

*На правах рукописи*



**БАЯРМАА Баатаржав**

**Раннемиоценовые зайцеобразные (Lagomorpha)  
Долины Озер, Центральная Монголия:  
таксономический состав, биостратиграфическое  
и палеоэкологическое значение**

1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата геолого-минералогических наук

Москва – 2022

Работа выполнена на кафедре палеонтологии и региональной геологии ФГБОУ ВО «Российский государственный геолого-разведочный университет имени Серго Орджоникидзе» (МГРИ)

**Научный руководитель:**

**Лопатин Алексей Владимирович**, академик РАН,  
доктор биологических наук, директор ФГБУН Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН

**Официальные оппоненты:**

**Аверьянов Александр Олегович**, доктор биологических наук,  
главный научный сотрудник лаборатории териологии  
Федерального государственного бюджетного учреждения науки  
Зоологический институт Российской академии наук

**Пономарев Дмитрий Валерьевич**, доктор геолого-  
минералогических наук, ведущий научный сотрудник  
Федерального государственного бюджетного учреждения науки  
Институт геологии им. Н.П. Юшкина НЦ УРО РАН

**Ведущая организация:** Федеральное государственное бюджетное  
учреждение Геологический институт Российской академии наук

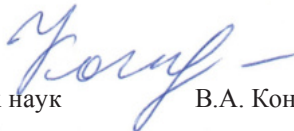
Защита состоится 21 декабря 2022 г. в 15 часов 00 минут  
на заседании диссертационного совета 24.1.200.01 (Д.002.212.01)  
на базе Федерального государственного бюджетного учреждения  
науки Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской  
академии наук (ПИН РАН) по адресу: 117647, г. Москва,  
ул. Профсоюзная, 123, конференц-зал.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения  
биологических наук РАН (Москва, Ленинский пр-т, 33)  
и на официальном сайте ПИН РАН по адресу: [https://www.paleo.ru/  
upload/medialibrary/b13/mxb6v4aq1h47so7i5evcacxn1pfbvhx0.pdf](https://www.paleo.ru/upload/medialibrary/b13/mxb6v4aq1h47so7i5evcacxn1pfbvhx0.pdf)

Отзывы в двух экземплярах, заверенные печатью организации,  
просим направлять по адресу: 117647, Россия, г. Москва, Профсоюзная  
ул., 123, ПИН РАН, ученому секретарю диссертационного совета  
24.1.200.01 (Д.002.212.01). Отсканированный отзыв высылать  
по адресу: [konovalovavera@mail.ru](mailto:konovalovavera@mail.ru); факс +7(495) 339-12-66

Автореферат разослан «    » ноября 2022 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
кандидат геолого-минералогических наук



В.А. Коновалова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность работы.** Одной из главных групп млекопитающих для биостратиграфии кайнозоя являются зайцеобразные (Lagomorpha). Представители отряда зайцеобразных известны с начала эоцена и до наших дней. Поэтому детальное изучение состава, распространения и эволюции этой группы делает их стратиграфически важной группой для кайнозоя. Зайцеобразные играют важную роль в палеогеографических реконструкциях, являются биохронологическими маркерами стратиграфических подразделений и могут быть полезны для межрегиональных корреляций.

На территории Монголии раннемиоценовые зайцеобразные известны более чем из 10 местонахождений Долины Озер в Центральной Монголии. Этот район является одним из ключевых для биостратиграфии континентального неогена Азии. В последние десятилетия он активно изучается. Исследованы многочисленные олигоценовые и миоценовые местонахождения, собраны огромные палеонтологические материалы по млекопитающим (Бадамгарав, 2012; Daxner-Höck et al., 2017), среди которых значительная часть принадлежит зайцеобразным (Erbajeva, 2007; Erbajeva, Daxner-Höck, 2014; Erbajeva et al., 2017).

Нижнемиоценовые отложения и местонахождения главным образом распространены в центральной части Долины Озер. В работе приведено описание костных остатков зайцеобразных из 11 местонахождений верхнего олигоцена – нижнего миоцена (переходная биозона C1-D) и нижнего миоцена (биозона D) Центральной Монголии (Долина Озер).

**Цель диссертационной работы** заключается в изучении таксономического разнообразия представителей зайцеобразных, обитавших в раннемиоценовое время в Долине Озер, с выявлением филогении отдельных таксонов, интерпретацией палеоэкологических обстановок и определением значения для биостратиграфии неогена.

**В соответствии с поставленной целью решались следующие основные задачи:**

1. Выявление основных диагностических признаков зубов изученных зайцеобразных.

2. Морфологическое описание челюстных и зубных остатков и определение (ревизия) таксономического состава зайцеобразных из каждого местонахождения.

3. Анализ полученных данных для реконструкции эволюции отдельных родов и семейств зайцеобразных.

4. Анализ биохронологии рассматриваемой группы, позволяющий установить таксоны, важные для биостратиграфии региона.

5. Выявление палеоэкологических особенностей таксонов и ассоциаций зайцеобразных, реконструкция обстановок обитания.

**Научная новизна и личный вклад автора.** В диссертации на основе собранных автором материалов впервые исследован систематический состав раннемиоценовых зайцеобразных Монголии, обосновано положение границы верхнего олигоцена и нижнего миоцена в переходных палеоген-неогеновых отложениях Долины Озер.

**Фактический материал.** Работа основана на материалах, собранных автором во время работы в Центральной Монголии, в районе Тацин-Цаган-Нур, в Долине Озер в 2011–2013 гг. Материал происходит из верхнеолигоценовых и нижнемиоценовых переходных отложений местонахождений Тацин-Гол западный (TGR-A), Унхэльцэг (UNCH-TGL; UNCH-4 mixed), Хух-Тэг (RHN-wp/20), Тацин-Гол (TGR-TEL), которые отнесены к биоzone C1-D, и нижнемиоценовых отложений местонахождений Хутулийн-Тэг (HTE-015; 003; 12/0; A; HTE\*), Луны-Яс (LUS-029), Унхэльцэг (UNCH-A/4),

Олон Обоны-Хурэм (ODO-A/2), Улан-Тологой (УТО-В), которые отнесены к биоzone D-D1/1 (Höck et al., 1999; Daxner-Höck, Badamgarav, 2007; Баярмаа, 2013). Материал включает 30 неполных верхних и нижних челюстей, 302 изолированных зуба 9 видов зайцеобразных. Проведены также сравнительные исследования по материалам совместного Австрийско-Монгольского проекта (FWF: P-10505-GEO, P-15724-N06, P-23061-N19), ранее изучавшимся М.А. Ербаевой (Erbajeva, 2007; Erbajeva, Daxner-Höck, 2014; Erbajeva et al., 2017). Изученный материал хранится в Институте палеонтологии Монгольской академии наук (ИП МАН, Улан-Батор, Монголия) и Венском естественноисторическом музее (NHMW, Вена, Австрия).

**Практическая значимость.** Результаты работы имеют существенное значение для понимания эволюции и морфологического разнообразия зайцеобразных. Полученные данные по распространению *Lagomorpha* могут быть использованы при биостратиграфическом расчленении и корреляции верхнеолигоценовых и миоценовых отложений в Долине Озер и могут быть полезны для межрегиональных корреляций, а также для палеогеографических и палеоэкологических реконструкций. Кроме того, результаты могут быть использованы в качестве основы для сравнительных исследований по другим ископаемым того же возраста и при подготовке курсов лекций по палеонтологии позвоночных.

#### **Основные защищаемые положения:**

1. Раннемиоценовые зайцеобразные Долины Озер Центральной Монголии представлены амфилагинами *Amphilagus magnus* Erbajeva, 2013, *A. orientalis* Erbajeva, 2013, синолагомиинами *Sinolagomys kansuensis* Bohlin, 1937, *S. major* Bohlin, 1937, *S. ulungurensis* Tong, 1989, *Bellatona kazakhstanica* Erbajeva, 1988, *B. yanghuensis* Zhou, 1988 и охотонинами *Alloptox gudrunae* Erbajeva et Bayarmaa, 2021 и *A. gobiensis* (Young, 1932).

2. В Долине Озер границу между верхним олигоценом и нижним миоценом в свите Лу следует проводить по появлению родов *Bellatona* и *Alloptox*; кроме того, нижний миоцен характеризуется обилием *Sinolagomys ulungurensis*.

3. Диагностические признаки, используемые для систематики олигоцен-миоценовых *Ochotonidae* – редукция и утрата корней, редукция и утрата последних моляров, увеличение трущей поверхности верхних зубов, постепенное приобретение острых режущих краев на всех верхних зубах, уменьшение длины и увеличение ширины нижних щечных зубов – отражают главные направления эволюционных изменений зубной системы в этой группе: усиление гипсодонтности, возрастание роли цемента и компактизация зубных рядов.

4. Важным событием для эволюции *Ochotonidae* стало появление в позднем олигоцене вида *Sinolagomys ulungurensis*, который предположительно стоит в основании раннемиоценовой радиации *Ochotoninae*, приведшей к возникновению рода *Alloptox* – индикатора открытых аридных ксерофитных обстановок.

**Публикации и апробация работы.** По результатам исследования опубликовано 10 работ, из них 6 в рецензируемых журналах из списка ВАК и 3 – тезисы докладов. Результаты и основные положения диссертационной работы докладывались на ученом совете Улан-Баторского университета при Монгольской академии наук (Улан-Батор, 2013), на научной конференции «Молодой научный сотрудник» (Улан-Батор, 2013), на Международной научной конференции «Российско-Монгольская встреча молодых ученых» (Иркутск, 2016), на годичном собрании секции палеонтологии ИП МАН (Улан-Батор, 2013, 2016).

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения и списка литературы, изложенных на 127 страницах, включая 26 рисунков и 23 таблицы, а также 25 фототаблиц. Библиографический список включает 101 источник, в том числе на иностранных языках – 65.

Работа выполнена на кафедре палеонтологии и региональной геологии Российского государственного геологоразведочного университета имени Серго Орджоникидзе (организационная, аналитическая и техническая части) и в лаборатории млекопитающих Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (лабораторная и сравнительно-морфологическая части).

**Благодарности.** Автор чтит память и благодарна Д. Бадамгарав (ИП МАН), много помогавшей ей в начале научной деятельности. Диссертант считает своим приятным долгом выразить искреннюю благодарность прежде всего своему научному руководителю академику А.В. Лопатину за руководство, ценные консультации на всех этапах работы, всестороннее содействие, помощь и внимание. Автор благодарит за постоянную поддержку и полезные советы своих коллег – академика МАН Р. Барсболда, директора ИП МАН доктора Х. Цогтбаатара, ученого секретаря Н. Ичинноров, заведующего сектором позвоночных доктора З. Бадамхатан и Л. Уранбилэг. Автор очень признательна доктору Г. Дакснер-Хёк (NHMW) за совместную работу в составе Австрийско-Монгольской палеонтологической экспедиции, в результате работ которой был собран значительный материал, представленный в данном исследовании. Также выражаю огромную признательность доктору М.А. Ербаевой (ГИ СО РАН) за крайне полезные научные консультации по морфологии некоторых изученных групп зайцеобразных и доктору Я. Ариунчимэг за поддержку научной работы и помощь при поступлении в аспирантуру.

Хочу особо отметить всестороннюю помощь и заботу, оказанную М.С. Бойко (ПИН РАН). Также я признательна А.А. Карху, К.К. Тарасенко, доктору Е.К. Сычевской (ПИН РАН) за их многолетнюю поддержку и сотрудничество, консультации и советы во время работ Совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции (СРМПЭ), а также благодарна за помощь К.Ю. Еськову, Б.И. Морковину, А.А. Лозовскому и Р.А. Казакову (ПИН РАН) за совместную работу в экспедициях.

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

Во введении обоснована актуальность темы исследования, сформулированы цели и задачи работы, показана научная новизна и практическая значимость результатов. Изложены основные положения, выносимые на защиту, приводится список публикаций на тему диссертации и сведения об апробации работы.

## Глава 1. История изучения ископаемых зайцеобразных Монголии

Зайцеобразные (Lagomorpha, Mammalia) являются одной из древнейших групп млекопитающих, наиболее ранние ископаемые остатки их предковой группы (мимотонид) известны из палеоцена Центральной Азии (Asher et al., 2005). Азиатское происхождение зайцеобразных предполагали А.А. Гуреев (1964) и М. Доусон (Dawson, 1967), позднее его фактически обосновали А.В. Лопатин и А.О. Аверьянов (2006, 2008; Lopatin, Averianov, 2020).

Раннеэоценовые зайцеобразные обнаружены только в Азии (Lopatin, Averianov, 2020): это *Arnebolagus leporinus* Lopatin et Averianov, 2008 из основания пачки бумбан свиты Наран-Булак местонахождения Цаган-Хушу Нэмэгэтинской впадины Монголии, *Dawsonolagus antiquus* Li, Meng et Wang, 2007 из формации Аршанто Китая, “*Shamolagus*” *ninae* Gabunia, 1984 из нижней части обайлинской свиты Зайсанской впадины (Восточный Казахстан), *Aktashmys montealbus* (Averianov, 1994) [= *Valerilagus reshetovi* Shevyreva, 1995] и *Romanolagus hekkeri* Shevyreva, 1995 из алайских слоев Ферганской впадины (Кыргызстан).

В среднем эоцене Азии известны архаичные зайцеобразные родов *Lushilagus*, *Strenulagus*, *Erenlagus*, *Shamolagus*, *Gobiolagus* и др., в конце эоцена – начале олигоцена появились первые представители палеолагид (Palaeolagidae) – род *Desmatolagus* (Li, 1962; Лопатин, Аверьянов, 2006, 2008; Meng et al., 2013; Lopatin, Averianov, 2020).

Наиболее ранние представители пищевых относятся к родам *Bohlinotona* и *Sinolagomys*, их остатки известны из отложений олигоцена Центральной Азии (Teilhard de Chardin, 1926; Bohlin, 1937, 1942).

Первые исследования зайцеобразных из Центральной Азии были проведены У. Мэтью и У. Грэнджером (Matthew, Granger, 1923) на основе обильных материалов, собранных Центрально-Азиатской палеонтологической экспедицией Американского музея естественной истории (AMNH) из отложений свиты Шанд-Гол. Они выделили род *Desmatolagus* Matthew et Granger, 1923, в составе которого описали два вида: *Desmatolagus gobiensis* Matthew et Granger, 1923 и *D. robustus* Matthew et Granger, 1923.



Позднее богатая коллекция по зайцеобразным, собранная из олигоценовых отложений местонахождения Татал-Гол Монгольской палеонтологической экспедицией АН СССР, была изучена А.А. Гуреевым (1960, 1964), который установил новый род *Procaprolagus* Gureev, 1960 и многочисленные виды родов *Desmatolagus* и *Agispelagus* (их ревизию см. Sych, 1975; Лопатин, 1998; Lopatin, 2004). Кроме того, он описал новый вид рода *Sinolagomys* – *S. tatalgolicus* Gureev, 1960 и выделил синолагомиса в самостоятельное подсемейство *Sinolagomyinae* Gureev, 1960 в составе семейства *Ochotonidae*.

В 1995–2012 гг. Совместной Австрийско-Монгольской палеонтологической экспедицией были изучены многочисленные олигоцен-миоценовые местонахождения, собраны огромные палеонтологические материалы по млекопитающим (Daxner-Höck, 2001; Wessels et al., 2003, 2014; Göhlich, 2007; Schmidt-Kittler et al., 2007; Daxner-Höck et al., 2017; Oliver et al., 2017), среди которых значительная часть принадлежит зайцеобразным (Erbajeva, 2007; Erbajeva, Daxner-Höck, 2014; Erbajeva et al., 2017).

## Глава 2. Материал и методика исследования

### 2.1. Материал

Богатый материал по зайцеобразным из Долины Озер, Центральная Монголия (рис. 1), был собран (с участием автора в 2011–



**Рис. 1.** Расположение района исследований в области Тацин-Гол и Тацин-Цаган-Нур, Долина Озер, Центральная Монголия.

2012 гг.) в рамках совместного Австрийско-Монгольского проекта (FWF-P-10505-GEO, FWF-project: P-2306-N19) на протяжении 9 полевых сезонов с 1995 по 2012 гг.

Всего в диссертации исследовано около 400 экземпляров остатков, из них 30 неполных верхних и нижних челюстей и 302 изолированных зуба 9 видов зайцеобразных, в том числе *Sinolagomys kansuensis* Bohlin, 1937, *S. ulungurensis* Tong, 1989, *S. major* Bohlin, 1937, *Amphilagus magnus* Erbajeva, 2013, *A. orientalis* Erbajeva, 2013, *Bellatona kazakhstanica* Erbajeva, 1988, *B. yanghuensis* Zhou, 1988, *Alloptox gobiensis* (Young, 1932), *A. gudrunae* Erbajeva et Bayarmaa, 2021.

## 2.2. Методика исследования

Во время полевых работ 2011 и 2012 гг. было промыто около 60 тонн костеносных пород, в результате чего получены уникальные палеонтологические материалы по грызунам, насекомоядным, зайцеобразным и др. Последующий процесс очистки, идентификации и упорядочения окаменелостей происходил в Улан-Баторе в лаборатории позвоночных ИП МАН. Первоначальная лабораторная работа была выполнена в лаборатории позвоночных ИП МАН, а основные исследования – в лаборатории млекопитающих ПИН РАН в Москве.

Фотографии изолированных зубов зайцеобразных были сделаны с помощью автоматизированного стереомикроскопа Leica-M165 и цифрового фотоаппарата Nikon D800 в фотолаборатории ПИН РАН.

Морфологическое изучение материала проводилось по общепринятой методике, используемой российскими исследователями. Для обозначения элементов зубов использована номенклатура, приведенная в работах Х. Тоби́на (Tobien, 1974) и Н. Лопес-Мартинеса (López-Martínez, 1985) и частично М.А. Ербаевой (1988), Ш. Сена (Sen, 1990), К. Ангелонэ (Angelone, Hir, 2012).

## Глава 3. Стратиграфия нижнего миоцена Долины Озер

Долина Озер представляет собой вытянутую с запада на восток Предалтайскую межгорную впадину в Центральной Монголии длиной 500 км, расположенную между Монгольским и Гобийским Алтаем на юге и Хангайским хребтом на севере (Höck et al., 1999; Daxner-Höck, Badamgarav, 2007).

### 3.1. Общая характеристика

В кайнозойских отложениях Долины Озер выделены четыре литостратиграфических подразделения: формации (свиты) Цаган-Обо, Шанд-Гол, Лу и Туин-Гол (Daxner-Höck et al., 1997; Höck et al., 1999). Богатые комплексы мелких млекопитающих позволили создать надежную биостратиграфическую основу с выделением семи последовательных локальных биозон: пяти олигоценовых (формация Шанд-Гол: биозоны А, В, С, С1, С1-D) и трех миоценовых (формация Лу: биозоны D, D1, D1/2) (Daxner-Höck et al., 1997, 2010; Daxner-Höck, Badamgarav, 2007). Эту основу дополняют данные по абсолютному возрасту, полученные из трех базальтовых прослоев ( $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ) (Höck et al., 1999): базальтовый слой I внутри свиты Шанд-Гол, между биозонами А («пачка Татал») и биозонами В – усредненный возраст ~31.5 млн. лет (ранний олигоцен), базальтовый слой II в пределах биозоны С свиты Шанд-Гол – усредненный возраст ~28.0 млн. лет (начало позднего олигоцена), базальтовый слой III в свите Лу – усредненный возраст ~13.0 млн. лет (средний миоцен).

Свита Шанд-Гол представлена кирпично-красными тонкозернистыми обломочными породами с базальтовым слоем I в средней части, указывающим на ее возраст в интервале раннего – начала позднего олигоцена. Общая мощность свиты варьирует в большом диапазоне и увеличивается до 70 м к центру Долины Озер. Стратотипом свиты Шанд-Гол служит разрез по правому борту русла в 2–3 км ниже местонахождения Лу (Лу-Ус-Худук).

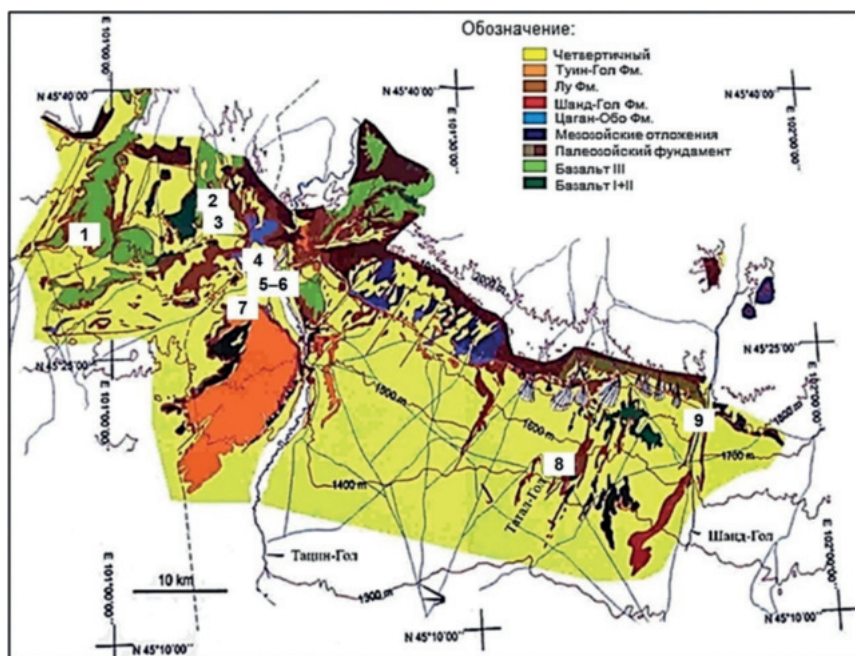
Отложения нижнего миоцена в Долине Озер были обнаружены американскими геологами (Berkey, Morris, 1927) в местности Лу (Лу-Ус-Худук) и выделены в формацию (свиту) Лу. Она представлена

пестроцветными косослоистыми песками и гравием с прослоями флювиальных алевритов и глин. Мощность свиты достигает 150 м. Возраст свиты оценивается в пределах раннего – позднего миоцена.

### 3.2. Местонахождения

Изученные местонахождения представлены на рис. 2.

Верхнеолигоценовые и нижнемиоценовые переходные отложения местонахождений Унхэльцэг (UNCH-4 mixed), Хух-Тэг



**Рис. 2.** Расположение основных изученных местонахождений раннемиоценовых млекопитающих в Долине Озер, Центральная Монголия (геологическая карта по: Höck et al., 1999; Daxner-Höck, Badamgarav, 2007). Обозначения: 1 – Луны-Яс (LUS), нижний миоцен, локальная биозона D; 2, 3 – Олон Обоны-Хурэм (ODO), нижний миоцен, локальная биозона D1/1; 4 – Хух-Тэг (RHN-022), переход от верхнего олигоцена к нижнему миоцену, локальная биозона C1-D Хух-Тэг (RHN-wp/020), нижний миоцен, локальная биозона D; 5 – Хутулийн-Тэг (восточный) (HTE), нижний миоцен, локальная биозона D; 6 – Хутулийн-Тэг (юго-восточный) (HTS), переход от верхнего олигоцена к нижнему миоцену, локальная биозона C1-D; 7 – Унхэльцэг (UNCH), нижний миоцен, локальная биозона D; 8 – Тацин-Гол (правый берег) (TGR-TEL=TAT-052/2), переход от верхнего олигоцена к нижнему миоцену, локальная биозона C1-D; 9 – Улан-Тологой (UTO), средний миоцен, локальная биозона D1/2 (по: Daxner-Höck, Badamgarav, 2007, с изменениями).

(RHN-wp/22), Татал-Гол (ТАТ-052/2) и Хутулийн-Тэг (НТЕ-II =НТЕ-А) отнесены к локальной биозоне С1-D. Нижнемиоценовые отложения местонахождений Хутулийн-Тэг (НТЕ-015, НТЕ-003, 12/0; НТЕ\*), Луны-Яс (LUS-029), Унхэльдэг (UNCH-A/4) и Хух-Тэг (RHN-wp/20) обозначены как локальная биозона D. Нижнемиоценовые и среднемиоценовые переходные отложения местонахождений Олон Обоны-Хурэм (ODO-A/2) и Улан-Тологой (УТО-В) отнесены к биозонам D1/1–D1/2 (Höck et al., 1999; Daxner-Höck, Badamgarav, 2007).

#### Глава 4. Систематическая часть

В систематической части описаны девять видов зайцеобразных (отряд Lagomorpha Brandt, 1855) в составе двух семейств, трех подсемейств и четырех родов.

##### Семейство Palaeolagidae Dice, 1929

Подсемейство Amphilaginae Gureev, 1953

Род *Amphilagus* Pomel, 1853

*Amphilagus magnus* Erbajeva, 2013, переход от верхнего олигоцена к нижнему миоцену, локальная биозона С1-D, и нижний миоцен, локальная биозона D, свита Лу

*Amphilagus orientalis* Erbajeva, 2013, переход от верхнего олигоцена к нижнему миоцену, локальная биозона С1-D, и нижний миоцен, локальная биозона D, свита Лу

##### Семейство Ochotonidae Thomas, 1897

Подсемейство Sinolagomyinae Gureev, 1960

Род *Sinolagomys* Bohlin, 1937

*Sinolagomys kansuensis* Bohlin, 1937, нижний миоцен, локальная биозона D, свита Лу

*Sinolagomys major* Bohlin, 1937, переход от верхнего олигоцена к нижнему миоцену, локальная биозона С1-D, и нижний миоцен, локальная биозона D, свита Лу

*Sinolagomys ulungurensis* Bohlin, 1942, переход от верхнего олигоцена к нижнему миоцену, локальная биозона C1-D, и нижний миоцен, локальная биозона D, свита Лу

Род *Bellatona* Dawson, 1961

*Bellatona kazakhstanica* Erbajeva, 1988, нижний миоцен, локальные биозоны D и D1/1, свита Лу

*Bellatona yanghuensis* Zhou, 1988, нижний миоцен, локальные биозоны D и D1/1, свита Лу

Подсемейство Ochotoninae Thomas, 1897

Род *Alloptox* Dawson, 1961

*Alloptox gobiensis* (Young, 1932), верхи нижнего – низы среднего миоцена, локальная биозона D1/1-D1/2, свита Лу

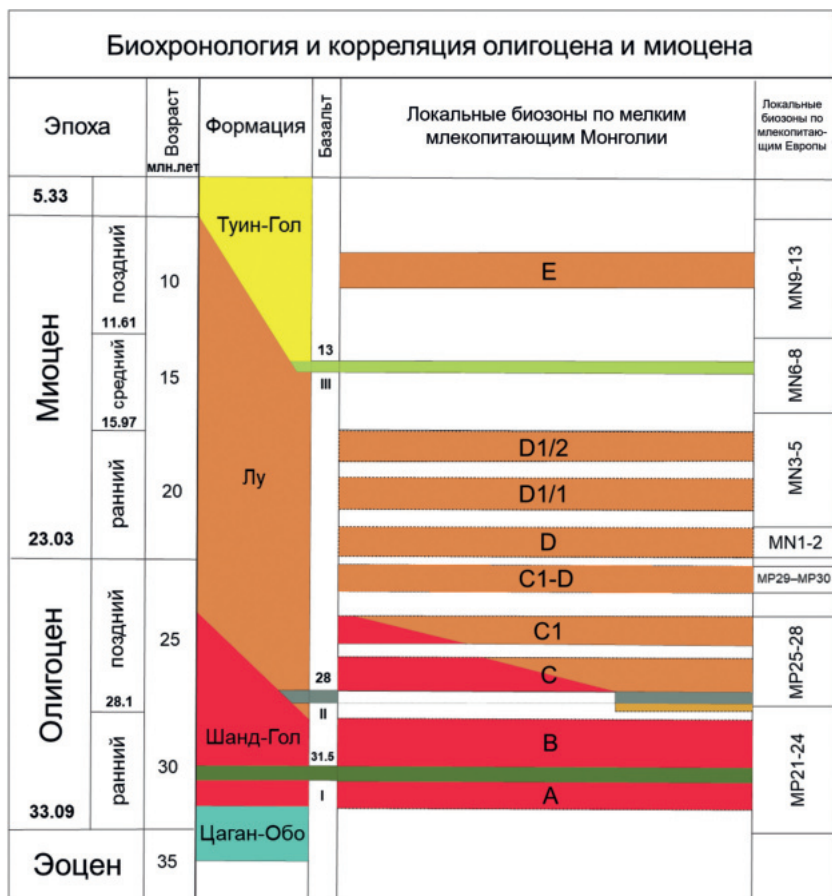
*Alloptox gudrunae* Erbajeva et Bayarmaa, 2021, нижний – средний миоцен, локальная биозона D-D1/1, свита Лу.

## Глава 5. Биостратиграфическое значение

В итоге работ организованного в 1995 г. масштабного совместного Австрийско-Монгольского проекта, нацеленного на детальное геологическое, стратиграфическое и палеонтологическое изучение олигоценых и миоценовых отложений Долины Озер, была построена и обоснована последовательность комплексов мелких млекопитающих олигоцена и миоцена Монголии, охарактеризованная по примеру европейских биохронологических схем (Daxner-Höck, Badamgarav, 2007; Daxner-Höck et al., 2017) (рис. 3).

В представленной диссертации в ранее разработанную таблицу была добавлена подробная схема биостратиграфического распространения различных зайцеобразных из верхов олигоцена (локальная биозона C1-D) и нижнего миоцена (локальные биозоны D, D 1/1, D1/2) Долины Озер (рис. 4).

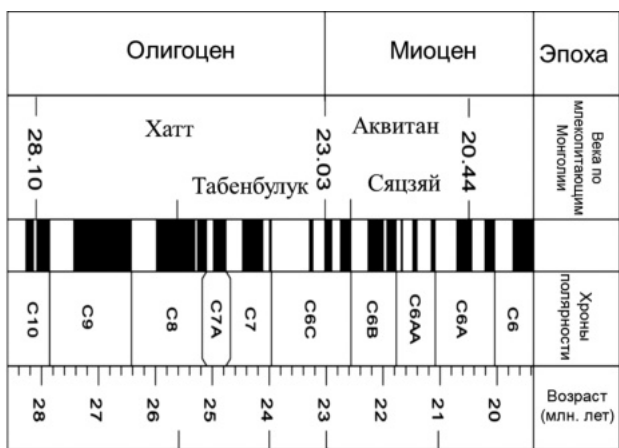
Род *Sinolagomys* распространен от верхних слоев свиты Шанд-Гол до свиты Лу: *S. kansuensis* Bohlin, 1937 – нижний олигоцен (локальная биозона B); *S. major* Bohlin, 1937 – верхний олигоцен (локальная биозона C); *S. ulungurensis* Tong, 1989 – терминальный олигоцен (локальная биозона C1-D).



**Рис. 3.** Сопоставление олигоценовых и миоценовых локальных биозон млекопитающих Монголии и Европы с зонами европейских млекопитающих (по: Daxner-Höck et al., 2007, 2017 с изменениями).

Род *Amphilagus* (*A. magnus* Erbajeva, 2013, *A. orientalis* Erbajeva, 2013) встречается в терминальном олигоцене (локальная биозона C1-D) и нижнем миоцене в свите Лу (локальная биозона D).

В низах свиты Лу, которая соотносится с аквитаном (MN1–MN2) и с бурдигальскими европейскими териозонами MN3–MN4 (Daxner-Höck et al., 2007; Лопатин, 2019), представлена *Bellatona*: *B. kazakhstanica* Erbajeva, 1988 и *B. yanghuensis* Zhou, 1988 (нижний – средний миоцен, локальные биозоны D, D1/1).



Локальные биозоны по мелким млекопитающим	Орляд		Лагоморфа									
	Семейство	Подсемейство	Ochotoniidae					Palaeolagidae				
Костянослоний уровень			Ochotoniinae					Sinolagomyiinae				
УТО-В												
DI/2												
DI/1												
ОДО-А/2												
ОДО-В/1												
НТЕ-003												
НТЕ-014												
НТЕ-015												
НТЕ-12/0												
НТЕ*												
НТЕ-А												
UNCH-A/4												
UNCH-A/3+4 (mixed)												
RHN-вр/20												
LUS-029												
TAT-052/2												
RHN-02+022												
С1-D												

Рис. 4. Схема стратиграфического распространения и фациальной приуроченности остатков зайцеобразных в нижнем миоцене Долины Озер (стратиграфическая схема и датировки по: Vandenberghe et al., 2012; нижняя граница сяцзэйского века по млекопитающим Китая по: Meng et al., 2013; монгольские локальные биозоны по: Höck et al., 1999).



Представители рода *Alloptox* появляются в нижнем миоцене в свите Лу (локальная биозона D), которая соотносится с аквитаном (MN1–MN2) и с бурдигальскими европейскими териозонами MN3–MN4; это *A. gudrunae* Erbajeva et Bayarmaa, 2021. Из более молодых миоценовых отложений, которые сопоставляются с MN4–MN5 (Зажигин, Лопатин, 2000a), известен *A. gobiensis* (Young, 1932) (локальные биозоны D1/1, D1/2).

Эти данные свидетельствуют о том, что *Sinolagomys* является транзитной олигоцен-миоценовой формой, имевшей обширный ареал в Долине Озер. Множество остатков вида *S. ulungurensis*, обильного в терминальном олигоцене и раннем миоцене, обнаружено в местонахождении Унхэльцэг (локальная биозона D, UNCH-A/4).

На рубеже олигоцена и миоцена на территории Центральной Азии впервые появились представители рода *Amphilagus*, приспособленные к обитанию в закрытых обстановках.

К концу раннего миоцена *Amphilagus* и *Sinolagomys* исчезли из Центральной Азии, а наиболее широкое распространение получили эволюционно продвинутые роды *Bellatona* и *Alloptox*.

Среди известных видов рода *Sinolagomys* наибольшее сходство с *Bellatona* обнаруживает олигоценовый *S. badamae* (Erbajeva et al., 2017). Род *Bellatona* дожил, вероятно, до конца среднего миоцена.

*Alloptox gudrunae* – самый архаичный из всех ранее идентифицированных видов *Alloptox*, обнаружен в Долине Озер Центральной Монголии в местонахождении Унхэльцэг (локальная биозона D, UNCH-A/4: самая поздняя выборка из биозоны D). Он отличается от всех видов примитивным строением  $P_3$ , позволяющим считать его наиболее ранней формой в эволюционном ряду группы *Alloptox*.

По нашему мнению, род *Alloptox* произошел в раннем миоцене в Центральной Монголии от *Sinolagomys ulungurensis*. Позже *Alloptox* постепенно распространился в другие регионы, включая территории Китая, Казахстана, России, Турции, Венгрии и Японии. В эволюции рода наблюдается постепенное увеличение размеров и усложнение структуры зубов. *Alloptox*, видимо, дожил до конца миоцена.

## Глава 6. Палеоэкологическое значение

В Евразии начало неогена охарактеризовалось усилением похолодания и аридности климата, что привело к формированию и расширению открытых степных и пустынных ландшафтов.

В относительно более сухих районах Монголии и Западного Китая преимущественное распространение получил ксерофитный комплекс междуречных пространств. В более увлажненных районах Тургая и Казахстана были развиты околородные закрытые лесные стации. На территории еще более влажной Центральной Европы, покрывавшейся почти сплошными лесами, была представлена главным образом болотно-лесная фауна.

В раннем миоцене отсутствие орографических барьеров способствовало миграции и обширному расселению в Евразии млекопитающих, включая зайцеобразных. Последние достигли Европы и проникли на территорию Турции, Венгрии и Греции. В Европе в это время известны роды *Alloptox* и европейские эндемики родов *Lagopsis* и *Albertona*. В Азии процветали *Alloptox* и *Bellatona* и продолжали существовать прогрессивные виды рода *Sinolagomys*.

Благоприятные ландшафтно-климатические условия привели к широкой адаптивной радиации пищуховых в Азии. Общее направление в эволюции пищуховых шло по пути утраты корней, развития гипсодонтии, увеличения трущей поверхности зубов, что было обусловлено, вероятно, переходом к питанию жесткой растительной пищей при настригании растений и перетирании их фрагментов зубами. Усложнение структуры жевательной поверхности прослеживается в морфологии зубов как рода *Alloptox*, так и рода *Bellatona*. На верхних зубах представителей этих родов глубина гипострии постепенно увеличивается, проходя почти до наружного края зубов (тогда как у олигоценовых форм *Sinolagomys* она достигала середины ширины зуба). Все зубы постепенно приобретают острые режущие края. Произошли изменения и в строении нижних щечных зубов: они укорачиваются в переднезаднем направлении, становятся более широкими, тогда как гладкие закругленные передние края  $P_3$  постепенно становятся заостренными. Тригонид  $P_3$  постепенно увеличивается в длину, на его наруж-

ном крае появляются дополнительные эмалевые складки с цементом или без него, что характерно для прогрессивных морфотипов *Alloptox gobiensis* Монголии и Китая.

Еще одним характерным элементом раннемиоценовой фауны была группа зайцеобразных, морфологически близкая к пищевым. Это род *Amphilagus*, единственная европейская форма зайцеобразных, которая проникла в Азию на рубеже олигоцена и миоцена. Вероятно, представители этой группы зайцеобразных жили в более закрытых обстановках увлажненных лесов. В результате азиатские виды *Amphilagus* вымерли уже в раннем миоцене, не сумев адаптироваться к изменениям среды обитания по мере расширения степей и сокращения лесов.

Индикаторами аридных ксерофитных обстановок среди раннемиоценовых зайцеобразных были представители родов *Bellatona* и особенно *Alloptox*.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования сделаны следующие выводы:

1. Раннемиоценовые зайцеобразные Долины Озер Центральной Монголии представлены амфилагинами *Amphilagus magnus* Erbajeva, 2013, *A. orientalis* Erbajeva, 2013, синолагомиинами *Sinolagomys kansuensis* Bohlin, 1937, *S. major* Bohlin, 1937, *S. ulungurensis* Tong, 1989, *Bellatona kazakhstanica* Erbajeva, 1988, *B. yanghuensis* Zhou, 1988 и охотонинами *Alloptox gudrunae* Erbajeva et Bayarmaa, 2021 и *A. gobiensis* (Young, 1932).

2. В Долине Озер границу между верхним олигоценом и нижним миоценом в свите Лу следует проводить по появлению родов *Bellatona* (*B. kazakhstanica* и *B. yanghuensis* Zhou, 1988, локальная биозона D) и *Alloptox* (*A. gudrunae*, локальная биозона D); кроме того, нижний миоцен (локальная биозона D) характеризуется обилием *Sinolagomys ulungurensis*.

3. Диагностические признаки, используемые для систематики олигоцен-миоценовых Ochotonidae – редукция и утрата корней,

редукция и утрата последних моляров, увеличение трущей поверхности верхних зубов, постепенное приобретение острых режущих краев на всех верхних зубах, уменьшение длины и увеличение ширины нижних щечных зубов – отражают главные направления эволюционных изменений зубной системы в этой группе: усиление гипсодонтности, возрастание роли цемента и компактизация зубных рядов. Адаптивная эволюция зайцеобразных раннего миоцена связана с усилением специализации группы к открытым обстановкам и сухому климату.

4. *Sinolagomys ulungurensis* предположительно стоит в основании раннемиоценовой радиации Ochotoninae, приведшей к возникновению рода *Alloptox* – индикатора открытых аридных ксерофитных обстановок.

## ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### *В рецензируемых изданиях, рекомендуемых ВАК Минобрнауки РФ:*

1. **Баярмаа Б.** Биостратиграфия зайцеобразных олигоцена и миоцена Монголии // Палеонтол. журн. Улан-Батор. 2014. № 1. С. 150–153.

2. **Ербаева М.А., Баярмаа Б.** Зайцеобразные (Lagomorpha, Mammalia) из олигоцен-плиоценовых отложений Монголии: состав и эволюция // Палеонтол. журн. Улан-Батор. 2016. № 2. С. 75–81.

3. **Ербаева М.А., Баярмаа Б.** Обзор пищух рода *Alloptox* (Lagomorpha, Ochotonidae) Долины Озер, Центральная Монголия, с описанием нового вида // Палеонтол. журн. 2021a. № 2. С. 1–8.

4. **Ербаева М.А., Баярмаа Б.** Миоценовые пищухи рода *Bellatona* (Lagomorpha, Mammalia) из Долины Озер, Центральная Монголия // Палеонтол. журн. 2021b. № 5. С. 1–9.

5. **Daxner-Höck G., Badamgarav D., Barsbold R., Bayarmaa B., Erbaeva M.A. et al.** Oligocene stratigraphy across the Eocene and Miocene boundaries in the Valley of Lakes (Mongolia) // Palaeobiodiv. Palaeoenv. 2017. V. 97. № 1. P. 111–218.

6. **Erbaeva M.A., Bayarmaa B., Daxner-Höck G., Flynn L.J.** Occurrences of *Sinolagomys* (Lagomorpha) from the Valley of Lakes (Mongolia) // Palaeobiodiv. Palaeoenv. 2017. V. 97. № 1. P. 11–24.

7. **Oliver A., Sanisidro O., Bayarmaa B., Ichinnorov N., Daxner-Höck G.** Diversification rates in Ctenodactylidae (Rodentia, Mammalia) from Mongolia // Palaeobiodiv. Palaeoenv. 2017. V. 97. № 1. P. 219–231.

*В других изданиях и материалах конференций:*

8. *Бадамгарав Д., Баярмаа Б.* Зайцеобразные Монголии и их стратиграфическое значение // *Geological studies*. UB. 2013. № 27. С. 31–34.

9. *Баярмаа Б.* Изучение олигоценовых и миоценовых мелких млекопитающих местонахождения Таацин-Гол (Долина Озер, Центральная Монголия) // *Проблемы региональной геологии Северной Евразии. Материалы конференции*. М.: МГРИ–РГГРУ, 2020. С. 6–8.

10. *Erbajeva M.A., Daxner-Höck G., Bayarmaa B.* Lagomorpha of the Valley of Lakes, Central Mongolia: biochronology, taxonomic diversity and evolutionary development // *The 70th anniversary of Mongolian Paleontological Expedition of Academy of Sciences. Abstract volume*. 2016. P. 29–31.

Подписано в печать 12 октября 2022 г. Формат 60x84/16  
Бумага офсетная. Печать офсетная.  
Тираж 100 экз.

Отпечатано в ИТО ПИН РАН  
Москва, Профсоюзная, 123