

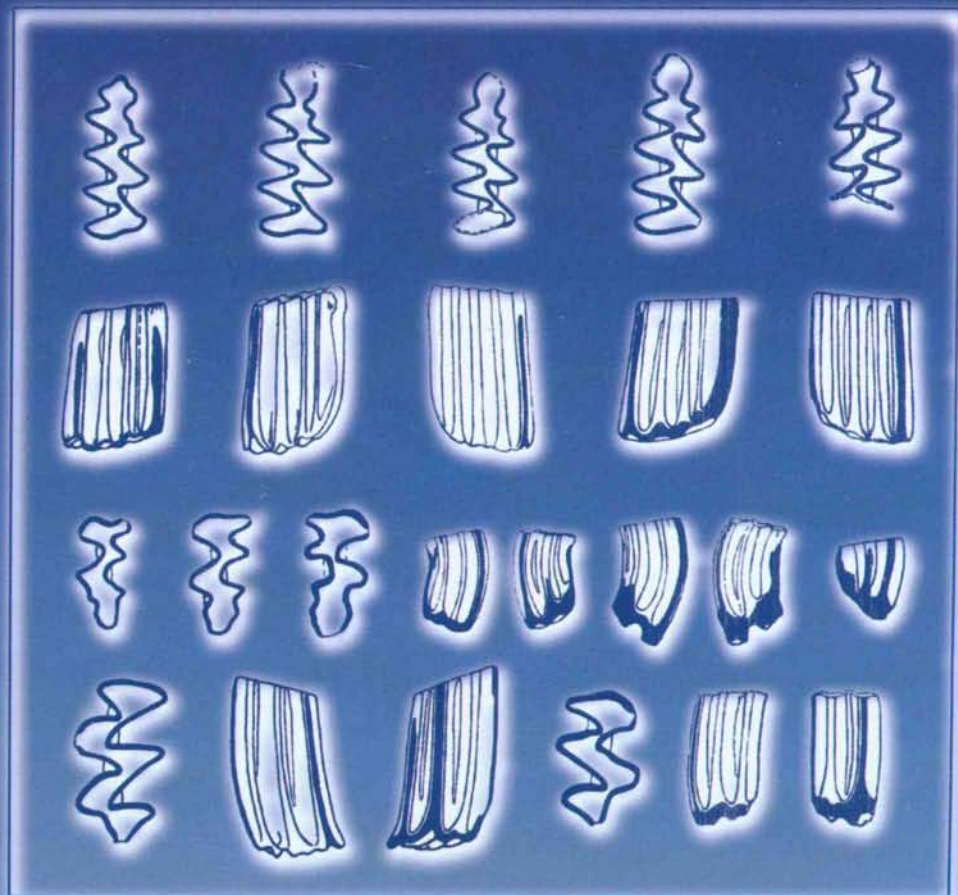


ТРУДЫ  
ГЕОЛОГИЧЕСКОГО  
ИНСТИТУТА

ISSN 0002-3272

А.С. ТЕСАКОВ

# БИОСТРАТИГРАФИЯ СРЕДНЕГО ПЛИОЦЕНА – ЭОПЛЕЙСТОЦЕНА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ



НАУКА

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
GEOLOGICAL INSTITUTE

ТРУДЫ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

---

Основаны в 1932 году

Вып. 554

А.С. ТЕСАКОВ

**БИОСТРАТИГРАФИЯ  
СРЕДНЕГО ПЛИОЦЕНА-  
ЭОПЛЕЙСТОЦЕНА  
ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ  
(по мелким млекопитающим)**

Ответственный редактор  
*Э.А. Вангенгейм*



МОСКВА НАУКА 2004

TRANSACTIONS OF THE GEOLOGICAL INSTITUTE

---

Founded in 1932

Vol. 554

A.S. TESA KOV

**BIOSTRATIGRAPHY  
OF MIDDLE PLIOCENE-  
EOPLEISTOCENE  
OF EASTERN EUROPE  
(based on small mammals)**

Responsible Editor

*E.A. Vangengeim*



MOSCOW NAUKA 2004



УДК 551.7/8

ББК 28.1

Т36

Редакционная коллегия:

*Ю.Г. Леонов* (главный редактор), *М.А. Ахметьев*, *Ю.О. Гаврилов*,  
*Ю.В. Корякин*, *М.А. Семихатов*, *М.Д. Хуторской*

Рецензенты:

доктор географических наук *А.К. Маркова*,  
доктор геолого-минералогических наук *М.А. Ахметьев*

**Тесаков А.С.**

Биостратиграфия среднего плиоцена–эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим) / А.С. Тесаков; Отв. ред. Э.А. Вангенгейм. – М.: Наука, 2004. – 247 с. (Тр. ГИН РАН; Вып. 554)

ISBN 5-02-033275-5

В монографии представлена бионозальная стратиграфическая шкала континентальных отложений среднего плиоцена – эоплейстоцена (3,6–0,8 млн лет) юга Восточной Европы. В основу шкалы положены зоны совместного распространения видов грызунов подсемейства полевковых (Arvicolinae). Выделенные зоны обоснованы количественными признаками гипсодонтии нескольких филетических линий полевков, скоррелированы с магнитохронологической шкалой, с региоюрсами стратиграфической шкалы Восточного Паратетиса, а также с западноевропейскими шкалами континентальных отложений и имеют значительный корреляционный потенциал в пределах умеренных широт Европы и Западной Азии. Впервые разработаны критерии регистрации переотложения остатков корнезубых полевков. В систематической части работы проведены ревизия и монографическое описание ископаемых полевков родов *Mimomys*, *Pitymimomys*, *Borsodia*, *Allophaiomys*, *Prolagurus* и *Lagurodon*.

Для геологов-стратиграфов, палеонтологов, биологов-эволюционистов, териологов и палеогеографов.

По сети АК

Editorial Board:

*Yu.G. Leonov* (Editor-in-Chief), *M.A. Akhmetiev*,  
*Yu.O. Gavrilov*, *Yu.V. Koriakin*, *M.A. Semikhatov*, *M.D. Khutorskoi*

**Tesakov A.S.**

Biostratigraphy of middle Pliocene–Eopleistocene of Eastern Europe / A.S. Tesakov; Ed. by E.A. Vangengeim. – Moscow: Nauka, 2004. – 247 p. – (Transactions of GIN RAN; vol. 554)

ISBN 5-02-033275-5

The monograph presents a new biozonal stratigraphic scheme of continental deposits of Middle Pliocene – Eopleistocene (3,6–0,8 Ma) of southern Eastern Europe. The scheme is based on concurrent range zones of voles, rodents of the subfamily Arvicolinae. The zones are diagnosed by numerical characters of hypsodonty in several phyletic lineages of voles. All zones are correlated with the magnetic polarity time scale, regional stages of the stratigraphic scheme of the Eastern Paratethys, and with continental scales of Western Europe. The zones have a considerable correlative significance in middle latitudes of Europe and Western Asia. For the first time criteria of detecting of redeposition of fossil rhizodont arvicolids are elaborated. The systematic part of the monograph contains the revision and monographic description of fossil voles belonging to genera *Mimomys*, *Pitymimomys*, *Borsodia*, *Allophaiomys*, *Prolagurus*, and *Lagurodon*.

For stratigraphic geologists, paleontologists, evolutionary biologists, theriologists and paleogeographers.

ISBN 5-02-033275-5

© Российская академия наук и издательство  
“Наука”. Труды ГИН РАН (разработка,  
оформление), 1932 (год основания), 2004  
© А.С. Тесаков, 2004

## ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время одной из главнейших задач стратиграфии континентальных отложений позднего кайнозоя является создание общей детальной биостратиграфической шкалы Евразии. Большая скорость эволюции, быстрота расселения млекопитающих выдвигают их на ведущую роль в палеонтологическом обосновании стратиграфии. Из всех групп для этой цели особенно важны мелкие млекопитающие, поскольку их местонахождения встречаются чаще, чем крупных животных, они нередко бывают многослойными и доставляют серийный материал, повышающий надежность биостратиграфических построений. Однако создание общей шкалы осложняется палеозоогеографическими различиями отдельных регионов. Поэтому для построения такой шкалы необходимым этапом служит разработка региональных шкал и последующая их корреляция между собой. Актуальность настоящей работы определяется попыткой разработки одной из таких региональных шкал, охватывающей интервал времени примерно от 3,6 до 0,8 млн лет – средний плиоцен–эоплейстоцен.

Основы палеонтологии мелких млекопитающих плио–плейстоцена заложили в конце 19 – начале 20 века европейские исследователи Е.Т. Ньютон, Ф. Майор, М. Хинтон, Л. Мехели и др. Во второй половине 20 в. важный вклад в развитие микропалеотериологии внесли М. Крецой, В. Хиббард, И.М. Громов, О. Фейфар, Ж. Шалин, Ч. Репеннинг и др.

История изучения фаун мелких млекопитающих плио–плейстоцена юга Восточной Европы насчитывает уже несколько десятилетий. По количеству исследователей и детальности изученности этот регион далеко опережает многие другие регионы Европы. Микротериологические исследования на юге Восточной Европы связаны с именами А.И. Аргиропуло, И.Г. Пидопличко, И.М. Громова, В.А. Топачевского, А.И. Шевченко, К. Радулеско, П. Самсона, Л.П. Александровой, А.Ф. Скорик, А.К. Агаджаняна, Л.И. Ревковца, А.К. Марковой, В.А. Несина, О.Д. Моськиной и др.

Биостратиграфические схемы на основе смены фаун мелких млекопитающих во многом ориентировались на фундаментальную работу В.И. Громова (1948), описавшего последовательность стратиграфически значимых комплексов крупных млекопитающих. Работы В.А. Топачевского, А.И. Шевченко, Л.П. Александровой в 60–70-е годы прошлого века определили контуры биостратиграфического подразделения разреза позднего кайнозоя Северного Причерноморья и Приазовья. В последующие годы эти данные были уточнены и дополнены также работами А.К. Агаджаняна, А.К. Марковой, а также автором совместно с Э.А. Вангенгейм и М.А. Певзнером.

Несмотря на несомненные успехи в изучении фауны мелких млекопитающих, возникли серьезные терминологические различия и разночтения в биостратиграфических построениях, основанных на этих фаунах. Часть исследователей используют систему комплексов В.И. Громова, другие микротериологи разрабатывают комбинированные или полностью независимые системы комплексов мелких млекопитающих. Проблема заключается в том, что комплексы В.И. Громова обоснованы фактически сменой видов архидискодонтных слонов, а положение границ биозон этих видов, ввиду большой редкости ископаемых находок и очень ограниченного материала, недостаточно точно определено в последовательности микротериокомплексов. Эта ситуация вызывает значительные трудности в биостратиграфической корреляции отложений и фаун региона.

Одним из решений этой проблемы может быть разработка создания зональной шкалы по мелкими млекопитающим для континентальных отложений среднего плиоцена–эоплейстоцена юга Восточной Европы. Этой задаче и посвящена данная работа.

Для построения шкалы были выбраны полевки (*Arvicolinae*), исходя из того, что особенностью фауны мелких млекопитающих умеренных широт Евразии в среднем плиоцене–эоплейстоцене является повсеместное распространение корнезубых полевок. Быстрый рост высоты коронок коренных зубов (гипсодонтия) нескольких филумов полевок в условиях прогрессирующего остепнения ландшафтов в плиоцене и эоплейстоцене дает в руки стратиграфа мощный инструмент для дробного расчленения континентальных отложений. В ходе работы были проанализированы геологическое строение основных опорных местонахождений юга Восточной Европы и таксономический состав сообществ мелких млекопитающих, а также ревизован фаунистический материал из некоторых опорных местонахождений европейской части России, Украины и Молдавии, собранный другими исследователями. Анализ этих данных позволил реконструировать последовательность фаун и местонахождений. На основе эволюционных изменений в четырех филетических линиях полевок (*Borsodia*, крупные *Mimomys*, мелкие *Mimomys* и *Pitymimomys*) были выделены зоны совместного распространения таксонов с учетом количественных оценок морфологических признаков, главным образом, степени гипсодонтии. Морфометрическое изучение признаков гипсодонтии зубов полевок позволило также предложить количественные критерии для регистрации переотложения ископаемого материала. Большое внимание было уделено обоснованию возраста выделенных подразделений и их корреляции с различными стратиграфическими шкалами. Значительную часть работы составляет монографическое описание палеонтологического материала по основным группам полевок.

Палеонтологический материал для настоящей работы собран автором из семи местонахождений Северного Причерноморья (Волна, Крыжановка, Хаджибейский лиман), Приазовья (Цимбал, Тиздар, Ахтанизовская), Северного Кавказа (Псекупс) и изучена геология этих разрезов. Кроме того, Л.П. Александрова любезно передала автору для обработки коллекции ископаемых грызунов из местонахождений Молдавии (Рипа Скорцельская, Долинское, Этулия), Приазовья (Ливенцовка), Северного Кавказа и Закавказья (Сабля, Псекупс, Кушкунa), Северного Причерноморья (Веселовка).

В распоряжении автора были также коллекции из сборов В.А. Присяжнюка и А.А. Крукова из местонахождений Широкино и Ливенцовка. Все перечисленные коллекции хранятся в ГИН РАН. Кроме того, благодаря любезности В.Л. Яхимович, В.П. Сухова и А.Г. Яковлева автор имел возможность ознакомиться с коллекциями из местонахождений Башкирского Предуралья (Аккулаево и Симбугино), хранящимися в Институте геологии Башкирского научного центра Уральского отделения РАН. Для сравнительных целей в работе привлекался материал, просмотренный автором из ряда других местонахождений: Котловина, Черевичное, Жевахова гора (Украина), Нагавская и др. (бассейн р. Дон), Тегелен (Нидерланды), Фрехен и Хамбах (Германия) и ряда других. Всего изучено около 6 тыс. ископаемых остатков, принадлежащих 95 формам мелких млекопитающих, из них 45 полевок. Проведено свыше 15 тыс. измерений элементов зубов.

Работа выполнена в лаборатории стратиграфии четвертичного периода Геологического института РАН. Я глубоко благодарен моим учителям Э.А. Вангенгейм, В.С. Зажигину и М.А. Певзнеру за всестороннюю помощь и поддержку. Я благодарен Е.В. Девяткину за создание благоприятных условий при написании работы, коллегам по лаборатории за ценные замечания и другую помощь в процессе подготовки монографии; Н.И. Абрамсон, А.О. Аверьянову, А.К. Агаджаняну, Л.П. Александровой, Л.И. Алексеевой, М.А. Ахметьеву, В.С. Байгушевой, А.В. Бородину, Х. де Бруйну, И.М. Громову, В.И. Жегалло, Н.Е. Казанцевой, В. фон Кенигсвальду, К. Ковальскому, Т. ван Колфсхотену, Т.В. Кузнецовой, А.К. Марковой, Р. Мартину, А. ван дер Мелену, А. Надаховскому, В.А. Несину, П.А. Никольскому, А.Ю. Пузаченко, Л.И. Рековцу, В.П. Сухову, В.В. Титову, В.А. Топачевскому, Л.А. Тютковой, С.М. Шику, К.И. Шушпанову, А.Г. Яковлеву и В.Л. Яхимович за предоставление как оригинального материала, так и сравнительных коллекций, обсуждение отдельных аспектов работы и другую помощь; В.Н. Семенову, Е.В. Иосифовой, И.Г. Тактакишвили и А.Л. Чепалыге за определение остатков моллюсков; И.Я. Павлинову за помощь в работе с коллекциями по современным мелким млекопитающим в Зоологическом музее МГУ, Т.А. Синяковой за большую техническую помощь.

Исследования проведены при поддержке проекта РФФИ № 02-05-64126.

## Глава 1

# МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА

### СБОР МАТЕРИАЛА

Революционным достижением в палеонтологии XX в. стало применение промывки и просеивания для сбора микроостатков мелких позвоночных. Одним из первых этот метод применил американский палеонтолог К. Хиббард в 40-х годах (Hibbard, 1948). В ходе настоящей работы использовалась методика сбора на основе промывки костеносных отложений, применяемая в Геологическом институте РАН с 50-х годов XX в. Подробное руководство по методике сбора и изучения ископаемых остатков мелких млекопитающих опубликовано также А.К. Агаджаняном (1987).

На первом этапе проводился поиск костеносных горизонтов и отбор породы из разрезов песчано-глинистых плио-плейстоценовых отложений. При этом в качестве диагностических признаков костеносности использовались косослоистость, разнотернистость, наличие растительного детрита и раковин наземных и водных моллюсков. Для определения слоев с наибольшей концентрацией остатков мелких млекопитающих проводилась разведочная промывка небольших объемов породы (15–20 кг). По результатам такого опробования массовая промывка велась из слоев и линз, содержащих наибольшее количество остатков. Реальные концентрации остеологического материала варьируют в изученных разрезах в широких пределах, от 1 на 20 кг породы в местонахождении Псекупс до 15–20 и более остатков в верхнем горизонте местонахождения Крыжановка.

Материалы собирались, главным образом, путем ручной промывки породы из разрезов в воде на ситах с размером ячеей 1,0 мм. В некоторых случаях использовались сита с ячейей 0,5 мм, в частности для сбора более полной коллекции остатков сем. Muridae.

### ОБРАБОТКА МАТЕРИАЛА

Зубы ископаемых полевок – основной объект изучения настоящей работы, измерялись с помощью окуляр-микрометра бинокулярных микроскопов МБС-1 и МБС-10. Во всех случаях, когда это было возможно, окулярная шкала калибровалась по эталонной шкале, а затем вносились поправки в измерения, чтобы устранить искажения, вносимые глазом.

Изображения костных остатков выполнялись автором при помощи камеры люциды (camera lucida) – рисовального аппарата для микроскопа РА-4, адаптированного для бинокулярного микроскопа. На заключительных стадиях работы рисунки изготавливались также и по цифровым фотографиям, полученным на микроскопе Acheolab (Carl Zeiss) ГИН РАН, а также с помо-

щью бытовой видеокамеры Panasonic и платы видеозахвата FlyVideo для персонального компьютера.

Фотографии микроструктуры эмали некоторых групп полевок проводилась в Институте палеонтологии Боннского Университета (Германия) совместно с профессором В. Кенигсвальдом, а также частично и на электронном микроскопе Геологического института РАН. Увеличения и масштабы приведены на иллюстрациях.

## **ХРАНЕНИЕ ОБРАЗЦОВ**

Большинство материалов, описанных в работе, хранятся в лаборатории Стратиграфии Четвертичного периода Геологического института Российской академии наук.

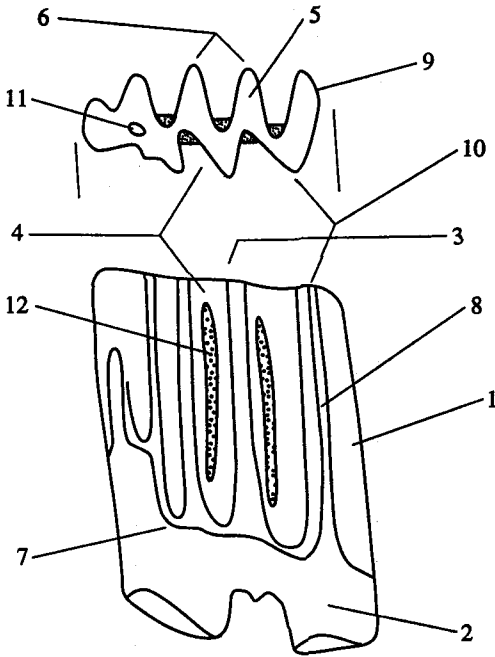
## **ТЕРМИНОЛОГИЯ ЭЛЕМЕНТОВ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ПОЛЕВОК**

### **Коронка и жевательная поверхность**

Коренные зубы корнезубных полевок (рис. 1.1) состоят из (1) коронки и (2) корней, уплощенной жевательной поверхности (3). Коронка разделена входящими углами или синклинальными складками (4) на отдельные призмы (5) субтреугольной формы. При взгляде со стороны жевательной поверхности концы призм образуют выходящие углы или антиклинальные складки (6).

Коронка покрыта слоем эмали. В прикорневой части эмаль-дентинная граница (ЭДГ) имеет волнистую форму (7): по боковым поверхностям отдельных призм в эмаль вдаются узкие дентиновые участки – дентиновые тракты (8). Жевательная поверхность образована дентиновыми полями треугольных призм (5) и ограничена по периметру слоем эмали (9). В местах выхода на жевательную поверхность дентиновых трактов образуются разрывы эмали (10). Отшнурованные в онтогенезе входящие углы могут образовывать на жевательной поверхности островки эмали (11). Во входящих углах ряда форм может откладываться наружный цемент (12).

Дентиновые поля жевательной поверхности (входящие, или синклинальные, и выходящие, или антиклинальные, складки, или углы) обозначаются порядковыми номерами вдоль каждой стороны зуба (рис. 1.2), начиная от задней петли на нижних молярах и от передней петли на верхних коренных. Наружная сторона зуба, обращенная к щеке именуется лабиальной, внутренняя сторона, обращенная к языку, – лингвальной. Существует несколько вариантов кратких буквенных обозначений элементов зубов полевок. Удобную топографическую систему обозначений предложил А. ван дер Мелен (v.d. Meulen, 1973). Эти обозначения широко используются в практике североамериканских и многих европейских исследователей. Несколько раньше очень схожие обозначения (только для m1) были предложены О. Фейфаром (Fejfar, 1961) и затем значительно развиты Г. Рабедером (Rabeder, 1981). Для отечественных условий эта последняя система была адаптирована В.А. Кочевым (1993). В работе используются обозначения А. ван дер Мелена. Например, первая лингвальная антиклинальная складка обозначается как LSA1, вторая лаби-



**Рис. 1.1.** Схема строения коренного зуба m1 корнезубой полевки

1 — коронка, 2 — корень, 3 — жевательная поверхность, 4 — входящие углы (синклинальные складки), 5 — дентиновые поля треугольных призм, 6 — выходящие углы (антиклинальные складки), 7 — эмаль-дентиновая граница (ЭДГ), 8 — дентиновые тракты, 9 — слой эмали, 10 — разрывы эмали, 11 — островки эмали; 12 — наружный цемент

альная входящая (синклинальная) складка обозначается как BRA2. Кроме того, элементы лабиальной стороны антеркониды m1 мимомисных полевок имеют собственные названия: мимомисный выступ (MR = MB), призматическая складка (PF = PC), островная складка (IF = OC). Передняя петля первого нижнего коренного обозначается как AC (= ПП); задние петли нижних моляров обозначаются как PL, передние петли верхних моляров —

как AL. Согласно существующей практике, треугольные призмы нижних моляров нумеруются от задней петли и обозначаются T1, T2 и т.д. Призмы верхних моляров нумеруются, начиная от передней петли.

Верхние моляры обозначаются в работе как M1, M2, M3, а нижние как m1, m2, m3.

Генетическая терминология элементов зуба, связывающая их с бугорками исходного для млекопитающих брахиодонтного типа, имеет множество вариантов. В данной работе принята система А. ван дер Мелена (v.d. Meulen, 1973) (см. рис. 1.2). Необходимо обратить внимание, что в отличие от отечественной системы, большинство зарубежных исследователей именуют передний отдел первого нижнего моляра полевок антероконидом, а не параконидом. Существует авторитетное мнение, что собственно параконид у грызунов редуцирован (Butler, 1985).

### Стадии развития корней

Стадии развития корней зуба в работе приняты по Л. Мехели (Mehely, 1914), Н.Г. Смирнову и др. (1986), Н.Е. Казанцевой и А.С. Тесакову (Kazan-tseva & Tesakov, 1998) с изменениями (рис. 1.3).

1 стадия (некорнезубая) — пульпарная полость открыта, треугольные призмы не замкнуты в нижней части зуба.

2 стадия — полость пульпы широко открыта, призмы начинают замыкаться снизу.

3 стадия — полость пульпы широко открыта, имеет овальное очертание (= “стадия пузырей” В.П. Сухова (1970)).

4 стадия — пульпарная полость начинает перешнуровываться.



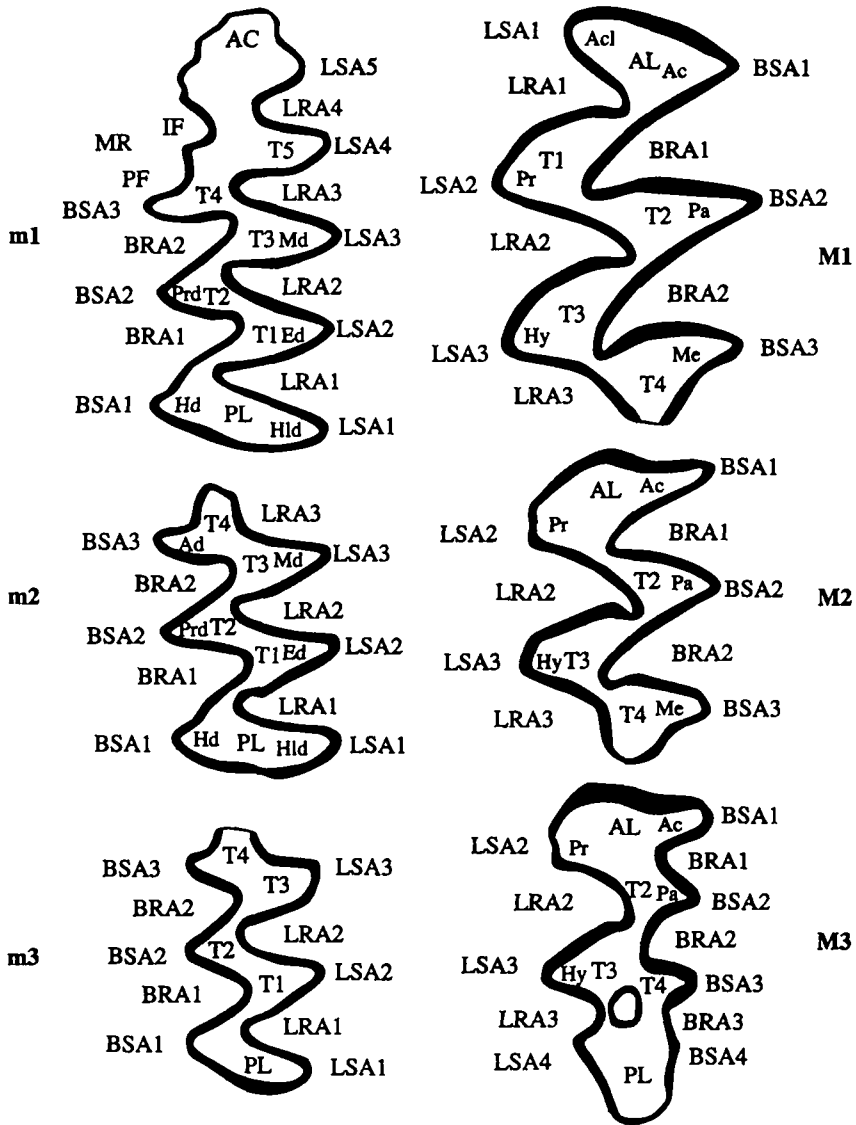
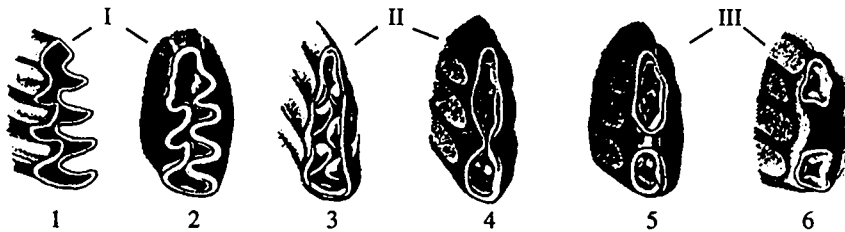


Рис. 1.2. Обозначения элементов жевательной поверхности коренных зубов полевок

Вертикальный ряд слева – нижние коренные m1-m3 (левый челюстной ряд); вертикальный ряд справа – верхние коренные M1-M3 (левый челюстной ряд); T1, T2 и т.д. – треугольные петли жевательной поверхности; PL (posterior lobe) – задняя петля; AL (anterior lobe) – передняя петля; AC (anterior cap) – передняя непарная петля m1; PF (prism fold) – призматическая складка m1; MR (mimomys ridge) – мимомисный выступ m1; IF (islet fold) – островная складка m1; BRA (buccal reentrant angle) – лабиальный (наружный) входящий угол; BSA (buccal salient angle) – лабиальный (наружный) выходящий угол; LRA (lingual reentrant angle) – лингвальный (внутренний) входящий угол; LSA (lingual salient angle) – лингвальный (внутренний) выходящий угол

Генетическая терминология треугольных полей: нижние коренные: Hd – гипоконид, Hld – гипоконурид, Ed – энтоконид, Prd – протоконид, Md – метаконид, Ad – антероконад; верхние коренные: Acl – антероконуль, Ac – антероконад, Pr – протоконад, Pa – паракон, Hy – гипокон, Me – метакон



**Рис. 1.3.** Стадии и фазы формирования корней коренных зубов полевок (по Méhely, 1914; Rabeder, 1981; Kazantseva, Tesakov, 1998)

1–6: стадии; I–III: фазы, I – аризная, II – мероризная, III – ризодонтная.

5 стадия – пульпарная полость закрыта (= “первый пережим” по терминологии В.П. Сухова (1970)). Морфологически выраженные корневые стержни отсутствуют.

6 стадия – присутствуют оформившиеся корни.

В ряде случаев применима и менее детальная схема образования корней: фаза I (стадии 1 + 2) или аризная, фаза II (стадии 3 + 4) или мероризная, фаза III (стадии 5 + 6) или ризодонтная (Rabeder, 1981, Kazantseva & Tesakov, 1998). Пример конкретного применения корневых стадий дан ниже (см. рис. 1.9).

### Дентиновые тракты

Терминология дентиновых трактов принята по Г. Рабедеру (Rabeder, 1981). Согласно этой системе название тракта образуется из названия элемента зуба с присоединением к нему слова “синуид” для нижних моляров и “синус” для верхних моляров (рис. 1.4). Несмотря на некоторую громоздкость, система нашла применение в специальной литературе (Kotlia, von Koenigswald, 1992; Kotlia, Mathur, 1992; Tesakov, 1998a; Hir, 1998). В настоящей работе используются следующие дентиновые тракты и их обозначения.

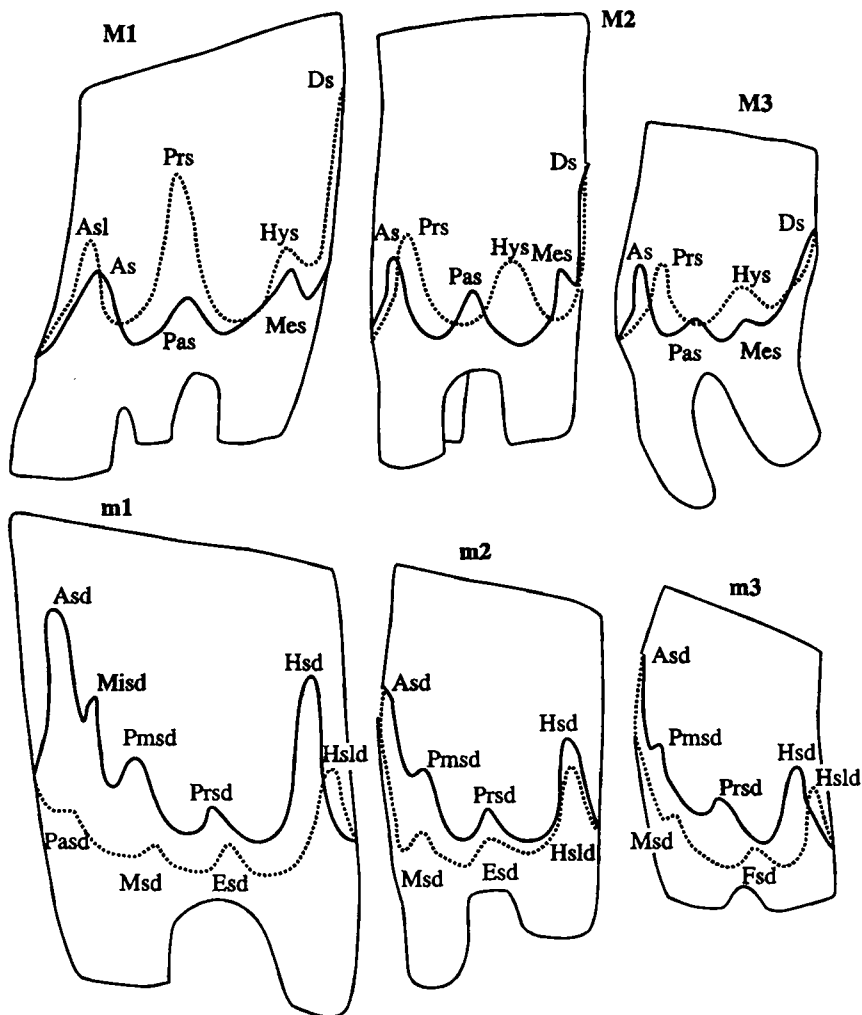
#### Нижние моляры

1. Тракт антероконида (наружный для m1 и передний для m2–3):  
– антеросинуид (anterosinuid, Asd).
2. Тракт мимомисного выступа (MR у мимомисных полевок):  
– мимосинуид (mimosinuid, Misd).
3. Тракт гипоконида (наружной грани задней призмы или BSA1):  
– гипосинуид (hyposinuid, Hsd).
4. Тракт гипосинулида (внутренней грани задней призмы, LSA1):  
– гипосинулид (hyposinulid, Hsld).

Реже используются тракты промежуточных конидов: тракт лабиального треугольника антероконида (BSA3) – призмосинуид (prismosinuid, Pmsd); тракт протоконида (BSA2) – протосинуид (protosinuid, Prsd); тракт лингвального треугольника антероконида, “параконида” (LSA4) – парасинуид (parasinuid, Pasd); тракт метаконида (LSA3) – метасинуид (metasinuid, Msd); тракт энтоконида (LSA2) – энтосинуид (entosinuid, Esd).

#### Верхние моляры

1. Тракт протокона (т.е. LSA2 для M1 и LSA1 для M2–3):  
– протосинус (protosinus, Prs).



**Рис. 1.4.** Боковые поверхности коренных зубов корнезубых полевок и терминология дентиновых трактов (по Rabeder, 1981)

Сплошная линия – лабиальные тракты; пунктирная линия – лингвальные тракты. Верхние коренные: As – anterosinus, Ds – distosinus, Hys – hyposinus, Mes – metasinus, Pas – parasinus, Prs – protosinus; нижние коренные: Asd – anterosinuid, Esd – entosinuid, Hsd – hyposinuid, Hsld – hyposinulid, Misd – mimosinuid (тракт мимомисного выступа), Msd – metasinuid, Pasd – parasinuid, Pmsd – prismosinuid (тракт призматической складки), Prsd – protosinuid

**2. Тракт антерокона (BSA1):**

– антеросинус (anterosinus, As).

**3. Тракт антероконуля M1 (LSA1):**

– антеросинулюс (anterosinulus, Asl).

**4. Тракт метакона, идущий по его задней или дистальной грани:**

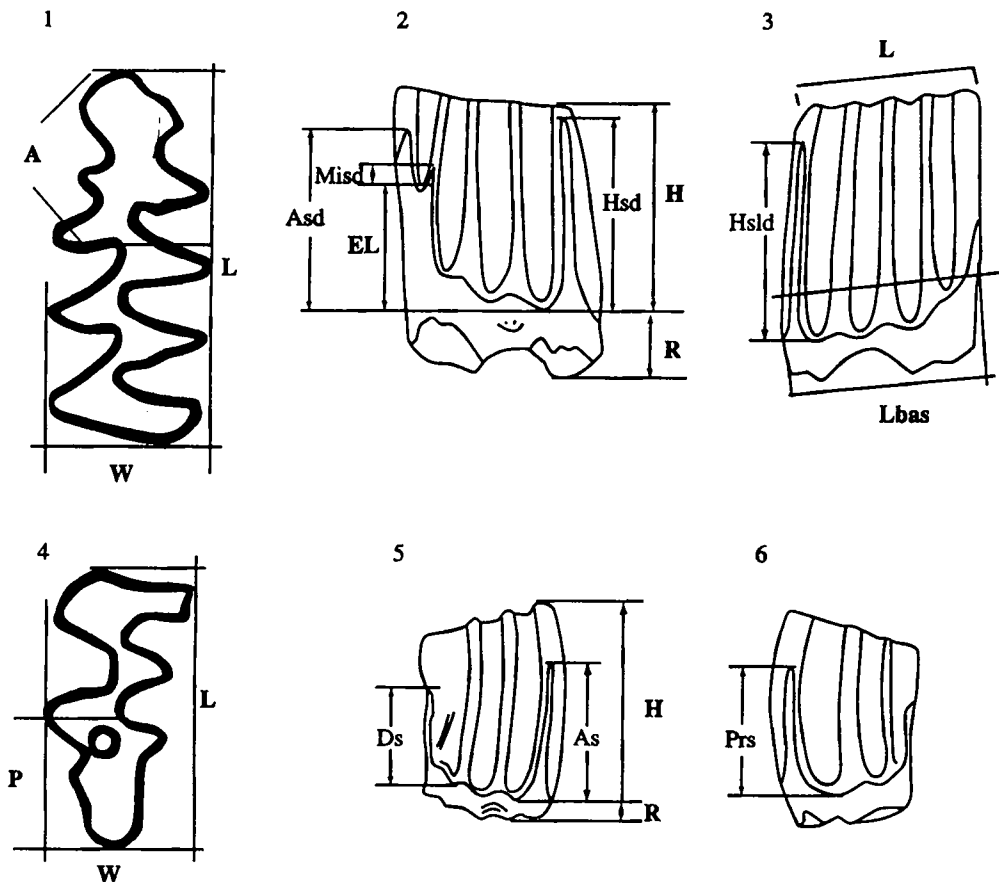
– дистосинус (distosinus, Ds).

Реже используются тракты других конов: паракона (BSA2) – парасинус (parasinus, Pas); метакона (BSA3) – метасинус (metasinus, Mes), гипокона (LSA3) – гипосинус (hyposinus, Hys).

## ПРОМЕРЫ

В работе использована следующая система промеров и их обозначений (рис. 1.5).

L – длина жевательной поверхности. W – ширина жевательной поверхности. A – длина антерокониды m1. P – длина задней петли (пятки) M3. H – высота коронки. R – высота корней. EL – приподнятость мимомисного выступа. Дентиновые тракты измеряются от базальной эмалево-дентиновой границы (ЭДГ) до дистального края тракта параллельно длинной оси входящих углов зуба. Иногда измеряется и базальная длина коронки, Lbas. Этот



**Рис. 1.5.** Схема промеров жевательной поверхности и латеральных частей коронки коренных зубов корнезубых полевок

1 – m1, жевательная поверхность: L – длина, W – ширина; 2 – m1, лабиальная (внешняя сторона): H – высота коронки, R – высота корней; высоты трактов: Hsd – гипосинулида, Misd – мимосинулида, Asd – антеросинулида, El – приподнятость островной складки; 3 – m1, лингвальная (внутренняя сторона): L – длина жевательной поверхности, Lbas – базальная длина жевательной поверхности, Hsld – высота гипосинулида; 4 – M3, жевательная поверхность: L – длина, P – длина задней петли, W – ширина; 5 – M3, лабиальная (внешняя сторона): H – высота коронки, R – высота корней, As – высота антеросинуса, Ds – высота дистосинуса; 6 – M3, лингвальная (внутренняя сторона): Prs – высота протосинуса

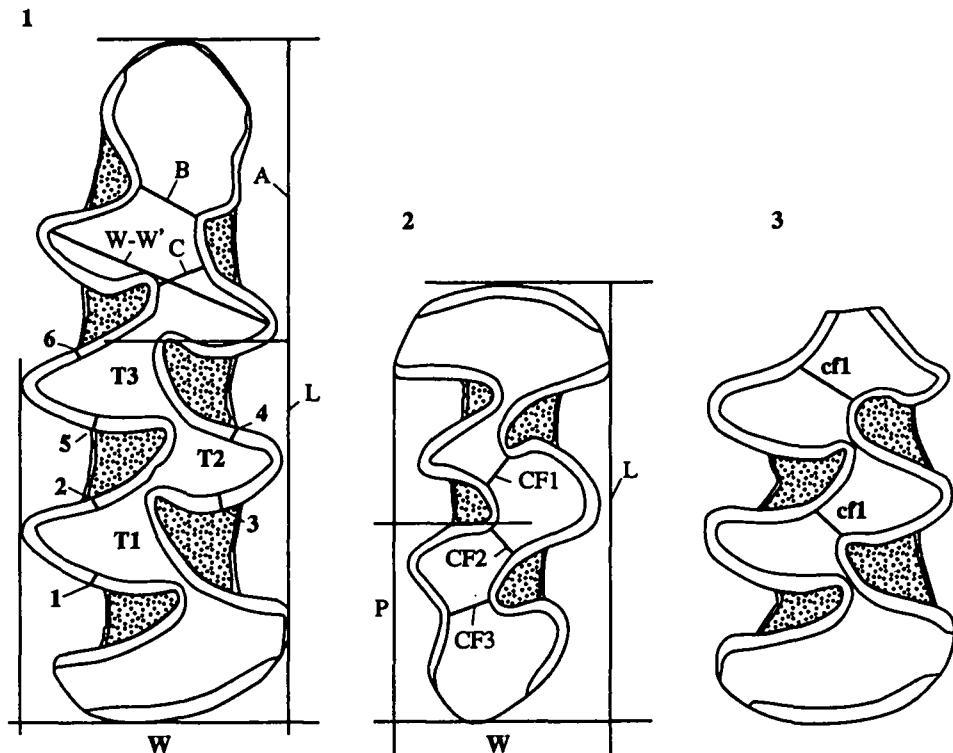


Рис. 1.6. Схема промеров поверхности коренных зубов некорнезубых полевок

1 – m1: L – длина жевательной поверхности, А – длина антероконидного отдела, W – ширина жевательной поверхности, В – ширина головки антероконида, С – ширина слияния антероконидных треугольников, W-W' – косая ширина антероконидных треугольников, T1-T3 – основные треугольники жевательной поверхности, 1-6 – толщина эмали стенки; 2 – M2: L – длина жевательной поверхности, W – ширина жевательной поверхности, P – длина задней петли, CF1-CF3 – ширина слияний элементов жевательной поверхности; 3 – m2: cf1-cf2 – ширина слияний элементов жевательной поверхности

промер берется параллельно плоскости жевательной поверхности чуть выше ЭДГ для оценки максимальной длины коронки, возможной при стирании данного экземпляра.

На жевательной поверхности некорнезубых полевок (рис. 1.6) делалось несколько промеров, предложенных А. ван дер Меленом (v.d. Meulen, 1973): ширина основания передней петли антероконида (В), ширина слияния антероконидных треугольников (С), косая ширина антероконидных треугольников (ww'). Измерялось также слияние элементов жевательной поверхности M3 и m2 (рис. 1.6: 2-3).

На основе первичных промеров вычислялся ряд индексов, отношений некоторых измеряемых величин, взятых в процентах. Главные из них – относительная длина антероконида m1 –  $A/L$  ( $A/L \times 100\%$ ) и задней петли M3 –  $P/L$  ( $P/L \times 100\%$ ). Описание других индексов дано отдельно по мере использования в тексте. Кроме того у некорнезубых полевок измерялась толщина эмали стенки (рис. 1.6: 1). Вместо коэффициента SDQ (Heinrich, 1990) использовался коэффициент BTQ (метод “основных треу-

гольников”) как менее трудоемкий (см. обсуждение в van Kolfsooten, 1990). Так, на первом нижнем коренном  $m1$  измеряются только три основных треугольника. Значение ВТQ для каждого зуба вычисляется как среднее значение отношения толщины задней эмалевой стенки к передней этих треугольных петель ( $T1-T2-T3$ ) взятое в процентах.  $BTQ = (1/2 + 3/4 + 5/6)/3 \times 100$ .

Для вычисления коэффициента ВТQ у  $m1$  и  $M1$  используются треугольники  $T1-T2-T3$ , у  $M2-T2-T3$ , и у  $M3-T2-T3-T4$  (Tesakov, 1998b).

## ОБРАБОТКА ЦИФРОВЫХ ДАННЫХ

В процессе работы было сделано несколько тысяч промеров. Значения обычно брались в миллиметрах с точностью до второго десятичного знака. Значения промеров на первом этапе работы заносились только в журнал измерений. На втором этапе большинство сделанных промеров было перенесено в цифровые таблицы персонального компьютера. Обработка данных в цифровом формате велась с использованием программ MS Excel, Statgraphics и Statistica. Основной целью компьютерной обработки было вычисление статистических параметров варьирования экспериментальных данных (средние, ошибка средней, стандартное отклонение, коэффициент вариации, индексы соотношения различных измерений), построение двумерных графиков распределения измеряемых параметров, а также сравнение вариабельности признаков в различных выборках. В ряде случаев для анализа сходства ископаемых выборок применялся кластерный анализ.

## МИКРОСТРУКТУРА ЭМАЛИ

### История метода

Начало широкого изучения микроструктуры эмали коренных зубов полевок было положено основополагающей работой В. фон Кенигсвальда (von Koenigswald, 1980). Им были предложены как достаточно простая методика подготовки образцов для анализа, так и терминология выявляемых структур. В дальнейшем вышли многочисленные работы, где были успешно применены эти методы для изучения систематики и эволюции ископаемых и современных полевок (Koenigswald, 1980; Koenigswald & L.Martin, 1984; Rabeder, 1981; Fejfar & Heinrich, 1982), а также многих других групп млекопитающих. В настоящей работе применена методика и терминология фон Кенигсвальда.

### Подготовка образцов к исследованию

Выбранный образец тщательно очищается от любых минеральных частиц, в случае необходимости (при долгом экспонировании на жиросодержащих герметиках) обезжиривается в ацетоне или органическом растворителе в течение суток. Затем, образец заливается в эпоксидную смолу (использовалась смола Poly-Giessharz F). Образец по возможности ориентируется же-

вательной поверхностью параллельно одной из граней застывающего блока смолы. В любом случае необходимо тщательное соблюдение пропорций смолы и затвердителя. После полного затвердения, образец шлифуется на тонких абразивных поверхностях (например, ротационных абразивных кругах с использованием тонких абразивных паст). Задачей является полная экспозиция эмалевого края моляра и тонкая полировка поверхности эмали.

Затем необходимо удалить частицы шлифовальных паст под мощной струей воды. Наилучшие результаты дает обработка образца в воде в ультразвуковом очистителе. Затем поверхность образца еще раз обезжиривается ацетоном и промывается водой. После этого на поверхность пипеткой наносится двунормальный раствор соляной кислоты и протравливается в течение 1–2 с. После этого поверхность образца обильно омывается водой, чтобы остановить процесс травления. Теперь образец необходимо подготовить к изучению под электронным сканирующим микроскопом. Для этого образец напыляется золотом в вакуумном напылителе для создания электропроводящей пленки. После напыления образец готов для изучения.

### Терминология структур эмали

В. фон Кенигсвальд (von Koenigswald, 1980) опубликовал описание и анализ микроструктуры эмали коренных зубов многочисленных групп полёвок. На основании этих данных было выделено три основных типа структурирования эмалевой стенки зуба. Различные типы эмали могут быть связаны с различными морфо-функциональными участками эмалевой стенки. Принято различать **ведущие** края (leading edge), первыми принимающие нагрузку при жевательном движении, и **замыкающие** края (trailing edge), берущие на себя нагрузку второй фазы жевательного движения. В функциональном отношении особой зоной являются утолщенные участки эмали на передних стенках передних петель моляров верхнего ряда и задних стенок задних петель нижних коренных. Это так называемые **завершающие** края (closing edge). Наиболее примитивным является так называемый **радиальный** (radial enamel) тип, когда кальций-апатитовые кристаллиты ориентированы расходящимися пучками примерно параллельными вертикальной оси моляров. На жевательной поверхности эмали этот тип выражается сетчатой структурой поперечно рассеченных кристаллитов. У примитивных брахиодонтных видов этим типом строения может характеризоваться вся эмалевая стенка. Еще один тип строения называется **тангенциальным** (tangential enamel). Кристаллитовые тяжи и межкристаллитовое заполнение ориентированы субпараллельно жевательной поверхности. Зоны тангенциальной эмали встречаются с внешних сторон замыкающих и завершающих краев. Одним из наиболее продвинутых типов структуры является **пластинчатый** (lamellar enamel). Кристаллитовые тяжи переплетаются, пересекаясь под углами, близкими к 90°. Этот тип структуры вырабатывается, главным образом, для усиления ведущих краев стенки и боковых концов треугольных призм, но у некоторых форм может присутствовать и на замыкающих краях. Различное сочетание этих трех



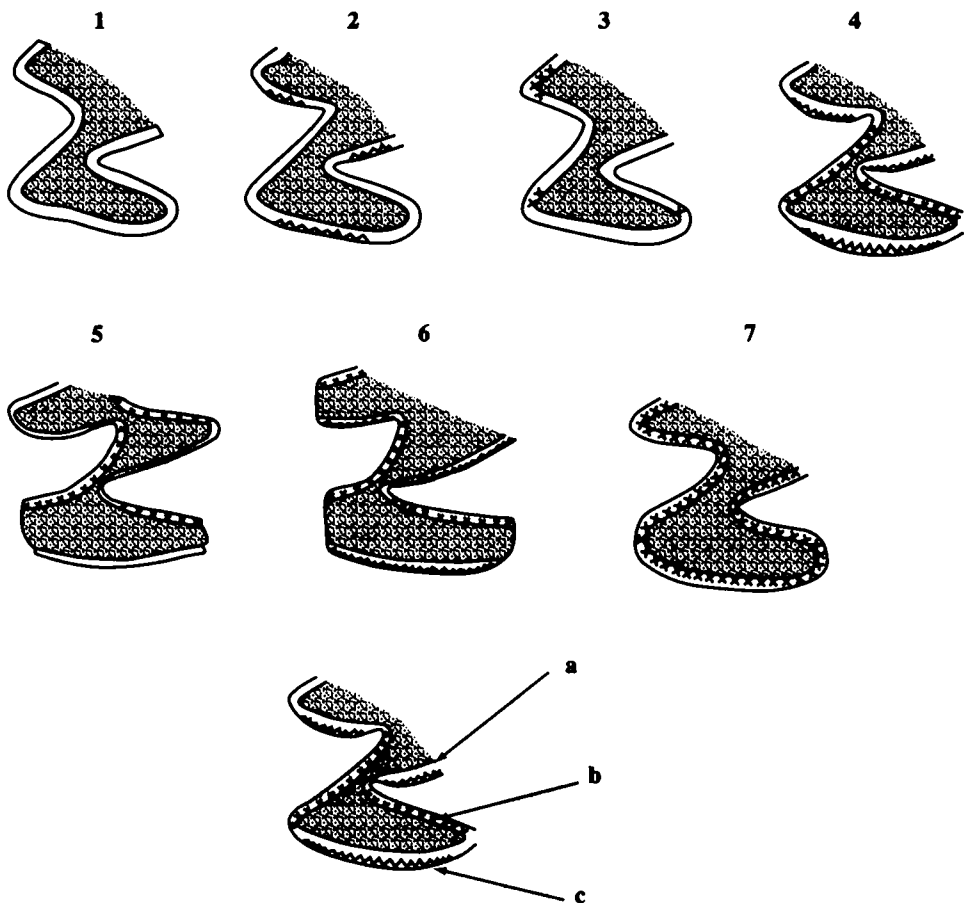


Рис. 1.7. Терминология основных типов микроструктуры эмали полевок (по Rabeder, 1981 с изменениями)

1 – эокнемная, 2 – зопахикнемная, 3 – протизокнемная, 4 – пахикнемная, 5 – микротокнемная, 6 – стратикнемная, 7 – симметрокнемная; а – радиальная эмаль, б – пластинчатая эмаль, с – тангенциальная

первичных типов строения, их развития и редукции в процессе возрастания высоты коронок, редукции корней и видоизменения направлений жевательных движений дает многообразие микроструктурных планов (нем. Schmelzmuster) строения эмали коренных зубов полевок. Для многих планов Г. Рабедер (Rabeder, 1981) предложил удачные собственные названия. Однако, как уже отмечалось (von Koenigswald & Tesakov, 1997), по системе Г. Рабедера различные названия присваиваются часто почти идентичным структурным планам, возникшим как результат параллельной эволюции различных филогенетических линий. Это может вносить путаницу, так как при изменении представлений о филогении различных групп потребуется вносить изменения и в терминологию эмалевых микроструктурных типов. Нами предложена упрощенная терминология, основанная на чисто морфологическом подходе (рис. 1.7).

## Сравнительная эволюция микроструктуры эмали в линии *Borsodia* – *Lagurini*

На рис. 1.8 показана смена микроструктуры эмали филетической линии *Borsodia* – *Lagurini*. В развитии этой линии наблюдаются упорядоченные изменения во времени, что указывает на наличие четкой морфологической тенденции.

На ведущих краях наблюдается направленное улучшение качества и увеличение толщины пластинчатой эмали от тонкого слоя примитивной пластинчатой эмали к мощному слою хорошо развитой эмали, с призмами, параллельными жевательной поверхности. Пластинчатая эмаль распространяется от центрального слоя вовнутрь, подавляя внутренний слой радиальной эмали, который присутствует у таких ранних форм как *Borsodia steklovi*, *Borsodia novoasovica*. Полностью развитая пластинчатая эмаль обнаружена у наиболее поздних видов рода *Borsodia*, имеющих очень гипсодонтные, но еще корнезубые моляры. Это характерно для эволюционных линий *Borsodia newtoni* и *Borsodia arankoides*. После достижения полного развития пластинчатой эмали строение ведущих краев не изменяется и на молярах современных пеструшек.

Строение замыкающих краев претерпевает другое развитие. У наиболее ранних видов рода (*B. steklovi*) на замыкающих краях и, особенно, на завершающей эмалевой стенке задней петли нижних и передней петли верхних моляров присутствует хорошо развитая тангенциальная эмаль. У более молодых видов рода проявляется общая тенденция к редукции тангенциальной эмали на замыкающих краях треугольных призм. Однако наблюдается сильная изменчивость в количестве и степени развитости этого типа эмали. Наиболее хорошо развитая тангенциальная эмаль наблюдается в центральной, обычно наиболее выпуклой части замыкающего края. Однако это, по-видимому, не связано со степенью изогнутости эмалевой стенки, так как завершающая эмалевая стенка обычно менее изогнута, но более консервативна в сохранении хорошо развитой тангенциальной эмали. Редукция тангенциальной эмали происходит не только путем редукции наружного слоя эмалевой стенки, но также и благодаря уменьшению угла между призмами радиальной и тангенциальной эмали. В типичной тангенциальной эмали призмы почти горизонтальны, тогда как в радиальной эмали призмы расположены вертикально. Таким образом, на границе этих двух типов эмали призмы перпендикулярны друг другу. Примитивная тангенциальная эмаль, известная у ранних *Miomys occitanus*, определяется наклонной, вместо горизонтальной, ориентацией призм (Koenigswald, 1980). Так как в процессе редукции тангенциальной эмали угол наклона эмалевых призм снова уменьшается, тип “примитивной тангенциальной эмали” еще раз возникает на более позднем эволюционном этапе. На некорнезубых молярах *Prolagurus rannonicus* и *Lagurodon arankae* следы тангенциальной эмали все еще присутствуют в завершающей стенке, а иногда и в замыкающих краях треугольников.

У *Lagurus lagurus* тангенциальная эмаль не обнаружена. В линии *Eolagurus* следы тангенциальной эмали можно обнаружить лишь иногда на латеральных участках завершающей эмали у *E. argyropuloi*. У *E. luteus* тангенциальная

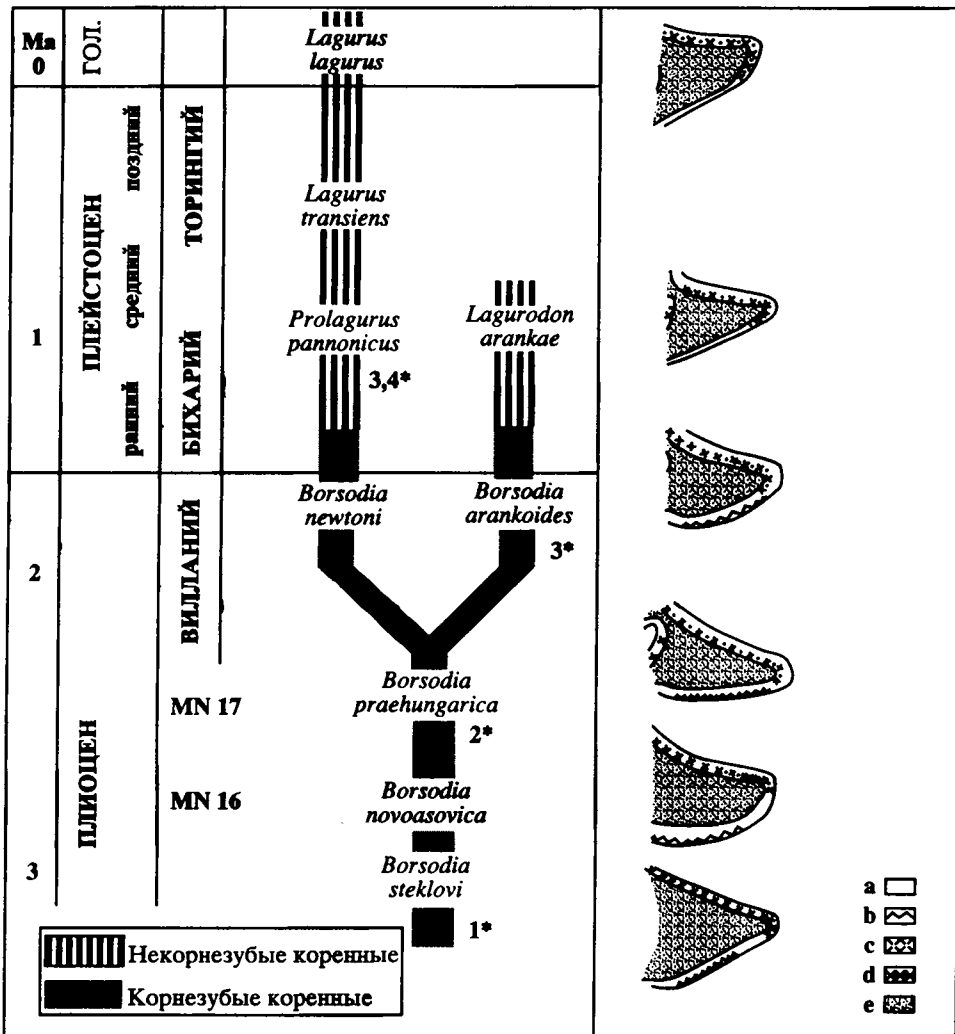


Рис. 1.8. Эволюция микроструктуры эмали филогенетической линии Borsodia – Lagurini (по Koenigswald, Tesakov, 1997 с изменениями)

1\* – развитие тангенциальной эмали; 2\* – полное развитие эмали; 3\* – переход к некорнезубости; 4\* – редукция толщины замыкающих эмалевых стенок; эмаль: а – радиальная, б – тангенциальная, с – примитивная пластинчатая, d – пластинчатая, e – дентин

эмаль не найдена. Несмотря на неясность происхождения этой линии, можно поэтому предположить наличие тангенциальной эмали у предковых форм, если они имеют общее происхождение с другими лагуринами.

На замыкающих краях происходит не только редукция тангенциальной эмали, но и общее уменьшение толщины эмалевой стенки. Первые признаки утоньшения наблюдаются уже у *Borsodia praehungarica*, но более отчетливым оно становится на эволюционной стадии *B. newtoni*. Значительная редукция толщины замыкающих краев наблюдается уже после перехода к некорнезубости.

На примере трибы *Lagurini* видно, что тип эмалевой структуры не является неизменным и претерпевает определенную эволюцию. Она может состоять из двух фаз, в течение первой из которых тип эмалевого строения достигает максимальной сложности, а в течение второй испытывает упрощение. Аналогичная фаза упрощения, известная и для мимомисной группы, жестко связана с изменением биомеханических условий в процессе возрастания гипсодонтии и перехода к некорнезубости.

Большой интерес представляет сравнение развития лагурин и мимомисной группы. В основных чертах обе группы очень схожи. Обе они проходят первую фазу, при которой ведущие края треугольных призм состоят из пластинчатой эмали, становящейся все более совершенной, и радиальной эмали, а замыкающие края построены радиальной и тангенциальной эмалью. Обе группы проходят и вторую фазу, в течение которой замыкающие края утоньшаются, а тангенциальная эмаль исчезает. Это сходство необходимо рассматривать в качестве параллелизма в связи с четкими отличиями в степени развития типа эмалевой структуры, достигаемого в течение первой фазы, а также из-за различий во временной продолжительности различных фаз.

Лагурины так никогда и не смогли выработать полноценный мимомисный тип эмалевого строения с очень мощной и хорошо развитой тангенциальной эмалью. Пластинчатая эмаль на корнезубой стадии у них еще очень примитивна, в то время когда сопутствующие виды рода *Mimomys* уже имеют полностью сформированную эмаль этого типа. На уровне примерно 3 млн лет назад *Mimomys polonicus* имеет характерный мимомисный тип эмалевого строения. Значительная эволюционная продвинутость подчеркивается распространением типичной пластинчатой эмали по всей длине ведущих краев эмалевой стенки (Koenigswald, 1980). В это же время *Borsodia steklovi* и *B. novoasovica* имели лишь примитивную пластинчатую эмаль, сходную на нет в глубине синклиналиных складок.

Хронологические различия в развитии типов эмалевого строения наблюдаются в разных эволюционных линиях. Корнезубые полевки *Kilarcola* (группа *Cseria*) из Кашмирской долины (Kotlia & Koenigswald, 1992) демонстрирует аналогичную задержку в развитии эмалевой структуры по сравнению с группой *Mimomys*, как и *Borsodia*, хотя направление изменений схожее во всех этих группах.

Переход к некорнезубости произошел почти одновременно как в линии *Mimomys/Microtus s.l.*, так и у *Lagurini*. Следовательно, в отношении типа эмалевого строения вторая фаза начинается в обеих группах также почти одновременно. Величина редукции замыкающих эмалевых стенок различна у разных видов группы *Microtus*. В то время как тангенциальная эмаль сохраняется у современных *M. oeconomus* и *Microtus (Terricola) subterraneus*, другие виды, такие как *M. arvalis*, лишены ее. Завершающая эмаль часто несколько более консервативна. В степени редукции тангенциальной эмали *Lagurus lagurus* и, особенно, *Eolagurus luteus* эволюционировали гораздо быстрее и продвинулись дальше, чем большинство видов *Microtus*. В рамках мимомисной группы некорнезубость была гораздо позднее достигнута еще раз при переходе от *Mimomys intermedius* к *Arvicola mosbachensis* (= *cantianus*) на рубеже раннего и среднего неоплейстоцена. В этой линии также наблю-

дается редукция замыкающих краев, хотя это еще не привело к полному исчезновению тангенциальной эмали.

На зубах полевок биомеханически наиболее важными режущими краями являются ведущие края. Обычно они построены из пластинчатой и радиальной эмали. Пока гипсодонтные моляры еще формируют корни, замыкающие края не уступают по толщине ведущим, или даже толще их, как в группе *Mimomys*. С достижением некорнезубости, при которой возможен гораздо более быстрый рост коренных (Koenigswald & Golenishev, 1979), в большинстве родов, кроме *Lepmus*, начинается уменьшение толщины замыкающих краев. В нескольких родах с некорнезубыми коренными замыкающие края треугольных призм, но не закрывающие края, становятся настолько тонкими, что могут обламываться, более не образуя режущего края. Они обычно эродированы гораздо сильнее, чем ведущие края (Koenigswald, 1982).

Приведенные данные свидетельствуют о том, что признаки микростроения эмалевой стенки коренных зубов дают важную информацию не только для эволюционных систематических исследований, но и для стратиграфии, благодаря одновременной смене типов структур в разных линиях на разных стратиграфических уровнях.

## ГИПСОДОНТИЯ КОРНЕЗУБЫХ ПОЛЕВОК

### Сущность гипсодонтии

Эволюция зубной системы полевок (подсем. *Arvicolinae*) шла по пути формирования высококоронковых (гипсодонтных) призматических щечных зубов (моляров), адаптированных к обработке большого количества жестких вегетативных частей растений. В условиях нарастающего остепнения умеренных широт Голарктики такая пищевая специализация вызывала быстрое увеличение нагрузки на перетирающий аппарат, усиленное стачивание коренных зубов в онтогенезе животных.

Эволюционным "ответом" на это стало появление в большинстве линий полевок все более гипсодонтных зубов. В ряде эволюционных стволов полевок этот процесс привел на рубеже плиоцена и плейстоцена (эоплейстоцена) к формированию полностью бескорнезубых моляров, растущих в течение всей жизни и никогда не образующих корни. Появление некорнезубых полевок определило облик плейстоценовых фаунистических сообществ. Абсолютно доминируют некорнезубые полевки и в современной фауне.

Процесс прогрессирующей гипсодонтии корнезубых полевок позволяет использовать его для целей детальной стратиграфии континентальных отложений. В общем виде для членов одной эволюционной линии полевок прослеживается закономерность: чем выше, гипсодонтнее коренные зубы, тем моложе геологический возраст отложений, вмещающих изучаемые остатки. Во многом отправным пунктом этих положений стали наблюдения над гипсодонтностью зубов полевок из многослойных местонахождений — стратиграфически более высокие горизонты характеризуются и более гипсодонтными формами полевок.

Немаловажным является и то, что корнезубые полевки плиоцена представлены большим количеством параллельно развивающихся линий, что позволяет осуществлять взаимопроверку данных, полученных по разным линиям, а также сопоставлять ассоциации различных ландшафтных зон, если они связаны хотя бы одной общей формой.

Если к этому добавить высокую фаунистическую однородность сообществ мелких млекопитающих Евро-Сибирской палеозоогеографической провинции и преобладание остатков полевок во всех местонахождениях второй половины плиоцена, становится понятной исключительная ценность этой группы животных для детальной стратиграфии и корреляции континентальных отложений.

### Различные подходы к оценке гипсодонтии полевок

Оценить гипсодонтию корнезубых полевок можно несколькими методами. Самый простой метод – прямые измерения высоты коронок. Однако такой подход не учитывает онтогенетические изменения этой высоты – стирание коронок в течение жизни животного. Понятно, что средняя высота коронок некоей выборки зубов будет отражать прежде всего соотношение моляров молодых и старых особей. Конечно, и такой подход правомерен, поскольку в процессе роста гипсодонтии зубы в целом будут становиться выше. Однако этот метод оценки, очевидно, подразумевает очень большую ошибку. Так выборка из ранневесенней популяции современных лесных полевок, где преобладают стертые коренные старых особей, может быть расценена более брахиодонтной (= древней), чем выборка высококоронковых зубов молодых *Clethrionomys* плиоценового возраста.

*Соотношение высоты коронки и корней.* Метод оценки гипсодонтии зубов полевок, основанный на соотношении высоты коронок и корней, не без успеха применялся В.П. Суховым (1970), украинскими микропалеотеримологами (Топачевский и др., 1987). Однако известно, что корни у ископаемых коренных часто повреждены в результате тафономических процессов, поэтому полностью объективную картину получить довольно трудно. А если в местонахождении присутствует персотложенный материал, картина вообще может существенно исказиться.

*Стадии формирования корней.* Другим методом, дающим в ряде случаев более точную картину, является сравнительное изучение соотношения стадий формирования корней коренных зубов современных и ископаемых полевок. Работы зоологов с современными популяциями зафиксировали соотношение корневых стадий различных видов рецентных корнезубых полевок, прежде всего рода *Clethrionomys* (Viitala, 1971; Башенина, 1981). На палеонтологическом материале удалось выявить последовательное смещение стадий формирования корней от ископаемых к современным популяциям единой филетической линии *Clethrionomys japonicus* – *Phalomys smithii* (Kawamura, 1988). В фауне Тегелена для пяти синхронных видов корнезубых полевок установлены заметные различия в соотношении корневых стадий (рис. 1.9) (Tesakov, 1998a).

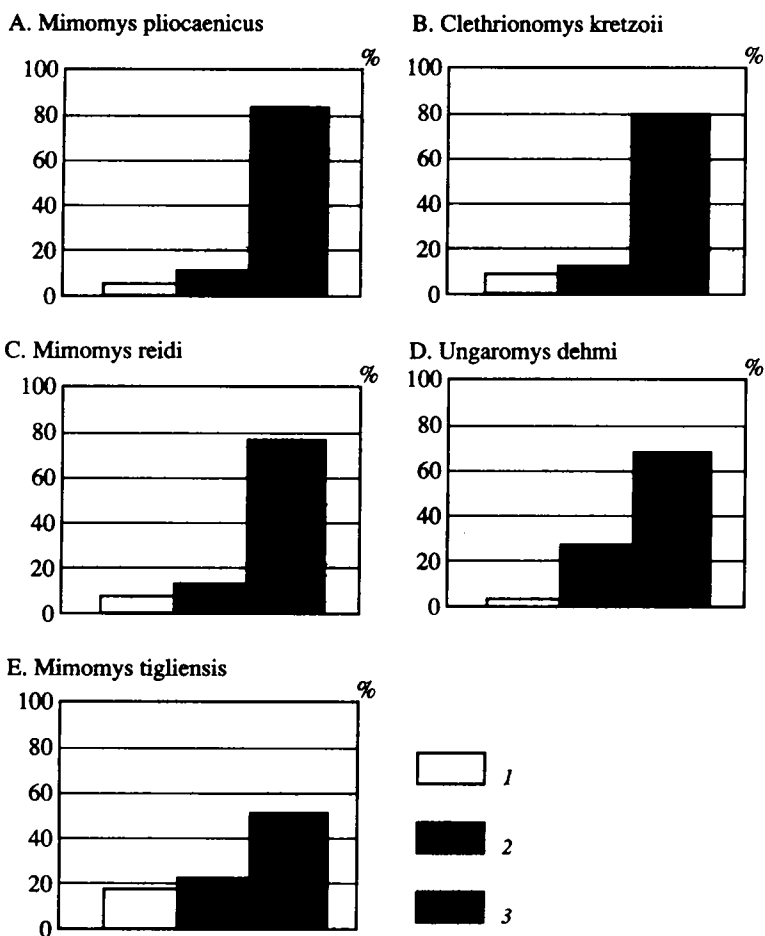


Рис. 1.9. Фазы формирования корней у полевок местонахождения Тегелен (по Tesakov, 1998a)  
 1 – аризная фаза, 2 – мероривная фаза, 3 – ризодонтная фаза

В последнее время было показано (Kazantseva & Tesakov, 1998; Tesakov, 1998a), что соотношение корневых стадий, наблюдаемых в выборках коренных ископаемых полевок, отражает проекцию динамики смертности популяции на процесс прогрессирующей гипсодонтии в филогенезе. В ископаемых выборках практически всегда доминируют остатки животных с возрастом от конца первого до третьего месяца жизни, т.е. особей, наиболее уязвимых для действия неблагоприятных факторов. Выделяются три основных этапа формирования корней, которые проходят большинство линий полевок в процессе развития гипсодонтии. Наименее продвинутый этап – группа А, характерен для брахиодонтных полевок – корневые стержни формируются у ювенильных или юных особей (например, большинство полевок среднего и верхнего плиоцена, *Borsodia praehungarica*, *Clethrionomys kretzoi*, *Mimomys rolonicus* и т.д.); промежуточный этап – группа В – корни формируются у полувзрослых зверьков не ранее третьего месяца жизни (например, современные *Clethrionomys glareolus* и *Cl. rutilus*, раннечетвертичные



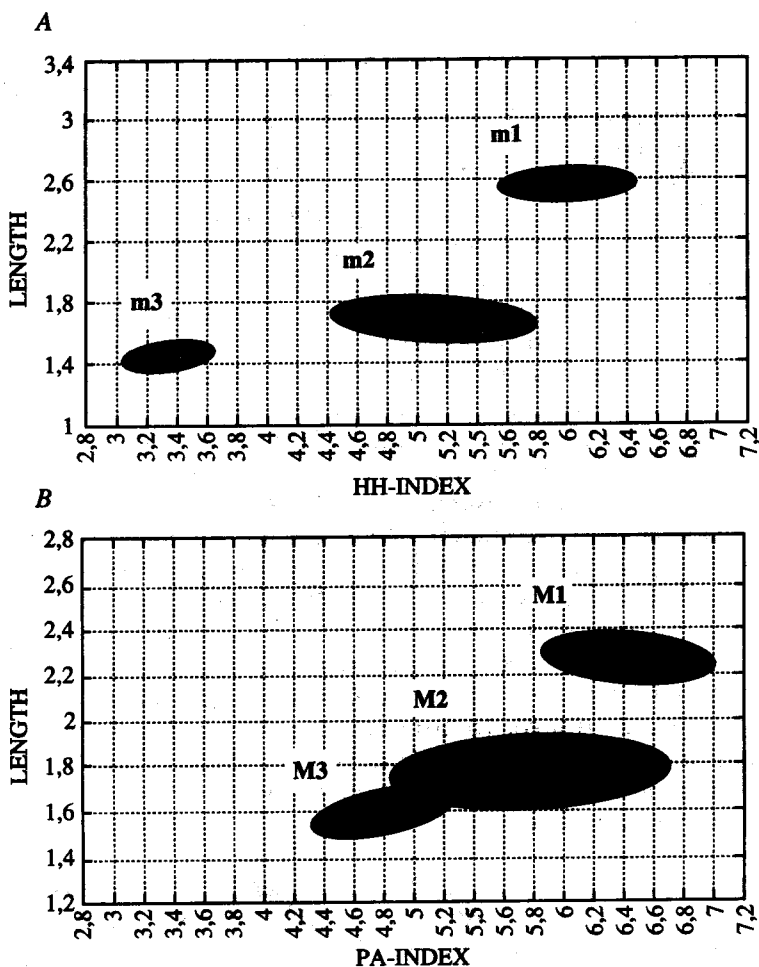
*Miomys pusillus*); наиболее продвинутый – группа С – корни формируются у взрослых и старых полевок позже четвертого-пятого месяца жизни (например, современные *Clethrionomys rufocanus*, *Cl. sikotanensis*, позднплейстоценовые *Cl. japonicus*). Однако метод применим в основном для сравнительных популяционных исследований и не обладает высокой разрешающей способностью.

**Дентиновые тракты.** Существенную помощь в объективной оценке гипсодонтии корнезубых полевок оказало использование дентиновых трактов (*dentine tracts*). Дентиновые тракты – это участки базальной и латеральных частей коронок, лишенные эмали. Здесь происходит крепление зуба соединительнотканными лигаментами в альвеоле (van der Meulen, 1973; L. Martin, 1979; Rabeder, 1981). У примитивных брахиодонтных полевок, как и у других хомячьих, почти ровная эмалево-дентиновая граница охватывает коронку в прикорневой части. В процессе эволюции гипсодонтии происходит постепенное удлинение эмалево-дентиновой границы, путем сначала ее ундулирования, а затем и формирование узких дентиновых зон, обычно на выступающих гранях треугольных призм зуба. Уже давно было замечено, что чем моложе, гипсодонтнее популяция полевок, тем выше дентиновые тракты их коренных (Hibbard, 1959; Hibbard, Zakrzewsky, 1967; Зажигин, 1980). Идущие от основания коронки вверх узкие заостренные дентиновые тракты обычно прорываются на жевательную поверхность после значительного стирания коронок. Кроме того, высота тракта остается постоянной в онтогенезе животного. Таким образом, эта морфологическая система крепления зубов несет большую информацию о сравнительной продвинутости той или иной выборки. Важно также, что дентиновые тракты присутствуют на всех зубах, что позволяет использовать в анализе весь материал, а не только  $m1$  и  $M3$ .

Среди пионерных работ, в которых был применен количественный подход к изучению дентиновых трактов, можно назвать исследование плиоплейстоценовой эволюции филетической линии, ведущей к современному роду *Ondatra* (Nelson, Semken, 1970). Была показана нелинейная эволюция размеров зубов и высоты дентинового тракта антероноида  $m1$  линии *Pliorotamys* – *Ondatra* с плиоцена до настоящего времени. С тех пор измерения дентиновых трактов, как надежный морфологический признак, прочно вошли в практику североамериканских палеонтологов при изучении корнезубых полевок (L. Martin, 1979; Barnosky, 1985; Zakrzewski, 1984; R. Martin, 1989).

Одним из первых, кто перешел к количественной оценке дентиновых трактов в Европе, был Жан Шалин (Chaline, 1974). Он с успехом использовал лишь высоту тракта антероноида (E) для оценки продвинутости линии крупных европейских мимомисов. А. ван де Веерд (van de Weerd, 1976) ввел в практику измерение заднего наружного тракта  $m1$ , обозначая его как E<sub>b</sub> (E<sub>a</sub> – тракт антероноида).

Но настоящую революцию в количественном измерении трактов произвел Г. Рабедер (Rabeder, 1981). Он дал четкую генетическую номенклатуру трактов, впервые использовал все коренные зубного ряда и предложил ряд удобных индексов, которые нашли широкое применение. Так, для оценки гипсодонтии нижних моляров Г. Рабедер предложил НН-индекс, квадратный корень из суммы квадратов высот двух трактов задней призмы – гипосинуи-



**Рис. 1.10.** Синуграмма (отношение длины жевательной поверхности – Length – к индексам гипсодонтии – HH и PA) коренных зубов позднеплиоценовой полевки *Mimomys tigliensis* (по Tesakov, 1998a)

A – нижние коренные (m1–m3); B – верхние коренные (M1–M3)

да и гипосинулида. Для верхних коренных им предложен PA-индекс, вычисляемый как квадратный корень из суммы квадратов высот трактов протокона и антерокона, протосинуса и антеросинуса. Г. Рабедер ввел синуграммы – двухмерные диаграммы, в которых по оси абсцисс отложена величина индекса, а по оси ординат – длина коронки. Методика Рабедера широко вошла в практику изучения корнезубых полевок во всем мире (Carls & Rabeder, 1988; Kotlia & Mathur, 1992; Kotlia & v. Koenigswald, 1992; Hir & Venczel, 1992). Автором эта методика успешно использовалась как для изучения отдельных филетических линий полевок (Tesakov, 1993a, 1996), так и для характеристики степени гипсодонтии отдельных форм (Tesakov, 1998a). На рис. 1.10 приведена синуграмма дентиновых трактов полевки *Mimomys tigliensis*. Хорошо видна дискретность облаков значений дентиновых трак-

тов разных коренных. Эти данные использовались для сравнения этой полевки с различными видами мелких мимомисов.

В отечественной практике долгое время дентиновые тракты либо игнорировались, либо оценивались качественно – “выше–ниже” (например, Агаджанян, 1976, Зажигин, 1980). В.А. Несин (1988), по-видимому, первым предложил оригинальный метод количественной оценки гипсодонтии на основе высоты дентиновых трактов. Было предложено вычислять сумму всех трактов зуба (обычно  $m1$ ), отнесенную к его длине. Методика Несина применима для коренных очень примитивных брахиодонтных полевок (Топачевский, Несин, 1989). Однако у прогрессивных гипсодонтных полевок конца плиоцена один из трактов уже настолько велик, что его высоту удастся измерить лишь у единичных очень молодых экземпляров. Это ограничивает применение суммы всех трактов.

Важным вкладом в изучение гипсодонтии зубов полевок стала работа Н.Г. Смирнова, В.Н. Большакова и А.В. Бородина (1986). В этой работе было проведено сравнительное изучение трех видов современных корнезубых полевок рода *Clethrionomys*. Авторы измеряли высоту тракта антероконида  $m1$ . Они также использовали отношение длины жевательной поверхности к высоте тракта антероконида. Диаграммы, где по осям отложены высота зуба и указанное выше соотношение, дали три практически не пересекающихся поля точек. Это показало возможности видовой диагностики, основанной на признаках гипсодонтии. Авторы впервые обратили внимание на необходимость совместной оценки высоты трактов и степени формирования корней зуба. Так, даже при сходной высоте трактов их прорыв на жевательную поверхность может происходить на разных стадиях формирования корней. Чем раньше происходит этот прорыв, тем продвинутой популяция.

Использовать только задне-наружный тракт  $m1$ , гипосинуид, (в виде индекса  $hsd/L \times 100$ ) предложил Л. Мауль (Maul, 1996). Однако в этом случае некоторое видимое облегчение в сборе данных, по-видимому, не компенсирует потерю точности для раннего этапа развития многих линий.

В работе используются как методы Рабедера, так и диаграммы соотношения высоты различных трактов. В ряде случаев использование абсолютных величин дентиновых трактов, а не их индексные значения, позволяет получить дополнительную информацию о конкретной выборке.

## РЕГИСТРАЦИЯ ПЕРЕОТЛОЖЕНИЙ

Одним из важных применений измерений дентиновых трактов является возможность оценки переотложения материала в аллювиальных местонахождениях. Известно, что этот тафономический тип захоронений особенно подвержен перемыву материала из более древних слоев в более молодые. Однако “на глаз” удается отличить случаи только наиболее несогласующиеся с общепринятой картиной эволюции сообществ, когда вместе встречаются остатки животных заведомо различных этапов геологической истории. Так, например, находки сарматских китообразных в современных пляжных отложениях Таганрогского залива Азовского моря. К таким же очевидным случаям переотложения можно отнести встреченные в тирас-

польском гравии на р. Днестр остатки мио-плиоценовых *Prolagus* среди раннечетвертичных полевковых фаун тираспольского фаунистического комплекса, находки зубов леммингов в современном аллювии Днепра (Рековец, 1983), присутствие копытного лемминга в голоценовой фауне пойменной террасы у пос. Алабино на р. Десна, имеющей радиоуглеродный возраст  $280 \pm 110$  лет (ГИН 7646), зубы мезозойских акул в ассоциациях плио-плейстоценовых мелких млекопитающих на Среднем Дону и т.д.

Гораздо труднее, а в большинстве случаев и невозможно, отличить переотложения ископаемых остатков из близких по возрасту геологических тел. Иногда выявить переотложенные остатки помогает степень сохранности, но, чаще всего, это довольно неверный и обманчивый признак. Синхронные остатки могут иметь совершенно разную окраску от снежно-белой до угольно-черной, в зависимости от прокрашивания окислами железа той или иной части осадочной толщи.

Для плио-плейстоценовых полевковых фаун диагностировать тафономические примеси на ряде уровней позволяет анализ изменчивости высоты дентиновых трактов. Этот метод был впервые применен В.С. Зажигиным для разделения фаунистических ассоциаций в сложнопостроенной аллювиальной толще в долине реки Битеке на юге Западной Сибири (Зыкин, Зажигин, Присяжнюк, 1987).

Для плио-плейстоценовых полевковых фаун юга Восточной Европы был проведен анализ изменчивости степени гипсодонтии коренных зубов. Детальная количественная оценка высоты дентиновых трактов зубов корнезубых полевок показала неожиданно широкий разброс значений в некоторых выборках. Зубы, схожие друг с другом по строению жевательной поверхности, продемонстрировали наличие нескольких областей концентрации значений высот трактов. Часто на диаграммах распределение значений может распадаться на облака точек, которые вообще не пересекаются. Повышенная изменчивость может быть объяснена: естественной широкой вариабельностью признаков высоты трактов, и/или присутствием в захоронении нескольких родственных форм, различающихся по степени гипсодонтии, или совмещением в захоронении путем переотложения нескольких эволюционных стадий одной филетической линии, которые различаются по гипсодонтности коренных. Для выбора наиболее правильной версии ответа, во-первых, необходимо знать границы изменчивости высот дентиновых трактов у заведомо синхронных остатков. Эту задачу упрощает существование современных корнезубых полевок. Как литературные данные (Nelson, Semken, 1970; Смирнов и др., 1986), так и специально проведенное автором изучение современных *Clethrionomys glareolus* показало, что разброс значений трактов невелик. Коэффициент вариации, CV (отношение стандартного отклонения к средней, взятое в процентах), трактов современной выборки имеет значения около 5–6 и никогда не достигает величин в 20–40, регистрируемых в некоторых ископаемых выборках. Средние же наблюдаемые значения CV для НН-индекса составляют для палеонтологического материала около 10–12.

Версия о нескольких синхронных близкородственных формах, имеющих разную гипсодонтию, никогда полностью опровергнута быть не может. Однако наличие таких форм обычно сразу в нескольких филетических ли-

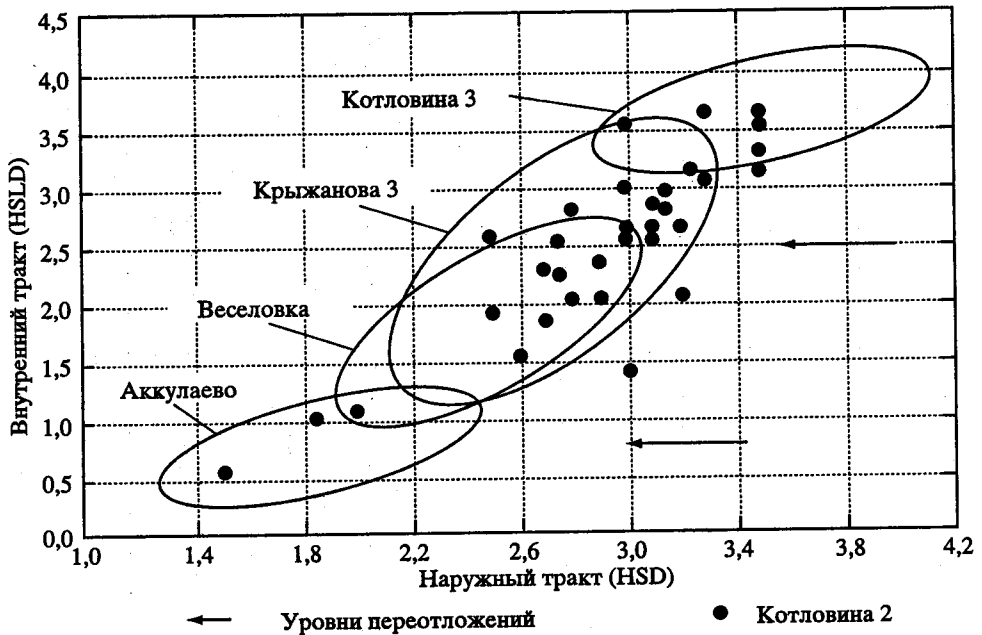


Рис. 1.11. Соотношение высот дентиновых трактов задней призмы *m1* *Borsodia* sp. в местонахождении Котловина и некоторых других

HSD – гипосинуид; HSLD – гипосинулид

ниях снижает ее правдоподобность. Обычно кроме разницы в гипсодонтии такие формы имеют и другие морфологические отличия. Примером может служить присутствие в фауне Крыжановки 3 двух видов мелких мимомисов – *Mimomys ex gr. reidi* и *M. sp.*, четко различных как по гипсодонтии, так и по морфологии коренных. Подобная пара (*Mimomys reidi* – *Mimomys tigliensis*) присутствует и в фауне Тегелена (Tesakov, 1998a). В большинстве же случаев для аллювиальных захоронений верным оказывается третье предположение о тафономическом совмещении остатков разных стадий одной филогенетической линии. Хорошим примером служит материал по полевым камушкам рода *Borsodia* из среднего слоя Котловины (коллекция Ин-та Зоологии НАН Украины). На рисунке 1.11 показано распределение трактов задней призмы *m1* из этого местонахождения. CV НН-индекса равен 22,8. Наложены распределения высот дентиновых трактов из других местонахождений. По-видимому, в разбираемом случае можно говорить о двух уровнях переотложения: со среднеплиоценового уровня (соответствует распределению Аккулаева) и с уровня начала позднего плиоцена (соответствует распределению значений в местонахождении Крыжановка 3). Уровнем, на котором ископаемые остатки синхронны вмещающим отложениям, следует считать наиболее верхнюю часть распределения, близкую к ареалу трактов из “верхнего слоя Котловины”.

Показателен также анализ распределения высоты трактов у борзодий из первых трех горизонтов Крыжановки (рис. 1.12). Ареалы рассеяния нижнего слоя (Kt1) необычайно обширны. Они полностью перекрывают области рассеяния значений среднеплиоценовых борзодий (Широкино), а также час-

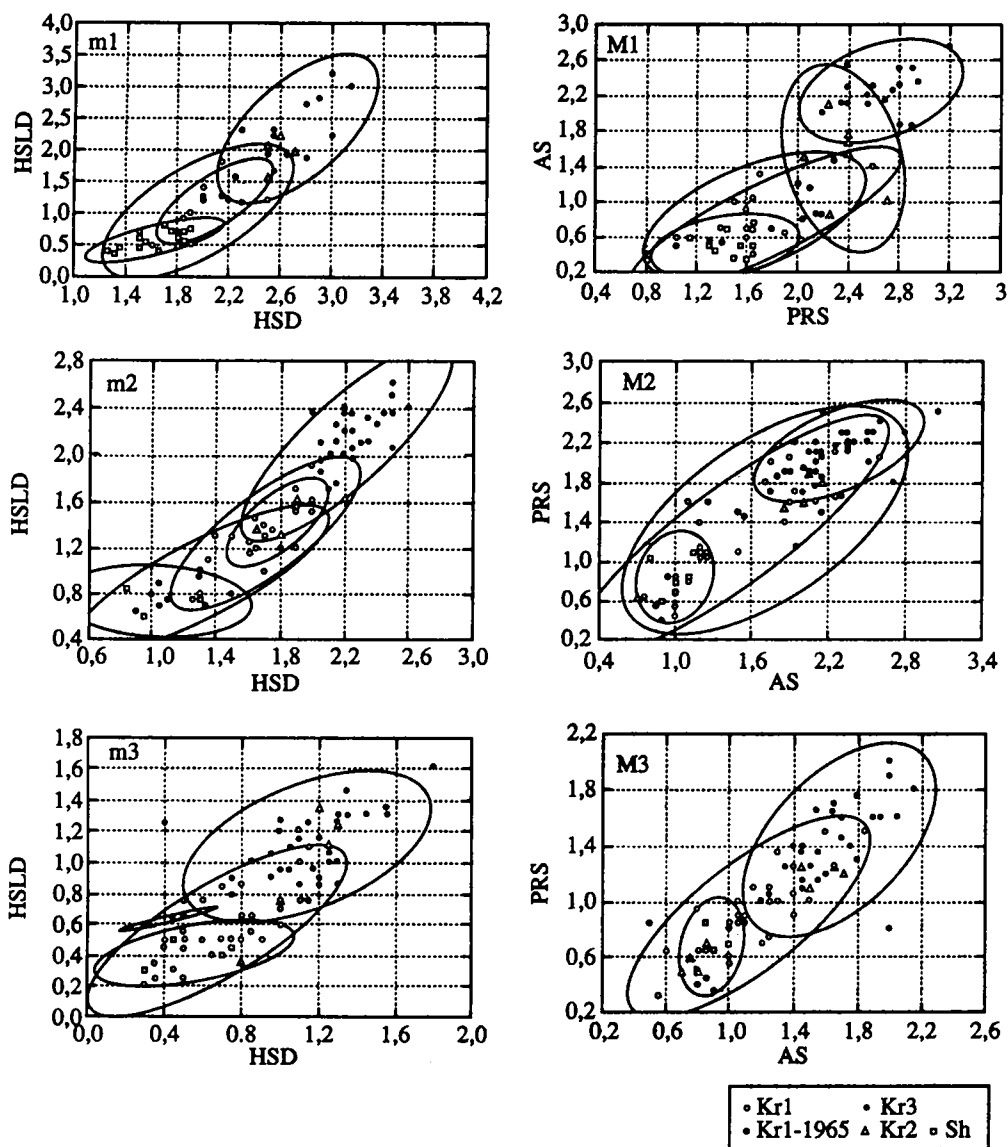


Рис. 1.12. Распределение высот трактов моляров *Borsodia* spp. в многослойном местонахождении Крыжановка

Kr1-3 – костеносные горизонты 1–3 (сборы автора); Kr1-1965 – горизонт 1 (сборы А.А. Стеклова); Sh – Шярокино; HSD – гипосинуид; HSLD – гипосинулид; AS – антеросинус; PRS – протосинус

точно перекрывают и ареалы позднеплиоценовых борзодий из третьего горизонта Крыжановки (Kr3). Облако же значений из второго слоя (Kr2) имеет два распределения. Одно четко тяготеет к нижним значениям третьего горизонта Крыжановки (Kr3). Другое попадает в область “среднеплиоценовых” значений. Наблюдаемая картина может быть интерпретирована следующим образом. Ассоциация борзодий Kr1 – смешанная и образована тафо-

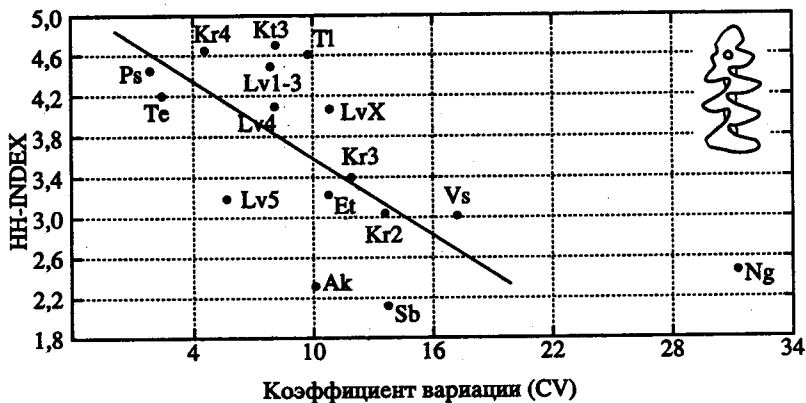


Рис. 1.13. Зависимость средних значений индекса гипсодонтности (НН-индекс) от коэффициента вариации этого признака (CV) в серии выборок m1 мелких *Miomys ex gr. hintoni-reidi*

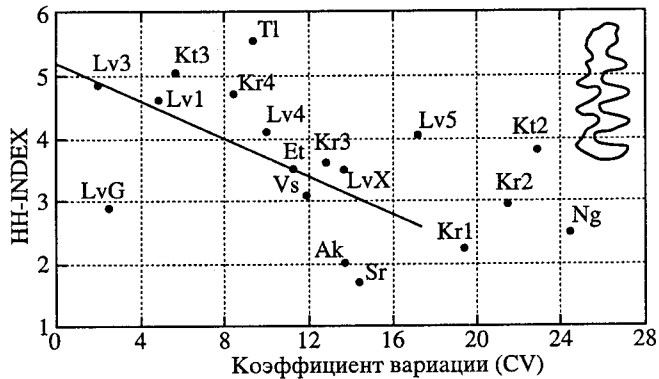
Обозначения местонахождений см. в табл. 2.1

номическим совмещением переотложенных среднеплиоценовых форм и материала уровня начала позднего плиоцена. Ассоциация борзодий второго слоя (Kr2), по-видимому, отвечает как раз началу позднего плиоцена. В то же время сюда также примешан материал среднеплиоценовой формы. Таким образом, костеносные горизонты Kr1 и Kr2 близки по возрасту, но содержат разное количество переотложенного материала. Ассоциация остатков из третьего слоя (Kr3) – тафономически “чиста” и не содержит заметной примеси переотложенных форм.

Наибольшей разрешающей способностью обладают графики для первых зубов (m1 и M1). Перекрывание ареалов двух нижних слоев с областью рассеяния точек третьего слоя (Kr3) несколько усилена из-за не снятого влияния размеров: форма из третьего слоя меньше и абсолютные значения трактов поэтому тоже меньше (рис. 1.12: m1, M2). Заметно также различное количество переотложенного материала в коллекциях нижнего костеносного слоя (Kr1), собранных в разные годы (рис. 1.12: m2).

На рисунке 1.13 показана зависимость гипсодонтии ряда выборок m1 мелких мимомисов группы *Miomys hintoni-reidi* (НН-индекс) от коэффициента вариации CV этого индекса. Хорошо видна тенденция к уменьшению изменчивости высоты трактов с ростом их абсолютных значений. Несомненно, что большинство выборок не является чистым отражением древней исходной популяции. Скорее мы имеем дело с выборками осредненными как по значительной территории (аллювий!), так и по некоторому временному отрезку. Изменчивость признаков гипсодонтии таких ассоциаций будет несомненно несколько выше, чем при изучении мгновенного среза локальной природной популяции. Тем не менее, тенденция показательна. Большинство изученных выборок мелких мимомисов среднего и начала позднего плиоцена имеет CV НН-индекса более 10. Вероятно, критерий оценки эволюционной однородности выборки коренных зубов корнезубых полевок, основанный на применении коэффициента вариации, имеет разные количественные рамки для разных стадий гипсодонтности. Так у мезодонтных форм с НН-индексом около 2–3,5 заметно повышена изменчи-





**Рис. 1.14.** Зависимость средних значений индекса гипсодонтности (НН-индекс) от коэффициента вариации этого признака (CV) в серии выборок m1 борзодий *Borsodia ex gr. novoasovica-newtoni*

вость лингвального тракта задней призмы (гипосинулида), что увеличивает изменчивость и всего НН-индекса.

В общем случае значения коэффициента вариации высоты НН-индекса от 5 до 15 могут указывать на достаточно однородные выборки. Значения 20 и более указывают на тафономически и/или таксономически смешанные выборки. Проиллюстрировать это можно на примере уже разбиравшейся выше ситуации с распределением дентиновых трактов борзодий из нижних костеносных горизонтов Крыжановки. На рисунке 1.14 показан график отношения средних значений НН-индекса к коэффициенту вариации этого параметра для нескольких выборок борзодий группы *Borsodia novoasovica-newtoni*. Как и на аналогичном графике для мелких мимомисов (рис. 1.13) хорошо видно закономерное уменьшение варьирования от более древних к более молодым выборкам. Резко выпадают из общей картины выборки Котловины 2, Нагавской, Ливенцовки 5 и нижних слоев Крыжановки, что очевидно может указывать на значительную тафономическую контаминацию в материалах по борзодиям из этих местонахождений.

**Fig. 1.1.** Molar structure (m1) of a rooted vole

1 – crown, 2 – roots, 3 – occlusal surface, 4 – reentrant angles (synclines), 5 – dentine fields of triangular prisms, 6 – salient angles (anticlines), 7 – enamel-dentine juncture (EDJ), 8 – dentine tracts, 9 – enamel wall, 10 – discontinuities of enamel, 11 – enamel islets (atolls), 12 – external cement

**Fig. 1.2.** Terminology of occlusal elements in molars of voles

Left vertical row: lower molars m1-m3 (left mandibular row); Right vertical row: upper molars M1-M3 (left maxillar row); T1, T2, etc.: triangular loops of occlusal surface; PL – posterior lobe; AL – anterior lobe; AC – anterior unpaired cap of m1; PF – prism fold of m1; MR – Mimomys ridge of m1; IF – islet fold of m1; BRA – buccal reentrant angle; BSA – buccal salient angle; LRA – lingual reentrant angle; LSA – lingual salient angle

Homological cusp terminology applied to triangular fields: lower molars: Hd – hypoconid, Hld – hypoconulid, Ed – entoconid, Prd – protoconid, Md – metaconid, Ad – anteroconid; upper molars: Acl – anteroconule, Ac – anterocon, Pr – protocone, Pa – paracone, Hy – hypocone, Me – metacone

**Fig. 1.3.** Stages and phases of molar root developments in rooted voles (after Méhely, 1914; Rabeder, 1981; Kazantseva, Tesakov, 1998)

1-6: stages; I-III: phases, I – arhiz, II – merhorhiz, III – rhizodont

**Fig. 1.4.** Lateral sides of molars in rooted voles and terminology of dentine tracts

Solid line: labial tracts; dotted line: lingual tracts (after Rabeder, 1981). Upper molars: As – anterosinus, Ds – distosinus, Hys – hyposinus, Mes – metasinus, Pas – parasinus, Prs – protosinus; lower molars: Asd – anterosinulid, Esd – entosinulid, Hsd – hyposinulid, Hsl – hyposinulid, Misd – mimosinulid (tract of the Mimomys ridge), Msd – metasinulid, Pasd – parasinulid, Pmsd – prisimosinulid (tract of the prism fold); Prsd – protosinulid

**Fig. 1.5.** Scheme of measurements of occlusal surface and lateral parts of the crown in molars of voles with rooted dentitions

1 – m1, occlusal surface: L – length, W – width; 2 – m1, labial (outer) side: H – crown height, R – root height; heights of tracts: Hsd – hyposinulid, Misd – mimosinulid, Asd – anterosinulid, El – elevation of island fold; 3 – m1, lingual (inner) side: L – length of occlusal surface, Lbas – basal length of occlusal surface, Hsl – height of hypoconulid; 4 – M3, occlusal surface: L – length, P – length of the posterior loop, W – width; 5 – M3, labial (external) side: H – crown height, R – root height, As – height of anterosinus, Ds – height of distosinus; 6 – M3, lingual (inner) side: Prs – height of protosinus

**Fig. 1.6.** Scheme of molar measurements of voles with rootless dentitions

1 – m1: L – length of occlusal surface, A – length of anteroconid part, W – width occlusal surface, B – width of the anteroconid cap, C – width of fusion of anteroconid triangles, W-W' – oblique width of anteroconid triangles, T1-T3 – basic triangles of occlusal surface, 1-6 – thickness of enamel wall; 2 – M2: L – length of occlusal surface, W – width of occlusal surface, P – length of posterior loop, CF1-CF3 – width of confluence of elements of occlusal surface; 3 – m2: cf1-cf2 – width confluence of elements of occlusal surface

**Fig. 1.7.** Terminology of main types of enamel microstructure (Schmelzmuster) in voles (modified after Rabeder, 1981)

1 – eoknem; 2 – eopachykem; 3 – protisoknem; 4 – pachykem; 5 – microtoknem; 6 – stratiknem; 7 – symmetroknem; a – radial enamel; b – lamellar enamel; c – tangential enamel

**Fig. 1.8.** Evolution of schmelzmuster in the phyletic lineage of Borsodia – Lagurini (modified after von Koenigswald & Tesakov, 1997)

1\* – elaboration of tangential enamel; 2\* – complete elaboration of enamel; 3\* – transition to rootlessness; 4\* – thickness reduction of enamel walls of trailing edges; enamel: a – radial, b – tangential, c – primitive lamellar; d – lamellar; e – dentine

**Fig. 1.9.** Phases of root development in voles from the locality Tegelen (after Tesakov, 1998a)

1 – arhiz, 2 – merorhiz, 3 – rhizodont

**Fig. 1.10.** Sinugram (ratio of occlusal surface length to hypsodonty indices (HH and PA) in molars of the Late Pliocene vole *Mimomys tigliensis* (after Tesakov, 1998a)

A – lower molars (m1 – m3); B – upper molars (m1 – M3)

**Fig. 1.11.** Heights of dentine tracts of the posterior prism of m1 in *Borsodia* spp. from the locality Kotlovina and some reference localities

HSD – hyposinulid; HSLD hyposinulid. Arrow points to redeposition levels. Ovals show distribution of tract heights in reference localities

**Fig. 1.12.** Heights of tracts of *Borsodia* spp. in multilayered locality Kryzhanovka

Kr1-3 – bone-bearing beds 1-3 (collected by the author); Kr1-1965 – bed 1 (collection of A.A. Steklov); Sh – Shirokino; HSD – hyposinulid; HSLD – hyposinulid; AS – anterosinus; PRS – protosinus

**Fig. 1.13.** Diagram of mean values of hypsodonty indices (HH-index) versus coefficient of variation of this character (CV) in series of samples of m1 of *Mimomys* ex gr. *hintoni-reidi*

See codes of localities in the Table 2.1

**Fig. 1.14.** Diagram of mean values of hypsodonty indices (HH-index) versus coefficient of variation of this character (CV) in series of samples of m1 of *Borsodia* ex gr. *novoasovica-newtoni*

## Глава 2

# ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ОПОРНЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ФАУНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СРЕДНЕГО ПЛИОЦЕНА–ЭОПЛЕЙСТОЦЕНА ЮГА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

В работе рассматриваются фауны мелких млекопитающих, характеризующих интервал примерно от 3,6 до 0,8 млн лет. В отечественной стратиграфической схеме этот интервал отвечает среднему плиоцену–эоплейстоцену.

В работе использована стратиграфическая схема МСК (1995, 1998). Положение регионов Эвксинского и Каспийского бассейнов в магнитохронологической шкале принято по М.А. Певзнеру (1982, 1989). Для позднего плиоцена и эоплейстоцена использованы фаунистические комплексы В.И. Громова (1948), выделенные по крупным млекопитающим. Для континентальных отложений Центральной и Западной Европы широко распространена схема, предложенная М. Кретцом (Kretzoi, 1941), по которой в рассматриваемом интервале времени выделяется два яруса – вилланий и бихарий. Граница между этими ярусами Кретцом проводилась по началу доминирования некорнезубых полевок. Позднее эту границу стали проводить по появлению рода *Allophaiomys* и считали, что она совпадает с неоген-четвертичной границей (внутри эпизода Олдувей). Соглашаясь с таким критерием границы вилланий/бихарий, автор помещает ее ниже эпизода Олдувей, так как в последнее время появились данные о более раннем появлении *Allophaiomys* (под эпизодом Олдувей).

В южной Европе распространена схема, по которой в интервале средний плиоцен–эоплейстоцен выделяются виллафранк, подразделяемый на ранний, средний и поздний, и галерий (Azzarolli et al., 1982). Граница виллафранк/галерий помещается вблизи (несколько ниже) основания эпизода Харамильо (Sardella et al., 1998).

Зоны млекопитающих даны по О. Фейфару и др. (Fejfar et al., 1998), которые для виллания принимают зоны П. Мэна (Mein, 1975) – MN16 и MN17<sup>1</sup>, а зона MQ1, нижняя граница которой проводится по появлению *Allophaiomys*, соответствует бихарию в полном объеме. Соотношения всех перечисленных схем показано на рис. 2.1.

Материалы по ископаемым мелким млекопитающим происходят из 18 местонахождений, расположенных в основном в Северном Причерноморье, Северном Приазовье, на Таманском полуострове и Северном Кавказе (рис. 2.2). Самостоятельно автором изучалось семь разрезов: Крыжановка, Хаджибейский лиман, Цимбал, Волна, Тиздар, Ахтанизовская, Псекупс. Они охарактеризованы в работе наиболее полно. Описание других разрезов

<sup>1</sup> В объеме зоны MN17 П. Мэн (1990) включает зону MN18 шкалы К. Гирена (Guerin, 1982), соответствующую началу позднего виллафранка.

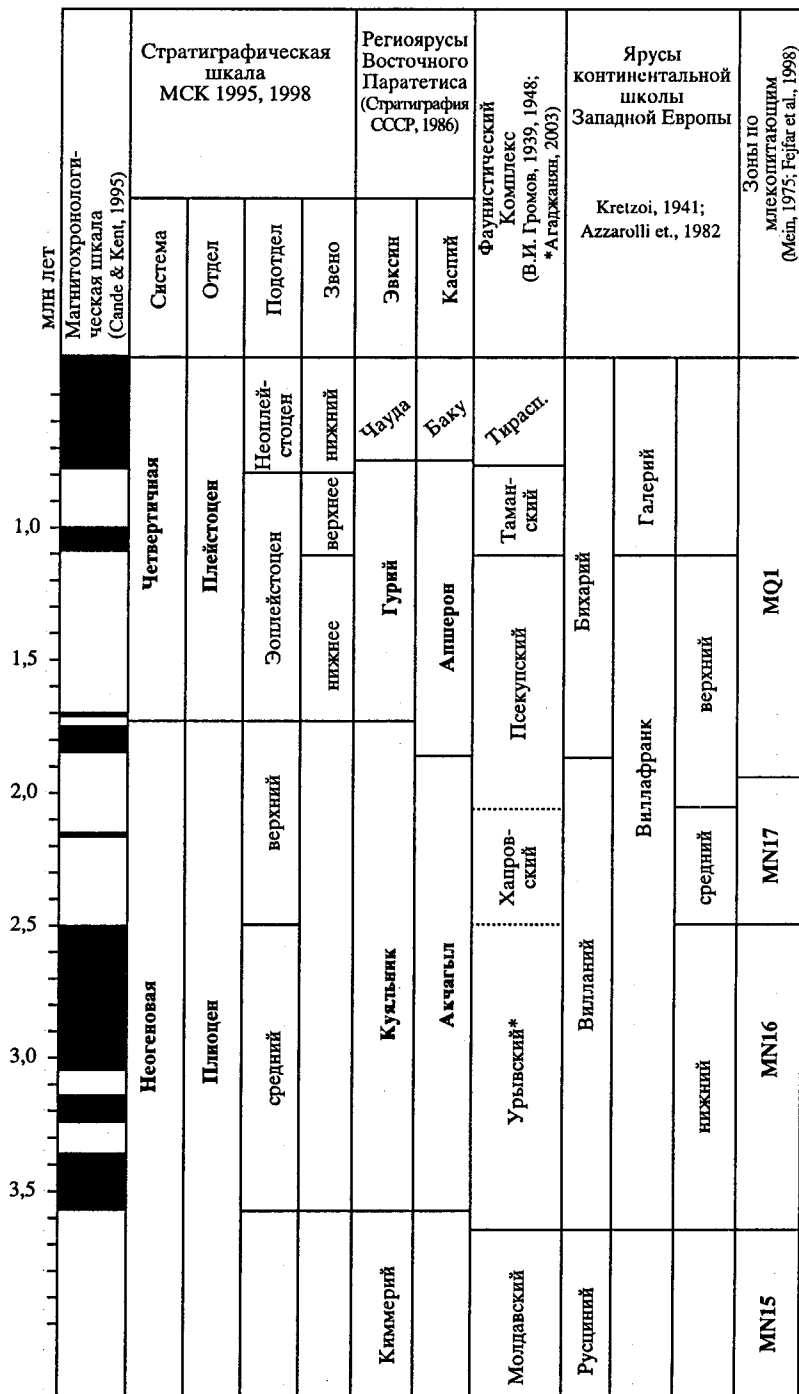


Рис. 2.1. Стратиграфические шкалы, используемые в работе

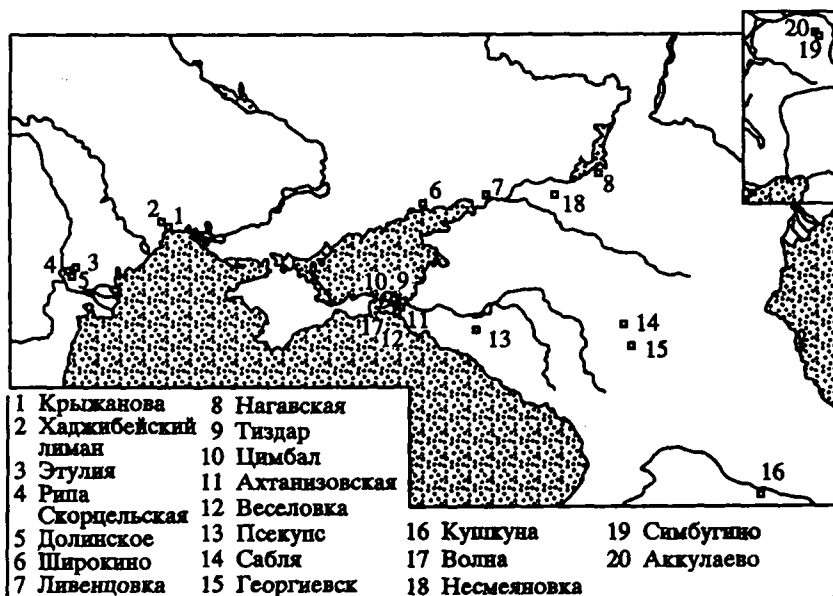


Рис. 2.2. Изученные местонахождения мелких млекопитающих

Таблица 2.1. Коды местонаждений в тексте и на рисунках.

В скобках – номера изученных местонаждений, отмеченных на рис. 2.2

Местонахождение	Русский код	Латинский код	Местонахождение	Русский код	Латинский код
Аккулаево (20)	Ак	Ak	Рембелицы Крулевски 2	P2	R2
Ахтанизовская (11)	Аз	Az	Рипа Скорцельская (4)	Pc	Rs
Веселовка (12)	Вс	Vs	Сабля (14)	Сл	Sl
Волна (17)	Вл	Vl	Симбугино (19)	Сб	Sb
Георгиевск (15)	Гр	Gr	Телеген	Тг	Tg
Долинское (5)	Дл	Dl	Тиздар (9)	Тз	Tz
Кадзельня	Кз	Kz	Тилигул	Тл	Tl
Котловина	Кт	Kt	Хаджибейский лиман (2)	Хл	Hl
Крыжановка (1)	Кр	Kr	Цимбал (10)	Цб	Tb
Кушкунa (16)	Кш	Ks	Черевичное	Чв	Cv
Ливенцовка (7)	Лв	Lv	Шернфельд	Шф	Sf
Нагавская (8)	Нг	Ng	Широкино (6)	Шр	Sr
Несмеяновка (18)	Не	Ns	Штранцендорф	Шд	Sd
Псекупс (13)	Пе	Ps	Этулия 3 (3)	Эт	Et
Рембелицы Крулевски 1	P1	R1			

(Рипа Скорцельская, Долинское, Симбугино, Аккулаево, Широкино, Сабля, Веселовка, Этулия 3, Ливенцовка, Георгиевск, Кушкунa), из которых анализировался микропалеотериологический материал, приводятся по литературным данным. Коды местонаждений, упомянутых в тексте и на рисунках, приведены в табл. 2.1. Таксономический состав изученных фаун мелких млекопитающих приведен в табл. 2.2.





## СРЕДНИЙ ПЛИОЦЕН

### Долинское

Местонахождение расположено в 2,5 км восточнее г. Рени у с. Долинское, на правом берегу р. Анадолки, слева от дороги с. Долинское – г. Рени (Одесская область, Украина).

В русле небольшого оврага и в песчано-гравийных карьерах, выше уреза воды в лимане Кацелло вскрывается 1,5–2,5 м желто-серых среднезернистых слюдистых песков с остатками млекопитающих. Пески залегают в цоколе VIII (долинской) террасы Дуная под ее базальными галечниками (Константинова, 1965; Путеводитель..., 1972).

Костеносные отложения содержат богатую и разнообразную малакофауну. Согласно определениям Г.И. Попова (Константинова, 1965) и А.Л. Чепалыги (1982) в местонахождении присутствуют *Ritia bielzi* Czeck., *Cuneopsida doljensis* Por., *Viviparus bifarcinatus* Bielz. и др. Совместно с малакофауной Н.А. Константиновой были собраны также остатки грызунов, среди которых, по нашим данным присутствуют: *Desmana* sp., *Soricidae* gen., *Apodemus* sp., *Mimomys* sp. (мелкая форма), *Dolomys* cf. *nehringi* Kretzoi, *Pliomys ucrainicus* Topachevsky et Scorik. По определениям И.М. Громова (Путеводитель..., 1972) в местонахождении также указываются остатки *Eginaeidae* gen., *Spalax* sp. (= ?*Nannospalax* sp.).

Малакологические данные позволили Н.А. Константиновой (1965) отнести базальные пески у с. Долинское к верхнелевантинским отложениям, началу виллафранка. Присутствие чрезвычайно примитивных эволюционных стадий типично виллафранкских филогенетических линий полевок подтверждает такое заключение. Л.П. Александрова (1989) отнесла фауну грызунов Долинского к истрийскому горизонту – базальному горизонту виллафранка в ее построениях. Возраст фауны соответствует началу среднего плиоцена, началу виллания и виллафранка, зоне MN16a.

### Рипа Скорцельская

Местонахождение расположено в глубоком овраге между г. Рени и с. Джурджулешты, выходящем к р. Дунай (Молдова).

Этот разрез изучался многими исследователями (Константинова, 1965, 1967; Путеводитель..., 1982; Александрова, 1989).

Описание разреза приводится по Путеводителю экскурсии XI Конгресса ИНКВА (1982). Начиная от тальвега оврага снизу вверх залегают (рис. 2.3):

Мощность, м

1. Песок серый, грубо- и разнозернистый, косослоистый, ожелезненный, с прослоями мелкогалечных гравелитов и песчаников.

Массовая фауна моллюсков: *Cuneopsida doljensis* (Stef.), *C. porumbarui* (Stef.), *C. excentrica* Pavl., *Ritia bielzi* (Czeck.), *Wenziella subclivosa* Teiss., *Cycloptomida munieri* Stef., *Pristinunio davilai* (Por.), *P. procumbens* (Fuchs), *Viviparus bifarcinatus* (Bielz), *V. strossmayerianus* (Blus) и др.

Фауна млекопитающих (по Л.П. Александровой): *Spalax* sp., *Dolomys milleri* Nehr., *Pliomys ucrainicus* Topachevsky et Scor., *Pliomys* sp., *Promimomys konstantinovae* Alex., *Promimomys* cf. *gracilis* Kretz., *Mimomys* sp., а также *Anancus arvernensis* Cr. et Job., *Zygodolopodon borsoni* Hauss. Слой 1 является стратотипом верхнепоратского горизонта .....

7,5





Рис. 2.3. Разрез Рипа Скорцельская (по Путеводитель..., 1982)

Условные обозначения: 1 – лессовидные суглинки, 2 – покровные суглинки, 3 – глины, 4 – песчаные глины, 5 – алевриты, 6 – песчаные алевриты, 7 – алевритистые пески, 8 – пески мелкозернистые, 9 – пески средне- и крупнозернистые, 10 – гравелиты, 11 – гравийники и галечники, 12 – галечники, 13 – песчаники, 14 – известняки, 15 – погребенные почвы, 16 – косая слоистость, 17 – вулканические пеплы, 18 – граница размыта, 19 – ракушечники, 20 – известковые конкреции (а, б), 21 – индексы костеносных горизонтов в многослойных местонахождениях, 22 – остатки крупных млекопитающих, 23 – остатки мелких млекопитающих, с преобладанием корнезубых (а) и некорнезубых (б) полевок, 24 – раковины моллюсков

	Мощность, м
2. На размытой поверхности верхнего пората залегает серый гравелитистый песчаник .....	0,5
3. Песок мелко- и разнозернистый, слюдястый, косослойный с прослоями гравелитов и глиняными катунами. Фауна моллюсков редкая и бедная, плохой сохранности: <i>Viviparus romaloi</i> Cob., <i>V. fasciatus</i> Mull., <i>Melanopsis</i> sp., <i>Fagotia esperoides</i> Sabba, <i>Teodocus</i> sp., <i>Lithoglyphus acutus</i> Cob., <i>Coretus cornens</i> L., <i>Lymanaea polustris</i> Mull., <i>Sphaerium rivicola</i> L., <i>Pisidium annicum</i> Mull. Фауна отражает значительное похолодание климата. Из грызунов (по Л.П. Александровой) обнаружены <i>Dolomys milleri</i> Nehr., <i>Villanyia</i> sp. ....	9,5
4. В верховьях оврага на слое 3 с размывом залегают галечник и гравийник косослойные, железистые с остатками <i>Archidiskodon</i> cf. <i>trogontherii</i> (Pohlig), <i>Dicerorhinus</i> cf. <i>etruscus</i> (Falconer), <i>Bison</i> sp., <i>Cervus</i> sp. (по А.И. Давиду, А.Н. Хубке и К.И. Шушпанову) .....	4,0
5. Суглинок желто-бурый .....	5-6

Отложения слоев 1-3 (цоколь пятой террасы р. Прут) характеризуются нормальной намагниченностью (эпоха Гаусс), по В.М. Трубишину (Путеводитель..., 1982). Слой 4 представляет собой аллювий пятой террасы Прута, слой 5 – покровные отложения.

Н.А. Константинова (1965, 1967) относила костеносные отложения слоев 1-3 Рипы Скорцельской к верхнему левантину и низам виллафранка. Л.П. Александрова (1989) обосновывала остатками мелких млекопитающих

местонахождения выделение двух горизонтов раннего виллафранка – истрийского (слой 1) и скорцельского (слой 3).

Из коллекции Л.П. Александровой (слой 1) мной были определены следующие формы: *Desmana* sp., *Pliolagomys* sp., *Nannospalax* sp., *Mimomys* ex gr. *hajnackensis* Fejfar (крупная форма), *Mimomys hintoni hintoni* Fejfar (мелая форма), *Pitymimomys inceptor* Tesakov, *Pliomys ucrainicus* Topachevsky et Scorik, *Dolomys* cf. *milleri* Nehr., *Ungaromys* sp., *Borsodia* cf. *steklovi* (Zazhigin). Небольшая коллекция из слоя 3 содержит остатки полевок, идентичные встреченным в слое 1.

Чрезвычайная архаичность полевок из этого местонахождения позволяет рассматривать данную фауну, как одну из наиболее ранних ассоциаций пост-русцинийского этапа – ранний виллафранк, ранний вилланий, зона MN16a.

### Волна

Местонахождение расположено на южном (Черноморском) берегу Таманского полуострова (Краснодарский край, РФ) у западной окраины пос. Волна, открыто автором в 1997 году.

Здесь в береговом обрыве Черного моря обнажаются отложения киммерия с фауной моллюсков, образующие западное крыло синклинальной складки. На них залегает толща белых кварцевых тонкозернистых песков, не содержащих моллюсков, относимых к куяльнику (Эберзин, 1940).

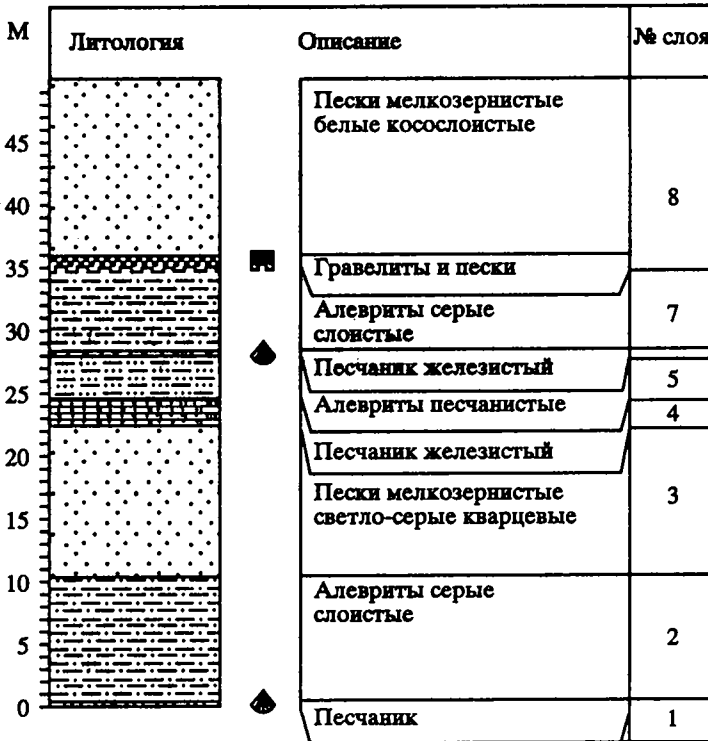


Рис. 2.4. Разрез Волна

Условные обозначения см. рис. 2.3

Нами описан следующий разрез (снизу вверх, рис. 2.4):

	Мощность, м
1. Песчаник сильно ожелезненный, с железной рудой и раковинами киммерийских моллюсков <i>Crassadacna crassatellata</i> (Desh.), <i>Pontalmyra gourieffi</i> (Desh.), <i>Prosodacna macrodon</i> (Desh.), <i>P. semisulcata</i> (Rouss.) (определения А.Л. Чепалыги) .....	0,3–0,5
2. Алевриты серые, слоистые, карбонатные .....	10
3. Пески средне- и мелкозернистые, кварцевые, косослоистые с прослоями глинистых алевритов. На нижележащих отложениях залегают с разрывом .....	10–12
4. Песчаники сильно ожелезненные, с оолитовой железной рудой и остатками древесины .....	2
5. Алевриты песчанистые, светлосерые .....	3,5
6. Песчаник железистый, с железной рудой и раковинами <i>Crassadacna crassatellata</i> (Desh.), <i>Pontalmyra</i> sp., <i>Macrodacna</i> sp., <i>Panticaepea duboisi</i> (C. May.), <i>Dreissena angusta</i> (Rouss.), <i>Dr. theodori</i> Andrus., <i>Dr. inequivalvis</i> Desh., <i>Vythinia</i> sp. ....	0,2–0,3
7. Алевриты серые, слоистые .....	7
8. Пески белые мелкозернистые, кварцевые, косослоистые, с линзами средне- и грубозернистых песков и гравийников в основании. Граница с нижележащим слоем неровная. Из базальных гравийников слоя 8 отмыты остатки: <i>Mimomys hajnackensis</i> Fejf., <i>Nannospalax odessanus</i> Topachevsky, ? <i>Muridae</i> gen., кости рыб и черепах .....	более 15

По данным А.Г. Эберзина (1940), изучавшего этот же разрез, слои 1–7 относятся к верхнему киммерию, слой 8 – к куяльнику. Ассоциация грызунов из слоя 8 принадлежит к раннему вилланию, раннему виλλαфранку и зоне MN16a.

### Широкино

Местонахождение расположено между селами Широкино и Безыменное (Новоазовский р-на, Донецкая область, Украина).

По данным В.А. Топачевского (1965), В.М. Мацуя и О.Д. Моськиной (1988), в береговом обрыве Азовского моря вблизи уреза воды (рис. 2.5) на сарматских известняках видимой мощностью 1,2–5 м залегают:

	Мощность, м
1. Галечник из обломков кристаллических пород и известняков .....	2
2. Пески разнозернистые, горизонтально- и косослоистые, содержат остатки мелких позвоночных .....	8
3. Краснобурые глины .....	10–15
4. Лессовидные суглинки .....	12

Из слоя 2, по данным В.А. Топачевского и др. (1988), В.А. Несина и Л.И. Рековца (1993), известны *Pliomys ucrainicus* Topachevsky et Scorik, *Villanyia petenyi novoasovica* Topachevsky et Scorik, *Mimomys polonicus* Kow., *M. reidi* Hinton. Автор имел возможность ознакомиться с коллекциями В.А. Присяжнюка и А.А. Круковера из этого местонахождения, в которых мной определены *Mimomys hajnackensis* Fejfar, *Borsodia novoasovica* (Topachevsky et Scorik), *Mimomys* cf. *hintoni* Fejfar.

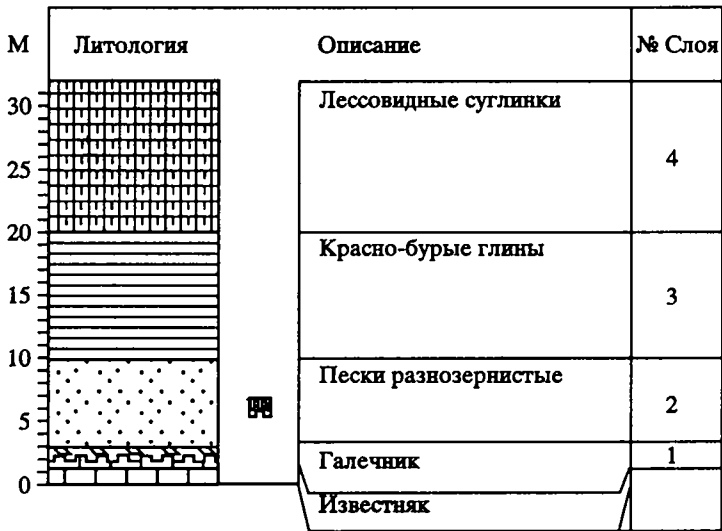


Рис. 2.5. Разрез Широкино  
Условные обозначения см. рис. 2.3

Возраст местонахождения на основании фауны мелких млекопитающих оценивается как средний плиоцен, что соответствует раннему виллианию (зона MN16) и раннему виллафранку.

### Кушкуня

Местонахождение расположено в центральной части Куринской депрессии Закавказья, у горы Кушкуня, к северу от г. Акстафа (Азербайджан).

Обобщенное описание разреза приведено по материалам Путеводителя экскурсий Международного коллоквиума по проблеме "Граница между неогеном и четвертичной системой" (1972).

Здесь на граувакковых песках предположительно сарматского возраста с угловым и эрозийным несогласием залегают (рис. 2.6):

	Мощность, м
I. Толща грубозернистых отложений в нижней части с мощным конгломератом, кверху переходящая в грубозернистые пески и песчаники (слой 2-4)	45
II. Толща переслаивания песков и глин с многочисленными раковинами акчагыльских моллюсков (слои 5-14)	70
III. Песчано-галечная толща (слои 15-17) с остатками млекопитающих, в том числе с <i>Anapans argetensis</i> Cr. et Job. в нижней части (слой 16). В верхней части толщи (слой 17) Н.А. Лебедевой собраны остатки мелких млекопитающих, по определению Л.П. Александровой принадлежащих <i>Mitomys ex gr. polonicus-pliosaenicus, Villanyia petenyii</i> Meh.	35
IV. Толща переслаивания глин и алевроитов (слои 18-25) с многочисленными акчагыльскими моллюсками. В средней части толщи (слой 19) найдены зубы <i>Archidiskodon gromovi</i> Garutt et Alexeeva	60
V. Толща песков и песчаников с остатками крупных млекопитающих, кверху переходящая в глины (слои 26-33)	16
VI. Мощная толща континентальных песков, конгломератов и суглинков с обломками костей позвоночных	100-200

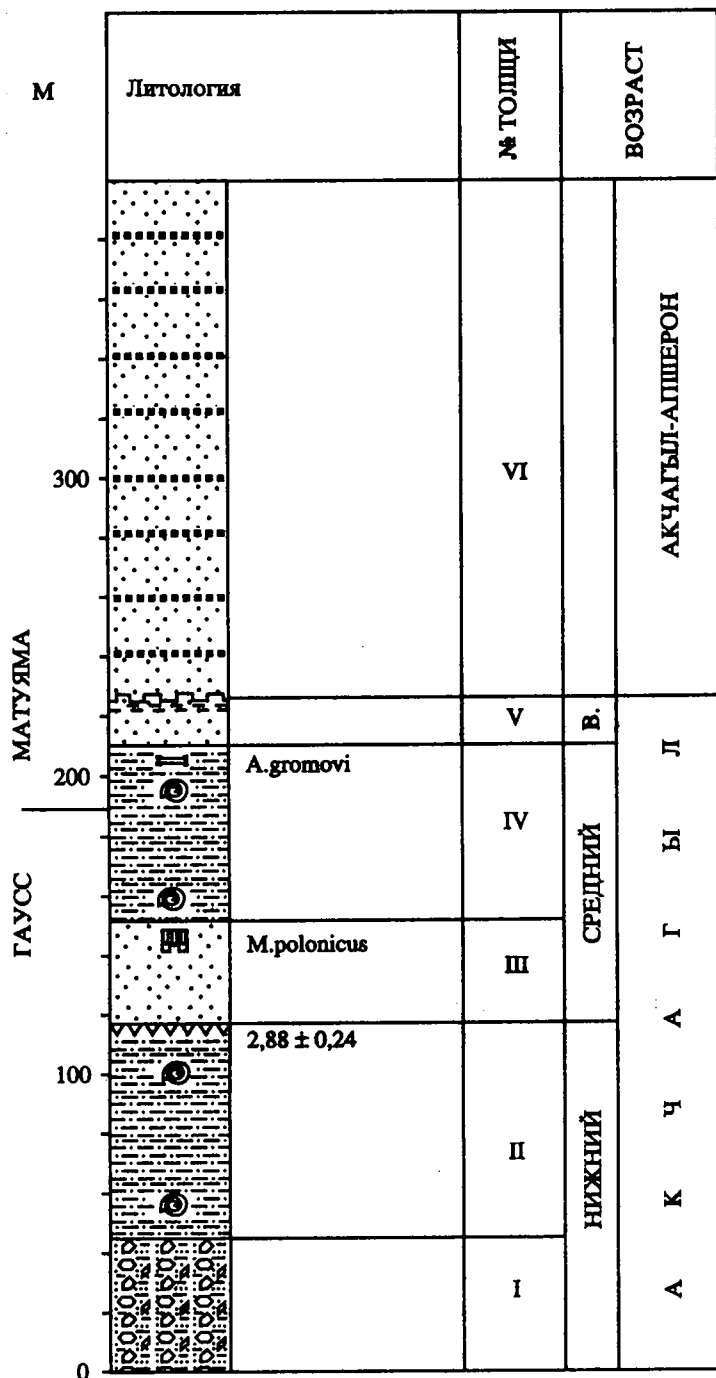


Рис. 2.6. Разрез Кушкуна (Путеводитель..., 1972)  
Условные обозначения см. рис. 2.3

Нижние две толщи Н.А. Лебедева датировала нижним акчагылом; толщи III и IV – средним акчагылом; толща V без морских моллюсков условно отнесена к верхнему акчагылу, а толща VI – к акчагылу-апшерону (Путеводитель..., 1972).

А.Н. Третьяк и З.Е. Волок зафиксировали инверсию Гаусс/Матуяма несколько ниже находки остатков *A. gromovi* в толще IV (Зубаков, Кочегура, 1976).

По нашим определениям, остатки грызунов из толщи IV (слой 17, сборы Л.П. Александровой) среднего акчагыла принадлежат *Mimomys polonicus* Kow. и *Borsodia ex gr. steklovi-novoasovica*. По уровню эволюционного развития этих полевок и учитывая палеомагнитные данные и трековую датировку  $2,88 \pm 0,24$  млн лет (Ганзей, 1987) их можно отнести ко второй половине среднего плиоцена, раннего виллания, раннего виллафранка и зоне MN16b.

### Симбугино

Местонахождение Симбугино расположено у д. Симбугино (Благоварский район, Республика Башкортостан, РФ).

В Симбугинском овраге вскрываются песчано-глинистые отложения, датированные акчагылом и апшероном, мощностью около 20 м (Фауна и флора..., 1977).

По данным В.Л. Яхимович, здесь в основании разреза обнажаются отложения карламанского горизонта нижнего акчагыла видимой мощностью 1,1 м (слой 33 описания В.Л. Яхимович), представленные глинистым алевритом.

Выше с размывом залегают отложения кумурлинского горизонта нижнего акчагыла мощностью около 4,5 м (слои 32–26) – чередование песков, алевритов и глин с базальным галечником в основании (0,3 м). Остатки мелких млекопитающих собраны и описаны В.П. Суховым (Фауна и флора..., 1977) из галечника и вышележащего слоя песков (слои 32–31).

На этих отложениях согласно залегают глинистая пачка (слои 25–22) мощностью 3,6 м со следами погребенной почвы в кровле, относимая к среднему акчагылу.

Вышележащая толща (14 м) датируется верхним акчагылом (слои 21–17) и апшероном (слои 16–2).

По нашим данным, в фауне из коллекции В.П. Сухова (слои 32–31) присутствуют следующие виды полевок: *Mimomys polonicus* Kow., *Mimomys hintoni hintoni* Fejfar, *Pitymimomys baschkiricus* (Suchov), *Borsodia novoasovica* (Topachevsky et Scorik), *Villanyia veterior* Kretzoi, *Pliocromys mimomiformis* Suchov, *Stachomys* sp. Эта фауна по уровню эволюционного развития относится ко второй половине среднего плиоцена, второй половине раннего виллания и раннего виллафранка.

### Аккулаево

Местонахождение связано с гравийно-песчаным карьером у с. Аккулаево (Давлекановский район, Республика Башкортостан, РФ).

Разрез изучался группой исследователей под руководством В.Л. Яхимович (Фауна и флора..., 1972). Мелкие млекопитающие из этого разреза собраны и описаны В.П. Суховым (1970).

В разрезе было выявлено 3 разновозрастных горизонта с остатками мелких млекопитающих: аккумуляевский (средний акчагыл), демский (нижний апшерон) и давлекановский (средний апшерон) (Сухов, 1970).

Отложения аккумуляевского горизонта представлены в нижних 10–12 м разреза лиманными песчаными осадками с преимущественно горизонтальной слоистостью, с тонкими прослоями глины и гравия и многочисленными раковинами солоноватоводных (*Avimacra ossoskovi* (Andrus.), *Cardium dombra* Andrus. и др.) и пресноводных моллюсков.

Верхние 4–4,5 м разреза аккумуляевского горизонта сложены дельтовыми песками, в основном косослоистыми с прослоями гравия и галечника. В нижней части этой пачки количество линз грубозернистого материала увеличивается. Костеносный горизонт приурочен к нижней части дельтовых отложений. Остатки млекопитающих находятся в совместном залегании с раковинами наземных, пресноводных и более редких солоноватоводных моллюсков.

По нашим определениям фауна мелких млекопитающих из этого горизонта в коллекции В.П. Сухова включает следующие формы полевок:

*Mimomys polonicus* Kow., *Mimomys hintoni hintoni* Fejfar, *Pitymimomys baschkiricus* (Suchov), *Borsodia novoasovica* (Topachevsky et Scorik), *Villanyia veterior* Kretzoi.

Отложения демского горизонта вложены в пески аккумуляевского. Они подразделяются на две пачки. Нижняя из них мощностью 2–4 м сложена среднезернистыми полимиктовыми песками с прослоями гравия и галечника. Остатки млекопитающих встречены в низах этой пачки совместно с раковинами пресноводных моллюсков. Верхняя пачка мощностью 1,1–2,1 м – красновато-бурые суглинки. Они в значительной степени песчанистые, содержат гальку кремней, окатыши пермских глины и переотложенные раковины моллюсков.

На размытой поверхности отложений демского, а местами и аккумуляевского горизонта залегают крупнозернистые и гравелистые пески давлекановского горизонта мощностью 0,6–1,5 м, содержащие остатки мелких млекопитающих. Эти отложения перекрыты маломощными бурыми суглинками плейстоцена (0,5 м) и современной почвой.

Аккумуляевский горизонт многими авторами коррелируется с нижней частью эпохи Матуяма (Плиоцен и плейстоцен..., 1981; Стратиграфия..., 1982; Яхимович и др., 1984; Никифорова, Александрова, 1987). Однако данные по млекопитающим свидетельствуют о том, что фауна из аккумуляевского горизонта разреза Аккулаево должна отвечать части эпохи Гаусс (Tesakov, 1993b). Она принадлежит второй половине раннего виллания, раннего виллафранка и зоны MN16.

По нашему мнению, нет оснований для отнесения фауны из демского и давлекановского горизонтов к разновозрастным ассоциациям. Обе включают формы полевок практически одинакового эволюционного уровня: *Mimomys intermedius* (Newton), *Mimomys pusillus* (Meh.), *Borsodia* sp. (гипсодонтная форма), *Clethrionomys hintonianus* Kretzoi, *Prolagurus ternopolitanus* Topachevsky, *Allophaiomys pliocaenicus* Korm., *Ellobius* sp. Эта фауна относится к раннему эоплейстоцену, раннему бихарию, позднему виллафранку и к ранней части зоны MQ1.

## Веселовка

Местонахождение расположено на Таманском полуострове на окраине с. Веселовка на берегу Бугазского лимана (Темрюкский район, Краснодарский край, РФ).

Впервые разрез надрудных (куяльницких) отложений у с. Дурноселовка (старое название с. Веселовка) был изучен И.М. Губкиным (1950). В верхней части разреза он отметил присутствие акчагыльских моллюсков, послуживших основанием для выделения таманского горизонта акчагыла.

Впоследствии разрез неоднократно изучался различными исследователями. В частности, в разрезе была зафиксирована палеомагнитная инверсия Гаусс-Матуяма (Зубаков, Кочегура, 1976; Зубаков, 2000).

Остатки мелких млекопитающих из разреза собирались А.И. Шевченко (Шевченко, 1974) и Л.П. Александровой в 1974–1976 годах, в настоящее время (наблюдения 1990 года) разрез почти полностью задернован.

Описание разреза приводится по полевому дневнику Л.П. Александровой (1975 г.). Здесь ниже кладбища снизу вверх обнажаются (рис. 2.7):

Мощность, м

1. Песок светло-серый рыхлый косослоистый; в нижних 1,2 м отмечаются прослой гравийника, встречены раковины <i>Unio</i> . Выше песок становится пестрым, с большим количеством охристых прослоев. Слой залегает на плотных киммерийских глинах .....	2,2
2. Глина коричневая слоистая с раковинами пресноводных моллюсков .....	1
3. Песок серый тонкозернистый горизонтальнослоистый сыпучий, в верхней части встречаются раковины гастропод, дрейсен и кардиид .....	3
4. Глина серая с коричневыми прослоями слоистая плотная .....	0,7
5. Песок серый мелкозернистый горизонтально- и косослоистый рыхлый, в нижней части содержит прослой гравия с обломками раковин моллюсков. Из песков этого слоя собраны остатки мелких млекопитающих (коллекция 1976 г.).	3
6. Глина светло-коричневая горизонтальнослоистая .....	0,5
7. Песок серый неяснослоистый .....	1
8. Глина светло-коричневая, встречены раковины гастропод и дрейсен .....	0,5
9. Песок светло-серый тонкозернистый сыпучий, в верхней части плотный горизонтальнослоистый с ярко-желтыми прослоями .....	3
10. Глина, представленная чередованием тонких серых и желтых прослоев, сверху встречаются раковины мактр .....	4
11. Песок желтый тонкозернистый горизонтально- и линзовидно-слоистый с прослоями ракушняка из раковин мактр .....	0,45
12. Глина серая и желтая тонкослоистая с песчаными прослоями, содержащими раковины мактр .....	0,2
13. Песок светло- и темно-серый тонкозернистый плотный горизонтально- и волнистослоистый с раковинами мелких мактр (иногда с целыми створками) .....	0,9

Выше залегают делювиальные суглинки мощностью до 6 м.

Нижняя часть разреза с пресноводными и солоноватоводными моллюсками относится к куюльнику, верхняя – с раковинами мактр – к акчагылу (таманские слои) (Эберзин, 1940). По данным В.А. Зубакова и В.В. Кочегуры (1976), граница Гаусс/Матуяма в этом разрезе близка границе слоев 9 и 10.



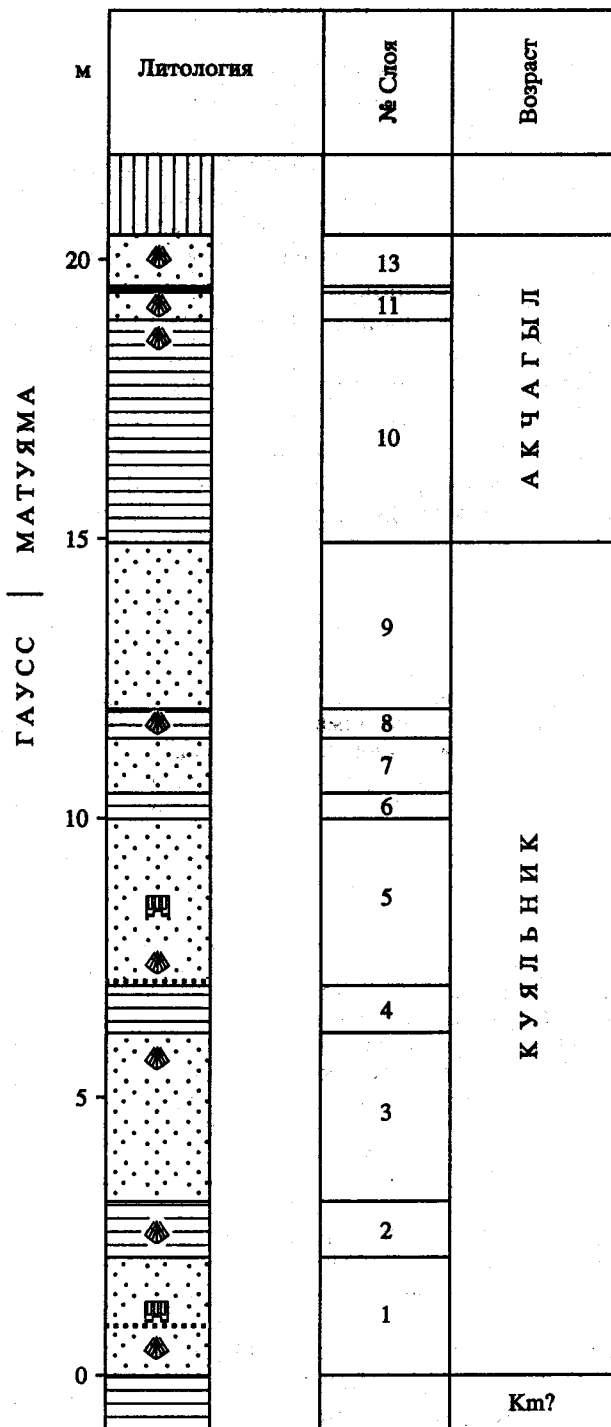


Рис. 2.7. Разрез Веселовка  
Условные обозначения см. рис. 2.3

Из коллекции Л.П. Александровой нами определены: *Pliolagomys kujalnicensis* (Topachevsky et Scorik), ?*Leporidae* gen., *Desmana* sp., *Soricidae* gen., *Castoridae* gen., *Nannospalax odessanus* Topachevsky, *Allactaga* sp., *Alactagulus* sp., *Allocricetus* sp., \**Mimomys hajnackensis* Fejfar, *Mimomys hintoni* livenzovicus Alexandrova, *Borsodia praeungarica praeungarica* (Schevtschenko), *Dolomys milleri* Nehr.

По уровню эволюционного развития эта фауна относится к концу среднего плиоцена, раннего виллания, зоны MN16. Судя по палеомагнитным данным ее можно сопоставить с концом эпохи Гаусс.

## ВЕРХНИЙ ПЛИОЦЕН

### Сабля

Местонахождение расположено на левом берегу р. Сабля (приток р. Ку-ма) у западной окраины станицы Сабля в карьере Зубова Гора (Ставропольский край, РФ).

Разрез открыт Н.А. Лебедевой в 1970 г. Немногочисленные остатки мелких млекопитающих собраны Л.И. Алексеевой в 1976 г.

Это местонахождение представляет особый интерес, поскольку остатки млекопитающих найдены вместе с раковинами среднеакчагыльских моллюсков времени максимальной трансгрессии Акчагыльского моря (Лебедева, 1978). Разрез подробно описан Н.А. Лебедевой. Ниже приводим его краткое описание по данным вышеуказанного автора. Здесь снизу вверх обнажаются:

	Мощность, м
1. Алевроит мергелистый плотный выстилает дно карьера .....	0,5
2. Пески известковистые, светло-серые или белые, средне- и крупнозернистые, диагонально слоистые с линзами галечников и мергелистых глин. Встречены раковины <i>Cardium dombra</i> и <i>Mastra subcaspia</i> . В нижней части слоя встречены зубы <i>Archidiskodon gromovi</i> и <i>Anancus arvemensis</i> и многочисленные обломки костей .....	5-6
3. Линзовидное переслаивание глин, косослоистых песков, песчаников и галечников. В одном из прослоев песчаника найдены раковины кардиид .....	1,5
4. Глина красно-бурая неслоистая .....	0,5
5. Песок известковистый грубозернистый с линзами гравия и обломками костей залегает с разрывом на глинах слоя 4 .....	2,5-3
6. Глина красновато-бурая .....	0,5
7. Делювиальные суглинки .....	1,5

По сборам Л.И. Алексеевой из слоя 2 нами определены мелкие млекопитающие: *Mimomys praepliocaenicus* Rabeder, *Mimomys* cf. *hintoni* livenzovicus Alexandrova, *Pitymimomys* ex gr. *stenokorys* (Rabeder), *Borsodia* cf. *praeungarica praeungarica* (Schev.), *Clethrionomys* cf. *kretzoi* Kow., *Nannospalax* sp., *Talpa* sp., *Leporidae* gen. indet. Возраст фауны определяется скорее всего как начало позднего плиоцена, начало позднего виллания, среднего виллафранка и зоны MN17, средний акчагыл.

1\* отмечены перerotложенные формы.

## Крыжановка

Местонахождение находится на северо-восточной окраине г. Одесса в береговом обрыве Черного моря у дер. Крыжановка (Одесская обл., Украина).

Разрез у дер. Крыжановка (Марьевки) известен с конца прошлого века. Его изучали И.Ф. Синцов (1895), Т.А. Мангикиан (1929), А.Ф. Герун (1954, 1958), В.В. Степанов (1962), И.Я. Яцко (1938), В.Н. Семененко, В.Г. Шеремета (1965), А.И. Шевченко (1961, 1965), Н.А. Константинова (1965, 1967), Г.И. Кармишина (1973), К.Н. Негадаев-Никонов, А.В. Карелина, Н.М. Ильницкая (1977), К.Н. Негадаев-Никонов и др. (1980), И.М. Громов и многие другие исследователи. По разрезу получен большой объем биостратиграфической информации. Отложения этого разреза и близлежащих разрезов на западном берегу Куяльницкого лимана получили название “куяльницких пластов” (Синцов, 1895) и легли в основу концепции куяльницкого яруса Черноморского бассейна, отвечающего позднеплиоценовому этапу геологической истории между киммерийским и гурийским ярусами (Андрусов, 1963, Эберзин, 1940). И.Ф. Синцов (1895) разделил отложения куяльника одесского района на два горизонта – нижний с остатками кардиид, и верхний – с пресноводной фауной. Первые остатки мелких позвоночных из Крыжановки были собраны И.Я. Яцко (1938). Наиболее полную информацию об остатках мелких млекопитающих разреза получила А.И. Шевченко (1961, 1965). Она выделила куяльницкий комплекс корнезубых полевок для нижней части разреза, сопоставляя его с нижним куяльником, и одесский комплекс с некорнезубыми полевками для верхней части разреза, или верхнего куяльника. Такую трактовку приняло большинство исследователей (Никифорова, 1962; Константинова, 1965; Семененко, 1987 и др.). Позднее (Стратиграфия СССР, 1982, 1984) некоторые исследователи верхнюю часть отложений разреза у дер. Крыжановка с одесским комплексом мелких млекопитающих стали считать более молодой, чем куяльник, полагая, что она отделена от нижней части разреза с солонатоводными моллюсками значительным стратиграфическим перерывом.

У дер. Крыжановка непосредственно восточнее крупной балки “с общественным колодцем”, на протяжении 200 м обнажаются (рис. 2.8) (снизу вверх):

Мощность, м

- |   |         |
|---|---------|
| 1. Алевриты песчаные серые .....  | 1       |
| 2. Переслаивание алевритов серых и песков средне- и крупнозернистых и гравелитов кремво-палевых и рыжих. Прослой песков часто сцементированы. Обильны раковины солонатоводных и пресноводных моллюсков и остатки мелких млекопитающих (нижний костеносный горизонт, Крыжановка 1) .....   | 1       |
| 3. Алевриты серые песчаные плотные .....  | 3       |
| 4. Ракушечник рыхлый несцементированный. Содержание алевритового материала небольшое, увеличивается к востоку обнажения. В основании слоя иногда встречается тонкий прослой голубых глин. Среди моллюсков преобладают остатки гастропод и дрейссенид, реже встречаются кардииды и униониды. Встречены остатки мелких млекопитающих (второй костеносный горизонт, Крыжановка 2). Местами основание слоя 4 и кровля слоя 3 сильно карбонатизированы. Мощность слоя уменьшается с запада на восток ..... | 1,5–0,5 |

5. Алевриты песчанистые слоистые плотные с многочисленными рыжими алевролитовыми прослоями. Выше по разрезу становятся более плотными, неслоистыми, пятнистыми серо-желтыми. В разрезе образуют уступ с вертикальной стенкой .....	3
6. Глины серо-голубые с желтыми пятнами, насыщены крупными карбонатными стяжениями неправильной формы (до 5 см). В кровле слоя – прослой голубых глин (5 см) .....	1
7. Глины голубовато-серые с крупными карбонатными стяжениями .....	1
8. Глины голубовато-серые, переполнены мелкими известковыми стяжениями, с раковинами пресноводных моллюсков и остатками мелких млекопитающих (третий костеносный горизонт, Крыжановка 3). Слои линзовиден и наиболее хорошо выражен в центральной части обнажения .....	0,5
9. Алевриты глинистые светло-серые, в кровле сильно опесчаненные до тонкозернистых песков, мелкослоистые, слой часто сильно волнистые. Встречены отдельные крупные <i>Viviparus</i> .....	1,2
10. Алевриты глинистые голубовато-серые с рыжими прослоями .....	0,8
11. Пески светло-желтые мелко- и среднезернистые с линзами гравелитов. Обильные остатки мелких млекопитающих (четвертый костеносный горизонт, Крыжановка 4). Нижняя граница слоя неровная, с отчетливыми следами размыва .....	0,6
12. Переслаивание глин темно-серых оскольчатых и песков алевритистых светло-серых .....	0,5
13. Глины и алевриты серые слоистые с многочисленными пластовыми известковыми стяжениями .....	2
14. Покровный лёссово-почвенный комплекс. В восточной части обнажения резко увеличивается мощность .....	1–10

Слои 1–13 представляют собой лиманно-дельтовые отложения. В нижней части разреза (слои 1–10) они охарактеризованы обильной фауной солоноватоводных и пресноводных моллюсков (Эберзин, 1940; Семененко, 1987; и др.).

Палеомагнитные исследования, проведенные М.А. Певзнером (1989), показали, что все лиманно-дельтовые отложения и низы (5,5 м) покровной толщи в этом разрезе имеют обратную намагниченность, а верхняя часть покровных отложений – прямую.

В разрезе было выявлено 4 костеносных горизонта, связанных с отложениями слоев 2, 4, 8 и 11. В них были собраны остатки:

Крыжановка 1 (Кр1) – *Mimomys hintoni livenzovicus* Alex., \**Mimomys polonicus* Kow., \**Borsodia novoasovica* (Topachevsky et Scorik), *B. praehungarica praehungarica* (Schevtschenko), \**Promimomys* sp., \**Pliomys ucrainicus* Topachevsky et Scorik, *Cricetulus* sp., *Allocricetus* cf. *ehiki* Schaub, *Cricetus* sp., *Allactaga* ex gr. *ucrainica* I. Gromov et Schevtschenko, *Nannospalax odessanus* Topachevsky, \**Orientalomys similis* (Arg. et Pidopl.), *Micromys praeminutus* Kretzoi, *Apodemus* sp.1, *Apodemus* sp.2, \**Eutamias* sp., *Myomimus* sp., *Ochotona* sp., *Leporidae* gen., *Soricidae* gen., *Beremendia fissidens* (Peteny), *Petenya* sp., *Desmana* sp.;

Крыжановка 2 (Кр2) – *Mimomys hintoni livenzovicus* Alexandrova, *Borsodia p. praehungarica* (Schevtschenko), \**Dolomys milleri* Nehr., \**Pliomys ucrainicus* Topachevsky et Scorik, *Cricetulus* sp., *Allocricetus* cf. *ehiki* Schaub, *Allactaga* ex gr. *ucrainica* I. Gromov et Schevtschenko, *Nannospalax odessanus* Topachevsky,

1\*? отмечены предположительно переотложенные формы.



Рис. 2.8. Разрез Крыжановка

Условные обозначения см. рис. 2.3

Apodemus sp.2, Myomimus sp., Castoridae gen., Ochotona sp., Soricidae gen., Desmana sp.;

Крыжановка 3 (Кр3) – *Mimomys reidi* Hinton, *Mimomys praepliocaenicus* Rabeder, *Mimomys ex gr. tornensis* (Jánossy et van der Meulen), *Mimomys* sp., *Pitymimomys stenokorys* (Rabeder), *Borsodia praeungarica cotlovinensis* (Topachevsky et Scorik), *Clethrionomys ex gr. kretzoi* (Kow.), \**Dolomys* sp., *Cricetulus* sp., *Allocricetus cf. ehiki* Schaub, *Allactaga cf. ucrainica* I. Gromov et Schevtschenko, *Alactagulus* sp., *Plioscirotopoda novorossica* Tesakov, *Sicista* sp., *Nannospalax odessanus* Topachevsky, *Micromys minutus* (Pallas), *Apodemus* sp.1, *Apodemus* sp.2, *Myomimus* sp., *Estramomys simplex* Jánossy, *Pliolagomys kujalnicensis* (Topachevsky et Scorik), *Soricidae* gen., *Beremendia fissidens* (Peteny), *Desmana* sp., *Mustelidae* gen.;

Крыжановка 4 (Кр4) – *Mimomys reidi* Hinton, \**Mimomys praepliocaenicus* Rabeder, *Mimomys* sp., *Pitymimomys pitymyoides* (Jánossy et van der Meulen), *Borsodia arankoides* (Alexandrova), *Borsodia newtoni* (F. Major), *Allophaiomys* cf. *deucalion* Kretzoi, *Clethrionomys kretzoi* (Kow.), *Ellobius kujalnikensis* Topachavsky, *Cricetulus* sp., *Allocricetus* cf. *ehiki* Schaub, *Cricetus* sp., *Allactaga* cf. *ucrainica* I. Gromov et Schevtschenko, *Alactagulus* sp., *Plioscirotopoda stepanovi* I. Gromov et Schevtschenko, *Sicista* sp., *Nannospalax odessanus* Topachavsky, *Apodemus* sp.1, *Apodemus* sp.2, *Spermophilus nogaici* Topachavsky, *Myomimus* sp., *Soricidae* gen., *Desmana* sp., *Lepus* sp., *Ochotona* ex gr. *pusilla* (Pallas).

Данные по геологии и фауне разреза Крыжановка позволяют относить всю лиманно-дельтовую часть разреза к позднему плиоцену в интервале 2,6–1,95 млн лет. Это подтверждается уверенной корреляцией низов разреза с первой половиной эпохи обратной полярности Матуяма (Семененко, Певзнер, 1979; Певзнер, 1989), присутствием позднекуяльницких моллюсков (Семененко, 1987).

Заключение о возрасте двух нижних костеносных горизонтов местонахождения сделать затруднительно из-за значительного переотложения остатков. Стратиграфический диапазон этой фауны отвечает середине раннего – началу позднего виллания, зонам MN16b – первой половине MN17.

Фауна костеносного горизонта Крыжановка 3 принадлежит второй половине виллания, среднему виллафранку и зоне MN17. Фауна Крыжановки 4, судя по присутствию некорнезубых полевок, отвечает началу бихария, началу верхнего виллафранка и нижней части зоны MQ1.

Архаичность некорнезубых полевок из верхнего горизонта (Крыжановки 4) позволяет относить верхнюю часть лиманно-дельтовых отложений (слои 11–13) к доолдуйской части эпохи Матуяма и считать, что она также принадлежит куюльницкому региоярсу (Pevzner, Tesakov, Vangengeim, 1998).

### Этулия 3

Местонахождение расположено у южной окраины с. Этулия к востоку от оз. Кагул (Молдова).

Разрез изучался Н.А. Константиновой (1965, 1967), коллективом авторов при подготовке полевых экскурсий к международному коллоквиуму по проблеме неоген-четвертичной границы (Путеводитель..., 1972) и к XI Международному конгрессу ИНКВА (Путеводитель..., 1982), а также К.И. Шушпановым (1985) и др. Местонахождение обозначено как Этулия 3, чтобы различать его от двух нижележащих костеносных горизонтов раннего плиоцена, описанных К.И. Шушпановым (1985).

Сокращенное описание разреза дается по Путеводителям (1972, 1982) (рис. 2.9).

В глубоких оврагах у с. Этулия обнажаются (снизу вверх):

	Мощность, м
1. Глины и алевриты черные, серые, зеленоватые. Размыв .....	5 (видимая)
2. Толща переслаивающихся серых разнородных песков, гравелитов, зеленовато-серых глин с остатками позвоночных "молдавского руссильона" .....	около 30
3. Ископаемая почва красно-бурая с большим количеством известковых конкреций. Размыв .....	1,5

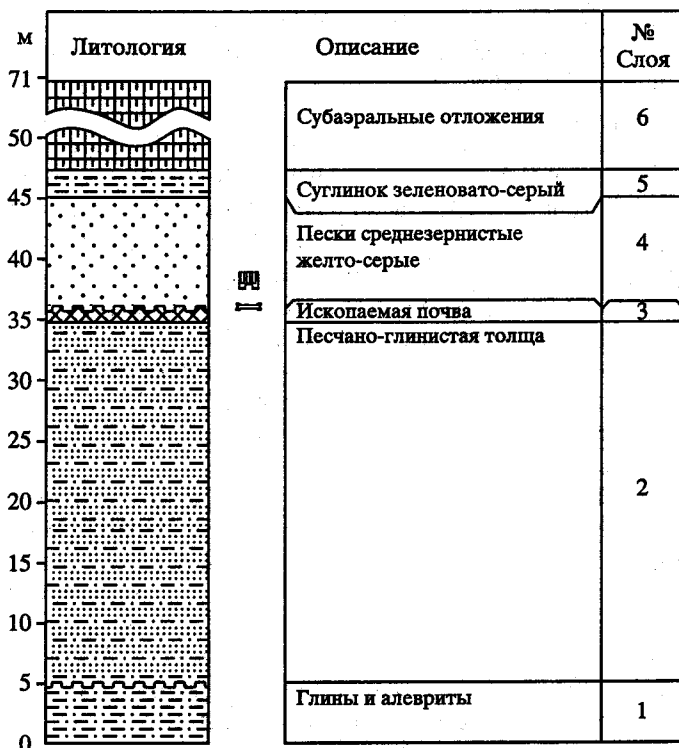


Рис. 2.9. Разрез Этулия 3  
Условные обозначения см. рис. 2.3

Мощность, м

4. Песок желтый мелко- и среднезернистый, преимущественно диагонально-слоистый с остатками млекопитающих: *Anancus argemensis* Cr. et Job., *Archidiskodon cf. meridionalis* (Nesti) и др. Многочисленно определены остатки мелких млекопитающих: *Borsodia praeungarica cotlovinensis* (Topachevsky et Scorik), *Miomys reidi* Hinton, *\*?Dolomys milleri* Nehr., *\*?Pliomys ucrainicus* Topachevsky et Scorik, *Pitymimomys ex gr. stenokorys* (Rabeder), *Nannospalax odessanus* Topachevsky ..... 8,2
5. Суглинок зеленовато-серый ..... 2
6. Толща субаэральные отложений, представленных чередованием лессовидных суглинков и 13 горизонтов ископаемых почв ..... 24

Слои 1–3 представляют собой отложения аллювиальной равнины раннеплиоценового возраста. Слои 4 и 5 – позднеплиоценовый аллювий IX террасы р. Прут. Мелкие млекопитающие относятся к хапровскому фаунистическому комплексу и позволяют датировать вмещающие отложения поздним плиоценом и поздним виланием (зона MN17).

### Ливенцовка

Местонахождение находится в песчано-гравийном карьере на западной окраине г. Ростов-на-Дону (Ростовская обл., РФ). В настоящее время карьер рекультивирован. Имеются лишь временные выработки, вскрывающие верхнюю часть толщи хапровских песков.



Рис. 2.10. Разрез Ливенцовка (по Александровой, 1976)

I-V костеносные горизонты

Условные обозначения см. рис. 2.3

Изучению отложений, вскрытых в Ливенцовском карьере, посвящены работы многочисленных исследователей (Москвитин, 1959; Родзянко, 1964; Байгушева, 1964; Лебедева, 1965; Александрова, 1968, 1976; Васильев, 1969; Разрез новейших отложений..., 1976 и др.). Такой интерес к отложениям, известным под названием хапровских слоев, был обусловлен тем, что в них встречались многочисленные остатки млекопитающих. Ливенцовский карьер был признан парастратотипом хапровского фаунистического комплекса, выделенного В.И. Громовым (1939).

Хапровские слои являются аллювием 30–40-метровой террасы Дона. Они перекрыты “скифскими” глинами и покровными отложениями.

В разрезе Ливенцовского карьера большинство исследователей выделяет две пачки аллювиальных отложений. Нижняя из них, мощностью 7–9 м, представлена преимущественно крупнозернистыми косослоистыми песками с базальным галечником в основании. Верхняя пачка, мощностью до 13 м, сложена в основном мелкозернистыми горизонтальнослоистыми и реже косослоистыми песками, отделенными от нижней пачки маломощным (0,2 м), но довольно выдержанным гравийно-галечным горизонтом. Однако авторы, изучавшие эти отложения, считают, что весь разрез представляет одну аллювиальную свиту (Васильев, 1969; Разрез новейших отложений..., 1976; Родзянко – в Стратиграфия СССР..., 1986).



С нижней частью аллювия (нижние 7–8 м), содержащей грубообломочный материал, связаны многочисленные остатки крупных млекопитающих: *Canis ex gr. etruscus-arnensis*, *Pliocrocuta perrieri* (Cr. et Job.), *Homotherium crenatidens* (Fabrini), *Lynx issiodorensis* (Cr. et Job.), *Anancus alexeevae* Baigusheva (= *A. arvernensis* (Cr. et Job.)), *Archidiskodon gromovi* Garutt et Alexeeva, *Equus livenzovens* Baigusheva, *Stephanorhinus cf. etruscus* (Falc.), *Elasmotherium cf. caucasicum* Borissiak, *Eucladoceros cf. dicranus* (Nesti), *Arvernoceros* sp., *Paleotragus* (Yuorlovia) *priasovicus* Godina et Baigusheva, *Paracamelus alutensis* Stefanescu, *P. gigas* Schlosser, \**Hipparion* sp. (Байгушева, 1964, 1971; Габуния, 1959; Сотникова и др., 1998).

Остатки мелких млекопитающих встречаются по всему разрезу аллювия. Их собирали И.М. Громов, А.И. Шевченко, Л.П. Александрова, В.А. Топачевский, А.А. Круковер, В.В. Титов.

Ниже приводится описание разреза по Л.П. Александровой (1976, с. 7–9). Под покровной толщей и “скифскими глинами” общей мощностью 4–5 м (слои 1–8) сверху вниз обнажаются (рис. 2.10):

Мощность, м

- |   |         |
|---|---------|
| 9. Глина бурая с оливковым оттенком, плотная, неслоистая, карбонатная (по-гребенная почва?). Книзу постепенно появляются тонкие прослойки алевролита и тонкозернистого песка, и глина без перерыва сменяется песком, серым тонкозернистым, с тонкими прослоями серой глины и белого песка; слоистость тонкая линзовидная, граница с нижележащим слоем четкая, волнистая .....   | 3,5     |
| 10. Серия косослоистых, срезающих друг друга пачек песка светло-серого, тонко- и среднезернистого; в нижних частях каждой пачки песок грубозернистый, с гравием, часто присутствуют обохренные слойки. Иногда наблюдается смятия слойков, которые образуют концентрические овальные окружности на вертикальной стенке. В основании собраны остатки мелких млекопитающих (костеносный горизонт 1). Граница с нижележащим слоем четкая .....                                  | 2,0–3,0 |
| 11. Серия косослоистых, срезающих друг друга крупных пачек песка светло-серого, желтоватого и охристого, в нижней части с прослоями плотной серой глины; в восточной части карьера вместе с гравием в основании косых пачек залегают окатыши глины. (В слое собраны остатки мелких млекопитающих – костеносный горизонт 2). Граница с нижележащим слоем 12 в западной части карьера постепенная; в восточной, где преобладают косые серии слойков, – четкая, неровная ..... | 2,0–6,0 |
| 12. Чередование прослоев песка, горизонтальнослоистого светло-серого, хорошо отмытого, и серой глины. В верхних 0,5 м слоя наблюдаются нарушения слоистости, подобные описанным в слое 10. В основании слоя были собраны остатки мелких млекопитающих (костеносный горизонт 3). На границе с нижележащим слоем наблюдаются следы размыва в виде прослоя грубозернистого песка с гравием и галькой (мощность 0,2–0,4 м) .....  | 5,0–6,0 |
| 13. Песок белый, кварцевый, хорошо отмытый, косослоистый; слоистость подчеркивается грубозернистыми или мелкогалечными слойками. Из средней части этого слоя собраны остатки мелких млекопитающих (костеносный горизонт 4). На контакте со слоем 14 – прослой брекчии известняка (мощность 0–0,2 м) .....   | 2,0–3,0 |
| 14. Песок желтый и охристый, мелко- и среднезернистый. В верхней части слоистость косая, особенно хорошо выраженная в западной части карьера. Здесь же наблюдаются нарушения слоистости, подобные описанным в слоях 10 и 12. Из верхней части горизонта собраны остатки мелких млекопитающих – (костеносный горизонт 5) .....   | 2,0–3,0 |
| 15. Известняки .....  | 4,0     |

В базальном горизонте Ливенцовского карьера материал был собран И.М. Грозовым. В этой коллекции присутствуют *Allactaga* sp., *Nannospalax* sp., *Mimomys hintoni livenzovicus Alexandrova*, ?\**M. polonicus* Kow., *Borsodia praehungarica praehungarica* (Schevtschenko), *Dolomys milleri* Nehr., *Pliomys ucrainicus Topachevsky et Scorik*. Этот сбор условно обозначается как Ливенцовка G.

Л.П. Александрова (1976) охарактеризовала остатками мелких млекопитающих 5 уровней ливенцовского разреза, причем сборы из верхней части слоя 14 она объединила при анализе со сборами И.М. Громова. Фауна была ревизована автором настоящей работы.

Ливенцовка 5: *Mimomys* ex gr. *polonicus-pliocaenicus*, *Mimomys hintoni* Fejfar, \**Pitymimomys* ex gr. *altenburgensis-baschkiricus*, *Borsodia praehungarica* (Schevtschenko), *Borsodia* sp., *Dolomys milleri* Nehr., *Pliomys ucrainicus Topachevsky et Scorik*, \**Promimomys* sp., *Clethrionomys kretzoi* (Kow.). Этот сбор характеризуется смешением фаунистических элементов раннего и позднего вилления.

В 80-х годах из нижних 5 м разреза хапровских песков А.А. Круковером была собрана несколько более прогрессивная ассоциация. Здесь мною определены: *Borsodia praehungarica cotlovinensis* (Topachevsky et Scorik), *Mimomys reidi* Hinton, *Mimomys* ex gr. *tornensis Jánossy et van der Meulen*, *Mimomys praepliocaenicus* Rabeder, *Clethrionomys kretzoi* (Kow.), \**Promimomys* sp. В дальнейшем этот уровень и фаунистическая ассоциация обозначаются как Ливенцовка X.

Ливенцовка 4: *Borsodia newtoni* (F. Major), *Borsodia arankoides* (Alexandrova), *Mimomys reidi* Hinton, *Mimomys* ex gr. *tornensis Jánossy et van der Meulen*, *Pitymimomys pitymuyoides* (Jánossy et van der Meulen), *Mimomys* cf. *pliocaenicus* F. Major, *Clethrionomys kretzoi* (Kow.), *Ellobius* ex gr. *kujalnikensis Topachevsky*.

Ливенцовка 3: *Borsodia newtoni* (F. Major), *Borsodia arankoides* (Alexandrova), *Mimomys* cf. *pliocaenicus* F. Major, *Mimomys reidi* Hinton, *Clethrionomys kretzoi* (Kow.).

Ливенцовка 1–2: *Borsodia newtoni* (F. Major), *Borsodia arankoides* (Alexandrova), *Mimomys reidi* Hinton, *Clethrionomys kretzoi* (Kow.).

Верхняя часть разреза (соответствующая уровням Ливенцовки 3–1) охарактеризована также сборами А.К. Агаджаняна (Разрез новейших отложений..., 1976). По его определениям здесь кроме полевок, в частности, присутствуют *Sicista* sp., *Spermophilus* sp., *Spalax* sp., *Dipodidae* gen. Остатки трехпалых тушканчиков из этой части разреза по сборам В.В. Титова были отнесены к *Plioscorpia novorossica* (Tesakov, 2001).

А.И. Шевченко (1965) приводит список форм, близкий к ассоциации Ливенцовки I. Однако собранный ею материал из "верхней части хапровских песков" с некорнезубыми формами *Allophaiomys pliocaenicus* и *Lagurodon agankae*, по-видимому, не относится собственно к хапровской толще, а связан с более молодым вложением (Родзянко, 1977, Стратиграфия..., 1986).

Наиболее молодые элементы фауны большинства сборов из низов разреза позволяют датировать этот фаунистический этап поздним виллением, средним виллафранком, зоной MN17. Здесь также присутствует переотложенный материал, по крайней мере, из двух более древних плиоценовых уровней: *Promimomys* sp. из нижнего плиоцена и доломисно-плиомисно-ми-

момисная ассоциация (Ливенцовка G) среднего плиоцена. Впрочем, возможно, также, что в каких-то частях ливенцовского карьера фауна среднего плиоцена была найдена в коренном залегании.

Ассоциация грызунов из верхних горизонтов (Ливенцовка 3-1) по степени эволюционного развития полевок может быть отнесена к позднему вилланию, верхнему виллафранку, концу зоны MN17 и началу псекупского комплекса.

### Псекупс

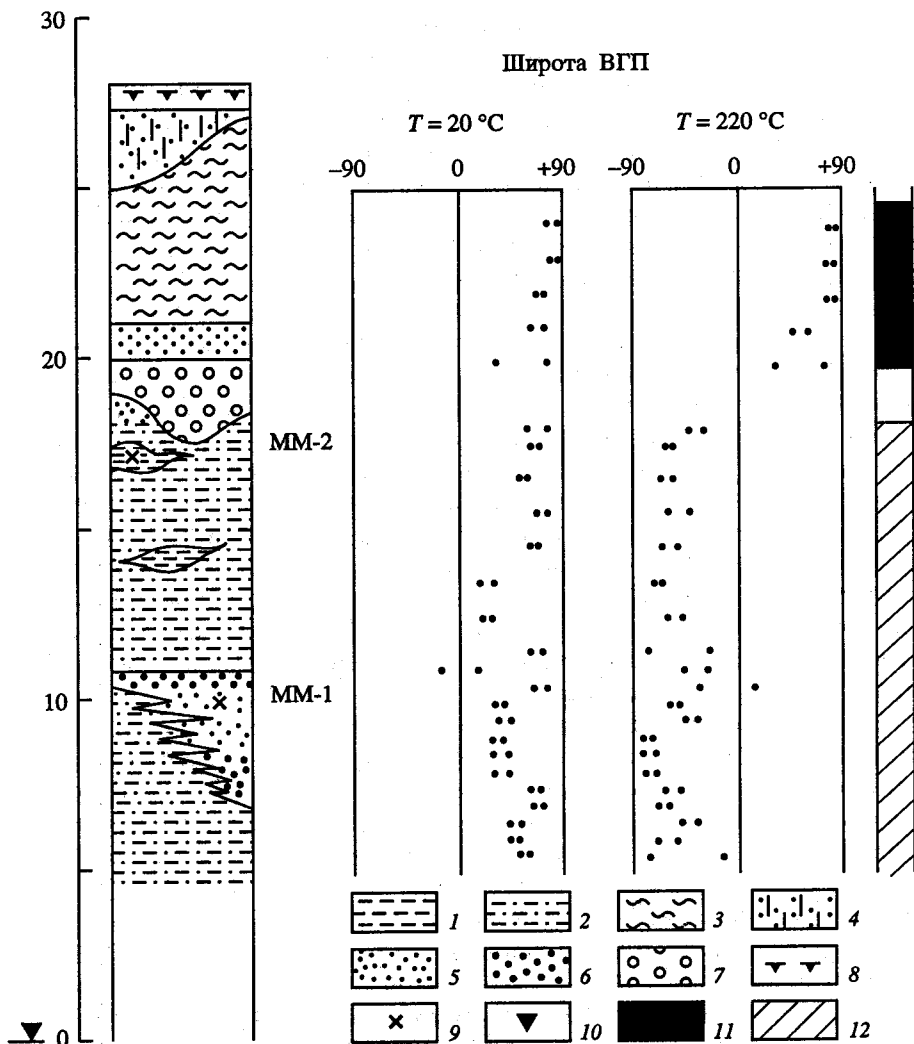
Местонахождение расположено на левом берегу р. Псекупс у станицы Саратовской (Краснодарский край, РФ).

Впервые остатки млекопитающих с реки Псекупс были описаны В.И. Громовым в 1939 году из отложений, обнажающихся на левом берегу реки близ станицы Бакинской (Громов, 1948). Палеонтологический материал, послуживший В.И. Громову основанием для выделения псекупского комплекса млекопитающих с руководящей формой *Archidiskodon meridionalis* (Nesti), был собран из нижней части разреза. В дальнейшем исследователи изучали эти отложения в обнажениях по левому берегу реки Псекупс между станицами Саратовская и Бакинская (Лебедева, 1963 1978; Алексеева, 1977а,б; Александрова, 1977; Вангенгейм и др., 1990 и др.). Все исследователи отмечали принципиально трехчленное строение псекупского разреза: нижние галечники и синие глины, средняя песчано-гравийная часть и, наконец, верхние галечники.

Остатки мелких млекопитающих из псекупского разреза у станицы Саратовской впервые изучены Л.П. Александровой (1977). Они происходят из нижней части средней песчано-гравийной толщи и принадлежат *Pliomys kretzoi* Kow., *Villanyia petenyii* (Meh.), *V. fejevaryi* (Korm.), *Cseria cf. gracilis jachimovicii* Suchov, *C. sp.*, *Ellobius cf. tarchancutensis* Topachevsky. Л.П. Александрова выделила эту фауну в особую саратовскую фаунистическую группировку как наиболее древнюю из переходных между хапровским и таманским фаунистическими комплексами. По нашим определениям здесь присутствуют: *Clethrionomys kretzoi* (Kow.), *Pitymimomys pitymyoides* (Jánossy et van der Meulen), *Borsodia ex gr. newtoni-arankoides*, *Ellobius ex gr. kujalnikensis* Topachevsky.

Нами разрезы по р. Псекупс изучались в 1987–1989 гг. В 25–30-метровом обрыве на протяжении 1,5 км от северной окраины станицы Саратовской обнажаются (снизу вверх, рис. 2.11):

- |   | Мощность, м         |
|---|---------------------|
| 1. Песчанистые глины темно-серые, местами голубоватые и зеленоватые, с отдельными гравийными зёрнами и прослоями гравия. Кверху становятся более песчанистыми. Нижние 5 метров разреза закрыты осыпью .....   | 7,5–10<br>(видимая) |
| 2. Переслаивание коричнево-серых и желтоватых крупнозернистых песков, глинистых песков, супесей, суглинков с линзами голубоватых глин, гравия. Из линзы голубоватых глинистых песков в верхах толщи в 1–2 м ниже ее кровли собраны остатки мелких млекопитающих и пресноводных моллюсков. В нижней части толщи выделяется невыдержанный слой темно-серого ожелезненного гравийника и мелкой гальки с прослоями косослоистых грубозернистых песков. Мощность этого слоя меняется от 0,5 до 3,5–4 м. Кон- |                     |



**Рис. 2.11.** Геологическое строение и палеомагнитная характеристика разреза на р. Псекуп (по Вангенгейм и др., 1990)

1 – глина, 2 – песчаная глина, 3 – суглинки, 4 – пылеватые пески, 5 – пески; 6 – гравий, 7 – галечник, 8 – современная почва, 9 – местонахождения мелких млекопитающих (ММ-1 – сборы Л.П. Александровой, ММ-2 – сборы авторов), 10 – урез реки, 11 – прямая намагниченность, 12 – обратная намагниченность

Мощность, м

такт с нижележащими отложениями местами резкий и неровный, а местами видно фациальное замещение по латерали глин толщи 1 песчаными осадками самой нижней части толщи 2 ..... 8,5–12

3. Галечник, состоящий из галек средней окатанности различного диаметра (до 10–15 см) ..... 1–3

Непосредственно у северной окраины станицы Саратовской на галечниках залегает толща песков светло-серых мелкозернистых и коричневатых суглинков с карбонатными конкрециями мощностью 5–8 м.

Выше залегает современная почва (0,5–1 м).

В нижней и средней толщах в обнажениях станицы Саратовской Н.А. Лебедева (1963, 1978) нашла многочисленные раковины моллюсков: на высоте 0,5 над руслом – *Unio tamanensis* Ebers.; на высоте 4–5,5 м – *Unio tamanensis* Ebers., *U. subcrassus* Popov., *U. kujalnicensis* Mang., *U. cf. kujalnicensis*, *Anadonta aff.transcaucasica* Als., *Melanopsis esperoides* Sabba, *Lithoglyphus neu-majri* Sabba, *Valvata sibirica* Neum., *Hydrobia cf.syrmica* Neum., *Corbicula aff.jassinensis* Job., *Sphaerium* sp., *Viviparus* sp. На высоте 12–15 м (средняя толща) найдены *Fagotia* типа *esperi*, *Lithoglyphus naticoides* Pfeiffer, *L.cf.pyramidatus* Mollen., *Pupilla muscorum* L., *Lymnaea* sp. (*cf. truncatula*).

Из костеносной линзы средней толщи нами собраны остатки пресноводных моллюсков *Vallonia* sp., *Limax* sp., *Anisus* sp. (*cf.leucosoma*), *Lithoglyphus* spp. (4–5 вида), *Theodoxus* sp., *Melanopsis* sp. (2 вида), *Fagotia* sp., *Borysthenia* sp., *Gabiella* sp., *Bythynia* sp., *Hydrobia* sp., *Pisidium* sp., *Corbicula* sp., *Unio* sp. По заключению Е.К. Иосифовой эта ассоциация содержит в основном вымершие виды. Преобладают остатки водных моллюсков, среди которых доминируют реофилы. Разнообразные *Lithoglyphus* и *Borysthenia* sp. близки к аналогичным формам из кривоборских отложений бассейна Верхнего Дона. Присутствие *Gabiella* и *Corbicula* указывает на более теплые, по сравнению с современными, климатические условия. Редкие наземные моллюски *Vallonia* sp. и *Limax* sp. являются ярко-выраженными мезофилами – обитателями влажных лугов, полей, лесов.

Вместе с раковинами моллюсков были собраны остатки мелких млекопитающих *Mimomys reidi* Hinton, *Mimomys cf. pliocaenicus* F. Major, *Pitymimomys pitymyoides* (Jánossy et van der Meulen), *Borsodia* sp., *Clethrionomys kretzoi* (Kow.), *Allocricetus cf. ehiki* Schaub, *Apodemus* sp., *Nannospalax odessanus* Topachevsky, *Spermophilus* sp., *Leporidae* gen., *Beremendia fissidens* (Peteny), *Petenya hungarica* Kormos, *Lutra* sp. (Вангенгейм и др., 1990; Тесаков, 1994б; Averianov, Tesakov, 1996).

Из прослоев плитчатых алевроитов, латерально замещающих костеносные отложения толщи 2, собраны отпечатки растений: *Salix cf. S. alba* L. (foss.), *Spirea ex gr. S. salicifolia* L. (foss.), *Acer ex gr. campestre* L. По мнению М.А. Ахметьева, данный небольшой набор таксонов может свидетельствовать о лесной долинной растительности, приуроченной к хорошо дренируемым участкам долины, и климатических условиях близких к современным.

Палеомагнитные исследования выявили обратную намагниченность песчано-глинистой части разреза (первая и вторая толщи) и прямую намагниченность верхней толщи разреза. Нижняя часть разреза была отнесена к эпохе Матуяма, а верхняя – к эпохе Брюнес (Вангенгейм и др., 1990).

В.И. Громов считал костеносные отложения левого берега р. Псекупс принадлежащими второй надпойменной террасе. Н.А. Лебедева считала, что вся толща разреза представляет собой единую дельтово-аллювиальную серию пород, связанных фациальными переходами и близкими друг к другу по возрасту (Лебедева, 1977). Другие исследователи пришли к выводу, что две нижние толщи являются цоколем, а верхняя – собственно аллювием 25–30-метровой террасы (Александрова, 1977; Вангенгейм и др., 1990).

В стратиграфической шкале Восточного Паратетиса отложения псекупского разреза помещались разными авторами на различных уровнях в интервале средний акчагыл – нижний апшерон.

По нашему мнению, среднеакчагыльский возраст нижней части разреза с остатками *Archidiskodon meridionalis* (Nesti) был достаточно надежно обоснован Г.И. Поповым (1962), и в последующие годы не было собрано никаких новых данных, противоречащих его точке зрения. Г.И. Попов относил отложения псекупского разреза со скульптурированными раковинами *Unio tamanensis* к таманскому горизонту акчагыла, который соответствует максимуму среднеакчагыльской трансгрессии (Стратиграфия СССР..., 1986). По данным Г.И. Попова, “скульптурированные униониды вымирают в конце среднеакчагыльского времени” (1965. С. 215). В разрезах Каспийского бассейна отложения нижней половины среднего акчагыла намагничены прямо и относятся к эпохе Гаусс, а отложения второй половины среднего и верхнеакчагыльские намагничены обратно и относятся к эпохе Матуяма (Стратиграфия СССР..., 1982). Обратная намагниченность отложений с раковинами *Unio tamanensis* в разрезе Псекупса позволяет относить их ко второй половине среднего акчагыла.

Что касается более высоких горизонтов псекупского разреза, откуда происходит фауна мелких млекопитающих, то Г.И. Попов (1962) допускал их более молодой – верхнеакчагыльский возраст. Такое предположение можно допустить, но никаких прямых данных для его подтверждения в настоящее время нет. Характер взаимоотношений средней и нижней толщ – фациальный переход между ними – не исключает и принадлежности этой части разреза еще к среднему акчагылу.

Как указывалось, обратно намагниченные отложения среднего акчагыла относятся к ранней части эпохи Матуяма. Следовательно, обратно намагниченные отложения псекупского разреза заведомо моложе 2,58 млн лет (граница эпох Гаусс-Матуяма). Они не могут помещаться в самое начало эпохи Матуяма, так как отложения с более древней – хапровской мегафауной также имеют обратную намагниченность и среднеакчагыльский возраст. Акчагыльский возраст обратно намагниченных отложений разреза на Псекупсе (независимо от того, к какому подъярусу – среднему или верхнему – их относить) свидетельствует о том, что эта часть разреза древнее эпохи Олдзуев, т.е. древнее 1,95 млн лет.

Фауна мелких млекопитающих, содержащая продвинутые гипсодонтные виды корнезубых полевок, может быть отнесена к концу виллания, к началу верхнего виллафранка, к концу зоны MN17.

### Георгиевск

Местонахождение расположено в 5 км к СЗ от г. Георгиевска (Ставропольский край, РФ) на правом берегу р. Кумы, против западной окраины с. Подгорное, в так называемом “Новом” карьере (Гарутт, Сафронов, 1965).

Здесь под желто-бурыми суглинками мощностью 1,8–2 м залегают галечники (1,5–2 м) аллювия 45–50-метровой террасы р. Кума. Ниже обнажается песчано-глинистая толща дельтовых отложений бурундукской свиты видимой мощностью 5–6 м. В этом карьере в 6–7 м от поверхности террасы был найден полный скелет *Archidiskodon meridionalis* (Nesti). Из этих же от-

ложений Л.И. Алексеева собрала остатки мелких млекопитающих. Среди них мною определены: *Mimomys cf. reidi* Hinton, *Mimomys cf. pliocaenicus* F. Major, *Borsodia ex gr. newtoni – arankoides*, *Clethrionomys kretzoi* (Kow.).

Отложения бурундукской свиты в этом районе имеют мощность до 60 м. Они подстилаются толщей морских акчагыльских отложений. Возраст бурундукской свиты определялся как ниже-среднеапшеронский (Гарутт, Сафронов, 1965) или как верхний акчагыл – нижний апшерон (Лебедева, 1978).

Фауна мелких млекопитающих относится к концу виллания, концу зоны MN 17 и к началу псекупского фаунистического комплекса В.И. Громова. Следовательно, бурундукская свита имеет доапшеронский возраст.

### Тиздар

Разрез Тиздар располагается в береговом обрыве Азовского моря, в 1,5 км севернее пос. За Родину вблизи горы Тиздар, в 200 м восточнее устья Синей балки (Темрюкский район, Краснодарский край, РФ).

Впервые разрез был описан И.М. Губкиным и М.И. Варенцовым в 1934 г. (Губкин, 1950). Это была первая регистрация куяльницких отложений на южном берегу Азовского моря. В 1987–1990 гг. отложения разреза изучались отрядами Геологического Музея им. Вернадского и Геологического института АН СССР (Вангенгейм и др., 1991).

По нашим наблюдениям, здесь (рис. 2.12) снизу вверх обнажаются:

Мощность, м

- |   |             |
|---|-------------|
| 1. Глины голубовато-серые, песчанистые, слоистые в верхней части с тонкостенными раковинами <i>Dreissena polymorpha</i> (Pall.) .....   | 7 (видимая) |
| 2. Гравий из ожелезненных карбонатных конкреций и песчаников. Встречены многочисленные раковины солоноватоводных и пресноводных моллюсков <i>Dreissena polymorpha</i> (Pall.) (массовая форма), <i>D.theodori</i> Andrus., <i>D.cf.choriensis</i> Tschel., * <i>Limnocardium</i> (Tauricardium) <i>squamulosum</i> (Desh.), * <i>Pontalmyra panticapea gurianthica</i> (Tschel.), * <i>Prosodacna</i> sp., * <i>Pterodacna</i> sp., * <i>Arcicardium cf. arcado</i> (Desh.), <i>Cardiidae</i> indet., массивные <i>Unionidae</i> , <i>Vallensiennius cf. kujalnicus</i> Takt., <i>Viviparus</i> sp., <i>Micromelania</i> sp., <i>Melanopsis</i> sp., <i>Neritina</i> sp., <i>Zagrabica</i> sp. (определения И.Г. Тактакишвили), ? <i>Monodacna cf. subriegeli</i> Sinz., <i>Dreissena theodori kubanica</i> Krest., <i>Theodoxus (=Neritina) punctatolineatus</i> (Sinz.), <i>Unio ex gr. tamanensis</i> (определения В.Н. Семененко). Формы, отмеченные звездочкой, по мнению В.Н. Семененко, переотложены из киммерийских отложений. В слое собраны также остатки мелких млекопитающих (Тиздар 1) ..... | 1           |
| 3. Пески белые, мелкозернистые, слюдистые с раковинами моллюсков <i>Dreissena polymorpha</i> Pall., <i>Neritina</i> sp. ....  | 0,5–1       |
| 4. Глины черные, песчанистые, неслоистые, с крупными карбонатными конкрециями сложной формы .....   | 4           |
| 5. Пески белые, мелко- и среднезернистые, слюдистые, косослоистые. В верхней части слоев в гравийных прослоях встречаются растительный детрит, остатки мелких млекопитающих (Тиздар 2) и раковины моллюсков <i>Dreissena polymorpha</i> Pall., <i>D.theodori</i> Andrus., <i>Viviparus ex gr. sinzovi</i> Pall., <i>Melanopsis esperi</i> Fer., <i>Valvata piscinalis</i> (Müll.), <i>Lithoglyphus naticoides</i> G. Pfeiffer, <i>Unio ex gr. tamanensis</i> Ebers., <i>Cardiidae</i> indet., <i>Pisidium amnicum</i> (Müll.), <i>Theodoxus (=Neritina)</i> sp. (определения В.Н. Семененко). Нижняя часть слоя обнажена плохо .....  | 20          |
| 6. Пески белые, мелкозернистые, слюдистые, алевритистые, неяснослоистые .....   | 10          |
| 7. Глины черные, песчанистые, с горизонтами карбонатных конкреций .....   | 7 (видимая) |

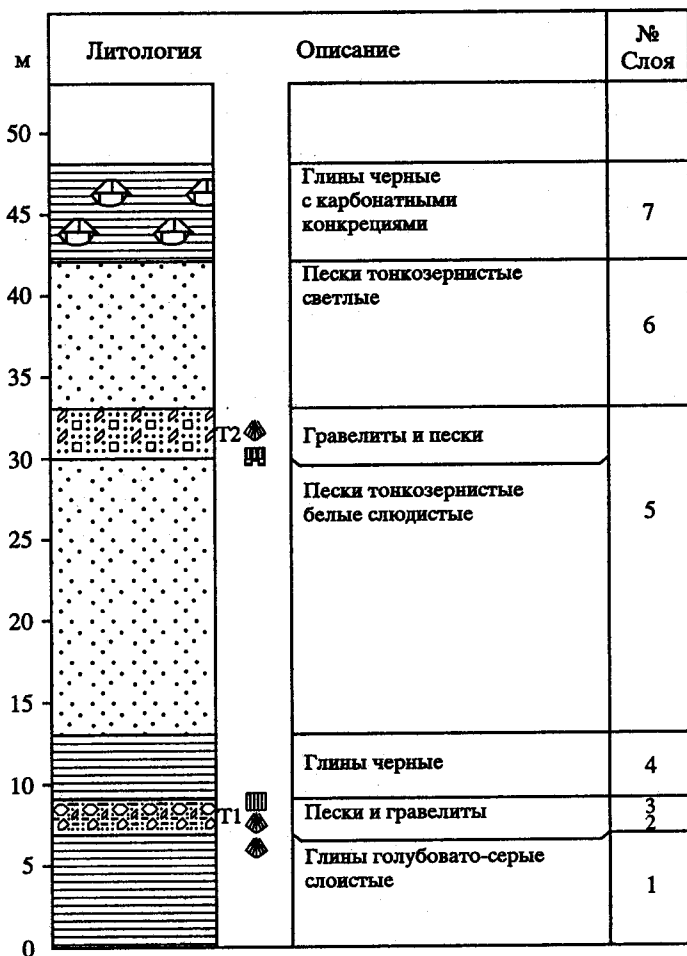


Рис. 2.12. Разрез Тиздар  
Условные обозначения см. рис. 2.3

Вся толща разреза падает на восток, азимут падения  $80^{\circ}$ – $90^{\circ}$ , угол  $30^{\circ}$ – $35^{\circ}$ . Глины, подстилающие и перекрывающие песчаную толщу, имеют обратную намагниченность (Вангенгейм и др., 1991).

Остатки мелких млекопитающих собраны в слоях 2 и 5 разреза.

Тиздар 1 (T1) – *Allophaiomys* cf. *deucalion* Kretzoi, *Pitymimomys pitymyoides* (Jánossy et van der Meulen), *Mimomys reidi* Hinton, *Mimomys* cf. *pliocaenicus* F. Major, *Borsodia newtoni* (F. Major), ?*Lagurini* gen., *Ellobius kujalnikensis* Topachevsky, *Clethrionomys* cf. *kretzoi* (Kow.), *Allocricetus* cf. *ehiki* Schaub, *Allactaga* cf. *ucrainica* Gromov et Schevtschenko, *Plioscirtopoda stepanovi* I. Gromov et Schevtschenko, *Spermophilus* sp., *Leporidae* gen., *Soricidae* gen.;

Тиздар 2 (T2) – *Allophaiomys* cf. *deucalion* Kretzoi, *Prolagurus* (*Lagurodon*) *aranka* Kretzoi, *Prolagurus ternopolitanus* Topachevsky vel *Borsodia newtoni* (F. Major), *Pitymimomys pitymyoides* (Jánossy et van der Meulen), *Mimomys reidi* Hinton, *Mimomys* cf. *pliocaenicus* F. Major, *Ellobius kujalnikensis* Topachevsky,



*Allocricetus cf. ehiki* Schaub, *Allactaga cf. ucrainica* I. Gromov et Schevtschenko, *Plioscirotopoda stepanovi* I. Gromov et Schevtschenko, *Spalax sp.*, *Apodemus sp.*, *Spermophilus sp.*, *Soricidae gen.*, *Desmana sp.*

В 200 м к востоку от описанного обнажения из аллювиальных отложений, врезанных в породы куяльника, собраны остатки грызунов сходного облика: *Allophaiomys cf. deucalion* Kretzoi, *Lagurodon arankaе* Kretzoi, *Mimomys sp.* (крупная и мелкая формы), *Mimomys cf. intermedius* (Newton), *Borsodia sp.*, *Ellobius sp.*, *Spermophilus sp.*, *Allactaga sp.* (Вангенгейм и др., 1991).

По заключению И.Г. Тактакишвили и В.Н. Семеновко описанные отложения по фауне моллюсков датируются второй половиной куяльника. Отложения куяльника в магнитохронологической шкале соответствует эпохе Гаусс (нижний куяльник) и ранней части эпохи Матуяма (верхний куяльник). Верхняя граница куяльницких отложений проходит внутри эпизода Олдувей (Певзнер, 1989). Отсюда следует, что костеносные отложения изученного разреза (верхний куяльник) имеют доолдувейский возраст.

Фауна мелких млекопитающих из местонахождения Тиздар 1 и 2 соответствует самому началу бихария (в понимании автора) и началу зоны MQ1, относится еще к концу плиоцена (Pevzner, Tesakov, Vangengeim, 1998).

## ЭОПЛЕЙСТОЦЕН

### Аккулаево

(демский и давлекановский горизонты)  
(см. Аккулаево в разделе “Средний плиоцен”)

### Ахтанизовская

Местонахождение расположено на Таманском полуострове в 4 км к юго-западу от станции Ахтанизовская (Краснодарский край, РФ). Открыто автором в 1990 г.

Здесь в песчаном карьере обнажаются (снизу вверх, рис. 2.13):

	Мощность, м
1. Толща белых кварцевых мелкозернистых песков (“надрудные” пески куяльника) .....	10 (видимая)
2. Песок серо-желтый разномзернистый слюдистый косослоистый с прослоями гравия, содержащими остатки мелких млекопитающих; на нижележащих песках слоя 1 залегает с размывом .....	3-4
3. Суглинок темно-коричневый тяжелый с многочисленными переотложенными раковинами киммерийских моллюсков .....	5

Из слоя 2 определены: *Allophaiomys cf. pliocaenicus* Kormos, *Prolagurus* (*Lagurodon*) *arankaе* Kretzoi, *Prolagurus* (*Prolagurus*) *pannonicus* (Kormos), *Mimomys pusillus* (Mehely), *Mimomys intermedius* (Newton), *Clethrionomys hintonianus* Kretzoi, \**Borsodia praeungarica* (Schevtschenko), *Allactaga sp.*, *Allocricetus cf. ehiki* Schaub, *Spalax sp.*, *Spermophilus sp.*, *Leporidae gen.*, а также нижнечелюстная ветвь *Rachicocuta brevirostris* (Aumard) (определение М.В. Сотниковой) и шейный позвонок *Elasmotherium sp.* (определение В.И. Жегалло).



Рис. 2.13. Разрез Ахтанизовская  
Условные обозначения см. рис. 2.3



Рис. 2.14. Разрез Цимбал  
Условные обозначения см. рис. 2.3

Фауна мелких млекопитающих позволяет отнести местонахождение к верхнему звену эоплейстоцена, к средней стадии таманского фаунистического комплекса, к раннему галерию, раннему бихарию, зоне MQ1.

### Цимбал (Сенной)

Местонахождение расположено на Таманском полуострове на восточном берегу Таманского залива Черного моря, на северной окраине пос. Сенной, у кургана Цимбал (Темрюкский район, Краснодарский край, РФ).

Местонахождение изучалось Н.К. Верещагиным (1957, 1959). Остатки мелких млекопитающих собирали Л.П. Александрова в 1964 г., И.М. Громов в 1965 г. и автор в 1990 г.

В южной стенке большого песчаного карьера вскрываются (снизу вверх, рис. 2.14):

1. Пески белые кварцевые тонкозернистые (разрабатываются карьером). Это так называемые “надрудные” пески, имеющие кузальницкий возраст. Изредка в них встречаются фрагменты ожелезненной древесины .....	Более 20
2. Галечник сильно ожелезненный, иногда сцементированный, сверху переходящий в желтый среднезернистый косослоистый песок с прослоями галечников и гравелитов .....	5
3. Суглинки лессовидные .....	2–10

В северной стенке карьера галечники и пески слоя 2 выклиниваются и суглинки слоя 3 непосредственно налегают на “надрудные” пески.

Н.К. Верещагин (1957, 1959) приводит следующий список крупных млекопитающих, остатки которых были найдены в основании слоя 2 в конгломератах: *Canis tamanensis* N. Ver., *Panthera* sp., *Castor tamanensis* N. Ver., *Trogotherium cuvieri* Fischer, *Archidiskodon meridionalis* (Nesti) (поздняя форма), *Elasmotherium caucasicum* Boris., *Dicerorhinus cf. etruscus* (Falc.), *Equus cf. süssenbornensis* Wüst, *Sus tamanensis* N. Ver., *Paracamelus kujalnicensis* Khom. и др. Все эти формы характерны для таманского фаунистического комплекса В.И. Громова.

Из описанного местонахождения (сборы И.М. Громова, коллекция ЗИН РАН и автора) мною определены: *Hypolagus* sp., *Spermophilus* sp., *Allophaiomys cf. pliocaenicus* Kormos, *Stenocranius cf. hintoni* (Kretzoi), *Prolagurus (Lagurodon) arankae* Kretzoi, *Mimomys pusillus* (Mehely), *Mimomys intermedius* (Newton), *Clethrionomys hintonianus* Kretzoi, \**Borsodia* sp., \**Dolomys milleri*.

Фауна мелких млекопитающих соответствует верхнему звену эоплейстоцена, поздней стадии таманского фаунистического комплекса, раннему галерью, раннему бихарью и зоне MQ1.

### Хаджибейский лиман (Черевичное)

Местонахождение расположено на восточном берегу Хаджибейского лимана в 1,5 км севернее с. Черевичное (Одесская обл., Украина).

В разрезах по левому берегу лимана между сс. Черевичное и Морозовка обнажается несколько разновозрастных костеносных горизонтов: мэотического (Короткевич, 1988), позднелигоценного, позднеэоплейстоценового и среднелигоценного возраста (Топачевский и др., 1987; Рековец, 1994).

Остатки мелких млекопитающих таманского комплекса впервые в этом районе были собраны Н.А. Константиновой (1965) у с. Морозовка. В районе с. Черевичное аналогичная фауна собиралась группой сотрудников Института зоологии Академии наук Украины под руководством В.А. Топачевского (Топачевский и др., 1987). В работах украинских палеотериологов местонахождение таманских млекопитающих обозначается как Черевичное 1 (Рековец, 1994). Чрезвычайная изменчивость костеносных толщ по простиранию и плохая обнаженность разреза заставили нас использовать для местонахождения название “Хаджибейский лиман”, хотя это, скорее всего, то же самое местонахождение Черевичное 1.

Здесь у уреза лимана обнажаются известняки верхнего сармата, на которых залегает песчано-гравийная толща континентальных аналогов мэотиса мощностью около 10 м.

Выше 5–6 м разреза закрыто оползнем, над которым обнажается пачка пород, представленная чередованием зеленовато-серых песков с раковинами пресноводных моллюсков, песчанистых глин и гравелитов мощностью 4–5 м. Из песчано-гравийной линзы этой пачки нами получены остатки мелких млекопитающих: *Allophaiomys* cf. *pliocenicus* Kormos, *Stenocranius hintoni* (Kretzoi), *Prolagurus posterius* Zazhigin, *Prolagurus* (*Lagurodon*) *arankae* Kretzoi, *Eolagurus argyropuloi* Gromov et Parfenova, *Mimomys pusillus* (Mehely), *Mimomys intermedius* (Newton), *Clethrionomys hintonianus* Kretzoi, *Ellobius* sp., *Allactaga* sp., *Alactagulus* sp., *Cricetus* sp., *Allocricetus* cf. *ehiki* Schaub, *Spalax minor* Topachevsky, *Apodemus* spp., *Spermophilus* sp., *Eutamias* sp., *Leporidae* gen., *Desmana* sp., \**Borsodia steklovi*, \**Pliomys ucrainicus*, \**Mimomys hintoni*, \**Dolomys* sp.

По таксономическому составу и уровню эволюционного развития полевок эта фауна соответствует концу эоплейстоцена, завершающей стадии таманского фаунистического комплекса, раннему галерию, концу раннего бихария и зоне MQ1.

**Fig. 2.1.** Utilized stratigraphic scales

**Fig. 2.2.** Geographic location of the studies localities of small mammals

**Fig. 2.3.** Section Ripa Skortselskaya (after Putevoditel..., 1982)

Captions: 1 – loess-like loam, 2 – cover loam, 3 – clay, 4 – sandy clay, 5 – silt, 6 – sandy silt, 7 – silty sand, 8 – fine-grained sand, 9 – medium and coarsely grained sand, 10 – gravel, 11 – gravel and pebble, 12 – pebble, 13 – sandstone, 14 – limestone, 15 – paleosol, 16 – cross-bedding, 17 – volcanic ash, 18 – unconformity, 19 – coquina, 20 – calcareous concretions (a, b), 21 – indices of fossiliferous beds in multy-layer localities, 22 – remains of megamammal, 23 – remains of micromammals, dominated by rhizodont (a) and rootless (b) voles, 24 – shells of mollusks

**Fig. 2.4.** Section Volna (for captions refer to figure 2.3)

**Fig. 2.5.** Section Shirokino (for captions refer to figure 2.3)

**Fig. 2.6.** Section Kushkuna (Putevoditel..., 1972) (for captions refer to figure 2.3)

**Fig. 2.7.** Section Veselovka (for captions refer to figure 2.3)

**Fig. 2.8.** Section Kryzhanovka (for captions refer to figure 2.3)

**Fig. 2.9.** Section Etulia 3 (for captions refer to figure 2.3)

**Fig. 2.10.** Section Liventsovka (after Alexandrova, 1976) (for captions refer to figure 2.3)

I–V bone-bearing levels

**Fig. 2.11.** Geological structure and paleomagnetic features of the section at Psekups River (after Vangengeim et al., 1990)

1 – clay, 2 – sandy clay, 3 – loams, 4 – fine-grained sand, 5 – sand, 6 – gravel, 7 – pebble, 8 – modern soil, 9 – locations of small mammals (MM-1 – collection of L.P. Alexandrova, MM-2 – collection of the authors), 10 – river level, 11 – normal magnetization, 12 – reverse magnetization

**Fig. 2.12.** Section Tizdar (for captions refer to figure 2.3)

**Fig. 2.13.** Section Akhtanizovskaya (for captions refer to figure 2.3)

**Fig. 2.14.** Section Tsybmal (for captions refer to figure 2.3)

### Глава 3

## БИОСТРАТИГРАФИЯ СРЕДНЕГО ПЛИОЦЕНА–ЭОПЛЕЙСТОЦЕНА ЮГА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ЭВОЛЮЦИОННОГО РАЗВИТИЯ ГРЫЗУНОВ ПОДСЕМЕЙСТВА ПОЛЕВОК (CRICETIDAE, ARVICOLINAE)

### ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ ИЗУЧЕННЫХ ФАУН И МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ

Для выяснения последовательности фаун и местонахождений и для выработки представлений о региональном стратиграфическом подразделении плиоценовых и раннечетвертичных отложений необходимо рассмотреть общие особенности ассоциаций мелких млекопитающих, с учетом стадий эволюционного развития форм полевок. Всего изучено стратиграфическое распространение более 40 таксонов полевок в 29 фаунистических ассоциациях грызунов из 18 основных и нескольких дополнительных местонахождений (рис. 3.1).

Наиболее примитивные ассоциации мелких млекопитающих представлены в материалах из верхнелевантинских отложений низовьев левобережья Дуная – местонахождения Рипа Скорцельская и Долинское. Их объединяет присутствие очень брахиодонтных полевок родов *Mimomys*, *Dolomys*, *Pliomys*. Фауна Рипы Скорцельской по эволюционной продвинутости *Pliomys* несколько превосходит фауну Долинского. В Долинском встречены остатки брахиодонтного мелкого мимомиса – *Mimomys* sp. (НН-индекс менее 1,5), в Рипе Скорцельской появляется уже настоящий примитивный *Mimomys hintoni* Fejfar. Линия крупных мимомисов представлена в местонахождении Рипа Скорцельская формой, близкой по эволюционному уровню к типовой *M. hajnackensis*, но отличается по строению МЗ, среди которых преобладает сложный морфотип без заднего островка эмали. Фауна Рипы Скорцельской содержит также вид *Pitymimomys inceptor* Tesakov, более примитивный, чем известные виды этой линии, а также первые и наиболее примитивные в изученной последовательности *Borsodia* cf. *steklovi* Zazhigin.

Следующая группа фаун – Волна, Широкино – отличается присутствием *Mimomys hajnackensis* Fejfar, более гипсодонтной по сравнению с формой из Рипы Скорцельской. *M. hajnackensis* из Широкино несколько гипсодонтнее формы из Волны. В Широкино присутствует *Mimomys hintoni* Fejfar, близкая к типовой форме и более прогрессивная в сравнении с мелкими мимомисами Долинского и Рипы Скорцельской, а также *Borsodia novoasovica* Top. et Scotik, с НН-индексом от 1 до 2<sup>1</sup>.

Далее в рассматриваемой последовательности можно поместить фауны Кушкуну, Симбугина и нижнего горизонта Аккулаева. Их объединяет присутствие крупной *Mimomys polonicus*. Форма из Кушкуну, видимо, несколь-

<sup>1</sup> Здесь и далее в этом разделе приводятся крайние значения НН-индекса.

Таксоны	Хаджибейский лиман	Цимбал	Ахтанизовская	Несмеяновка	Аккулаево в.г.	Тиздар 2	Тиздар 1	Крыжановка 4	Ливенцовка 1	Ливенцовка 3	Георгиевск	Псекупс	Ливенцовка 4	Домашкины Вершины	Крыжановка 3	Этулия 3	Ливенцовка X	Сабля	Крыжановка 2	Ливенцовка G	Крыжановка 1	Веселовка	Аккулаево	Симбугино	Кушкуна	Широкино	Волна	Рипа Скорцельская	Долинское
<i>Stenostranius hintoni</i>																													
<i>Eolagurus argyropuloi</i>																													
<i>Prolagurus posterus</i>																													
<i>Prolagurus pannonicus</i>																													
<i>Clethrionomys hintoni</i>																													
<i>Eliobius sp.</i>																													
<i>Allophaiomys plicicaenicus</i>																													
<i>Prolagurus ternopolitanus</i>																													
<i>Mimomys intermedius</i>																													
<i>Mimomys pusillus</i>																													
<i>Lagurodon arankae</i>																													
<i>Lagurini gen. ?</i>																													
<i>Allophaiomys cf. deucalion</i>																													
<i>Eliobius kujalnikensis</i>																													
<i>Pitymimomys pitymyoides</i>																													
<i>Borsodia newtoni</i>																													
<i>Borsodia arankoides</i>																													
<i>Mimomys cf. plicicaenicus</i>																													
<i>Clethrionomys kretzoi</i>																													
<i>Mimomys reidi</i>																													
<i>Borsodia praehungarica coloviniensis</i>																													
<i>Mimomys sp.nov.</i>																													
<i>Mimomys tornensis</i>																													
<i>Pitymimomys stenokorys</i>																													
<i>Mimomys praeplicicaenicus</i>																													
<i>Mimomys hintoni Ivenzovicus</i>																													
<i>Borsodia praehungarica praehungarica</i>																													
<i>Pitymimomys basilkiricus</i>																													
<i>Stachomys sp.</i>																													
<i>Phocaenomys mimomiformis</i>																													
<i>Villanyia veterior</i>																													
<i>Mimomys polonicus</i>																													
<i>Dolomys milleri</i>																													
<i>Phomys ukrainus</i>																													
<i>Dolomys nehringi</i>																													
<i>Pitymimomys inceptor</i>																													
<i>Mimomys hintoni hintoni</i>																													
<i>Borsodia novosavica</i>																													
<i>Borsodia steklovi</i>																													
<i>Mimomys hajnackensis</i>																													
<i>Ungaromys sp.</i>																													
<i>Mimomys sp. (мелк.)</i>																													

Рис. 3.1. Таксономический состав фауны полевков в изученных местонахождениях

ко менее продвинута по сравнению с симбугинской и близка к типовой форме из Рембелиц Крулевских 1. В приуральских фаунах представлена также *Borsodia novoasovica* с НН-индексом от 1,5 до 2,5. Характерны *Mimomys hintoni* Feifar и *Pitymimomys baschkiricus* (Suchov). При этом фауна Симбугина несколько менее продвинута, чем фауна Аккулаева по эволюционному уровню *Mimomys hintoni* (табл. 3.1).

Следующая группа фаун характеризуется дальнейшим возрастанием гипсодонтии фоновых видов полевок. Сюда можно отнести фауны местонахождений Веселовка, Сабля и Крыжановка 2. Здесь присутствует *Borsodia praehungarica praehungarica* (Schevtschenko) и *Mimomys hintoni livenzovicus* Alexandrova с НН-индексами от 2,5 до 3,5.

В местонахождении Сабля впервые появляется *Clethrionomys*. Крупный мимомис из этого местонахождения представлен *M. praepliocaenicus* Rabeder. Отмечены также остатки *Pitymimomys ex gr. stenokorys* (Rabeder), более продвинутые, чем *P. baschkiricus* (Suchov) предшествующей ассоциации.

Наиболее молодое местонахождение этой группы, видимо, Крыжановка 2, судя по стадии гипсодонтии *Borsodia* и мелких мимомисов.

Борзодии и мелкие мимомисы несколько менее развитые по эволюционному уровню, чем формы из Веселовки, присутствуют также в нижних костеносных слоях разрезов Крыжановки (Кр 1) и Ливенцовки (Лв G). Эти формы, возможно, переотложены из более древних отложений. Обратная намагниченность нижних костеносных горизонтов Крыжановки и Ливенцовки, сопоставляемых с началом эпохи Матуяма (Певзнер, 1989; Тесаков, 1993) является дополнительным свидетельством в пользу переотложенности костного материала, поскольку несколько более гипсодонтные формы из разреза Веселовка заключены в прямонамагнитных отложениях (эпоха Гаусс).

Еще более молодой этап выделяется по фаунам Этулии 3, Крыжановки 3 и Ливенцовки X. Фауны этого уровня отличаются присутствием продвинутых *Borsodia praehungarica cotloviniensis* (Top. et Scorik) с НН-индексом от 3,0 до 4,5 и появлением вида *Mimomys reidi* Hinton с НН-индексом от 3,0 до 4,0. Крупные мимомисы представлены здесь типичными *M. praepliocaenicus* Rabeder с НН-индексом 4,0–4,8. Обычным элементом становятся лесные полевки *Clethrionomys kretzoi* (Kow.).

Следующая группа фаун известна из местонахождений Ливенцовка 4, Псекупс, Георгиевск, Ливенцовка 1–3. Возрастание гипсодонтии мимомисных полевок приводит на этом этапе к появлению очень гипсодонтных *Borsodia ex gr. newtoni – arankoides* со значениями НН-индекса от 4,0 до 4,7. Все эти фауны близки друг к другу также по степени развития мелких мимомисов группы *reidi* (НН-индекс – от 4,0 до 5,0) и лесных полевок *Clethrionomys kretzoi* с НН-индексом 2,5–3,5. Наименее продвинута в этой группе ассоциация Ливенцовки 4, затем идут остальные фауны. В Ливенцовке 4 и Псекупсе присутствует наиболее поздняя форма в линии *Pitymimomys – P. pitymyoides*.

Следующий четкий этап маркируется появлением некорнезубых полевок *Allophaiomys cf. deucalion* Kretzoi в недрах мимисно-борзодиевой ассоциации, еще сходной с отмеченной для предыдущего этапа. Он представлен фаунами местонахождений Тиздар 1 и Крыжановка 4.

Таблица 3.1. Степень гипсодонтности (НН-индекс, средние величины) корнезубых полевок из опорных местонахождений среднего плиоцена—эоплейстоцена

Местонахождения	<i>Borsodia</i>	n	<i>Mimomys huntani - pusillus</i>	n	<i>Mimomys hajrackensis - ploscaenicus</i>	n	<i>Pitymimomys</i>	n
Шерфельд					6,80±0,13	8		
Кадзелья					5,81±0,13	10		
Тялигул	5,55±0,2	7	4,63±0,15	9				
Крыжановка 4	4,72±0,18	5	4,65±0,12	9				
Псекупс			4,44±0,04	5			5,34±0,14	4
Ливенцовка I	4,62±0,05	17	4,62±0,21	4				
Ливенцовка III	4,84±0,03	9	4,36±0,14	5				
Ливенцовка IV	4,11±0,11	13	4,05±0,12	7				
Штранцендорф I							4,1±0,21	3
Жевахова Гора, сл.11	3,62±0,05	40						
Крыжановка 3	3,60±0,13	12	3,41±0,14	4	4,25±0,07	3		
Этулья 3	3,54±0,13	9	3,23±0,11	10				
Ливенцовка X	3,52±0,21	5						
Штранцендорф F							3,93±0,18	3
Крыжановка 2	3,23±0,10	4						
Штранцендорф D							3,42±0,18	4
Веселовка	3,07±0,10	14	2,95±0,11	15				
Крыжановка 1	2,63±0,09	4						
Аккуласво в.г.	2,01±0,06	21	2,3±0,04	30			3,23±0,12	22
Сямбутияно	1,75	1	2,11±0,06	22			3,02±0,08	19
Рембеллицы Крулевски 1					3,21±0,06	21		
Кушкуня					3,06±0,08	10		
Дойч Альтенбург 21					3,05±0,06	7		
Хамбах							2,68±0,06	8
Рембеллицы Крулевски 2					2,4	3		
Широкино	1,71±0,07	13			2,5±0,05	17		
Рипа Скорцельская					2,24±0,18	4		
Хайначка					1,88±0,14	6	1,58±0,06	3
					1,67±0,64	3		



Появление некорнезубых лагурин *Lagurodon arankaе* и их сосуществование с *Allophaiomys cf. deucalion* отмечает новый фаунистический этап, представленный фауной Тиздара 2.

Последовательность более молодых фаун и местонахождений хорошо контролируется сменяющимися друг друга во времени стадиями развития в эволюционных линиях родов *Prolagurus* и *Allophaiomys-Stenocranium*. Выделяются три группы местонахождений (от древних к более молодым): ассоциация *Allophaiomys plioсаenicus* – *Prolagurus ternopolitanus* (Аккулаево, верхние горизонты), *Allophaiomys plioсаenicus* – *Prolagurus pannonicus* (Ахтанизовская, Несмеяновка), *Stenocranium ex.gr.hintoni* – *Prolagurus pannonicus* (Цимбал, Хаджибейский лиман).

### ЗОНАЛЬНЫЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ СРЕДНЕГО ПЛИОЦЕНА-ЭОПЛЕЙСТОЦЕНА

Начиная с классических работ В.И. Громова (1939, 1948) в отечественную практику биостратиграфии позднекайнозойских континентальных отложений вошло понятие фаунистического комплекса млекопитающих. За последние полвека были предложены многочисленные модификации схемы В.И. Громова и оригинальные схемы фаунистических комплексов, как по крупным, так и по мелким млекопитающим (Шевченко, 1965; Адаменко, Зажигин, 1965; И.М. Громов, 1966; Алексева, 1977а, Вангенгейм, 1977; Зажигин, 1980; Топачевский и др., 1987; и др.). Анализ методических основ, противоречий и корреляций этих построений заслуживает отдельной работы.

Рассматриваемый период геологической истории Восточной Европы от примерно 3,6 млн лет до 0,8 млн лет назад достаточно подробно охарактеризован фаунами мелких млекопитающих. За более чем 30 лет изучения региона накоплен огромный фактический материал, опубликованы несколько монографических работ по морфологии и систематике, сделаны важные обобщения по истории развития фаун мелких млекопитающих. Опубликовано несколько работ, в которых предприняты попытки создания биоэвOLUTIONАЛЬНОГО расчленения последовательности фаун и вмещающих их отложений и их корреляции с международными схемами и отложениями других регионов (Александрова, 1989; Маркова, 1999; Топачевский и др., 1987, 1998; Топачевский, Несин, 1989; Tesakov, 1993b).

Для плейстоценового этапа геологической истории Восточной Европы ранее (Вангенгейм, Певзнер, Тесаков, 1998, 2001; Pevzner et al., 2001) были выделены зоны распространения и совместного распространения видов полевок нескольких филетических линий. В настоящей работе предпринята попытка продолжить зональное расчленение на тех же принципах в неогеновую часть шкалы (рис. 3.2) (см. также Тесаков, 1993; Tesakov, 1993b, 1998а, 2003). Эволюционным контролем последовательности служат стадии гипсодонтии, взаимопроверяемые по трем основным филетическим линиям: *Borsodia*, *Miomys ex gr. hintoni* – *pusillus*, *Miomys ex gr. hajackensis-plioсаenicus* (табл. 3.1). Насколько это возможно, были сняты искажения общей картины из-за переотложения материала в некоторых местонахождениях. Для построения шкалы были использованы фауны как изученные автором, так и ряд наиболее важных в стратиграфическом отношении из других рай-

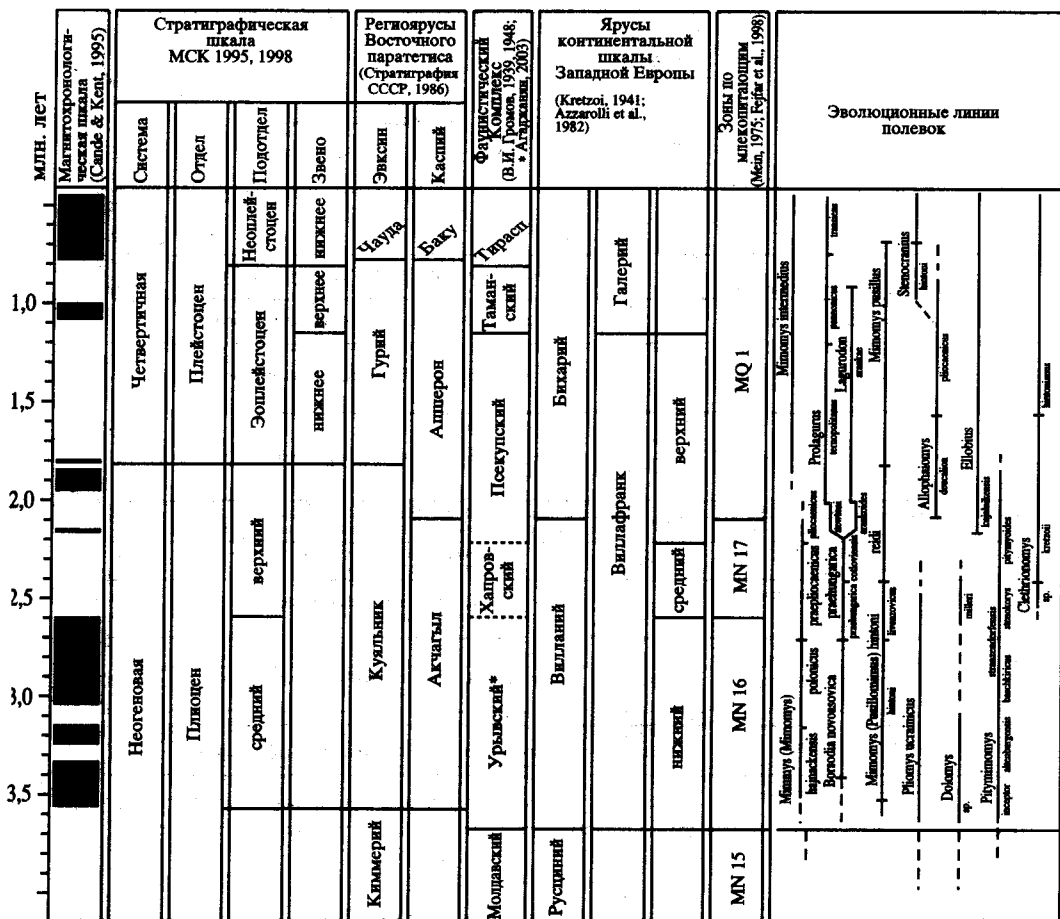


Рис. 3.2. Основные филетические линии полевок и зоны млекопитающих среднего плиоцена–эоплейстоцена.

онов Восточной Европы. Кроме того, привлекались некоторые опорные местонахождения Центральной и Северной Европы, которые удалось скоррелировать с восточноевропейскими по близким стадиям эволюционного развития общих форм (рис. 3.3).

Что касается плиоценового этапа, то основной целью в данной работе было определить место изученных мною местонахождений в зональной шкале Восточной Европы, подробно обоснованной в работе автора совместно с Э.А. Вангенгейм и М.А. Певзнером (Вангенгейм, Певзнер, Тесаков, 2001).

### Плиоценовый этап

**Зона MNR6.** *Mimomys hajackensis* – *Pitymimomys inceptor*.

Выделяется как зона совместного распространения видов *Mimomys hajackensis* и *Pitymimomys inceptor*.

**Критерии границ:** нижняя граница определяется по появлению индекс-видов, верхняя граница – по появлению *Borsodia novoasovica*.

Основные местонахождения	Регіоны по млекопитающим	Руководящие формы	млн. лет
Цимбал, Харжибейский Лиман	7	<i>Stenocranius hintoni</i> - <i>Prolagurus pannonicus</i>	1,0
Несмеяновка, Ахтанизовская	8	<i>Prolagurus pannonicus</i> - <i>Allophaiomys pliocaenicus</i>	
Аккулаево в.г.	9	<i>Allophaiomys pliocaenicus</i> - <i>Prolagurus temopolitanus</i>	1,5
Тыздар 2	MOR 10	<i>Prolagurus temopolitanus</i> - <i>Allophaiomys deucalion</i>	
Тыздар 1, Крыжановка 4	MOR11	<i>Allophaiomys deucalion</i> - <i>Borsodia</i>	2,0
Псекунс, Ливенцовка 1,3,4	MNR1	<i>Borsodia</i> ex gr. <i>newtoni-arankoides</i> - <i>Mimomys pliocaenicus</i>	
Крыжановка 3 Этуля 3	MNR2	<i>Borsodia praehungarica collovinensis</i> - <i>Mimomys praepliocaenicus</i>	
Крыжановка 1,2, Ливенцовка G, Сабля Веселовка	MNR3	<i>Borsodia praehungarica praehungarica</i> - <i>Mimomys hintoni livenzovicus</i>	2,5
Аккулаево в.г. Кушукна, Симбутино	MNR4	<i>Mimomys polonicus</i> - <i>Borsodia novoasovica</i>	3,0
Волна, Широкино	MNR5	<i>Borsodia novoasovica</i> - <i>Mimomys hajnackensis</i>	
Рипа Скорцельская Долинское	MNR6	<i>Mimomys hajnackensis</i> - <i>Pitymimomys inceptor</i>	3,5

### Типовая фауна: Рипа Скорцельская.

**Местонахождения:** Долинское, Рипа Скорцельская (Молдавия).

В центральных районах Русской равнины к зоне относятся местонахождения из низов кривоборской серии на Среднем Дону – Коротояк 1 (коротоякская свита), Коротояк 2 и Урыв 1 (нижнеурывская подсвита) (Верхний плиоцен..., 1985; Агаджанян, Глушанкова, 1988; Агаджанян, 2003). В этих местонахождениях представители большинства филетических линий находятся на очень ранней стадии эволюционного развития. Полевки Коротояка 1, такие как *Mimomys* ex gr. *hajnackensis*, *M.* ex gr. *hintoni*, *Pitymimomys* sp., *Pliomys ucrainicus*, *Villanyia* ex gr. *veterior* по стадии гипсодонтии еще близки к уровню позднеурусцинийских фаун. Несколько более продвинуты полевки Урыва 1 (Агаджанян, 1976) и Коротояка 2 (Агаджанян, Глушанкова, 1988; Агаджанян, 2003).

Массовый переотложенный материал грызунов этой зоны содержится в среднем костеносном слое местонахождения Котловина (Украина).

В Центральной Европе к этой зоне относится местонахождение Хайначка (Словакия) – типовое местонахождение *Mimomys hajnackensis* (Fejfar, 1961). По гипсодонтии этот вид близок к крупным мимомисам Рипы Скорцельской.

МЛН ЛЕТ	Магнитостратиграфическая шкала (Савиц & Келл, 1995)	Регистры по млекопитающим	Северное Причерноморье Приазовье	Кавказ Предкавказье	Бассейны Дона и Днепра	Поволжье и Приуралье	Центральная Европа	Северо-западная Европа
1,0		7	Цыбал, Морозова 1 Харджобейский лиман					
		8	Порт-Катон Ахтановская Зап. Кавры, Ушкалка Роксоланы, Чипышской Ногаяк	Несмеяновка	Мошоево 1 Коротояк 3с Коротояк 3б		Доич Альтебург 2с Вчеларе 4а/5	
1,5		9	Тарханкут		Коротояк 3а Успенка Лог Денисов Стрелица	Аккульско (дымский + дьялекто- новский гор.)	Жабы	
2,0		MQR10	Чортков					Зуурайд 1-5
			Тиздар 2, Жевакова Гора 5, 9					
		MQR11	Тиздар 1, Талгул Крыжановка 4		Михайловка 1		Темнота Душка Камык, Вчеларе 5, Вилляны 5	
2,5		MNR1	Ливенцовка 1, 2, 3, 4, Котлована 3	Псокуис, Георгиевск	Сыла		Штрацендорф I	Тегелен, Зуурайд Ист Райгон
		MNR2	Ливенцовка X, Жев. Гора 11, Черевчавое 2, Крыжановка 3 Этулия 3			Домашикские Вершины	Штрацендорф G	Зуурайд 11 Брамerton
		MNR3	Крыжановка 2, Ливенцовка G Веселовка	Сабля			Штрацендорф F Штрацендорф D Штрацендорф C	
3,0		MNR4	Обуховка 1	Кушкура	Коротояк 2а Урва 2	Аккульско (аккулаев. гор.) Слабутино Апастово	Рембелци Крулевски 1 Доич Альтебург 21 Доич Альтебург 20	
3,5		MNR5	Шароккино Волья				Фрезен, Хамбах Рембелци Крулевски 2	
			Рига Скорцельская		Коротояк 2 Урва 1		Хайлачка	
		MNR6	Долыское		Коротояк 1			

Рис. 3.3. Схема корреляции опорных местонахождений

**Фаунистическая характеристика.** Основным отличием этих фаун от предшествующих русцинийских является мощная диверсификация полевок, в частности появление рода *Miomys* (2 филетические линии) с наружным цементом на коренных зубах, родов *Borsodia*, *Villanyia*, *Pitymimomys*, *Ungatomys*. Часть филетических линий (*Dolomys* ex gr. *nehringi-milleri* и *Pliomys* ex gr. *jalrugensis-ucrainicus*) продолжает свое развитие, начатое в раннем плио-

цене. Все формы полевок имеют очень брахиодонтные коренные, по уровню эволюционного развития близкие к раннеплиоценовым видам “промиомисной” группы конца русциния.

**Оценка возраста границ, корреляция.** Палеомагнитные данные по местонахождению Коротояк 1 – обратная намагниченность костеносного слоя и прямая намагниченность вышележащей толщи (Иосифова и др., 1992), позволяют помещать его в самый конец эпохи Гильберт. Местонахождение Хайначка в Словакии имеет прямую намагниченность и помещается в самые низы эпохи Гаусс (Lindsay et al., 1997). Таким образом, по отношению к магнитохронологической шкале зону MNR6 следует поместить в конец эпохи Гильберт и начало эпохи Гаусс, в самый конец нижнего и начало среднего плиоцена. В стратиграфической шкале Восточного Паратетиса она соответствует концу киммерия и нижней части куяльника. В континентальной шкале Европы зона коррелируется с нижним виллафранком и нижним вилланием, зоной MN16a. Возраст нижней границы древнее инверсии Гильберт-Гаусс, т.е. древнее 3,6 млн лет. Для определения точного возраста верхней границы зоны данных пока недостаточно.

**Зона MNR5.** *Borsodia novoasovica* – *Mimomys hajnackensis*.

Выделяется как зона совместного распространения индекс-видов.

**Критерии границ:** нижняя граница – по появлению *Borsodia novoasovica*; верхняя граница – по филетической смене *Mimomys hajnackensis* на *Mimomys polonicus*.

**Типовая фауна:** Широкино.

**Местонахождения:** Широкино, Волна.

*M. hajnackensis* очень близкого эволюционного уровня известна в перетолженном материале местонахождения Нагавская на нижнем Дону (Застрожных, Казанцева, 1992; Kazantseva, Tesakov, 1998).

В Центральной Европе коррелятивными местонахождениями являются Рембелицы Крулевски 2 в Польше (Kowalski, Nadachowski, 1990) с *M. hajnackensis*, очень близкой по гипсодонтии форме из Широкино. В Германии к этой зоне относятся местонахождения, связанные с ройверскими глинами – Фрехен и Хамбах (van Kolfschoten et al., 1998; Mörs et al., 1998) с *M. hajnackensis*.

**Фаунистическая характеристика.** Одним из основных доминирующих элементов являются крупные мимомисы *M. hajnackensis* со средними значениями НН-индекса от 2 до 2,5. Присутствуют *Borsodia novoasovica* и *Mimomys hintoni*. В этой зоне появляется *Pitymimomys altenburgensis*. Продолжается развитие филетических линий *Dolomys* и *Pliomys ucrainicus*.

**Оценка возраста границ, корреляция.**

Верхняя граница зоны близка основанию эпизода Каена палеомагнитной эпохи Гаусс. Этот вывод основывается на том, что местонахождения Фрехен и Хамбах в Германии, содержащие *Mimomys hajnackensis* и приуроченные к прямонамагнитным ройверским глинам, скорее всего сопоставляются с интервалом прямой полярности эпохи Гаусс между эпизодами Мэммос и Каена. Местонахождения Урыв 2 и Коротояк 2а, принадлежащие к следующей зоне, сопоставляются с эпизодом Каена. Нижняя половина среднего плиоцена. В стратиграфической шкале Понто-Каспия зона соответствует части нижнего куяльника, верхней части нижнего акчагыла, в

континентальной шкале Европы – средней части нижнего виллафранка и виллания, верхней части зоны MN16a.

**Зона MNR4:** *Mimomys polonicus* – *Borsodia novoasovica*.

Зона совместного распроостранения индекс-видов.

**Критерии границ:** нижняя граница – по появлению *Mimomys polonicus*, верхняя – по филетической смене *Borsodia novoasovica* на *B. prachungarica*.

**Типовая фауна:** Симбугино.

**Местонахождения:** Кушкунa, Симбугино, Аккулаево (аккулаевский горизонт).

На среднем Дону к этой зоне можно отнести фауну Урыв 2 (верхнеурывская подсвита), Коротояк 2a (селявновская толща) (Верхний плиоцен..., 1985; Агаджанян, Глушанкова, 1988; Iossifova, Semenov, 1998) по присутствию *Mimomys polonicus*, *Pitymimomys altenburgensis*.

В бассейне средней Волги (Татарстан) к этой зоне можно отнести местонахождение Апастово (Агаджанян, 1989, 2003). *Pitymimomys baschkiricus* из этого местонахождения по гипсодонтии близок к форме из Симбугино. Местонахождение Обуховка1 в Приазовье (Несин, Рековец, 1993) также относятся к этой зоне на основании присутствия продвинутых *Borsodia novoasovica* со средними значениями НН-индекса около 2,05, очень близких к борзодиям из Аккулаево (аккулаевский горизонт).

В Польше к этой зоне относится местонахождение Рембелицы Крулевски 1A, типовое для *M. polonicus* (Kowalski, Nadachowski, 1990).

В Австрии к нижней половине зоны относятся местонахождения Дойч Альтенбург 20 и 21 – типовое для *Pitymimomys altenburgensis*. *Mimomys polonicus* из этих местонахождений более архаичная (НН-индексы соответственно 2,52 и 2,78), чем из Рембелицы Крулевски 1 (Rabeder, 1981).

**Фаунистическая характеристика.** В линии крупных мимомисов характерны *Mimomys polonicus* с НН-индексом от 2,5 до 3,5. Продолжают развитие и другие линии мимомисных полевок. Мелкие мимомисы представлены видом *Mimomys hintoni* (НН-индекс до 2,7), в середине зоны происходит филетическая смена *Pitymimomys altenburgensis* на *P. baschkiricus*. Род *Borsodia* по-прежнему представлен видом *Borsodia novoasovica* с НН-индексом от 2 до 2,5.

**Оценка возраста границ, корреляция.** Возраст верхней границы точно не установлен. Условно ее можно поместить в конец эпохи Гаусс, т.е. в верхнюю половину среднего плиоцена, моложе 2,9 млн лет (трековая датировка ниже костеносного слоя в Кушкуне). В то же время она древнее 2,6 млн лет – конец эпохи Гаусс, поскольку еще к этой эпохе относятся местонахождения следующей, более молодой зоны.

Судя по тому что в местонахождениях Кушкунa и Аккулаево остатки млекопитающих найдены вместе с моллюсками среднего акчагыла, по крайней мере верхняя часть зоны соответствует среднему акчагылу шкалы Восточного Паратетиса, а также верхней части нижнего куюльника. Местонахождение Симбугино по данным Яхимович с соавторами (Фауна и флора..., 1977) относится к кумурлинскому горизонту раннего акчагыла. Однако по стадии эволюционного развития корнезубых полевок фауна Симбугина занимает промежуточное положение между фаунами Кушкунa и Аккулаево, которые связаны со среднеакчагыльскими отложениями. По-видимому, ме-

стонахождение Симбугино относится к части среднего акчагыла до максимума трансгрессии. В континентальной шкале Европы зона коррелируется с верхней частью нижнего виллафранка, нижнего виллания, нижней части зоны MN16b.

**Зона MNR3.** *Borsodia praehungarica praehungarica* – *Mimomys hintoni livenzovicus*.

Зона совместного распространения индекс-видов.

**Критерии границ:** нижняя граница – по появлению индекс-видов; верхняя граница – по смене *Borsodia p. praehungarica* на *Borsodia p. cotloviniensis* и по смене *Mimomys hintoni* на *Mimomys reidi*.

**Типовая фауна:** Веселовка.

**Местонахождения:** Веселовка, Сабля, Крыжановка 2. В нижних горизонтах местонахождений Крыжановка (Кр 1) и Ливенцовка (Лв G), а также Жевахова Гора, сл. 15 (Топачевский и др., 1979) типичная ассоциация грызунов этой зоны (*Borsodia praehungarica* – *Mimomys h. livenzovicus*) найдена в сочетании с переотложенными остатками полевок предыдущей зоны (*Borsodia novoasovica* – *Mimomys h. hintoni*).

На среднем Дону остатки грызунов этого эволюционного уровня пока не обнаружены.

В Австрии к этой зоне отнесены местонахождения лессового разреза Штранцендорф С, D и F с *Mimomys praepliocaenicus* (Rabeder, 1981). Кроме того, в фаунах D и F присутствует *M. hintoni*. В фауне D впервые отмечается *Pitymimomys stranzendorfensis* и *Borsodia cf. praehungarica*. В фауне F *P. stranzendorfensis* замещается *P. stenokorys*.

**Фаунистическая характеристика.** В зависимости от природной зоны доминируют *Borsodia* или ассоциации *Mimomys*-*Pitymimomys*. По сравнению с предыдущей зоной *Borsodia* и мелкие мимомисы представлены более гипсодонтными формами – *B. praehungarica praehungarica* (НН-индекс от 2,5 до 3,5) и *M. hintoni livenzovicus* с НН-индексами 2,7–3,2. Крупные мимомисы представлены ранними *M. praepliocaenicus*. Впервые достоверно появляются лесные полевки *Clethrionomys* близкие к *C. primitivus* Попов, 2000. Присутствуют также *Pitymimomys stranzendorfensis* и в верхней части зоны – *P. stenokorys*, развитые *Dolomys milleri* и *Pliomys ucrainicus*. Постепенно усиливается значение форм, связанных с открытыми ландшафтами. Так, в Причерноморье в это время характерна ассоциация тушканчиков *Allactaga* и *Alactagulus*, многочисленны низшие хомячки. В Австрию впервые проникает *Borsodia* (Rabeder, 1981).

**Оценка возраста границ, корреляция.** Прямая намагниченность костеносных отложений в местонахождении Веселовка и близость в этом разрезе инверсии Гаусс-Матуяма (выше костеносного горизонта) позволяет считать, что нижняя часть зоны сопоставляется с концом эпохи Гаусс. Судя по обратной намагниченности нижней части разреза Крыжановки, верхняя часть зоны MNR3 коррелируется с началом эпохи Матуяма.

Положение границы Гаусс-Матуяма внутри зоны подтверждается также данными по австрийскому разрезу Штранцендорф, где эта инверсия фиксируется между костеносными горизонтами С и D. Зона соответствует верхам среднего и низам верхнего плиоцена. Точная оценка возраста верхней границы в настоящее время затруднена.

В шкале Восточного Паратетиса зона коррелируется с максимумом ачкагыльской трансгрессии (средний ачкагыл). Об этом свидетельствуют как палеомагнитные данные, так и находки раковин среднеачкагыльских моллюсков в местонахождении Сабля и в верхней части разреза Веселовки.

В континентальной шкале Европы зона отвечает самому концу нижнего виллафранка и началу среднего, концу раннего – началу позднего виллания, концу зоны MN16b–началу MN17; зона соответствует концу урывского и началу хапровского фаунистических комплексов.

**Зона MNR2.** *Borsodia praeungarica cotlovinensis* – *Mimomys praeplicaeenicus*.

Зона совместного распространения индекс-видов.

**Критерии границ:** нижняя граница – по смене *Borsodia praeungarica praehungarica* на *Borsodia p.cotlovinensis*. Дополнительный критерий нижней границы – смена *Mimomys hintoni* на *Mimomys reidi*; верхняя граница – по смене *Borsodia praeungarica* на *Borsodia ex gr. newtoni – arankoides* и *Mimomys praeplicaeenicus* на *M.plicaeenicus*.

**Типовая фауна:** Крыжановка 3.

**Местонахождения:** Крыжановка 3, Этулия 3, Ливенцовка X.

В Причерноморье к этой зоне относятся также Жевахова Гора, сл. 11 (Топачевский и др., 1979) и Черевичное 2 (=средний слой) (Топачевский и др., 1987) по уровню гипсодонтии борзодий, близких к *Borsodia praeungarica* из Крыжановки 3.

В Самарском Поволжье фауна схожего эволюционного уровня определена нами (Тесаков, 2000) в домашних палюдиновых песках по коллекции Л.П. Александровой (1973) с *Mimomys ex gr. praeplicaeenicus*. Остатки этой полевки приближаются по высоте дентиновых трактов к *M. praeplicaeenicus* из третьего горизонта Крыжановки (Тесаков, 1993; 1994). Идентичную фауну с крупными *Mimomys ex gr. praeplicaeenicus* и *Borsodia praeungarica* из тех же разрезов хорошо документировал А.Г. Яковлев (Yakchimovitch et al., 1998, Яковлев, 2000).

В Центральной Европе к этой зоне отнесено местонахождение Штранцендорф G (Rabeder, 1981). В северо-западной Европе данной зоне соответствует фауна 11 (уровень 91–96 м) разреза Зуурланд в Нидерландах (Kolfshoten, 1988). В этом местонахождении также присутствуют *Mimomys cf. praeplicaeenicus*. В Восточной Англии близкий эволюционный уровень демонстрируют фауны корнезубых полевок брамертона (Mayhew, Stuart, 1986; Mayhew, 1990). Для них характерны *Mimomys cf. praeplicaeenicus*, *Mimomys reidi*, *Borsodia ex gr. praehungarica*.

**Фаунистическая характеристика.** Продолжается доминирование полевок рода *Borsodia*. В начале зоны исчезают *Dolomys milleri* и *Pliomys ucrainicus*. Возрастает разнообразие мимомисной группы: *Mimomys praeplicaeenicus* (НН-индекс от 4 до 4,5), *Mimomys reidi* (НН-индекс от 3,2 до 4), появляются 1–2 вида гипсодонтных форм мелких мимомисов, в частности, многоцементных форм, сходных с *M.tigliensis-tornensis*. Также присутствуют немногочисленные лесные полевки *Clethrionomys cf. kretzoi*.

**Оценка возраста границ, корреляция.** Обратная намагниченность отложений разрезов Крыжановка и Ливенцовка позволяет сопоставить их с доолдудвейским интервалом эпохи Матуяма, по-видимому, с его средней час-



тью, поскольку стратиграфически более молодая зона (MNR1) также предшествует эпизоду Олдувей. Возраст верхней границы предположительно может быть оценен в 2,2–2,3 млн лет, на основании данных по местонахождению Штранцендорф G, относящегося к следующей зоне. По данным Г. Рабедера (Rabeder, 1981), в магнитохронологической шкале оно помещается стратиграфически ниже эпизода прямой полярности Реюньон I.

Зона MNR2 относится к верхнему плиоцену. В стратиграфической шкале Восточного Паратетиса она коррелируется с верхней частью среднего акчагыла и серединой верхнего куяльника, в континентальной шкале Европы – со средним виллафранком, средней частью зоны MN17, с частью верхнего виллания, со второй половиной халпровского фаунистического комплекса.

**Зона MNR1.** *Borsodia* ex gr. *newtoni-arankoides*-*Mimomys* *pliosaenicus*.

Зона совместного распространения индекс-видов.

**Критерии границ:** нижняя граница – по смене *Borsodia praeungarica colvinensis* на *Borsodia* ex gr. *newtoni-arankoides*, *Mimomys praepliosaenicus* на *Mimomys pliosaenicus*, верхняя граница – по появлению *Allophaiomys*.

**Типовая фауна:** Псекупс.

**Местонахождения:** Ливенцовка 4, Ливенцовка 3-1, Псекупс, Георгиевск.

В Центральных районах Русской равнины к этой зоне отнесено местонахождение Свапа (Агаджанян, Калущая, 1976).

В Австрии к зоне MNR1 принадлежит местонахождение Штранцендорф I. Оно относится к первой половине этой зоны, так как содержит *Pitymimomys jota*, которая позже замещается *P. pitymuyoides*.

На северо-западе Европы в местонахождениях Тегелен (Эгипте) и Зуурланд 10 и Ист Рантон присутствуют мимомисные полевки (*Mimomys pliosaenicus*, *M. reidi*, *Pitymimomys pitymuyoides*) эволюционного уровня, аналогичного этим формам в местонахождениях Псекупс, Ливенцовка 3 и 4 (Tesakov, 1998a).

**Фаунистическая характеристика.** Особенностью фаун этой зоны является обособление двух групп гипсодонтных борзодий – *Borsodia newtoni* и *B. arankoides* со значениями НН-индекса от 4 до 4,6 (Tesakov, 1993b). Мимомисные полевки представлены разнообразными гипсодонтными видами: *Mimomys pliosaenicus* (НН-индекс от 4,5 до 5), *Mimomys* ex gr. *reidi* (НН-индекс от 4 до 4,6), *Mimomys tagliensis*, *Pitymimomys pitymuyoides*. Повсеместно становятся многочисленными лесные полевки *Clethrionomys kretzoi*. На юге Восточной Европы впервые появляются примитивные слепушонки *Ellobius* (*Ellobius*) ex gr. *kujalnikensis*. В Центральной и Южной Европе продолжается развитие эндемичных полевок *Ungaromys* и *Pliomys* ex gr. *episcopalis*.

**Обоснование возраста границ, корреляция.**

Возраст верхней границы твердо не установлен. Она может быть помещена в магнитохронологической шкале между верхней границей эпизода Реюньон II и нижней границей эпизода Олдувей. Зона соответствует второй половине верхнего плиоцена. В шкале Восточного Паратетиса она коррелируется с концом среднего–верхним акчагылом, частью верхнего куяльника. В континентальной шкале Европы зона соответствует низам верхнего виллафранка, верхам верхнего виллания, концу зоны MN17 (зоне MQ18 Гирена), началу псекупского комплекса В.И. Громова.

## Плейстоценовый этап

Кардинальным отличием плейстоценовой фауны мелких млекопитающих от плиоценовой является появление и широкое развитие некорнезубых полевок, доминирующих в современных фаунах. И хотя зона MQR11 с первыми *Allophaiomys* (следующая во времени за зоной MNR1) формально относится еще к плиоцену, представляется целесообразным именно с этой зоны начинать плейстоценовый этап в истории фауны.

**Зона MQR11.** *Allophaiomys deucalion* – *Borsodia*. Зона совместного распространения *Allophaiomys deucalion* и последних представителей рода *Borsodia*.

**Критерии границ:** нижняя граница определяется по появлению рода *Allophaiomys*; верхняя – по появлению рода *Prolagurus*.

**Типовая фауна:** Крыжановка 4.

**Местонахождения:** Крыжановка 4, Тиздар 1. Кроме указанных местонахождений в Причерноморье к этой зоне отнесены местонахождения Тилигул (Скорик, 1969; Тоначевский, Скорик, 1977; Рековец, 1994) и Темната Дупка в Болгарии (Поров, 1986) по присутствию *Allophaiomys deucalion* и *Borsodia*. На том же основании на Среднерусской возвышенности к этому времени относится местонахождение Михайловка 1 на территории Михайловского карьера КМА (Агаджанян, Глушанкова, 1986; 1990).

Корреляция местонахождений этой зоны с центрально-европейскими фаунами позднего виллания затруднена, что связано с фаунистическими различиями центрально- и восточноевропейских фаун. Так, в Западной Европе фауна, непосредственно следующая за фауной зоны MNR1, характеризуется продолжением преемственного развития разнообразного мимомисного комплекса лесного типа. Линия крупных мимомисов представлена терминальной формой *Mimomys ostramosensis*, более крупной и гипсодонтной, чем предшествующая ей *Mimomys pliosaenicus*. Сравнение видов нескольких филогенетических линий, характерных для биозон *pliosaenicus* (фауна Тегелена) и *ostramosensis* (фауна Шернфельда, Carls & Rabeder, 1988) показывает, что между ними существуют лишь количественные отличия в степени гипсодонтности (Tesakov, 1998a). Именно в некоторых фаунах зоны *ostramosensis* появляются в Центральной Европе первые *Allophaiomys*. В качестве примеров можно назвать фауны Виллань 5 в Венгрии (Freudenthal et al., 1976), Камык в Польше (Kowalski, 1960b; Kowalski, Nadachowski, 1990; Garapich, Nadachowski, 1996), Вчеларе 5 в Словакии (Fejfar, Horáček, 1983; Horáček, 1985). В степных фаунах Причерноморья крупные мимомисы уже очень редки на стадии *M. pliosaenicus*, а остатки *M. ostramosensis* вообще неизвестны. Однако представляется оправданным параллелизовать зону MQR11 (*Allophaiomys*-*Borsodia*) с биозоной *M. ostramosensis*, на основании присутствия индексных форм. Другой проблемой корреляции фаун этого уровня является инверсия уровней первых появлений *Allophaiomys* и некорнезубых *Lagurini*, зафиксированная в биозональных схемах Восточной и Центральной Европы. Утверждается, что в центре Европы первыми в фаунах позднего виллания (Кишланг, Виллань 3) появляются некорнезубые *Lagurodon arankae* (Kretzoi, 1956; van der Meulen, 1973), напротив на юге Восточной Европы появление в геологической летописи *Allophaiomys* предшествует

автохтонному переходу поздних гипсодонтных *Borsodia* к некорнезубости, в том числе и к *Lagurodon arankaе* (Tesakov, 1993a,b; Рековец, 1994). По моему мнению, эта проблема может быть связана как с геологической краткостью анализируемого этапа, из-за чего может фиксироваться региональное “скольжение” уровней появлений отдельных форм, так и с тем, что в некоторых западноевропейских местонахождениях поздние некорнезубые экземпляры *Borsodia*, интерпретируются в качестве *Lagurodon arankaе* (Hogásek, Ložek, 1988). Нельзя до конца исключить и чисто тафономические причины этой инверсии.

**Фаунистическая характеристика.** Зона маркируется в Причерноморье миграционным появлением первых некорнезубых цементных полевок *Allophaiomys ex gr. deucalion* на фоне существования почти в неизменном составе комплекса мимомисных полевок зоны MNR1, в том числе поздних корнезубых форм рода *Borsodia*, доминирующих в этих сообществах. Индекс гипсодонтности (НН) борзодий достигает значений 5,5–6, мелких мимомисов превышает 4,7.

**Оценка возраста границ, корреляция.** Возраст нижней границы зоны – время появления первых *Allophaiomys* в Черноморском бассейне позволяют оценить данные по местонахождению Тиздар. Костеносные горизонты в этом разрезе связаны с малакологически охарактеризованными отложениями верхнего куяльника. Верхняя граница куяльнических отложений проходит внутри эпизода Олдувей (Певзнер, 1989). Это указывает, что костеносные отложения изученного разреза, по-видимому, имеют доолдувейский возраст (Pevzner et al., 1998; Тесаков и др., 1999). Однако для определения точного положения нижней границы зоны в магнитохронологической шкале в настоящее время данных недостаточно (она заведомо моложе эпизода Реюньон 2). Верхняя граница зоны также древнее эпизода Олдувей, поскольку местонахождение Тиздар 2, относящееся к следующей зоне, приурочено к отложениям, охарактеризованным малакофауной верхнего куяльника. В шкале Восточного Паратетиса зона соответствует верхней части верхнего куяльника, в континентальной шкале Европы – началу верхнего виллафранка, началу нижнего бихария – началу зоны MQ1 Фейфара, ранней части псекупского фаунистического комплекса.

**Зона MQR10.** *Prolagurus ternopolitanus* – *Allophaiomys deucalion*. Зона совместного распространения индекс-видов.

**Критерии границ:** нижняя граница проводится по появлению рода *Prolagurus*, верхняя – по филетической смене *Allophaiomys deucalion* на *A. pliosaenicus*.

**Типовая фауна:** Жевахова Гора 5,9.

**Местонахождения:** Жевахова Гора 5,9, Чортков отнесены к этой зоне по присутствию индекс-видов, Тиздар 2 – по *Allophaiomys cf. deucalion* и *Prolagurus (Lagurodon) arankaе*. По-видимому, местонахождение Чортков следует поместить в верхнюю часть зоны, поскольку в нем присутствуют гипсодонтные мелкие мимомисы близкие к *Mimomys pusillus*, тогда как в более ранних местонахождениях этой зоны еще отмечается *M. reidi*.

На северо-западе Европы этой зоне соответствуют местонахождения Зуурланд (1-5) в Нидерландах (уровни 42–46 м и 50–56 м) с *Allophaiomys deucalion* (Kolfshoten, 1998).

**Фаунистическая характеристика.** Массовые некорнезубые полевки *Prolagurus ternopolitanus*, *Lagurodon arankaе*, и *Allophaiomys cf. deucalion*; среди мимомисной группы доминируют *Mimomys ex gr. reidi-pusillus*.

В фаунах, которые можно отнести к этой зоне, как в “лесном” северо-западе, так и в “степном” юго-востоке Европы, повсеместно быстро сокращается разнообразие мимомисной группы, в том числе, возможно, и вследствие конкурентного вытеснения полевками группы *Allophaiomys* (Fejfar, Hořáček, 1983). По-видимому, уже в это время существуют и быстро распространяются в европейских фаунах примитивные *Mimomys ex gr. intermedius*. Продолжается развитие линии мелких мимомисов группы *Mimomys reidi-pusillus* и уже к концу зоны полностью вырабатывается морфологический тип *M. pusillus*. Продолжают параллельное развитие морфологически сходные центрально-европейские *Ungaromys* и восточно-европейские *Ellobius*.

**Оценка возраста границ, корреляция.** Возраст верхней границы зоны точно не установлен (несколько моложе эпизода Олдувей). Самый конец верхнего плиоцена и начало нижнего эоплейстоцена. В шкале Восточного Паратетиса зона соответствует верхам куяльника и низам гурия, нижнему и части среднего апшерона; в континентальной шкале Европы – нижней половине верхнего виллафранка, нижней части бихария, ранней части псекупского комплекса.

**Зона MQR9.** *Allophaiomys pliocaenicus-Prolagurus ternopolitanus*. Зона совместного распространения индексных видов.

**Критерии границ:** нижняя граница определяется филетической сменой *Allophaiomys cf. deucalion* на *A. pliocaenicus*, верхняя – по эволюционному замещению *Prolagurus ternopolitanus* на *P. rannonicus*. На нижней границе также происходит смена *Clethrionomys kretzoi* на *Cl. hintonianus*.

**Типовая фауна:** Успенка.

**Местонахождения:** Лог Денисов, Успенка, Аккулаево (демский и давленкановский горизонты), Коротояк За, Тарханкут (Вангенгейм и др., 2001), Стрелица 1 отнесены к зоне по присутствию индекс-видов.

В Польше к этой зоне можно отнести Жабью пещеру по присутствию *Allophaiomys pliocaenicus* и *Prolagurus ternopolitanus* (= *L. graerannonicus* – Nadachowski, 1990; Rekovets, Nadachowski, 1995).

**Фаунистическая характеристика.** Наряду с массовыми индексными видами зоны достигают высокой численности *Mimomys intermedius* и *Mimomys pusillus*. Обычны *Clethrionomys ex gr. hintonianus*, в степных районах появляются *Eolagurus arguropuloi*.

**Оценка возраста границ, корреляция.** Возраст верхней границы примерно оценивается в 1,2 млн лет (древнее эпизода Харамильо) (Вангенгейм и др., 1991). Она совпадает с границей между псекупским и таманским фаунистическими комплексами. Верхняя половина нижнего эоплейстоцена. В шкале Восточного Паратетиса зона отвечает части среднего апшерона, в континентальной шкале Европы – верхней половине верхнего виллафранка, средней части нижнего бихария.

**Зона MQR8.** *Prolagurus rannonicus-Allophaiomys pliocaenicus*. Зона совместного распространения индексных видов.

**Критерии границ:** нижняя граница определяется филетической сменой *Prolagurus ternopolitanus* на *P. rannonicus*, верхняя граница – по появлению *Stenocranium hintoni*.

**Типовая фауна:** Ногайск.

**Местонахождения:** Ногайск, Коротояк Зв,с, Роксоланы., Ушкалка, Западные Каиры, Порт-Катон, Моисеево 1 (Вангенгейм, Певзнер, Тесаков, 2001).

В рамках данной работы фауна зоны представлена материалами по местонахождениям Несмеяновка на Северном Кавказе и Ахтанизовская на Таманском полуострове. Кроме того, к этой зоне относится местонахождение Чижмикиной в Молдавии.

В Австрии к этой же зоне можно отнести Дойч Альтенбург 2с, а в Словакии – Вчеларе 4А/5 по присутствию индекс-видов.

**Фаунистическая характеристика.** В фауне грызунов доминируют прогрессивные полиморфные *Allophaiomys ex gr. pliosaenicus* и пеструшки *Prolagurus rannonicus* и *P. (Lagurodon) arankaе*. Продолжают развитие все остальные филетические линии полевок, отмеченные для предыдущей зоны.

**Оценка возраста границ, корреляция.** Положение нижней границы зоны в магнитохронологической шкале – стратиграфически ниже эпизода Харамильо – определяется положением в разрезе местонахождений Коротояк Зс и Роксоланы. В них эпизод Харамильо зафиксирован выше костеносных горизонтов (Иосифова и др., 1992; Додонов и др., 1998). Верхняя граница зоны несколько моложе эпизода Харамильо, поскольку костеносные отложения в местонахождении Порт-Катон, содержащие эволюционно более продвинутые формы по сравнению с формами из указанных выше местонахождений, имеют обратную намагниченность, сопоставляемую с верхами эпохи Матуяма (Маркова, 1982; Вангенгейм и др., 1991). Зона соответствует верхам среднего и низам верхнего апшерона, части верхнего эоплейстоцена, ранней части таманского фаунистического комплекса, верхам нижнего бихария.

**Зона MQR7.** *Stenocranium hintoni-Prolagurus rannonicus*. Зона совместного распространения индекс-видов.

**Критерии границ:** нижняя граница определяется по появлению *Stenocranium hintoni*, верхняя граница – по филетической смене *Prolagurus rannonicus* на *Lagurus transiens*.

В зоне выделяются две подзоны: нижняя (MQR7 В) – совместного распространения *Stenocranium hintoni* и *Lagurodon arankaе* и верхняя (MQR7 А) – подзона совместного распространения *Pallasiinus protoeconomus* и *Prolagurus rannonicus*. Верхняя граница подзоны В проводится по исчезновению *Prolagurus (Lagurodon) arankaе* (Вангенгейм, Певзнер, Тесаков, 2001). Наиболее молодые из изученных местонахождений Цимбал на Таманском полуострове и Хаджибейский лиман в Северном Причерноморье принадлежат к подзоне В зоны MQR7.

**Типовая фауна:** Карай-Дубина.

**Оценка возраста границ, корреляция.** Верхняя граница подзоны MQR7 В располагается внутри поздней части эпохи Матуяма, так как костеносные отложения более молодых местонахождений подзоны MQR7 А – Петропавловка, Карай-Дубина, Шамин – обладают еще обратной намагниченностью и относятся к заключительной части эпохи Матуяма. Верхняя граница под-

зоны MQR7 В совпадает с границей между таманским и тираспольским фаунистическими комплексами. Она соответствует границе между стадиями 22 и 21 изотопно-кислородной шкалы (около 865 тыс. лет) (Вангенгейм, Певзнер, Тесаков, 2001). Подзона отвечает самому концу эоплейстоцена, верхнему апшерону.

## ЗАМЕЧАНИЯ О ВОЗРАСТЕ РЯДА ФАУНИСТИЧЕСКИХ АССОЦИАЦИЙ В НЕКОТОРЫХ СТРАТИГРАФИЧЕСКИХ СХЕМАХ

Проведенный анализ фаунистических ассоциаций полевок из опорных местонахождений Восточной Европы и установление их последовательности в магнитохронологической шкале ставит вопрос о необходимости внесения изменений в некоторые стратиграфические схемы.

### О горизонтах среднего–верхнего плиоцена и эоплейстоцена Восточной Европы

Для конца среднего плиоцена, верхнего плиоцена и эоплейстоцена Восточной Европы К.В.Никифорова с соавторами (Стратиграфия..., 1982; Никифорова, Александрова, 1991 и др.) выделила ряд горизонтов (рис. 3.4).

**Веселовский** – стратотип Веселовка на Таманском п-ве, куяльницкие прямо намагниченные отложения конца эпохи Гаусс (Никифорова, Александрова, 1987).

**Чистопольский** – стратотип у г. Чистополь в Татарстане, выделен Г.И. Горецким в составе кинельской свиты. Горизонт помещается между прямо намагниченными отложениями веселовского и обратно намагниченными отложениями аккумуляевского горизонтов. Фаунистическая характеристика приводится по разрезу Симбугино в Башкирском Предуралье (Никифорова и др., 1976; Никифорова, Александрова, 1987).

**Аккулаевский** – стратотип Аккулаево в Башкирском Предуралье (Никифорова и др., 1976).

**Крыжановский** – стратотип Крыжановка, лиманные отложения “нижнего куяльника” одесского района (Никифорова и др., 1976) с фауной мелких млекопитающих куяльницкого комплекса А.И. Шевченко (1965) (т.е. местонахождения Крыжановка 1–3 по А.С. Тесакову).

**Ферладанский** – стратотип Ферладаны в Молдавии, отложения нижних горизонтов аллювия IX надпойменных террас рек Молдавии и юга Украины, а также верхняя толща разреза Ливенцовка в г. Ростове-на-Дону со средне- и верхнеливенцовской фауной грызунов – горизонты I–IV Л.П. Александровой (1976). Нижняя граница горизонта проведена по подошве эпизода Олдувей, верхняя внутри этого эпизода (Никифорова и др., 1976; Никифорова, Александрова, 1991).

**Домашкинский** – стратотип Домашкинские Вершины в Среднем Поволжье. В стратотипе по фауне мало материала. В Предкавказье к этому горизонту относится местонахождение на р. Псекупс у станицы Саратовская – саратовская фауна Л.П. Александровой еще без некорнезубых полевок (Никифорова и др., 1976).

Система	Отдел	Подотдел	Звено	Никифорова, Александра 1991		Положение горизонтов после ревизии фаун опорных местонахождений					
				горизонт и опорные местонахождения	горизонт	местонахождения					
неоген	плиоцен	верхний	Магусс	нижнее	морозовский	морозовский					
					ногайский	ногайский					
					жеваховский (Жев. гора 5, 9, Крыжановка 4)						
					бошерницкий	бошерницкий					
					домашкинский (Псекупс)						
					ферладанский (Ливенцовка 1-4)						
					плиоцен	средний	Гаусс	верхнее	крыжановский (Крыжановка 1-3)	жеваховский	Жев. гора 5, 9, Тиздар 2 Крыжан. 4, Тиздар 1
									аккулаевский (Аккулаево)	домашкин- ский	Псекупс, Ливенцовка 1-3
									чистопольский (Симбутино)	ферладанский	Ливенцовка 4
										крыжановский	Крыжановка 3 Крыжановка 2
веселовский (Веселовка)	веселовский	Веселовка									
плиоцен	средний	Гаусс	нижнее	скорцельский	аккулаевский	Аккулаево					
					чистопольский	Симбутино Кушкура					

Рис. 3.4. Положение горизонтов плиоцена и эоплейстоцена Восточной Европы в магнитохронологической шкале

**Бошерницкий** – стратотип Бошерница в среднем течении р. Днестр, низы аллювия восьмых террас рек Молдавии и юга Украины. Среди мелких млекопитающих характерны *Allophaiomys*, *Lagurodon arankae*, *Prolagurus graerannonicus* (= *ternopolitanus*) (Никифорова и др., 1976).

**Жеваховский** – стратотип Жевахова гора в окрестностях г. Одесса, “верхний куяльник” Михайловского. Фауна, характеризующая этот горизонт, представлена в местонахождениях Жевахова гора 5,9 и Крыжановка – стратотип одесского комплекса А.И. Шевченко (1965), Крыжановка 4 по А.С. Тесакову. Верхняя граница горизонта проводится по нижней границе эпизода Харамильо (Стратиграфия..., 1984; Никифорова, Александрова, 1991).

**Ногайский** – стратотип г. Приморское в Северном Приазовье. Характеризуется фауной таманского комплекса с *Prolagurus rannonicus*. Полностью соответствует эпизоду Харамильо (Никифорова, Александрова, 1991).

**Морозовский** – стратотип у с. Морозовка Одесской области, песчано-глинистая толща с *Pitymys* (= *Stenocranius*) *hintoni* над куяльницкими слоями (Стратиграфия..., 1984).

Автор настоящей работы проанализировал фаунистические материалы по опорным местонахождениям перечисленных горизонтов, которые легли в основу палеонтологического обоснования последовательности горизонтов по млекопитающим. В некоторых местонахождениях были собраны дополнительные материалы, фауны других были ревизованы (см. гл. 2).

Анализ данных по гипсодонтии полевок, таксономическому составу фаун, а также имеющихся палеомагнитных характеристик позволили представить последовательность местонахождений, послуживших для палеонтологического обоснования горизонтов схемы К.В. Никифоровой и дать их привязку к магнитохронологической шкале (см. рис. 3.4).

Проведенный анализ показал, что, если опираться на фаунистическую характеристику этих местонахождений, из перечисленных горизонтов более или менее на месте в магнитохронологической шкале остаются морозовский, ногайский и веселовский горизонты.

Верхняя граница **ногайского** горизонта близка, но скорее всего несколько моложе верхней границы эпизода Харамильо, поскольку к верхней части этого горизонта относится местонахождение Порт-Катон, отложения которого имеют обратную намагниченность. Возраст нижней границы горизонта определен по разрезу Дуздаг в Азербайджане и оценивается в 1,2 млн лет (Вангенгейм и др., 1991).

**Жеваховский** горизонт. Фауна Жеваховой горы 5,9 по уровню эволюционного развития соответствует фауне Тиздар 2, а несколько более древняя фауна Крыжановки 4 – фауне Тиздар 1 (Тесаков, 1993).

Как показано в главе 2, местонахождения Тиздар и Крыжановка древнее нижней границы эпизода Олдувей. Соответственно, все горизонты схемы К.В. Никифоровой и др., помещаемые между эпизодами Харамильо и Олдувей, если их последовательность правильна, должны иметь доолдувейский возраст. Следовательно, для нижнего звена эоплейстоцена эти горизонты не могут быть использованы. Однако анализ фауны млекопитающих из опорных местонахождений показал, что последовательность горизонтов в схеме К.В. Никифоровой не всегда верна.

**Бошерницкий** горизонт, как отмечалось выше, содержит фауну с *Allophaiomys*, *Prolagurus temopolitanus*, *Lagurodon arankaе*. Такой комплекс может занимать любое место в стратиграфической шкале выше местонахождения Крыжановка 4, относимого к жеваховскому горизонту, и до нижней границы ногайского горизонта, так как *Prolagurus temopolitanus* и *Lagurodon arankaе* появляются с уровня Жеваховой горы 5,9, а на границе с ногайским горизонтом *Prolagurus temopolitanus* сменяется *P. rannonicus*. Важно подчеркнуть, что фаунистическая характеристика бошерницкого горизонта не позволяет поместить его ниже верхней половины жеваховского горизонта, так как в низах последнего (Крыжановка 4) еще отсутствуют безкорнезубые лагуриды.



**Домашкинский горизонт.** Фауна горизонта (Псекупс) еще не содержит некорнезубых полевок. Поэтому он однозначно древнее эпизода Олдувей и древнее жеваховского горизонта. Новые материалы по мелким млекопитающим и переизучение старых коллекций из стратотипа также однозначно свидетельствуют о принадлежности домашкинских слоев к позднему плиоцену, а не эоплейстоцену (Yakchemovitch et al., 1998, Тесаков, 2000).

Полевки **крыжановского** горизонта в стратотипе (Крыжановка 1–3) по эволюционному уровню непосредственно предшествуют полевым домашкинскому горизонту, характеризующегося фауной местонахождения Псекупс, что позволяет поместить крыжановский горизонт непосредственно ниже домашкинского. Как отмечено выше, *Mimomys ex gr. graeplicsaenicus* из палюдиновых песков Домашкинских Вершин (стратотип домашкинского горизонта К.В. Никифоровой) по степени гипсодонтии близка форме из Крыжановки 3. В этом случае домашкинский горизонт соответствует верхам крыжановского.

**Ферладанский** горизонт, как указывалось, характеризуется фаунами Ливенцовки 1–4. Как видно из табл. 3.1, мелкие *Mimomys* из Ливенцовки 1–3 по эволюционному уровню идентичны формам из Псекупса, а мимомисы из Ливенцовки 4 по степени гипсодонтности занимают промежуточное положение между аналогичными полевыми Крыжановки 3 и Псекупса. Следовательно, ферладанский горизонт соответствует верхней части крыжановского и всему домашкинскому в понимании К.В. Никифоровой.

Как видно из табл. 3.1, по степени эволюционного развития *Borsodia* и мелкие *Mimomys* из Крыжановки 2 близки к аналогичным формам Веселовки. Отложения кувальника в Крыжановке имеют обратную намагниченность, а кувальник Веселовки – нормальную. Из этого следует, что граница между крыжановским и веселовским горизонтами близка инверсии Гаусс/Матуяма (или совпадает с ней). Между этими горизонтами не остается места для аккумуляевского и чистопольского горизонтов схемы К.В. Никифоровой и др.

Полевки из Аккулаево – *Borsodia novoasovica* и *Mimomys hintoni* имеют величину индекса гипсодонтности значительно меньшую, чем эти же формы из Веселовки. Это заставляет помещать **аккулаевский** горизонт стратиграфически ниже веселовского. Для отнесения аккумуляевского горизонта к эпохе Матуяма нет оснований и по палеомагнитным данным. Палеомагнитная характеристика в стратотипическом разрезе (обратная намагниченность) имеется только для верхней части дельтовых отложений. Костеносный горизонт приурочен к основанию последних. Ни выше, ни ниже костеносного горизонта палеомагнитных данных нет (Фауна и флора..., 1972).

Полевки из Симбугино – *Mimomys hintoni* и *Pitymimomys baschkiricus* менее гипсодонтны, чем аналогичные формы из Аккулаево. Если считать, что фауна Симбугино характеризует **чистопольский** горизонт<sup>1</sup>, то его следует помещать стратиграфически ниже аккумуляевского.

<sup>1</sup> По В.Л. Яхимович (Плиоцен..., 1981) местонахождение Симбугино приурочено к отложениям кумурлинского горизонта Башкирского Предуралья. Последний отделяется от аккумуляевского зелим-васильевским горизонтом, который считается аналогом чистопольского горизонта Прикамья.

В местонахождении Кушкуна в западном Азербайджане *Miomys rololicus* из среднеакчагыльских отложений (Лебедева, 1978) по степени эволюционной продвинутости древнее этой формы из Симбугино. Отсюда следует, что аккумуляевский и чистопольский горизонты схемы К.В. Никифоровой не древнее среднего акчагыла и моложе  $2,88 \pm 0,24$  млн лет – датировки, полученной трековым методом из пеплов в разрезе Кушкуна, залегающих ниже костеносного горизонта (Ганзей, 1987).

Таким образом, проведенные исследования позволяют сделать следующие выводы: жеваховский и домашкинский горизонты из эоплейстоцена должны быть перемещены в верхний плиоцен; крыжановский горизонт, оставаясь в верхнем плиоцене, смещается по магнитохронологической шкале в начало эпохи Матуяма; аккумуляевский и чистопольский горизонты перемещаются из верхнего плиоцена в средний под веселовский горизонт.

К этому заключению привели полученные принципиально новые данные по некоторым опорным местонахождениям (как, например, находки архаичных *Allorhaimys* стратиграфически ниже эпизода Олдувей) и более детальное изучение самих остатков мелких млекопитающих. Второй причиной существенной ломки рассмотренной стратиграфической схемы явился, очевидно, не совсем корректный принцип составления схемы, когда к какому-либо горизонту относилось геологическое тело в одном районе, а для его биостратиграфической характеристики привлекались данные по фауне млекопитающих из местонахождения, расположенного в другом районе.

#### **Некоторые замечания к биозональной микротериологической схеме В.А. Топачевского с соавторами**

В.А. Топачевский и его сотрудники в течение многих лет развивали и подробно обосновали принцип подразделения последовательности фаун на этапы-ассоциации. Ассоциация выделяется по со-доминирующим видам грызунов с учетом степени их эволюционной продвинутости (Топачевский и др., 1987; 1998). В этих схемах, как и в настоящей работе, в качестве эволюционного контроля последовательности используется массовый материал по полевым родам *Borsodia* (*Villanyia* в работах Топачевского и др., см замечания по таксономии *Borsodia* в систематическом разделе работы, а также: Tesakov, 1993a). Однако, как указывалось выше, используемая оценка продвинутости по степени развития корней (Топачевский и др., 1979) является недостаточно точной. А главное, не учитываются массовые переотложения ископаемых фаун. Выше разбирался пример с местонахождением Котловина (средний слой), а также с многослойным местонахождением Крыжановка. В связи с этим некоторые местонахождения занимают в схеме инвертированное относительно друг друга положение, а характеристика и название некоторых ассоциаций основаны на переотложенных фаунистических элементах. В табл. 3.2 показана корреляция последовательности местонахождений схемы В.А. Топачевского и полученной автором.

Следует отметить, что В.А. Топачевский понимает хапровский комплекс в широком объеме, включая в него как нижне-, так и средневиллафранкские фауны. Автор понимает хапровский комплекс как аналог средневиллафранкских фаун, а урывский – как аналог нижнего виллафранка Ев-

Таблица 3.2. Корреляция местонахождений среднего-позднего палеолита Причерноморья

Схема В.А. Толачевского и др., 1987, 1998				Корреляция и подразделение, принятые в настоящей работе					
Местонахождения	Ассоциации	Фауни- стичес- кий ком- плекс	Подкомп- лекс	Зоны MN	Скорректирован- ное положение местонахождения	Коррелятивные местонахождения	Фаунистичес- кий комплекс	Зоны MNR	Зоны MN
Котловина в.с.	Вигляниная				Котловина в.с.	Пескулс, Ливенцовка1-3	Пескулский	1	
Котловина с.с.*	Виглянино- плиомисно-сталацциная		Поздний	17	Жевахова Гора сл. 11, Черевичное с.с.	Крыжановка 3, Этулия 3		2	17
Черевичное с.с.	Виглянино-плиомисная						Хапровский	3	
Крыжановка н.с., Жевахова Гора, сл. 11	Виглянино-крупствидная	Хап- ров- ский	Развитый	16	Жевахова Гора сл. 15**, Кры- жановка н.с.	Крыжановка 2			
Жевахова Гора, сл. 15	Виглянино-мрицкая				Ливенцовка н.с.**	Веселовка			
Ливенцовка н.с.	Мимомисная								
Обуховка 1	Виглянино-мимомисно- плиомисная		Древний		Обуховка 1	Аккулаево н.с.	Урянский	4	
Широкино	Мимомисно-вигляниная				Широкино	Волна		5	16
								6	

\* Содержит перерисованный материал, как минимум из двух более древних стратиграфических уровней (см. Главу 2).

\*\* В этих местонахождениях наряду с формами зоны MNR3 присутствуют перерисованные остатки форм зоны MNR4 (см. Гл. 2 и 3.2).

ропы. По общепринятым представлениям средний виллафранк сопоставляется с зоной MN17, а нижний – с зоной MN16. Из этого следует, что хапровский комплекс в схеме В.А. Топачевского должен соответствовать двум зонам шкалы П.Мэна – MN16 и MN17.

### О стратиграфическом положении ройвера Нидерландов и Северо-Западной Германии

В стратиграфической шкале Нидерландов в качестве верхнего подразделения плиоцена выделяется ройвер. По палинологическим данным в нем выделяется 3 зоны (снизу вверх): RA, RB и RC. На всей площади распространения ройверских отложений в них выделяются две литологических пачки – нижняя, преимущественно песчанистая – пачка 10 и верхняя глинистая – пачка 11 (“ройверские глины”). Пачка 10 соответствует палинозоне RA, пачка 11 – палинозонам RB и RC. Принято считать, что инверсия Гаусс/Матуяма совпадает с границей зон RB/RC (Boenigk et al., 1979; Zagwijn, 1998). Возраст верхней границы ройвера оценивается в 2,5 млн лет и она принята в северо-западной Европе за границу между неогеном и кватерном.

В последние годы в отложениях верхней части ройверских глин пачки 11 (RB) в местонахождениях Хамбах и Фрехен на территории Германии были собраны остатки млекопитающих (преимущественно мелких). Причем в обоих разрезах самые верхние слои ройвера уничтожены при разработке карьеров (Mörs et al., 1998; Kolfshoten et al., 1998).

Наиболее полный разрез ройвера наблюдается в карьере Фортуна, где были проведены палеомагнитные исследования (Boenigk et al., 1979) и установлена обратная намагниченность ройвера С и прямая – ройвера В. Прямая намагниченность костеносных горизонтов (RB) зафиксирована также в карьере Фрехен (Kolfshoten et al., 1998).

В местонахождениях Фрехен и Хамбах содержится довольно богатая фауна грызунов, среди которых наиболее важное значение имеют остатки крупной мимомисной полевки. В Хамбахе она определена как *Mimomys hassiacus* Heller (= *M. hajnackensis* Fejfar) (Mörs et al., 1998), а в Фрехене – как *M. cf. polonicus* Kowalski (Kolfshoten et al., 1998). Как указывалось выше, обе формы идентичны и отнесены мной к *M. hajnackensis*. Присутствие в ройверской фауне этой формы существенно меняет представление о положении ройверских глин в магнитохронологической шкале и, соответственно, об их возрасте.

По степени гипсодонтности полевки из Хамбаха и Фрехена значительно архаичнее *Mimomys polonicus* из типового местонахождения этого вида Рембелицы Крулевски 1 (НН-индекс *Mimomys* из Фрехена – 2,47, из Хамбаха – 2,40, Рембелицы Крулевски 1 – 3,06). По величине НН-индекса полевка из Рембелицы Крулевски 1 (3,06) идентична форме из местонахождения Кушкун в Азербайджане (3,05). Последнее местонахождение занимает очень четкое положение в стратиграфической шкале. Нормально намагниченные костеносные отложения (эпоха Гаусс) содержат фауну моллюсков среднего акчагыла. Ниже костеносного горизонта имеется трековая датировка, позволяющая определить его возраст около 2,9 млн лет.

Учитывая эти данные, отложения ройверских глин не могут помещаться в верхнюю часть эпохи Гаусс. Скорее всего костеносные слои ройвера В во Фрехене и Хамбахе могут соответствовать субзоне прямой полярности между эпизодами Мэммос и Каена, ройвер С – эпизоду Каена.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФАУН МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СРЕДНЕГО ПЛИОЦЕНА – ЭОПЛЕЙСТОЦЕНА

Развитие фаун мелких млекопитающих рассматриваемого интервала времени происходило в условиях все возрастающей аридизации климата, что отразилось как на изменениях таксономического состава ассоциаций, так и на особенностях эволюционного развития отдельных линий, в частности, на прогрессирующей гипсодонтности полевков.

При анализе таксономического состава и соотношений экологических группировок изученных фаун четко различаются три крупных этапа фаунистической истории, отвечающие подотделам плиоцена и эоплейстоцена.

В целом, восточноевропейская фауна мелких млекопитающих среднего плиоцена (зоны MNR6-3) характеризуется четкой зональной дифференциацией.

Фауны Северного Причерноморья бидоминантны: преобладают по количеству остатков представители по крайней мере двух филетических линий рода *Mimomys*, субдоминантными являются *Borsodia*. В западных регионах Причерноморья в качестве доминирующих отмечены *Dolomys* и *Pliomys*. Мезофильные элементы фаун составляют до 60% (Tesakov, 1995)<sup>1</sup>. В самом конце среднего плиоцена – начале верхнего появляются первые тушканчики рода *Allactaga*.

В Центральных районах Русской равнины и Приуралье распространялась мимомисная ассоциация мелких млекопитающих с со-доминированием родов *Mimomys* и *Pitymimomys* и постоянным присутствием немногочисленных *Villaniya veterior*. Для этих фаун характерно относительно большое видовое разнообразие насекомыхядных и значительный процент (>10%) зайцеобразных, уменьшающийся от более древних фаун к более молодым (Агаджанян, 2003).

Фауны верхнего плиоцена (MNR2,1-MQR11) южных районов остаются бидоминантными, но *Borsodia* и *Mimomys* меняются местами: *Borsodia* становится доминантом, *Mimomys* – субдоминантом. *Dolomys* и *Pliomys* встречаются в небольшом количестве только в наиболее ранних фаунах. Обычны хомяки и тушканчики рода *Allactaga*. К середине верхнего плиоцена к последнему прибавляются также *Alactagulus* и трехпалые тушканчики *Plioscirotopoda* (Скорик, 1983, Tesakov, 2001). В составе фаун резко возрастает роль ксерофильных элементов – в некоторых из них они достигают 80%. В отдельных фаунах отмечается увеличение обилия и разнообразия членов семейства *Muridae*, представленных родами *Apodemus*, *Micromys*, *Orientalis*

<sup>1</sup> К мезофильным элементам фауны я отношу *Mimomys*, *Dolomys*, *Clethrionomys*, *Muridae*, *Gliridae*, *Desmana* и др. к ксерофильным элементам можно отнести *Borsodia*, *Pliomys ucrainicus*, *Allophaiomys*, *Prolagus*, *Ellobius*, *Cricetini*, *Dipodidae*, *Spalacidae*, *Spermophilus*, *Myomimus* и некоторые другие.

lomys, постоянным членом фаунистических сообществ становится род *Clethrionomys*.

Важным событием в самом конце плиоцена явилось миграционное появление первой некорнезубой полевки *Allophaiomys* и последовавший за ним эволюционный переход корнезубых *Borsodia* в некорнезубые *Prolagurus*. Эти события наложились на типичный в общих чертах “плиоценовый” фон предыдущих фаунистических ассоциаций. Существенным явлением также стало массовое появление сусликов рода *Spermophilus*, до этого известных по единичным и иногда сомнительным находкам (Топачевский и др., 1979, 1987).

Если большинство известных причерноморских местонахождений конца плиоцена характеризуется достаточно ксерофильными ассоциациями, то фауна Северного Кавказа (местонахождение Псекупс) имеет более мезофильный облик и, вероятно, отражает существование в северном Предкавказье лесных ландшафтов. В псекупской ассоциации практически нет борсодий, а доминируют мелкие виды *Mimomys* и лесные полевки *Clethrionomys*. Именно здесь впервые в Восточной Европе найдена полевка *Pitymimomys pitymioides* (Тесаков, 1994), столь характерная для лесных фаун Центральной Европы (Hogásek, Ložek, 1988) и отсутствующая в причерноморских степных ассоциациях. Важно отметить появление в псекупской фауне слепушонок *Ellobius* (Александрова, 1977). Слепушонки широко расселяются в Причерноморье позднее, в аллофайомисных фаунах начала эоплейстоцена.

Фаунистические ассоциации этого времени более северных районов Восточной Европы мало известны, поэтому составить представление о характере зональных комплексов грызунов затруднительно. Можно только отметить, что местонахождение Свапа в бассейне р. Сейм (Агаджанян, Калущкая, 1976), в которой доминируют разнообразные мелкие мимомисы, по видимому, представляет лесостепную ассоциацию, населявшую северную окраину степной зоны.

О существовании ландшафтов северных окраин степной зоны в Прикарпатье можно судить по местонахождению Чортков, где по сравнению со степными фаунами увеличивается количество лесных полевок, мимомисов группы *pusillus* и даже появляются редкие *Lemmus* (Топачевский и др., 1977; Рековец, 1994).

Хотя формально зона MQR11 и начало зоны MQR10 относятся еще к плиоцену (по времени они предшествуют эпизоду Олдувей палеомагнитной эпохи Матуяма), отмеченные важные события – появление *Allophaiomys*, а затем и некорнезубых *Lagurini* – заставляют считать эти зоны как характеризующие уже начало четвертичного этапа в развитии фауны (и в их индекс введено Q – индекс четвертичной системы).

Появление в конце плиоцена некорнезубых полевок резко изменило структуру фаунистических группировок. В эоплейстоцене (зоны MQR10, 9, 8) фауны становятся тридоминантными: *Allophaiomys* – *Prolagurus* – *Mimomys*. С этого времени начинается доминирование некорнезубых полевок. Быстро сокращается разнообразие мимомисной группы, в том числе, возможно, и вследствие конкурентного вытеснения полевыми группами *Allophaiomys*. В это время уже существуют и быстро расселяются во всех европейских фаунах примитивные представители *Mimomys ex gr. intermedius*.

На юге в фаунистических ассоциациях обычны фоновые степные формы грызунов: суслики, хомячки, слепыши. Однако в более северных районах, например, местонахождение Михайловка 1 (Агаджанян, Глушанкова, 1988) *Mimomys*, представленные малоцементными гипсодонтными *M. ex gr. reidi-pusillus*, достаточно многочисленны и отражают существование в этой зоне мезофильных условий.

В Приуралье существовали мозаичные ландшафты с чередованием открытых пространств, лесных и приречных местообитаний (Сухов, 1970).

Такие соотношения экологических группировок сохраняются практически до конца эоплейстоцена.

Следует отметить, что видовое разнообразие степных фаун увеличивалось со временем на протяжении рассматриваемого интервала геологической истории за счет диверсификации ксерофильных элементов, при этом количество видов мезофилов оставалось более или менее постоянным. Однако увеличение "ксерофильной составляющей" в ископаемых фаунистических группировках сначала происходило в результате увеличения количества остатков немногих видов и лишь затем прослеживается увеличение таксономического разнообразия этой группы (увеличение разнообразия *Dipodidae*, появление *Ellobius*, *Eolagurus* и др.). Очевидно, увеличение численности немногих форм ксерофилов было первым ответом на ухудшающиеся условия и позднее, в ходе экологической дифференциации произошли изменения таксономические.

## ВЫВОДЫ

Основные результаты, полученные из анализа фауны полевок опорных местонахождений Восточной Европы, изучения эволюционных тенденций в ряде филетических линий в комплексе с геологическими и магнитостратиграфическими данными, сводятся к следующему.

1. Для среднего-верхнего плиоцена Восточной Европы выделено шесть зон (MNR1-6) совместного распространения видов четырех филетических линий: *Borsodia*, *Mimomys ex gr. hajackensis-pliocaenicus*, *Mimomys ex gr. hintoni-reidi*, *Pitymimomys inceptor* – *Pitymioides*. Эти данные позволяют произвести вдвое более дробное подразделение отложений по сравнению со схемой, предложенной О. Фейфаром и В.-Д. Хайнрихом. Продолжительность выделенных зон оценивается от 200 до 400 тыс. лет.

2. Для эоплейстоцена выделяются четыре зоны и одна подзона (MQR7B-MQR11) продолжительностью 100–300 тыс. лет. Одна зона (MQR10) имеет большую продолжительность – около 500 тыс. лет, что можно объяснить недостаточной изученностью этого возрастного интервала.

3. На основании анализа степени эволюционного развития (главным образом гипсодонтии) полевок проведена корреляция местонахождений Восточной, Центральной и Северной Европы.

4. Фаунистические данные свидетельствуют о необходимости внесения корректив в некоторые стратиграфические схемы:

а) в схеме К.В. Никифоровой с соавторами для Восточной Европы следует пересмотреть возраст большинства горизонтов верхнего плиоцена и эоплейстоцена

б) изменяется последовательность некоторых опорных местонахождений, которые служат для палеонтологического обоснования стратиграфической схемы территории Украины

в) в схеме Северной Европы удревняется возраст ройвера, который сопоставляется с нижней частью палеомагнитной эпохи Гаусс, а не с ее верхней частью, как это до сих пор принято.

5. Анализ таксономического состава и экологических группировок изученных фаун позволил выделить три крупных этапа в истории фаун мелких млекопитающих, совпадающих с подотделами плиоцена (средний, верхний плиоцен) и эоплейстоценом.

**Fig. 3.1.** Taxonomic composition of arvicolid fauna in studied localities

**Fig. 3.2.** Main phyletic lineages of voles and mammal zones of Middle Pliocene to Early Pleistocene

**Fig. 3.3.** Correlation of reference localities

**Fig. 3.4.** Position of horizons of Pliocene and Early Pleistocene of East Europe in magnetochronological scale



## Глава 4

### ОПИСАНИЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА

В данном разделе приведены описания форм полевок, послуживших основой для построения стратиграфической шкалы и имеющих наибольшее значение для межрегиональной корреляции. Условные обозначения, промеры и индексы см. гл. 1. Все промеры в мм.

О Т Р Я Д RODENTIA BOWDICH, 1821

С Е М Е Й С Т В О CRICETIDAE FISCHER, 1817

ПОДСЕМЕЙСТВО ARVICOLINAE GRAY, 1821

Р о д *Mimomys* F. Major, 1902

**Типовой вид.** *Mimomys pliocaenicus* F. Major, 1902

**Диагноз.** Корнезубые полевки среднего и крупного размера. Коренные с наружным цементом. Нижний m1 с островком эмали, который редуцируется у гипсодонтных форм. Задняя петля M3 упрощается с образованием островка эмали, который редуцируется у гипсодонтных форм. Передний островок эмали на M3 отсутствует. Эмаль дифференцирована негативно (направляющие стенки эмалевых призм тоньше замыкающих). Микроструктура эмали пахикнемного типа.

**Дифференциальный диагноз.** *Mimomys* отличается: от *Borsodia* присутствием цемента, образованием эмалевого островка на m1, негативной дифференциацией толщины эмали; от *Villanya* – более крупными размерами, негативной дифференциацией эмали, более разделенными элементами M3 и других коренных; от *Cseria* – редукцией переднего островка M3, более крупными размерами, большей гипсодонтностью; от *Ungaromys* – более разделенными элементами жевательной поверхности, тенденцией к дифференциации эмали, более крупными размерами.

**Видовой состав на изученной территории.** На территории Восточной Европы достоверно зарегистрированы следующие виды рода: *M. ex gr. hajnackensis*, *M. hajnackensis*, *M. polonicus*, *M. praepliocaenicus*, *M. cf. pliocaenicus*, *M. sp.*, *M. hintoni*, *M. reidi*, *M. pusillus*, *M. (Tcharynomys) sp.*, *Mimomys (Microtomys) intermedius*. Некоторые из них возможно включают морфологически близкие виды, для выявления которых нужны более полные материалы.

**Замечания.** С начала XX в. исследования эволюции корнезубых полевок продемонстрировали независимое происхождение (и параллельное развитие) нескольких филетических линий “мимомисных” полевок, таких как

Borsodia, Cromeromys, “Mimomys pitomyoides” и др. (Jánossy & van der Meulen, 1975, Зажигин, 1980, Tesakov, 1993a). Вполне вероятно, дальнейшие исследования еще более вскроют полиморфность рода, как произошло с группой *Microtus*. Данный выше диагноз рода *Mimomys* позволяет ближе подойти к концепции естественной группы, в частности, оставляя за ее пределами ряд раннеплиоценовых протомимомисных форм эволюционной грады “*Promimomys-Cseria*”.

### Подрод *Mimomys* F.Major, 1902

#### *Grupna polonicus – pliosaenicus*

**Замечания.** Крупные полевки номинативного подрода рода *Mimomys*, так называемой группы *polonicus-pliosaenicus*, широко известны в местонахождениях среднего-позднего плиоцена Европы, в том числе и на юге Восточной Европы. Существует несколько подходов деления этой филетической линии на таксоны видового ранга. Для среднеплиоценового периода развития линии (ранний вилланий, зона MN16) был описан вид *Mimomys polonicus* (Kowalski, 1960a). Первоначально предполагалось, что вид *M.hajnackensis* Fejfar, 1961, описанный из местонахождения Хайначка (Fejfar, 1961) представляет более раннюю стадию развития линии, отвечающую первой половине раннего виллания (MN16a), в то время как *Mimomys polonicus* соответствует второй половине раннего виллания и подзоне MN16b (Fejfar, Heinrich, 1990). К сходному мнению пришли и некоторые другие авторы (Агаджанян, Глушанкова, 1988). Затем была высказана точка зрения, что оба вида идентичны друг другу по степени эволюционного развития и являются синонимами (Horáček, Ložek, 1988), либо было признано, что старшим синонимом *M. hajnackensis* является *M.hassiacus* Heller, 1936 (Fejfar et al., 1998). Ранняя часть виллания многими западноевропейскими палеонтологами характеризуется в настоящее время видом *Mimomys hassiacus* (Storch, Fejfar, 1990, Fejfar, 2001).

Интересно отметить, что в типовом местонахождении *M.polonicus* – Рембелицы Крулевски известны две фаунистические ассоциации, причем из более молодой (Рембелицы Крулевски 1) был описан вид *M.polonicus*, а более древняя (PK 2) содержит остатки более брахиодонтного крупного мимомиса (Kowalski & Nadachowski, 1990). Однако экземпляры типовой коллекции *M.hassiacus* Ф. Хеллера из Гундерсгейма и дополнительный материал из близкого по возрасту местонахождения Гундерсгейма 4, изображенные в работе О. Фейфара и Г. Шторха (Fejfar, Storch, 1990), значительно отличаются по морфологии антероконида от большинства известных выборок крупных мимомисов линии *M. polonicus-pliosaenicus*. Главное отличие – глубокая островная складка (BRA4) как у молодых, так и сильно стертых экземпляров m1, а также круглый небольшой островок эмали. Кроме того, единственный известный M3 (Fejfar & Storch, 1990: fig. 110) имеет глубокую вторую лингвальную складку (LRA3), заполненную цементом и не замыкающуюся в островок эмали. Другие известные ранние представители группы *polonicus* имеют компактный субтреугольный антероконид m1 с крупным овальным вытянутым островком эмали (Агаджанян, 1976, Зажигин, 1980; van Kolfshoten et al., 1998, Mörs et al., 1998) и M3 с задним эмалевым островком,

который образуется за счет редукции задне-лингвальной входящей складки (LRA3). Однако среди ревизованной типовой серии *M. hassiacus* изображен один экземпляр, полностью морфологически соответствующий типичным крупным мимомисам группы *polonicus* (Storch & Fejfar, 1990: fig. 1–2). Этот экземпляр обладает и более высокими дентиновыми трактами, близкими к известным для *Mimomys polonicus*.

Таким образом, типовая серия Хеллера по-видимому содержит смесь разнородных форм, и следовательно название *M. hassiacus* не может быть, без дополнительной ревизии использовано для полевок группы *M. polonicus* первой половины раннего виллания и зоны MN16a. В то же время, судя по первоописанию, *M. hajnackensis* действительно имеет менее развитые дентиновые тракты, чем у типовой *M. polonicus* из Рембелиц Крулевских 1. В этой ситуации представляется обоснованным использовать название *M. hajnackensis* Fejfar, 1961.

Для позднего виллания в линии крупных мимомисов выделяется собственно *Mimomys pliocaenicus* и более продвинутая форма *Mimomys ostramosensis* (Jánossy & van der Meulen, 1975). Г. Рабедер (Rabeder, 1981) также описал вид *M. praepliocaenicus*, промежуточный по уровню развития между *M. polonicus* и *M. pliocaenicus*.

В изученных местонахождениях Восточной Европы выделяется 5 последовательных форм крупных мимомисов: *Mimomys ex gr. hajnackensis*, *Mimomys hajnackensis* – *Mimomys polonicus* – *Mimomys praepliocaenicus* – *Mimomys cf. pliocaenicus*.

#### *Mimomys ex gr. hajnackensis* Fejfar, 1961

Рис. 4.1, Табл. 4.1.

**Материал и местонахождение:** Рипа Скорцельская, верхнелевантинские отложения цоколя пятой террасы р. Прут: 27 m1, 21 M3.

**Геологический возраст.** Средний плиоцен, ранний вилланий, ранний виллафранк.

**Описание.** Крупная брахиодонтная полевка. Коренные относительно широкие. Отложения цемента от небольших у молодых экземпляров до значительных у сенильных. Примерно у половины экземпляров M3 задне-внутренняя складка (LRA3) не редуцируется с образованием островка эмали.

m1. Длина m1 3,2–3,3–3,5 (n = 27). Базальная длина коронки достигает 3,4–3,6. Относительная ширина (W/L) составляет в среднем 49% (n = 27). Относительная длина антероконида (A/L) составляет 39–43–51 (n = 27). Высота трактов: hsd – 1,5–1,8–2,2 (n = 5), hslд – 0,4–0,6–1,1 (n = 5), НН-индекс 1,6–1,9–2,3 (n = 5). Для большинства экземпляров характерно сильное развитие передней лингвальной входящей складки антероконида (LRA4). У молодого экземпляра при высоте коронки около 3,5 мм островная складка (BRA4) еще не замкнута в островок эмали, ее вершина направлена назад. Замыкание островка происходит на второй стадии развития корней при высоте коронки около 3,4.

M3. Размеры крупные (см. табл. 4.1). Входящие углы глубокие, узкие с вершинами, направленными назад (ретровергентные). Морфологически однородная серия распадается по признаку замыкания заднего островка.

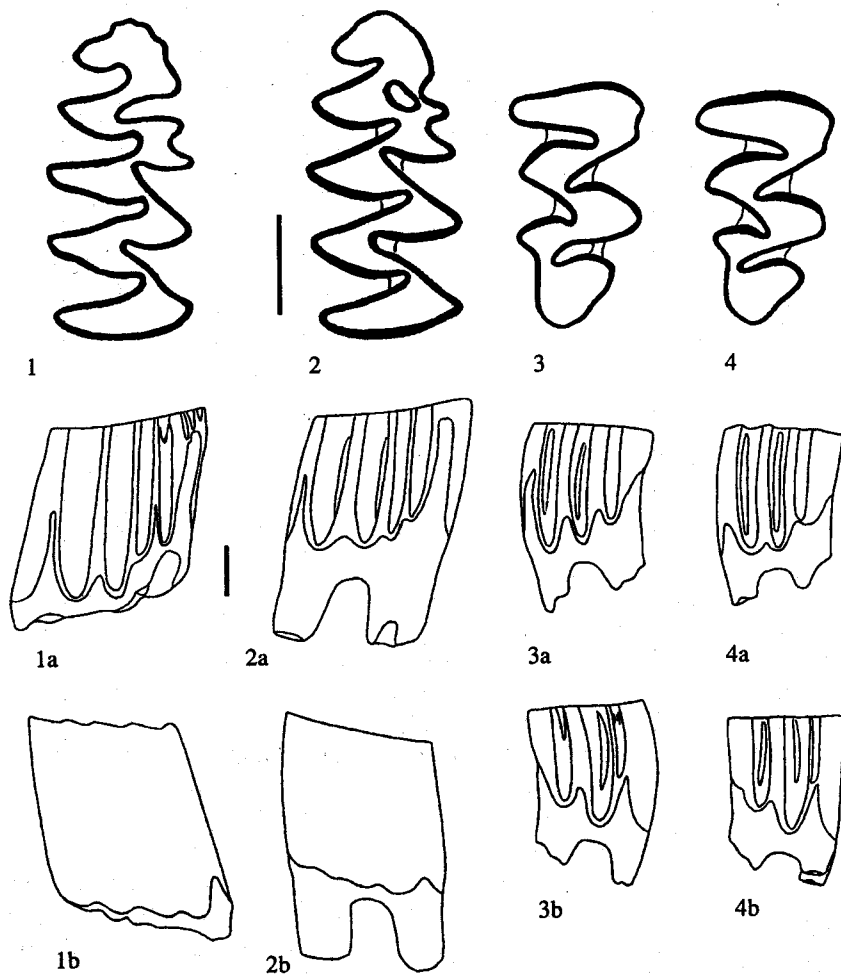


Рис. 4.1. Строение коренных *Mimomys ex gr. hajnackensis*. Рипа Скорцельская

1-2 – m1; 3-4 – M3; 1-4 – жевательная поверхность, а – лабиальная сторона, б – лингвальная сторона  
 Масштабные линейки – 1 мм (длинная – для жевательных поверхностей, короткая – для боковых сторон)

Половина экземпляров ( $n = 9$ ) имеют глубокую задне-лингвальную входящую складку (LRA3). Её нижний край расположен над основанием коронки на высоте 0,15–0,37–0,73 ( $n = 12$ ). У другой части выборки задне-лингвальная складка замыкается с образованием островка на высоте 1,5–2,1–2,7 ( $n = 9$ ). Обе части выборки неотличимы друг от друга по размерам и гипсодонтии. По-видимому, мы имеем дело с дискретной изменчивостью по этому признаку.

Среди M3 два экземпляра имеет 3 корня и шесть – 2 корня.

**Сравнение.** Отличается от большинства европейских выборок группы *Mimomys hajnackensis* – *polonicus* по доминированию нередуцированного, безостровкового заднего отдела M3. Отличается от “*Mimomys konstantinowae*” конца раннего плиоцена наличием цемента и более выраженной мимомисной дифференциацией эмали.

Таблица 4.1. Промеры и индексы *Mimomys ex gr. hajackensis.*, Рипа Скорцельская, МЗ

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	17	2,32	0,0286	2,15	2,54	0,1179	5,09
W	21	1,37	0,0166	1,22	1,54	0,0760	5,56
H	22	2,55	0,1258	1,37	3,66	0,5901	23,18
DS	14	0,99	0,0458	0,73	1,32	0,1713	17,37
AS	19	0,62	0,0404	0,20	1,02	0,1759	28,49
PRS	21	0,89	0,0500	0,20	1,22	0,2290	25,71
Lbas	18	2,36	0,0253	2,15	2,49	0,1071	4,54
PA-index	19	1,09	0,0587	0,28	1,42	0,2559	23,44
LP/L	17	42,10	0,6117	37,25	45,65	2,5221	5,99
PA/L	16	47,74	2,8329	12,17	62,03	11,3315	23,74
AS/L	16	26,92	1,8979	8,60	41,18	7,5915	28,20
PRS/L	17	39,16	2,5183	8,60	53,19	10,3833	26,52
AS/PRS	19	0,73	0,0489	0,36	1,15	0,2134	29,36

**Замечания.** Сочетание широких коренных и характерной морфологии МЗ отличает *Mimomys ex gr. hajackensis* из Рипы Скорцельской от большинства ранних мимомисов группы *M. polonicus*, которые имеют в целом небольшие размеры, более грацильные пропорции коренных и преимущественно заднеостровковый МЗ. Огромный ареал крупных мимомисов мог (по аналогии с современными *Agvicola*), тем не менее, обуславливать широкий размах географической изменчивости региональных популяций. Образование задних островков у части выборки МЗ *M. ex gr. hajackensis* может указывать и на направленную тенденцию к постепенному переходу к островковой редукции заднего отдела МЗ. Тем более, что в большинстве изученных выборок *M. hajackensis-polonicus* встречаются МЗ с нередуцированной LRA3. Существует и вероятность, что описываемая форма принадлежит к эндемичной группе крупных мимомисов, филогенетически не связанных с основным стволом *M. hajackensis - polonicus*.

Происхождение *M. ex gr. hajackensis* можно связывать с крупными мимомисными полевками "*Mimomys konstantinovaе Alexandrova*", известными из позднепалеогеновых (конец раннего плиоцена) фаун северо-западного Причерноморья (Александрова, 1966; Шушпанов, 1985; Топачевский, Несин, 1989). "*Mimomys konstantinovaе*" имеет менее гипсодонтные, но широкие коренные. У многих МЗ этой формы задний островок эмали образуется при значительном стирании коронки (Топачевский, Несин, 1989).

### *Mimomys hajackensis* Fejfar, 1961

Рис. 4.2 – 4.6, Табл. 4.2 – 4.9.

1961 *Mimomys hajackensis* sp. nov.: O. Fejfar, Die Plio-Pleistozänen Wirbeltierfaunen...: pp. 50–51, Abb.2: a,c.

1961 *Mimomys kretzoi* sp. nov.: O. Fejfar, Die Plio-Pleistozänen Wirbeltierfaunen...: pp. 52–54, Abb.3: a,d.

1976 *Mimomys aff. polonicus* Kowalski: A.K. Агаджанян, Полевки (Microtinae. Rodentia)...: сс. 68–73, рис. 3–4.

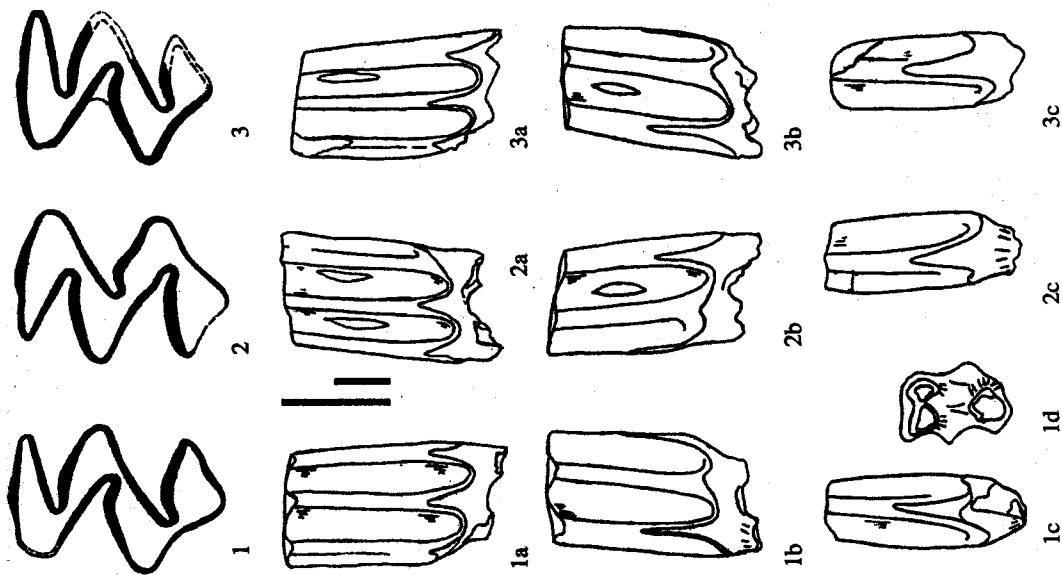


Рис. 4.2. Стрoение коренных *Mimomys hajpascensis*. Волна

1 - m1; 2 - M3; 1-2 - жевательная поверхность; а - лабальная сторона, б - лингвальная сторона; с - вид сзади, d - вид со стороны корней

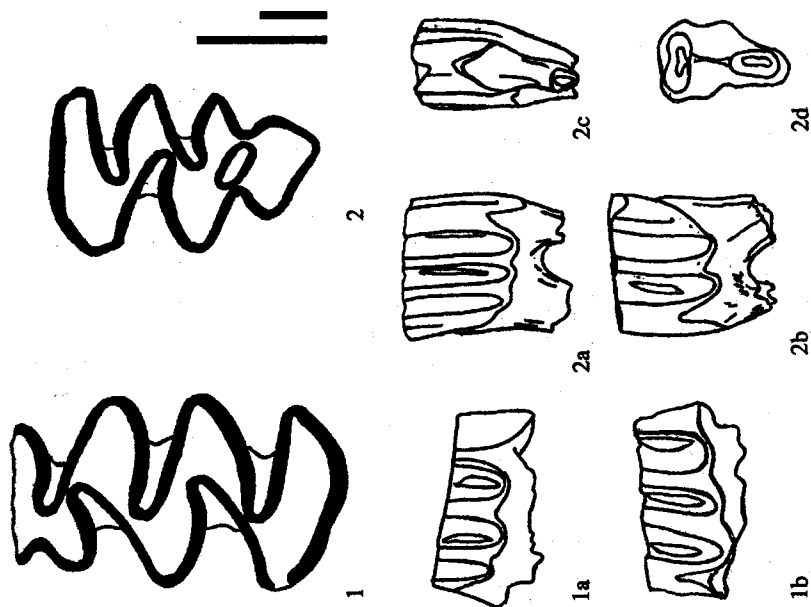


Рис. 4.3. Стрoение M2 *Mimomys hajpascensis*. Волна.

1-3 - жевательная поверхность; а - лабальная сторона, б - лингвальная сторона, с - сзади, d - вид со стороны корней

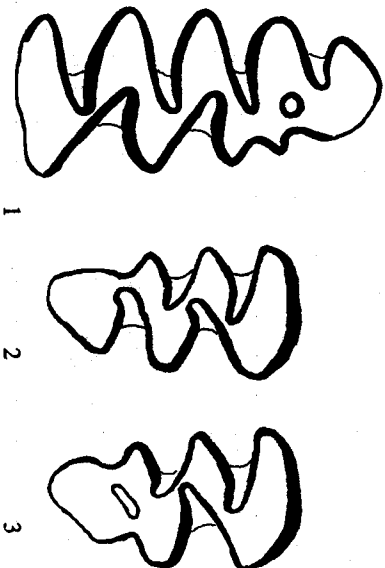


Рис. 4.4. Строение жевательной поверхности *Мимомыса* *hajnaeckensis*. Широкино.

1 - m1; 2-3 - M3

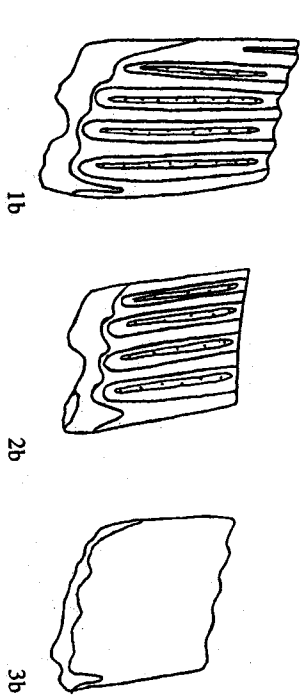
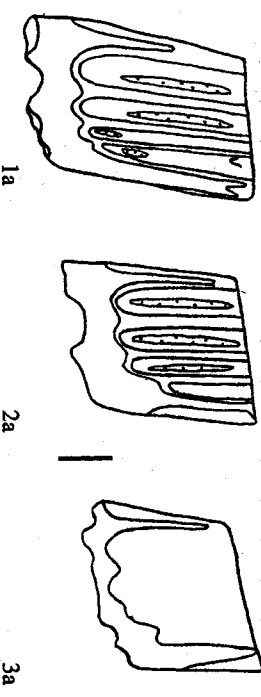
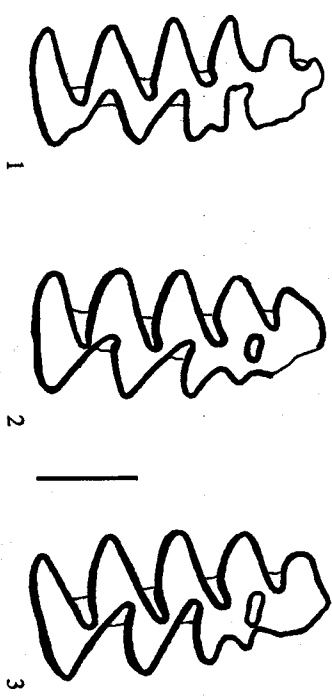


Рис. 4.5. Строение m1 *Мимомыса* *hajnaeckensis* Натанскай

1-3 - жевательная поверхность; а - латеральная сторона, б - лингвальная сторона; 1 - левый, 2-3 - правые

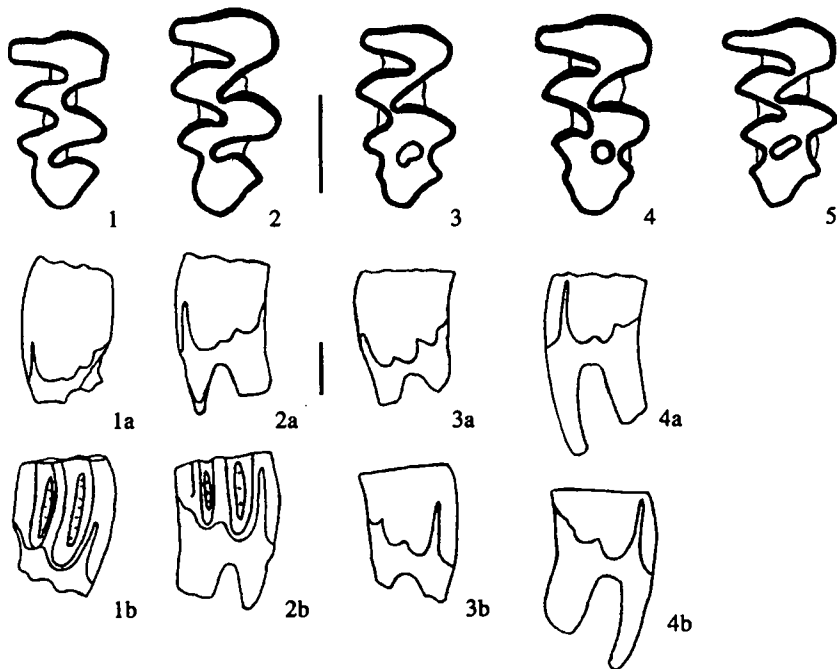


Рис. 4.6. Строение МЗ *Mimomys hajackensis*. Нагавская

1-5 – жевательная поверхность; а – лабиальная сторона, б – лингвальная сторона; 1, 4, 5 – левые (инвертированы), 2, 3 – правые

1986 *Mimomys* ex gr. *polonicus* Kowalski: Н.Г. Смирнов, В.Н. Большаков, А.В. Бородин, Плейстоценовые грызуны..., с. 85, рис. 29.

1998 *Mimomys hassiacus* Heller, 1936: Mörs et al., Rodents (Mammalia) from the late Pliocene Reuver ....: pp. 147–149, fig. 7.

1998 *Mimomys* cf. *polonicus* Kowalski, 1960: van Kolfschoten et al., The Late Pliocene Rodents...: pp. 166–168, fig. 6.

2001 *Mimomys hassiacus* Heller, 1936: Fejfar O., The Arviculids from Arodelli...: pp. 185–193, fig. 1: 6–12, 17–19, fig. 4.

**Материал и местонахождения.** Волна, отложения нижнего куяльника: 1 m1, 1 m2, 4 M2, 1 M3; Широкино, плиоценовые аллювиальные отложения: 12 m1, 3 m2, 5 m3, 11 M1, 3 M2, 8 M3; Нагавская, кривский аллювий (материал предоставлен Н.Е. Казанцевой): 12 m1, 11 M3.

**Геологический возраст.** Средний плиоцен, ранний вилланий, ранний виллафранк.

**Описание.** Крупная брахиодонтная полевка, НН-индекс m1 не превышает 2,5. Отложения цемента относительно небольшие.

**m1.** В выборке из Широкино относительная ширина (W/L) составляет в среднем 48% (n = 12). Образование островка эмали наблюдается у одного молодого экземпляра на третьей стадии формирования корней при высоте коронки 4,2. У очень молодых экземпляров на ранних стадиях формирования корней эмалевый островок изогнут назад, у более взрослых с сформированными корнями (стадия б) островки небольшие, круглые.



Таблица 4.2. Промеры и индексы *Mimomys hajnackensis*, Широкино, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	12	3,24	0,0413	3,00	3,50	0,1432	4,42
W	17	1,55	0,0239	1,35	1,70	0,0984	6,35
ASD	2	3,33	0,0250	3,30	3,35	0,0354	1,06
HSD	4	2,00	0,1848	1,55	2,35	0,3697	18,48
HSLD	9	0,98	0,0290	0,80	1,05	0,0870	8,90
L_BAS	10	3,34	0,0388	3,15	3,55	0,1226	3,68
EL	12	1,11	0,0630	0,65	1,35	0,2183	19,70
HH-index	4	2,24	0,1750	1,82	2,57	0,3499	15,59
A/L	12	42,08	0,8859	37,71	48,39	3,0688	7,29
HH/L	4	72,26	4,9995	60,60	83,03	9,9991	13,84
HSD/L	4	64,37	5,3968	51,67	75,81	10,7935	16,77
HSLD/L	9	30,57	0,8937	25,40	33,87	2,6812	8,77
Hsl/Hsld	4	1,97	0,1386	1,63	2,24	0,2773	14,11

Таблица 4.3. Промеры и индексы *Mimomys hajnackensis*, Нагавская, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	6	3,04	0,0768	2,80	3,35	0,1882	6,19
W	12	1,40	0,0323	1,20	1,55	0,1117	8,00
ASD	3	3,03	0,4372	2,50	3,90	0,7572	24,96
HSD	6	1,97	0,0928	1,60	2,20	0,2273	11,56
HSLD	10	0,93	0,0824	0,70	1,45	0,2606	28,02
L_BAS	4	3,24	0,0747	3,05	3,40	0,1493	4,61
EL	9	1,13	0,0737	0,70	1,50	0,2210	19,59
HH-index	6	2,16	0,1126	1,75	2,48	0,2757	12,75
A/L	6	42,63	1,8130	35,71	47,54	4,4409	10,42
HH/L	4	76,92	3,1067	71,02	85,60	6,2134	8,08
HSD/L	4	69,50	2,2572	65,57	75,86	4,5145	6,50
HSLD/L	6	30,70	3,3281	20,90	39,66	8,1521	26,55
Hsl/Hsld	6	2,32	0,1889	1,67	2,93	0,4628	19,98

m2. Задний корень акроризно охватывает дорзальную поверхность резца.

Таблица 4.4. Промеры и индексы *Mimomys hajnackensis*, Широкино, m2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	3	2,01	0,0470	1,95	2,10	0,0814	4,06
W	3	1,29	0,0939	1,15	1,47	0,1626	12,57
ASD	3	2,33	0,3283	1,70	2,80	0,5686	24,37
HSD	3	1,72	0,0167	1,70	1,75	0,0289	1,68
HSLD	3	1,13	0,0726	1,00	1,25	0,1258	11,10
L_BAS	3	2,22	0,0928	2,10	2,40	0,1607	7,25
HH-index	3	2,06	0,0275	2,02	2,11	0,0476	2,31
HH/L	3	102,79	3,5988	95,98	108,21	6,2333	6,06
HSD/L	3	85,60	1,1630	83,33	87,18	2,0143	2,35

**м3. Промеры приведены в табл. 4.5.**

**Таблица 4.5. Промеры и индексы *Miomys hajackensis*, Широкино, м3**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	5	1,85	0,0354	1,75	1,95	0,079	4,27
W	4	1,13	0,0250	1,05	1,15	0,050	4,44
ASD	3	1,78	0,3877	1,30	2,55	0,671	37,65
HSD	4	0,65	0,1369	0,35	0,95	0,274	42,13
HSLD	5	0,49	0,0739	0,35	0,75	0,165	33,60
L_BAS	5	1,95	0,0224	1,90	2,00	0,050	2,56
HH-index	4	0,79	0,1235	0,57	1,10	0,247	31,30
HH/L	4	42,77	6,1635	31,67	56,29	12,327	28,82
HSD/L	4	35,23	7,1199	19,44	48,72	14,240	40,42

**M1. Все коренные имеют три корня.**

**Таблица 4.6. Промеры и индексы *Miomys hajackensis*, Широкино, M1**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	9	2,74	0,0444	2,50	2,90	0,1333	4,86
W	11	1,71	0,0323	1,50	1,80	0,1070	6,27
DS	6	2,49	0,1114	2,15	2,85	0,2728	10,95
AS	8	1,32	0,0911	0,90	1,55	0,2577	19,54
ASL	11	0,88	0,0695	0,60	1,20	0,2305	26,14
PRS	7	2,30	0,1097	1,90	2,70	0,2901	12,61
L_BAS	9	2,77	0,0471	2,60	3,05	0,1414	5,11
PA-index	6	2,75	0,1125	2,46	3,11	0,2756	10,03
PA/L	5	100,11	6,1356	92,65	124,53	13,7196	13,70
AS/L	7	47,62	3,8760	33,33	62,00	10,2550	21,53
PRS/L	5	86,31	5,6351	75,47	108,00	12,6005	14,60

**M2. В широкинской выборке все экземпляры имеют три корня, передне-лингвальный – наиболее мелкий.**

**Таблица 4.7. Промеры и индексы *Miomys hajackensis*, Широкино, M2**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	3	2,17	0,0569	2,06	2,25	0,0985	4,54
W	3	1,43	0,0601	1,35	1,55	0,1041	7,26
DS	3	1,43	0,0667	1,30	1,50	0,1155	8,06
AS	2	0,98	0,1250	0,85	1,10	0,1768	18,13
PRS	3	1,52	0,1014	1,35	1,70	0,1756	11,58
L_BAS	2	2,18	0,0250	2,15	2,20	0,0354	1,63
PA-index	2	1,87	0,1504	1,72	2,02	0,2127	11,35
PA/L	2	87,46	10,8335	76,63	98,29	15,3209	17,52
AS/L	2	45,59	7,8101	37,78	53,40	11,0452	24,23

Таблица 4.8. Промеры и индексы *Mimomys hajnackensis*, Широкино, МЗ

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	8	2,15	0,0366	2,05	2,30	0,1035	4,81
W	8	1,23	0,0299	1,10	1,30	0,0845	6,90
DS	7	0,94	0,0834	0,65	1,25	0,2207	23,40
AS	8	1,11	0,0406	0,90	1,25	0,1148	10,37
PRS	8	1,14	0,0666	0,95	1,55	0,1885	16,57
L_BAS	8	4,72	2,4762	2,10	22,05	7,0036	148,42
PA-index	8	1,59	0,0631	1,46	1,96	0,1786	11,22
LP/L	8	48,90	0,9057	45,65	53,66	2,5616	5,24
PA/L	8	74,14	3,0506	63,49	87,12	8,6285	11,64
AS/L	8	51,65	2,3581	39,13	60,98	6,6698	12,91
PRS/L	8	52,89	2,8602	44,19	68,89	8,0898	15,29
AS/PRS	8	0,99	0,0560	0,77	1,26	0,1584	16,01

Таблица 4.9. Промеры и индексы *Mimomys hajnackensis*, Нагавская, МЗ

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	11	2,09	0,0374	1,90	2,30	0,1241	5,94
W	11	1,15	0,0228	1,05	1,25	0,0757	6,55
DS	11	0,86	0,0591	0,60	1,20	0,1960	22,81
AS	9	1,07	0,0697	0,80	1,35	0,2092	19,61
PRS	10	1,13	0,0676	0,75	1,50	0,2137	18,91
L_BAS	10	2,07	0,0309	1,95	2,25	0,0978	4,72
PA-index	9	1,53	0,0854	1,10	1,91	0,2562	16,77
LP/L	11	47,69	1,0611	42,22	53,66	3,5193	7,38
PA/L	9	73,73	4,2516	51,00	87,03	12,7547	17,30
AS/L	9	51,44	3,3251	37,21	61,90	9,9754	19,39
PRS/L	10	54,67	3,4648	34,88	73,17	10,9567	20,04
AS/PRS	9	0,98	0,0474	0,84	1,30	0,1423	14,47

**МЗ.** В Широкино у большинства экземпляров ( $n = 6$ ) формируется задний островок эмали, его замыкание происходит у молодых экземпляров при высоте коронки около 2,5. У некоторых моляров ( $n = 2$ ) островок либо замыкается очень поздно (на высоте 0,85 над основанием коронки), либо вообще не замыкается, а задне-лингвальная складка заполнена цементом. Островки эмали в основном вытянуто-овальной формы. В выборке из Нагавской островок не замыкается у двух из 11 экз. (Рис. 4.6: 1–2). Островки эмали у экземпляров из Широкино, Нагавской и Волны в основном вытянутой овальной формы. Все МЗ имеют 2 корня, часто передний корень уплощенный, часто с отчетливой перетяжкой.

**Сравнение.** Из трех изученных выборок наиболее полны материалы из Широкино и Нагавской. По большинству параметров эти выборки очень близки друг другу. Так, значение НН-индекса  $m1$  в них составляет

соответственно 1,82–2,24–2,57 (n = 4) и 1,79–2,5–3,4 (n = 5). *M. hajnackensis* из Волны несколько брахиодонтнее выборок Широкина и Нагавской: МЗ из Волны имеет РА-индекс 0,96, МЗ из Широкина – 1,46–1,59–1,96 (n = 8), из Нагавской – 1,1–1,53–1,91 (n = 9). Как уже отмечалось, в ассоциации из Нагавской примитивный *M. hajnackensis* сочетается с достаточно продвинутыми *Borsodia praeungarica*. Это, по-видимому, свидетельствует о переотложении остатков крупных мимомисов в этом местонахождении.

*Mimomys hajnackensis* Fejfar, 1961 из Хайначки. Тип вида, единственный известный m1 имеет очень низкие дентиновые тракты, НН-индекс (рассчитано по фотографии Fejfar, 1961: taf. 15, 1–2) достигает 1,0. Другой крупный экземпляр m1 из типового местонахождения, описанный первоначально как *M. kretzoi*, имеет более высокие тракты и расчетный НН-индекс около 2,3.

*Mimomys cf. polonicus* из Урыва 1 (Агаджанян, 1976) близок по морфологии коренных к выборке Широкино и Нагавской. Отличается, вероятно, несколько более низкими дентиновыми трактами.

*Mimomys hassiacus* из Хамбаха (Mörs et al., 1998) и *Mimomys cf. polonicus* (van Kolfshoten et al., 1998) из Фрехена. Крупные мимомисы из двух местонахождений в ройверских отложениях Германии близки друг другу по морфологии и гипсодонтии. Значения НН-индекса m1 в среднем составляют около 2,4 при довольно большом размахе изменчивости от 1,5 до 3. По большинству признаков очень близки полевке из Широкино.

*M. polonicus* из Рембелиц Крулевских 2 (Kowalski & Nadachowski, 1990). Эта форма по морфологии коренных и гипсодонтии – НН-индекс m1 1,93–2,25–2,47 (n = 12) – близка к выборкам Широкино и Нагавской.

*Mimomys hassiacus* из Аронделли (Michaux, 1970; Fejfar, 2001). Крупная брахиодонтная форма с типичным для вида строением m1 и МЗ. По гипсодонтии видимо несколько менее продвинута по сравнению с *M. hajnackensis* из Широкино.

**Замечания.** К данному виду можно относить крупных мимомисов с заднеостровковым МЗ и НН-индексом m1 от 1,5 до 2,5. Очевидно, что граница между *M. hajnackensis* и более прогрессивной *M. polonicus* (НН-индекс 2,5–3,5) постепенна. Важной задачей является выяснение изменчивости гипсодонтии вида в разных частях ареала.

### *Mimomys polonicus* Kowalski, 1960

Рис. 4.7 – 4.8, Табл. 4.10 – 4.18

1960 *Mimomys polonicus* sp. nov.: K. Kowalski, Pliocene insectivores and rodents from Rebelice...: pp. 172, Pl. 21, fig. 1–2.

1977 *Mimomys (Mimomys) pliocaenicus* F. Major: В.П. Сухов, Мелкие позвоночные. Фауна и флора Симбугино...: сс. 133–134, табл. LI: рис. 1–10.

1981 *Mimomys polonicus* Kowalski: G. Rabeder, Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia)...: pp. 217–220, Abb. 136.

**Материал и местонахождения.** Кушкуна, аллювиальные отложения среднего акчагыла: 16 m1, 6 m2, 7 m3, 6 M1, 8 M2, 7 M3; Симбугино, отложения кумурлинского горизонта акчагыла: 23 m1, 3 M1, 20 M3; Акку-

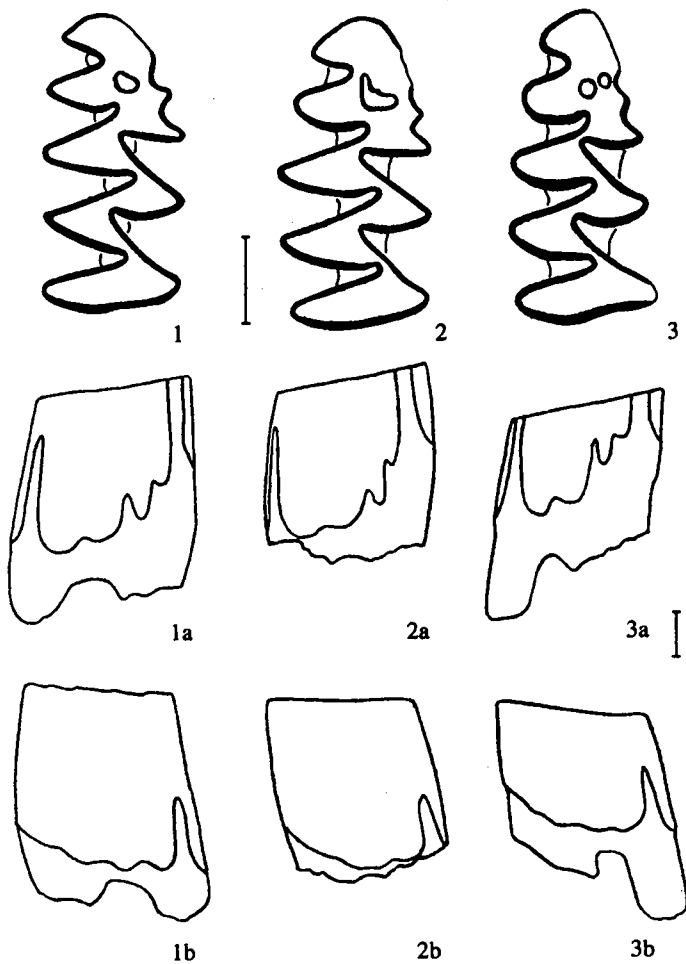


Рис. 4.7. Строение m1 *Mimomys polonicus*. Кушкура

1-3 – жевательная поверхность; а – лабиальная сторона, б – лингвальная сторона

лаво, отложения аккумуляевского горизонта среднего акчагыла: 3 m1, 1 МЗ.

**Геологический возраст.** Средний плиоцен, вторая половина раннего виллафия, ранний виллафранк.

**Описание.** Крупная брахиодонтная полевка. НН-индекс m1 превышает 2,5. Хорошо развиты дополнительные невысокие тракты на промежуточных конках верхних зубов. Отложения цемента заполняют до половины глубины входящих складок. Мимомисная дифференциация эмали сильная.

**m1.** Замыкание островка эмали происходит у молодых животных на второй стадии развития корней при высоте коронки более 4 мм. Островки эмали овально-вытянутые у молодых экземпляров, округлые у более взрослых. Островки глубокие – исчезают обычно только на очень стертых зубах при

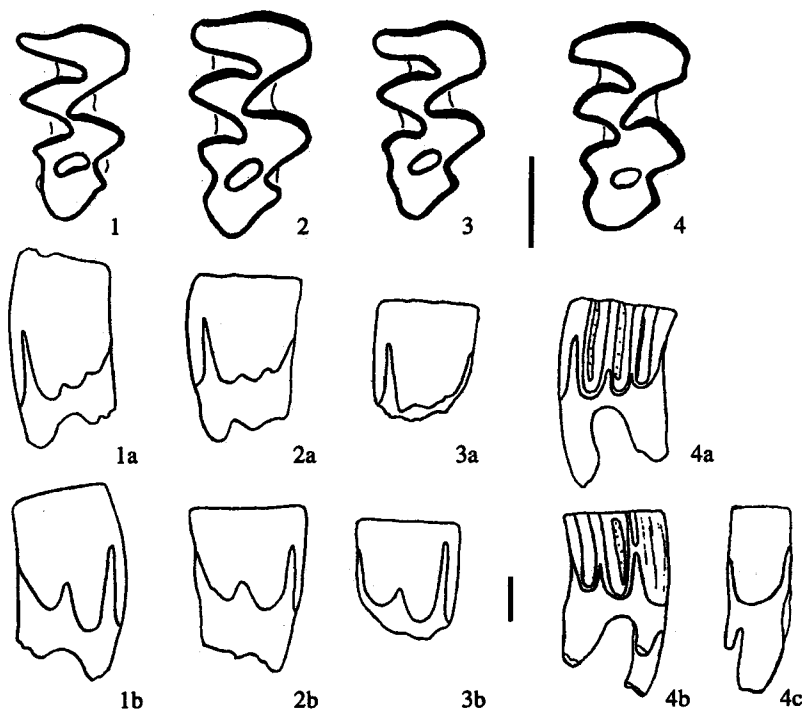


Рис. 4.8. Строение МЗ *Mimomys polonicus*. Кушкуна (1-3). Симбугино (4)

1-4 – жевательная поверхность; а – лабиальная сторона, б – лингвальная сторона, с – проксимальная сторона; 1-3 – левые, 4 – правый

высоте коронки 1–1,5 мм. У одного экземпляра зафиксировано 2 островка эмали (Рис. 4.7: 3). По-видимому, это результат повторной редукции островного входящего угла. Входящие складки антерокониды у средне- и сильно-стертых экземпляров – неглубокие.

Таблица 4.10. Промеры и индексы *Mimomys polonicus*, Кушкуна, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	13	3,45	0,0573	3,00	3,75	0,2066	5,996
W	16	1,63	0,0187	1,50	1,75	0,0747	4,568
ASD	4	3,73	0,0323	3,65	3,80	0,0645	1,733
HSD	7	2,68	0,0786	2,30	2,90	0,2079	7,761
HSLD	12	1,43	0,0678	1,00	1,80	0,2348	16,384
L_BAS	13	3,70	0,0550	3,50	4,20	0,1984	5,356
EL	14	1,69	0,0599	1,30	2,00	0,2240	13,287
HH-index	7	3,05	0,0636	2,80	3,33	0,1683	5,515
A/L	13	42,71	0,6610	37,14	46,67	2,3834	5,581
HH/L	6	89,88	3,0492	81,21	101,54	7,4689	8,310
HSD/L	6	79,57	3,9075	66,67	93,33	9,5713	12,030
HSLD/L	11	40,61	1,8785	27,78	50,72	6,2303	15,342
Hsl/Hsl	7	1,91	0,1524	1,44	2,52	0,4032	21,145

Таблица 4.11. Промеры и индексы *Mimomys polonicus*, Симбугино, м1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	23	3,33	0,0266	3,10	3,60	0,1276	3,83
W	23	1,53	0,0129	1,40	1,65	0,0618	4,05
ASD	9	3,97	0,0687	3,60	4,20	0,2062	5,20
HSD	21	2,82	0,0563	2,20	3,10	0,2581	9,16
HSLD	23	1,50	0,0426	1,20	2,10	0,2045	13,63
L_BAS	23	3,63	0,0222	3,40	3,80	0,1063	2,93
EL	23	1,34	0,0332	1,00	1,70	0,1590	11,84
HH-index	21	3,21	0,0578	2,66	3,74	0,2649	8,25
A/L	23	44,88	0,3208	41,94	47,62	1,5383	3,43
HH/L	21	97,01	1,8700	80,69	115,21	8,5694	8,83
HSD/L	21	85,20	1,7865	66,67	96,77	8,1867	9,61
HSLD/L	23	45,12	1,3985	34,29	64,62	6,7072	14,87
Hsl/Hsld	21	1,87	0,0588	1,47	2,42	0,2694	14,38

м2. Задний корень имеет акроризное строение.

Таблица 4.12. Промеры и индексы *Mimomys polonicus*, Кушкура, м2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	6	2,13	0,0494	2,05	2,35	0,1211	5,68
W	6	1,43	0,0461	1,25	1,55	0,1129	7,92
ASD	4	2,80	0,1399	2,55	3,15	0,2799	10,00
HSD	4	2,01	0,0591	1,85	2,10	0,1181	5,87
HSLD	5	1,49	0,0828	1,25	1,70	0,1851	12,42
L_BAS	6	2,47	0,0307	2,40	2,60	0,0753	3,05
HH-index	4	2,49	0,0985	2,29	2,70	0,1971	7,91
HH/L	4	114,41	1,5778	111,72	118,64	3,1556	2,76
HSD/L	4	92,57	1,6110	89,36	95,45	3,2220	3,48

м3. Промеры приведены в табл. 4.13.

Таблица 4.13. Промеры и индексы *Mimomys polonicus*, Кушкура, м3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	7	1,98	0,0149	1,95	2,05	0,0393	1,99
W	7	1,23	0,0240	1,15	1,35	0,0636	5,18
ASD	5	2,40	0,0418	2,30	2,50	0,0935	3,90
HSD	4	1,05	0,0289	1,00	1,10	0,0577	5,50
HSLD	5	0,74	0,0332	0,65	0,85	0,0742	10,02
L_BAS	6	2,18	0,0335	2,05	2,30	0,0822	3,78
HH-index	3	1,29	0,0342	1,22	1,33	0,0592	4,60
HH/L	3	65,49	1,4617	62,60	67,30	2,5317	3,87
HSD/L	4	53,49	1,3089	51,28	56,41	2,6178	4,89

М1. Промеры приведены в табл. 4.14.

Таблица 4.14. Промеры и индексы *Mimomys polonicus*, Кушкунa, М1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	5	2,88	0,0644	2,75	3,10	0,1440	5,00
W	6	1,74	0,0676	1,60	2,00	0,1656	9,51
DS	5	3,15	0,1483	2,80	3,65	0,3317	10,53
AS	5	1,69	0,0914	1,45	2,00	0,2043	12,09
ASL	5	1,05	0,1581	0,70	1,60	0,3536	33,67
PRS	5	2,54	0,1503	2,10	3,00	0,3362	13,23
L_BAS	5	3,00	0,0632	2,80	3,10	0,1414	4,71
PA-index	4	3,09	0,1415	2,73	3,42	0,2830	9,17
PA/L	3	105,24	6,4014	92,66	113,60	11,0875	10,54
AS/L	4	58,86	4,9588	51,61	72,73	9,9177	16,85
PRS/L	4	86,04	5,3276	71,19	96,43	10,6553	12,38

Таблица 4.15. Промеры и индексы *Mimomys polonicus*, Симбугино, М1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	3	3,12	0,1093	2,90	3,25	0,1893	6,07
W	3	1,77	0,0333	1,70	1,80	0,0577	3,27
DS	3	3,33	0,0333	3,30	3,40	0,0577	1,73
AS	3	2,03	0,2333	1,60	2,40	0,4041	19,88
ASL	3	1,43	0,0333	1,40	1,50	0,0577	4,03
PRS	3	2,70	0,1000	2,60	2,90	0,1732	6,42
L_BAS	3	3,07	0,0333	3,00	3,10	0,0577	1,88
PA-index	3	3,40	0,0709	3,31	3,54	0,1229	3,62
PA/L	3	109,18	2,8238	104,44	114,21	4,8910	4,48
AS/L	3	64,88	5,4035	55,17	73,85	9,3591	14,42
PRS/L	3	87,08	6,4684	80,00	100,00	11,2036	12,87

М2. Преобладают двухкорневые моляры. В выборке из Кушкунy на 6 двухкорневых приходится один трехкорневой М2.

Таблица 4.16. Промеры и индексы *Mimomys polonicus*, Кушкунa, М2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	8	2,38	0,0390	2,15	2,50	0,1102	4,64
W	8	1,62	0,0389	1,45	1,75	0,1100	6,79
DS	6	2,55	0,1155	2,20	3,00	0,2828	11,09
AS	6	1,61	0,0712	1,35	1,80	0,1744	10,84
PRS	7	1,88	0,0879	1,60	2,20	0,2325	12,38
L_BAS	8	2,35	0,0354	2,20	2,50	0,1000	4,26
PA-index	5	2,51	0,0987	2,26	2,73	0,2207	8,81
PA/L	5	107,47	5,8773	92,36	126,53	13,1420	12,23
AS/L	6	68,16	3,4159	54,00	75,00	8,3672	12,28



**М3.** В выборке Кушкуну из 4 М3 с сохранившимися корнями два экземпляра имеют 2 корня и два – 3 корня. В Симбугино большинство изученных экземпляров имеет 2 корня. Трехкорневые экземпляры составляют около 10–15% с маленьким передним лингвальным корнем и более мощным передним лабиальным (Рис.4.8: 4). Эмалевый островок замыкается обычно у молодых экземпляров с широко открытой полостью пульпы (2–3 стадия образования корней) при высоте коронки около 3,0. Островки вытянуто-овальной формы. В Кушкуне (n = 7) встречен один экземпляр с задне-лингвальной складкой, которая не замыкается в островок. Среди просмотренной выборки этого моляра из Симбугино все экземпляры имеют задний островок.

**Таблица 4.17.** Промеры и индексы *Miomys polonicus*, Кушкуну, М3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	6	2,30	0,0645	2,15	2,50	0,1581	6,87
W	7	1,26	0,0389	1,10	1,45	0,1029	8,14
DS	5	1,43	0,1463	1,00	1,80	0,3271	22,87
AS	4	1,54	0,0851	1,30	1,70	0,1702	11,07
PRS	5	1,58	0,0930	1,40	1,85	0,2080	13,16
L_BAS	5	2,26	0,0485	2,10	2,35	0,1084	4,80
PA-index	4	2,22	0,1304	1,91	2,51	0,2608	11,74
LP/L	6	42,29	1,1403	37,21	44,44	2,7930	6,60
PA/L	4	94,85	8,4105	76,42	111,67	16,8210	17,73
AS/L	4	65,50	5,0840	52,00	75,56	10,1680	15,52
PRS/L	4	68,44	7,2041	56,00	82,22	14,4082	21,05
AS/PRS	4	0,97	0,0587	0,89	1,14	0,1173	12,11

**Таблица 4.18.** Промеры и индексы *Miomys polonicus*, Симбугино, М3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	20	2,24	0,0311	1,90	2,45	0,1392	6,21
W	20	1,28	0,0133	1,15	1,40	0,0596	4,67
DS	20	1,36	0,0438	1,00	1,70	0,1957	14,39
AS	20	1,63	0,0502	1,30	1,90	0,2245	13,81
PRS	20	1,08	0,0327	0,80	1,30	0,1462	13,51
L_BAS	20	2,25	0,0154	2,15	2,40	0,0688	3,06
PA-index	20	1,96	0,0529	1,53	2,30	0,2365	12,09
LP/L	0	–	–	–	–	–	–
PA/L	20	87,71	2,8370	70,96	121,17	12,6877	14,46
AS/L	20	72,89	2,6397	54,17	–	11,8051	16,20
PRS/L	20	48,48	1,6300	34,78	68,42	7,2894	15,03
AS/PRS	20	1,52	0,0468	1,12	1,88	0,2091	13,80

**Сравнение.** Из изученных выборок наиболее полны материалы из Кушкуну и Симбугино (см. также Сухов, 1977). По размерам и гипсодонтии обе выборки близки друг к другу. Размеры крупные – средняя длина m1 в Куш-

куне – 3,45 (n = 13), в Симбугино – 3,33 (n = 23). По максимальным значениям трактов симбугинская популяция несколько более продвинута. Значение НН-индекса m1 составляет в Кушкуне – 2,94–3,23–3,41 (n = 4), в Симбугино – 2,66–3,21–3,74 (n = 21). Отличны у этих форм и соотношения трактов МЗ. Так, в Симбугино несколько выше лабиальный тракт МЗ, а в Кушкуне – заметно выше лингвальный. Материалы по другим местонахождениям фрагментарны.

*Mimomys polonicus* из Рембелиц Крулевских 1 (Kowalski, 1960a). Типовая форма вида отличается от симбугинских и кушкунских мимомисов несколько меньшими размерами – в среднем 3,1–3,2 (n = 23) и близка к ним по морфологии коренных и гипсодонтии – НН-index типовой формы составляет 2,43–3,06–3,48 (n = 10).

*Mimomys polonicus* из Дойч Альтенбург 20, 21 (Rabeder, 1981). Крупный мимомис из австрийских карстовых местонахождений отличается от симбугинской и кушкунской форм несколько более мелкими размерами, более низкими дентиновыми трактами (НН-индекс двух известных экземпляров 2,52 и 2,78 – Rabeder, 1981, p. 219, tab. 36). По морфологии коренных – близка к типовой *Mimomys polonicus*, по стадии гипсодонтности, по-видимому, занимает промежуточное положение между *Mimomys hajnackensis* и *Mimomys polonicus*.

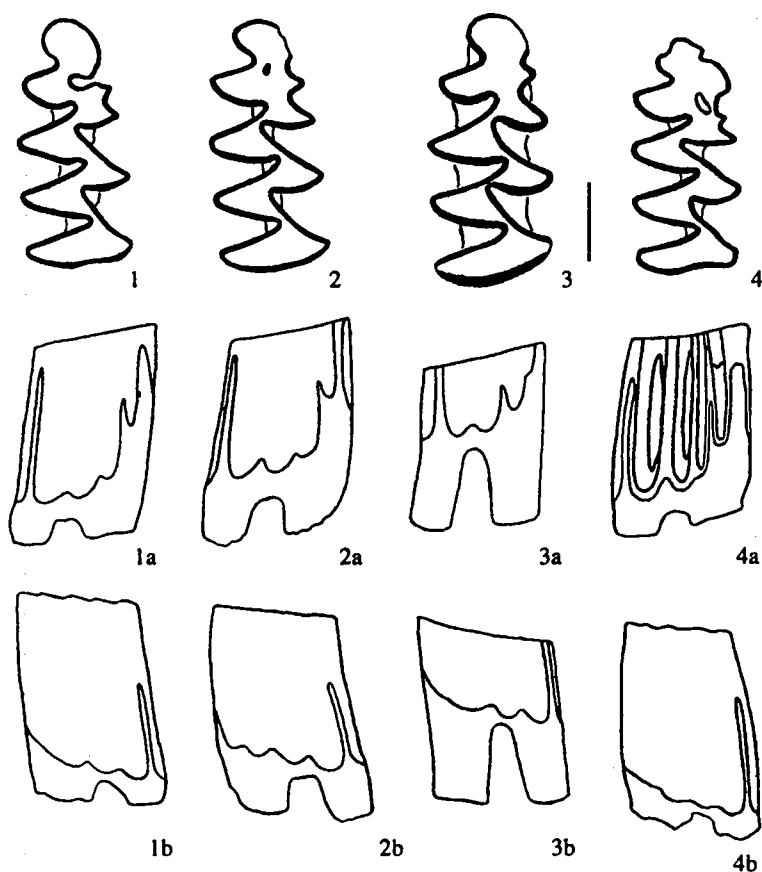
**Замечания.** К этому виду здесь отнесены крупные мимомисы с НН-индексом m1 от 2,5 до 3,5. Популяции вида выявлены на очень широком ареале от центральной Европы до Приуралья и Закавказья. По-видимому, с этим может быть связан и заметный разброс размеров различных выборок. Кроме описанных выборок, очевидно переотложенные немногочисленные коренные зубы, которые можно отнести к этому виду, встречены также в местонахождениях Веселовка, Ливенцовка G, Крыжановка 1.

#### *Mimomys praepliocaenicus* Rabeder, 1981

Рис. 4.9–4.11, 4.13: 4, Табл. 4.19–4.26.

- 1981 *Mimomys praepliocaenicus* sp. nov.: G. Rabeder, Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia)...: pp. 220–227, Abb.137.
- 1981 *Mimomys (Kislangia) regulus* n. sp.: G. Rabeder, Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia)...: pp. 235–239, Abb. 145–146.
- 1981 *Mimomys (Kislangia)* cf. *regulus* n. sp.: G. Rabeder, Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia)...: pp. 239–240, Abb. 146.
- 1986 *Mimomys pliocaenicus* F. Major (partim): D. Mayhew & A. Stuart, Stratigraphic and ... : p. 444–450, fig. 18: 1–14, 19: 1–8, 20: 1–6, 9, 21: 1–8, 9–10.
- 1989 *Mimomys pliocaenicus* F. Major: В.А. Топачевский, В.А. Несин, Грызуны молдавского и ханровского...: сс. 91–93, рис. 34.
- 1990 *Mimomys pliocaenicus* F. Major: D. Mayhew, Small mammal...: p. 63–65, Pl.1: 8–9, 12, Pl.2: 4–10, Pl.3: 4, 9–13, Pl.4: 7–10, Pl.5: 5–7.
- 1998 *Mimomys (Mimomys)* ex gr. *pliocaenicus*: V.L. Yakchemovitch et al., Molluscs and small mammals...: p. 388, pl.10: fig. 1–4, pl.11: fig. 1–6.
- 2000 *Mimomys (Mimomys)* ex gr. *pliocaenicus*: А.Г. Яковлев. Мелкие млекопитающие...: сс. 68–69, табл. X–XI.

**Материал и местонахождения.** Сабля, аллювиально-морские отложения среднего акчагыла: 1 m1, 1 M1; Крыжановка 3, лиманно-дельтовые отложе-



**Рис. 4.9.** Строение m1 *Mimomys praerliosaenicus*. Крыжановка 3 (1–3). Ливенцовка X (4)

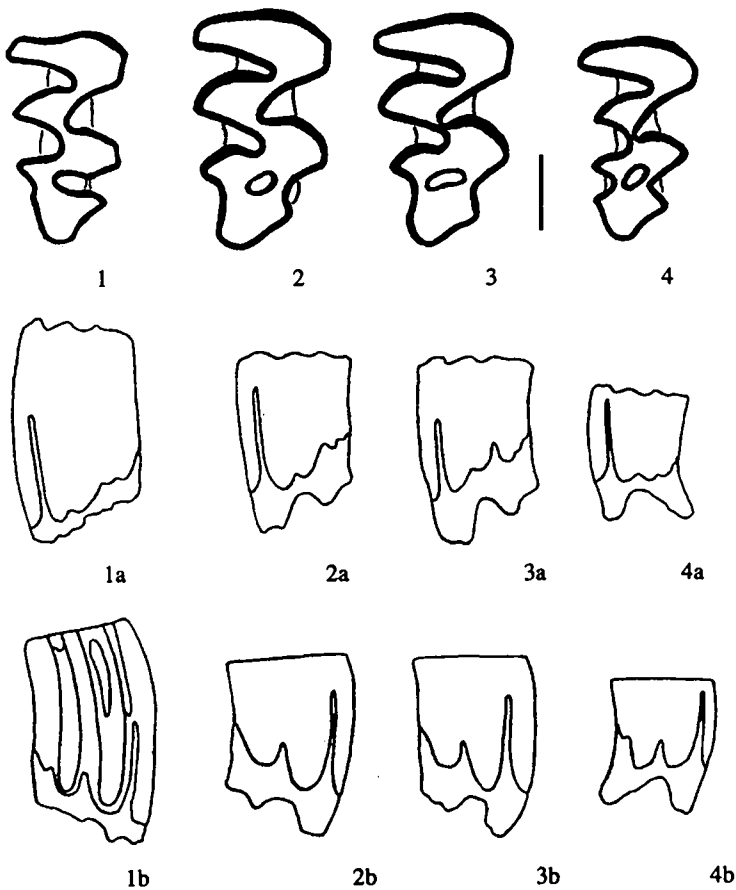
1–4 – жевательная поверхность; а – лабиальная сторона, б – лингвальная сторона, 1, 2, 4 – правые, 3 – левый

ния верхнего куяльника: 13 m1, 12 m2, 11 m3, 8 M1, 8 M2, 11 M3; Ливенцовка X, аллювиальные отложения хапровской свиты: 6 m1, 1 m2, 1 m3, 5 M1; Крыжановка 4, аллювиальные отложения: 1 m1, 2 M3 (переотл.).

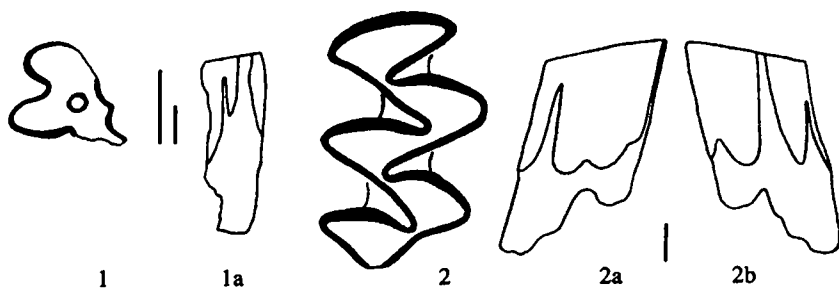
**Геологический возраст.** Поздний плиоцен, начало позднего виллания, средний виллафранк.

**Описание.** Крупная полевка. Цемент обильный, заполняет до половины или чуть более половины глубины входящих углов. Дифференциация эмали отчетливо негативная (мимомисная). Входящие складки глубокие, сильно изогнутые (вергентные).

**m1.** Единственный m1 из Ливенцовки X с полными трактами более гипсодонтен (НН-индекс – 4,82), чем моляры из Крыжановки 3 (см. табл.). Входящие складки антероконадного отдела глубокие. Мимомисный выступ хорошо развит. Мимосинуид (тракт мимомисного выступа) небольшой, обычно не более 0,5 мм. Передне-наружная входящая складка (LRA4) у средне- и сильностертых экземпляров может заполняться цементом. Островок эма-



**Рис. 4.10.** Строение МЗ *Mimomys graerliosaenicus*. Крыжановка 3  
1-4 – жевательная поверхность; а – лабиальная сторона, б – лингвальная сторона



**Рис. 4.11.** Строение коренных *Mimomys graerliosaenicus*. Сабля.  
1 – m1 (фрагмент); 2 – M1; 1-2 – жевательная поверхность; а – лабиальная сторона, б – лингвальная сторона

ли округлый, может быть вытянутым и даже загнутым назад только у молодых экземпляров. Островок замыкается у молодого m1 из Крыжановки 3 при высоте коронки 4,15 и полностью сформированных корнях (стадия 6). Молодой m1 из Ливенцовки X имеет, при тех же высоте коронки и стадии корней, уже замкнутый островок. Полый столбик эмали неглубокий, островок начинает стираться уже при высоте коронки 3,5–3,0 и еще может присутствовать при высоте 2,2. Единственный фрагмент m1 из Сабли (рис. 4.11: 1) имеет при высоте коронки 3,4 круглый островок и уже стертый тракт антероконида.

Таблица 4.19. Промеры и индексы *Mimomys praepliocenicus*, Крыжановка 3, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	8	3,27	0,0853	3,00	3,65	0,2413	7,39
W	11	1,52	0,0246	1,40	1,60	0,0817	5,37
ASD	3	4,00	0,1528	3,70	4,20	0,2646	6,61
HSD	3	3,37	0,0928	3,25	3,55	0,1607	4,77
HSLD	4	2,51	0,0921	2,30	2,75	0,1843	7,33
L_BAS	7	3,46	0,0602	3,30	3,65	0,1592	4,61
EL	7	1,60	0,1397	1,20	2,20	0,3697	23,11
HH-index	3	4,25	0,0740	4,10	4,34	0,1283	3,02
A/L	8	40,50	0,7136	36,99	43,33	2,0183	4,98
HH/L	3	135,67	4,3455	128,13	143,19	7,5267	5,55
HSD/L	3	107,50	2,9811	101,56	110,94	5,1633	4,80
HSLD/L	4	80,41	3,8938	73,72	91,67	7,7876	9,68
Hsl/Hsld	3	1,31	0,0636	1,20	1,42	0,1102	8,43

Таблица 4.20. Промеры и индексы *Mimomys praepliocenicus*, Ливенцовка X, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	5	3,39	0,1568	3,05	3,90	0,3507	10,35
W	6	1,59	0,0651	1,40	1,80	0,1594	10,02
ASD	1	3,70	–	3,70	3,70	–	–
HSD	1	3,65	–	3,65	3,65	–	–
HSLD	3	2,78	0,1833	2,60	3,15	0,3175	11,41
L_BAS	3	3,42	0,0928	3,30	3,60	0,1607	4,70
EL	4	1,26	0,0944	1,00	1,45	0,1887	14,95
HH-index	1	4,82	–	4,82	4,82	–	–
A/L	5	39,67	1,1831	37,50	44,26	2,6456	6,67
HH/L	1	158,08	–	158,08	158,08	–	–
HSD/L	1	119,67	–	119,67	119,67	–	–
HSLD/L	3	88,59	7,3429	81,25	103,28	12,7183	14,36
Hsl/Hsld	1	1,16	–	1,16	1,16	–	–

m2. Дентиновые поля T1-T2 и T3-T4 сильно разделены. Первая пара соединена дентиновым перешейком толщиной не более, чем две-три толщины эмали. Вторая пара несколько более разделена (3–4 толщины эмали), разделение усиливается по мере стирания коронки. Задний корень акроризный.

Задне-внутренняя входящая складка (LRA2) несколько короче передне-внутренней складки из-за деформации ее нижней части лингвальным выростом заднего корня.

Таблица 4.21. Промеры и индексы *Mimomys praeplicosaenicus*, Крыжановка 3, m2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	7	2,15	0,0408	2,00	2,35	0,1080	5,02
W	12	1,49	0,0161	1,40	1,60	0,0557	3,74
ASD	8	2,83	0,2042	1,50	3,50	0,5776	20,44
HSD	7	2,58	0,0644	2,25	2,80	0,1704	6,61
HSLD	6	2,08	0,0703	1,80	2,25	0,1722	8,27
L_BAS	7	2,45	0,0664	2,30	2,80	0,1756	7,17
HH-index	5	3,35	0,0992	2,98	3,53	0,2219	6,62
HH/L	5	159,53	2,9662	148,87	165,85	6,6326	4,16
HSD/L	5	122,73	3,1622	112,50	130,23	7,0710	5,76

m3. Дентиновые поля T1-T2 и T3-T4 с отчетливой тенденцией к разделению. Единственный m3 из Ливенцовки X более гипсодонтен (HH-индекс 2,12), чем выборка из Крыжановки 3 (см. табл. 4.22).

Таблица 4.22. Промеры и индексы *Mimomys praeplicosaenicus*, Крыжановка 3, m3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	10	2,00	0,0428	1,85	2,30	0,1354	6,77
W	11	1,24	0,0295	1,10	1,40	0,0977	7,90
ASD	8	2,26	0,1113	1,80	2,60	0,3148	13,91
HSD	8	1,08	0,0954	0,75	1,40	0,2699	25,11
HSLD	8	1,14	0,0754	0,80	1,50	0,2134	18,76
L_BAS	9	2,12	0,0479	1,80	2,30	0,1436	6,78
HH-index	8	1,57	0,1114	1,13	1,98	0,3150	20,06
HH/L	8	79,15	6,3552	55,19	99,67	17,9752	22,71
HSD/L	8	54,28	5,4073	34,78	75,68	15,2943	28,18

M1. Все изученные экземпляры с тремя корнями. Единственный m1 из местонахождения Сабля (рис. 4.11: 2) имеет более крупные размеры и более низкие тракты (L = 3,45; W = 2,2; DS > 3,5; AS = 2,5; ASL = 1,7; PRS > 3, PA-index > 3,91), чем выборки Крыжановки 3 и Ливенцовки X.

M2. В крыжановской выборке из двух моляров с сохранившимися корнями один имеет 2, а второй 3 корня. Единственный M2 из Ливенцовки X имеет 3 корня и близкую гипсодонтию (L = 2,35; W = 1,55; DS = 3,0; AS = 2,5; PRS > 2,75).

M3. В выборке из Крыжановки 3 у двух молодых M3 эмалевый островок замыкается при высоте коронки 3,3 и 2,7 мм при широко открытой полости пульпы (3 стадия формирования корней). Островок еще хорошо выражен при высоте коронки 2,0. Островок эмали овальный. Задняя петля почти

**Таблица 4.23.** Промеры и индексы *Mitomys praepliccaenicus*, Крыжановка 3, М1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	5	2,94	0,0400	2,80	3,00	0,0894	3,04
W	8	1,72	0,0550	1,50	1,90	0,1557	9,06
DS	3	3,70	0,1000	3,50	3,80	0,1732	4,68
AS	4	2,98	0,1090	2,70	3,15	0,2179	7,33
ASL	6	1,94	0,1281	1,60	2,30	0,3137	16,16
PRS	3	3,07	0,2603	2,60	3,50	0,4509	14,70
L_BAS	5	2,98	0,0200	2,90	3,00	0,0447	1,50
PA-index	1	4,11	–	4,11	4,11	–	–
PA/L	1	146,82	–	146,82	146,82	–	68,11
AS/L	2	96,55	0,1190	96,43	96,67	0,1684	0,17
ASL/L	4	65,94	6,7669	53,33	78,57	13,5337	20,53
PRS/L	2	100,18	10,5296	89,66	110,71	14,8910	14,86

**Таблица 4.24.** Промеры и индексы *Mitomys praepliccaenicus*, Ливенцовка X, М1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	4	3,04	0,0473	2,90	3,10	0,0946	3,12
W	5	1,82	0,0464	1,65	1,90	0,1037	5,70
DS	4	3,61	0,0657	3,50	3,75	0,1315	3,64
AS	4	3,25	0,0935	3,05	3,50	0,1871	5,76
ASL	3	1,95	0,1041	1,80	2,15	0,1803	9,25
PRS	3	3,83	0,0882	3,70	4,00	0,1528	3,98
L_BAS	4	3,20	0,0707	3,00	3,30	0,1414	4,42
PA-index	3	5,07	0,0743	4,92	5,17	0,1287	2,54
PA/L	2	195,42	30,1790	165,24	225,60	42,6795	21,84
AS/L	3	118,69	17,1005	100,00	152,84	29,6190	24,96
ASL/L	3	71,40	11,2635	59,02	93,89	19,5090	27,32
PRS/L	2	147,49	18,4533	129,03	165,94	26,0969	17,69

**Таблица 4.25.** Промеры и индексы *Mitomys praepliccaenicus*, Крыжановка 3, М2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	6	2,24	0,0327	2,15	2,35	0,0801	3,57
W	8	1,47	0,0432	1,25	1,65	0,1223	8,33
DS	3	2,85	0,2255	2,60	3,30	0,3905	13,70
AS	2	3,00	0,2000	2,80	3,20	0,2828	9,43
PRS	1	3,00	–	3,00	3,00	–	–
L_BAS	5	2,18	0,0374	2,10	2,30	0,0837	3,84
PA-index	1	4,39	–	4,39	4,39	–	–
PA/L	0	–	–	–	–	–	–
AS/L	1	130,23	–	130,23	130,23	–	–

всегда несет небольшую задневнутреннюю выходящую складку (LSA4). Лабиальная часть задней петли плавная или, реже, с небольшой задненаружной выходящей складкой (BSA4). Количество корней – 2.

Таблица 4.26. Промеры и индексы *Mimomys praerliosaenicus*, Крыжановка 3, МЗ

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	5	2,22	0,0718	2,00	2,35	0,1605	7,23
W	11	1,25	0,0261	1,05	1,35	0,0866	6,93
DS	9	1,15	0,0344	1,00	1,30	0,1031	8,96
AS	7	1,93	0,1034	1,50	2,30	0,2736	14,19
PRS	6	1,97	0,1721	1,50	2,55	0,4215	21,43
L_BAS	5	2,18	0,0735	1,90	2,30	0,1643	7,54
PA-index	5	2,77	0,2438	2,12	3,43	0,5451	19,65
LP/L	5	42,43	1,2287	38,30	45,00	2,7475	6,48
PA/L	4	134,50	10,6901	115,38	163,52	21,3801	15,90
AS/L	5	91,23	5,1006	78,26	109,52	11,4054	12,50
PRS/L	4	98,33	8,7043	84,78	121,43	17,4087	17,70
AS/PRS	5	0,95	0,0272	0,90	1,03	0,0608	6,40

**Сравнение.** Из изученных выборок по признакам гипсодонтии наименее продвинута, по-видимому, форма из Сабли. Затем идет выборка Крыжановки 3 и наиболее продвинута полевка из Ливенцовки X (рис. 4.9: 4). Небольшой материал из Крыжановки 4 (рис. 4.13: 4), очевидно, переотложен, форма близка по гипсодонтии мимомису из Крыжановки 3.

*Mimomys praerliosaenicus* из Штранцендорфа C, D, F (Rabeder, 1981). Несмотря на небольшой типовой материал, по морфологии коренных идентична полевкам из Причерноморья и Приазовья. Гипсодонтия типовой формы (НН-индекс m1 3,78; 4,38; 3,62) также близка или чуть ниже, чем в изученных выборках. По-видимому, к этому же виду относятся морфологически сходные моляры из Штранцендорфа C, D и F, отнесенные Рабедером к *M. regulus* и *M. cf. regulus* (Rabeder, 1981).

*Mimomys pliosaenicus* из фаун брамертония Восточной Англии (Mayhew, Stuart, 1986, Mayhew, 1990). Крупные мимомисы из отложений брамертония побережья восточной Англии морфологически идентичны типовой австрийской *M. praerliosaenicus*. Судя по несколько менее развитым трактам, в том числе слабее выраженным мимосинуидом и более глубоким островкам эмали и преобладанию трехкорневых МЗ, это – менее продвинутые формы по сравнению с выборками Крыжановки 3 и Ливенцовки X. В материалах из Брамертона отмечен МЗ с глубокой заполненной цементом задне-лингвальной входящей складкой (LRA3), не замыкающейся в островок (Mayhew, Stuart, 1986, fig. 21: 8).

*Mimomys pliosaenicus* из местонахождения Зуурланд (Hordijk, 1988). К *M. praerliosaenicus*, формы очень близкой мимомисам Крыжановки 3, можно отнести крупных мимомисов из нижнего костеносного уровня (91–96 м), т.н. фауны 11 (van Kolfshoten, 1988) скважины Зуурланд-1, менее гипсодонтных, чем *M. pliosaenicus* с уровня 62–66 м той же скважи-



ны и фауны Тегелена (van Kolfschoten, 1988; 1990; Mayhew, 1990; Tesakov, 1998a).

*Mimomys pliocaenicus* из среднего слоя Котловины (Топачевский, Несин, 1989). По строению коренных эта форма близка к генерализованным мимомисам. Анализ высоты дентиновых трактов показывает, что под этим именем описаны 2 формы – *Mimomys praerpliocaenicus* близкая к выборкам Крыжановки 3, Жеваховой Горы 11 и *Mimomys ex gr. pliocaenicus*, превосходящая их по гипсодонтии (НН-index > 5), близкая к *Mimomys pliocaenicus* из Тегелена.

*Mimomys ex gr. pliocaenicus* из Домашкинских Вершин. Крупный мимомис из палудиновых отложений самарского Поволжья (Yakchemovitch et al., 1998, Тесаков, 2000, Яковлев, 2000), близок к типичной *M. praerpliocaenicus* и причерноморским выборкам по гипсодонтии, глубине островков, и отличается более глубокими островными складками антероконида. Возможно, это региональные особенности. Среди нескольких типичных МЗ описан также один моляр с незамыкающейся в островок складкой LRA3, заполненной цементом (Яковлев, 2000, табл. XI, рис. 3).

**Замечания.** К виду *M. praerpliocaenicus* отнесены крупные мимомисы с НН-индексом m1 от 3,5 до 4,5–5,0.

#### *Mimomys cf. pliocaenicus* F. Major, 1902

Рис. 4.12, 4.13: 1–2

1902 *Mimomys pliocaenicus*: F. Major, Exhibition on...: pp. 102–107, fig. 13–15 (partim).

1926 *Mimomys pliocaenicus* F. Major (partim): M. Hinton, Monograph of ...: pp. 357–363, fig. 99–100 (partim).

1976 *Mimomys pliocaenicus* F. Major: van der Meulen, The smaller...: p. 17, fig. 2–3.

1981 ?*Mimomys cf. pliocaenicus* F. Major: G. Rabeder, Die Arvicoliden...: pp. 227–228, Abb. 140

1984 *Mimomys ... pliocaenicus*: J. Chaline, Les séquence..., pp. 251–268, fig. 5–7.

1986 *Mimomys pliocaenicus* F. Major (partim): D. Mayhew & A. Stuart, Stratigraphic and...: p. 444–450, fig. 22: 1–8, 23: 1–6, 24: 1–8, 25: 1–15, 26: 1–16.

1988 *Mimomys pliocaenicus* F. Major: T. van Kolfschoten, The Pleistocene...: pp. 73–86, fig. 1: 6.

1994 *Mimomys cf. pliocaenicus* F. Major: B. Sala et al., Villanyian...: pp. 6–8, Pl.2: fig. 8, 10–11, Pl.3: fig. 1–3.

1998 *Mimomys pliocaenicus* F. Major: A.S. Tesakov, Voles of the Tegelena fauna: pp. 72–84, fig. 1, 2a, 3–11.

**Материал и местонахождения.** Псекупс, аллювиальные отложения: 1 m3, 1 M1, 1 M2; Ливенцовка 4, отложения хапровского аллювия: 1 m1, 1 m2, 1 M2; Ливенцовка 3, отложения хапровского аллювия: 1 M2; Георгиевск, отложения бурундукской свиты: 1 M2.

**Геологический возраст:** Поздний плиоцен, конец позднего виллания, начало позднего виллафранка.

**Описание.** Псекупс. Крайне ограниченный материал все же позволяет условно отнести его к данному виду, ввиду характерных крупных размеров и высокой гипсодонтности. Очень молодой m3 с еще не сформированными корнями,  $1,7 \times 1,05$  мм, имеет видимую высоту трактов задней призмы более 1,3–1,5. Учитывая то, что на более поздних стадиях образования корней тракты еще увеличатся, зуб более гипсодонтен, чем у более древних *M. praerpliocaenicus*. Фрагмент m1 (W = 1,7; H = 4,8), демонстрирует высоту

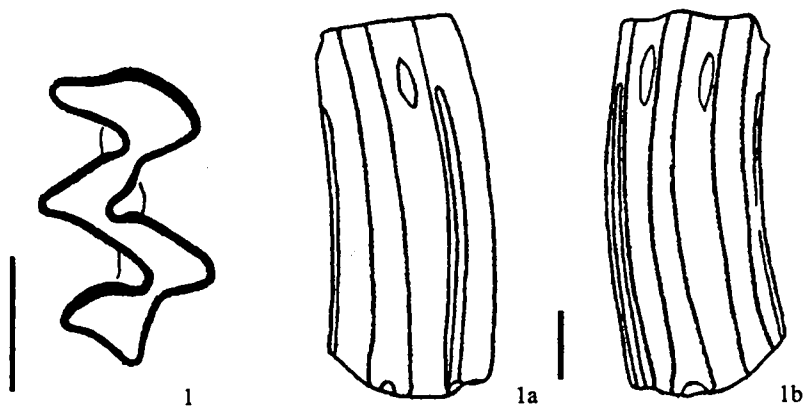


Рис. 4.12. Строение M2 *Mimomys* cf. *pliosaenicus*. Георгиевск

1 – жевательная поверхность; а – лабиальная сторона, б – лингвальная сторона

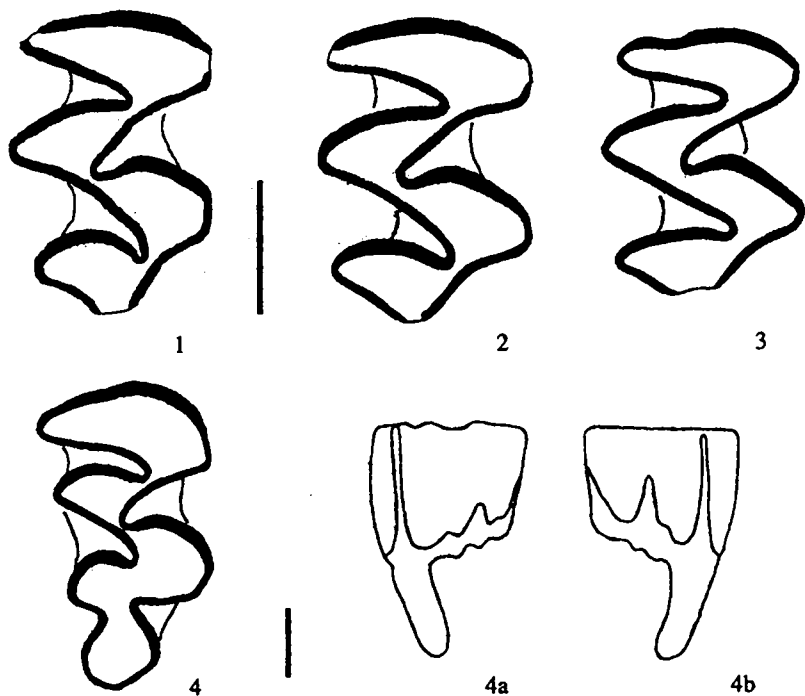


Рис. 4.13. Строение корней *Mimomys* ex gr. *polonicus-pliosaenicus*. Ливенцовка 3 (1). Псекуп (2). Крыжановка 1 (3)

1–3 – M2; 4 – M3; 1–2 – *Mimomys* ex gr. *pliosaenicus*; 3 – *M. polonicus*; 4 – *M. praerpliosaenicus*; 1–4 – жевательная поверхность; 1 – левый; 2–4 – правые

тракта протокона (LSA2) более 4,7 мм, что превышает показатели *M. praerpiosaenicus* из Крыжановки 3. М2, 2,35 × 1,65 (рис. 4.13: 2) имеет уже прорванные тракты при высоте коронки 3,1 мм.

**Ливенцовка.** Остатки крупных мимомисов известны в материалах Ливенцовки 4 и 3. В ассоциации Лв 4 встречен один очень крупный m1 (L = 3,8; W = 1,7). 1 М2 отсюда же имеет высокие дентиновые тракты (AS = 3,5; PRS = 3,25). В ассоциации Лв 3 крупный М2, L = 2,3 (Рис.4.13: 1) имеет еще более высокие дентиновые тракты (AS > 3,8; PRS > 3,5). Крупный М3 из Лв 1 (L = 2,4; W = 1,35) имеет очень низкие тракты (AS = 2,3; PRS = 1,6), что попадает в размах изменчивости *M. praerpiosaenicus* из Крыжановки 3. По-видимому, этот моляр переотложен со средних уровней ливенцовского разреза, например уровня, соответствующего ассоциации Лв X.

**Георгиевск.** Единственный М2 условно отнесен к этому виду (Рис.4.12). Очень молодой зуб, первая стадия развития корней (L = 2,3; W = 1,35; H = 5,6), высота трактов передней призмы превышает 4,5 мм.

**Замечания.** Крайне фрагментарные материалы по крупным мимомисам из ассоциаций с *Borsodia newtoni-arankoides* – *Mimomys reidi*, позволяют, тем не менее, подтвердить присутствие этой линии на юге Восточной Европы. Уровень гипсодонтии отдельных моляров соответствует известному для *M. piosaenicus* фауны Терелена (Tesakov, 1998a) или даже *M. ostramosensis* из Шернфельда (Carls, Rabeder, 1988). Первые ассоциации с *Allophaiomys* уже не содержат достоверных “инситу” остатков крупных мимомисов. В Крыжановке 4 присутствуют видимо преотложенные *M. praerpiosaenicus*, близкие по гипсодонтии к форме из Крыжановки 3. В Тиздаре присутствует мимомис с длиной m1 близкой к 3,0 мм, но, очевидно, не связанный с линией среднепозднеплиоценовых крупных мимомисов группы *rolonicus*–*piosaenicus*.

Более полные сборы в будущем позволят, вероятно, достоверно распознать оба вида на юге Восточной Европы.

### Подрод *Pusillomimus* Rabeder, 1981

**Типовой вид.** *Microtomys pusillus* Méhely, 1914.

**Диагноз (исправленный).** Длина жевательной поверхности m1 не более 3,0. Коренные узкие, отношение W/L в среднем не более 45. Эмалевые островки на m1, М3 постоянно присутствуют кроме самых продвинутых стадий. Отложения наружного цемента небольшие.

**Видовой состав на изученной территории.** *Mimomys* sp., *M. hintoni*, *M. reidi*, *M. pusillus*.

**Замечания.** Подродовое название первоначально предложено для линии *Mimomys pitymyoides*. Г. Рабедер (Rabeder, 1981, Carls, Rabeder, 1988) предполагал, что конечным звеном этого филетического ствола является *M. pusillus* (Méhely). Существует много фактических данных, противоречащих этой точке зрения и показывающих становление морфологии *M. pusillus* в ходе эволюции мелких мимомисов линии *M. hintoni-reidi* (Зажигин, 1980; Radulesco, Samson, 1983; Tesakov, 1998a). Поэтому мелкие мимомисы группы *M. hintoni-pusillus* рассматриваются в рамках подродового таксона *Pusillomimus* Rabeder, 1981 с первоначальным типовым видом *M. pusillus* (Rabeder, 1981).

**Замечания.** Группа мелких мимомисов широко появляется в геологической летописи Евразии на рубеже раннего и среднего плиоцена в ходе виллафранкской диверсификации мимомисных полевок. Отличительными чертами этой группы являются мелкие и средние размеры ( $L m1 < 3,0$  мм) и сохранение большинства примитивных мимомисных признаков: мимомисный выступ  $m1$ , передний эмалевый островок на  $m1$  и задний на  $M3$ , мимомисная (негативная) дифференциация эмали. Присутствует наружный цемент. Комплекс этих примитивных (плезиоморфных) признаков сближает мелких мимомисов с представителями номинативного подрода группы *M. polonicus-pliocaenicus*. Однако мелкие размеры ( $m1 < 3,0$ ) и иные пропорции жевательной поверхности коренных ( $W/L$  меньше, чем у крупных мимомисов) позволяют четко диагностировать обе группы рода на протяжении их сосуществования в среднем и позднем плиоцене.

Традиционно это одна из наиболее трудноразделяемых на виды групп полевок. Число описанных видов невелико, а их морфологические различия часто очень незначительны. Обобщенная мимомисная морфология этого типа встречается чрезвычайно широко от Испании на западе до Забайкалья и Северного Китая на востоке. Широкое палеарктическое распространение мелких мимомисов позволяет, по аналогии с современным надродом *Microtus*, предполагать и неоднородную филетическую структуру группы, наличие близких замещающих видов и симпатричных видов двойников. Некоторые виды могли иметь достаточно обширные ареалы в пределах однородных природных зон. Примером такой зоны могут, по-видимому, служить и лесостепные фауны Причерноморья и Северного Кавказа. Преемственный характер морфологической эволюции зубной системы череды выборок позволяет на данном этапе изучения рассматривать их как единую филетическую линию.

Таксономический ранг группы мелких мимомисов можно на современном уровне изученности оценить как подродовой. Однако выбор валидного подродового названия затруднен. Так, Л. фон Мехели (*Méhely*, 1914) описал род *Microtomys* на основе признаков разнородных видов – *M. intermedius* (= *savini*), *M. pusillus* и *M. newtoni* (= *tigliensis*). Хотя тип не был обозначен, страничный приоритет делает типовым видом (подрода *M. intermedius* (Топачевский, 1965; Громов, Поляков, 1977; Rabeder, 1981). Привлечение фон Мехели для характеристики *Microtomys* признаков небной морфологии *M. pusillus*, очевидно, не делают этот вид типовым для (подрода). Название *Microtomys* может использоваться только для плейстоценовой группы *intermedius* (= *savini*), т.е. для линии, ведущей к водяным полевкам *Arvicola*.

Описанное фон Мехели и отмеченное Зажигиным (1980) продвинутое микротусоподобное строение заднечелюстного отдела черепа эоплейстоценового *Mimomys pusillus* с удлинненным костным мостиком, вместе с признаками коренных представляют достаточную основу для подродового статуса этой линии (Зажигин, 1980). Крупные мимомисы номинативного подрода и позднелиоценовые *M. ex gr. hintoni-reidi* (Зажигин, 1980) отличаются коротким широким заднечелюстным мостиком. Первое валидное название для группы мелких островковых мимомисов, по-видимому, предложил Г. Рабедер (Rabeder, 1981): *Pusillomimus Rabeder*, 1981 с типовым видом *M. pusillus* (*Méhely*).

Хотя строение заднебных ямок для плиоценовых мелких мимомисов практически неизвестно, зубная морфология позволяет предполагать филогенетическую преемственность *M. pusillus* от плиоценовых видов группы *M. hitoni* (Зажигин, 1980, Tesakov, 1998a). Применимость названия *Pusillomimus* для мелких мимомисов плиоцена вполне правомерна. Однако необходимы данные по заднебной морфологии для оценки значения этого признака в подродовой систематике мимомисов.

### *Grynnna hintoni*

Наиболее брахиодонтные представители линии. На изученном материале выделяется три группы, для которых ниже даны отдельные описания. Во-первых, это мимомисы местонахождения Долинское. Эта фауна включает наиболее примитивные виды полевок и отнесены к зоне MNR6. Мелкие мимомисы Долинского представлены очень фрагментарным материалом и рассматриваются нами в открытой номенклатуре как *Mimomys* (*Pusillomimus*) sp. Эволюционный уровень этой формы значительно более низкий, чем у типовой *M. hintoni* из Хайначки. Во-вторых, это *M. hintoni hintoni*, близкие по морфологии и гипсодонтии коренных к типовой *M. hintoni*. В рамках номинативной формы вида рассматриваются мимомисы из местонахождений Рипа Скорцельская, Широкино, Симбугино, Аккулаево. В-третьих, выделяется продвинутая форма, обозначаемая нами как *M. hintoni livenzovicus*. К этому хроноподвиду отнесены мимомисы из фаун Ливенцовки G, Веселовки, Крыжановки 1 и 2.

#### *Mimomys* sp.

Рис. 4.14: 1

1976 *Mimomys? pliocaenicus ex gr. minor* (partim): А.К. Агаджанян, Полевки (*Microtinae.Rodentia*)...: сс. 73–79, рис. 5: 1, 4, 6, 7, 9, 12–14, non 2–5, non 8, non 10–11; рис.6.

**Материал и местонахождения.** Долинское, верхнелевантинские отложения цоколя VIII (долинской) террасы Дуная: 1 m1, 1M1; 1M2.

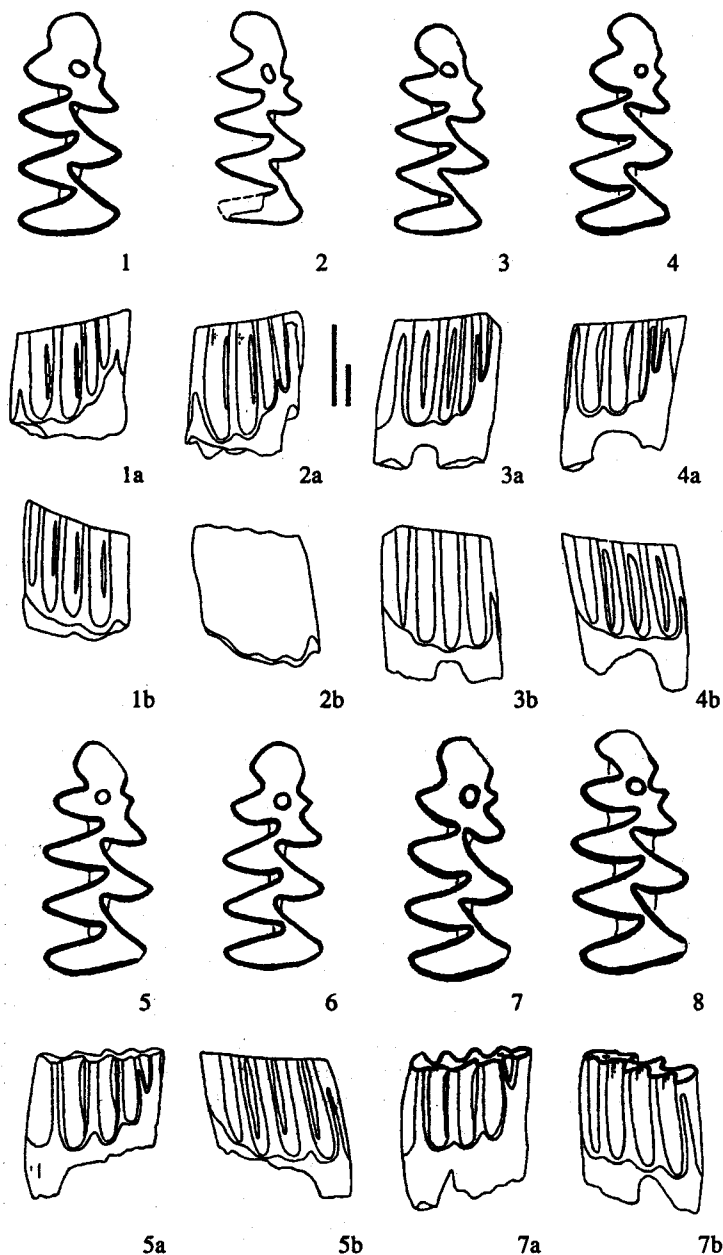
**Геологический возраст.** Средний плиоцен, ранний вилланий, ранний виллафранк.

**Описание.** Мелкая, очень брахиодонтная полевка. НН-индекс m1 не превышает 1,5. Отложения цемента заполняют менее половины глубины входящих складок. Мимомисная дифференциация эмали отчетливо выражена у стертых экземпляров, у молодых – только намечается утолщением замыкающих краев эмалевых призм.

m1. Единственный экземпляр из Долинского (Рис. 4.14:1) находится в средней стадии стачивания. Имеет некрупные размеры (L = 2,85; W = 1,35; H = 2,15) и очень низкие тракты (ASD = 2,0; HSD = 0,8; HSLD = 0,35; НН-index = 0,87). Островок эмали чуть овальный. Приподнятость мимомисного выступа – 0,85.

M1. Единственный моляр (L = 2,4; W = 1,5) имеет очень низкие тракты: AS = 0,25; ASL = 0,1; PRS = 0,9; DS = 0,85. Три корня.

M2. Фрагментарный экземпляр демонстрирует низкие тракты: AS = 0,45; PRS = 0,35.



**Рис. 4.14.** Строение m1 *Mimomys* (*Pusillomimus*)

1 – *Mimomys* sp., Долинское; 2 – *M. hintoni hintoni*, Рипа Скорцельская; 3–8 – *M. hintoni livenzovicus*, Веселовка (3, 4), Ливенцовка Г (5, 6), Крыжановка 2 (7, 8); 1–8 – жевательная поверхность; а – лабиальная сторона, б – лингвальная сторона

**Сравнение.** *Mimomys hintoni* и *Mimomys pliocenicus minor* из Хайначки (Fejfar, 1961). Заметно более гипсодонтная форма мелких мимомисов. НН-индекс превышает 2,5.

*Mimomys pliocenicus minor* из Урыва 1 (Агаджанян, 1976). Среди m1 описана смешанная серия мелких мимомисов и *Pitymimomys*. К роду мимомис принадлежат только экземпляры с цементом и (или) с достаточно разделенными второй и третьей треугольными призмами. Очень брахиодонтный мелкий мимомис, по морфологии жевательной поверхности и гипсодонтии близкий к полевке из Долинского.

*Mimomys* sp. из Туркобунии (de Bruijn, van der Meulen, 1975). Мелкая брахиодонтная полевка с четкой негативной дифференциацией эмалевой стенки коренных, очень небольшими отложениями цемента. Интересен очень мелкий островок на m1, исчезающий до прорыва дентиновых трактов на жевательную поверхность. Так же отличается двухкорневыми МЗ с реликтами переднего островка в передне-внешней складке (BRA1). Судя по близкому эволюционному уровню плиомисов Долинского и Туркобунии, мелкие мимомисные полевки этих фаун близки по возрасту. Однако их большие морфологические различия, по-видимому, свидетельствуют о значительной радиации мелких мимомисных полевок на юге Европы к началу виллания и зоны MN16.

*Mimomys hintoni* из отложений селетинской свиты р.Битеке (= Бетеке), Северный Казахстан. Первоначально описаны из отложений битекейской свиты (Зажигин, 1980). После ревизии плиоценовых отложений р.Битеке стратиграфическое положение полевок *Mimomys hintoni* было уточнено и связано с отложениями селетинской свиты (Зыкин и др., 1987). По-видимому, более гипсодонтная форма, чем полевка из Долинского.

*Mimomys postsilasensis* из Дойч Альтенбурга 20 (Rabeder, 1981).

Мелкая мимомисная полевка из карстовых фаун восточной Австрии. Как и *Mimomys* sp. из Долинского, очень брахиодонтная форма (НН-индекс 0,66, 0,73). Однако у большинства экземпляров, включая голотип, отложения цемента отсутствуют. Даже на достаточно стертых молярах (голотип: Rabeder, 1981: Taf. 1 : 1) эмаль недифференцирована. Микроструктура – протомимомисная, примитивная пахикнемная. Видимо, к этому виду могут относиться бесцементные МЗ с широким передним слиянием (мелкой складкой BRA1), отнесенные Г.Рабедером к присутствующему в том же местонахождении мелкому мимомису *M.kretzoi* (= *M.hintoni*). Таким образом морфология коренных "*M. postsilasensis*" не позволяет рассматривать эту полевку в рамках рода *Mimomys*.

**Замечания.** Мелкие мимомисы самого начала виллания Европы достаточно плохо изучены. В большинстве работ по фаунам рубежа MN15 и MN16 при описании мелких мимомисоподобных видов не приводится описание МЗ. Представляется, что в складывании облика "мелкого мимомиса" наиболее важным является появление цемента и редукция переднего островка МЗ без значительного уменьшения глубины переднебуккальной складки. Таким образом, первые мелкие мимомисы могут происходить от круга форм группы "*Mimomys*" *stehlini*. Одна из таких форм описана в греческом местонахождении Туркобуния рубежа русциния и виллания (de Bruijn, van der Meulen, 1975). Эта форма, хотя, по-видимому, и не связа-

на напрямую с происхождением мелких мимомисов группы "M.hintoni", показывает вероятный путь морфологических преобразований. Наша ревизия показала, что мелкая островковая полевка мимомисного облика из Туркобунии имеет уже небольшие отложения цемента. При этом МЗ в этой коллекции демонстрируют передний островок в процессе редукции — на некоторых экземплярах заметна только ступенькообразная "полка" в глубине BRA1, часть моляров еще имеют очень мелкий и быстро исчезающий островок.

Мелкие мимомисы начала виллания заслуживают самостоятельное видовое название. Для прояснения этого вопроса необходима ревизия ранних форм круга "Mimomys stehlini" с особым акцентом на сторение МЗ. Возможно, что часть из них принадлежит уже к настоящим мелким мимомисам с одноостровковыми МЗ.

#### Mimomys hintoni Fejfar, 1961

**Диагноз.** Пузилломимусы с глубокими островками на m1 и МЗ и гипсодонтией, выраженной размахом значений НН-индекса от 1,5 до 3,0. Задний корень m2 имеет акроризное положение. М1–2 с тремя корнями.

**Описание.** Мелкие полевки с небольшими отложениями цемента и невысокими трактами. Дентиновые тракты прорываются на жевательную поверхность при полностью сформированных анатомических корнях (ризодонтная стадия). Негативная дифференциация эмали на верхних коренных выражена сильнее. Микроструктурный план строения эмали — пахикнемный. Входящие складки заметно вергентны. Элементы жевательной поверхности остаются при этом не полностью разделенными, обычно сообщаясь пространствами шириной в 2–3 толщины эмали. Т1 и Т2 m2–m3 попарно широко слиты. Задний корень m2 имеет акроризное строение.

**Замечания.** Мелкие мимомисы, относимые нами к M.hintoni, остаются морфологически консервативными на протяжении почти всего раннего и начала позднего виллания. Возрастание гипсодонтии в этой группе идет достаточно медленно, не приводя к значительным перестройкам коренных. Предлагается рассматривать эту группу в рамках двух хроноподвидов, различающихся гипсодонтией — M. hintoni hintoni и M. hintoni livenzovicus. Ниже эти формы описываются отдельно.

#### Mimomys hintoni hintoni Fejfar, 1961

Рис. 4.14: 2, 4.16: 1, Табл. 4.27–4.32

1961 *Mimomys hintoni* sp. nov.: O. Fejfar, Die Plio-Pleistozanen Wirbeltierfaunen...: pp. 51–52, Abb. 2: b, d, Taf. 15: fig. 5, 6.

1961 *Mimomys pliocaenicus minor* nov. ssp.: O. Fejfar, Die Plio-Pleistozänen Wirbelierfaunen...: pp. 52–54, Abb. 4: a–d, Taf. 15: fig. 3, 4.

1970 *Mimomys (Cheria) gracilis akkulaewae* subsp. nov. (partim): Сухов, Позднеплиоценовые мелкие...: сс. 40–47, табл. IV: фиг. 24–26, 28–38, 39–40, табл. V: 41–48, 51–59, табл. VI: 60–63.

1970 *Mimomys (Mimomys) cf. coelodus* Kretzoi (partim): Сухов, Позднеплиоценовые мелкие...: сс. 54–58, табл. IX: фиг. 112–122, 124.

1977 *Mimomys (Cheria) gracilis akkulaewae* (partim): Сухов, Мелкие позвоночные, Фауна и флора...: сс. 129–130, табл. XLVIII: 1–5, 7–14, 17.



- 1977 *Mimomys (Mimomys) cf. coelodus Kretzoi* (partim): Сухов, Мелкие позвоночные, Фауна и флора...: сс. 132, табл. L: 11–14, табл. LII: 7–9.  
 1980 *Mimomys hintoni* Fejfar: В.С.Зажигин, Грызуны позднего плиоцена...: сс. 117, рис. 25: 5–7.  
 1981 *Mimomys kretzoi* Fejfar (partim): G.Rabeder, Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia)...: pp. 95–111, Abb. 63–65, Abb. 66: 3–4, non 5–7.  
 1983 *Mimomys minor* Fejfar: C. Radulesco, P. Samson, La lignée ...: pp. 57–64.

**Материал и местонахождения.** Рипа Скорцельская, верхнелевантинские отложения цоколя пятой террасы р. Прут: 5 m1, 12 M1, 7 M2, 1 M3; Широкино, аллювиальные отложения: 1 m1, Симбугино, отложения кумурлинского горизонта акчагыла: 22 m1, 15 M3; Аккулаево, отложения аккумуляевского горизонта среднего акчагыла: 41 m1, 33 M3.

**Геологический возраст.** Средний плиоцен, ранний вилланий, ранний виллафранк.

**Диагноз.** Примитивные мелкие мимомисы со средней гипсодонтией, варьирующей в пределах значений НН-индекса m1 от 1,5 до 2,5–2,7. Высота гипсинулида m1 менее 1,5.

**Описание.**

m1. Экземпляры из Рипы Скорцельской (рис. 4.14: 2) имеют мелкие размеры: L = 2,27 (n = 5), W = 1,21 (n = 5), а также низкие средние показатели гипсодонтности: ASD = 2,7 (n = 3), HSD = 1,57 (n = 3), HSLD = 0,84 (n = 5), НН-index = 1,77 (n = 3). Единственный изученный m1 из Широкино: L = 2,8; W = 1,4; ASD = 2,1; HSD = 2,1; HSLD = 0,9; НН-index = 2,29.

Серии m1 из местонахождений Симбугино и Аккулаево близки по размерам и гипсодонтии (табл. 4.27–4.28). Эмалевый островок начинает замыкаться при высоте коронки 3,7–3,8, а начинает исчезать при высоте около 2,2 мм. Таким образом, глубина полого эмалевого столбика может достигать 1,5 и более. Предуральские мелкие мимомисы более гипсодонтны, по сравнению с полевками Р. Скорцельской и близки к форме из Широкино: НН-индексы в Симбугино и Аккулаево – соответственно 2,11 (n = 22) и 2,3 (n = 30).

Таблица 4.27. Промеры и индексы *Mimomys hintoni hintoni*, Симбугино, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	22	2,81	0,0258	2,55	3,00	0,1208	4,3
W	22	1,26	0,0148	1,10	1,40	0,0693	5,5
ASD	21	2,90	0,0615	2,30	3,40	0,2819	9,7
HSD	22	1,94	0,0547	1,30	2,50	0,2565	13,2
HSLD	22	0,81	0,0391	0,45	1,30	0,1832	22,6
L_BAS	22	2,92	0,0240	2,70	3,10	0,1127	3,9
EL	22	1,38	0,0394	1,00	1,80	0,1850	13,4
НН-index	22	2,11	0,0621	1,45	2,73	0,2912	13,8
A/L	22	45,59	0,2972	43,14	48,15	1,3942	3,1
НН/L	22	75,28	2,2997	49,27	99,25	10,7865	14,3
HSD/L	22	69,36	2,0284	44,07	87,27	9,5141	13,7
HSLD/L	22	28,96	1,4159	15,52	47,27	6,6411	22,9
Hsl/Hsld	22	2,47	0,0951	1,85	3,78	0,4459	18,1

**Таблица 4.28.** Промеры и индексы *Mimomys hintoni hintoni*, Аккулаево, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	41	2,82	0,0232	2,50	3,20	0,1487	5,3
W	41	1,26	0,0119	1,10	1,50	0,0760	6,0
ASD	18	2,92	0,0447	2,60	3,20	0,1896	6,5
HSD	31	2,11	0,0394	1,70	2,50	0,2196	10,4
HSLD	39	0,91	0,0327	0,60	1,50	0,2045	22,4
L_BAS	41	2,95	0,0195	2,70	3,20	0,1247	4,2
EL	40	1,37	0,0489	0,60	2,00	0,3093	22,7
HH-index	30	2,30	0,0429	1,84	2,77	0,2352	10,2
A/L	41	44,43	0,4530	39,29	52,63	2,9009	6,5
HH/L	30	82,60	1,7793	63,07	106,66	9,7457	11,8
HSD/L	31	75,69	1,6187	55,74	96,15	9,0128	11,9
HSLD/L	39	32,42	1,2318	21,43	56,60	7,6926	23,7
Hsl/Hsld	30	2,36	0,0937	1,40	3,50	0,5133	21,8

**M1.** Изучена небольшая серия из Рипы Скорцельской (Табл. 4.29). Все коренные – трехкорневые (n = 7).

**Таблица 4.29.** Промеры и индексы *Mimomys hintoni hintoni*. Р.Скорцельская. M1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	12	2,30	0,0487	2,10	2,57	0,1689	7,33
W	12	1,31	0,0282	1,20	1,50	0,0978	7,47
DS	10	1,87	0,1265	1,15	2,35	0,4000	21,45
AS	12	0,64	0,0729	0,35	1,30	0,2524	39,59
ASL	12	0,63	0,0569	0,45	1,00	0,1969	31,10
PRS	10	1,43	0,0720	1,05	1,75	0,2275	15,91
L_BAS	12	2,37	0,0345	2,15	2,50	0,1193	5,04
PA-index	10	1,58	0,0912	1,16	2,10	0,2883	18,23
PA/L	10	69,38	4,1446	50,98	89,39	13,1065	18,89
AS/L	12	27,70	3,0974	16,00	55,32	10,7299	38,74
PRS/L	10	62,78	3,4348	47,06	79,55	10,8617	17,30

**M2.** Строение изучено по выборке Рипы Скорцельской (Табл. 4.30). В серии только два коренных с сохранившимися корнями – один экземпляр имеет три корня, другой – два.

**Таблица 4.30.** Промеры и индексы *Mimomys hintoni hintoni*. Р.Скорцельская. M2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	7	1,92	0,0402	1,82	2,10	0,10646	5,54
W	7	1,24	0,0369	1,05	1,35	0,09759	7,85
DS	7	1,41	0,0679	1,10	1,60	0,17962	12,70
AS	6	0,87	0,0919	0,70	1,20	0,22509	25,97
PRS	6	1,11	0,1690	0,65	1,70	0,41402	37,36
L_BAS	7	1,99	0,0373	1,80	2,10	0,09880	4,98
PA-index	5	1,29	0,1671	0,96	1,84	0,37372	28,96
PA/L	5	52,41	15,7263	0,70	99,67	35,16498	67,10
AS/L	6	44,92	4,7777	34,65	64,86	11,70295	26,05

**М3.** Единственный молодой экземпляр ( $L = 2,0$ ;  $W = 1,15$ ) из Рипы Скорцельской имеет очень низкие тракты ( $AS = 0,75$ ;  $PRS = 0,9$ ;  $DS = 1,0$ ), слабо негативную дифференциацию толщины эмали. Корневой отдел на третьей стадии развития. Цемент не сохранился. Характерны очень глубокая складка BRA1, не замыкающаяся в островок, и глубокая задне-внутренняя складка (LRA3), образующая островок на высоте около 0,9 мм над основанием коронки.

Серии М3 из Симбугино и Аккулаево близки по большинству из изученных параметров (Табл. 4.31–4.32, Рис. 4.16: 1). По гипсодонтии несколько более продвинутой выглядит выборка Аккулаево (РА-индекс = 1,4). В Симбугино среднее значение РА-индекс = 1,25. В аккулаевской выборке высота замыкания эмалевого островка задней петли варьирует в зависимости от высоты коронки от 2,8 до 1,6. Полный столбик эмали глубокий, более 1,0. Встречены единичные экземпляры с глубокой задне-внешней складкой, заполненной цементом. Форма заднего островка округлая или овальная. Передне-наружная складка (BRA1) глубокая. Большинство коренных имеет 2 корня.

**Таблица 4.31.** Промеры и индексы *Mimomys hintoni hintoni*, Симбугино, М3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	15	1,84	0,0307	1,60	2,05	0,1187	6,46
W	15	1,04	0,0165	0,90	1,10	0,0640	6,17
DS	15	0,83	0,0396	0,60	1,10	0,1534	18,55
AS	15	0,97	0,0500	0,70	1,45	0,1935	19,94
PRS	15	0,78	0,0507	0,50	1,25	0,1963	25,27
L_BAS	15	1,89	0,0202	1,80	2,00	0,0784	4,15
PA-index	15	1,25	0,0630	0,86	1,91	0,2441	19,55
PA/L	15	68,18	3,4189	47,79	95,72	13,2414	19,42
AS/L	15	52,92	2,6233	38,89	72,50	10,1601	19,20
PRS/L	15	42,44	2,8581	27,78	68,75	11,0695	26,08
AS/PRS	15	1,29	0,0656	0,82	1,75	0,25424	19,77

**Таблица 4.32.** Промеры и индексы *Mimomys hintoni hintoni*, Аккулаево, М3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	33	1,81	0,0227	1,50	2,10	0,1305	7,20
W	33	1,04	0,0106	0,90	1,15	0,0609	5,86
DS	33	0,90	0,0383	0,50	1,50	0,2202	24,59
AS	32	1,11	0,0583	0,70	2,20	0,3299	29,82
PRS	31	0,83	0,0323	0,40	1,40	0,1798	21,77
L_BAS	32	1,87	0,0232	1,60	2,10	0,1311	7,02
PA-index	31	1,40	0,0602	0,86	2,38	0,3352	23,97
PA/L	31	77,61	3,5846	44,11	125,10	19,9582	25,72
AS/L	32	61,47	3,3386	35,90	115,79	18,8861	30,72
PRS/L	31	45,87	1,9926	21,05	73,68	11,0941	24,19
AS/PRS	31	1,38	0,0691	0,86	2,44	0,3845	27,94

**Сравнение.** Среди изученных выборок *Mimomys hintoni* наиболее примитивна форма из Рипы Скорцельской, далее следует выборка Симбугино и очень близкая, но несколько более гипсодонтная, выборка Аккулаево. Единственный экземпляр из Широкино близок к приуральским мимомисам.

*Mimomys hintoni* и *Mimomys pliosaenicus minor* из Хайначки, Словакия (Fejfar, 1961). Вслед за В.А. Топачевским и А.Ф.Скорик (1977) и В.С. Зажиговым (1980) мы рассматриваем мелких мимомисов из Хайначки в рамках *M. hintoni* Fejfar, 1961. Это название имеет страничный приоритет и, в отличие от "minor", описано как вид.

Подробное описание и изображение (в том числе фотографии) позволяют довольно точно оценить высоту дентиновых трактов типовой формы (включая *M. pliosaenicus minor*). Так, тип *M. hintoni* при размерах, приведенных О. Фейфаром ( $L = 2,6$ ,  $W = 1,3$ ), имеет высоту дентиновых трактов  $ASD > 3$ ,  $HSD = 2,26$ ,  $HSLD = 1,4$ . Два экземпляра *M. pliosaenicus minor* имеют соответствующие размеры ( $L = 2,8$ ;  $W = 1,2$ ;  $ASD > 2,6$ ;  $HSD = 2,45$ ;  $HSLD$  — и  $L = 2,6$ ;  $W = 1,15$ ;  $ASD > 1,9$ ;  $HSD > 1,77$ ;  $HSLD = 1,56$ ).

Судя по изображениям и фотографиям первоописания, НН-индекс типа *M. hintoni* превышает 2,5.

В ревизованных нами фаунах башкирских местонахождений Аккулаево и Сибугино первоначально В.Н. Суховым (1970, 1977) единая массовая форма *M. hintoni* была описана под рубриками "*Mimomys (Cheria) gracilis akkulaewae*" и "*Mimomys cf. coelodus*". Переизучение коллекций Сухова показало, что первая форма также имеет цемент (хотя часто не выявленный этим автором путем чистки входящих углов), мимомисную дифференциацию эмали. Ассоциация, подобранная для характеристики "*M. (Cheria) g. akkulaewae*" собрана из онтогенетически очень молодых экземпляров мимомисов, взрослых мимомисов и содержит примесь экземпляров *Pitymimomys bashkiricus* и *Borsodia novoasovica*. Названия, использованные В.П.Суховым, неприменимы к мелким мимомисам. Введение названия "*M. akkulaewae*" не сопровождалось указанием типа. Статус названия "*M. coelodus*" обсуждается ниже, при описании *M. reidi*.

*Mimomys hintoni* из отложений селетинской свиты р. Битеке, Северный Казахстан (Зажигин, 1980, Зыкин и др., 1987). По строению  $m1$  и  $M3$  и гипсодонтии близки к номинативному подвиду *M. hintoni* Восточной Европы.

*Mimomys kretzoi* из Дойч Альтенбурга 20 и 9 (Rabeder, 1981). Типичный примитивный мелкий мимомис с очень небольшими отложениями цемента.  $M3$  с передним островком и недифференцированной эмалью (Rabeder, 1981, Abb. 66: 7a), по-видимому, не относится к этому виду. По гипсодонтии  $m1$  (НН-индекс варьирует от 1,4 до 2,3,  $n = 8$ ) очень близка к *M. hintoni* из Рипы Скорцельской и несколько более брахиодонта, чем типовые *M. hintoni* из Хайначки и полевки этого вида из Предуралья.

*Mimomys minor* из Милкову дин Вале и Слатины 1 (Radulesco, Samson, 1983). По-видимому, типичные примитивные *M. hintoni*. По морфологии, размерам ( $L m1 = 2,95$  – Милкову; 2,8 и 2,85 – Слатина 1), высоте гипосинуида  $m1$  (2,2 – Милкову; 2,3 и 2,4 – Слатина 1) близки или несколько более гипсодонтны, чем *M. hintoni* из Симбугина и Аккулаева.

## *Mimomys hintoni livenzovicus* Alexandrova, 1976

Рис. 4.14: 3–8, 4.16: 2, Табл. 4.33–4.41

- 1976 *Mimomys livenzovicus* sp. nov. (partim): Л.П. Александрова, Грызуны антропогена...: сс. 64–67; рис. 30: 62092–62095, 62097–62098; non 62096, non 2113, non 2116–2118, non 2120–2124.
- 1976 *Mimomys pliocaenicus* F. Major (partim): Л.П. Александрова, Грызуны антропогена...: сс. 60–64; рис. 29: 2146; non 2145, non 2147, non 2114–2115; non 2148–2149; non 2151, non 2153
- 1976 *Mimomys reidi* Hinton (partim): Л.П. Александрова, Грызуны антропогена...: сс. 60–64; рис. 29: 62102–62104; non 2155, non 2160–2162; non 2172.
- 1981 *Mimomys hintoni* Fejfar: G. Rabeder, Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia)...: pp. 111–123, Abb. 74–76a, Abb. 77: 1, 4, Abb. 78: 1–2, Abb. 79: 1–4, Abb. 80: 1–4.
- 1986 *Mimomys reidi* Hinton (partim): D. Mayhew, A. Stuart, Stratigraphic and ...: p. 458–460, fig. 13: 2–3, 9–12, 15: 7, 10–11.
- 1987 *Mimomys hintoni*: В.А. Топачевский и др., Грызуны верхнеэоценовых...: сс. 137–141, рис. 26.
- 1990 *Mimomys reidi* Hinton: D. Mayhew, Small mammal...: p. 65, Pl.1: 2–4, Pl.2: 2–3, Pl.3: 4, 6–8, Pl.4: 4–6, Pl.5: 1,9.

**Материал и местонахождения.** Ливенцовка G, аллювиальные отложения хапровской свиты: 15 m1; Крыжановка 1,2, лиманно-дельтовые отложения верхнего куяльника: 6 m1, 2M3(Кр1), 5m1, 4M3; Веселовка, лиманно-дельтовые отложения верхнего куяльника: 34 m1, 40 m2, 8 m3, 60 M1, 48 M2, 18 M3; Сабля, аллювиально-морские отложения среднего акчагыла: 1 M2.

**Геологический возраст.** Конец среднего – начало позднего плиоцена, поздний виллангий, средний виллафранк.

**Диагноз.** Примитивные мелкие мимомисы со средней гипсодонтией, вагрирующей в пределах значения НН-индекса m1 от 2,5 до 3,0. Высота гипсинулида m1 выше 1,5.

### Описание.

**m1.** Типовая выборка из нижнего слоя Ливенцовки (фауна G) характеризуется m1 (рис. 4.14: 5–6) с хорошим развитием мимомисных признаков – глубокой мимомисной складкой (Табл. 4.33), глубоким округлым эмалевым островком, мимомисным выступом, расположенным чуть дистальнее уровня островка, четкой негативной дифференциацией эмали. Коренные узкие:  $W/L = 45,8$  ( $n = 15$ ). Переднезвнутренняя складка (LRA4) обычно неглубокая, передненаружный выступ (LSA5) обычно хорошо выражен лишь у молодых экземпляров.

Голотип *M. livenzovicus* (рис. 4.14: 5) имеет следующие размеры:  $L = 2,92$ ;  $W = 1,34$ ;  $A = 1,29$ ;  $H = 2,23$ ;  $R = 1,19$ ;  $ASD > 2,38$ ;  $HSD > 2,23$ ;  $HSLD = 1,84$ ;  $EL = 1,49$ ;  $Lbas = 2,92$ . По стадии гипсодонтии – НН-индекс  $> 2,9$ .

В наиболее полной выборке из Веселовки (табл. 4.34) эмалевый островок замыкается в интервале высот коронки от 4 и более до 2,8 и может присутствовать до высот около 1,5. Наиболее раннее стирание островка фиксируется уже на высоте 3,0. Таким образом, глубина полого эмалевого столбика может меняться от 2,5 до всего нескольких десятых мм. У молодых экземпляров островок бобовидной формы, у старых почти круглый. Коренные узкие:  $W/L = 44,1$  ( $n = 29$ ).

Таблица 4.33. Промеры и индексы *Mimomys hintoni livenzovicus*, Ливенцовка G, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	15	2,83	0,0388	2,50	3,15	0,1504	5,32
W	15	1,30	0,0209	1,15	1,40	0,0808	6,23
ASD	4	2,96	0,1248	2,70	3,20	0,2496	8,42
HSD	3	2,68	0,0441	2,60	2,75	0,0764	2,85
HSLD	15	1,79	0,0645	1,40	2,10	0,2498	13,93
L_BAS	15	2,94	0,0308	2,80	3,20	0,1195	4,06
EL	13	1,47	0,0858	1,00	2,00	0,3092	21,06
HH-index	3	3,22	0,1013	3,09	3,42	0,1754	5,44
A/L	15	41,26	0,5538	38,21	44,83	2,1450	5,20
HH/L	3	119,58	3,6147	114,29	126,49	6,2609	5,24
HSD/L	3	99,65	3,3324	93,10	104,00	5,7718	5,79
HSLD/L	15	63,42	2,2538	51,85	77,78	8,7291	13,76
Hsd/Hsld	3	1,56	0,2049	1,29	1,96	0,3549	22,68

Таблица 4.34. Промеры и индексы *Mimomys hintoni livenzovicus*, Веселовка, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	32	2,84	0,0241	2,55	3,10	0,1365	4,8132
W	35	1,24	0,0141	0,95	1,45	0,0835	6,7487
ASD	6	2,93	0,1667	2,30	3,40	0,4083	13,9176
HSD	15	2,52	0,1005	1,90	3,15	0,3891	15,4384
HSLD	31	1,50	0,0595	0,70	2,40	0,3314	22,0941
L_BAS	33	2,99	0,0277	2,80	3,50	0,1590	5,3101
EL	32	1,31	0,0644	0,50	2,10	0,3642	27,9144
HH-index	15	2,95	0,1141	2,22	3,73	0,4418	14,9813
A/L	32	41,15	0,5280	33,33	47,06	2,9866	7,2578
HSD/L	15	89,20	3,3094	66,67	110,53	12,8171	14,3694
Hsd/Hsld	15	1,73	0,1068	1,19	3,00	0,4133	23,9622

Таблица 4.35. Промеры и индексы *Mimomys hintoni livenzovicus*, Крыжановка 2, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	4	2,94	0,0826	2,70	3,05	0,1652	5,62
W	4	1,31	0,0427	1,20	1,40	0,0854	6,51
ASD	2	2,90	0,0000	2,90	2,90	0,0000	0,00
HSD	3	2,50	0,1000	2,30	2,60	0,1732	6,93
HSLD	4	1,85	0,2630	1,30	2,30	0,5260	28,43
L_BAS	4	3,10	0,0890	2,85	3,25	0,1780	5,74
EL	4	1,43	0,1493	1,00	1,70	0,2986	20,95
HH-index	3	3,04	0,2401	2,64	3,47	0,4159	13,69
A/L	4	40,07	0,8465	38,98	42,59	1,6930	4,23
HH/L	3	105,16	9,4547	86,62	117,67	16,3761	15,57
HSD/L	3	86,61	6,0772	75,41	96,30	10,5260	12,15
HSLD/L	4	62,89	8,4092	42,62	77,97	16,8185	26,74
Hsd/Hsld	3	1,54	0,2072	1,13	1,77	0,3589	23,24

Немногочисленные мелкие мимомисы из нижних горизонтов Крыжановки: Кр1 и Кр2 (табл. 4.35) по строению m1 схожи друг с другом и с типовой формой из Ливенцовки G. Близки и значения HH-индекса: 2,89 (Кр1), и 2,64; 3,00; 3,47 (Кр2). Как и в других фаунах, коренные достаточно узкие  $W/L = 44,7$  (Кр2,  $n = 4$ ).

m2. Задний корень имеет акроризное положение. Тенденции к смещению заднего корня на лабиальную поверхность резца не наблюдается.

Таблица 4.36. Промеры и индексы *Mimomys hintoni livenzovicus*, Веселовка, m2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	40	1,87	0,0130	1,70	2,02	0,0824	4,42
W	40	1,18	0,0113	0,95	1,35	0,0716	6,04
ASD	22	2,43	0,0824	1,40	3,25	0,3865	15,88
HSD	20	1,96	0,0550	1,50	2,35	0,2460	12,53
HSLD	33	1,61	0,0532	0,85	2,20	0,3059	18,99
L_BAS	40	2,04	0,0137	1,80	2,20	0,0866	4,25
HH-index	20	2,57	0,0837	1,77	3,22	0,3743	14,59
HH/L	20	139,89	4,8930	95,55	174,00	21,8820	15,64
HSD/L	20	107,09	3,4788	78,95	127,03	15,5576	14,53

m3. Промеры приведены в табл. 4.37.

Таблица 4.37. Промеры и индексы *Mimomys hintoni livenzovicus*, Веселовка, m3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	8	1,61	0,0245	1,50	1,75	0,0694	4,31
W	8	0,93	0,0211	0,80	1,00	0,0598	6,46
ASD	4	1,95	0,0979	1,75	2,20	0,1958	10,04
HSD	6	1,07	0,0307	1,00	1,15	0,0753	7,06
HSLD	8	0,88	0,0779	0,60	1,30	0,2204	25,19
L_BAS	8	1,79	0,0324	1,65	1,95	0,0916	5,13
HH-index	6	1,40	0,0874	1,17	1,74	0,2140	15,32
HH/L	6	87,36	6,4684	66,64	108,48	15,8444	18,14
HSD/L	6	66,57	2,9260	57,14	76,67	7,1671	10,77

M1. В Веселовке большинство коренных (77%,  $n = 23$ ) имеют 3 корня. Однако корень протокона заметно смещен вперед и у части молодых экземпляров корневые каналы корня протокона и переднего корня остаются слитыми (23%,  $n = 8$ ).

M2. У молодых и среднестертых коренных разделение паракона и гипокона остается неполным – поля T2 и T3 сообщаются дентиновым пространством в две и более толщины эмали. При этом складка LRA3 отчетливо вергентна.

В Веселовке только 39% ( $n = 11$ ) имеет три корня, 61% ( $n = 17$ ) – двукорневые.

Таблица 4.38. Промеры и индексы *Mimomys hintoni livenzovicus*, Веселовка, М1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	59	2,52	0,0171	2,25	2,80	0,1313	5,2
W	60	1,44	0,0127	1,10	1,70	0,0987	6,8
DS	30	2,90	0,0585	2,30	3,55	0,3202	11,0
AS	49	1,85	0,0632	0,85	2,75	0,4425	23,9
ASL	51	1,48	0,0559	0,35	2,30	0,3992	27,0
PRS	43	2,49	0,0358	1,90	2,95	0,2347	9,4
L_BAS	59	2,59	0,0161	2,30	2,85	0,1238	4,8
PA-index	41	3,14	0,0564	2,08	3,72	0,3613	11,5
PA/L	40	124,98	2,3907	86,76	153,32	15,1201	12,1
AS/L	48	73,27	2,5872	35,29	110,00	17,9246	24,5
PRS/L	42	99,15	1,5338	78,00	121,74	9,9403	10,0

Таблица 4.39. Промеры и индексы *Mimomys hintoni livenzovicus*, Крыжановка 2, М1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	7	2,61	0,0446	2,40	2,80	0,1180	4,51
W	11	1,44	0,0409	1,15	1,65	0,1357	9,42
DS	2	2,70	0,1500	2,55	2,85	0,2121	7,86
AS	3	1,82	0,1167	1,70	2,05	0,2021	11,12
ASL	5	1,77	0,1841	1,10	2,10	0,4117	23,26
PRS	5	2,32	0,0784	2,10	2,50	0,1754	7,56
L_BAS	2	2,60	0,1000	2,50	2,70	0,1414	5,44
PA-index	3	2,92	0,1610	2,70	3,23	0,2789	9,56
PA/L	2	117,29	4,7120	112,58	122,00	6,6638	5,68
AS/L	2	74,10	3,2626	70,83	77,36	4,6140	6,23
PRS/L	3	92,66	2,6348	87,50	96,15	4,5636	4,92

Из фауны Сабли известен единственный фрагментарный М2, условно отнесенный к этому виду: DS = 72,95, PRS = 2,15.

М3. В типовой коллекции *M.livenzovicus* (Лв G) присутствует единственный экземпляр М3 обычного строения, в том числе, имеющий задний эмалевый островок. Наиболее полно морфология М3 представлена по материалам местонахождения Веселовка (Табл. 4.41). Эмалевый островок глубокий, около 2,0. Экземпляры с высотой коронки 2,9 имеют уже замкнутый островок, первые признаки стирания обнаружены у М3 с высотой коронки 1,25. Складка BRA1 – глубокая, вергентная, однако полного разделения передней петли и поля паракона не происходит – всегда остается достаточно широкое пространство в 1,5–2 и более ширины эмали. Задняя петля имеет хорошо выраженный внутренний выступ (LSA4), наружная сторона задней петли гладкая, BSA4 выражен лишь у одного экземпляра. Все достаточно стертые экземпляры имеют два корня.

Среди материалов из нижних горизонтов Крыжановки выявлены единичные М3, принадлежащие этому виду. Экземпляр из Крыжановки 2



Таблица 4.40. Промеры и индексы *Mimomys hintoni livenzovicus*, Веселовка, М2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	47	1,9568	0,0119	1,75	2,10	0,0813	4,15
W	47	1,2328	0,0117	0,95	1,35	0,0803	6,51
DS	36	2,1403	0,0276	1,75	2,40	0,1655	7,73
AS	35	1,9986	0,0579	1,10	2,75	0,3427	17,15
PRS	37	1,8432	0,0438	1,25	2,40	0,2667	14,47
L_BAS	47	1,9862	0,0157	1,70	2,25	0,1077	5,42
PA-index	31	2,7417	0,0574	2,13	3,65	0,3194	11,65
PA/L	31	141,1007	2,9855	109,03	187,18	16,6223	11,78
AS/L	35	102,6007	2,9837	56,41	141,03	17,6519	17,20

Таблица 4.41. Промеры и индексы *Mimomys hintoni livenzovicus*, Веселовка, М3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	14	1,80	0,0359	1,50	1,95	0,1344	7,48
W	18	1,00	0,0128	0,90	1,10	0,0542	5,42
DS	13	1,16	0,0532	0,75	1,50	0,1917	16,50
AS	15	1,69	0,0603	1,15	2,00	0,2334	13,84
PRS	16	1,29	0,0425	1,00	1,55	0,1702	13,15
L_BAS	15	1,79	0,0259	1,55	1,95	0,1004	5,61
PA-index	14	2,16	0,0576	1,72	2,53	0,2155	9,97
PA/L	12	118,85	4,6004	95,58	140,12	15,9361	13,41
AS/L	12	94,18	3,6167	76,92	109,38	12,5284	13,30
PRS/L	13	70,99	3,3611	55,56	88,57	12,1186	17,07
AS/PRS	14	1,34	0,0405	1,10	1,56	0,1516	11,31

(рис. 4.16: 2) имеет следующие характеристики: L = 1,8; W = 0,95; AS = 1,65; PRS = 1,25; DS = 1,0.

**Сравнение.** *Mimomys hintoni* из Хайначки (Fejfar, 1961). Несколько менее продвинутая форма. Уровень гипсодонтии подробно рассмотрен при сравнении номинативного подвида.

*Mimomys livenzovicus* из Ливенцовки G (Александрова, 1976). Название *M. livenzovicus* было предложено Л.П.Александровой (1976) для серии мелких островковых мимомисов фауны Ливенцовки. Проведенная ревизия материалов показала, что в этом многослойном местонахождении можно выделить фауны трех нетождественных эволюционных стадий. Тип *M. livenzovicus* происходит из самой древней фауны (Ливенцовка G настоящей работы, см. гл. 2). Кроме того, мы относим к этой форме коренные мелкие мимомисы, описанных Л.П. Александровой из нижнего слоя Ливенцовки как *M. pliosaepicus* (частично) и *M. reidi*. В фаунах вышележащих горизонтов Ливенцовки представлены более прогрессивные мелкие мимомисы. Они описаны ниже под рубрикой *M. reidi*. По степени гипсодонтии *M. livenzovicus* превосходит типовую *M. hintoni*. Поэтому предложено рассматривать подобные формы в рамках хроноподвида *M. hintoni livenzovicus*.

*Mimomys hintoni* из Штранцендорфа D и F (Rabeder, 1981). Подробно описанная форма из двух последовательных уровней разреза Штранцендорф. По морфологии и гипсодонтии очень близка к мимомисам этого вида из Ливенцовки G, Веселовки и нижних горизонтов Крыжановки (1 и 2).

*Mimomys hintoni* из среднего слоя Черевичного (Топачевский и др., 1987). Типичные мелкие мимомисы рубежа среднего / верхнего плиоцена. Форма описана по смешанной выборке. Коллекция, на основе которой было составлено описание, включает остатки мелких мимомисов двух эволюционных уровней: примитивных *M. hintoni hintoni* (MN16) и продвинутых *M. h. livenzovicus* (MN17) (преобладают). Очевидно тафономическое совмещение двух разновозрастных форм в одной ассоциации. Более гипсодонтная форма близка к типовой *M. h. livenzovicus* из Ливенцовки G.

*Mimomys hintoni* из среднего и верхнего слоев Котловины (Топачевский и Несин, 1989). Переизучение коллекций, составивших основу описания, показало, что изучалась тафономически смешанная ассоциация мелких мимомисов трех эволюционных стадий – *M. hintoni*, *M. h. livenzovicus* и продвинутых *M. reidi*. В серии M3 отмечается заметное слияние передней петли и T1.

*Mimomys reidi* из береговых крагов Восточной Англии (Mayhew & Stuart, 1986, Mayhew, 1990). Наиболее примитивные мелкие мимомисы из так называемых фаун группы 2 Д. Мейхью и А. Стюарта – Торпа, Брамертона и Балкэмп по строению коренных и гипсодонтии близки к развитым формам *M. hintoni*, таким как *M. h. livenzovicus* из Ливенцовки G.

### *Grunna reidi*

Сюда относятся продвинутые мелкие мимомисы, характеризующиеся промежуточным уровнем гипсодонтии между *M. hintoni* раннего и начала позднего виллания и *M. pusillus* первой половины бихария. В изученных материалах выделяются следующие группы: *M. reidi* из местонахождений Крыжановка 3 и Этулия 3, близкие к типовой форме из Тримингема; продвинутые *M. reidi* из Псекупса и верхних горизонтов Ливенцовки (Лв 1–3, 4); гипсодонтные *M. reidi* переходные к *M. pusillus* из Крыжановки 4 и Тиздара 1,2. На данном этапе изучения мы не придаем этим эволюционным стадиям таксономический ранг хроноподвидов.

### *Mimomys reidi* Hinton, 1910

Рис. 4.15, 4.16: 3–12, табл. 4.42–4.56.

1926 *Mimomys reidi*: M.Hinton, Monograph of voles ...: pp. 363–364, fig. 99: 6.

1976 *Mimomys livenzovicus* sp. nov. (partim): Л.П. Александрова, Грызуны антропогена...: сс. 64–67; рис. 30: 62092–62095, 62097–62098; non 62096, non 2113, non 2116–2118, non 2120–2124.

1977 *Mimomys* cf. *reidi* Hinton: W.v. Koenigswald, *Mimomys* cf. *reidi* aus der...: pp. 197–212.

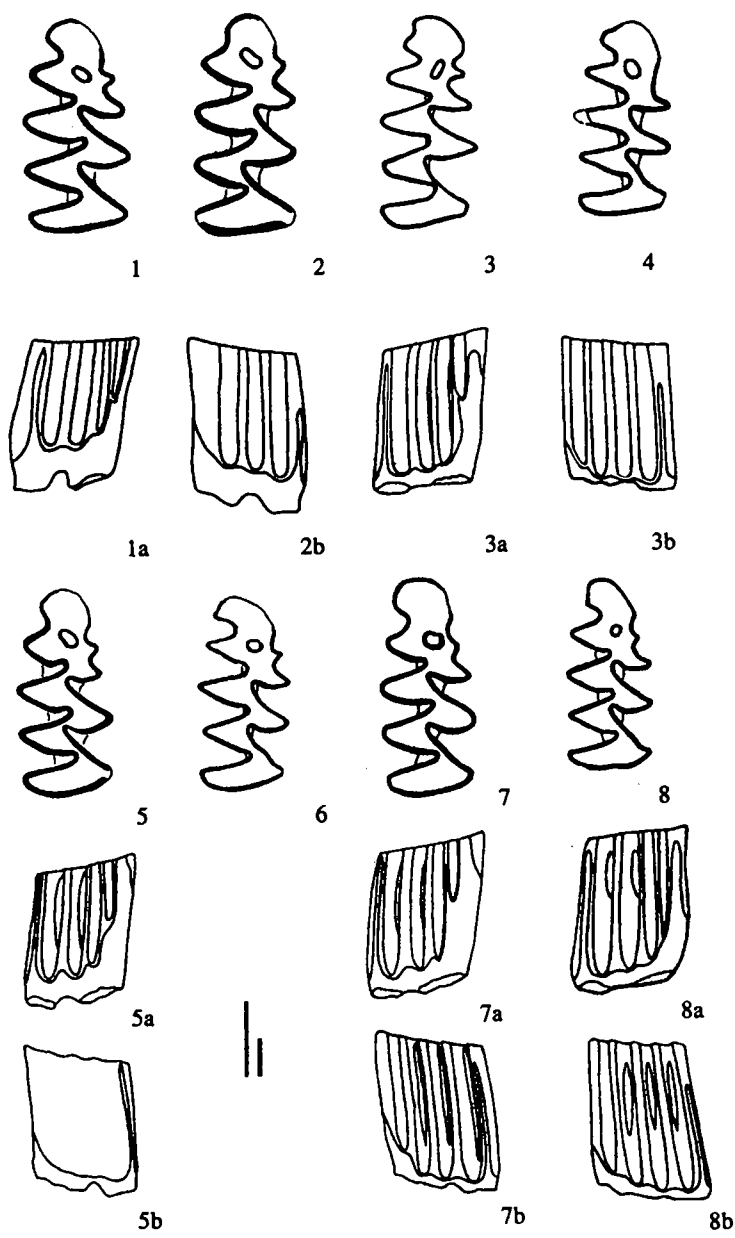
1977 *Mimomys hintoni* (partim): В.А. Топачевский, А.Ф. Скорик, Грызуны раннетаманской...: сс. 154–162, рис. 48: 7–11, рис. 50: 3–5.

1977 *Mimomys reidi* (partim): В.А. Топачевский, А.Ф. Скорик, Грызуны раннетаманской...: сс. 163–169, рис. 52: 1, 2, 5–6, non 3–4.

1977 *Mimomys* ex gr. *intermedius* Newton (partim): В.А. Топачевский, А.Ф. Скорик, Грызуны раннетаманской...: сс. 169–173, рис. 53: 1–3.

1980 *Mimomys coelodus* Kretzoi: В.С. Зажигин, Грызуны позднего плиоцена...: сс. 117–118, рис.: 25: 7–8, 27: 4.

1983 *Mimomys coelodus*: C. Radulesco, P. Samson, La lignée ...: pp. 57–64.



**Рис. 4.15.** Строение m1 *Mimomys (Pusillomimus) reidi*

1 – Этулия 3; 2 – Крыжановка 3; 3 – Ливенцовка 3; 4 – Ливенцовка 4; 5 – Тегелен; 6 – Ливенцовка 1;  
 7 – Псекупс; 8 – Крыжановка 4; а – лабиальная сторона, б – лингвальная сторона

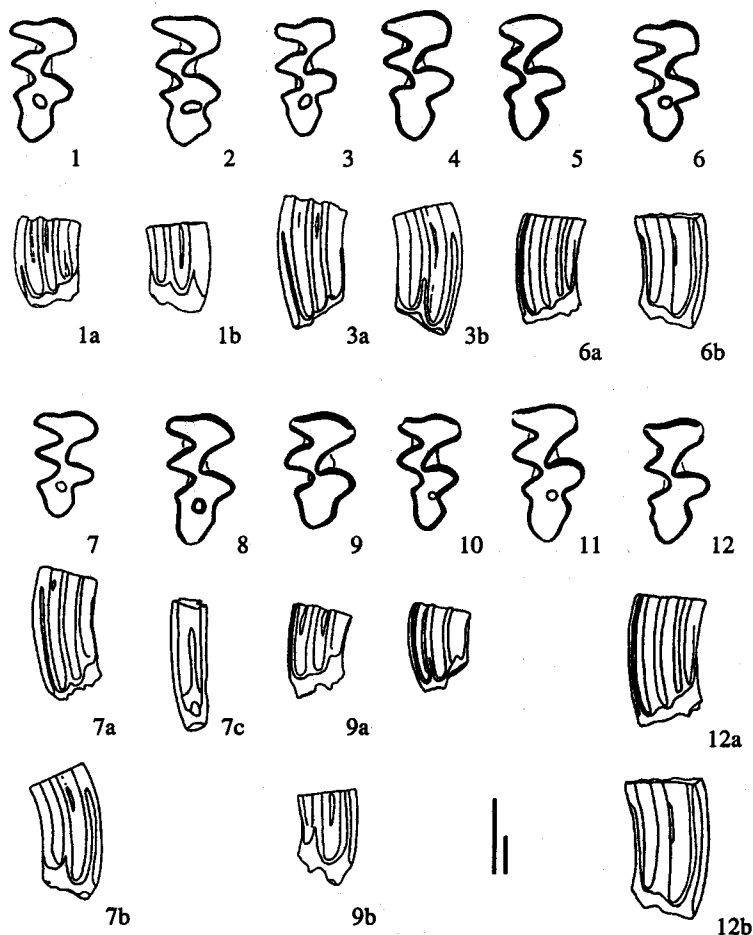


Рис. 4.16. Строение МЗ *Mimomys* (*Pusillomimus*)

1 – *Mimomys hintoni hintoni*, Симбугино; 2 – *M. hintoni livenzovicus*, Крыжановка 2; *Mimomys reidi*: 3–5 – Псекупс, 6 – Ливенцовка 3, 7–9 – Тегелен, 10 – Тиздар 2, 11–12 – Крыжановка 4; а – лабиальная сторона, б – лингвальная сторона, с – задняя сторона

1986 *Mimomys reidi* (partim): D. Mayhew & A. Stuart, Stratigraphic and ... : p. 458–460, fig. 13: 5–9, 12–14, 14: 1–3, 5–11, 15: 23.

1986 *Mimomys pusillus* Méhely: V. Popov, Early Pleistocene Rodentia...: pp. 5–6, fig. 3: 1–8; fig. 4: 1–3, 5–9, 11, 13, 14, non 4, non 10, non 12; fig. 5: 18, 19.

1989 *Mimomys hintoni* (partim): В.А. Топачевский, В.А. Несин, Грызуны молдавского ...: сс. 93–96, рис. 35: 1, 6, 9–11; рис. 36: 6–7, 9–10.

1989 *Mimomys reidi* (partim): В.А. Топачевский, В.А. Несин, Грызуны молдавского ...: сс. 96–97, рис. 37: 1, 2; non 3–8.

1998 *Mimomys reidi*:: A.S. Tesakov, Voles of the Tegelen fauna: pp. 84–90, fig. 12–23.

**Диагноз.** Пузилломимусы с неглубокими островками на m1 и МЗ.

Средние значения гипсодонтии варьируют в пределах значений НН-индекса m1 от 3,0 до 4,5. Высота гипосинулида m1 от 1,5 до 3,5. Задний корень m2 от акроризного до семиплевроризного. М1–2 с тенденцией к переходу от трех корней к двум.

Таблица 4.42. Промеры и индексы *Mimomys reidi*, Этулия 3, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	19	2,83	0,03538	2,60	3,15	0,1542	5,44
W	22	1,28	0,02110	1,10	1,45	0,0990	7,71
ASD	5	2,94	0,12590	2,45	3,15	0,2815	9,58
HSD	10	2,71	0,05907	2,45	2,95	0,1868	6,89
HSLD	16	1,69	0,11425	0,85	2,60	0,4570	27,08
L_BAS	17	2,97	0,03374	2,65	3,15	0,1391	4,69
EL	21	1,32	0,08276	0,80	1,90	0,3793	28,80
HH-index	10	3,23	0,11002	2,74	3,89	0,3479	10,76
A/L	19	41,34	0,41906	39,29	46,43	1,8267	4,42
HH/L	10	117,16	4,56949	94,32	149,80	14,4500	12,33
HSD/L	10	98,10	2,32353	89,66	111,54	7,3476	7,49
HSLD/L	16	59,94	4,33053	29,31	100,00	17,3221	28,90
Hsl/Hslid	10	1,80	0,23242	1,12	3,06	0,7350	40,80

Таблица 4.43. Промеры и индексы *Mimomys reidi*, Крыжановка 3, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	5	2,91	0,0237	2,85	2,95	0,0531	1,83
W	9	1,25	0,0268	1,10	1,37	0,0805	6,45
ASD	3	3,23	0,2333	3,00	3,70	0,4041	12,50
HSD	4	2,69	0,1197	2,50	3,00	0,2394	8,91
HSLD	4	2,26	0,1390	1,85	2,45	0,2780	12,29
L_BAS	4	3,01	0,0367	2,95	3,10	0,0735	2,44
EL	9	1,59	0,1336	1,05	2,15	0,4007	25,26
HH-index	3	3,41	0,1658	3,11	3,68	0,2872	8,43
A/L	5	41,14	1,1816	38,60	45,61	2,6420	6,42
HH/L	3	115,66	5,6315	105,43	124,85	9,7540	8,43
HSD/L	4	92,07	4,8178	84,75	105,26	9,6356	10,47
HSLD/L	4	77,48	5,0037	62,71	84,21	10,0074	12,92
Hsl/Hslid	3	1,18	0,0877	1,06	1,35	0,1519	12,88

Таблица 4.44. Промеры и индексы *Mimomys reidi*, Псекупс, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	9	2,86	0,0452	2,70	3,10	0,1357	4,8
W	13	1,24	0,0207	1,10	1,30	0,0746	6,0
ASD	4	3,40	0,2273	3,00	4,00	0,4546	13,4
HSD	5	3,05	0,0224	3,00	3,10	0,0500	1,6
HSLD	5	3,23	0,0583	3,05	3,40	0,1304	4,0
L_BAS	6	2,89	0,0271	2,80	2,95	0,0665	2,3
EL	4	2,26	0,0688	2,10	2,40	0,1377	6,1
HH-index	5	4,44	0,0375	4,35	4,53	0,0838	1,9
A/L	9	40,9	0,7264	37,50	44,44	2,1793	5,3
HH/L	4	158,0	2,3045	152,44	162,46	4,6089	2,9
HSD/L	4	109,5	2,1670	105,17	114,81	4,3339	4,0
HSLD/L	4	113,9	1,7044	110,34	118,52	3,4088	3,0
Hsl/Hslid	5	0,95	0,0214	0,88	1,02	0,0479	5,1

Таблица 4.45. Промеры и индексы *Mitomys reidi*, Ливенцовка 1-3, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	22	2,76	0,0274	2,50	3,00	0,1283	4,64
W	22	1,21	0,0147	1,10	1,30	0,0689	5,69
ASD	8	3,49	0,1008	3,00	3,80	0,2850	8,17
HSD	9	3,23	0,0833	2,90	3,60	0,2500	7,73
HSLD	9	3,08	0,0983	2,70	3,60	0,2949	9,58
L_BAS	15	2,84	0,0278	2,70	3,00	0,1077	3,80
EL	15	1,89	0,1325	1,10	2,70	0,5133	27,11
HH-index	9	4,47	0,1196	4,03	5,09	0,3589	8,04
A/L	0						
HH/L	9	165,96	4,6457	143,97	189,53	13,9372	8,40
HSD/L	9	120,15	3,2340	103,57	136,00	9,7020	8,08
HSLD/L	9	114,37	3,7791	100,00	132,00	11,3374	9,91
Hsl/Hsld	9	1,05	0,0230	0,97	1,17	0,0689	6,54

Таблица 4.46. Промеры и индексы *Mitomys reidi*, Тегелен, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	26	2,76	0,0322	2,39	2,98	0,1643	5,96
W	31	1,19	0,0170	0,93	1,32	0,0946	7,95
ASD	4	3,24	0,0768	3,04	3,40	0,1535	4,75
HSD	4	2,79	0,0830	2,55	2,90	0,1660	5,94
HSLD	4	2,79	0,1390	2,45	3,10	0,2780	9,97
L_BAS	5	2,80	0,0644	2,64	3,00	0,1439	5,14
EL	17	1,70	0,1192	0,80	2,50	0,4915	28,83
HH-index	4	3,95	0,1328	3,71	4,24	0,2656	6,73
A/L	26	43,32	0,4461	38,59	48,71	2,2744	5,25
HH/L	4	144,68	6,6778	126,75	156,30	13,3555	9,23
HSD/L	4	102,60	6,3726	87,03	117,99	12,7452	12,42
HSLD/L	4	101,82	4,0530	92,15	111,91	8,1061	7,96
Hsl/Hsld	4	1,01	0,0498	0,94	1,15	0,0997	9,89

Таблица 4.47. Промеры и индексы *Mitomys reidi*, Этулия 3, m2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	7	1,88	0,0149	1,8000	1,900	0,0393	2,09
W	7	1,26	0,0180	1,2000	1,350	0,0476	3,76
ASD	3	2,78	0,2242	2,3500	3,100	0,3884	13,95
HSD	4	2,27	0,1132	2,0500	2,570	0,2263	9,98
HSLD	4	2,03	0,2241	1,7000	2,650	0,4481	22,13
L_BAS	6	2,00	0,0365	1,8500	2,100	0,0894	4,47
HH-index	4	3,04	0,2341	2,6632	3,692	0,4682	15,38
HH/L	4	163,89	14,4636	140,1671	205,085	28,9272	17,65
HSD/L	4	121,99	7,4444	107,8947	142,778	14,8887	12,21

Таблица 4.48. Промеры и индексы *Mimomys reidi*, Псекупс, m2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	8	1,72	0,0256	1,60	1,80	0,0725	4,21
W	12	1,10	0,0271	1,00	1,25	0,0940	8,58
ASD	5	3,17	0,0943	3,00	3,50	0,2110	6,65
HSD	5	2,69	0,0485	2,55	2,80	0,1084	4,03
HSLD	5	2,70	0,0962	2,50	2,95	0,2151	7,97
L_BAS	6	1,87	0,0279	1,80	2,00	0,0683	3,66
HH-index	4	3,78	0,0914	3,57	4,00	0,1827	4,83
HH/L	4	220,00	7,4829	206,47	239,32	14,9658	6,80
HSD/L	5	156,64	2,9581	150,00	164,67	6,6146	4,22

**Материал и местонахождения.** Этулия 3, аллювиальные отложения IX террасы р. Прут: 21 m1, 7 m2, 4 m3, 18 M1, 20 M2, 2 M3; Крыжановка 3, лиманно-дельтовые отложения верхнего куяльника: 9 m1, 4 M3; Ливенцовка, аллювиальные отложения хапровской свиты: Ливенцовка X: 5 m1, Ливенцовка 4: 14 m1; Ливенцовка 1–3: 22 m1, 1 M3; Псекупс, аллювиальные отложения среднего-верхнего акчагыла: 13 m1, 12 m2, 9 m3, 12 M1, 17 M2, 7 M3; Тегелен, отложения формации тегелен: 31 m1, 31 m2, 22 m3, 23 M1, 28 M2, 29 M3; Крыжановка 4, аллювиально-дельтовые отложения: 5 m1, 5 M3; Тиздар 1,2, аллювиально-дельтовые отложения верхнего куяльника: 1m1, 1M1, 2M3.

**Геологический возраст.** Поздний плиоцен, поздний вилланий, средний-поздний виллафранк.

**Описание.** Дентиновые тракты начинают прорываться на жевательную поверхность при формирующихся анатомических корнях (мероризная стадия). Дифференциация эмали негативная, у молодых экземпляров поздних форм может быть позитивная. Отложения цемента небольшие, занимают не более половины входящих углов. Входящие складки вергентые. Элементы жевательной поверхности никогда полностью не разделены, соприкасаются дентиновыми пространствами шириной в 1–2 толщины эмали.

**m1.** Антероконид компактный, передняя петля округлая, складка LRA4 мелкая, выступ LSA5 слабо развит. Мимомисный выступ чуть дистальнее или на уровне островка эмали. Приподнятость возрастает от 1,5 в ранних выборках до 2,0 и более в развитых. В развитых популяциях (Ливенцовка 1–3, 4; Крыжановка 4) появляются отдельные экземпляры с редукцией мимомисного выступа (рис. 4.15: 4). Дентиновый тракт мимомисного выступа развит слабо. Островок эмали круглый, с тенденцией к редукции: в примитивных выборках (Этулия 3) замыкается при высоте коронки в 3,0 и выше на ризодонтной стадии развития корней, в продвинутых выборках (Псекупс, Ливенцовка 1–3) замыкание – на аризной стадии при высоте коронки 4,0 и более. Глубина столбика эмали от около 1,0 (Этулия 3) до 0,5–0,8 (Ливенцовка 1–3).

В наименее продвинутых выборках (табл. 4.42–4.43) HH-индекс достигает 3,23 (Этулия 3, n = 10) и 3,41 (Крыжановки 3, n = 3). Прогрессивные выборки (Табл. 4.44–4.45) демонстрируют еще более высокие значения: 4,44 (Псекупс, n = 4), 4,47 (Ливенцовка 1–3, n = 9). Очень близки к мимомисам по-

следних двух выборок *M.reidi* из местонахождения Тегелен в Голландии, рис. 4.14: 5, табл. 4.46 (Tesakov, 1998a).

Выборка m1 *Mimomys reidi* из верхнего горизонта Крыжановки (Кр4) демонстрирует еще более высокий уровень гипсодонтии. Молодой экземпляр из Кр4 (Рис. 4.14: 8) имеет следующие параметры: L = 2,55; W = 1,1; A = 1,15; H = 3,8; R = 0,5; Lbas = 3,0; ASD = 3,5; HSD = 3,55; HSLD = 3,0; EL = 0,75; HH-индекс = 4,65.

**m2.** Дентиновые поля T1–T2, T3–T4 – попарно широко слиты.

На примитивных стадиях (Этулия 3, Крыжановка 3) задний корень имеет акроризное строение. У более гипсодонтных форм на молодых онтогенетических стадиях намечается лабиальное смещение заднего корня (семиплевроризное строение). Сближение альвеолы заднего корня m2 и резца приводит к деформации и уменьшению высоты складки LRA1.

**m3.** Промеры приведены в табл. 4.49.

**Таблица 4.49.** Промеры и индексы *Mimomys reidi*, Этулия 3, m3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	4	1,51	0,0625	1,35	1,65	0,1250	8,26
W	4	0,88	0,0433	0,75	0,95	0,0866	9,90
ASD	2	2,38	0,1250	2,25	2,50	0,1768	7,44
HSD	4	1,19	0,0554	1,05	1,30	0,1109	9,34
HSLD	4	0,90	0,0791	0,75	1,10	0,1581	17,57
L_BAS	4	1,64	0,0239	1,60	1,70	0,0479	2,92
HH-index	4	1,50	0,0430	1,37	1,57	0,0859	5,74
HH/L	4	99,22	2,2383	92,51	101,70	4,4765	4,51
HSD/L	4	78,65	3,1824	70,00	85,19	6,3648	8,09

**M1.** От примитивных к продвинутым выборкам наблюдается редукция корня протокона. В Крыжановке 3 и Этулии 3 у старых особей сближенные передний и лингвальный корень, как правило, разделяются, формируя отдельные стержни. В Псекупсе и Крыжановке 4 большинство экземпляров имеет уже два морфологических корня.

**M2.** Во всех изученных выборках доминируют двухкорневые экземпляры. Передний корень часто имеет овальную форму или даже продольную перетяжку. В выборке Этулии у одного стерттого M2 передний корень разделен на два плотно сжатых корня, имеющих отдельные пульпарные каналы.

**M3.** Островки эмали мелкие. Замыкание происходит на мероризной стадии при высоте коронки более 3,0. В продвинутых выборках исчезновение островка начинается уже при высоте коронки 2,5–3,0. В изученных коллекциях нет ни одного M3 с островком при высоте коронки 2,0 и менее.

Слияние передней петли и T2 четко выражено, возрастает в онтогенезе моляра от 0,05 до 0,2–0,3. Значительное переднее слияние определяет “пузиллусный” облик M3 и отличие от более ранних форм пузилломимусов (рис. 4.16: 3–12).

Гипсодонтия (РА-индекс) возрастает от 2,5 до 3,0. В наиболее продвинутых выборках (Крыжановка 4) высота трактов передней петли около 3,0.



Таблица 4.50. Промеры и индексы *Mimomys reidi*, Псекупс, м3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	7	1,54	0,0237	1,45	1,65	0,0627	4,08
W	9	0,90	0,0220	0,80	1,00	0,0661	7,35
ASD	3	2,77	0,0167	2,75	2,80	0,0289	1,04
HSD	6	1,78	0,1188	1,45	2,10	0,2910	16,32
HSLD	7	1,53	0,1467	1,10	2,30	0,3882	25,40
L_BAS	7	1,63	0,0240	1,55	1,70	0,0636	3,91
HH-index	5	2,23	0,1535	1,82	2,61	0,3433	15,42
HH/L	5	147,72	11,1429	117,42	180,01	24,9163	16,87
HSD/L	5	114,19	9,0941	93,55	144,83	20,3350	17,81

Таблица 4.51. Промеры и индексы *Mimomys reidi*, Этулия 3, М1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	17	2,46	0,0300	2,30	2,70	0,1236	5,03
W	18	1,43	0,0320	1,25	1,70	0,1359	9,52
DS	11	3,02	0,1308	2,50	3,75	0,4338	14,35
AS	13	2,35	0,1365	1,25	2,95	0,4922	20,91
ASL	16	1,84	0,0976	1,05	2,40	0,3902	21,17
PRS	12	2,77	0,0815	2,20	3,10	0,2824	10,19
L_BAS	18	2,55	0,0309	2,30	2,80	0,1311	5,14
PA-index	10	3,70	0,1523	2,53	4,21	0,4816	13,01
PA/L	10	151,05	5,8056	110,01	173,76	18,3590	12,15
AS/L	13	96,27	5,2724	54,35	119,57	19,0099	19,75
PRS/L	11	114,46	3,5670	95,65	129,17	11,8305	10,34

Таблица 4.52. Промеры и индексы *Mimomys reidi*, Псекупс, М1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	9	2,41	0,0355	2,25	2,55	0,1065	4,41
W	12	1,42	0,0167	1,30	1,50	0,0577	4,08
DS	4	3,74	0,0800	3,50	3,85	0,1601	4,28
AS	1	3,80		3,80	3,80		
ASL	1	3,50		3,50	3,50		
PRS	3	3,60	0,1000	3,50	3,80	0,1732	4,81
L_BAS	7	2,49	0,0762	2,20	2,85	0,2015	8,11
PA-index	1	5,37		5,37	5,37		
PA/L	1	214,96		214,96	214,96		
AS/L	1	152,00		152,00	152,00		
PRS/L	2	146,85	5,1498	141,70	152,00	7,2829	4,96

Таблица 4.53. Промеры и индексы *Mimomys reidi*, Этулия 3, М2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	19	1,96	0,0225	1,70	2,10	0,0983	5,02
W	20	1,21	0,0233	1,05	1,45	0,1044	8,60
DS	14	2,48	0,0950	1,90	3,10	0,3555	14,32
AS	17	2,47	0,1022	1,90	3,20	0,4213	17,07
PRS	17	2,06	0,0721	1,30	2,40	0,2973	14,46
L_BAS	18	1,97	0,0203	1,75	2,15	0,0860	4,37
PA-index	17	3,22	0,1095	2,30	3,96	0,4516	14,02
PA/L	16	165,31	6,1411	124,44	209,91	24,5645	14,86
AS/L	16	126,10	5,5357	100,00	172,97	22,1428	17,56

Таблица 4.54. Промеры и индексы *Mimomys reidi*, Псекупс, М2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	16	1,90	0,0185	1,75	2,02	0,0738	3,90
W	17	1,21	0,0188	1,05	1,35	0,0775	6,41
DS	5	3,15	0,1140	2,80	3,50	0,2550	8,09
AS	8	3,25	0,1073	2,85	3,75	0,3036	9,34
PRS	8	2,83	0,0767	2,50	3,15	0,2170	7,67
L_BAS	15	1,90	0,0210	1,75	2,00	0,0812	4,27
PA-index	7	4,31	0,1302	3,89	4,90	0,3446	7,99
PA/L	7	227,21	5,8182	204,82	248,60	15,3936	6,78
AS/L	8	171,13	4,9990	150,00	190,36	14,1394	8,26

Таблица 4.55. Промеры и индексы *Mimomys reidi*, Псекупс, М3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	7	1,72	0,0234	1,62	1,82	0,0619	3,600
W	7	0,91	0,0130	0,85	0,95	0,0345	3,804
DS	5	1,29	0,0187	1,25	1,35	0,0418	3,243
AS	5	2,30	0,0612	2,10	2,45	0,1369	5,954
PRS	5	2,06	0,0857	1,85	2,30	0,1917	9,306
L_BAS	5	1,68	0,0255	1,60	1,75	0,0570	3,393
PA-index	5	3,09	0,0869	2,80	3,26	0,1943	6,287
PA/L	5	179,12	6,4131	159,92	198,61	14,3401	8,006
AS/L	5	133,19	3,3804	120,00	138,89	7,5587	5,675
PRS/L	5	119,56	6,4835	105,71	141,98	14,4975	12,126
AS/PRS	5	1,12	0,0418	0,98	1,21	0,0935	8,335

Размер М3 из Тиздара 2: L = 1,6; W = 0,8; H = 2,1; HSD, HSLD > 2,0.

**Сравнение.** *Mimomys reidi* из Тримингема (Hinton, 1910, 1926, Mayhew & Stuart, 1986). Типовой материал вида, описанный М.Хинтоном и ревизованный Д. Мейхью морфологически близок к рассмотренным выше мелким мимомисам.

Таблица 4.56. Промеры и индексы *Mimomys reidi*, Тегелен, МЗ

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	29	1,68	0,0220	1,45	1,91	0,1187	7,06
W	29	0,88	0,0107	0,75	0,97	0,0574	6,50
DS	13	1,52	0,0442	1,31	1,90	0,1592	10,44
AS	10	2,45	0,0571	2,15	2,69	0,1806	7,37
PRS	12	2,21	0,0423	2,01	2,50	0,1466	6,63
L_BAS							
PA-index	10	3,31	0,0647	3,00	3,65	0,2047	6,18
PA/L	10	197,52	7,0616	174,46	243,19	22,3307	11,31
AS/L	10	146,29	5,8529	124,28	185,52	18,5084	12,65
PRS/L	12	131,37	3,7732	112,29	157,24	13,0709	9,95
AS/PRS	10	1,10	0,0230	0,96	1,19	0,0726	6,58

Гипсодонтия типа определяется высотой антеросинуида и гипосинулида около 2,7–3,0 мм, что попадает в размах изменчивости этих признаков таких выборок как Крыжановка 3, Тегелен, Псекупс.

*Mimomys livenzovicus* из Ливенцовки (Александрова, 1976). Проведенная ревизия этого многослойного местонахождения показала, что название *M. livenzovicus* должно быть использовано только для наиболее примитивных мелких мимомисов фауны "G" (см. описание *M. hintoni livenzovicus*). Пузилломимусы более высоких горизонтов разреза по морфологии жевательной поверхности и гипсодонтии отнесены к *M. reidi*. По гипсодонтии удается различить форму из фаун Лв4, ЛвX – примитивные *M. reidi* (НН-индекс m1 от 3,5 до 4,5) и продвинутую форму из Лв1–3 (НН-индекс m1 от 4,0 до 5,0).

*Mimomys cf. reidi* (W.v. Koenigswald, 1977). Эта форма описана из местонахождения Шамбах (конец виллания). Она отличается очень высокими дентиновыми трактами (гипосинуид до 4,0), мелкими островками эмали (исчезают на аризной или мероризной стадии развития корней), очень мелким и приподнятым мимомисным выступом (средняя приподнятость над основанием коронки около 2,5, n = 12). Такое строение позволяет сближать эту форму с наиболее продвинутыми выборками из Крыжановки 4, Тилигула, верхнего слоя Котловины. Это переходная стадия к *M. pusillus* раннего бихария.

Мелкие мимомисы из Тилигула (Топачевский, Скорик, 1977). В составе фауны Тилигула были описаны остатки мелких мимомисов, первоначально отнесенных к нескольким видам – *Mimomys hintoni*, *M. reidi*, *M. ex gr. intermedius*. Наша ревизия показала, что большая часть материала, исключая небольшое количество переотложенных *M. hintoni* и единичные коренные aberrantных видов мимомисов, принадлежит очень гипсодонтной *M. reidi*. Эта форма характеризуется высотами дентиновых трактов m1 2,8–3,5 и значениями НН-индекса от 4,0 до 5,0 (n = 5). Близка к наиболее гипсодонтным *M. reidi* из Крыжановки 4.

*Mimomys coelodus* из Кизихи, Лебяжья и Подпуска (Зажигин, 1980). Описанные материалы по мелким островковым мимомисам юга Западной Сибири по уровню гипсодонтии позволяют относить их к примитивным *M. reidi*, близкой к формам из Этулии 3 и Крыжановки 3.

*Mimomys reidi* из крагов Восточной Англии, фауны группы 1 и 2 (Mayhew, Stuart, 1986). Описаны типичные мелкие островковые мимомисы с высотой дентиновых трактов  $m1$  около 3,0. По морфологии жевательной поверхности и гипсодонтии близки к продвинутым *M. reidi* юга Восточной Европы.

*Mimomys pusillus* из Темната Дупки, Болгария (Роров, 1986). Очень гипсодонтная поздняя форма, высота трактов  $m1$  около 4,0. Молодые  $m1$  и  $M3$  на мероризной стадии – с островками эмали идентичная по морфологии *M. reidi* из Крыжановки 4, Тилигула.

*Mimomys hintoni* из Котловины (Топачевский, Несин, 1989). Мелкие мимомисы описаны из среднего и верхнего горизонтов местонахождения. Наша ревизия показала, что в обоих случаях изучались смешанные выборки *M. hintoni* и *M. reidi*.  $M3$  *M. reidi* из Котловины имеют хорошо выраженное увеличенное переднее слияние (передняя петля –  $T2$ ) и тракты передней петли около 2,2–2,7 и значения РА-индекса от 2,4 до 3,0. Последняя форма по гипсодонтии близка к наиболее продвинутым формам вида из Ливенцовки 1–3, Крыжановки 4, Псекупса, Тилигула.

**Замечания.** Название *M. reidi* широко используется в литературе в совершенно разных значениях. Комбинация хорошо развитого мимомисного выступа и отсутствие островка эмали, приведенные в первоначальном описании, привели к специфическому употреблению этого номинального таксона. Название *M. reidi* стали использовать для видов линии *P. pityuoides* (например, Kowalski, 1958 и др.) или для поздних стадий стирания мелких островковых мимомисов с островком эмали, уже уничтоженным стиранием коронки  $m1$  (например, Александрова, 1976, Топачевский, Скорик, 1977 и др.). Д. Мейхью (Mayhew & Stuart, 1986) показал присутствие островка эмали на  $m1$  типа вида и дал исправленный диагноз вида.

### *Mimomys pusillus* (Méhely, 1914)

Рис. 4.17, Табл. 4.57–4.58

1914 *Microtomys pusillus*: L.v.Méhely, Fibrinae Hungariae...: pp. 214–223, Taf. VII.

1970 *Mimomys intermedius parvus* subsp. nov. (partim): Сухов, Позднеплиоценовые мелкие...: сс. 62–64, табл. XI: фиг. 151–153, 157–158, 165; non 149–150; non 154–156; 159–164.

1973 *Mimomys blanci*: A.van der Meulen, Middle Pleistocene..., pp. 39–42, pl. V.

1987 *Mimomys pusillus*: Топачевский и др., Грызуны верхнеэоценовых...: с. 147–154, рис. 29–30.

1994 *Mimomys pusillus*: Gentili et al., Voles from the Early...: p. 191. pl. I.

**Диагноз.** Пузилломимусы с крайней редуkcией эмалевых островков на  $m1$  и  $M3$ . Островки – только у ювенильных экземпляров. Гипсодонтия в пределах значений НН-индекса  $m1$  более 5,0. Высота трактов задней призмы  $m1$  более 4,0. Мимомисный выступ короткий лишь у очень молодых экземпляров. Задний корень  $m2$  снаружи от резца (плевроризное строение).  $M1$ –3 с двумя корнями. Цемент обильный.

**Материал.** Аккулаево, аллювиальные отложения дёмского и давлекановского горизонтов апшерона: 13  $m1$ , 9  $M3$ ; Ахтанизовская, аллювиальные отложения: 1  $M3$ ; Цимбал: 3  $M3$ ; Хаджибейский лиман: 2  $m1$ , 3  $M3$ ; Морозовка 5  $m1$ .

**Геологический возраст.** Эоплейстоцен, ранний бихарий.

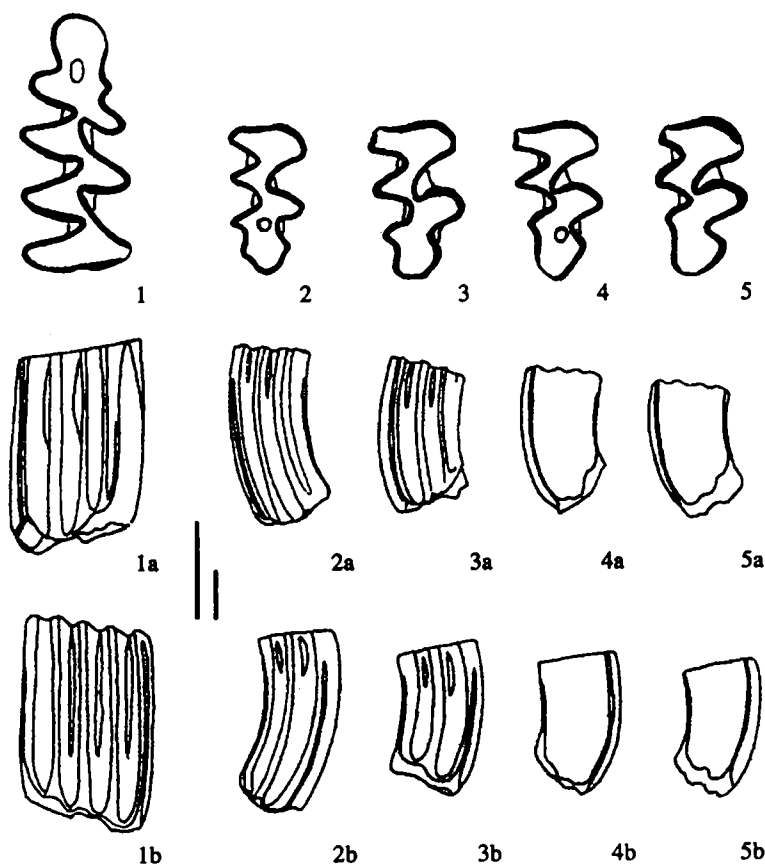


Рис. 4.17. Строение коренных *Mimomys (Pusillomimus) pusillus*. Аккулаево (верхний горизонт)  
 1 – m1; 2–5 – M3; 1–5 – жевательная поверхность; а – лабиальная сторона, б – лингвальная сторона

### Описание.

**m1.** В наиболее древних изученных выборках молодые экземпляры (начальные стадии формирования корней) с островком эмали (Рис. 4.17: 1, Аккулаево, верхний горизонт, Табл. 4.57), в поздних популяциях островок не встречается даже на ювенильных стадиях (Хаджибейский лиман).

**m2.** Расположен плевроризно (снаружи от резца). T1–T2 широко слиты.

**M3.** Для моляра характерно широкое переднее слияние передней петли и T2 (рис. 4.17: 2–6). Задний островок обычен у молодых экземпляров. В аккулаевской выборке (табл. 4.58) островок исчезает при высоте коронки менее 3,0 мм. Единичный экземпляр M3 из Ахтанизовской имеет широкое переднее слияние.

**Сравнение.** *Mimomys pusillus* из Пюшпекфюрдо (Méhely, 1914). Подробно описанная типовая форма из Трансильвании имеет специфический комплекс признаков, характерный и для изученных мимомисов Причерноморья и Приазовья. В частности типовая серия демонстрирует наличие островка эмали и мимомисного выступа у молодых m1, а также широкое слияние передней петли и паракона M3. Наличие ювенильного островка в материалах

Таблица 4.57. Промеры и индексы *Mimomys pusillus*, Аккулаево верхний горизонт, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	12	2,62	0,0317	2,40	2,70	0,1097	4,18
W	13	1,13	0,0119	1,10	1,20	0,0427	3,77
ASD*	7	3,93	0,0837	3,60	4,20	0,2215	5,64
HSD*	6	3,54	0,1705	2,70	3,80	0,4176	11,79
HSLD*	6	3,78	0,0772	3,40	3,90	0,1891	5,01
L_BAS	12	2,75	0,0230	2,60	2,90	0,0798	2,90
EL	12	3,13	0,1018	2,70	3,70	0,3525	11,25
HH-index	6	5,18	0,1693	4,34	5,45	0,4148	8,01
A/L	12	44,70	0,7794	40,74	50,00	2,6999	6,04
HH/L	6	201,18	5,5113	180,90	222,45	13,4998	6,71
HSD/L	6	137,45	5,8099	112,50	156,25	14,2314	10,35
HSLD/L	6	146,74	2,6037	140,74	158,33	6,3777	4,35
Hsl/Hsld	6	0,94	0,0293	0,79	0,99	0,0718	7,67

\* – минимальные значения, многие тракты уже прорваны.

Таблица 4.58. Промеры и индексы *Mimomys pusillus*, Аккулаево верхний горизонт, M3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	9	1,65	0,0220	1,55	1,75	0,0661	4,01
W	9	0,85	0,0220	0,75	0,95	0,0661	7,78
DS	4	2,00	0,1472	1,70	2,40	0,2944	14,72
AS	6	2,98	0,1014	2,70	3,30	0,2483	8,32
PRS	6	2,73	0,1308	2,40	3,30	0,3204	11,72
L_BAS	9	1,61	0,0242	1,50	1,70	0,0726	4,52
PA-index	6	4,05	0,1411	3,68	4,67	0,3455	8,53
LP/L	0						
PA/L	6	247,55	11,8554	226,27	301,09	29,0396	11,73
AS/L	6	182,22	8,0469	160,00	212,90	19,7108	10,82
PRS/L	6	167,15	10,1509	141,18	212,90	24,8644	14,88
AS/PRS	6	1,10	0,0501	1,00	1,33	0,1228	11,17

вида из terra typica дополнительно продемонстрировал А. ван дер Мелен (van der Meulen, 1973).

*Mimomys intermedius parvus* из верхних горизонтов Аккулаева (Сухов, 1970). Форма описана на смешанном материале крупного (*M.intermedius*) и мелкого мимомисов из верхних горизонтов разреза. Тип не выделен. Небольшая серия мелкого мимомиса, описывается выше как *M. pusillus*.

*Mimomys blanci* из сбора 63 местонахождения Монте Пеглия в Италии (van der Meulen, 1973). Гипсодонтный мелкий ( $Lm1 = 2,49$ ,  $n = 113$ , van der Meulen, 1973) мимомис: высота дентиновых трактов m1 более 4,5, прорываются на некорнезубой фазе развития корней. Даже очень молодые m1 не имеют эмалевого островка. Мимомисный выступ очень короткий.

M3 с островком эмали у молодых экземпляров. Встречены M3 на мероризной стадии корней с еще непрорванными трактами (более 3,0). Цемент

достаточно обильный. По морфологии эта форма более прогрессивна, чем *M. pusillus* из Аккулаева (верхний горизонт) и, возможно, соответствует уровню Ахтанизовской, Цимбала.

*Mimomys pusillus* из верхнего слоя Черевичного (Топачевский и др., 1987). Подробно описанная *M.p. minutissimus* представляет одну из наиболее поздних популяций вида. Для нее характерна полная редукция островков на *m1* и *M3*, мелкие размеры ( $Lm1 = 2,4$ ,  $n = 30$ , Топачевский и др., 1987), дентиновые тракты прорываются до образования корней. Знакомство с типовой коллекцией показало, что тракты *m1* обычно выше 4,0. Единственный экземпляр *m1* с замкнувшимися корнями стадии 2 и не прорванным гипосинулидом имеет высоту этого тракта 4,15. Мимомисный выступ обычно исчезает при высоте коронки около 3,0. Тракты *M3* выше 3,0. Наиболее высокие тракты *M1* (*DS*, *PRS*) достигают 5,0. Среди изученных материалов черевичанской форме полностью соответствуют формы из Хаджибейского лимана и Морозовки, т.е. местонахождений, имеющих идентичную геологическую позицию с Черевичным. Более прогрессивна по сравнению с формами из Тиздара, Аккулаева (верхний горизонт) и Ахтанизовской.

*Mimomys pusillus* из Пиетрафитты (Gentili et al., 1994). Достаточно крупная малоцементная форма ( $Lm1 = 2,72$ ,  $lim 2,5-2,9$ : Gentili et al., 1994) из аллофайомисной фауны начала эоплейстоцена. Гипсодонтия значительна. Один *m1* с относительно невысокими для вида трактами (*HSD* и *HSLD* около 3,0) и глубокой островной складкой, заполненной цементом, – возможно уродливый экземпляр или принадлежит другому виду. Островки на *m1* и *M3* не встречены. Из трех изображенных *M3* – два обычного для *M. pusillus* строения с широким передним слиянием и один моляр (Gentili et al., 1994: pl.I: б) с очень глубоким, вергентным *BRA1*. Такое строение выходит за границу изменчивости *M. pusillus*.

**Замечания.** Наиболее поздняя стадия развития эволюционного ствола подрода *Pusillomimus*. Коренные характеризуются крайней редукцией мимомисных признаков и значительной гипсодонтичностью. Стадии редукции мимомисных признаков получили таксономическое отражение: *M. blanci* (нет островка на *m1*, отсутствует на *M3*, van der Meulen, 1973) и *M. pusillus minutissimus* (нет островков на *m1* и *M3*, мелкие размеры, Топачевский и др., 1987). Вероятно, эти названия можно использовать для поздних популяций европейских *M. pusillus*.

Существует проблема нижней границы вида в филетической линии *M. reidi*–*M. pusillus*. Здесь предлагается условная граница последнего вида при значениях *HN*-индекса *m1* более 5,0, а также при смещении закладки и исчезновения островка эмали *m1* в основном на аризную стадию формирования корней. В некоторых работах поздние формы *M. reidi*, обладающие еще достаточно глубокими островками эмали и мимомисным выступом, из ранних аллофайомисных фаун относятся уже к *M. pusillus* (Поров, 1986).

Как и в целом для мелких мимомисов остается открытым вопрос о размахе географической изменчивости и возможных викарных видах-двойниках и в группе *M. pusillus*. Так, западносибирские эоплейстоценовые *M. pusillus* (Зажигин, 1980; Смирнов и др., 1986), видимо, имеют более разделенные

дентиновые поля передней петли и T2 на M3. Агрессивная экологическая экспансия диверсифицирующихся серых полевок надрода *Microtus* в начале эоплейстоцена могла приводить к вытеснению мелких мимомисов в маргинальные экониши и дробление широкоареальных видов на региональные викарные виды.

*M. pusillus* является важной руководящей формой. Ее биозона почти полностью соответствует эоплейстоцену и раннему бихарию. Остатки этого вида известны в десятках эоплейстоценовых местонахождений Центральной и Восточной Европы (Kretzoi, 1956, Jánossy, 1986, Rabeder, 1981, Malez, Rabeder, 1984; Terzea, 1989 и т.д.) Интересно, что во многих эоплейстоценовых ассоциациях Восточной Европы *M. pusillus* вместе с *M. intermedius* часто определяет их “мимомисный” фон, преобладавая по количеству остатков над группой некорнезубых полевок (Красенков и др., 1984).

### Р о д *Pitymimomys* Tesakov, 1998

**Диагноз.** Корнезубые полевки средних и мелких размеров. У брахиодонтовых видов островная складка (IF) на m1 и складки BRA1 и LRA3 на M3 упрощаются с образованием островка эмали. Дентиновые поля T2–T3 (прото- и метакониды) на m1, T1 и T2 (прото- и параконны) на M1 и T2–T3 (пара- и гипоконны) на M2–M3 – широко слиты. Количество наружного цемента – небольшое. Эмаль недифференцированная или слабо позитивная. Структурный план эмали – нахикнемного типа. Заднебный отдел с коротким и широким костным мостиком.

**Дифференциальный диагноз.** *Pitymimomys* отличается от других родов мимомисной группы характерным широким слиянием дентиновых полей. Отличается от *Mimomys* по присутствию у ранних форм переднего эмалевого островка на M3, более слабым отложением наружного цемента, менее развитой мимомисной дифференциацией эмалевой стенки; от *Cseria* и *Borsodia* по присутствию цемента у развитых форм; от *Borsodia* также по присутствию в филогенезе эмалевого островка на антерокониде m1; от *Microtomys* (= *Cromeromys sensu* Зажигин, 1980) – по стойкой редукции BRA3 на M3 с образованием островка эмали.

**Типовой вид.** *Mimomys pitymyoides* Jánossy and van der Meulen, 1975; Поздний вилланий, Острамош 3, Венгрия.

**Видовой состав.** *P. inceptor* Tesakov, 2003, *P. altenburgensis* (Rabeder, 1981), *P. baschkiricus* (Suchov, 1970), *P. stranzendorfensis* (Rabeder, 1981), *P. stenokorys* (Rabeder, 1981), *P. jota* (Rabeder, 1981), *P. pitymyoides* (Janossy et van der Meulen, 1975).

**Замечания.** Подрод рода *Mimomys*, *Pusillomimus* Rabeder, 1981, выделенный для этой группы, был основан на виде *Microtomys pusillus* Méhely, 1914. Как следует из геологического распространения и морфологии *Mimomys pusillus*, эта форма принадлежит к филетической линии мелких мимомисов *Mimomys reidi-pusillus*, которая на протяжении среднего-позднего плиоцена развивалась параллельно собственно группе *pitymyoides*. Поэтому для этой группы было предложено название *Pitymimomys* Tesakov, 1998. Г. Рабедер (Rabeder, 1981) связывал происхождение этой филетической линии с такими формами как очень брахиодонтная бесцементная “*Mimomys postsilasensis*”



из пещерной фауны Дойч Альтенбурга 20. Эта мелкая полевка, обладающая обобщенной протомимомисной морфологией, еще не имеет специфических признаков рода *Pitymimomys*. Неясен и ее стратиграфический уровень, поскольку в той же фауне описана *M. polonicus*, близкая по эволюционному уровню *M. polonicus* из Дойч Альтенбурга 21, где присутствует уже полностью сложившийся питимимомис – *P. altenburgensis*. В основании эволюционного ствола *Pitymimomys* лежат, по моему мнению, такие формы как описываемый ниже *P. inceptor*. Род, по-видимому, происходит от видов рода *Cseria* в конце русциния – начале виллания. Коренные типового вида этого рода – *Cs. gracilis* из Чарноты 2 (Kretzoi, 1962, Rabeder, 1981) имеют меньшие размеры и значительно более разделенные элементы жевательной поверхности в сравнении с *P. inceptor*.

На роль старшего синонима для данной родовой группы мог бы претендовать и *Laguropsis* Kretzoi, 1962 (Tesakov, 1998a), названный для единичного экземпляра m1 из местонахождения Гундерсгейм (Германия), отнесенного последовательно к *Lagurus pannonicus* (Heller, 1936) и новому виду *Lagurodon helleri* (Kretzoi, 1956). Строение жевательной поверхности этого некорнезубого экземпляра очень напоминает ювенильные экземпляры *P. pitymyoides* (Heller, 1936, 1968). Однако первое упоминание *Laguropsis* (Kretzoi, 1962) не сопровождается описанием или любыми формальными действиями по фиксации нового названия. Учитывая также и возможное тафономическое смешение разновозрастных фаун в местонахождении Гундерсгейм (Storch & Fejfar, 1990), это название необходимо считать *nomen nudum* и *nomen dubius*.

На протяжении раннего виллания (MN16) питимимомисы – одни из самых гипсодонтных мимомисных полевок, опережающие в этом отношении большинство линий мимомисов. В течение большей части виллания группа также характеризуется огромным европейским ареалом от Великобритании на западе до Урала на востоке.

Питимимомисы наиболее многочисленны в мимомисных мезофильных фаунах в Центральной и Восточной Европе. В фаунах южных остепненных регионов Европы остатки питимимомисов отсутствуют или очень малочисленны. До сих пор нет указаний на находки представителей этой группы восточнее Урала.

### *Grunna baschkiricus*

*Pitymimomys inceptor* Tesakov, 2003

Рис. 4.18, Табл. 4.59–4.64

1976 *Mimomys* aff. *gracilis* Kretzoi: А.К. Агаджанян, Полевки (Microtinae.Rodentia)...: сс. 79–84, рис. 7–8.

1976 *Mimomys* aff. *baschkirica* Suchov: А.К. Агаджанян, Полевки (Microtinae.Rodentia)...: сс. 85–89, рис. 9–10.

2003 *Pitymimomys inceptor* sp. nov.: А.С. Tesakov, Early evolutionary stages...: pp. 661–665, figs. 1–3.

**Происхождение названия** от лат. *inceptor* – начинающий.

**Диагноз.** Мелкая брахиодонтная полевка. Дентинные тракты на m1 менее 1,5–2,0 мм. НН-индекс не превышает 2,0. Эмалевые островки на m1 и M3 хорошо развиты.

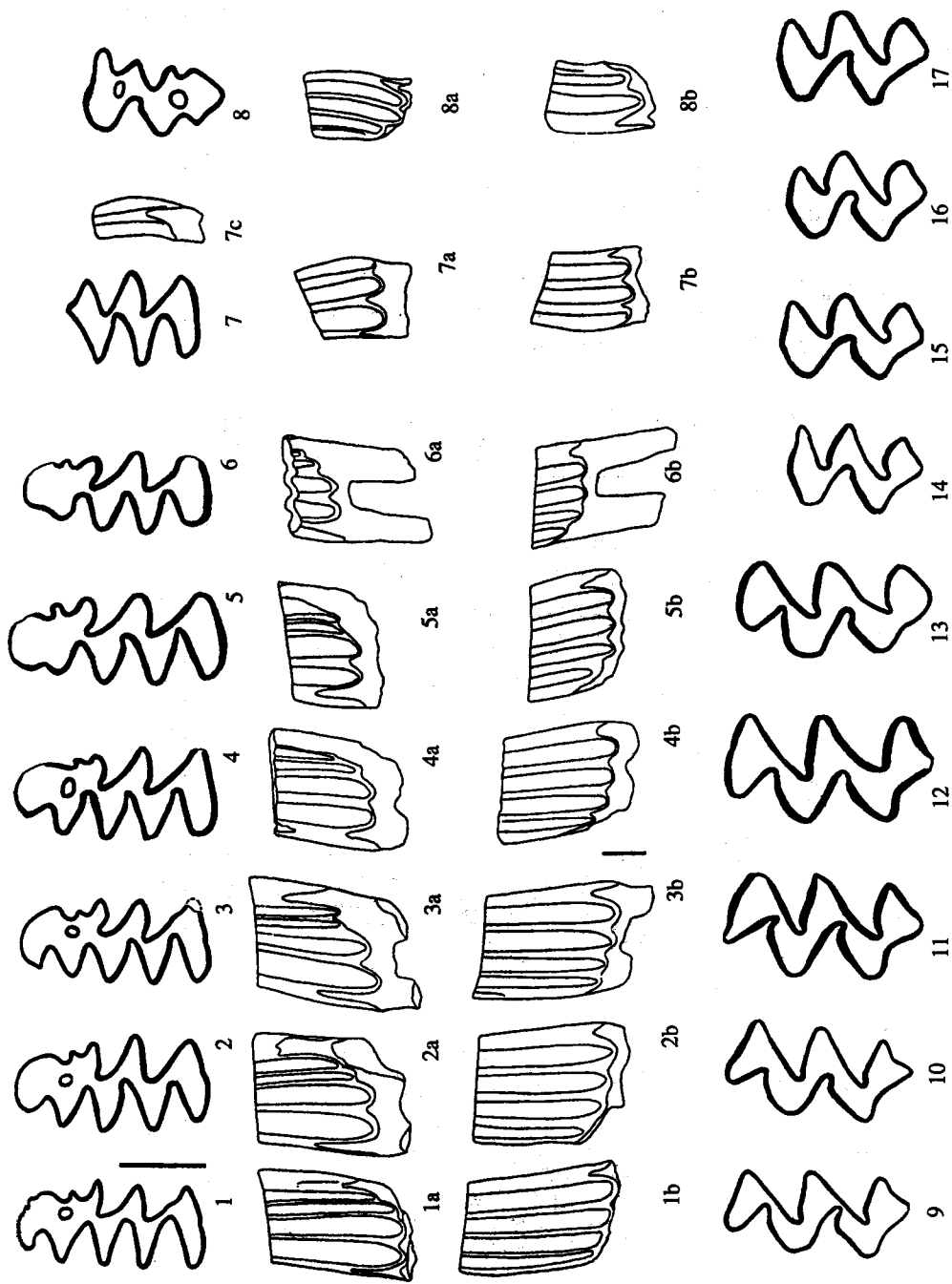


Рис. 4.18. Строение корней *Rhipitomyus insector*. Рипа Скорцельская

1-6 - m1; 1 - голотип; 7 - m2; 8 - M3; 9-13 - M1; 14-17 - M2; 1-17 - жевательная поверхность; а - лабиальная сторона; б - лингвальная сторона, с - задняя сторона

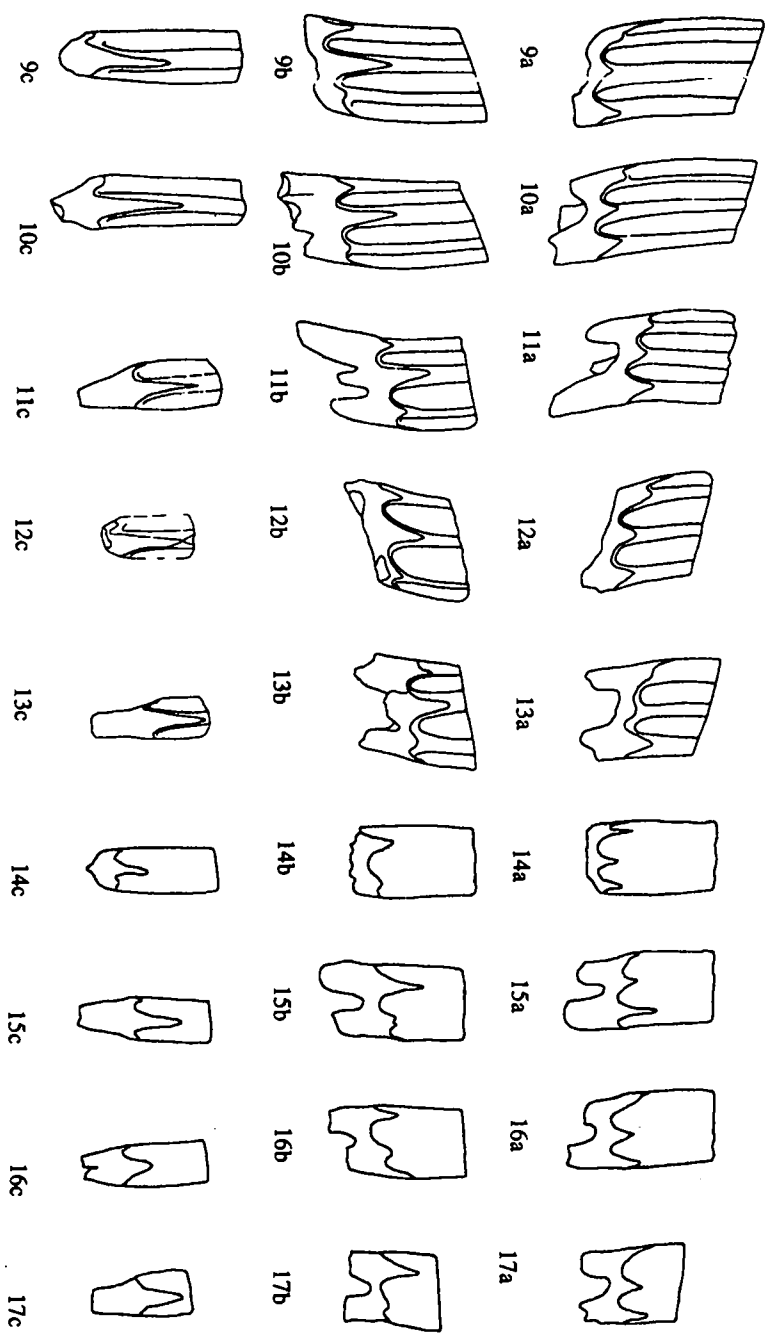


Рис. 4.18 (окончание)

**Материал и местонахождение.** Рипа Скорцельская, верхнелевантинские отложения цоколя пятой террасы р. Прут: 6 m1, 3 m2, 8 M1, 8 M2, 1 M3.

**Геологический возраст.** Средний плиоцен, ранний вилланий, ранний виллафранк.

**Голотип.** m1, правый, коллекция ГИН EMM-46/01, L = 2,45; W = 1,1; A = 1,15; H = 3,25; Lbas = 2,65; EL = 0,7; ASD = 3,05; HSD = 1,45; HSLD = 0,7; HH-индекс = 1,61. Рис. 4.18: 1.

**Описание.** Дентиновые тракты низкие, прорываются на жевательную поверхность только у сильно стертых экземпляров при полностью сформированных корнях. Эмаль у средне- и сильностертых экземпляров дифференцирована негативно. Отложения цемента отсутствуют или очень небольшие. Входящие складки прямые у молодых особей или слабо вергентны у более взрослых. Элементы жевательной поверхности сообщаются широкими дентиновыми пространствами в две и более толщины эмали.

**m1.** Элементы антероконида широко слиты. Характерно также и широкое слияние антероконида с ТЗ. У голотипа – очень молодого экземпляра (рис. 4.18: 1) передняя непарная петля осложнена спереди короткими ювенильными складками. У молодых экземпляров длинная ось передней петли (AC) наклонена лингвально, передне-внутренняя входящая складка (LRA4) глубокая. При стирании передняя петля становится более округлой, глубина LRA4 уменьшается. Относительная длина антероконида (A/L) закономерно уменьшается от 47 у самого молодого экземпляра при высоте коронки 3,25 до 39 при высоте коронки 0,9. Мимомисный выступ глубокий, расположен несколько дистальнее уровня островка. Островок эмали круглый. Столбик эмали глубокий, занимает около половины высоты коронки. Замыкается, по-видимому, еще на аризной стадии формирования корней и присутствует, по крайней мере, до уровня высоты коронки 1,5. Тракты хорошо развиты, образуют следующую высотную последовательность: ASD–HSD–HSLD. Гипосинуид примерно вдвое выше гипосинулида. Тракт мимомисного выступа не развит. Коренные узкие, отношение ширины к длине (W/L) в среднем 44,7 (n = 6).

**Таблица 4.59.** Промеры и индексы *Pitymimomys inceptor*, Рипа Скорцельская, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	6	2,49	0,0625	2,30	2,72	0,1532	6,16
W	6	1,11	0,0201	1,05	1,20	0,0492	4,44
ASD	4	2,49	0,1951	2,15	3,05	0,3902	15,69
HSD	5	1,31	0,0941	1,00	1,55	0,2104	16,06
HSLD	6	0,59	0,0651	0,35	0,80	0,1594	26,95
L_BAS	6	2,58	0,0641	2,30	2,70	0,1571	6,08
EL	6	0,81	0,0539	0,65	1,00	0,1320	16,33
HH-index	5	1,46	0,1030	1,14	1,74	0,2302	15,78
A/L	6	42,71	1,3510	38,60	46,94	3,3093	7,75
HH/L	5	57,82	3,9151	48,56	68,40	8,7544	15,14
HSD/L	5	51,89	3,5744	42,55	60,78	7,9926	15,40
HSLD/L	6	23,68	2,3904	15,22	31,37	5,8553	24,73
Hsl/Hsid	5	2,07	0,1385	1,82	2,60	0,3096	14,96

**М1. Коренные с тремя корнями (рис. 4.18: 9–13).**

**Таблица 4.60. Промеры и индексы *Pitymimomys inceptor*, Рипа Скорцельская, М1**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	8	2,20	0,0366	2,05	2,35	0,1035	4,70
W	8	1,18	0,0434	1,00	1,35	0,1227	10,42
DS	6	1,69	0,1332	1,20	2,00	0,3262	19,28
AS	7	0,53	0,0407	0,35	0,67	0,1076	20,25
ASL	8	0,49	0,0448	0,35	0,75	0,1266	25,64
PRS	8	1,23	0,0598	1,00	1,50	0,1690	13,80
L_BAS	8	2,21	0,0383	2,05	2,35	0,1084	4,91
PA-index	7	1,37	0,0673	1,15	1,62	0,1780	13,03
PA/L	7	61,98	3,7394	49,12	75,14	9,8935	15,96
AS/L	7	24,16	2,0750	14,89	31,16	5,4900	22,73
PRS/L	8	55,85	3,0668	46,81	69,77	8,6742	15,53

**М2. Двух и трехкорневые экземпляры (рис. 4.18: 14–17) представлены поровну. У старых особей передний корень имеет тенденцию к разделению на два плотно сжатых корня. Дентиновые поля паракона и гипокона широко слиты.**

**Таблица 4.61. Промеры и индексы *Pitymimomys inceptor*, Рипа Скорцельская, М2**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	7	1,69	0,0333	1,55	1,77	0,0880	5,21
W	8	1,10	0,0162	1,02	1,15	0,0458	4,16
DS	6	1,10	0,0592	0,90	1,30	0,1449	13,17
AS	7	0,60	0,0362	0,50	0,75	0,0957	15,96
PRS	7	0,73	0,1011	0,50	1,30	0,2675	36,71
L_BAS	7	1,81	0,0688	1,65	2,20	0,1819	10,03
PA-index	7	0,95	0,1007	0,71	1,50	0,2663	28,09
PA/L	7	56,01	5,5017	44,63	85,76	14,5561	25,99
AS/L	7	35,57	2,1023	28,57	42,86	5,5622	15,64

**М3. Единственный экземпляр (рис. 4.18: 8) имеет следующие параметры: L = 1,60; W = 0,85; H = 2,3; DS = 0,65; AS = 0,70; PRS = 0,80; Lbas = 1,55; PA-индекс = 1,06; LP/L = 6,88; PA/L = 66,44; AS/L = 43,75. Элементы жевательной поверхности широко слиты. Присутствуют крупные передний и задний эмалевые островки. Задняя петля имеет хорошо выраженные наружную и внутреннюю входящие складки (BRA3 и LRA3).**

**Сравнение.** *Mimomys baschkirica* из Аккулаева (Сухов, 1970) и *Mimomys aff. baschkirica* (Сухов, 1977) из Симбугино. Эти формы рассмотрены ниже под рубрикой *Pitymimomys baschkiricus* (Suchov, 1970). Отличается от *P. inceptor* большей гипсодонтностью, более сильными отложениями цемента, более мелкими островками m1.

*Mimomys aff. gracilis* и *Mimomys aff. baschkirica* из Урыва 1 (Агаджанян, 1976). Обе формы, по-видимому, представляют единый массовый вид

мелкого архаичного питимимомиса несколько более брахиодонтного по сравнению с *P. inceptor*. Форма из Урыва 1 обладает уже большинством признаков рода. На современном этапе изученности ее можно рассматривать в рамках *P. inceptor*.

*Promimomys gracilis* из Бетеке (Зажигин, 1980). Эта мелкая полевка из отложений битекейской свиты раннего плиоцена (Зыкин и др., 1987) четко отличается более низкими дентиновыми трактами, более разделенными элементами жевательной поверхности коренных и несколько меньшими размерами.

*Mimomys altenburgensis* из Дойч Альтенбурга 21 (Rabeder, 1981). Один из примитивных видов питимимомисов, более гипсодонтная форма по сравнению с *P. inceptor*. Кроме того, *P. altenburgensis* отличится заметными отложениями цемента, более мелкими островками на *m1*.

### *Pitymimomys baschkiricus* (Suchov, 1970)

Рис. 4.19–4.20, Табл. 4.62–4.65

1970 *Mimomys (Cheria) gracilis akkulaewae* subsp. nov. (partim): В.Н. Сухов, Позднеплиоценовые мелкие...: сс. 40–47, табл. IV: фиг. 27, 39.

1970 *Mimomys (Cheria) baschkirica* sp. nov. (partim): В.Н. Сухов, Позднеплиоценовые мелкие...: сс. 50–54, табл. VII: фиг. 75–88, 99, 102; non 89–98, non 100–101, non 104–107.

1977 *Mimomys (Cheria) gracilis akkulaewae* (partim): В.Н. Сухов, Мелкие позвоночные, Фауна и флора...: сс. 129–130, табл. XLVIII: 16–18; non 14–15, non 17.

1977 *Mimomys (Cheria) ex gr. baschkirica* (partim): В.Н. Сухов, Мелкие позвоночные, Фауна и флора...: сс. 129–130, табл. XLIX: 3, 6–14, 17–19; non 1–2, non 4–5; non 15–16; Табл. L: 1, 5; non 2–4.

1977 *Mimomys (Mimomys) cf. coelodus Kretzoi* (partim): В.Н. Сухов, Мелкие позвоночные, Фауна и флора...: сс. 132, табл. L: 6, 7, 7; non 8–14, табл. LII: 1–5; non 6.

2003 *Pitymimomys baschkiricus*: A.S. Tesakov, Early evolutionary...: p. 662, figs. 4–5.

**Диагноз (исправленный):** Мелкая форма с дентиновыми трактами на *m1*, не превышающими 2,6–3,0 мм. НН-индекс *m1* от 2,5 до 3,5. Эмалевые островки на *m1* и *M3* мелкие. Наиболее быстро исчезает передний островок на *M3*.

**Материал и местонахождения.** Аккулаево (аккулаевский горизонт): 22 *m1*, 14 *M3*; Симбугино (кумурлинский горизонт): 20 *m1*, 6 *M3* (колл. Института геологии Башкирского филиала РАН, г. Уфа).

**Геологический возраст.** Средний плиоцен, ранний вилланий, ранний виллафранк, вторая половина зоны MN16.

**Голотип.** *m1* (левый), рис. 4.19: 4; Сухов, 1970: стр. 51, табл. VII, фиг. 83. (колл. Института геологии Башкирского филиала РАН, г. Уфа).

**Комментарий.** При ревизии типовой коллекции в 1991 г. помощь в идентификации типа любезно оказал В.П. Сухов. Тип имеет следующие размеры:  $L = 2,5$ ;  $W = 1,1$ ;  $A = 1,15$ ;  $H = 3,5$ ;  $R = 0,3$ ;  $ASD = 3,0$ ;  $HSD = 2,6$ ;  $HSLD = 1,7$ ; НН-индекс = 3,11;  $EI = 1,0$ ;  $L_{bas} = 2,7$ . Моляр находится на мероризной стадии развития корней (“первый пережим”). Имеются небольшие отложения цемента.

**Описание.** Полевка мелких размеров (табл. 4.62–4.63). Отложения цемента очень слабые. Эмаль слабо дифференцирована по мимомисному типу на средней и поздней стадии стирания коронки. Дентиновые тракты хо-

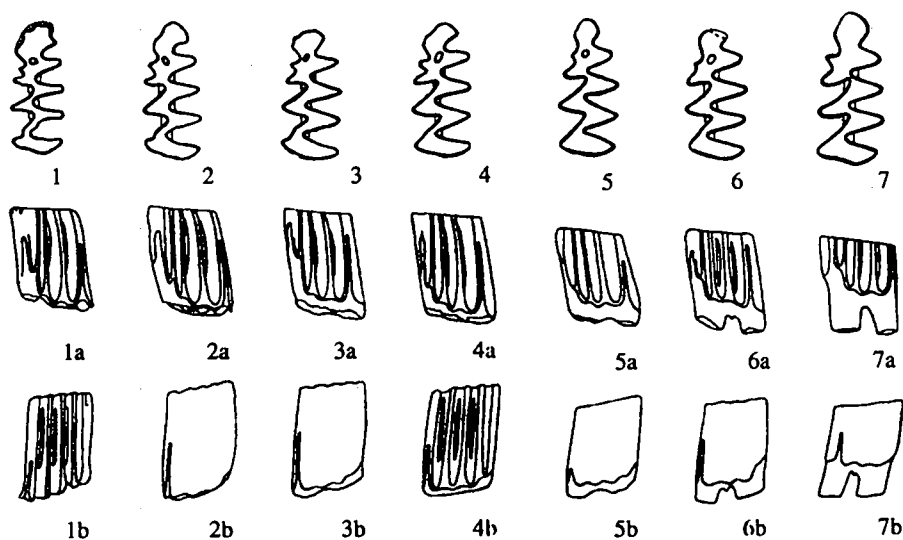


Рис. 4.19. Строение m1 *Pityimomys baschkiricus*. Аккулаево (нижний горизонт)  
1-7 – жевательная поверхность; а – лабиальная сторона, б – лингвальная сторона

рошо развиты. НН-индекс в среднем составляет 3,19 в Аккулаево и 3,02 в Симбугине.

m1. Эмалевый островок замыкается, очевидно, на некорнезубой стадии и исчезает при хорошо сформированных корневых стержнях при высоте коронки 2,5–2,7. Максимально зарегистрированная высота коронки – 3,5 – 3,7. Дентиновые тракты прорываются на жевательную поверхность при полностью сформированных корнях и высоте коронки 2,0–2,5 мм. Дентиновые поля протокониды и метакокониды (второго и третьего основных треугольников) обычно хорошо разделены у молодых m1 и в разной степени сливаются у более старых экземпляров.

Таблица 4.62. Промеры и индексы *Pityimomys baschkiricus*,  
Аккулаево нижний горизонт, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	23	2,50	0,0273	2,30	2,80	0,1310	5,23
W	23	1,08	0,0188	0,90	1,25	0,0902	8,37
ASD	14	2,86	0,0789	2,20	3,30	0,2954	10,34
HSD	17	2,55	0,0375	2,20	2,80	0,1546	6,06
HSLD	22	1,90	0,0590	1,20	2,30	0,2768	14,54
Lbas	23	2,62	0,0185	2,50	2,80	0,0887	3,39
EL	22	1,20	0,0640	0,50	1,60	0,3000	25,09
НН-индекс	17	3,19	0,0570	2,66	3,50	0,2351	7,37
A/L	23	46,03	0,4133	41,67	48,94	1,9823	4,31
НН/L	15	129,72	3,1925	103,77	145,83	12,3647	9,53
HSD/L	15	104,03	2,2859	85,19	116,67	8,8532	8,51
HSLD/L	22	76,13	2,5778	42,86	91,67	12,0912	15,88
Hsd/Hsld	15	1,36	0,0405	1,14	1,67	0,1570	11,50

Таблица 4.63. Промеры и индексы *Pityimomys baschkiricus*, Симбугино, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	20	2,56	0,0254	2,40	2,80	0,1134	4,44
W	20	1,08	0,0155	1,00	1,20	0,0693	6,41
ASD	15	2,87	0,0808	2,00	3,40	0,3127	10,88
HSD	19	2,43	0,0498	2,00	2,80	0,2169	8,93
HSLD	19	1,79	0,0798	1,00	2,30	0,3479	19,47
L_BAS	20	2,69	0,0182	2,60	2,80	0,0813	3,03
EL	19	1,12	0,0565	0,80	1,60	0,2463	21,97
HH-index	19	3,02	0,0780	2,28	3,55	0,3400	11,24
A/L	20	47,19	0,7399	43,14	58,82	3,3092	7,01
HH/L	19	118,10	3,1761	91,30	147,78	13,8443	11,72
HSD/L	19	94,85	2,0015	80,00	112,50	8,7244	9,20
HSLD/L	19	69,83	3,2036	38,46	95,83	13,9643	20,00
Hsl/Hslid	19	1,41	0,0635	1,10	2,20	0,2767	19,69

Таблица 4.64. Промеры и индексы *Pityimomys baschkiricus*, Аккулаево нижний горизонт, M3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	14	1,54	0,0267	1,4	1,7	0,0997	6,46
W	14	0,87	0,0162	0,8	1,0	0,0608	7
DS	14	0,94	0,0552	0,5	1,3	0,2065	21,9
AS	12	1,68	0,0641	1,25	2,2	0,2219	13,18
PRS	14	1,19	0,0653	0,8	1,7	0,2445	20,62
PA-index	12	2,08	0,0714	1,77	2,56	0,2473	11,88
PA/L	12	137,13	5,6092	106,57	176,23	19,4307	14,17
AS/L	12	110,91	5,0454	83,33	151,72	17,4778	15,76

Таблица 4.65. Промеры и индексы *Pityimomys baschkiricus*, Симбугино, M3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	6	1,52	0,0211	1,45	1,60	0,0516	3,40
W	6	0,81	0,0327	0,70	,90	0,0801	9,91
DS	6	0,93	0,0760	0,70	1,20	0,1862	19,95
AS	6	1,77	0,0882	1,50	2,10	0,2160	12,23
PRS	6	1,13	0,0494	1,00	1,30	0,1211	10,69
L_BAS	6	1,53	0,0333	1,4	1,6	0,0816	5,33
PA-index	6	2,10	0,0798	1,80	2,33	0,1955	9,29
PA/L	6	138,71	5,0892	124,33	155,06	12,4660	8,99
AS/L	6	116,49	5,6967	103,45	140,00	13,9541	11,98
PRS/L	6	74,74	3,2223	66,67	86,67	7,8930	10,56
AS/PRS	6	1,57	0,1121	1,33	2,10	0,2745	17,44



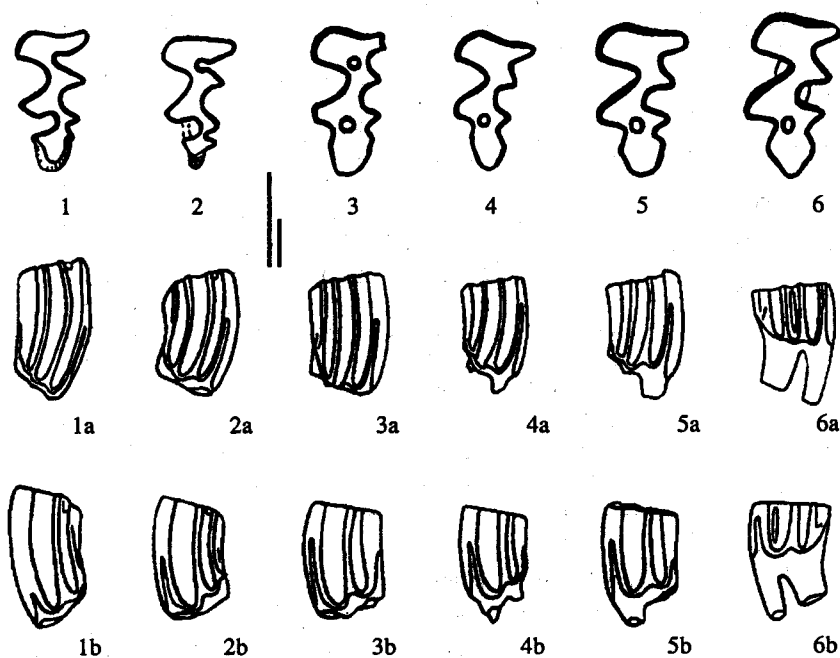


Рис. 4.20. Строение МЗ *Pitymimomys bashkiricus*. Аккулаево (нижний горизонт)  
1-6 – жевательная поверхность; а – лабиальная сторона, б – лингвальная сторона

**МЗ.** Эмалевые островки замыкаются обычно у очень молодых экземпляров с широко открытой полостью пульпы и не вполне прорезавшейся пяткой зуба (рис. 4.20: 1-2). Передний островок обычно очень мелкий, исчезает при высоте коронки 2,0-2,5 мм. Задний островок – глубокий, обычно присутствует даже у сильностертых МЗ. Максимальная высота коронки – 2,8-3,0 мм. Дентиновые тракты низкие, прорываются при хорошо выраженных корневых стержнях и высоте коронки 1,0-2,0 мм. Дентиновые поля широко слиты. Отложения цемента у большинства изученных МЗ отсутствуют и встречены лишь у старых, сильностертых экземпляров (рис. 4.20: 6).

**Сравнение.** По морфологии зубов сходна с *M. altenburgensis* и *M. stranzendorfensis* из австрийских местонахождений Дойч Альтенбург 21 и Штранцендорф D (Rabeder, 1981). По высоте трактов *M. bashkiricus* из Аккулаева и Симбугино (НН-индекс 3,19 и 3,02) более продвинута по сравнению с *M. altenburgensis* (НН-индекс 2,81). Отличается от *M. stranzendorfensis* более глубоким островком на m1 и более низкими трактами. От *M. stenokorys* отличается присутствием островка эмали на m1 и более низкими трактами. От *P. jota* и *P. pityuoides* отличается, кроме того, присутствием эмалевых островков на МЗ (Rabeder, 1981).

**Замечания.** Несмотря на очевидную филетическую преемственность и близость зубной морфологии *Pitymimomys bashkiricus* (Suchov, 1970) и *P. altenburgensis* (Rabeder, 1981), эти две формы четко отличаются по степени гипсодонтности (рис. 4.21).

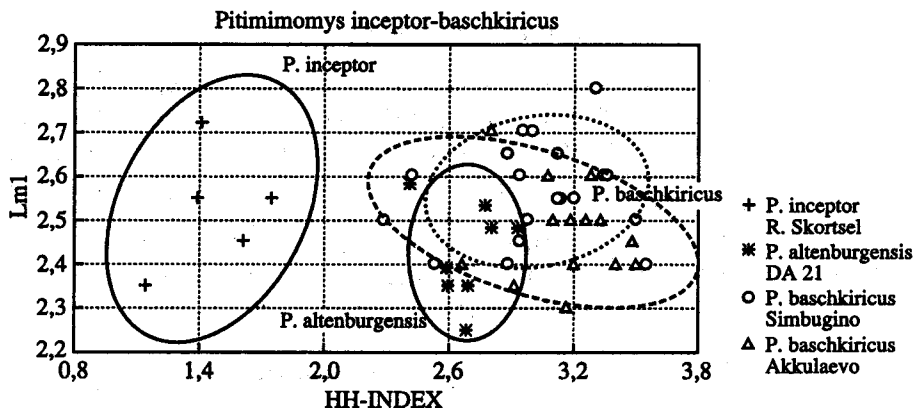


Рис. 4.21. Синуграмма m1 ранних видов рода Pitimimomys

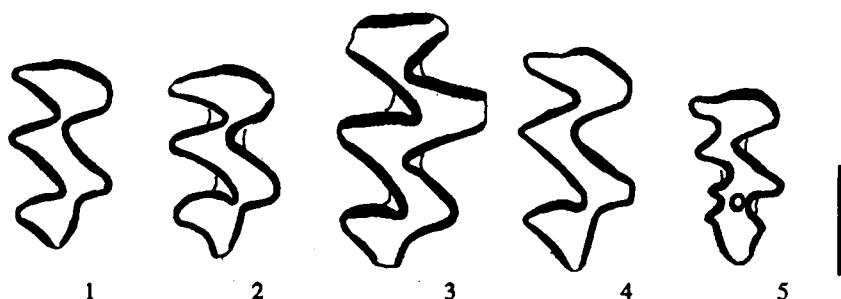


Рис. 4.22. Строение жевательной поверхности Pitimimomys

1, 2, 4 – M2; 3 – M1; 5 – M3. P. ex gr. altenburgensis – bashkiricus: 1 – Ливенцовка 5; P. ex gr. stenokoris: 2, 3 – Сабля, 4 – Этулия 3, 5 – Крыжановка 3

Примитивные питимимомисы хорошо известны из плиоценовых отложений Среднего Дона (Агаджанян, 1976). Остатки *Pitimimomys bashkiricus* по-видимому присутствуют и в местонахождении Апастово (Агаджанян, 1989) на Средней Волге.

На юге Восточной Европы, в черноморско-азовском регионе остатки ранних питимимомисов до сих пор были неизвестны. В последние годы удалось выявить единичные остатки, вероятно, принадлежащие полевым этой группы.

Так, единственный, видимо, переотложенный, M2 с питимимомисным ромбовидным слиянием T2–T3 полевки P. ex gr. altenburgensis-baschkiricus (Рис. 4.22: 1) находится в коллекции из низов Ливенцовского разреза. L = 1,71; W = 1,02; H = 2,78; DS = 2,1; AS = 2,0; PRS = 1,76.

Наиболее юго-восточная находка европейского ареала группы известна по материалам А.С. Застрожного (Волгоград). Единичный остаток (M2) полевки P. ex gr. altenburgensis-baschkiricus был зафиксирован на глубине 60–68 м в скважине 2054 Волго-Донского междуречья.

## *Grunna pitomyoides*

**Замечания.** Продвинутые гипсодонтные виды рода с сильной редукцией островков эмали на m1 и M3. Г. Рабедер (Rabeder, 1981) описал несколько drobных видовых стадий по материалам многослойного разреза Штранцендорф. Время существования этих хроновидов охватывает поздний плиоцен и самое начало эоплейстоцена. В это время идет быстрый рост гипсодонтии питимимомисов, что обуславливает их большое стратиграфическое значение для этого временного отрезка. Иногда все позднеплиоценовые стадии рассматривают в рамках единого вида — *P. pitomyoides*.

*Pitymimomys* ex gr. *stenokorys* (Rabeder, 1981)

Рис. 4.22.

**Материал и местонахождения.** Сабля, аллювиально-морские отложения среднего акчагыла: 2 M1, 1 M2; Этулия 3, аллювиальные отложения IX террасы р. Прут: 1 M2; Крыжановка 3, лиманно-дельтовые отложения верхнего куяльника: 1 M3

**Геологический возраст.** Поздний плиоцен, поздний виллангий, средний виллафранк.

**Описание.** Отложения цемента очень небольшие. Дифференциация эмали негативная. Входящие углы слабовергентны, LRA3 близки к прямому углу.

**M1.** Известно два экземпляра из Сабли. Размеры: Тракт задней петли одного поврежденного экземпляра превышает 3,3. Другой моляр (рис. 4.22: 3) имеет характерное строение с широким слиянием T1 и T2, размеры: L = 2,3; W = 1,3; H = 2,25; DS, AS, ASL, PRS > 2,1.

**M2.** Экземпляр из Сабли (рис. 4.22: 2) имеет следующие размеры: L = 1,75; W = 1,05; H = 3,0; DS > 2,7; AS > 3,0; PRS > 2,75. T2 и T3 широко слиты. Размеры единственного экземпляра из Этулии 3 (рис. 4.22: 4): L = 1,95; W = 1,05; H = 3,8; DS = 2,8; AS = 2,9; PRS = 2,4. T2–T3 широко слиты.

**M3.** Крыжановка 3. Молодой M3 типичного строения (рис. 4.22: 5): L = 1,63; W = 0,8; P = 0,84; H = 3,1; R = 0,1; DS = 1,1; AS = 2,2; PRS = 0,5. Дентиновые поля жевательной поверхности широко слиты. Присутствует, по-видимому, неглубокий, задний эмалевый островок. Слияние передней петли и T2 сравнительно небольшое. Задне-внутренний входящий угол (LRA3) глубокий. Задняя петля имеет хорошо выраженный наружный выступ (BSA4), сближенный с маленьким выступом T4 (BSA4). Небольшая высота внутреннего тракта передней призмы (протосинуида), по-видимому, абберация данного экземпляра.

**Замечания и сравнение.** Фрагментарные остатки из Сабли, Этулии 3 и Крыжановки 3 с типичной морфологией рода. По уровню гипсодонтии очень близки к хроновиду *P. stenokorys* из Штранцендорфа F и G (Rabeder, 1981).

*Pitymimomys pitomyoides* (Jánossy et van der Meulen, 1975)

Рис. 4.23, 4.24, Табл. 4.66–4.71.

1958 *Mimomys reidi* Hinton (partim): K. Kowalski, An early Pleistocene...Kadzielnia...: pp.33–35, fig.19–20.

1960 *Mimomys* cf. *pusillus* (Méhely) (partim): K. Kowalski, An early Pleistocene... Kamyk: pp.12–14, fig.3, A–D, G, non E, non F.

- 1975 *Mimomys pitymyoides* n. sp.: D. Jánossy & A.J.van der Meulen, On *Mimomys*...: pp.386–389, fig. 8–9.
- 1981 *Mimomys pitymyoides* Jánossy et van der Meulen: G. Rabeder, Die Arvicoliden...: pp. 156–161, fig. 99–101.
- 1986 *Mimomys pitymyoides*: D. Mayhew & A.J. Stuart, Stratigraphic and... : pp. 455–456, fig. 12, 1–6.
- 1988 *Mimomys pitymyoides*: T. van Kolfschoten, The Pleistocene...: p. 83, fig. 1(5).
- 1988 *Mimomys (Pusillomimus) pitymyoides* Jánossy et van der Meulen (partim): N. Carls & G.Rabeder, Die Arvicoliden... : pp. 181–199, fig. 40; fig. 41, excl. r2, m2, c2; fig. 43, excl. t4, t5; fig. 45, 1–8, non 9; fig. 46.
- 1992 *Mimomys pitymyoides*: К.Д. Михайлеску, А.К. Маркова, Палеогеографические этапы...: сс. 43–46, рис. 252, рис. 84.
- 1994 *Mimomys pitymyoides*: B. Sala et al., Villanyian arvicolids...: pp. 8–10, Pl. 3: 4–9.
- 1994 *Mimomys pitymyoides* Jánossy et van der Meulen: А.С. Тесаков, Первая находка... : сс. 43–46, рис. 2.
- 1998 *Mimomys pitymyoides* Jánossy et van der Meulen: А.С. Тесаков, Voles of the Tegelien...: pp. 111–112, fig. 38.

**Материал.** Ливенцовка 4, отложения хапровской свиты: 1 М2; Псекупс, аллювиальные отложения среднего-верхнего акчагыла: 14 m1, 6 m2, 3 m3, 12 М1, 12 М2, 4 М3; Тиздар 1, отложения верхнего куяльника: 1 m1-2; Тиздар 2, отложения верхнего куяльника: 1 М3; Крыжановка 4, аллювиально-дельтовые отложения верхнего куяльника: 2 m1, 1 М1.

**Геологический возраст.** Поздний плиоцен, поздний виллений – начало бихария, поздний виллафранк.

**Описание.** Наибольший материал изучен из местонахождения Псекупс. Полевка средних размеров. Коренные имеют характерные питимииодесные слияния. Входящие углы слабовергентны. Островки эмали на m1 и М3 отсутствуют. Эмаль дифференцирована негативно у старых экземпляров. Дентиновые тракты очень высокие. Прорываются на жевательную поверхность на начальных стадиях формирования корней. В выборке из Псекупса преобладают экземпляры со слабо развитыми корнями и уже прорванными трактами. Все зубы имеют два корня. Отложения цемента – слабые, не превышают половину входящих углов.

**m1.** Коренные типично для вида строения и размеров (рис.4.23: 1–5, табл. 4.66). Высота коронки молодого экземпляра 4,2. Элементы антероко-нида широко слиты. Передняя непарная петля округлой формы, ее длинная ось совпадает с длинной осью зуба. У ювенильного экземпляра (рис. 4.23: 1) передняя петля осложнена двумя мелкими входящими складками. Мимомис-ный выступ хорошо развит, у многих экземпляров проходит до основания коронки.

Экземпляры m1 из Крыжановки 4 и Тиздара 1 имеют типичное строе-ние (рис. 4.24). Размеры: L = 2,5; W = 1,0 (Тиздар 1); L = 2,65; W = 1,1; H = 2,45, Lbas = 2,75; ASD > 2,7; HSD > 2,4; HSLD > 2,7 и L = 2,2; W = 1,0; H = 3,15; HSD > 2,5; HSLD > 3 (Кр 4).

**m2.** Дентиновые поля Т1–Т2 и Т3–Т4 попарно широко слиты. Высота коронки наиболее молодого экземпляра – 3,4 (n = 6). Задний корень снару-жи от резца.

Экземпляр из Тиздара 1 (рис. 4.24:1) не отличается по строению от m2 из Псекупса. Размеры тиздарского моляра несколько более мелкие: L = 1,6; W = 0,9; HSD = 2,4; HSLD = 2,5.

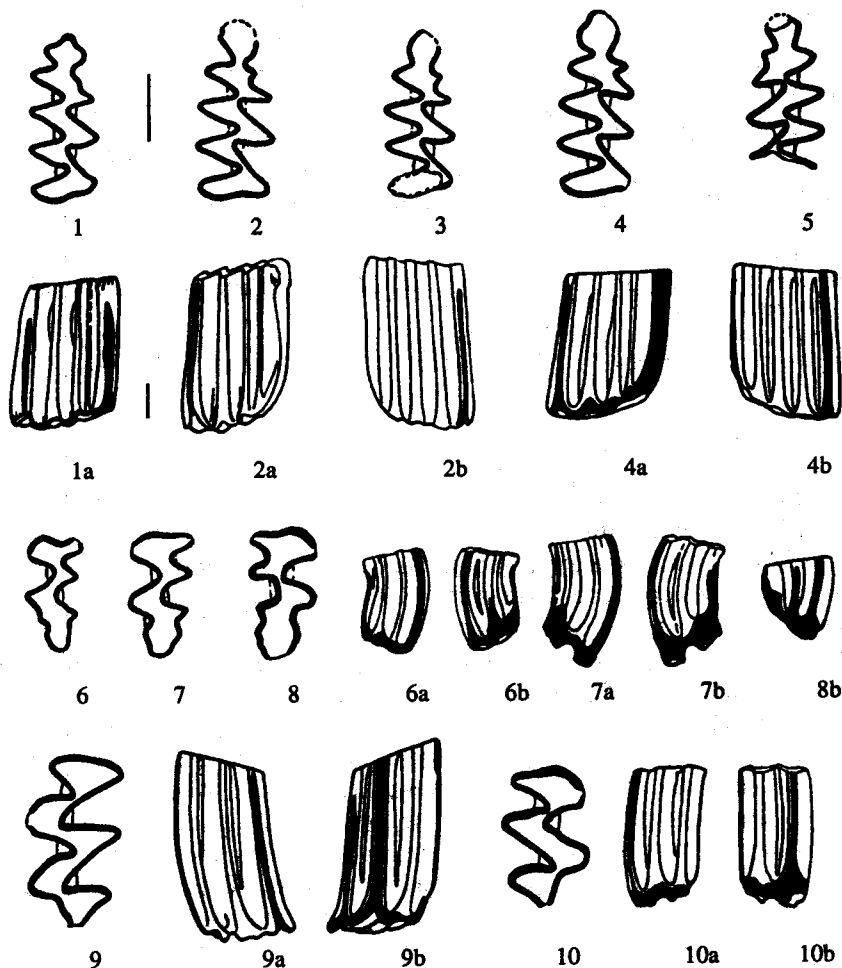


Рис. 4.23. Строение корней *Pitymimomys pituuioides*. Пескуп

1–5 – m1; 6–8 – M3; 9 – M1; 10 – M2; 1–10 – жевательная поверхность; а – лабиальная сторона, б – лингвальная сторона

m3. Дентиновые поля T1–T2 и T3–T4 разделены.

M1. Высота коронки молодого экземпляра (рис.4.23: 9) 4,5 мм. Передняя стенка T2 почти прямая. Один старый экземпляр имеет подразделенные корневые каналы переднего и лингвального корня.

M2. Размеры см. табл. 4.70. Слияние T2–T3 обычно очень широкое (рис. 4.23: 10). Иногда вершина LRA2 слабо вергентна.

Экземпляр из Ливенцовки 4 имеет типичное строение. Высота трактов передней петли превышает 2,5.

M3. Размеры см. табл. 4.71. Дентиновые поля элементов жевательной поверхности широко слиты. При стирании может усиливаться пережим между BRA2 и LRA2. Задняя петля обычно имеет слабовыраженные дополнительные выходящие складки (рис.4.23: 6–8). У молодого экземпляра при высоте коронки 3,15 имеется дентиновый след заднего островка эмали.

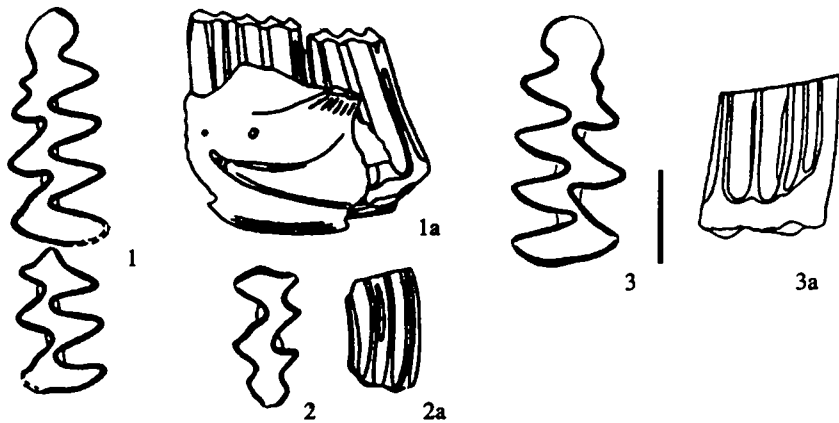


Рис. 4.24. Строение коренных *Pitymimomys pitymyoides*

1 – фрагмент нижней челюсти с m1–2, Тиздар 1; 2 – М3, Тиздар 2; 3 – m1, Крыжановка 4; 1–3 – жевательная поверхность; а – лабальная сторона

У двух экземпляров псекупской выборки хорошо выражен дополнительный тракт на второй призме (гипоконе).

Экземпляр из Тиздара 2 (рис. 4.24: 2) имеет близкое строение, но несколько меньше чем псекупские моляры. Размеры:  $L = 1,5$ ;  $W = 0,8$ ;  $H = 2,5$ ;  $L_{bas} = 1,5$ ;  $DS > 2,1$ ;  $AS > 2,5$ ;  $PRS > 2,6$ .

**Сравнение.** По строению жевательной поверхности моляров данная форма сходна с *P. pitymyoides* из типового местонахождения Острамош 3 (Jánossy, van der Meulen, 1975). Отличается от *P. stenokorys* и *P. jota* из местонахождений Штранцендорф F,G,I (Rabeder, 1981) более высокими трактами. От *M. pitymyoides* из Дойч Альтенбурга 3 и 10 отличается более сильно выраженным мимомисным выступом.

*Mimomys pitymyoides* из верхнего горизонта Хаджимуса, Молдавия (Михайлеску, Маркова, 1992, Markova, 1998). Типичная поздняя форма близкая к псекупской. Высота гипосинуида одного из изображенных m1 – около 3,6. В ассоциации также встречены прогрессивные *Allophaiomys* и *Lagurodon arankaе* и поздние *Borsodia ex gr. arankoides*. Такой состав не исключает тафономического совмещения фаун конца позднего плиоцена (*Pitymimomys*, *Borsodia*) и эоплейстоцена (*Allophaiomys*, *Lagurodon*).

*Mimomys pitymyoides* из местонахождений Камык и Кадзельня, Польша (Kowalski, 1958, 1960b; Nadachowski, 1998). Изученные нами небольшие коллекции из этих местонахождений показывают близкое морфологическое сходство с полёвками этого вида из Псекупса.

**Замечания.** После первоописания *M. pitymyoides* (Jánossy, van der Meulen, 1975) присутствие вида было выявлено в десятках местонахождений Центральной Европы. Здесь вид является фоновым в мезофильных фаунах второй половины виллания (Malec & Tobien, 1976; Fejfar, Horáček, 1983, Horáček, Ložek, 1988, Sala et al., 1994, Nadachowski, 1998). Вид резко сокращает свою численность и исчезает в фаунах начала бихария, по-видимому, став жертвой мощной экологической экспансии серых полевок надпрода *Microtus*.

Таблица 4.66. Промеры и индексы *Pityuimomys pityuoides*, Псекупс, м1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	8	2,71	0,0498	2,55	2,90	0,1408	5,19
W	14	1,13	0,0148	1,00	1,20	0,0556	4,90
ASD	4	3,81	0,0657	3,70	4,00	0,1315	3,45
HSD	4	3,84	0,0851	3,70	4,05	0,1702	4,43
HSLD	6	3,72	0,0955	3,30	4,00	0,2338	6,29
L_BAS	7	2,89	0,0357	2,75	3,05	0,0945	3,27
EL	9	1,06	0,1431	0,50	1,75	0,4292	40,45
HH-index	4	5,34	0,1356	4,96	5,59	0,2712	5,08
A/L	8	43,74	0,5888	41,18	45,61	1,6653	3,81
HH/L	4	197,96	4,1204	190,69	206,76	8,2407	4,16
HSD/L	4	142,35	4,4688	129,82	150,00	8,9376	6,28
HSLD/L	4	137,40	3,5275	126,92	142,31	7,0550	5,13
Hsl/Hsld	4	1,04	0,0410	0,93	1,12	0,0819	7,89

Таблица 4.67. Промеры и индексы *Pityuimomys pityuoides*, Псекупс, м2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	6	1,73	0,0459	1,65	1,95	0,1125	6,49
W	6	1,05	0,0289	0,95	1,15	0,0707	6,73
ASD	2	3,65	0,1500	3,50	3,80	0,2121	5,81
HSD	3	2,95	0,2082	2,65	3,35	0,3606	12,22
HSLD	3	3,05	0,0500	3,00	3,15	0,0866	2,84
L_BAS	6	1,88	0,0250	1,80	1,95	0,0612	3,27
HH-index	3	4,25	0,1803	4,03	4,60	0,3122	7,35
HH/L	3	254,98	12,6542	235,46	278,69	21,9178	8,60
HSD/L	3	177,21	13,7940	155,88	203,03	23,8920	13,48

Таблица 4.68. Промеры и индексы *Pityuimomys pityuoides*, Псекупс, м3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	2	1,50		1,50	1,50		
W	3	0,80	0,0145	0,77	0,82	0,0252	3,16
ASD	1	3,00	-	3,00	3,00	-	-
HSD	1	2,55	-	2,55	2,55	-	-
HSLD	2	2,2	0,2000	2,00	2,40	0,2828	12,86
L_BAS	2	1,55	0,0500	1,50	1,60	0,0707	4,56
HH-index	3	2,95	0,2917	2,51	3,50	0,5053	17,14
HH/L	2	200,48	32,9772	167,50	233,45	46,6368	23,26
HSD/L	2	146,67	23,3333	123,33	170,00	32,9983	22,50

Таблица 4.69. Промеры и индексы *Pitymimotus pitymuides*, Псекупс, М1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	10	2,40	0,0236	2,30	2,55	0,0745	3,11
W	12	1,38	0,0178	1,25	1,50	0,0615	4,45
DS	2	5,23	0,1750	5,05	5,40	0,2475	4,74
AS	4	3,84	0,2085	3,55	4,45	0,4171	10,87
ASL	3	3,45	0,1041	3,25	3,60	0,1803	5,23
PRS	4	3,99	0,2536	3,50	4,45	0,5072	12,72
L_BAS	9	2,53	0,0351	2,40	2,75	0,1054	4,16
PA-index	3	5,70	0,3621	5,02	6,26	0,6272	11,00
PA/L	3	237,48	15,0876	209,21	260,75	26,1324	11,00
AS/L	4	161,50	8,0776	150,00	185,42	16,1552	10,00
PRS/L	4	165,38	10,9770	145,83	185,42	21,9541	13,27

Таблица 4.70. Промеры и индексы *Pitymimotus pitymuides*, Псекупс, М2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	10	1,88	0,0249	1,70	2,00	0,0789	4,20
W	12	1,15	0,0174	1,05	1,25	0,0603	5,24
DS	5	3,21	0,1122	3,00	3,60	0,2510	7,82
AS	7	3,39	0,0531	3,25	3,60	0,1406	4,15
PRS	6	3,09	0,0664	2,90	3,35	0,1625	5,26
L_BAS	9	1,94	0,0269	1,85	2,10	0,0808	4,16
PA-index	6	4,60	0,0884	4,36	4,92	0,2166	4,71
PA/L	6	238,84	5,2730	229,25	258,82	12,9161	5,41
AS/L	7	176,94	3,0906	170,00	189,47	8,1769	4,62

Таблица 4.71. Промеры и индексы *Pitymimotus pitymuides*, Псекупс, М3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	4	1,75	0,0456	1,65	1,85	0,0913	5,22
W	4	0,89	0,0239	0,85	0,95	0,0479	5,39
DS	2	1,45	0,1000	1,35	1,55	0,1414	9,75
AS	2	2,98	0,1750	2,80	3,15	0,2475	8,32
PRS	2	2,73	0,1250	2,60	2,85	0,1768	6,49
L_BAS	3	1,77	0,0601	1,65	1,85	0,1041	5,89
PA-index	2	4,03	0,2135	3,82	4,25	0,3019	7,48
LP/L	3	44,27	1,0203	42,42	45,95	1,7672	3,99
PA/L	2	233,79	2,2106	231,58	236,00	3,1263	1,34
AS/L	2	172,35	2,6515	169,70	175,00	3,7498	2,18
PRS/L	2	157,95	0,3788	157,58	158,33	0,5357	0,34
AS/PRS	2	1,09	0,0142	1,08	1,11	0,0200	1,84



В степных фаунах на юге Восточной Европы остатки *P. pitomyoides* очень малочисленны. Вид имеет фоновое значение лишь в мезофильных фаунах, таких как Псекупс на Северном Кавказе (Вангенгейм и др., 1990, Тесаков, 1994б). Остатки *P. pitomyoides*, по-видимому, присутствуют и в мимомисной фауне Свапы (Агаджанян, Калуцкая, 1976). Переотложенные остатки из эоплейстоценовой фауны Ногайска, видимо, принадлежащие *P. pitomyoides* изображены В.А. Топачевским (1965: рис. 27).

### Р о д *Borsodia* Jánossy et van der Meulen, 1975

1980 *Kulundomys* Zazhigin: Грызуны позднего плиоцена ... : р. 99, 104–108.

**Диагноз.** Бесцементные корнезубые полевки. Эмалевый островок на *m1* отсутствует, *M3* имеет обычно только задний островок и редко передний у древнейших форм. Эмаль недифференцирована у древних форм и позитивная (направляющие стенки эмалевых призм толще замыкающих) у более продвинутых. Эмаль пахикнемного типа.

**Дифференциальный диагноз.** *Borsodia* отличается: от *Miomys* отсутствием цемента, отсутствием эмалевого островка на *m1*, позитивной дифференциацией толщины эмали; от *Villanyia* – более крупными размерами, тенденцией к позитивной дифференциации эмали, более разделенными элементами *M3* и других коренных; от *Cseria* отсутствием эмалевого островка на *m1*, редукцией переднего островка *M3*, более крупными размерами, большей гипсодонтностью; от *Ungaromys* более разделенными элементами жевательной поверхности, тенденцией к дифференциации эмали, более крупными размерами.

**Замечания.** Род *Borsodia* – интересный пример несоответствия вертикальной и горизонтальной систематики. Тесная филетическая связь с современными пеструшками (вертикальная составляющая) ставит этот род в основание трибы *Lagurini*, в то же время отчетливое морфологическое единство с представителями *Arvicolini* (горизонталь) заставляет многих систематиков относить этот род именно к этой последней трибе. Однако сведение борзодий в одну группу с другими *Arvicolini* основано главным образом на общем комплексе примитивных мимомисных признаков этой группы полевок. На мой взгляд, род заслуживает отнесения к трибе *Lagurini*. Даже по чисто формальным соображениям, несомненно, независимое происхождение современных *Lagurus* и *Eolagurus* от разных видов *Borsodia* делает трибу *Lagurini* парафилетической группой без включения в нее рода *Borsodia*.

Интересной проблемой, много дискутируемой в литературе, является происхождение современных степных пеструшек. В конце позднего плиоцена независимо появляются две различные группы некорнезубых лагурин (*Prolagurus ternopolitanus* и *Lagurodon arankaе*). Оба вида имеют почти идентичное строение коренных, указывающее на их происхождение от близких видов борзодий. Совпадают и такие тонкие признаки, как наличие “лагурского” питательного отверстия (Зажигин, 1980) нижней челюсти у передне-внутреннего края *m1*. Решающим в диагностике двух групп пеструшек является степень развития мимомисного выступа на *m1* (хорошо развит у *Lagurodon* и сильно редуцирован у *Prolagurus*). Различается и область распро-

странения двух групп. Аранкоидные пеструшки распространены в основном на юге Центральной и Восточной Европы (Маркова, 1999), в то время как пролагурусы имели также хорошо развитый азиатский участок ареала (Сухов, 1970, Зажигин, 1980). В области симпатрии в Восточной Европе численность лагуродонов, по-видимому, возрастает в южном направлении, а пролагурусов в северном. Поиск корней двух групп в недрах рода *Borsodia* украинскими исследователями группы В.А. Топачевского (Топачевский, Скорик, 1977) привел их к заключению о независимом существовании двух эволюционных стволов борзодий уже в самых ранних виллафранкских фаунах Причерноморья. На наличие нескольких филетических линий внутри рода, в том числе и филетической линии подродового ранга (подрод *Kulundomys*) с ранней редукцией мимомисного выступа, указывал В.С. Зажигин (1969, 1980, 1989).

Как уже было сказано, у ранних пеструшек большинство признаков зубной системы развиты практически идентично. Это касается и степени редукции заднего островка эмали на МЗ. Исключение составляет степень выраженности мимомисного выступа на m1. Логично поэтому использовать именно этот признак в попытке распознать предшественников пеструшек внутри рода *Borsodia*. Если предположить достаточно длительную дивергенцию обеих групп, то смешанные выборки должны разделяться по приподнятости мимомисной складки над основанием коронки m1. Группа с более приподнятой (редуцированной) складкой должна отвечать пролагурусной группе ("*Borsodia newtoni-fejervaryi*"), а группа с глубокой мимомисной складкой (и высоким мимомисным трактом), очевидно, будет соответствовать аранкоидной линии развития ("*Borsodia ex gr. arankoides*"). Необходимо подчеркнуть, что обе теоретически сосуществующие группы борзодий должны быть очень близки по уровню гипсодонтии (маркируемом высотой дентиновых трактов), так как обе группы практически одновременно переходят к некорнезубости. Из этого следует, что всякое разделение выборки борзодий по признаку выраженности мимомисной складки, при котором "аранкоидные" экземпляры обладают заметно более низкими трактами, несостоятельно. Такую ошибку легко допустить при работе с тафономическими смешанными выборками, когда за "пролагурусную" группу принимается геологически более молодая часть выборки с более редуцированным мимомисным выступом. Примером такой смешанной выборки является ассоциация зубов борзодий из среднего слоя Котловины (см. рис. 1.11).

Проведенный анализ чистых выборок не позволил выделить дискретные группы в большинстве выборок борзодий позднего плиоцена по признакам, разделяющим пролагурусов и лагуродонов. Для всех выборок характерна постепенная редукция глубины мимомисной складки при сохранении нормального распределения значений. Возрастающая изменчивость по признаку приподнятости мимомисной складки и более частое появление экземпляров с ее почти полной редукцией наблюдается только в наиболее поздних популяциях, непосредственно предшествующих появлению некорнезубости (Котловина 3, Крыжановка 4, Ливенцовка 2). Из этих данных логично сделать вывод, что разделение двух стволов мелких пеструшек начинает выражаться в зубной морфологии лишь на позднекорнезубом этапе разви-

тия. На современном этапе изученности развитие европейских борзодий представляется выраженным единым стволом в течении большей части их геологической истории.

Европейские виды борзодий, изученные в данной работе, рассматриваются в рамках единого номинативного подрода.

**Видовой состав на изученной территории:** *Borsodia cf. steklovi* (Zazhigin, 1980), *Borsodia novoasovica* (Topachevsky et Scorik, 1977), *Borsodia praeungarica* (Schevtschenko, 1965), *Borsodia arankoides* (Alexandrova, 1976), *Borsodia newtoni* (F. Major, 1902).

#### *Borsodia cf. steklovi* (Zazhigin, 1980).

Рис. 4.25

?1976 *Mimomys (Villanyia) exilis*: А.К. Агаджанян, Полевки (Microtinae, Rodentia)...: сс. 89–91, рис. 11.

?1980 *Villanyia (Villanyia) steklovi sp. nov.*: В.С. Зажигин, Грызуны позднего плиоцена...: сс. 102–103, рис.18: 1–3, рис. 20: ?4.

**Материал и местонахождения.** Рипа Скорцельская, верхнелевантинские отложения докола пятой террасы р. Прут: 1m1, 1M1, 1M2; Кушкунa, аллювиальные отложения среднего акчагыла: 2m1, 1M1.

**Геологический возраст.** Средний плиоцен, ранний вилланий, ранний виллафранк.

#### **Описание.**

**m1.** Единственный экземпляр из Рипы Скорцельской (рис. 4.25: 1) имеет следующие параметры: L = 2,3; W = 0,9; A = 1,0; H = 1,6; R = 1,75; ASD = 1,5; HSD = 0,65; HSLD = 0,35; EL = 0,75; Lbas = 2,3; HH-index = 0,74.

Неповрежденный экземпляр из Кушкунy (рис. 4.25: 2) имеет следующие промеры: L = 2,25; W = 1,0; A = 1,0; H = 2,05; R = 0,85; ASD = 2,0; HSD = 1,5; HSLD = 0,7; EL = 0,8; Lbas = 2,3; HH-индекс = 1,66.

Для обоих экземпляров характерны очень мелкие размеры, слабое развитие трактов, небольшой мимомисный тракт, глубокая и низко опущенная островная складка. Эмаль недифференцированная или слабо позитивная. Элементы жевательной поверхности сообщаются между собой. Моляр из Кушкунy имеет более высокие тракты. HH-индекс менее 2,0.

**M1–M2.** Экземпляры, отнесенные к *B. cf. steklovi* в Рипе Скорцельской, характеризуются мелкими размерами.

Экземпляр M1 из Кушкунy (рис. 4.25: 3) имеет следующие параметры: L = 2,08; W = 1,19; H = 2,5; R = 0,8; AS = 1,0; ASL = 0,8; PRS = 1,45; DS = 1,5; Lbas = 2,35. Также характерны мелкие размеры, слабое развитие трактов, PA-индекс – 1,76, три корня. Эмаль недифференцирована или слабо негативная. Конфигурация жевательной поверхности примитивного типа, с округлыми конидами и вергентными входящими углами. Задне-внутренняя входящая складка (LRA3) образует тупой угол (около 130°). Дентиновые поля жевательной поверхности сообщаются друг с другом.

**Микроструктура эмали.** Строение эмали было изучено по экземпляру *B. steklovi* из отложений селетинской свиты р.Битеке (Koenigswald & Tesakov, 1997). Эмаль равномерна по толщине без разрывов эмалевыми трактами. Ведущие края эмалевых призм построены из хорошо выражено-

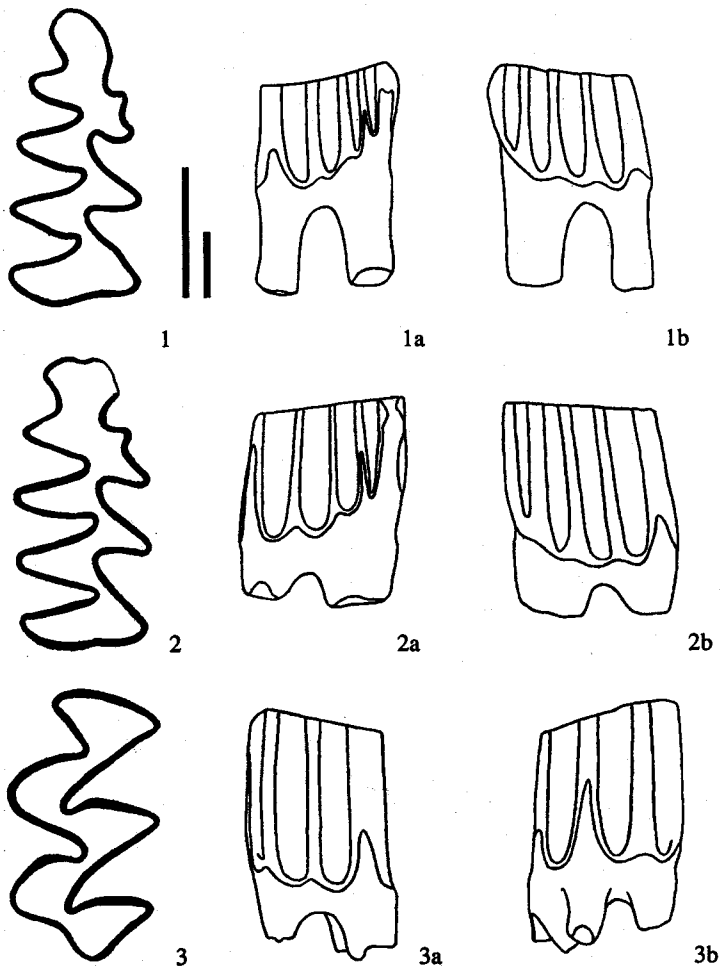


Рис. 4.25. Строение коренных *Borsodia cf. steklovi*. Рипа Скорцельская (1), Кушкуна (2,3)  
 1,2 – m1; 3 – M1; 1–3 – жевательная поверхность; а – лабиальная сторона, б – лингвальная сторона

го внутреннего слоя радиальной эмали и наружного слоя примитивной пластинчатой эмали. Каждый из слоев составляет около половины эмалевой толщины. Внешний слой образован радиальной эмалью. В области вершин эмалевых треугольных призм оба слоя эмали незначительно заходят на замыкающие края. На головке передней петли ведущий край содержит примитивную пластинчатую эмаль. Оба края мимомисного выступа построены аналогично ведущим краям призм. Более половины толщины замыкающих краев построено из радиальной эмали, переходящей в тангенциальную эмаль с не вполне параллельными жевательной поверхности призмами. Закрывающая эмаль задней петли построена аналогичным образом, но тангенциальная эмаль развита несколько лучше, с призмами практически параллельными жевательной поверхности.

**Сравнение.** По строению, стадии гипсодонтии и размерам мелкие брахиодонтные *Borsodia* близки к *B. steklovi* юга Западной Сибири (рис. 4.26: 2).

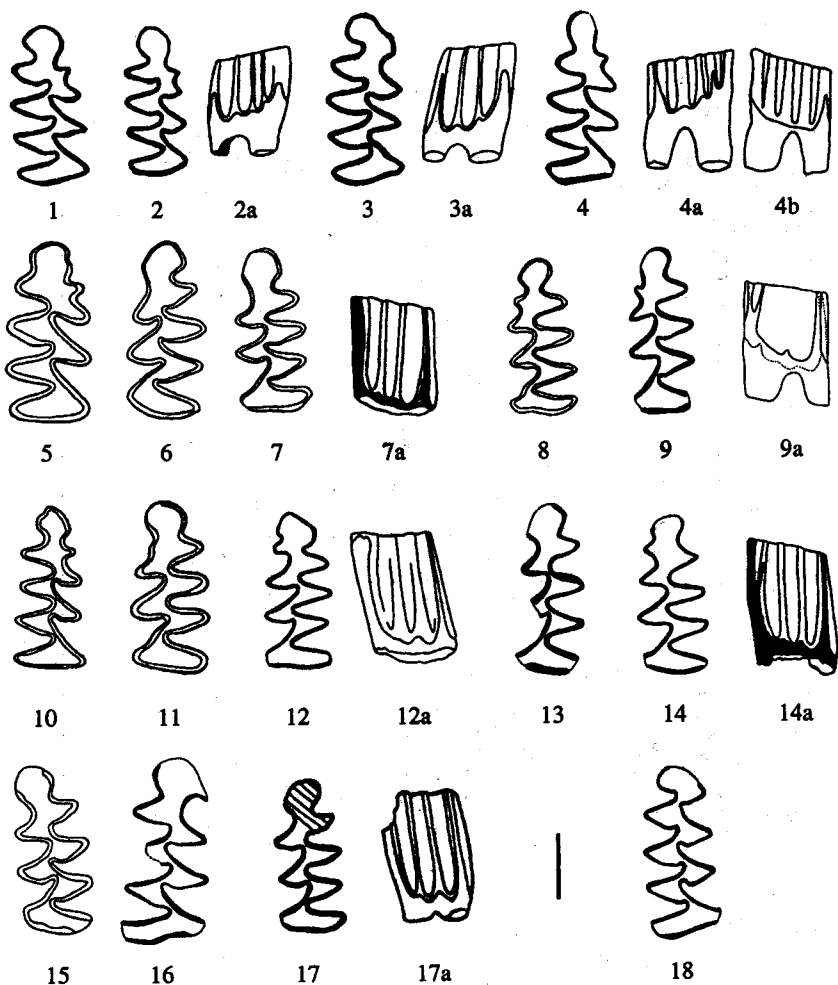


Рис. 4.26. Типы некоторых видов *Borsodia* (m1)

1 – *Borsodia novoasovica*; 2 – *B. steklovi*; 3 – *B. betekensis*; 4 – *B. parvisinuosa*; 5 – *B. praehungaricus*; 6 – *B. paleoukrainica*; 7 – *B. paleodanubica*; 8 – *B. cotlovinensis*; 9 – *B. altisinuosa*; 10 – *B. tanaitica*; 11 – *B. lagurodontoides*; 12 – *B. newtoni*; 13 – *B. petenyii*; 14 – *B. arankoides*; 15 – *B. tiligulica*; 16 – *B. fejevaryi*; 17 – *B. prolaguroides*; 18 – *B. torashevskii*

1–18 – жевательная поверхность; а – лабиальная сторона; б – лингвальная сторона

1, 6–8, 15 – по Топачевский, Скорик, 1977; 7а – по Топачевский и др. 1989; 2, 3, 17 – по Зажигин, 1980; 4, 9, 13, 16 – по Rabeder, 1981; 5, 10, 11 – по Шевченко, 1965; 12 – по Mayhew, Stuart, 1986; 18 – по Несян, Скорик, 1989

Отсутствие данных по изменчивости европейских форм и большая географическая разобщенность с типовым видом заставляет описать формы из Рипы Скорцельской и Кушкуну в открытой номенклатуре.

**Замечания.** Во многих фаунах раннего виллания Восточной Европы присутствуют остатки мелких ( $L\ m1 > 2,5$ ), бесцементных полевок, без эмалевого островка на  $m1$ . Эти формы четко разделяются на две группы.

Мелкие полевки *Villanuvia* принадлежат к филетической линии *V. veterior* (MN16) – *V. opsia* (MN17) – *V. exilis* (MN17–MQ1), представляющей хоро-

шо обособленную группу с постоянно мелкими размерами, широкослитыми дентиновыми полями коренных, не дифференцированной по толщине эмалью и низкими трактами, широкими, невергентными входящими углами, отсутствием редукции глубины наружных входящих углов нижних коренных, сильной редукцией мимомисного выступа  $m1$ , упрощенным  $M3$  (Kretzoi, 1956; Rabeder, 1981). Не решен также вопрос о типе рода *Villanyia* и применимости этого названия. Г. Рабедер (Rabeder, 1981) ревизовал типовую серию ( $n = 2$ ) *V. exilis* М.Крецоя из местонахождения Виллань 5 и обратил внимание на ее неоднородность. В качестве лектотипа Г. Рабедер выбрал экземпляр, помеченный на этикетке рукой М. Кретцоя как "*V. exilis*". Этот экземпляр (Rabeder, 1981: Abb.44: 1) имеет высокую коронку, низкие тракты, слабовергентные наружные входящие углы, утончающуюся в вершинах входящих углов эмаль, базальная длина коронки около 2,3 мм. По моему мнению, лектотип *V. exilis* очень напоминает молодой  $m1$  *Clethrionomys kretzoi*. Другой экземпляр типовой серии, помеченный в этикетке М. Крецоя (Rabeder, 1981, p. 63) как "*Villanyia* (? sp. II)", Г. Рабедер описал как новый вид *Cseria ultima* (Rabeder, 1981: Abb. 44: 1), а название *Villanyia* предложил сохранить только за типовым материалом. Е. Терзя заметила, что морфология лектотипа, выделенного Г. Рабедером, не вполне соответствует первоначальному диагнозу рода, данного Крецом, и предложила типом *Villanyia* считать другой  $m1$  (Terzea, 1990). Однако краткий диагноз рода, данный М.Крецом (Kretzoi, 1956, p. 188): "... (длина  $m1$  2,0–2,1 mm) со слитыми парами призм, а также с округленными входящими углами позади высокой передней петли без складки [= мимомисного выступа] или островка.", в равной степени подходит к обоим коренным типовой серии.

Другая группа полевок характеризуется несколько более крупными размерами, хорошо выраженным мимомисным выступом, сближенным с вершиной  $T4$  ( $BSA3$ ), глубокой островной складкой, более глубокими лингвальными входящими углами, вергентностью входящих углов, большей разделенностью дентиновых полей. Эти формы предлагается рассматривать в рамках рода *Borsodia* (Tesakov, 1993a). Наиболее примитивной формой такого типа в изученном материале является *B. cf. steklovi* из Рипы Скорцельской. Эта форма морфологически близка к полевке, описанной как "*Mimomys (Villanyia) exilis*" из Урыва 1 (Агаджанян, 1976).

Переотложенные остатки очень примитивных борзодий близкого эволюционного уровня известны также в местонахождениях позднего плиоцена и эоплейстоцена левобережья Хаджибейского лимана в районе Одессы.

*Borsodia* из Кушкуну, определяется нами как *B. ex gr. steklovi-novoasovica*. Эта форма по уровню гипсодонтности превосходит наиболее примитивные формы и близка к *B. novoasovica* из ряда местонахождений Восточной Европы, но, вероятно, отличается более мелкими размерами.  $M1$  из Кушкуну, отнесенный к этой же форме, отличается вергентными входящими углами и задне-внутренней складкой ( $LRA3$ ), образующей тупой угол.

Морфотипы, схожие с *B. cf. steklovi*, вероятно, могли независимо возникать в разных частях Палеарктики путем потери мелкими черийными промимомисами островков эмали и увеличения гипсодонтности. Такой путь, вероятно, прошли *Borsodia*, *Villanyia*, *Clethrionomys*, и, возможно, *Pitymimomys* и *Ungaromys*.

*Borsodia novoasovica* (Topachevsky et Scorik, 1977)

Рис. 4.26: 1, 4.27–4.30, Табл. 4.72–4.79.

- 1970 *Miomys (Cheria) baschkirica* sp.nov: (partim): В.Н. Сухов, Позднеплиоценовые мелкие...: сс. 50–54, табл. VIII: фиг. 95–96, 97, 101; non 94, нес 98–100, нес 102–107.
- 1970 *Miomys (Villanyia) praehungaricus* Schevtschenko, 1965 (partim): В.Н. Сухов, Позднеплиоценовые мелкие ...: сс. 58–61, табл. 10, фиг. 131–135, 137–140, 142.
- 1977 *Villanyia petenyii novoasovica subsp. nov.*: В.А. Топачевский, А.Ф. Скорик, Грызуны раннетаманской фауны... : сс. 119–123, рис. 28: 1–6, рис. 30: 8–11.
- 1977 *Miomys (Villanyia) praehungaricus* Schevtschenko, 1965 (partim): В.Н. Сухов, Мелкие позвоночные...: сс. 132–133, табл. L: 15, 18.
- 1977 *Miomys (Villanyia) sp.* (partim): В.Н. Сухов, Мелкие позвоночные...: сс. 132–133, табл. LI: 15.
- 1980 *Villanyia (Villanyia) petenyii* (Méhely, 1914): В.С. Зажигин, Грызуны позднего плиоцена...: сс.100–101, рис.17: 1–5, рис.20: 5–7.
- 1980 *Villanyia (Kulundomys) betekensis sp. nov.*: В.С. Зажигин, Грызуны позднего плиоцена...: сс. 104–106, рис.19: 1–3, 5.
- 1987 *Villanyia petenyii* (partim): В.А. Топачевский и др., Грызуны верхнеэоценовых...: рис. 23:III.
- 1993 *Borsodia novoasovica* (Topachevski et Scorik, 1977): A.S. Tesakov, Evolution of Borsodia...: pp.41–42, fig.2:1–2, 4–5.
- 1993 *Villanyia petenyii*: В.А. Несян & Л.И. Рековец, Микротериофауна плиоценовых...: сс. 28–30.
- 1997 *Borsodia novoasovica* [sic!; lap. cal.] (Topachevski et Scorik, 1977): W.v. Koenigswald, A.S. Tesakov, The evolution of the schmelzmuster...: pp. 48–49, fig.3.
- 2001 *Borsodia novoasovica* (nom. van.): K. Kowalski, Pleistocene rodents of Europe: p. 286.

**Материал и местонахождения.** Широкино, аллювиальные отложения: 27 m1, 5 m2, 5 m3, 15 M1, 6 M2, 4 M3; Аккулаево, отложения аккулаевского горизонта среднего акчагыла: 23 m1, 6 M3; Симбугино, отложения кумурлинского горизонта акчагыла: 1 m1.

**Геологический возраст.** Средний плиоцен, ранний вилланий, ранний виллафранк.

**Тип вида:** *Villanyia petenyii novoasovica* Topachevski et Scorik, 1977, с. 111, рис. 28:2. См. также Рис.4.26: 1.

**Диагноз:** Мимомисный выступ m1 противостоит нижней части T5. Островная складка шире и глубже призматической складки. НН-индекс m1 от 1.3 до 2.5. M3 только с задним островком. m2 – акроризный. Эмаль утоньшается в глубине входящих углов.

**Описание.** Наиболее полно вид можно охарактеризовать по материалу из Широкино, типового местонахождения. Некрупная, брахиодонтная полевка. Эмаль недифференцирована, утоньшается во входящих складках, иногда слабо позитивная, входящие углы вергентны.

m1 (рис. 4.27–4.28). Антероконад вытянута в переднезаднем направлении, островной входящий угол глубокий, непарная петля округлая, ее длинная ось обычно отклонена лингвально, LRA4 глубокий. Ширина шейки передней непарной петли (IF-LRA4) лишь незначительно шире слияния антероконадных треугольников (IF-LRA3). Мимомисный выступ хорошо выражен у большинства изученных экземпляров (n = 20), глубокий (приподнятость островной складки в среднем 0,94), сближен с вершиной T4 (BSA3), ограничен глубокой островной и более мелкой призматичес-

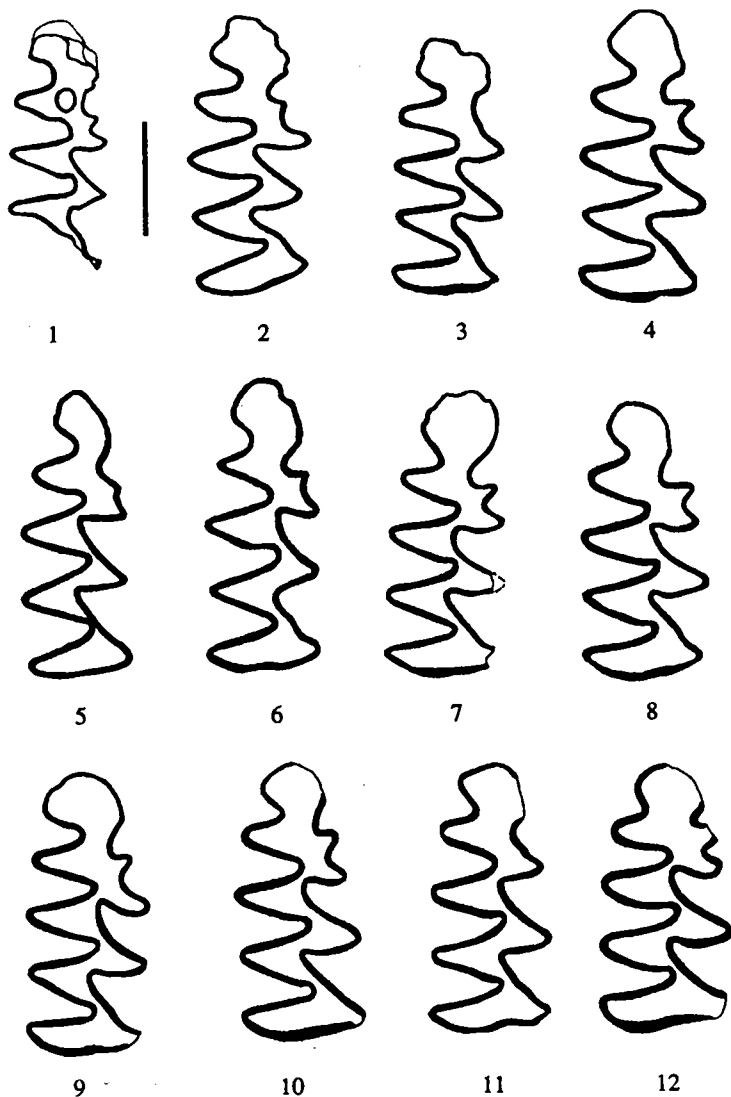


Рис. 4.27. Строение жевательной поверхности m1 *Borsodia*. Широкино

1 – ?*Borsodia novoasovica*; 2–12 – *Borsodia novoasovica*; 2, 5, 6, 8, 11, 12 –инвертированы

кой складками. У некоторых экземпляров ( $n = 3$ ) мимомисный выступ сглажен, но заметен с лабиальной стороны коронки (рис. 4.27: 3,11; 4.28: 3,11). Дентиновые тракты низкие (рис. 4.28), прорываются (последовательность прорыва – HSD-ASD-HSLD) при полностью сформированных корнях при высоте корневого отдела, примерно равной высоте коронки. Линия эмаль-дентинового раздела на задней стороне задней петли несколько выше нижнего края BRA1 и LRA1. Тракт мимомисного выступа (мимосинуид) выражен у большинства экземпляров (MISD = 0,47,  $lim = 0,0-0,85$ ,  $n = 17$ ).



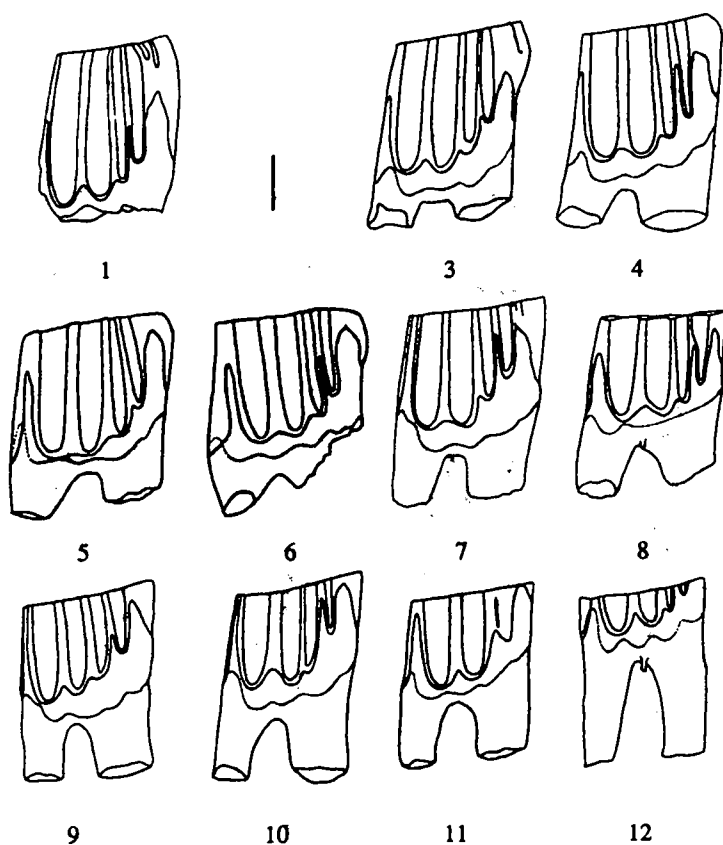


Рис. 4.28. Строение лабиальной стороны m1 *Borsodia*. Широкино

Номера соответствуют номерам на рис. 4.27. 1 – ?*Borsodia novoasovica*; 3–12 – *B. novoasovica*. Пунктир – лингвальные тракты

В коллекции из Широкино присутствует ювенильный, несколько поврежденный экземпляр, имеющий крупный и очень неглубокий эмалевый островок на антерокониде (рис. 4.27: 1; 4.28: 1). Пропорции антероконида, и высота дентиновых трактов очень близки остальным экземплярам коллекции. Атавистическая изменчивость такого рода не исключена. Однако поскольку эмалевые островки не отмечались ранее даже у очень молодых экземпляров m1 *Borsodia*, островковый экземпляр относится нами к *B. novoasovica* условно до получения более полных материалов по ювенильной изменчивости ранних видов рода.

Серия m1 вида из Аккулаева (аккулаевский горизонт) характеризуется очень близким строением коренных и размерами (табл. 4.73). Высота дентиновых трактов достоверно выше, чем в ширококинской выборке.

Единственный изученный m1 из Симбугина имеет следующие размеры: L = 2,45; W = 1,1; H = 3,0; R = 0,9; Lbas = 2,6; EL = 1,3; ASD = 2,4; HSD = 1,6; HSLD = 0,7; HH-индекс = 1,75;

Таблица 4.72. Промеры и индексы *Borsodia novoasovica*, Широкино, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	23	2,56	0,0273	2,30	2,75	0,1311	5,13
W	27	1,00	0,015	0,90	1,20	0,0778	7,07
ASD	14	1,85	0,63	1,60	2,20	0,1900	10,23
HSD	14	1,62	0,0571	1,25	1,90	0,2136	13,20
HSLD	23	0,59	0,0341	0,35	0,90	0,1637	27,79
Lbas	20	2,66	0,0271	2,45	2,90	0,12	4,55
EL	24	0,94	0,0345	0,70	1,35	0,16	18,04
HH-index	13	1,71	0,0685	1,31	2,04	0,2470	14,45
A/L	23	43,5	0,0508	0,90	1,32	3,49	8,04
HSD/L	13	63,4	2,55	50,0	80,9	9,18	14,48
HSLD/L	21	23,2	1,45	12,7	35,3	6,65	28,69
Hsd/Hsld	13	2,98	0,1535	2,13	4,13	0,55	18,55

Таблица 4.73. Промеры и индексы *Borsodia novoasovica*, Аккулаево, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	23	2,51	0,0207	2,30	2,70	0,0992	4,0
W	23	1,05	0,0169	0,90	1,20	0,0812	7,7
ASD	21	2,12	0,0436	1,60	2,50	0,1998	9,4
HSD	22	1,85	0,0525	1,30	2,20	0,2464	13,3
HSLD	22	0,76	0,0425	0,40	1,10	0,1992	26,2
Lbas	22	2,64	0,0181	2,50	2,80	0,0849	3,2
EL	22	1,18	0,0491	0,80	1,60	0,2302	19,5
HH-index	21	2,01	0,0604	1,49	2,46	0,2766	13,7
A/L	23	45,98	0,5548	39,62	52,00	2,6609	5,8
HH/L	21	80,86	2,4961	59,46	96,46	11,4385	14,1
HSD/L	22	73,96	2,2396	52,00	86,96	10,5045	14,2
HSLD/L	22	30,34	1,6836	16,67	44,00	7,8966	26,0
Hsd/Hsld	21	2,56	0,1363	1,63	3,75	0,6247	24,4

Таблица 4.74. Промеры и индексы *Borsodia novoasovica*, Широкино, m2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	5	1,67	0,0122	1,65	1,70	0,0274	1,6399
W	5	0,99	0,0332	0,90	1,10	0,0742	7,4911
ASD	2	1,40	0,0500	1,35	1,45	0,0707	5,0508
HSD	3	1,03	0,1364	0,85	1,30	0,2363	22,8668
HSLD	3	0,73	0,0726	0,60	0,85	0,1258	17,1587
HH-index	3	1,28	0,1149	1,12	1,50	0,1990	15,6049
HSD/L	3	62,12	8,6155	50,00	78,79	14,9225	24,0216
HSLD/L	3	43,94	4,0087	36,36	50,00	6,9433	15,8020

Таблица 4.75. Промеры и индексы *Borsodia novoasovica*, Широкино, м3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	5	1,51000	0,018708	1,45000	1,55000	0,04183	2,77040
W	5	0,83400	0,026571	0,75000	0,90000	0,05941	7,12396
ASD	2	1,37500	0,075000	1,30000	1,45000	0,10607	7,71389
HSD	4	0,55000	0,106066	0,30000	0,75000	0,21213	38,56946
HSLD	4	0,41250	0,042696	0,30000	0,50000	0,08539	20,70091
HH-index	4	0,69445	0,099347	0,42426	0,87464	0,19869	28,61152
HSD/L	4	36,19392	6,770177	20,68966	48,38710	13,54035	37,41058
HSLD/L	4	27,16166	2,442750	20,68966	32,25806	4,88550	17,98675

м2. Задний корень имеет акоризное строение.

м3. Промеры приведены в табл. 4.75.

М1. Коренные имеют три корня ( $n = 9$ ). У некоторых молодых экземпляров ( $n = 3$ ,  $H > 2,2$ ) пульпарные каналы корневых стержней двух передних корней остаются слитыми.

Таблица 4.76. Промеры и индексы *Borsodia novoasovica*, Широкино, М1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	15	2,26	0,0186	2,15	2,40	0,0719	3,1758
W	15	1,26	0,0196	1,10	1,35	0,0761	6,0368
DS	13	1,75	0,0555	1,30	2,05	0,2000	11,4286
AS	14	0,48	0,0464	0,11	0,75	0,1735	36,4721
ASL	15	0,77	0,0385	0,60	1,08	0,1491	19,3954
PRS	14	1,45	0,0677	0,80	1,80	0,2534	17,4785
PA-index	14	1,54	0,0670	0,87	1,81	0,2505	16,3137
PA/L	14	67,89	3,0613	38,81	84,30	11,4545	16,8713
AS/L	14	21,14	2,1244	4,68	34,88	7,9486	37,6057
PRS/L	14	64,08	3,0346	35,56	76,74	11,3545	17,7193

М2. Преобладают трехкорневые экземпляры ( $n = 4$ ). У двух экземпляров пульпарные каналы двух передних корней остаются слитыми.

Таблица 4.77. Промеры и индексы *Borsodia novoasovica*, Широкино, М2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	6	1,86	0,0154	1,80	1,90	0,0376	2,03
W	6	1,09	0,0154	1,05	1,15	0,0376	3,45
DS	6	1,36	0,0327	1,30	1,50	0,0801	5,90
AS	6	0,99	0,0523	0,80	1,15	0,1281	12,92
ASL	6	0,85	0,0796	0,60	1,10	0,1949	22,93
PA-index	6	1,31	0,0699	1,08	1,59	0,1712	13,03
PA/L	6	70,72	3,6639	56,93	83,76	8,9748	12,69
AS/L	6	53,37	2,7815	43,24	60,53	6,8134	12,77

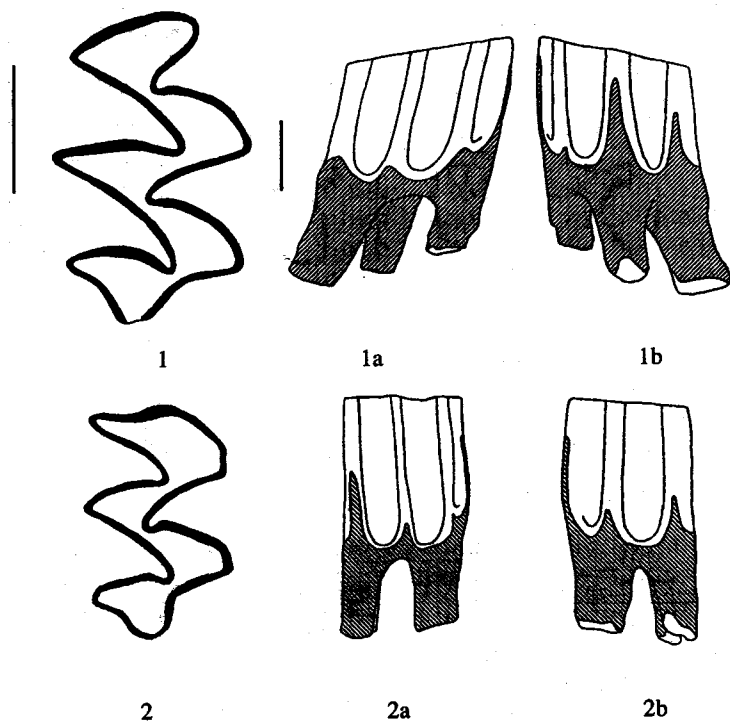


Рис. 4.29. Строение верхних коренных *Borsodia novoasovica*. Широкино

1 – M1; 2 – M2; 1-2 – жевательная поверхность; а – лабиальная сторона, б – лингвальная сторона

**М3.** Элементы жевательной поверхности достаточно широко слиты. Наиболее разделены пара- и гипоконны (Т2-Т3). Слияние AL и Т2 увеличивается по мере стирания коронки. В выборке из Широкино характеризуется удлинённой задней петлей зуба (рис. 4.30). У наиболее молодого экземпляра задний островок еще не замкнут, LRA3 замыкается на высоте 1,6. Все экземпляры двукорневые. Передний корень поперечно уплощен, иногда его пульпарная полость имеет слабую продольную перетяжку.

Выборка из Аккулаева близка к широкинской по большинству промеров, несколько превосходит по высоте дентиновых трактов (табл. 4.79). Задний островок исчезает при высоте коронки 1,4–1,6.

**Микроструктура эмали.** Исследован 1 м1 из селетинской свиты, река Битеке, Северный Казахстан, MN 16, нижний вилланый (Koenigswald & Tesakov, 1997). Сравнительно молодой экземпляр проявляет равномерную по толщине эмаль и с одним только передним разрывом эмали. На ведущих краях эмалевых призм присутствует тонкий слой пластинчатой эмали, расположенный между тонким внутренним слоем радиальной эмали и внешним толстым слоем радиальной эмали. Пластинчатый и внутренний радиальный слой составляют около половины толщины эмалевой стенки. На замыкающих краях более половины толщины стенки образовано радиальной эмалью. Внешний слой примитивной тангенциальной эмали отмечается в центральных и боковых частях замыкающих краев.

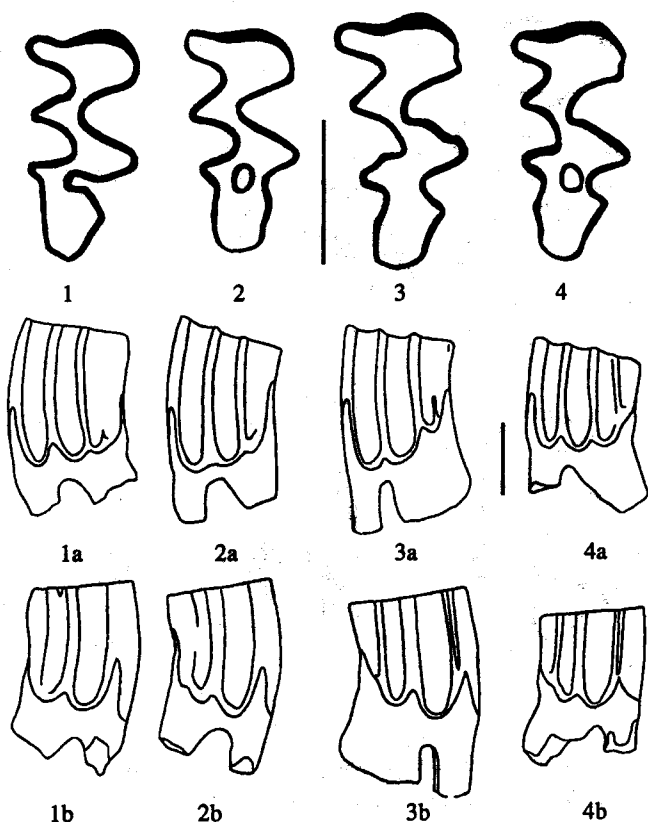


Рис. 4.30. Строение МЗ *Borsodia novoasovica*. Широкино

1-4 – жевательная поверхность; а – лабиальная сторона, б – лингвальная сторона; 2,3 – инвертированы

Завершающая эмаль задней призмы – двухслойная с толстым внутренним слоем радиальной эмали и достаточно толстым слоем тангенциальной эмали. Этот слой образован хорошо развитой тангенциальной эмалью с параллельными жевательной поверхности призмами. Этот слой прерывается радиальной эмалью в центральной части эмалевой стенки.

**Сравнение.** Изученные выборки *Borsodia novoasovica* из Широкино и Аккулаево близки друг другу по строению коренных. Выборка из Аккулаева (аккулаевский горизонт) достоверно отличается несколько большей гипсодонтностью. Размеры и индексы  $m1$  из Симбугино находятся в пределах изменчивости аккулаевской выборки. Симбугинский экземпляр превышает экземпляры из Широкино по высоте тракта антероконида (ASD).

*Villanyia retenyii novoasovica* из Широкино (Топачевский, Скорик, 1977). Типовая серия вида полностью соответствует изученному материалу из Широкино по морфологии коренных. Серия МЗ ( $n = 4$ ), изображенная при первоописании, возможно, отличается менее вытянутой и более компактной задней петлей.

Дополнительное подробное описание новых материалов из Широкино (Несин, Рековец, 1993) показало и близкие значения гипсодонтии изученных

Таблица 4.78. Промеры и индексы *Borsodia novoasovica*, Широкино, МЗ

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	4	1,73	0,0433	1,65	1,85	0,0866	5,02
W	4	0,89	0,0375	0,85	1,00	0,0750	8,45
DS	4	0,74	0,0688	0,60	0,90	0,1377	18,67
AS	4	0,89	0,0427	0,80	1,00	0,0854	9,62
PRS	4	0,68	0,0722	0,50	0,85	0,1443	21,38
L_BAS	4	1,73	0,0433	1,65	1,85	0,0866	5,02
PA-index	4	1,12	0,0633	0,94	1,22	0,1267	11,32
PL/L	4	47,41	1,2999	45,45	51,18	2,5998	5,48
PA/L	4	65,05	4,3636	55,49	73,98	8,7272	13,42
AS/L	4	51,58	3,0687	47,06	60,61	6,1373	11,90
PRS/L	4	39,24	4,4662	29,41	50,00	8,9324	22,76
AS/PRS	4	1,35	0,1266	1,00	1,60	0,2532	18,71

Таблица 4.79. Промеры и индексы *Borsodia novoasovica*, Аккулаево, МЗ

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	6	1,58	0,0250	1,50	1,65	0,0612	3,89
W	6	0,92	0,0279	0,80	1,00	0,0683	7,45
DS	6	0,68	0,0359	0,60	0,80	0,0880	13,04
AS	6	1,03	0,0803	0,80	1,30	0,1966	19,03
PRS	6	0,85	0,1057	0,40	1,10	0,2588	30,45
L_BAS	6	1,62	0,0307	1,50	1,70	0,0753	4,66
PA-index	6	1,35	0,1100	0,89	1,70	0,2694	19,98
PA/L	6	85,78	7,1927	55,90	106,43	17,6185	20,54
AS/L	6	65,56	4,8635	50,00	81,25	11,9131	18,17
PRS/L	6	54,29	7,1134	25,00	68,75	17,4241	32,09
AS/PRS	6	1,31	0,1706	0,80	2,00	0,4178	31,83

выборок. Так, средние значения ASD-HSD-HSLD m1 по Несину и Рековцу (количество промеров не приводится) составило – 1,59 – 1,56 – 0,45. Соответственные значения по нашим данным: 1,86 (n = 14) – 1,62 (n = 14) – 0,59 (n = 23). Кроме того, по данным Несина и Рековца (1993), в изученной ими серии МЗ (n = 17) большой процент молодых экземпляров имеют передний эмалевый островок. В изученной нами коллекции (n = 4) и у экземпляров МЗ, изображенных при первоописании (Топачевский, Скорик, 1977: рис. 30: 8–11) и в последующей работе (Топачевский и др., 1987: рис.23: III) передние островки не отмечены.

*Villanua retenuii* из верхнего горизонта Обуховки (Несин, Рековец, 1993) по высоте дентиновых трактов (приводятся средние значения ASD-HSD-HSLD 1,96 – 1,82 – 0,94) m1 превосходит широкинские выборки и близка к *V. novoasovica* из Аккулаева (аккулаевский горизонт) – см. табл. 4.73.

*Villanua retenuii* из Битеке (Зажигин, 1980). После ревизии плиоценовых отложений р. Битеке стратиграфическое положение полевок *Villanua*

repenyii было уточнено и связано с отложениями селетинской свиты (Зыкин и др., 1987). По строению коренных и гипсодонтии эта форма близка к *V. novoasovica* Восточной Европы. У пяти экземпляров *m1*, изображенных В.С. Зажигиным (1980: рис.17: 1–5), тракт мимомисного выступа не выражен.

*Villanyia betekensis* из Битеке (Зажигин, 1980). Вид борзодии с редуцированным мимомисным выступом *m1* (рис.4.26: 3) и низкими дентиновыми трактами. Высота трактов типа ASD = 2,23; HSD = 2,17. По-видимому, связан с отложениями селетинской свиты первой половины среднего плиоцена. В типовой серии 2 *m1*. Экземпляры с редуцированным мимомисным выступом, скорее всего лишь крайние варианты изменчивости единой формы по этому признаку. По высоте трактов *V. betekensis* находится на верхнем пределе изменчивости восточно-европейских *Borsodia novoasovica*. До получения дополнительного материала эта форма рассматривается как младший синоним *V. novoasovica*.

**Замечания.** Форма широко известна из фаун раннего виллания юга Восточной Европы (Широкино, Обуховка 1, а также переотложенные остатки в местонахождениях Крыжановка 1,2, Нагавская), юго-западного Приуралья (Аккулаево, Симбугино) и юга Западной Сибири (селетинская свита, р. Битеке). Одна из начальных стадий развития рода. Возможно, происходит от *V. steklovi*.

#### *Borsodia praeungarica* (Schevtschenko, 1965)

**Диагноз.** Мимомисный выступ *m1* противоположит T5, островная и призматическая складки примерно равной ширины. Гипсодонтность выражается размахом значений НН-индекса от 2,5 до 4,5. Задний корень *m2* от акроризного до семиплевроризного положения. Эмаль имеет слабую позитивную дифференциацию толщины.

**Тип.** Правый *m1*, L = 2,8; W = 1,1. Крыжановка, нижний горизонт. Коллекция Института Геологических наук НАН Украины, по. IGN Kг-10 (Шевченко, 1965: рис. 12: г). См. рис.4.26: 5.

**Описание.** Полевки средних размеров. Тракты невысокие, прорываются на жевательную поверхность на ризодонтной или конце мероризной стадии образования корней. Мимомисный выступ *m1* хорошо развит, реже редуцирован, противоположит внутреннему антероконадному треугольнику (T5). Островная и призматическая складки *m1* примерно равной ширины и глубины. Ведущие эмалевые стенки призм несколько толще замыкающих. Микроструктурный план строения эмали – примитивный пахикнемный. Задний корень *m2* имеет акроризное строение. Большинство экземпляров верхних коренных имеют по два корня.

**Микроструктура эмали.** Изученный *m1* из Крыжановки 3 имеет почти недифференцированную по толщине эмаль с некоторым утоньшением в глубине входящих углов. Однако, ведущие края могут быть несколько толще замыкающих. Ведущие края имеют тонкий внутренний слой радиальной эмали, срединный слой примитивной пластинчатой эмали и очень толстый наружный слой радиальной эмали. Пластинчатая эмаль развита не-

сколькo лучше, чем у *B. steklovi* и *B. novoasovica*. Этот слой более толстый, а призмы более параллельны жевательной поверхности, хотя все еще не полностью.

Замыкающие края имеют внутренний слой радиальной эмали и наружный слой примитивной тангенциальной эмали с призмами не вполне параллельными жевательной поверхности. Толщина наружного слоя составляет менее половины общей толщины эмалевой стенки зуба.

Завершающая эмаль передней петли построена из двух слоев. Внутренний слой представлен радиальной эмалью, а наружный образован примитивной тангенциальной эмалью и прерывается в середине радиальной эмалью. Слой тангенциальной эмали занимает более половины толщины эмалевой стенки.

**Замечания.** В первой половине позднего виллания эволюционная линия европейских борзодий демонстрирует постепенный рост гипсодонтности без резких преобразований в морфологии коренных. В данной работе этот отрезок филума борзодий рассматривается в рамках последовательных хроноподвидов *B. praehungarica praehungarica* и *B.p. cotlovinensis*. Ниже приводится раздельное описание этих форм.

#### *Borsodia praehungarica praehungarica* (Schevtschenko, 1965)

Рис. 4.26: 5, Табл. 4.80–4.92.

1965 *Miomys praehungaricus sp. nov.*, 1965 (partim): А.И. Шевченко, Опорные комплексы мелких ...: сс. 33–35, рис. 12, 13.

1977 *Villanyia petenyii praehungarica*: В.А. Топачевский, А.Ф. Скорик, Грызуны раннетаманской фауны...: сс. 123–126, рис. 28: 7–13.

1981 *Borsodia parvisinuosa sp. nov.*, G. Rabeder, Die Arvicoliden...: pp. 65–69, Taf. IV: 1–2. Abb. 45: 1–2; 46: 1–2; 47: 1–3.

1981 *Borsodia aequisinuosa sp. nov.*, G. Rabeder, Die Arvicoliden...: pp. 69–70, Taf. 4: 3, Abb. 47: 4.

1998 *Borsodia sp.*: E. Ünay & H. de Bruijn, Plio-Pleistocene Rodents...: pp. 446, fig. 9: 4–6.

**Материал и местонахождения.** Ливенцовка G, аллювиальные отложения хапровской свиты: 6 m1; Крыжановка 1,2, лиманно-дельтовые отложения верхнего куяльника: 5 m1, 21 M3 (Kp1); 9 m1, 7 m2, 4 m3, 14 M1, 10 M2, 6 M3 (Kp2); Веселовка, лиманно-дельтовые отложения верхнего куяльника: 23 m1, 18 m2, 7 m3, 32 M1, 28 M2, 3 M3.

**Геологический возраст.** Конец среднего – начало позднего плиоцена, поздний вилланий, средний виллафранк.

**Диагноз.** Гипсодонтия (НН-индекс) от 2,5 до 3,5. Мимомисная складка m1 противостоит середине или дистальному краю T5. Задний корень m2 в акроризомном положении.

**Описание.** Наиболее представительный материал изучен из местонахождения Веселовка. Полевка средних размеров, крупнее, чем предыдущий вид. Дифференциация толщины эмали – позитивная.

**m1.** (табл. 4.80–4.82) Антероконид удлиненный, призматическая и островная складки примерно равной глубины. Передняя петля ромбовидная, за счет слабо выраженных выходящих углов у молодых экземпляров; становится более округлой у старых. LRA4 и островная складка примерно равны по глубине. Ширина шейки передней непарной петли (IF-LRA4) обычно уже слияния антероконидных треугольников (IF-LRA3). Мимомисный вы-



ступ хорошо развит, его длинная ось отклонена вперед. По высоте зуба мимомисный выступ проходит субвертикально или с небольшим смещением вперед по мере стирания коронки. Линия эмаль-дентинового раздела на задней стороне задней петли проходит на уровне нижнего края BRA1 и LRA1. Гипосинулид обычно шире гипосинуида. Невысокий мимосинуид (MSD = 0,47, lim = 0,1–1,2, n = 14, Веселовка) хорошо выражен у примерно 70% экз.

Таблица 4.80. Промеры и индексы *Borsodia praeungarica praeungarica*, Веселовка, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	17	2,60	0,0225	2,50	2,80	0,0928	3,57
W	22	1,10	0,0164	1,00	1,35	0,0770	6,97
ASD	16	2,47	0,0672	1,95	3,05	0,2689	10,88
HSD	14	2,49	0,0628	1,95	2,75	0,2349	9,45
HSLD	17	1,70	0,0992	0,90	2,50	0,4091	24,02
Lbas	18	2,80	0,0254	2,60	3,05	0,1077	3,84
EL	21	1,34	0,1153	0,70	2,65	0,5282	39,47
HH-index	14	3,07	0,0971	2,34	3,61	0,3633	11,82
A/L	17	44,01	0,5136	40,00	47,06	2,1175	4,81
HH/L	14	119,24	4,2045	88,44	144,28	15,7318	13,19
HSD/L	14	96,40	2,8046	73,58	110,00	10,4939	10,89
HSLD/L	17	65,88	4,0940	32,73	100,00	16,8800	25,62
Hsd/Hsid	14	1,42	0,0572	1,04	1,92	0,2140	15,10

Таблица 4.81. Промеры и индексы *Borsodia praeungarica praeungarica*, Крыжановка 2, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	7	2,69	0,0730	2,35	2,90	0,1930	7,187
W	9	1,14	0,0235	1,00	1,23	0,0705	6,205
ASD	1	2,40	–	2,40	2,40	–	–
HSD	4	2,58	0,0479	2,50	2,70	0,0957	3,718
HSLD	9	1,72	0,0936	1,40	2,20	0,2807	16,301
EL	7	1,29	0,1639	0,80	2,20	0,4337	33,732
HH-index	4	3,23	0,1018	2,94	3,41	0,2035	6,205
A/L	7	42,31	1,1188	38,00	47,14	2,9600	6,996
HH/L	3	112,85	5,9786	101,43	121,64	10,3552	9,176
HSD/L	3	89,45	1,9215	86,21	92,86	3,3282	3,721
HSLD/L	7	63,82	3,7593	53,45	78,57	9,9461	15,585
Hsd/Hsid	4	1,35	0,0982	1,18	1,61	0,1963	14,546

m2. Задний корень имеет акроризное строение.

m3. Промеры приведены в табл. 4.85–4.86.

M1. Преобладают коренные с двумя корнями. Передний корень имеет отчетливые следы слияния корней антерокона и протокона.

M2. Преобладают коренные с двумя корнями. Передний корень обычно имеет продольную бороздку – след слияния наружного и внутреннего корней.

**Таблица 4.82.** Промеры и индексы *Borsodia praeungarica praeungarica*, Ливенцовка G, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	4	2,61	0,0945	2,44	2,88	0,1889	7,23
W	6	1,05	0,0496	0,95	1,27	0,1216	11,54
ASD	-	-	-	-	-	-	-
HSD	3	2,35	0,1607	2,05	2,60	0,2784	11,85
HSLD	5	1,89	0,1975	1,12	2,24	0,4416	23,41
Lbas	5	2,77	0,0640	2,68	3,02	0,1431	5,17
EL	5	1,20	0,0963	0,83	1,37	0,2153	17,91
HH-index	3	2,97	0,3172	2,34	3,29	0,5495	18,50
A/L	4	42,89	0,8116	41,31	45,08	1,6231	3,78
HH/L	2	130,85	4,0918	126,75	134,94	5,7867	4,42
HSD/L	2	99,61	6,9466	92,66	106,56	9,8240	9,86
HSLD/L	4	79,91	4,1640	67,71	86,49	8,3280	10,42
Hsd/Hsld	3	1,40	0,2258	1,07	1,83	0,3911	28,01

**Таблица 4.83.** Промеры и индексы *Borsodia praeungarica praeungarica*, Крыжановка 2, m2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	7	1,66	0,0156	1,60	1,70	0,0412	2,48
W	7	1,06	0,0202	1,00	1,15	0,0535	5,06
ASD	3	2,63	0,1667	2,30	2,80	0,2887	10,96
HSD	3	1,78	0,0726	1,65	1,90	0,1258	7,06
HSLD	3	1,42	0,0928	1,30	1,60	0,1607	11,35
L_BAS	0						
HH-index	3	2,28	0,1057	2,13	2,48	0,1831	8,04
HH/L	3	137,43	4,4276	131,60	146,11	7,6688	5,58
HSD/L	3	107,57	2,9610	101,85	111,76	5,1286	4,77

**Таблица 4.84.** Промеры и индексы *Borsodia praeungarica praeungarica*, Веселовка, m2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	18	1,68	0,0223	1,55	1,90	0,0945	5,62
W	18	1,04	0,0241	0,85	1,20	0,1023	9,84
ASD	11	2,38	0,0980	1,80	2,85	0,3251	13,67
HSD	11	1,85	0,0674	1,35	2,15	0,2236	12,09
HSLD	15	1,64	0,0562	1,30	1,95	0,2175	13,29
L_BAS	18	1,80	0,0236	1,70	2,05	0,1003	5,59
HH-index	11	2,48	0,0853	1,87	2,90	0,2828	11,41
HH/L	11	147,39	4,8582	117,14	166,45	16,1127	10,93
HSD/L	11	110,12	4,1905	84,38	128,13	13,8985	12,62

Таблица 4.85. Промеры и индексы *Borsodia praehungarica praehungarica*, Крыжановка 2, м3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	4	1,48	0,0144	1,45	1,50	0,0289	1,96
W	4	0,78	0,0178	0,75	0,82	0,0356	4,56
ASD	4	1,93	0,1422	1,50	2,10	0,2843	14,77
HSD	4	1,19	0,0657	1,00	1,30	0,1315	11,07
HSLD	4	1,11	0,1313	0,75	1,35	0,2626	23,60
L_BAS							
HH-index	4	1,63	0,1313	1,25	1,81	0,2625	16,09
HH/L	4	110,82	9,6969	83,33	124,57	19,3938	17,50
HSD/L	4	80,60	4,9012	66,67	89,66	9,8025	12,16

Таблица 4.86. Промеры и индексы *Borsodia praehungarica praehungarica*, Веселовка, м3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	6	1,55	0,0289	1,45	1,65	0,0707	4,56
W	7	0,80	0,0189	0,75	0,85	0,0500	6,25
ASD	4	2,06	0,2135	1,50	2,50	0,4270	20,70
HSD	7	0,93	0,1392	0,35	1,35	0,3684	39,67
HSLD	7	0,86	0,0911	0,50	1,10	0,2410	27,89
L_BAS	5	1,70	0,0447	1,60	1,80	0,1000	5,88
HH-index	7	1,28	0,1500	0,74	1,71	0,3969	30,99
HH/L	6	86,38	10,7601	46,14	110,34	26,3568	30,51
HSD/L	6	63,04	9,8829	21,88	87,10	24,2080	38,40

Таблица 4.87. Промеры и индексы *Borsodia praehungarica praehungarica*, Крыжановка 2, М1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	12	2,35	0,0335	2,10	2,55	0,1161	4,94
W	14	1,33	0,0211	1,15	1,45	0,0788	5,92
DS	5	2,88	0,1744	2,30	3,30	0,3899	13,54
AS	13	1,51	0,1253	0,75	2,10	0,4519	29,90
ASL	10	1,89	0,0955	1,40	2,35	0,3019	16,02
PRS	6	2,34	0,0889	2,05	2,70	0,2178	9,30
PA-index	6	2,78	0,1033	2,41	3,08	0,2530	9,10
PA/L	5	118,70	5,1637	102,35	132,66	11,5463	9,73
AS/L	11	63,19	6,4803	33,33	90,52	21,4926	34,01
PRS/L	5	100,59	1,9871	95,74	105,88	4,4432	4,42

М3. (табл. 4.91–4.92). Жевательная поверхность разделена на два дентиновых поля: широко слитые AL и T2 и задняя петля. Задняя петля компактная, с широко слитыми элементами. T4 в виде небольшого зубца. Эмалевый островок крупный, замыкается на аризной или мероризной стадии формирования корней при высоте коронки более 2,6. Начинает исчезать при высо-

**Таблица 4.88.** Промеры и индексы *Borsodia praeungarica praeungarica*, Веселовка, М1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	32	2,36	0,0178	2,20	2,60	0,1006	4,26
W	32	1,32	0,0185	0,95	1,50	0,1048	7,91
DS	24	2,68	0,0492	2,35	3,45	0,2409	9,00
AS	32	1,23	0,0609	0,60	1,80	0,3447	28,04
ASL	27	1,71	0,0704	0,90	2,40	0,3659	21,39
PRS	23	2,28	0,0775	1,55	3,00	0,3716	16,26
L_BAS	32	2,46	0,0208	2,20	2,70	0,1178	4,79
PA-index	23	2,63	0,0904	1,68	3,47	0,4334	16,49
PA/L	23	112,37	40,0491	74,70	151,11	19,4188	17,28
AS/L	32	52,15	2,6164	24,00	81,82	14,8005	28,38
PRS/L	23	97,65	3,4624	68,89	133,33	16,6053	17,00

**Таблица 4.89.** Промеры и индексы *Borsodia praeungarica praeungarica*, Крыжановка 2, М2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	10	1,89	0,0198	1,75	1,95	0,0626	3,32
W	10	1,12	0,0249	1,00	1,30	0,0789	7,04
DS	4	2,05	0,0890	1,80	2,20	0,1780	8,68
AS	4	2,01	0,0625	1,85	2,15	0,1250	6,21
PRS	6	1,71	0,0735	1,50	1,90	0,1800	10,54
L_BAS	0						
PA-index	4	2,64	0,0950	2,41	2,80	0,1901	7,19
PA/L	4	139,99	4,3400	130,46	147,58	8,6801	6,20
AS/L	4	106,58	2,7390	100,00	113,16	5,4781	5,14

**Таблица 4.90.** Промеры и индексы *Borsodia praeungarica praeungarica*, Веселовка, М2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	25	1,91	0,0185	1,75	2,15	0,0926	4,86
W	28	1,16	0,0172	0,90	1,30	0,0910	7,86
DS	19	2,05	0,0452	1,65	2,35	0,1968	9,61
AS	23	1,92	0,0363	1,35	2,20	0,1741	9,09
PRS	23	1,69	0,0411	1,10	2,05	0,1969	11,64
L_BAS	25	1,99	0,0191	1,80	2,15	0,0954	4,80
PA-index	22	2,57	0,0376	2,17	2,97	0,1765	6,88
PA/L	19	133,84	2,2936	114,04	151,09	9,9977	7,47
AS/L	20	100,04	2,0813	72,97	116,22	9,3079	9,30

те коронки менее 2,0. Глубина эмалевого столбика может составлять более половины высоты коронки. Два корня.

**Сравнение и замечания.** Среди изученных выборок наименее продвинуты формы из Веселовки и Ливенцовки G, несколько более гипсодонтны B. *praeungarica* из нижних горизонтов Крыжановки.

Таблица 4.91. Промеры и индексы *Borsodia praeungarica praeungarica*, Крыжановка 2, МЗ

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	4	1,60	0,0408	1,50	1,70	0,0816	5,10
W	6	0,90	0,0138	0,85	0,95	0,0339	3,79
DS	5	0,76	0,0292	0,70	0,85	0,0652	8,58
AS	4	1,58	0,0595	1,45	1,70	0,1190	7,56
PRS	5	1,22	0,0364	1,10	1,32	0,0814	6,65
L_BAS	—	—	—	—	—	—	—
PA-index	4	1,98	0,0555	1,86	2,08	0,1110	5,60
PA/L	3	119,48	5,7621	109,42	129,38	9,9803	8,35
AS/L	3	94,00	4,6168	88,24	103,13	7,9965	8,51
PRS/L	4	77,24	4,7823	64,71	88,00	9,5647	12,38
AS/PRS	4	1,32	0,0553	1,16	1,42	0,1107	8,42

Таблица 4.92. Промеры и индексы *Borsodia praeungarica praeungarica*, Веселовка, МЗ

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	3	1,70	0,0500	1,60	1,75	0,0866	5,09
W	3	0,88	0,0167	0,85	0,90	0,0289	3,27
DS	3	0,83	0,0333	0,80	0,90	0,0577	6,93
AS	3	1,10	0,1803	0,75	1,35	0,3122	28,39
PRS	3	0,93	0,1453	0,70	1,20	0,2517	26,96
L_BAS	3	1,75	—	1,75	1,75	—	—
PA-index	3	1,45	0,2124	1,03	1,70	0,3679	25,40
PA/L	3	85,67	13,5826	58,62	101,41	23,5258	27,46
AS/L	3	65,27	12,0985	42,86	84,38	20,9551	32,11
PRS/L	3	54,94	8,2738	40,00	68,57	14,3307	26,08
AS/PRS	3	1,19	0,1561	1,00	1,50	0,2704	22,72

*Borsodia praeungarica* отличается от более примитивных видов *Borsodia steklovi* и *Borsodia novoasovica* кроме большей гипсодонтности, еще и более развитой пластинчатой эмалью и некоторой дифференцированностью толщины эмалевой стенки. Тангенциальная эмаль остается слабо развитой, особенно на замыкающих краях.

*Mimomys praeungaricus* из нижнего горизонта Крыжановки (Шевченко, 1965). Описываемые формы близки к типовой серии, охарактеризованной А.И. Шевченко.

По нашим данным, в типовом местонахождении присутствуют также перестроленные *B. novoasovica*. Они четко отличаются более мелкими размерами ( $L < 2.7$  mm) и низкими дентиновыми трактами. Тип *B. praeungarica* (рис. 4.26: 5) по размерам (длина  $m1 - 2,8$ ) и мимомисному выступу, смещенному вперед, резко отличается от перестроленных экземпляров.

Дополнительный материал из низов крыжановского разреза описан как *Villanya retenyii praeungarica* также В.А. Топачевским и А.Ф. Скорик (1977). Эта небольшая серия по морфологии и гипсодонтности коренных полностью соответствует нашим материалам из ассоциации Крыжановка 2.

*Borsodia parvisinuosa* и *Borsodia aquisinuosa* из Штранцендорфа D и F (Rabeder, 1981). Размах изменчивости высоты дентиновых трактов *Borsodia p. praehungarica* из Веселовки и нижних горизонтов Крыжановки перекрывает значения, описанные Г. Рабедером. Очень близко и строение коренных. Вид *B. aquisinuosa* был описан по единственному M1.

*Borsodia sp.* из местонахождения Пекечик, восточная Турция Ünay, de Bruijn, 1998). По размерам (Lm1 = 2,69; 2,77) и строению коренных и гипсодонтии близка к номинативному подвиду *B. praehungarica*. НИ-индексы m1 превышают 2,33 и 2,5. Единственный изображенный M3 (L = 1,55) имеет низкие тракты, широкослитые AL и T2; не имеет эмалевых островков.

**Замечания.** Материалы из самых низов крыжановского разреза (Kp1) представляют собой тафономическую смесь коренных эволюционного уровня *B. novoasovica* (преобладают) и немногочисленных *B. praehungarica praehungarica*. Интересно, что сборы разных лет из нижнего горизонта Крыжановки существенно отличаются процентом переотложенных форм. В ассоциации второго костеносного горизонта переотложенных форм заметно меньше.

Таксономическая ситуация вокруг данного вида достаточно запутана. Однако, по-видимому, единственным достоверным старшим названием группы является именно *B. praehungarica* (Schevtschenko, 1965) из низов крыжановского разреза. Название *B. petenyii* (Méhely, 1914) широко употреблялось в советской литературе для обозначения широкого круга форм борсодий среднего и позднего плиоцена (Топачевский, Скорик, 1977, Зажигин, 1980). Анализ первоописания и новые данные по типовой серии показывают, что этот таксон отвечает поздним гипсодонтным формам с сильным проксимальным смещением мимомисного выступа (Méhely, 1914, Rabeder, 1981). Подробнее см. ниже при описании *B. arankoides*.

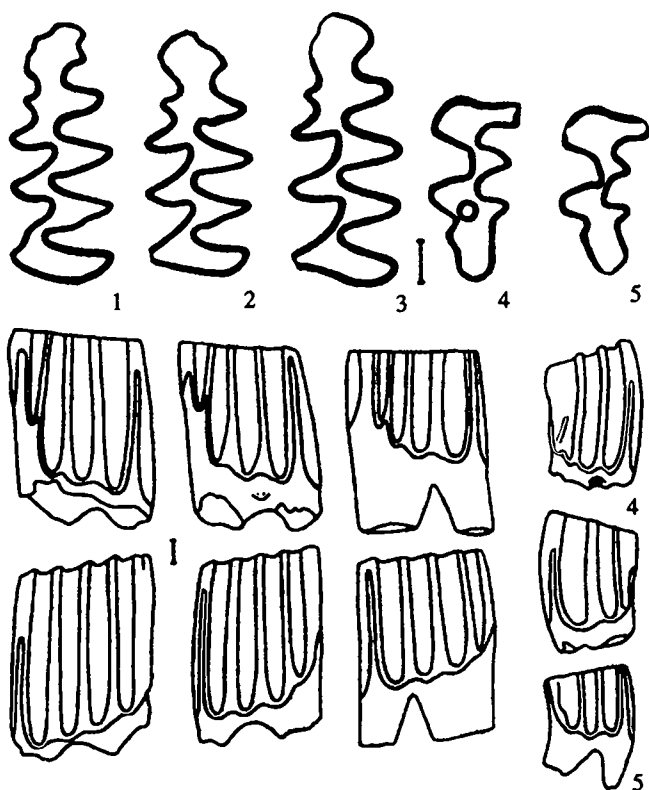
*Borsodia praehungarica cotlovinensis*  
(Topachevsky et Scorik, 1977)

Рис. 4.26: 8, 4.31, Табл. 4.93–4.106.

- 1977 *Villanyia petenyii cotlovinensis* subsp. nov., В.А. Топачевский, А.Ф. Скорик, Грызуны раннетамаанской фауны...: сс. 126–127, рис. 33.  
1977 *Villanyia fejervaryi palaeoucrainica* subsp. nov., В.А. Топачевский, А.Ф. Скорик, Грызуны раннетамаанской фауны...: сс. 143–145, рис. 42.  
1987 *Villanyia petenyii praehungarica* (partim), В.А. Топачевский и др., Грызуны верхненеогеновых...: сс. 126–129, рис. 23: I–II; non III.  
1981 *Borsodia altisinuosa* sp. nov., G. Rabeder, Die Arvicoliden...: pp. 70–75, Taf. IV: 4, Abb. 45: 3, 46: 3–4, 47: 5–6; 48: 2; 49: 2; 50: 2,6; 51: 4–5.  
1989 *Villanyia petenyii cotlovinensis* (partim), В.А. Топачевский, В.А. Несин, Грызуны молдавского и хапровского...: сс. 75–78, рис. 28: ?3, 5, 6; non 1–2, пс 7–8;  
1993 *Borsodia praehungarica*, A.S. Tesakov, Evolution of *Borsodia*...: pp. 42–43, fig. 3.

**Материал и местонахождения.** Этулия 3, аллювиальные отложения IX террасы р. Прут: 24 m1, 7 m2, 5 m3, 27 M1, 15 M2, 5 M3; Крыжановка 3, лиманно-дельтовые отложения верхнего куяльника: 45 m1, 45 m2, 36 m3, 33 M1, 52 M2, 36 M3; Ливенцовка X, отложения хапровской свиты: 14 m1, 12 M1.

**Геологический возраст.** Поздний плиоцен, поздний вилланий, средний виллафранк.



**Рис. 4.31.** Строение корней *Borsodia praehungarica cotloviniensis*. Крыжановка 3  
1-3 – m1; 4-5 – M3; 1-5 – жевательная поверхность; а – лабиальная сторона, б – лингвальная сторона

**Диагноз.** Гипсодонтия (НН-индекс) от 3,5 до 4,5. Мимомисная складка m1 противостоит середине или проксимальному краю T5. Задний корень m2 в акроризном или семиплевроризном положении.

**Описание.** Наибольшим материалом эта форма охарактеризована в выборке из Крыжановки 3. Полевка средних размеров, в целом несколько более мелкая, чем предыдущий подвид. Дифференциация толщины эмали – позитивная.

**m1.** (табл. 4.93–4.95). Призматическая и островная складки антероконида примерно равной глубины. Передняя петля вытянута в передне-заднем направлении, имеет очень мелкие ювенильные складки на аризной стадии формирования корней. Одна из этих складок – более глубокая, может неглубоко рассекать переднюю петлю. У молодых экземпляров передняя петля становится менее угловатой, у среднестерых и старых – округлой. Лингвальный выступ (LSA5) может сохраняться и у сильно стертых экземпляров. LRA4 и островная складка примерно равны по глубине, или первая незначительно глубже. Ширина шейки передней непарной петли (IF-LRA4) обычно примерно равна ширине слияния антероконидных треугольников (IF-LRA3). Мимомисный выступ хорошо развит, с тенденцией к смещению вперед по мере стирания коронки. У единичных экземп-

ляров мимомисный выступ недоразвит. Гипосинулид высокий и узкий. Мимосинуид присутствует у примерно 80% экземпляров (MSD = 0,35, lim = 0,01–0,9, n = 21).

Таблица 4.93. Промеры и индексы *Borsodia praeungarica cotlovinensis*, Этулия 3, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	19	2,67	0,0316	2,40	2,95	0,1379	5,17
W	24	1,13	0,0151	0,95	1,25	0,0741	6,58
ASD	11	2,70	0,1117	2,15	3,50	0,3704	13,74
HSD	9	2,79	0,0841	2,50	3,35	0,2522	9,04
HSLD	18	2,09	0,0755	1,40	2,80	0,3203	15,29
Lbas	18	4,17	1,3433	2,60	27,00	5,6992	136,69
EL	20	1,30	0,0696	0,70	1,80	0,3114	24,00
HH-index	9	3,54	0,1312	2,91	4,37	0,3935	11,11
A/L	19	44,45	0,5306	40,00	50,00	2,3127	5,20
HH/L	7	137,10	6,3792	107,74	161,71	16,8779	12,31
HSD/L	7	106,29	3,9649	94,44	124,07	10,4902	9,87
HSLD/L	15	79,73	3,4911	51,85	103,70	13,5209	16,96
Hsd/Hsld	9	1,32	0,0787	1,14	1,82	0,2362	17,88

Таблица 4.94. Промеры и индексы *Borsodia praeungarica cotlovinensis*, Крыжановка 3, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	35	2,62	0,0255	2,35	2,95	0,1506	5,75
W	45	1,09	0,0129	0,90	1,35	0,0867	7,93
ASD	18	2,73	0,0853	2,10	3,30	0,3619	13,27
HSD	16	2,77	0,0582	2,30	3,15	0,2329	8,42
HSLD	30	2,33	0,0684	1,65	3,20	0,3747	16,06
Lbas	21	2,78	0,0296	2,55	3,10	0,1355	4,87
EL	34	1,25	0,0549	0,50	1,85	0,3200	25,66
HH-index	12	3,60	0,1340	3,04	4,39	0,4642	12,89
A/L	33	44,89	0,3858	40,00	49,02	2,2160	4,94
HH/L	10	145,09	7,4340	120,47	186,65	23,5084	16,20
HSD/L	12	108,88	3,5846	85,19	127,66	12,4174	11,40
HSLD/L	25	90,14	3,3491	62,07	136,17	16,7453	18,58
Hsd/Hsld	12	1,21	0,0610	0,94	1,55	0,2111	17,52

m2. Задний корень имеет тенденцию к смещению на лабиальную поверхность резца.

m3. Промеры приведены в табл. 4.98.

M1. Большинство коренных с двумя корнями. Трехкорневые экземпляры составляют около 10% в выборке Крыжановки 3, или 20% в Этулии 3.

M2. Преобладают коренные с двумя корнями. Процент экземпляров с разделенным передним корнем выше в выборке Этулии 3.

M3. (см. табл. 4.105–4.106). Жевательная поверхность состоит из двух дентиновых полей, разделенных по линии BRA2-LRA2. Более молодые эк-



**Таблица 4.95. Промеры и индексы *Borsodia praeungarica cotlovinensis*, Ливенцовка X, m1**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	14	2,50	0,0372	2,25	2,80	0,1393	5,56
W	14	1,05	0,0192	0,90	1,20	0,0720	6,88
ASD	6	2,61	0,0841	2,30	2,90	0,2060	7,90
HSD	5	2,55	0,1597	1,95	2,80	0,3571	14,00
HSLD	9	2,36	0,1240	1,85	3,10	0,3720	15,79
Lbas	13	2,68	0,0351	2,50	3,00	0,1267	4,73
EL	13	1,43	0,1246	0,50	2,30	0,4494	31,49
HH-index	5	3,52	0,2131	2,90	4,18	0,4766	13,55
A/L	14	45,64	0,7280	40,43	49,06	2,7238	5,97
HH/L	5	140,53	6,7841	116,10	157,63	15,1696	10,79
HSD/L	5	102,05	6,1288	78,00	112,50	13,7045	13,43
HSLD/L	9	93,16	4,8177	66,07	116,98	14,4532	15,51
Hsd/Hsld	5	1,07	0,0823	0,90	1,35	0,1841	17,15

**Таблица 4.96. Промеры и индексы *Borsodia praeungarica cotlovinensis*, Крыжановка 3, m2**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	44	1,65	0,0125	1,50	1,95	0,0829	5,01
W	45	0,99	0,0084	0,90	1,10	0,0566	5,69
ASD	32	2,59	0,0376	2,10	3,00	0,2124	8,19
HSD	32	2,26	0,0332	1,90	2,60	0,1876	8,31
HSLD	39	2,13	0,0367	1,60	2,60	0,2294	10,78
HH-index	29	3,11	0,0479	2,56	3,61	0,2577	8,29
HH/L	28	189,54	3,6684	142,16	235,70	19,4112	10,24
HSD/L	31	137,84	2,5156	110,26	166,67	14,0063	10,16

**Таблица 4.97. Промеры и индексы *Borsodia praeungarica cotlovinensis*, Этулия 3, m2**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	7	1,80	0,0309	1,65	1,90	0,0816	4,54
W	7	1,10	0,0244	1,00	1,20	0,0645	5,87
ASD	5	2,41	0,2900	1,30	3,00	0,6485	26,91
HSD	5	2,41	0,0600	2,30	2,60	0,1342	5,57
HSLD	5	1,80	0,0837	1,65	2,05	0,1871	10,39
L_BAS	6	1,93	0,0573	1,75	2,10	0,1402	7,25
HH-index	5	3,01	0,0723	2,86	3,25	0,1617	5,37
HH/L	5	167,62	5,2494	158,89	186,73	11,7381	7,00
HSD/L	5	133,94	2,1098	127,78	139,39	4,7176	3,52

Таблица 4.98. Промеры и индексы *Borsodia praehungarica cotlovinensis*, Крыжановка 3, м3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	32	1,46	0,0118	1,30	1,60	0,0665	4,56
W	36	0,76	0,0083	0,70	0,90	0,0496	6,55
ASD	21	1,97	0,0475	1,50	2,35	0,2177	11,04
HSD	35	1,14	0,0470	0,40	1,80	0,2778	24,45
HSLD	33	1,10	0,0341	0,80	1,60	0,1962	17,82
HH-index	33	1,60	0,0484	1,10	2,41	0,2779	17,41
HH/L	29	109,95	3,4602	83,68	150,52	18,6335	16,95
HSD/L	30	78,28	3,0740	42,86	112,50	16,8368	21,51

Таблица 4.99. Промеры и индексы *Borsodia praehungarica cotlovinensis*, Этулия 3, м3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	5	1,55	0,0158	1,50	1,60	0,0354	2,28
W	5	0,82	0,0255	0,75	0,90	0,0570	6,95
ASD	4	1,71	0,0657	1,60	1,90	0,1315	7,68
HSD	5	1,00	0,0880	0,70	1,20	0,1969	19,69
HSLD	5	0,78	0,0663	0,55	0,95	0,1483	19,02
L_BAS	5	1,66	0,0485	1,55	1,80	0,1084	6,53
HH-index	5	1,28	0,0874	1,06	1,53	0,1954	15,32
HH/L	5	82,21	5,3493	70,82	98,74	11,9613	14,55
HSD/L	5	64,41	5,4459	46,67	77,42	12,1775	18,91

Таблица 4.100. Промеры и индексы *Borsodia praehungarica cotlovinensis*, Крыжановка 3, М1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	29	2,34	0,0212	2,10	2,60	0,1140	4,86
W	33	1,30	0,0179	1,00	1,40	0,1030	7,94
DS	19	2,82	0,0543	2,10	3,20	0,2365	8,38
AS	24	2,19	0,0592	1,50	2,75	0,2898	13,21
ASL	22	2,13	0,0583	1,55	2,65	0,2737	12,84
PRS	21	2,64	0,0560	2,20	3,20	0,2566	9,71
PA-index	17	3,49	0,0715	2,97	4,22	0,2946	8,45
PA/L	15	150,21	3,4785	129,27	187,52	13,4723	8,97
AS/L	22	93,25	2,8300	57,69	122,22	13,2737	14,23
PRS/L	17	113,57	3,1567	93,88	142,22	13,0155	11,46

земляры имеют в целом более разделенные элементы. Так, слияние AL и T2 возрастает с уменьшением высоты коронки от 0,06 до 0,2. Часть молодых экземпляров имеет "лагуroidное" строение LRA2 с широкой, субквадратной вершиной. Задняя петля компактная, T4 в виде зубца. Эмалевый островок замыкается на аризной или мероризной стадии формирования корней при высоте коронки более 2,5. Островок начинает исчезать уже с уровня

Таблица 4.101. Промеры и индексы *Borsodia praeungarica cotlovinensis*, Этулия 3, М1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	27	2,35	0,0158	2,20	2,50	0,0819	3,49
W	27	1,32	0,0165	1,15	1,45	0,0857	6,50
DS	17	2,68	0,0646	2,35	3,25	0,2662	9,93
AS	26	1,48	0,0853	0,70	2,35	0,4348	29,36
ASL	22	1,82	0,0603	1,25	2,40	0,2827	15,51
PRS	19	2,40	0,0588	2,05	2,80	0,2563	10,69
L_BAS	27	2,45	0,0145	2,30	2,65	0,0754	3,07
PA-index	19	2,85	0,0846	2,28	3,47	0,3687	12,94
PA/L	19	122,34	3,5729	99,17	146,23	15,5738	12,73
AS/L	26	63,35	3,6176	28,57	97,92	18,4462	29,12
PRS/L	19	103,01	2,7036	87,50	122,22	11,7845	11,44

Таблица 4.102. Промеры и индексы *Borsodia praeungarica cotlovinensis*, Ливенцовка X, М1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	12	2,15	0,0278	2,00	2,30	0,0964	4,48
W	12	1,23	0,0130	1,15	1,30	0,0450	3,66
DS	11	3,17	0,1214	2,75	4,20	0,4027	12,71
AS	12	2,41	0,0657	2,00	2,80	0,2278	9,44
ASL	12	2,37	0,0970	2,00	3,25	0,3360	14,20
PRS	12	2,81	0,0832	2,40	3,30	0,2883	10,27
L_BAS	0						
PA-index	12	3,71	0,0956	3,32	4,33	0,3312	8,94
PA/L	12	172,25	4,6723	144,53	201,29	16,1853	9,40
AS/L	12	112,01	2,8011	95,24	130,23	9,7034	8,66
PRS/L	12	130,66	4,3037	104,35	153,49	14,9083	11,41

Таблица 4.103. Промеры и индексы *Borsodia praeungarica cotlovinensis*, Крыжановка 3, М2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	44	1,88	0,0146	1,65	2,15	0,0968	5,14
W	52	1,10	0,0133	0,90	1,35	0,0962	8,74
DS	35	2,27	0,0490	1,80	3,00	0,2896	12,74
AS	40	2,24	0,0510	1,25	3,05	0,3226	14,39
PRS	39	2,10	0,0319	1,70	2,50	0,1993	9,48
PA-index	35	3,11	0,0505	2,62	3,94	0,2985	9,60
PA/L	32	166,31	3,1840	136,68	213,17	18,0113	10,83
AS/L	36	120,09	2,7066	69,44	164,86	16,2393	13,52
PRS/L	35	112,69	2,0622	87,50	139,39	12,2003	10,83

**Таблица 4.104.** Промеры и индексы *Borsodia praeungarica cotlovinensis*, Этулия 3, М2

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	12	1,95	0,0123	1,90	2,05	0,0426	2,19
W	15	1,17	0,0126	1,10	1,25	0,0488	4,18
DS	12	2,14	0,0631	1,70	2,45	0,2186	10,23
AS	13	2,12	0,0432	1,70	2,32	0,1558	7,36
PRS	13	1,85	0,0733	1,30	2,20	0,2642	14,31
L_BAS	13	1,99	0,0190	1,90	2,15	0,0687	3,45
PA-index	13	2,81	0,0686	2,27	3,13	0,2474	8,79
PA/L	11	143,74	4,6010	110,59	160,48	15,2599	10,62
AS/L	11	107,87	2,8681	82,93	118,97	9,5125	8,82

**Таблица 4.105.** Промеры и индексы *Borsodia praeungarica cotlovinensis*, Крыжановка 3, М3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	30	1,66	0,0235	1,40	1,95	0,1290	7,77
W	36	0,90	0,0110	0,75	1,00	0,0660	7,36
DS	29	0,99	0,0295	0,70	1,30	0,1587	16,01
AS	26	1,68	0,0480	1,25	2,15	0,2446	14,57
PRS	31	1,42	0,0491	0,80	2,00	0,2732	19,18
PA-index	26	2,22	0,0635	1,63	2,83	0,3238	14,58
PA/L	23	134,57	4,3588	96,03	183,91	20,9039	15,53
AS/L	23	102,50	3,4987	73,53	133,33	16,7793	16,37
PRS/L	27	84,78	3,2133	53,33	126,67	16,6970	19,69
AS/PRS	26	1,20	0,0577	0,94	2,50	0,2941	24,48

**Таблица 4.106.** Промеры и индексы *Borsodia praeungarica cotlovinensis*, Этулия 3, М3

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	5	1,70	0,0354	1,60	1,80	0,0791	4,65
W	5	0,95	0,0383	0,82	1,05	0,0856	8,97
DS	5	0,90	0,0689	0,70	1,10	0,1541	17,12
AS	5	1,42	0,1271	1,05	1,80	0,2842	20,01
PRS	5	1,20	0,1225	0,90	1,60	0,2739	22,82
L_BAS	5	1,74	0,0510	1,60	1,85	0,1140	6,55
PA-index	5	1,86	0,1718	1,45	2,41	0,3842	20,64
PA/L	5	109,51	10,2248	85,29	145,96	22,8633	20,88
AS/L	5	83,61	7,6193	61,76	109,09	17,0373	20,38
PRS/L	5	70,57	7,2343	56,25	96,97	16,1764	22,92
AS/PRS	5	1,19	0,0584	1,05	1,39	0,1306	10,94

высоты коронки 2,2 и не обнаружен у экземпляров ниже 1,8. Эмалевый столбик составляет около трети высоты коронки. У трех из 34 (8%) экземпляров в Крыжановке 3 островок не замыкается и задне-внутренний входящий угол остается глубоким до основания коронки.

**Сравнение и замечания.** Среди изученных выборок наименее продвинутой является *V.p. cotlovinensis* из Этулии 3. Более высокие тракты, большую редукцию корней М1-2, более мелкий островок на М3 демонстрирует выборка из Крыжановки 3. Материал по *V.p. cotlovinensis* из ассоциации Ливенцовки X (возможно переотложенный), по-видимому, фиксирует еще более позднюю стадию развития вида. У части экземпляров m1 призматическая складка шире островной.

*Villanyia petenyii cotlovinensis* из Котловины (Топачевский, Скорик, 1977, Топачевский, Несин, 1989). Сложная геологическая ситуация местонахождения Котловина обусловила смешение материала с разных стратиграфических уровней (Александрова, 1965), к тому же осталась нераспознанной тафономическая смешенность материала из "хапровского" слоя (Топачевский, Скорик, 1977). Наша ревизия показала, что первоначальная типовая выборка из этого местонахождения содержит борзодии трех стратиграфических уровней: *V. novoasovica* с НН-индексом m1 1,5–2,3, *V. praehungaricus* (НН-индекс около 3,0–4,4), и *V. ex gr. newtoni-arankoides* (НН-индекс около 4,5–5,6). В дальнейшем материалы из позднелиоценовых слоев были разделены, хотя и не до конца, на две отдельные фауны: Котловина (средний слой) и Котловина (верхний слой) (Топачевский, Несин, 1989). Эти фауны характеризуются соответственно формами *V. praehungarica* и *V. ex gr. newtoni-arankoides*. Применение к ним одного названия *V. cotlovinensis* (= "*Villanyia petenyii cotlovinensis*") (Топачевский, Несин, 1989) не обосновано. Типовой экземпляр *V. cotlovinensis* (длина около 2,4, рис. 4.26: 8) принадлежит молодой особи. Мимомисный выступ противостоит Т5. Островная и призматическая входящие складки равны по глубине. По положению мимомисного выступа и широкому слиянию Т4 и Т5, очевидно, принадлежит продвинутой форме *V. praehungarica*.

*Villanyia petenyii* из среднего горизонта Черевичного (Топачевский, Скорик, 1977, Топачевский и др., 1987). По строению коренных близка, а по уровню гипсодонтии лишь ненамного менее продвинута, чем *V. praehungarica* из Крыжановки 3. *Villanyia fejervaryi palaeoucrainica* из той же ассоциации Черевичного не более чем крайняя форма изменчивости. При первоописании и последующем описании к этой форме отнесены m1 с редуцированным мимомисным выступом, они составляют всего лишь 6% общей выборки (8 из 130), (цифры по: Топачевский и др., 1987). Как видно из иллюстрации Топачевского и др., 1987 (с. 130, рис. 24а) многие экземпляры имеют хорошо развитый мимомисный выступ, а у некоторых он редуцируется только из-за сильного стирания коронки. Таким образом, очевидно, что данная форма основана на экземплярах *V. praehungarica* и ее выделение необосновано. По высоте дентиновых трактов (НН-индекс от 2,8 до 3,8) борзодии из Черевичного 2 соответствуют развитой форме *V. praehungarica*. В местонахождении присутствуют также немногочисленные переотложенные *V. novoasovica* с НН-индексом 1,5–2,0.

*Borsodia altisinuosa* из Штранцендорфа G (Rabeder, 1981). По высоте дентиновых трактов идентична *V. praehungarica cotlovinensis* из Крыжановки 3.

Отличием вероятно является лучшее развитие мимомисного тракта у *Borsodia altisinuosa*, однако изменчивость этого признака в Штранцендорфе G неизвестна.

**Замечания.** Таксономия этого эволюционного звена рода очень запутана. Старшим синонимом *B.p. cotlovinensis* может оказаться *B. lagurodontoides* (Schevtschenko, 1965), (рис. 4.26: 11). Вид был описан для массовой прогрессивной формы борзодии из верхнего горизонта Крыжановки и верхов разреза Куяльника (= Жеваховой горы) с характерным значительным проксимальным смещением мимомисного выступа и его редукцией по высоте коронки. По нашим материалам, в верхнем горизонте Крыжановки присутствуют уже две формы борзодий, отличающиеся по степени развития мимомисного выступа: аранкоидная и пролагуроидная линии. Кроме того, присутствуют остатки *B. graehungarica*, переотложенные из нижних горизонтов местонахождения. Как уже отмечалось Топачевским и Скорик (1977), тип *B. lagurodontoides* гораздо ближе стоит именно к *B. graehungarica* по степени слияния элементов антероконида и, особенно, по заднему положению мимомисного выступа. В связи с неясностью принадлежности типа название *B. lagurodontoides* следует считать *nomen dubius*.

#### *Borsodia arankoides* (Alexandrova, 1976)

Рис. 4.26: 14, 4.32: 1–5, Табл. 4.107–4.109.

? 1914 *Mimomys petenyii* n.sp. (partim), L. von Mehely, Fibrinae Hungariae: S. 191–194, Taf. IV: 6,7, ?8; non 5.

? 1914 *Mimomys newtoni* (partim): L. von Méhely, Fibrinae Hungariae: S. 223–226, Taf. VIII: 2–3; ?1. 1976 *Villanyia lagurodontoides* (partim), Л.П. Александрова, Грызуны антропогена...: сс. 50–51, рис. 24.

1976 *Villanyia arankoides* sp. nov (partim), Л.П. Александрова, Грызуны антропогена...: с. 51, рис. 25.

**Материал и местонахождения.** Ливенцовка 1–3, аллювиальные отложения хапровской свиты: 14 m1; Крыжановка 4, аллювиально-дельтовые отложения: 19 m1.

**Геологический возраст.** Поздний плиоцен, поздний вилланий, поздний виллафранк.

**Диагноз.** Мимомисный выступ m1 смещен вперед, противостоит передней части T5 или LRA4; глубокий, проходит до половины или основания коронки. Призматическая складка шире и глубже, чем островная. НН-индекс более 4,5. Задний корень m2 – снаружи от резца.

**Тип.** ГИН 825/2083. Размеры: L = 2,5; W = 1,02; H = 3,08; EL = 1,98; НН-index > 4,45. (рис. 4.26: 14). Мимомисный выступ хорошо развит, смещен вперед и противостоит передне-внутреннему входящему углу (LRA4). Призматическая складка шире островной. Имеется небольшой тракт мимомисного выступа. Приподнятость островной складки над основанием коронки около 2,0. Эмаль позитивно дифференцирована.

#### **Описание.**

**m1.** Мимомисный выступ смещен на лабиальную часть передней непарной петли, глубокий. Приподнят над основанием коронки от 0,5 до 1,5. После стирания экземпляры *B. arankoides* неотличимы от *B. newtoni*.

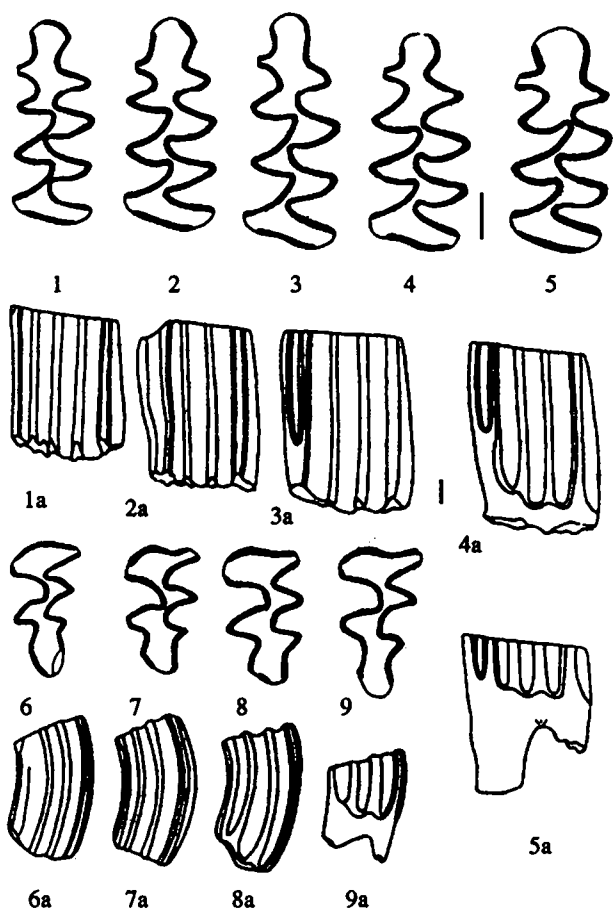


Рис. 4.32. Строение коренных *Borsodia*. Крыжановка 4

1–5 – m1 *Borsodia arankoides*; 6–9 – M3 *B. ex gr. newtoni-arankoides*; а – лабиальная сторона, б – лингвальная сторона

**m2-m3-M1-M2-M3:** Все моляры зубного ряда, кроме m1 не могут быть достоверно разделены для *B. arankoides* и *B. newtoni*. Их описание дано под рубрикой *B. newtoni* (см. ниже).

**Микроструктура эмали.** Изученный m1 принадлежит онтогенетически старому экземпляру и имеет хорошо развитые корни и прорванные дентиновые тракты. Ведущие края заметно толще замыкающих. Ведущие края имеют очень тонкий, почти исчезающий внутренний слой радиальной эмали, слой хорошо развитой пластинчатой эмали, заметно заходящей на замыкающие края, и, наконец, внешний слой нормальной радиальной эмали. Закрывающая эмаль задней петли имеет внутренний слой радиальной эмали и тонкий слой тангенциальной эмали. Призмы этого слоя расположены довольно плоско, однако снаружи переходят в тонкий слой радиальной эмали. Замыкающие края образованы внутренним слоем радиальной эмали и наружным слоем сравнительно хорошо развитой тангенциальной эмали. Лингвальная часть эмалевой стенки передней петли образована радиальной

Таблица 4.107. Промеры и индексы *Borsodia arankoides*, Крыжановка 4, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	9	2,46	0,0489	2,25	2,75	0,1467	5,98
W	9	0,98	0,0313	0,85	1,10	0,0939	9,60
ASD	3	3,35	0,1893	3,00	3,65	0,3279	9,79
HSD	2	3,00		3,00	3,00		
HSLD	3	3,17	0,1667	3,00	3,50	0,2887	9,12
EL	7	1,33	0,1229	1,00	1,80	0,3251	24,47
HH-index	2	4,43	0,1836	4,24	4,61	0,2596	5,87
A/L	9	46,61	0,5970	43,48	48,98	1,7911	3,84
HH/L	2	180,89	11,1841	169,71	192,07	15,8167	8,74
HSD/L	2	122,50	2,5000	120,00	125,00	3,5355	2,89
HSLD/L	3	130,28	7,9106	120,00	145,83	13,7015	10,52
Hsd/Hsld	2	0,93	0,0714	0,86	1,00	0,1010	10,88

Таблица 4.108. Промеры и индексы *Borsodia arankoides*, Ливенцовка 1, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	16	2,43	0,0323	2,22	2,78	0,1292	5,33
W	18	0,98	0,0173	0,78	1,10	0,0733	7,48
ASD	4	3,25	0,2139	2,88	3,70	0,4278	13,18
HSD	7	3,34	0,0730	3,02	3,61	0,1932	5,79
HSLD	7	3,18	0,0590	2,93	3,37	0,1562	4,91
L_BAS	16	2,61	0,0401	2,39	2,98	0,1602	6,15
EL	15	1,73	0,1858	0,49	2,68	0,7196	41,59
HH-index	7	4,61	0,0799	4,38	4,94	0,2115	4,58
A/L	16	45,04	0,5815	41,80	50,00	2,3262	5,16
HH/L	7	195,52	5,0951	175,83	218,86	13,4805	6,89
HSD/L	7	141,48	4,1327	121,29	157,66	10,9342	7,73
HSLD/L	7	134,86	3,6272	125,21	151,80	9,5968	7,12
Hsd/Hsld	7	1,05	0,0225	0,95	1,13	0,0596	5,68

Таблица 4.109. Промеры и индексы *Borsodia arankoides*, Ливенцовка 3, 4, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	5	2,45	0,0337	2,34	2,54	0,0754	3,08
W	5	0,99	0,0193	0,93	1,05	0,0432	4,36
ASD	1	3,42		3,42	3,42		
HSD	3	3,39	0,0481	3,30	3,46	0,0833	2,45
HSLD	3	3,48	0,0954	3,29	3,59	0,1652	4,75
L_BAS	5	2,62	0,0350	2,49	2,68	0,0783	2,99
EL	5	2,28	0,2714	1,46	2,78	0,6068	26,61
HH-index	3	4,86	0,0695	4,75	4,99	0,1204	2,48
A/L	5	45,22	0,5026	43,85	46,28	1,1238	2,49
HH/L	3	199,95	3,7498	196,10	207,45	6,4949	3,25
HSD/L	3	139,52	1,6534	136,22	141,32	2,8638	2,05
HSLD/L	3	143,14	4,7588	135,95	152,14	8,2425	5,76
Hsd/Hsld	3	0,98	0,0331	0,93	1,04	0,0574	5,87



эмалью с тонким срединным пластинчатым слоем на ведущем крае пятой лингвальной выходящей складки BRA5 и с коротким участком внешней тангенциальной эмали на замыкающем краю этой складки. Небольшой лабиальный отрезок эмали между мимомисным выступом и головкой передней петли образован радиальной эмалью с двумя крошечными зонами тангенциальной эмали по краям этого участка. Таким образом эмаль передней петли у *Borsodia arankoides* демонстрирует начало дифференциации на нормальные эмалевые типы ведущих и замыкающих краев. Эта дифференциация предшествует образованию дополнительных треугольных призм антероконидного комплекса (Koenigswald & Tesakov, 1997).

**Сравнение и замечания.** Старшим синонимом для прогрессивных “аранкоидных” борзодий с хорошо развитым мимомисным выступом может оказаться *B. petenyii* (Méhely, 1914). В советской микротериологической практике это название применялось для форм борзодий с средне-низкими трактами, и хорошо выраженным мимомисным выступом. Однако анализ типовой серии, изображенной фон Мехели (1914), табл. IV, рис. 6–7, показывает заметное проксимальное смещение мимомисного выступа. Поскольку голотипа выделено не было, впоследствии был выделен лектотип – нижнечелюстная ветвь с m1–m3 (Jánossy, van der Meulen, 1975, p. 390). Последующая фиксация в качестве типа другого экземпляра типовой серии (Méhely, 1914: taf. IV: 6) В.А. Топачевским и А.Ф. Скорик (1977: 104) неправомерна. Г. Рабедер изобразил лектотип Яношши и ван дер Мелена (Rabeder, 1981: fig. 45: 5, 48: 4), см. также рис. 4.26: 13. Тип (нижнечелюстная ветвь с m1–3) принадлежит взрослому экземпляру со стертым мимомисным выступом m1. Дополнительные экземпляры m1, изображенные фон Мехели (Méhely, 1914) и Г. Рабедером (Rabeder, 1981) из типового местонахождения все имеют мимомисную складку в достаточно продвинутом вперед положении. По-видимому, мы имеем здесь дело с единой формой позднего, достаточно прогрессивного вида борзодии, сравнимой с формами из фаун конца позднего плиоцена Причерноморья. По мнению Д. Яношши и А. ван дер Мелена (Jánossy et van der Meulen, 1975), это несколько менее продвинутая форма, чем *B. hungarica* из Виллани 3. Однако М. Кретцой (Kretzoi, 1956) отметил, что местонахождение Беременд 4 содержит смешанную фауну, где выделяется доломисно-мимомисная и лагуродонтная фауны. В списке Кретцоя фигурируют как *Mimomys petenyii*, так и *M. hungaricus*. На различия в эволюционном уровне элементов типовой серии обращал внимание и И.М. Громов, в частности как акроризное, так и плевроризное положение заднего корня m2 (Громов, Поляков, 1977). Применимость названия “*petenyii*” для аранкоидных борзодий зависит от того, какую именно форму типифицирует лектотип.

Другим старшим синонимом может оказаться *Borsodia tanaitica* (Schevtschenko, 1965). Типом является фрагмент нижнечелюстной ветви с m1–m2.  $Lm1 = 2,55$ . Антероконид типового m1 (рис. 4.26: 10, по Шевченко, 1965, с. 37, рис. 17:а) вытянут в передне-заднем направлении. Мимомисный выступ хорошо развит, противостоит передней части T5. Призматическая складка несколько шире островной. Антероконидные треугольники отчетливо пережаты. По-видимому, это – молодой экземпляр. Формы, подобные типу *B. tanaitica*, встречаются в низах разреза хапровских песков (Ливенцовка 4 и

5), откуда и был собран типовой материал. Однако, тип *V. tanaitica* может представлять собой и переотложенный экземпляр *V. praehungarica*. Необходима ревизия типового материала.

*Villanyia arankoides* (Александрова, 1976). В верхних слоях местонахождения Ливенцовка доминируют прогрессивные борзодии из группы *newtoni* с далеко смещенным вперед мимомисным выступом. Глубина мимомисного выступа очень изменчива. Лишь часть экземпляров имеют глубокий мимомисный выступ, не исчезающий до средних стадий стирания коронки. По-видимому, на стратиграфическом уровне самого конца виллания начинает проявляться разветвление европейских борзодий на аранкоидную и пролагуroidную линии. Обе линии имеют мимомисный выступ, но по мере роста гипсодонтности он все более смещается на начальные стадии онтогенеза у "пролагуroidной" линии и наоборот закрепляется в морфологии "аранкоидной" группы. Однако сильно стертые экземпляры обеих линий со стертым мимомисным выступом неотличимы друг от друга. На стратиграфическом уровне Ливенцовки 3 перекрытие изменчивости обеих групп еще очень велико. Однако вполне вероятно, что тип *V. arankoides* принадлежит именно к аранкоидной группе. Старшими синонимами *V. arankoides* могут оказаться прежде всего *V. petenyii* и *V. tanaitica*.

#### *Borsodia newtoni* (F. Major, 1902)

Рис. 4.26: 12, 4.33: 1-5, 7-8, Табл. 4.110-4.116

- 1902 *Mimomys newtoni* n.sp., F. Major, Exhibition on...: p. 103, fig. 13: 7, fig. 14: 10.  
1934 *Mimomys fejevaryi* n.sp., Th. Kormos, Neue Insektenfresser...: S. 296-321, fig. 47.  
1938 *Mimomys newtoni hungaricus* Kormos; *Mimomys newtoni*..., S. 359, Taf. II.  
1975 *Mimomys (Borsodia) hungaricus*, D. Jánossy & A. van der Meulen, On *Mimomys*...: pp. 389-390, pl. 2: 10-11.  
1976 *Villanyia fejevaryi* (partim), Л.П. Александрова, Грызуны антропогена...: сс. 55-58, рис.26.  
1976 *Villanyia exilis*, Л.П. Александрова, Грызуны антропогена...: сс. 58-59, рис. 27.  
1977 *Villanyia fejevaryi palaeodanubica*: В.А. Топачевский, А.Ф. Скорик, Грызуны раннетаманской фауны... : сс. 145, рис. 43: 7-11; Рис. 45.  
1977 *Villanyia fejevaryi tiligulica*, В.А. Топачевский, А.Ф. Скорик, Грызуны раннетаманской фауны... : сс. 145-147, рис. 41: 3-11; рис. 43: 1-6.  
1986 *Mimomys (Borsodia) newtoni* (partim), D. Mayhew & A. Stuart, Stratigraphic and taxonomic...: p. 453-455, fig. 12: 8, ?9; non 7, нес 11-15.  
1989 *Dinaromys topachevskii*, В.А. Несин, А.Ф. Скорик, Первая находка...: сс. 14-17.  
1993 *Borsodia* ex gr. *fejevaryi-prolaguroides*: A.S. Tesakov, Evolution of *Borsodia*...: pp. 43-44, fig. 5: 1-3.

**Материал и местонахождения.** Ливенцовка 1-3, аллювиальные отложения хапровской свиты: 66 m1; Крыжановка 4, аллювиально-дельтовые отложения: 15 m1; Гиздар 1, отложения верхнего куяльника: 1 m1, 1 M3.

**Геологический возраст.** Поздний плиоцен, поздний вилланий, поздний виллафранк.

**Диагноз.** Мимомисный выступ m1 смещен вперед, противостоит передней части T5 или LRA4; исчезает на ранних стадиях стирания коронки. НН-индекс более 4,5. Задний корень m2 - снаружи от резца.

**Описание.** Полевки мелких и средних размеров. Дентиновые тракты прорываются в основном на аризной и мероризной стадии формирования корней.

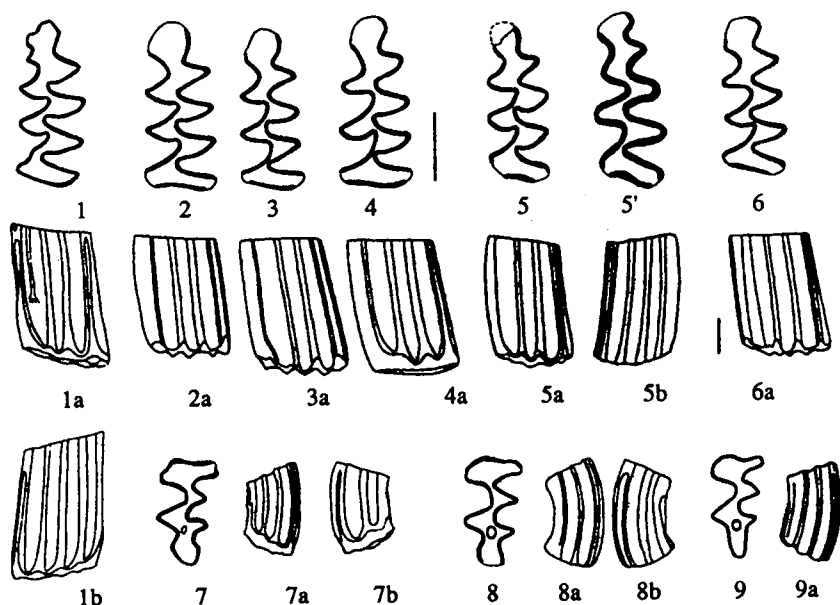


Рис. 4.33. Строение коренных *Borsodia ex gr. newtoni*

1-6 - m1; 7-9 - M3. *Borsodia newtoni*: 1, 7 - Ливенцовка 3; 2-4 - Крыжановка 4; 5, 8 - Тиздар 1. *Borsodia newtoni vel Prolagurus temopolitanus*: 6, 9 - Тиздар 2; 1-9 - жевательная поверхность; а - лабиальная сторона, б - лингвальная сторона; 5' - основание коронки

**m1.** Большинство экземпляров из верхних горизонтов Ливенцовки и Крыжановки 4 имеют очень короткий мимомисный выступ, который стирается уже при высоте коронки 2,5-3,0. После стирания мимомисного выступа передняя непарная петля - округлая, широко слита с антероконадными треугольниками. Ширина слияния непарной петли меньше ширины слияния T4-T5. Дентиновые тракты более 3-3,5.

**m2.** Задний корень снаружи от резца.

**M1.** Коренные имеют два корня.

**M2.** Коренные имеют два корня.

Таблица 4.110. Промеры и индексы *Borsodia newtoni*, Крыжановка 4, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	14	2,41	0,0372	2,20	2,60	0,1393	5,77
W	15	1,00	0,0226	0,85	1,20	0,0876	8,79
ASD	2	3,70		3,70	3,70		
HSD	4	3,59	0,2105	3,00	4,00	0,4211	11,74
HSLD	3	3,35	0,2021	3,00	3,70	0,3500	10,45
EL	4	2,17	0,4392	1,12	3,25	0,8784	40,53
HH-index	3	4,91	0,2171	4,50	5,23	0,3760	7,66
A/L	14	44,81	0,3199	42,86	46,15	1,1970	2,67
HH/L	3	217,50	15,3682	187,37	237,85	26,6184	12,24
HSD/L	3	158,33	17,1252	125,00	181,82	29,6618	18,73
HSLD/L	3	148,04	10,1122	136,36	168,18	17,5149	11,83
Hsd/Hsld	3	1,08	0,1320	0,90	1,33	0,2287	21,25

Таблица 4.111. Промеры и индексы *Borsodia newtoni*, Ливенцовка 1, 4, м1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	46	2,50	0,0187	2,24	2,80	0,1269	5,08
W	52	1,03	0,0095	0,88	1,17	0,0684	6,66
ASD	8	3,37	0,1374	2,93	4,05	0,3886	11,54
HSD	10	3,23	0,0620	3,00	3,56	0,1960	6,06
HSLD	14	3,30	0,0477	3,07	3,61	0,1785	5,42
L_BAS	42	2,61	0,0216	2,34	2,90	0,1402	5,37
EL	14	2,60	0,0835	2,00	3,12	0,3123	12,01
HH-index	10	4,62	0,0769	4,34	5,07	0,2432	5,27
A/L	46	44,47	0,3529	35,71	50,57	2,3936	5,38
HH/L	10	186,40	4,3501	167,66	203,62	13,7561	7,38
HSD/L	10	130,54	3,2392	112,78	143,10	10,2434	7,85
HSLD/L	14	132,94	2,4979	119,54	147,41	9,3461	7,03
Hsd/Hsld	10	0,98	0,0178	0,91	1,08	0,0562	5,72

Таблица 4.112. Промеры и индексы *Borsodia newtoni*, Ливенцовка 3, 4, м1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	19	2,50	0,0241	2,34	2,68	0,1052	4,21
W	22	1,01	0,0113	0,93	1,12	0,0530	5,23
ASD	-						
HSD	2	3,33	0,0900	3,24	3,42	0,1273	3,82
HSLD	5	3,24	0,0722	3,02	3,46	0,1613	4,99
L_BAS	20	2,61	0,0276	2,39	2,88	0,1236	4,73
EL	11	2,42	0,1384	1,46	2,98	0,4589	19,00
HH-index	2	4,74	0,0027	4,74	4,75	0,0038	0,08
A/L	19	44,23	0,5241	38,78	47,39	2,2845	5,16
HH/L	2	199,33	3,2365	196,10	202,57	4,5772	2,30
HSD/L	2	139,89	1,4304	138,46	141,32	2,0229	1,45
HSLD/L	5	130,44	5,6474	113,53	147,86	12,6279	9,68
Hsd/Hsld	2	0,99	0,0515	0,94	1,04	0,0729	7,38

Таблица 4.113. Промеры и индексы *Borsodia ex gr. newtoni-arankoides*, Ливенцовка 1, М1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	15	2,24	0,0198	2,10	2,35	0,0766	3,42
W	15	1,24	0,0096	1,20	1,30	0,0372	2,99
DS	12	4,41	0,0633	4,00	4,70	0,2193	4,98
AS	13	3,67	0,0524	3,20	3,90	0,1888	5,15
ASL	13	3,54	0,0532	3,20	3,75	0,1917	5,42
PRS	10	4,19	0,0826	3,55	4,50	0,2612	6,23
L_BAS	15	2,37	0,0300	2,20	2,60	0,1163	4,90
PA-index	10	5,59	0,0844	4,95	5,95	0,2671	4,78
PA/L	10	248,70	5,4735	220,01	276,97	17,3088	6,96
AS/L	13	164,43	2,7858	148,84	181,40	10,0445	6,11
PRS/L	10	186,41	4,8795	157,78	209,30	15,4303	8,28

**Таблица 4.114. Промеры и индексы *Borsodia ex gr. newtoni-arankoides*, Ливенцовка 3, М1**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	14	2,19	0,0261	2,05	2,35	0,0978	4,46
W	14	1,26	0,0195	1,15	1,35	0,0730	5,81
DS	5	4,34	0,1288	4,00	4,80	0,2881	6,64
AS	12	3,49	0,0683	3,05	3,85	0,2366	6,78
ASL	11	3,35	0,0911	2,85	3,70	0,3020	9,00
PRS	9	3,89	0,0247	3,80	4,00	0,0741	1,90
L_BAS	14	2,30	0,0382	2,00	2,50	0,1428	6,21
PA-index	9	5,17	0,0440	5,03	5,38	0,1320	2,55
PA/L	9	236,73	4,1307	220,47	262,24	12,3922	5,23
AS/L	12	159,98	3,6325	138,64	180,49	12,5832	7,87
PRS/L	9	178,00	2,9271	167,39	190,24	8,7812	4,93

**Таблица 4.115. Промеры и индексы *Borsodia ex gr. newtoni-arankoides*, Ливенцовка 1, М2**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	10	1,82	0,0198	1,70	1,90	0,0626	3,45
W	10	1,01	0,0138	0,95	1,05	0,0438	4,36
DS	8	3,26	0,0555	3,05	3,50	0,1568	4,82
AS	10	3,53	0,0739	3,05	3,80	0,2336	6,62
PRS	10	3,42	0,0916	2,90	3,75	0,2897	8,48
L_BAS	10	1,85	0,0337	1,70	2,00	0,1066	5,78
PA-index	10	4,91	0,1073	4,42	5,34	0,3393	6,91
PA/L	10	271,18	7,2809	232,67	296,60	23,0242	8,49
AS/L	10	194,83	5,0788	160,53	211,76	16,0605	8,24
PRS/L	10	188,47	5,8547	161,11	208,33	18,5142	9,82

**Таблица 4.116. Промеры и индексы *Borsodia ex gr. newtoni-arankoides*, Ливенцовка 3, М2**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	7	1,78	0,0264	1,70	1,90	0,0699	3,93
W	7	1,06	0,0230	1,00	1,15	0,0607	5,75
DS	3	3,62	0,1590	3,30	3,80	0,2754	7,61
AS	4	3,55	0,1061	3,35	3,80	0,2121	5,98
PRS	4	3,19	0,1390	3,00	3,60	0,2780	8,72
L_BAS	7	1,86	0,0180	1,80	1,95	0,0476	2,55
PA-index	4	4,77	0,1474	4,50	5,13	0,2948	6,17
PA/L	4	261,63	7,9118	249,83	284,81	15,8237	6,05
AS/L	4	194,44	4,0888	186,11	202,78	8,1776	4,21
PRS/L	4	174,82	8,4922	163,16	200,00	16,9844	9,72

МЗ (рис. 4.32: 6–9). Дентиновые поля жевательной поверхности с тенденцией к разделению. Переднее слияние (AL–T2) – небольшое. Задняя петля округло-вытянутая, без дополнительных выходящих углов. Мелкий задний островок только на ранних стадиях формирования корней.

**Микроструктура эмали.** Изучен m1 из Крыжановки 4, принадлежащий старому экземпляру с хорошо развитыми корнями, прорванными дентиновыми трактами и с отчетливой дифференциацией эмалевой стенки на более толстые ведущие и более тонкие замыкающие края.

Ведущие края построены из тонкого наружного слоя радиальной эмали, переходящего в слой прекрасно выраженной пластинчатой эмали и внутреннего слоя радиальной эмали. Пластинчатая эмаль заходит во внешнюю область замыкающих краев. Замыкающие края сложены внутренним радиальным слоем и тонким слоем тангенциальной эмали с призмами не вполне параллельными. Тангенциальная эмаль присутствует только в центральных и внешних частях замыкающих краев. Завершающая эмаль задней петли демонстрирует толстый внутренний слой радиальной эмали и более тонкий слой примитивной тангенциальной эмали.

Передняя петля антероконидного комплекса еще не имеет заметных дополнительных треугольных призм (антиклинальных складок). Эмаль же этой области построена аналогично таковой *Borsodia arankoides* с начальным разделением на типы ведущих и замыкающих краев. Это подчеркивается присутствием небольших зон внешней тангенциальной эмали и внутренней пластинчатой эмали внутри слоя радиальной эмали на обеих сторонах передней петли (Koenigswald & Tesakov, 1997).

**Сравнение и замечания.** *Miomys newtoni* из Ист Рантона. Ревизия материала Майора показала, что тип вида принадлежит не роду *Miomys*, а роду *Borsodia* (Mayhew, Stuart, 1986). Типовой m1 имеет высокую коронку и очень неглубокий, сильно смещенный проксимально мимомисный выступ. Уже на следующей стадии стирания он приобретает “пролагуroidный” облик. Высота лабиальных трактов, рассчитанная по рисунку Д. Мэйхью, составляет  $\geq 3,54$  для заднего тракта и 3,55 для тракта антероконида. Такие значения характерны для борзодий из верхних горизонтов Ливенцовки. Хотя для *B. newtoni* неизвестна изменчивость выраженности мимомисного выступа (описан единственный m1), это название, вероятно, является старейшим пригодным для борзодий пролагурусной линии. Сопутствующая ассоциация из типового местонахождения с прогрессивными *Miomys pliocaenicus*, *Miomys tigliensis*, *Pitymimomys pitymuides* позволяет датировать фауну Ист Рантона второй половиной виллания и началом позднего виллафранка.

Для поздних гипсодонтных форм борзодий с ранней редукцией мимомисного выступа описано несколько таксонов видовой группы:

*Miomys fejevargyi* из местонахождения Надьхаршаньхедь 2 (Kormos, 1934). Тип – нижнечелюстная ветвь с m1–m3 (m1: рис. 4.26: 16 по Rabeder, 1981, с. 75, рис. 53), характеризуется отсутствием мимомисного выступа, крупными размерами (L m1 около 2,9), позитивно дифференцированной эмалью и хорошо развитой передневнутренней входящей складкой на m2–m3, близкой к 90 градусам. Прогрессивная форма рода. Очень крупные размеры, по-видимому, лишь крайний вариант изменчивости в целом мел-

ких поздних борзодий. Замечание Г. Рабедера (Rabeder, 1981) о присутствии у типа цемента, вероятно, ошибочно (устное сообщение Л.И. Рековца, 1992). По-видимому, младший синоним *V. newtoni*.

Среди полевок в типовом местонахождении абсолютно доминируют некорнезубые полевки *Prolagurus (Lagurodon) arankaе*, что заставляет поставить под сомнение синхронность единичного остатка *Borsodia* остальной фауне. О совместном нахождении остатков борзодий и некорнезубых лагурин см. ниже.

*Mimomys newtoni hungaricus* из Виллани 3. Согласно первоначальному описанию Т. Кормоша (Kormos, 1938), мелкая бесцементная полевка с длинной коронки *m1* от 2,3 до 2,7. Мимомисный выступ на *m1* присутствует только у очень молодых экземпляров и быстро исчезает, после чего передняя петля становится округлой, а общие очертания зуба напоминают таковые у *Arvicola*. На *M3* отмечается неглубокий задний островок эмали. Отсутствие цемента на коренных зубах этого вида послужило Т. Кормошу основанием для выделения венгерской формы как локальной бесцементной расы английской цементной *Mimomys newtoni*. М. Кретцой (Kretzoi, 1956) повысил ранг этой формы до видового: *Mimomys hungaricus*. Д. Яношши и А. ван дер Мелен (Jánossy & van der Meulen, 1975) описали новый подрод рода *Mimomys*, *Borsodia*, с типовым видом *M.(B.) hungaricus*. После того как тип *M. newtoni* оказался представителем рода *Borsodia* (Mayhew, Stuart, 1986), этот вид с ранней редукцией мимомисного выступа (рис. 4.26: 12) переводит *V. hungarica* в младшие синонимы. Обе формы происходят с уровня позднего виллания, биозоны *M. pliosaenicus*.

*Villanyia fejevaryi palaeodanubica* из Котловины (Топачевский, Скорик, 1977). Тип – *m1*, длина около 2,55 (рис. 4.26: 7, по Топачевский, Скорик, 1977, с. 150, рис. 45: 5). Типовой экземпляр имеет компактный антерокоид без мимомисного выступа и с округлой головкой, слабо скошенной внутрь. Эмаль отчетливо позитивно дифференцирована. Типовой экземпляр был повторно изображен (Топачевский, Несин, 1989, с. 79, рис. 30: 2) среди материала из среднего слоя. Изображение лабиальной стороны коронки позволяет оценить НН-индекс как  $\geq 4,0$ . Такое значение находится на границе показателей *V. graehungarica* и *V. ex gr. newtoni*. Редукция мимомисного выступа при высоте коронки около 2,9 выходит за пределы морфологической нормы *V. graehungarica*. Таким образом, тип *V. palaeodanubica*, очевидно, представляет круг форм *V. ex gr. newtoni* с очень коротким мимомисным выступом. Как уже отмечалось выше, наша ревизия коллекций из Котловины показала, что в материалах из верхнего и среднего слоев присутствуют как остатки *V. graehungarica*, так и прогрессивные гипсодонтные формы *V. ex gr. newtoni* и *V. ex gr. arankoides*.

*Villanyia fejevaryi tiligulica* из Тилигула (Топачевский, Скорик, 1977). Тип – нижнечелюстная ветвь с *m1*–*m3*. Типовой *m1*, длина около 2,6 (рис. 4.26: 15) имеет округлую непарную петлю антерокоида, и примерно симметричные внутренний и внешний входящие углы антерокоида. Передне-внутренние входящие углы *m2*–*m3* – чуть больше 90 градусов. В местонахождении Тилигул (= хутор Морской) присутствуют чрезвычайно гипсодонтные борзодии с очень поздней закладкой корней. У большинства из них мимомисный выступ очень короткий и быстро стирается. Лишь очень

небольшая часть выборки тяготеет к аранкоидной группе с более глубоким мимомисным выступом. Типом выбран морфотип с уже редуцированным мимомисным выступом, близкий к *V. newtoni*. Описанные из Тилигула некорнезубые *P. graerapponicus* и *L. arankaе* – лишь очень молодые экземпляры борзодий (Л.И. Рековец: устное сообщение 1991). Идентичные поздние переходные формы описаны из одновозрастных фаун позднего виллания Темната Дупка в Болгарии (Popov, 1986) и верхнего горизонта Крыжановки (Tesakov, 1993a). *V. tiligulica* – по всей вероятности младший синоним *V. newtoni*.

Из типового местонахождения *V. tiligulica* – Тилигула, описана еще одна форма, видимо, представляющая собой младший из пригодных синонимов *V. newtoni*. Это – *Borsodia topachevskii* (Nesin et Scorik, 1989). Тип – нижнечелюстная ветвь с  $m1-m3$ . Длина  $m1$  2,7. Передняя петля округлой формы. Строение  $m2-m3$  типично для поздних представителей рода, передне-внутренний угол близок к 90 градусам,  $m2$  в плевроризной позиции. Недавно тип был изучен В.С. Зажигиным (письменное сообщение, 1998). Типовой экземпляр ( $m1$ , рис. 4.26: 18, по рисунку В.С. Зажигина) был первоначально отнесен авторами описания к роду *Dinaromys* на основании присутствия небольших отложений цемента. По-видимому, за цемент были приняты вторичные карбонатные отложения во входящих углах. Кроме того, В.С. Зажигин установил наличие у типа особого лагурусного питательно-го отверстия у передне-внутреннего края альвеолы  $m1$ . Этот признак является апоморфным для поздних борзодий и всех современных лагурин. От всех известных *Dinaromys* (*D. allegranzi*, *D. dalmatinus*, *D. bogdanovi*) *V. topachevskii* четко отличается мелкими размерами, большей гипсодонтностью, более узкими коренными, и строением передних отделов  $m2-m3$  с близким к прямому входящим углом между  $T3$  и  $T4$  (тупой угол у *Dinaromys*), а также разделенными  $T3$  и  $T4$  на  $m3$  (всегда широко слиты у *Dinaromys*).

*Villanyia prolaguroides* (Зажигин, 1980). Мелкая форма, согласно первоначальному диагнозу, длина  $m1$  не более 2,6. Непарная петля антероконида округлая, короткий мимомисный выступ встречается только у очень молодых экземпляров.  $M3$  без островка эмали. Вид известен из двух местонахождений раннего бихария Западной Сибири – Кизиха и Раздолье. В обоих случаях он найден в ассоциации с более крупной *V. fejervaryi* (вероятно, также форма круга *V. newtoni*) и некорнезубыми лагуринами – *Prolagurus rannonicus*. Если в дальнейшем подтвердится, что остатки борзодий не переотложены из отложений позднего виллания, то западно-сибирские *V. prolaguroides* окажутся наиболее поздней линией рода, пережившей массовое появление некорнезубых *Lagurini*. В противном случае – лишь младший синоним *V. newtoni*.

На юге Восточной Европы достоверных материалов по совместному присутствию некорнезубых лагурин и поздних борзодий нет. Большинство таких регистраций – это или единые переходные формы (Popov, 1986; Tesakov, 1993a) или остатки борзодий находятся в переотложенном виде. Однако полностью исключить возможность кратковременного переживания каких-то популяций *Borsodia* после массового распространения некорнезубых лагурин на современном уровне изученности нельзя.



## Р о д *Allophaiomys* Kormos 1932

**Систематические замечания.** Род *Allophaiomys* Kormos был основан на простой морфологии  $m1$  и  $M3$ , схожей с таковой у современных центрально-азиатских *Phaiomys*. Несколько видов *Microtus s.l.* центральной Азии (Громов и Поляков, 1977, Nadachowski и Zagorodnyuk, 1996) и Центральной Америки (Martin, 1989) сохранили простую зубную морфологию, сопоставимую или неотличимую от известной для *Allophaiomys*. Недавно первоначальная концепция происхождения всей группы *Microtus s.l.* от единственного вида *Allophaiomys pliosaenicus* был подвергнут сомнению на основании кариотипических и иммунологических исследований современных видов (Агаджанян, Яценко, 1984, Chaline, Graf, 1988, и др.). Несмотря на то что, возможно, это сборная группа, “замаскированная” плезиоморфными признаками (Martin & Tesakov, 1998), формы *Allophaiomys* все же намного менее диверсифицированы и более соответствуют концепции естественной группы, чем род (надрод) *Microtus s.l.* Напротив, промежуточные аллофайомисно-микротусные формы, имеющие строение  $m1$ , соответствующие морфологии “*Pitymys*” (с различной степенью усложнения непарной петли антероконида и слитыми антероконидными треугольниками T4 и T5), очевидно, представляют уже независимые параллельные филетические линии. В последние годы было правомерно предложено использовать название *Terricola* для европейских питимисных полевков (Chaline, Brunet-Lecomte, Graf, 1988). Однако название *Terricola*, как перед этим и *Pitymys*, теперь иногда бывает огульно употреблено для “питимисных” форм, не связанных близким родством с настоящими подземными полевками группы *subterraneus*, т.е. с собственно терриколами. Такой подход характерен, например, для работы Ч. Репеннинга (Repenning, 1992). В этой обширной и прекрасно иллюстрированной монографии этот исследователь предложил также использовать название *Lasiopodomys* для микротюидных полевков с “раттицеповидной” морфологией  $m1$  (T4 отделен от слитых T5 и головки антероконида). Эта явно неудачная попытка из-за высокой филетической разнородности, полифилетичности подобной группы. Кроме того, морфология большинства форм, включаемых Репеннингом в эту группу, не соответствует морфологии современных *Lasiopodomys*.

Я предлагаю использовать подроковые и родовые названия для производных *Allophaiomys* только, если может быть четко показана близость или филетическая связь с современными группами. Хорошим примером может служить последовательность морфологических видов, ведущая к современным стадным полевкам *Stenocranius gregalis* (Рековец, 1994).

А. ван дер Мелен (van der Meulen, 1973, p. 96) привел неформальный диагноз *Allophaiomys*: “полевки группы *Microtus s.l.* со средними значениями  $V/W$  и  $C/W$  на  $m1 > 8$ .” Это широкое определение позволяет использование название *Allophaiomys* для некоторых “питимисных” форм, и заполняет разрыв между *Allophaiomys* и многочисленными естественными ветвями *Microtus s.l.* Такое определение не оставляет места для искусственных таксонов подобно “*Lasiopodomys*” в смысле Репеннинга или “*Pitymys*” в ранних (до 1988 года) европейских работах.

Ч. Репеннинг (Repenning, 1992) диагностировал *Allophaiomys* как “род трибы *Arvicolini* с некорнезубыми молярами и длиной первого нижнего моляра не более 3,0 mm; Расстояния A–A', B–B', и C–C' никогда сильно не пережаты у более чем 40 процентов популяции”. Этот диагноз, основан на оценке доступного типового материала из Бетфии 2. Ссылка на потенциально непостоянную трибную структуру *Arvicolinae*, по-видимому, должна быть исключена из диагноза. У некоторых видов *Allophaiomys* (*A. vandermeuleni* Agusti) длина m1 может превышать 3,0 mm (Agusti, 1991).

Таким образом, предлагается следующий ревизованный синтетический диагноз *Allophaiomys* (Tesakov, 1998b):

Микротоидные полевки с некорнезубыми коренными, наружным цементом, и длиной первого нижнего коренного близкой или меньшей 3,0. Элементы антероконидного комплекса первого нижнего коренного никогда полностью не разъединены, средние значения B/W и C/W больше или равны 8. Задняя петля третьего верхнего моляра не несет хорошо развитого четвертого лингвального выходящего угла. Первая пара треугольников на третьем нижнем коренном имеет тенденцию к чередованию.

#### *Allophaiomys* cf. *deucalion* Kretzoi, 1969

Рис. 4.34–4.41, Табл. 4.117–4.131.

**Материал и местонахождения.** Тиздар 1, отложения верхнего куяльника: 2 m1, 2M3, 12 других коренных; Тиздар 2, отложения верхнего куяльника: 29 m1, 18 m2, 8 m3, 21 M1, 20 M2, 21 M3; Крыжановка 4, аллювиально-дельтовые отложения: 29 m1, 25 m2, 12 m3, 30 M1, 25 M2, 27 M3.

**Геологический возраст.** Поздний плиоцен – ранний эоплейстоцен, поздний виллафранк, поздний вилланий – ранний бихарий.

**Описание.** Полевка средних размеров (см. табл. 4.117–4.128). Эмалевая стенка на нижних молярах имеет отрицательную дифференцировку (мимомисный тип дифференциации) в обеих выборках (табл. 4.117–4.128, рис. 4.39–4.40). Все значения индекса эмали (BTQ) слегка выше в выборке из Тиздара. Антероконид нижних m1 и задняя лопасть верхних M3 относительно короткие, их элементы широко слиты между собой.

m1. Антероконид относительно укорочен, со средними значениями A/L 40,2, n = 20 (Тиздар 2), и 42,0, n = 20 (Крыжановка 4). Элементы жевательной поверхности антероконида в основном широко слиты.

Относительное слияние передней петли и антероконидных треугольников (B/W) имеет средние значения 30,7 (n = 25) в Тиздаре 2 и 29,34 (n = 29) в Крыжановке 4. Средние значения относительного слияния антероконидных треугольников (C/W) – соответственно 19,4 (n = 26) и 18,24 (n = 29).

Простое строение антероконида затрудняет выделение морфотипов. Однако, по относительной глубине входящих углов на лабиальной и лингвальной сторонах (BRA3 и LRA4) выборки имеют 83% (Тиздар 2) и 61% (Крыжановка 4) симметричных вариантов с обоими входящими углами приблизительно одинаковой глубины, и 17% (Тиздар 2) и 39% (Крыжановка 4) вариантов с передней непарной петлей, скошенной к лингвальной стороне из-за большей глубины лингвального входящего угла. Намечающиеся линг-

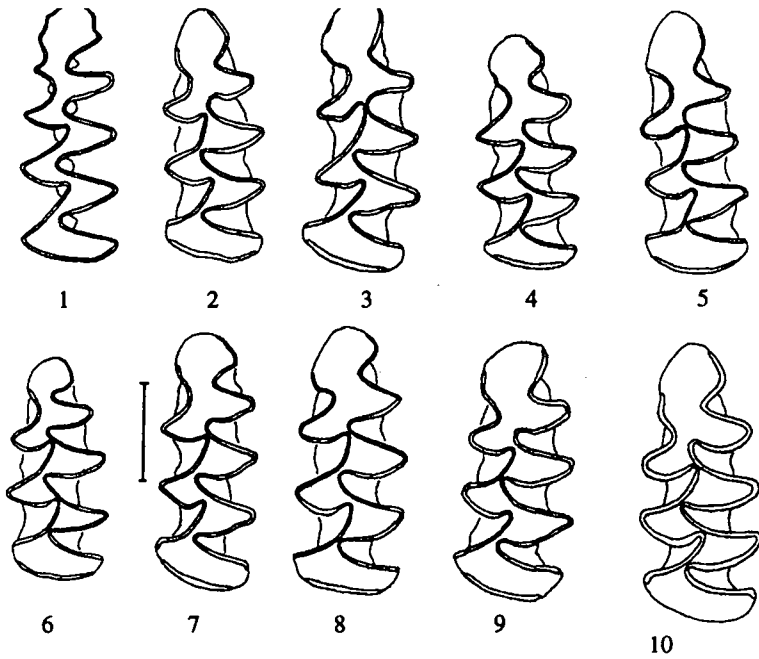


Рис. 4.34. Строение коренных *Allorhaimys cf. deucalion*. Крыжановка 4  
1-10 – жевательная поверхность m1

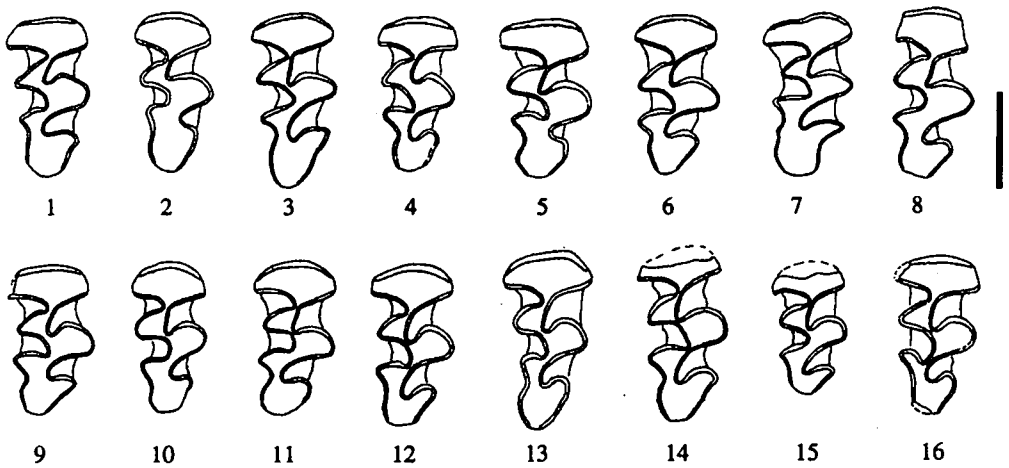


Рис. 4.35. Строение коренных *Allorhaimys cf. deucalion*. Крыжановка 4  
1-16 – жевательная поверхность M3

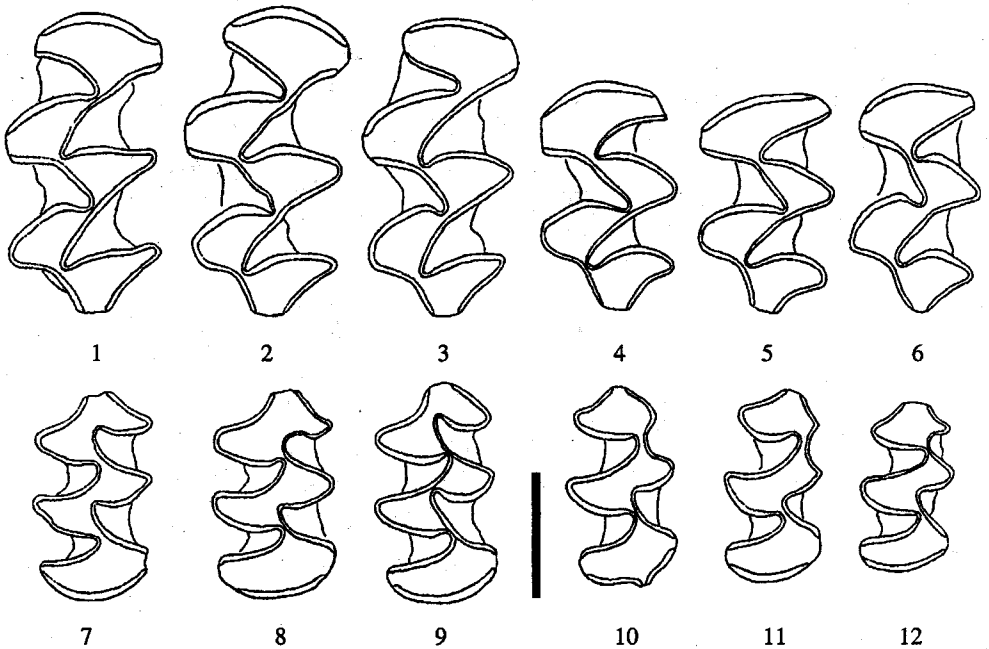


Рис. 4.36. Строение коренных *Allophaiomys cf. deucalion*. Крыжановка 4  
1–12 – жевательная поверхность: 1–3 – M1; 4–6 – M2; 7–9 – m2; 10–12 – m3

важные выходящие углы (LSA5) второго осложнения головки антероконида (AC2) присутствуют у 30% экземпляров в Крыжановке 4, и 15% Тиздара 2. Очень мелкий пятый лингвальный входящий угол (LRA5) отмечен соответственно в 11% и 4% экземпляров. В выборке Крыжановки 4 плохо развитые дополнительные лабиальные элементы головки антероконида присутствуют в 27% (BSA4) и 1% (BRA4). Соответствующие значения для Тиздара 2 – 18% и 7%.

Фрагментарный ювенильный m1 из Крыжановки 4 (рис. 4.41) имеет нестертый раздвоенный антеросинуид, и ювенильную входящую складку на передне-внешней стороне головки антероконида. Эта складка ограничена характерными вздутиями коронки. Точно такая же морфология отмечена и у фрагмента ювенильного m1 из Тиздара 2. Онтогенетически более старший экземпляр из Кр4 (рис. 4.34: 1) имеет хорошо развитую мимомисную складку на лабиальной стороне антероконида.

**m2.** Моляры типичного строения (рис. 4.36: 7–9). Средняя пара треугольников обычно разделена. Передние треугольники (T3–T4) показывают различную степень слияния. Средние значения относительного слияния T1–T2 (cf1/L) – 3,37 (n = 18) в Тиздаре 2, и 2,54 (n = 19) в Крыжановке 4. Относительное слияние передней пары треугольников T3–T4 (cf2/L) – соответственно 8,54 (n = 18) и 6,96 (n = 19). В целом, эти значения достоверно близки друг другу (табл. 4.119–4.120).

**m3.** Моляры обычного строения (рис. 4.36: 10–12). T1–T2 – широко слиты, хотя многие коренные имеют слегка вергентный первый наружный вхо-

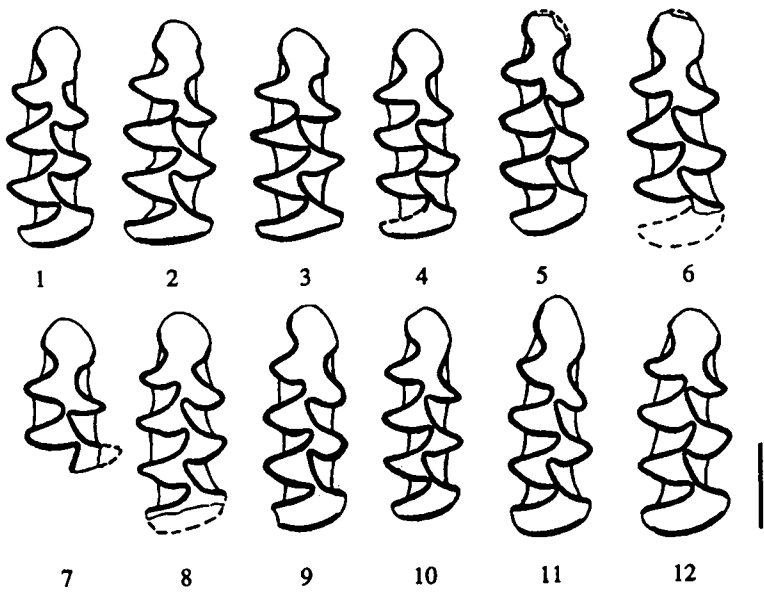


Рис. 4.37. Строение коренных *Altophaimys cf. deucalion*. Тиздар 2  
1-12 – жевательная поверхность m1

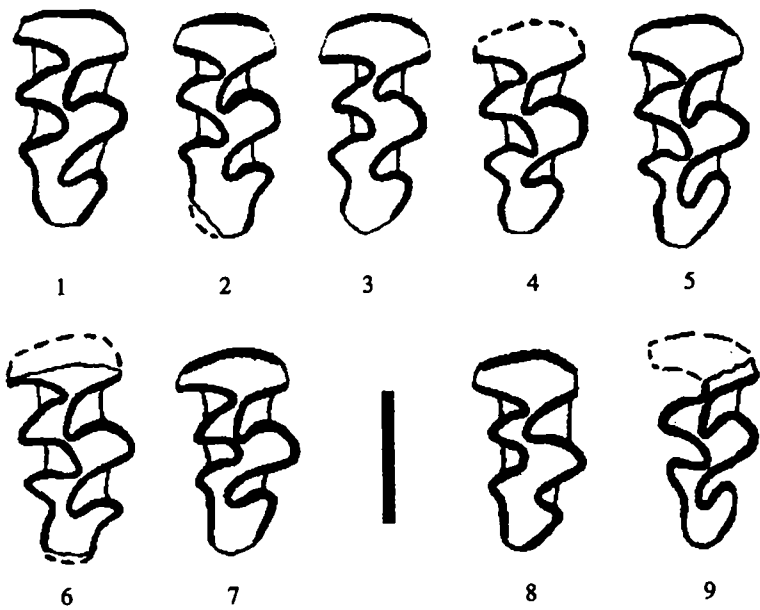


Рис. 4.38. Строение коренных *Altophaimys cf. deucalion*. Тиздар 2  
1-9 – жевательная поверхность M3

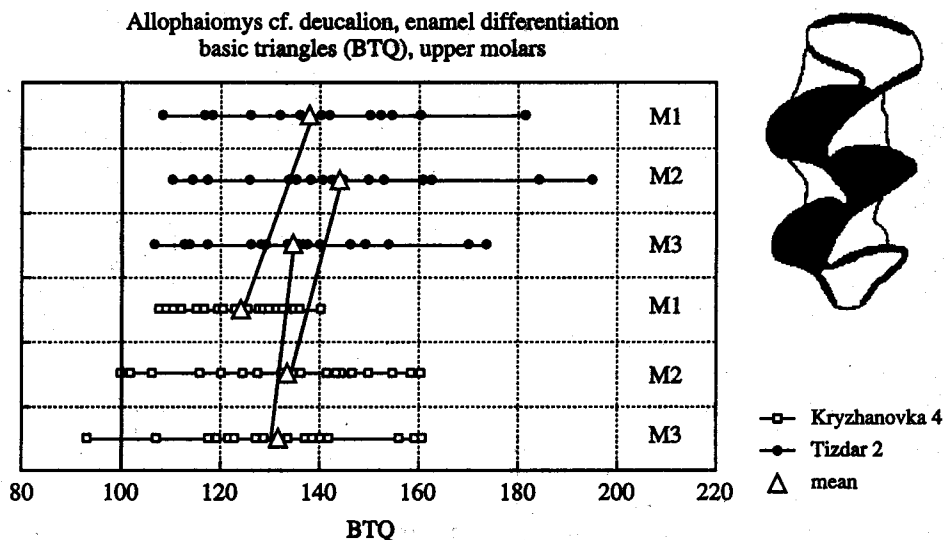


Рис. 4.39. Диаграмма дифференциации эмали верхних коренных *Allophaiomys cf. deucalion* в местонахождениях Тиздар 2 и Крыжановка 4

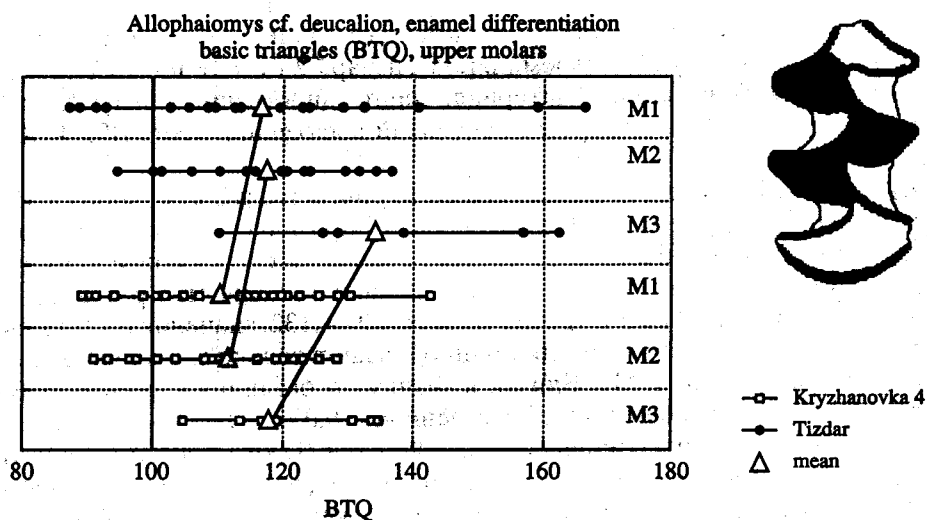


Рис. 4.40. Диаграмма дифференциации эмали нижних коренных *Allophaiomys cf. deucalion* в местонахождениях Тиздар 2 и Крыжановка 4

дящий угол (BRA1). T4 – обычно сильно редуцирован и слит с T3. Только 43%,  $n = 3$  (Тиздар 2) и 25%,  $n = 3$  (Крыжановка 4) моляров имеют несколько лабиально обособленный T4 (рис. 4.36: 12). Задняя петля одного экземпляра несет специфический задний дентиновый тракт (рис. 4.36: 10).

M1. Моляры обычного строения (рис. 4.36: 1–3). Задняя часть T4 не удлинена и не имеет лингвальных усложнений. Средние значения BTQ – 138 ( $n = 18$ ) в Тиздаре 2, и 124 ( $n = 29$ ) в Крыжановке 4.

Рис. 4.41. Строение ювенильного экземпляра m1 *Allophaiomys cf. deucalion*. Крыжановка 4

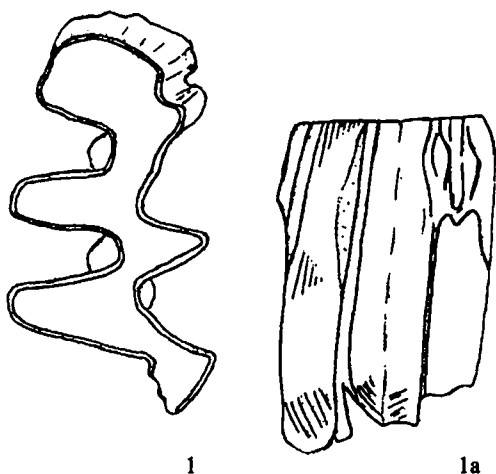
1 – жевательная поверхность; а – лабиальная сторона

**M2.** Моляры обычного строения (рис. 4.36: 4–6). Средние значения ВТQ – 144 (n = 20) в Тиздаре 2, и 134 (n = 24) в Крыжановке 4.

**M3.** (См. рис. 4.35, 4.38). Коренные с простым и относительно коротким задним отделом (P). Средние значения P/L – 40,5, n = 12 (Тиздар 2), и 42,9, n = 20 (Крыжановка 4). Обе выборки имеют сходные значения относительного слияния T2–T3–T4–T5 (табл. 4.127–4.128). Широкое “питимисное” слияние T2–T3 присутствует в 5% (1 из 22) экземпляров из Тиздара и в 15% (4 из 27) в Крыжановке 4. Слияния между T3 и T4, и T4 и T5 относительно широкие. Отношение ширины слияний к длине зуба сходно в обеих выборках (табл. 4.132). Задний отдел овальной или треугольной формы. Намечающийся входящий угол на лингвальной стороне задней петли (LRA4) присутствует у 20% экземпляров Тиздара 2 (n = 3), и в 13% (n = 3) в Крыжановке 4. В изученном материале лишь единственный экземпляр M3 имеет слабо развитый четвертый наружный выходящий угол, BSA4 (Крыжановка 4: рис. 4.35: 7).

**Сравнение.** Как следует из приведенного описания, две изученных выборки очень близки друг к другу. По большинству признаков с известной эволюционной полярностью полевка из Тиздара 2 кажется слегка более примитивной, чем *Allophaiomys* из Крыжановки 4. Однако большинство различий статистически незначимы на 5% уровне (табл. 4.129–4.132, значения  $p < 0,1\%$  подчеркнуты). Существенными различиями обладают только значения эмалевого коэффициента у m3 и M1. Близки к значимым различия в значениях ВТQ у m2 и M2. У m1 и M3 близко к существенному ( $0,05 > p > 0,1$ ) – значения относительной длины антероконида и задней петли. Таким образом, вероятно, что *Allophaiomys* из Тиздара 2 – несколько более древняя форма, чем форма из Крыжановки 4, что, впрочем, противоречит выводам по другим биостратиграфическим данным по обоим местонахождениям (см. Замечания).

*Allophaiomys deucalion* из Виллань 5 (van der Meulen, 1974, Hir, 1998). Две изученных выборки остатков *Allophaiomys* очень близки к форме из Венгрии. Все три формы сходны по таким примитивным признакам, как относительно короткий и нерассеченный антероконид m1 ( $A/L \leq 42$ ,  $B/W > 28$ ) и негативно дифференцированной эмали. Однако, *Allophaiomys* из Тиздара 2 и Крыжановки 4 отличаются от *A. deucalion* по более развитым LRA3 и LSA4. Согласно ван дер Мелену (van der Meulen, 1974), у *A. deucalion* простое “мимомисное” строение задней петли типично для большинства из 10 цитируемых экземпляров M3 из Villany 5. Поэтому, форма из Тиздара и Крыжановки 4 обозначена мной как *A. cf. deucalion*.



**Таблица 4.117. Промеры и индексы *Allophaiomys cf. deucalion*, Түздәр 2, m1**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	20	2,66	0,0240	2,50	2,87	0,1074	4,04
W	27	1,09	0,0148	0,95	1,25	0,0768	7,03
A	26	1,06	0,0181	0,90	1,32	0,0921	8,66
A/L	20	40,2	0,63	34,6	46,0	2,82	7,03
B/W	25	30,7	1,06	22,4	41,1	5,27	17,16
C/W	26	19,4	0,66	13,3	26,0	3,34	17,24
BTQ (индекс эмали)	27	116,7	3,62	87,0	166,5	18,83	16,13

**Таблица 4.118. Промеры и индексы *Allophaiomys cf. deucalion*, Қрыжаповка 4, m1**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	20	2,69	0,03	2,40	2,90	0,13	4,98
W	29	1,13	0,01	1,00	1,25	0,06	5,31
A	27	1,34	0,02	0,85	1,30	0,09	8,18
A/L	20	42,0	0,67	35,4	49,1	2,99	7,11
B/W	29	29,34	0,87	17,9	37,3	4,69	15,98
C/W	29	18,24	0,82	9,0	25,4	4,41	24,20
BTQ	24	110,3	2,99	88,5	142,7	14,66	13,30

**Таблица 4.119. Промеры и индексы *Allophaiomys cf. deucalion*, Түздәр 2, m2**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	18	1,54	0,0206	1,40	1,75	0,0874	5,68
W	18	0,95	0,0152	0,80	1,05	0,0643	6,77
cf1/L	18	3,34	0,5648	0,90	9,66	2,3965	71,18
cf2/L	18	8,54	0,8405	1,35	17,38	3,5660	41,77
BTQ	18	117,5	2,80	94,5	136,7	11,89	10,12

**Таблица 4.120. Промеры и индексы *Allophaiomys cf. deucalion*, Қрыжаповка 4, m2**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	19	1,69	0,0141	1,57	1,80	0,0615	3,65
W	25	0,95	0,0100	0,95	1,15	0,4998	4,85
cf1/L	19	2,54	0,5044	0,40	8,48	2,1987	86,73
cf2/L	19	6,96	0,5755	1,60	11,88	2,5086	36,05
BTQ	25	111,5	2,11	91,0	128,4	10,53	9,44



**Таблица 4.121. Промеры и индексы *Allophaiomys cf. deucalion*, Тиздар 2, м3**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	7	1,46	0,0410	1,30	1,65	0,1085	7,45
W	8	0,76	0,0181	0,67	0,80	0,0511	6,71
BTQ	8	134,2	6,23	110,2	162,5	17,63	13,13

**Таблица 4.122. Промеры и индексы *Allophaiomys cf. deucalion*, Крыжановка 4, м3**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	11	1,46	0,0330	1,27	1,60	0,1093	7,50
W	12	0,80	0,0174	0,70	0,90	0,0604	7,58
BTQ	10	118,0	3,71	104,8	134,8	11,72	9,93

**Таблица 4.123. Промеры и индексы *Allophaiomys cf. deucalion*, Тиздар 2, M1**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	13	2,29	0,0380	2,10	2,50	0,1369	5,99
W	21	1,21	0,0138	1,10	1,30	0,0631	5,24
BTQ	18	137,7	4,24	108,5	181,3	17,99	13,06

**Таблица 4.124. Промеры и индексы *Allophaiomys cf. deucalion*, Крыжановка 4, M1**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	25	2,33	0,0279	2,05	2,65	0,1397	6,00
W	30	1,27	0,0135	1,10	1,40	0,0739	5,81
BTQ	29	124,1	1,70	107,7	140,1	9,1666	7,38

**Таблица 4.125. Промеры и индексы *Allophaiomys cf. deucalion*, Тиздар 2, M2**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	20	1,64	0,0166	1,50	1,80	0,0166	4,53
W	20	1,05	0,0143	0,95	1,20	0,0638	6,10
BTQ	20	143,9	4,68	110,3	194,8	20,92	14,54

**Таблица 4.126. Промеры и индексы *Allophaiomys cf. deucalion*, Крыжановка 4, M2**

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	21	1,76	0,0260	1,50	2,07	0,1190	6,78
W	25	1,12	0,0154	0,95	1,30	0,0772	6,91
BTQ	24	133,6	3,76	100,0	160,4	18,44	13,81

Таблица 4.127. Промеры и индексы *Allophaiomys cf. deucalion*, Тиздар 2, МЗ

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	12	1,69	0,0282	1,50	1,85	0,0976	5,77
W	21	0,89	0,0129	0,75	1,00	0,0590	6,67
P	14	0,69	0,0162	0,55	0,75	0,0606	8,77
P/L	12	40,5	1,10	35,1	46,9	3,7932	9,36
CF1/L	12	1,9	0,41	0,8	5,3	1,4021	75,04
CF2/L	12	4,2	0,65	0,8	8,2	2,2487	54,11
CF3/L	11	7,9	0,85	4,1	12,2	2,8257	35,61
BTQ	20	134,7	3,91	107,0	173,6	17,48	12,98

Таблица 4.128. Промеры и индексы *Allophaiomys cf. deucalion*, Крыжановка 4, МЗ

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	20	1,77	0,0189	1,62	1,90	0,0844	4,77
W	27	0,96	0,0119	0,85	1,07	0,0616	6,45
P	24	0,76	0,0164	0,62	0,95	0,0806	10,63
P/L	20	42,9	0,68	38,3	50,0	3,0268	7,05
CF1/L	20	2,2	0,35	0,4	6,1	1,5581	71,99
CF2/L	20	3,7	0,50	0,7	9,0	2,2270	59,51
CF3/L	20	7,4	0,76	3,1	15,5	3,3989	45,66
BTQ	24	131,5	3,28	93,3	160,8	16,05	12,20

*Allophaiomys deucalion* южной Украины: Тилигул, Крыжановка (верхний горизонт), Жевахова Гора 5, 9 (Рековец, 1994). Морфологические особенности этих выборок *Allophaiomys* близки к таковым из Тиздара и Крыжановки 4 (Tesakov, 1998b). Обе выборки Крыжановки, несмотря на различия в названиях, происходят из одного и того же костеносного горизонта. Они показывают близкие значения измерений и индексов. Небольшие различия вероятно связаны с ограниченным объемом материала.

**Замечания.** Концепция *A. deucalion*, как начальной стадии развития *Microtus s.l.* (Kretzoi, 1969, van der Meulen, 1973, 1974) была впоследствии обоснована новыми находками из фаун рубежа позднего виллания – начала бихария Европы (Роров, 1986, Рековец, 1994, Tesakov, 1993a, 1998) и Центральной Азии (Кожамкулова и др., 1987, Tjutkova и Kaipova, 1996), а также ревизией старых материалов (Nadachowski, Garapich, 1996). По крайней мере, в двух описанных выборках среди МЗ преобладают так называемые мимомисные морфотипы с мелкой LRA3 (van der Meulen, 1974, Tjutkova и Kaipova, 1996).

Еще одна точка зрения высказана В.С. Зажигиным (Zazhigin, 1998). Согласно этому мнению, *A. deucalion* описан по смешанной выборке коренных мимомисов и аллофайомисов. Для древнейшей стадии развития *Microtus s.l.* предложено название *A. tchumakovi*. Этот вид описан по материалам из буровой скважины в предгорьях Алтая. В его характеристике – негативно дифференцированная эмаль и типичное строение МЗ (n = 4) с глубоким LRA3

Таблица 4.129. Значимость (p) наблюдаемых различий между выборками.  
Индекс эмали (ВТQ)

	m1	m2	m3	M1	M2	M3
Тиздар 2	116,7 ± 3,62	117,5 ± 2,80	134,2 ± 6,23	137,7 ± 4,24	143,9 ± 4,68	134,7 ± 3,91
Крыжановка 4	110,3 ± 2,99	111,5 ± 2,11	118,0 ± 3,71	124,1 ± 1,70	133,6 ± 3,76	131,5 ± 3,28
p	0,196	0,088	0,033	0,0013	0,0900	0,5305

Таблица 4.130. Значимость (p) наблюдаемых различий между выборками  
по индексам антропоида m1

	A/L	B/W	C/W	A/L	ВТQ_m1
Тиздар 2	40,2 ± 0,63	30,7 ± 1,06	19,4 ± 0,66	Тиздар 2	116,7 ± 3,62
Крыжановка 4	42,0 ± 0,67	29,34 ± 0,87	18,24 ± 0,82	p	0,0107
p	0,0575	0,3203	0,2808	Villalu 5	131,2 ± 3,94
				p	0,0002
				Крыжановка 4	110,3 ± 2,99

Таблица 4.131. Значимость (p) наблюдаемых различий между  
выборками по ширине слияния пар треугольников на m2

	cf1/L	cf2/L
Тиздар 2	3,34 ± 0,5648	8,54 ± 0,8405
Крыжановка 4	2,54 ± 0,5044	6,96 ± 0,5755
p	0,2969	0,1264

Таблица 4.132. Значимость (p) наблюдаемых различий между выборками  
по признакам M3

	P/L	CF1/L	CF2/L	CF3/L
Тиздар 2	40,5 ± 1,10	1,9 ± 0,41	4,2 ± 0,65	7,9 ± 0,85
Крыжановка 4	42,9 ± 0,68	2,2 ± 0,35	3,7 ± 0,50	7,4 ± 0,76
p	0,0276	0,5886	0,5447	0,6815

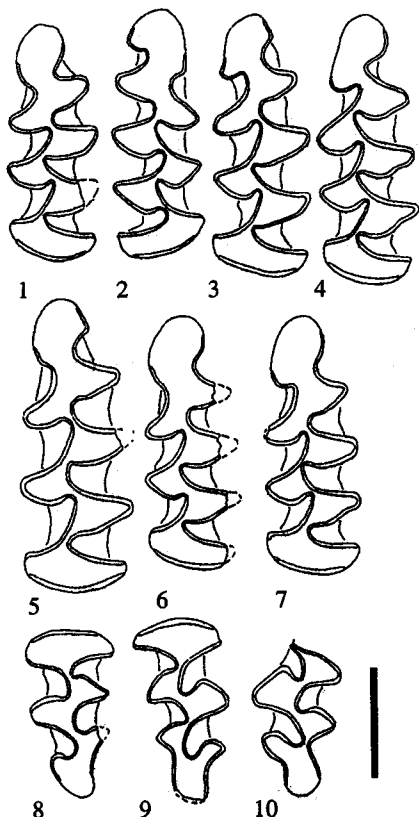


Рис. 4.42. Строение жевательной поверхности коренных *Allophaiomys* cf. *pliosaenicus*. Ахтанизовская

1-7 - m1; 8-10 - M3

(Zazhigin, 1998). По мнению В.С. Зажикина (1980), происхождение *Allophaiomys* связано только с мимомисными полевками рода *Stromegomys* Zazhigin, 1980 с первично сложным M3 с глубоким LRA3, а возможность трансформации мимомисного M3 в аллофайомисный путем постепенного углубления задне-внутренней складки считается не подтвержденной наблюдаемыми фактами.

В Центральной Европе *Allophaiomys deucalion* связан с так называемой зоной *Mimomys-Kislangia* терминального виллания. Считается, что первые *Allophaiomys* появляются в Центральной Европе позже первого появления другой некорнезубой полевки - *Lagurodon arankae* (Kretzoi, 1954, van der Meulen, 1973). Напротив, первые *Allophaiomys* в Восточной Европе, по-видимому, появляются раньше завершения автохтонного эволюционного перехода от гипсодонтных *Borsodia* к некорнезубым

*Lagurini*, включая и *Lagurodon arankae* (Tesakov, 1993a, b). Несоответствие между двумя биохронологиями смежных европейских регионов вероятно объясняется недостаточной изученностью этого временного интервала.

Как было показано выше, *Allophaiomys* из Тиздара 2 несколько менее продвинуты, чем эти полевки Крыжановки 4. С другой стороны, форма Тиздара сопровождается первыми настоящими некорнезубыми *L. arankae*, тогда как в Крыжановке 4 в переходных популяциях *Borsodia-Lagurodon* и *Borsodia-Prolagurus* онтогенетически старые экземпляры все еще формируют корни. В местонахождениях Тилигул (Рековец, 1994) и Темната Дупка (Роров, 1986) наблюдается идентичная ситуация: *A. cf. deucalion* ассоциируются с переходными формами *Borsodia/Lagurodon/Prolagurus*.

Эти несоответствия можно объяснить либо слегка различными эволюционными темпами в различных частях черноморского региона, или даже тафономическими причинами. Во всяком случае, очень близкий геологический возраст обоих местонахождений и фаун очевиден. Наиболее вероятно, что в данном случае мы превзошли пределы точности биостратиграфического метода при действии географических, тафономических и эволюционных ограничений.

*Allophaiomys cf. pliocaenicus* Kormos, 1932

Рис. 4.42–4.43, табл. 4.132–4.134.

**Материал и местонахождения.** Ахтанизовская, аллювиальные отложения: 11 m1, 3 m2, 2 m3, 5 M1, 4 M2, 4 M3; Несмеяновка, аллювиальные отложения: 9 m1, 2 m2, 5 m3, 8 M1, 6 M2, 6 M3.

**Геологический возраст.** Эоплейстоцен, поздний виллафранк, ранний бихарий.

**Описание.** Полевка средних размеров (см. табл. 4.132–4.133). Эмаль слабо дифференцирована по микротусному типу.

**m1.** Среди m1 из Ахтанизовской больше половины экземпляров (n = 6) имеют арвалоидное усложнение головки антероконида. Остальные имеют округлую неподразделенную головку. Антероконидные треугольники (Т4–5) имеют отчетливую тенденцию к разделению. У одного экземпляра (рис. 4.42: 4) разделение почти полное при достаточно неусложненной головке. Сходное строение демонстрируют и экземпляры из Несмеяновки (рис. 4.43).

**M1–M2:** Среди 5M1 и 4M2 из Ахтанизовской начальная стадия заднего усложнения (зачаточный Т5) отмечена у одного M1 и двух M2.

**M3.** Среди четырех M3 из Ахтанизовской все имеют удлиненную пятку. Три экземпляра имеют небольшой LRA4. Среди M3 из Несмеяновки (n = 6) небольшой LRA4 имеется у всех экземпляров.

**Сравнение.** Две изученные выборки показывают очень сходное строение жевательной поверхности коренных и близкие величины индексов и измерений. Форма из Ахтанизовской выглядит несколько более продвинутой. Однако, различия между выборками статистически не достоверны (табл. 4.134). Учитывая небольшое количество материала, наблюдаемые различия между приазовскими формами и другими европейскими аллофайомисами могут быть расценены как качественные и предварительные.

*Allophaiomys cf. deucalion* из Тиздара и Крыжановки 4 (Tesakov, 1998b). Изучаемые формы отличаются от *A. cf. deucalion* несколько меньшими размерами, относитель-

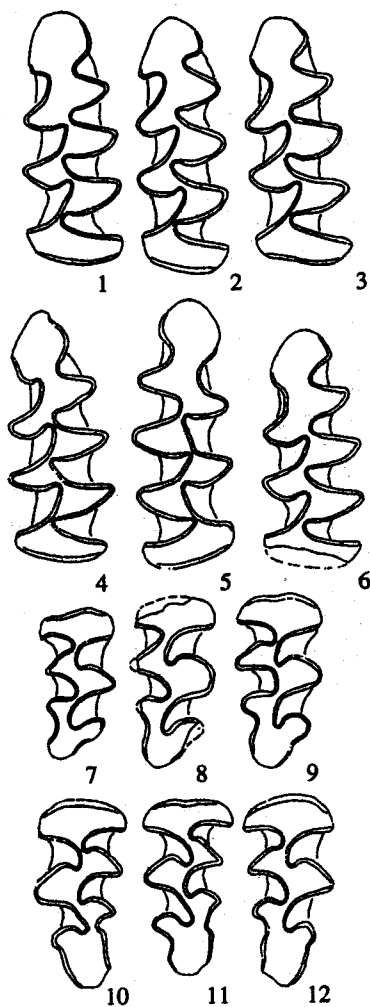


Рис. 4.43. Строение жевательной поверхности коренных *Allophaiomys cf. pliocaenicus*. Несмеяновка

1–6 – m1; 7–12 – M3

Таблица 4.132. Промеры и индексы *Allophaiomys cf. pliosaenicus*, Ахтанизовская, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	8	2,40	0,059	2,27	2,80	0,1659	6,69
W	11	0,97	0,023	0,85	1,10	0,0767	7,96
L	10	1,09	0,023	0,95	1,20	0,0716	6,57
A/L	8	44,6	0,71	41,1	47,1	2,0143	4,51
B/W	10	25,7	1,97	13,6	34,4	6,2182	24,18
C/W	10	18,8	1,63	6,1	23,0	5,1598	27,45
BTQ	11	89,5	3,04	72,3	102,8	10,0854	11,27

Таблица 4.133. Промеры и индексы *Allophaiomys cf. pliosaenicus*, Несмеяновка, m1

Промер	N	MEAN	SE	MIN	MAX	SD	CV
L	9	2,55	0,049	2,40	2,85	0,1454	5,71
W	9	1,01	0,016	0,95	1,10	0,0485	4,78
A	9	1,13	0,028	1,05	1,30	0,0836	7,39
A/L	9	44,5	0,39	42,8	46,0	1,1693	2,63
B/W	9	21,4	1,92	10,9	29,5	5,7847	26,98
C/W	9	19,1	1,98	10,9	26,2	5,9249	30,95
BTQ	9	89,3	4,36	77,9	121,2	13,0693	14,64

Таблица 4.134. Значимость (p) различий формы антероконида и дифференциации эмали выборок *A. cf. pliosaenicus* из Несмеяновки и Ахтанизовской

	A/L	B/W	C/W	BTQ
Несмеяновка	44,5 ± 0,39	21,4 ± 1,92	19,1 ± 1,98	89,3 ± 4,36
Ахтанизовская	44,6 ± 0,71	25,7 ± 1,97	18,8 ± 1,63	89,5 ± 3,04
p	0,9006	0,1383	0,9074	0,9696

но более удлиненным и рассеченным антероконидом m1 и задней петлей M3, заметно более негативной дифференциацией эмали.

*A. pliosaenicus* Kormos, 1932 из Бетфии 2 (Betfia 2) (van der Meulen, 1973). По структурным индексам ван дер Мелена *Allophaiomys cf. pliosaenicus* из Ахтанизовской и Несмеяновки очень близки к *Allophaiomys pliosaenicus* из Бетфии 2. Средние значения A/L у приазовских форм слегка ниже. Значения B/W и C/W близки к типовой форме из Бетфии.

*A. nutiensis* (Chaline, 1972) и *A. burgondiae* (Chaline, 1972) из Монте Пеглиа А и В соответственно (van der Meulen, 1973). По средним значениям A/L изучаемые формы менее продвинуты, чем обе формы из Монте Пеглиа. По значениям B/W два изучаемых образца заметно менее продвинуты, чем *A. nutiensis* из Монте Пеглиа А, учитывая, что средние значения C/W слегка выше, чем у *A. nutiensis*. B/W и C/W близки известным для *A. burgondiae*.

*A. cf. pliosaenicus* из Цимбала. По-видимому, более поздняя и продвинутая популяция. Среди m1 доминируют экземпляры с усложненной головкой.

МЗ характеризуются преобладанием экземпляров с удлинённой пяткой. Упрощённые морфотипы единичны. Усложнённые с хорошо развитой LRA4 достигают 27% (n = 4). Эмаль дифференцирована по микротусовому типу.

**Замечания.** *Allophaiomys* из Несмеяновки и Ахтанизовской отнесены к *A. cf. pliosaenicus* на основе близкого морфологического сходства. Общий облик двух изученных форм указывает на “микротоидное” направление развития. Так, на обеих сторонах головки антероконида часто заметно начало формирования выходящих углов. К тому же антероконидные треугольники у некоторых экземпляров уже несколько смещены друг относительно друга. Тем не менее, указанные отличия от типовой формы и ограниченность материала заставляют рассматривать приазовские формы в открытой номенклатуре.

### Р о д *Prolagurus Kormos, 1938*

#### *Prolagurus ternopolitanus* Topachevsky, 1973

Рис. 4.33: 6, 9.

1973 *Lagurodon praerannonicus ternopolitanus* subsp. nov., В.А. Топачевский, Грызуны Таманского ...: с. 175, рис. 57.

1994 *Prolagurus ternopolitanus*, Л.И. Рековец, Мелкие млекопитающие...: с. 98–101.

**Материал и местонахождения.** Тиздар 2, отложения верхнего куяльника: 1 м1, 1 МЗ; Аккулаево (верхний горизонт) 18 м1.

**Геологический возраст.** Поздний плиоцен – ранний эоплейстоцен, ранний бихарий, поздний виллафранк.

**Описание.** Вид лагуринов с широкослитой передней непарной петлей простого строения и широкослитыми антероконидными треугольниками.

Среди изученных материалов остатки древних пролагуринов единичны.

**Сравнение.** От более молодых *Prolagurus rannonicus* отличаются более слитыми элементами антероконида м1.

**Замечания.** Выделение в отдельный вид (*Lagurodon praerannonicus*) древних пролагуринов с широкослитыми элементами антероконида обосновывалось В.А. Топачевским (1973). Однако, как указал В.С. Зажигин (1980), новый вид был основан на примитивном морфотипе выборки моляров, близкой к типовой из Пюшпекфюрдо. Поэтому Л.И. Рековец (1994) предложил использовать для примитивных пролагуринов название *Prolagurus ternopolitanus* Topachevsky, 1973, ранее предложенное как подвид для материала из раннеэоплейстоценового местонахождения Чортков.

#### *Prolagurus rannonicus* (Kormos, 1930)

1965 *Lagurus praerannonicus*, В.А. Топачевский, Насекомоядные и грызуны...: с. 128–130, рис. 35.

1989 *Lagurus transylvanicus*, E. Terzea, Les Arvicolidés...: p. 65.

1994 *Prolagurus rannonicus*, Л.И. Рековец, Мелкие млекопитающие...: сс. 101–112, рис. 20–21.

**Материал и местонахождение.** Ахтанизовская: 1 м1.

**Геологический возраст.** Ранний эоплейстоцен, ранний бихарий, поздний виллафранк.

**Описание.** Вид лагурин с передней непарной петлей простого строения, хорошо отделенной от широкослитых антероконидных треугольников.

Среди изученных материалов остатки вида единичны.

**Сравнение и замечания.** От более молодых *Prolagurus posterius* Zazhigin, 1969 раннего неоплейстоцена отличаются слитыми антероконидными треугольниками, меньшим усложнением головки антероконида.

Ревизию группы пролагурусов выполнили В.С. Зажигин (1969, 1980; Zazhigin, 1970) и Л.И. Рековец (1994).

## Р о д *Lagurodon* Kretzoi, 1956

*Lagurodon arankae* (Kretzoi, 1954)

Рис. 4.44.

**Материал и местонахождение.** Тиздар 2, отложения верхнего куяльника: 25 m1, 37 M3; Несмеяновка, аллювиальные отложения: 12 m1, 4 M3; Ахтановская, аллювиальные отложения: 2 m1.

**Геологический возраст.** Поздний плиоцен – ранний эоплейстоцен, ранний бихарий, поздний виллафранк.

**Описание.** Наиболее полно вид охарактеризован по материалам из Тиздара 2. Размеры мелкие. Эмаль дифференцирована по микротусному типу. Лагурусные зубцы, противоположащие паракону в вершинах второго (M1) и первого (M2–3) внутренних входящих углов, выражены слабо. Полностью отсутствуют они у 100% M1, 57% M2, 80% M3.

**m1.** Длина варьирует от 2,25 до 2,6, средняя 2,4 ( $n = 16$ ); ширина – от 0,8 до 1,1 при средней 0,96 ( $n = 25$ ). Индекс длины антероконида варьирует от 40 до 50, средняя – 46,7. Элементы антероконидного отдела m1 широко слиты. Индекс ширины слияния передней петли и антероконидных треугольников составляет в среднем 10,0 (lim 7,8–13,3,  $n = 15$ ), индекс ширины слияния антероконидных треугольников – 8,5 (6,7–10,6?  $n = 15$ ). Аранкоидный выступ хорошо развит. У единичных m1 эта структура проявляет редукцию и проксимальное смещение (рис. 4.44: 6). У всех m1 присутствует дентиновый тракт аранкоидной призмы. Среднее значение индекса антероконида выборки из Несмеяновки – 48,9 ( $n = 12$ ).

**M3.** Длина в среднем 1,51 (lim 1,3–1,75,  $n = 33$ ); ширина – 0,79 (lim 0,45–0,9,  $n = 38$ ). Последние верхние моляры имеют простое строение. Жевательная поверхность подразделяется на переднюю петлю, паракон и общее дентиновое поле гипокона, метакона и пятки. Задний отдел зуба относительно укорочен, его элементы постоянно широко слиты. Индекс длины задней петли – 39,2 (lim 32,1–48,4,  $n = 33$ ). Форма пятки изменчива (рис. 4.44: 8–21). Наиболее молодой ювенильный M3, с еще не полностью стертой пяткой, имеет хорошо выраженный задний эмалевый островок (рис. 4.44: 8). Несколько очень молодых M3 имеют еще не прорванные тракты (рис. 4.44: 8, 9). У трех M3 отмечен дополнительный тракт на призме гипокона (рис. 4.44: 9, 12), у одного M3 – на призме паракона.

**Микроструктура эмали.** Первый верхний моляр из местонахождения Тиздар 2 имеет четко дифференцированную по толщине эмаль с более толстыми ведущими краями. Ведущие края образованы внутренним слоем хо-



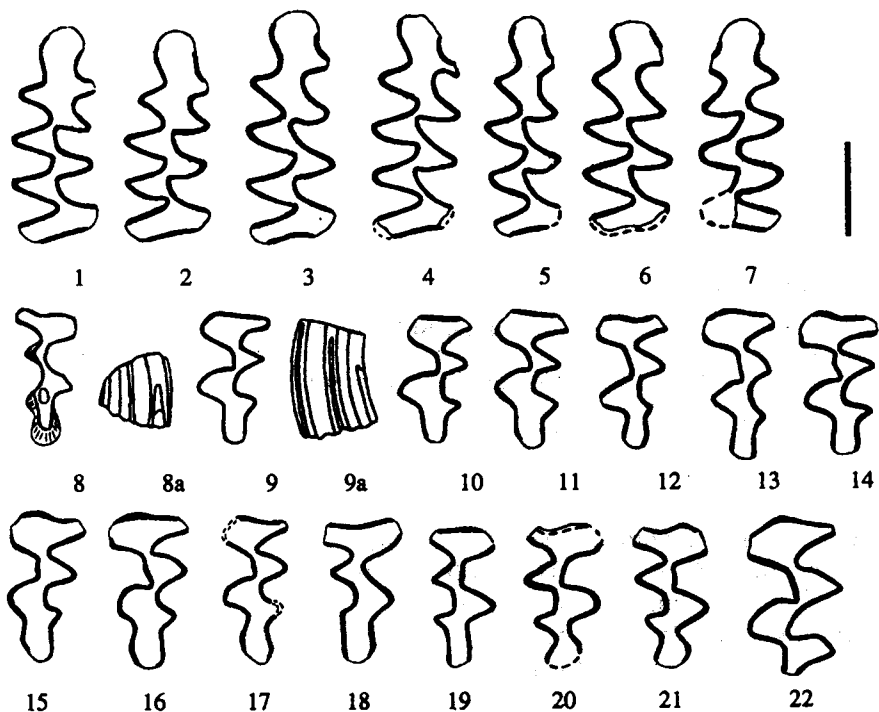


Рис. 4.44. Строение коренных *Lagurodon arankae*. Тиздар 2

1-7 – m1; 8-21 – M3; 22 – M2; 1-22 – жевательная поверхность; а – лингвальная сторона

ропо развитой пластинчатой эмали и близким по толщине наружным слоем радиальной эмали. Внутренний слой радиальной эмали отсутствует. Пластинчатая эмаль, заходя на внешнюю часть замыкающих краев, вызывает там утолщение эмалевой стенки. Замыкающие края образованы внутренним слоем радиальной эмали и слоем примитивной тангенциальной эмали, переходящим в наружный слой радиальной эмали. Толщина двух внешних слоев близка к таковой внутреннего слоя радиальной эмали. Закрывающая эмаль задней петли состоит из двух слоев. Внутренний построен радиальной эмалью и занимает более половины общей толщины стенки. Внешний слой состоит из тангенциальной эмали с призмами не вполне параллельными жевательной поверхности. Этот слой прерван в середине радиальной эмалью. Фрагмент m1 с сохранившимся антероконидом из того же местонахождения имеет аналогичную микроструктуру, за исключением отсутствия тангенциального слоя на замыкающих краях и в эмали передней петли. m1 из местонахождения Убейдия также имеет лишь радиальную эмаль на замыкающих краях и в закрывающем эмалевом крае задней петли и прекрасно развитую пластинчатую эмаль в ведущих краях эмалевой стенки. Тангенциальная эмаль присутствует лишь на верхних молярах, но не отмечается на нижних зубах из Тиздара и Убейдии (Koenigswald & Tesakov, 1997).

**Сравнение и замечания.** Преобразование зубной системы *L. arankae* за время существования вида сводится к увеличению длины и степени дифференциации антероконида m1 и заднего отдела M3 (Топачевский, 1973; Зажи-

гин, 1980). Эти процессы, во многом общие для большинства линий некорнезубых полевок, протекали в роде *Lagurodon* параллельно с другой ветвью лагурин – родом *Prolagurus* (Зажигин, 1969). Средняя относительная длина антероконида  $m1$  у тиздарской формы – 46,7 ( $n = 15$ ) близка к значениям для наиболее ранних *P. arankaе* из местонахождений псекупского (одесского) фаунистического комплекса Восточной Европы и раннего бихария Центральной Европы. Так, этот показатель составляет для Жеваховой Горы (слои 5, 9) – 47,3 ( $n = 79$ ), Тарханкута – 47,7 ( $n = 99$ ), Темната Дупка – 43,69 ( $n = 7$ ) (Топачевский, 1973; Роров, 1986). От поздних форм вида из местонахождений Чешмикиой, Ногайск, Черевичный, Цимбал (таманский фаунистический комплекс) тиздарская *L. arankaе* отличается меньшей относительной длиной антероконида, более слитыми антероконидными треугольниками. Наиболее поздние находки вида известны в таманских “питимисных” фаунах Черевичного (Северное Причерноморье) и Цимбала (Таманский п-ов). Для серии  $m1$  из этих местонахождений характерно присутствие “лагурусных” морфотипов и крайняя степень удлинения антероконида – в среднем 49,8 ( $n = 10$ ) для Черевичного и 51,3 ( $n = 25$ ) для Цимбала (Топачевский, 1973; Зажигин, 1980).

От морфологически близкого вида *Prolagurus ternopolitanus*, помимо аранкоидного выступа на  $m1$ , отличается, по-видимому, упрощенным задним отделом  $M3$ .

И. Горачек, изучавший типовую серию *L. arankaе* из венгерского местонахождения Кишланг, отметил у части экземпляров начальные стадии формирования корней (Horáček, Ložek, 1988). В серии *L. arankaе* из болгарского местонахождения Темната Дупка также отмечены  $m1$  со следами заложения корней (Роров, 1986). В. Попов формально разносит корнезубые и некорнезубые формы в разные таксоны (*Borsodia arankoides* и *Lagurodon arankaе*), справедливо допуская возможность их принадлежности к единой переходной форме.

Тиздарская выборка *L. arankaе* демонстрирует полную некорнезубость, однако довольно поздний прорыв дентиновых трактов и присутствие эмалевого островка на молодом  $M3$ , видимо, свидетельствует о недавней потере корней.

В случае подтверждения независимого и параллельного происхождения *P. ternopolitanus* и *L. arankaе* от разных видов корнезубых *Borsodia* подтвердится правомерность рассмотрения этих групп лагурин в рамках независимых таксонов родового уровня.

Fig. 4.1. Molar morphology of *Mimomys* ex gr. *hajackensis*. Ripa Skortselskaya

1 – 2 –  $m1$ , 3–4 –  $M3$ ; 1–4 – occlusial surface; a – labial view; b – lingual view. Scale bars – 1 mm (longer: occlusial surface; shorter: lateral sides)

Fig. 4.2. Molar morphology of *Mimomys hajackensis*. Volna

1 –  $m1$ , 2 –  $M3$ ; 1–2 – occlusial surface; a – labial view, b – lingual view, c – posterior view, d – root view

Fig. 4.3. Morphology of  $M2$ , *Mimomys hajackensis*. Volna

1–3 – occlusial surface; a – labial view, b – lingual view, c – posterior, d – root view

Fig. 4.4. Morphology of occlusial surface, *Mimomys hajackensis*. Shirokino

1 –  $m1$ ; 2–3 –  $M3$

- Fig. 4.5.** Morphology of m1, *Mimomys hajnackensis*. Nagavskaya  
1-3 – occlusal surface; a – labial view, b – lingual view; 1 – left; 2-3 – right
- Fig. 4.6.** Morphology of M3, *Mimomys hajnackensis*. Nagavskaya  
1-5 – occlusal surface; a – labial view, b – lingual view, 1, 4, 5 – left; 2,3 – right
- Fig. 4.7.** Morphology of m1, *Mimomys polonicus*. Kushkuna  
1-3 – occlusal surface; a – labial view; b – lingual view
- Fig. 4.8.** Morphology of M3, *Mimomys polonicus*. Kushkuna (1-3). Simbugino (4)  
1-4 – occlusal surface; a – labial view; b – lingual view; c – proximal view; 1-3 – left; 4 – right
- Fig. 4.9.** Morphology of m1, *Mimomys praeplicaeenicus*. Kryzhanovka 3 (1-3). Liventsovka X (4)  
1-4 – occlusal surface; a – labial view; b – lingual view; 1, 2, 4 – right; 3 – left
- Fig. 4.10.** Morphology of M3, *Mimomys praeplicaeenicus*. Kryzhanovka 3  
1-4 – occlusal surface, a – labial view, b – lingual view
- Fig. 4.11.** Molar morphology of *Mimomys praeplicaeenicus*. Sablya  
1 – m1 (fragment), 2 – M1; 1-2 – occlusal surface; a – labial view, b – lingual view
- Fig. 4.12.** Morphology of M2, *Mimomys cf. pliocaeenicus*. Georgievsk  
1 – occlusal surface; a – labial view; b – lingual view
- Fig. 4.13.** Molar morphology of *Mimomys ex gr. polonicus-pliocaeenicus*. Liventsovka 3 (1). Psekups (2). Kryzhanovka 1 (3).  
1-3 – M2; 4 – M3; 1-2 – *Mimomys ex gr. pliocaeenicus*; 3 – *M. polonicus*, 4 – *M. praeplicaeenicus*; 1-4 – occlusal surface; 1 – left; 2-4 – right
- Fig. 4.14.** Morphology of m1, *Mimomys (Pusillomimus)*  
1 – *Mimomys sp.*, Dolinskoe, 2 – *M. hintoni hintoni*, Ripa Skortselskaya; 3-8 – *M. hintoni livenzovicus*, Veselovka (3, 4), Liventsovka G (5, 6), Kryzhanovka 2 (7, 8); 1-8 – occlusal surface; a – labial view; b – lingual view
- Fig. 4.15.** Morphology of m1, *Mimomys (Pusillomimus) reidi*  
1 – Etulia 3, 2 – Kryzhanovka 3, 3 – Liventsovka 3, 4 – Liventsovka 4, 5 – Tegelen, 6 – Liventsovka 1, 7 – Psekups, 8 – Kryzhanovka 4, a – labial view, b – lingual view
- Fig. 4.16.** Morphology of M3, *Mimomys (Pusillomimus)*  
1 – *Mimomys hintoni hintoni*, Simbugino, 2 – *M. hintoni livenzovicus*, Kryzhanovka 2; *Mimomys reidi*: 3-5 – Psekups, 6 – Liventsovka 3, 7-9 – Tegelen, 10 – Tizdar 2, 11-12 – Kryzhanovka 4; a – labial view, b – lingual view; c – posterior view
- Fig. 4.17.** Molar morphology of *Mimomys (Pusillomimus) pusillus*. Akkulaevo (upper bed)  
1 – m1; 2-5 – M3; 1-5 – occlusal surface; a – labial view; b – lingual view
- Fig. 4.18.** Molar morphology of *Pitymimomys inceptor*. Ripa Skortselskaya  
1-6 – m1; 1 – type; 7 – m2; 8 – M3; 9-13 – M1; 14-17 – M2; 1-17 – occlusal surface; a – labial view; b – lingual view; c – posterior view
- Fig. 4.19.** Morphology of m1 *Pitymimomys baschkiricus*. Akkulaevo (lower bed)  
1-7 – occlusal surface; a – labial view; b – lingual view.
- Fig. 4.20.** Morphology of M3 *Pitymimomys baschkiricus*. Akkulaevo (lower bed)  
1-6 – occlusal surface; a – labial view; b – lingual view
- Fig. 4.21.** Sinugram of m1 of early species of the genus *Pitymimomys*.
- Fig. 4.22.** Morphology of occlusal surface of *Pitymimomys*  
1, 2, 4 – M2; 3 – M1; 5 – M3. *P. ex gr. altenburgensis* – baschkiricus: 1 – Liventsovka 5; *P. ex gr. stenokorys*: 2, 3 – Sablya, 4 – Etulia 3, 5 – Kryzhanovka 3

**Fig. 4.23.** Molar morphology of *Pitymimomys pitymyoides*. Psekups

1-5 - m1; 6-8 - M3; 9 - M1; 10 - M2; 1-10 - occlusial surface; a - labial view; b - lingual view

**Fig. 4.24.** Molar morphology of *Pitymimomys pitymyoides*

1 - fragment of mandible with m1-2, Tizdar 1; 2 - M3, Tizdar 2; 3 - m1, Kryzhanovka 4; 1-3 - occlusial surface; a - labial view

**Fig. 4.25.** Molar morphology of *Borsodia cf. steklovi*. Ripa Skortselskaya (1), Kushkuna (2, 3)

1, 2 - m1; 3 - M1; 1-3 - occlusial surface; a - labial view; b - lingual view

**Fig. 4.26.** Type specimens of some species of *Borsodia* (m1)

1 - *Borsodia novoasovica*, 2 - *B. steklovi*, 3 - *B. betekensis*, 4 - *B. parvisinuosa*, 5 - *B. praehungaricus*, 6 - *B. paleoukrainica*, *B. paleodanubica*, 8 - *B. cotlovinensis*, 9 - *B. altisinuosa*, 10 - *B. tanaitica*, 11 - *B. lagurodon-toides*, 12 - *B. newtoni*, 13 - *B. petenyii*, 14 - *B. arankoides*, 15 - *B. tiligulica*; 16 - *B. fejervaryi*, 17 - *B. prolaguroides*, 18 - *B. topachevskii*

1-18 - occlusial surface; a - labial view; b - lingual view. 1, 6-8, 15 - after Topachevsky, Skorik, 1977; 7a - after Topachevsky et al. 1989; 2, 3, 17 - after Zazhigin, 1980; 4, 9, 13, 16 - after Rabeder, 1981; 5, 10, 11 - after Schevtschenko, 1965; 12 - after Mayhew, Stuart, 1986; 18 - after Nesin, Skorik, 1989

**Fig. 4.27.** Morphology of occlusial surface of m1, *Borsodia*. Shirokino

1 - ?*Borsodia novoasovica*; 2-12 - *Borsodia novoasovica*; 2, 5, 6, 8, 11, 12 - reversed

**Fig. 4.28.** Labial morphology of m1 in *Borsodia*. Shirokino

Numbers correspond to specimens in Fig. 4.27. 1 - ?*Borsodia novoasovica*; 3-12 - *B. novoasovica*. Dotted line - lingual tracts

**Fig. 4.29.** Morphology of upper molars, *Borsodia novoasovica*. Shirokino

1 - M1; 2 - M2; 1-2 - occlusial surface; a - labial view; b - lingual view

**Fig. 4.30.** Morphology of M3 *Borsodia novoasovica*. Shirokino

1-4 - occlusial surface; a - labial view; b - lingual view; 2, 3 - reversed

**Fig. 4.31.** Molar morphology of *Borsodia praehungarica cotlovinensis* Kryzhanovka 3

1-3 - m1; 4-5 - M3; 1-5 - occlusial surface; a - labial view; b - lingual view

**Fig. 4.32.** Molar morphology of *Borsodia*. Kryzhanovka 4

1-5 - m1 *Borsodia arankoides*; 6-9 - M3 *B. ex gr. newtoni-arankoides*; a - labial view; b - lingual view

**Fig. 4.33.** Molar morphology of *Borsodia ex gr. newtoni*

1-6 - m1; 7-9 - M3. *Borsodia newtoni*: 1, 7 - Liventsova 3, 2-4 - Kryzhanovka 4, 5, 8 - Tizdar 1. *Borsodia newtoni vel Prolagurus ternopolitanus*: 6, 9 - Tizdar 2. 1-9 - occlusial surface; a - labial view; b - lingual view

**Fig. 4.34.** Molar morphology of *Allophaiomys cf. deucalion*. Kryzhanovka 4

1-10 - occlusial surface of m1

**Fig. 4.35.** Molar morphology of *Allophaiomys cf. deucalion*. Kryzhanovka 4

1-16 - occlusial surface of M3

**Fig. 4.36.** Molar morphology of *Allophaiomys cf. deucalion*. Kryzhanovka 4

1-12 - occlusial surface; 1-3 - M1; 4-6 - M2; 7-9 - m2; 10-12 - m3

**Fig. 4.37.** Molar morphology of *Allophaiomys cf. deucalion*. Tizdar 2

1-12 - occlusial surface of m1

**Fig. 4.38.** Molar morphology of *Allophaiomys cf. deucalion*. Tizdar 2

1-9 - occlusial surface of M3

**Fig. 4.39.** Diagram of enamel differentiation of upper molars, *Allophaiomys cf. deucalion* in localities Tizdar 2 and Kryzhanovka 4

**Fig. 4.40.** Diagram of enamel differentiation of lower molars, *Allophaiomys cf. deucalion*. Tizard 2 and Kryzhanovka 4

**Fig. 4.41.** Morphology of juvenile specimen of m1, *Allophaiomys cf. deucalion*. Kryzhanovka 4  
1 – occlusial surface; a – labial view

**Fig. 4.42.** Molar morphology, *Allophaiomys cf. pliocaenicus*. Akhtanizovskaya  
1–7 – m1; 8–10 – M3

**Fig. 4.43.** Molar morphology, *Allophaiomys cf. pliocaenicus*. Nesmeyanovka  
1–6 – m1; 7–12 – M3

**Fig. 4.44.** Molar morphology of *Lagurodon arankae*. Tizard 2  
1–7 – m1; 8–21 – M3; 22 – M2; 1–22 – occlusial surface; a – lingual view

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Главным итогом работы является создание биостратиграфической шкалы на основании анализа фауны полевок опорных местонахождений Восточной Европы, изучения эволюционных тенденций в ряде филетических линий в комплексе с геологическими и магнитостратиграфическими данными. Для среднего-верхнего плиоцена Восточной Европы выделено шесть зон (MNR1-6) совместного распространения видов четырех филетических линий: *Borsodia*, *Mimomys* ex gr. *hajackensis-pliocaenicus*, *Mimomys* ex gr. *hintoni-reidi*, *Pitymimomys* inceptor – *P. pitymoyoides*. Эти данные позволяют произвести вдвое более дробное подразделение отложений по сравнению со схемой, предложенной О. Фейфаром и В.-Д. Хайнрихом (1990, 1998). Продолжительность выделенных зон оценивается от 200 до 400 тыс. лет. Для эоплейстоцена выделяется четыре зоны и одна подзона (MQR7B–MQR11) продолжительностью 100–300 тыс. лет. Одна зона (MQR10) имеет большую продолжительность – около 500 тыс. лет, что можно объяснить недостаточной изученностью этого возрастного интервала.

Фаунистические данные свидетельствуют о необходимости внесения корректив в некоторые стратиграфические схемы. Во многих случаях коррекция касается фаун и местонахождений с большим количеством перетолженных ископаемых. В работе предложены критерии диагностики перетолжения ископаемых остатков корнезубых полевок на основании изучения количественных признаков их гипсодонтии.

Анализ таксономического состава и экологических группировок изученных фаун позволил выделить три крупных этапа в истории фаун мелких млекопитающих, совпадающих с подотделами плиоцена (средний, верхний плиоцен) и эоплейстоценом.

Важнейшими задачами исследования в будущем являются прослеживание выделенных стратиграфических подразделений на территории смежных регионов Европы и Азии, поиск викарирующих форм мелких млекопитающих для распространения разработанной зональной шкалы на территорию юга Западной Европы, привлечение к стратиграфическим построениям дополнительных филетических линий мелких млекопитающих для увеличения детальности шкалы, разработка биоэкологической шкалы для нижнего плиоцена.

В систематической части работы описаны корнезубые полевки родов *Mimomys*, *Pitymimomys*, *Allophaiomys*, *Borsodia*, *Prolagurus* и *Lagurodon*. Детальное изучение количественных признаков гипсодонтии и морфотипической изменчивости жевательной поверхности коренных зубов позволили

выявить тонкую эволюционную структуру в нескольких филетических линиях полевок и надежно диагностировать хронови́ды – стадии развития этих линий.

В роде *Mimomys* четко выделяется две размерные группы видов. Крупные мимомисы группы *hajpaskensis-pliosaenicus* хорошо представлены последовательностью типичных европейских видов, четко отличающихся нарастающей гипсодонтией. Примечательна слабая представительность поздних форм этой филетической линии: *Mimomys pliosaenicus* и *Mimomys ostramosensis*, что, по-видимому, объясняется сильным остепнением изученных районов Восточной Европы в конце позднего плиоцена и сокращением околородных биотопов, обитателями которых и были, вероятно, крупные мимомисы.

Среди мелких мимомисов на юге Восточной Европы хорошо прослеживается филетическая линия группы *hintoni-pusillus*. Это сравнительно малоцементные формы с хорошо развитыми мимомисными признаками. Имеющиеся материалы позволяют проследить историю становления ряда признаков. Так, например, широкое слияние дентиновых полей передней петли и паракона МЗ, характерное для *Mimomys pusillus* эоплейстоцена и раннего неоплейстоцена, возникает вторично и не указывает на существование переднего островка эмали. Любопытно, что гипсодонтные многоцементные формы, схожие с центрально-европейской группой *Mimomys gr. tigliensis-torpensis*, единичны в степных фаунах северного Причерноморья и обычны в более северных и западных мезофильных луговых сообществах Восточной и Западной Европы. Изученные материалы, к сожалению, не проливают свет на происхождение крупных мимомисов группы *Mimomys (Microtomys) intermedius*, давших впоследствии водяных полевок рода *Arvicola*. Можно согласиться с мнением В.С. Зажигина (1980) о том, что эта группа не связана прямой филетической связью с крупными европейскими мимомисами позднего плиоцена. Ясно также, что наиболее древние представители *Mimomys intermedius* приближаются к размерному классу мелких мимомисов группы *hintoni-reidi*, а также демонстрируют типичные мимомисные признаки, такие как островки эмали на m1 и МЗ, мимомисный выступ.

В работе приводится описание нескольких форм рода *Pitymimomys*. Большинство современных исследователей относит виды группы *pitymimoides* к роду *Mimomys*. Однако материалы по ранней истории этой группы полевок в Восточной Европе убедительно показывают ее независимое происхождение и параллельное развитие с настоящими мимомисами на протяжении среднего-позднего плиоцена.

Впервые за последние десятилетия на современном уровне ревизованы полевки рода *Borsodia*. Эта группа корнезубых полевок, предковая для степных пеструшек квартера, имеет исключительно важное значение для степных фаун юга Восточной Европы. Остатки борсодий преобладают в большинстве изученных местонахождений и демонстрируют быстрые эволюционные преобразования зубной системы. Это позволяет использовать группу как основную для реконструкции последовательности фаун и местонахождений региона, а также для исследований деталей эволюционных процессов. На основании детального анализа гипсодонтии последовательных выборок борсодий установлено, что эта группа представлена на юге Восточной Евро-

пы единым эволюционным стволом на протяжении среднего и большей части позднего плиоцена. Его филетическое разветвление на аранкоидные и пролагуroidные линии развития намечается лишь на самых поздних этапах корнезубой истории группы в конце позднего плиоцена. Появление некорнезубых лагурин в изученном регионе происходило автохтонно, в ходе потери корней очень гипсодонтными поздними борсодиями *Borsodia* ex gr. *newtoni-arankoides*. Они представлены родами *Prolagurus* и *Lagurodon*, причем последняя группа преобладает.

Серые полевки надрода *Microtus* представлены в фаунах эоплейстоцена родом *Allophaiomys*. Отсутствие предыстории группы в позднем плиоцене региона указывает на миграционное появление аллофайомисов в Причерноморье. Древнейшие формы начала эоплейстоцена (*Allophaiomys* ex gr. *deucalion*) имеют чрезвычайно архаичную морфологию коренных зубов с отчетливой мимомисной дифференциацией эмали и относительно укороченным передним отделом первого коренного зуба.

Перспективы изучения фауны мелких млекопитающих юга Восточной Европы связаны с ревизией корнезубых полевок родов *Dolomys*, *Pliomys* и *Clethrionomys*, выявление скрытого видového разнообразия в группах мелких мимомисов и полиморфных серых полевок рода *Allophaiomys*. Безусловно, необходимо продолжение накопления данных по уже известным этапам развития фаун мелких млекопитающих с четкой стратиграфической привязкой. Если говорить о полноте наших знаний о фаунистической истории среднего плиоцена – эоплейстоцена, то уровень изученности фаун Северного Причерноморья и Приазовья вполне соответствует современному этапу развития науки. В то же время, синхронные фауны Северного Кавказа известны очень отрывочно и неполно. Нивелировка этих диспропорций также составляет одну из важных задач будущих исследований.



## ЛИТЕРАТУРА

- Агаджанян А.К. Полевки (Microtinae, Rodentia) плиоценового местонахождения Урыв 1, Средний Дон // Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны. Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 58–98.
- Агаджанян А.К. Сбор и изучение остатков мелких млекопитающих // Комплексные биостратиграфические исследования. М.: Изд-во МГУ, 1987. С. 27–58.
- Агаджанян А.К. Мелкие млекопитающие плиоцена-плейстоцена Средней Волги // Оперативно-информационные материалы к I Всесоюзному совещанию по палеотериологии. М.: ВТО, 1989. С. 3–5.
- Агаджанян А.К. Мелкие млекопитающие среднего плиоцена Русской равнины // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2003. № 6. С. 98–114.
- Агаджанян А.К., Глушанкова Н.И. Михайловка – опорный разрез плейстоцена Центра Русской равнины. М.: ВИНТИ, 1986. 163 с.
- Агаджанян А.К., Глушанкова Н.И. Палеогеография плиоцен-плейстоцена верхнего Дона // Бюл. комис. по изуч. четвертич. периода. 1988. № 57. С. 62–77.
- Агаджанян А.К., Глушанкова Н.И. Плиоцен-плейстоценовая история внеледниковой зоны Среднерусской возвышенности // Там же. 1990. № 59. С. 66–80.
- Агаджанян А.К., Калуцкая С.А. Раннетаманская фауна полевков в бассейне верхнего Днепра // Там же. 1976. № 46. С. 61–72.
- Агаджанян А.К., Яценко В.Н. Филогенетические связи полевков Северной Евразии // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. 1984. Т. 22. С. 135–190.
- Адаменко О.М., Зажигин В.С. Фауна мелких млекопитающих и геологический возраст кочковской свиты Южной Кулунды // Стратиграфическое значение антропогенной фауны мелких млекопитающих. М.: Наука, 1965. С. 162–171.
- Александрова Л.П. Новые виды ископаемых полевков из нижнечетвертичных отложений юго-западной Украины (с. Котловина) // Бюл. комис. по изуч. четвертич. периода. 1966. № 32. С. 40–45.
- Александрова Л.П. Грызуны хавровского фаунистического комплекса // Там же. 1968. № 34. С. 87–98.
- Александрова Л.П. О переходных средне-верхнеоплейстоценовых фаунах грызунов // Стратиграфия, палеогеография и литогенез антропогена Евразии. Ротапринт. М.: ГИН АН СССР, 1973. С. 5–11.
- Александрова Л.П. Грызуны антропогена европейской части СССР. М.: Наука, 1976. 98 с.
- Александрова Л.П. Находка остатков мелких млекопитающих в антропогенных отложениях р. Псекупс // Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена. М.: ГИН АН СССР, 1977. С. 5–11.
- Александрова Л.П. О дробном стратиграфическом расчленении средне-верхнеплиоценовых отложений южной Молдавии (по мелким млекопитающим) // Бюл. комис. по изуч. четвертич. периода. 1989. № 58. С. 64–81.
- Алексеева Л.И. Териофауна раннего антропогена Восточной Европы. М., 1977а. 214 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 300).
- Алексеева Л.И. О фауне псекупского типа // Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена. М.: ГИН АН СССР, 1977б. С. 12–30.
- Алексеева Л.И., Байгушева В.С. Новые данные о винторогих антилопах территории юга Восточной Европы // Бюл. комис. по изуч. четвертич. периода. 1976. № 45. С. 109–112.

- Андрусов Н.И. Взаимоотношения эвксинского и каспийского бассейнов в неогеновую эпоху // Избр. тр. М.: Изд-во АН СССР, 1963. Т. 2. С. 291–298.
- Байгушева В.С. Хапровская фауна Ливенцовского песчаного карьера (Ростовская область) // Бюл. комис. по изуч. четвертич. периода. 1964. № 29. С. 44–50.
- Байгушева В.С. Ископаемая териофауна Ливенцовского карьера (северо-восточное Приазовье) // Материалы по фаунам антропогена. Л., 1971. С. 5–29. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 29).
- Башенина Н.В. Онтогенез // Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. С. 211–227.
- Вангенгейм Э.А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии. М.: Наука, 1977. 170 с.
- Вангенгейм Э.А., Векуа М.Л., Жегалло В.И., Певзнер М.А., Тактакишвили И.Г., Тесаков А.С. Положение таманского фаунистического комплекса в стратиграфической и магнитохронологической шкалах // Бюл. комис. по изуч. четвертич. периода. 1991. № 60. С. 41–52.
- Вангенгейм Э.А., Певзнер М.А., Тесаков А.С. Магнито- и биостратиграфические исследования в страторегии псекунского фаунистического комплекса млекопитающих // Там же. 1990. № 59. С. 81–93.
- Вангенгейм Э.А., Певзнер М.А., Тесаков А.С. Расчленение плейстоцена по фауне млекопитающих // Тез. докл. Всерос. совещ. “Главнейшие итоги в изучении четвертичного периода и основные направления исследований в XXI веке”. СПб.: ВСЕГЕИ, 1998. С. 13–14.
- Вангенгейм Э.А., Певзнер М.А., Тесаков А.С. Зональное расчленение квартала Восточной Европы по мелким млекопитающим // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2001. № 1. С. 76–88.
- Васильев Ю.М. Формирование антропогенных отложений ледниковой и внеледниковых зон. М.: Наука, 1969. 182 с.
- Верещагин Н.К. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского полуострова. Л., 1957. 111 с. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 22).
- Верещагин Н.К. Млекопитающие Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 703 с.
- Верхний плиоцен бассейна верхнего Дона // Ред. С.М. Шик. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1985. 144 с.
- Габуния Л.К. К истории гиппаронов. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 570 с.
- Ганзей С.С. Позднекайнозойские отложения Понто-Каспия и трековый возраст пепловых прослоев // Метод треков в геологии и географии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. С. 34–45.
- Гарутт В.Е., Сафронов Н.И. Находка скелета южного склона *Archidiskodon meridionalis* (Nesti) близ г. Георгиевска (Северный Кавказ) // Бюл. комис. по изуч. четвертич. периода. 1965. № 30. С. 79–88.
- Герун А.Ф. Новые палеонтологические данные о куяльницких отложениях в окрестностях Одессы // Тр. Одес. гос. ун-та. Сборн. геол.-геогр. фак. 1954. Т. 2. С. 149–152.
- Герун А.Ф. Про палеогеографічні палеоекологічні умови в басейні куяльницького віку в районі Одеси // Праці Одес. ун-ту. Сер. геол. та геогр. наук. 1958. Т. 148, вып. 3. С. 311–314.
- Громов В.И. Краткий систематический обзор четвертичных млекопитающих // Академику В.А. Обручеву к 50-летию научной и педагогической деятельности. М.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 2. С. 163–224.
- Громов В.И. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии четвертичного периода на территории СССР: (Млекопитающие, палеолит). М.: Изд-во АН СССР, 1948. 521 с.
- Громов И.М. Грызуны антропогена европейской части СССР: (Итоги изучения ископаемых остатков); Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1966. 51 с.
- Громов И.М., Поляков И.Я. Фауна СССР. Млекопитающие, полевки. Л.: Наука, 1977. Т. 3, вып. 8. 502 с.
- Губкин И.М., Варенцов М.И. Геология нефтяных и газовых месторождений Таманского полуострова // Губкин И.М. Избр. соч. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 1. С. 270–314.
- Додонов А.Е., Трубин В.М., Чепалыга А.Л. и др. Климато-био-магнитостратиграфия плейстоцена северо-западного Причерноморья // Тез. докл. Всерос. совещ. “Главнейшие итоги в изучении четвертичного периода и основные направления исследований в XXI веке”. СПб.: ВСЕГЕИ, 1998. С. 23–24.
- Зажигин В.С. К истории развития пеструшек (*Rodentia*, *Microtinae*) в антропогене Евразии // Докл. АН СССР. 1969. Т. 188, № 3. С. 722–725.

- Жакигин В.С.* Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири. М.: Наука, 1980. 155 с.
- Жакигин В.С.* Опорные разрезы позднего плиоцена и их биостратиграфическая характеристика (по млекопитающим) // Поздний кайнозой Монголии: (Стратиграфия и палеогеография) / Ред. *Е.В. Девяткин*. М.: Наука, 1989. С. 10–24.
- Застрожных А.С., Казанцева Н.Е.* О возрасте кривских слоев нижнего Дона // Бюл. РМСК по югу и центру Русской платформы. 1992. Вып. 1. С. 114–117.
- Зыкин В.С., Жакигин В.С., Присяжнюк В.А.* Стратиграфия плиоценовых и эоплейстоценовых отложений в долине р. Битеке (Северный Казахстан) // Геология и геофизика. 1987. № 3. С. 12–19.
- Зубаков В.А.* Плиоцен Понто-Каспия и его корреляция // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2000. Т. 8, № 1. С. 66–82.
- Зубаков В.А., Кочегура В.В.* Магнитохронологическая шкала новейшего этапа (5 млн лет) // Геомагнит. исслед. 1976. № 17. С. 37–44.
- Иосифова Ю.И., Красненков Р.В., Семенов В.В.* Коротояк – опорный разрез эоплейстоцена верхнего Дона // Стратиграфия и палеогеография четвертичного периода Восточной Европы / Ред. А.А. Величко, С.М. Шик. М.: Ин-т географии РАН. 1992. С. 181–198.
- Кармишина Г.И.* К вопросу о возрасте отложений стратотипического разреза куяльника у с. Крыжановки в окрестностях г. Одессы // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1973. Вып. 4. С. 52–58.
- Кожамкулова Б.С., Савинов П.Ф., Тотькова Л.А., Пак Т.К.* Плиоценовые млекопитающие урочища Актогай // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. 1987. Т. 9. С. 82–120.
- Константинова Н.А.* Геологические условия местонахождения мелких млекопитающих в эоплейстоцене южной Молдавии и юго-западной Украины // Стратиграфическое значение фауны мелких млекопитающих. М.: Наука, 1965. С. 60–97.
- Константинова Н.А.* Антропоген южной Молдавии и юго-западной Украины. М.: Наука, 1967. 137 с.
- Короткевич Е.Л.* История формирования гиппарионовой фауны Восточной Европы. Киев: Наук. думка, 1988. 159 с.
- Кочев В.А.* Плейстоценовые грызуны северо-востока Европы и их стратиграфическое значение. СПб.: Наука, 1993. 113 с.
- Красненков Р.В., Холмовой Г.В., Глушков Б.В.* и др. Опорные разрезы нижнего плейстоцена бассейна верхнего Дона. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1984. 213 с.
- Лебедева Н.А.* Континентальные антропогеновые отложения Азово-Кубанского прогиба и соотношение их с морскими толщами. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 105 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 84).
- Лебедева Н.А.* Геологические условия местонахождения мелких млекопитающих в антропогене Приазовья // Стратиграфическое значение антропогеновой фауны мелких млекопитающих. М.: Наука, 1965. С. 111–140.
- Лебедева Н.А.* Верхний виллафранк в разрезах Понто-Каспия // Поздний кайнозой Северной Евразии. Ротапринт. М.: ГИН АН СССР, 1977. С. 134–156.
- Лебедева Н.А.* Корреляция антропогеновых толщ Понто-Каспия. М.: Наука, 1978. 135 с.
- Мангикиан Т.А.* О куяльницких отложениях окрестностей Одессы // Вісн. Укр. район. геол. упр. 1929. Вип. 14. С. 161–192.
- Маркова А.К.* Плейстоценовые грызуны Русской равнины. М.: Наука, 1982. 186 с.
- Маркова А.К.* Раннеплейстоценовые фауны мелких млекопитающих Восточной Европы // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1999. Т. 7, № 2. С. 179–189.
- Мацуй В.М., Моськина О.Д.* Мелкие млекопитающие позднего кайнозоя Северного Приазовья и условия их захоронения // Палеонтол. сб. Львов, 1988. № 25. С. 52–56.
- Михайлеску К.Д., Маркова А.К.* Палеогеографические этапы развития фауны юга Молдовы в Антропогене. Кишинев: Штиинца, 1992. 310 с.
- Москвитин А.И.* Новые свидетельства древнейшего оледенения Русской равнины // Докл. АН СССР. 1959. Т. 127, № 4.
- Негадаев-Никонов К.Н., Карелина А.В., Ильницкая Н.М.* Комплекс остракод стратотипа куяльника у с. Крыжановка (окрестности г. Одесса) // Фаунистические комплексы и флора кайнозоя Причерноморья. Кишинев: Штиинца, 1977. С. 80–84.

- Негадаев-Никонов К.Н., Лукашев В.К., Хубка А.Н., Аношко Я.И.* Палеонтологические и геохимические индикаторы среды антропогена юго-запада СССР. Кишинев: Штиинца, 1980. 114 с.
- Несин В.А.* Диагностика коренных зубов древних *Microtinae* // Вестн. зоологии. 1988. № 2. С. 84–87.
- Несин В.А., Рековец Л.И.* Микротериофауна плиоценовых местонахождений Широкино и Обуховка // Млекопитающие Украины / Ред. В.А. Топачевский. Киев: Наук. думка, 1993. С. 23–39.
- Несин В.А., Скорик А.Ф.* Первая находка полевки рода *Dinaromys* (*Microtinae*, *Rodentia*) в СССР // Вестн. зоологии. 1989. № 5. С. 14–17.
- Никифорова К.В.* О стратиграфическом положении куяльницких отложений // Тр. комис. по изуч. четвертич. периода. 1962. Т. 20: О границе между четвертичным и неогеновым периодами. С. 176–192.
- Никифорова К.В., Александрова Л.П.* Стратиграфическая схема верхнеплиоценовых и эоплейстоценовых отложений европейской части СССР // Граница между неогеновой и четвертичной системами в СССР. М.: Наука, 1987. С. 8–13.
- Никифорова К.В., Александрова Л.П.* Стратиграфия, хронология и корреляция событий в позднем плиоцене и антропогене Европы и Северной Америки в связи с изменениями в геосфере и биосфере // Палеогеография и биостратиграфия плиоцена и антропогена. Ротапринт. М.: ГИН АН СССР, 1991. С. 99–123.
- Никифорова К.В., Краснов И.И., Александрова Л.П.* и др. Климатические колебания и детальная стратиграфия верхнеплиоценовых-нижнеплейстоценовых отложений юга СССР // Геология четвертичного периода, инженерная геология, проблемы гидрогеологии аридной зоны. М.: Наука, 1976. С. 110–119.
- Певзнер М.А.* Палеомагнитный метод в стратиграфии четвертичных отложений // Стратиграфия СССР. Четвертичная система. М.: Недра, 1982. Полутом 1. С. 149–154.
- Певзнер М.А.* Палеомагнитная характеристика отложений куяльника и его положение в магнитохронологической шкале // Бюл. комис. по изуч. четвертич. периода. 1989. № 58. С. 117–124.
- Плиоцен и плейстоцен Волго-Уральской области. М.: Наука, 1981. 173 с.
- Попов Г.И.* О соотношении континентальных и морских верхнеплиоценовых отложений юга и юго-востока европейской части СССР в связи с вопросом о нижней границе четвертичного периода // Тр. комис. по изуч. четвертич. периода. 1962. Т. 20. С. 92–97.
- Попов Г.И.* Плиоценовые пресноводные моллюски Башкирского Предуралья и их стратиграфическое значение // Антропоген Южного Урала. М.: Наука, 1965. С. 210–229.
- Путеводитель экскурсий к Международному коллоквиуму по проблеме “Граница между неогеном и четвертичной системой”. Ротапринт. М.: ВИМС, 1972. 120 с.
- Путеводитель экскурсий. XI Конгресс INQUA. М.: ВИНТИ, 1982. 45 с.
- Разрез новейших отложений северо-восточного Приазовья / Ред. К.К. Марков. М.: Изд-во МГУ, 1976. 157 с.
- Рековец Л.И.* Морфологические особенности ископаемых костных остатков грызунов (*Rodentia*, *Mammalia*) из позднеплейстоценовых местонахождений Приднестровья Украины // Морфологические особенности позвоночных животных Украины. Киев: Наук. думка, 1983. С. 96–100.
- Рековец Л.И.* Мелкие млекопитающие антропогена юга Восточной Европы. Киев: Наук. думка, 1994. 370 с.
- Родзянко Г.Н.* Плиоцен Нижнего Дона и Нижней Волги // Материалы геологического исследования на территории Нижнего Дона и Нижней Волги. Ростов н/Д, 1964. С. 272–283.
- Родзянко Г.Н.* Нижняя граница апшеронского яруса // Пограничные горизонты между неогеном и антропогеном. Минск: Наука и техника, 1977. С. 95–106.
- Семеновко В.Н.* Стратиграфическая корреляция верхнего миоцена и плиоцена Восточного Паратетиса и Тетиса. Киев: Наук. думка, 1987. 240 с.
- Семеновко В.Н., Певзнер М.А.* Корреляция верхнего миоцена и плиоцена Понто-Каспия по биостратиграфическим и палеомагнитным данным // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1979. № 3. С. 5–15.
- Семеновко В.Н., Шеремета В.Е.* *Ostracoda* куяльницкого яруса Черноморского бассейна // Докл. АН УССР. 1965. № 5. С. 637–640.

- Синцов И.Ф. Геологическое исследование Одесского уезда // Зап. Новорос. о-ва естествоиспытателей. 1895. Т. 20, вып. 1. С. 56–136.
- Скорик А.Ф. Новое местонахождение остатков позднелиоценовых мелких млекопитающих в Николаевской области УССР // Вестн. зоологии. 1969. № 4. С. 83–85.
- Скорик А.Ф. Трехпалые тушканчики рода *Plioscirotopoda* из отложений нижнего куяльника в окрестностях г.Одессы // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. АН СССР. Л.: Наука, 1983. С. 50–51.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.И., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 144 с.
- Сотникова М.В., Байгушева В.С., Титов В.В. Ревизия хищных млекопитающих ханровского фаунистического комплекса // Тез. докл. Всерос. совещ. "Главнейшие итоги в изучении четвертичного периода и основные направления исследований в XXI веке". СПб.: ВСЕГЕИ, 1998. С. 243–244.
- Степанов В.В. Породы куяльницкого яруса в долинах одесских лиманов // Тр. Одес. гос. ун-та. Геол.-геогр. науки. 1962, Вып. 8. С. 52–65.
- Стратиграфия СССР. Четвертичная система. Полутом 1. М.: Недра, 1982. 440 с.
- Стратиграфия СССР. Четвертичная система. Полутом 2. М.: Недра, 1984. 555 с.
- Стратиграфия СССР. Неогеновая система. Полутом 1. М.: Недра, 1986. 419 с.
- Сухов В.П. Позднелиоценовые мелкие млекопитающие Аккулаевского местонахождения в Башкирии. М.: Наука, 1970. 94 с.
- Сухов В.П. Мелкие позвоночные // Фауна и флора Симбугино / Ред. Г.И. Горецкий. М.: Наука, 1977. С. 121–139.
- Тесаков А.С. Позднелиоценовые и раннелиоценовые мелкие млекопитающие юга Восточной Европы // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1993. Т. 1, № 3. С. 92–96.
- Тесаков А.С. Новые данные по геологии и мелким млекопитающим разреза Крыжановка // Тез. Всерос. совещ. по изуч. четвертичного периода. М., 1994а. С. 229.
- Тесаков А.С. Первая находка *Miomys pitomyoides* (Mammalia, Rodentia) на Северном Кавказе и ее стратиграфическое значение // Бюл. комис. по изуч. четвертич. периода. 1994б. № 60. С. 43–46.
- Тесаков А.С. Некоторые замечания по фауне мелких млекопитающих Домашкинских Вершин (сборы Л.П. Александровой 1973 г.) // Опорный разрез плиоцена и плейстоцена Домашкинские Вершины / Ред. В.Л. Яхимович, А.Г. Яковлев. Уфа: Гилем, 2000. С. 70–71, 84.
- Тесаков А.С., Ваненгейм Э.А., Певзнер М.А. Находка древнейших в Восточной Европе некорнезубых полевок *Allophaiomys* и *Prolagurus* // Докл. РАН. 1999. Т. 366, № 4. С. 452–453.
- Топачевский В.А. Насекомоядные и грызуны ногайской позднелиоценовой фауны. Киев: Наук. думка, 1965. 163 с.
- Топачевский В.А. Грызуны таманского фаунистического комплекса Крыма. Киев: Наук. думка, 1973. 235 с.
- Топачевский В.А., Несин В.А. Грызуны молдавского и ханровского фаунистических комплексов котловинского разреза. Киев: Наук. думка, 1989. 134 с.
- Топачевский В.А., Несин В.А., Рековец Л.И. и др. Новое местонахождение остатков мелких млекопитающих (Mammalia) плиоцена Северного Приазовья // Докл. АН УССР. Сер. Б. 1988. № 11. С. 19–22.
- Топачевский В.А., Несин В.А., Топачевский И.В. Биозональная микротермологическая схема (стратиграфическое распространение мелких млекопитающих – Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) неогена северной части Восточного Паратетиса // Вестн. зоологии. 1998. Т. 32, № 1/2. С. 76–87.
- Топачевский В.А., Скорик А.Ф. Грызуны раннетаманской фауны и тилигульского разреза. Киев: Наук. думка, 1977. 249 с.
- Топачевский В.А., Скорик А.Ф., Рековец Л.И. Грызуны верхнеогеновых и раннеантропогенных отложений Хаджибейского лимана. Киев: Наук. думка, 1987. 206 с.
- Топачевский В.А., Скорик А.Ф., Чепалыга А.Л. Новые материалы по фауне моллюсков и мелких млекопитающих позднего плиоцена одесского куяльника // Вестн. зоологии. 1979. № 5. С. 11–16.
- Фауна и флора Аккулаева. Уфа: Башк. филиал АН СССР. Ин-т геологии, 1972. 144 с.
- Фауна и флора Симбугино: (Опорный разрез акчагыла и апшерона Башкирии). М.: Наука, 1977. 233 с.

- Чепалыга А.Л.* Пресноводные моллюски // Стратиграфия СССР. Четвертичная система. М.: Недра, 1982. Полутом 1. С. 216–229.
- Шевченко А.И.* Новые данные о находках ископаемых остатков мелких позвоночных в кайнозойских отложениях южных районов Одесской области и Молдавской ССР // Четвертичный период. Киев: Изд-во АН УССР, 1961. Вып. 13/15. С. 268–275.
- Шевченко А.И.* Опорные комплексы мелких млекопитающих плиоцена и нижнего антропогена юго-западной части Русской равнины // Стратиграфическое значение антропогеновой фауны мелких млекопитающих. М.: Наука, 1965. С. 7–59.
- Шевченко А.И.* О стратиграфическом положении “акчагыльских” отложений Таманского полуострова // Материалы по четвертичному периоду Украины: К IX Конгрессу INQUA. Киев: Наук. думка, 1974. С. 21–29.
- Шушпанов К.И.* Полевки (Microtinae, Rodentia) из плиоценового местонахождения у с. Этулия // Фауна и флора позднего кайнозоя Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1985. С. 22–49.
- Эберзин Л.Г.* Средний и верхний плиоцен Черноморской области // Стратиграфия СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т. 12: Неоген СССР. С. 477–566.
- Яковлев А.Г.* Мелкие млекопитающие (местонахождение Домашкинские Вершины) // Опорный разрез плиоцена и плейстоцена Домашкинские Вершины / Ред. В.Л. Яхимович, А.Г. Яковлев. Уфа: Гилем, 2000. С. 68–69, 81–83.
- Яхимович В.Л., Блудорова Е.А., Жидовина Н.Я.* и др. Геохронологическая корреляция геологических событий плиоцена и плейстоцена Волго-Уральской области. Препринт. Уфа: Башк. фил. АН СССР. Волго-Урал. комис. по изуч. четвертич. периода, 1984. 25 с.
- Яцко І.Я.* Про фауну хребців с куяльницьких відкладів с. Крыжанівкі біля м.Одеси // Праці Одес. ун-ту. Сер.биол. 1938. Вип.3.
- Agadjanian A.K.* Small mammals of the Middle Pliocene of the Russian Plain // Upper Pliocene and Pleistocene of the Southern Urals region: Volume of abstracts. Ufa, 2002. P. 89.
- Agusti J.* The *Allophaiomys* complex in Southern Europe // *Geobios*. 1991. N 25. P. 133–144.
- Averianov A.O., Tesakov A.S.* A milk tooth of Pliocene otter // *Lutroala*. 1996. N 7. P. 21–22.
- Azzaroli A., De Giuli C., Ficcarelli G., Torre D.* Table of the stratigraphic distribution of terrestrial mammalian faunas in Italy from the Pliocene to the Early Middle Pleistocene // *Geogr. fis. dinam. quatern.* 1982. N 5. P. 55–58.
- Barnosky A.D.* Late Blancan (Pliocene) microtine rodents from Jackson Hole, Wyoming: Biostratigraphy and biogeography // *J. Vertebr. Paleontol.* 1985. N 5. P. 255–271.
- Boenigk W., Koci A., Brunacker K.* Magnetostratigraphie im Pliozän der Niederrheinischen Bucht // *Neues. Jb. Geol. Paläontol. Monatsh.* 1979. H. 9. S. 513–528.
- Bruijn H. de, Van der Meulen A.* The early Pleistocene rodents from Tourkobunia 1 (Athens, Greece) // *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch. B.* 1975. Vol. 8. N 4. P. 314–338.
- Butler P.M.* Homologies of molar cusps and crests, and their bearing on assessments of rodent phylogeny // *NATO Adv. Sci. Inst. Ser. A. Life Sci.* 1985. N 92. P. 381–401.
- Cande S.C., Kent D.V.* A revised calibration of the geomagnetic polarity time scale for the late Cretaceous and Cenozoic // *J. Geophys. Res.* 1995. Vol. 100, N B4. P. 6093–6095.
- Carls N., Rabeder G.* Arvicolids (Rodentia, Mammalia) from the Earliest Pleistocene of Schemfeld (Bavaria) // *Beitr. Paläontol. Österr.* 1988. N 14. S. 123–237.
- Chaline, J.* Les Rongeurs du Pléistocène Moyen et Supérieur de France. Paris. 1972. 410 p. (Cah. de Paléontol. CNRS).
- Chaline J.* Un nouveau critere d'etude des *Mimomys*, et les rapports de *Mimomys occitanus* *Mimomys stehlini* et *Mimomys polonicus* (Arvicolidae, Rodentia) // *Acta zool. cracov.* 1974. Vol. 19, N 16. P. 337–356.
- Chaline J.* Les séquence des rongeurs de Bresse, en tant du référence biostratigraphique et paléoclimatique // *Géol. France.* 1984. N 3. P. 251–268.
- Chaline J., Brunet-Lecomte P., Graf J.-D.* Validation de *Terricola Fatio*, 1867 pour les Compagnons souterrains (Arvicolidae, Rodentia) paléarctiques actuels et fossiles // *C. r. Acad. sci. C.* 1988. Vol. 306. P. 475–478.
- Chaline J., Graf J.-D.* Phylogeny of Arvicolidae (Rodentia): Biochemical and paleontological evidence // *J. Mammal.* 1988. Vol. 69, N 1. P. 22–33.
- Fejfar O.* Die Plio-Pleistozänen Wirbeltierfaunen von Hajnacka und Ivanovce (Slowakei), CSR. II. Microtidae und Cricetidae inc.sed. // *Neues. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 1961. Bd. 112, N 1. S. 48–82.

- Fejfar O.* Arvicolids from Arondelli-Triversa: A new look // *Boll. Soc. paleont. ital.* 2001. Vol. 40, N 2. P. 185–193.
- Fejfar O., Heinrich W.-D.* A division of the European Quaternary based on arvicolid rodents: A proposal // Project 73-1-24 "Quaternary glaciations in the Northern Hemisphere". Prague: IUGS-UNESCO intern. program, 1982. Rep. 7. P. 82–83.
- Fejfar O., Heinrich W.-D.* Muroid rodent biochronology of the Neogene and Quaternary of Europe // *European Neogene mammal chronology* / Ed. E.H. Lindsay et al. New York: Plenum press, 1990. P. 91–117.
- Fejfar O., Heinrich W.-D., Lindsay E.H.* Updating the Neogene rodent biochronology in Europe // *Meded. Nederl. Inst. Toegep. Geowetensch. TNO.* 1998. N 60. P. 533–554.
- Fejfar O., Horáček I.* Zur Entwicklung der Kleinsäugerfaunen im Villanyium und Alt-Biharium auf dem Gebiet der ČSSR // *Schriftner. geol. Wiss.* 1983. N 19/20. S. 111–207.
- Fejfar O., Storch G.* Eine Pliozäne (ober-ruscinische) Kleinsäugerfauna aus Gundersheim, Rheinhessen. 1. Nagetiere: Mammalia, Rodentia // *Senckenberg. lethaea.* Vol. 71. P. 139–184.
- Freudenthal M., Meijer T., Van der Meulen A.J.* Preliminary report on a field campaign in the continental Pleistocene of Tegelen (The Netherlands) // *Scripta geol.* 1976. Vol. 3. P. 1–27.
- Garapich F., Nadachowski A.* A contribution to the origin of *Allophaiomys* (Arvicolidae, Rodentia) in Central Europe: The Relationship between *Mimomys* and *Allophaiomys* from Kamyk (Poland) // *Acta zool. cracov.* 1996. Vol. 39, N 1. P. 179–184.
- Gentili S., Abazzi L., Masini F.* et al. Voles from the Early Pleistocene of Pietrafitta (Central Italy, Perugia) // *Ibid.* 1996. Vol. 39, N 1. P. 185–199.
- Guérin C.* Premiere biozonation du Pléistocene Européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocene terminal au Pléistocene supérieur d'Europe occidentale // *Geobios.* 1982. Vol. 15, N 4. P. 593–598.
- Heinrich W.D.* Some aspects of evolution and biostratigraphy of *Arvicola* (Mammalia, Rodentia) in the Central European Pleistocene // *Intern. Symp. Evol. Phyl. Biostratigr. Arvicolids.* Prague, 1990. P. 165–182.
- Heller F.* Eine oberpliozäne Wirbeltierfauna aus Rheinhessen // *Neues. Jb. Miner., Geol., Paläontol.* B. 1936. Bd. 76. S. 99–160.
- Heller F.* Die Wühlmäuse (Mammalia, Rodentia, Arvicolidae) des Ältes- und Altpleistozäns Europae // *Quatär.* 1968. Vol. 19. P. 23–53.
- Hibbard C.W.* Techniques of collecting microvertebrate fossils // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1948. Vol. 59. P. 1330.
- Hibbard C.W.* Late Cenozoic microtine rodents from Wyoming and Idaho // *Mich. Acad. Sci. Arts and Lett.* 1959. Vol. 44. P. 3–40.
- Hibbard C.W., Zakrzewski R.J.* Phyletic trends in the late Cenozoic microtine *Ophiomys* gen. nov., from Idaho // *Univ. Mich. Mus. Paleontol. Contrib.* 1967. N 21. P. 255–271.
- Hinton M.A.C.* A preliminary account of the British fossil voles and lemmings with some remarks of the Pleistocene climate and geography // *Proc. Geol. Assoc. London.* 1910. Vol. 21. P. 489–507.
- Hinton M.A.C.* Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct. London: Brit. Mus. of Natural History, 1926. Vol. 1. 488 p.
- Hir J.* The *Allophaiomys* type-material in the Hungarian collection // *Paludicola.* 1998. Vol. 2. N 1. P. 28–36.
- Hir J., Venczel M.* The Arvicolids (Rodentia, Mammalia) of the Lower Pleistocene vertebrate fauna of Subpiatra, W. Romania // *Nymphaea.* 1992. N 22. P. 75–91.
- Horáček I.* Survey of the fossil vertebrate localities Vcelare 1–7 // *Čas. miner. and geol.* 1985. Vol. 30. N 4. P. 353–366.
- Horáček I., Ložek V.* Palaeozoology and the mid European Quaternary past: Scope of approach and selected results // *Rozp. Čes. Acad. ved. R. mat. prirod.* 1988. Vol. 98, N4. P. 1–102.
- Hordijk W.* The Zuurland borehole: Introduction // *Meded. Werkgr. Tert. Kwart. Geol.* 1988. Vol. 25, N 1. P. 7–10.
- Iossifova Yu.I., Semenov V.V.* Climate-stratigraphy of the Pre-Tiglian-Bavelian analogues in Central Russia (the Don drainage basin) // *Meded. Nederl. Inst. Toegep. Geowetensch. TNO.* 1998. N 60. P. 327–338.
- Jánossy D.* Pleistocene vertebrate faunas of Hungary. Budapest; Amsterdam: Akad.Kiadó: Elsevier, 1986. 209 p.
- Jánossy D., Van der Meulen A.* On *Mimomys* (Rodentia) from the Ostramos-3 North Hungary // *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch. B.* 1975. Vol. 78. P. 381–391.

- Kawamura Y.* Quaternary rodent faunas in the Japanese Islands. 1 // Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ. Ser. Geol. and Miner. 1988. Vol. 8, N 1/2. P. 1–348.
- Kazantseva N.E., Tesakov A.S.* Evolution of Plio-Pleistocene voles with the special reference to demographic features of fossil assemblages // Meded. Neder. Inst. Toegep. Geowetensch. TNO. 1998. N 60. P. 555–564.
- Koenigswald W. von.* *Mimomys cf. reidi* aus der villafranchischen Spaltenfüllung Schambach bei Treuchtlingen. // Mett. Bayer. Staatssamml. Paläontol. und hist. Geol. 1977. N 17. S. 197–212.
- Koenigswald W. von.* Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia) // Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges. 1980. N 539. S. 1–129.
- Koenigswald W. von.* Enamel structure in the molars of Arvicolidae (Rodentia, Mammalia), a key to functional morphology and phylogeny // Teeth: Form, function and evolution / Ed. B. Kurten. New York: Columbia Univ. press, 1982. P. 109–122.
- Koenigswald W. von, Golenishev F.N.* A method for determining growth rates in continuously growing teeth // J. Mammal. 1979. Vol. 60, N 2. P. 397–400.
- Koenigswald W. von, Martin L.D.* The status of the genus *Mimomys* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) in North America // Neues. Jb. Geol. und Paläontol. Abh. 1984. N 168. S. 108–124.
- Koenigswald W. von, Tesakov A.S.* The evolution of the schmelzmuster of Lagurini (Arvicolinae, Rodentia) // Paleontographica B. 1997. Bd. 245. S. 45–61.
- Kolfschoten T. van.* The Pleistocene mammalian faunas from the Zuurland boreholes at Brielle, the Netherlands // Meded. Werkgroep Tertiäre Kwart. Geol. 1988. N 25. P. 73–86.
- Kolfschoten T. van.* The evolution of the mammal fauna in the Netherlands and the middle Rhine Area (Western Germany) during the Late Middle Pleistocene // Meden. Rijks. Gieol. Dienst. 1990. Vol. 43, N 3. P. 1–69.
- Kolfschoten T. van.* The *Allophaiomys* record from Zuurland the Netherlands // Paludicola. 1998. Vol. 2, N 1: Special. issue. P. 110–115.
- Kolfschoten T. van., Van der Meulen A.J., Boenigk W.* The Late Pliocene rodents (Mammalia) from Frechen (Lower Rhine basin, Germany) // Meded. Nederl. Inst. Toegep. Geowetensch. TNO. 1998. N 60. P. 161–172.
- Kormos T.* Neue Wühlmäuse aus dem Oberpliozän von Püspökfördö // Neues. Jb. Miner. 1932. Vol. 69. S. 323–346.
- Kormos T.* Neue Insektenfresser, Fledermäuse und Nager aus dem Oberpliozän der Villanyer Gegend // Föld. közl. 1934. Vol. 64. P. 296–321.
- Kormos T.* *Mimomys newtoni* F. Major und *Lagurus pannonicus* Kormos, zwei gleichzeitige verwandte Wühlmause von verschiedener phylogenetischer Entwicklung // Anz. Ungarns Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. 1938. Bd. 57. S. 353–379.
- Kotlia B.S., Koenigswald W. von.* Plio-Pleistocene arvicolids (Rodentia, Mammalia) from Kashmir intramontain basin, Northwestern India // Paleontographica A. 1992. Bd. 223. S. 103–135.
- Kotlia B.S., Mathur D.P.* Morphologic, sinuometric and enamel investigation of the Pliocene Arvicolids (Rodentia) from the Karewas of the Kashmir, India // Geobios. 1992. Vol. 25, N 6. P. 781–796.
- Kowalski K.* An Early Pleistocene fauna of small mammals from the Kadzielnia Hill in Kielce (Poland) // Acta paleontol. pol. 1958. Vol. 3, N 1. P. 25–41.
- Kowalski K.* Pliocene insectivores and rodents from Rebelice Krolewskie (Poland) // Acta zool. cracov. 1960a. Vol. 5, N 5. P. 155–194.
- Kowalski K.* An Early Pleistocene fauna of small mammals from Kamyk // Folia Quatern. 1960b. Vol. 60, N 1. P. 1–21.
- Kowalski K.* Pleistocene rodents of Europe // Ibid. 2001. Vol. 72. P. 1–382.
- Kowalski K., Nadachowski A.* Review of fossil arvicolid faunas of Poland // Intern. Symp. Evol. Phyl. Biostratigr. Arvicolids. Prague, 1990. P. 297–304.
- Kretzoi M.* Die unterpleistozäne Säugetierfauna von Betfia bei Nagyvarad // Földt. közl. 1941. Vol. 71. P. 308–335.
- Kretzoi M.* Die altpleistozänen Wierbeltier-Faunen des Villanyer Gebirges // Geol. Hung. Ser. Paleontol. 1956. Vol. 27. P. 1–264.
- Kretzoi M.* Fauna und Faunenhorizont von Csarnota // Magyar All. Földt. Int. Evi. El. 1959. 1962. P. 297–395.
- Kretzoi M.* A magyarországi quater és pliocén szárazföldi biosztratigráfiájának vázlata // Földt. közl. 1969. Vol. 3. P. 179–204.



- Lindsay E.H., Opdyke N.D., Fejfar O.* Correlation of selected Late Cenozoic European faunas with the magnetic polarity time scale // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1997. Vol. 133, N 3/4. P. 205–226.
- Major F.* Exhibition on, and remarks upon some jaws and teeth of Pliocene voles (*Mimomys* gen. nov.) // *Proc. Zool. Soc. London.* 1902. N 1. P. 102–107.
- Malec F., Tobien H.* Die Säugerreste-führenden Spaltenfüllungen des älteren Pleistozäns von Neuleiningen bei Grundstadt (Pfalz) // *Mainz. geowiss. Mitt.* 1976. Bd. 5. S. 129–134.
- Malez M., Rabeder G.* Neues Fundmaterial von Kleinsäugetern aus der altpleistozänen Spaltenfüllung Podumci 1 in Norddalmatien (Kroatien, Jugoslawien) // *Beitr. Paläontol. Österr.* 1984. N 11. S. 439–510.
- Markova A.K.* Early Pleistocene small mammal faunas of Eastern Europe // *Meded. Nederl. Inst. Toegep. Geowetensch. TNO.* 1998. N 60. P. 313–326.
- Martin L.D.* Biostratigraphy of arvicoline rodents in North America // *Trans. Nebr. Acad. Sci.* 1979. N 7. P. 91–100.
- Martin R.* Arvicolid rodents of the Early Pleistocene Java local fauna from north-central South Dakota // *J. Vertebr. Paleontol.* 1989. Vol. 9, N 4. P. 438–450.
- Martin R., Tesakov A.* Introductory remarks: Does *Allophaiomys* exist? // *Paludicola.* 1998. Vol. 2. N 1. P. 1–7.
- Maul L.* Biochronological implications of the Arvicolids (Mammalia: Rodentia) from the Plio- and Pleistocene faunas of Neuleiningen (Rheinland-Pfalz, SW-Germany) // *Acta zool. cracov.* 1996. Vol. 39, N 1. P. 349–356.
- Mayhew D.F.* Small mammal remains from early Pleistocene crag at Bulcamp, Suffolk // *Bull. geol. Soc. Norfolk.* 1990. Vol. 39. P. 59–85.
- Mayhew D.F., Stuart A.Y.* Stratigraphic and taxonomic revision of the fossil vole remains (Rodentia, Microtinae) from the Lower Pleistocene deposits of Eastern England // *Philos. Trans. Roy. Soc. London B.* 1986. Vol. 312. P. 431–485.
- Méhely L.* Fibrinae Hungaria: Magyarország harmad – es negyedkori Gyökeralagú poczkai. Budapest: Mag. Tudomá Akad. Mat. és Természetudomány Bizottag kiad., 1914. 109 p.
- Mein P.* Résultats du Groupe de Travail des Vertébrés // Report on activity of the R.C.M.N.S. working groups (1971–1975). Bratislava, 1975. P. 78–81.
- Mein P.* Updating of MN zones // *European Neogene mammal chronology.* New York: Plenum press, 1990. P. 73–90.
- Meulen A.J. van der.* Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Peglia (Orivieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia) // *Quaternaria.* 1973. Vol. 17. P. 1–144.
- Meulen A.J. van der.* On *Microtus* (*Allophaiomys*) *deucalion* (Kretzoi, 1969) (Arvicolidae, Rodentia) from the upper Villanyian (Lower Pleistocene) in Villany 5, S. Hungary // *Kon. Nederl. Akad. Wetensch. B.* 1974. Vol. 77, N 3. P. 259–266.
- Meulen A.J. van der.* The smaller mammal assemblage // *Scr. geol.* 1976. N 34. P. 14–21.
- Michaux J.* Les Rongeurs (arvicolidés, muridés et gliridés) de la localité Arondelli a Villafranca d'Aasti (Italie) // *Paleontogr. Ital.* 1970. Vol. 66. N 36. P. 67–80.
- Mörs Th., Von Koenigswald W.L., Von der Hocht F.* Rodents (Mammalia) from the Late Pliocene Reuver Clay of Hambach (Lower Rine Embayment, Germany) // *Meded. Nederl. Inst. Toegep. Geowetensch. TNO.* 1998. N 60. P. 135–160.
- Nadachowski A.* Lower Pleistocene rodents of Poland: Succession and biostratigraphy // *Quatär Paläontol.* 1990. Bd. 8. S. 215–224.
- Nadachowski A.* Faunal succession of small mammals assemblages at the Pliocene-Pleistocene boundary in Poland // *Mededel. Nederl. Inst. Toegep. Geowetensch. TNO.* 1998. N 60. P. 281–285.
- Nadachowski A., Zagorodnyuk I.* Recent *Allophaiomys*-like species in the Palearctic // *Acta zool. cracov.* 1996. Vol. 39, N 1. P. 387–394.
- Nelson R.S., Semken H.A.* Paleocological and stratigraphic significance of the muskrat in Pleistocene deposits // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1970. Vol. 81, N 12. P. 3733–3737.
- Pevzner M.A., Tesakov A.S., Vangengeim E.A.* The position of the Tizdar Locality (Taman Peninsula, Russia) in the magnetochronological scale // *Paludicola.* 1998. Vol. 2, N 1. P. 95–97.
- Pevzner M.A., Vangengeim E.A., Tesakov A.S.* Quaternary zonal subdivision of Eastern Europe based on vole evolution // *Boll. Soc. paleontol. ital.* 2001. Vol. 40, N 2. P. 269–274.
- Popov V.I.* Early Pleistocene Rodentia (Mammalia) from the "Temnata Dupka" Cave near Karlukovo (North Bulgaria) // *Acta zool. bulg.* 1986. Vol. 30. P. 3–14.

- Popov V.I.* Late Pliocene voles (Mammalia: Arvicolidae) from Varshets (North Bulgaria) // *Acta zool. cracov.* 2000. Vol. 44, N 2. P. 143–172.
- Rabeder G.* Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älterem Pleistozän von Niederösterreich // *Beitr. Paläontol. Österr.* 1981. N 8. S. 1–343.
- Radulesco C., Samson P.* La lignée *Mimomys minor-coelodus* (Rodentia, Mammalia) dans le Basin Dacique // *Trav. Inst. Spéol. "Emile Racovitza"*. 1983. Vol. 22. P. 57–64.
- Rekovets L., Nadachowski A.* Pleistocene voles (Arvicolidae) of the Ukraine // *Paleontol. i evol.* 1995. N 28/29: Sabadell. Inst. Paleontol. Dr. M. Crusafont. P. 45–245.
- Repenning C.A.* *Allophaiomys* and the age of the Olyor Suite, Krestovka Section, Yakutia // *Bull. US Geol. Surv.* 1992. N 2037. P. 1–98.
- Sala B., Masini F., Torre D.* Villanyian arvicolids from Rivoli Veronese, a carst fissure in the Adige Valley, Northeastern Italy // *Boll. soc. paleontol. ital.* 1994. Vol. 33, N 1. P. 3–11.
- Sardella R., Abazzi L., Argenti P.* et al. Mammal faunal turnover in Italy from the Middle Pliocene to the Holocene // *Meded. Nederl. Inst. Toegep. Geowetensch. TNO.* 1998. N 60. P. 499–511.
- Storch G., Fejfar O.* Gundersheim-Findling, a Ruscianian rodent fauna of Asian affinities from Germany // *European Neogene mammal chronology.* New York: Plenum press, 1990. P. 405–412.
- Terzea E.* Les Arvicolidés (Rodentia, Mammalia) du Pléistocène moyen de Chiscu-1 (Dép. de Bihor, Roumanie) // *Trav. Inst. Spéol. "Emile Racovitza"*. 1989. Vol. 28. P. 57–72.
- Terzea E.* Le Genre *Villanyia* Kretzoi dans le Pleistocene inferieur de Betfia-XIII (Dép. de Bihor, Roumanie) // *Ibid.* 1990. Vol. 29. P. 89–105.
- Tesakov A.S.* Evolution of *Borsodia* (Arvicolidae, Mammalia) in the Villanyian and in the Early Biharian // *Quatern. Intern.* 1993a. Vol. 19. P. 41–45.
- Tesakov A.S.* Late Pliocene and Early Pleistocene small mammals from the south of Eastern Europe // *Stratigraphy. Geological Correlation.* 1993b. Vol. 1, N 3. P. 92–96.
- Tesakov A.S.* Evolution of small mammal communities from the south of Eastern Europe near the Plio-Pleistocene boundary // *Acta zool. cracov.* 1995. Vol. 38, N 1. P. 121–127.
- Tesakov A.S.* Evolution of the bank voles (*Clethrionomys*, Arvicolidae) // *Ibid.* 1996. Vol. 39. N 1. P. 541–547.
- Tesakov A.S.* Voles of the Tegelen fauna // *Meded. Nederl. Inst. Toegep. Geowetensch. TNO.* 1998a. N 60. P. 71–134.
- Tesakov A.S.* Early stage of *Allophaiomys* evolution in Eastern Europe // *Paludicola.* 1998b. Vol. 2. N 1. P. 98–105.
- Tesakov A.S.* New data on Plio-Pleistocene jerboas of the genus *Plioscirotopoda* from Eastern Europe (Mammalia, Dipodidae) // *Zoosystematica Rossica.* 2001. N 9. P. 237–244.
- Tesakov A.S.* Early evolutionary stages of pitymyoid mimomyine voles (*Pitymimomys*, Arvicolinae, Cricetidae) from the Early Villanyian of Eastern Europe // *Coloq. Paleontol.* 2003. Vol. Ext. 1. P. 659–668.
- Tjutkova L.A., Kaipova G.O.* Late Pliocene and Eopleistocene micromammal faunas of southeastern Kazakhstan // *Acta zool. cracov.* 1996. Vol. 39, N 1. P. 549–557.
- Ünay E., De Bruijn H.* Plio-Pleistocene rodents and lagomorphs from Anatolia // *Meded. Nederl. Inst. Toegep. Geowetensch. TNO.* 1998. N 60. P. 431–466.
- Viitala J.* Age determination in *Clethrionomys rufocanus* (Sundevall) // *Ann. zool. fenn.* 1971. N 8. P. 63–68.
- Weerd A. van der.* Rodent faunas of the Mio-Pliocene continental sediments of the Teruel-Alfambra region, Spain // *Utrecht Micropaleont. Bull. Spec. Publ.* 1976. N 2. P. 1–217.
- Yakchemovitch V.I., Danukalova G.A., Yakovlev A.G.* Molluscs and mammals from Pliocene deposits of the Middle Volga Region, Russia // *Meded. Nederl. Inst. Toegep. Geowetensch. TNO.* 1998. N 60. P. 375–416.
- Zagwijn W.H.* Borders and boundaries: a century of stratigraphical research in the Tegelen-Reuver area of Limburg (The Netherlands) // *Ibid.* 1998. N 60. P. 19–34.
- Zakrzewski R.J.* New Arvicolines (Mammalia, Rodentia) from the Blancan of Kansas and Nebraska // *Contrib. Quatern. Vertebr. Paleontol.* 1984. N 8. P. 200–217.
- Zazhigin V.S.* Significance of Lagurins (Rodentia, Microtinae, Lagurini), for stratigraphy and correlation of Eopleistocene deposits of Eastern Europe and Western Siberia // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1970. Vol. 8. N 2/3. P. 237–249.
- Zazhigin V.S.* Taxonomy and evolution of the genus *Allophaiomys* in Siberia // *Paludicola.* 1998. Vol. 2. N 1. P. 116–125.

# ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	5
<b>Глава 1</b>	
Методика исследований палеонтологического материала .....	8
Сбор материала .....	8
Обработка материала.....	8
Хранение образцов.....	9
Терминология элементов коренных зубов полевок.....	9
Коронка и жевательная поверхность .....	9
Стадии развития корней .....	10
Дентинные тракты.....	12
Промеры .....	14
Обработка цифровых данных .....	16
Микроструктура эмали.....	16
История метода .....	16
Подготовка образцов к исследованию .....	16
Терминология структур эмали.....	17
Сравнительная эволюция микроструктуры эмали в линии Borsodia-Lagurini .....	19
Гипсодонтия корнезубых полевок.....	22
Сущность гипсодонтии.....	22
Различные подходы к оценке гипсодонтии полевок.....	23
Регистрация перетолщений .....	27
<b>Глава 2</b>	
Геологическое строение опорных местонахождений фауны млекопитающих среднего плиоцена – эоплейстоцена юга Восточной Европы.....	34
Средний плиоцен .....	39
Долинское.....	39
Рипа Скорцельская .....	39
Волна.....	41
Широкино .....	42
Кушкун.....	43
Сямбугино .....	45
Аккулаево .....	45
Веселовка .....	47
Верхний плиоцен .....	49
Сабля.....	49
Крыжановка.....	50
Этулия 3.....	53
Ливендовка.....	54
Псекупс .....	58
Георгиевск.....	61
Тиздар .....	62

Эоплейстоцен.....	64
Аккулаево (демский и давлекановский горизонты).....	64
Ахтанизовская.....	64
Цимбал (Сенной).....	65
Хаджибейский лиман (Черевичное).....	66

### Глава 3

Биостратиграфия среднего плиоцена – эоплейстоцена юга Восточной Европы на основе анализа эволюционного развития грызунов подсемейства полевок ( <i>Cricetidae</i> , <i>Arvicolinae</i> ).....	68
Последовательность изученных фаун и местонахождений.....	68
Зональные подразделения среднего плиоцена – эоплейстоцена.....	72
Плиоценовый этап.....	73
Плейстоценовый этап.....	81
Замечания о возрасте ряда фаунистических ассоциаций в некоторых стратиграфических схемах.....	85
О горизонтах среднего-верхнего плиоцена и эоплейстоцена Восточной Европы.....	85
Некоторые замечания к биоэкологической микротермологической схеме В.А.Топачевского с соавторами.....	89
О стратиграфическом положении ройвера Нидерландов и Северо-Западной Германии.....	91
Общая характеристика фаун мелких млекопитающих среднего плиоцена – эоплейстоцена.....	92
Выводы.....	94

### Глава 4

Описание палеонтологического материала.....	96
Отряд <i>Rodentia</i> Bowdich, 1821.....	96
Семейство <i>Cricetidae</i> Fischer, 1817.....	96
Подсемейство <i>Arvicolinae</i> Gray, 1821.....	96
Род <i>Mimomys</i> F. Major, 1902.....	96
Подрод <i>Mimomys</i> F. Major, 1902.....	97
Группа <i>polonicus</i> – <i>pliocaenicus</i> .....	97
<i>Mimomys</i> ex gr. <i>hajmackensis</i> Fejfar, 1961.....	98
<i>Mimomys hajmackensis</i> Fejfar, 1961.....	100
<i>Mimomys polonicus</i> Kowalski, 1960.....	107
<i>Mimomys praepliocaenicus</i> Rabeder, 1981.....	113
<i>Mimomys</i> cf. <i>pliocaenicus</i> F. Major, 1902.....	120
Подрод <i>Pusillomimus</i> Rabeder, 1981.....	122
Группа <i>hintoni</i> .....	124
<i>Mimomys</i> sp.....	124
<i>Mimomys hintoni</i> Fejfar, 1961.....	127
<i>Mimomys hintoni hintoni</i> Fejfar, 1961.....	127
<i>Mimomys hintoni livenzovicus</i> Alexandrova, 1976.....	132
Группа <i>reidi</i> .....	137
<i>Mimomys reidi</i> Hinton, 1910.....	137
<i>Mimomys pusillus</i> (Méhely, 1914).....	147
Род <i>Pitymimomys</i> Tesakov, 1998.....	151
Группа <i>baschkiricus</i> .....	152
<i>Pitymimomys inceptor</i> Tesakov, 2003.....	152
<i>Pitymimomys baschkiricus</i> (Suchov, 1970).....	157
Группа <i>pitymyoides</i> .....	162
<i>Pitymimomys</i> ex gr. <i>stenokorys</i> (Rabeder, 1981).....	162
<i>Pitymimomys pitymyoides</i> (Janossy et van der Meulen, 1975).....	162

Род <b>Borsodia</b> Janossy et van der Meulen, 1975.....	168
<b>Borsodia</b> cf. <b>steklovi</b> (Zazhigin, 1980) .....	170
<b>Borsodia</b> <b>novoasovica</b> (Topachevski et Scorik, 1977).....	174
<b>Borsodia</b> <b>praeungarica</b> (Schevtschenko, 1965) .....	182
<b>Borsodia</b> <b>praeungarica praeungarica</b> (Schevtschenko, 1965) .....	183
<b>Borsodia</b> <b>praeungarica cotlovinensis</b> (Topachevsky et Scorik, 1977).....	189
<b>Borsodia</b> <b>arankoides</b> (Alexandrova, 1976).....	197
<b>Borsodia</b> <b>newtoni</b> (F. Major, 1902).....	201
Надрод <b>Microtus</b> Schrank, 1798 .....	208
Род <b>Allophaiomys</b> Kormos, 1932 .....	208
<b>Allophaiomys</b> cf. <b>deucalion</b> Kretzoi, 1969 .....	209
<b>Allophaiomys</b> cf. <b>pliocaenicus</b> Kormos, 1932.....	220
Род <b>Prolagurus</b> Kormos 1938 .....	222
<b>Prolagurus</b> <b>ternopolitanus</b> Topachevsky, 1973 .....	222
<b>Prolagurus</b> <b>pannonicus</b> (Kormos, 1930) .....	222
Род <b>Lagurodon</b> Kretzoi, 1956 .....	223
<b>Lagurodon</b> <b>arankae</b> (Kretzoi, 1954).....	223
<b>Заключение</b> .....	229
<b>Литература</b> .....	232

# CONTENTS

<b>Introduction</b> .....	5
<b>Chapter 1</b>	
<b>Methods of paleontological studies</b> .....	8
Collection of material .....	8
Preparation of material .....	8
Preservation of samples .....	9
Terminology of molar elements of voles .....	9
Crown and occlusal surface .....	9
Root development stages .....	10
Dentine tracts .....	12
Measurements .....	14
Processing of digital data .....	16
Schmelzmuster (microstructure of enamel) .....	16
History of the method .....	16
Preparation of samples .....	16
Terminology of enamel structures .....	17
Comparative analysis of the smelzmuster evolution in the lineage Borsodia-Lagurini .....	19
Hypsodonty of voles with rooted dentitions .....	22
Essence of the hypsodonty .....	22
Different approaches to estimation of hypsodonty in voles .....	23
Record of reworked material .....	27
<b>Chapter 2</b>	
<b>Geological structure of reference sections of mammal fauna of Middle Pliocene – Eopleistocene in the south of East Europe</b> .....	34
Middle Pliocene .....	39
Dolinskoe .....	39
Ripa Skortselskaya .....	39
Volna .....	41
Shirokino .....	42
Kushkuna .....	43
Simbugino .....	45
Akkulaevo .....	45
Veselovka .....	47
Upper Pliocene .....	49
Sablya .....	49
Kryzhanovka .....	50
Etulia 3 .....	53
Livenzovka .....	54
Psekups .....	58
Georgievsk .....	61
Tizdar .....	62

Eopleistocene.....	64
Akkulaevo (Dioma and Davlekanovo horizons).....	64
Akhtanizovskaya.....	64
Tsymbal.....	65
Khadzhibei Liman (Cherevichnoe).....	66

### Chapter 3

Biostratigraphy of Middle Pliocene – Eopleistocene of the south of East Europe based on the analysis of evolutionary development of rodents of the subfamily Arvicolinae (Cricetidae).....	68
--	----

Sequence of studied faunas and localities .....	68
Zonal units of Middle Pliocene – Eopleistocene .....	72
Pliocene stage.....	73
Pleistocene stage .....	81
Comments about the age of a number of faunistic associations in some stratigraphic schemes ....	85
About horizons of Middle – Pliocene and Eopleistocene of East Europe .....	85
Some comments to the biozonal microtheriological scheme of V.A.Topachevsky et al. ....	89
About stratigraphic position of Reuver in the Netherlands and northwestern Germany .....	91
General characteristics of small mammal faunas of middle Pliocene – Eopleistocene.....	92
Summary .....	94

### Chapter 4

Systematic paleontology .....	96
-------------------------------	----

Order Rodentia Bowdich, 1821 .....	96
------------------------------------	----

Family Cricetidae Fischer, 1817 .....	96
---------------------------------------	----

Subfamily Arvicolinae Gray, 1821 .....	96
--	----

Genus <u>Mimomys F. Major, 1902</u> .....	96
---	----

Subgenus <u>Mimomys F. Major, 1902</u> .....	97
--	----

Group of <u>polonicus – pliocaenicus</u> .....	97
--	----

Mimomys ex gr. <u>hajnackensis</u> Fejfar, 1961 .....	98
---	----

Mimomys <u>hajnackensis</u> Fejfar, 1961 .....	100
--	-----

Mimomys <u>polonicus</u> Kowalski, 1960.....	107
--	-----

Mimomys <u>praepliocaenicus</u> Rabeder, 1981 .....	113
---	-----

Mimomys cf. <u>pliocaenicus</u> F. Mayor, 1902 .....	120
--	-----

Subgenus <u>Pusillomimus</u> Rabeder, 1981 .....	122
--	-----

Group of <u>hintoni</u> .....	124
-------------------------------	-----

Mimomys sp.....	124
-----------------	-----

Mimomys <u>hintoni</u> Fejfar, 1961.....	127
--	-----

Mimomys <u>hintoni hintoni</u> Fejfar, 1961 .....	127
---	-----

Mimomys <u>hintoni livenzovicus</u> Alexandrova, 1976.....	132
--	-----

Group of <u>reidi</u> .....	137
-----------------------------	-----

Mimomys <u>reidi</u> Hinton, 1910 .....	137
---	-----

Mimomys <u>pusillus</u> Méhely, 1914 .....	147
--	-----

Genus <u>Pitymimomys</u> Tesakov, 1998 .....	151
--	-----

Group of <u>baschkiricus</u> .....	152
------------------------------------	-----

Pitymimomys <u>inceptor</u> Tesakov, 2003 .....	152
---	-----

Pitymimomys <u>baschkiricus</u> (Suchov, 1970).....	157
---	-----

Group of <u>pitymyoides</u> .....	162
-----------------------------------	-----

Pitymimomys ex gr. <u>stenokorys</u> (Rabeder, 1981).....	162
---	-----

Pitymimomys <u>pitymyoides</u> (Jánossy et van der Meulen, 1975).....	162
---	-----

Genus <u>Borsodia</u> Jánossy et van der Meulen, 1974.....	168
--	-----

Borsodia cf. <u>steklovi</u> (Zazhigin, 1980) .....	170
---	-----

Borsodia <u>novoasovica</u> (Topachevski et Scorik, 1977).....	174
--	-----

Borsodia <u>praeungarica</u> (Schevtschenko, 1965) .....	182
--	-----

Borsodia <u>praeungarica praeungarica</u> (Schevtschenko, 1965) .....	183
---	-----

<b>Borsodia praehungarica cotlovinensis</b> (Topachevsky et Scorik, 1965).....	189
<b>Borsodia arankoides</b> (Alexandrova, 1976).....	197
<b>Borsodia newtoni</b> (F.Major, 1902).....	201
Supergen <sup>us</sup> <b>Microtus</b> Schrank, 1798.....	208
Genus <b>Allophaiomys</b> Kormos, 1932.....	208
<b>Allophaiomys cf. deucalion</b> Kretzoi, 1969.....	209
<b>Allophaiomys cf. pliocaenicus</b> Kormos, 1933.....	220
Genus <b>Prolagurus</b> Kormos 1938.....	222
<b>Prolagurus (Prolagurus) ternopolitanus</b> Topachevsky, 1973).....	222
<b>Prolagurus (Prolagurus) pannonicus</b> (Kormos, 1930).....	222
Genus <b>Lagurodon</b> Kretzoi, 1956.....	223
<b>Lagurodon arankae</b> (Kretzoi, 1954).....	223
<b>Conclusions</b> .....	229
<b>References</b> .....	232



Научное издание

**Тесаков Алексей Сергеевич**  
**БИОСТРАТИГРАФИЯ**  
**СРЕДНЕГО ПЛИОЦЕНА –**  
**ЭОПЛЕЙСТОЦЕНА**  
**ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ**  
(по мелким млекопитающим)

Труды ГИН, вып. 554

*Утверждено к печати*  
*Ученым советом*  
*Геологического института*  
*Российской академии наук*

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*  
Редактор *Е.Ю. Федорова*  
Художник *Ю.И. Духовская*  
Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*  
Технический редактор *Т.А. Резникова*  
Корректоры *Р.В. Молоканова, Т.И. Шеповалова*

Подписано к печати 12.07.2004  
Формат 70 × 100 1/16. Гарнитура Таймс  
Печать офсетная  
Усл.печ.л. 20,2. Усл.кр.-отт. 20,9. Уч.-изд.л. 22,8  
Тип. зак. 3449

Издательство “Наука”  
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

E-mail: [secret@naukaran.ru](mailto:secret@naukaran.ru)  
Internet: [www.naukaran.ru](http://www.naukaran.ru)

Отпечатано с готовых диапозитивов  
в ГУП “Типография “Наука”  
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

# ТРУДЫ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА



## **Алексей Сергеевич Тесаков** –

кандидат геолого-минералогических наук, старший научный сотрудник Лаборатории стратиграфии четвертичного периода Геологического института Российской академии наук, автор более 40 научных работ в области биостратиграфии плио-плейстоценовых отложений Евразии и палеонтологии грызунов и зайцеобразных.

ISBN 5-02-033275-5



**НАУКА**