

УДК 569.325:551.782.11

МИОЦЕНОВЫЕ ПИЩУХИ РОДА *BELLATONA* (LAGOMORPHA, MAMMALIA) ИЗ ДОЛИНЫ ОЗЕР, ЦЕНТРАЛЬНАЯ МОНГОЛИЯ

© 2021 г. М. А. Ербаева^{а, *}, Б. Баярмаа^б

^аГеологический институт Сибирского отделения РАН, Улан-Удэ, Россия

^бИнститут палеонтологии Монгольской академии наук, Улаанбаатар, Монголия

*e-mail: erbajeva@inst.ru

Поступила в редакцию 03.07.2020 г.

После доработки 01.09.2020 г.

Принята к публикации 01.09.2020 г.

Изучены миоценовые пищуховые из отложений свиты Лу Долины Озер Центральной Монголии. Выявлено присутствие представителей трех видов рода *Bellatona* (*B. forsythmajori* Dawson, 1961, *B. yanghuensis* Zhou, 1988, *B. kazakhstanica* Erbajeva, 1988). Приводится описание и сравнение их с номинативным видом, дано стратиграфическое и географическое распространение и прослежено эволюционное развитие рода *Bellatona*.

Ключевые слова: Lagomorpha, Ochotonidae, *Bellatona*, миоцен, Долина Озер, Центральная Монголия, Азия

DOI: 10.31857/S0031031X21050044

ВВЕДЕНИЕ

Род *Bellatona* описан впервые из Тайрум Нор Китая в 1961 г. М. Доусон по материалам Центрально-Азиатской экспедиции Американского музея естественной истории (AMNH) из отложений свиты Тунггур, без точного указания горизонта находок. Указано, что возрастом осадков геологи считали поздний миоцен (Dawson, 1961, с. 6). Фауна пищуховых этого местонахождения включала в себя две формы, принадлежавшие новым родам — *Bellatona* и *Alloptox*. К новому роду *Alloptox* был отнесен вид *Ochotona gobiensis*, описанный ранее Ч. Яном (Young, 1932). Вторая форма описана как новый род *Bellatona* и новый вид *B. forsythmajori* Dawson, 1961. Изучение богатого материала позволило Доусону обнаружить значительные вариации в размерах и строении зубов рода *Bellatona*, в частности, в строении рЗ, и установить, что, несмотря на существующую вариативность, весь материал принадлежит одному виду (Dawson, 1961, с. 14). В связи с отсутствием в Азии таксонов раннего миоцена, которых можно было бы отнести к предковым формам рода *Bellatona*, Доусон предположила, что таковым может быть позднеолигоценовый род *Sinolagomys*, представители которого обладают рядом прогрессивных черт в строении зубов. Дальнейшие детальные морфологические исследования позволили ей обнаружить сходство родов *Bellatona* и *Ochoto-*

na, с преобладанием примитивных признаков у первого, и установить, что *Bellatona* принадлежит эволюционной линии, ведущей к формированию рода *Ochotona* (Dawson, 1961, с. 13).

Позднее остатки *B. forsythmajori* были найдены М.Б. Борисоглебской и В.И. Жегалло в Монголии во время совместных работ отрядов Советско-Монгольской палеонтологической и геологической экспедиций в 1970–1972 гг. Они обнаружены в осадках формации Лу детально стратифицированного разреза Улан-Тологой, возраст которого был определен как средний миоцен. Материал был представлен только одним фрагментом нижнечелюстной кости с рЗ-мЗ (Ербаева, 1981).

Новый вид *B. yanghuensis* Zhou, 1988 был описан из раннемиоценового местонахождения Янху в провинции Шанси, Китай (Zhou, 1988). Отмечено, что эта форма в целом близка к *Bellatona forsythmajori* из Тунггура, но отличается от нее рядом примитивных признаков, и происходит она из отложений более раннего возраста, который определен как орлеаний (Orleanian), а возраст номинативной формы — астараций (Astaracian). Автор предположил, что *Bellatona yanghuensis* возможно является предковой формой *B. forsythmajori*.

Остатки пищух рода *Bellatona* были установлены в местонахождениях нижнего миоцена Зай-

санской впадины Казахстана. Изучение богатого материала показало, что они принадлежат новому виду *B. kazakhstanica* Erbajeva, 1988 (Ербаева, 1988, 1994). Этот таксон обладал более примитивными признаками, чем *B. forsythmajori* и *B. yanghuensis*, и является наиболее ранним представителем рода.

Детальные палеонтологические исследования, проведенные З. Чу (Qiu, 1996) в новых местонахождениях (Moergen II, Moergen V, Mandelin Chaba II) района Тунгур позволили выявить богатую фауну пищуховых, в том числе – *Bellatona forsythmajori*. В этих местонахождениях, как и в Тайрум Нор, у *B. forsythmajori* прослежена значительная изменчивость в строении р3 (Qiu, 1996, рис. 72, 73). Сравнительно-морфологический анализ материала позволил автору предположить, что предковой формой *Bellatona* является род *Bohlinotona*.

Новые сведения о находке в Китае формы, близкой к *Bellatona forsythmajori* (*B. cf. B. forsythmajori*) были представлены в работе Ж. Жанг и др. (Zhang et al., 2012). В местонахождении Дамяо (Damiao), Внутренняя Монголия, коллективом исследователей обнаружен богатый материал, представленный преимущественно изолированными зубами. Авторы отмечают значительную вариабельность в строении р3, что позволило им установить в танатоцене Дамяо присутствие представителей трех родов: *Bellatona*, *Bellatonoides* и *Ochotona*. Первый род включает в себя *Bellatona cf. B. forsythmajori*, р3 которого сильно варьирует: имеется р3, сходный с таковым из местонахождения Тайрум Нор (Zhang et al., 2012, рис. 2 А), и дополнительно обнаружен другой р3 с необычным морфотипом, для которого характерна глубокая передненаружная складка, заполненная обильным цементом (Zhang et al., 2012, рис. 2 В, С). Следующий род, *Bellatonoides*, представлен видом *B. eroli* Sen, 2003 (Zhang et al., 2012, рис. 2 D-F), известным из позднего миоцена Турции (Sen, 2003); наконец, третий род, *Ochotona*, судя по размерам зубов, включает в себя два вида – *O. lagreli* Schlosser, 1924 (Zhang et al., 2012, рис. 2 G, H, K) и *O. minor* (Bohlin, 1942) (Zhang et al., 2012, рис. 2 I, J).

Впервые богатый материал, включающий в себя все три вида рода *Bellatona*, был собран участниками Австрийско-Монгольских проектов во время полевых работ с 1995 по 2012 гг. Известны они из девяти местонахождений нижнего и среднего миоцена. Наиболее многочисленны остатки *Bellatona yanghuensis* (пять местонахождений), *B. kazakhstanica* представлен в четырех местонахождениях, и *B. forsythmajori* известен только из одного. Исследования миоценовых пищух из местонахождений Монголии являются целью данной работы.

Детальный сравнительно-морфологический анализ пищуховых трех родов из местонахождения Китая (Qiu, 1996; Zhang et al., 2012), отмеченных выше, позволяет проследить значительные изменения в структуре жевательной поверхности зубов слагающих видов и представить последовательное эволюционное развитие единой линии пищух родов *Bellatona*, *Bellatonoides* и *Ochotona*. Из них наиболее архаичной формой является род *Bellatona*, отдельные представители которого могли постепенно трансформироваться в род *Bellatonoides*. Дальнейшее развитие последнего, очевидно, привело к формированию современного рода *Ochotona*. Это прослеживается на материалах из местонахождения Дамяо, возраст которого 12 млн лет. Здесь в одном танатоцене установлено присутствие *Bellatona cf. B. forsythmajori*, представленного прогрессивной формой рода *Bellatona*, а также вида *Bellatonoides eroli* Sen, который считается промежуточным звеном в линии, ведущей к формированию рода *Ochotona*. В танатоцене присутствует *O. cf. O. lagreli*, для которого характерны типичные признаки рода *Ochotona* – строение р3 и наличие хорошо развитого талона на М2. Находка в танатоцене трех таксонов, вероятно, единой линии позволяет предполагать значительную морфологическую изменчивость при достаточно высокой скорости эволюционного развития этой группы пищуховых на протяжении раннего и среднего миоцена.

Высокая скорость эволюционного развития была обусловлена, вероятно, существованием благоприятных условий для процветания этой группы животных. В начале миоцена, отмечает В.М. Сеницын (1965), наблюдалась общая аридизация климата Евразии, произошло расширение засушливых областей, сформировались разнообразные степи. Это подтверждается исследованиями М. Харцхаузера и др. (Harzhauser et al., 2016, с. 3) в Центральной Азии, где начало миоцена совпало с “новым пульсом аридизации и широким распространением пустынных формаций”. Это было связано с позднеолигоценовым похолоданием, продолжавшимся на протяжении транзитного олигоцен-миоценового интервала и оказавшего существенное влияние на изменение биоты раннего миоцена (Harzhauser et al., 2017).

В начале неогена в составе фауны зайцеобразных Центральной Азии полностью исчезли олигоценовые роды *Desmatolagus* и *Bohlinotona*, сократилось количество представителей зайцевых, и появились новые роды *Amphilagus*, *Alloptox* и *Bellatona*. Из олигоценовых зайцеобразных сохранился лишь род *Sinolagomys*, представленный прогрессивными видами *S. rachygnathus* и *S. ulungurensis*, полностью утратившими корни зубов; они завершили свое существование в конце раннего миоцена. Род *Bellatona* дожил, вероятно, до конца среднего миоцена, т.к. остатки его в

отложениях позднего миоцена не известны. Можно считать вероятным, что *Bellatona* был вытеснен прогрессивными формами родов *Ochotona* и *Ochotonoides*, получившими расцвет в позднем миоцене и населявшими обширную территорию от Китая и Монголии до Казахстана, включительно.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованный палеонтологический материал происходит из отложений свиты Лу, вскрывающихся в ряде миоценовых местонахождений Долины Озер Центральной Монголии (Daxner-Höck et al., 2017). Собран он участниками Австрийско-Монгольской экспедиции в рамках проектов FWF, P-10505-GEO, P-15724-N06 и P-23061-N19 (рук. G. Daxner-Höck) методом промывки породы, содержащей костные остатки, однако редкие экземпляры последних известны из поверхностных сборов. Материал хранится в Венском музее естественной истории (NHMW, Австрия), представлен он фрагментами верхне- и нижнечелюстных костей и изолированными зубами. Типовые экземпляры *Bellatona forsythmajori* Dawson, 1961 из Тайрум Нор, хранящиеся в коллекционном фонде AMNH, были изучены первым автором. Промеры зубов проводились по общепринятым стандартным методикам, даны в мм и приводятся в таблицах. Названия местонахождений, их сокращения и возраст приведены в разделе текста “Материал”. Терминология зубов дана по Н. Лопес-Мартинес (Lopez Martinez, 1989).

Авторы выражают глубокую благодарность Г. Дакснер-Хёк и У. Гёлих (NHMW) за неоценимую помощь и консультации. М. Ербаева благодарит профессоров Р. Тедфорда[†] и Л. Маркуса[†] за предоставленную возможность работать с коллекциями в AMNH. Авторы признательны рецензентам за ценные замечания.

Сокращения, приведенные в тексте и таблицах: ПИН – Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия; AMNH – Американский музей естественной истории, Нью Йорк, США; IVPP – Ин-т палеонтологии и палеоантропологии АН Китая, Пекин, Китай; NHMW – Венский музей естественной истории, Вена, Австрия; P–M – премоляры и моляры верхних зубов; p–m – премоляры и моляры нижних зубов; n – число изученных образцов; m – среднее значение промеров; min, max – минимальное и максимальное значение промеров; sd – стандартное отклонение; L, W – длина и ширина зубов; trig L – длина тригонида; trig W – ширина тригонида; tal L – длина талонида; tal W – ширина талонида; a-loph – антеролоф; hyp – гипострия.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

К Л А С С MAMMALIA

О Т Р Я Д LAGOMORPHA

СЕМЕЙСТВО OCHOTONIDAE THOMAS, 1897

ПОДСЕМЕЙСТВО SINOLAGOMYINAE GUREEV, 1960

Род *Bellatona* Dawson, 1961

Bellatona: Dawson, 1961, с. 8.

Типовой вид – *Bellatona forsythmajori* Dawson, 1961; Китай, Тунггур; вторая половина среднего миоцена (астараций).

Диагноз (по Dawson, 1961, с. 8–9; Ербаева, 1988, с. 58; Zhou, 1988, с. 149). Пищухи мелких и средних размеров, корни на зубах отсутствуют. P2 овальной формы, передняя входящая складка одна или отсутствует. На P3 антеролоф проходит до середины ширины зуба, парафлекса умеренной глубины. На P4–M2 глубина гипострии варьирует, заполнена она цементом; p3 треугольной формы, одна задненаружная входящая складка, глубина которой менее ширины зуба, заполнена цементом. На p4–m2 тригонид незначительно шире талонида; m3 мелкий, овальной формы.

Видовой состав. *B. forsythmajori* Dawson, 1961, Тайрум Нор (Tairum Nor), Тунггур (Tunggur), Китай, вторая половина среднего миоцена; *B. yanghuensis* Zhou, 1988, Янху (Yanghu), Синьчжо (Xinzhou), Шанси (Shanxi), Китай, вторая половина раннего миоцена; *B. kazakhstanica* Erbaeva, 1988, Ашутас, Зайсанская впадина, Казахстан, ранний миоцен.

Bellatona forsythmajori Dawson, 1961

Bellatona forsythmajori: Dawson, 1961, с. 8, рис. 3–7; Ербаева, 1988, с. 58, рис. 13–10.

Bellatona cf. *forseythmajori*: Erbaeva, Daxner-Höck, 2014, с. 239.

Голотип – AMNH, № 26770, фрагмент правой нижнечелюстной кости с p3-m1; Китай, Тунггур, Тайрум Нор; вторая половина среднего миоцена.

Описание (рис. 1). Пищухи средних размеров, P2 овальной формы с одной передней входящей складкой, заполненной небольшим количеством цемента. На P3 (рис. 1, а) антеролоф доходит до середины ширины зуба; парафлекса начинается и заканчивается на уровне 1/3 ширины зуба; гипострия короткая, заполнена небольшим количеством цемента. Наружные края зуба слабо заостренные, внутренний – выпрямленный. Эмаль хорошо развита на переднем и внутреннем краях зуба. На P4–M2 гипострия глубокая, на P4 (рис. 1, б) достигает 2/3 ширины зуба, на M1 и M2 она проходит практически до наружного края зуба. На заднем крае M2 у экз. из Тайрум Нор (№ 26242; Dawson, 1961, рис. 3) имеется небольшой выступ – слабо развитый талон. По-

следний достаточно хорошо развит у экз. из Мёрген V (Qiu, 1996, рис. 72 E).

Зуб р3 имеет треугольные очертания со слабо заостренной вершиной; одна задне-наружная входящая складка, заполненная цементом, достигает менее ширины зуба (рис. 1, в). Тригонид с выпрямленным наружным краем, талонид слабо заостренный. Внутренний край р3 слабо закругленный. Эмаль развита по всему периметру зуба неравномерно, иногда отсутствует на задне-внутреннем крае. Тригониды и талониды р4–m2 (рис. 1, з) соединены цементом, тригонид несколько шире талонида.

Размеры. См. табл. 1.

Сравнение. По размерам и строению р3 *B. forsythmajori* из Долины Озер сходна с типовым материалом из Тайрум Нор, зуб треугольной формы с заостренной вершиной. Однако, они незначительно различаются: р3 пищухи из Монголии треугольной формы с заостренной вершиной, тригонид его с выпрямленным наружным краем. У формы из Тайрум Нор у некоторых экземпляров (AMNH №№ 26236, 26762) на внешней стороне тригониды р3 имеется слабая выемка, у отдельных особей эта выемка углубляется и появляется дополнительная передне-наружная складка без цемента (AMNH № 26765) или с цементом (AMNH № 26766). Сходный тип строения р3 прослежен у *B. cf. B. forsythmajori* из местонахождения Дамяо (Damiao), Уланьхуа (Wulanhua), Внутренняя Монголия, Китай (Zhang et al., 2012, рис. 2 А) и у экземпляров р3 *B. forsythmajori* из среднемиоценовых местонахождений Мёрген II и Мёрген V, расположенных в бассейне Тунггур (Qiu, 1996, рис. 72 F, H). Кроме того, в местонахождениях Мёрген II и Мёрген V встречается р3, тригонид которого имеет выпрямленный внешний край, как у *B. forsythmajori* из Монголии (Qiu, 1996, рис. 2 G, J). Значительная вариабельность в строении р3 прослежена у пищух из Мёрген II и Мёрген V, а также местонахождения Дамяо; на передне-внутреннем крае р3 некоторых особей появляется дополнительное небольшое углубление без цемента (Qiu, 1996, рис. 72 H; Zhang et al., 2012, рис. 2 А). В дальнейшем происходит усложнение этого зуба, передне-наружная складка р3 становится очень глубокой и включает большое количество цемента, что прослежено у *B. cf. B. forsythmajori* (Zhang et al., 2012, рис. 2 B, C). Возможно, отдельные особи с таким морфотипом р3 представляют собой базальную форму зарождающегося нового вида.

B. forsythmajori из Долины Озер близок по размеру к *B. kazakhstanica*, однако, в среднем этот вид несколько мельче последнего и отличается строением р3, имеющего заостренную вершину, у казахстанской формы этот зуб крупнее и имеет закругленный передний край. От *B. yanghuensis*

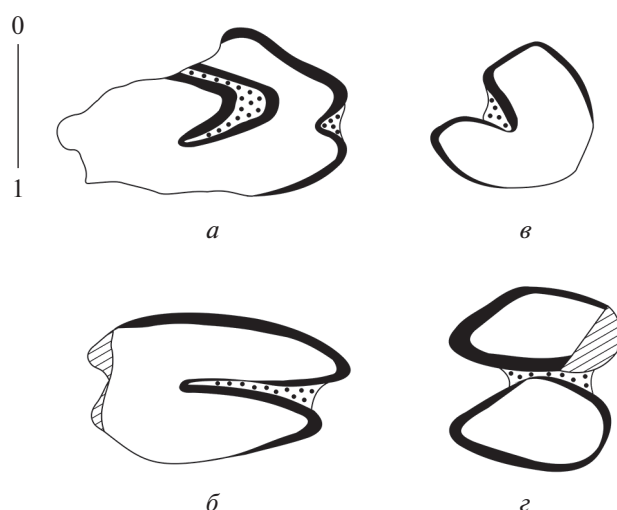


Рис. 1. *Bellatona forsythmajori* Dawson, 1961, зубы, вид со стороны жевательной поверхности: а – правый P3 (NHMW 2013/0378/0003); б – правый P4 (NHMW 2013/0378/0006); в – левый р3 (NHMW 2013/0378/0002); з – левый р4 (NHMW 2013/0378/0004); Улан-Толгой (UTO-A/6).

отличается более крупными размерами и заостренным передним краем р3.

Распространение. Центральная Монголия, Долина Озер, свита Лу; средний миоцен, зона D 1/2 (Улан Толгой – UTO-A/6) (Daxner-Höck et al., 2017); Улан Тологой (Ербаева, 1981). Китай, свита Тунггур, Тайрум Нор, Мёрген II, Мёрген V и Манделин Чаба II, Дамяо, Уланьхуа, Сыцзыван, Ци (Siziwang, Qi); средний миоцен (Dawson, 1961; Qiu, 1996; Zhang et al., 2012).

Материал. Улан Толгой (UTO-A/6): 1 P3 (NHMW 2013/0378/0003), 2 P4 (NHMW 2013/0378/0006-0007), 2 M1 (NHMW 2013/0378/0008-0009), 2 р3 (NHMW 2013/0378/0001-0002), 1 р4 (NHMW 2013/0378/0004), 1 m2 (NHMW 2013/0378/0005),

Таблица 1. Промеры зубов *Bellatona forsythmajori* Dawson

	Длина			Ширина	
	min-max	m	n	min-max	m
P3		1.5	1		2.75
P4	1.4–1.5	1.45	2		2.25
M1	1.25–1.4	1.32	2	2.1–2.25	2.17
р3	1.25–1.35	1.3	2	1.5–1.6	1.55
р4		1.6	1	trig.	1.6
				tal.	1.5
m2		1.65	1	trig.	1.75
				tal.	1.65
m3		1.0	1		1.1

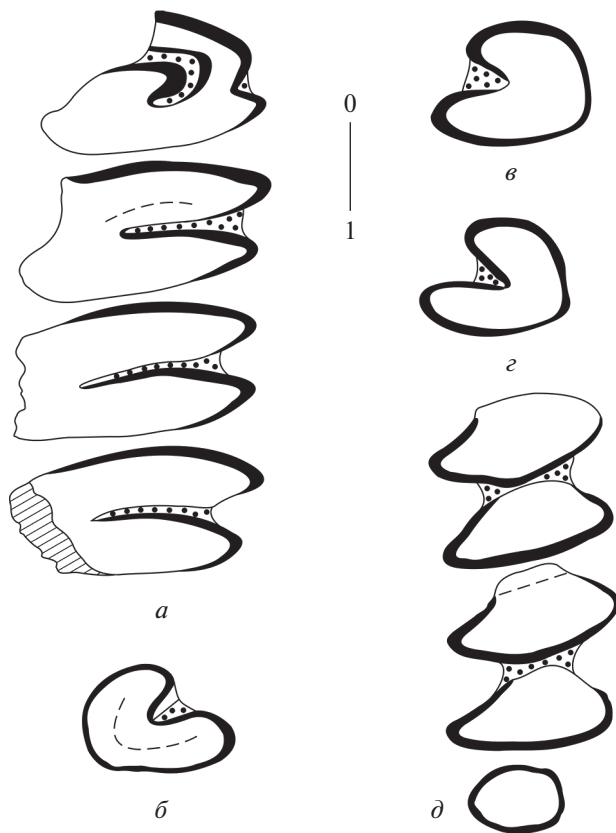


Рис. 2. *Bellatona kazakhstanica* Erbajeva, 1988, зубы, вид со стороны жевательной поверхности: *a* – правый P3–M2 (NHMW 2011/0188/0007); *б* – правый p3 (NHMW 2011/0188/0011); *в* – левый p3 (NHMW 2011/0188/0003); *г* – левый p3 (NHMW 2011/0188/0004); *д* – левый m1–m3 (NHMW 2011/0188/0014); Унхэлыцэг (UNCH-A/3).

Таблица 2. Промеры верхних зубов *Bellatona kazakhstanica* Erbajeva

	Промеры	n	m	min	max	sd
1	P3-M2	1	7.2			
2	P3-M1	2	5.25	5.0	5.5	0.354
3	P3-P4	2	3.4	3.2	3.6	0.283
4	P2 L	1	0.6			
5	P2 W	1	1.0			
6	P3 L	5	1.56	1.5	1.65	0.082
7	P3 W	5	2.44	2.0	2.8	0.365
8	P3 a-loph	5	1.45	1.25	1.75	0.226
9	P4 L	2	1.75	1.5	2.0	0.354
10	P4 W	2	3.0			
11	P4 hyp	2	1.95	1.6	2.3	0.495
12	M1 L	5	1.49	1.35	1.85	0.21
13	M1 W	5	2.59	2.25	3.25	0.46
14	M1 hyp	5	1.72	1.4	2.0	0.23
15	M2 L	3	1.42	1.15	1.6	0.236
16	M2 W	3	2.53	2.0	3.0	0.503
17	M2 hyp	3	1.65	1.45	1.9	0.229

1 m3 (NHMW 2013/0378/0016); 1 p3-m3 (ПИН № 3218/22).

***Bellatona kazakhstanica* Ербаева, 1988**

Bellatona kazakhstanica: Ербаева, 1988, с. 60, рис. 16-1, 2.

Bellatona cf. kazakhstanica: Erbajeva, Daxner-Höck, 2014, с. 238, рис. 16-1, 2.

Голо тип – ПИН, № 3462/46, фрагмент левой верхнечелюстной кости с P3–M2; Казахстан, Аштутас; ранний миоцен, акжарская свита.

О п и с а н и е (рис. 2). Пищуха средних размеров; P2 овальной формы с одной передней входящей складкой. На P3 (рис. 2, *a*) гипострия мелкая, заполнена небольшим количеством цемента; парафлекса умеренной глубины, начинается и заканчивается на уровне середины ширины зуба; длина антеролофа немного превышает половину ширины зуба; протокон и гипокон равной величины. На P4–M2 (рис. 2, *a*) глубина гипострии варьирует: на P4 проходит до середины ширины зуба, на M1 и M2 гипострия немного глубже, заполнена цементом. Задний край M2 гладкий. На всех верхних зубах эмаль развита на переднем и внутреннем краях зубов.

На p3 (рис. 2, *б–г*) одна передненааружная входящая складка, заполнена цементом. Зуб имеет закругленные гладкие края, эмаль развита по всему периметру зуба. Тригонид и талонид p4–m2 соединены цементом, эмаль отсутствует только на переднем крае конидов (рис. 2, *д*); m3 овально-округлой формы, эмаль развита по всему периметру зуба (рис. 2, *д*).

Р а з м е р ы. См. табл. 2, 3.

С р а в н е н и е. По размерам *B. kazakhstanica* из Монголии близка к материалу из Казахстана, однако, у нее в среднем p3 незначительно крупнее, а P3 чуть мельче. От *B. forsythmajori* отличается несколько большими размерами зубов и закругленными краями p3. От совместно встречающегося вида *B. yanghuensis* рассматриваемая форма отличается более крупными размерами, строением p3, наличием передней входящей складки на P2 и несколько меньшей глубиной гипострии на P4–M2.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Центральная Монголия, Долина Озер, свита Лу, ранний миоцен, зона D (Унхэлыцэг, UNCH-A/3; Хотулиин Тээг, НТЕ*, НТЕ-005, НТЕ-12/7) (Daxner-Höck et al., 2017); Казахстан, Зайсанская впадина, ранний миоцен (Ербаева, 1988, 1994).

М а т е р и а л. Унхэлыцэг, UNCH-A/3: 1 P2-M2 (NHMW 2013/0188/0007), 4 P3 (NHMW 2013/0188/0001, /0005, /0008, /0009), 2 M1 (NHMW 2013/0188/0002, /0010), 1 m1-m3 (NHMW 2013/0188/0014), 4 p3 (NHMW 2013/0188/0003, /0004, /0006, /0011), 2 m2 (NHMW 2013/0188/0012, /0013); Хотулиин Тээг, НТЕ*: 1 P3-M2 (NHMW 2013/0237/0001), 1 p4-m3 (NHMW 2013/0237/0002);

НТЕ-005: 1 M1 (NHMW 2013/0377/0001), 1 M2 (NHMW 2013/0377/0002); НТЕ-12/7: 3 M1 (NHMW 2013/0393/0001-0003).

Bellatona yanghuensis Zhou, 1988

Bellatona yanghuensis: Zhou, 1988, с. 140–142, рис. 1–4; Erbajeva, Daxner-Höck, с. 239, рис. 17-1, 2.

Г о л о т и п – IVPP, № V5247, фрагменты левой верхнечелюстной кости с P2–M2 и левой нижнечелюстной кости с p3–m3; Китай, Шанси, Синьчжо; средний миоцен.

О п и с а н и е (рис. 3, 4). Пищуха мелких размеров. P2 овальной формы, входящие складки на переднем крае зуба отсутствуют. На P3 антеролоф короткий, меньше половины ширины зуба, гипострия мелкая, заполнена небольшим количеством цемента (рис. 3, а). На верхних зубах глубина гипострии варьирует: на P4 немного превышает ширину зуба, на M1 достигает 2/3 ширины зуба (рис. 3, а), а на M2 проходит до наружного края зуба. Наружные края зубов выпрямленные, внутренние заостренные; задний край M2 гладкий. Эмаль развита на передней и внутренней сторонах зубов и отсутствует на наружной и задней сторонах.

Нижнечелюстная кость сравнительно массивная и высокая, резец проходит до уровня талони-

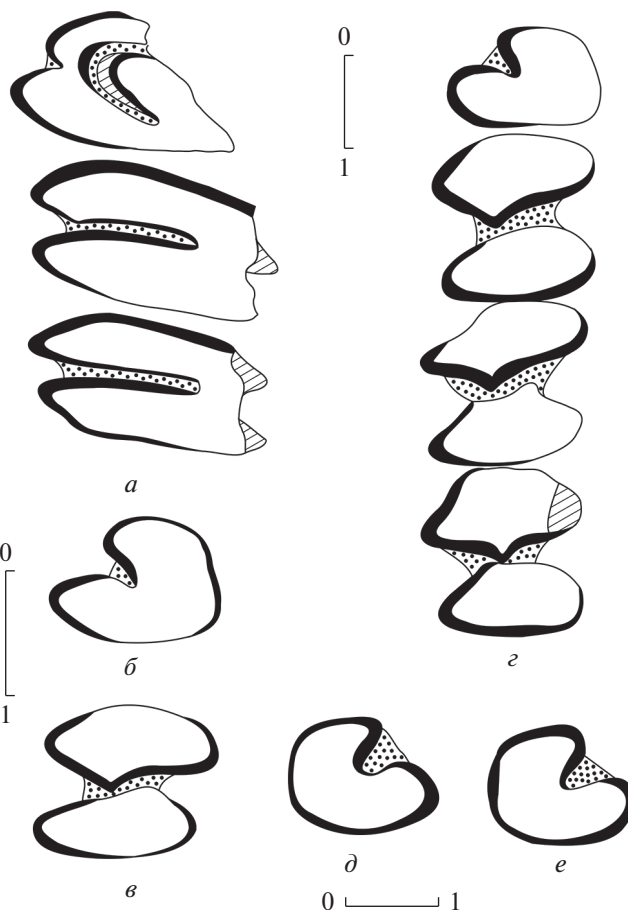


Рис. 3. *Bellatona yanghuensis* Zhou, 1988, зубы, вид со стороны жевательной поверхности: а – левый P3–M1 (NHMW 2011/0189/0001); б – левый p3 (NHMW 2013/0381/0001); в – левый p4 (NHMW 2013/0381/0002); г – левый p3–m2 (NHMW 2011/0189/0008); д – правый p3 (NHMW 2011/0189/0006); е – правый p3 (NHMW 2011/0189/0006); а, г–е – Унхэльецг (UNCH-A/3), б, в – Олон Овооны Хурэм (ODO-B/1).

Таблица 3. Промеры нижних зубов *Bellatona kazakhstanica* Erbajeva

	Промеры	n	m	min	max	sd
1	p4-m2	1	5.6			
2	p3 L	3	1.4	1.35	1.45	0.05
3	p3 W	3	1.85	1.75	1.9	0.087
4	p4 L	1	1.75			
5	trig L	1	0.85			
6	trig W	1	2.0			
7	tal L	1	0.9			
8	tal W	1	1.65			
9	m1 L	2	2.0	2.0	2.0	
10	trig L	2	1.0	1.0	1.0	
11	trig W	2	1.95	1.9	2.0	
12	tal L	2	0.95	0.9	1.0	
13	tal W	2	1.87	1.75	2.0	
14	m2 L	4	2.05	2.0	2.2	0.1
15	trig L	4	1.05	1.0	1.1	0.05
16	trig W	4	1.8	1.6	1.9	0.126
17	tal L	4	0.9	0.8	1.0	0.082
18	tal W	4	1.7	1.5	1.9	0.165
19	m3 L	2	0.8	0.7	0.9	
20	m3 W	2	0.8	0.7	0.9	

да m1, образуя выпуклость на внутренней стороне челюсти и утолщение на внешней стороне под p4. Переднее ментальное отверстие расположено перед p3 на середине высоты челюсти, второе – под m1.

На p3 одна передненааружная складка, заполненная цементом (рис. 3, б–е; 4, а, б). Передний край зуба варьирует от слабовыпуклого к выпрямленному; эмаль развита по периметру зуба, кроме заднего края. На p4–m2 (рис. 3, г; 4, а, б) тригонид немного длиннее и шире талонида, m3 состоит из одного сравнительно крупного конида овально-округлой формы.

Размеры. См. табл. 4, 5.

Сравнение. *B. yanghuensis* отличается от известных видов более мелкими размерами, отсутствием передней складки на P2, а от *B. forsythmajogi* также отсутствием дополнительных входя-

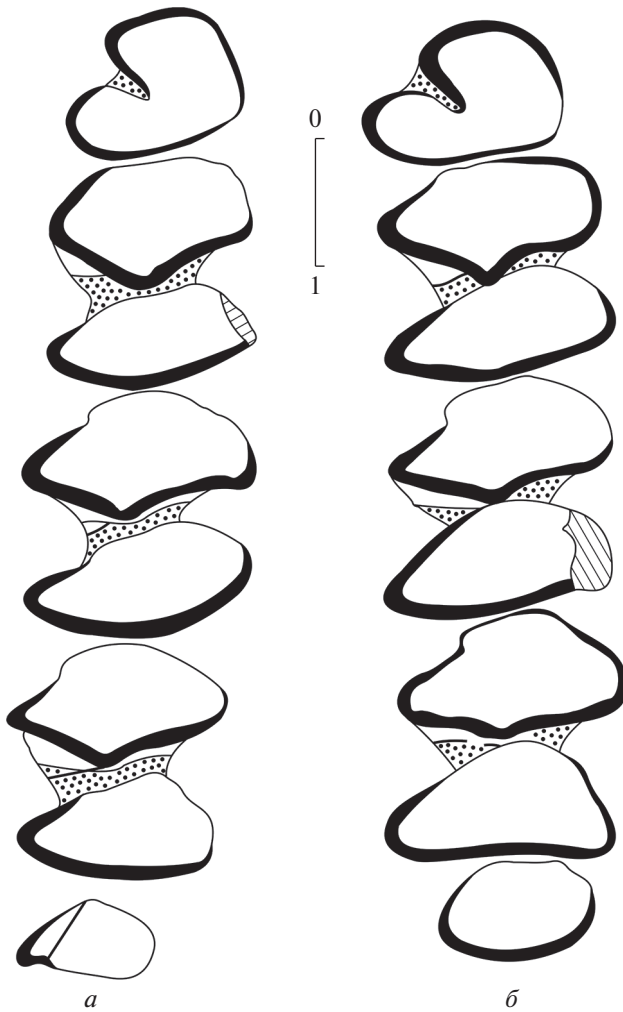


Рис. 4. *Bellatona yanghuensis* Zhou, 1988, зубы, вид со стороны жевательной поверхности: а – левый р3–м3 (NHMW 2011/0190/0001); б – левый р3–м3 (NHMW 2011/0190/0002); Бугат.

ших складок на р3 и дополнительного выступа (талона) на М2.

Распространение. Центральная Монголия, Долина Озер, свита Лу, ранний миоцен, зона D (Унхэльдэг, UNCH-A/3; Хотулиин Тээг, НТЕ-001, НТЕ-003, НТЕ-008), зона D1/1 (Олон Овооны Хурэм, ODO-B/1) (Дахнер-Höck et al., 2017); Ара Хангайский аймак, Бугат; Китай, Шанси, Синьчжо, ранний миоцен (Zhou, 1988).

Материал. Долина Озер, Унхэльдэг, UNCH-A/3: 1 P3-M1 (NHMW 2011/0189/0001), 1 P3-P4 (NHMW 2011/0189/0009), 1 P4 (NHMW 2011/0189/0013), 12 M1 (NHMW 2011/0189/0003, /0007, /0010, /0014-0016, /0018-0024), 5 M2 (NHMW 2011/0189/0011, /0017, /0025-0028), 1 p3-m2 (NHMW 2011/0189/0008), 1 p4-m2 (NHMW 2011/0189/0012), 3 p3 (NHMW 2011/0189/0002, /0005, /0006), 1 m2 (NHMW 2011/0189/0004); Хо-

тулин Тээг, НТЕ-001: 1 P3 (NHMW 2018/0220/0001); НТЕ-003: 1 p3 (NHMW 2018/0222/0001); 1 p4 (NHMW 2018/0222/0002); 1 M2 (NHMW 2018/0222/0003); НТЕ-008: 1 M1 (NHMW 2019/0112/0003), 1 M2 (NHMW 2019/0112/0004, /0005); 1 p4 (NHMW 2019/0112/0006); Олон Овооны Хурэм, ODO-B/1: 1 p3 (NHMW 2013/0381/0001); 1 p4 (NHMW 2018/0381/0002); 1 M1 (NHMW 2013/0381/0003); Бугат: 2 p3-m3 (NHMW 2011/0190/0001, /0002), 1 p3-m2 (NHMW 2011/0190/0003), 1 p4-m2 (NHMW 2011/0190/0004), 1 m2 (NHMW 2011/0190/0005); 1 m1-m2 (NHMW 2011/0190/0006).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительно-морфологический анализ рассмотренных таксонов позволяет проследить эволюционное развитие рода *Bellatona*. Доусон, несомненно, была права, предположив, что род *Sinologomys* с его прогрессивными чертами в строении зубов может быть в основании линии рода *Bellatona*. Так, из имеющихся видов рода *Sinologomys* наибольшее сходство с *Bellatona* обнаруживает вид *S. badamae* Erbaeva (Erbaeva et al., 2017). Для него характерно удлинение тригонида р3, имеющего закругленные края, сходное с таковым у *Bellatona kazakhstanica*. У *Sinologomys pachygnathus* Li et Qiu, 1980 парафлекса P3 намного глубже, в отличие от других видов синолагомиса, что сближает этот вид с *Bellatona*.

В связи с прогрессивным похолоданием климата, усилением аридизации в растительном по-

Таблица 4. Промеры верхних зубов *Bellatona yanghuensis* Zhou

	Промеры	n	m	min	max	sd
1	P3-M1	1	3.8			
2	P3-P4	4	2.88	2.45	3.7	0.620
3	P2 L	2	0.65	0.55	0.75	0.141
4	P2 W	2	1.2			
5	P3 L	4	1.38	1.1	1.8	0.295
6	P3 W	4	2.52	2.0	3.25	0.703
7	P3a-lor	4	1.25	0.9	1.8	0.404
8	P4 L	6	1.39	1.2	1.8	0.225
9	P4 W	6	2.73	2.25	3.8	0.640
10	P4 hyp	6	1.65	1.35	2.6	0.475
11	M1 L	14	1.3	1.0	1.5	0.160
12	M1 W	14	2.3	1.9	3.15	0.373
13	M1 hyp	14	1.42	1.15	1.7	0.214
14	M2 L	10	1.25	1.1	1.5	0.104
15	M2 W	10	2.17	2.0	2.75	0.337
16	M2 hyp	10	1.59	1.5	1.7	0.074

Таблица 5. Промеры нижних зубов *Bellatona yanghuensis* Zhou

	Промеры	n	m	min	max	sd
1	p3-m3	2	7.5	7.3	7.7	0.283
2	p3-m2	4	6.55	5.8	7.1	0.557
3	p3-m1	4	4.7	4.25	5.1	0.371
4	p3-p4	4	2.9	2.75	3.1	0.165
5	p4-m2	4	5.3	4.8	5.6	0.297
6	p4-m1	6	3.7	3.2	4.5	0.451
7	p3 L	6	1.0	0.85	1.1	0.111
8	p3 W	6	1.4	1.25	1.5	0.174
9	p4 L	8	1.68	1.4	1.8	0.133
10	trig L	8	0.9	0.65	1.0	0.12
11	trig W	8	1.67	1.55	1.7	0.08
12	tal L	8	0.77	0.6	0.9	0.143
13	tal W	8	1.59	1.35	1.75	0.146
14	m1 L	8	1.77	1.55	1.95	0.06
15	trig L	8	0.92	0.85	1.0	0.078
16	trig W	8	1.7	1.55	1.75	0.068
17	tal L	8	0.8	0.7	0.85	0.132
18	tal W	8	1.65	1.5	1.8	0.14
19	m2 L	8	1.84	1.65	2.0	0.074
20	trig L	8	0.96	0.85	1.05	0.1
21	trig W	8	1.67	1.5	1.8	0.08
22	tal L	7	0.86	0.75	1.0	0.178
23	tal W	7	1.62	1.4	1.8	0.058
24	m3 L	3	0.68	0.65	0.75	0.153
25	m3 W	3	0.96	0.8	1.1	0.153

крове увеличилась доля ксерофитов, которые становятся преобладающими в рационе пищуховых. Переход к питанию жесткой растительностью отразился на строении зубной системы этой группы. Сглаженные боковые края зубов становятся более угловатыми, что приводит к существенным изменениям в строении жевательной поверхности зубов. Так, р3 *Bellatona yanghuensis* (рис. 3, 4) и *B. kazakhstanica* (рис. 2) имеют выпрямленный и закругленный передние края, у *B. forsythmajori* — заостренный; позднее на внешнем крае тригонидов зуба появляются углубления от мелких до глубоких и дополнительные углубления на передневнутреннем крае р3. Постепенно увеличивается ширина талонида нижних зубов, появляются небольшие вырезки на передненаружном крае тригонидов m1 и m2 (рис. 4). На верхних зубах увеличивается глубина гипострии. Все это отражает приспособление к настиганию и нарезанию растительной пищи острыми эмалевыми краями коронок зубов и способствует увеличению площади жевательной поверхности, в связи с

переходом к питанию ксерофитной растительностью. Эти морфологические изменения прослежены в линии рода *Bellatona*. В его составе наиболее архаичный вид *B. kazakhstanica* обладает сглаженными краями зубов, гипострии на верхних зубах проходят до середины ширины зуба. В дальнейшем происходит увеличение глубины гипострии, наблюдается тенденция к выпрямлению переднего края р3, появление вырезок на передненаружном крае тригонидов m1 и m2, что характерно для *B. yanghuensis*. Среднемиоценовый вид *B. forsythmajori*, обильно представленный в ряде местонахождений Китая, демонстрирует многочисленные прогрессивные черты, такие как значительное углубление гипострии на верхних зубах, появление зачатков талона на M2 и большая вариабельность в строении р3. Появление дополнительных углублений различной величины, как на наружном, так и на внутреннем крае р3 в дальнейшем привели к формированию рода *Bellatona*, отдельные морфотаксоны которого становятся, возможно, предковыми формами рода *Ochotona*.

Присутствие *Bellatona forsythmajori*, *B. yanghuensis* и *B. kazakhstanica* в фаунистических сообществах Долины Озер позволяет коррелировать одновозрастные фауны и природную среду Центральной Монголии с таковыми Казахстана и Китая.

* * *

Исследования выполнены в рамках государственного задания ГИН СО РАН по проекту IX.127.1.5. “Динамика биогеоценозов...”, № Гос. рег. АААА-А16-116121550056-9 и, частично, проекта РФФИ, № 20-05-00163.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ербаева М.А.* Миоценовые пищухи Монголии // Ископаемые позвоночные Монголии. М.: Наука, 1981. С. 86–95 (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 15).
- Ербаева М.А.* Пищухи кайнозоя (таксономия, систематика, филогения). М.: Наука, 1988. 224 с.
- Ербаева М.А.* Стратиграфическое распространение зайцеобразных (*Lagomorpha*, *Mammalia*) в третичных отложениях Зайсанской впадины (Восточный Казахстан) // Палеотериология / Ред. Соколов В.Е. М.: Наука, 1994. С. 65–78.
- Синицын В.М.* Древние климаты Евразии. Ч. 1. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. 167 с.
- Dawson M.R.* On two ochotonids (*Mammalia*, *Lagomorpha*) from the Later Tertiary of Inner Mongolia // *Amer. Museum Novit.* 1961. № 2061. 15 p.
- Daxner-Höck G., Badamgarav D., Barsbold R. et al.* Oligocene stratigraphy across the Eocene and Miocene boundaries in the Valley of Lakes (Mongolia) // *The Valley of Lakes in Mongolia, a key area of Cenozoic mammal evolution and*

- stratigraphy / Eds. Daxner-Höck G., Göhlich U.B. *Palaeodiv. and Palaeoenviron.* 2017. V. 97. № 1. P. 111–218. <https://doi.org/10.1007/s12549-016-0257-9>
- Erbajeva M.A., Bayarmaa B., Daxner-Höck G., Flynn L.J.* Occurrences of *Sinolagomys* (Lagomorpha) from the Valley of Lakes (Mongolia) // *The Valley of Lakes in Mongolia, a key area of Cenozoic mammal evolution and stratigraphy* / Eds. Daxner-Höck G., Göhlich U.B. *Palaeodiv. and Palaeoenviron.* 2017. V. 97. № 1. P. 11–24.
- Erbajeva M.A., Daxner-Höck G.* The most prominent Lagomorpha from the Oligocene and Early Miocene of Mongolia // *Ann. Naturhist. Museum Wien, Ser. A.* 2014. Bd 116. P. 215–245.
- Harzhauser M., Daxner-Höck G., Erbajeva M. et al.* Oligocene and early Miocene mammal biostratigraphy of the Valley of Lakes in Mongolia // *The Valley of Lakes in Mongolia, a key area of Cenozoic mammal evolution and stratigraphy* / Eds. Daxner-Höck G., Göhlich U.B. *Palaeodiv. and Palaeoenviron.* 2017. V. 97. № 1. P. 219–231.
- Harzhauser M., Daxner-Höck G., Lopez-Guerro P. et al.* Stepwise onset of the icehouse world and its impact on Oligo-Miocene Central Asian mammals // *Sci. Reports.* 2016. 6:36169. <https://doi.org/10.1038/srep36169>
- Lopez Martinez N.* Revision sistemática y biostratigráfica de los Lagomorpha (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de España // *Mem. Museo Paleontol. Univ. Zaragoza.* 1989. № 3(3). P. 1–350.
- Qiu Z.D.* Middle Miocene micromammalian fauna from Tunggur, Nei Mongol. Beijing: Sci. Press, 1996. P. 1–213 (in Chinese).
- Sen S.* Lagomorpha // *Geology and paleontology of the Miocene Sinap formation, Turkey.* N.Y.: Columbia Univ. Press, 2003. P. 163–178.
- Young C.C.* On a new ochotonid from north Suiyuan // *Bull. Geol. Soc. China.* 1932. V. 11. P. 255–258.
- Zhang Z.Q., Kaakinen A., Wang L.H. et al.* Middle Miocene ochotonids (Ochotonidae, Lagomorpha) from Damiao Pliopeteticid locality // *Vertebr. Palasiat.* 2012. V. 50. № 3. P. 281–292.
- Zhou X.* Miocene ochotonid (Mammalia, Lagomorpha) from Xinzhou, Shanxi // *Vertebr. Palasiat.* 1988. V. 26. № 2. P. 139–148.

Miocene Ochotonids of the Genus *Bellatona* (Lagomorpha, Mammalia) from Mongolia

M. A. Erbajeva¹, B. Bayarmaa²

¹*Geological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, Russia*

²*Institute of Paleontology, Mongolian Academy of Sciences, Ulaanbaatar, Mongolia*

New data on the early and middle Miocene ochotonids of the genus *Bellatona* from the Valley of Lakes, Central Mongolia is based on the rich materials collected by team of the joint Austrian-Mongolian expeditions from the bed of Loo Formation. Three taxa: *B. forsythmajori* Dawson, 1961, *B. yanghuensis* Zhou, 1988, *B. kazakhstanica* Erbajeva, 1988 were discovered in the Mongolian fauna. The morphological analysis and the descriptions of taxa, comparison with known nominative species and their stratigraphic and geographical distributions are presented.

Keywords: Lagomorpha, Ochotonidae, *Bellatona*, Miocene, Valley of Lakes, Central Mongolia, Asia