

УДК 569.4:551.793(729.1)

НОВЫЕ НАХОДКИ РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA, MAMMALIA) В ПЛЕЙСТОЦЕНОВОМ МЕСТОНАХОЖДЕНИИ ЭЛЬ-АБРОН (КУБА)

© 2023 г. В. В. Росина^а, *, А. В. Лопатин^а, **, А. К. Агаджанян^а, ***, С. Фиоль Гонсалес^б, ****

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

^бНациональный музей естественной истории Кубы, Гавана, Кайе Обиспо 61, Куба

*e-mail: ros@paleo.ru

**e-mail: alopai@paleo.ru

***e-mail: aagadj@paleo.ru

****e-mail: sory1090@gmail.com

Поступила в редакцию 15.08.2022 г.

После доработки 12.09.2022 г.

Принята к публикации 12.09.2022 г.

В результате изучения новых материалов по рукокрылым из слоя VII позднеплейстоценового карстового местонахождения Эль-Аброн (провинция Пинар-дель-Рио, Куба) определены остатки *Macrotus waterhousii* Gray, *Artibeus anthonyi* (Wołoszyn et Silva Taboada), *Brachyphylla nana* Miller, *Phyllonycteris poeyi* Gundlach, *Monophyllus redmani* Leach (Phyllostomidae), *Antrozous koopmani* Orr et Silva Taboada (Vespertilionidae), *Pteronotus parnellii* (Gray) (Mormoopidae) и *Rhizomops brasiliensis* (Geoffroy) (Molossidae). Присутствие исчезнувших в историческое время эндемичных для Кубы видов *Artibeus anthonyi* и *Antrozous koopmani* характерно для позднеплейстоценовых тафоценозов острова.

Ключевые слова: Chiroptera, Phyllostomidae, Vespertilionidae, Mormoopidae, Molossidae, поздний плейстоцен, Куба

DOI: 10.31857/S0031031X23010129, **EDN:** FKBODR

ВВЕДЕНИЕ

Рукокрылые — одна из самых успешных в эволюционном отношении групп млекопитающих с почти повсеместным распространением. Эти единственные активно летающие млекопитающие играют исключительно важную роль в биоценозах и экосистемах планеты. Особенно богаты и разнообразны ассоциации рукокрылых, обитающих в тропических регионах Палеарктики и Неарктики.

Позднеплейстоценовые и голоценовые позвоночные из местонахождений Кубы и других Антильских островов представляют особый интерес с позиций изучения эволюции биоразнообразия Южной и Центральной Америки, особенностей видообразования и феноменов вымираний в голоценовое время. Особенно актуальны исследования рукокрылых — одной из самых разнообразных групп млекопитающих, в составе которой много как эндемиков, так и видов с широким ареалом обитания в современности.

Предшествующие исследования показали, что развитие сообществ рукокрылых в четвертичный период было тесно связано с историей древних

людей. В частности, это установлено для палеолитических памятников Горного Алтая (Росина, 2005; Rossina, 2006). Разностороннее влияние антропогенного фактора на современные популяции рукокрылых также хорошо известно (Mancina et al., 2007). Изучение четвертичных фаун рукокрылых позволяет подойти к решению многих вопросов палеобиогеографии и палеоэкологии Кубы и всего Карибского региона.

В указанном отношении весьма перспективно позднеплейстоценовое местонахождение Эль-Аброн (22°40' с.ш., 83°28' з.д.) в провинции Пинар-дель-Рио на западе о. Куба. Отложения пещеры Эль-Аброн богаты остатками представителей четвертичной фауны позвоночных, накопление которых происходило в основном из погадок хищных птиц (Suárez, Díaz-Franco, 2003, 2011; Suárez, 2004). При этом тафоценоз включает в себя многочисленные остатки как самих хищных птиц, которые гнездились в пещере, так и их жертв — преимущественно, грызунов, насекомых, мелких птиц, рептилий и земноводных (Díaz-Franco, 2001; Suárez, Díaz-Franco, 2003, 2011; Suárez, 2004; Fiol González, 2015). Находки некоторых из них представляют особый интерес с

Таблица 1. Плейстоценовые рукокрылые из слоя VII местонахождения Эль-Аброн (n — число остатков) и их находки в других местонахождениях Кубы. Обозначения: * — вымерший или исчезающий вид; П — вид-пещерник, преимущественно населяющий убежища пещерного типа; Д — вид, преимущественно населяющий убежища древесного типа (см. Solari et al., 2019)

Рукокрылые	n (%)	Экология	Другие ископаемые находки на Кубе
Phyllostomidae	61 (89.7%)		
Macrotus waterhousii Gray, 1843	40 (58.8%)	П	Antony, 1919; Silva Taboada, 1974; Orihuela, 2012; Orihuela et al., 2020a
Artibeus anthonyi (Wołoszyn et Silva Taboada, 1977)*	9 (13.2%)	Д/П?	Orr, Silva Taboada, 1960; Balseiro et al., 2009; Orihuela et al., 2020a
Brachyphylla nana Miller, 1902	8 (11.8%)	П	Antony, 1919; Arredondo, 1970; Silva Taboada, 1974; Wołoszyn, Silva Taboada, 1977; Orihuela, 2012; Orihuela et al., 2020a
Phyllonycteris poeyi Gundlach, 1861	2 (2.95%)	П	Martin, 1972; Orihuela et al., 2020a, b
Monophyllus redmani Leach, 1821	2 (2.95%)	П	Silva Taboada, 1974; Orihuela et al., 2020a
Vespertilionidae	5 (7.4%)		
Antrozous koopmani Orr et Silva Taboada, 1960*	5 (7.4%)	Д/П?	Viera, 2004; Orihuela et al., 2020a
Mormoopidae	1 (1.45%)		
Pteronotus parnellii (Gray, 1843)	1 (1.45%)	П	Martin, 1972; Orihuela et al., 2020b
Molossidae	1 (1.45%)		
Rhizomops brasiliensis (Geoffroy, 1824)	1 (1.45%)	П	Martin, 1972; Orihuela et al., 2020b
Bcero	68 (100%)		

точки зрения изучения палеобиоразнообразия, палеобиогеографии, палеоэкологии и палеобиологии вымерших животных Кубы (Зеленков, Гонсалес, 2020; Syromyatnikova et al., 2020, 2021; Лопатин, 2021a, б).

Ископаемые остатки рукокрылых в местонахождении Эль-Аброн также очень многочисленны (Suárez, Díaz-Franco, 2003). Из этого местонахождения был описан один из вымерших видов американских листоносов — *Phyllops silvai* Suárez et Díaz-Franco, 2003.

В 2018–2019 гг. в ходе работ Совместной российско-кубинской палеонтологической экспедиции были проведены раскопки четвертичных отложений пещеры Эль-Аброн и собран новый костный материал, в т.ч. по рукокрылым (Зеленков и др., 2021). Особенно богатым оказался комплекс позвоночных из верхнеплейстоценового слоя VII, имеющего радиоуглеродную датировку 17406 ± 161 лет (калиброванный возраст 20050–21474 лет) (Suárez, Díaz-Franco, 2003, 2011). В настоящей работе представлены результаты изучения остатков рукокрылых из слоя VII местонахождения Эль-Аброн.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Геологическое, седиментологическое и биостратиграфическое описание местонахождения Эль-Аброн приведены в более ранних публика-

циях (Suárez, Díaz-Franco, 2003; Fiol González, 2015).

Всего было изучено 105 костных фрагментов рукокрылых, собранных из слоя VII. До видового уровня удалось определить 68 костных остатков, представленных черепами или их ростральными частями с зубами и без зубов, фрагментами верхнечелюстных и нижнечелюстных костей и изолированными зубами (табл. 1; рис. 1–3). В работе использована современная таксономическая номенклатура (Solari et al., 2019) и традиционная терминология зубных рядов (Miller, 1907).

Изученный материал хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН; колл. № 5807) в Москве. Фотографии изготовлены с использованием электронного стереоскопического микроскопа Di-Li D-67659 с камерой HDMI-AF 16:9 и цифрового зеркального фотоаппарата Nikon D800 с объективом AF-S Micro NIKKOR 60mm f/2.8G ED.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В тафоценозе слоя VII местонахождения Эль-Аброн установлено присутствие восьми видов рукокрылых (табл. 1), принадлежащих к четырем семействам: американских листоносов *Phyllostomidae* Gray, 1825 (подсемейства *Macrotinae* Van Den Bussche, 1992, *Glossophaginae* Bonaparte, 1845 и *Stenodermatinae* Gervais, 1856), гладконосов *Ves-*



Рис. 1. Рукокрылые из слоя VII местонахождения Эль-Аброн, Куба, верхний плейстоцен: *а–к* – *Artibeus anthonyi* (Wołoszyn et Silva Taboada, 1977): *а–в* – экз. ПИН, № 5807/1022, череп с обоими Р4: *а* – с вентральной стороны, *б* – с правой латеральной стороны, *в* – с дорсальной стороны; *г–е* – экз. ПИН, № 5807/1023, роstralная часть черепа с обоими Р4: *г* – с вентральной стороны, *д* – с правой латеральной стороны, *е* – с дорсальной стороны; *ж, з* – экз. ПИН, № 5807/1034, левая нижнечелюстная кость с р4: *ж* – с окклюзиальной стороны, *з* – с лабиальной стороны; *и, к* – экз. ПИН, № 5807/1036, неполная нижняя челюсть без зубов: *и* – с правой лабиальной стороны, *к* – с окклюзиальной стороны; *л, м* – *Antrozous koormani* Orr et Silva Taboada, 1960, экз. ПИН, № 5807/1026, неполная нижняя челюсть с обоими р4: *л* – с окклюзиальной стороны, *м* – с левой лабиальной стороны; *н–у* – *Brachyphylla nana* Miller, 1902: *н–п* – экз. ПИН, № 5807/1038, роstralная часть черепа без зубов: *н* – с вентральной стороны, *о* – с правой латеральной стороны, *п* – с дорсальной стороны; *р, с* – экз. ПИН, № 5807/1040, фрагмент нижней челюсти с правыми р4 и м3: *р* – с правой лабиальной стороны, *с* – с окклюзиальной стороны; *т, у* – экз. ПИН, № 5807/1042, неполная нижняя челюсть с обоими р4: *т* – с левой лабиальной стороны, *у* – с окклюзиальной стороны; *ф–э* – *Macrotus waterhousii* Gray, 1843: *ф–ц* – экз. ПИН, № 5807/1001, череп с поврежденной мозговой коробкой и обоими рядами Р2–М3: *ф* – с вентральной стороны, *х* – с правой латеральной стороны, *ц* – с дорсальной стороны; *ч, ш* – экз. ПИН, № 5807/1002, череп с поврежденной мозговой коробкой и обоими рядами Р4–М3: *ч* – с вентральной стороны, *ш* – с правой латеральной стороны; *щ, э* – экз. ПИН, № 5807/1009, правая нижнечелюстная кость с р3–м3: *щ* – с окклюзиальной стороны, *э* – с лабиальной стороны.

pertilionidae Gray, 1821, подбородколистных листоносых Mormoopidae de Saussure, 1860 и бульдоговых летучих мышей Molossidae Gervais, 1856.

Подсемейство Macrotinae семейства Phyllostomidae представлено видом *Macrotus waterhousii* Gray, 1843 (рис. 1, *ф–э*). Материалы по листоносу Уотерхауса включают в себя 40 образцов: черепные фрагменты разной сохранности, верхнечелюстные и нижнечелюстные остатки (табл. 1). Изученная плейстоценовая форма морфологически сходна с современными представителями ви-

да (Anderson, Nelson, 1965, рис. 3), которые являются типичными энтомофагами и демонстрируют характерное для этого типа питания строение зубной системы (рис. 2, *а–в*): удлиненную за счет крупных премоляров переднюю часть зубного ряда при значительной редукции третьих моляров. Диета современных кубинских популяций данного вида включает в себя крупных, зачастую нелетающих, насекомых Lepidoptera, Orthoptera и Odonata (см. ссылки в: Solari et al., 2019).

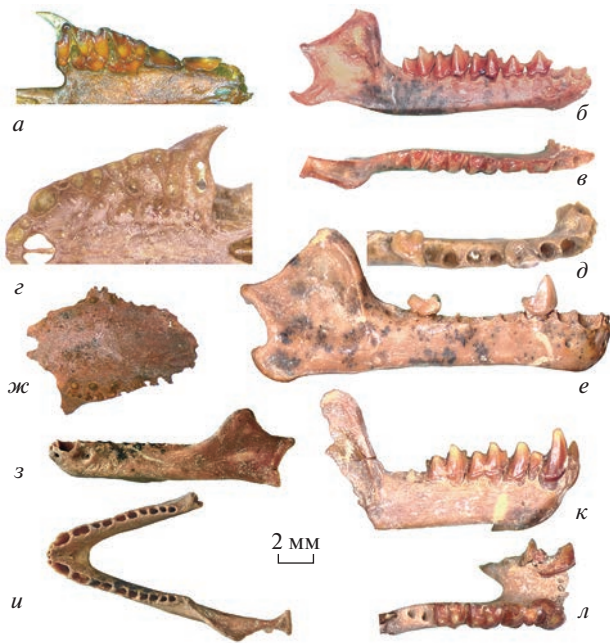


Рис. 2. Зубные ряды рукокрылых из слоя VII местонахождения Эль-Аброн, Куба, верхний плейстоцен: *a–в* — *Macrotylus waterhousii* Gray, 1843: *a* — экз. ПИН, № 5807/1001, правый верхний зубной ряд с окклюзиальной стороны; *б, в* — экз. ПИН, № 5807/1009, правая нижнечелюстная кость с $p3-m3$: *б* — с лабиальной стороны, *в* — с окклюзиальной стороны; *г–е* — *Brachyphylla nana* Miller, 1902: *г* — экз. ПИН, № 5807/1024, роstralная часть черепа с альвеолами зубов с окклюзиальной стороны; *д, е* — экз. ПИН, № 5807/1040, фрагмент нижней челюсти с правыми $p4$ и $m3$: *д* — с окклюзиальной стороны, *е* — с правой лабиальной стороны; *ж–и* — *Phyllonycteris roeyi* Gundlach, 1861: *ж* — экз. ПИН, № 5807/1052, фрагмент черепа без зубов с вентральной стороны; *з, и* — экз. ПИН, № 5807/229, неполная нижняя челюсть без зубов: *з* — с левой лабиальной стороны, *и* — с окклюзиальной стороны; *к, л* — *Antrozous koopmani* Orr et Silva Taboada, 1960, экз. ПИН, № 5807/1025, фрагмент нижней челюсти с правыми $c1-m2$ и левыми $c1-p4$: *к* — с правой лабиальной стороны; *л* — с окклюзиальной стороны.

Подсемейство Glossophaginae представлено в тафоценозе видами *Monophyllus redmani* Leach, 1821 (триба Glossophagini Bonaparte, 1845; рис. 3, *a–в*), *Brachyphylla nana* Miller, 1902 (рис. 1, *и–у*; 2, *г–е*) и *Phyllonycteris roeyi* Gundlach, 1861 (триба Brachyphyllini Gray, 1866; рис. 2, *ж–и*).

Со времен Г. Миллера (Miller, 1907) роды *Phyllonycteris* и *Erophylla* выделяют в самостоятельное подсемейство Phyllonycterinae (напр., Wetterer et al., 2000). Однако новейшие молекулярные и морфологические исследования свидетельствуют о близком филогенетическом родстве между *Brachyphylla*, *Phyllonycteris* и *Erophylla*, что позволяет объединять эти роды в трибу Brachyphyllini в

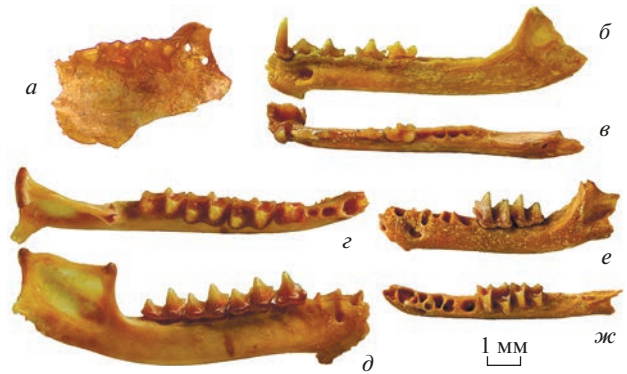


Рис. 3. Мелкие рукокрылые из слоя VII местонахождения Эль-Аброн, Куба, верхний плейстоцен: *a–в* — *Monophyllus redmani* Leach, 1821: *a* — экз. ПИН, № 5807/1051, фрагмент левой верхнечелюстной кости с $M1-M2$ с окклюзиальной стороны; *б, в* — экз. ПИН, № 5807/227, фрагмент нижней челюсти с левыми $c1-m1$ и неполной восходящей ветвью: *б* — с левой лабиальной стороны, *в* — с окклюзиальной стороны; *г, д* — *Pteronotus parnellii* (Gray, 1843), экз. ПИН, № 5807/242, правая нижнечелюстная кость с $p4-m3$: *г* — с окклюзиальной стороны, *д* — с лабиальной стороны; *е, ж* — *Rhizomops brasiliensis* (Geoffroy, 1824), экз. ПИН, № 5807/232, фрагмент левой нижнечелюстной кости с $m2-m3$ и неполной восходящей ветвью: *е* — с лабиальной стороны, *ж* — с окклюзиальной стороны.

составе подсемейства Glossophaginae (Davalos et al., 2014; Rojas et al., 2016; Solari et al., 2019).

Среди представителей подсемейства Glossophaginae самым многочисленным видом в изученном тафоценозе оказался американский листонос *Brachyphylla nana* (рис. 1, *ж–и*; 2, *г–е*), морфологически неотличимый от современных популяций (Swanepoel, Genoways, 1983, рис. 1). Верхние моляры этого вида утратили типичную W-образную форму стилирной полки за счет буккального смещения паракона и метакона, формирующих высокий буккальный гребень. Сильно расширенная лингвальная часть коронок верхних моляров формирует выраженный лингвальный гребень, образованный элементами, которые трудно гомологизировать с элементами коронок типично насекомоядных рукокрылых (Siles, Rios, 2019, рис. 2). Современный вид *Brachyphylla nana*, обитающий на Кубе, является всеядной формой, питающейся преимущественно нектаром и пыльцой, но его пища часто включает в себя фрукты и насекомых (см. ссылки в: Solari et al., 2019).

Костные остатки более мелких видов, *Phyllonycteris roeyi* (рис. 2, *ж–и*) и *Monophyllus redmani* (рис. 3, *a–в*), встречаются в тафоценозе значительно реже (табл. 1). Листонос Лича, *Monophyllus redmani*, представлен в материале фрагментом верхнечелюстной кости с $M1-M2$ (экз. ПИН, № 5807/1051, рис. 3, *a*) и нижнечелюстным фрагментом с $c1-m1$ и неполной восходящей ветвью

(экз. ПИН, № 5807/227; рис. 3, б, в), по строению идентичными соответствующим скелетным элементам современных представителей вида (Freeman, 1998, рис. 9.5). Эта мелкая форма филлостомид питается нектаром и имеет очень мелкие зубы.

Остатки кубинского цветочного листоноса *Phyllonycteris roeyi* представлены фрагментом верхнечелюстной кости без зубов (экз. ПИН, № 5807/1052; рис. 2, ж) и лишенной зубов нижней челюстью (экз. ПИН, № 5807/229; рис. 2, з, и). Нижняя челюсть *Phyllonycteris roeyi* отличается от очень сходного вида *Erophylla sezekorni* Gundlach, 1861 наличием альвеол двух корней нижнего малого премоляра (p2), которые по длине практически равны альвеолам корней p4 (рис. 2, и). Расположение сохранившихся альвеол корней премоляров и моляров верхнечелюстного фрагмента (экз. ПИН, № 5807/1052; рис. 2, ж) свидетельствует о свободном (без соприкосновения с соседними зубами) расположении коронок верхних премоляров, как у *Phyllonycteris roeyi* (Mancina, 2010, рис. 2). У *E. sezekorni* верхний малый премоляр хоть и близок по размеру к таковому *P. roeyi*, но заметно сильнее зажат между коронками клыка и большого премоляра, что соответствует расположению нижних премоляров этого же вида (Baker et al., 1978, рис. 2). Известно, что *P. roeyi* питается нектаром и пыльцой, но также, в существенной степени, фруктами и личинками насекомых в них (см. ссылки в: Solari et al., 2019). Наблюдаемое удлинение челюстей и наличие промежутков между зубами у *Phyllonycteris*, по видимому, связаны с большей специализацией данного вида к питанию нектаром, требующему соответствующего удлинения языка и вмещающего его пространства ротовой полости (Freeman, 1995).

Подсемейство *Stenodermatinae* представлено нередко встречающимся в тафоценозе *Artibeus anthonyi* (Wołoszyn et Silva Taboada, 1977) — одним из самых крупных вымерших рукокрылых Кубы (табл. 1). Морфологически форма из пещеры Эль-Аброн (рис. 1, а—к) соответствует типовой выборке вида (Wołoszyn, Silva Taboada, 1977; Balseiro et al., 2009) и находкам из других местонахождений Кубы (Orihuela et al., 2020c, рис. 10.1). Это типичная фруктоядная форма, на ее верхних молярах утрачена W-образная форма стилирной полки и за счет буккального смещения паракона и метакона сформирован высокий буккальный гребень (Freeman, 1998, рис. 9.5). Лингвальная часть коронок верхних моляров сильно расширена и формирует выраженный лингвальный гребень. Современные представители рода *Artibeus*, обитающие на Кубе, питаются различными фруктами, но предпочитают плоды фиговых деревьев (см. ссылки в: Solari et al., 2019).

Материалы по *Vespertilionidae* представлены немногочисленными остатками эндемичного для Кубы вида *Antrozous koopmani* Orr et Silva Taboada, 1960. Морфологически ископаемая форма (рис. 1, л, м; 2, к, л) идентична более поздним материалам по гладконосу Купмана и близка современному широко распространенному американскому виду *Antrozous pallidus* (Le Conte, 1856), от которого тем не менее отличается формой черепа и нижней челюсти (Orihuela et al., 2020a, рис. 2). Зубная система *A. koopmani* несет многие характерные признаки представителей *Vespertilionidae*, такие как W-образная форма буккальной части верхних моляров без выраженных дополнительных бугорков и конулей, а также миотодонтия нижних моляров. Массивные зубы при упрощении структуры их коронок, редуцированные малые премоляры и третьи моляры характерны для рукокрылых, питающихся сравнительно крупными жертвами. Рацион современных видов рода *Antrozous* включает разнообразных крупных членистоногих, в т.ч. скорпионов, и даже мелких позвоночных (мелкие виды грызунов, ящериц и рукокрылых; Solari et al., 2019).

В местонахождении Эль-Аброн найдены единичные остатки представителей *Mormoopidae* и *Molossidae* (табл. 1).

Семейство *Mormoopidae* представлено видом *Pteronotus parnellii* (Gray, 1843), которому принадлежит фрагмент нижнечелюстной кости с p4—m3 и восходящей ветвью с поврежденным угловым отростком (экз. ПИН, № 5807/242; рис. 3, г, д). Это типичные насекомоядные рукокрылые, верхние моляры которых имеют W-образную форму, хорошо развитые метаконуль, паралоф и металоф (Clare et al., 2013, рис. 1). Нижний зубной ряд характеризуется удлиненным рядом премоляров и нередуцированными третьими молярами (рис. 3, г, д). Пищевой рацион современных *Pteronotus parnellii* состоит преимущественно из мелких и крупных *Lepidoptera*, *Diptera* и *Coleoptera*, а также тараканов и термитов (см. ссылки в: Solari et al., 2019).

Самым мелким видом рукокрылых в тафоценозе пещеры Эль-Аброн оказался представитель бульдоговых летучих мышей — *Rhizomops brasiliensis* (Geoffroy, 1824), от которого обнаружен фрагмент нижнечелюстной кости с m2—m3, альвеолами i1, i2, c1, p3, p4, m1 и поврежденной восходящей ветвью (экз. ПИН, № 5807/232; рис. 3, е, ж). На основании особенностей морфологии (в частности, зубной системы) вид *Tadarida brasiliensis* Geoffroy, 1824 был выделен в отдельный род *Rhizomops* (Legendre, 1984; Hand, 1990). В Европе известны ископаемые формы молоссид, отнесенные к этому роду (Legendre, 1985). По всем морфологическим признакам, включая форму горизонтальной ветви нижней челюсти и морфо-

логию зубного ряда, ископаемый образец из местонахождения Эль-Аброн наиболее близок к современному *R. brasiliensis*, в т.ч. и к некоторым ископаемым находкам этого вида (Hadler et al., 2010, рис. 2, I). В общем случае для *R. brasiliensis* характерно наличие трех нижних резцов (на этом настаивает ряд авторов, в том числе и Silva Taboada, 1979), однако известны популяции и с двумя нижними резцами (Legendre, 1984; Taylor et al., 2019). От *Eumops nanus* (Miller, 1900) ископаемый образец из пещеры Эль-Аброн отличается более удлиненной формой передней части нижней челюсти и менее редуцированными малыми премолярами (суммарная длина альвеол р2 у ископаемого образца лишь несколько уступает таковой альвеол корней р4; рис. 3, е, ж). От *Nyctinomops laticaudatus* Geoffroy, 1805 *R. brasiliensis* из местонахождения Эль-Аброн отличается диагональным расположением корней р4 (рис. 3, е, ж). В целом зубная система *R. brasiliensis* характерна для рукокрылых насекомоядного типа. При этом преимущественно в их рацион входят мелкие *Lepidoptera* и *Diptera*, но также жуки и муравьи (см. ссылки в: Solari et al., 2019).

ОБСУЖДЕНИЕ

Современная фауна рукокрылых Кубы — тропического типа, характеризуется большим таксономическим разнообразием, высокой популяционной численностью отдельных видов и широким спектром трофических специализаций. Куба считается центром разнообразия рукокрылых Карибского архипелага, в современности насчитывается 27 видов, принадлежащих семействам *Vespertilionidae*, *Natalidae*, *Phyllostomidae*, *Molossidae*, *Noctilionidae* и *Mormoopidae* (Mancina et al., 2017: прил. 21.1). Это составляет более 45% всех видов рукокрылых, населяющих острова Карибского бассейна (Silva Taboada, 1979; Mancina et al., 2007, 2017; Orihuela et al., 2020a, b).

Богатство фауны рукокрылых Кубы связано не только с размерами острова, но и, по-видимому, с геологическими особенностями территории, на которой очень широко распространены карстовые породы, что обеспечивает высокое разнообразие соответствующих биотопов и убежищ, в частности, наличие множества пещер. Действительно, более половины видов рукокрылых Кубы (61% видового разнообразия) используют карстовые полости в различные периоды жизни, а десять видов являются облигатными видами-пещерниками (Silva Taboada, 1979; Orihuela et al., 2020a, b). Семь современных видов рукокрылых — эндемики острова (см. Orihuela et al., 2020a, b).

В конце четвертичного периода фауна рукокрылых Кубы включала в себя еще как минимум шесть видов, вымерших в различные периоды на протяжении позднего плейстоцена и голоцена:

Artibeus anthonyi (Wołoszyn et Silva Taboada), *Phyllops vetus* Anthony, *P. silvai* Suárez et Díaz-Franco, *Mormoops magna* Silva Taboada, *Pteronotus pristinus* Silva Taboada и *Cubanyceris silvai* Mancina et Garcia-Rivera. Остатки этих ископаемых видов найдены в многочисленных позднечетвертичных местонахождениях Кубы (Silva Taboada, 1974; Wołoszyn, Silva Taboada, 1977; Suárez, Díaz-Franco, 2003; Mancina, Garcia-Rivera, 2005; Orihuela et al., 2020a, b; см. табл. 1).

В послеколумбовый период из фауны Кубы исчезли подбородколист Петерса *Mormoops megalophylla* Peters, 1864 и обыкновенный вампир *Desmodus rotundus* Geoffroy, 1810, в современности широко распространенные в Центральной и Южной Америке (Orihuela et al., 2020a, b). К вымершим видам, по-видимому, можно причислить и *Antrozous koopmani* — чрезвычайно редкий вид *Vespertilionidae*, последняя находка которого на Кубе датирована началом XX в. (Silva Taboada, 1979; Orihuela et al., 2020b).

Анализ новых ископаемых материалов из местонахождения Эль-Аброн выявил значительное таксономическое разнообразие рукокрылых (табл. 1), несмотря на сравнительно небольшой объем изученной выборки.

Самыми многочисленными оказались находки *Macrotytus waterhousii* — мелкой насекомоядной формы американских листоносов, населяющих преимущественно пещеры и пещерные полости. В настоящее время этот вид представлен шестью подвидами, широко распространенными на территории Мексики и островов Карибского архипелага. Современные виды живут колониями до 500 особей (Solari et al., 2019). В ископаемом состоянии вид хорошо известен из плейстоценовых и голоценовых пещерных отложений Кубы (табл. 1).

Растительные формы американских листоносов — *Artibeus anthonyi* и *Brachyphylla nana* — представлены в тафоценозе почти одинаковым числом остатков. Современный вид *B. nana* — эндемик Больших Антильских о-вов, широко распространен на Кубе, причем многочисленные колонии этого вида селятся исключительно в пещерах (Solari et al., 2019). Самый крупный вид из тафоценоза пещеры Эль-Аброн — *Artibeus anthonyi* — является эндемичным элементом ископаемой фауны Кубы. Остатки этого вымершего вида широко встречаются в позднечетвертичных карстовых местонахождениях Кубы (табл. 1), нередко совместно с костными остатками современного вида *Artibeus jamaicensis* Leach, 1821 (Orihuela et al., 2020a). Видовое разнообразие рода *Artibeus* довольно высоко и требует таксономической ревизии. Обитающий ныне на Кубе *A. jamaicensis* населяет разнообразные убежища, в том числе и пещеры, где может образовывать скопления бо-

лее чем в 500 особей (Solari et al., 2019). Поздне-четвертичная история взаимоотношений *A. anthonyi* и *A. jamaicensis* — родственных таксонов, по-видимому, сходных по экологии и населяющих одни и те же территории, представляется очень перспективной темой палеоэкологических исследований.

Остатки еще двух представителей Phyllostomidae — *Phyllonycteris roeyi* и *Monophyllus redmani* — сравнительно редки в тафоценозе пещеры Эль-Аброн (табл. 1). В современности оба вида довольно широко распространены на территории Кубы. Распространение в современной фауне Кубы колоний вида *P. roeyi* тесно связано с распределением на территории так называемых “горячих пещер”, которые данный вид населяет. Этот эндемичный для Кубы вид обычно селится во внутренних частях слепых пещерных галерей, которые имеют геоморфологические особенности (такие как узкий и единственный вход), определяющие очень низкий уровень вентиляции. Внутри этих галерей *P. roeyi* образует многотысячные колонии, покрывая весь потолок и стены полости (Silva Taboada, 1979). Метаболическое тепло, производимое телами многочисленных зверьков, создает повышенную температуру (28–40°C) и влажность (>90%) в таких “горячих пещерах” (Mancina, 2010).

Листонос Лича *Monophyllus redmani* — обычный на Кубе вид, широко распространенный на Антильских и Багамских о-вах. Он населяет пещеры различного типа, в которых образует колонии до 500 тыс. особей. Единичные находки в тафоценозе пещеры Эль-Аброн едва ли отражают реальную долю данного вида в плейстоценовом сообществе; скорее всего, их немногочисленность связана с мелкими размерами и хрупкостью костей и зубов, фрагменты которых могли быть пропущены при сборах. На Кубе *M. redmani* часто встречается в ископаемом и полуископаемом состоянии, в том числе в погасочном материале (Orihuela et al., 2020a).

Остатки гладконоса Купмана *Antrozous koopmani* нередки в анализируемом тафоценозе (табл. 1). Примечательно, что этот вид обнаруживают почти исключительно в ископаемом и субфосильном состоянии, причем самые молодые полуископаемые находки этого вида имеют позднеголоценовый возраст (Orihuela et al., 2020a, b). Единственная современная находка *A. koopmani* была датирована началом XX в. (две самки на территории западной Кубы; Silva Taboada, 1976). В некоторых систематических работах *A. koopmani* рассматривается в качестве подвиды бледного гладконоса *A. pallidus* (Le Conte, 1856), широко распространенного на Кубе, в Мексике и западной части Южной Америки (Solari et al., 2019). Крупный современный вид *A. pallidus* питается в

основном крупными членистоногими, но охотится и на мелких позвоночных, включая других рукокрылых. Он населяет самые разнообразные убежища, в т.ч. пещеры, где формирует небольшие колонии, как правило, до 100 особей (Solari et al., 2019; Orihuela et al., 2020a).

Все виды, установленные нами в тафоценозе слоя VII, были ранее определены из местонахождения Эль-Аброн (без морфологической характеристики и изображения остатков; Suárez, Díaz-Franco, 2003; Fiol González, 2015). Отсутствие в выборке ископаемых видов *Phyllops vetus* и *P. silvai*, а также сохранившихся до современности *Erophylla sezekorni* и *Eptesicus fuscus* (Palisot de Beauvois, 1796), вероятнее всего, связано с ограниченным объемом проанализированного материала. Все идентифицированные из слоя VII рецентные виды рукокрылых, в т.ч. представленные единичными находками *Pteronotus parnellii* и *Rhizomops brasiliensis*, и ныне широко распространены на территории провинции Пинар-дель-Рио, включая окрестности пещеры Эль-Аброн (Silva Taboada, 1979; Fiol González, 2015, рис. 7).

Обнаружение в тафоценозе остатков вымершего вида *Artibeus anthonyi* и вероятно вымершего *Antrozous koopmani* свидетельствует в пользу плейстоценового возраста фауны, подтвержденного данными радиоуглеродного анализа (Suárez, Díaz-Franco, 2003, 2011).

Кости рукокрылых в плейстоценовых отложениях местонахождения Эль-Аброн многочисленны и, вероятно, могли поступать в тафоценоз как из погадок хищных птиц, так и в результате естественной гибели зверьков из состава населявших пещеру колоний. Однако преобладание в тафоценозе остатков рукокрылых крупного размерного класса, которые зачастую становятся жертвами пернатых хищников, скорее свидетельствует о погасочном генезисе ископаемого материала. Данное тафономическое наблюдение согласуется с предположениями, полученными в ходе анализа остатков других мелких млекопитающих из тафоценоза местонахождения Эль-Аброн (Suárez, Díaz-Franco, 2003, 2011; Suárez, 2004).

Позднечетвертичная динамика фаун рукокрылых Кубы, как и феномены их голоценовых вымираний, связаны с уникальным сочетанием воздействия естественных факторов, таких как ураганы, цунами и изменения климата, и очевидным антропогенным влиянием, тоже влекущим существенное изменение ландшафтов и биотопов, а также исчезновение отдельных популяций и видов (Mancina et al., 2007). Всестороннее изучение данных событий прошлого может обеспечить рациональное природопользование в настоящем и будущем. Богатые позднечетвертичные материалы по позвоночным, в т.ч. рукокрылым, из кар-

стового местонахождения Эль-Аброн — надежная и перспективная основа для таких исследований.

* * *

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) и Министерства науки, технологий и окружающей среды Республики Куба (СITMA) в рамках проекта РФФИ и SITMA № 18-54-34004 (“Позднечетвертичные позвоночные Кубы: реликтовые фауны на пороге голоценового вымирания”). Ископаемые материалы собраны в ходе работы Совместной российско-кубинской палеонтологической экспедиции, созданной на основании соглашения между ПИН и Национальным музеем естественной истории Кубы (НМЕИ). Мы благодарим всех кубинских исследователей, принявших участие в работе экспедиции — Э. Перес Лоренсо, Х.М. Пахона Морехона (НМЕИ), Р. Рохаса-Консуэгра (Центр исследований нефти Кубы) и их коллег, и выражаем особую благодарность Н.В. Зеленкову (ПИН) за участие в сборе материалов и организационную помощь. Также мы признательны С.В. Багирову (ПИН) за помощь в фотографировании части материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зеленков Н.В., Гонсалес С.Ф. Первый ископаемый тоди (Aves: Todidae) на Кубе // Палеонтол. журн. 2020. № 4. С. 93–98.
- Зеленков Н.В., Лопатин А.В., Перес Лоренсо Э. и др. Первые успехи Совместной российско-кубинской палеонтологической экспедиции // Вестн. РФФИ. 2021. № 3. С. 19–24.
- Лопатин А.В. Смена зубов у Nesophontidae (Lipotyphla, Mammalia) из плейстоцена Кубы // Докл. РАН. Науки о жизни. 2021a. Т. 497. С. 118–124.
- Лопатин А.В. Аномалии зубной системы у Nesophontidae (Lipotyphla, Mammalia) из плейстоцена Кубы // Докл. РАН. Науки о жизни. 2021b. Т. 497. С. 125–130.
- Росина В.В. Влияние антропогенного фактора на сообщество рукокрылых в плейстоцене Алтая // Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий. Матер. междунар. конф. (Ростов-на-Дону, Азов, 18–20 мая 2005 г.). Ростов-на-Дону: Изд-во ООО “ЦВВР”, 2005. С. 78–80.
- Anderson S., Nelson G.E. A systematic revision of *Macrotus* (Chiroptera) // Amer. Museum Novit. 1965. № 2212. P. 1–39.
- Anthony H.E. Mammals collected in eastern Cuba in 1917: with descriptions of two new species // Bull. Amer. Museum Natur. Hist. 1919. V. 41. Art. 20. P. 625–643.
- Arredondo O. Dos nuevas especies subfósiles de mamíferos (Insectivora: Nesophontidae) del Holoceno precolombino de Cuba // Mem. Soc. Cien. Natur. La Salle. 1970. V. 30. P. 122–152.
- Baker R.J., August P.V., Steuter A.A. *Erophylla sezekorni* // Mammal. Species. 1978. № 115. P. 1–5.
- Balseiro F., Mancina C.A., Guerrero J.A. Taxonomic status of *Artibeus anthonyi* (Chiroptera: Phyllostomidae), a fossil bat from Cuba // J. Mammal. 2009. V. 90. № 6. P. 1487–1494.
- Clare E.L., Adams A.M., Maya-Simões A.Z. et al. Diversification and reproductive isolation: cryptic species in the only New World high-duty cycle bat, *Pteronotus parnellii* // BMC Evol. Biol. 2013. V. 13. Art. 26. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-26>
- Dávalos L.M., Velazco P.M., Warsi O.M. et al. Integrating incomplete fossils by isolating conflicting signal in saturated and non-independent morphological characters // Syst. Biol. 2014. V. 63. № 4. P. 582–600.
- Díaz-Franco S. Estructura dental interna y modificación del diseño oclusal inferior en *Boromys offella* (Rodentia: Echimyidae) // Rev. Biol. 2001. V. 15. № 2. P. 152–157.
- Fiol González S. La fauna mamíferos fósiles fel depósito paleontológico “El Abrón” (nivel IX), Pinar del Río, Cuba. Unpubl. Thes. Havana: Univ. La Habana, 2015. 69 p.
- Freeman P.W. Nectarivorous feeding mechanisms in bats // Biol. J. Linn. Soc. 1995. V. 56. P. 439–463.
- Freeman P.W. Form, function, and evolution in skulls and teeth of bats // Bat biology and conservation / Eds T.H. Kunz, P.A. Racey. Washington, DC: Smithsonian. Inst. Press, 1998. P. 140–156.
- Hadler P., Ferigolo J., Ribeiro A.M. Chiroptera (Mammalia) from the Holocene of Rio Grande do Sul state, Brazil // Acta Chiropterologica. 2010. V. 12. № 1. P. 19–27.
- Hand S.J. First Tertiary molossid (Microchiroptera: Molossidae) from Australia: its phylogenetic and biogeographic implications // Mem. Queensland Museum. 1990. V. 28. № 1. P. 175–192.
- Legendre S. Etude odontologique des représentants actuels du groupe Tadarida (Chiroptera, Molossidae). Implications phylogéniques, systématiques et zoogéographiques // Rev. Suisse. Zool. 1984. V. 91. № 2. P. 399–442.
- Legendre S. Molossidés (Mammalia, Chiroptera) cénozoïques de l’Ancien et du Nouveau Monde; statut systématique; intégration phylogénique des données // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 1985. V. 170. № 2. P. 205–227.
- Mancina C.A. *Phyllonycteris poeyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) // Mammal. Species. 2010. V. 42. № 852. P. 41–48.
- Mancina C.A., Garcia-Rivera L. New genus and species of fossil bat (Chiroptera: Phyllostomidae) from Cuba // Carib. J. Sci. 2005. V. 41. № 1. P. 22–27.
- Mancina C., Echenique-Díaz L.M., Tejedor A. et al. Endemics under threat: an assessment of the conservation status of Cuban bats // Hystrix. 2007. V. 18. № 1. P. 3–15.
- Mancina C.A., Berovides Álvarez V., Díaz Perdomo H.M. et al. Mamíferos terrestres // Diversidad biológica de Cuba: métodos de inventario, monitoreo y colecciones biológicas / Eds C.A. Mancina, D.D. Cruz. La Habana: Editorial AMA, 2017. P. 448–479.
- Martin R.A. Synopsis of Late Pliocene and Pleistocene bats of North America and the Antilles // Amer. Midland Natur. 1972. V. 87. № 2. P. 326–335.
- Miller G.S. The families and genera of bats // Bull. U. S. Nat. Museum. 1907. V. 17. P. 1–282.
- Orihuela J. Late Holocene fauna from a cave deposit in Western Cuba: post-Columbian occurrence of the vampire bat *Desmodus rotundus* (Phyllostomidae: Desmodontinae) // Carib. J. Sci. 2012. V. 46. № 2–3. P. 297–312.
- Orihuela J., Pérez Orozco L., Álvarez Licourt J.L. et al. Late Holocene land vertebrate fauna from Cueva de los Nesofontes, Western Cuba: stratigraphy, chronology, diversity, and paleoecology // Palaeontol. Electron. 2020c. V. 23(3):

a57.

<https://doi.org/10.26879/995>

Orihuela J., Viñola L.W., Jiménez Vázquez O. et al. Assessing the role of humans on Greater Antillean land vertebrate extinctions: new insights from Cuba // Quart. Sci. Rev. 2020b. V. 249. Art. 106597.

<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106597>

Orihuela J., Viñola L.W., Viera R.A. New bat locality records from Cuba with emphasis on the Province of Matanzas // Novit. Caribaea. 2020a. V. 14. P. 96–116.

Orr R.T., Silva Taboada G. A new species of bat of the genus *Antrozous* from Cuba // Proc. Biol. Soc. Washington. 1960. V. 73. P. 83–86.

Rojas D., Warsi O.M., Dávalos L.M. Bats (Chiroptera: Nocilionoidea) challenge a recent origin of extant Neotropical diversity // Syst. Biol. 2016. V. 65. № 3. P. 432–448.

Rossina V.V. Bats as an indicator of human activity in the paleolithic using the example of Denisova cave, Northwestern Altai // Paleontol. J. 2006. V. 40. Suppl. 4. P. S494–S500.

Siles L., Rios R.S. Family Phyllostomidae Gray 1825 (Chiroptera): summary 2000 to 2018 // Spec. Publ. Museum Texas Tech. Univ. 2019. № 71. P. 131–147.

Silva Taboada G. Fossil Chiroptera from cave deposits in central Cuba, with a description of two new species (genera *Pteronotus* and *Mormoops*) and the first West Indian record of *Mormoops megalophylla* // Acta Zool. Cracov. 1974. V. 19. № 3. P. 33–74.

Silva Taboada G. Historia y actualización taxonómica de algunas especies antillanas de murciélagos de los géneros *Pteronotus*, *Brachyphylla*, *Lasiurus*, y *Antrozous* (Mammalia: Chiroptera) // Poeyana. 1976. V. 153. P. 1–24.

Silva Taboada G. Los murciélagos de Cuba. La Habana: Editorial Acad., 1979. 423 p.

Solari S., Medellín R.A., Rogríquez-Herrera B. et al. Family Phyllostomidae (New World leaf-nosed bats) // Handbook of the Mammals of the World. V. 9. Bats / Eds D.E. Wilson, R.A. Mittermeier. Barcelona: Lynx Edicions, 2019. P. 598–672.

Suárez W. The enigmatic snipe *Capella* sp. (Aves: Scolopacidae) in the fossil record of Cuba // Carib. J. Sci. 2004. V. 40. № 1. P. 155–157.

Suárez W., Díaz-Franco S. A new fossil bat (Chiroptera: Phyllostomidae) from a Quaternary cave in Cuba // Carib. J. Sci. 2003. V. 39. № 3. P. 371–377.

Suárez W., Díaz-Franco S. Estudio paleontológico del depósito fosilífero El Abrón, Pinar del Río (Sinopsis de las aves fósiles de Cueva El Abrón, Pinar del Río, Cuba) // Biodiversidad Paleontológica del Archipiélago Cubano: Bases Cartográficas y Conservacionistas. Informe final del proyecto 022 AMA-CITMA; 074 MNHN. Havana: Museo Nacion. Historia Natur. Cubana, 2011. P. 13.

Swanepoel P., Genoways H.H. *Brachyphylla nana* // Mammal. Species. 1983. № 206. P. 1–3.

Syromyatnikova E., Aranda E., Fiol González S. The first fossil record of *Cadea* (Amphisbaenia, Cadeidae) and other amphisbaenian remains from the Upper Pleistocene of Cuba // J. Vertebr. Paleontol. 2020. V. 39. e1729167. <https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1729167>

Syromyatnikova E., Aranda E., Fiol González S. First insight into the diversity of snakes in the Pleistocene of Cuba // Acta Palaeontol. Pol. 2021. V. 66. № 2. P. 395–407. <https://doi.org/10.4202/app.00766.2020>

Taylor P., Lim B., Pennay M. et al. Family Molossidae (free-tailed bats) // Handbook of the Mammals of the World. V. 9. Bats / Eds D.E. Wilson, R.A. Mittermeier. Barcelona: Lynx Edicions, 2019. P. 598–672.

Viera R.A. Aportes a la quiropteroфаuna nacional // Rev. Espeleol. Arqueol. 2004. V. 5. № 1. P. 21–23.

Wetterer A.L., Rockman M.V., Simmons N.B. Phylogeny of phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites // Bull. Amer. Museum Natur. Hist. 2000. V. 248. P. 1–200.

Wołoszyn B.W., Silva Taboada G. Nueva especie fósil de *Artibeus* (Mammalia: Chiroptera) de Cuba, y tipificación preliminar de los depósitos fosilíferos cubanos contentivos de mamíferos terrestres // Poeyana. 1977. V. 161. P. 1–17.

New Records of Bats (Chiroptera, Mammalia) from the Pleistocene El Abrón Locality (Cuba)

V. V. Rosina¹, A. V. Lopatin¹, A. K. Agadjanian¹, S. Fiol González²

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

²National Museum of Natural History of Cuba, Havana, Calle Obispo 61, Cuba

A study of new materials on bats from layer VII of the Late Pleistocene karst El Abrón locality (Pinar del Río Province, Cuba) has identified remains of *Macrotus waterhousii* Gray, *Artibeus anthonyi* (Wołoszyn et Silva Taboada), *Brachyphylla nana* Miller, *Phyllonycteris poeyi* Gundlach, *Monophyllus redmani* Leach (Phyllostomidae), *Antrozous koopmani* Orr et Silva Taboada (Vespertilionidae), *Pteronotus parnellii* (Gray) (Mormoopidae), and *Rhizomops brasiliensis* (Geoffroy) (Molossidae). The presence of the historically extinct species *Artibeus anthonyi* and *Antrozous koopmani*, endemic to Cuba, is typical for the Late Pleistocene taphocenoses of the island.

Keywords: Chiroptera, Phyllostomidae, Vespertilionidae, Mormoopidae, Molossidae, Late Pleistocene, Cuba