

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ АЗИИ В РАННЕМ ПАЛЕОГЕНЕ

А.В. Лопатин

Палеонтологический институт РАН

Статья посвящена новейшим достижениям в изучении раннепалеогеновых мелких млекопитающих Азии и их значению для познания особенностей эволюции палеогеновой микротериофауны Северного полушария. Дана характеристика микротериофауны раннепалеогеновых веков азиатских наземных млекопитающих (шанхуаньского, ноншаньского, гашатского, бумбанского, аршантского и ирдынмангского).

ВВЕДЕНИЕ

Раннепалеогеновые мелкие млекопитающие Азии пока изучены значительно слабее европейских и североамериканских. Тем не менее, полученные в последние 10-15 лет данные позволяют дать предварительную оценку особенностям эволюции азиатских раннепалеогеновых групп и их роли в формировании палеогеновых микротериофаун Северного полушария.

Под ранним палеогеном здесь понимается интервал, включающий палеоцен и первую половину эоцена и определяемый как время доминирования среди плацентарных млекопитающих Северного полушария представителей вымерших отрядов и архаичных вымерших групп ныне существующих отрядов. Этот период противопоставляется позднему палеогену (второй половине эоцена и олигоцену) как периоду модернизации териофауны, когда на авансцену в биоценозах вышли представители многих современных семейств, а архаичные группы вымерли или стали реликтами. К рассматриваемому интервалу относятся шанхуаньский, ноншаньский, гашатский, бумбанский, аршантский и ирдынмангский века азиатских наземных млекопитающих. Принимается (табл. 1), что шанхуаньский век приблизительно соответствует пуэрто и торрехону в североамериканской схеме, ноншаньский – тиффанию, гашатский – кларкфору, бумбанский – уосачу, аршантский – раннему бриджеру, ирдынмангский – среднему-позднему бриджеру и большей части

уйнты (Clyde et al., 1994, 1997; Berggren et al., 1995; Prothero, Emry, 1996; Ting, 1998; Lucas, 2001; Lindsay, 2001).

ПАЛЕОЦЕН

Раннепалеоценовая азиатская фауна содержит в основном эндемичные таксоны (Ting, 1998; Wang et al., 1998). Фауна мелких млекопитающих шанхуаньского века весьма существенно отличается от приблизительно одновозрастных фаун Северной Америки и Европы. Мелкие фитофаги в Северной Америке представлены многочисленными мультитуберкулятами. В Азии доминировали эндемики – анагалиды и миксодонты. Мультитуберкуляты, вымершие в Азии в конце мела, снова появились в позднем палеоцене – в следующем, ноншаньском веке, видимо, как иммигранты из Северной Америки. В гашатское время существовали три рода центральноазиатских мультитуберкулят, но продолжали доминировать миксодонты и анагалиды (табл. 2). В конце гашатского века анагалиды резко сократились в разнообразии, а миксодонты стали доминирующей группой мелких фитофагов. По-видимому, эти животные достигали высокой численности в популяциях. В пачке жигден свиты наран-булак местонахождения Цаган-Хушу в Монголии обнаружены несколько сотен фрагментов челюстей двух видов миксодонтов: *Eomylus zhigdenensis* (= *Khaychina elongata*) и *Sinomylus* sp. (Dashzeveg, Russell, 1988; Лопатин, Кондрашов, 2000; Lopatin et al.,

Таблица 1. Корреляция раннепалеогеновых веков по наземным млекопитающим Северной Америки (NALMA) и Азии (ALMA) (Clyde et al., 1994, 1997; Berggren et al., 1995; Prothero, Emry, 1996; Ting, 1998; Lucas, 2001; Lindsay, 2001).

млн. л.н.	ЭПОХА		NALMA	ALMA
38 — 40 —	ЭОЦЕН	СРЕДНИЙ	ДЮШЕЗНИЙ (40.0–37.0)	ШАРАМУРУНСКИЙ
42 — 44 — 46 —			УИНТА (47.5–40.0)	ИРДЫНМАНГСКИЙ
48 — 50 —			БРИДЖЕР (50.3–47.5)	
52 — 54 —		РАННИЙ	УОСАЧ (55.0/54.8–50.3)	БУМБАНСКИЙ
56 — 58 — 60 —	ПАЛЕО-ЦЕН	ПОЗДНИЙ	КЛАРКФОРК (56.2–55.0/54.8)	ГАШАТСКИЙ
62 — 64 —			ТИФФАНИЙ (60.8/60.9–56.2)	НОНШАНСКИЙ
		РАННИЙ	ТОРРЕХОН (63.0/63.7–60.8/60.9) ПУЭРКО (65.0–63.0/63.7)	ШАНХУАНЬСКИЙ

2001; Kondrashov, Lopatin, 2003; Lopatin, Kondrashov, 2003).

Эндемичный азиатский отряд миксонотов объединяет *Mimotonida*, имевших по две пары верхних и нижних резцов, и *Eurymyloidea*, с одной парой резцов в каждой челюсти. Первые сближаются с зайцеобразными, вторые – с грызунами. В последнее время эти группы рассматриваются как анцестральные представители соответственно *Duplicidentata* и *Simplicidentata*, что позволяет вернуться к старой концепции *Glires* как таксона, объединяющего *Lagomorpha* и *Rodentia* (Li, Ting, 1985, 1993; Averianov, 1994b; McKenna, Meng, 2001; Ting et al., 2002). Однако, как показало предварительное изучение строения черепа *Sinomylus* sp. (у которого имеется одна пара резцов в верхней челюсти и две пары в нижней), примитивные миксоноты в целом (а не только мимотони-

ды) очень близки к зайцеобразным и, несмотря на некоторое внешнее сходство, не имеют отношения к происхождению грызунов (Лопатин, Кондрашов, 2000; Lopatin, Kondrashov, 2003).

Сведения о палеоценовых грызунах ограничены данными о нескольких формах. В нижнем кларкфорке в Северной Америке известны несколько видов *Ischiromyidae* и один представитель *Alagomyidae* – *Alagomys russelli* (Jepsen, 1937; Ivy, 1990; Dawson, Beard, 1996). В Азии позднепалеоценовые грызуны и (или) “грызуноподобные” млекопитающие известны из трех фаун: в местонахождении Джилга в Южном Казахстане найдены два изолированных нижних коренных зуба парамиида *Asiaramys shevyrevae* (Несов, 1987), в фауне Баян-Улан в Китае – верхние и нижние челюсти и кости посткраниального скелета *Tribosphenomys minutus* (Meng

et al., 1994, 1998; Meng, Wiss, 2001), в жигденской фауне местонахождения Цаган-Хушу в Монголии – фрагменты челюстей *Tribosphenomys* cf. *minutus* (определение автора) и *Tribosphenomys* sp. nov. (Lopatin, Averianov, in press). Трибосфеномис первоначально с некоторыми сомнениями был отнесен к семейству *Alagomyidae* (Rodentia), которое включало только род *Alagomys* из позднего палеоцена Северной Америки и раннего эоцена Монголии и Китая (Dashzeveg, 1990; Tong, Dawson, 1995; Dawson, Beard, 1996; Tong, Wang, 1998). Однако оказалось, что у трибосфеномиса отсутствуют линии Хюнтера-Шрегера в микроструктуре эмали резцов, свойственные всем грызунам, и его стали рассматривать вне отряда Rodentia, но внутри более широкой группы, названной *Rodentiaformes* (Meng, Wyss, 1994, 2001; Wyss, Meng, 1996). Таким образом, древнейшие находки Rodentia (*Ischiromyidae*) и *Rodentiaformes* (*Alagomys*, *Tribosphenomys*) приблизительно одновозрастны в Азии и Северной Америке. Характерно, что до начала эоцена на обоих континентах грызуны не занимали доминирующего положения среди мелких фаунофагов.

Можно предположить, что различия в составе доминантов палеоценовых сообществ растительноядных мелких млекопитающих Азии (миксодонты и анагалиды) и Северной Америки (мультифералы) следует объяснять наследием предыдущего, позднемиоценового, этапа развития (см. Archibald et al., 2001).

Второй главный компонент фауны наземных мелких млекопитающих составляют энтомофаги. В Северной Америке в палеоцене были многочисленны архаичные ежеобразные (*Litocherinae*, *Sespedectidae*, *Erinaceoidea*) и землеройкообразные (*Nyctitheriidae*, *Apternodontidae*), а также сумчатые (*Didelphidae*) и насекомоядноподобные плацентарные (*Leptictidae*, *Palaeoryctidae*, *Pantolestidae*, *Apatortheria*). В палеоцене Азии доминировали архаичные землеройкообразные (*Soricomorpha*). Изучение новых материалов показало значительное разнообразие *Micropternodontidae*, *Nyctitheriidae* и присутствие *Geolabididae* (Lopatin et al., 2001; Лопатин, в печати, б; Kondrashov et al., in press, а; Lopatin, Kondrashov, in press).

Микроптернодонтиды имеют явные хищнические адаптации. Их палеоценовые азиатские представители (*Carnilestes*, *Prosarcodon*, *Sarcodon*, *Hyracolestes*) харак-

теризуются первым в истории насекомоядных проявлением димилии (утраты третьих коренных зубов). Недавно описанный из верхнего палеоцена Китая род *Wanolestes* сближается с *Hyracolestes* и рассматривается как представитель *Soricomorpha* и ?*Micropternodontidae* (Huang, Zheng, 2002). Однако, судя по строению нижних моляров (редуцированные паракониды, отсутствие энтоконидов), он принадлежит к *Didymoconidae* (*Ardynictinae*).

Geolabididae – древнейшая группа землеройкообразных насекомоядных, ранее известная из верхнего мела и нижнего эоцена – нижнего миоцена Северной Америки (McKenna, Bell, 1997). Первый азиатский представитель семейства обнаружен в верхнем палеоцене Монголии (Лопатин, в печати, б).

Nyctitheriidae в палеоцене имели голарктическое распространение, в Северной Америке известны с раннего палеоцена, в Азии – с позднего. Недавно установлено (Lopatin et al., 2001; Kondrashov et al., in press, а), что к никтитериям принадлежит род *Praolestes* из верхнего палеоцена Монголии, чье систематическое положение долгое время оставалось неясным.

Эндемичное азиатское семейство *Didymoconidae* долгое время относилось к хищникам – креодонтам или мезонихиям. Изучение морфологии черепа одного из древнейших представителей этой группы, *Archyoryctes euryalis* из верхнего палеоцена Монголии, показало, что дидимокониды близки к насекомоядным, но относятся к особому отряду, названному *Didymoconida* (Лопатин, 2001 а).

НАЧАЛО РАННЕГО ЭОЦЕНА

В самом начале эоцена в териофаунах Северного полушария отмечена грандиозная перестройка, связанная с появлением и широким распространением ряда новых групп, в том числе *Perissodactyla*, *Artiodactyla*, *Hyaenodontidae*, *Napalodectidae*, *Primates* (sensu stricto), *Chiroptera*, а также мощной радиацией *Rodentia*. Древнейшие достоверные находки *Hyaenodontidae*, *Napalodectidae* и *Primates* известны из терминального палеоцена (верхнего гашатия), а *Perissodactyla* и *Artiodactyla* – из базального эоцена (нижнего бумбания) Китая и Монголии (Dashzeveg, 1988; Beard, 1998; Meng et al., 1998; Ting, 1998; Лопатин, 2001б; Lopatin et al., 2001; Kondrashov et al., in press, б). Поскольку

Таблица. 2. Состав фауны мелких млекопитающих в палеоцене – раннем эоцене Центральной Азии (Шевырева, 1989; Dashzeveg et al., 1998; Ting, 1998; Wang et al., 1998; Guo et al., 2000; Лопатин, 2001a; McKenna, Meng, 2001; Huang, Zheng, 2002; Huang, 2003; Lopatin, Kondrashov, 2003).

АЛМА	Фитофаги	Энтомофаги
БУМБАНСКИЙ	MULTITUBERCULATA: Neoplagiulacidae: Mesodmops MIXODONTIA: Eurymylidae: Zagmys, Gomphos, Matutinia, Rhombomylus; Decipomyidae: Decipomys RODENTIAFORMES: Alagomyidae: Alagomys RODENTIA: Tamquammyidae (=Cocomyidae): Cocomys, Adolomys (=Sharomys), Tsagankhushumys (=Tsagamys), Bumbanomys (=Kharomys, Ulanomys); Chapattimyidae (=Yuomyidae): Bandaomys, Advenimus, Esesempomys; Ctenodactyloidea fam.: Hamanomys; Ischyromyidae: Taishanomys, ?Acritoparamys; Ivanantoniidae (=Orogomyidae): Ivanantonia (=Orogomys)	INSECTIVORA: Micropternodontidae: Prosarcodon, Hsiangolestes Nictitheriidae: Bumbanius, Oedolius; Erinaceidae: Changlestes DIDYMOCONIDA: Didymoconidae: Hunanictis PALAEORYCTIDA: Naranius, Tsaganus PANTOLESTA: Pantolestidae indet.
	MULTITUBERCULATA: Taenilabidae: Prionessus, Lambdopsalis, Sphenopsalis ANAGALIDA: Anagalidae: Hsiuannania, Khashanogale; Pseudictopidae: Pseudictops MIXODONTIA: Eurymylidae: Eurymylus, Eomylus (=Khaychina), Amar, Zagmys, Sinomylus; Mimotonidae: Mimotona RODENTIAFORMES: Tribosphenomys RODENTIA: Ischiromyidae: Asiaramys	INSECTIVORA: Micropternodontidae: Hyracolestes, Sarcodon Nictitheriidae: Praolestes, Jarveia, Bayanulanius DIDYMOCONIDA: Didymoconidae: Archaeoryctes, Wanolestes
	MULTITUBERCULATA: Multituberculata indet. ANAGALIDA: Anagalidae: Hsiuannania, Huaiyangale; Pseudictopidae: Hartictops, Allictops, Pseudictops MIXODONTIA: Eurymylidae: Heomys; Mimotonidae: Mimotona ANAGALIDA: Anagalidae: Linmania, Huaiyangale, Diacronus, Eosigale, Qipania, Wanogale, Anaptogale, Chianshanania, Stenanagale; Astigalidae: Astigale, Zhujegale; Pseudictopidae: Anictops, Parantictops, Cartictops MIXODONTIA: Eurymylidae: Heomys; Mimotonidae: Mimotona	INSECTIVORA: Micropternodontidae: Hyracolestes DIDYMOCONIDA: Didymoconidae: Archaeoryctes INSECTIVORA: Micropternodontidae: Carnilestes, Prosarcodon DIDYMOCONIDA: Didymoconidae: Zeuchtherium
ГАШАТСКИЙ		
НОНШАНСКИЙ		
ШАНХУАНЬСКИЙ		

граница гашатского и бумбанского веков по магнитостратиграфическим и изотопным данным в настоящее время установлена в интервале 55.7–54.97 млн. л. н. (Bowen et al., 2002), есть основания полагать, что в Азии обсуждаемые группы появились несколько раньше, чем в Северной Америке и Европе (модель “Восток Эдема”: Beard, 1998, 2002; Beard, Dawson, 1999; Bowen et al., 2002).

Эти фаунистические изменения были связаны с глобальным потеплением и крупным эвстатическим понижением уровня моря около 55.5 млн. л. н. Предполагается, что эти события обеспечили возможность млекопитающим из низких широт (где палеоценовые териофауны плохо известны) проникнуть в более высокие широты Северного полушария (McKenna, 1975, 1980, 1983; Krause, Maas, 1990; Storch, 1990; Hooker, 1998, 2000; Eberle, McKenna, 2002), а также совершать миграции между Азией и Северной Америкой (через Берингию) и Северной Америкой и Европой (через Североатлантический мост). Одной из возможных причин этих событий считается коллизия Индийского субконтинента с Азией на рубеже палеоцена и эоцена (Krause, Maas, 1990; Clyde, Khan, 2000). После возникновения Северной Атлантики в раннем эоцене, около 53.5 млн. л. н. (Каландадзе, Раутиан, 1992; Hooker, 2000; Radionova, Khokhlova, 2000), межконтинентальные фаунистические обмены между Северной Америкой и Евразией могли осуществляться только через Берингию.

Состав азиатского сообщества мелких млекопитающих в бумбанском веке сильно изменился. Мультигуберкуляты были представлены одним родом, анагалиды вымерли, и, несмотря на процветание миксодонтов, доминирующее положение среди мелких фитофагов впервые в истории млекопитающих заняли грызуны (табл. 2).

В раннем эоцене в Азию проникли и жеобразные насекомоядные (Erinaceomorpha). Древнейшие азиатские ежовые представлены в раннеэоценовой фауне Вуту (Китай) – это “*Erinaceidae gen. et sp. nov.* (cf. *Litolestes*)”, *Changlelestes dissetiformis* Tong et Wang, 1993 (*Changlelestinae*) и “*Changlelestidae gen. et sp. nov.*” (Tong, Wang, 1993, 1998). Судя по строению зубной системы (Tong, Wang, 1998), последняя форма относится к *Tupaiodontinae*.

Продолжали развиваться архаичные группы землеройкообразных, такие как

микроптернодонтиды и никтитерииды (Russell, Dashzeveg, 1986; Kondrashov et al., 2001; Lopatin, Kondrashov, in press). Как показывает новая находка в пачке бумбан Цаган-Хушу, среди никтитериид в это время появились формы с продвинутыми признаками в строении зубов, которые, возможно, указывают на их близость к предку *Soricidae* (Лопатин, 2002).

КОНЕЦ РАННЕГО - СРЕДНИЙ ЭОЦЕН

В эоцене между Азией и Северной Америкой неоднократно происходили фаунистические обмены, позволяющие проводить межконтинентальные корреляции биохронологических подразделений по млекопитающим (Russell, Zhai, 1987; Stucky, 1992).

Аршантский век азиатских наземных млекопитающих обычно относится к среднему эоцену. Однако по современным данным он сопоставляется с ранним бриджером (точнее, считается заведомо моложе позднего уосача и древнее среднего бриджера: Lucas, 2001), который в настоящее время относится к концу раннего эоцена, датировки 50.5–49.0 млн. л.н. (Clyde et al., 1997; Lindsay, 2001). Начало ирдынмангского века, возможно, следует соотносить с терминальным ранним эоценом (Averianov, Godinot, 1998). Это предположение основано на позднеипрском облике ихтиокомплекса из местонахождения Андарак II в Киргизии, из которого известна фауна млекопитающих, характерная для ирдынмангского века. Богатые комплексы мелких млекопитающих известны из среднего эоцена Китая и Монголии (Russell, Zhai, 1987; Tong, 1997; Лопатин, 2003а). Их анализ демонстрирует новую постепенную смену доминантов – как среди энтомофагов, так и среди фитофагов, ознаменованную появлением многих современных групп.

Из среднеэоценового местонахождения Хайчин-Ула II в Монголии описаны древнейшие представители семейства землеройковых (Лопатин, 2002) и подсемейства гимнур (Лопатин, в печати, а). В то же время, для ирдынмангского века характерно присутствие многих архаичных групп насекомоядных и насекомоядноподобных: *Micropternodontidae*, *Apternodontidae*, *Nyctitheriidae*, *Palaeoryctidae*, *Didymoconidae* (Averianov, 1994а; Tong, 1997; Лопатин, 2003 а, б, в; Лопатин, Аверьянов, в печати; Lopatin, Kondrashov, in press).

Таблица 3. Смена состава микротериофауны в раннем палеогене Азии (обозначения: D – доминанты, F – первое появление, L – последнее проявление)

АЛМА	Фитофаги	Энтомофаги
ИРДЫНМАНГСКИЙ	RODENTIA (D) LAGOMORPHA (F) MIXODONTIA (L)	SORICOMORPHA (D) ERINACEOMORPHA DIDYMOCONIDA PALAEORYCTIDA
АРШАНТСКИЙ	RODENTIA (D) MIXODONTIA	SORICOMORPHA (D) ERINACEOMORPHA DIDYMOCONIDA
БУМБАНСКИЙ	RODENTIA (D) MIXODONTIA MULTITUBERCULATA (L) RODENTIAFORMES (L)	SORICOMORPHA (D) ERINACEOMORPHA (F) DIDYMOCONIDA PALAEORYCTIDA PANTOLESTA
ГАШАТСКИЙ	MIXODONTIA (D) ANAGALIDA (L) MULTITUBERCULATA RODENTIAFORMES (F) RODENTIA (F)	SORICOMORPHA (D) DIDYMOCONIDA
НОНШАНЬСКИЙ	ANAGALIDA (D) MIXODONTIA MULTITUBERCULATA (F)	SORICOMORPHA DIDYMOCONIDA
ШАНХУАНЬСКИЙ	ANAGALIDA (D) MIXODONTIA (F)	SORICOMORPHA (F) DIDYMOCONIDA (F)

В середине эоцена появились зайцеобразные. Древнейшие Lagomorpha описаны из Андарака: это *Aktashmys montealbus* Averianov, 1994 (= *Valerilagus reshetovi* Shevyreva, 1995; syn. nov.) и *Strenulagus* (= *Romanolagus*; syn. nov.) *hekkeri* (Shevyreva, 1995) (Averianov, 1994b; Шевырева, 1995). *Aktashmys* был первоначально описан как миксодонт (Averianov, 1994 b). *Romanolagus hekkeri* также считался миксодонтом (Averianov, 1998; Averianov, Godinot, 1998); изучение дополнительных материалов из Андарака позволяет заключить, что он относится к Lagomorpha и является примитивным представителем рода *Strenulagus*, характерного для среднего эоцена Центральной Азии (Tong, 1997). Появление Lagomorpha совпадает с угасанием Mixodontia.

В среднем эоцене резко выросло разнообразие грызунов. Известно около 20 семейств (Hartenberger, 1996, 1998). В Азии доминировали примитивные ктенодактилоиды, но в конце ирдынмангского века появились группы (*Eomyidae*, *Gliridae*, *Zapodidae*, *Cricetidae*), которые на протяжении последующих эпох занимали важ-

нейшие места в сообществах грызунов всего Северного полушария (Tong et al., 1995; Tong, 1997; Dawson, Tong, 1998).

В позднем эоцене и олигоцене большинство древних реликтов вымерли, а облик новых микротериофаун Северного полушария стали определять расселившиеся из Азии группы насекомоядных, зайцеобразных и грызунов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На современном уровне изученности раннепалеогеновые века азиатских наземных млекопитающих характеризуются следующими особенностями развития микротериофаун (см. также табл. 3).

Шанхуаньский век – первичное развитие эндемичного сообщества мелких млекопитающих при доминировании анагалид и первой радиации миксодонтов среди фитофагов.

Ноншаньский век – развитие эндемичного сообщества при доминировании анагалид и миксодонтов и появлении аллохтонных мультитуберкулят среди фитофагов.

Гашатский век – трансформация эндемичного сообщества при доминировании миксодонтов, присутствии анагалид и мультитуберкулят и появлении грызунов среди фитофагов; доминирование землеройкообразных среди энтомофагов.

Бумбанский век – этап модернизации сообщества: грызуны впервые вышли в доминанты; радиация миксодонтов-эвримилоидов, землеройкообразных и ежеобразных.

Аршантский и ирдынмангский века представляют единый этап развития модернизированного эндемичного сообщества грызунов, зайцеобразных и насекомых, оказавшего значительное влияние на формирование позднепалеогеновых и неогеновых микротериофаун Северного полушария.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я благодарю за плодотворное сотрудничество А.О. Аверьянова (Зоологический институт РАН), П.Е. Кондрашова (Палеонтологический институт РАН) и С. Лукаса (Музей естественной истории Нью-Мексико, США), в соавторстве с которыми написан ряд статей по раннепалеогеновым млекопитающим Азии.

Работа выполнена при поддержке ФЦП “Коэволюция экосистем в условиях глобальных изменений прошлого”, грантов РФФИ №№ 01-05-65448, 02-04-48458 и 03-04-06798, гранта президента РФ МК-726.2004.4, ведущей научной школы НШ-1840.2003.4 и Американского палеонтологического общества (PalSIRP Sepkoski Grants, 2002, 2003).

ЛИТЕРАТУРА

- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Систематика млекопитающих и историческая зоогеография // Филогенетика млекопитающих. М.: Изд-во МГУ, 1992. С. 44–152.
- Лопатин А.В. Строение черепа *Archaeoryctes euryalis* sp. nov. (*Didymosconidae*, *Mammalia*) из палеоцена Монголии и систематическое положение семейства // Палеонтол. журн. 2001 а. № 3. С. 97–107.
- Лопатин А.В. Древнейший *Napalodectes* (*Mesonychia*, *Mammalia*) из палеоцена Монголии // Палеонтол. журн. 2001б. № 4. С. 90–96.
- Лопатин А.В. Древнейшая землеройка (*Soricidae*, *Mammalia*) из среднего эоцена Монголии // Палеонтол. журн. 2002. № 6. С. 78–87.
- Лопатин А.В. Среднеэоценовые насекомоядные из местонахождения Хайчин-Ула (Монголия) // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. о-ва). Материалы междунар. совещ. Москва, 6–7 февраля 2003 г. М., 2003а. С. 199–200.
- Лопатин А.В. Заламбодонтное насекомоядное семейства *Arternodontidae* (*Insectivora*, *Mammalia*) из среднего эоцена Монголии // Палеонтол. журн. 2003б. № 2. С. 82–91.
- Лопатин А.В. Новый вид *Ardynictis* (*Didymosconidae*, *Mammalia*) из среднего эоцена Монголии // Палеонтол. журн. 2003 в. № 3. С. 81–89.
- Лопатин А.В. Новый род *Galericinae* (*Eripacidae*, *Insectivora*, *Mammalia*) из среднего эоцена Монголии // Палеонтол. журн. (в печати, а).
- Лопатин А.В. Первая находка *Geolabididae* (*Soricomorpha*, *Mammalia*) в Азии (верхний палеоцен Монголии) // Палеонтол. журн. (в печати, б).
- Лопатин А.В., Аверьянов А.О. Новые *Palaeoryctidae* (*Mammalia*) из эоцена Киргизии и Монголии // Палеонтол. журн. (в печати).
- Лопатин А.В., Кондрашов П.Е. Позднепалеоэоценовые миксодонты из Цаган-Хушу (Монголия) и замечания о классификации отряда // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. М., 2000. С. 97–100.
- Несов Л.А. Результаты поисков и исследования меловых и раннепалеогеновых млекопитающих на территории СССР // Ежегодник Всесоюзн. палеонтол. о-ва. 1987. Т. 30. С. 199–218.
- Шевырева Н.С. Новые грызуны (*Stenodactyloidea*, *Rodentia*, *Mammalia*) из нижнего эоцена Монголии // Палеонтол. журн. 1989. № 3. С. 60–72.
- Шевырева Н.С. Древнейшие зайцеобразные (*Lagomorpha*, *Mammalia*) Восточного полушария // Докл. АН. 1995. Т. 345. № 3. С. 377–379.
- Archibald J.D., Averianov A.O., Ekdale E.G. Late Cretaceous relatives of rabbits, rodents, and other extant eutherian mammals // *Nature*. 2001. V. 414. P. 62–65.
- Averianov A.O. A new species of *Sarcodon* (*Mammalia*, *Palaeoryctoidea*) from the Lower Eocene of Kirgizia // *Geobios*. 1994а. № 27. P. 255–258.

- Averianov A.O. Early Eocene mimotonids of Kyrgyzstan and the problem of Mixodontia // *Acta Palaeontol. Polon.* 1994b. V. 39. № 4. P. 393–411.
- Averianov A.O. Taxonomic notes on some recently described Eocene Glires (Mammalia) // *Zoosyst. Ross.* 1998. V. 7. № 1. P. 205–208.
- Averianov A., Godinot M. A report on the Eocene Andarak mammal fauna of Kirgizstan // *Bull. Carnegie Museum Natur. History.* 1998. № 34. P. 210–219.
- Berggren W.A., Kent D.V., Swisher C.C., Aubry M.-P. A revised Cenozoic geochronology and chronostratigraphy // *SEPM Spec. Publ.* 1995. № 54. P. 129–212.
- Beard K.C. East of Eden: Asia as an important center of taxonomic origination in mammalian evolution // *Bull. Carnegie Museum Natur. History.* 1998. № 34. P. 5–39.
- Beard K.C. East of Eden at the Paleocene/Eocene boundary // *Science.* 2002. V. 295. P. 2028–2029.
- Beard K.C., Dawson M. Intercontinental dispersal of Holarctic land mammals near the Paleocene/Eocene boundary: paleogeographic, paleoclimatic and biostratigraphic implications // *Bull. Soc. Géol. France.* 1999. V. 170. № 5. P. 697–706.
- Bowen G.J., Clyde W.C., Koch P.L. et al. Mammalian dispersal at the Paleocene/Eocene boundary // *Science.* 2002. V. 295. P. 2062–2065.
- Clyde W.C., Khan I.H. Tectonic and biogeographic implications of the Ghazij Formation (Lower Eocene), Baluchistan Province, Pakistan // *GFF.* 2000. V. 122. № 1. P. 34–35.
- Clyde W.C., Stamatakis J., Gingerich P. Chronology of the Wasatchian Land-Mammal Age (Early Eocene); magnetostratigraphic results from the McCullough Peaks section, Northern Bighorn Basin, Wyoming // *J. Geol.* 1994. V. 102. P. 367–377.
- Clyde W.C., Zonneveld J.-P., Stamatakis J. et al. Magnetostratigraphy across Wasatchian/Bridgerian NALMA boundary (Early to Middle Eocene) in the Western Green River Basin, Wyoming // *J. Geol.* 1997. V. 105. P. 657–669.
- Dashzeveg D. Holarctic correlation of non-marine Paleocene-Eocene boundary strata using mammals // *J. Geol. Soc. London.* 1988. V. 145. P. 473–478.
- Dashzeveg D. New trends in adaptive radiation of Early Tertiary rodents (Rodentia, Mammalia) // *Acta Zool. Cracov.* 1990. V. 33. P. 37–44.
- Dashzeveg D., Hartenberger J.-L., Martin T., Legendre S. A peculiar minute Glires (Mammalia) from the Early Eocene of Mongolia // *Bull. Carnegie Museum Natur. History.* 1998. № 34. P. 194–209.
- Dashzeveg D., Russell D.E. Paleocene and Eocene Mixodontia (Mammalia, Glires) of Mongolia and China // *Palaeontology.* 1988. V. 31. P. 129–164.
- Dawson M.R., Beard K.C. New Late Paleocene rodents (Mammalia) from Big Multi Quarry, Washakie Basin, Wyoming // *Palaeovertebrata.* 1996. V. 25. № 2–4. P. 301–321.
- Dawson M.R., Tong Y. New material of *Pappocricetodon schaubi*, an Eocene rodent (Mammalia: Cricetidae) from the Yuanqu Basin, Shanxi Province, China // *Bull. Carnegie Museum Natur. History.* 1998. № 34. P. 278–285.
- Eberle J.J., McKenna M.C. Early Eocene Leptictida, Pantolestia, Creodonta, Carnivora, and Mesonychidae (Mammalia) from the Eureka Sound Group, Ellesmere Island, Nunavut // *Can. J. Earth Sci.* 2002. V. 39. № 6. P. 899–910.
- Guo J.-W., Wang Y., Yang X.-A. A new Early Eocene ctenodactyloid rodent (Rodentia, Mammalia) and associated mammalian fossils from Danjiangkou, Hubei // *Vertebr. Palasiat.* 2000. V. 38. № 4. P. 303–313.
- Hartenberger J.-L. Les débuts de la radiation adaptive des Rodentia (Mammalia) // *C.R. Acad. Sci. Paris. Sér. 2A.* 1996. V. 323. P. 631–637.
- Hartenberger J.-L. Description de la radiation des Rodentia (Mammalia) du Paléocène supérieur au Miocène; incidences phylogénétiques // *C.R. Acad. Sci. Paris. Sér. 2A.* 1998. V. 326. P. 439–444.
- Hooker J.J. Mammalian faunal change across Paleocene-Eocene transition in Europe // *Late Paleocene – Early Eocene climatic and biotic events in the marine and terrestrial records.* N.Y.: Columbia Univ. Press, 1998. P. 428–450.
- Hooker J.J. Paleogene mammals: crises and ecological change // *Biotic response to global change: the last 145 million years* / Eds. S.J. Culver, P.F. Rawson. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 333–349.
- Huang X.-S. Mammalian remains from the Late Paleocene of Jiashan, Anhui // *Vertebr. Palasiat.* 2003. V. 41. № 1. P. 42–54.
- Huang X.-S., Zheng J.-J. A new genus of Soricomorpha (Mammalia) from the Late Paleocene of Qianshan Basin, Anhui Province // *Vertebr. Palasiat.* 2002. V. 40. № 2. P. 127–132.
- Ivy L.D. Systematics of Late Paleocene and Early Eocene Rodentia (Mammalia) from the Clarks Fork Basin, Wyoming // *Contrib. Museum Paleontol. Univ. Michigan.* 1990. V. 28. № 2. P. 21–70.
- Jepsen G.L. A Paleocene rodent, *Paramys atavus* // *Proc. Amer. Philosoph. Soc.* 1937. V. 78. P. 291–301.

- Kondrashov P.E., Lopatin A.V. Late Paleocene mixodonts from the Tsagan-Khushu locality, Mongolia // *J. Vertebr. Paleontol.* 2003. V. 23. Suppl. to № 3. P. 68A.
- Kondrashov P.E., Lopatin A.V., Lucas S.G. Early Eocene (Bumbanian) mammal fauna from the Tsagan Khushu locality (Mongolia) // *J. Vertebr. Paleontol.* 2001. V. 21. Suppl. to № 3. P. 69A.
- Kondrashov P.E., Lopatin A.V., Lucas S.G. Late Paleocene (Gashatan) Nyctitheriidae (Mammalia, Lipotyphla) from Mongolia // *Bull. New Mexico Museum Natur. History and Sci.* (in press, a).
- Kondrashov P.E., Lopatin A.V., Lucas S.G. The oldest known Asian artiodactyl // *Bull. New Mexico Museum Natur. History and Sci.* (in press, b).
- Krause D.W., Maas M.C. The biogeographic origins of Late Paleocene – Early Eocene mammalian immigrants to the Western Interior of North America // *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.* 1990. № 243. P. 71–105.
- Li C.-K., Ting S.-Y. Possible phylogenetic relationship of Asiatic eurymylids and rodents, with comments on mimotonids // *Evolutionary relationships among rodents: a multidisciplinary analysis* / Eds. W.P. Luckett, J.-L. Hartenberger. N.Y.: Plenum Press, 1985. P. 35–58.
- Li C.-K., Ting S.-Y. New cranial and postcranial evidence for the affinities of the eurymylids (Rodentia) and mimotonids (Lagomorpha) // *Mammal phylogeny. Placentals* / Eds. F.S. Szalay, M.J. Novacek, M.C. McKenna. Berlin, New York, Heidelberg: Springer Verlag, 1993. P. 151–158.
- Lindsay E.H. Correlation of mammalian biochronology with the Geomagnetic Polarity Time Scale // *Boll. Soc. Paleontol. Ital.* 2001. V. 40. № 2. P. 225–233.
- Lopatin A.V., Averianov A.O. A new species of *Tribosphenomys* (Mammalia: Rodentiaformes) from the Paleocene of Mongolia // *Bull. New Mexico Museum Natur. History and Sci.* (in press).
- Lopatin A.V., Kondrashov P.E. The skull structure of *Sinomylus* (Mixodontia) // *J. Vertebr. Paleontol.* 2003. V. 23. Suppl. to № 3. P. 72A–73A.
- Lopatin A.V., Kondrashov P.E. Sarcodontinae, a new subfamily of micropternodontid insectivores from the early Paleocene – middle Eocene of Asia // *Bull. New Mexico Museum Natur. History and Sci.* (in press).
- Lopatin A.V., Kondrashov P.E., Lucas S.G. Late Paleocene (Gashatan) mammal fauna from the Tsagan Khushu locality (Mongolia) // *J. Vertebr. Paleontol.* 2001. V. 21. Suppl. to 3. P. 74A.
- Lucas S.G. *Gobiatherium* (Mammalia: Dinocerata) from the Middle Eocene of Asia: taxonomy and biochronological significance // *Paläontol. Z.* 2001. Bd 74. № 4. S. 591–600.
- McKenna M.C. Fossil mammals from Early Eocene North Atlantic land continuity // *Ann. Missouri Bot. Garden.* 1975. V. 62. P. 335–353.
- McKenna M.C. Eocene paleolatitude, climate and mammals of Ellesmere Island // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 1980. V. 30. P. 349–362.
- McKenna M.C. Cenozoic paleogeography of North Atlantic land bridges // *Structure and development of the Greenland-Scotland ridge* / Eds. M.H.P. Bott, S. Saxov, M. Talwani, J. Theide. N.Y.: Plenum Publ., 1983. P. 351–399.
- McKenna M.C., Bell S.K. Classification of mammals above the species level. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1997. 631 p.
- McKenna M.C., Meng J. A primitive relative of rodents from the Chinese Paleocene // *J. Vertebr. Paleontol.* 2001. V. 21. № 3. P. 565–572.
- Meng J., Wyss A.R. Enamel microstructure of *Tribosphenomys* (Mammalia, Glires): character analysis and systematic implication // *J. Mammal. Evol.* 1994. V. 2. № 3. P. 185–203.
- Meng J., Wyss A.R. The morphology of *Tribosphenomys* (Rodentiaformes, Mammalia): character phylogenetic implication for basal Glires // *J. Mammal. Evol.* 2001. V. 8. № 1. P. 1–71.
- Meng J., Wyss A.R., Dawson M.R., Zhai R. Primitive fossil rodent from Inner Mongolia and its implications for mammalian phylogeny // *Nature.* 1994. V. 370. P. 134–136.
- Meng J., Zhai R., Wyss A.R. The Late Paleocene Bayan Ulan Fauna of Inner Mongolia, China // *Bull. Carnegie Museum Natur. History.* 1998. № 34. P. 148–185.
- Prothero D.R., Emry R.J. Summary // *The terrestrial Eocene-Oligocene transition in North America* / Eds. D.R. Prothero, R.J. Emry. N.Y.: Cambridge Univ. Press, 1996. P. 664–683.
- Radionova E.P., Khokhlova I.E. Was the North Atlantic connected with the Tethys via the Arctic in the Early Eocene? Evidence from siliceous plankton // *GFF.* 2000. V. 122. № 1. P. 133–134.
- Russell D.E., Dashzeveg D. Early Eocene insectivores (Mammalia) from the People's Republic of Mongolia // *Paleontology.* 1986. V. 29. Pt 2. P. 269–291.
- Russell D.E., Zhai R.-J. The Paleogene of Asia: mammals and stratigraphy // *Mem. Mus. Nat. Histoire Natur. Paris. Ser. C.* 1987. V. 52. P. 1–488.

- Storch G. The Eocene mammalian fauna from Messel – a paleobiogeographical jigsaw puzzle // *Vertebrates in the tropics* / Eds. G. Peters, R. Hutterer. Bonn: Museum Alexander Koenig, 1990. P. 23–32.
- Stucky R.K. Mammalian faunas in North America of Bridgerian to Early Arikareean “Ages” (Eocene and Oligocene) // *Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution*. Princeton: Princeton Univ. Press, 1992. P. 464–493.
- Ting S. Paleocene and Early Eocene Land Mammal Ages of Asia // *Bull. Carnegie Museum Natur. History*. 1998. № 34. P. 124–147.
- Ting S., Meng J., McKenna M.C., Li Ch. The osteology of *Matutinia* (Simplicidentata, Mammalia) and its relationships to *Rhombomylus* // *Amer. Museum Novit.* 2002. № 3371. P. 1–33.
- Tong Y.S. Middle Eocene small mammals from Liguangqiao Basin of Henan Province and Yuanqu Basin of Shanxi Province, central China // *Palaeontol. Sin. Nov. Ser. C*. 1997. № 26. P. 1–256.
- Tong Y., Dawson M. Early Eocene Rodents (Mammalia) from Shandong Province, People’s Republic of China // *Ann. Carnegie Museum*. 1995. V. 64. P. 51–63.
- Tong Y., Wang J. A new soricomorph (Mammalia, Insectivora) from the Early Eocene of Wutu Basin, Shandong, China // *Vertebr. Palasiat.* 1993. V. 31. № 1. P. 19–32.
- Tong Y., Wang J. A preliminary report on the Early Eocene mammals of the Wutu Fauna, Shandong Province, China // *Bull. Carnegie Museum Natur. History*. 1998. № 34. P. 186–193.
- Tong Y., Zheng S., Qiu Z. Cenozoic Mammal Ages of China // *Vertebr. Palasiat.* 1995. V. 33. № 4. P. 290–314.
- Wang Y., Hu Y., Chow M., Li Ch. Chinese Paleocene mammal faunas and their correlation // *Bull. Carnegie Museum Natur. History*. 1998. № 34. P. 89–123.
- Wyss A.R., Meng J. Application of phylogenetic taxonomy to poorly resolved crown clades: a stem-modified node-based definition of Rodentia // *System. Biol.* 1996. V. 45. P. 557–566.

The peculiarities of the development of Asian small mammal fauna during Early Paleogene

A.V. Lopatin

The paper is concerned of new attainments in the study of Early Paleogene Asian small mammals and its significance to the knowledge of the peculiarities of the evolution of Paleogene micromammal fauna of the North Hemisphere. The micromammal faunas of the Asian Land Mammal Ages (e. g., Shanghuan, Nongshanian, Gashatan, Bumbanian, Arshantan, and Irдинmanhan) are reviewed.