

УДК 569.324.3:551.793(597)

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ КРУПНОГО ДИКОБРАЗА (*HYSTRIX*, HYSTRICIDAE, RODENTIA) ИЗ ПЛЕЙСТОЦЕНА ВЬЕТНАМА (ПЕЩЕРА ЛАНГЧАНГ)

© 2020 г. Академик РАН А. В. Лопатин*

Поступило 02.07.2020 г.
После доработки 10.07.2020 г.
Принято к публикации 10.07.2020 г.

Из плейстоценовых отложений пещеры Лангчанг в северном Вьетнаме описаны зубные остатки дикобраза, который идентифицировался ранее как *Hystrix brachyura* Linnaeus, 1758 или *H. indica* Kerr, 1792. На основании анализа морфометрических данных систематическое положение формы из Лангчанга и других крупных плейстоценовых дикобразов Вьетнама определено как *Hystrix kiangsenensis* Wang, 1931.

Ключевые слова: *Hystrix brachyura*, *H. subcristata*, *H. indica*, *H. kiangsenensis*, Hystricidae, Rodentia, дикобразы, плейстоцен, пещера Лангчанг, Вьетнам

DOI: 10.31857/S2686738920060165

В настоящее время обычным видом дикобразов рода *Hystrix* в Юго-Восточной Азии является малайский дикобраз *H. brachyura* Linnaeus, 1758. Он представлен тремя современными подвидами: *H. b. hodgsoni* Gray, 1847 (Непал, восток Индии), *H. b. subcristata* Swinhoe, 1870 (Ассам в Индии, южный Китай, Сингапур, Мьянма, Таиланд, Лаос, Вьетнам, Камбоджа) и номинативным (Малакка, Суматра, Калимантан) [1]. В среднем – позднем плейстоцене в области распространения фауны *Stegodon–Ailuropoda* отмечены *H. b. punungensis* Van Weers, 2003 (вымерший подвид) на Яве [2], *H. b. subcristata* в Китае (как *H. subcristata*, *H. cf. subcristata*) [3, 4] и Таиланде (как *H. hodgsoni subcristata*) [5], *H. brachyura* ssp. во Вьетнаме и на Суматре [6–8; и др.]. Кроме того, из среднего – позднего плейстоцена региона известны *H. kiangsenensis* Wang, 1931 (Китай), *H. refossa* Gervais, 1852 (= *H. magna* Pei, 1987, Китай; *H. gigantea* Van Weers, 1985, Ява) и *H. lagrelli* Lönnberg, 1924 (Китай и Ява) [2]. Для определения систематической принадлежности изолированных зубов ископаемых дикобразов важны их морфометрические характеристики.

Ниже охарактеризованы зубные остатки плейстоценовых дикобразов из пещеры Лангчанг (Lang Trang) в северном Вьетнаме (провинция Тханьхоа, уезд Батхьюк), собранные в марте 2020 г.

экспедиционным отрядом Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН). Первоначально из местонахождения Лангчанг без изображений и описания указывались 358 экземпляров *Hystrix (Acanthion) brachyura* [6: табл. 1]; очевидно, эти же материалы были одновременно упомянуты под названием *Hystrix subcristata* [6: табл. 2]. Позже были опубликованы данные о размерах зубов дикобраза из пещеры Лангчанг [2, 7].

Терминология зубных структур по [9], обозначения стадий (классов) стирания коронок зубов по [10]. Размеры в мм. Обозначения измерений: LD – продольный диаметр, TD – поперечный диаметр, L – наибольшая длина, OL – длина по жевательной поверхности, OW – ширина по жевательной поверхности, IH – лингвальная эмалевая высота коронки, EH – лабиальная эмалевая высота коронки, NH – высота гипострии (гипостриида), NI – высота парафлексии (антерофлексии), NII – высота передней мезофлексии (переднего мезофлексии), NIII – высота задней мезофлексии (заднего мезофлексии), NIV – высота постфлексии (постерофлексии), NV – высота лабиального мезофлексии; n – число экземпляров, μ – среднее значение.

Образцы хранятся в коллекции ПИН, г. Москва. Материал включает фрагменты резцов и изолированные гипсодонтные предкоренные зубы.

Размеры I¹ (экз. ПИН, №№ 5792/99): LD – 8.5, TD – 6.5. Как и многие образцы из пещеры Лангчанг, этот экземпляр несет следы погрызов, после смерти животного оставленные резцами других

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

*e-mail: alop@paleo.ru

Таблица 1. Сравнение размеров зубов дикобразов рода *Hystrix* из Вьетнама (пещеры Лангчанг, Тхамкхюен, Тхамом, Маьбой, Дьюйбой, верхний плейстоцен) и других стран и регионов Азии

Таксон, местонахождение	P ⁴		M ¹⁻²		P ₄		M ₁₋₂	
	OL	μOL (n)	OL	μOL (n)	OL	μOL (n)	OL	μOL (n)
Лангчанг [2]	8.3–10.9	9.3 (21)	6.7–8.4	7.6 (20)	8.6–10.4	9.4 (11)	7.5–9.2	8.4 (23)
Лангчанг [7]	–	–	–	–	8.0–10.1	–(10)	7.5–9.2	– (23)
Лангчанг (наши данные)	8.5	–	–	–	8.8	–	–	–
Тхамкхюен [2]	–	9.1 (6)	–	8.0 (11)	–	–	–	–
Тхамом [2]	–	8.7 (9)	–	7.6 (13)	–	–	–	–
Маьбой [7]	–	–	–	–	8.25	– (1)	8.07–8.1	8.09 (2)
Дьюйбой [8]	–	–	–	–	7.2–9.1	– (22)	8.4–11.9	– (30)
Тхампракайпхет, плейстоцен Таиланда [5]	–	–	–	8.2 (8)	–	10.5 (3)	–	8.7 (5)
<i>H. kiangsenensis</i> , плейстоцен Китая [2]	7.0–10.0	8.8 (25)	6.3–10.2	7.9 (53)	8.8–11.3	9.8 (22)	6.3–9.7	8.4 (20)
<i>H. kiangsenensis</i> , Тяньюань, Китай, верхний плейстоцен [3]	8.0–9.5	8.7 (5)	6.0–8.0	7.4 (5)	8.5–12.0	10.5 (3)	7.0–9.5	– (13)
<i>H. brachyura</i> s.l., современные [2]	6.5–8.5	7.5 (32)	4.7–8.0	6.6 (91)	6.4–9.1	7.9 (30)	4.6–8.9	7.1 (87)
<i>H. brachyura</i> , плейстоцен Суматры [2]	6.9–8.9	7.9 (87)	6.0–8.6	6.8 (123)	6.9–9.9	8.4 (69)	5.8–8.8	7.6 (107)
<i>H. brachyura punungensis</i> , плейстоцен Явы [2]	6.2–8.7	7.6 (52)	5.2–8.0	6.7 (74)	7.1–10.1	8.6 (55)	5.5–8.7	7.3 (72)
<i>H. indica</i> , современные [2]	7.5–9.8	8.8 (20)	6.3–9.2	8.0 (53)	7.4–10.2	9.1 (23)	6.9–9.5	8.4 (55)

дикобразов в процессе свойственной им остеофагии (рис. 1).

DP⁴ (экз. ПИН, № 5792/97) умеренно стертый, стадия стирания – D5 (две замкнутых с боковых сторон фоссетты, три открытых флексии). Парафоссетта связана с передней мезофлексией (протолоф разорван), изолирована от гипофлексии и замкнута спереди, но при этом дентиновые поля антеролофа и лабиальной части протолофа разделены эмалевыми стенками (рис. 2). Передняя мезофлексия соединена с гипофлексией. Задняя ме-

зофлексия открыта лабиально и объединена с лингвальной мезофоссеттой, которая закрыта дистально. Дентиновые поля гипокона и постеролофа соединены. Постфоссетта замкнутая, дентиновые поля металофа и постеролофа связаны очень узкой перемычкой. Лингвальный корень крупный, оба лабиальных – сравнительно мелкие, задний лабиальный корень двойной. Размеры DP⁴ (экз. ПИН, № 5792/97): OL – 8.6, OW – 5.6, IH – 11.0, NH – 2.3, NI – 0.4, NII – 0.2.

P⁴ (экз. ПИН, № 5792/96) слабо стертый, стадия стирания – B1 (все флексии открыты, замкнутых эмалевых островков нет). Наиболее лабиальная часть антеролофа не затронута стиранием. Парафлексия связана с гипофлексией и передней мезофлексией, протолоф неполный. Передняя мезофлексия соединена с лингвальной мезофоссеттой и задней мезофлексией. Дентиновые поля гипокона и постеролофа слиты. Металоф неполный, постфоссетта имеет два узких выхода в заднюю мезофлексию. На задней стороне имеется контактная площадка для M¹. Корни отсутствуют. Размеры P⁴ (экз. ПИН, № 5792/96): L – 8.7, OL – 8.5, OW – 4.7, IH – 16.5, NH – 10.2, NI – 1.4, NII – 4.3, NIII – 1.5.

Размеры I₁: LD – 6.5, TD – 5.8 (экз. ПИН, № 5792/98); LD – 6.8, TD – 5.8 (экз. ПИН, № 5792/127).

Вытянутая продольно жевательная поверхность коронки P₄ (экз. ПИН, № 5792/95) в нестертом состоянии (стадия O1) состоит из разделенных складками полностью покрытых эмалью



Рис. 1. *Hystrix kiangsenensis* Wang, 1931: экз. ПИН, № 5792/99, фрагмент левого I¹ (вверху) с наружной стороны; экз. ПИН, № 5792/98, фрагмент правого I₁ (внизу) с наружной стороны; Вьетнам, провинция Тханьхоа, уезд Батхьюок, пещера Лангчанг; верхний плейстоцен.



Рис. 2. *Hystrix kiangsenensis* Wang, 1931: экз. ПИН, № 5792/97, правый DP⁴ (левый ряд); экз. ПИН, № 5792/96, правый P⁴ (средний ряд); экз. ПИН, № 5792/95, правый P⁴ (правый ряд); с окклюзиальной (вверху), лабиальной (в середине) и лингвальной (внизу) сторон; Вьетнам, провинция Тханьхоа, уезд Батхьюк, пещера Лангчанг; верхний плейстоцен.

бугорков (протоконид, метаконид, центральный конид, мезостилид, гипоконид, энтоконид, срединные возвышения металофида и гиполофида) и неглубоко изрезанных поверхностными бороздками гребней антеролофида и постеролофида. Все складки открытые, гипофлексид обширный, гипостриид очень глубокий. С обломанной корневой стороны видны донца четырех замкнутых складок — крупного удлиненного гипофоссеттида и трех более мелких — постерофоссеттида, переднего и заднего мезофоссеттидов. Эмаль боковых сторон зуба отчетливо морщинистая, осо-

бенно у основания коронки. Размеры P⁴ (экз. ПИН, № 5792/95): L = 10.1, OL — 8.8, OW — 6.0, EH > 15.0, NH > 14.0, HI — 1.4, HII — 0.8, HIII — 2.9, HIV — 0.5, HV — 1.1.

Анализ большой выборки позволил Д. Ван Версу [2] установить, что дикобраз из пещеры Лангчанг по длине премоляров [2: рис. 3] существенно крупнее всех ископаемых и современных *H. brachyura sensu lato* и даже немного превосходит современных *H. indica* (табл. 1). Различия по длине моляров выражены несколько менее отчетливо [2: рис. 4]. Находки в других позднеплейсто-

ценовых пещерных местонахождениях также свидетельствуют о сравнительно крупных размерах вьетнамского ископаемого дикобраза [2, 7, 8].

Ван Веерс [2] заключил, что на основании размеров зубов дикобраза из плейстоцена Вьетнама не принадлежат к *H. brachyura*, но могут быть отнесены к *H. indica*. При этом он отметил, что имеется также сходство в размерах зубов с *H. kiangsenensis* из плейстоцена Китая, однако отсутствие информации о строении черепа вьетнамской формы не позволяет сравнить ее с этим вымершим китайским видом.

На мой взгляд, ископаемого дикобраза из пещеры Лангчанг не следует относить к *H. indica*, так как эти два вида характеризуются различным соотношением величины премоляров и моляров. У вьетнамской формы отношение $\mu\text{OL } P^4/M^{1-2}$ составляет 1.224, отношение $\mu\text{OL } P_4/M_{1-2}$ — 1.119, тогда как у индийского дикобраза — соответственно 1.1 и 1.083 (данные из табл. 1). Отношение максимальных значений OL еще показательнее: у формы из Вьетнама $P^4/M^{1-2} = 1.298$, $P_4/M_{1-2} = 1.13$, а у *H. indica* $P^4/M^{1-2} = 1.065$, $P_4/M_{1-2} = 1.074$. Таким образом, у вьетнамского дикобраза отношение длины премоляра к длине первого или второго моляра существенно выше, чем у *H. indica*.

Отнесение вьетнамской формы к *H. brachyura* (включая ископаемые популяции Явы и Суматры) некорректно в связи с отмеченной Ван Веерсом большой разницей в зубных размерах. Кроме того, у *H. brachyura sensu lato* $\mu\text{OL } P^4/M^{1-2} = 1.136$ и $\mu\text{OL } P_4/M_{1-2} = 1.113$, а отношение максимальных значений OL $P^4/M^{1-2} = 1.063$ и $P_4/M_{1-2} = 1.022$, то есть тоже намного ниже, чем у вьетнамской формы.

Д. Ван Веерс и Ш. Чжен [11] отнесли среднеплейстоценовых дикобразов из Китая, прежде обычно рассматривавшихся как *H. cf. subcristata* [12, 13], к виду *H. kiangsenensis* в составе подрода *Hystrix*, охарактеризовав этот вид сравнительно крупными размерами, относительно высоким черепом и длинными носовыми костями. Позже к этому виду Ван Веерс [2] на основании размеров отнес многие позднеплейстоценовые зубные и черепные материалы по дикобразам из Китая [3], поместив в *H. brachyura* только сравнительно мелкую форму из раннеплейстоценового местонахождения Лунгупо (юг центрального Китая) [14]. При этом он не исключил возможность присутствия *H. brachyura* в других китайских местонахождениях, в том числе и содержащих *H. kiangsenensis* [2].

С этой точкой зрения не согласен Х. Тун [4], отстаивающий принадлежность обсуждаемых ископаемых форм из Китая к рецентному *H. subcristata* как отдельному виду, который по строению черепа сближается им с подродом *Hystrix*, а не

Acanthion, и характеризуется в том числе видовыми признаками *H. kiangsenensis* по Веерсу, включая длинные носовые кости и высокий череп. Кроме того, Тун указывает в числе диагностических признаков этой формы крупный удлинённый верхний премоляр [4], а по приведенным им морфометрическим данным [3: табл. 3] видно, что относительно крупным и удлинённым является и нижний премоляр ($\mu\text{OL } P^4/M^{1-2} = 1.176$, $P_4/M_1 = 1.329$, $P_4/M_2 = 1.296$, максимальные значения OL $P^4/M^{1-2} = 1.188$, $P_4/M_1 = 1.263$, $P_4/M_2 = 1.333$).

Здесь следует заметить, что современные *H. b. subcristata*, являясь сравнительно крупными представителями *H. brachyura sensu lato* [1], по наибольшему и средним значениям длины щечных зубов все-таки заметно уступают *H. kiangsenensis* [2], а молекулярно-генетические данные не демонстрируют видовой самостоятельности *H. b. subcristata* [15].

В итоге можно заключить, что по совокупности морфометрических данных (размеры щечных зубов и относительная длина премоляров) дикобраз из местонахождения Лангчанг должен рассматриваться как *Hystrix kiangsenensis* Wang, 1931 (в понимании Ван Веерса). Так же следует идентифицировать и других относительно крупных плейстоценовых дикобразов Юго-Восточной Азии — “*H. brachyura*” из Вьетнама [7, 8] и “*H. cf. indica*” (= “*H. hodgsoni subcristata*”) из Таиланда [5].

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен Е.Н. Машенко, Н.В. Сердюк, А.А. Лозовскому (ПИН) и Ле Суан Даку (Le Xuan Das, Институт тропической экологии Совместного Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, г. Ханой, Вьетнам) за участие в сборах материалов в пещере Лангчанг в марте 2020 г., А.Н. Кузнецову и С.П. Кузнецовой (Тропический центр) за помощь в организации экспедиции, А.М. Кузнецову и С.В. Багирову (ПИН) за помощь в подготовке фотографий.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование выполнено в рамках работ Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра на 2020–2022 гг. (проект “Состав фауны приматов (Cercopithecidae, Pongidae) и грызунов (Rodentia) плейстоцена и голоцена Вьетнама как индикатор изменения экологических условий”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Weers D.J. van. Notes on southeast Asian porcupines (Hystricidae, Rodentia). IV. On the taxonomy of the subgenus *Acanthion* F. Cuvier, 1823 with notes on the

- other taxa of the family // *Beaufortia*. 1979. V. 29. № 356. P. 215–272.
2. *Weers D.J. van*. A taxonomic revision of the Pleistocene *Hystrix* (Hystricidae, Rodentia) from Eurasia with notes on the evolution of the family // *Contributions to Zoology*. 2005. V. 74. № 3/4. P. 301–312.
 3. *Tong H.W.* *Hystrix subcristata* (Mammalia, Rodentia) from Tianyuan Cave, a human fossil site newly discovered near Zhoukoudian (Choukoutien) // *Vertebrata Palasiatica*. 2005. V. 43. № 2. P. 135–150.
 4. *Tong H.* Quaternary *Hystrix* (Rodentia, Mammalia) from North China: taxonomy, stratigraphy and zoogeography, with discussions on the distribution of *Hystrix* in Palearctic Eurasia // *Quaternary International*. 2008. V. 179. P. 126–134.
 5. *Filoux A., Wattanapituksakul A., Lespes C., Thongcharoenchaikit C.* A Pleistocene mammal assemblage containing *Ailuropoda* and *Pongo* from Tham Prakai Phet cave, Chaiyaphum Province, Thailand // *Geobios*. 2015. V. 48. P. 341–349.
 6. *Long V.T., De Vos J., Ciochon R.L.* The fossil mammal fauna of the Lang Trang caves, Vietnam, compared with Southeast Asian fossil and recent mammal faunas: the geographical implications // *Bulletin of the Indo-Pacific Prehistory Association*. 1996. V. 14. P. 101–109.
 7. *Bacon A.-M., Demeter F., Roussé S., et al.* New palaeontological assemblage, sedimentological and chronological data from the Pleistocene Ma U’Oi cave (northern Vietnam) // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2006. V. 230. P. 280–298.
 8. *Bacon A.-M., Demeter F., Düringer P., et al.* The Late Pleistocene Duoi U’Oi cave in northern Vietnam: palaeontology, sedimentology, taphonomy and palaeoenvironments // *Quaternary Science Reviews*. 2008. V. 27. P. 1627–1654.
 9. *Lopatin A.V., Tesakov A.S., Titov V.V.* Late Miocene – early Pliocene porcupines (Rodentia, Hystricidae) from south European Russia // *Russian Journal of Theriology*. 2003. V. 2. № 1. P. 26–32.
 10. *Weers D.J. van*. Dimensions and occlusal patterns in molars of *Hystrix brachyura* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Rodentia) in a system of wear categories // *Bijdragen tot de Dierkunde*. 1990. V. 60. № 2. P. 121–134.
 11. *Weers D.J. van, Zheng S.* Biometric analysis and taxonomic allocation of Pleistocene *Hystrix* specimens (Rodentia, porcupines) from China // *Beaufortia*. 1998. V. 48. № 4. P. 47–69.
 12. *Young C.C.* On the Insectivora, Chiroptera, Rodentia and Primates other than *Sinanthropus* from Locality 1 at Choukoutien // *Palaeontologia Sinica*. Ser. C. 1934. V. 8. № 3. P. 30–41.
 13. *Colbert E.H., Hooijer D.A.* Pleistocene mammals from the limestone fissures of Szechwan, China // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1953. V. 102. P. 1–134.
 14. *Weers D.J. van*. The porcupine *Hystrix brachyura* Linnaeus, 1758 in the cave deposits of Longgupo, China // *Beaufortia*. 2003. V. 53. № 3. P. 61–65.
 15. *Rovie-Ryan J.J., Anwarali Khan F.A., Zainuddin Z.Z., et al.* Molecular phylogeny of the Old World porcupines (family Hystricidae) using mitochondrial cytochrome *b* gene // *Journal of Sustainability Science and Management*. 2017. V. 12. № 1. P. 1–11.

THE SYSTEMATIC POSITION OF A LARGE PORCUPINE (*HYSTRIX*, HYSTRICIDAE, RODENTIA) FROM THE PLEISTOCENE OF VIETNAM (LANG TRANG CAVE)

Academician of the RAS A. V. Lopatin[#]

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

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

The dental remains of the porcupine from the Pleistocene deposits of the Lang Trang cave in northern Vietnam are described. Previously, this porcupine was identified as *Hystrix brachyura* Linnaeus, 1758 or *H. indica* Kerr, 1792. Based on the analysis of morphometric data, the systematic position of the form from Lang Trang and other large Pleistocene porcupines of Vietnam is determined as *Hystrix kiangsenensis* Wang, 1931.

Keywords: *Hystrix brachyura*, *H. subcristata*, *H. indica*, *H. kiangsenensis*, Hystricidae, Rodentia, Old World porcupines, Pleistocene, Lang Trang cave, Vietnam