

УДК 569.325:551.782.11

ОБЗОР ПИЩУХ РОДА ALLOPTOX (LAGOMORPHA, OCHOTONIDAE) ДОЛИНЫ ОЗЕР, ЦЕНТРАЛЬНАЯ МОНГОЛИЯ, С ОПИСАНИЕМ НОВОГО ВИДА

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

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

^бИнститут палеонтологии Монгольской академии наук, Улан-Батор, Монголия

*e-mail: erbajeva@ginst.ru

Поступила в редакцию 03.07.2020 г.

После доработки 25.08.2020 г.

Принята к публикации 27.08.2020 г.

Приводится обзор миоценовых пищух из рода *Alloptox* и описание *A. gobiensis* (Young) и *A. gudrunae* sp. nov. из местонахождений Долины Озер, Центральная Монголия. Новый вид относится к раннему миоцену, отличается от всех известных таксонов рода примитивным строением р3 и более мелкими размерами. Новая находка позволяет дополнить видовой состав рода *Alloptox* и проследить изменения в эволюционном ряду этой группы.

Ключевые слова: Lagomorpha, Ochotonidae, Alloptox, миоцен, Монголия, Центральная Азия

DOI: 10.31857/S0031031X21020045

ВВЕДЕНИЕ

Для миоценовой фауны млекопитающих Центральной Азии характерно значительное число таксонов зайцеобразных, представленных родами *Sinolagomys*, *Amphilagus*, *Bellatona*, *Bellatonoides*, *Alloptox*, *Ochotonoma*, *Ochotonoides* и *Ochotona*. Наибольшее разнообразие таксонов выявлено в составе рода *Alloptox*, ареал которого простирался в Евразии от Китая и Японии на востоке до Турции, Венгрии и Греции на западе. Представители этого рода многочисленны в местонахождениях Китая, Монголии, Казахстана и Турции, известны также в Японии, Греции, Венгрии, единичные остатки отмечены в Ливии (Boule et al., 1928; Young, 1932; Dawson, 1961; Ünay, Sen, 1976; Li, 1978; Qiu, Wang, 1981; Ербаева, 1981, 1988, 1994; Sen, 1990; Wu et al., 1991; Wu, 1995; Koliadimou, 1996; Qiu, 1996; Liu, Zheng, 1997; Sen et al., 1998; Ербаева, Тютюкова, 1998–1999; S. Wu, 2003; Wessels et al., 2003; Koufos, 2006; Erbajeva, 2007; Angelone, Hir, 2012; Tomida, 2012).

Впервые миоценовая пищуха *Ochotona gobiensis* Young, 1932 была описана из верхнетретичных отложений котловины Тунггур, Внутренняя Монголия (Китай) без указания местонахождения (Young, 1932). Позднее М. Кредой (Kretzoi, 1941) дал для *Ochotona gobiensis* новое родовое название *Metochotona* без описания признаков рода, что считается *nomen nudum*. На основе исследования новых материалов, собранных Цен-

тральноазиатской экспедицией Американского музея естественной истории на местонахождении Тайрум Нор провинции Тунггур, Внутренняя Монголия, М. Доусон ввела для *Ochotona gobiensis* новое родовое название *Alloptox* (Dawson, 1961) и определила новые сборы пищух из Тунггура как “*Alloptox* near *Alloptox gobiensis*”. Эта форма отличалась от номинативного вида несколько большими размерами. А.А. Гуреев (1964) отнес *Ochotona gobiensis* к роду *Paludotona* на основе сходства структуры жевательной поверхности зубов этого вида и *P. etruscia* Dawson, 1959, известного из миоценовых отложений Италии. Ископаемые остатки, найденные в местонахождении Чандир 2 в Турции, были отнесены к виду *Alloptox* cf. *gobiensis* (Becker-Platen et al., 1975). Дальнейшие детальные исследования этой формы позволили выделить новый вид *A. anatoliensis* Ünay et Sen, 1976 (Ünay, Sen, 1976). Позднее более богатый материал был обнаружен в местонахождении Пазалар (средний миоцен Турции; Sen, 1990) и в Греции (Koliadimou, 1996; Vasileiadou, Koufos, 2005). В среднем миоцене *Alloptox* достиг ареала рода, где он был представлен видом *A. katinka* (Angelone, Hir, 2012). По размеру этот венгерский вид близок к *A. anatoliensis* из Турции, однако отличается строением зубов. *Alloptox* sp., близкий к турецкому виду, отмечен в Ливии (Wessels et al., 2003).

Наибольшее разнообразие представителей рода *Alloptox* установлено в Китае. В раннем миоцене существовали виды *A. sichongensis* Wu, 1995, известный из двух местонахождений округа Сыхун (Sihong) провинции Цзянсу, и *A. xichuanensis* Liu et Zheng, 1997 из провинции Хэнань. Более разнообразны и многочисленны таксоны пищуховых среднего миоцена. Различаются они не только морфологически, но и размерами. Самый крупный вид *A. gobiensis* известен из многочисленных местонахождений Китая (Young, 1932; Dawson, 1961; Wu et al., 1991; Qiu, 1996; Wu, 2003), средних размеров *A. chinghaiensis* Qiu, Li et Wang (Qiu et al., 1981) — из местонахождения Гицзя (Gijia) и мелкий вид *A. minor* Li, 1978 (Li, 1978) из Леншуйго (Lengshuigou).

Ископаемые остатки пищух рода *Alloptox* известны далеко за пределами Китая. Наиболее обильным и широко распространенным видом был *A. gobiensis*, ареал которого охватывал обширную территорию Китая, Монголии и Казахстана (Wu et al., 1991; Ербаева, 1981, 1988, 1994; Ербаева, Тютюкова, 1998–1999). Другие виды, вероятно, были эндемиками Китая; они имели лишь локальное распространение в регионе. В составе фауны поздних этапов раннего миоцена Японии обнаружена своеобразная форма (Tomida, 2012), которая отнесена к особому подроду и виду *Alloptox (Mizuhoptox) japonicus* Tomida, 2012.

Богатый материал по миоценовым пищухам, собранный в последние десятилетия в местонахождениях Долины Озер в Центральной Монголии, описан в настоящей статье. Фауна включает в себя два вида рода *Alloptox* — *A. gobiensis* и новый вид *A. gudrunae* sp. nov.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованный материал собран участниками Австрийско-Монгольской экспедиции в рамках проектов Австрийского Научного Фонда P-10505-GEO, P-15724-N06 и P-23061-N19 (рук. Г. Дакснер-Хёк) методом промывки осадков, включавших костные остатки; отдельные экземпляры также получены из поверхностных сборов. Происходят они из отложений нижнего миоцена (зоны D, D1/1, D1/2) Долины Озер, вскрывающихся в разрезах Улан Тологой (УТО-А/5), Ло (Лох-А/4), Унхэльцэг (УНХ-А/4) и Олон Овооны Хурэм в Центральной Монголии (ODO-B/1) (Höck et al., 1999; Daxner-Höck, Badamgarav, 2007).

Изученный материал хранится в Венском музее естественной истории (Вена, Австрия), представлен он фрагментами верхне- и нижнечелюстных костей и изолированными зубами. Типовые экземпляры и оригинальные материалы всех видов *Alloptox* из местонахождений Китая изучены М.А. Ербаевой в коллекционном фонде Ин-та

палеонтологии и палеоантропологии Академии наук Китая. Остатки *A. gobiensis* из ряда местонахождений Зайсанской впадины и Монголии (Улан Тологой) изучены в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН. Материалы по разнообразным с полевыми номерами из некоторых местонахождений Зайсанской впадины, собранные участниками Казахстано-Американской экспедиции, изучены М.А. Ербаевой в Национальном ин-те естественной истории, США.

Промеры зубов проводились по общепринятым стандартным методикам, даны в мм и приводятся в таблицах. Терминология зубов дана по Ш. Сен (Sen, 1990) и К. Ангелонэ (Angelone, Hir, 2012).

Авторы выражают искреннюю благодарность Г. Дакснер-Хёк и У. Гёлих (Венский музей естественной истории) за обсуждение материалов из Долины Озер и ценные консультации. М.Е. Ербаева выражает благодарность палеонтологам Ин-та палеонтологии и палеоантропологии Академии наук Китая Ли Ч.†, Ву В., Чу Ж., Ценг Ш., Жанг Ж. и Ли Ч., а также Р. Эмри, США, за предоставленную возможность работать с коллекционными материалами. Авторы благодарны рецензентам за ценные замечания и А.О. Аверьянову за сведения о лектотипе *Alloptox gobiensis*.

Использованные сокращения: ПИН — Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия; IVPP — Ин-т палеонтологии и палеоантропологии Академии наук Китая, Пекин, Китай; NHMW — Венский музей естественной истории, Вена, Австрия; ИЗК — Ин-т зоологии АН Казахстана, Алма-Ата; P — M — премоляры и моляры верхних зубов; p — m — премоляры и моляры нижних зубов; P1 — первый верхний резец; n — число изученных образцов; m — среднее значение промеров; min, max — минимальное и максимальное значения промеров; sd — стандартное отклонение; L, W — длина и ширина зубов; L tr — длина тригонида; W tr — ширина тригонида; L tal — длина талонида; W tal — ширина талонида; ant — антеролоф; hup — гипострия.

К Л А С С MAMMALIA

О Т Р Я Д LAGOMORPHA

СЕМЕЙСТВО OCHOTONIDAE THOMAS, 1897

ПОДСЕМЕЙСТВО OCHOTONINAE THOMAS, 1897

Род *Alloptox* Dawson, 1961

Alloptox gobiensis (Young, 1932)

Ochotona gobiensis: Young, 1932, с. 255, рис. 1 а–с.

Metochotona nov. gen. *gobiensis*: Kretzoi, 1941, с. 111, рис. 2 А.

Alloptox near *Alloptox gobiensis*: Dawson, 1961, с. 6, рис. 1, 2.

Paludotona gobiensis: Гуреев, 1964, с. 221, рис. 102.

Alloptox gobiensis: Ербаева, 1981, с. 86, рис. 1, 2; 1988, с. 59, рис. 13, 8; Erbajeva, Daxner-Höck, 2014, с. 240, рис. 18₁₋₄.

Лектотип (обозначен в работе: Li, 1978, с. 143) – IVPP RV 32130.1-3, две зубные кости с р3-м3 и верхнечелюстная кость с P3-M1 от одного экземпляра; Китай, Внутренняя Монголия, котловина Тунггур; средний миоцен (MN 7–8), Тунггурий.

Описание (рис. 1). На P2 две входящие складки, P3 трапециевидной формы с выпуклым передним краем. Задний край M2 выпрямленный. На р3 одна задне-внутренняя складка, на наружной стороне зуба складки варьируют от одной до трех. Вышеуказанные признаки составляют диагноз вида.

Размеры варьируют от средних до крупных (табл. 1, 2). Верхние зубы изогнуты кнаружи. На P2 складки заполнены обильным цементом (рис. 1, и–л). P3 крупный (рис. 1, м–с), гипострия мелкая с небольшим количеством цемента, парафлекса глубокая, заполнена цементом, антеролоф длинный, достигает 2/3 ширины зуба. Эмаль развита на переднем и внутреннем краях зуба. На P4, M1 и M2 гипострия глубокая (рис. 1, т, у), эмаль на всех зубах хорошо развита на передней стороне конидов.

Нижнечелюстная кость типичного для пищух строения. Диастемный отдел короткий. Угол симфиза широкий. Резец проходит до тригонид м2, образуя на внутренней и наружной сторонах челюсти заметную выпуклость.

Зуб р3 треугольной формы; тригонид, состоящий из антероконид и протоконид, длинный, узкий, внутренний край его выпрямленный, в связи с чем антероконид имеет ромбовидную форму с заостренной вершиной (рис. 1, а–з). На наружной стороне тригонид имеют две складки, глубина которых варьирует; передняя складка мелкая без цемента, задняя с цементом. Талонид отделен от тригонид глубокими складками, заполненными обильным цементом. Внутренний край талонид длиннее наружного, выпрямленный, однако у отдельных особей имеется мелкая складка; наружный край закругленный. На р4 талонид несколько шире тригонид (рис. 1, ф), на m1-m2 ширина тригонид и талонид равны по величине, соединены они цементом. На задней стенке тригонид этих зубов, как и у всех древних пищух, имеется клиновидный выступ. Зуб m3 состоит из одного сегмента овальной формы.

Сравнение. Пищуха из Долины Озер сходна по размеру и структуре зубов с *A. gobiensis* (Young, 1932) и “*Alloptox* near *A. gobiensis* Dawson, 1961” из местонахождений провинции Тунггур Внутренней Монголии и других регионов Китая, а также местонахождений Казахстана. От *A. japonicus* отличается несколько меньшими размерами и строением третьего премоляра (р3); у монгольской формы антероконид зуба имеет ромбовидную форму, у японской – овальную с

Таблица 1. Промеры верхних зубов *Alloptox gobiensis* (Young), в мм

Промеры	n	m	min	max	sd
P2 L	3	1.117	1	1.2	0.104
P2 W	3	1.817	1.6	2	0.202
P3 L	21	1.876	1.5	2.05	0.138
P3 W	20	3.163	2.5	3.65	0.290
P3 ant	20	2.008	1.7	2.7	0.232
P4 L	6	1.942	1.85	2.1	0.092
P4 W	6	3.475	3	3.75	0.252
P4 hyp	6	2.35	1.9	2.6	0.272
M1 L	6	1.8	1.35	2	0.249
M1 W	6	3.075	2.6	3.5	0.405
M1 hyp	6	2.233	1.8	2.6	0.339
M2 L	5	1.61	1.5	1.85	0.143
M2 W	5	2.4	2.25	2.6	0.146
M2 hyp	5	1.77	1.25	2.15	0.355

Таблица 2. Промеры нижних зубов *Alloptox gobiensis* (Young), в мм

Промеры	n	m	min	max	sd
p3 L	16	1.844	1.5	2.15	0.186
p3 W	16	1.897	1.6	2.25	0.183
p4 L	13	1.892	1.65	2	0.112
p4 L tr	13	1.073	0.85	1.2	0.093
p4 W tr	13	1.9	1.75	2.2	0.124
p4 L tal	13	0.823	0.7	0.9	0.067
p4 W tal	13	2.008	1.7	2.25	0.159
m1 L	3	2.067	2	2.2	0.115
m1 L tr	3	1.1	1	1.25	0.132
m1 W tr	3	2.05	1.9	2.15	0.132
m1 L tal	3	0.9	0.8	1	0.1
m1 W tal	3	2.083	1.8	2.3	0.257
m2 L	2	2.15	2.1	2.2	0.071
m2 L tr	2	1.175	1.15	1.2	0.035
m2 W tr	2	2.075	2	2.15	0.106
m2 L tal	2	0.9	0.85	0.95	0.071
m2 W tal	2	2.125	2.05	2.2	0.106

гладкими краями. Пищуха из Долины Озер по размерам близка к *A. anatoliensis* и *A. katinkaе*, но отличается строением тригонид р3. У последних антероконид прямоугольных очертаний с закругленными углами, у монгольской формы – ромбовидный. Кроме того, на внешнем крае р3 пищухи из Долины Озер три входящие складки, в то время как у *A. anatoliensis* и *A. katinkaе*, как и у *A. chinghajensis* – только две. От мелких видов из

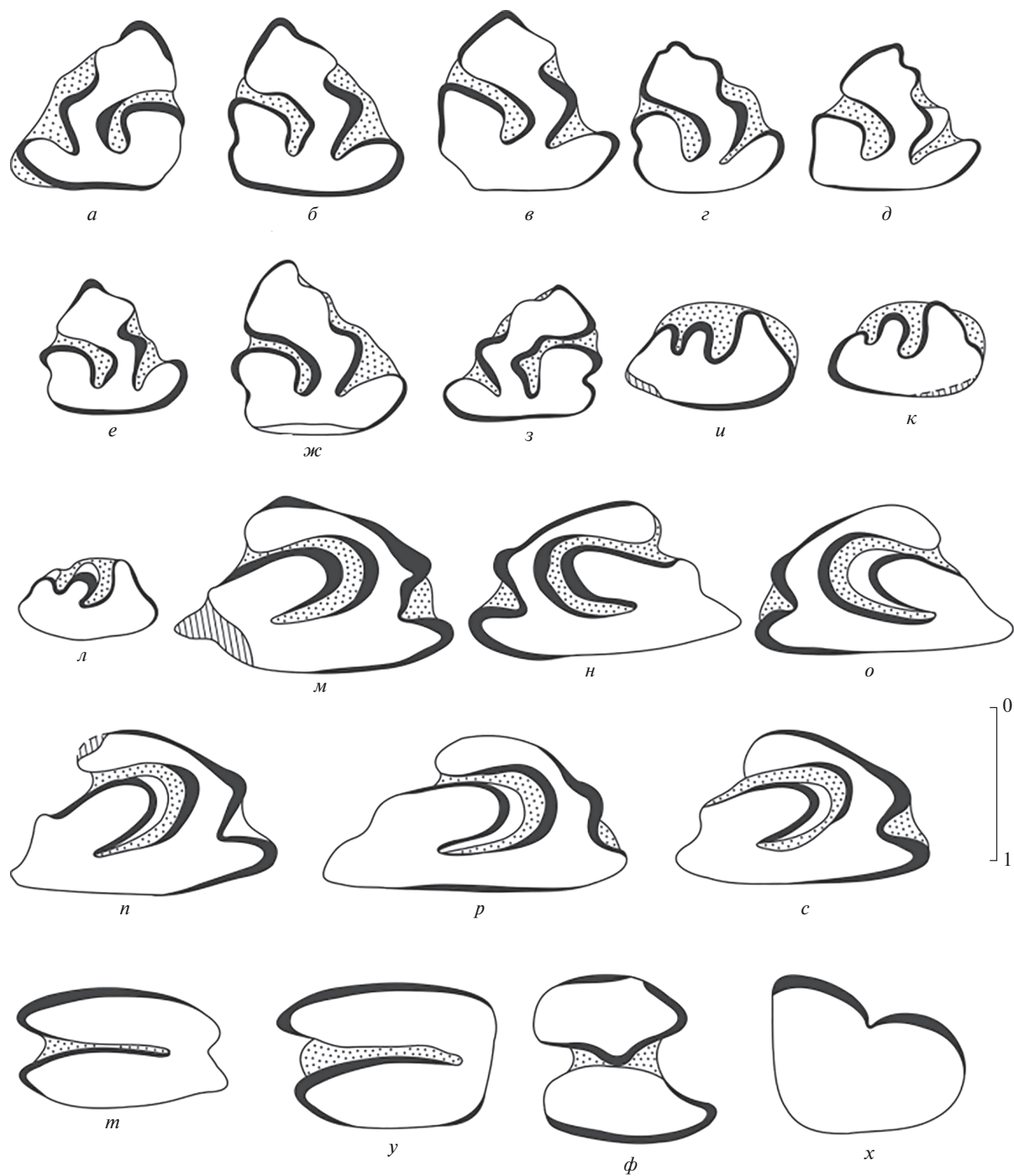


Рис. 1. *Alloptox gobiensis* (Young, 1932), зубы, вид со стороны жевательной поверхности: *а, з* – левый р3 (экз. NHMW, №№ 2011/0182/0005, 0008); *б–ж* – правый р3 (экз. NHMW, №№ 2011/0182/0003, 0004, 0053, 0006, 0007, 0036); *и–л* – правый P2 (экз. NHMW, №№ 2011/0182/0001, 0002, 0054); *м, н–с* – правый P3 (экз. NHMW, №№ 2011/0182/0038, 0010, 0009, 0055); *н, о* – левый P3 (экз. NHMW, №№ 2011/0182/0012, 0011); *т* – левый M2 (экз. NHMW, № 2011/0182/0040); *у* – левый M1 (экз. NHMW, № 2011/0182/0039); *ф* – правый р4 (экз. NHMW, № 2011/0182/0032); *х* – левый П1 (экз. NHMW, № 2011/0182/0041); Монголия, местонахождение Улан Тологой (УТО-А/5, УТО-А/6); нижний миоцен.

Китая и нового вида из Монголии отличается более крупными размерами и обилием цемента, покрывающего зуб по периметру.

Распространение. Центральная Монголия, Долина Озер, свита Лу, нижний миоцен, зона D 1/2 (Улан Тологой, УТО-А/5; Ло, ЛОН-А/2, -А/4, -А/5); зона D 1/1 (Олон Овооны Хурэм, ОДО-А/2) (Daxner-Höck et al., 2017); Китай, провинция Тунггур; Казахстан, Зайсанская впадина.

Материал. Долина Озер, местонахождение Улан Тологой (УТО-А/5, УТО-А/6): три P2 (экз. NHMW, №№ 2011/0182/0001, 0002, 0054); шесть P3 (экз. NHMW, № 2011/0182/0009-0012, 0038, 0055); один M1 (экз. NHMW, № 2011/0182/0039); один M2 (экз. NHMW, № 2011/0182/0040); один первый верхний резец (экз. NHMW, № 2011/0182/0041); десять р3 (экз. NHMW, №№ 2011/0182/0001-0008, 0036, 0053); один р4 (экз. NHMW, 2011/0182/0032); изолированные зубы (экз. NHMW, № 2011/0182/0013-0035, 0042–0052, 0056–0134); местонахождение Ло (ЛОН-А/4): зубы (экз. NHMW, № 2011/0183/0001–0004); местонахождение Олон Овооны Хурэм (ОДО-А/2): два р3 (экз. NHMW, №№ 2011/0184/0001, 0002); один P3 (экз. NHMW, № 2011/0184/0003); изолированные зубы (экз. NHMW, № 2011/0182/0004–0012).

Alloptox gudrunae Erbajeva, sp. nov.

Alloptox cf. gobiensis: Моськина, Ербаева, 1979, с. 121–122, рис. 1.

Alloptox cf. minor: Ербаева, Тютюкова, 1998–1999, с. 136; Erbajeva, Daxner-Höck, 2014, с. 242, рис. 19.

Alloptox minor: Erbajeva, 2007, с. 168.

Название вида в честь Гудрун Дакснер-Хёк, руководителя Австрийско-Монгольских палеонтологических проектов, внесшей огромный вклад в сбор и изучение фауны млекопитающих Монголии.

Голотип – NHMW, № 2011/0186/0001; правый р3 (рис 2, б); Центральная Монголия, Долина Озер, местонахождение Унхэльцэг (UNCH-А/4); нижний миоцен, зона D, свита Лу.

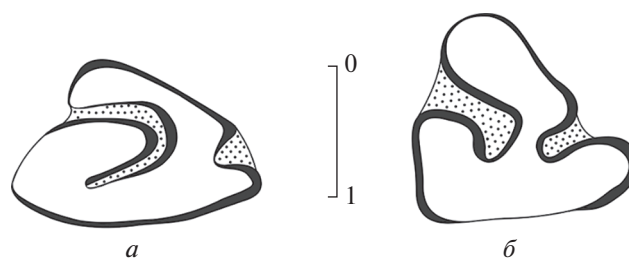


Рис. 2. Alloptox gudrunae sp. nov., нижний миоцен Монголии, зубы, вид со стороны жевательной поверхности: а – экз. NHMW, № 2010/0185/0001, правый P3; местонахождение Олон Овооны Хурэм (ОДО-В/1); б – голотип NHMW, № 2011/0186/0001, правый р3; местонахождение Унхэльцэг (UNCH-А/4).

Описание (рис. 2). Пищуха мелких размеров; р3 треугольной формы (рис. 2, б), тригонид узкий и короткий, отделен от талонида глубокими входящими складками, заполненными цементом. Талонид широкий, с выпрямленным внутренним и закругленным внешним краем. Передний и внутренний края тригонид овально-округлые, наружный – со слабо выраженной выемкой, практически выпрямленный. Парафлексид глубже гипофлексида, он направлен к задне-наружному краю зуба, но резко поворачивает в сторону основания зуба. Эмаль хорошо развита по всему периметру зуба, однако, тонкая на переднем и заднем краях.

Зуб P3 треугольных очертаний (рис. 2, а), передний край выпуклый, гладкий. Протокон и метакон имеют заостренные края, гипострия с небольшим количеством цемента. Наружный край зуба закругленный, основание слабовыпуклое. Эмаль развита по всему периметру зуба, тонкая на заднем крае. Антеролоф длинный, до 3/4 ширины зуба. Парафлексус начинается и заканчивается на уровне 1/4 ширины зуба, заполнен цементом.

Размеры. См. табл. 3.

Сравнение. Alloptox gudrunae sp. nov. отличается от крупных представителей рода – A. gobiensis, “A. near A. gobiensis”, A. anatoliensis, A. japonicus, A. katinkae и A. chinghaiensis более

Таблица 3. Промеры зубов Alloptox gudrunae Erbajeva sp. nov.

	№ образцов	р3 длина	р3 ширина	P3 длина	P3 ширина
1	NHMW 2011/0186/0001 (голотип)	1.4	1.7		
2	NHMW 2011/0185/0001			1.3	1.9
3	ИЗК 35 (К-39) 939	1.47	1.68		
4	ГИН 2019/0003/0001	1.75	2.0		

мелкими размерами и примитивным строением зубов, особенно рЗ. От таксонов мелких размеров — *A. minor*, *A. xichuanensis*, *A. sihongensis*, рЗ которых варьирует в пределах 1.2–1.4 мм, отличается отсутствием каких-либо входящих складок на тригониде рЗ (Liu, Zheng, 1997, табл. 1, фиг. 2). По морфологическим признакам зубов описываемая форма, несомненно, принадлежит к роду *Alloptox*, но отличается от всех видов примитивным строением рЗ, что позволяет считать ее наиболее ранней, архаичной формой в эволюционном ряду группы *Alloptox*.

З а м е ч а н и я. К виду *A. gudrunae* sp. nov. мы относим пищуху из позднемиоценового местонахождения Маковка, юго-западная Калба, Казахстан (экз. ГИН СО РАН, № 2019/0003/0001) (Моськина, Ербаева, 1979), а также мелкую форму из местонахождения точка “Ы” (К-39) в Зайсанской впадине (Казахстан), которая ранее была определена как *Alloptox* cf. *minor* (Ербаева, Тютюкова, 1998–1999). Эти формы имеют рЗ со сходной архаичной структурой, как и голотип. Однако пищуха из Маковки несколько крупнее монгольской. Можно предположить, что этот вид, при сохранении примитивной структуры зуба, продолжал существовать до позднего миоцена.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний миоцен Центральной Монголии (Долина Озер): местонахождения Унхэльцэг (зона D) и Олон Овооны Хурэм (зона D1/1; Daxner-Höck et al., 2017); Казахстан, юго-западная Калба, павлодарская свита (поздний миоцен); Зайсанская впадина, точка “Ы”, сарыбулакская свита (средний миоцен).

М а т е р и а л. Кроме голотипа, из местонахождения Олон Овооны Хурэм (ODO-B/1) один рЗ NHMW 2011/0185/0001; местонахождение Маковка (Казахстан): один рЗ (экз. ГИН СО РАН, 2019/0003/0001); местонахождение точка “Ы”: один рЗ (колл. Ин-та зоологии АН Казахстана, № 35 (К-39) 939).

ОБСУЖДЕНИЕ

Начало неогена охарактеризовалось в Евразии усилением похолодания и аридизации климата, что привело к формированию и расширению открытых степных и пустынных ландшафтов. На равнинных пространствах от Южной Украины до Северного Казахстана и в аридных областях Азии широкое распространение получили лесостепи и саванностепи (Синицын, 1965). Это вызвало значительные изменения в биоте Центральной Азии (Harzhauser et al., 2017). В Монголии на смену олигоценовым таксонам зайцеобразных *Desmatolagus*, *Bohlinotona* и архаичным *Sinolagomys* пришли новые роды *Bellatona* и *Alloptox*, полностью утратившие корни щечных зубов. Отсутствие орографических барьеров способствовало

миграции и обширному расселению млекопитающих в Евразии, в частности, оленей (Вислобокова, 1990) и зайцеобразных. В Европе в раннем миоцене появились европейские эндемики, представленные родами *Lagopsis* и *Albertona*. В Азии в это время продолжали существовать прогрессивные виды рода *Sinolagomys* и получили расцвет роды *Bellatona* и *Alloptox*. Благоприятные ландшафтно-климатические условия привели к широкой адаптивной радиации пишуховых в Азии. В раннем миоцене существовало четыре вида рода *Alloptox*, и по два вида в составе родов *Bellatona* и *Sinolagomys*. В среднем миоцене представители рода *Alloptox* значительно расширили свой ареал, они проникли в Турцию, Венгрию и Грецию. Общее направление в эволюции пишуховых шло по пути полной утраты корней, развития гипсодонтии и увеличения площади трущей поверхности зубов, что было обусловлено, вероятно, переходом к питанию жесткой растительной пищей, настриганию растений и перетиранию их зубами. Усложнение структуры жевательной поверхности прослеживается в морфологии зубов как рода *Alloptox*, так и *Bellatona*. Так, на верхних зубах представителей этих родов глубина гипострии постепенно увеличивается, проходя почти до наружного края зубов; у олигоценовых форм *Sinolagomys* она достигала только середины ширины зуба. Все зубы постепенно приобретают острые режущие края. Произошли изменения и в строении нижних зубов: они укорачиваются в переднезаднем направлении, становятся более широкими; гладкие закругленные передние края рЗ постепенно становятся заостренными. Постепенно увеличивается длина тригониды. На его наружном крае появляются дополнительные эмалевые складки с цементом и без него, что характерно для прогрессивных морфотаксонов *Alloptox gobiensis* Монголии и Китая. В составе рода *Alloptox* наиболее архаичной формой является *A. gudrunae* sp. nov. с примитивной структурой рЗ и мелкими размерами. В дальнейшем происходит постепенное увеличение размеров и усложнение структуры зубов, что можно проследить в линии *A. gudrunae* sp. nov.—*A. chingahiensis*—*A. gobiensis*. Находка в Казахстане свидетельствует о том, что род *Alloptox* дожил до конца миоцена.

* * *

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

- Вислобокова И.А. Ископаемые олени Евразии. М.: Наука, 1990. 208 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 240).
- Гуреев А.А. Млекопитающие, зайцеобразные. М.—Л.: Наука, 1964. 276 с. (Фауна СССР. Т. 3. Вып. 10).
- Ербаева М.А. Миоценовые пищухи Монголии // Ископаемые позвоночные Монголии. М.: Наука, 1981. С. 89–98 (Тр. ССМПЭ. Вып. 15).
- Ербаева М.А. Пищухи кайнозоя (таксономия, систематика и 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.
- Ербаева М.А., Тюткова Л.А. Пищуховые (Lagomorpha) из местонахождений Зайсанской впадины (Восточный Казахстан) // Селевения. Алматы, 1998–1999. С. 134–139.
- Москина О.Д., Ербаева М.А. Первая находка остатков Аллортох (Lagomorpha – зайцеобразные) в СССР // Геол. и геофиз. 1979. № 6. С. 119–121.
- Синицын В.М. Древние климаты Евразии. Ч. 1. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. 167 с.
- Angelone C., Hir J. *Alloptox katinkae* sp. nov. (Lagomorpha: Ochotonidae), westernmost Eurasian record of the genus from the early Middle Miocene vertebrate fauna of Litke 2 // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2012. Bd 264. P. 1–10.
- Becker-Platen J.D., Sickenberg O., Tobien H. Die Gliederung der känozoischen Sedimente der Türkei nach Vertebraten-Faunengruppen // Geol. Jb. B. 1975. H. 15. S. 19–45.
- Boule M., Breuil H., Licent E., Teilhard P. Le paleolitique de la Chine // Arch. Inst. Paléontol. Hum. 1928. V. 4. P. 1–138.
- Dawson M.R. On two ochotonids (Mammalia, Lagomorpha) from the later Tertiary of Inner Mongolia // Amer. Mus. Novit. 1961. № 2061. P. 1–15.
- Daxner-Höck G., Badamgarav D. Geological and stratigraphic setting // Oligocene–Miocene vertebrates from Valley of Lakes (Central Mongolia): Morphology, phylogenetic and stratigraphic implications / Ed. G. Daxner-Höck. Wien: Naturhist. Mus., 2007. P. 1–24 (Ann. Naturhist. Mus. Wien. Bd 108A).
- Daxner-Höck G., Badamgarav D., Barsbold R. et al. Oligocene stratigraphy across the Eocene and Miocene boundaries in the Valley of Lakes (Mongolia) // Palaeodiv. Palaeoenvir. 2017. V. 97. P. 111–218.
- Erbajeva M.A. Lagomorpha (Mammalia): preliminary results // Oligocene–Miocene vertebrates from Valley of Lakes (Central Mongolia): morphology, phylogenetic and stratigraphic implications / Ed. G. Daxner-Höck. Wien: Naturhist. Mus., 2007. P. 165–171 (Ann. Naturhist. Mus. Wien. Bd 108A).
- Erbajeva M.A., Daxner-Höck G. The most prominent Lagomorpha from the Oligocene and Early Miocene of Mongolia // Ann. Naturhist. Mus. 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 // Palaeodiv. Palaeoenvir. 2017. V. 97. P. 219–231.
- Höck V., Daxner-Höck G., Schmid H.P. et al. Oligocene–Miocene sediments, fossils and basalts from the Valley of Lakes (Central Mongolia) – An integrated study // Mitt. Oesterr. Geol. Ges. 1999. V. 90. P. 83–125.
- Koliadimou K.K. Paleontological and biostratigraphical study of the Neogene/Quaternary micromammals of Mygdonia basin (Macedonia, Greece). Unpubl. PhD Thes. Thessaloniki: Thessaloniki Univ., 1996. 465 p.
- Koufos G.D. The Neogene mammal localities of Greece: faunas, chronology and biostratigraphy // Hellen. J. Geosci. 2006. V. 41. P. 183–214.
- Kretzoi M. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Gombaszög // Ann. Mus. Nat. Hung. Miner. Geol. Palaeontol. 1941. V. 34. S. 105–138.
- Li C. Two new lagomorphs from the Miocene of Lantian, Shensi // Prof. Pap. Stratigr. Palaeontol. 1978. № 7. P. 143–146.
- Liu L., Zheng Sh. Note on the Late Cenozoic lagomorphs of Danjiang reservoir area in Hubei and Henan // Vertebr. Palasiat. 1997. V. 35. P. 130–144.
- Qiu Z. Middle Miocene Micromammalian Fauna from Tunggur, Nei Mongol. Beijing, 1996. 214 p.
- Qiu Z., Li C., Wang S. Miocene mammalian fossils from Xining Basin, Qinghai // Vertebr. Palasiat. 1981. V. 19. P. 156–173.
- Sen S. Middle Miocene lagomorphs from Pasalar, Turkey // J. Human Evol. 1990. V. 19. P. 455–461.
- Sen S., Seyitoglu G., Karadenizli L. et al. Mammalian biochronology of Neogene deposits and its correlation with the lithostratigraphy in the Chankiri-Corum Basin, central Anatolia, Turkey // Ecl. Geol. Helv. 1998. V. 91. P. 307–320.
- Tomida Y. New species of *Alloptox* (Lagomorpha, Ochotonidae), first record of the genus in Japan, and subgeneric distinction // Paleontol. Res. 2012. V. 16. P. 19–25.
- Ünay E., Sen S. Une nouvelle espèce d'*Alloptox* (Lagomorpha, Mammalia) dans le Tortonien d'Anatolie // Bull. Miner. Res. Explor. Inst. Turkey. 1976. V. 85. P. 145–149.
- Vasilieiadou K., Koufos G.D. The micromammals from the Early/Middle Miocene locality of Antonios, Chalkidiki, Greece // Ann. Paléontol. 2005. V. 91. P. 197–225.
- Wessels W., Feifar O., Peláez-Campomanes P. et al. Miocene small mammals from Jebel Zelten, Libya // Coll. Paleontol. 2003. V. 1. P. 699–715.
- Wu Sh. The cranial morphology and phylogenetic relationship of *Alloptox gobiensis* (Lagomorpha, Ochotonidae) // Vertebr. Palasiat. 2003. V. 41. P. 115–130.
- Wu W. The Aragonian vertebrate fauna of Xiacaowan, Jiangsu – 9. Ochotonidae (Lagomorpha, Mammalia) // Vertebr. Palasiat. 1995. V. 33. P. 47–60.
- Wu W., Ye J., Zhu B. On *Alloptox* (Lagomorpha, Ochotonidae) from the Middle Miocene of Tongxin, Ningxia Hui Autonomous Region, China // Vertebr. Palasiat. 1991. V. 29. P. 204–229.
- Young C.C. On a new ochotonid from north Suiyuan // Bull. Geol. Soc. China. 1932. V. 11. P. 255–258.

A Review of the Genus *Alloptox* (Lagomorpha, Ochotonidae) from Valley of Lakes, Central Mongolia, with Description of a New Species

M. A. Erbajeva, B. Bayarmaa

The paper deals with the review and descriptions of the Miocene ochotonids *Alloptox gobiensis* (Young) and *A. gudrunae* sp. nov. from the localities of the Valley of Lakes in the Central Asia. The new species is of the early Miocene age, it differs from all known taxa of the genus *Alloptox* by its primitive structure of p3 and by the smaller size. This new form complements the composition of the genus *Alloptox* and allows tracing the evolutionary development of these taxa.

Keywords: Lagomorpha, Ochotonidae, *Alloptox*, Miocene, Mongolia, Central Asia