

ЭВОЛЮЦИЯ И ТАКСОНОМИЯ ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ СЕВЕРОАЗИАТСКИХ ЦОКОРОВ РОДА SIPHNEUS (MYOSPALACIDAE, RODENTIA, MAMMALIA)

© 2024 г. С. Е. Голованов^{a, *}, В. С. Зажигин^{b, **}

^aМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

^bГеологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

*e-mail: svrgolovanov@gmail.com

** e-mail: zazhvol@gmail.com

Поступила в редакцию 05.12.2023 г.

После доработки 20.12.2023 г.

Принята к публикации 20.12.2023 г.

В рамках предложенной авторами концепции разделения современных некорнезубых цокоров и их предковых плейстоценовых некорнезубых форм на роды *Myospalax*, *Siphneus* и *Eospalax*, к роду *Siphneus* были отнесены маньчжурские и даурские цокоры. В данной работе детализируются морфологические отличия рода *Siphneus* и анализируется эволюция филогенетических линий внутри этого рода. Предложена новая филогенетическая схема рода, в рамках которой на основе остатков из местонахождения Налайха (Монголия, конец раннего – начало среднего плейстоцена) описан новый вид *S. tolaensis* sp. nov., являющийся предковым для даурских цокоров.

Ключевые слова: Rodentia, Myospalacidae, даурские цокоры, плейстоцен, Северная Азия

DOI: 10.31857/S0031031X24030113 EDN: EOOUOB

ВВЕДЕНИЕ

За последние 100 лет цокоры не раз становились центром различных дискуссий, а взгляды на их эволюцию и таксономию постоянно менялись и пересматривались (Wilson, Reeder, 2005). Проблематика данной группы азиатских подземных грызунов начинается с определения места цокоров в отряде Rodentia Bowdich, 1821. В этом вопросе можно выделить четыре наиболее распространенные гипотезы: 1) определение цокоров в рамках самостоятельного семейства Myospalacidae Lilljeborg, 1866 (Reig, 1980) или Siphneidae (Zheng, 1994); 2) цокоры, как подсемейство Myospalacinae в составе семейства Cricetidae Fischer, 1817 (Громов, Ербаева, 1995; Liu et al., 2014); 3) цокоры как подсемейство Myospalacinae в составе семейства Muridae Illiger, 1811 (Wilson, Reeder, 2005) и 4) цокоры как подсемейство Myospalacinae в составе семейства Spalacidae Gray, 1821 (Огнев, 1947; Norris et al., 2004). Сторонники определения цокоров как подсемейства в составе семейства слепышовых опираются на результаты современных

молекулярных исследований (Norris et al., 2004; Liu et al., 2022). Однако палеонтологические и морфофункциональные данные интерпретировались как свидетельство о значительном расхождении слепышовых и цокоровых (Wilson, Reeder, 2005; Tarasov et al., 2011; de Bruijn et al., 2023). Стоит отметить, что молекулярные данные также показывают довольно древнее расхождение между цокорами и слепышами (Liu et al., 2022), поэтому мы рассматриваем цокоров в рамках самостоятельного семейства Myospalacidae.

Проблематика цокоров не ограничивается их таксономическими взаимоотношениями с другими группами грызунов. Дискуссионным является выделение родов и видов внутри самих цокоровых. Первые классификации делили цокоров на два рода: предковый корнезубый *Prosiphneus* Teilhard de Chardin, 1926 и потомковый некорнезубый *Siphneus* Brants, 1827 – синоним *Myospalax* Laxmann, 1769 (Teilhard de Chardin, Young, 1931; Young, 1934; Pei, 1936; Teilhard de Chardin, 1940). Со временем данная

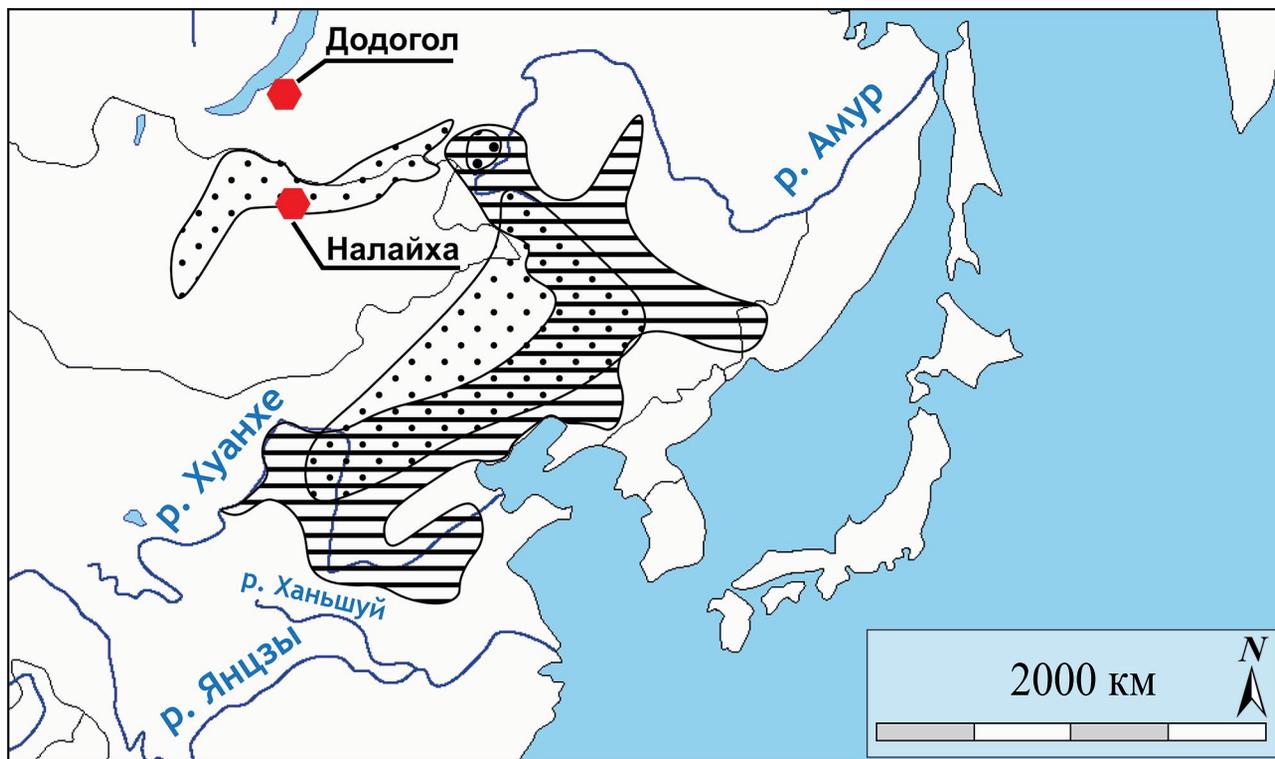


Рис. 1. Современные ареалы маньчжурских (горизонтальные линии) и даурских (точки) цокоров (по: Соколов, Орлов, 1980; Puzachenko et al., 2013; Bazhenov, Pavlenko, 2020). Красными шестиугольниками обозначены местонахождения Налайха и Додогол.

классификация заметно усложнилась с выделением таких родов, как *Mesosiphneus Kretzoi*, 1961, *Episiphneus Kretzoi*, 1961, *Allosiphneus Kretzoi*, 1961, *Yangia Zheng*, 1997 и *Eospalax Allen*, 1938 (Kretzoi, 1961; Zheng, 1994). К настоящему времени среди исследователей нет единой точки зрения о валидности и видовом составе тех или иных родов. В недавнем исследовании авторами была предложена схема, по которой современных цокоров и их некорнезубые предковые формы можно разделить на три рода: *Myospalax*, *Siphneus* и *Eospalax* (Golovanov, Zazhigin, 2023). Основой для такого разделения послужили принципиальные различия в онтогенетическом развитии моляров у западносибирских цокоров и всех остальных видов. Однако под вопросом оставались различия между североазиатскими цокорами из рода *Siphneus* и китайскими цокорами из рода *Eospalax*.

Под североазиатскими цокорами мы подразумеваем маньчжурских и даурских цокоров, современные популяции которых распространены на территориях Забайкалья, Северо-Восточной Монголии, Дальнего Востока и Северного Китая (рис. 1). Традиционно данные группы определялись как два вида: *Siphneus aspalax*

Pallas, 1776 (даурские цокоры) и *S. psilurus* Milne-Edwards, 1874 (маньчжурские цокоры) (Огнев, 1947; Громов, Ербаева, 1995). За последние десятилетия появились молекулярные исследования, доказывающие разделение даурских цокоров на виды *S. aspalax* и *S. armandii* Milne-Edwards, 1867, а маньчжурских цокоров – на *S. psilurus* и *S. epsilanus* Thomas, 1912 (Пузаченко и др., 2009; Puzachenko et al., 2013; Павленко и др., 2014). Данная точка зрения, однако, не была единогласно принята (Zhang et al., 2022; Liu et al., 2022). Проблематичным также является определение предковых видов даурских цокоров. Филогенетические построения у разных авторов могут различаться в зависимости от того, признают ли они виды *Prosiphneus pseudarmandi* Teilhard de Chardin, 1940 и *Siphneus wongi* Young, 1934 в качестве промежуточных форм между *P. youngi* и даурскими цокорами (Teilhard de Chardin, 1940; Kretzoi, 1961; Вангенгейм и др., 1966; Alexeeva, Erbajeva, 2008; Покатилов, 2012; Erbajeva et al., 2021; Qin et al., 2021).

В настоящей работе мы постарались ответить на две проблемы из вышеупомянутых: 1) детальная морфологическая характеристика рода *Siphneus* и 2) ревизия существующих

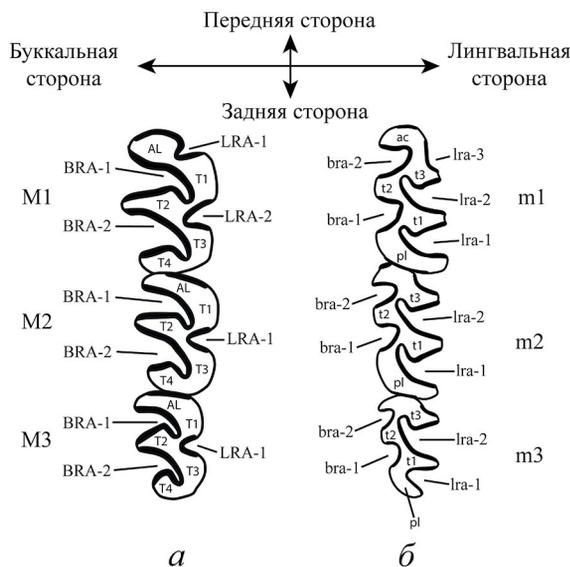


Рис. 2. Схема с обозначениями структурных элементов жевательной поверхности верхних (а) и нижних (б) моляров у цокоров. Обозначения: BRA/bra – входящие буккальные углы; LRA/lra – входящие лингвальные углы; T/t – дентиновые призмы; AL – передние призмы верхнечелюстного ряда; ac – передняя часть нижнего первого моляра; pl – задняя призма нижнечелюстного ряда.

взглядов на эволюцию даурских цокоров. В исследовании нами были привлечены зоологические и палеонтологические коллекции, собранные с территорий России, Монголии и Китая. Объектами нашего исследования являлись коренные зубы, т.к. именно морфология моляров в наибольшей степени отражает эволюционные изменения в филетических линиях цокоров (Teilhard de Chardin, 1940; Zheng, 1994). Помимо этого, именно коренные зубы наиболее часто встречаются в местонахождениях, в то время как находки целых черепов являются скорее исключениями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изученные ископаемые образцы (изолированные моляры и один целый череп), хранятся в Геологическом ин-те (ГИН) РАН под номерами № 1104/100–115 и № 624/25–31. Образцы № 1104/100–115 происходят из местонахождения Налайха (Северная Монголия). Местонахождение относится к середине второй пачки одноименного разреза, находящегося на левом берегу р. Тола, рядом с пос. Налайха выше по течению от г. Улан-Батор и предложенного в качестве опорного разреза для нижнего плейстоцена Монголии (Жегалло и др., 1982; Девяткин

и др., 1989). Само местонахождение Налайха датировалось в широком диапазоне от конца раннего до второй половины среднего плейстоцена (Жегалло и др., 1982; Девяткин и др., 1989). При этом выдвигались предположения о датировке данного местонахождения в более узком диапазоне конца раннего плейстоцена (Eisenmann, Kuznetsova, 2004). Образцы № 624/25–31 происходят из местонахождения Додогол, которое в некоторых публикациях фигурирует как Додогол-3 или Додогол-4 (Вангенгейм и др., 1966; Alexeeva, 2006; Alexeeva, Erbajeva, 2008). Местонахождение Додогол расположено на территории Республики Бурятия на правом берегу р. Уда в 0.7–1 км ниже улуса Додогол (в некоторых вариантах Додо-Гол) и датируется в границах первой половины среднего плейстоцена (Вангенгейм и др., 1966).

Изученные коллекции рецентных популяций цокоров хранятся в Зоологическом музее Московского государственного ун-та им. М.В. Ломоносова (ЗММУ) и Зоологическом ин-те РАН (ЗИН РАН, С.-Петербург). Также для сравнения были использованы фотографии коллекций из бывшего Биолого-почвенного ин-та ДВО РАН (реорганизован в Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток) и Ин-та зоологии Академии наук Китайской Народной Республики (IOZ CAS, Пекин), которые были переданы авторам А.Ю. Пузаченко (Ин-т географии РАН). В сумме выборка по рецентным цокорам рода *Siphneus* составила 130 черепов с верхними и нижними челюстными рядами. Для сравнения были привлечены выборки родов *Myospalax* и *Eospalax*, также хранящиеся в вышеперечисленных организациях.

В описании моляров мы использовали терминологию (рис. 2), представленную в современных работах по морфологии цокоров (Liu et al., 2014; Qin et al., 2021). Фотографии палеонтологического материала были сделаны на микроскопе LEICA DMC6200. Измерения материала были сделаны с помощью программ tpsUtil ver.1.82 и tpsDig2 ver.2.32 (Rohlf, 2015). Череп из местонахождения Додогол был исследован методом компьютерной томографии в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН, Москва) на рентгеновском микротомографе Neoscan N80, со следующими параметрами: 84 kV, фильтр – Cu 0.1 мм. Данные сканирования были обработаны в программе NeoScan версия 3.0.2. Получившееся разрешение изображения составило 20.5 мкм

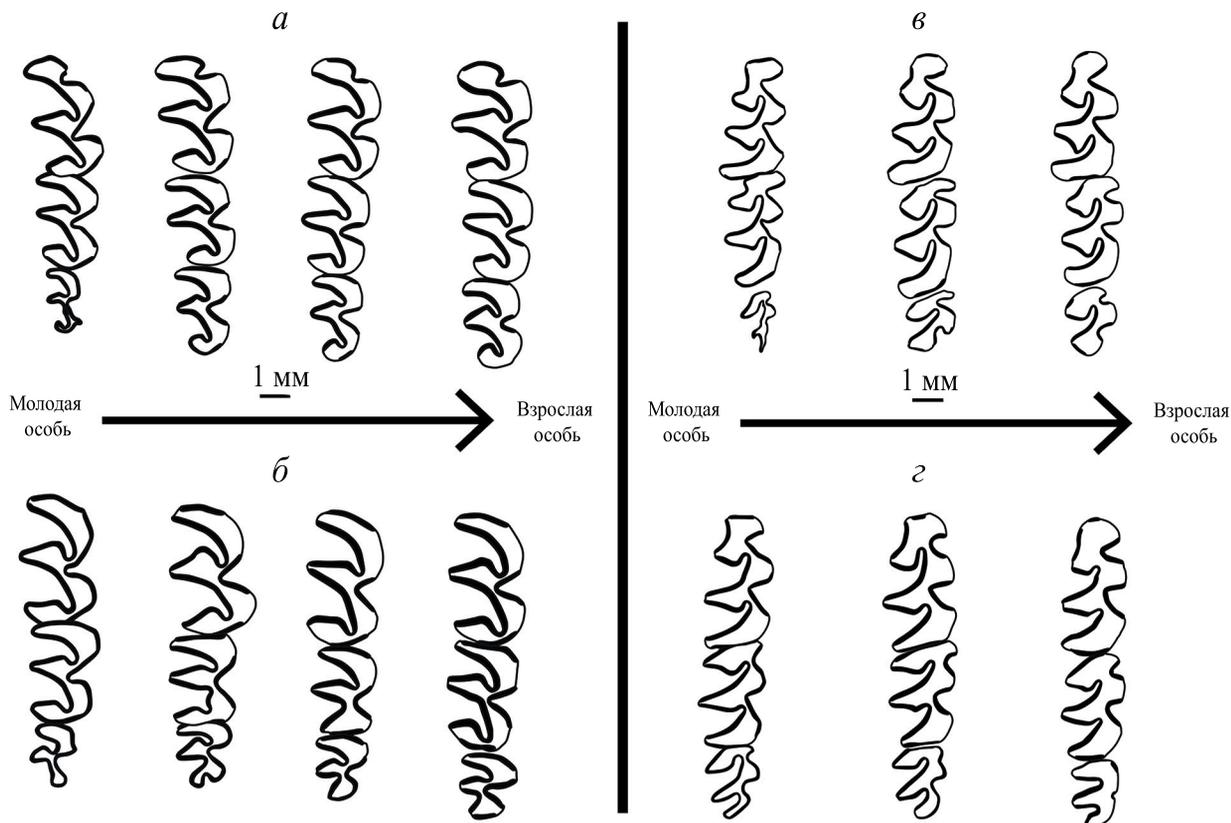


Рис. 3. Онтогенетическое развитие моляров даурских и маньчжурских цокоров: *а* – онтогенетическое развитие верхних моляров маньчжурских цокоров, *б* – даурских; *в* – онтогенетическое развитие нижних моляров маньчжурских цокоров, *г* – даурских.

на пиксель при общем разрешении 2704×1520 пикселей на каждый срез. Иллюстрации по результатам томографии были подготовлены в программе STvox версии 3.3.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

ОТ РЯД RODENTIA

СЕМЕЙСТВО MYOSPALACIDAE LILLJEBORG, 1866

Род *Siphneus* Brants, 1827

Mus: Pallas, 1778, с. 165 (part.).

Siphneus: Brants, 1827 с. 19.

Myospalax: Огнев, 1947, с. 664; Zheng, 1994, с. 57; Громов, Ербаева, 1995, с. 378.

Типовой вид – *Mus aspalax* Pallas, 1778, описан по рецентным образцам из Даурии между р. Ингодой и р. Аргунью.

Диагноз. В онтогенетическом развитии моляров отсутствует стадия, на которой образуются корни. Первые верхние моляры имеют от одного до двух входящих углов с лингвальной стороны (рис. 3). В случае с двумя входящими

углами, дентиновый тракт на передней стороне М1 отсутствует. Третьи верхние моляры имеют только один входящий угол с лингвальной стороны. У М3 задняя призма (Т4) либо менее развита по сравнению с передней призмой и призмой Т2, либо полностью редуцирована и слита с Т3. В тех случаях, когда Т4 не редуцирована, данная призма имеет овальную форму. Задняя призма нижних третьих моляров частично или полностью редуцирована. Входящие углы с лингвальной стороны $m3$ слабо развиты или полностью отсутствуют (рис. 3).

Видовой состав. От четырех до шести видов в зависимости от интерпретации молекулярных данных: *S. aspalax* (современный вид), *S. psilurus* (современный вид), *S. armandii* (современный вид, выделяется по молекулярным данным), *S. epsilanus* (современный вид, выделяется по молекулярным данным), *S. prosilurus* (конец раннего плейстоцена), *S. tolaensis* sp. nov. (конец раннего плейстоцена – начало среднего плейстоцена).

Таблица 1. Размеры моляров *S. tolaensis* sp. nov.: N – число образцов, min. – минимальный размер, mean – средний размер, max. – максимальный размер, s.d. – standard deviation (стандартное отклонение)

	Длина (мм)					Ширина (мм)			
	N	min.	mean	max.	s.d.	min.	mean	max.	s.d.
M2	2	2.51	2.51	2.51		1.88	1.94	2.00	
M3	1	2.11	2.11	2.11		1.47	1.47	1.47	
m1	5	3.3	3.374	3.52	0.085	1.84	1.998	2.17	0.127
m2	5	2.85	2.944	3.03	0.066	1.75	1.846	1.91	0.059
m3	1	2.11	2.11	2.11		1.44	1.44	1.44	

Сравнение. От рода *Prosiphneus* отличается отсутствием стадии формирования корней у коренных зубов. От рода *Myospalax* отличается упрощенным онтогенезом верхних и двух нижних (m2–m3) моляров, что выражается в отсутствии формирования и истирания эмалевых трубок на ранних стадиях онтогенеза. От родов *Eospalax* и *Yangia* отличается отсутствием дентинового тракта на передней стороне M1. Некоторые виды из рода *Siphneus* также отличаются от других родов по отсутствию или неразвитости протофлексуса у M1 и по форме и степени редуцированности задних призм нижних и верхних третьих моляров.

З а м е ч а н и я. Существуют несколько представлений о делении корнезубых цокоров на различные роды (Kretzoi, 1961; Zheng, 1994; Показилов, 2012; Liu et al., 2014; Li, Wang, 2015). Так как моляры корнезубых цокоров претерпевали значительные изменения в ходе онтогенеза, для определения видовых и родовых различий необходимы детальные онтогенетические схемы. Сопоставление таких схем позволит выявить основные эволюционные тренды в различных филетических линиях, что, по нашему мнению, должно стать основой для выделения таксонов родового ранга. На данный момент онтогенетические схемы представлены лишь для малой части видов внутри семейства *Myospalacidae*, поэтому мы относим всех корнезубых цокоров к одному роду *Prosiphneus*.

Siphneus tolaensis Golovanov et Zazhigin, sp. nov.

Название вида – от р. Тола, на берегу которой находится местонахождение Налайха.

Голотип – ГИН, № 1104/107; левый нижний m2 (рис. 4, a–z); Монголия, левый берег р. Тола, рядом с пос. Налайха выше по течению от г. Улан-Батор, местонахождение Налайха; конец раннего плейстоцена – начало среднего плейстоцена, середина второй пачки разреза Налайха.

Описание (рис. 4, 5). Цокоры с коренными зубами постоянного роста (эугипсодонтия), в онтогенезе которых присутствует стадия закрытия буккальных (нижнечелюстной ряд) или лингвальных (верхнечелюстной ряд) входящих углов. Данная стадия прослеживается только у взрослых особей, у которых в базальной части моляров начинают формироваться эмалевые трубки. У ювенильных особей все входящие углы коренных зубов полностью открыты, а на жевательной поверхности присутствует сплошной эмалевый контур (рис. 5), который прорезается дентиновыми трактами на более поздних стадиях онтогенеза (вместе с образованием эмалевых трубок). Размеры моляров приведены в таблице 1. Толщина эмали колеблется в диапазоне от 0.04 до 0.12 мм.

В структуре второго верхнего моляра с лингвальной стороны присутствует один хорошо выраженный входящий угол (LRA1), который ориентирован в сторону буккальной стороны с небольшим загибом в сторону задней части зуба. Данный угол закрывается в базальной части моляра и образует эмалевую трубку. С буккальной стороны присутствуют два развитых входящих угла (BRA-1, BRA-2), ориентированных на противоположную (лингвальную) сторону зуба с небольшим загибом в сторону задней части моляра. Дентиновые поля призм T1, T2, T3 и T4 частично изолированы друг от друга. Дентиновые поля передней призмы и T1 полностью слиты между собой. T4 имеет ромбовидную форму, у которой передняя и задняя стороны являются выпуклыми. Передняя призма и T2 имеют вогнутую заднюю сторону и выпуклую переднюю.

На M3 с лингвальной стороны присутствует один хорошо выраженный входящий угол (LRA1). Данный угол ориентирован в сторону буккальной стороны с небольшим загибом в сторону передней части зуба. С буккальной

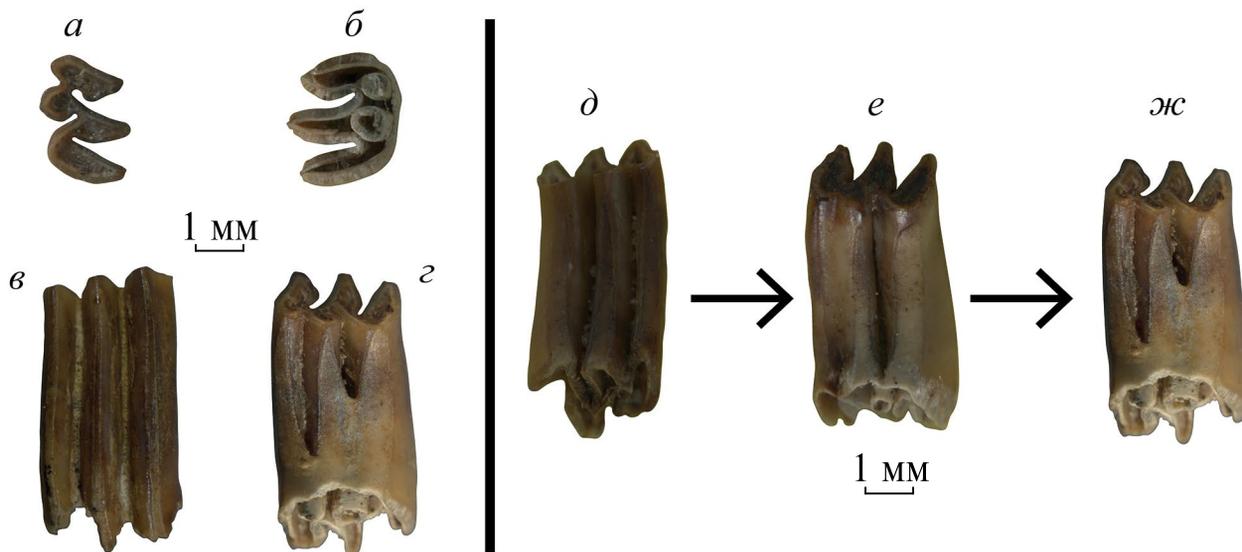


Рис. 4. *Siphneus tolaensis* sp. nov.: *a–г* – голотип ГИН, № 1104/107, левый m2: *a* – вид с жевательной стороны; *б* – вид с альвеолярной стороны; *в* – вид с лингвальной стороны; *г* – вид с буккальной стороны; *д–ж* – последовательные онтогенетические стадии на примере буккальной стороны m2 экз. ГИН, №№ 1104/105, 107, 109.

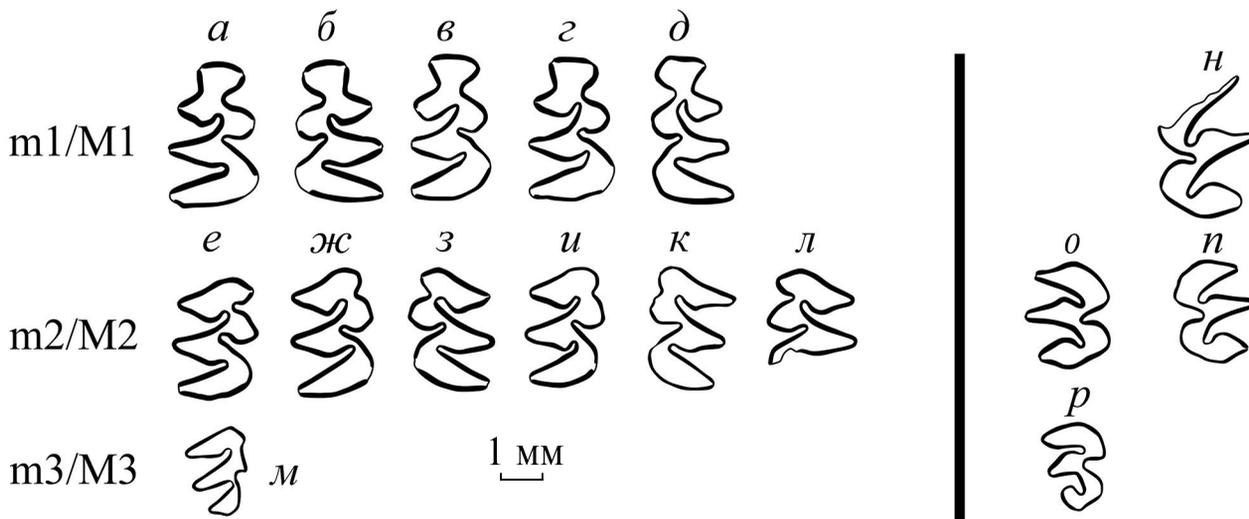


Рис. 5. *Siphneus tolaensis* sp. nov., экз. ГИН, №№ 1104/100–115, вид со стороны жевательной поверхности. Слева изображены нижние моляры (m1, m2 и m3), справа – верхние (M1, M2 и M3). Последовательность нумерации образцов совпадает с последовательностью их обозначения на рисунке: *a* – № 1104/100, *б* – № 1104/101... *п* – № 1104/115.

стороны присутствуют два развитых входящих угла (BRA-1, BRA-2), ориентированных на противоположную (лингвальную) сторону зуба. BRA-2 имеет сильный загиб в сторону задней части моляра. Дентиновые поля призм Т4 и Т3 частично слиты, в отличие от дентиновых полей призм Т1, Т2 и Т3, которые изолированы друг от друга в большей степени. Дентиновые поля передней призмы и Т1 полностью слиты между собой. Призма Т4 хорошо выражена и имеет ромбовидную форму.

Нижний первый моляр имеет три входящих угла (lra-1, lra-2, lra-3) с лингвальной стороны зуба; lra-1 и lra-2 хорошо развиты и ориентированы на противоположную (буккальную) сторону зуба с небольшим загибом в сторону антероконидного отдела. При этом lra-2 больше загнут в сторону антероконидного отдела, чем lra-1; lra-3 слабо развит и имеет форму открытого угла с ориентацией на буккальную сторону и на заднюю сторону моляра. С буккальной стороны находятся два входящих угла (bra-1

и bra-2), которые развиты в меньшей степени, чем противолежащие lra-1 и lra2. В свою очередь, bra-1 более развит, чем bra-2 и ориентирован на лингвальную сторону зуба с небольшим загибом в сторону антероконидного отдела; bra-2 ориентирован на лингвальную сторону зуба без существенного загиба в ту или иную сторону. У взрослых особей буккальные входящие углы имеют тенденцию к закрытию, вследствие чего в базальной части зуба формируется эмалевая трубка на месте bra-1. За счет подобной формы и ориентировки входящих углов призмы p1 и t1 имеют выпуклую форму с задней стороны и вогнутую (t1) или субпрямую (p1) с передней. Передняя сторона антероконидного отдела m1 имеет субпрямую, слабоизогнутую форму, сам антероконидный отдел имеет треугольную форму. Дентиновое поле антероконидного отдела широко слито с дентиновым полем t3. По краям входящих углов имеются дентиновые тракты, образующие разрывы в эмалевом контуре.

В структуре второго m2 на лингвальной и буккальной сторонах зуба присутствуют по два входящих угла (lra-1, lra-2, bra-1, bra-2). Данные входящие углы имеют схожие морфологические характеристики с аналогичными углами на нижнем m1. У взрослых особей bra-1 и bra-2 закрываются в базальной части зуба, образуя две эмалевые трубки. Призмы p1, t1 и t3 имеют выпуклую форму с задней стороны и вогнутую (t1 и t3) или субпрямую (p1) с передней. Дентиновые поля призмы p1, t1, t2 и t3 частично изолированы друг от друга. Дентиновые поля передней призмы и t3 полностью слиты между собой.

На m3 с лингвальной стороны зуба находятся два хорошо выраженных входящих угла (lra-1, lra-2), которые ориентированы в сторону лингвально-передней части зуба; lra-2 развит в большей степени, чем lra-1. С буккальной стороны присутствуют два сильно редуцированных входящих угла (bra-1, bra-2; bra-1 слабо проявлен на жевательной поверхности и практически отсутствует в базальной части зуба, а bra-2 выражен только в форме небольшого изгиба внешнего контура. Задняя призма редуцирована по сравнению с призмами t1 и t3, при этом хорошо выражена и имеет треугольную форму. Дентиновое поле задней призмы изолировано от дентинового поля призмы t1.

Размеры. См. табл. 1.

Сравнение. Главным диагностическим признаком *S. tolaensis* sp. nov. является наличие полностью открытых входящих углов в структуре

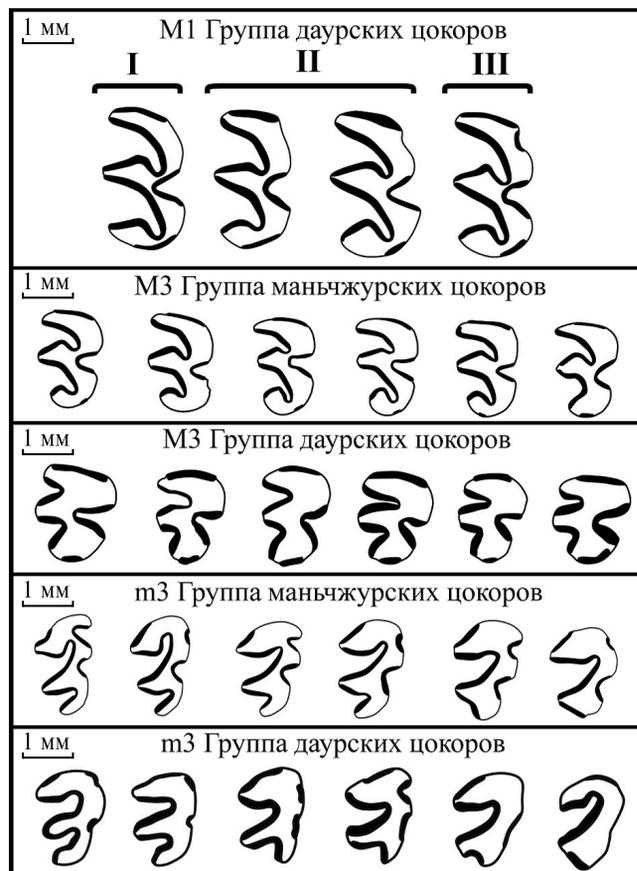


Рис. 6. Морфотипическая изменчивость моляров в группах даурских и маньчжурских цокоров. Обозначения морфотипов M1 даурских цокоров: I—M1 – с полной редуkcией протофлексуca, II—M1 – с частично редуцированным протофлексуcom без эмали, III—M1 – с частично редуцированным протофлексуcom с эмалью.

моляров на ранних онтогенетических стадиях, которые могут частично закрываться в базальной части зубов и образовывать эмалевые трубки у более взрослых особей. При этом лингвальные углы на нижнечелюстном ряду и буккальные на верхнечелюстном остаются открытыми на жевательной и базальной стороне моляров. У всех современных некорнезубых цокоров рода *Siphneus* входящие углы остаются открытыми на протяжении всего онтогенеза. Также *S. tolaensis* sp. nov. отличается от цокоров из морфологической группы *aspalax – armandii*, *S. prosilurus* и *S. psilurus* по морфологии буккальных входящих углов на m2. У *S. tolaensis* sp. nov. bra-1 развит в большей степени, чем bra-2, имеет удлиненную вытянутую форму и по форме схож с входящими углами с лингвальной стороны. У других видов из рода *Siphneus* bra-1 почти не отличается по морфологии от bra-2; оба входящих угла имеют широко открытую и не

удлиненную форму. Подобные различия между *S. tolaensis* sp. nov. и остальными видами рода *Siphneus* характерны и для входящих буккальных углов на *m1*, хотя в данном случае они выражены в меньшей степени, чем на *m2*.

З а м е ч а н и я . Единственный изученный первый верхний моляр *S. tolaensis* sp. nov. имеет плохую сохранность, что не позволяет охарактеризовать его строение для данного вида.

М а т е р и а л . Из типового местонахождения экз. ГИН, №№ 1104/100–115; верхние моляры: 1 *M1* (передняя часть зуба отсутствует), 2 *M2* и 1 *M3*; нижние моляры: 5 *m1*, 6 *m2* и 1 *m3*.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОЛЯРОВ МАНЬЧЖУРСКИХ И ДАУРСКИХ ЦОКОРОВ

Первичное разделение рода *Siphneus* на морфологические группы можно провести по наличию одного входящего угла на лингвальной стороне верхнего *M1* (даурские цокоры) или присутствию двух входящих лингвальных углов на том же моляре (маньчжурские цокоры) (рис. 3). В группе даурских цокоров можно выделить несколько морфотипов *M1* (рис. 6): *M1* с полной редукцией протофлексуса (морфотип I), *M1* с частично редуцированным протофлексусом без эмали (морфотип II) и *M1* с частично редуцированным протофлексусом с эмалью (морфотип III). Последний морфотип представлен у единичных экземпляров и может считаться аномалией. Помимо морфологии верхних *M1*, маньчжурские и даурские цокоры также разделяются по морфологии *M3* и *m3*.

В группе даурских цокоров у *M3* задняя призма (*T4*) редуцирована и полностью слита с призмой *T3*. Буккальные и лингвальные входящие углы либо слабо развиты, либо имеют ориентировку, перпендикулярную оси длины моляра без сильного загиба в направлении задней стороны зуба. У группы маньчжурских цокоров задняя призма меньше по сравнению с передней призмой и призмой *T2*, но при этом хорошо выражена, а дентиновое поле только частично слито с полем *T3*. Буккальные входящие углы хорошо развиты и имеют ориентировку, перпендикулярную оси длины моляра с сильным загибом в направлении задней стороны зуба. В единичных случаях второй входящий угол слабо развит, из-за чего задняя призма сливается с *T3*.

Нижние третьи моляры в обеих группах обладают высокой морфологической вариативностью.

В группе даурских цокоров присутствуют морфотипы с хорошо выраженной задней призмой и морфотипы, у которых задняя призма полностью редуцирована. Также варьирует число и выраженность входящих углов за счет редукции первого входящего угла у части морфотипов. Буккальные углы практически не проявлены и зачастую маркируются только по участкам эмали или полностью отсутствуют. У маньчжурских цокоров буккальные углы, напротив, всегда в той или иной степени проявлены. Задняя призма, как и у даурских цокоров, может быть проявлена в одних морфотипах и полностью редуцирована в других. За счет подобной конфигурации входящих углов и призм дентиновые поля у даурских цокоров слиты в большей степени, чем у маньчжурских.

Из вымерших видов, которые считают предковыми для даурских и маньчжурских цокоров, следует отметить *Siphneus wongi* и *S. prosilurus* (Young, 1934; Pei, 1936; Вангенгейм и др., 1966; Alexeeva, 2006; Alexeeva, Erbajeva, 2008; Qin et al., 2021). *S. prosilurus* был описан как предковый вид для маньчжурских цокоров и отличается преимущественно меньшими размерами (Qin et al., 2021). Большой интерес вызывает *S. wongi*, предположительно предковый вид для даурских цокоров, в правомерности выделения которого высказывались определенные сомнения (Вангенгейм и др., 1966). В качестве диагностических признаков для данного вида определялась меньшая редукция задних призм на нижних и верхних третьих молярах (Young, 1934; Pei, 1936). Наше исследование показывает, что морфотипы, попадающие под данные определения, встречаются и в современных популяциях.

Описанный нами новый вид *S. tolaensis* sp. nov. из местонахождения Налайха по своей морфологии сильно отличается от всех остальных видов рода *Siphneus*. Наиболее близким по форме моляров видом к *S. tolaensis* является корнезубый вид *Prosiphneus pseudarmandi*. Данный раннеплейстоценовый вид был описан как предковый для даурских цокоров, у которого на поздних онтогенетических стадиях происходило образование корней (Teilhard de Chardin, 1940). От *P. pseudarmandi* цокоры из Налайхи сохранили форму жевательной поверхности и тенденцию к образованию эмалевых трубок (у взрослых особей), что, в свою очередь, предшествует образованию корней у *P. pseudarmandi* (на ранних стадиях онтогенеза). Результаты компьютерной томографии черепа из местонахождения Додогол показали отсутствие признаков образования эмалевых

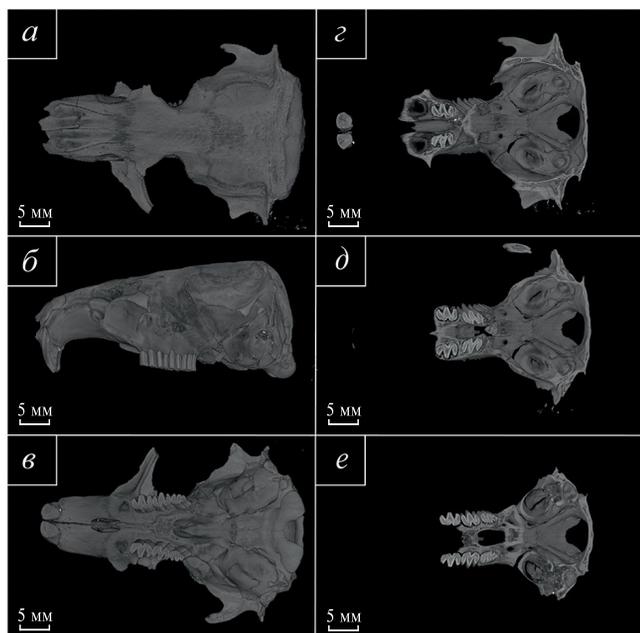


Рис. 7. *Siphneus aspalax* Pallas, 1776, экз. ГИН, № 624/31, череп с правыми и левыми М1–3, компьютерная томография: *а* – с дорсальной стороны, *б* – с левой латеральной стороны, *в*–*с* – вентральной стороны, *г*–*е* – последовательные разрезы в аксиальной проекции, показывающие основания верхних моляров; Россия, Бурятия, местонахождение Додогол; первая половина среднего плейстоцена.

трубок и закрытия входящих лингвальных углов на верхнечелюстном ряду (рис. 7). Морфология моляров из местонахождения Додогол в целом соответствует определенным морфотипам современных даурских цокоров.

ОБСУЖДЕНИЕ

Моляры даурских и маньчжурских цокоров имеют ряд признаков, позволяющих уверенно отличать их от западносибирских и центрально-китайских цокоров. От западносибирской группы даурские и маньчжурские цокоры отличаются по морфологии всех молярных зубов (Golovanov, Zazhigin, 2023). От цокоров из рода *Eospalax* – по М1 (отсутствие дентинового тракта на передней стороне) и М3/м3 (по редуцированности задних призм). Мы считаем, что подобные различия позволяют выделить даурских и маньчжурских цокоров в отдельный род *Siphneus*, что ранее уже было нами предложено (Golovanov, Zazhigin, 2023).

Число видов внутри рода *Siphneus* может варьировать в зависимости от различной интерпретации молекулярных данных (Пузаченко и др., 2009; Puzachenko et al., 2013; Павленко и др., 2014; Liu et al., 2022). Ориентируясь исключительно на

морфологию моляров, мы можем с уверенностью отличать даурских и маньчжурских цокоров друг от друга по М1 и М3/м3. При этом данные морфологические группы обладают высокой морфотипической изменчивостью. Стоит отметить определенную географическую закономерность в распределении морфотипов. Так, например, в западных популяциях даурских цокоров морфотип II М1 встречается реже, чем в восточных популяциях. Для маньчжурских цокоров характерно преобладание морфотипов нижних м3 с выраженной задней призмой в северо-западных популяциях при преобладании морфотипов с редуцированной задней призмой в юго-восточных. Пока, однако, затруднительно сказать, насколько данная вариативность соответствует различию между традиционно выделяемыми видами (*S. aspalax* и *S. psilurus*) и видами, отделенными от них сравнительно недавно (*S. armandii* и *S. epsilonus*).

Описанная морфологическая вариативность даурских цокоров включает в себя признаки, по которым был выделен среднеплейстоценовый вид *S. wongi*. На основе этого представляется неверным придание данному таксону видового ранга. Скорее, здесь следует говорить о хроноподвиде, который можно проследить на больших выборках с использованием различных морфометрических методов. До появления подобных исследований целесообразно исключить данный таксон из филогенетических построений. Также компьютерная томография черепа из местонахождения Додогол показала, что уже в среднем плейстоцене появились все признаки, характерные для даурских цокоров современного типа.

Вероятным предковым видом для даурских цокоров является *Siphneus tolaensis* sp. nov., возникновение которого должно было произойти на границе раннего и среднего плейстоцена. Данный вид, описанный нами по остаткам из местонахождения Налайха, является промежуточной формой между *Prosiphneus pseudarmandii* и даурскими цокорами. У моляров *S. tolaensis* sp. nov. отсутствуют корни, но еще имеется тенденция к образованию эмалевых трубок. Можно утверждать, что цокоры из Налайхи маркируют собой окончательный переход от гипсодонтии к эугипсодонтии в соответствующей филогенетической линии. Т.к. уже в первой половине среднего плейстоцена появляются даурские цокоры с современным типом строения, то стратиграфическое распространение *S. tolaensis* sp. nov. было сравнительно небольшим по своей продолжительности.

* * *

Авторы выражают благодарность А.Ю. Пузаченко (Ин-т географии РАН) за научные консультации и предоставление фотографий коллекций из бывшего Биолого-почвенного ин-та ДВО РАН. Авторы выражают благодарности профессору Дэянь Гэ (Prof. Deyan Ge) и профессору Цисэнь Ян (Prof. Qisen Yang) за возможность работы с коллекциями из Ин-та зоологии Академии наук Китайской Народной Республики (Пекин). Также авторы благодарят акад. А.В. Лопатина (ПИН РАН) и А.О. Аверьянова (ЗИН РАН) за ценные замечания и Р.А. Ракитова (ПИН РАН) за консультации и помощь с компьютерной фотографией.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа выполнена при финансовой поддержке ГИН РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вангенгейм Э.А., Беляева Е.И., Гарутт В.Е. и др. Млекопитающие эоплейстоцена Западного Забайкалья // Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1966. Вып. 152. 162 с.
- Громов В.И., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: Изд-во Зоол. ин-та РАН, 1995. 522 с.
- Девяткин Е.В., Малаева Е.М., Зажигин В.С. и др. Поздний кайнозой Монголии (стратиграфия и палеогеография). М.: Наука, 1989. 213 с.
- Жегалло В.И., Зажигин В.С., Колосова Г.Н. и др. На-лайха – опорный разрез нижнего плейстоцена Монголии // Стратиграфия и палеогеография антропоге-на. М.: Наука, 1982. С. 124–142.
- Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 5. М.: Изд-во АН СССР, 1947. 812 с.
- Павленко М.В., Цвирка М.В., Кораблёв В.П., Пуза-ченко А.Ю. Распространение цокоров (Rodentia, Spalacidae, Myospalacinae) на востоке России по ре-зультатам генетического и морфологического ана-лизом // Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных: Матер. междунар. научно-практич. конф. Владивосток: ООО “Рея”, 2014. С. 224–232.
- Покатилов А.Г. Стратиграфия кайнозоя Евразии (па-леонтологическое обоснование). Иркутск: ИрГТУ, 2012. 304 с.
- Пузаченко А.Ю., Павленко М.В., Кораблев В.П. Морфо-метрическая изменчивость черепа цокоров (Rodentia, Myospalacinae) // Зоол. журн. 2009. № 1. С. 92–112.
- Alexeeva N.V. Overview of Myospalacids (Cricetidae, Myospalacinae) from Transbaikalia // Beitr. Paläontol. 2006. № 30. P. 1–4.
- Alexeeva N.V., Erbajeva M.A. Diversity of Late Neogene–Pleistocene small mammals of the Baikalian region and implications for paleoenvironment and biostratigraphy: an overview // Quatern. Intern. 2008. V. 179. P. 190–195.
- Bazhenov Y.A., Pavlenko M.V. Distribution of zokors (Myospalax, Rodentia) in Transbaikalia // Biol. Bull. 2020. V. 47. P. 1235–1244.
- de Bruijn H., Marković Z., Wessels W. et al. On the antiquity and status of the Spalacidae, new data from the late Eocene of south-East Serbia // Palaeobiodiv. Palaeoenviron. 2023. V. 103. P. 433–445.
<https://doi.org/10.1007/s12549-022-00529-z>
- Eisenmann V., Kuznetsova T. Early Pleistocene equids (Mammalia, Perissodactyla) of Nalaikha, Mongolia, and the emergence of modern Equus Linnaeus, 1758 // Geodiversitas. 2004. V. 26. № 3. P. 535–561.
- Erbajeva M.A., Borisova N.G., Alexeeva N.V. The history of small mammal fauna of Western Transbaikalia: a brief review // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2021. V. 908. P. 012017.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/908/1/012017>
- Golovanov S., Zazhigin V. Characterization of the West Siberian lineage of zokors (Mammalia, Rodentia, Spalacidae, Myospalacinae) and divergence in molar development // J. Paleontol. 2023. P. 1–14.
<https://doi.org/10.1017/jpa.2023.61>
- Kretzoi M. Zwei Myospalaxiden aus dem Nordchina (in Hungarian) // Vertebr. Hung. 1961. № 3. P. 123–136.
- Liu L.P., Zheng S.H., Cui N., Wang L.H. Rootless myospalacines from Upper Pliocene to Lower Pleistocene of Wenwanggou section, Lingtai, Gansu // Vertebr. Palasiat. 2014. V. 52. № 4. P. 440–466.
- Liu X., Zhang Sh., Cai Zh. et al. Genomic insights into zokors phylogeny and speciation in China // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 2022. V. 119. № 19. P. e2121819119.
- Norris R.W., Zhou K.Y., Zhou C.Q. et al. The phylogenetic position of the zokors (Myospalacinae) and comments on the families of muroids (Rodentia) // Mol. Phylog. Evol. 2004. V. 31. P. 972–978.
- Pei W.C. On the mammalian remains from locality 3 at Choukoutien // Palaeontol. Sin. Ser. C. 1936. V. 7. № 5. P. 1–108.
- Puzachenko A.Y., Pavlenko M.V., Korablev V.P., Tsvirka M.V. Karyotype, genetic and morphological variability in North China zokor, Myospalax psilurus (Rodentia, Spalacidae, Myospalacinae) // Russ. J. Theriol. 2013. V. 13. № 1. P. 27–46.

- Qin Ch., Wang Y., Liu S. et al.* First discovery of fossil *Episiphneus* (Myospalacinae, Rodentia) from Northeast China // *Quatern. Intern.* 2021. V. 591. P. 59–69.
- Reig O.A.* A new fossil genus of South American cricetid rodents allied to *Wiedomys*, with an assessment of the Sigmodontinae // *J. Zool.* 1980. V. 192. P. 257–281.
- Rohlf F.J.* The Tps series of software // *Hystrix.* 2015. V. 26. № 1. P. 1–4.
- Tarasov O.V., Zhuravleva G.A., Abramson N.I.* The position of zokors in the system of muroid rodents: Molecular genetic data // *Dokl. Biol. Sci.* 2011. V. 436. P. 39–41.
- Teilhard de Chardin P.* The fossils from locality 18 near Peking // *Palaeontol. Sin.* 1940. V. 9. P. 1–94.
- Teilhard de Chardin P., Young C.C.* Fossil mammals from the late Cenozoic of north China // *Palaeontol. Sin.* 1931. V. 9. P. 1–67.
- Wilson D.E., Reeder D.M.* Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. 3d ed. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2005. 142 p.
- Young C.C.* On the Insectivora, Chiroptera, Rodentia and Primates other than *Sinanthropus* from Locality 1 at Choukoutien // *Palaeontol. Sin. Ser. C.* 1934 V. 8. № 3. P. 1–160.
- Zhang T., Lei M.-N., Zhou H. et al.* Phylogenetic relationships of the zokor genus *Eospalax* (Mammalia, Rodentia, Spalacidae) inferred from whole-genome analyses, with description of a new species endemic to Hengduan Mountains // *Zool. Res.* 2022. V. 43. № 3. P. 331–342.
- Zheng Sh.* Classification and evolution of the Siphneidae // *Rodent and Lagomorph Families of Asian Origins and Diversification* / Eds. Tomida Y., Li C.K., Setoguchi T. Tokyo: Nat. Sci. Museum, 1994. P. 57–76.

Evolution and Taxonomy of the Pleistocene North Asian Zokors, Genus *Siphneus* (Myospalacidae, Rodentia, Mammalia)

S. E. Golovanov¹, V. S. Zazhigin²

¹*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

²*Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia*

According to the concept proposed by the authors of dividing modern rootless zokors and their ancestral Pleistocene rootless forms into the genera *Myospalax*, *Siphneus*, and *Eospalax*, Manchurian and Daurian zokors were assigned to the genus *Siphneus*. In this paper details of the morphological differences of the genus *Siphneus* and analysis of the evolutionary lineages among the genus are presented. A new phylogenetic scheme is proposed, in which a new species *S. tolaensis* sp. nov. ancestral to the Daurian zokors is described on the basis of remains from the Nalaikha locality (Mongolia, late Early – early Middle Pleistocene).

Keywords: Rodentia, Myospalacidae, Daurian zokors, Pleistocene, North Asia