

УДК 569.735.5:551.782(571.52)

HIPPOTRAGINAE (BOVIDAE, ARTIODACTYLA, MAMMALIA) ИЗ ПОЗДНЕГО МИОЦЕНА ТУВЫ

© 2011 г. Е. Л. Дмитриева, Н. В. Сердюк

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: nataly@paleo.ru

Поступила в редакцию 10.03.2010 г.

Принята к печати 20.04.2011 г.

Описаны остатки позднемиоценовых (баодэ, NMU 10–11) лошадиных антилоп из Тувы (Россия): *Tragoreas* sp., *Protoryx tuvaensis* sp.nov. из местонахождения Таралык-Чер, *Quirliqnorina* sp. — из Холу.

В 2006–2009 гг. на территории северной части Убсунурской впадины, в неогеновых отложениях местонахождения Таралык-Чер, в окрестностях г. Кызыла (Тува) сотрудниками Тувинского института комплексного освоения природных ресурсов СО РАН В.И. Забелиным, А.И. Кудрявцевой, В.И. Кудрявцевым были обнаружены костные остатки млекопитающих миоценового возраста (Лавров, Забелин, 2007).

Последующие исследования в этом регионе, предпринятые уже лабораторией млекопитающих ПИН РАН (А.В. Лавров), а также работы в 1989 г. Тувинской экспедиции ВСЕГЕИ (Б.А. Борисов) на р. Холу предложили к изучению многочисленные остатки ископаемых копытных, интересных с точки зрения состава, эволюции, филогении и расселения отдельных видов, а также изучения фаунистических сообществ.

Материал, отнесенный к полорогим, представлен фрагментами черепов, роговых стержней, верхних и нижних челюстей с зубами и изолированными щечными зубами разной степени сохранности. Все они принадлежат антилопам подсемейства *Hippotraginae*. Наряду с оленями (*Cervidae*) и свинообразными (*Suiformes*) полорогие составляют обширную группу неогеновых копытных юго-восточной Сибири. Комплекс *Bovidae* особенно интересен в связи с выяснением эволюционных трендов *Hippotraginae* и *Carpinae*. Исследования способствуют изучению эволюции биоразнообразия полорогих, а также развития и сохранения биомассы копытных современности.

О Т Р Я Д ARTIODACTYLA

СЕМЕЙСТВО BOVIDAE GRAY, 1821

ПОДСЕМЕЙСТВО HIPPOTRAGINAE BROOKE, 1876

Hippotraginae: Brooke, 1876, с. 223; Flower, Lydekker, 1891, с. 342; Sclater, Thomas, 1899, с. 1; Schlosser, 1904, с. 86; Lydekker, Blaine, 1914, с. 117; Zittel, 1923, с. 594; Weber, 1928, с. 584.
Oryginae: Pocock, 1910, с. 907.

Типовой род — *Hippotragus* Sundevall, 1844, средний плейстоцен–современность.

Диагноз. Антилопы средних или крупных размеров с относительно длинными роговыми стержнями, сечение которых овальное или круглое, как правило, без килей. Глазницы слабо выступают за пределы черепа. Как верхние, так и нижние моляры имеют добавочные бугорки или столбики (диагноз составлен с учетом данных: Pilgrim, Norwood, 1928; Соколов, 1953, 1961).

Состав. *Hippotragus* Sundevall, 1844, Африка, средний плейстоцен (MN 20) — ныне; *Oryx* Blainville, 1816, Африка, Аравия, Месопотамия, верхний плиоцен (MN 17)—ныне; *Addax* Ruffinesque, 1815, Африка, верхний плейстоцен (?)—ныне; *Tragoreas* Schlosser, 1904, Греция, Украина, Молдавия, средний-верхний миоцен, (MN 8–13), Китай, верхний миоцен–нижний плиоцен, баодэ (NMU 10–11), Индия, средний-верхний миоцен (MN 12–13) (Prasad, 1968); *Protoryx* Major, 1891, Франция, Греция, верхний миоцен, туролий (MN 11–13), Иран, Китай, Киргизия, Таджикистан, Восточная Грузия, верхний миоцен–нижний плиоцен, баодэ (NMU 10–11), плиоцен–средний плейстоцен (MN 14–20); *Palaeoryx* Gaudry, 1861, Франция, Португалия, Греция, Молдавия, Украина, юг России, верхний миоцен, туролий (MN 11–13), Иран, Китай, верхний миоцен — нижний плиоцен, баодэ (NMU 10–11); *Olonbulukia* Bohlin, 1937, Китай, верхний миоцен–нижний плиоцен, баодэ (NMU 10–11); *Quirliqnorina* Bohlin, 1937, Китай, верхний миоцен–нижний плиоцен, баодэ (NMU 10–11).

Сравнение. От *Gazellinae*, *Cephalophinae*, *Carpinae* лошадиные антилопы отличаются большим размером, от *Alcelaphinae*, *Tragelaphinae* и первых трех — также формой и постановкой роговых стержней на черепе (у цефалофин стержни маленькие и почти прямые, у газелей они скорее лировидные и расходятся в стороны, у каприн не бывают параллельными и имеют кили, у альцелафин они

крупнее и разной формы, у винторогих антилоп – винтовой формы). От Bovinae отличаются другим расположением на черепе роговых стержней (сдвинуты назад за глазницу), удлинённостью, меньшей массивностью, грацильностью, отсутствием килей. От Caprinae с их трубкообразными и выступающими глазницами отличаются слабо выступающими глазницами. Добавочные бугорки или столбики в основании моляров, присутствующие у гиппотрагин, отсутствуют у Gazellinae, Caprinae, Alcelaphinae, иногда Tragelaphinae.

З а м е ч а н и я. Роды Sinoryx Teilhard et Trassaert, 1938, Sivatragus Pilgrim, 1939, Prosinotragus Bohlin, 1935, Sinotragus Bohlin, 1935, Paraprotoryx Bohlin, 1935, Leptotragus Bohlin, 1936, Microtragus Andree, 1926 и Pseudotragus Schlosser, 1904 включены в подсемейство или условно или сведены в синонимы (Соколов, 1953; Векуа, 1972; Крахмальная, 1996). В связи с неясностью их систематического положения они здесь не рассматриваются в составе подсемейства.

Род *Tragoreas* Schlosser, 1904

Tragoreas: Schlosser, 1904, с. 34; Bohlin, 1935, с. 113.

Типовой вид – *Tragoreas oryxoides* Schlosser, 1904; Греция, Самос, верхний миоцен, туролит (MN 11–13).

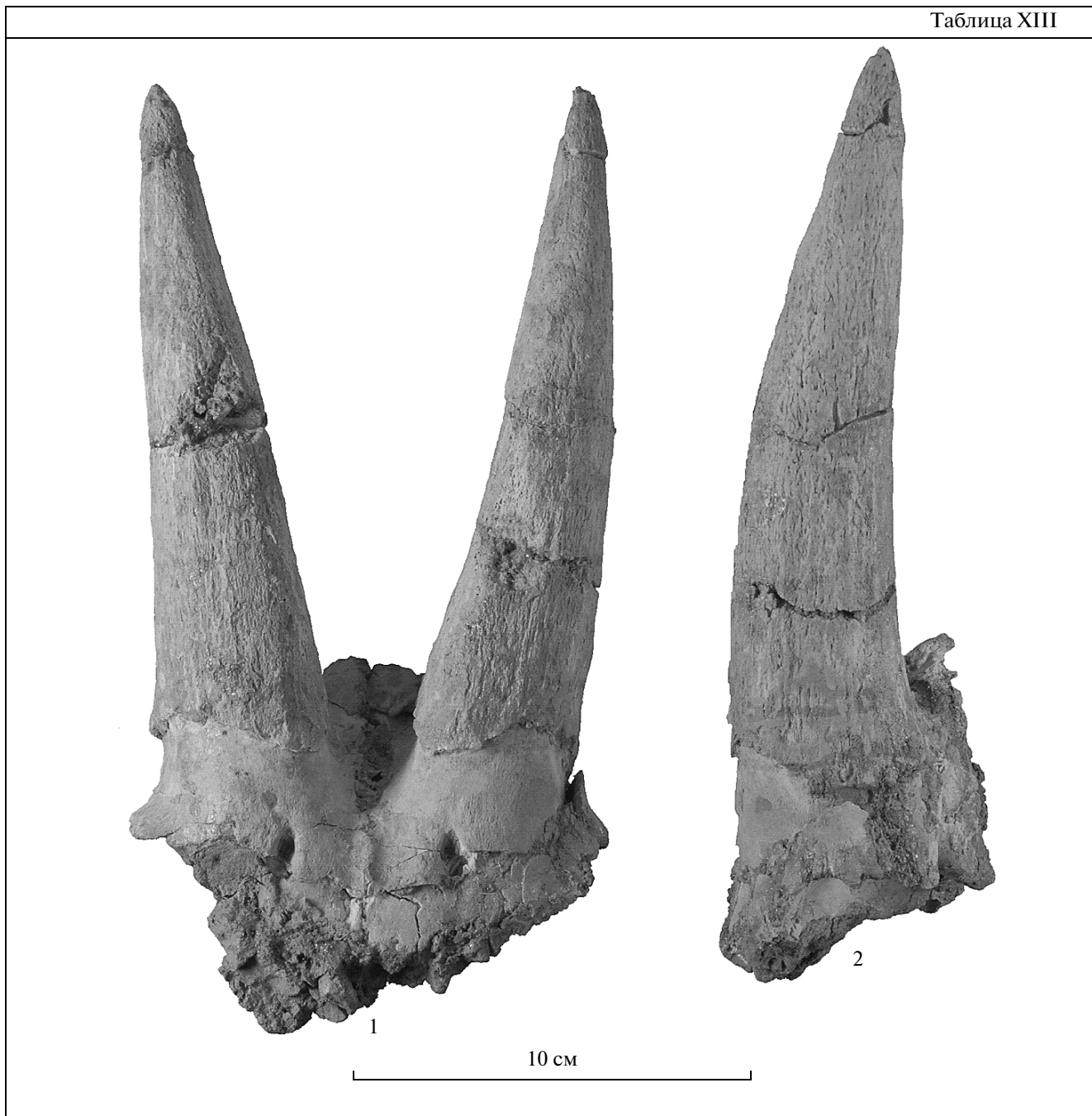
Диагноз. Гиппотрагины относительно небольших размеров. Череп с хорошо развитой и почти горизонтально расположенной мозговой областью, лобно-лицевой профиль прямой, угол между лобной и зароговой поверхностями около 160°. Гребешок по срединному лобному шву отсутствует, предглазничные ямки имеются. Глазницы небольшой величины, незначительно выступающие латерально. Роговые стержни относительно длинные, расположены над глазницей или слегка сдвинуты назад за ее уровень, сильно наклонены к мозговой поверхности, почти прямые, очень слабо изогнутые назад, незначительно расставлены в основании, почти параллельные друг другу, по крайней мере, в основании, концы могут слегка загибаться внутрь, продольно-овального сечения. Зубы брахиодонтные, с бугорками в основании полулуний. Ребра и стили умеренно развиты. “Козья” складка отсутствует. Серия переднекоренных мало редуцирована. Длина P²–P⁴ не менее 43–44% длины всего ряда коренных (диагноз составлен с учетом данных: Schlosser, 1904; Bohlin, 1935; Соколов, 1953, 1962).

Видовой состав. Кроме типового вида, *T. palaeosinensis* Schlosser, 1904, Китай, провинция Шаньси, лос. 43, 81, верхний миоцен–нижний плиоцен, баодэ (NMU 1–11); *T. lagrelii* Bohlin, 1935, Китай, провинция Шаньси, лос. 30, 31, 43, 44, 48, 70, 108, 110, 112, верхний миоцен–нижний плиоцен, баодэ (NMU 1011).

С р а в н е н и е. От большинства родов отличается слабым изломом оси черепа. От родов *Hippotragus*, *Oryx*, *Addax*, *Protoryx*, *Palaeoryx*, *Olonbulukia*, *Quirliqnorina* и *Pachytragus* – меньшими размерами, небольшими, значительно менее массивными и менее длинными роговыми стержнями. У *Tragoreas* роговые стержни расположены полого назад относительно дорсальной поверхности черепа – этим признаком он отличается от *Hippotragus*, *Protoryx*, *Pachytragus*, роговые стержни которых поставлены круто. Прямыми или почти прямыми стержнями *Tragoreas* отличается от родов гиппотрагин с дугообразно загнутыми назад стержнями – *Hippotragus*, *Sivoryx*, *Protoryx*, *Pachytragus*, *Olonbulukia*. Кроме того, у некоторых лошадиных антилоп, например, *Addax*, в противоположность *Tragoreas*, стержни гетеронимно свернуты. Овальным сечением рога трагореасы отличаются от округлого или треугольного сечения (роговые стержни с килем) у ориксов, *Olonbulukia*, *Quirliqnorina*, *Pachytragus*. Роговые стержни трагореаса сближены в основании, в то время как у представителей родов *Olonbulukia* и *Protoryx*, они несколько расставлены. Зубы трагореаса отличаются от зубов большинства родов лошадиных антилоп большей брахиодонтностью и удлинённостью ряда переднекоренных.

З а м е ч а н и я. В местонахождении Таралык-Чер найдены остатки *Tragoreas* sp.: фрагменты черепа с роговыми стержнями (экз. ПИН, № 5126/140–142; табл. XIII, фиг. 1, 2), изолированные зубы: M₂ (экз. ПИН, № 5126/149), верхние зубы (экз. ПИН, № 5126/150–153), фаланги: ph II (экз. ПИН, № 5126/155) и ph III (экз. ПИН, № 5126/156). Сборы А.В. Лаврова, 2008 г.

Череп средних размеров (табл. 1), слабого излома, ширина его в глазницах около 190 мм, в роговых стержнях извне – 110 мм, то же изнутри – 28 мм, ширина в основании пеньков извне – 105 мм, изнутри – 23 мм. Поверхность лба расположена почти на уровне верхнего края глазницы или незначительно выше ее. Вдавленность лобных костей если и имела, то очень слабая. Вдоль сагиттального шва заметен совсем слабый гребешок (не исключено, что это результат деформации черепа). Остатки небольших глазниц создают впечатление, что края их не выходили за уровень черепа. Имелись маленькие, но глубокие, надглазничные отверстия. Предглазничные ямки если и были (из-за неполноты материала плохо диагностируются), то неглубокие. Зароговая часть черепа полого наклонена к лобно-лицевой примерно на 160°. Роговые стержни средних размеров (табл. 1), без следов кольцевых утолщений. Значительных желобков или килей нет. Они наклонены назад к дорсальной поверхности черепа (угол наклона ≈40°), расположены над орбитами, сближены в основании, почти прямые и параллельные друг другу. По ходу стержня к вершине заметна его очень слабая гомонимная направленность. Наружная сторона стержня скорее незначительно вы-



Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1, 2. *Tragoreas* sp., экз. ПИН, № 5126/141, фрагмент черепа с роговыми стержнями ($\times 2/3$): 1 – спереди, 2 – сбоку; Россия, Тува, Таралык-Чер; верхний миоцен.

пуклая, внутренняя – слегка уплощена. Отмечается вздутость основания роговых стержней, пеньков, в которые заходят воздушные полости. Зубы скорее брахиодонтные. Верхние моляры с выраженными ребрами и выступающими округлыми стилиями. Эмаль струйчатая. В основании полулуний заметны в большей или меньшей степени выраженные бу-

горки или столбики. “Козья” складка отсутствует. Серия премоляров мало редуцирована. Длина их в верхней челюсти составляет не менее 43 % длины всего ряда щечных зубов.

Согласно описаниям Г. Пилгрима и А. Хопвуда (Pilgrim, Hopwood, 1928), *T. oxyoides* Schlosser, 1904, в противоположность описываемой здесь форме,

Таблица 1. Размеры роговых стержней *Tragoeas* sp., Таралык-Чер, Тува, Россия, верхний миоцен, баодэ (NMU 10–11). Колл. ПИН, № 5126.

Промеры	экз. №	№ 140		№ 141		№ 142	
		правый	левый	правый	левый	правый	левый
Длина по наибольшей кривизне		~190	192	194	190	~185	~185
Длина сзади по прямой		170	173	167	170	~160	~160
Индекс изогнутости		89%	90%	86%	89.4%	86%	86%
Величина окружности		138	140	145	145	140	140
Индекс массивности		73%	73%	74.7%	76.3%	76%	76%
Продольный диаметр основания		49	49	52.5	51	51	51
Поперечный диаметр основания		36	36	40	41.1	37	37.5
Индекс сплюсненности		73%	73%	76.9%	80%	72%	73%
Расстояние между роговыми стержнями	снаружи	105	105	103	103	103.5	—
	изнутри	23	23	24	24	16	—
	в вершинах	~75		~110		~93	
Индекс расхождения в вершинах		30.6%		21.8%		~17%	
Наибольшая высота (h) пенька от уровня надглазничного отверстия		32	32	21.3	20.5	~30	~25
Высота пенька со стороны глазницы		~25	22	31	—	~20	~20
Высота пенька с внутренней стороны		~17	18	15	18.5	—	—

имеет удлиненную слезную ямку, роговые стержни значительно сдвинуты за орбиту, с развитым килем. Судя по иллюстрациям и таблицам (Bohlin, 1935), можно предположить, что тувинская антилопа несколько крупнее *T. palaeosinensis*. Размеры изучаемой формы и *T. lagrelii* схожи, но сечение стержней у первой более округлые. Заметно сходство роговых стержней *Tragoeas* sp. из Шаньси, ? лос.77 и 78 и антилопы из Таралык-Чера как в размерах, так и в строении. Однако, для установления видовой принадлежности материала недостаточно. *Tragoeas* sp. известен также из Крыма, (Севастополь), Греции (Самос), Молдавии (Тараклия), сармат, верхний миоцен, туроллий (MN 9–13), Китая (баодэ, NMU 10–11); Индии (Сивалики, понт MN 12–13).

Род *Protoryx* Major, 1891

Protoryx: Major, 1891, с. 608; Schlosser, 1904, с. 45.

Microtragus: Andree, 1926, с. 150.

Leptotragus: Bohlin, 1936, с. 1; Векуа, 1972, с. 217.

Pseudotragus: Schlosser, 1904, с. 21; Pilgrim, Hopwood, 1928 с. 40 (pars.); Векуа, 1972, с. 217.

Pachytragus: Gentry, 1971, с. 253, табл. 4; Robinson, 1972, с. 75.

Типовой вид — *Protoryx carolinae* Major, 1891; Греция, Самос, верхний миоцен, туроллий (MN 11–13).

Диагноз. Гиппотрагины от небольших до крупных размеров. Череп высокий. Угол его излома 50°–70°. Профиль лицевой части слегка вогнутый

или приближается к прямому. Глазницы крупные, незначительно выступают латерально. Роговые стержни относительно длинные, наклонены назад или круто поставлены на черепе, загнуты назад, саблевидные, в сечении округлой или овальной формы, умеренно расходятся в стороны. Зубы гипсодонтные или мезогипсодонтные, с сильно развитыми ребрами или стилями, квадратной формы. Р⁴ со свободными передней и задней долинками (диагноз составлен с учетом данных: Major, 1891; Andree, 1926; Pilgrim, Hopwood, 1928; Bohlin, 1935, 1936; Teilhard de Chardin, Trassaert, 1938; Pilgrim, 1939; Соколов, 1953; Векуа, 1972; Дмитриева, 1977).

Видовой состав. *P. enanus* Köhler, 1987, Турция, средний-верхний миоцен, валлезий (MN 8–10); *P. solignaci* (Robinson, 1972), Турция, Тунис, (?) средний-верхний миоцен (MN 8–10); *P. carolinae* Major, 1891, Греция, Иран, верхний миоцен, туроллий (MN 11–13); *P. gaudryi* Major, 1891, *P. hippolite* Major, 1891, *P. longiceps* Major, 1891, *P. hentscheli* Schlosser, 1904 и *P. capricornis* Schlosser, 1904, Греция, верхний миоцен, туроллий (MN 11–13); *P. crassicornis* Andree, 1926, Греция, Турция, верхний миоцен, туроллий (MN 11–13); *P. schafferi* Andree, 1926, (?) *P. longicornis* Andree, 1926, Греция, верхний миоцен, туроллий (MN 11–13); *P. laticeps* Andree, 1926, Греция, Иран, верхний миоцен, туроллий (MN 11–13); *P. schlosseri* Andree, 1926, *P. kopassii* Andree, 1926, Греция, верхний миоцен, туроллий (MN 11–13); (?) *P. schansiensis* Bohlin, 1935, (?)

P. planifrons Bohlin, 1935, *P. pseudotragoides* Bohlin, 1936, *P. yushensis* Teilhard de Chardón et Trassaert, 1938, (?) *P. bohlini* Teilhard de Chardón et Trassaert, 1938, Китай, верхний миоцен–нижний плиоцен, туролий–русциний (MN 13–14); *P. heinrichi* Vekua, 1972, Восточная Грузия, верхний плиоцен, виллафранк (акчагыл) (MN 16–17); *P. parvidens* Gaudry, 1865, Греция, верхний миоцен, туролий (MN 11–13); *P. tadjikistanica* Dmitrieva, 1977, Таджикистан, верхний миоцен–нижний плиоцен, туролий–русциний (MN 13–14); *P. paralaticeps* Dmitrieva, 1977, Таджикистан, верхний плиоцен, виллафранк (MN 16–17); *P. tuvaensis* sp. nov.

С р а в н е н и е. Антилопы рода *Protoryx* отличаются от *Hippotragus* меньшими размерами стержней, от *Oryx* и *Addax* – также их меньшими размерами, большей изогнутостью и отсутствием гетеронимной или гомонимной скрученности, от *Paraprotoryx* – меньшим расхождением стержней в основании, от *Palaeoryx* – значительно меньшими размерами и вертикальной постановкой их на черепе, от *Pachytragus*, *Olonbulukia* и *Quirliqnorina* – отсутствием на них кия. От *Tragoreas* отличается меньшими размерами, иной формой роговых стержней (у *Tragoreas* они округлые в сечении, меньшей изогнутости, наклонены к черепу; у *Protoryx* – овальные в сечении, значительно изогнутые и вертикально расположены на черепе). Зубы прото-рикса отличаются большей гипсодонтностью.

З а м е ч а н и я. *Protoryx* sp. определен из мио-плиоцена Киргизии – местонахождение Орток (Дмитриева, 1977), верхний миоцен–нижний плиоцен, туролий–русциний (MN 13–14).

***Protoryx tuvaensis* Dmitrieva et Serdyuk, sp. nov.**

Табл. XIV, фиг. 1, 2

Н а з в а н и е вида по Туве.

Г о л о т и п – ПИН РАН, № 5126/143, полный левый роговой стержень; Россия, Республика Тува, Таралык-Чер; верхний миоцен, туролий, баодэ (NMU 10–11).

О п и с а н и е. Череп небольшой. Лобные кости слабо пневматизированы. Воздушные полости едва заходят в основание рогового стержня. Глазница небольшая, скорее всего, почти не выступала за уровень черепа. Заглазничная ямка обширная и глубокая, надглазничная – маленькая, глубокая, почти треугольной формы. Продольный лобный шов вздут. Роговые стержни длинные, изящные, расположены прямо над глазницей, наклонены к поверхности мозговой коробки примерно на 70°, в сечении овальные, по-видимому, были почти параллельными в основании. Покрывают со всех сторон (за исключением задней) равномерной прямой исчерченностью. На задней стороне расположены глубокие желобки. Пенек рогового стержня небольшой. Спереди он достигает 32 мм, а сзади почти сходит на нет. Зубная система мезогипсодонтная. Сти-

ли и ребра на верхних молярах развиты, но сглажены, особенно ребра. Дополнительный бугорок имеется только на M_1 . В P^4 долинка, по-видимому, остаются открытыми. Ряд премоляров удлиннен.

Размеры роговых стержней и зубов приведены в табл. 2.

С р а в н е н и е. Роговые стержни *P. tuvaensis* короче, чем у *P. laticeps*, *P. paralaticeps*, *P. tadjikistanica*, длиннее, чем у *P. yushensis*, *P. bohlini* и *P. heinrichi*, сильнее изогнуты, чем у *P. tadjikistanica*, *P. laticeps*, *P. shansiensis* и *P. bohlini*, более округлые в сечении, чем у *P. heinrichi*, *P. bohlini* и *P. longiceps*, и более уплощены, чем у *P. tadjikistanica*, *P. laticeps*, *P. planifrons*, *P. shansiensis* и *P. carolinae*.

З а м е ч а н и я. В связи с тем, что в составе рода *Protoryx* описаны более 20 видов, валидность многих из которых мы не имеем возможности проверить, сравнения проводим с наиболее известными видами. Многие промеры проводились по фотографиям: Major, 1891; Schlosser, 1904; Andree, 1926; Bohlin, 1935; Teilhard de Chardin, Trassaert, 1938.

М а т е р и а л. В дополнение к голотипу в колл. ПИН: фрагменты роговых стержней худшей сохранности (экз. ПИН, №№ 5126/144–147), фрагмент верхней челюсти с P^2 – M^3 (экз. ПИН, № 5126/509), P^4 (экз. ПИН, № 5126/158), фрагменты нижней челюсти с M_1 – M_3 и M_3 (экз. ПИН, №№ 5126/508, 148), резец (экз. ПИН, № 5126/157), ph II (экз. ПИН, № 5126/516). Сборы А.В. Лаврова, 2007, 2008 гг.

Род *Quirliqnorina* Bohlin, 1937

Quirliqnorina: Bohlin, 1937, с. 34; Соколов, 1953, с. 269.

Т и п о в о й вид – *Quirliqnorina cheni* Bohlin, 1937, Китай, Цайдам, туролий (MN 11–13), баодэ (NMU 10–11).

Д и а г н о з. Гиппотрагины среднего размера. Роговые стержни относительно небольшие, почти прямые, уплощенные, овального сечения с передним килем, расположены прямо над глазницей (диагноз составлен с учетом данных Bohlin, 1937; Соколов, 1953).

С о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. От *Hippotragus*, *Oryx* и *Addax* отличается меньшими, а от *Tragoreas* – большими размерами, от *Hippotragus*, *Sivoryx*, *Protoryx*, *Olonbulukia* – более прямыми роговыми стержнями, от *Palaeoryx* – расположением роговых стержней прямо над глазницей (у *Quirliqnorina* они сдвинуты за глазницу).

З а м е ч а н и я. Фрагмент рогового стержня *Quirliqnorina* sp. (экз. ПИН, № 5126/515; табл. XIV, фиг. 3, 4) обнаружен в местонахождении Холу (сборы Б.А. Борисова, 1989).

Роговые стержни небольшие, почти прямые, слабо изогнуты назад, значительно уплощены (уплощение особенно заметно с внутренней сторо-

Таблица XIV



Объяснение к таблице XIV

Фиг. 1, 2. *Protoryx tuvaensis* sp. nov., голотип ПИН, № 5126/143, фрагмент левого рогового стержня ($\times 2/3$): 1 – спереди, 2 – сбоку; Россия, Тува, Таралык-Чер; верхний миоцен.

Фиг. 3, 4. *Quirliqnozia* sp., экз. ПИН, № 5126/515 фрагмент неполного правого рогового стержня, дистальная треть реконструирована ($\times 2/3$): 1 – спереди, 2 – сбоку; Россия, Тува, р. Холу; верхний миоцен.

Таблица 2. Размеры роговых стержней и зубов *Protoryx tuvaensis* sp. nov., Таралык-Чер, Тува, Россия, верхний миоцен, баодэ (NMU 10–11). Колл. ПИН РАН № 5126

Промеры	№ экз.					
	№ 143	№ 144	№ 145	№ 146	№ 147	№ 509
Длина по наибольшей кривизне	250	—	—	—	—	—
Длина сзади по прямой	210	—	—	—	—	—
Индекс изогнутости	84%	—	—	—	—	—
Продольный диаметр сечения	39.5	35	34	36.2	34.5	—
Поперечный диаметр сечения	26	24	23	25.5	23	—
Индекс сплюсненности	65.8%	68.5%	67.6%	70%	66.6%	—
Окружность основания	110	98	96	103	97	—
Индекс массивности	44%	—	—	—	—	—
Наибольший диаметр глазницы	~15	~12	—	—	—	—
Величина заглазничной ямки	26 × 12	22 × 12	24 × 14	—	—	—
Величина надглазничной ямки	~10 × 6	8 × 4	—	—	—	—
Пенек до уровня надглазничного отверстия	—	15.5	—	—	—	—
Пенек до уровня глазницы	32	31	—	—	—	—
Длина P ² –M ³	—	—	—	—	—	69.5
Длина P ² –P ⁴	—	—	—	—	—	30
Степень редукции премоляров: P ² –P ⁴ /P ² –M ³	—	—	—	—	—	43%

Таблица 3. Размеры роговых стержней *Quirliqnoia* sp., верхний миоцен

Промеры	№ экз.	ПИН, № 5126/515, Холу, Тува	№ 441	№ 508
			Цайдам, Китай (Bohlin, 1937)	
Длина по передней поверхности		~210	203	—
Длина сзади по прямой		~200	—	—
Окружность основания		111	130	111
Продольный диаметр сечения		42	48	40
Поперечный диаметр сечения		28.5	30	28
Индекс изогнутости		~95%	—	—
Индекс массивности		~53%	64%	—
Индекс сплюсненности		~67.8%	62.5%	70.0%

ны, что придает им форму клинка). В сечении — четкий овал. По передней поверхности проходит хорошо выраженный киль. По-видимому, он следовал очень слабому гомонимному изгибу стержня. Поверхность исчерчена мелкой ребристостью. Лобные кости, по всей видимости, были пневматизированы, но воздушные полости едва достигали основания пенька. Размеры представлены в табл. 3.

Большое сходство по размерам и сплюсненности роговой стержень с реки Холу проявляет с материалами из Цайдама, верхний миоцен—нижний плиоцен, баодэ (NMU 10–11), определенными Б. Болингом как *Quirliqnoia* sp. (Bohlin, 1937) (табл. 3). Стер-

жень *Quirliqnoia cheni* кажется несколько большим. Материала для установления вида недостаточно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования палеонтологических материалов из Таралык-Чера и Холу показали присутствие среди ископаемых млекопитающих Тувы пока немногочисленных остатков неогеновых полорогих — лошадиных антилоп родов *Tragoreas*, *Protoryx* и *Quirliqnoia*. Последние были широко распространены в туролии (MN 11–13) в Европе и его аналогах

в Центральной Азии (баодэ, MNU 10–11), а также в Индии.

Как указывали А.А. Борисьяк (1914), Г. Пилгрим (Pilgrim, 1939), И.И. Соколов (1953), антилопы рода *Tragoeas* демонстрируют примитивные черты полорогих, свойственные миоценовым Bovidae: слабый излом оси черепа, наибольшую брахиодонтность, удлинённый премолярный ряд и др. Указанные признаки наблюдаются и у трагореаса из Таралык-Чера. Опираясь на его эволюционную древность, а также на распространение указанных антилоп в туролии, комплекс полорогих Тувы можно рассматривать как позднемиоценовый. О позднемиоценовом возрасте фауны Таралык-Чера свидетельствуют данные И.А. Вислобоковой и А.В. Лаврова (Вислобокова, 2009; Вислобокова, Лавров, 2009).

Тувинский проторикс, в противоположность крупным представителям этой группы, скорее всего, был небольших размеров. Трудность определения заключалась в том, что некоторые признаки морфологии рогового стержня — крутая постановка на черепе, значительная изогнутость, узость сечения (овал) — могли служить основанием для отнесения его и к сестринскому подсемейству Caprinae. Однако незначительная величина глазниц, их слабое выступание за пределы черепа и отсутствие трубообразности свидетельствуют в пользу отнесения его к подсемейству Hippotraginae и даже новому виду *P. tuvaensis*. Общность же некоторых морфологических признаков представителей двух подсемейств предполагает их эволюционную близость, а также адаптации к одинаковым условиям существования.

Указанные антилопы были широко представлены в гиппарионовых фаунах Греции, Молдавии, Украины, Киргизии, Таджикистана, Казахстана, Монголии, Китая, Индии и Пакистана. Тыва оказалась новой азиатской точкой гиппарионовой фауны на востоке. Скорее всего, экологическая обстановка этого времени в Тыве была типично туролийской. Это были участки саванн с кустарниковой и травянистой растительностью, с относительно мягкими грунтами и тёплым климатом.

Работа поддержана грантом РФФИ № 08-04-00483а, Программой фундаментальных исследований ОБН РАН “Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга” и Программой фундаментальных исследований Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем” — проект “Сопряженная эволюция ландшафтов и биоты в кайнозое”.

Авторы выражают свою признательность Б.А. Борисову и А.В. Лаврову за предоставленный к изучению палеонтологический материал.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисьяк А.А.* Севастопольская фауна млекопитающих // Тр. Геол. ком. 1914. Т. 87. Вып. 1. С. 1–104.
- Векуа А.К.* Квабебская фауна акчагыльских позвоночных. М.: Наука, 1972. 349 с.
- Вислобокова И.А.* Первая находка *Chleuastochoerus* (Suidae, Artiodactyla) на территории России // Палеонтол. журн. 2009. № 6. С. 78–89.
- Вислобокова И.А., Лавров А.В.* Древнейшие кабарги рода *Moschus* на территории России и их значение для уточнения эволюции и родственных отношений семейства *Moschidae* // Палеонтол. журн. 2009. № 3. С. 87–100.
- Дмитриева Е.Л.* Антилопы неогена Монголии и сопредельных территорий. М.: Наука, 1977. 116 с. (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. эксп. Вып. 6).
- Крахмальская Т.В.* Гиппарионовая фауна древнего мейотиса северного Причерноморья. Киев: Наукова думка, 1996. 225 с.
- Лавров А.В., Забелин В.И.* Таралык-Чер — новое местонахождение фауны позвоночных миоцена-плиоцена в Тыве // Биоразнообразии и сохранение генофонда флоры, фауны и народонаселения Центрально-Азиатского региона. Мат.-лы 2 междунар. конф. 26–29 сентября 2007 г. Кызыл, 2007. С. 90–94.
- Соколов И.И.* Опыт естественной классификации полорогих (Bovidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1953. Т. 14. С. 5–295.
- Соколов И.И.* Подсемейство Hippotraginae Brooke, 1876 (=Originiae Pocock, 1910; part Pseudotraginae Schlosser, 1904). Лошадиные антилопы // Основы палеонтологии. Млекопитающие. М.: Гос. науч.-тех. изд-во по геологии и охране недр, 1961. С. 386–387.
- Andree J.* Neue Cavicornier aus dem Pliozän von Samos // Palaeontogr. 1926. V. 67. № 6. S. 135–175.
- Bohlin B.B.* Cavicornier der Hipparion Fauna Nord Chinas // Palaeontol. Sin. Ser. C. 1935. V. 9. Fasc. 4. S. 1–166.
- Bohlin B.B.* Bemerkungen über einige Pontischen Antilopen-Gattungen // Arkiv Zool. Stockholm. 1936. Bd 28 A. № 18. S. 1–22.
- Bohlin B.B.* Eine Tertiäre Saugetier-Fauna aus Tsaidam // Palaeontol. Sin. Ser. C. 1937. V. 14. Fasc. 1. S. 5–111.
- Brooke V.* Family Bovidae // The geographical distribution of animals with a study of the relations of living and extinct fauna as elucidating the past changes of the earth's surface (by Wallace A.R.). L.: Macmillan and Co., 1876. V. 2. P. 222–225.
- Flower W.H., Lydekker R.* An introduction to the study of mammals: living and extinct. L.: Adam, 1891. 754 p.
- Gentry A.W.* The earliest goats and other antelopes from the Samos Hipparion fauna // Bull. Brit. Museum (Natur. History) Geol. 1971. V. 20. P. 229–296.
- Köhler M.* Boviden des türkischen Miozäns // Paleontol. evol. 1987. V. 21. P. 133–246.
- Lydekker R., Blaine G.* Catalogue of the ungulate mammals in the British Museum (Natural History). L.: Brit. Museum, 1914. V. 3. 284 p.
- Major F.* Consideration nouvelles sur la faune de vertébrés du Miocène supérieur dans l'île de Samos // C.R. Acad. Sci. Paris. 1891. T. 113. P. 608–610.

- Pilgrim G.E.* The fossil Bovidae of India // *Paleontol. Indica*. N.S. 1939. V. 26. № 1. P. 1–356.
- Pilgrim G.E., Hopwood A.T.* Catalogue of the Pontian Bovidae of Europe. L.: Brit. Museum (Natur. History), 1928. 106 p.
- Pocock R.J.* On the specialized cutaneous glands of ruminants // *Proc. Zool. Soc. London*. 1910. V. 80. P. 840–986.
- Prasad K.N.* Observations on the stratigraphy and fauna of the Siwalik System // *Ind. Geosci. Assoc.* 1968. V. 8. P. 57–65.
- Robinson P.* *Pachytragus solignaci*, a new species of Caprinae bovid from the late Miocene Beglia Formation of Tunisia // *Notes Serv. Géol. Tunisie*. 1972. V. 37. S. 1–94.
- Schlosser M.* Die fossilen Cavicornia von Samos // *Beitr. Paläontol. Geol. Leipzig*. 1904. Bd 17. S. 21–118.
- Sclater P.L., Thomas M.* The book of antilopes. L., 1894–1900. V. 4. P. 1–242.
- Teilhard de Chardin P., Trassaert M.* Cavicornia of South-Eastern Shansi // *Palaeontol. Sin.* N.S. 1938. № 6. P. 1–98.
- Weber M.* Die Säugetiere: Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. 2. Aufl. Jena: Fischer. Bd 1. Anatomischer Teil. 1927–1928. 2 V. 459 S.; Bd 2. Systematischer Teil. 1928. 922 s.
- Zittel K.A. von.* Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). Vertebrata. München, Berlin: R. Oldenbourg, 1923. 706 s.

Hippotraginae (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) from the Late Miocene of Tuva

E. L. Dmitrieva, N. V. Serdyuk

Fossil remains of Late Miocene (Baode, NMU10–NMU11) horse antelopes from Tuva (Russia) are described, including *Tragoreas* sp., *Protoryx tuvaensis* sp. nov. from the Taralyk Cher locality and *Quirliqnorina* sp. from the Kholu locality. A new species, *Protoryx tuvaensis* Dmitrieva et Serdyuk, is described. These taxa compose a Late Miocene antelope assemblage of a new eastern geographical point (Russia, Tuva, Baode, NMU10–MN11).

Keywords: Bovidae, Hippotraginae, Late Miocene, Early Pliocene, Turolian, Tuva.