

УДК 569.735.5:551.793(477.75)

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ CAPRA И GAZELLA (ARTIODACTYLA, BOVIDAE) В НИЖНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ ПЕЩЕРЫ ТАВРИДА В КРЫМУ

© 2025 г. И. А. Вислобокова¹*, И. А. Ермольчик¹

¹Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

*e-mail: ivisl@paleo.ru

Поступила в редакцию 11.11.2024 г.

После доработки 29.01.2024 г.

Принята к публикации 07.02.2025 г.

Установлено присутствие мелких полорогих родов *Capra* Linnaeus, 1758 и *Gazella* de Blainville, 1816 в раннеплейстоценовой фауне пещеры Таврида в Крыму, возраст которой, по данным биохронологии, 1.8–1.5 млн лет. Эта фауна относится к псекупскому фаунистическому комплексу Восточной Европы. Дано описание ювенильных верхней и нижней челюстей и их зубных рядов *Capra crimiensis* sp. nov., а также некоторых костей конечностей и фрагментов зубов *Gazella* cf. *subgutturosa* (Güldenstaedt, 1780). Крымские находки представляют особый интерес для уточнения данных о распространении *Capra* и *Gazella*, особенностей их морфологии и эволюции в раннем плейстоцене. *Capra crimiensis* — одна из древнейших из известных и самая древняя на юге Восточной Европы, а *Gazella*, возможно, принадлежала к одной из ранних популяций, родственных современному джейрану.

Ключевые слова: *Capra*, *Gazella*, Bovidae, ранний плейстоцен, Крым, пещера Таврида

DOI: 10.31857/S0031031X25040098 EDN: DSSWDS

ВВЕДЕНИЕ

Раннеплейстоценовая фауна из пещеры Таврида у пос. Зуя к востоку от Симферополя отличалась большим разнообразием полорогих (сем. Bovidae). В ее составе было установлено присутствие восьми видов: антилоп (*Antilopinae*) *Gazellospira torticornis* (Aymard, 1854), *Pontoceros ambiguus* Vereschagin, Alexejeva, David et Baigusheva, 1971 и *Tavridia gromovi* Vislobokova, 2023, барана *Ovis gracilis* Vislobokova, 2023, овцебычьих (*Caprinae*, *Ovibovini*) *Soergelia minor* Moya-Sola, 1987 и *Megalovis latifrons* Schaub, 1923, а также бычьих (*Bovinae*) *Leptobos* sp. и *Bison* (*Eobison*) sp. (Лопатин и др., 2019; Вислобокова и др., 2020; Vislobokova, Titov, 2020; Вислобокова 2022, 2023а, 2023б, 2023в). Остатки этих полорогих найдены в основном костеносном слое с фауной псекупского фаунистического комплекса, возраст которой, по данным биохронологии — 1.8–1.5 млн лет. Эта фауна относится к позднему виллафранку, зоне MNQ18.

В настоящей статье описываются остатки еще двух форм, отнесенных нами к родам *Capra* Linnaeus, 1758 (? поздний плиоцен — ныне) и *Gazella* de Blainville, 1816 (поздний миоцен — ныне, Евразия и Африка). Находки остатков представителей этих родов в Европе в составе фаун позднего виллафранка редки, и ископаемых остатков очень мало. Находка *Capra* в нижнем плейстоцене пещеры Таврида — первая на юге европейской части России. В Крыму находки *Capra* были известны лишь из верхнего палеолита (пещера Аджи Коба и др.) (Громов, 1948). Присутствие *Gazella* в составе псекупского комплекса отмечено впервые.

В состав рода *Capra* входят четыре ископаемых вида и девять современных (см. Groves, Grubb, 2011; Kostopoulos, 2022). Самые древние *Capra* — *C. baetica* Arribas et Garrido, 2008 из местонахождения Фонелас Р-1 (2 млн л. н., MNQ18) в Испании (Arribas, Garrido, 2008) и *C. dalii* Bukhsianidze et Vekua, 2006 из Дманиси (1.76 млн л. н., MNQ18) в Грузии (Bukhsianidze, Vekua, 2006). Еще один вид — *C. alba* Moya-Solà, 1987 — присутствует в фаунах конца позднего

виллафранка и эпивиллафранка (Вента Мицена, Куибас и Уэскар) в Испании в интервале от 1.3 до 0.78 млн л. н. (Moyà-Solà, 1987; Carlos-Calero et al., 2006; Van der Made et al., 2008). На Кавказе *Capra* sp. присутствует в Ахалкалаки (1 млн л. н.) в Грузии (Tarpen et al., 2002). Взгляды на раннюю историю рода *Capra* неоднозначны. Некоторые исследователи считают, что европейские раннеплейстоценовые виды относятся к близкородственному роду *Hemitragus* Hodgson, 1841 (Гималайский тар), а *Capra* в Европу впервые вселились только в среднем плейстоцене (Crégut-Bonnoure, 1999, 2007, 2009; Fernandez, Crégut-Bonnoure, 2007). Находка остатков *Capra* в пещере Таврида служит еще одним аргументом, подтверждающим факт вселения первых *Capra* в Европу в раннем плейстоцене.

В Европе *Gazella* существовали с позднего миоцена и были обычны в фаунах раннего и среднего виллафранка. Ареал рода заметно сократился там в позднем виллафранке. Западная граница ареала сместилась на юго-восток, и в конце раннего плейстоцена газели обитали, по-видимому, лишь в Приазовье и в Предкавказье. Вероятно, уже в среднем виллафранке на юг Восточной Европы пришли газели, связанные родством с современными азиатскими видами (Титов, 2008; Kostopoulos, 2022). Немногочисленные остатки газелей ханжурского фаунистического комплекса (2.5–2.2 млн л. н.) из Ливенцовки (Северное Приазовье) определены как *G. cf. subgutturosa* (Güldenstaedt, 1780) (Байгушева, 1971; Титов, 2008), а таманского комплекса (1.2–0.8 млн л. н.) – как *Gazella* sp. (Верещагин, 1957, 1959; Алексеева, 1977). В Западной Европе до среднего виллафранка был широко распространен вид *G. borbonica* Depéret, 1884 (MN15–MNQ17). К этому же виду отнесены газели из Квабеби (MNQ16) (Bukhsianidze, Koiava 2018; = *Protoryx heinrichi* Vekua, 1972). Ранее предполагавшееся присутствие *Gazella* в Грузии в Дманиси (*Gazella* sp.; Vekua, 1995; *G. cf. borbonica*; Gabunia et al., 2000) не подтвердилось, эти ископаемые остатки отнесены к *Capra dalii* (Bukhsianidze, Vekua, 2006; Bukhsianidze, 2015; Bartolini-Lucenti et al., 2022). Вид *Gazella bouvrinae* Kostopoulos et Athanassiou, 1997 (?MNQ16b–MNQ18) обитал в Греции до субхрона Олдувей (1.95–1.77 млн л. н.) (Геракороу, Сескло, Дафнеро 1 и др.) (Kostopoulos, 2022). Этот вид присутствует в Румынии в Гранчану (Валеа Гранчанулуй) (MNQ17) (Crégut-Bonnoure, 2007; ~2.2–1.9 млн л. н.: Gaudin et al., 2020) и, возможно, на Кавказе в Мухкае 2 (MNQ18, 2.1–1.76 млн л. н.), Дагестан (Sablin, Iltsevich,

2021), а также в Закавказье в Палан-Тюкане (MNQ18, около 1.85 млн л. н.), Азербайджан [*G. (Vetagazella) parasinensis* Dmitrieva, 1977; Bukhsianidze, Koiava, 2018; *G. cf. bouvrinae*; Титов и др., 2023].

Видовая диагностика ископаемых *Capra* и *Gazella* основывается, главным образом, на особенностях строения роговых стержней, а также зубов, некоторых костей конечностей и размерах. Изучение ископаемого материала из пещеры Таврида дает новые сведения о морфологии раннеплейстоценовых *Capra* и *Gazella* юга Восточной Европы и уточняет данные о распространении этих родов.

Авторы выражают благодарность всем участникам раскопок за сбор материалов, С.В. Багирову (Палеонтологический ин-т им. А.А. Бориляка РАН (ПИН РАН)) за фотографии образцов из пещеры Таврида, сотрудникам Зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (ЗММУ) С.В. Крускопу, Н.Н. Спасской, А.А. Лисовскому и В.С. Лебедеву за предоставление остеологического материала по современным полорогим, а также д-ру Л. Костеру (Музей естественной истории, г. Базель) и проф. Н. Спассову (Национальный музей естественной истории, г. София) за предоставленные фотографии образцов.

ОПИСАНИЕ И СРАВНЕНИЕ МАТЕРИАЛА

СЕМЕЙСТВО BOVIDAE GRAY, 1821

ПОДСЕМЕЙСТВО CAPRINAE GILL, 1872

Триба Caprini Gray, 1821

Род *Capra* Linnaeus, 1758

Capra crimiensis Vislobokova et Yarmolchik, sp. nov.

Видовое название от *Crimea lat.* – Крым.

Голотип – ПИН, № 5644/3380, неполная левая верхнечелюстная кость с D²–M² (рис. 1); Россия, Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен (поздний виллафранк, MNQ 18).

Описание (рис. 1–3). Размеры не очень крупные. Моляры не очень высокие. На верхних молочных зубах D²–D⁴ и моляре M¹ передние половины коронок короче задних. На нижних молярах передние половины коронок слегка скошены относительно продольной оси зубного ряда, козья складка и метастилид слабые. Метоподии грацильные.

На верхнечелюстной кости голотипа ПИН, № 5644/3380 подглазничное отверстие, foramen

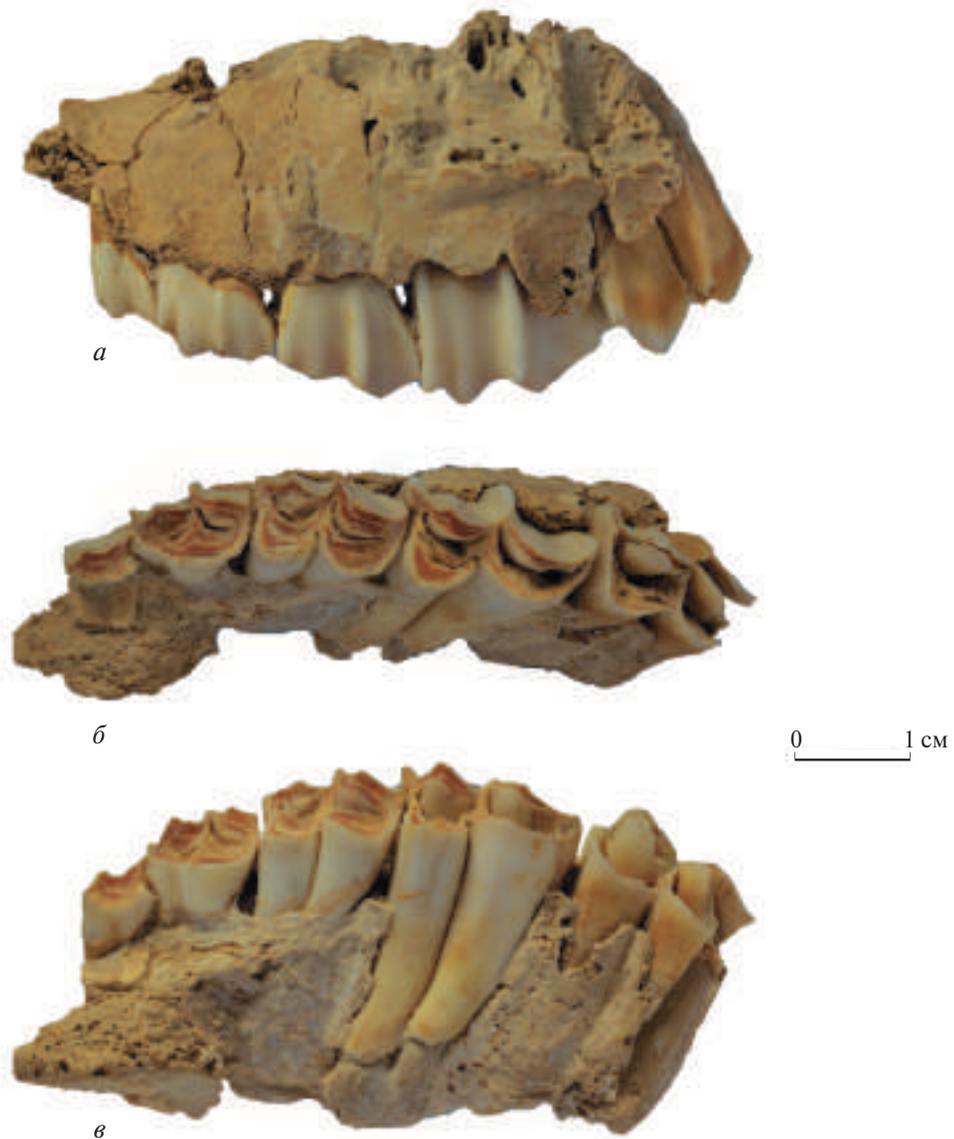


Рис. 1. *Capra crimiensis* sp. nov., голотип ПИН, № 5644/3380, левая верхнечелюстная кость с D^2 – M^2 : *a* – с буккальной, *б* – с окклюзиальной, *в* – с лингвальной сторон; Крым, Таврида; нижний плейстоцен.

infraorbitale, расположено сравнительно высоко, над D^3 . Горизонтальная ветвь нижней челюсти экз. ПИН, №№ 5644/3381 и 5644/3382 значительно повышается от D_2 к M_2 (рис. 2). Она имеет сильно выпуклый нижний край под молярами, с наибольшей высотой под M_2 . Крошечное нижнечелюстное отверстие лежит ниже D_2/D_3 . Крупное подбородочное отверстие находится примерно посередине между зубным рядом и симфизом. У экз. ПИН, № 5644/3381 между ним и зубным рядом присутствует еще одно маленькое отверстие. Восходящая ветвь высокая, вечный отросток длинный, выступает назад за суставной отросток.

Судя по небольшой длине рядов молочных зубов D^2 – D^4 и D_2 – D_4 , ряд предкоренных был сокращен. Коронки молочных зубов и моляров довольно высокие. Лингвальные стенки моляров с изгибом при виде сзади.

Коронка D^2 короткая, с почти центрально расположенной фасеткой и сильно вогнутой дистальной стороной. D^3 со скошенным положением буккальной стенки передней половины зуба и расположенными под углом друг к другу двумя фасетками. На лингвальной стороне этого зуба бороздка между протоконом и гипоконном значительно смещена кпереди и находится примерно на уровне столбика паракона (а не мезостилиа, как у *Antilopini*). Мезиальная

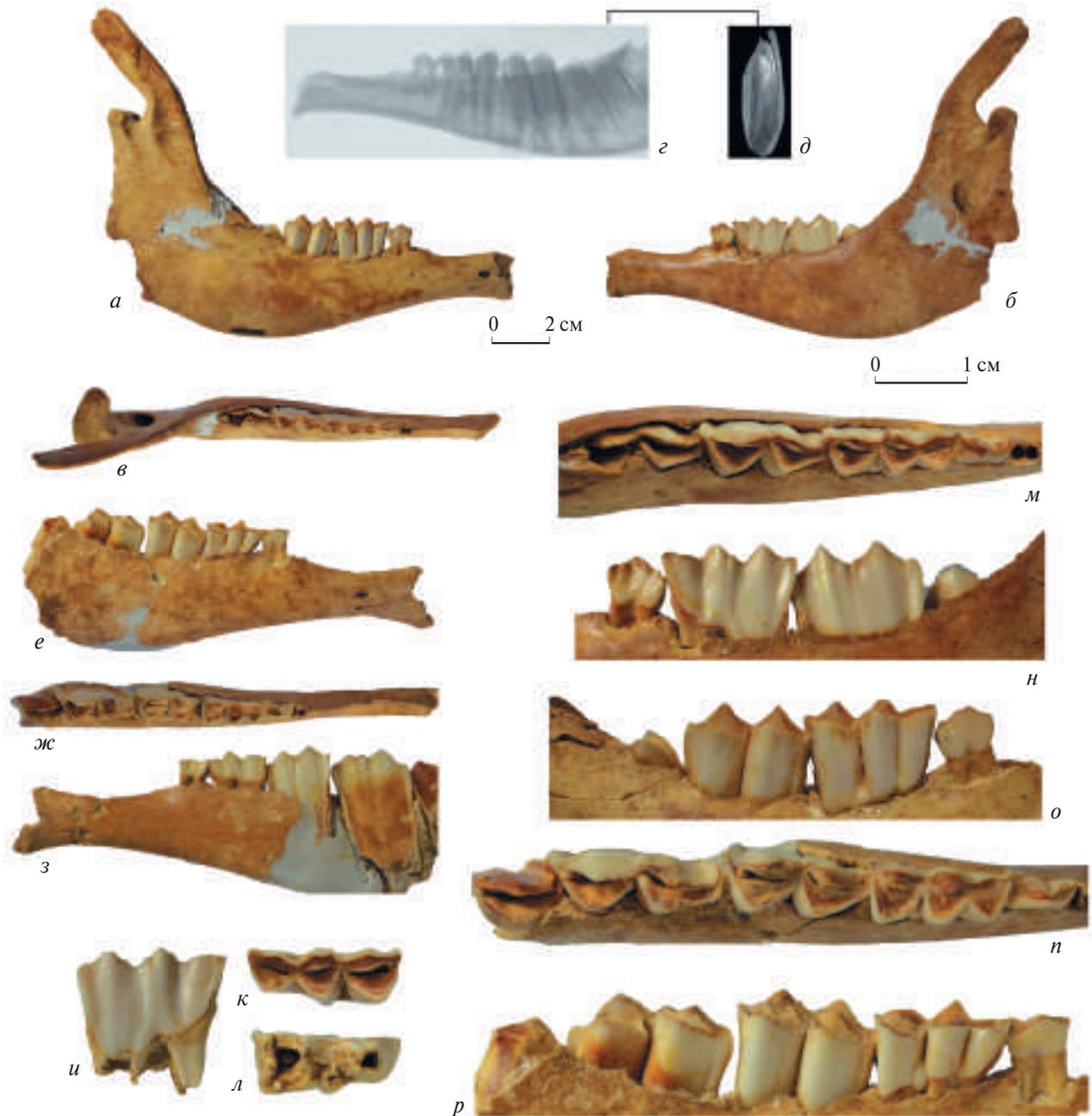


Рис. 2. *Capra crimiensis* sp. nov.: а–д, м–о – экз. ПИН, № 5644/3381, правая ветвь нижней челюсти с D₃–M₁ и начавшим прорезаться M₂ и его томография (г, д); е–з, н, р – экз. ПИН, № 5644/3382, часть правой ветви нижней челюсти с D₃–M₂ и начавшим прорезаться M₃; у–л – экз. ПИН, № 5644/3385, левый D₄; а, е, о, р – с буккальной, б, з, и, н – с лингвальной, в, ж, к, м, п – с окклюзиальной сторон; л – снизу, положение оснований корней; Крым, Таврида; нижний плейстоцен.

сторона коронки вогнутая, а лингвальная сторона с мезиальной и дистальной угловатостями. Мезиолингвальный угол коронки D³ голотипа контактирует с дистальной стороной коронки D². Коронка D⁴ по строению похожа на M¹.

Длина коронок голотипа M¹ и M² превышает ширину. Лингвальная сторона с мезиальной

и дистальной угловатостями. Передние половины коронок короче и уже задних. Буккальная стенка с хорошо развитыми тонкими, заостренными стилями: парастилем, метастилем и мощным, очень сильно выступающим буккально мезостилем, который слегка наклонен вперед; на нестертом конце он немного округлен. Столбик паракона в верхней части коронок заострен,



Рис. 3. *Sagra crimiensis* sp. nov.: *a–г* – экз. ПИН, № 5644/3386, правый астрагал; *д–з* – экз. ПИН, № 5644/3387, дистальный конец метатарса: *a, д* – спереди, *б, е* – сзади, *в* – с медиальной, *г, ж* – с латеральной сторон, *з* – снизу; Крым, Таврида; нижний плейстоцен.

а столбик метакона очень слабый, стенка дистального буккального полулуния между мезостилем и метастилем уплощена. Передняя фасетка на M^1 и M^2 с небольшим выступом (шпорой) на дистальном крае.

Коронки D_3 экз. ПИН, №№ 5644/3381 и 5644/3382 сужаются к мезиальному краю. Передний край коронок этих зубов на буккальной стороне округленный (выпуклый), а задний угловатый. Протоконид высокий, не смещен назад (сохраняет примитивно центральное положение). Парастилид и параконид хорошо развиты, на окклюзиальной поверхности слабо стертого зуба экз. ПИН, № 5644/3381 параконид менее скошен вперед. Метаконид и энтоконид скошены назад и почти параллельны заднему крылу гипоконида, которое не достигает лингвальной стороны коронки. Все лингвальные долинки на слабо стертом D_3 не замкнуты; на более стертом зубе экз. ПИН, № 5644/3382 долинка между метаконидом и энтоконидом замкнута. Гипоконид на образцах угловатый. Буккальная поверхность протокониды слабо выпуклая, отделена от гипоконида бороздкой.

D_4 трехдольный, с тремя корнями. Коронка D_4 с выраженной разницей в высоте передней и задней долей зуба, сужается к переднему краю и сильно расширяется кверху. Корень средней доли зуба маленький и тонкий. Он лежит у буккальной стороны зуба. Линия цемента сзади поднята не очень высоко. Первая доля коронки немного скошена относительно продольной оси зуба (слегка отклоняется внутрь). Парастилид оттянут вперед-внутри, энтостилид назад-внутри, а средний стилид (метастилид) почти перпендикулярен продольной оси зуба или слегка наклонен вперед. Столбики лингвальных полулуний уплощенные, в верхней части коронки угловатые, а буккальные полулуния заострены. Эктостилиды между лингвальными полулуниями имеют вид маленьких бугорков, слитых с основаниями полулуний; задний из этих бугорков более крупный.

Нижние моляры M_1 и M_2 экз. ПИН, №№ 5644/3381 и 5644/3382 с довольно высокими, узкими коронками, расширяющимися кверху, и с небольшой козьей складкой, сужающейся к окклюзиальной поверхности. Передние

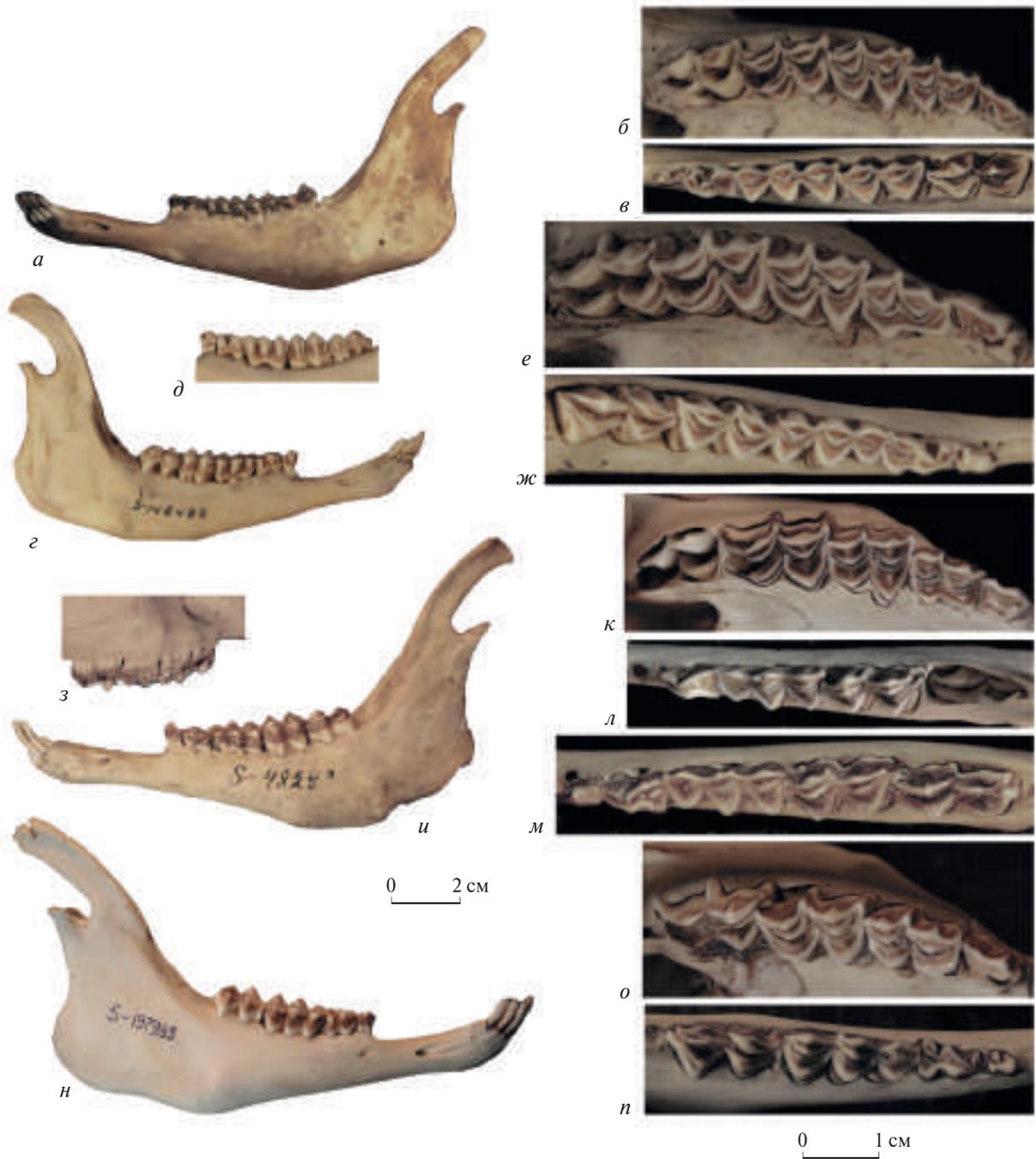


Рис. 4. Верхние и нижние челюсти и зубные ряды с молочными зубами современных капринов: *а–в* – *Rupicapra rupicapra* Linnaeus, 1758, экз. ЗММУ, № S-67578; *з–ж* – *Nemorhaedus caudatus* Milne-Edwards, 1867, экз. ЗММУ, № S-148488; *з–л* – *Capra aegagrus* Erxleben, 1777, экз. ЗММУ, № S-93418; *м* – то же, экз., ЗММУ № S-48293; *н–п* – *C. caucasica* Gldenstaedt et Pallas, 1783, экз. ЗММУ, № S-197983; *а, з, з, и, н* – с буккальной стороны; *б, в, е, ж, к–м, о, п* – с окклюзиальной стороны; *д* – с лингвальной стороны.

половины коронок слегка скошены относительно продольной оси зубного ряда. Метастилид на M_1 короткий, а на M_2 протягивается примерно до середины высоты зуба. В верхней части коронок метастилид слегка отклонен вперед. На окклюзиальной поверхности энтостилид

направлен назад и внутрь на M_1 и назад на M_2 . Эктостилид отсутствует. Индекс гипсодонтности M_2 был не меньше 147.

Астрагал экз. ПИН, № 5644/3386 сравнительно небольшой, с характерными для *Capra* признаками (рис. 3, *а–г*). Ширина кости составляет

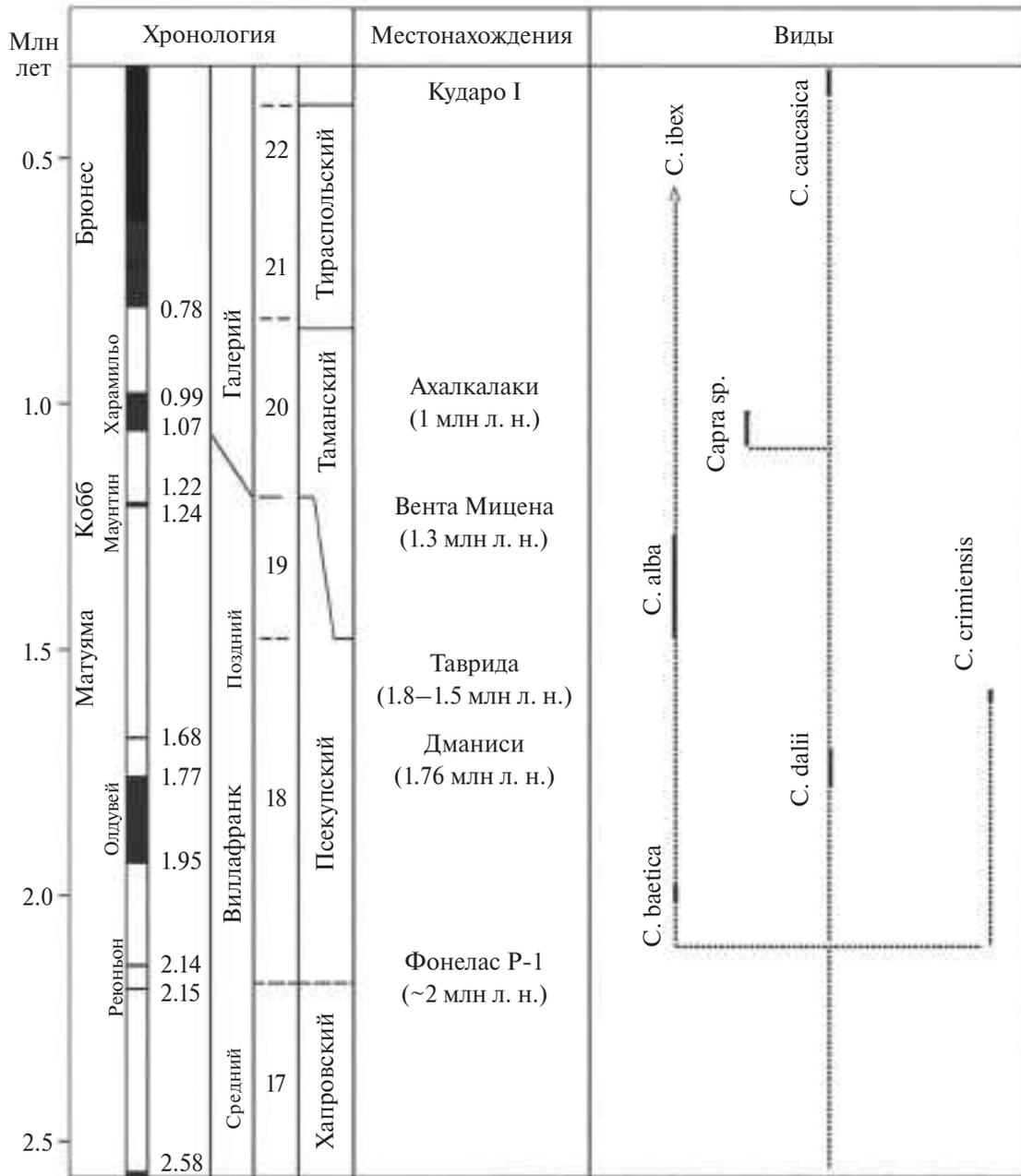


Рис. 5. Хронологическое положение местонахождений и распространение представителей рода *Capra* в раннем плейстоцене Евразии (с использованием данных: Moyà Solà, 1987; Crégut-Bonnoure, Baryshnikov, 2005; Bukhsianidze, Vekua, 2006; Arribas, Garrido, 2008).

67% длины. Ширина верхнего блока немного больше, чем нижнего. Разница в высоте гребней верхнего блока сравнительно небольшая. Передняя межгребневая ямка довольно широкая. Бугорок внутреннего гребня сравнительно высокий, соединяется с нижним концом наружного гребня верхнего блока поперечным гребешком. Малеолярный выступ наружного гребня хорошо развит. Ладьевидная ямка сравнительно узкая. Кубоидная ямка с округленным верхним краем.

Дистальный конец плюсневой кости (метатарса) экз. ПИН, № 5644/3387 также с характерными для *Capra* признаками (рис. 3, д–з). Он постепенно расширяется к нижнему краю и довольно сильно уплощен в переднезаднем направлении. Желоб на передней поверхности расширяется на уровне сосудистого отверстия, а к дистальному суставному отделу немного сужается. Заостренные стороны этого желоба чуть ниже сосудистого отверстия несут острые,

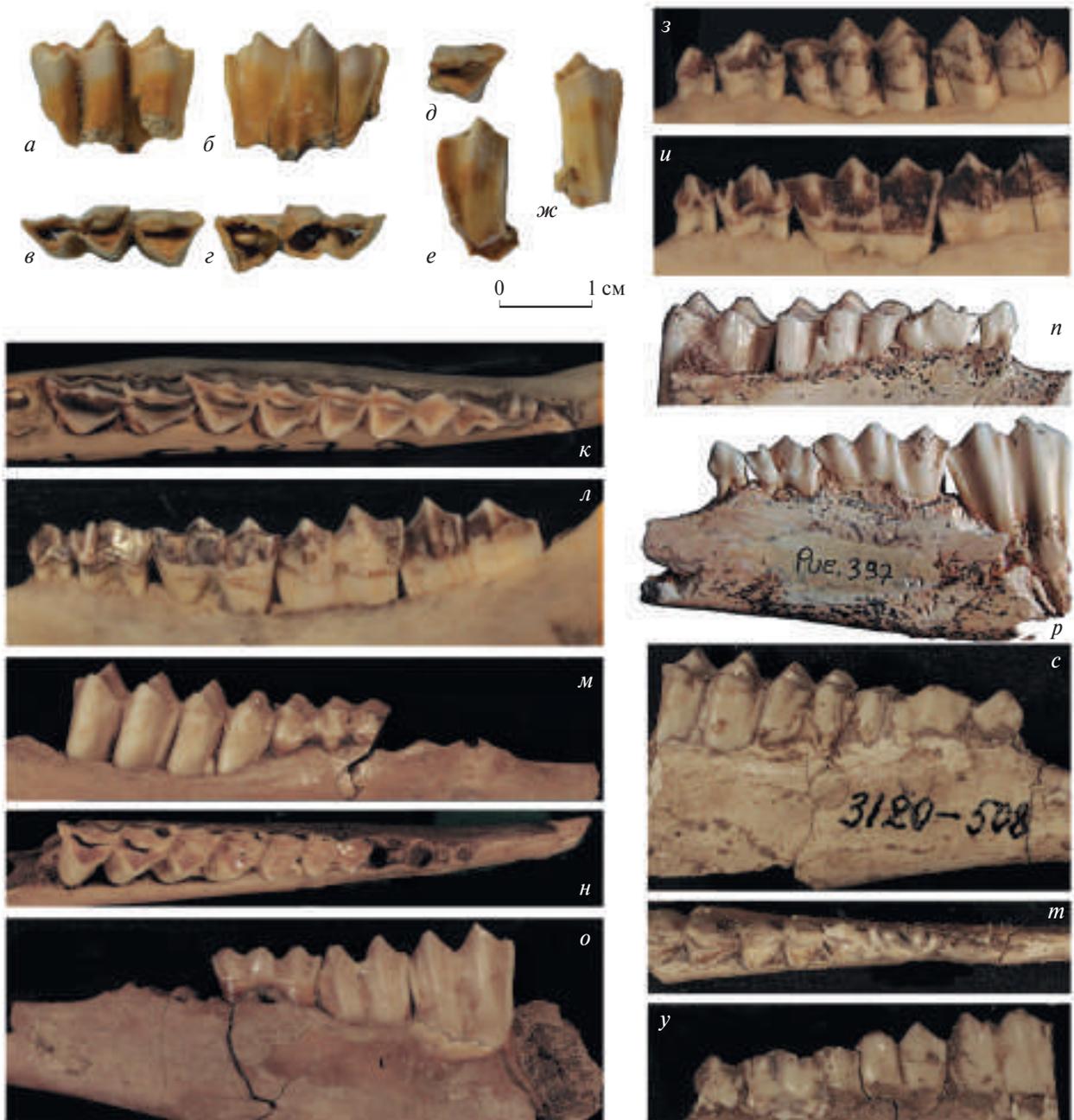


Рис. 6. *Gazella cf. subgutturosa* (Güldenstaedt, 1780): *а-г* – экз. ПИН, № 5644//3388, левый D_4 ; *д-ж* – экз. ПИН, № 5644/3389, половина левого M_1 ; Крым, Таврида; нижний плейстоцен; *з-у* – зубные ряды молодых особей некоторых ископаемых и современных газелей: *з, и* – *Gazella subgutturosa*, экз. ЗММУ, № S-51763, совр.; *к, л* – то же, экз. ЗММУ, № S-51872; *м-о* – *G. sinensis* Teilhard et Trassaert, 1937, экз. ПИН, № 970/2086; Монголия, Шамар; верхний плиоцен; *п, р* – *G. borbonica* Depéret, 1884, Pue 237; Испания; верхний плиоцен (по: Rodrigo, 2011); *с-у* – *G. parasinensis* Dmitrieva, 1977, экз. ПИН, № 3120-508; Таджикистан, Куруксай; нижний плейстоцен; *а, ж, з, м, п, с* – с буккальной, *б, е, и, л, о, р, у* – с лингвальной, *в, д, к, н, т* – с окклюзиальной сторон, *г* – снизу.

направленные вперед выступы. Гребни суставных блоков высокие. Поперечник боковых частей суставных валиков (блоков) заметно меньше, чем центральных частей. Боковые части суставных блоков спереди немного уже, чем сзади. На передней и задней сторонах кости по

бокам гребней хорошо выражены ямки. На задней поверхности кости гребни блоков оканчиваются высоко (выше, чем на передней поверхности). Наружные края блоков сзади продолжают в гребешки, которые поднимаются на диафиз и несколько расширяют его. Но надсуставные

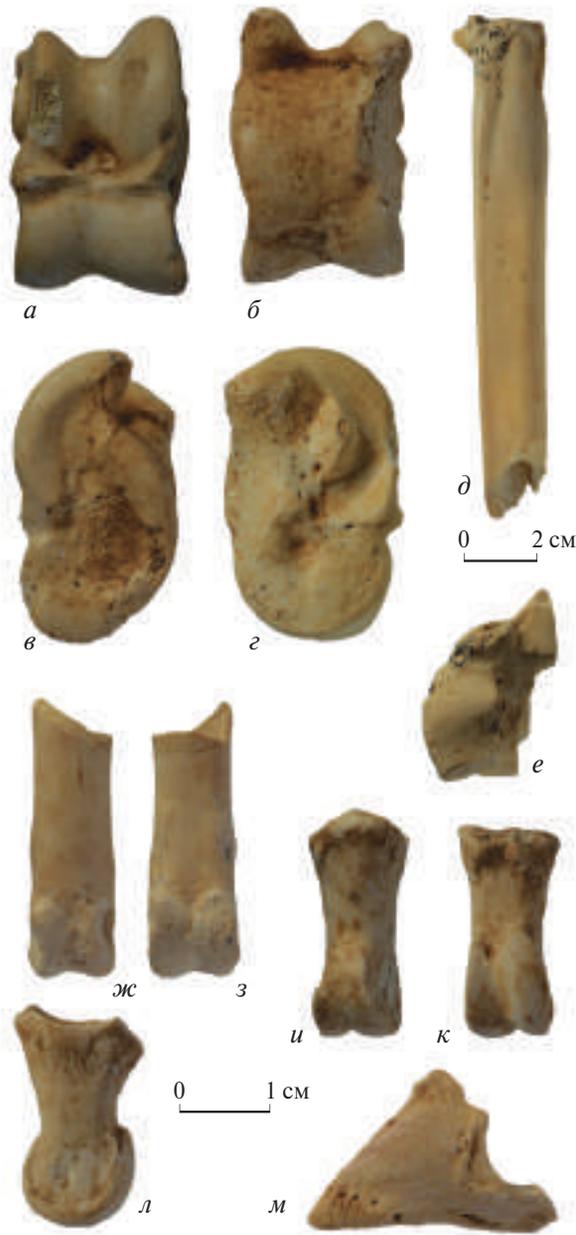


Рис. 7. *Gazella cf. subgutturosa* (Güldenstaedt, 1780): *a–г* – экз. ПИН, № 5644/3390, левый астрагал; *д, е* – экз. ПИН, № 5644/3391, часть правого метатарса; *ж, з* – экз. ПИН, № 5644/3392, часть первой фаланги; *и–л* – экз. ПИН, № 5644/3393, вторая фаланга; *м* – экз. ПИН, № 5644/3394, третья фаланга; *а, ж, и* – спереди, *б, з, к* – сзади, *в, м* – с латеральной стороны, *г, л* – с медиальной стороны; Крым, Таврида; нижний плейстоцен.

(связочные) бугорки на его латеральной и медиальной сторонах не очень мощные (примитивный признак).

Размеры в мм, индексы в %. Голотип ПИН, № 5644/3380, верхняя челюсть с D^2-M^2 : длина (L) $D^2-D^4 = 33.56$; $LM^1-M^2 = 36.84+$; длина и ширина (L × W) зубов: D^2 6.83 (6.19) × 4.91 (4.52); D^3 12.06 (9.24) × 7.07 (7.7); D^4 14.09 (10.8) × 9.74 (10.3); M^1 18.95 (16.11) × 10.58 (11.4); M^2 17.53+ × 10.53 (без скобок приведены

окклюзиальные размеры, а в скобках альвеолярные размеры).

Экз. ПИН, № 5644/3381, часть правой ветви нижней челюсти с D_3-M_1 ; зубы (L × W): D_3 7.56 × 3.8; D_4 17.52 × 5.87; M_1 16.54 (15.83) × 6.35 (6.77).

Экз. ПИН, № 5644/3382, правая ветвь нижней челюсти с D_3-M_2 и начавшим прорезаться M_3 : $D_3-D_4 = 21.56$; $LM_1-M_2 = 33.71$; зубы:

D_3 8.14 × 4.47; D_4 15.74 × 6.64; M_1 15.33 (13.75) × 7.51 (7.59); M_2 18.71 (16.6) × 6.6 (6.96).

Экз. ПИН, № 5644/3386, правый астрагал: $Llat = 28.63$, $DTprox = 18$, $DTdist = 17.49$, $W = 19.05$, поперечник ок. 16.4. $W/L = 67$.

Экз. ПИН, № 5644/3387, дистальный конец метатарса: $DTdist \times DAPdist = 25.86 \times 18$.

Сравнения и замечания. В строении описываемой формы хорошо выражены признаки, характерные для каприн: в частности, довольно большая высота зубов, кривизна стенки моляров (вид сзади), мезиальная и дистальная угловатости на лингвальной стороне верхних зубов. Фигура окклюзиальной поверхности верхних моляров предполагает образование характерного для каприн островка эмали в средней части у лингвальной стороны при их большем стирании. Морфология челюстей, зубов и костей конечностей описываемой формы соответствует *Capra* и отличает ее от других мелких представителей каприн, а также антилоп. Основные признаки строения молочных и постоянных зубов из Тавриды соответствуют таковым у *Capra* и хорошо отличают их от *Ovis L.*, 1758 (см. Payne, 1985; Halstead et al., 2002; Zeder, Pilaar, 2010), так же как и основные морфологические особенности костей конечностей и их размеры (см. Цалкин, 1950; Громова, 1953; Gentry, 1992; Zeder, 2001; Crégut-Bonnoure, 2009).

Имеющийся материал и данные по раннеплейстоценовым видам *Capra*, *C. dalii* из Дманиси (MNQ18) (Грузия), *C. alba* из Вента Мицены (MNQ19) и *C. baetica* (MNQ18) из Фонеласа Р-1 (Испания) позволяют провести довольно детальное сравнение с ними. Голотип *C. alba* — фрагмент черепа с частью рогового стержня VM-82-C1 — хранится в Ин-те палеонтологии им. М. Крусафонты (Moyà Solà, 1987, Lamina 8). Описание вида основывается на довольно обильном материале, в составе которого присутствуют челюсти с зубными рядами, астрагал и метаподии. Голотип *C. dalii* — правый роговой стержень (horn core D75) — хранится в Музее естественной истории в Тбилиси (Bukhsianidze, Vekua, 2006, рис. 1). Но к этому виду также отнесены челюсти с зубными рядами, отдельные зубы, пястная кость и три фаланги. Вид *C. baetica* описан по неполному черепу с основаниями роговых стержней FP1-2004-2102 (голотип) и фрагменту верхней челюсти с M^2 и M^3 (пара-тип), хранящимся в музее Ин-та геологии и минералогии Испании в Мадриде (Arribas, Garrido, 2008, рис. 1, 2). Сравнение описываемой формы

с этими видами показывает не только сходство с ними, но и ее своеобразие.

Строение верхних и нижних моляров у *Capra* из Тавриды и у других раннеплейстоценовых видов этого рода сходно. Но признаки специализации и своеобразное сочетание примитивных и прогрессивных признаков отличают ее от них и позволяют выделить в отдельный вид. К признакам специализации могут быть отнесены: сравнительно сильная укороченность передней половины коронок верхних молочных зубов и M^1 и скошенность передней половины нижних моляров относительно продольной оси зуба, к примитивным — довольно низкие коронки зубов, слабая козья складка и небольшая длина метастилида на нижних молярах, к прогрессивным — отсутствие эктостилидов на верхних молярах и эктостилидов на нижних молярах. Прогрессивные признаки зубной системы обычно первыми проявляются в строении постоянных зубов, а в строении молочных зубов дольше отражаются предшествующие стадии развития. Редуцированные до небольших бугорков эктостилиды на D_4 у *Capra* из пещеры Таврида согласуются с их отсутствием на постоянных молярах.

D_3 образцов из Тавриды по типу строения похож на P_3 у *C. alba* из Вента Мицены (Moyà Solà, 1987, Lamina 10) и *C. dalii*, экз. D935 из Дманиси (Bukhsianidze, Vekua, 2006, рис. 5), но его коронка уже. У формы из Тавриды D_3 примитивно длинный и узкий, с не выступающим лингвально и скошенным назад метаконидом.

Слабая козья складка и слабое развитие метастилида на нижних молярах, а также сходная картина развития корней на M_1 сближают *Capra* из Тавриды и *C. dalii* из Дманиси. Но *C. dalii* отличается большей гипсодонтностью моляров, сохранением эктостилида на нижних молярах и некоторым утолщением оснований дистальных частей моляров и их дистальных корней. Подобное утолщение сближает *C. dalii* с *Hemitragus orientalis*, но это сходство, как справедливо отметили авторы вида и другие исследователи, может быть обусловлено родством родов *Capra* и *Hemitragus* (Bukhsianidze, Vekua, 2006; Van der Made et al., 2008). Родство этих родов выявляется и данными молекулярной филогенетики, которые предполагают, что они разошлись в плиоцене (напр., Hassanin et al., 2012).

Окклюзиальная длина первых моляров нового вида немного больше, чем у *C. alba* из Вента Мицены (LM^1 : 14–16 мм, $n = 8$, $m = 15.23$ мм; LM^2 : 11.6–14.5 мм, $n = 7$, $m = 13.4$ мм; Moyà Solà,

1987, рис. 10, табл. 26, 27, Lamina 10). Оклюзиальная длина моляров близка к таковой у *S. dalii* из Дманиси (LM^1 : 18.2–18.22 × 13.49–13.56 мм; LM_1 15.56–16.56 × 8.89–9.94, M_2 20.42 (16.25) × 10.06 мм; Bukhsianidze, 2005; Bukhsianidze, Vekua, 2006), но их окклюзиальная ширина у *Sarpa* из Тавриды немного меньше. Размеры M^2 ($L \times W$) близки к таковым у M^2 паратипа *S. baetica*, FP1-2002-1164, из Фонеласа P-1 (17.55 × 11.23 мм; Arribas, Garrido, 2008, рис. 2). Но высота коронок моляров из Тавриды меньше, чем у этих трех видов.

По строению молочных зубов *Sarpa* из Тавриды отличается от современных видов этого рода и других родов мелких каприн (рис. 4).

Размеры астрагала и ширина дистального конца (DTdist) метатарса из пещеры Таврида немного меньше, чем у наиболее грацильных видов *Sarpa* – *S. alba* из Вента Мицены (28.3–33.8; Mouà-Solà, 1987) и современного безоарового козла *S. aegagrus* Erxleben, 1777 (27–31.8 мм; Громова, 1953), и он менее уплощен. Индекс $DAPdist/DTdist$ метатарса из Тавриды (70) больше, чем у *S. alba* из Вента Мицены (56–65, $n = 4$, $m = 61.5$; вычислено по: Mouà-Solà, 1987, табл. 28), а также *S. aegagrus* (60.3–68.5) и дагестанского тура *S. cylindricornis* Blyth, 1841 (61.9, 64.6), но соответствует некоторым *S. hircus* L., 1758 (домашним козам) (см. Громова, 1953). Отношение DAP медиальной части медиального суставного валика к DAP на гребне этого валика (66) немного больше, чем у современных *Sarpa*, у которых, по данным В.И. Громовой (1953), этот индекс не выше 61.9.

Разница в массивности метаподий у разных каприн и грацильность метаподий у *S. alba* могут отражать особенности локомоции (Van der Made et al., 2008). Она связана с условиями обитания, полом и разным уровнем эволюционного развития. Грацильность метатарса у козла из Тавриды, возможно, отражает примитивно слабую адаптацию к существованию в горных условиях. Скорее всего, как и современный безоаровый козел *S. aegagrus* на Кавказе, крымский козел предпочитал залесенные горные террасы, а не горные скалистые вершины. По данным И.И. Соколова (1959), область обитания этого наиболее примитивного козла Кавказа приурочена в основном к лесному поясу гор.

По морфологии зубов *Sarpa* из Тавриды отличается от *H. orientalis* (ранний плейстоцен – начало среднего плейстоцена, MNQ17, MNQ18–MNQ20). Вид выделен по материалам

(в основном, по отдельным зубам) из Сливницы в Болгарии, а также присутствует в Виллань-Калькберг-Норде и Чарноте 2 в Венгрии и, возможно, в Сенезе во Франции (напр., Crégut-Bonnoure, Spassov, 2002; Crégut-Bonnoure, 2007). Голотип вида – левый M^3 FM 1781/SL 67, хранится в Национальном музее естественной истории в Софии, Болгария (Crégut-Bonnoure, Spassov, 2002, табл. I, фиг. 1a, 1b). Диагноз *H. orientalis* включает в себя не только особенности строения M^3 , последняя лопасть (lobe) которого чаще всего имеет дистальное удлинение столбчатой “энтостильной” формы, но также верхних M^1 и M^2 . Диагностические признаки этого вида на образцах из Тавриды не прослеживаются. На M^1 задний (дистальный) корень у лингвального основания зуба не расширен, а метастилинд на нижних коренных корочке, чем у *H. orientalis* (см. Crégut-Bonnoure, Spassov, 2002, рис. 1, 2; Fernandez, Crégut-Bonnoure, 2007). Кроме того, M_1 из Сливницы, экз. В. 7089 (Crégut-Bonnoure, Spassov, 2002, табл. 1, фиг. 2), выше и немного шире, чем у формы из Тавриды. По данным Э. Крегу-Боннур и Н. Спассова, в Сливнице также представлены молочные зубы; два D^3 (FM 1683/SL 91 и FM 1682/SL 92) и два D^4 (FM 1668/SL 88 и FM 1681/SL 90), а в Виллань-Калькберге D_3 и D_4 (UP 494 и UP 498). Но их описание, размеры и изображения, к сожалению, отсутствуют. Верхние D^3 и D^4 (UP 497) и нижние D_3 и D_4 (UP 494) из колл. Музея естественной истории Базеля, фотографии которых прислал д-р Л. Костер, по строению существенно отличаются от этих зубов у *Sarpa* из Тавриды. Коронки D^3 и D^4 выше, чем у *Sarpa* из Тавриды, с более широкими передними долями. На D^3 мезиолингвальный угол сильнее выступает лингвально и бороздка между протоконом и гипокондом глубже; на D^4 лингвальные полулуния более заостренные. На D_3 метаконид развит сильнее и его столбик на окклюзиальной поверхности округлый, а крыло гипоконида длинное и на лингвальной поверхности коронки отделено от энтокониды длинной бороздкой. На D_4 эктостилид между первой и второй долями зуба хорошо выражен.

Существенные различия прослеживаются с представителями других мелких каприн из среднего и позднего виллафранка Европы (*Gallogoral meneghinii* Gueren, 1965, *Procampoceras brivatense* Schaub, 1923 и др.), а также современных родов *Nemorhaedus*, *Capricornis* и *Rupicapra* (см. Schaub, 1923, 1928; Pilgrim, Schaub, 1939; Guérin, 1965; Masini, Lovari, 1988;

Duvernois, Guérin, 1989; Rivals, 2004; Fernandez, Crégut-Bonnoure, 2007; Rodrigo, 2011; Masini et al., 2013), в т.ч. в строении молочных и постоянных зубов, астрагала и метатарса. В частности, индекс ширины коронки M^1 у *Capra* из пещеры Таврида 56 (71) значительно меньше, чем у *Gallogoral meneghini* (Rütimeyer, 1878) (103.1–114), *Procamptoceras* (89.7–95.5) и *Rupicapra* (80) (см. Guérin, 1965).

От мелкой антилопы *Tauridia gromovi* Vislobokova, 2023 из нижнего плейстоцена пещеры Таврида новый вид отличается более крупными размерами и особенностями строения нижней челюсти и зубов. Для *T. gromovi* характерно уникальное сочетание признаков (примитивных, прогрессивных и специализации) (см. Вислобокова, 2023б). На нижнечелюстной кости паратипа ПИН, № 5644/307 ряд премоляров очень сильно сокращен, M_2 и M_3 сильно увеличены, M_1 очень короткий (индекс его длины LM_1/LM_2 75). У *Capra* из Тавриды разница между длиной M_1 и M_2 меньше (индекс 82).

Хотя роговые стержни козла из пещеры Таврида пока не найдены, отличие от других видов рода в строении зубов и размерах позволяет выделить эту форму в отдельный вид.

Материал. Кроме голотипа, из пещеры Таврида почти полная правая ветвь нижней челюсти с D_3-M_1 и начавшим прорезаться M_2 , экз. ПИН, № 5644/3381; часть правой ветви нижней челюсти с D_3-M_2 и начавшим прорезаться M_3 , экз. ПИН, № 5644/3382; правый D_3 , экз. ПИН, № 5644/3383; левый D^3 , экз. ПИН, № 5644/3384; левый D_4 , экз. ПИН, № 5644/3385; правый астрагал, экз. ПИН, № 5644/3386; дистальный конец метатарса, экз. ПИН, № 5644/3387.

ПОДСЕМЕЙСТВО ANTILOPINAE BAIRD, 1857

Триба Antilopini Gray, 1821

Род *Gazella* de Blainville, 1816

Gazella cf. *subgutturosa* (Güldenstaedt, 1780)

Описание и сравнение. Небольшие, узкие нижние зубы D_4 экз. ПИН, № 5644/3388 и неполный M_1 экз. ПИН, № 5644/89 (рис. 6, а–ж) со слабо вздутыми столбиками лингвальных полулуний, заостренными буккальными полулуниями и относительно невысокими коронками в начальной стадии стирания соответствуют роду *Gazella*. Дистальная половина M_1 с хорошо развитым энтостилидом и сравнительно неглубокой задней фасеткой. В основании

коронки присутствует небольшой, низкий эктостилид. На D_4 разница по высоте между передней и задней долями небольшая. Парастилид и энтостилид (задний) хорошо развиты, а метастилид (средний) более слабый, тонкий, на окклюзивной поверхности выступает лингвально почти перпендикулярно продольной оси коронки. Мезиолингвальный угол коронки направлен вперед, а дистолингвальный назад. Эктостилид между передней и средней долями отсутствует, но, возможно, был перед задней долей.

По морфологии и размерам эти зубы имеют наибольшее сходство с зубами джейрана *G. subgutturosa* и отличаются от таковых раннеплейстоценовых европейских видов *G. borbonica* и *G. bouvgrinae*, азиатских раннеплейстоценовых видов *G. sinensis* Teilhard de Chardin et Piveteau, 1930 бассейна Нихэвань в Китае и Шамара в Монголии и *G. parasinensis* Dmitrieva, 1977 из Куруксая в Таджикистане (рис. 6, з–у), а также позднеплиоценовых видов *G. paragutturosa* Bohlin, 1938 и *G. kueitensis* Bohlin, 1938 из Китая, по высоте коронок и степени развития эктостилидов (см. Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930; Bohlin, 1938; Дмитриева, 1977; Rodrigo, 2011; Tong et al., 2022).

Астрагал экз. ПИН, № 5644/3390 более стройный, чем у *Capra*, и с более выраженной разницей в высоте гребней верхнего блока, а также более узкой и глубокой передней межгребневой впадиной (рис. 7, а–г). По морфологии и размерам он больше всего соответствует джейрану *G. subgutturosa* (см. Громова, 1960, рис. 61Б). Ширина кости составляет 61% длины. Ширина верхнего блока чуть больше, чем нижнего. Гребни верхнего блока заметно отклоняются назад. Бугорок внутреннего гребня сравнительно невысокий и полого спускается к передней поверхности кости. Линия наружного края внутреннего гребня там, где он подходит к этому бугорку, вогнутая. Общая пяточная фасетка кверху расширяется. Кубоидная ямка открывается наружу глубоким каналом, верхний край которого немного скошен по отношению к оси кости.

Неполная плюсневая кость экз. ПИН № 5644/3391 имеет характерные для *Gazella* особенности в сохранившейся части проксимальной суставной поверхности и сильное боковое сжатие диафиза в самом узком месте ($DT/DAP = 11.33/16.21-70\%$) (рис. 7, д, е).

Морфология и размеры фаланг из Тавриды также соответствуют роду *Gazella* и сходны с фалангой *G. subgutturosa* (рис. 7, ж–м).

Эти кости конечностей из Тавриды немного крупнее, чем у *G. borbonica* из позднего плиоцена – раннего плейстоцена (MN15–MNQ17) Европы (см. Rodrigo, 2011) и, возможно, близки по размерам к *G. bouvrinae* из раннего плейстоцена (?MNQ16b–MNQ18, > 1.95 млн л. н.) Греции (см. Kostopoulos, Athanassiou, 1997). Астрагал немного меньше, чем у *G. cf. bouvrinae* из Палан-Тюкана (MNQ18, ок. 1.85 млн л. н.) в Азербайджане (см. Титов и др., 2023).

Размеры в мм, индексы в %. Экз. ПИН, № 5644/3388 D₄: L = 19.09, W = 6.68, H = 12.83.

Экз. ПИН, № 5644/3389, дистальная половина M₁: L = 8.03, W = 5.48, H = 16.

Экз. ПИН, № 5644/3390, астрагал: Llat = 29.18, DTprox = 17.52, DTdist = 17.28, W = 17.75, W/L = 61.

Экз. ПИН, № 5644/3392, первая фаланга: DTdist = 9.46, DAPdist = 10.44.

Экз. ПИН, № 5644/3393, вторая фаланга: Ltot = 23.73, DTprox = 10.79, DAPprox = 14.0, DTdist = 8.93, DAPdist = 11.27.

Экз. ПИН, № 5644/3394, третья фаланга: Ltot = 27, Lant = 22.95, DAPprox total = 21.03, DAPprox = 14.21, DT prox = 9.15.

Замечание. Материалов для точного видового определения газели из пещеры Таврида пока недостаточно. По совокупности признаков мы определяем ее как *G. cf. subgutturosa*.

Материал. Левый D₄, экз. ПИН, № 5644/3388; дистальная половина левого M₁, экз. ПИН, № 5644/3389; часть правого D₄, экз. ПИН, № 5644/3395; неполная проксимальная часть правого метатарса, экз. ПИН, № 5644/3391; левый астрагал, экз. ПИН, № 5644/3390; дистальная половина первой фаланги, экз. ПИН, № 5644/3392; вторая фаланга, экз. ПИН, № 5644/3393; третья фаланга, экз. ПИН, № 5644/3394.

СОПОСТАВЛЕНИЕ ДАННЫХ ПАЛЕОНТОЛОГИИ И МОЛЕКУЛЯРНОЙ ФИЛОГЕНЕТИКИ

Непосредственные предки рода *Capra* пока не найдены, ранняя история рода не полна, и родственные связи ископаемых и современных видов не совсем ясны. Все современные виды и подвиды *Capra* в Европе и на Кавказе эндемичны.

М. Буксианидзе и А. Векуа считали *C. dalii* из Дманиси (1.76 млн л. н.) в Грузии предком западнокавказского тура *C. caucasica* Güldenstaedt et Pallas, 1783 (Bukhsianidze, Vekua, 2006). С. Моя-Сола отнес *C. alba* из Вента Мицены (1.3 млн л. н.) в Испании к линии, ведущей к современным видам *C. ibex* L., 1758 и *C. pyrenaica* Schinz, 1838 (Moyà-Solà, 1987, рис. 35). А. Аррибас и Г. Гарридо в основание этой линии ставили вид *C. baetica* из местонахождения Фонелас Р-1 (2 млн л. н.) в Испании (Arribas, Garrido, 2008). Присутствие *C. crimiensis* sp. nov. в фауне псекупского комплекса из пещеры Таврида, принадлежащего к другой линии, говорит о возможно более сложной картине эволюции группы в раннем плейстоцене и неоднократном вселении в Европу форм из Азии.

Сохранение примитивных черт у *C. crimiensis* sp. nov. наряду с типичными для рода *Capra* признаками в строении зубной системы и конечностей, а также признаками ранней специализации (значительное сокращение длины ряда молочных зубов, своеобразие D³ и D₄) может свидетельствовать о том, что этот вид был эндемиком Крыма. Для уточнения его родственных связей с другими видами нужны новые материалы. Но можно предположить, что вселение *Capra* в Крым было связано с одной из ранних дисперсий из Азии, и что линии *C. crimiensis* и *C. dalii* разошлись не позднее палеомагнитного эпизода Олдувей, возможно, ранее 2 млн л. н. (рис. 5). Молекулярные данные предполагают, что *Capra* появились в Азии и дивергировали около 3 млн л. н. (Manseau et al., 1999). По другим молекулярным часам, время их появления могло быть близким к 5 млн л. н. (Ropiquet, Hassanin, 2005). Анализ полной митохондриальной последовательности ДНК подтвердил, что время дивергенции *Capra* и *Hemitragus* относится к плиоцену (Hassanin et al., 2012). Вычисления на основе цитохрома *b* показали, что дивергенция клады *C. ibex* и *C. pyrenaica* с кладой, в которую входили *C. caucasica* Güldenstaedt et Pallas, 1783, *C. aegagrus* Erxleben, 1777 и *C. cylindricornis* (Blyth, 1841), произошла около 1.5 млн л. н., а сибирский горный козел *C. sibirica* (Pallas, 1776) ответвился еще раньше (Lalueza-Fox et al., 2005, рис. 2). Существует представление, что *C. caucasica* может быть филогенетически промежуточной формой между *C. ibex* и дагестанским туром *C. cylindricornis* (Groves, Grubb, 2011).

До находки ископаемых остатков *Gazella cf. subgutturosa* в Тавриде присутствие такой

формы было установлено в составе фауны хапровского комплекса из Ливенцовки (2.5–2.2 млн л. н.) в Севером Приазовье (Байгушева, 1971; Титов, 2008). Это древнейшие находки газелей типа азиатской *G. subgutturosa* (джейрана). Современный ареал джейрана охватывает территории от Аравийского п-ова до Северного Китая, включая Турцию, Закавказье, Казахстан и Монголию (Kingswood, Blank, 1996). По данным молекулярной филогенетики, *G. subgutturosa* вместе с сестринским видом, индийской газелью *G. bennettii* (Sykes, 1831), входит в кладу с *G. cuvieri* Ogilby, 1841 и др. (e.g., Hassanin et al., 2012; Bärmann et al., 2013a, 2013b; Lerp et al., 2013, 2016). Диверсификация этой клады могла произойти в Центральной Азии 2.9–1.6 млн л. н., а дивергенция *G. subgutturosa* и *G. bennettii* – около 1.8 млн л. н. (2.4–1.3 млн л. н.) (Lerp et al., 2013) или 1.310 млн л. н. (Asadollahi et al., 2024). Анализ последовательностей цитохрома *b* митохондриальной ДНК показал, что центр диверсификации *G. subgutturosa*, по-видимому, находился в Иране (Fadakar et al., 2020). Одна из ранних подвиговых диверсификаций этого вида, по молекулярным данным, фиксируется около 1 млн л. н. (Asadollahi et al., 2024).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение имеющихся материалов показало, что в состав раннеплейстоценовой фауны пскупского комплекса из пещеры Таврида в Крыму входили представители еще двух родов Bovidae: *Capra* (козлы) и *Gazella* (газели). Вид *C. crimiensis* sp. nov. относится к наиболее ранним представителям рода *Capra* в Европе, а *G. cf. subgutturosa* – возможно, к филетической линии, ведущей к современному джейрану. Особенности морфологии *C. crimiensis* позволяют предположить, что этот вид был эндемиком Крыма. Присутствие *Capra* и *Gazella* в фауне пскупского комплекса Восточной Европы, соответствующей позднему виллафранку, отмечается впервые.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-14-00214, <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.* Ископаемая териофауна Ливенцовского карьера (Северо-Восточное Приазовье) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1971. Т. 69. Вып. 49. С. 5–29.
- Векуа А.К.* Квабебская фауна акчагыльских позвоночных. М.: Наука, 1972. 351 с.
- Верещагин Н.К.* Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского полуострова // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1957. Т. 22. С. 9–74.
- Верещагин Н.К.* Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 704 с.
- Вислобокова И.А.* О первой находке *Soergelia minor* (Artiodactyla, Bovidae) в нижнем плейстоцене пещеры Таврида в Крыму и истории рода *Soergelia* // Палеонтол. журн. 2022. № 3. С. 61–70.
- Вислобокова И.А.* Первая находка овцебыка рода *Megalovis* (Artiodactyla, Bovidae) в нижнем плейстоцене пещеры Таврида в Крыму // Палеонтол. журн. 2023а. № 1. С. 74–83.
- Вислобокова И.А.* Новая антилопа *Tavridia gromovi* gen. et sp. nov. (Artiodactyla, Bovidae) из нижнего плейстоцена пещеры Таврида в Крыму // Палеонтол. журн. 2023б. № 4. С. 106–115.
- Вислобокова И.А.* *Ovis gracilis* sp. nov. (Artiodactyla, Bovidae) из нижнего плейстоцена пещеры Таврида в Крыму // Палеонтол. журн. 2023в. № 5. С. 94–106.
- Вислобокова И.А., Титов В.В., Лавров А.В. и др.* Раннеплейстоценовые винторогие антилопы (Artiodactyla, Bovidae) из пещеры Таврида (Крым, Россия) // Палеонтол. журн. 2020. № 1. С. 78–88.
- Громов В.И.* Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (Млекопитающие, Палеолит). М.: Изд-во АН СССР, 1948. 522 с.
- Громова В.И.* Остеологические отличия родов *Capra* (козлы) и *Ovis* (бараны). М.: Изд-во АН СССР, 1953. 123 с.
- Громова В.И.* Определитель млекопитающих СССР по костям скелета. Вып. 2. Определитель по костям заплюсны. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 117 с.
- Дмитриева Е.Л.* Антилопы неогена Монголии и сопредельных стран. М.: Наука, 1977. 120 с.
- 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.
- Соколов И.И.* Копытные звери (Отряды Perissodactyla и Artiodactyla). М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 640 с.
- Титов В.В.* Крупные млекопитающие позднего плиоцена Северо-Восточного Приазовья. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2008. 264 с.

- Титов В.В., Ильцевич К.Ю., Саблин М.В. Раннеплейстоценовые Bovidae из Палан-Тюкана (Азербайджан) // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2023. Т. 327. № 2. С. 183–201.
- Цалкин В.И. Сибирский горный козел. М.: Изд-во МОИП, 1950. 119 с.
- Arribas A., Garrido G. The oldest record of *Capra* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) in Eurasia (Fonelas P-1 site, Guadix Basin, Spain) // Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas / Ed. Arribas A. Madrid: Inst. Geol. Minero España, 2008. P. 461–473.
- Asadollahi M., Ahmadzadeh F., Keyghobadi N. Unraveling goitered gazelle (*Gazella subgutturosa*) diversification: insights from phylogeography and species distribution modeling // Contrib. to Zool. 2024. V. 93. Iss. 3. P. 201–228.
- Athanassiou A. A new gazelle species (Artiodactyla, Bovidae) from the Late Pliocene of Greece // Ann. Geol. Pays Hellen. A. 2002. V. 39. P. 299–310.
- Bartolini-Lucenti S., Cirilli O., Pandolfi L. et al. Zoo-geographic significance of Dmanisi large mammal assemblage // J. Hum. Evol. 2022. V. 163. № 103125. doi.org/10.1016/j.jhevol.2021.103125
- Bärmann E.V., Rössne G.E., Wörheide G. A revised phylogeny of Antilopini (Bovidae, Artiodactyla) using combined mitochondrial and nuclear genes // Mol. Phylog. Evol. 2013a. V. 6. P. 484–493.
- Bärmann E.V., Wronski T., Lerp H. et al. A morphometric and genetic framework for the genus *Gazella* de Blainville, 1816 (Ruminantia: Bovidae) with special focus on Arabian and Levantine mountain gazelles // Zool. J. Linn. Soc. 2013b. V. 169. P. 673–696.
- Bohlin B. Einige Jungtertiäre und Pleistozäne Cavicornier aus Nord-China // Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. Ser. 4. 1938. V. 11. № 2. P. 1–54.
- Bukhsianidze M. The fossil Bovidae of Dmanisi. Doct. Thesis. Ferrara: Ferrara Univ., 2005. 192 p.
- Bukhsianidze M. Catalogue of the holotypes of fossil land mammals in the Georgian National Museum, Tbilisi. Tbilisi: Georgian Nat. Museum, 2015. 53 p.
- 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.
- Bukhsianidze M., Vekua A. *Capra dalii* nov. sp. (Caprinae, Bovidae, Mammalia) at the limit of Plio-Pleistocene from Dmanisi (Georgia) // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 2006. Bd 256. P. 159–171.
- Crégut-Bonnoure E. Les petits Bovidae de Venta Micena (Andalousie) et de Cueva Victoria (Murcia) // Los homínidos y su entorno en el Pleistoceno inferior y medio de Eurasia / Ed. Gibert J. et al. Orce: Museo de Prehistoria, 1999. P. 191–228.
- Crégut-Bonnoure E. Apport des Caprinae et Antilopinae (Mammalia, Bovidae) à la biostratigraphie du Pliocène terminal et du Pléistocène d'Europe // Quaternaire. 2007. V. 18. № 1. P. 73–97.
- Crégut-Bonnoure E. Biochronologie et grands mammifères au Pléistocène moyen et supérieur en Europe occidentale: L'apport des genres *Hemitragus* et *Capra* // Quaternaire. 2009. V. 20. № 4. P. 481–508.
- Crégut-Bonnoure E., Baryshnikov G. New results on the Caprini (Bovidae, Caprinae) from Caucasus Mountains // Quaternaire. 2005. Hors-série. V. 2. P. 145–159.
- Crégut-Bonnoure E., Spassov N. *Hemitragus orientalis* nov. sp. (Mammalia, Bovidae, Caprinae), un nouveau taxon d'Europe orientale // Rev. Paléobiol. 2002. V. 21. № 2. P. 553–573.
- Duvernois M.-P., Guérin C. Le Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du Villafranchien supérieur d'Europe occidentale // Geobios. 1989. V. 22. Fasc. 3. P. 339–379.
- Fadakar D., Bärmann E.V., Lerp H. et al. Diversification and subspecies patterning of the goitered gazelle (*Gazella subgutturosa*) in Iran // Ecol. and Evol. 2020. V. 10. Iss. 12. P. 5977–5891.
- Fernandez P., Crégut-Bonnoure E. Les Caprinae (Rupicapini, Ovibovini, Ovini et Caprini) de la sequence pléistocène de Kozarnika (Bulgarie du Nord): morphométrie, biochronologie et implications phylogéniques // Rev. Paléobiol. 2007. V. 26. № 2. P. 425–503.
- Gentry A.W. The subfamilies and tribes of the family Bovidae // Mammal. Rev. 1992. V. 22. P. 1–32.
- Gabunia L., Lumley M.-A., Vekua A. et al. Découvert d'un nouvel hominidé à Dmanissi (Transcaucasie, Georgie) // C. R. Palevol. 2002. V. 1. № 4. P. 243–253.
- Gaudin T., Petculescu A., Robinson Ch. et al. Early Pleistocene fauna of the Olteț, River Valley of Romania: Biochronological and biogeographic implications // Quatern. Intern. 2020. V. 553 P. 14–33.
- Groves C., Grubb P. Ungulate Taxonomy. Baltimore: The John Hopkins Univ. Press, 2011. 310 p.
- Guérin C. Gallogoral meneghinii (Rütimeyer, 1878). Un Rupicapriné du Villafranchien d'Europe occidentale. Lyon: Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, 1965. 353 p.
- Hassanin A., Delsuc F., Ropiquet A. et al. Pattern and timing of diversification of Cetartiodactyla (Mammalia, Laurasiatheria), as revealed by a comprehensive analysis of mitochondrial genomes // C. R. Biol. 2012. V. 335. P. 32–50.
- Kingswood S.C., Blank D.A. *Gazella subgutturosa* // Mammalian Species. 1996. V. 518. P. 1–10.
- 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., Athanassiou A.S. Les gazelles du Pliocène moyen – terminal de la Grèce continentale (Macedoine, Thessalie) // N. Jb. Geol. Paläontol. 1997. Bd 205. Hf. 3. P. 413–430.
- Laluzza-Fox C., Castresana J., Sambietto L. et al. Molecular dating of caprines using ancient DNA sequences of *Myotragus balearicus*, an extinct endemic Balearic mammal

- // BMC Evol. Biol. 2005. V. 5. № 70. P. 1–11.
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-5-70>
- Lerp H., Klaus S., Allgöwer S. et al.* Phylogenetic analyses of gazelles reveal repeated transitions of key ecological traits and provide novel insights into the origin of the genus *Gazella* // Mol. Phylog. Evol. 2016. V. 98. P. 1–10.
<http://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.01.012>
- Lerp H., Wronski T., Butynski T.M., Plath M.* Speciation of Arabian gazelles // Speciation: Natural Processes, Genetics and Biodiversity / Ed. Michalak P. N.Y.: Nova Science, 2013. P. 59–82.
- Manceau V., Despres L., Bouvet J., Taberlet P.* Systematics of the genus *Capra* inferred from mitochondrial DNA sequence data // Mol. Phylog. Evol. 1999. V. 13. P. 504–510.
- Masini F., Lovari S.* Systematics, phylogenetic relationships, and dispersal of the chamois (*Rupicapra* sp.) // Quatern. Research. 1988. V. 30. P. 339–349.
- 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.
- Moyà Solà S.* Los bóvidos (Artiodactyla, Mammalia) del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Granada, España) // Paleontologia i evolució. 1987. Mem. Esp. 1. P. 181–236.
- Pilgrim G.E., Schaub S.* Die schraubenhornige Antilope des europäischen Oberpliocaens und ihre systematische Stellung // Abh. Schweiz. Paläontol. Ges. 1939. Bd 62. P. 1–30.
- Rivals F.* Les petits bovidés (Caprini et Rupicaprini) pléistocènes dans le bassin méditerranéen et le Caucase: étude paléontologique, biostratigraphique, archéozoologique et paléoécologique. Oxford: Archeopress, 2004. P. 1–252.
- Rodrigo M.A.* Los bovidos Villafranquienses de La Puebla de Valverde y Villarroya: sistematica, filogenia y paleobiología. Tesis Doct. Zaragoza: Univ. Zaragoza, 2011. 317 p.
- Ropiquet A., Hassanin A.* Molecular phylogeny of caprines (Bovidae, Antilopinae): the question of their origin and diversification during the Miocene // J. Zool. Systematics. 2004. V. 43. № 1. P. 49–60.
- Sablin M.V., Iltsevich K.Yu.* Faune du site de Muhkai 2 (Russie) // L'Anthropologie. 2021. V. 125. № 1: 102840.
<https://doi.org/10.1016/j.anthro.2021.102840>
- Schaub S.* Neue und wenig bekannte Cavicornier von Senèze // Ecl. Geol. Helvet. 1923. Bd 18. Hf. 2. S. 281–295.
- Schaub S.* Die Antilopen des Toskanischen Oberpliocäns // Ecl. Geol. Helvet. 1928. Bd 21. Hf. 1. S. 260–266.
- Tappen M., Adler D.S., Ferring C.R. et al.* Akhalkalaki: the taphonomy of an Early Pleistocene locality in the Republic of Georgia // J. Archaeol. Sci. 2002. V. 29. № 12. P. 1367–1391.
- Teilhard de Chardin P., Piveteau J.* Les mammifères fossils de Nihowan (Chine) // Ann. Paléontol. 1930. V. 19. P. 1–134.
- Tong H.-W., Zhang B., Chen X. et al.* New fossils of small and medium-sized bovids from the Early Pleistocene site of Shanshenmiaozui in Nihewan Basin, North China // Vertebr. Palasiat. 2022. V. 60. № 2. P. 134–168.
- Van der Made J., Carlos Calero J.A., Mancheño M.A.* New material of the goat *Capra* ? *alba* from the Lower Pleistocene of Quibas (Spain); notes on sexual dimorphism, stratigraphic distribution and systematics // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 2008. V. 47. № 1. P. 13–23.
- Vekua A.* Die Wirbeltierfauna des Villafranchian von Dmanisi und ihre biostratigraphische Bedeutung // Jb. Rom.-German. Zentralmus. Mainz. 1995. Bd 42. S. 77–180.
- Vislobokova I.A., Titov V.V.* Spiral-horned antelopes of the Early Pleistocene Tamanian faunal complex of Eastern Europe // Russian J. Theriol. 2020. V. 19. № 1. P. 37–44.
- Zeder M.A.* A metrical analysis of a collection of modern goats (*Capra hircus aegagrus* and *C. h. hircus*) from Iran and Iraq: implications for the study of caprine domestication // J. Archaeol. Sci. 2001. V. 28. P. 61–79.

The First Fossils of *Capra* and *Gazella* (Artiodactyla, Bovidae) in the Lower Pleistocene of the Taurida Cave in the Crimea

I. A. Vislobokova¹, I. A. Yarmolchuk¹

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

The presence of small-sized bovids of the genera *Capra* Linnaeus, 1758 and *Gazella* de Blainville, 1816 was recorded in the Early Pleistocene fauna of the Taurida Cave in Crimea, which, according to biochronology, is 1.8–1.5 Ma. This fauna belongs to the Psekupsian faunal complex of Eastern Europe. A description is given of the juvenile upper and lower jaws and their dentition of *Capra crimiensis* sp. nov., as well as some limb bones and tooth fragments of *Gazella* cf. *subgutturosa* (Güldenstaedt, 1780). The Crimean finds are of particular interest for clarifying data on the distribution of *Capra* and *Gazella*, the features of their morphology and evolution in the Early Pleistocene. *Capra crimiensis* is one of the oldest ever known and the oldest *Capra* in the south of Eastern Europe, and *Gazella* belonged to one of the early populations probably related to the modern goitered gazelle.

Keywords: *Capra*, *Gazella*, Bovidae, Early Pleistocene, Crimea, Taurida Cave