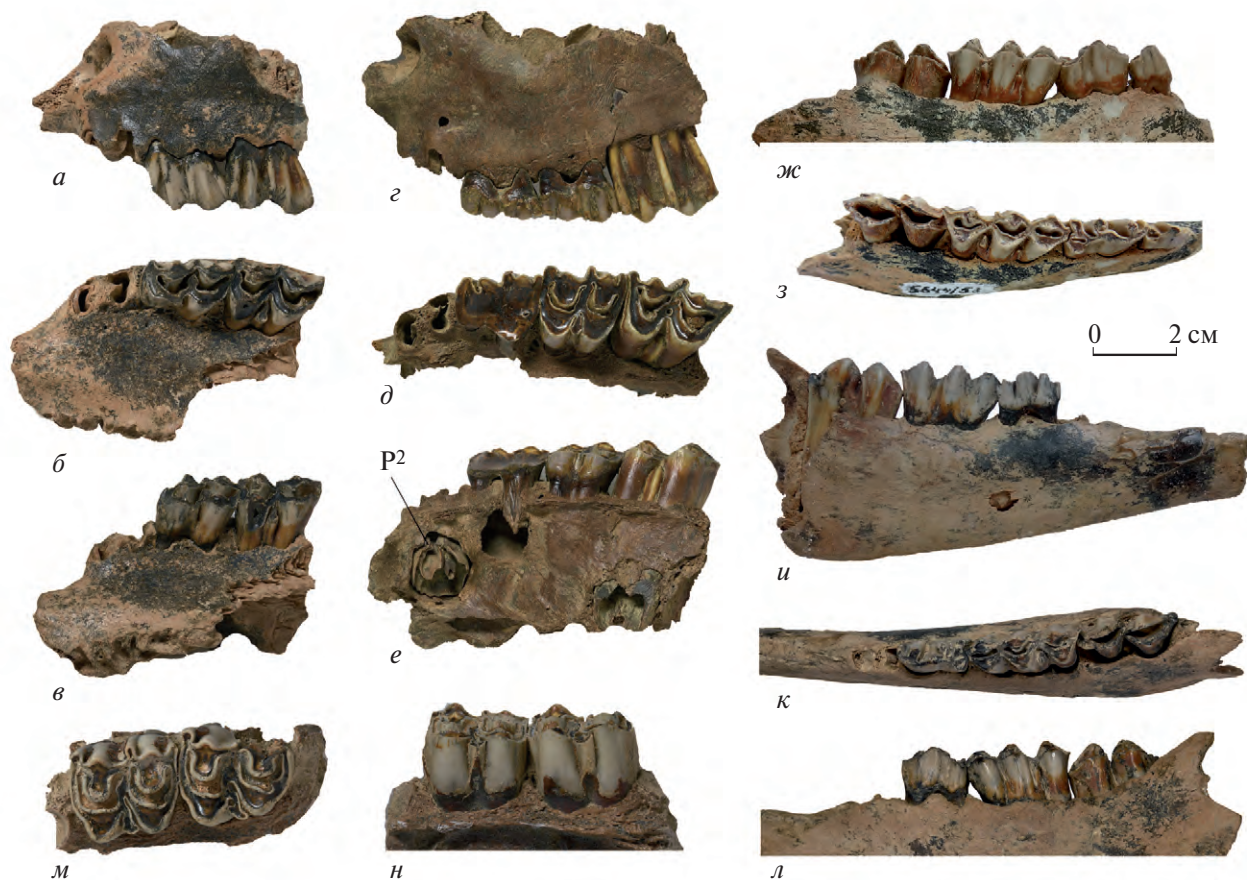


Рис. 3. *Bison (Eobison) constantini* sp. nov., фрагменты челюстей с зубами: а–в — экз. ПИН, № 5644/3424, с D^3-D^4 ; г–е — экз. ПИН, № 5644/3431, с D^3-M^1 ; ж, з — экз. ПИН, № 5644/53, с D_2-M_1 ; и–л — экз. ПИН, № 5644/3435, с D_3-M_1 ; м, н — экз. ПИН, № 5644/3427, с M^2-M^3 ; с буккальной (а, г, ж, л), окклюзиальной (б, д, з, к, м) и лингвальной (в, е, и, н) сторон; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.



Рис. 4. *Bison (Eobison) constantini* sp. nov., нижние челюсти с зубами: *а, е* — экз. ПИН, № 5644/3409; *б–д, ж* — экз. ПИН, № 5644/3410; с окклюзионной (*а, б, д–ж*), буккальной (*в*) и лингвальной (*г*) сторон; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

Таблица 2. Измерения нижних челюстей Bison (Eobison) constantini sp. nov.

Промеры, мм Индексы, %	ПИН, № 5644/3410	ПИН, № 5644/3409
Длина P_2-M_3	148.5	148
Длина P_2-P_4	58	~57
Длина M_1-M_3	92	91.2
Длина диастемы	99	
Длина симфиза	57	
Ширина симфиза	28	
Высота под P_4	48	47.4
Высота под M_1	57	
Толщина под M_1	25	
P_2-P_4/M_1-M_3	63	62.5

моляров и эктостилиды нижних моляров. Измерения коронок зубов приведены в табл. 3.

Верхние премоляры сравнительно высокие (рис. 5, *a–e, n–n*). Коронки P^2 и P^3 с сильно выступающим дистобуккально задненаружным углом. Коронка P^4 более симметричная. Столбик паракона мощный, на P^2 и P^3 он смещен мезиально, а на P^4 расположен почти в центре буккальной стенки. Парастиль и метастиль хорошо развиты. Гипокон довольно слабый. На лингвальной стороне протокон и гипокон отделены бороздкой, расположенной ближе к дистальному краю коронок. На поверхности окклюзии слабостертых P^2 и P^3 эта бороздка имеет п-образное очертание. Центральная фасетка со сложным очертанием. На P^3 и P^4 в центральной фасетке присутствует длинная, косая шпора, прикрепляющаяся к протокону и направленная дистобуккально. На слабостертом P^4 экз. ПИН, № 5644/3432 она отделяет маленькую овальную фасеточку (эмалевый островок) у дисталинговального угла (рис. 5, *d*), на более сильно стертом зубе эта фасеточка исчезает (рис. 5, *n*). Кроме того, на слегка стертых P^4 экз. ПИН, №№ 5644/3404 и 5644/3437 дистальная часть коронки имеет сложное строение: две ветви отходят от заднего крыла гипокона: передняя ветвь (или шпора) прямая, соединяется с задним крылом метакона (*postmetacrista*), а задняя, дугообразная, направлена к метастиллю. Последняя на слабостертом P^4 экз. ПИН, № 5644/3432 и более стертом P^4 экз. ПИН, №

5644/3433 отделяет маленькую фасеточку (эмалевый островок) у дистального края коронки (рис. 5, *n*).

Коронки верхних моляров с почти параллельными мезиальной и дистальной стенками, немного расходящимися к поверхности окклюзии на слабостертых зубах (рис. 3, *g–e, m, n*; 5, *ж–м*). Мезиальная доля коронок короче дистальной и немного сдвинута лингвально. Парастиль, мезостиль и метастиль значительно выступают буккально. На M^1 парастиль развит сильнее, чем метастиль и мезостиль; метастиль заостренный. На M^2 и M^3 буккальные стили округлены; парастиль и метастиль примерно равной толщины, расширяются к основанию коронок; на слабостертых зубах парастиль слегка отклонен вперед, а метастиль назад (рис. 5, *з, к*). На M^3 парастиль ограничен бороздкой на мезиальной стороне коронки, а метастиль — бороздкой на дистальной стороне коронки. Энтостиль узкий, слегка расширяющийся в средней части его высоты и сужающийся к основанию коронок. На очень слабо стертых M^3 его высота не превышает двух третей высоты коронки, у экз. ПИН, № 5644/3471 она равна примерно половине высоты коронки. На среднестертых молярах энтостиль значительно выступает лингвально, занимает почти срединное положение и прикреплен к заднему крылу протокона; на M^2 и M^3 экз. ПИН, № 5644/3427 лингвальный конец энтостиля немного расширен и слегка округлен (рис. 3, *м*), на других образцах он иногда со срединной бороздкой. Передняя и задняя фасетки моляров простые, на некоторых образцах с небольшой шпорой на задней стенке. На слабостертых M^1 и M^2 присутствует центральный островок эмали (см. рис. 3, *д*; 5, *ж*). Мезиодистальное сужение лингвальных долей отсутствует или слабое. Степень гипсодонтности моляров сравнительно невысокая. Индекс гипсодонтности M^2 экз. ПИН, № 5644/3464 — 147%; M^3 экз. ПИН, № 5644/3471 — 148%, № 5644/3470 — 155%, № 5644/3472 — 157%.

Длина D^2-D^4 экз. ПИН, №№ 5644/3424 и 5644/3431 была около 68–69 мм. На D^3 и D^4 толщина стилей уменьшается от парастилля к метастиллю (рис. 3, *a–e*). На D^3 передняя доля уже и немного длиннее, чем задняя доля. У экз. ПИН, № 5644/3424 передняя доля с угловатой лингвальной частью, с высоким мезиальным цингулумом, слабым лингвальным цингулумом и со столбикообразным утолщением; ее заднее крыло косо соединяется с задней долей зуба. D^4 по строению в целом сходен с M^1 ,

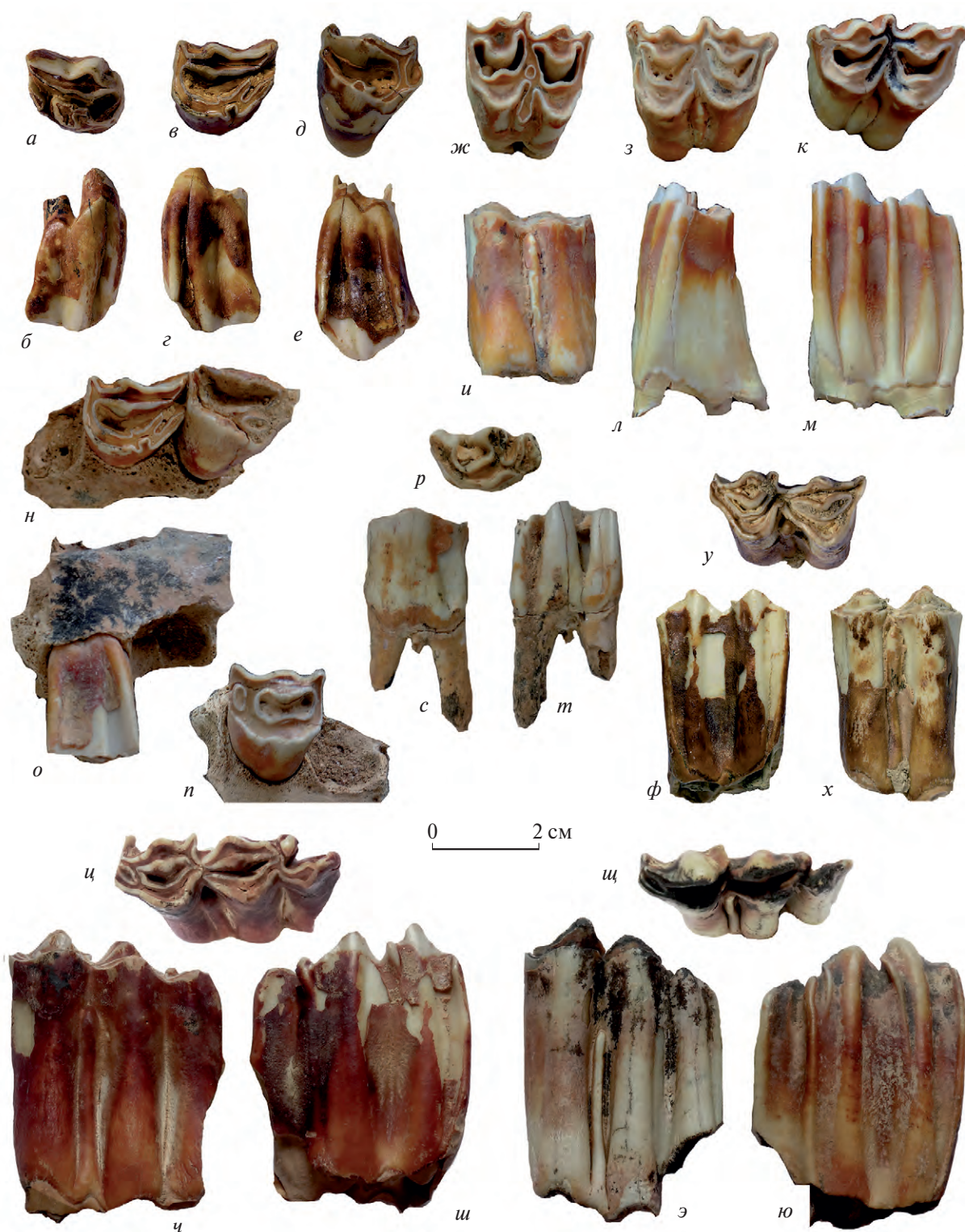


Рис. 5. *Bison (Eobison) constantini* sp. nov., зубы: *а, б* — экз. ПИН, № 5644/3402, правый P^2 ; *в, г* — экз. ПИН, № 5644/3432, левый P^3 ; *д, е* — экз. ПИН, № 5644/3404, левый P^4 ; *ж* — экз. ПИН, № 5644/3406, правый M^1 ; *з, и* — экз. ПИН, № 5644/3408, левый M^3 ; *к–м* — экз. ПИН, № 5644/3407, правый M^3 ; *н* — экз. ПИН, № 5644/3432, левые P^3 и P^4 ; *о, п* — экз. ПИН, № 5644/3433, правый P^4 ; *р–т* — экз. ПИН, № 5644/3480, левый P^4 ; *у–х* — экз. ПИН, № 5644/3430, левый M^3 ; *ц–щ* — экз. ПИН, № 5644/3481, левый M^3 ; *э, ю* — экз. ПИН, № 5644/3482, левый M^3 ; с окклюзионной (*а, в, д, ж, з, к, н, п, р, у, ц, щ*), буккальной (*б, г, е, м, о, с, х, ч, э*), дистальной (*л*) и лингвальной (*и, т, ф, ш, ю*) сторон; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

но с примитивно менее параллельными мезиальной и дистальной стенками коронки.

Зубные ряды на имеющихся нижних челюстях взрослых особей экз. ПИН, №№ 5644/3409 и 5644/3410 довольно сильно стерты (рис. 4). Ряд нижних премоляров сравнительно длинный. Индекс зубных рядов (P_2-P_4/M_1-M_3) — 62.5–63% (табл. 2). P_2 узкий, немного расширенный на уровне протокониды, с почти прямой дистальной стороной. Парастилид направлен вперед и слабо заострен; параконид лишь слегка намечен; метаконид не расширен, скошен назад и расположен ближе к дистальному краю коронки; протоконид длинный, с выпуклой буккальной стороной; гипоконид узкий; вертикальная борозда между протоконидом и гипоконидом слабая. P_3 лишь немного меньше, чем P_4 . Оба эти зуба с одинаково хорошо развитыми парастилидом и параконидом, немного смещенным дистально метаконидом, удлиненным

протоконидом с выпуклой буккальной стороной и узким гипоконидом, направленным дистобуккально и отделенным от протокониды глубокой V-образной бороздкой. Передняя и задняя лингвальные долины открыты: метаконид не сливается с параконидом и энтоконидом. Метаконид на P_3 не расширен, скошен назад, а на P_4 экз. ПИН, № 5644/3410 расширен мезиодистально. Дистальная сторона коронок P_3 и P_4 почти прямая и перпендикулярна к мезиодистальной оси зуба. Гипоконид заострен. Нижние моляры без мезостилида и с U-образной вогнутостью между столбиками паракониды и метакониды. Эктостилид занимает почти срединное положение на M_1 и прикрепляется к переднему крылу гипокониды на M_2 и M_3 . Третья доля M_3 с удлиненным дистальным стилидом. Лингвальный угол между второй и третьей долями M_3 меньше 90° .

Таблица 3. Измерения зубов (мм) *Bison (Eobison) constantini* sp. nov.

Зубы	L × W occl		L × W basal		H	
	min–max	m (n)	min–max	m (n)	min–max	m (n)
P^2	19.6 × 15.5	19.6 × 15.5 (1)	17 × 15	17 × 15 (1)	28	28 (1)
P^3	18.8–19 × 15–16.2	18.9 × 15.6 (2)	16.8–17.1 × 17.3–19.2	16.95 × 18.25	27.2–31.4 (2)	29.3 (2)
P^4	18–20 × 16.6–17	19 × 16.8 (3)	15–15.3 × 19–21	15.2 × 19.9 (3)	25.9–32	29.8 (3)
M^1	25.4–28.5 × 19.8–23	26.8 × 21 (3)	22.4–24.3 × 26.3–27.6	23.35 × 26.95 (2)	26.2–26.9	26.55(2)
M^2	26.1–29.8 × 18.2–23	28.5 × 19.7 (8)	22–27.4 × 24.4–29.2	23.5 × 26.7 (7)	36–43.4	40.42 (7)
M^3	28.1–30.4 × 15.2–20.6	29 × 18.15 (8)	25.4–28 × 24.3–26.7	27.2 × 25.8 (8)	37.3–45.4	42.35 (8)
P_2	15 × 8.3–9	15 × 8.65 (2)	13–14 × 8–8.4	13.5 × 8.2 (2)	—	—
P_3	19–20 × 11.3–12.2	19.5 × 11.8 (2)	17–20 × 10.4	18.5 × 10.4 (2)	—	—
P_4	21–21.1 × 11.3–13.5	21.1 × 11.3 (2)	22–20.7 × 12–13.7	21.35 × 12.85 (2)	24.8 (1)	24.8 (1)
M_1	23–28 × 11–15.7	25.6 × 13.9 (4)	—	—	—	—
M_2	27–36.5 × 14.4–16	30.2 × 15.4 (4)	26–37.2 × 17.5–18.5	29.83 × 18.07 (4)	30.9–44.7	41.2 (4)
M_3	38.6–41 × 13.4–15.5	39.7 × 14.4 (4)	>33 × 16.9–17.8	×17.35	48–53.7	50.9 (2)
D^3	22.9–23.1 × 16–17.6	23 × 16.8 (2)	20.4–20 × 16.7–16	20.2 × 16.35 (2)	18	18 (1)
D^4	22.8–25 × 17.6–20	20.2 × 22.5 (2)	19.2–20.2 × 20–21.2	19.7 × 20.6 (2)	22.7	22.7 (1)
D_2	11.8 × 6.5	11.8 × 6.5 (1)	12.4 × 6.8	12.4 × 6.8 (1)	12.5	12.5 (1)
D_3	21.4 × 9.2–9.5	21.4 × 9.35 (2)	19–20.2 × 9.5–9.8	19.6 × 9.65 (2)	14.6–15	14.8 (2)
D_4	31.1–34 × 11–11.7	32.7 × 11.3 (3)	25.5–27.1 × 12.4–13.1	26.4 × 12.8 (3)	19.5–20.7 (3)	20 (3)

На слегка стертом P_4 экз. ПИН, № 5644/3480 (рис. 5, $p-m$) на окклюзиальной поверхности параконид менее развит, чем парастилид; столбик метаконида округлен; протоконид длинный с выпуклой буккальной стороной; гипоконид слабый и короче энтоконид, с выпуклой буккальной стороной; борозда между протоконидом и гипоконидом широкая и неглубокая. Параконид и метаконид расширяются к основанию коронки. Примерно на половине высоты коронки параконид становится равным парастилиду, а метаконид значительно расширяется мезиодистально, как у экз. ПИН, № 5644/3410; гипоконид в средней части коронки заострен; вертикальная борозда между протоконидом и гипоконидом на буккальной стороне коронки широкая, V-образная в основании, углубляется к основанию коронки; дистальная сторона коронки уплощенная и со слабой вертикальной вогнутостью. Индекс гипсодонтности — 118%.

Очень слабо стерты M_1 , а также нестертые M_1 на фрагментах нижних челюстей с молочными зубами имеют тонкий, короткий мезостилид в верхней части коронки. На слабо-стертом M_2 экз. ПИН, № 5644/3430 длина мезостилида в верхней части коронки менее 6 мм (рис. 5, ϕ). На нестертых M_1 экз. ПИН, №№ 5644/53 и 5644/3435 парастилид и мезостилид сильно выступают лингвально, а метастилид направлен дисталингуально. Переднее крыло протоконид (препротокристин) подразделяется на две ветви, образующие замкнутую маленькую фасетку у мезиальной стенки зуба: буккальная ветвь соединяется с парастилидом, а лингвальная ветвь контактирует с передним крылом метаконида (преметакристин) (см. Лопатин и др., 2019; рис. 3, з, к). Такая же фасетка присутствует на нестертых и очень слабо стертых M_3 экз. ПИН, №№ 5644/3481 и 5644/3482 (рис. 5, ψ , ω). Индекс гипсодонтности M_1 экз. ПИН, № 5644/3435 равен 165%; M_2 экз. ПИН, № 5644/3430 — 145%; M_3 экз. ПИН, № 5644/3481 — 124%, экз. ПИН, № 5644/3482 — 137%.

Ряд нижних молочных зубов экз. ПИН, №№ 5644/53 и 5644/3435 сравнительно длинный (рис. 3, $ж-л$). Длина D_2-D_4 69 мм. D_2 экз. ПИН, № 5644/53 по строению похож на P_2 , но в отличие от него с более выраженным параконидом. Заднее крыло гипоконида короткое. D_3 экз. ПИН, №№ 5644/53 и 5644/3435 с теми же бугорками, что и P_3 , но более узкий в средней части коронки и с примитивно более слабыми парастилидом и протоконидом и с не заостренным

гипоконидом. Параконид на D_3 сильнее развит, чем парастилид; столбик метаконида на поверхности окклюзии округлен; буккальная сторона протоконид очень слабовыпуклая, а гипоконид довольно широкий, выступает буккально, и его буккальная сторона округлена. D_4 длинный, трехдольный; размеры долей увеличиваются от первой к третьей. Развита три лингвальных стилида (парастилид, метастилид и энтостилид) и два лабиальных базальных столбика (эктостилиды). Мезостилид (стилид между первой и второй долями) не прослеживается. Эктостилиды тонкие, столбикообразные; передний эктостилид (между первой и второй долями) заметно ниже и тоньше, чем задний эктостилид (между второй и третьей долями).

Метаподии (metacarpus и metatarsus) и кости предплюсны (calcaneus, astragalus и naviculocuboideum) (рис. 6) с характерными для *Bison* признаками. Метаподии сравнительно короткие, с широкими проксимальным и дистальным эпифизами. Переход от диафиза к дистальному эпифизу хорошо выражен. Латеральный край проксимальной суставной поверхности сильно оттянут в сторону, но почти на всех образцах он разрушен. Промеры метаподий приведены в табл. 4.

Сравнение и замечания. Описываемый бизон по морфологии и размерам рогового стержня, зубов и метаподий соответствует подвиду *Eobison* и наряду с чертами сходства с другими видами обладает признаками, отличающими его от них.

Роговой стержень из Тавриды по типу изгиба, гомонимному скручиванию, характеру борозчатости и дорсовентральному сжатию основания сходен с лектотипом *B. (E.) palaeosinensis* из Нихэваня (Китай), голотипом *B. (E.) georgicus* из Дманиси (Грузия) и *B. (E.) degiulii* из Пьетрафитты (Италия) (рис. 8; табл. 1), но отличается от них более мелкими размерами и, кроме того, от *B. (E.) palaeosinensis* более слабым изгибом, от *B. (E.) georgicus* более сильным изгибом и очень слабым дорсовентральным сжатием основания ствола, а от *B. (E.) degiulii* также по последнему признаку. По диаметрам и индексу сжатия основания он, возможно, попадает в пределы значений у *B. (E.) georgicus* из Дманиси (Грузия), но полной уверенности в принадлежности мелкого рогового стержня (DVD/DAP: 55.18/56.68 = 97%) к этому виду нет (см. Bukhsianidze, 2005). Роговой стержень из Тавриды отличается от голотипов *B. (E.) tamanensis* из Цимбала (Россия), *B. (E.) suchovi* из



Рис. 6. *Bison (Eobison) constantini* sp. nov., кости конечностей: а–в – экз. ПИН, № 5644/3411, г – экз. ПИН, № 5644/3413, д – экз. ПИН, № 5644/3416, е – экз. 5644/3414, ж – экз. ПИН, № 5644/3415, пястные кости; з–к – экз. ПИН, № 5644/3412, плюсневая кость; л, м – экз. ПИН, № 5644/3417, с–у – экз. ПИН, № 5644/3420, астрагалы; н, о – экз. ПИН, № 5644/3418, ф, х – экз. ПИН, № 5644/3422, ладьевидно-кубовидные кости; п, р – экз. ПИН, № 5644/3419, ц, ч – экз. ПИН, № 5644/3421, пяточные кости; спереди (а, г–з, л, о, н, с, х, ц), сзади (б, и, м, т), сверху (в, к, н, ф), с медиальной стороны (р, ч), с латеральной стороны (у); Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

Долинского (Украина) и *B. (E.) sivalensis* из пинджора Верхних Сиваликов Индостана размерами, меньшим переднезадним диаметром и более слабым сжатием основания; от двух последних отличается также формой сечения основания, отсутствием килей и выраженным скручиванием, а от *B. sivalensis*, возможно, и дорсовентральным типом сжатия основания. Тип сжатия основания у последнего вызывает сомнения из-за нестыковок данных о его диаметрах в работе Р. Лидеккера (см. Lydekker, 1878; Sorbelli et al., 2023). У *B. cf. sivalensis* из татрота Верхних Сиваликов основания роговых стержней сжаты в переднезаднем направлении (Akbar Khan et al., 2010). От *B. cf. degiulii* из бассейна Мигдони (Греция) отличается размерами, формой сечения и индексом сжатия основания, а также скручиванием. К этому виду были отнесены неполный череп с основаниями роговых

стержней из Каламото, KLT-638 (DVD/DAP: 50/58 = 86.2%), часть лобной кости с основанием рогового стержня из Аполлонии, APL-310 (DVD/DAP: 56/48 = 116.6%) (= *Soergelia brigittae*; Kostopoulos, 1997, с. 859) и часть рогового стержня из этого местонахождения, APL-658 (DVD/DAP: 47/56.4 = 83.3%) (Kostopoulos et al., 2018, рис. 6A–D).

Бизон из Тавриды отличается от других видов и некоторыми особенностями морфологии постоянных премоляров и молочных зубов. Он отличается от *B. (E.) georgicus*, *B. (E.) degiulii* из Италии и греческих *B. cf. degiulii* примитивно более узкой и не укороченной коронкой P_2 ; от *B. (E.) georgicus* и *B. cf. sivalensis* более утолщенным протоконидом на P_3 и, кроме того, от *B. (E.) georgicus* менее сильно развитым параконидом, менее длинным задним крылом

Таблица 4. Измерения метаподий *Bison (Eobison) constantini* sp. nov.

Промеры, мм Индексы, %	Пястная кость		Плюсневая кость	
	min-max	m (n)	min-max	m (n)
L	224.3–251.6	239.4 (17)	264.6–277	271 (4)
DT prox	58.7–77.2	69.5 (12)	54.6–60.4	57.2 (4)
DAP prox	38.2–49.4	42.8 (13)	57.6–61.8	59.6 (4)
DT diaph	34.2–51.7	43.5 (15)	37.8–39.4	38.9 (4)
DAP diaph	28.2–35.9	31.5 (12)	38–41.9	40.6 (4)
DT dist	61.2–76.9	70.4 (17)	61.3–67.4	65 (4)
DAP dist	31.4–42.2	37.9 (17)	35–40.3	37.75
DT diaph/L	15–21	18.15 (15)	14.7–24.3	19.2 (4)
DT dist/L	26–32	29.3 (17)	23–24.7	23.9 (4)
DT diaph/DT dist	52–68	60.6 (15)	60.2–64.5	62.3 (4)

гипоконида, более узкой и короткой долиной между параконидом и метаконидом на P_4 (см. Bukhsianidze, 2005, рис. 6 и I-3; Akbar Khan et al., 2010, рис. 3). По сравнению с *B. cf. degiulii* из Тсиотра Врисси его P^3 с примитивно менее симметричной коронкой и с более короткой и косой шпорой (см. Kostopoulos et al., 2018, рис. 5E). По длине верхних и нижних рядов молочных зубов, а также по морфологии D_2 и D_3 бизон из Тавриды близок к *B. (E.) palaeosinensis*. Но, в отличие от бизона из Тавриды, на D_4 у китайского вида передний и задний эктостилиды одинаковой толщины и высоты, а метастилид не отогнут назад (см. Tong et al., 2017, рис. 2B).

Индекс нижних зубных сегментов взрослых особей бизона из Тавриды (62.5–63%) попадает в пределы изменчивости у *B. (E.) palaeosinensis* (59.9–63.2%; Tong et al., 2017), меньше, чем у *B. cf. sivalensis* из татрота Верхних Сиваликов (67.4%; PUPC 69/327; Akbar Khan et al., 2010), близок к наибольшим значениям у *B. (E.) degiulii* из Пьетрафитты (51–62%; Sorbelli et al., 2023), чуть меньше, чем у *B. cf. degiulii* этого вида из Тсиотра Врисси (65%, TSR-F20-16), но больше, чем у *B. cf. degiulii* из Аполлонии-1 (57.5%) (см. Kostopoulos et al., 2018).

Степень гипсодонтности нестертых и очень слабо стертых постоянных зубов бизона из Тавриды близка к таковой у *B. (E.) palaeosinensis* из Шаншенмиазуй (>1.7 млн л. н.) в бассейне Нихэвань и *B. (E.) degiulii* из Пьетрафитты; выше, чем у *B. cf. sivalensis* из татрота

и ниже, чем у *B. cf. degiulii* из Греции и *B. (E.) georgicus*. В частности, индекс гипсодонтности его M^2 (147%) близок к таковому *B. (E.) palaeosinensis* (146%, M 22649; Tong et al., 2017, рис. 4B), ниже, чем у *B. (E.) georgicus* (152%, D1065) (см. Bukhsianidze, 2005); индекс гипсодонтности его M^3 (148–157%) ниже, чем у *B. cf. degiulii* из Греции (160%, KLT-319; 163%, APL-417, APL-240; Kostopoulos et al., 2018). Среднее значение индекса гипсодонтности его M_3 (130.5%) близко к индексу гипсодонтности M_3 у *B. (E.) degiulii* из Пьетрафитты (131%; SABAP UMB 20. 1.1227; Sorbelli et al., 2023, рис. 4k).

По форме симфизарного отдела нижней челюсти бизон из Тавриды ближе к *B. (E.) palaeosinensis* экз. V 22658 из Шаншенмиазуй (см. Tong et al., 2017, рис. 2A и 3A) и отличается от *B. (E.) degiulii* из Пьетрафитты (см. Sorbelli et al., 2023, рис. 4).

Метаподии из Тавриды по длине и индексу массивности дистального эпифиза (DTdist/L%) соответствуют *Bison (Eobison)* и частично перекрываются с *B. (B.) schoetensacki*, как почти у всех других видов этого подрода (рис. 7). Бизон из Тавриды по этим показателям пястной кости (224.3–251.6 мм и 26–32%) примерно соответствует *B. (E.) palaeosinensis* из бассейна Нихэвань и *B. (E.) georgicus* из Дманиси, хотя размах изменчивости у него больше и ближе к *B. cf. degiulii* из Греции. Длина пястной кости у китайского вида 226–248 мм и индекс 26–29%, у эобизона из Дманиси 231.3–256.6 мм и

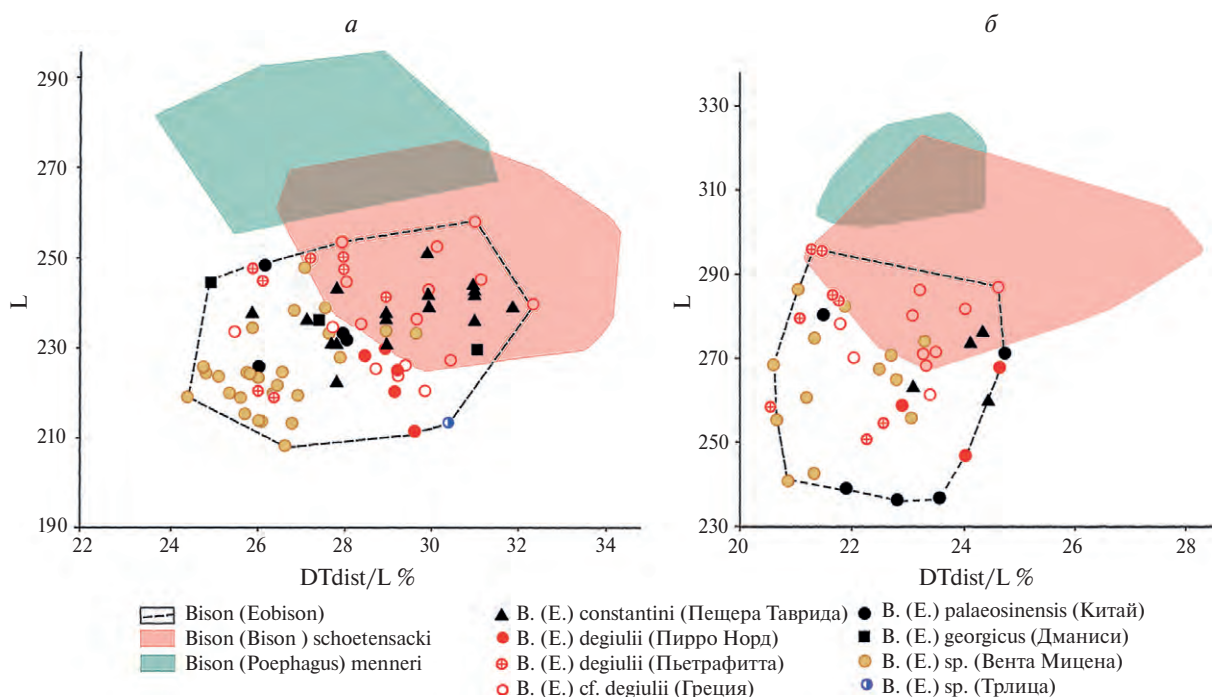


Рис. 7. Соотношение параметров метаподий у ранних Bison: *а* — пястная кость, *б* — плюсневая кость (с использованием данных: Moyà-Solà, 1987; Sher, 1997; Bukhsianidze, 2005; Tong et al., 2017; Kostopoulos et al., 2018; Sorbelli et al., 2023).

индекс 25–31%, у *B. cf. degiulii* 220.65–258.11 мм и 25.46–32.29%. Бизон из Тавриды по длине плюсневых костей и индексу массивности (264.6–277 мм и 23–24.3%) попадает в пределы этих параметров у *B. (E.) palaeosinensis*, а также у *B. cf. giulii* из Греции, которые у первого равны 237–280 мм и 21–25%, а у второго 261.25–286.86 мм и 21.77–24.6%. Ширина проксимального конца пястной кости (58.7–77.2 мм) и ширина проксимального конца плюсневой кости (54.6–60.4 мм) у бизона из Тавриды попадают в пределы значений у *B. cf. degiulii* из Греции (57.71–78.26 мм и 51.07–62.13 мм) и частично перекрываются с этими показателями у *B. (E.) palaeosinensis* (56–74 мм и 47–57 мм) и *B. (E.) georgicus* (62.8–70.5 мм и 54–56 мм) (см. Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930; Bukhsianidze, 2005; Tong et al., 2017; Kostopoulos et al., 2018; Sorbelli et al., 2023).

Бизон из Тавриды отличается от *B. (B.) schoetensacki* конца раннего—начала среднего плейстоцена, в т.ч. из Вальпарадиза (Испания), гораздо меньшими размерами рогового стержня, меньшей гипсодонтностью зубов, особенностями строения премоляров, в частности менее симметричными коронками P^3 и P^4 , D_3 с округленным гипоконидом, D_4 со слабо развитым передним эктостилидом (см. Sorbelli et al., 2021, рис. 3g, h

и 4b), менее массивными метаподиями, а также, по-видимому, меньшими общими размерами, попадающими в пределы размеров эобизонов. Бизоны подрода *Eobison* весили 500–600 кг, а *B. (B.) schoetensacki* — 700–1100 кг (Sorbelli et al., 2023).

От *B. (P.) menneri* из Унтермассфельда (Германия) отличается особенностями строения роговых стержней, зубов, более длинным рядом премоляров и менее длинными метаподиями (см. Sher, 1997; Maniakas, Kostopoulos, 2017; van Asperen, Kahlke, 2017; Bukhsianidze, 2020). У *B. (P.) menneri* индекс нижних зубных сегментов — 57.4%, а длина пястной кости — 255.8–296.0 мм (Sher, 1997; Sorbelli et al., 2023).

Бизон из Тавриды отличается от *Leptobos* и найденного в этом же местонахождении *L. etruscus flerovi* Vislobokova et al., 2025 строением роговых стержней и нижней челюсти, большей гипсодонтностью зубов и более сильным цементом, более вздутыми базально верхними молярами, более выступающими буккально столбиками паракона и метакона на верхних молярах, наличием срединного островка эмали на окклюзионной поверхности, отсутствием или менее развитыми шпорами в фасетках мо-

ляров, строением энтостилия на верхних молярах (он в средней части лингвально уже и не так сильно уплощен), отсутствием дополнительного срединного базального столбика на лингвальной стороне нижних моляров, более прогрессивным строением P_4 и присутствием на M_3 лишь одного буккального базального столбика, а также по строению и массивности метаподий. В отличие от *Leptobos*, у него, как и у других представителей подрода, хорошо выражено латеральное выступание проксимальной суставной поверхности пястной кости. Массивность диафиза и дистального эпифиза метаподий у бизона из Тавриды больше, чем у *L. etruscus flerovi* (см. Вислобокова и др., 2025).

Своеобразие *Bison* (*Eobison*) из Тавриды, его отличие по сумме признаков от других видов подрода позволяет выделить новый вид. Диагностические признаки этого вида следующие: выраженное гомонимное скручивание рогового стержня, примитивно слабое дорсовентральное уплощение его основания, низкая симфизарная часть нижней челюсти с немного расширенным альвеолярным краем, примитивно длинный ряд премоляров, длинные и узкие вторые премоляры, P^3 с несимметричной коронкой и косой шпорой, длинные и узкие P_2 , D_4 с более слабым передним эктостилидом по сравнению с задним эктостилидом, а также сравнительно низкая степень гипсодонтности щечных зубов.

Материал. Помимо голотипа, *basioscapitale* с базисфеноидом, экз. ПИН, № 5644/3401; части верхних челюстей: с D^3 – D^4 , № 5644/3424; с D^3 – M^1 , № 5644/3431; с P^3 , № 5644/3436; с P^3 – P^4 , № 5644/3432; с P^4 , № 5644/3433; с M^3 , № 5644/3434; с M^2 – M^3 , № 5644/3427; части нижних челюстей: с D_2 – M_1 , № 5644/53; с D_3 – M_1 , № 5644/3435; две неполные нижние челюсти с P_2 – M_3 , №№ 5644/3409, 3410; D_4 , № 5644/3474; верхние зубы постоянные: P^2 , № 5644/3402; два P^4 , №№ 5644/3404, 3437; два M^1 , №№ 5644/3406, 3438; восемь M^2 , №№ 5644/3460–3467; семь M^3 , №№ 5644/3407, 3408, 3469–3473; нижние зубы постоянные: P_4 , № 5644/3480; M_1 , № 5644/3475; M_2 , № 5644/3430; два M_3 , №№ 5644/3481 и 5644/3482; 17 пястных костей, экз. ПИН, №№ 5644/3411, 3413–3416, 3442–3448, 3452–3455, 3483; два астрагала, экз. ПИН, №№ 5644/3417, 3420; две ладьевидно-кубовидные кости; №№ 5644/3418, 3422; две пяточные кости №№ 5644/3419, 3421; четыре плюсневые кости, №№ 5644/3412, 3423, 3451, 3456.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ИСТОРИИ ПОДРОДА *EOBISON*

Находка нового вида *Bison* (*Eobison*) в нижнем плейстоцене Крыма дает важные дополнительные сведения о распространении и некоторых аспектах эволюции этого подрода.

О распространении *Bison* (*Eobison*). Данные о распространении раннеплейстоценовых бизонов значительно пополнились в последние десятилетия (Akbar Khan et al., 2010; Khan et al., 2011; Cherin et al., 2012; Masini et al., 2013; Marra et al., 2014; Kumar, Gaur, 2015; Tong et al., 2017; Kostopoulos et al., 2018; Sorbelli et al., 2021, 2023; Stefanelli et al., 2024). Новые материалы из пещеры Таврида дополняют сведения о распространении и эволюции этого подрода, а также подтверждают сосуществование *Bison* (*Eobison*) с *Leptobos* в начале позднего виллафранка.

Первое появление *Bison* (*Eobison*) в палеонтологической летописи относится к позднему плиоцену (рис. 8). Наиболее древние остатки *Bison*, по-видимому, принадлежат *B. cf. sivalensis* из татрота (3.4–2.6 млн л. н.) Верхних Сиваликов Северного Индостана (Akbar Khan et al., 2010), как и древнейшие в Азии остатки *Leptobos* из этого региона (Kumar, Gaur, 2015). *B. sivalensis* входил в состав фауны пинджора (2.6–0.6 млн л. н.) Верхних Сиваликов. В Китае *B. palaeosinensis* был характерен для нихэваньского века (2.6–0.8 млн л. н.) и в ряде местонахождений (Сихоуду, Гонхэ и др.) найден вместе с *Leptobos* (Tong et al., 2017).

В Западную Палеарктику первые *Bison* (*Eobison*), как и *Leptobos*, вероятно, приходили из Восточной Палеарктики с дисперсионными волнами с востока и юго-востока при резких глобальных ландшафтно-климатических изменениях, и с каждой последующей волной в Европу могли распространяться новые, лучше адаптированные к обитанию в полуоткрытых пространствах вселенцы из Азии. В раннем плейстоцене такие волны в Евразии фиксируются около 2.2, 1.8, 1.5 и 1.2 млн л. н. Современные данные о распространении *Bison* (*Eobison*) в Европе говорят о возможном присутствии там эндемиков, потомков ранних вселенцев.

Bison suchovi из фауны пскупского комплекса Долинское (Украина) относится к самым ранним представителям *Bison* (*Eobison*) в Европе, а *B. georgicus* из Дманиси (ок. 1.8 млн л. н.) в Грузии – к самым ранним представителям этого подвида на Кавказе. Алексеева (1977) включала фауну Долинского в позднюю

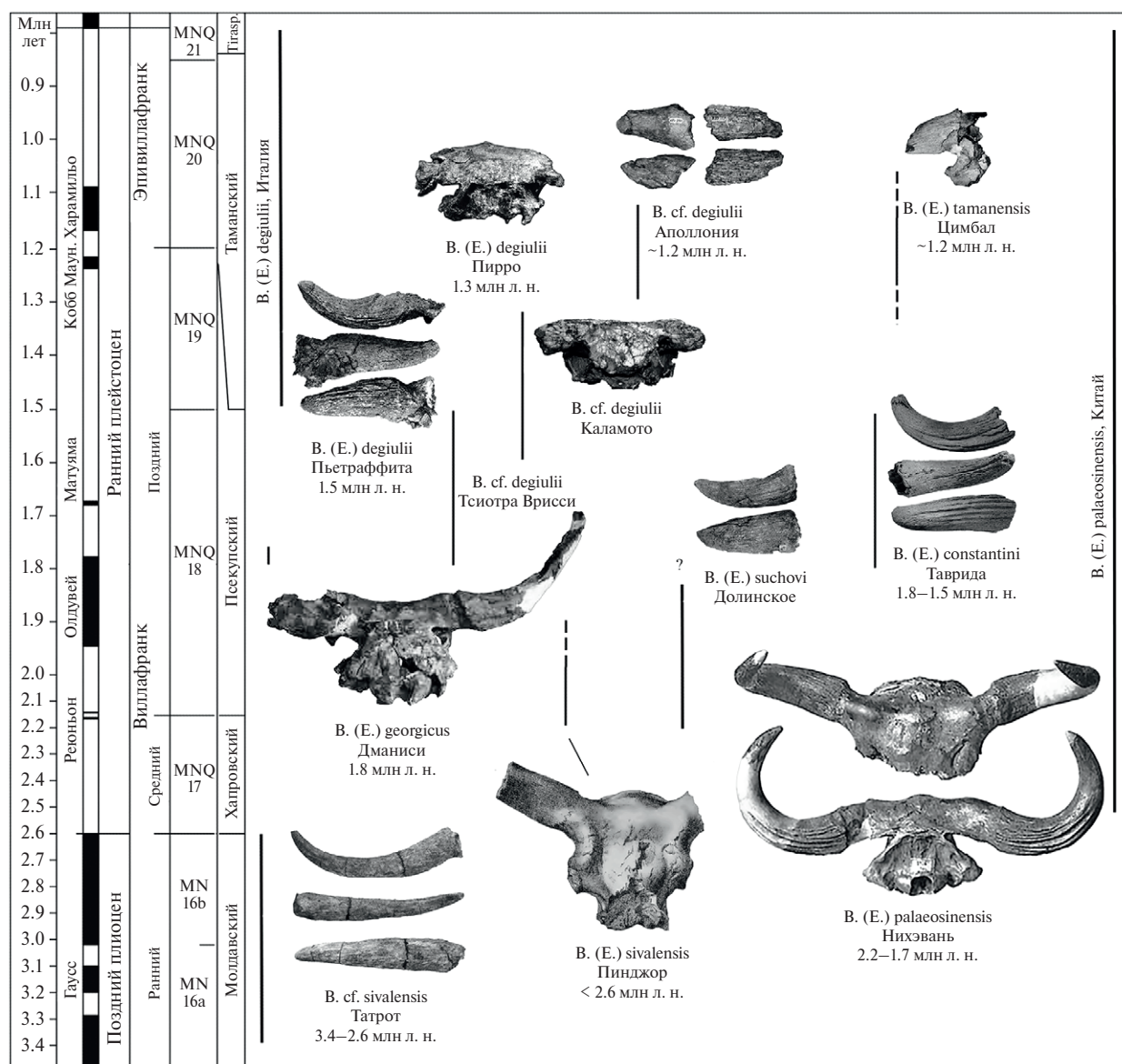


Рис. 8. Схема хронологического положения ранних Bison (с использованием данных: Bukhsianidze, 2005; Akbar Khan et al., 2010; Masini et al., 2013; Tong et al., 2017, 2021; Kostopoulos et al., 2018; Sorbelli et al., 2023).

стадию хапровского комплекса Восточной Европы. Эта стадия соответствует пскупскому комплексу (2.2–1.5 или 2.2–1.2 млн л. н.). В Восточной и Юго-Восточной Европе Bison (Eobison) были довольно широко распространены с позднего виллафранка, после палеомагнитного субхрона Олдувей. Об этом свидетельствуют находки их остатков на Балканах в Черногории (пещера Трлица, TRL11–10; 1.8–1.5 млн л. н.; Вислобокова, Агаджанян, 2015; Agadzhanian et al., 2017; Vislobokova et al., 2020), в Крыму в пещере Таврида, 1.8–1.5 млн л. н. (Лопатин и др., 2019), в Румынии Валеа-луй-Гранчану (MNQ18) (Croitor et al., 2023) и в Греции в Тсиотра-Врисси,

1.8–1.5 млн л. н. (Kostopoulos et al., 2018). Во всех этих европейских местонахождениях присутствуют и остатки Leptobos. В Греции все Bison интервала между субхронами Олдувей и Харамильо (примерно от 1.7 до 1.1 млн л. н.) из бассейна Мигдони (Тсиотра-Врисси, Каламото-2, Аполлония-1) и, вероятно, из района Гревены (Либакос) были отнесены к разновозрастным популяциям Bison (B.) cf. degiulii (Kostopoulos et al., 2018; Kostopoulos, 2022), а в более поздней работе — к Bison (Eobison) degiulii (Sorbelli et al., 2023). Первоначально остатки из Аполлонии-1 (ок. 1.2 млн л. н.) были определены как Bison (Eobison) n. sp. (Kostopoulos, 1997). Не исключено,

что на территории Греции в раннем плейстоцене обитали представители не одной дисперсионной волны и двух подродов *Bison*: *Eobison* и *Bison*. В Италии вид *B. (E.) degiulii* был распространен в интервале 1.5–0.8 млн л. н., в Фарнета FU (Пьетрафитта), Пирро FU (Пирро Норд, Капена) (Masini, 1989; Masini et al., 2013), а также в фаунах Эллера из Корчиано (Cherin et al., 2012) и карьера Редиколи (Marra et al., 2014). Самые ранние *B. (Eobison)* Апеннинского п-ова описаны из Пьетрафитты (ок. 1.5 млн л. н.) (Sorbelli et al., 2023). Примерно такой же возраст имеет мелкий *Bison* sp. из Вента Мицены в Испании (Moyà-Solà, 1987; Martínez-Navarro et al., 2011; = *B. (E.)* sp.: Sorbelli et al., 2023), возможный эндемик юга Пиренейского полуострова.

На юге России позднейшие *Bison (Eobison)* представлены видом *B. tamanensis* из таманского комплекса Цимбала на Таманском п-ове (Верещагин 1957, 1959) и Семибалки в Приазовье (Байгушева, 2020). Видовая принадлежность остатков *Bison (Eobison)* из Молдавии и Румынии остается неопределенной (см. Кройтор, 2010; Croitor, 2016; Croitor et al., 2023).

Н.К. Верещагин (1957) из таманской фауны Цимбала описал две формы зубров: *Bison* sp. (= *B. tamanensis*) и *B. cf. schoetensacki*. *B. schoetensacki* – наиболее ранний несомненный представитель подрода *Bison*. Этот вид был обычен в фаунах начала среднего плейстоцена и входил в т.ч. в состав тираспольского фаунистического комплекса (0.9–0.4 млн л. н.) Восточной Европы. В Западной Европе *B. schoetensacki*, вероятно, входил в состав фаун эпивиллафранка; его первое вселение коррелируют с субхроном Харамильо (Masini et al., 2013). К *B. schoetensacki*, в частности, относят остатки бизонов из местонахождений Валлоне во Франции (Moullé et al., 2006), Вальпарадиз и Атапуэрка TD8 (MIS19) (= *Bison voigtstedtensis* Fischer, 1965; Van der Made et al., 2017) в Испании и, возможно, из раннего галерия, Колле Курти FU в Италии (Masini et al., 2013). Присутствие *Bison (Bison)* в более ранних фаунах Европы остается под вопросом.

Новые материалы по *Bison (Eobison)* из нижнего плейстоцена пещеры Таврида будут способствовать лучшей идентификации остатков *Bison (Eobison)* и более точной реконструкции картины их распространения в Европе.

Основные направления эволюции и экология *Bison (Eobison)*. Основные направления эволюции *Bison*, в т.ч. экологической эволюции, были прослежены Флеровым (1976, 1979), и часть из них подтверждена в работах последних лет с

широким морфометрическим анализом имеющихся ископаемых материалов из Европы и Азии, а также с учетом основного тренда изменений природной среды в плейстоцене в сторону похолодания и расширения открытых пространств (e.g., Sorbelli et al., 2021; Stefanelli et al., 2024).

Флеров (1979) считал *Bison (Eobison)* лесными, смешанными животными [как и *B. (B.) schoetensacki*], в пищевой рацион которых в основном входили мягкие корма (ветки и листья деревьев, кустарников и мягкие травы), и показал, что основным трендом в эволюции *Bison* было развитие адаптаций к обитанию на более открытых пространствах, в т.ч. грассифагии. На основе изучения ископаемого и современного материала из музеев мира Флеров выявил основные изменения черепа, рогов и посткраниального скелета у бизонов в их историческом развитии в связи со сменой ландшафтов. К выделенному им подроду *Bison (Eobison)* он отнес мелких примитивных короткорогих бизонов, с уже поднятым межротовым пространством (как и у других *Bison*), но с примитивно высокими и сильно развитыми височными впадинами и мелкими зубами. Эти бизоны с короткими рогами и относительно стройными и длинными метаподиями были хорошо адаптированы к обитанию в лесах.

В процессе эволюции у бизонов происходили следующие изменения: увеличивался размер роговых стержней; в зависимости от пищевых адаптаций, менялось строение нижней челюсти (в частности, ее симфизарного отдела); сокращалась относительная длина ряда премоляров, и усиливалась их моляризация; увеличивались гипсодонтность зубов и высота энтостилия, а также эктостилида на молярах; метаподии становились более массивными.

К чертам грассифагии на нижней челюсти, наиболее выраженным со среднего плейстоцена (с миндель-рисса, гольштейна) Флеров отнес такие признаки, как: 1) увеличение высоты дентальной части (на уровне M_3 у грассифагов она больше длины $M_2 + M_3$), связанное с увеличением высоты коронок и длины корней щечных зубов; 2) расширение альвеолярной части симфизарного отдела, связанное с расширением резцового ряда; 3) увеличение высоты симфизарного отдела, необходимое для его упрочнения при грассифагии.

Новые материалы из Китая, Греции, а теперь и Крыма показали, что элементы грассифагии в строении нижней челюсти имелись уже у

поздневиллафранкских Bison (Eobison) (см. Tong et al., 2017; Sorbelli et al., 2023). Bison (Eobison) из пещеры Таврида наряду с типичными для этого подрода признаками демонстрирует ряд продвинутых черт, говорящих о его адаптации к смешанноядию, потреблению наряду с мягкими кормами более жестких трав. Признаки начального развития грассифагии прослеживаются в морфологии его нижней челюсти (сравнительно высокая дентальная часть и немного расширенная альвеолярная часть симфизарного отдела) и в особенностях строения и стирания зубов. Этот эобизон был достаточно хорошо адаптирован к обитанию в условиях слабозалесенных ландшафтов и саванноподобных пространств.

Судя по имеющимся данным, уровни развития грассифагии у разных видов Bison (Eobison) были различны, как и сочетание признаков (примитивных, прогрессивных и специализации). У бизона из Тавриды начальные сдвиги в сторону грассифагии сочетались с примитивно слабым уплощением оснований рогов, примитивно длинным рядом премоляров и сравнительно невысокой степенью гипсодонтности щечных зубов.

О происхождении и филогении Bison (Eobison). Вопрос о происхождении Bison (Eobison) остается открытым. Многие исследователи отмечали сходство Bison (Eobison) с *Leptobos* и связывали происхождение эобизонов с этим родом (Флеров, 1979; Masini, 1989; Sher, 1997; Bukhsianidze, 2005; Martínez-Navarro et al., 2011). Новые данные о почти одновременном появлении Bison (Eobison) и *Leptobos* в позднем плиоцене Сиваликов Индостана, совместном присутствии их представителей в некоторых раннеплейстоценовых фаунах Азии и Европы (см. выше), и о более сложной, чем казалось, ранней истории Bison (см. Kostopoulos et al., 2018; Bukhsianidze, 2020) заметно понизили привлекательность этой гипотезы.

Для реконструкции филогении Bison (Eobison) палеонтологических данных пока недостаточно, предлагаемые схемы противоречивы, и практически все плохо согласуются с результатами более поздних исследований.

Современные исследователи предполагают существование следующих линий: 1) *B. (E.) sivalensis*—*B. (E.) palaeosinensis*—Bison (Bison) (Tong et al., 2017); 2) *B. (E.) sivalensis* (?= *Leptobos elatus*)—*B. (E.) georgicus*—*B. (E.) palaeosinensis*—Bison (Bison) (Bukhsianidze, 2005); 3) *B. (E.) palaeosinensis*—*B. menneri*—Bison sp. (из

Тирасполя); 4) *B. (E.) sivalensis*—*B. (E.) georgicus*—*B. (E.) tamanensis*—*B. (E.) degiulii* (Croitor, 2016). Обоснование принадлежности *B. (E.) sivalensis* и *B. (E.) palaeosinensis* к одной или двум разным линиям требует дополнительного палеонтологического материала. Происхождение *B. (E.) palaeosinensis* от более позднего по возрасту *B. (E.) georgicus* кажется сомнительным. Третья из этих линий опровергается данными о принадлежности *B. menneri* к подроду *Roephagus* (Bukhsianidze, 2020), а слабость четвертой в том, что прямое родство *B. (E.) tamanensis* с *B. (E.) georgicus* и *B. (E.) degiulii* пока не доказуемо.

Бизон из Тавриды по уровню эволюционного развития близок к *B. (E.) palaeosinensis*, а по адаптациям к грассифагии его, по-видимому, немного превосходит. Можно предположить, что эти виды дивергировали от общего предка. Данные морфологии, в т.ч. особенности развития грассифагии, говорят о раннем расхождении бизона из Тавриды с *B. (E.) georgicus* и с линией, ведущей к ранним *B. (E.) degiulii* из Пьетрафитты. По ряду признаков бизон из Тавриды примитивнее *B. (E.) degiulii* из Италии и ранних бизонов из Тсиотра Врисси в Греции. Следует подчеркнуть, что систематическая принадлежность некоторых бизонов, включаемых в состав *B. (E.) degiulii*, требует уточнения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение материалов из нижнего плейстоцена пещеры Таврида в Крыму позволило выделить новый вид мелкого бизона Bison (Eobison) constantini sp. nov. и подтвердило сосуществование ранних бизонов и *Leptobos* в раннеплейстоценовой фауне Восточной Европы. Новый вид отличается от других видов своеобразным сочетанием примитивных черт в строении роговых стержней и зубной системы с признаками начальной адаптации к грассифагии. Он был адаптирован к обитанию в мозаичных ландшафтах, включающих в себя залесенные и открытые пространства.

Присутствие новой формы подрода *B. (Eobison)* в фауне из пещеры Таврида говорит о значительном разнообразии этого подрода в раннем плейстоцене Европы. Такое биоразнообразие могло быть связано с дисперсионными событиями, вызванными глобальными ландшафтно-климатическими изменениями, и с независимым эволюционным развитием разных линий в различных регионах.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено частично за счет средств Программы фундаментальных исследований и частично за счет гранта Российского научного фонда № 22-14-00214-П, <https://rscf.ru/project/22-14-00214/>.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Л.И. Териофауна раннего антропогена Восточной Европы. М.: Наука, 1977. 216 с.
- Байгушева В.С. Новые данные о таманском фаунистическом комплексе из раскопа у с. Семибалки (Приазовье) // Историко-археологические исследования в Азове и на Нижнем Дону в 1998 г. Вып. 16. Азов: Азовский краеведческий музей, 2000. С. 27–57.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Векуа А.К. Новый представитель плейстоценовых быков из Восточной Грузии // Палеотериология. М.: Наука, 1994. С. 253–261.
- Вангенгейм Э.А., Флеров К.К. Отряд Artiodactyla. Парнопалые // Четвертичная система. М.: Недра, 1982. С. 326–329.
- Верецагин Н.К. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского полуострова // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1957. Т. 22. С. 9–74.
- Верецагин Н.К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 704 с.
- Вислобокова И.А., Агаджанян А.К. Новые данные о крупных млекопитающих плейстоценовой фауны Трлица (Черногория, Центральные Балканы) // Палеонтол. журн. 2015. № 6. С. 86–103.
- Вислобокова И.А., Титов В.В., Ермольчик И.А. *Leptobos etruscus flerovi* subsp. nov. (Artiodactyla, Bovidae) из нижнего плейстоцена пещеры Таврида в Крыму и некоторые аспекты истории рода *Leptobos* // Палеонтол. журн. 2025. № 6. 115–134.
- Кройтор Р. Критические замечания о бизонах (Bison, Bovidae, Mammalia) из плейстоцена Молдовы // Revista Arheologică. 2010. V. 5. № 1. С. 172–188.
- Лопатин А.В., Вислобокова И.А., Лавров А.В. и др. Пещера Таврида — новое местонахождение раннеплейстоценовых позвоночных в Крыму // Докл. Акад. наук. 2019. Т. 485. № 3. С. 381–385.
- Флеров К.К. Древнейшие представители и история рода Bison // Териология. Т. 1. Новосибирск: Наука, 1972. С. 81–86.
- Флеров К.К. Систематика и эволюция // Зубр. Морфология, систематика, эволюция, экология. М.: Наука, 1979. С. 9–127.
- Agadzhanian A.K., Vislobokova I.A., Shunkov M.V., Ulyanov V.A. Pleistocene mammal fauna of the Trlica locality, Montenegro // Fossil Imprint. 2017. V. 73. № 1–2. P. 93–114.
- Akbar Khan M., Kostopoulos D.S., Akhtar M., Nazir M. Bison remains from the Upper Siwaliks of Pakistan // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2010. Bd 258. P. 121–128.
- Asperen van E.N., Kahlke R.D. Dietary traits of the late early Pleistocene Bison menneri (Bovidae, Mammalia) from its type site Untermassfeld (Central Germany) and the problem of Pleistocene ‘wood bison’ // Quatern. Sci. Rev. 2017. V. 177. P. 299–313.
- Bukhsianidze M. The fossil Bovidae of Dmanisi. Doct. Thesis. Ferrara: Univ. Ferrara, 2005. 192 p.
- Bukhsianidze M. New results on bovids from the Early Pleistocene site of Untermassfeld // The Pleistocene of Untermassfeld near Meiningen (Thüringen, Germany), Part 4 / Ed. Kahlke R.-D. Mainz, 2020. P. 1169–1195 (Monogr. Röm.-German. Zentralmuseums. Bd 40. H. 4).
- Bukhsianidze M., Koiava K. Synopsis of the terrestrial vertebrate faunas from the Middle Kura Basin (Eastern Georgia and Western Azerbaijan, South Caucasus) // Acta Palaeontol. Pol. 2018. V. 63. № 3. P. 441–461.
- Cherin M., Bizzarri R., Buratti N. et al. Multidisciplinary study of a new Quaternary mammal-bearing site from Ellera di Corciano (central Umbria, Italy): preliminary data // Rend. Soc. Geol. Ital. 2012. V. 21. P. 1075–1077.
- Croitor R. Genus Bison (Bovidae, Mammalia) in Early Pleistocene of Moldova // 3rd National Scientific Conference “Environment and sustainable development”. Chişinău, 2016. P. 14–19. <hal-01766112>
- Croitor R., Robinson Ch., Curran C. et al. Early Pleistocene ruminants (Artiodactyla, Mammalia) from the Dacian Basin (South Romania) before and after the Pachycrocuta event: implications for hominin dispersals in Western Eurasia // Hist. Biol. 2023. <https://doi.org/10.1080/08912963.2023.2167602>
- Khan M.A., Nasim S., Ikram T. et al. Dental remains of early Bison from the Tatrot Formation of the Upper Siwaliks, Pakistan // J. Anim. Plant Sci. 2011. V. 21. № 4. P. 862–867.
- Kostopoulos D.S. The Plio-Pleistocene artiodactyls (Vertebrata, mammalian) of Macedonia 1. The fossiliferous site “Apollonia-1”, Mygdonia Basin of Greece // Geodiversitas. 1997. V. 19. № 4. P. 845–875.
- Kostopoulos D.S. The fossil record of bovids (Mammalia: Artiodactyla: Ruminantia: Pecora: Bovidae) in Greece // Fossil Vertebrates of Greece Vol. 2. Laurasiatherians, Artiodactyles, Perissodactyles, Carnivorans, and Island Endemics / Ed. Vlachos E. Springer, 2022. P. 113–204.
- Kostopoulos D.S., Maniakas I., Tsoukala E. Early bison remains from Mygdonia Basin (northern Greece) // Geodiversitas. 2018. V. 40. P. 283–319.
- Kumar S., Gaur R. Leptobos (Bovidae, Artiodactyla) from the Tatrot Formation of the Upper Siwaliks of the Indian Subcontinent // Ind. J. Phys. Anthropol. Hum. Genet. 2015. V. 34. № 1. P. 131–139.

- Lydekker R. Indian Tertiary and post-Tertiary vertebrata. Crania of ruminants // Mem. Geol. Surv. India. 1878. Ser. 10. V. 1. Pt 3. P. 88–181.
- Made J. van der, Rossel J., Blasco R. Faunas from Atapuerca at the Early-Middle Pleistocene limit: The ungulates from level TD8 in the context of climatic change // Quatern. Intern. 2017. V. 433. P. 296–346.
- Maniakas I., Kostopoulos D.S. Morphometric-palaeoecological discrimination between Bison populations of the western Palaearctic // Geobios. 2017. V. 50. P. 155–171.
- Marra F., Pandolfi L., Petronio C. et al. Reassessing the sedimentary deposits and vertebrate assemblages from Ponte Galeria area (Rome, central Italy): An archive for the Middle Pleistocene faunas of Europe // Earth-Sci. Rev. 2014. V. 139. P. 104–122.
- Martínez-Navarro B., Ros-Montoy S., Espigare M.P., Palmqvist P. Presence of the Asian origin Bovini, Hemibos sp. aff. Hemibos gracilis and Bison sp., at the early Pleistocene site of Venta Micena (Orce, Spain) // Quatern. Intern. 2011. V. 243. P. 54–60.
- Masini F. I bovini villafranchiani d'Italia. Tesis Doct. Firenze: Univ. Módena, Bologna, Firenze y Roma, 1989. 152 p.
- 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.
- Moullé P.-E., Lacombe F., Echassoux A. Apport des grands mammifères de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France) à la connaissance du cadre biochronologique de la seconde moitié du Pléistocène inférieur d'Europe // L'Anthropologie. 2006. V. 110. P. 837–849.
- Moyà-Solà S. Los bóvidos (Artiodactyla, Mammalia) del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Granada, España) // Paleontología i Evolució. Mem. Espec. 1. 1987. P. 181–236.
- Sher A.V. An Early Quaternary bison population from Untermaßfeld: Bison menneri sp. nov. // Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 2 / Ed. Kahlke R.-D. Mainz, 1997. P. 101–180 (Monogr. Röm.-German. Zentralmuseums. Bd 40).
- Sorbelli L., Alba D.M., Cherin M. et al. A review on Bison schoetensacki and its closest relatives through the early-Middle Pleistocene transition: Insights from the Vallparadis Section (NE Iberian Peninsula) and other European localities // Quatern. Sci. Rev. 2021. V. 261. № 106933. P. 1–29. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2021.106933>
- Sorbelli L., Cherin M., Kostopoulos D.S. et al. Earliest bison dispersal in Western Palearctic: Insights from the Eobison record from Pietrafitta (Early Pleistocene, central Italy) // Quatern. Sci. Rev. 2023. V. 301. № 107923. P. 1–34. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2022.107923>
- Stefanelli D., Sorbelli L., Mecozzi B. et al. The Bison sample from the early Middle Pleistocene site of Contrada Monticelli (Apulia, southern Italy) // Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 2024. V. 130. № 3. P. 525–544.
- Teilhard de Chardin P., Piveteau J. Les Mammifères fossiles de Nihewan (Chine) // Ann. Paléontol. 1930. T. 19. P. 1–134.
- Tong H.W., Chen X., Zhang B. New fossils of Bison palaeosinensis (Artiodactyla, Mammalia) from the steppe mammoth site of Early Pleistocene in Nihewan Basin, China // Quatern. Intern. 2017. V. 445. P. 250–268.
- Tong H.W., Zhang B., Chen X. et al. Chronological significance of the mammalian fauna from the Early Pleistocene Shanshenmiaozui site in Nihewan Basin, northern China // Acta Anthropol. Sin. V. 40. № 3. P. 469–489.
- Vislobokova I.A., Agadzhanian A.K., Lopatin A.V. The case of Trlica TRL11–10 (Montenegro): Implications for possible early hominin dispersals into the Balkans in the middle of the Early Pleistocene // Quatern. Intern. 2020. V. 554. P. 15–35.

***Bison (Eobison) constantini* sp. nov. (Artiodactyla, Bovidae)
from the Lower Pleistocene of the Taurida Cave in the Crimea and Some Aspects
of the History of the Subgenus *Eobison***

I. A. Vislobokova¹, V. V. Titov^{2,3}, I. A. Yarmolchik¹

¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

²*Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, 344006 Russia*

³*Academy of Biology and Medicine of Southern Federal University, Rostov-on-Don, 344090 Russia*

The paper describes new finds of remains of a small *Bison* of the subgenus *Eobison*, which is part of the Early Pleistocene fauna from the Taurida Cave in Crimea, dated by biochronology to 1.8–1.5 Ma. The horn core, incomplete upper and lower jaws of juvenile and adult individuals, teeth and limb bones are referred to a new species *Bison (Eobison) constantini*. The paper also discusses some important aspects of the history of the subgenus *Eobison*, its distribution and evolution.

Keywords: *Bison (Eobison) constantini* sp. nov., Bovidae, Early Pleistocene, Crimea, Taurida Cave