

УДК 569.735.5:551.793(477.75)

## НОВАЯ АНТИЛОПА *TAVRIDIA GROMOVI GEN. ET SP. NOV.* (ARTIODACTYLA, BOVIDAE) ИЗ НИЖНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА ПЕЩЕРЫ ТАВРИДА В КРЫМУ

© 2023 г. И. А. Вислобокова\*

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

\*e-mail: ivisl@paleo.ru

Поступила в редакцию 12.12.2022 г.

После доработки 22.02.2023 г.

Принята к публикации 22.02.2023 г.

Дано описание новой формы антилопы из нижнего плейстоцена пещеры Таврида в Центральном Крыму. Новый род и вид *Tavridia gromovi* выделен по фрагменту крыши черепа с роговым стержнем и нижней челюсти. Эта небольшая антилопа отличалась от всех известных форм особенностями строения роговых стержней и зубной системы. По совокупности признаков она отнесена к трибе *Antilopini* Gray, 1821. Находка в Крыму свидетельствует о значительном разнообразии этой группы антилоп в раннем плейстоцене.

**Ключевые слова:** *Tavridia gromovi gen. et sp. nov.*, *Antilopini*, ранний плейстоцен, Крым, пещера Таврида

**DOI:** 10.31857/S0031031X23040141, **EDN:** OHVBJP

### ВВЕДЕНИЕ

Пещера Таврида у пос. Зуя в 15 км к востоку от Симферополя – крупное местонахождение плейстоценовых позвоночных в Центральном Крыму, открытые в 2018 г. при прокладке федеральной автотрассы “Таврида” (Лопатин и др., 2019). Среди материалов, найденных в основном костеносном слое (MNQ18, 1.8–1.5 млн л. н.) в ходе раскопок в 2022 г., присутствуют остатки небольшой своеобразной антилопы трибы *Antilopini* Gray, 1821 подсемейства *Antilopinae* Gray, 1821.

Триба *Antilopini* объединяет антилоп рода *Gazella* и родственные формы. В состав трибы включают до 15–16 ископаемых родов и до 13 ныне существующих, из них четыре, *Gazella* (s.s.), *Antelope*, *Nanger* и *Eudorcas*, относятся к настоящим газелям (McKenna, Bell, 1997; Groves, Grubb, 2011; Hassanin et al., 2012; Bärman et al., 2013). Все эти антилопы, в основном, мелких и средних размеров, имели прямые или лировидные рога. Роговые стержни у них без полостей (синусов), у большинства не скручены или скручены гетеронимно (т.е. нормально, против часовой стрелки), реже скручены гомонимно (обратно, по часовой стрелке). Межлобный и лобно-теменные швы усложненные. Ряд премоляров в разной степени укорочен, а второй нижний премоляр ( $P_2$ ) может быть редуцирован (иногда не развит). Премоляр  $P_4$  обычно с незамкнутой передней долинкой (параконид и метаконид не слиты), а моляр  $M_3$  часто с

хорошо развитой задней (третьей) долей (Gentry, 1990, 1992; Gentry et al., 1999). В палеонтологической летописи *Antilopini* представлены со среднегого миоцена. В раннем плейстоцене они были довольно широко распространены в Европе, Азии и Африке.

До настоящего времени из раннего плейстоцена Европы было известно пять видов *Antilopini* трех родов: *Gazella borbonica* Depéret, 1884, MN15–MNQ17, Европа; *G. bouvrainae* Kostopoulos et Athanassiou, 1997, MNQ16b–18, Европа; *G. aegea* Athanassiou, 2002, MNQ17, Греция; *Gazellospira torticornis* (Aymard, 1854), MN16–MNQ18, Европа; *Antilope koufosi* Kostopoulos (1998), MNQ18, Греция (Kostopoulos, Athanassiou, 1997; Kostopoulos, 1998, 2022; Spassov, Crégut-Bonouyre, 1999; Spassov, 2005; Crégut-Bonouyre, 2007; Rodrigo, 2011 и др.). Лишь один из этих видов, *G. torticornis*, был обнаружен в составе раннеплейстоценовой ассоциации парнопалых из Тавриды по материалам первых раскопок, в 2019–2020 гг. (Вислобокова и др., 2020).

Диагностика ископаемых родов и видов *Antilopini* в значительной мере основывается на особенностях строения лобной кости и роговых стержней (положение на черепе и форма, характер поверхности и др.), а также особенностях зубной системы (относительная длина ряда премоляров, строение  $P_4$  и  $M_3$ ). По совокупности морфологических признаков антилопа из Тавриды

отличается от всех известных форм *Antilopini* и отнесена к новому роду и новому виду.

Находка новой антилопы в Тавриде расширяет представления о разнообразии ископаемых *Antilopini* Европы и дополняет картину природной обстановки Крыма середины раннего плейстоцена – времени вселения ранних Homo в Причерноморье.

Автор выражает благодарность А.В. Лаврову, И.А. Ермольчику из Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), Д.О. Гимранову из Ин-та экологии растений и животных УрО РАН (ИЭРИЖ УрО РАН) и всем участникам раскопок за сбор материалов, а также Р.А. Ракитову (ПИН РАН) за томографию рогового стержня и С.В. Багирову (ПИН РАН) за фотографии образцов.

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

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### СЕМЕЙСТВО BOVIDAE GRAY, 1821

#### ПОДСЕМЕЙСТВО ANTILOPINAE GRAY, 1821

#### Триба *Antilopini* Gray, 1821

#### Род *Tavridia Vislobokova, gen. nov.*

Название рода – от местонахождения Таврида.

Типовой вид – *Tavridia gromovi* sp. nov.

**Диагноз.** Размеры небольшие. Лобные кости между роговыми стержнями умеренно приподняты, лежат выше уровня орбит и немножко утолщены спереди, без синусов. Надглазничные отверстия на небольшом расстоянии от оснований роговых стержней, в глубоких ямках. Зароговые ямки небольшие, латерально расположенные. Пенек очень короткий, спереди перекрыт роговым стержнем. Роговые стержни слабо гомонимно скрученные, стройные, расходятся от основания и слабо загнуты назад, округлые в сечении; их основания слегка сжаты спереди назад, без полостей. Поверхность на медиальной стороне с хорошо выраженной продольной бороздой, начинающейся выше основания рогового стержня; ее острый задний край переходит дистально в невысокий гребень. Нижняя челюсть газельного типа, с выпуклым нижним краем. Ряд премоляров короткий.  $P_2$  сильно редуцирован, однокорневой.  $P_3$  и  $P_4$  короткие, с хорошо развитым, выступающим лингвально паразтилидом и склоненным назад метаконидом, и замкнутой задней лингвальной долинкой. Коронки нижних моляров высокие, без эктостилида, с уплощенной лингвальной стенкой и слабой козьей складкой.  $M_2$  и  $M_3$  увеличены; третья доля  $M_3$  длинная и широкая, с фасеткой (маркой) и задним стилидом.

**Видовой состав.** Типовой вид из нижне-го плейстоцена, поздний виллафранк (MNQ18); Крым.

**Строение.** Стройные роговые стержни и нижняя челюсть газельного типа, отсутствие синусов в лобных костях и роговых стержнях, уплощенная лингвальная стенка нижних моляров, присутствие слабой козьей складки, а также особенности строения  $P_4$  и  $M_3$  свидетельствуют о принадлежности антилопы из Тавриды к трибе *Antilopini*.

Гомонимное скручивание роговых стержней и значительная редукция  $P_2$  отличает антилопу из Тавриды от большинства представителей *Antilopini* (в т.ч. *Antilope* Pallas, 1766 и *Gazellospira* Pilgrim et Schaub, 1939). Эти особенности сближают *Tavridia* с *Hispanodorcus* Thomas, Morales et Heintz, 1982 (поздний миоцен – ранний плиоцен Европы) и *Antidorcas* Sundevall, 1847 (поздний плиоцен – ныне, Африка). По отсутствию синусов и латеральному положению зароговой ямки *Tavridia* сходна с *Hispanodorcus*, но отличается приподнятостью межроговой области лобных костей выше уровня орбит, характером поверхности, более округлой формой сечения рогового стержня, формой горизонтальной ветви нижней челюсти, большей гипсодонтностью, короткими премолярами, однокорневым  $P_2$  и более крупным  $M_3$  с сильно развитой третьей долей (Thomas et al., 1982; Bouvrain, de Bonis, 1988; Alcalá, Morales, 2006; Kostopoulos, 2014). От *Antidorcas* отличается отсутствием синусов, положением зароговой ямки, расхождением роговых стержней от основания, менее резкой разницей в высоте тела нижней челюсти под  $P_4$  и  $M_3$ , а также сохранением  $P_2$ . У *Antidorcas* синусы развиты в основаниях роговых стержней и в лобных костях, простираются до надглазничных отверстий (Vrba, 1973; Farke, 2010),  $P_2$  отсутствует, а  $P_3$  сильно редуцирован (Gentry, 1966; Vrba, 1973; Gentry, Gentry, 1978). Кроме того, отличается от *Hispanodorcus* и *Antidorcas* переднезадней уплощенностью роговых стержней, более крупными размерами и строением  $M_3$ .

По слабому скручиванию, округлой форме сечения и характеру поверхности рогового стержня род *Tavridia* сходен с *Antilope*, но отличается типом скручивания. У представителей рода *Antilope* оно гетеронимное (Pilgrim, 1937, 1939; Kostopoulos, 1998, 2022; Gentry et al., 1999; Хан, Ахтар, 2014). Роговой стержень *Tavridia* похож на голотип *A. subtorta* Pilgrim, 1937 (AMNH, № 19989) из верхнего плиоцена Сисвана, Пакистан, по размерам, форме и наличию четко выраженной, широкой продольной борозды, начинающейся выше основания (Pilgrim, 1937, рис. 42; Хан, Ахтар, 2014, рис. 3). Но, в отличие от *Tavridia*, у *A. subtorta* эта борозда тянется вдоль внешней поверхно-

сти рогового стержня. От *A. koufosi* из Геракароу (MNQ18), Греция, отличается как типом скручивания, так и формой роговых стержней; у *A. koufosi* скручивание гетеронимное и спиралевидное (Kostopoulos, 1998, 2022).

От *Gazella Blainville*, 1816 отличается латеральным положением зароговой ямки, более короткими пеньками, скрученностью роговых стержней и особенностями их поверхности, а также сильной редукцией  $P_2$ . У всех *Gazella* зароговая ямка сдвинута кзади, пеньки длиннее, роговые стержни не скручены, обычно с сильной бороздчатостью,  $P_2$  с двумя корнями. По размерам антилопа из Тавриды превосходит газелей из раннего плейстоцена Европы, *G. borbonica*, *G. bouvraiae* и *G. aegea*.

От *Gazellospira Pilgrim et Schaub*, 1939 отличается меньшими размерами, типом скручивания роговых стержней, более коротким рядом премоляров, большей гипсодонтностью и отсутствием эктостилида на молярах. У *Gazellospira* роговые стержни скручены гетеронимно и спиралевидны.

#### *Tavridia gromovi Vislobokova, sp. nov.*

Название вида – в честь выдающегося российского исследователя четвертичного периода В.И. Громова.

Голотип – ПИН, № 5644/306, фрагмент крыши черепа с неполным правым роговым стержнем (рис. 1); Россия, Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен (верхний виллафранк, MNQ 18).

Описаное (рис. 1, 2). Крыша черепа голотипа спереди обломана перед надглазничным отверстием, а сзади – за лобно-теменным швом. Угол между лобной и теменной поверхностями около  $140^\circ$ . Лобно-теменной (венечный) и межлобный (сагиттальный) швы усложненные. Лобно-теменной шов изогнутый, выступает вперед углом, равным примерно  $140^\circ$ . Сохранившаяся теменная часть крыши черепа уплощенная. Межроговая область лобной кости лежит выше орбиты, выпуклая, с узкой, слабой вогнутостью вдоль медиального края основания рогового стержня. Ширина черепа в месте сужения позади орбит, по-видимому, была менее 90 мм. Лобная кость между надглазничными отверстиями (for. supraorbitale), возможно, была немного вогнута. Спереди лобная кость утолщена (до 20 мм чуть выше for. supraorbitale). Основание рогового стержня расположено над орбитой и лишь немногого сдвинуто назад. Надглазничное отверстие довольно крупное (диаметром до 4.5 мм), лежит в глубокой ямке недалеко от основания рогового стержня (минимальное расстояние от заднего края for. supraorbitale до основания рогового стержня равно 16.2 мм). Расстояние между надглазничными от-

верстиями, вероятно, было около 50 мм. Пенек очень короткий; спереди он почти не прослеживается (перекрыт роговым стержнем), а сзади его длина не превышает 5 мм. Контакт рогового стержня с лобной костью спереди и с пеньком хорошо выражен. Минимальное расстояние от внутреннего края основания рогового стержня до межлобного шва было около 17.5 мм и, очевидно, расстояние между роговыми стержнями немного превышало поперечный диаметр основания рогового стержня. Угол наклона рогового стержня к сохранившейся теменной части крыши черепа – примерно  $76^\circ$ . Основание рогового стержня немного скошено относительно продольной оси черепа, угол скоса его максимальной оси по отношению к сагиттальной плоскости около  $78^\circ$ . Роговой стержень сравнительно тонкий, постепенно сужается к облому, направлен назад и немного в сторону, слабо гомонимно скручен и слабо загнут назад. В концевой части, перед обломом, намечается едва заметный отгиб стержня в сторону. Спереди роговой стержень выглядит прямым, а сбоку – слабоизогнутым: передний край рогового стержня прямой в проксимальной половине и слабовыпуклый выше, а его задний край слабовогнутый. Угол расхождения роговых стержней был острым (возможно, не больше  $40^\circ$ – $50^\circ$ ). Поверхность рогового стержня почти без борозд и выраженных кильей, покрыта серией “сетчато-анастомозирующих бороздок” как у *Antilope subtorta* и *A. cervicapra* (по: Pilgrim, 1937, с. 812). Четко выраженная медиальная продольная борозда (шириной до 5 мм) с острым задним краем, переходящим в слабый гребень, начинается на передневнутренней части поверхности, на расстоянии около 1.5 см от основания рогового стержня, а оканчивается немного ниже облома. Гребень тянется до облома и оканчивается в середине его заднего края. Судя по расположению концов гребня, скручивание рогового стержня от основания до облома составляет около  $105^\circ$ . Зароговая ямка небольшая, расположена на латеральной поверхности, немного ближе к переднему краю основания рогового стержня, чем к его заднему краю. От зароговой ямки косо вверх идет очень короткая, узкая бороздка. Прерывистые косые бороздки присутствуют позади этой борозды на наружной поверхности стержня, а также на его задней поверхности. Сечение стержня округлое. Основание рогового стержня сильно скошено по отношению к продольной оси стержня и слегка сжато спереди назад; поперечный диаметр (DT) поперечного сечения основания стержня немного превосходит его переднезадний диаметр (DAP); индекс сжатия – 95%.

Компьютерная томография показала отсутствие синусов в лобной кости и роговом стержне (рис. 1, e–л). Костная ткань рогового стержня с каналами для сосудов, в том числе крупных.

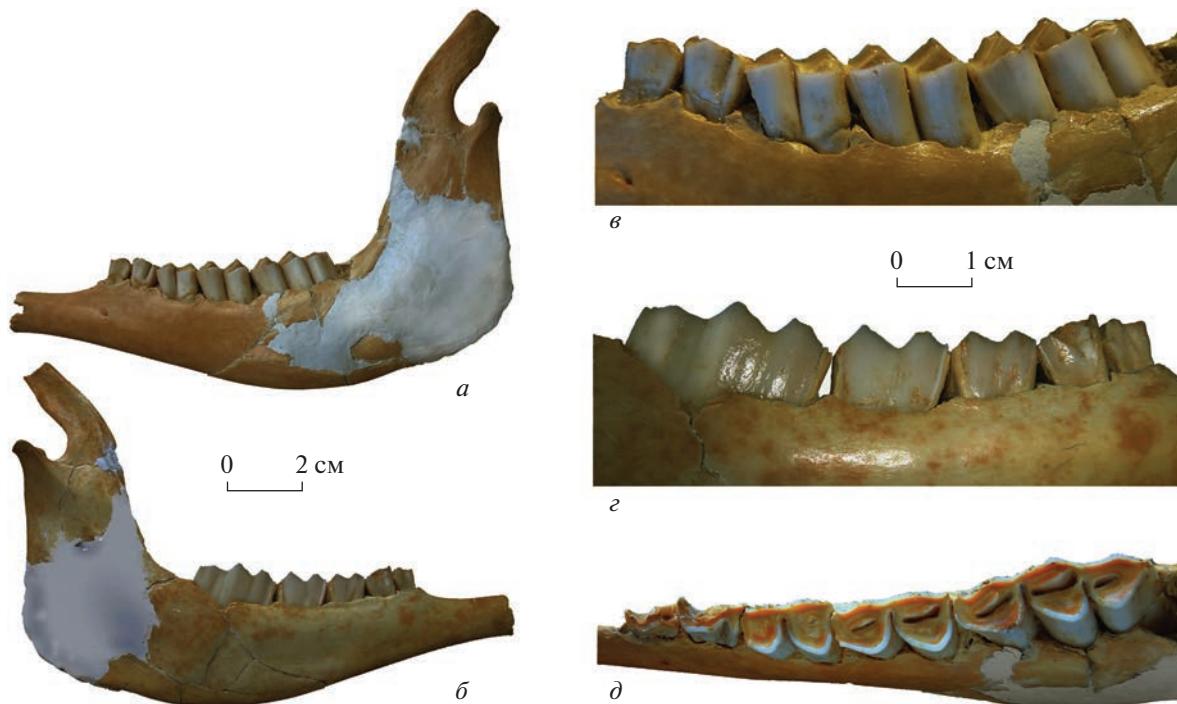


**Рис. 1.** *Tavridia gromovi* gen. et sp. nov.: *a—л* — голотип ПИН, № 5644/306, фрагмент крыши черепа с неполным правым роговым стержнем: *а* — спереди, *б* — снаружи, *в* — изнутри, *г* — сзади, *д* — положение роговых стержней; *е—л* — его томография: 3D модели, снаружи (*е*), попеченные сечения, на конце (*жс*), в середине (*з*), в основании (*у*); продольные сечения: по средней линии (*к*) и ближе к поверхности (*л*); *м* — реконструкция облика животного; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

Левая ветвь нижней челюсти экз. ПИН, № 5644/307 обломана впереди подбородочного отверстия, а также в области углового отдела, и частично разрушена позади зубного ряда (рис. 2). Высота кости довольно резко увеличивается от  $P_2$  к  $M_3$ . Нижний край горизонтальной ветви нижней челюсти выпуклый. Подбородочное отверстие сравнительно небольшое. Расстояние от него до зубного ряда меньше длины  $M_1-M_2$ . Диастема, по-видимому, была короткой. Очень маленькое отверстие лежит под передним краем  $P_3$ . Суставная

поверхность суставного отростка вогнутая, но у медиального края она слабовыпуклая. Венечный отросток длинный; он немного обломан на конце и, вероятно, выступал назад дальше суставного отростка. Профиль заднего края восходящей ветви ниже суставного отростка прямой. Форма угла не известна, но, по всей видимости, он не был сильно выступающим.

Зубы гипсодонтные. Ряд премоляров очень короткий.  $P_2$  сильно редуцирован: он был однокорневым и, вероятно,rudimentарным; его аль-



**Рис. 2.** *Tavridia gromovi* gen. et sp. nov., паратип ПИН, № 5644/307: *а, б* – левая ветвь нижнечелюстной кости с  $P_3$ – $M_3$  снаружи (*а*), изнутри (*б*); *в–д* –  $P_3$ – $M_3$  с букальной (*в*), лингвальной (*г*) и окклюзиальной (*д*) сторон; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

веола чрезвычайно мала (диаметром 0.95 мм). Коронки  $P_3$  и  $P_4$  сравнительно короткие, с хорошо развитым, сильно выступающим лингвально паразтилидом, сравнительно слабым параконидом, скосенным назад метаконидом, слабо выступающим лингвально и смыкающимся с энтоконидом; задняя долинка замкнута. На букальной стороне  $P_4$  гипоконид отделен от протоконида глубокой, довольно узкой, V-образной долинкой. Коронки моляров сравнительно высокие, без эктостилида. Лингвальные стенки сравнительно плоские, с хорошо развитыми паразтилидом и энтостилидом, очень слабо вздутыми столбиками метаконида и энтоконида, и без выраженного метастилида. На всех молярах присутствует слабая “коzья” складка. Коронки  $M_2$  и особенно  $M_3$  увеличены. Третья доля коронки  $M_3$  длинная и широкая, с внутренней маркой и задним стилидом. Букальная стенка третьей доли  $M_3$  выпуклая, на поверхности окклюзии она округленная. Лингвальная стенка третьей доли  $M_3$  с коротким лингвальным столбиком, слабо округленным, слегка угловатым на поверхности окклюзии. Длина третьей доли равна длине второй, а ее ширина лишь на четверть меньше ширины последней.

Рельеф поверхности стирания моляров (mesowear) сравнительно высокий, лабиальные бугорки в основном острые, передние бугорки на  $M_2$  и  $M_3$  слегка обломаны, углубления между бу-

горками мелкие на  $M_1$  и более глубокие на  $M_3$  (рис. 2, *г*).

Размеры в мм, индексы в %. Голотип ПИН, № 5644/306, лобная кость: длина от заднего края надглазничного отверстия до лобно-теменного шва 41; максимальная длина пенька сзади 5.5; роговой стержень: длина (по прямой) до обломка 125.5; поперечный диаметр (DT) и переднезадний диаметр (DAP), DT × DAP, в основании 28.25 × 26.8, в середине 22.78 × 20.98 и у обломка 16.53 × 16.18; DT основания спереди 32.03; индекс сжатия основания (DAP/DT) – 95.

Паратип ПИН, № 5644/307, левая ветвь нижнечелюстной кости: длина от заднего края подбородочного отверстия до переднего края альвеолы  $P_2$  21.25; длина зубного ряда от альвеолы  $P_2$  до альвеолы  $M_3$  71.8; ширина восходящей ветви посередине 30.58; минимальная высота диастемы 12.82; высота горизонтальной ветви под  $P_2$  19.15, под  $M_1$  23.86, под  $M_3$  30.39; наибольшая высота восходящей ветви 103.75; высота восходящей ветви до основания (вырезки) суставного отростка 67.14, до суставного отростка 75.12.

Зубы: длина ряда премоляров (от альвеолы  $P_2$ ) 18.4, длина ряда моляров 51.74, по альвеолам соответственно 17.99 и 49.83 (на лингвальной стороне), 15.57 и 52.81 (на букальной стороне); длина и ширина ( $L \times W$ ) зубов:  $P_3$  7.36 × 4.36;  $P_4$  8.84 × 4.78;

$M_1$  11.93 × 8.83;  $M_2$  15.9 × 8.23;  $M_3$  23.65 × 8.38; длина и ширина третьей доли  $M_3$  8.69 × 6.62. Высота  $M_3$  меньше 1.5 его полной длины. Индекс  $P_2-P_4/M_1-M_3$  – 36.

**З а м е ч а н и я.** В настоящее время род *Gazella* и родственные формы относят к трибе *Antilopini* семейства *Antilopinae* (McKenna, Bell, 1997; Gentry et al., 1999; Bibi et al., 2009; Gentry, 2010), а не выделяют в отдельное подсемейство *Gazellinae*, как это было принято раньше, в частности, Е.Л. Дмитриевой (1977).

**М а т е р и а л.** Только голотип и паратип из нижнего плеистоцена пещеры Таврида, Крым.

### TAVRIDIA И НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭВОЛЮЦИИ ANTILOPINI

Находка новой небольшой антилопы в Крыму с очень слабо гомонимно скрученными роговыми стержнями вдоль почти прямой оси позволяет рассмотреть некоторые вопросы эволюции газелеподобных форм *Antilopini* со слабо скрученными рогами, по размерам и морфологически наиболее близких к ней (*Hispanodorcus*, *Antidorcas* и *Antilope*).

Основные направления эволюции этих *Antilopini*, как и других копытных, связаны с расширением пространства обитания на фоне изменений климата и ландшафтов. В разных линиях происходило постепенное освоение полуоткрытых, а затем и открытых биотопов, которое, в частности, сопровождалось изменениями черепа, формы рогов, зубной системы.

Основные изменения в эволюционном развитии роговых стержней у газелеподобных *Antilopini* – это увеличение их размеров, усиление скручивания и спиральности, отклонения назад, изгиба оси, уплощенности основания, появление килей. Основания роговых стержней обычно расположены над орбитами, но у некоторых форм сдвигаются назад. Лобные синусы развивались лишь у некоторых форм. Они наиболее сильно развиты и заходят в основание рогового стержня у *Antidorcas*, а у некоторых видов *Antilope* и *Gazella* небольшие синусы лежат ростральнее надглазничного канала (напр., Farke, 2010). В ходе эволюции у разных представителей группы *Antilopini* шло развитие и постепенное усиление адаптаций к грейзингу и смешанному питанию – усиление гипсодонтности, сокращение относительной длины ряда премоляров, увеличение моляров и, соответственно, высоты и ширины тела нижнечелюстной кости под молярами.

В филогенезе *Antilopini* особенно отчетливо проявлялись мозаичный характер эволюции, параллелизмы, разная скорость эволюционного развития сходных признаков, появление сходных признаков в разное геологическое время, и хоро-

шо прослеживается разное сочетание сходных морфологических признаков у разных форм.

Антилопа из Тавриды демонстрирует уникальное сочетание примитивных и прогрессивных признаков, характерных для газелеподобных *Antilopini*, и признаков специализации. Это сочетание отличает *Tavridia* от всех известных родов. К выраженным у голотипа *T. gromovi* sp. nov. плезиоморфиям относятся: 1) отсутствие синусов в лобных костях и роговых стержнях, 2) положение оснований роговых стержней над орбитой, 3) расходжение роговых стержней от оснований, 4) слабый изгиб роговых стержней, 5) слабый наклон роговых стержней назад и 6) округлое сечение. К апоморфиям относятся: 1) положение межротовой области лобных костей выше уровня орбиты, 2) положение надглазничного отверстия в глубокой ямке, 3) латеральное положение зароговой ямки и 4) короткий пенек. Основные признаки специализации *Tavridia*: 1) слабое гомонимное скручивание рогового стержня, 2) очень низкое положение переднего края основания рогового стержня (перекрывание пенька спереди) и 3) присутствие медиальной продольной борозды с острым задним краем, переходящим на дистальном конце в гребень.

К плезиоморфиям в морфологии нижней челюсти *Tavridia* относятся: 1) сравнительно низкое тело горизонтальной ветви, 2) большая ширина восходящей ветви, 3) большой угол между горизонтальной и восходящей ветвями, 4) небольшое расстояние между  $P_2$  и подбородочным отверстием, а к апоморфиям – 1) выпуклый нижний край тела горизонтальной ветви и 2) увеличение высоты тела от  $P_2$  к  $M_3$ . По значительному сокращению ряда премоляров, значительной редукции  $P_2$ , сокращению длины  $P_3$  и  $P_4$ , сильному увеличению моляров  $M_2$  и  $M_3$ , степени развития задней доли  $M_3$  и отсутствию эктостилида на молярах *Tavridia* превосходит всех известных вымерших представителей *Antilopini* и близка к некоторым современным видам.

Род *Hispanodorcus* был распространен на юге Европы с позднего миоцена по ранний плиоцен и представлен тремя видами: *H. torrubiae* Thomas, Morales et Heintz, 1982 (типовид) из типового местонахождения Конкуд и местонахождения Лос-Мансуэтос, средний туролий (MN12), Испания; *H. orientalis* Bouvrain et Bonis, 1988 из Дитико-3, поздний туролий (MN13), Греция; *H. heintzi* Alcalá et Morales, 2006 из Ла Галеры, ранний русцинский (MN14), Испания (Thomas et al., 1982; Bouvrain, de Bonis, 1988; Alcalá, Morales, 2006). Кроме того, *H. cf. orientalis* присутствует в местонахождении Никити-1, поздний валлезий (MN10), Греция (Kostopoulos, 2014, 2022). Типовой вид *H. torrubiae* известен лишь по роговым стержням, но другие виды представлены более

полным ископаемым материалом (в том числе, нижними челюстями с зубными рядами). В процессе эволюции у *Hispanodorcus* усиливались скручивание, изгиб и медиолатеральное сжатие роговых стержней, уменьшались зароговая ямка и латеральная борозда (Bouvrain, de Bonis, 1988; Kostopoulos, 2022). *Tavridia* демонстрирует сходство с *Hispanodorcus* по плезиоморфиям и некоторым апоморфиям: напр., короткий пенек, латеральная зароговая ямка. Но *Tavridia* отличается от *Hispanodorcus* высоким положением межротовой области черепа по отношению к орбитам, более округлым сечением рогового стержня и отсутствием переднего киля. Индекс сжатия основания рогового стержня у *T. gromovi* (95%) выше, чем у *H. torrubiae* (77.8–90.8%). Такие специфические особенности голотипа *T. gromovi*, как округлое, а не овальное сечение, переднезаднее, а не медиолатеральное сжатие его основания, отсутствие характерного для *Hispanodorcus* уплощения на латеральной поверхности, присутствие глубокой медиальной продольной борозды, а также форма горизонтальной ветви нижней челюсти свидетельствуют о принадлежности *Tavridia* и *Hispanodorcus* к разным филетическим линиям. Родственные связи *Hispanodorcus* оцениваются неоднозначно. Род *Hispanodorcus* относят к *Antilopini* (McKenna, Bell, 1998; Alcalá, Morales, 2006) или к другой группе *Antilopinae* — *Oiocerina Pilgrim*, 1934 (Kostopoulos, 2014, 2022). Авторы рода *Hispanodorcus* отмечали его сходство с *Gazella* (Thomas et al., 1982).

Род *Antidorcas* существует в Африке с плиоценом и в современной фауне представлен видом *A. marsupialis* (Zimmermann, 1780), который обитает в юго-западной аридной зоне и сухой саванне Южной Африки и является национальной эмблемой ЮАР (Cain III et al., 2004; Castelló, 2016). Антилопы этого рода появились на континенте 2.8–2.4 млн л. н. и широко распространялись около двух млн л. н. (Gentry, 1966; Vrba, 1973, 1974, 1995; Sewell et al., 2019). Ископаемые остатки этих антилоп присутствуют, в т.ч., в местах находок ранних *Homo* (напр., Олдувей, Танзания; Стерк-фонтейн, ЮАР). В лобных костях и основаниях роговых стержней этих антилоп развиты синусы. По этому признаку *Antidorcas* прогрессивнее, чем *Tavridia*. Общими апоморфиями этих родов являются: 1) положение межротовой части лобной кости выше уровня орбит, 2) положение надглазничного отверстия в глубокой ямке недалеко от основания рогового стержня и 3) выпуклый нижний край тела горизонтальной ветви нижней челюсти, но увеличение высоты тела от  $P_2$  к  $M_3$  у *Tavridia* не такое резкое, как у *Antidorcas*. Кроме того, эти роды похожи по характеру изменений зубной системы (сильной редукции  $P_2$ , хорошо развитой третьей доли  $M_3$ ), но различаются по форме роговых стержней. Роговые стержни у *An-*

*tidorcas* более массивные в основании, обычно немного сжаты медиолатерально и иногда с латеральным уплощением. При этом у *A. recki* (Schwarz, 1932) из Олдувей (Bed II, 1.8 млн л. н.), возможно, предкового для остальных видов рода, основание рогового стержня голотипа M 21460 сжато очень слабо (Gentry, 1966; Vrba, 1973). Э. Врба считала, что *Antidorcas* ответвился от *Gazella* в плиоцене, ранее 3 млн л. н. (Vrba, 1973). На происхождение *Antidorcas* от *Gazella*, по ее мнению, в частности, указывает примитивно округлая форма поперечного сечения роговых стержней у ранних *Antidorcas*, как и у ранних *Gazella*. Древнейшие *Antilopini* в Африке найдены в среднем миоцене (са. 14 млн л. н.; Vrba, 1985).

Округлая форма сечения рогов характерна и для антилоп рода *Antilope*. Эти антилопы распространены в Южной Азии с позднего плиоцена. Они, возможно, обитали и в Африке (Gentry, 1976, 1985; Bibi, 2013). В Азии ископаемые виды этого рода известны из Верхних Сиваликов Пакистана: *A. subtorta* Pilgrim, 1937 и *A. intermedia Khan et Akhtar*, 2014 из формации Татрот (3.4–2.6 млн л. н.) и *A. cervicapra* (L., 1758) из формации Пиндзор (2.6–0.6 млн л. н.) (Pilgrim, 1937, 1939; Хан, Ахтар, 2014). Вид *A. cervicapra* в наши дни обитает на п-ове Индостан к югу от Гималаев; предпочитает травянистые местности, кустарники, открытые леса на равнинах (IUCN SSC Antelope Specialist Group, 2017). Виды рода *Antilope* отличаются от *Tavridia* гетеронимным типом скручивания, но индекс сжатия основания рогового стержня *T. gromovi* близок к среднему между индексами *A. subtorta* (99%) и *A. cervicapra* (93.5%) (Pilgrim, 1937, 1939). Скрученность роговых стержней у *Antilope* сильнее, и увеличивается от *A. subtorta* к *A. cervicapra*; у последней она спиралевидная. У современной *A. cervicapra*, как и у *Tavridia*,  $P_2$  редуцирован и третья доля  $M_3$  хорошо развита, но  $P_4$  укорочен слабее. В отличие от *Tavridia*, надглазничные отверстия лежат примитивно на одном уровне со лбом, но роговые стержни сдвинуты назад — отходят не над орбитой, а чуть позади ее заднего края (e.g., Grove, Grubb, 2011).

Родственные связи единственного европейского представителя рода *Antilope*, вида *A. koufosi* (Kostopoulos, 1998) (=Parastrepsiceros koufosi) из раннего плейстоцена Геракароу (MNQ18), Греция, пока не ясны (Kostopoulos, 2022). Кроме голотипа (роговой стержень, GER-273), вид представлен тремя роговыми стержнями, двумя фрагментами верхней челюсти, фрагментом нижней челюсти с  $P_3$ – $M_3$  и пястной костью, хранящимися в Ун-те Аристотеля в Салониках. По размерам роговых стержней *A. koufosi* близка к *T. gromovi*, но отличается их спиралевидной формой, гетеронимным типом скручивания и медиолатеральным уплощением основания (DAP 30.0–34.7 мм,

DT 24.0–28.5 мм, DAP/DT 80–84%) (по: Kostopoulos, 1998). Эти виды также сходны по форме нижнего края тела нижней челюсти, длине  $P_3$ – $M_3$  (62.3 мм у *T. gromovi* и 62.5 мм у *A. koufosi*, GER-148) и морфологии  $M_3$  (Kostopoulos, 1998, рис. 3, 4e). Но у *A. koufosi* премоляры длиннее, на  $P_4$  метаконид не отклонен назад, ряд моляров короче ( $L M_1$ – $M_3$  44 мм), на молярах присутствует эктоконид. По этим признакам нижних зубов *A. koufosi* примитивнее, чем *T. gromovi*.

Тип роговых стержней ранних газелей (стройные, слабо загнутые назад, без киля и с округлым сечением) теоретически мог быть исходным (или близким к исходному) как для форм с гомонимным скручиванием (*Hispanodorcus*, *Antidorcas*, *Tavridia*), так и для форм с гетеронимным скручиванием (*Antilope*). Появление этих типов могло быть связано с ранней дивергенцией (или радиацией) от газелеподобного предка в миоцене, или могло происходить неоднократно, возможно, через промежуточные формы газелеподобных антилоп в позднем миоцене–плиоцене. Следует заметить, что ранняя история Antilopini пока еще недостаточно изучена, и эти гипотезы требуют дальнейшего подтверждения.

Эволюционная история Antilopini анализируется не только на основе палеонтологических данных, но для современных видов и с привлечением данных молекулярной генетики (напр., Hassanin, Douzery, 1999; Matthee, Robinson, 1999; Hassanin et al., 2012; Bärmann et al., 2013; Lerp et al., 2013; Yang et al., 2013; Bibi, 2013, 2014; Chen, 2019).

Современные виды родов *Antilope*, *Antidorcas* и *Gazella* и еще нескольких родов входят в единую группу газелеподобных антилоп, недавно выделенную в качестве подтрибы Antilopina на основе полных митохондриальных геномов (Hassanin et al., 2012). Ряд анализов с использованием полного митохондриального генома, а также объединенных данных по митохондриальным и ядерным генам показал близкое родство *Gazella* (s.s.) и *Antilope* (*A. cervicapra*) и их дивергенцию с *Antidorcas* (*A. marsupialis*) (Hassanin et al., 2012; Bärmann et al., 2013). По молекулярным часам (на основе полного митохондриального генома), адаптивная радиация Antilopina с появлением *Gazella* (s.s.), *Antidorcas* и *Saiga* произошла в позднем миоцене (ок. 8.5–8.0 млн л. н.), а дивергенция *Gazella* и *Antilope* – в раннем плиоцене (ок. 4.5–4.2 млн л. н.) (Hassanin et al., 2012) или раньше, в конце миоцена (7.4–5.2 млн л. н.) (Bibi, 2013). Филогенетический анализ на основе цитохрома *b* (cytochrome *b*) показывает, что настоящие газели появились 10.5–6.3 млн л. н. (Lerp et al., 2013).

Учитывая данные филогеномики, можно с большей вероятностью предполагать, что корни *Tavridia* уходят в плиоцен или даже в поздний миоцен.

Биоразнообразие газелеподобных антилоп увеличивалось при крупных глобальных и региональных перестройках окружающей среды, в т.ч. в конце миоцена в мессинский кризис в Средиземноморье (6 млн л. н.: Boehme et al., 2017), на рубеже плиоцена и плейстоцена (2.6 млн л. н.) и в середине раннего плейстоцена (2–1.8 млн л. н.). Рост биоразнообразия был связан с эволюцией линий и дисперсионными событиями на фоне ландшафтно-климатических изменений, повышения сухости климата и расширения открытых пространств. Изменения биоразнообразия Antilopini на этих рубежах прослеживаются в Европе, Африке и Азии (Vrba, 1995; Kostopoulos, 1998; Gentry et al., 1999; deMenocal, 2004; Crégut-Bonouyre, 2007; Хан, Ахтар, 2014). Сходство между антилопой из Тавриды и некоторыми видами *Hispanodorcus*, *Antidorcas* и *Antilope* в значительной мере обусловлено общим направлением эволюции Antilopini и сходными адаптациями у представителей этих родов в связи с переходом к обитанию в более открытых пространствах, увеличению доли трав в рационе и развитию грейзинга. При этом картина эволюции этих антилоп была довольно сложной, с появлением множества форм, разным сочетанием предковых газелевых плэзиоморфий с новыми адаптациями. Среди настоящих газелей прослеживаются линии с адаптациями к существованию в аридных условиях (саваннах, полупустынях и пустынях) и линии, приспособленные к обитанию в более влажном климате, которые могли распространяться по горным системам (напр., Lerp et al., 2013).

Строение нижней челюсти и зубной системы *Tavridia gromovi* gen. et sp. nov. и современных *Antidorcas marsupialis* и *Antilope cervicapra* во многом сходно, хотя *T. gromovi* демонстрирует иное сочетание примитивных и прогрессивных признаков (например, сравнительно низкое тело нижнечелюстной кости и отсутствие эктостилида на молярах). Это позволяет предполагать, что по уровню адаптаций к обитанию в открытых биотопах она была довольно близка к ним. Значительное сокращение ряда премоляров, довольно высокие коронки и особенности строения моляров у *T. gromovi*, очевидно, связаны с адаптациями к питанию травянистыми растениями и травами. По этим адаптациям *T. gromovi* превосходила виды рода *Hispanodorcus* и *Antilope subtorta*.

Антилопа из Тавриды, скорее всего, была смешанноядной, так же как современные *Antidorcas marsupialis* и *Antilope cervicapra* и ископаемые виды *Antidorcas* (напр., Ecker, 2018; Lozano, Blanco, 2018; Uno et al., 2018; Sewell et al., 2019). По характеру стирания моляров (мезоизносу) *T. gromovi* ближе всего к *A. recki* (см. Sewell et al., 2019). Как и у *A. recki*, картина стирания у *T. gromovi* сохраняет характерные для браузинга довольно высокий рельеф окклюзии и острую форму бугорков.

Такая антилопа могла обитать в саваннах, экотонах на границе разреженных лесов и степей и на равнинах с кустарниками. В состав кормов, наряду с травянистыми растениями и травами, могли входить листья древесных растений и кустарников, а также плоды.

Все эти данные говорят о значительном своеобразии *Tavridia*. Но для выяснения родственных связей этой антилопы нужны дополнительные материалы и новые исследования.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведенное изучение ископаемых остатков из пещеры Таврида в Крыму позволило установить присутствие нового рода и вида трибы *Antilopini* *Tavridia gromovi* со слабо гомонимно скрученными рогами в раннеплейстоценовой фауне этого местонахождения. Родственные связи этой маленькой антилопы пока не ясны, но сравнение с другими представителями *Antilopini* позволяет предполагать, что она принадлежала к филогенетической ветви, корни которой уходят в поздний миоцен. Эта антилопа была адаптирована к обитанию в полуоткрытых ландшафтах. Присутствие новой антилопы в раннем плейстоцене Крыма расширяет представления о разнообразии антилоп трибы *Antilopini* Европы и особенностях их эволюции.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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.
- Дмитриева Е.Л.* Антилопы неогена Монголии и сопредельных территорий. 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.
- Хан М.А., Ахтар М.* Антилопы (Mammalia: Ruminantia, Bovidae) из верхнесивалиских отложений местонахождения Татрот (Пакистан), с описанием нового вида // Палеонтол. журн. 2014. № 1. С. 80–91.
- Alcalá L., Morales J.* Antilopinae (Bovidae, Mammalia) from the Lower Pliocene of Teruel Basin (Spain) // Estud. Geol. 2006. V. 62. № 1. P. 559–570.
- Bärmann E.V., Rössner G.E., Wörheide G.* A revised phylogeny of *Antilopini* (Bovidae, Artiodactyla) using combined mitochondrial and nuclear genes // Mol. Phylog. Evol. 2013. V. 67. P. 484–493.
- Bibi F.* A multi-calibrated mitochondrial phylogeny of extant Bovidae (Artiodactyla, Ruminantia) and the importance of the fossil record to systematics // BMC Evol. Biol. 2013. V. 13. № 166. 15 p.
- Bibi F.* Assembling the ruminant tree: combining morphology, molecules, extant taxa, and fossils // Zitteliana. 2014. Bd 32. P. 197–211.
- Bibi F., Bukhsianidze M., Gentry A.W. et al.* The fossil record and evolution of Bovidae: State of the field // Palaeontol. Electron. 2009. V. 12. Iss. 3. 10A. 10 p.
- Boehme M., Spassov N., Ebner M. et al.* Messinian age and savannah environment of the possible hominin *Graecopithecus* from Europe // PLoS ONE. 2017. V. 12. № 5. e0177347.
- Bouvrain G., de Bonis L.* Découverte du genre *Hispanodorcus* (Bovidae, Artiodactyla) dans le Turonien de Gréce septentrionale // Ann. Paléontol. 1988. V. 74. P. 97–112.
- Bukhsianidze M.* The fossil Bovidae of Dmanisi. Doct. Thesis. Ferrara: Univ. Ferrara, 2005. 192 p.
- Cain III J.W., Krausman P.R., Germaine H.L.* Antidorcas marsupialis // Mammalian Species. 2004. № 753. P. 1–7.
- Castelló J.R.* Bovids of the World: Antelopes, Gazelles, Cattle, Goats, Sheep, and Relatives. Princeton Univ. Press, 2016. 664 p.
- Chen L., Qiu Q., Jiang, Y. et al.* Large-scale ruminant genome sequencing provides insights into their evolution and distinct traits // Science. 2019. V. 364. № 6446. aav6202. P. 1–12.
- Crégut-Bonnoire 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.
- deMenocal P.B.* African climate change and faunal evolution during the Pliocene–Pleistocene // Earth Planet. Sci. Lett. 2004. V. 220. P. 3–24.
- Ecker M., Lee-Thorp J.A.* The dietary ecology of the extinct springbok *Antidorcas bondi* // Quatern. Intern. 2018. V. 495. P. 136–143.
- Farke A.D.* Evolution and functional morphology of the frontal sinuses in Bovidae (Mammalia: Artiodactyla), and implications for the evolution of cranial pneumaticity // Zool. J. Linn. Soc. 2010. V. 159. P. 988–1014.
- Gentry A.W.* Fossil Antilopini of East Africa // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol. 1966. V. 12. P. 45–106.
- Gentry A.W.* Bovidae of the Omo Group deposits // Earliest Man and Environment in the Lake Rudolf Basin / Eds. Coppens Y. et al. Chicago: Univ. Chicago Press, 1976. P. 275–292.
- Gentry A.W.* The Bovidae of the Omo Group deposits, Ethiopia // Les Faunes Plio-Pléistocènes de la Basse Vallée de l’Omo (Ethiopia), Vol. 1. Périsso-dactyles – Artiodactyles (Bovidae). P.: CNRS, 1985. P. 119–191.
- Gentry A.W.* Evolution and dispersal of African Bovidae // Horns, Pronghorns, and Antlers / Eds. Bubenik G.A., Bubenik A.B. N.Y.: Springer, 1990. P. 195–227.
- Gentry A.W.* The subfamilies and tribes of the family Bovidae // Mammal Review. 1992. V. 22. Iss. 1. P. 1–32.
- Gentry A.W.* Bovidae // Cenozoic Mammals of Africa / Eds. Werdelin L., Sanders W.J. Berkeley: Univ. California Press, 2010. P. 741–796.
- Gentry A.W., Gentry A.* Fossil Bovidae (Mammalia) of Olduvai Gorge, Tanzania // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol. 1978. V. 29. P. 289–446.
- Gentry A.W., Rössner G.E., Heizmann E.P.J.* Suborder Ruminantia // The Miocene Land Mammals of Europe / Eds. Rössner G.E., Heissig K. Munich: Verlag Dr. F. Pfeil, 1999. P. 225–258.

- Groves C., Grubb P. Ungulate Taxonomy. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2011. 336 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.
- Hassanin A., Douzery E.J.P. The tribal radiation of the family Bovidae (Artiodactyla) and the evolution of the mitochondrial cytochrome b gene // Mol. Phylog. Evol. 1999. V. 13. P. 227–243.
- IUCN SSC Antelope Specialist Group. Antelope cervicapra. The IUCN Red List of Threatened Species. 2017: e.T1681A50181949. P. 1–8.
- 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.
- Kostopoulos D.S. Parastrepiceros koufosi n. sp.; note on the possible presence of a Prostrepiceros descendant in the latest Pliocene of Northern Greece // Acta Zool. Cracov. 1998. V. 41. P. 101–109.
- Kostopoulos D.S. Taxonomic re-assessment and phylogenetic relationships of Miocene homonymously spiral-horned antelopes // Acta Palaeontol. Pol. 2014. V. 59. P. 9–29.
- 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. Les gazelles du Pliocène moyen-terminal de la Grèce continentale (Macédoine, Thessalie) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 1997. Bd 205. P. 413–430.
- Lozano D.A., Blanco C.J. Estudio anatómico y funcional del aparato masticatorio del antílope negro (Antilope cervicapra, Artyodactyla, Bovidae) // InVet. 2018. V. 20. № 1–2. P. 39–48.
- Matthee C.A., Robinson T.J. Cytochrome b phylogeny of the family Bovidae: resolution within the Alcelaphini, Antilopini, Neotragini, and Tragelaphini // Mol. Phylog. Evol. 1999. V. 12. № 1. P. 31–46.
- McKenna M.C., Bell S.K. Classification of Mammals: Above the Species Level. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1997. 631 p.
- Pilgrim G.E. Siwalik antelopes and oxen in the American Museum of Natural History // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1937. V. 72. Art. 7. P. 729–874.
- Pilgrim G.E. The fossil Bovidae of India // Mem. Geol. Surv. Ind. N.S. 1939. V. 26. P. 1–356.
- Rodrigo M.A. Los bóvidos Villafranquiensis de la Puebla de Valverde y Villarroya: sistemática, filogenia y paleobiología. Tesis Doct. Zaragoza: Univ. Zaragoza, 2011. 433 p.
- Sewell L., Merceron G., Hopley Ph. et al. Using springbok (Antidorcas) dietary proxies to reconstruct inferred palaeovegetational changes over 2 million years in Southern Africa // J. Archaeol. Sci. Rep. 2019. V. 23. P. 1015–1028.
- Spassov N. Brief review of the Pliocene ungulate fauna of Bulgaria // Quaternaire. 2005. V. 2. P. 201–212.
- Spassov N., Crégut-Bonhomme E. Premières données sur les Bovidés Villafranchiens de Bulgarie // C. R. Acad. Sci. Paris. 1999. V. 328. P. 493–498.
- Thomas H., Morales J., Heintz E. Un nouveau Bovidé (Artiodactyla, Mammalia) Hispanodorcas torrubia n. g. n. sp. dans le Miocène supérieur d'Espagne // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. 4 sér. 1982. V. 4. № 3–4. P. 209–222.
- Uno K.T., Rivals F., Bibi F. et al. Large mammal diets and paleoecology across the Oldowan-Acheulean transition at Olduvai Gorge, Tanzania from stable isotope and tooth wear analyses // J. Hum. Evol. 2018. V. 120. P. 76–91.
- Vrba E.S. Two species of Antidorcas Sundevall at Swartkrans (Mammalia: Bovidae) // Ann. Transv. Museum. 1973. V. 28. № 15. P. 287–352.
- Vrba E.S. Chronological and ecological implications of the fossil Bovidae at the Sterkfontein australopithecine site // Nature. 1974. V. 250. P. 19–23.
- Vrba E.S. African Bovidae: evolutionary events since the Miocene // S. Afr. J. Sci. 1985. V. 81. P. 263–266.
- Vrba E.S. The fossil record of African antelopes (Mammalia, Bovidae) in relation to human evolution and palaeoclimate // Paleoclimate and Evolution: With Emphasis on Human Origins / Eds. Vrba E.S., Denton G.H., Partridge T.C., Burkle L.H. New Haven: Yale Univ. Press, 1995. P. 385–424.
- Yang C., Xiang C., Qi W. et al. Phylogenetic analyses and improved resolution of the family Bovidae based on complete mitochondrial genomes // Biochem. Syst. Ecol. 2013. V. 48. P. 136–143.

## A New Antelope *Tavridia gromovi* gen. et sp. nov. (Artiodactyla, Bovidae) from the Lower Pleistocene of the Taurida Cave in the Crimea

I. A. Vislobokova

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

A description of a new form of the small antelopes from the Lower Pleistocene of the Taurida cave in the Crimea is given. The new genus and species *Tavridia gromovi* was identified from a fragment of the skull roof with a horn core and the lower jaw. This small antelope differed from all known forms in the structural features of the horn cores and the dental system. According to the sum of characters, it is assigned to the tribe Antilopini (Eurasia and Africa, Middle Miocene to Recent). The discovery of *T. gromovi* in the Crimea testifies to the significant diversity of this group of antelopes in the middle of the Early Pleistocene.

**Keywords:** *Tavridia gromovi* gen. et sp. nov., Antilopini, Early Pleistocene, the Crimea, Taurida Cave