

УДК 569.41:551.793(597)

КРЫЛАНЫ (PTEROPODIDAE, CHIROPTERA) ИЗ ПЛЕЙСТОЦЕНА ВЬЕТНАМА

© 2024 г. Академик РАН А. В. Лопатин¹, *

Поступило 17.04.2024 г.

После доработки 24.04.2024 г.

Принято к публикации 24.04.2024 г.

Из среднеплейстоценового пещерного местонахождения Там-Хай в северном Вьетнаме (провинция Лангшон) описаны изолированные зубы малайского короткомордого крылана *Cynopterus brachyotis* (Müller, 1838), летучей собаки Лешенолта *Rousettus leschenaultii* (Desmarest, 1820) и пещерного крылана *Eonycteris spelaea* (Dobson, 1871). Это первые ископаемые находки крыланов во Вьетнаме. Среднеплейстоценовая ассоциация Pteropodidae из местонахождения Там-Хай может в основном отражать состав видов, селившихся в местных пещерах.

Ключевые слова: *Cynopterus brachyotis*, *Rousettus leschenaultii*, *Eonycteris spelaea*, крылановые, Pteropodidae, Chiroptera, средний плейстоцен, Вьетнам, Лангшон

DOI: 10.31857/S2686738924040015

Фруктоядные и нектароядные рукокрылые семейства крылановых (Pteropodidae) весьма многочисленны и разнообразны в тропических областях Азии и Африки, а также в Австралии и на многих островах Индийского и Тихого океанов. Семейство включает около 200 современных видов, группируемых в 45 родов, 14 триб и восемь подсемейств [1, 2].

Палеонтологическая летопись группы крайне скудна и отрывочна, особенно для палеогена и неогена [1, 3–6]. Из современных родов в ископаемом состоянии известны только шесть (исключая голоцен): *Eidolon*, *Micropteropus* и *Rousettus* с плиоцена, а *Cynopterus*, *Eonycteris* и *Pteropus* — с плейстоцена [3, 5, 6]. В связи с этим значительного внимания заслуживают остатки крылановых из среднеплейстоценового пещерного местонахождения Там-Хай (северный Вьетнам, провинция Лангшон, уезд Биньзя), собранные экспедиционным отрядом Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) в 2021 и 2023 гг.

Пещера Там-Хай (Thảm Hai, Tham Hai) входит в пещерный комплекс Там-Кхюиен (Thảm Khuỷen), датированный средним плейстоценом (Там-Хай — 300–200 тыс. лет, 250 тыс. лет; Там-Кхюиен — 475 ± 125 тыс. лет) [7, 8]. В сборах из местонахождения Там-Хай обильно представлены

остатки мелких млекопитающих, включая насекомоядных, рукокрылых и грызунов [9].

В настоящее время во Вьетнаме обитает 13 видов крылановых, однако в северной части страны встречаются только девять: *Cynopterus brachyotis* (Müller, 1838), *C. sphinx* (Vahl, 1797), *Sphaerias blanfordi* (Thomas, 1891), *Rousettus amplexicaudatus* (Geoffroy, 1810), *R. leschenaultii* (Desmarest, 1820), *Megaerops niphanae* Yenbutra et Felten, 1983, *Eonycteris spelaea* (Dobson, 1871), *Macroglossus minimus* (Geoffroy, 1810) и *M. sobrinus* Andersen, 1911 [1, 10, 11]. В среднеплейстоценовом местонахождении Там-Хай обнаружены охарактеризованные ниже изолированные зубы малайского короткомордого крылана *C. brachyotis*, летучей собаки Лешенолта *R. leschenaultii* и пещерного крылана *E. spelaea*, а также остатки плохой сохранности, определенные как Pteropodidae indet.

Описанный материал хранится в коллекции ПИН, Москва. Для сравнительного изучения использовались черепа современных крылановых из коллекции Зоологического музея Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (ЗММУ). Изображения подготовлены с помощью сканирующего электронного микроскопа Tescan Vega 3 XMU в ПИН.

Номенклатура и терминология строения зубов Pteropodidae даны по [12], с изменениями (рис. 1). В связи с особенностями пищи (преимущественно мягкие фрукты, пыльца и нектар цветов) щечные зубы крылановых существенно модифицированы

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

*e-mail: alop@paleo.ru

по сравнению с зубами других рукокрылых. Упрощение структуры жевательной поверхности привело к образованию внешне похожих друг на друга уплощенных зубов с продольной срединной впадиной, обрамленной краевыми гребнями и (или) бугорками (лабиальный всегда выше лингвального, особенно в передней части) [13].

Видовую синонимику см. [13], подвидовой состав см. [1].

Отряд Chiroptera Blumenbach, 1779
Семейство Pteropodidae Gray, 1821
Подсемейство Synopterinae Gray, 1866
Триба Synopterini Gray, 1866
Род *Synopterus* Cuvier, 1824
Synopterus brachyotis (Müller, 1838)

Pachysoma brachyotis: [14], с. 146.

Синтипы — Нидерландский центр биоразнообразия «Натуралис» (ранее Национальный музей естественной истории), Лейден; четыре монтированных экземпляра, Cat. Syst. a–d (два взрослых самца, одна взрослая самка, одна молодая особь) и шесть черепов, Cat. Ost. b–g [13]; Индонезия, юг Центрального Калимантана (Dewej River; = Dewei, Dewai); современные.

Описание (рис. 2). В материале представлены щечные зубы P^3 , P^4 , P_1 , P_3 и M_2 (зубная формула — $I^1I^2C^1P^1P^3P^4M^1/I_1I_2C_1P_1P_3P_4M_1M_2$). Щечные зубы бугорчатые или плосковершинные, овальных очертаний, наиболее значительно возвышается крупный лабиальный (латеральный) бугорок, его высота уменьшается от P^3/P_3 к задним зубам. Эмаль на лабиальной стороне коронок обычно частично разрушена или скелета.

На P^3 и P^4 в передней части коронки имеются два супротивно расположенных главных бугорка — высокий и крупный лабиальный бугорок и сравнительно более мелкий лингвальный (медиальный, палатальный). Эти бугорки сращены основаниями, а их вершины связаны тонким, но хорошо развитым поперечным гребнем — комиссурой (commisure). Передняя сторона лабиального бугорка заметно выступает мезиально. Вершина лингвального бугорка располагается дистальнее уровня вершины лабиального бугорка. На передней стороне лингвального бугорка имеется четкий субвертикальный килевидный гребень. Общая задняя сторона главных бугорков прямая, довольно крутая. По боковым краям окклюзионной поверхности главные бугорки продлеваются назад тонкими продольными гребнями. Задний базальный выступ (posterobasal ledge) короткий, слабо углубленный в центральной части и ограниченный сзади узким и низким краевым гребнем.

Передняя сторона P^3 узкая. В основании передней стороны лингвального бугорка имеется узкий, но четкий полкообразный антеролингвальный выступ, медиально ограниченный килевидным

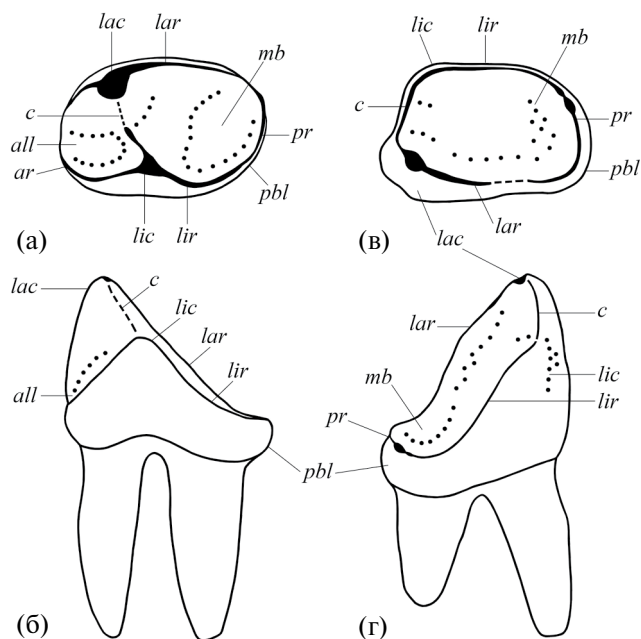


Рис. 1. Терминология элементов строения щечных зубов Pteropodidae на примере премоляров *Synopterus brachyotis* (Müller, 1838): а, б — левый P^4 (по экз. ПИН, № 5826/571); в, г — левый P_3 (по экз. ПИН, № 5826/573); а, в — с окклюзионной стороны; б, г — с лингвальной стороны. Обозначения: all — антеролингвальный выступ; ar — передний гребень; c — комиссура (поперечный гребень); lac — лабиальный бугорок; lar — лабиальный гребень; lic — лингвальный бугорок; lir — лингвальный гребень; mb — срединный бассейн (срединная впадина); pbl — задний базальный выступ; pr — задний гребень.

передним гребнем, а латерально — передним выступом лабиального бугорка (рис. 2а, 2б). Лабиальный бугорок конический, с довольно крутым задним склоном (рис. 2в, 2г). Лингвальный бугорок сжат продольно. Задний базальный выступ сужается к дистальному краю. Корни относительно длинные, широко расставленные, расходящиеся; изогнутый передний корень немного длиннее, но тоньше заднего.

Передняя сторона у P^4 более широкая, чем у P^3 . Полкообразный антеролингвальный выступ на P^4 значительно крупнее, чем на P^3 , и образует довольно широкую площадку (рис. 2д–2ж). Килевидный передний гребень длинный. Лабиальный бугорок сильно сжат поперечно. Задний склон лабиального бугорка на P^4 более пологий, чем на P^3 (рис. 2з, 2и). Эмаль в этой части зуба отчетливо морщинистая (рис. 2д, 2е). Лингвальный бугорок треугольных очертаний. Задний базальный выступ крупный и относительно широкий. Корни одинаково длинные, прямые, сближенные в основании, параллельные; передний корень заметно тоньше заднего.

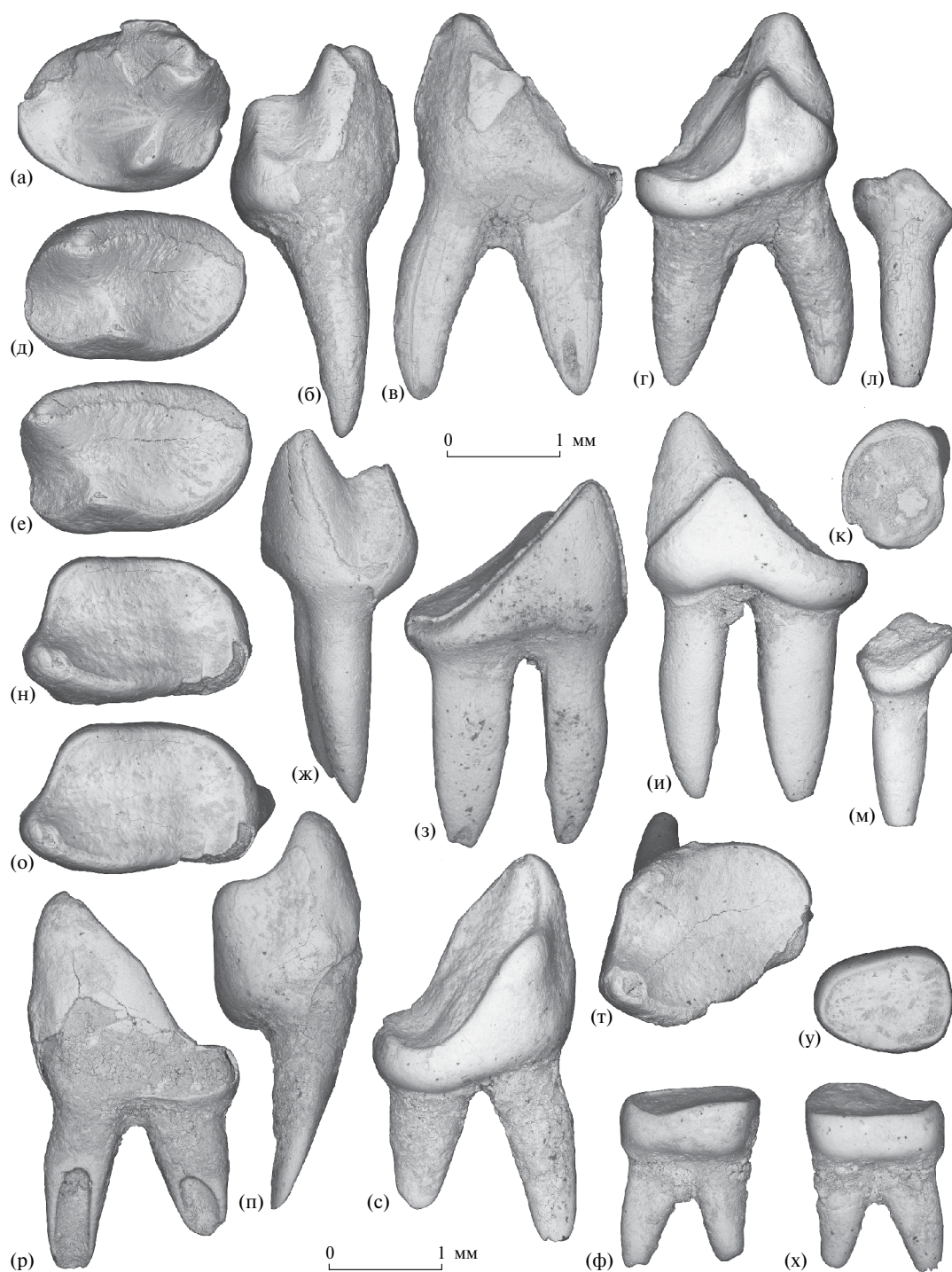


Рис. 2. *Synopterus brachyotis* (Müller, 1838): а–г – экз. ПИН, № 5826/570, правый P^3 : а – с окклюзиальной стороны, б – с передней стороны, в – с лабиальной стороны, г – с лингвальной стороны; д–и – экз. ПИН, № 5826/571, левый P^4 : д – с окклюзиальной стороны, е – с окклюзиальной стороны с мезиальным наклоном, ж – с передней стороны, з – с лабиальной стороны, и – с лингвальной стороны; к–м – экз. ПИН, № 5826/572, левый P^1 : к – с окклюзиальной стороны, л – с лабиальной стороны, м – с лингвальной стороны; н–с – экз. ПИН, № 5826/573, левый P^3 : н – с окклюзиальной стороны, о – с окклюзиальной стороны с мезиальным наклоном, п – с передней стороны, р – с лабиальной стороны, с – с лингвальной стороны; т – экз. ПИН, № 5826/574, левый P^3 с окклюзиальной стороны; у–х – экз. ПИН, № 5826/505, правый M_2 : у – с окклюзиальной стороны, ф – с лабиальной стороны, х – с лингвальной стороны; Вьетнам, провинция Лангшон, пещера Там-Хай; средний плейстоцен.

P_1 маленький, однокорневой, с плоской овальной коронкой (рис. 2к). Антеролабиальная часть окклюзиальной поверхности с небольшим слегка возвышающимся бугорком (рис. 2л, 2м). Корень относительно длинный и широкий.

P_3 высокий, по строению принципиально сходен с P^3 и P^4 , но отличается от них почти полностью сросшимися главными бугорками и гребневидной формой вершины лингвального бугорка. Передняя сторона коронки без выступа (рис. 2н–2п, 2т). Лабиальный бугорок высокий и массивный, лингвальный бугорок редуцированный (рис. 2п–2с). Задний базальный выступ короткий, срединный бассейн лишь слегка углубленный. Дистальный край заднего базального выступа сравнительно широкий, с отчетливым краевым гребнем. Корни умеренно длинные, изогнутые, широко разнесены в основании; задний корень существенно короче переднего.

M_2 мелкий, двухкорневой, с низкой плосковершинной коронкой округло-треугольной формы. Передний край окклюзиальной поверхности широкий, прямой, задний заметно сужен (рис. 2у). В антеролабиальном углу развит небольшой низкий бугорок (рис. 2ф, 2х). Остальная часть окклюзиальной поверхности слегка вогнутая, с низким краевым гребнем по периметру. Корни короткие, относительно толстые, сросшиеся в основании.

Размеры, в мм (L – длина; W – ширина): P^3 : L – 2.05; W – 1.65 (экз. ПИН, № 5826/570); P^4 : L – 2.1;

W – 1.4 (экз. ПИН, № 5826/820); L – 2.15 (экз. ПИН, № 5826/504); L – 2.2; W – 1.4 (экз. ПИН, № 5826/571); P_1 : L – 1.0; W – 1.25 (экз. ПИН, № 5826/572); P_3 : L – 2.1; W – 1.45 (экз. ПИН, № 5826/573); L – 2.1 (экз. ПИН, № 5826/574); M_2 : L – 1.35; W – 1.0 (экз. ПИН, № 5826/505).

Сравнение. Описанные зубы *Cynopterus* из пещеры Там-Хай по строению и размерам соответствуют таковым современного *C. brachyotis* (табл. 1). Они существенно уступают по величине зубам *C. sphinx* (Vahl, 1797), *C. horsfieldii* Gray, 1843 и *C. titthaecheilus* (Temminck, 1825), но при этом превосходят таковые *C. minutus* Miller, 1906 (см. [13, 15]). От *C. nusatenggara* Kitchener et Maharadatunkamsi, 1991 и *C. luzoniensis* (Peters, 1861) форма из пещеры Там-Хай отличается хорошо развитым поперечным гребнем между передними бугорками на P^4 .

Замечания. В настоящее время выделяется семь подвидов *C. brachyotis* [1]. Данные по морфологической и генетической дифференциации некоторых популяций пока не получили таксономической оценки [16, 17]. Во Вьетнаме распространен подвид *C. brachyotis hoffeti* Bourret, 1944. По доступным изучению зубным остаткам определить подвидовую принадлежность среднеплейстоценового малайского короткомордого крылана из пещеры Там-Хай не представляется возможным. Диапазоны изменчивости размеров зубов в пределах вида довольно широкие (табл. 1).

Таблица 1. Размеры (в мм) щечных зубов представителей рода *Cynopterus* (L – длина, W – ширина; n – число измеренных современных экземпляров)

Вид, подвид	LP^3	WP^3	LP^4	WP^4	LP_1	WP_1	LP_3	WP_3	LM_2	WM_2
<i>C. brachyotis</i> (Müller, 1838), Там-Хай, Вьетнам, плейстоцен (ПИН)	2.05	1.65	2.1; 2.15; 2.2	1.4; 1.4	1.0	1.25	2.1; 2.1	1.45	1.35	1.0
<i>C. b. hoffeti</i> Bourret, 1944, Вьетнам, современный (ЗММУ, S-173451)	2.0; 2.0	1.4; 1.4	2.1; 2.1	1.45; 1.5	0.85; 0.85	1.1; 1.1	1.9; 1.9	1.4; 1.4	1.25; 1.3	0.85; 0.85
<i>C. b. brachyotis</i> (Müller, 1838) (n = 64) [13]	1.8–2.4	1.5–1.8	1.8–2.5	1.5–1.8	0.8–1.1	1.0–1.3	1.8–2.2	1.2–1.7	1.0–1.3	0.7–1.1
<i>C. sphinx</i> (Vahl, 1797) (n = 21) [13]	2.2–2.8	1.5–1.9	2.2–2.7	1.5–2.0	0.9–1.5	1.0–1.6	2.1–2.7	1.5–1.8	1.4–1.8	1.0–1.3
<i>C. horsfieldii</i> Gray, 1843 (n = 24) [13]	2.2–2.7	1.7–2.0	2.2–2.7	1.8–2.0	0.7–1.1	1.1–1.7	2.0–2.5	1.7–2.0	1.6–1.9	1.0–1.6
<i>C. titthaecheilus</i> (Temminck, 1825) (n = 24) [13]	2.6–2.8	1.9–2.1	2.5–2.9	1.8–2.0	0.9–1.2	1.3–1.7	2.5–2.8	1.8–2.1	1.5–2.0	1.2–1.5
<i>C. minutus</i> Miller, 1906 (n = 6) [13]	1.8–2.1	1.5–1.6	1.9–2.1	1.5–1.6	0.8–1.0	1.0–1.1	1.8–2.0	1.5–1.6	1.2–1.3	0.8–1.0
<i>C. nusatenggara</i> Kitchener et Maharadatunkamsi, 1991 (n = 69) [16]	1.7–2.1	1.4–1.6	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. luzoniensis</i> (Peters, 1861) (n = 62) [15]	1.6–2.4	1.2–1.7	–	–	–	–	–	–	–	–

Пещера Там-Хай находится вблизи северо-восточных пределов области современного распространения *C. brachyotis* во Вьетнаме (см. [1, 16]). Данные по филогении и филогеографии *C. brachyotis* [16, 17] указывают на его широкое расселение в Индо-Малайской области в середине плейстоцена. Присутствие остатков малайского короткомордого крылана в отложениях пещеры Там-Хай позволяет заключить, что во второй половине среднего плейстоцена наиболее северные районы Вьетнама входили в область распространения этого вида.

Распространение. Средний плейстоцен, Вьетнам; ныне, Южная Азия (южная Индия, Шри-Ланка), Юго-Восточная Азия (Мьянма, южный Китай, Таиланд, Камбоджа, Лаос, Вьетнам, Малайзия, Сингапур, Индонезия, Восточный Тимор).

Материал. Из местонахождения Там-Хай восемь изолированных зубов: P^3 (экз. ПИН, № 5826/570), три P^4 (экз. ПИН, №№ 5826/504, 571, 820), P_1 (экз. ПИН, № 5826/572), два P_3 (экз. ПИН, №№ 5826/573, 574) и M_2 (экз. ПИН, № 5826/505). Экз. ПИН, №№ 5826/504, 505 происходят из основного костеносного слоя красно-бурых алевролитов верхней галереи пещеры (21°55'51.7" с.ш., 106°25'3.6" в.д.); экз. ПИН, №№ 5826/570–574 и 820 — из обособленной северной галереи (21°55'52.5" с.ш., 106°25'4.1" в.д.).

Подсемейство Rousettinae Andersen, 1912

Триба Rousettini Andersen, 1912

Род *Rousettus* Gray, 1821

Rousettus leschenaultii (Desmarest, 1820)

Pteropus leschenaultii: [18], с. 110.

Синтипы — Национальный музей естественных наук, Париж [13]; Индия, Пондичерри (Пондишери); современные.

Описание (рис. 3, 4). В материале представлены зубы C^1 , P^3 , P^4 , M^1 , P_3 , P_4 , M_2 и M_3 (зубная формула — $I_1^1 C^1 P^1 P^3 P^4 M^1 M^2 / I_1 I_2 C_1 P_1 P_3 P_4 M_1 M_2 M_3$).

Верхний клык C^1 крупный, массивный, слабо изогнутый у вершины (рис. 3). Передний и задний базальные бугорки плохо выражены. Передняя сторона коронки с широкой, умеренно глубокой вертикальной бороздкой, тянущейся по всей высоте, исключая базальную и привершинную части (рис. 3а). Лабиальная сторона выпуклая, лингвальная — уплощенная (рис. 3б, 3в). Задняя сторона с резким килевидным дистальным гребнем и глубоким желобком лабиальнее от него (рис. 3г). Ограничивающий этот желобок лабиальный гребень хорошо выражен (рис. 3б). Довольно широкий цингулюм окаймляет заднюю и лингвальную стороны основания коронки. У основания лингвального ребра апикальнее цингулюма имеется обширная плоская площадка треугольной формы (рис. 3в). Корень толстый.

P^3 высокий, сжатый продольно, с единственным остроконечным главным бугорком и узким задним

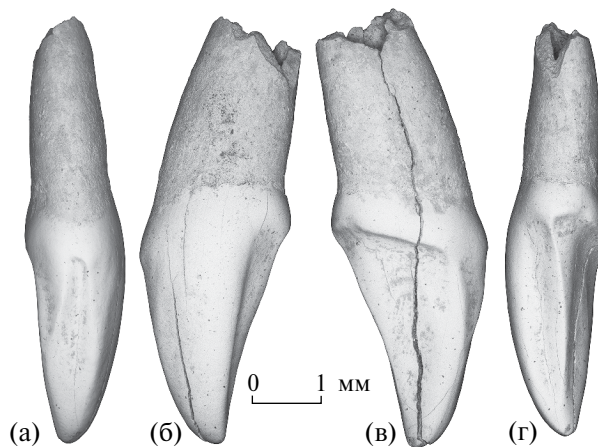


Рис. 3. *Rousettus leschenaultii* (Desmarest, 1820), экз. ПИН, № 5826/563, левый C^1 : а — с передней стороны, б — с лабиальной стороны, в — с лингвальной стороны, г — с задней стороны; Вьетнам, провинция Лангшон, пещера Там-Хай; средний плейстоцен.

базальным выступом (рис. 4а). Антеролингвальная сторона главного бугорка уплощенная, передняя — килевидная. Задний склон главного бугорка довольно крутой (рис. 4б). Лабиальный краевой гребень толстый, субпродольный, лингвальный краевой гребень более тонкий, субвертикальный (рис. 4в). Корни длинные, расходящиеся.

P^4 довольно низкий, короткий, субквадратных или субпрямоугольных очертаний, с узким гребневидным лабиальным бугорком, низким лингвальным бугорком, относительно узким антеролингвальным выступом и более обширным задним базальным выступом (рис. 4г, 4д). Передний и задний края окклюзионной поверхности слегка вогнутые в средней части. Бугорки связаны плохо выраженной комиссурой в виде легкого поперечного возвышения, разграничивающего антеролингвальный выступ и слабо углубленный срединный бассейн заднего базального выступа. Краевые гребни резкие. Корни короткие, расходящиеся.

M^1 с уплощенной низкой коронкой округленно-прямоугольных очертаний (рис. 4е, 4ж). Передний край слегка вогнутый в средней части, задний край выпуклый. Окклюзионная поверхность состоит из переднего (антеролингвального) выступа и двух продольных краевых гребней, разделенных обширным, но неглубоким срединным бассейном. Более высокий лабиальный гребень узкий, особенно в задней части. В передней части этого гребня хорошо различается сильно сжатый поперечно лабиальный бугорок. В передней части лингвального гребня дифференцирован крупный плоский лингвальный бугорок. Лабиальный и лингвальный бугорки мезиальными выростами

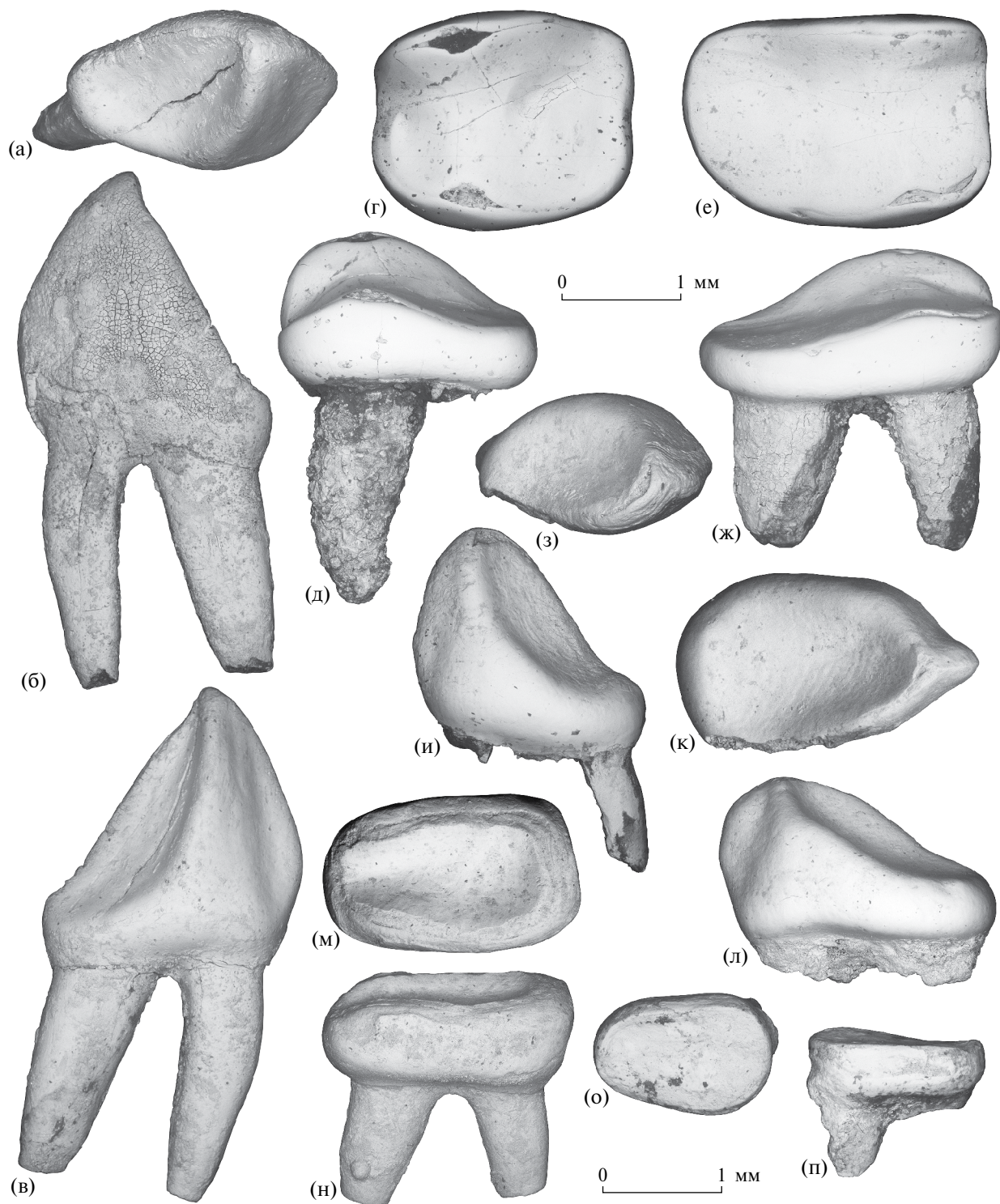


Рис. 4. *Rousettus leschenaultii* (Desmarest, 1820): а–в – экз. ПИН, № 5826/822, правый P^3 : а – с окклюзиальной стороны, б – с лабиальной стороны, в – с лингвальной стороны; г, д – экз. ПИН, № 5826/615, левый P^4 : г – с окклюзиальной стороны, д – с лингвальной стороны; е, ж – экз. ПИН, № 5826/584, правый M^1 : е – с окклюзиальной стороны, ж – с лингвальной стороны; з, и – экз. ПИН, № 5826/564, правый P_3 : з – с окклюзиальной стороны, и – с лингвальной стороны; к, л – экз. ПИН, № 5826/508, правый P_4 : к – с окклюзиальной стороны, л – с лингвальной стороны; м, н – экз. ПИН, № 5826/597, левый M_2 : м – с окклюзиальной стороны, н – с лингвальной стороны; о, п – экз. ПИН, № 5826/568, правый M_3 : о – с окклюзиальной стороны, п – с лингвальной стороны; Вьетнам, провинция Лангшон, пещера Там-Хай; средний плейстоцен.

связаны с передним краевым гребнем. Комиссура едва намечена. Поверхностный срединный бассейн спереди переходит в бассейн антеролингвального выступа (слегка выделенный комиссурой), а сзади окаймлен тонким гребнем. Корни короткие, широко расставленные.

P_3 сравнительно высокий, но туповершинный. Передняя сторона коронки килевидно сжатая (рис. 4з). Главный бугорок массивный, с мощным лабиальным краевым гребнем и слабее выраженным лингвальным гребнем. Вершина главного бугорка расширена поперечно. В привершинной части эмаль слабо морщинистая (рис. 4з). Задний склон главного бугорка относительно крутой (рис. 4и). Задний базальный выступ короткий, узкий (отчетливо уже главного бугорка), срединный бассейн слегка углубленный. Корни умеренно длинные.

P_4 относительно низкий, туповершинный. Передняя сторона коронки килевидная (рис. 4к). Главный бугорок массивный, с мощными краевыми гребнями. Задний склон главного бугорка относительно пологий (рис. 4л). Задний базальный выступ длинный, относительно широкий (шире главного бугорка или равен ему), срединный бассейн умеренно углубленный. Эмаль между продольными краевыми гребнями слабо морщинистая (рис. 4к). Корни короткие, субпараллельные, задний корень толще переднего.

M_2 с плосковершинной округленно-прямоугольной коронкой. Задняя часть коронки несколько уже передней. Слегка углубленный срединный бассейн окружен низкими краевыми гребнями, но имеет узкий дистальный выход (рис. 4м). Корни короткие, толстые, расходящиеся (рис. 4н).

M_3 мелкий, двухкорневой, с низкой плосковершинной коронкой удлинённой эллипсовидной формы (рис. 4о). Задняя часть коронки заметно уже передней. Передний и задний края окклюзионной поверхности дугобразно выпуклые. Окклюзионная поверхность слегка вогнутая, по периметру окаймлена низким краевым гребнем, со слабым возвышением в антеролабиальном углу (рис. 4п). Корни короткие.

Размеры, в мм. C^1 : $L - 2.4$; $W - 1.6$; лабиальная высота — 4.0 (экз. ПИН, № 5826/563); P^3 : $L - 2.1$ (экз. ПИН, № 5826/821); $L - 2.3$ (экз. ПИН, № 5826/509); $W - 1.35$ (экз. ПИН, № 5826/822); P^4 : $L - 2.3$; $W - 1.95$ (экз. ПИН, № 5826/615); $L - 2.35$ (экз. ПИН, № 5826/575); M^1 : $L - 2.7$; $W - 1.95$ (экз. ПИН, № 5826/584); P_3 : $L - 2.2$; $W - 1.15$ (экз. ПИН, № 5826/564); P_4 : $L - 2.5$; $W - 1.45$ (экз. ПИН, № 5826/514); $L - 2.5$; $W - 1.5$ (экз. ПИН, № 5826/508); $L - 2.65$; $W - 1.32$ (экз. ПИН, № 5826/565); M_2 : $L - 2.15$; $W - 1.4$ (экз. ПИН, № 5826/597); M_3 : $L - 1.65$; $W - 1.1$ (экз. ПИН, № 5826/568).

Сравнение и замечания. Широко распространенный род *Rousettus* представлен в континентальной Юго-Восточной Азии двумя симпатрическими современными видами: *R. leschenaultii* и *R. amplexicaudatus*. В строении зубов эти близкие по размерам виды (см. табл. 2) принято различать по форме задних моляров M^2 и M_3 , продольно вытянутых у *R. leschenaultii* и округлых у *R. amplexicaudatus* [1, 10, 13, 19]. Кроме того, P^4 и M^1 у *R. leschenaultii* имеют более низкие лабиальные бугорки и гребни по сравнению с таковыми у *R. amplexicaudatus*. По всем зубным признакам, как и по размерам

Таблица 2. Размеры (в мм) щечных зубов представителей родов *Rousettus* и *Eonycteris* (L — длина, W — ширина; n — число измеренных современных экземпляров)

Параметр	<i>R. leschenaultii</i> , Там-Хай, Вьетнам, плейстоцен (ПИН)	<i>R. leschenaultii</i> , Вьетнам, современный (ЗММУ, S-115208)	<i>R. leschenaultii</i> ($n = 6$) [13]	<i>R. amplexicaudatus</i> ($n = 13$ [13], $n = 43$ [19])	<i>E. spelaea</i> , Там-Хай, Вьетнам, плейстоцен (ПИН)	<i>E. spelaea</i> ($n = 16$) [13]
LP^3	2.1; 2.3; 2.3	2.3	2.5–2.6	2.2–2.7 [13]	—	1.8–2.2
WP^3	1.35	1.3	1.3–1.5	1.2–1.6 [13]	—	0.9–1.1
LP^4	2.3; 2.35	2.4; 2.45	2.6–2.8	2.3–2.7 [13]; 2.2–2.64 [19]	—	1.8–2.4
WP^4	1.95	1.75; 1.75	1.7–1.8	1.6–1.9 [13]; 1.4–1.88 [19]	—	1.1–1.5
LM^1	2.7	2.6; 2.6	2.8–2.9	2.5–2.8 [13]; 2.28–3.0 [19]	—	2.0–2.6
WM^1	1.95	1.75; 1.8	1.7–1.8	1.6–1.8 [13]; 1.52–1.88 [19]	—	1.0–1.4
LP_3	2.2	2.05	2.1–2.5	2.0–2.5 [13]	1.6	1.6–1.9
WP_3	1.15	1.2	1.4–1.5	1.1–1.5 [13]	—	0.8–1.0
LP_4	2.5; 2.5; 2.65	2.5; 2.5	2.5–2.6	2.2–2.7 [13]	~1.8	1.8–2.0
WP_4	1.32; 1.45; 1.5	1.7; 1.7	1.4–1.6	1.4–1.8 [13]	1.1	1.0–1.2
LM_2	2.15	2.2; 2.2	2.2–2.6	2.0–2.7 [13]; 1.8–2.32 [19]	—	1.2–1.7
WM_2	1.4	1.5; 1.5	1.4–1.5	1.4–1.7 [13]; 1.32–1.6 [19]	—	0.9–1.1
LM_3	1.65	1.55; 1.55	1.7–2.1	1.2–1.7 [13]; 1.04–1.72 [19]	—	0.5–1.2
WM_3	1.1	1.1; 1.12	0.9–1.2	1.0–1.2 [13]; 0.8–1.24 [19]	—	0.5–0.9

сохранившихся премоляров и моляров (табл. 2), летучая собака из среднего плейстоцена пещеры Там-Хай соответствует *R. leschenaultii*.

Распространение. Средний плейстоцен, Вьетнам; ныне, Южная Азия (Пакистан, Индия, Непал, Бутан, Бангладеш, Шри-Ланка), Юго-Восточная Азия (Мьянма, южный Китай, Таиланд, Камбоджа, Лаос, Вьетнам, Индонезия).

Материал. Из местонахождения Там-Хай 13 изолированных зубов: C^1 (экз. ПИН, № 5826/563), три P^3 (экз. ПИН, №№ 5826/509, 822, 825), два P^4 (экз. ПИН, №№ 5826/575, 615), M^1 (экз. ПИН, № 5826/584), P_3 (экз. ПИН, № 5826/564), три P_4 (экз. ПИН, №№ 5826/508, 514, 565), M_2 (экз. ПИН, № 5826/597) и M_3 (экз. ПИН, № 5826/568). Экз. ПИН, №№ 5826/508, 509, 514 из основного костеносного слоя красно-бурых алевролитов верхней галереи пещеры; прочие — из обособленной северной галереи.

Триба Eonycterini Almeida, Giannini et Simmons, 2016
Род *Eonycteris* Dobson, 1873
Eonycteris spelaea (Dobson, 1871)

Macroglossus spelaeus: [20], с. 105.

Голотип — Индийский музей, Калькутта, № 78 [20], взрослый самец; Мьянма, Моламыин (Mawlamyine, Moulmein), пещеры Фарм; современный.

Описание (рис. 5). В материале достоверно представлены нижние предкоренные зубы P_3 и P_4 (зубная формула — $I^1I^2C^1P^1P^3P^4M^1M^2/I_1I_2C_1P_1P_3P_4M_1M_2M_3$).

P_3 относительно высокий, островершинный. Передняя сторона главного бугорка выпуклая, с четким передним ребром (рис. 5а). Главный бугорок поперечно сжатый, с резким лабиальным краевым гребнем. Лингвальный краевой гребень отсутствует. Задний склон главного бугорка довольно крутой (рис. 5б). Задний базальный выступ относительно узкий, бассейн не выражен. Корни длинные.

P_4 сравнительно низкий, туповершинный. Передняя сторона коронки выпуклая, широкая, с заметным передним килевидным гребнем в апикальной части (рис. 5в). Главный бугорок массивный. Лабиальный краевой гребень сильно развит, лингвальный гребень сглажен, имеет вид легкой выпуклости. Задний склон главного бугорка пологий (рис. 5г, 5д). Задний базальный выступ длинный, широкий (шире главного бугорка), плоский, без бассейна. Краевые гребни на заднем базальном выступе тонкие, но отчетливые.

Размеры, в мм. P_3 : L — 1.6 (экз. ПИН, № 5826/593); P_4 : L — ~1.8; W — 1.1 (экз. ПИН, № 5826/577).

Сравнение и замечания. Судя по строению и размерам (табл. 2), описанные изолированные зубы принадлежат *E. spelaea*. Для P_3 характерны отсутствие лингвального краевого гребня и узкий задний базальный выступ, для P_4 — наличие

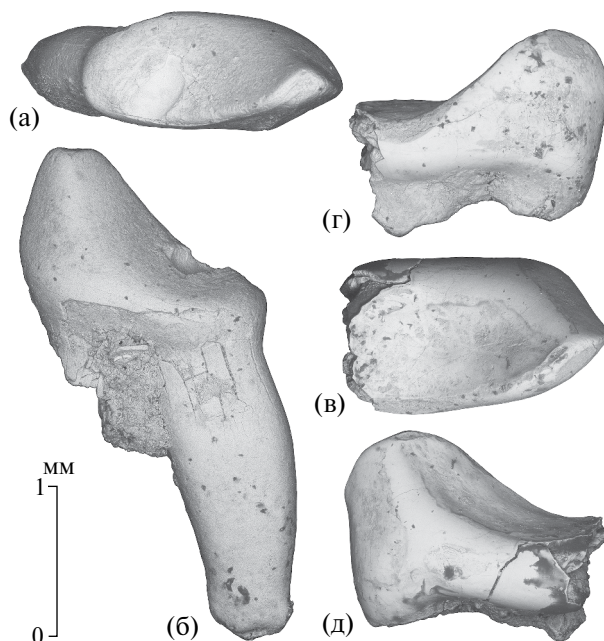


Рис. 5. *Eonycteris spelaea* (Dobson, 1871): а, б — экз. ПИН, № 5826/593, правый P_3 : а — с окклюзионной стороны, б — с лингвальной стороны; в—д — экз. ПИН, № 5826/577, правый P_4 : в — с окклюзионной стороны, г — с лабиальной стороны, д — с лингвальной стороны; Вьетнам, провинция Лангшон, пещера Там-Хай; средний плейстоцен.

килевидного переднего гребня, слабо выраженный лингвальный краевой гребень и широкий плоский задний базальный выступ. От двух других видов рода *Eonycteris*, *E. major* Andersen, 1910 (Калимантан) и *E. robusta* Miller, 1913 (Филиппины), отличается более мелкими размерами.

Распространение. Средний плейстоцен, Вьетнам; ныне, Южная Азия (северо-восток и юг Индии, Непал), Юго-Восточная Азия.

Материал. Из обособленной северной галереи пещеры Там-Хай два изолированных зуба: P_3 (экз. ПИН, № 5826/593) и P_4 (экз. ПИН, № 5826/577).

Изученные образцы представляют собой первые ископаемые находки Pteropodidae во Вьетнаме. *Synopterus brachyotis* в настоящее время широко распространен в Индо-Малайской области [1, 10, 16, 17]. В качестве укрытий крыланы этого вида используют не только деревья, но и пещеры. Поэтому в экологическом отношении находка остатков *S. brachyotis* в пещере Там-Хай вполне объяснима. Летучие собаки, в частности, распространены во Вьетнаме виды *Rousettus leschenaultii* и *R. amplexicaudatus*, обычно связаны с пещерами [10]. К числу троглофильных форм относятся и пещерные крыланы, включая обитающий во Вьетнаме вид *Eonycteris spelaea*. Соответственно, присутствие

представителей родов *Rousettus* и *Eonycteris* в тафоценозе изученного местонахождения также ожидаемо. Таким образом, среднеплейстоценовая ассоциация крыланов из местонахождения Там-Хай может в основном отражать состав видов Pteropodidae, селившихся в местных пещерах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен Е.Н. Машенко, Н.В. Волковой, Б.И. Морковину, А.В. Подлеснову, К.К. Тарасенко (ПИН) и Ле Суан Даку (Институт тропической экологии Совместного Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, Ханой) за участие в сборах материалов, А.Н. Кузнецову и С.П. Кузнецовой (Совместный Российско-Вьетнамский тропический научно-исследовательский и технологический центр) — за помощь в организации экспедиции, С.В. Крускопу (ЗММУ) — за предоставленную возможность работы с коллекционными образцами ЗММУ, Р.А. Ракитову (ПИН) — за техническую помощь в подготовке иллюстраций на СЭМ.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование выполнено в рамках работ Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра (проект “Состав фауны приматов (Cercopithecidae, Pongidae) и грызунов (Rodentia) плейстоцена и голоцена Вьетнама как индикатор изменения экологических условий”).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ И СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

У автора нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Giannini N.P.* Family Pteropodidae (Old World fruit bats) // *Handbook of the mammals of the World*. V. 9. Bats / Eds D.E. Wilson, R.A. Mittermeier. Barcelona: Lynx Edicions, 2019. P. 16–163.
2. *Almeida F.C., Simmons N.B., Giannini N.P.* A species-level phylogeny of Old World fruit bats with a new higher-level classification of the family Pteropodidae // *American Museum Novitates*. 2020. № 3950. P. 1–24.
3. *Eiting T.P., Gunnell G.F.* Global completeness of the bat fossil record // *Journal of Mammalian Evolution*. 2009. V. 16. № 3. P. 151–173.
4. *Rosina V.V., Pickford M.* Preliminary overview of the fossil record of bats (Chiroptera, Mammalia) from the Miocene sites of Otavi Mountainland (Northern Namibia) // *Communications of the Geological Survey of Namibia*. 2019. V. 21. P. 48–58.
5. *Pearch M.J., Bumrungsri S., Schwenninger J.-L. et al.* A review of the Cainozoic small mammal fauna of Thailand with new records (Chiroptera; Scandentia; Eulipotyphla) from the late Pleistocene // *Cainozoic Research*. 2013. V. 10. № 1–2. P. 59–98.
6. *Gunnell G.F., Manthi F.K.* Pliocene bats (Chiroptera) from Kanapoi, Turkana Basin, Kenya // *Journal of Human Evolution*. 2020. V. 140. Art. 102440. P. 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.01.001>
7. *Olsen J.W., Ciochon R.L.* A review of evidence for postulated Middle Pleistocene occupations in Viet Nam // *Journal of Human Evolution*. 1990. V. 19. P. 761–788.
8. *Ciochon R., Long V.T., Larick R. et al.* Dated co-occurrence of *Homo erectus* and *Gigantopithecus* from Tham Khuyen Cave, Vietnam // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1996. V. 93. № 7. P. 3016–3020.
9. *Лопатин А.В.* Новый вид *Typhlomys* (Platacanthomyidae, Rodentia) из среднего плейстоцена северного Вьетнама // *Доклады Российской академии наук. Науки о жизни*. 2021. Т. 501. № 1. С. 505–510.
10. *Borissenko A.V., Kruskop S.V.* Bats of Vietnam and adjacent territories. An identification manual. Moscow, 2003.
11. *Thong V.D., Denzinger A., Sang N.V. et al.* Bat diversity in Cat Ba Biosphere Reserve, northeastern Vietnam: a review with new records from mangrove ecosystem // *Diversity*. 2021. V. 13. № 8. Art. 376. P. 1–29.
12. *Giannini N.P., Wible J.R., Simmons N.B.* On the cranial osteology of Chiroptera. I. *Pteropus* (Megachiroptera: Pteropodidae) // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 2006. № 295. P. 1–134.
13. *Andersen K.C.* Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum. V. I: Megachiroptera. London: Trustees British Museum (Natural History), 1912.
14. *Müller S.* Over eenige nieuwe zoogdieren van Borneo // *Tijdschrift voor Natuurlijke Geschiedenis en Physiologie*. 1838. V. 5. P. 134–150.
15. *Storz J.F., Kunz T.H.* *Cynopterus sphinx* // *Mammalian Species*. 1999. № 613. P. 1–8.
16. *Campbell P., Schneider C.J., Adnan A. et al.* Phylogeny and phylogeography of Old World fruit bats in the

- Cynopterus brachyotis* complex // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. V. 33. № 3. P. 764–781.
17. Mubarok H., Handayani N.S.N., Maryanto I., Arisuryanti T. Phylogenetic and genetic variation analysis of lesser short-nosed fruit bat *Cynopterus brachyotis* (Müller 1838) on Java island, Indonesia, inferred from mitochondrial *D-loop* // Journal of Genetic Engineering and Biotechnology. 2023. V. 21. № 1. P. 1–10.
<https://doi.org/10.1186/s43141-022-00460-y>
 18. Desmarest A.G. Encyclopédie méthodique. Pt 1. Mammalogie ou description des espèces de mammifères. Paris: Agasse, 1820.
 19. Rookmaaker L.C., Bergmans W. Taxonomy and geography of *Rousettus amplexicaudatus* (Geoffroy, 1810) with comparative notes on sympatric congeners (Mammalia, Megachiroptera) // Beaufortia. 1981. V. 31. № 1. P. 1–29.
 20. Dobson G.E. On some new species of Malayan bats from the collection of Dr. Stoliczka // Proceedings of the Asiatic Society of Bengal. 1871. V. 40. P. 105–108.

OLD WORLD FRUIT BATS (PTEROPODIDAE, CHIROPTERA) FROM THE PLEISTOCENE OF VIETNAM

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

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

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

Isolated teeth of a lesser short-nosed fruit bat *Cynopterus brachyotis* (Müller, 1838), a fulvous fruit bat *Rousettus leschenaultii* (Desmarest, 1820), and a dawn bat *Eonycteris spelaea* (Dobson, 1871) are described from the Middle Pleistocene Tham Hai cave locality in northern Vietnam (Lang Son Province). These are the first fossil findings of the Old World fruit bats in Vietnam. The Middle Pleistocene association of Pteropodidae from the Tham Hai locality may largely reflect the composition of species that roosted in local caves.

Keywords: *Cynopterus brachyotis*, *Rousettus leschenaultii*, *Eonycteris spelaea*, Old World fruit bats, Pteropodidae, Chiroptera, Middle Pleistocene, Vietnam, Lang Son