

УДК 569.325:551.782.11

НОВЫЕ ВИДЫ AMPHILAGUS (LAGOMORPHA, MAMMALIA) ИЗ МИОЦЕНА ДОЛИНЫ ОЗЕР, ЦЕНТРАЛЬНАЯ МОНГОЛИЯ

© 2013 г. М. А. Ербаева

Геологический институт СО РАН, Улан-Удэ

e-mail: erbajeva@gin.bsnet.ru

Поступила в редакцию 03.11.2010 г.

Принята к печати 29.10.2012 г.

Приводится описание новых видов зайцеобразных: *Amphilagus orientalis* sp. nov., *A. plicadentis* sp. nov., *A. magnus* sp. nov. из местонахождений нижнего миоцена (бионона “D”) Долины Озер в Центральной Монголии.

DOI: 10.7868/S0031031X13030045

Анализ видового состава миоценовых зайцеобразных Центральной Азии показал, что доминирующими и наиболее разнообразными были представители подсемейств *Desmatolaginae* и *Amphilaginae* семейства *Palaeolagidae*, а также пищуховые (*Ochotonidae*) (Erbajeva, Daxner-Höck, 2001; Erbajeva, 2007).

В предлагаемой статье приводится описание трех новых видов рода *Amphilagus* из миоценовых отложений Долины Озер в Центральной Монголии, позволяющее дополнить таксономический состав млекопитающих региона и проследить биохронологию рассматриваемой группы.

На территории Азии представители рода *Amphilagus* чрезвычайно редки и представлены немногочисленными остатками. Они известны в Китае (Li, 1962; Wu et al., 1998a, b) и Японии (Tomida, Goda, 1993), установлено их присутствие в ряде местонахождений Зайсанской впадины (Ербаева, 1994; Erbajeva, 1994) и на территории Восточной Сибири (Erbajeva, Filippov, 1997).

На территории Европы представители рода *Amphilagus* известны из многочисленных местонахождений позднего олигоцена и миоцена (Pomel, 1853; Gervais, 1859; Viret, 1929; Tobien, 1963, 1970, 1974; Janvier, 1969; Engesser, 1972; Топачевский, 1987; Lopez Martinez, 1989; Angelone, 2009; и др.).

Описание остатков представителей рода *Amphilagus* из миоцена Монголии позволяет дополнить представления о таксономическом разнообразии и эволюционном развитии рода. Амфилагины играют важную роль в палеогеографических реконструкциях, являются биохронологическими маркерами миоценовых отложений в Долине

Озер и могут быть полезны для межрегиональных корреляций.

Материал происходит из раннемиоценовых отложений местонахождений Хотулиин – Тээг восточный (HTE – Hotuliin Teeg east), Хух – Тээг (RHN – A/12) и Унхэльтсэг – А/3/М; Унхэльтсэг – А/4/М; Унхэльтсэг-0/М (Unkheltseg – UNCH – A/3/М; UNCH – A/4/М; UNCH – 0/М), которые отнесены к биононе “D” (Biozona “D”; Höck et al., 1999; Daxner-Höck, Badamgarav, 2007).

Изученные материалы хранятся в Венском музее естественной истории (NHMW), собраны участниками совместного Австрийско-Монгольского проекта (FWF-P:10505-GEO и FWF-project: P-23061-N19). Все промеры даны в мм. Для обозначения элементов зубов используется номенклатура, принятая Н. Лопес-Мартинес (Lopez Martinez, 1989), Х. Тобином (Tobien, 1974) и автором (Ербаева, 1988).

В работе принята классификация зайцеобразных А.А. Гуреева (1964), согласно которой род *Amphilagus* входит в состав подсемейства *Amphilaginae* семейства *Palaeolagidae*.

Автор искренне благодарен Г. Дакснер-Хёк, У. Гёлих (NHMW, Вена), П. Мэн, М. Угюне (Лион), Р. Тедфорд (Нью-Йорк, AMNH) за предоставленную возможность работать с материалами, хранящимися в коллекциях упомянутых учреждений. Автор выражает признательность А.В. Лопатину за ценные замечания. Исследование частично поддержано грантами РФФИ-Сибирь № 08-05-98033 и ГФЕН-РФФИ № 08-05-92215.

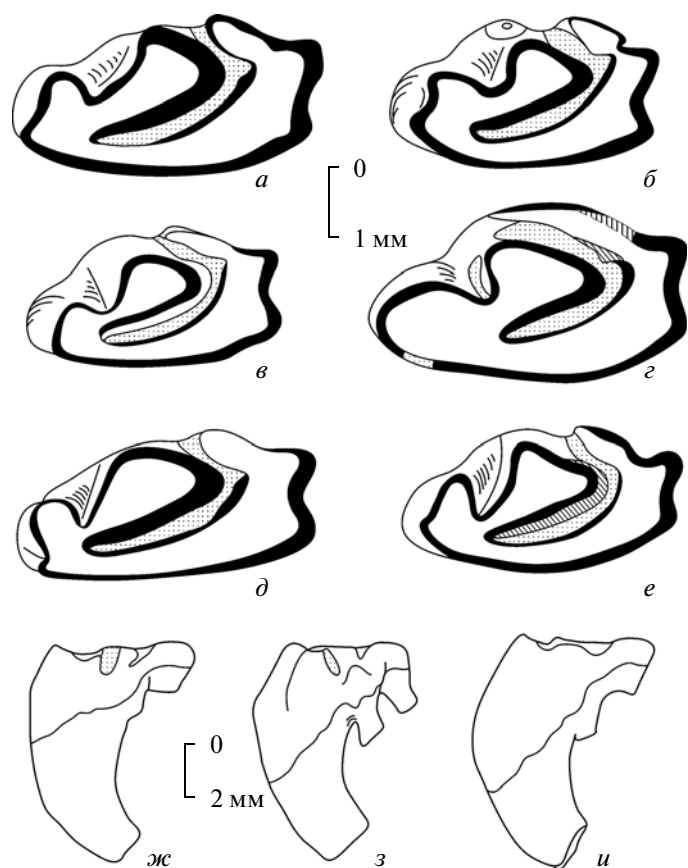


Рис. 1. *Amphilagus orientalis* sp. nov.: а–и – P3, все правые; а–е – со стороны жевательной поверхности (а – экз. NHMW, № 2011/0214/0011; б – экз. NHMW, № 2011/0214/0012; в – экз. NHMW, № 2011/0214/0013; г – экз. NHMW, № 2011/0214/0014; д – экз. NHMW, № 2011/0214/0015; е – экз. NHMW, № 2011/0214/0016); ж–и – с передней стороны (ж – экз. NHMW, № 2011/0214/0011, з – экз. NHMW, № 2011/0214/0012, и – экз. NHMW, № 2011/0214/0014); Центральная Монголия, Долина Озер, Хотулиин –Тээг; нижний миоцен, биозона “D”.

О Т Р Я Д LAGOMORPHA

СЕМЕЙСТВО PALAEOLAGIDAE DICE, 1929

ПОДСЕМЕЙСТВО AMPHILAGINAE GUREEV, 1953

Род *Amphilagus* Pomel, 1853

Amphilagus orientalis Erbajeva, sp. nov.

Название вида *orientalis* *lat.* – восточный.

Голотип – NHMW, № 2011/0214/0001, фрагмент левой нижнечелюстной кости с р3–m2; Центральная Монголия, Долина Озер, местонахождение Хотулиин – Тээг восточный; нижний миоцен, биозона “D”.

Описание (рис. 1–3; табл. 1, 2). Размеры для рода средние. Для верхних зубов характерна частичная гипсодонтия. Они имеют по три корня, два мелких боковых и один крупный внутренний. P3 с тремя конами, внутренний из них наиболее крупный, средний несколько мельче предыдущего,

го, наружный кон мелкий с небольшим углублением на внешнем крае у некоторых особей. Длина антеролофа P3 варьирует, у отдельных особей он достигает середины ширины зуба или превосходит, у некоторых не доходит до середины зуба, что зависит от степени стирания. Коны разделены передними входящими складками, внутренняя из которых глубокая, заполнена значительным количеством цемента, наружная мелкая и короткая, без цемента, лишь у одного зуба эта складка имеет небольшое количество цемента (экз. NHMW, № 2011/0214/0014) (рис. 1, г). Внутренний край зуба почти выпрямленный или с небольшим углублением без цемента. Очертание наружного края зуба варьирует от округлого (экз. NHMW, № 2011/0214/0014; рис. 1, г) до почти выпрямленного с небольшим углублением (экз. NHMW, №№ 2011/0214/0012, 2011/0214/0015) (рис. 1, б, д). Эмаль развита по всему периметру зуба в разной степени, однако она толще на передней, внутренней и наружной сторонах внутреннего и среднего конов.

P4 крупных размеров, у молодых особей гипострия мелкая с небольшим количеством цемента, у стертых зубов взрослых особей гипострия слабо выражена без цемента. Паракон и метакон крупные, близки по размерам, на жевательной поверхности в области этих бугров имеются небольшие углубления, заполненные цементом (экз. NHMW, №№ 2011/0214/0017, 2011/0214/0018) (рис. 2, а, в). На жевательной поверхности зуба имеется полукруглая долинка (crescentic valley), заполненная цементом, количество которого варьирует (возможно, зависит от индивидуального возраста особи). Эмаль хорошо развита по переднему, заднему и внутреннему краям и тонкая на наружном крае зуба.

M1 несколько мельче предыдущего зуба, гипострия мелкая, без цемента. Паракон и метакон близки по размерам. В строении жевательной поверхности зубов у молодых особей характерно обилие цемента, количество которого значительно снижается у взрослых. Эмаль хорошо развита по переднему и внутреннему краям зуба и тонкая или отсутствует на большей части заднего и наружного краев.

Нижнечелюстные кости массивные, лабиальная сторона в области р4 слабовыпуклая. Резец оканчивается между р4 и m1, образуя заметный бугорок на внутренней стороне челюсти. Переднее подбородочное отверстие расположено перед р3, на уровне половины высоты челюсти, заднее по размеру меньше, расположено под m1, ближе к основанию нижнечелюстной кости. Зубы с корнями. На р3 один корень, на р4–m2 по два широких и плоских корня.

Передний предкоренной зуб р3 имеет четырехугольную форму жевательной поверхности,

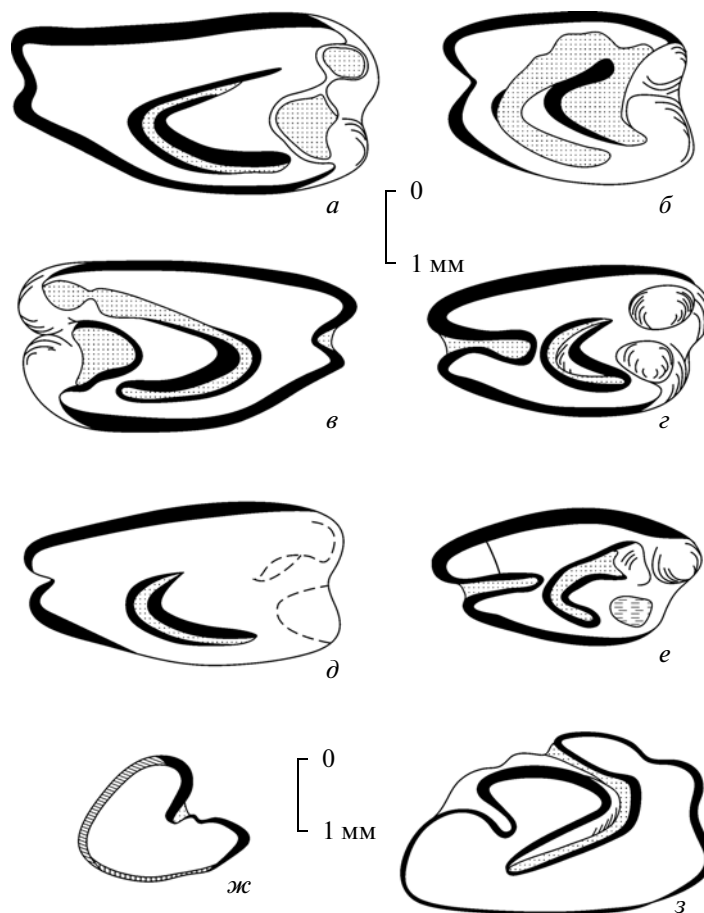


Рис. 2. *a–e* – *Amphilagus orientalis* sp. nov.: *a* – экз. NHMW, № 2011/0214/0017, левый P4; *б* – экз. NHMW, № 2011/0214/0020, левый M1; *в* – экз. NHMW, № 2011/0214/0018, правый P4; *г* – экз. NHMW, № 2011/0214/0021, левый M2; *д* – экз. NHMW, № 2011/0214/0019, левый M1; *е* – экз. NHMW, № 2011/0214/0023, левый M2; Центральная Монголия, Долина Озер, Хотулиин –Тээг; ранний миоцен, биозона “D”; *ж*, *з* – *Amphilagus plicadentis* sp. nov.: *ж* – голотип NHMW, № 2011/0210/0001, правый р3; Центральная Монголия, Долина Озер, Унхэльтсэг–А/3/М, нижний миоцен, биозона “D”; *з* – экз. NHMW, № 2011/0210/0002, правый P3; Центральная Монголия, Долина Озер, Унхэльтсэг–А/4/М; нижний миоцен, биозона “D”.

близкую к квадрату у молодых особей и треугольные очертания – у старых. Передне-наружная входящая складка с цементом, который отсутствует у молодых особей и становится обильным у взрослых и старых особей. Передний край зуба имеет почти выпрямленные очертания, но с мелким углублением, проходящим до основания коронки у молодых и полувзрослых особей (рис. 3, *a, б*). Глубокая и сравнительно длинная складка, проходящая вдоль внутренней стороны зуба от задне-наружного угла в направлении к передне-наружному, обильно заполнена цементом у молодых особей (рис. 3, *б*). С возрастом, по мере стирания жевательной поверхности зуба, длина складки и ее глубина сокращаются, и она полностью выклинивается у старых особей и исчезает (рис. 3, *г, д*). У взрослых особей длина зуба на внешнем крае намного больше, чем на внутреннем. Эмаль хорошо развита по всему периметру зуба, но тонкая на заднем крае.

Нижние зубы р4–m2 (рис. 3, *a, б, е*) имеют по три конида – тригонид, талонид и гипоконулид, четко выраженные у молодых и полувзрослых особей. Тригонид соединен с талонидом цементом. Ширина тригонидов значительно превышает их длину, их внешний край слегка заострен у молодых особей, внутренний край закруглен или ближе к выпрямленному. Тригониды слабовыпуклые на переднем крае и имеют небольшой выступ на заднем. Талониды округлые с внутренней стороны и заостренные в средней части внешней стороны. У молодых особей талонид имеет короткий и широкий гипоконулид, который при стирании зубов постепенно уменьшается в размере и позднее сливается с талонидом, образуя на жевательной поверхности небольшой островок эмали. Гипоконулид и островок эмали сохраняются на нижних зубах достаточно долго в онтогенезе, особенно на m2. У старых особей талониды приобретают форму, близкую к овально-округлой

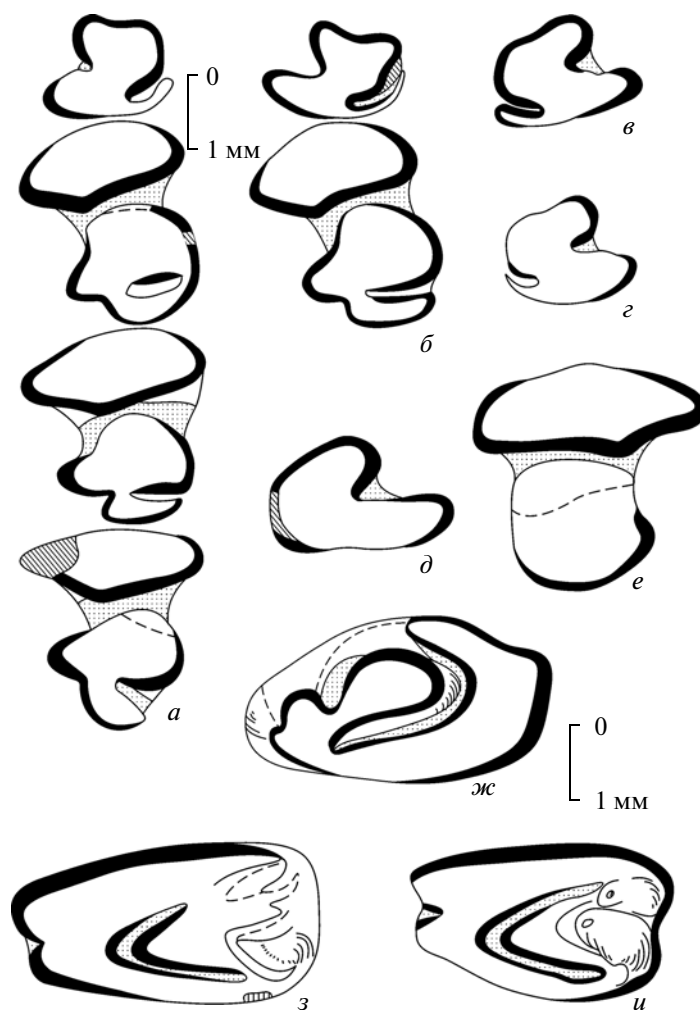


Рис. 3. *a–e* – *Amphilagus orientalis* sp. nov.: *a* – голотип NHMW, № 2011/0214/0001, фрагмент левой нижнечелюстной кости с р3–m2; *б* – экз. NHMW, № 2011/0214/0002, фрагмент левой нижнечелюстной кости с р3–р4; *в* – экз. NHMW, № 2011/0214/0003, правый р3; *г* – экз. NHMW, № 2011/0214/0004, правый р3; *д* – экз. NHMW, № 2011/0214/0005, правый р3; *е* – экз. NHMW, № 2011/0214/0006, правый р4; Центральная Монголия, Долина Озер, Хотулиин –Тээг; нижний миоцен, биоцона “D”; *ж–и* – *Amphilagus magnus* sp. nov.: *ж* – экз. NHMW, № 2011/0213/0001, правый Р3; *з* – экз. NHMW, № 2011/0213/0002, левый Р4; *и* – экз. NHMW, № 2011/0213/0003, левый М1; Центральная Монголия, Долина Озер, Хотулиин – Тээг, нижний миоцен, биоцона “D”.

(экз. NHMW, № 2011/0214/0016) (рис. 3, *е*). Эмаль отсутствует в средней части переднего края тригониды и талонида и развита хорошо на их внутренней, задней и внешней сторонах.

Третий нижний моляр m3 у рассматриваемой формы отсутствует, так как на нижнечелюстной ветви (экз. NHMW, № 2011/0214/0001) (рис. 3, *а*) зубной ряд заканчивается альвеолой m2. Подобное встречается у *Amphilagus* и *Titanomys* из Ла-Грив (La Grive) (коллекция П. Мэна и М. Угюне, г. Лион, личные наблюдения автора).

Размеры зубов в табл. 1, 2.

Сравнение. Отличается от всех известных видов *Amphilagus* своеобразной структурой р3, имеющего четырехугольную форму, которая сохраняется долго в онтогенезе, а также наличием на

внутренней стороне зуба хорошо развитой длинной и сравнительно глубокой складки с цементом. От *A. sarmaticus* Topachevsky, 1987 и *A. plicadentis* sp. nov. отличается отсутствием складчатости в передне-наружной входящей складке р3.

Материал. Кроме голотипа, из типового местонахождения изолированные верхние зубы, Р3 (все правые), экз. NHMW, №№ 2011/0214/0011–0016; левый Р4, экз. NHMW, № 2011/0214/0017; правый Р4, экз. NHMW, № 2011/0214/0018; левый М1, экз. NHMW, № 2011/0214/0019; левый М1, полувзрослый, экз. NHMW, № 2011/0214/0020; левый М2, экз. NHMW, № 2011/0214/0021; правый М2, экз. NHMW, № 2011/0214/0022; левый М2, экз. NHMW, №№ 2011/0214/0023–0034; фрагмент левой нижнечелюстной ветви с р3–р4,

Таблица 1. Размеры верхних зубов *Amphilagus orientalis* sp. nov., мм

Промеры	Число экз.	Среднее	Наименьшее	Наибольшее
P3 длина	6	2.2	1.7	2.3
P3 ширина	6	3.29	2.75	3.9
P3 длина антеролофа	6	1.7	1.3	2.4
P4 длина	2	2.15	2	2.3
P4 ширина	2	4	3.72	4.3
M1 длина	2	2.2	—	—
M1 ширина	2	3.5	3.2	3.8
M2 длина	3	1.86	1.7	1.9
M2 ширина	3	3.35	3.2	3.5
M2 глубина гипострии	3	1.18	1.1	1.25

Таблица 2. Размеры нижних зубов *Amphilagus orientalis* sp. nov., мм

Промеры	Число экз.	Среднее	Наименьшее	Наибольшее
p3–m2	1	8.4	—	—
p3–m1	1	6.1	—	—
p3–p4	2	3.75	—	—
m1–m2	1	5.2	—	—
p3 длина	5	1.3	1.2	1.5
p3 ширина	5	1.8	1.6	2.15
p4 длина	3	2.53	2.5	2.6
p4 длина тригонида	3	1.03	1.0	1.1
p4 ширина тригонида	3	2.33	2.1	2.75
p4 длина талонида	3	1.52	1.5	1.55
p4 ширина талонида	3	1.72	1.7	1.75
m1 длина	2	2.35	2.3	2.4
m1 длина тригонида	2	1.0	0.9	1.1
m1 ширина тригонида	2	2.42	2.3	2.55
m1 длина талонида	2	1.27	1.25	1.3
m1 ширина талонида	2	1.62	1.6	1.65
m2 длина	3	2.6	2.4	2.7
m2 длина тригонида	3	0.95	0.8	1.05
m2 ширина тригонида	3	2.5	2.3	2.65
m2 длина талонида	3	1.53	1.4	1.6
m2 ширина талонида	3	1.7	1.6	1.8

экз. NHMW, № 2011/0214/0002; фрагмент правой нижнечелюстной ветви с p4, экз. NHMW, № 2011/0214/0006; изолированные нижние зубы: p3 (все правые), экз. NHMW, № 2011/0214/0003–0005; фрагмент левой нижнечелюстной ветви с m1–m2, экз. NHMW, № 2011/0214/0007; левый m2, экз. NHMW, №№ 2011/0214/0008–0010.

***Amphilagus plicadentis* Erbajeva, sp. nov.**

Amphilagus sp. 1: Erbajeva, 2007, с. 168, табл. 1.

Amphilagus sp. 2: Erbajeva, 2007, с. 168, табл. 1.

Название вида от *plica lat.* — складка и *dens lat.* — зуб.

Голотип — NHMW, № 2011/0210/0001; правый p3; Центральная Монголия, Долина Озер,

местонахождение Унхэльтсэг—А/3/М; нижний миоцен, биозона “D”.

О п и с а н и е (рис. 2, ж, з). Размеры крупные. Хорошо выражена боковая гипсодонтия. На P3 три корня, два хорошо развитых мелких боковых и один внутренний крупный. На жевательной поверхности три кона, внутренний крупный, его антеролоф проходит до середины ширины зуба, средний кон также крупный, грибообразной формы, его передняя ширина составляет 1/3 общей ширины зуба, наружный кон значительно меньше предыдущих (рис. 2, з). Коны разделены двумя передними входящими складками, наружная мелкая и короткая, без цемента, внутренняя глубокая, заполнена цементом. Складки проходят параллельно от жевательной поверхности зуба к ее основанию по переднему краю коронки. Длина зуба на внутренней стороне значительно больше, чем на внешней; на внутреннем крае зуба имеется небольшое углубление без цемента, внешний край зуба округлых очертаний, задний практически выпрямленный. Эмаль развита по всему периметру зуба, однако она толще на передней, внутренней и наружной сторонах внутреннего и среднего конов и тоньше на заднем и наружном краях зуба.

На p3 один корень, четко видны следы слияния двух. Жевательная поверхность имеет треугольную форму с закругленными передним и задне-внутренним краями и несколько заостренным наружным краем (рис. 2, ж). Передне-наружная входящая складка проходит по всей высоте коронки зуба и выклинивается на границе с корнем; ее передний край гладкий, а задний имеет слабо выраженную складчатость. Эмаль развита практически по всему периметру зуба, толще на передней, внутренней и наружной сторонах, тонкая на заднем крае зуба.

Размеры в мм. Длина × ширина P3 — 2.5 × 4.5. Длина × ширина p3 — 1.75 × 2.25.

С р а в н е н и е. Отличается от всех известных видов рода крупными размерами и складчатым краем входящей складки на p3.

З а м е ч а н и я. Передний нижний премоляр (p3) со складчатым краем входящей складки встречается у таксонов рода *Desmatolagus* (неопубликованные материалы NHMW и AMNH). Сходная форма описана из Джунгарии, Китай как новый род *Plicalagus* с видом *P. junggurensis* (Wu et al., 1998); p3 этой формы имеет складчатый край на передне-наружной входящей складке. Однако этот вид значительно отличается от монгольского более мелкими размерами и наличием входящей складки с цементом на внутренней стороне зуба, а также присутствием мелкого цингулида на передне-наружной стороне зуба у основания коронки.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, изолированный правый P3, экз. NHMW, № 2011/0210/0002; местонахождение Унхэльтсэг—А/4/М.

***Amphilagus magnus* Erbajeva, sp. nov.**

Amphilagus sp. 3: Erbajeva, 2007, с. 168, табл. 1.

Н а з в а н и е вида *magnus* *лат.* — крупный.

Г о л о т и п — NHMW, № 2011/0211/0001, фрагмент левой нижнечелюстной кости с p3—m2; Центральная Монголия, Долина Озер, местонахождение Унхэльтсэг—0/М; нижний миоцен, биозона “D”.

О п и с а н и е. Размеры крупные (рис. 3, ж—и, 4). Выражена частичная гипсодонтия зубов. На верхних зубах по три корня, два хорошо развитых мелких боковых и один крупный внутренний. P3 с тремя конами, внутренний наиболее крупный, антеролоф проходит до середины ширины зуба, средний кон также крупный, наружный самый мелкий с небольшим углублением без цемента на наружном крае зуба. Коны разделены двумя передними входящими складками, заполненными цементом. Эмаль развита по всему периметру зуба, тонкая на заднем крае и утолщена на передней, внутренней и наружной сторонах внутреннего и среднего конов (рис. 3, ж).

P4 крупных размеров (рис. 3, з), гипострия мелкая, заполнена небольшим количеством цемента. Паракон и метакон крупные, близки по размерам. В средней части жевательной поверхности зуба имеется полулунная долинка, заполненная небольшим количеством цемента. Эмаль хорошо развита по переднему и внутреннему краям зуба и тонкая или отсутствует на внутренней половине заднего края.

M1 (рис. 3, и) несколько мельче предыдущего зуба, гипострия неглубокая с небольшим количеством цемента. Паракон мельче метакона. Полулунная долинка на жевательной поверхности крупнее, чем на P4, заполнена цементом. Эмаль хорошо развита по переднему и наружному краям зуба и тонкая или отсутствует на большей части заднего края.

Нижнечелюстная кость массивная, наружная сторона гладкая, слабовыпуклая в области p4 в результате выталкивания этого зуба кнаружи резцом; резец заканчивается под m1, образуя значительный бугорок на внутренней стороне. Переднее подбородочное отверстие крупное, расположено несколько впереди p3 на уровне половины высоты челюсти, заднее по размеру мельче, расположено под m1 ближе к основанию челюсти. Резец в сечении имеет треугольную форму с выпрямленным внутренним краем, его передний и задний края закругленные. Зубы с корнями. На p3 один корень, на p4—m2 по два широких и уплощенных корня. Из двух экземпляров нижнече-

люстной кости один экземпляр с р4–m3 (экз. NHMW, № 2011/0211/0002) имеет мелкий m3 (рис. 4, б), у второго (фрагмент левой нижнечелюстной кости с m2, экз. NHMW, № 2011/0211/0003) m3 отсутствует (рис. 4, з, д). Жевательная поверхность р4–m2 в средней части вогнутая. Передний нижний премоляр (р3) имеет треугольную форму жевательной поверхности, с закругленными краями. Передне-наружная входящая складка с небольшим количеством цемента. Эмаль развита хорошо по всему периметру зуба, но тонкая на заднем крае. На слабовогнутой передне-внутренней поверхности зуба на уровне половины высоты коронки имеется мелких размеров цингулид (“карманчик”) (рис. 4, е). Нижние зубы р4–m2 имеют по три конида – тригонид, талонид и гипоконулид. Тригонид и талонид соединены цементом, гипоконулид соединен с талонидом узким перешейком, который ограничен наружной и внутренней входящими складками; при стирании жевательной поверхности зубов эти складки постепенно сокращаются в размере и либо сохраняется одна внутренняя складка, либо образуется островок эмали, который при дальнейшем стирании зубов исчезает. Ширина тригонидов значительно превышает их длину, их внутренний край закруглен, наружный слабо заострен. На задней стороне тригонидов имеется слабо развитый выступ. Талониды р4–m2 имеют округлую форму, на передне-наружном крае талонида имеется четко выраженная вырезка или мелкая складка (рис. 4, а). На стертых зубах старых особей талониды приобретают форму, близкую к овально-округлой. Эмаль развита хорошо на внутренней, задней и внешней сторонах тригонидов и талонида и отсутствует на их передней стороне. Третий нижний моляр (m3) мелких размеров, состоит из одного овально-округлого конида, имеющего сильный наклон назад (рис. 4, б).

Р а з м е р ы зубов в табл. 3, 4.

С р а в н е н и е. Отличается от всех известных форм более крупными размерами, присутствием мелкого цингулида на р3 и наличием вырезки на передне-наружном крае талонида.

З а м е ч а н и я. Наличие цингулида на р3 установлено у *Desmatolagus regiaaralicus* Lopatin, 1998 из нижнего миоцена Северного Приаралья, однако он значительно крупнее и ярче выражен, чем у описываемого вида из Монголии (Лопатин, 1998, рис. 2, з). Цингулиды также более крупных размеров имеются на р3 некоторых экземпляров *Desmatolagus* из Долины Озер (неопубликованные материалы). Как все представители рода *Desmatolagus*, казахстанский вид *D. regiaaralicus* имеет на Р3 укороченный антеролоф, что значительно отличает его от описываемой формы.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, фрагмент левой нижнечелюстной кости с р4–m3, экз. NHMW,

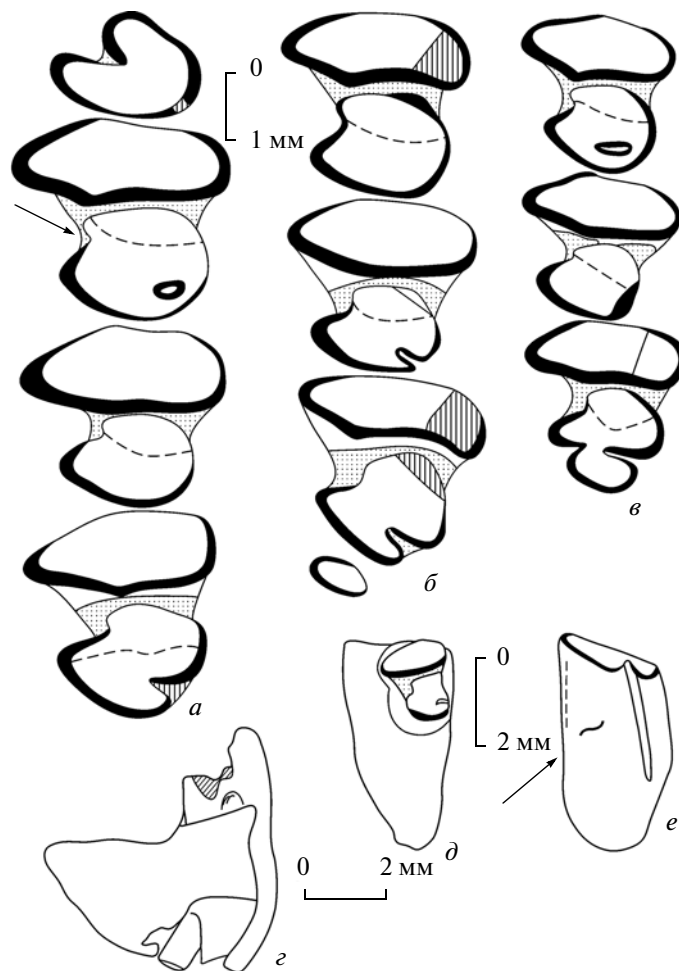


Рис. 4. *Amphilagus magnus* sp. nov.: а, е – голотип NHMW, № 2011/0211/0001, фрагмент левой нижнечелюстной кости с р3–m2, (а – со стороны жевательной поверхности; стрелкой показана вырезка или складка; е – р3 с передней стороны, стрелка указывает на цингулид); б – экз. NHMW, № 2011/0211/0002, фрагмент левой нижнечелюстной кости с р4–m3; з, д – экз. NHMW, № 2011/0211/0003, фрагмент левой нижнечелюстной кости с m2 (з – с лингвальной стороны, д – со стороны жевательной поверхности); Центральная Монголия, Долина Озер, Унхэльтсэг–0/М; нижний миоцен, биозона “D”; в – экз. NHMW, № 2011/0213/0004, фрагмент левой нижнечелюстной кости с р4–m2; Центральная Монголия, Долина Озер, Хотулиин–Тээг, нижний миоцен, биозона “D”.

№ 2011/0211/0002; фрагмент левой нижнечелюстной кости с m2, экз. NHMW, № 2011/0211/0003; местонахождение Унхэльтсэг–0/М; фрагмент левой нижнечелюстной кости с р4–m2, экз. NHMW, № 2011/0213/0004; изолированные зубы: правый Р3, экз. NHMW, № 2011/0213/0001; левый Р4, экз. NHMW, № 2011/0213/0002; левый М1, экз. NHMW, № 2011/0213/0003, 2011/0213/0005–0006; местонахождение Хотулиин – Тээг; кроме того,

Таблица 3. Размеры верхних зубов *Amphilagus magnus* sp. nov., мм

Промеры	Число экз.	Среднее	Наименьшее	Наибольшее
P4–M1	1	4.3	–	–
P3 длина	1	2.3		
P3 ширина	1	4.0		
P3 длина антеролофа	1	2.1		
P4 длина	3	2.26	2.15	2.35
P4 ширина	3	4.3	3.65	4.85
P4 глубина гипострии	1	0.55	–	–
M1 длина	3	2.1	1.8	2.35
M1 ширина	3	3.45	3.1	4.15
M1 глубина гипострии	2	0.8	0.6	1.0
M2 длина	1	2	–	–
M2 ширина	1	3.75	–	–
M2 глубина гипострии	1	1.25	–	–

Таблица 4. Размеры нижних зубов *Amphilagus magnus* sp. nov., мм

Промеры	Число экз.	Среднее	Наименьшее	Наибольшее
p3–m2	1	9.0	–	–
p3–m1	1	6.6	–	–
p3–p4	1	4.25	–	–
p4–m3	1	7.75	–	–
p4–m2	4	7.5	7.25	7.8
p4–m1	4	4.8	4.5	5.1
p3 длина	1	1.5	–	–
p3 ширина	1	2.0	–	–
p4 длина	7	2.53	2.3	2.75
p4 длина тригоноида	7	1.1	1.0	1.2
p4 ширина тригоноида	7	2.48	2.2	2.6
p4 длина талонида	7	1.48	1.35	1.7
p4 ширина талонида	7	1.75	1.6	1.9
m1 длина	7	2.4	2.15	2.55
m1 длина тригоноида	7	1.1	0.9	1.25
m1 ширина тригоноида	7	2.46	2.1	2.75
m1 длина талонида	7	1.32	1.25	1.45
m1 ширина талонида	7	1.63	1.4	1.75
m2 длина	3	2.55	2.5	2.6
m2 длина тригоноида	3	1	0.9	1.1
m2 ширина тригоноида	3	2.5	2.3	2.65
m2 длина талонида	3	1.55	1.53	1.6
m2 ширина талонида	3	1.65	1.6	1.7

экз. NHMW, №№ 2011/0211/0008–0010, 2011/0211/0004–0007; местонахождение Унхэльтсэг–0/М; экз. NHMW, №№ 2011/0211/0011–0017, местонахождение Унхэльтсэг–А/3/М; экз. NHMW, № 2011/0212/0001, местонахождение Хух – Тээг (RHN – А/12).

ОБСУЖДЕНИЕ

Зайцеобразные являются азиатской по происхождению группой, которая, возможно, впервые проникла в Европу в период события “Grande Coupure” на рубеже эоцена и олигоцена. Первую крупную архаичную форму, известную в Европе из местонахождения Раве-Луповиси (Ravet-Lupovici), Керси, Франция, Н. Лопес-Мартинес и Л. Талер (Lopez Martinez, Thaler, 1974) отнесли к *Desmatolagus* sp. Развитие этих древних лагоморф на территории Европы проходило в условиях изоляции и, возможно, это привело позднее к формированию европейского рода *Titanomys*, древнейший представитель которого был описан из раннеолигоценового местонахождения Мёрен 19 (Möhren 19) (Heissig, Schmidt-Kittler, 1975). Для него характерны крупные размеры и сравнительно брахиодонтные зубы. Дополнительные материалы по *Titanomys franconicus* из местонахождения Мёрен 20 (Möhren 20) (Heissig, Schmidt-Kittler, 1976) позволили авторам пересмотреть таксономический статус этого вида и отнести его к роду *Shamolagus*. Однако, по структуре жевательной поверхности р3 и коренных зубов эта форма несомненно относится к роду *Titanomys* и является одной из наиболее архаичных в группе амфилагин.

Возможно, в это время сформировалась вторая европейская форма – род *Piezodus*, фрагменты зубов (р3) которого встречены среди костных остатков в Möhren 19 и Möhren 20 (личное наблюдение автора в коллекции Баварского музея палеонтологии и геологии, Мюнхен).

В позднем олигоцене появляется род *Amphilagus*, остатки которого найдены в местонахождениях Ланги (Langy) и Вольвик (Volvic) и достаточно многочисленны в местонахождении Кодере (Coderet) (коллекция П. Мэна и М. Угене, Лион, Франция). В палеонтологических материалах из Кодере, кроме *Amphilagus*, встречены обильные остатки *Piezodus* и *Titanomys*; последний известен также из местонахождения Сен-Жеран (St. Gerand). Группа *Titanomys*, вероятно, исчезла к середине миоцена, не оставив потомков, а эволюционное развитие группы *Piezodus*, возможно, завершилось в раннем миоцене, когда в линии *Piezodus* произошла трансформация его в род *Prolagus* через промежуточную форму *Prolagus praevasconiensis*, которая обладала признаками, характерными для обоих родов (Ringeade, 1979). *Prolagus praevasconiensis* был предшественником вида *P. vasconiensis* Pomel, 1853, который сформировал-

ся в середине раннего миоцена и за сравнительно короткий период существования претерпел значительные морфологические изменения в структуре зубов; в конце бурдигала он был замещен или вытеснен *Prolagus* cf. *oeningensis* (Konig, 1825).

Тобин (Tobien, 1974) считал, что в аквитане линия *Amphilagus* была представлена видом *A. ulmensis* Tobien, 1974 и продолжала свое развитие до конца раннего миоцена, а в среднем миоцене этот род был замещен родом *Eurolagus*. Однако, “*Amphilagus*” *ulmensis* по структуре жевательной поверхности как нижних зубов, особенно р3, так и верхних, близок к представителям рода *Piezodus*, и его следует отнести к этому роду. Можно считать вероятным, что ранний-средний миоцен был наиболее благоприятным временем для расцвета зайцеобразных, наблюдается значительное таксономическое разнообразие и широкое их распространение в Евразии. Это относится и к роду *Amphilagus*, который проник в Восточную Европу (Украина и Молдавия: Топачевский, 1987), Восточный Казахстан (Зайсанская впадина: Ербаева, 1994), Монголию (Долина Озер: Erbajeva, 2007), Восточную Сибирь (пещера Ая: Erbajeva, Filippov, 1997), Северо-Западный Китай (Джунгария: Wu et al., 1998b) и достиг территории Японии. В этом временном интервале проникли в Европу азиатские таксоны и параллельно произошло формирование локальных эндемичных европейских форм – представителей семейства настоящих пищуховых (*Ochotonidae*), которые продолжали успешно развиваться и существовали до конца миоцена.

Эволюционное развитие амфилагин было направлено в сторону увеличения размеров, массивности нижнечелюстных костей и общего скелета головы. В строении жевательного аппарата наблюдается тенденция к упрощению строения переднего нижнего премоляра (р3), уменьшается глубина наружной входящей складки, постепенно сокращается ее складчатость; однако, появляются дополнительные образования на этом зубе в виде цингулида на передне-наружной поверхности и дополнительных складок на внутреннем крае. Наблюдается тенденция к исчезновению последнего моляра (m3), который становится мелким у отдельных особей и полностью исчезает у других. В строении остальных нижних щечных зубов (р4–m2) существенных изменений не наблюдается, однако имеется тенденция к увеличению ширины талонида; третий конид (гипоконулид) сохраняется достаточно долго, практически на протяжении всего индивидуального развития особей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гуреев А.А. Зайцеобразные (Lagomorpha). М.-Л.: Наука, 1964. 276 с. (Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 10).
- Ербаева М.А. Пищуи 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. М.: Наука, 1994. С. 65–78.
- Лопатин А.В. Ревизия раннемиоценовых зайцеобразных (Lagomorpha, Mammalia) Северного Приаралья // Палеонтол. журн. 1998. № 3. С. 77–90.
- Топачевский И.В. Новый вид *Amphilagus* (Lagomorpha, Palaeolagidae) из среднего сармата Украины // Вестн. зоол. 1987. № 5. С. 24–29.
- Angelone C. The early Vallesian vertebrates of Atzelsdorf (Late Miocene, Austria). 6. Lagomorpha // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 2009. Bd 111A. S. 515–518.
- Daxner-Höck G., Badamgarav D. 1. Geological and stratigraphic setting // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 2007. Bd 108A. S. 1–24.
- Engesser B. Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland) // Tätig. Naturforsch. Ges. Baselland. 1972. Bd 28. S. 37–363.
- Erbajeva M.A. Phylogeny and evolution of Ochotonidae // Nat. Sci. Museum Monogr. 1994. № 8. P. 1–14.
- Erbajeva M.A. 5. Lagomorpha (Mammalia): preliminary results // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 2007. Bd 108A. S. 165–171.
- Erbajeva M.A., Daxner-Höck G. Palaeogene and Neogene lagomorphs from the Valley of Lakes, Central Mongolia // Lynx. N.S. 2001. V. 32. P. 55–65.
- Erbajeva M.A., Filippov A.G. Miocene small mammalian faunas of the Baikal region // Мém. Trav. Montpellier. 1997. № 21. P. 249–259.
- Gervais M.P. Zoologie et paléontologie francaises (animaux vertébrés). 2 ed. P.: Bertrand, 1859. 544 p.
- Heissig K., Schmidt-Kittler N. Ein primitiver Lagomorpha aus dem Mitteloligozän Süddeutschlands // Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläontol. Hist. Geol. 1975. Bd 15. S. 57–62.
- Heissig K., Schmidt-Kittler N. Neue Lagomorphen – Funde aus dem Mitteloligozän // Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläontol. Hist. Geol. 1976. Bd 16. S. 83–93.
- Höck V., Daxner-Höck G., Schmid H. et al. Oligocene-Miocene sediments, fossils and basalts from the Valley of Lakes (Central Mongolia) – an integrated study // Mitt. Österr. Geol. Ges. Bd 90. 1999. S. 83–125.
- Janvier P. Découverte d'*Amphilagus ulmensis* Tobien dans les faluns de L'Anjou // Bull. Muséum Nat. Hist. Natur. Sér. 2. 1969. T. 41. № 4. P. 999–1003.
- Li C. A Tertiary beaver from Changpei, Hopei Province // Vertebr. Palasiat. 1962. V. 6. № 1. P. 72–77.
- Lopez Martinez N. Revision sistematica y biostratigrafica de los Lagomorpha del Terciario y Cuaternario de España // Mem. Museo Paleontol. Univ. Zaragoza. 1989. V. 3. P. 1–342.
- Lopez Martinez N., Thaler T. Sur le plus ancien lagomorphe européen et la "Grande Coupure" Oligocène de Stehlin // Palaeovertebrata. 1971. V. 6. P. 234–251.
- Pomel A. Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et surtout dans la vallée de son affluent principal l'Allier. P.: J. B. Balliere, 1853. 193 p.
- Ringede M. Découverte de nouveaux lagomorphes dans le Miocène inférieur d'Aquitaine et implications biostratigraphiques // Bull. Inst. Géol. Bass. d'Aquit. 1979. № 26. P. 111–141.
- Tobien H. Zur Gebiss-Entwicklung tertiärer Lagomorphen (Mamm.) Europas // Notiz. Hess. Landes. Bodenforsch. 1963. Bd 91. S. 16–35.
- Tobien H. Lagomorpha (Mammalia) im Unter-Miozän des Mainzer Beckens und die Alterstellung der Fundschichten // Abh. Hess. Landes. Bodenforsch. 1970. Bd 56. S. 13–36.
- Tobien H. Zur Gebissstruktur, Systematik und Evolution der genera *Amphilagus* und *Titanomys* (Lagomorpha, Mammalia) aus einigen Vorkommen im jüngeren Tertiär Mittel- und WestEuropas // Mainz. Geowiss. Mitt. 1974. Bd 103. S. 103–186.
- Tomida Y., Goda T. First discovery of *Amphilagus*-like ochotonid from the Early Miocene of Japan // Abstr. Ann. Meeting Paleontol. Soc. Japan. 1993. P. 76.
- Viret J. Les faunes de mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne Bourbonnaise // Ann. Univ. Lyon. N. S. I. 1929. Fasc. 47. P. 1–327.
- Wu W., Ye J., Meng J. et al. Progress of the study of Tertiary biostratigraphy in North Junggar basin // Vertebr. Palasiat. 1998a. V. 36. № 1. P. 24–31.
- Wu W., Ye J., Meng J. et al. New lagomorph from the Miocene Junggar basin, Xinjiang, China // Vertebr. Palasiat. 1998b. V. 36. № 4. P. 319–329.

New Species of *Amphilagus* (Lagomorpha, Mammalia) from the Miocene of the Valley of Lakes, Central Mongolia

M. A. Erbajeva

New lagomorph species, *Amphilagus orientalis* sp. nov., *A. plicadentis* sp. nov., and *A. magnus* sp. nov. from Lower Miocene localities (Biozone D) of the Valley of Lakes in Central Mongolia are described.

Keywords: *Amphilagus*, Palaeolagidae, Lagomorpha, Mammalia, Early Miocene, Valley of Lakes, central Mongolia