

В.А. ТОПАЧЕВСКИЙ  
А.Ф. СКОРИК

# НЕОГЕНОВЫЕ И ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ НИЗШИЕ ХОМЯКООБРАЗНЫЕ ЮГА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ



АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ  
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ им. И.И.ШМАЛЬГАУЗЕНА

В.А.Топачевский  
А.Ф.Скорик

НЕОГЕНОВЫЕ И ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ  
НИЗШИЕ ХОМЯКООБРАЗНЫЕ ЮГА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

КИЕВ НАУКОВА ДУМКА 1992

# ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ .....	3
ПЕРЕЧЕНЬ ГЛАВНЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ОСТАТКОВ НИЗШИХ ХОМЯКООБРАЗНЫХ (CRICETODONTINAE, CRICETINAE, LOPHIOMYIDAE) ПОЗДНЕГО МИОЦЕНА – ДРЕВНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА ЮГА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ .....	6
СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ .....	12
ОТРЯД RODENTIA BOWDICH, 1821 .....	12
СЕМЕЙСТВО CRICETIDAE ROCHEBRUNE, 1883 .....	12
Подсемейство Cricetodontinae Stehlin et Schaub, 1951 .....	12
Триба Cricetodontini Simpson, 1945 .....	12
<i>Под Byzantinia Brujn, 1976</i> .....	12
Триба Megacricetodontini .....	15
<i>Под Democricetodon Fahlbusch, 1964</i> .....	15
<i>Под Cricetulodon Hartenberger, 1965</i> .....	16
Триба Microtocricetini Topachevski et Scorik, 1988 .....	33
<i>Под Microtocricetus Fahlbusch et Mayr, 1975</i> .....	36
<i>Под Sarmatomys Topachevski et Scorik, 1988</i> .....	37
Подсемейство Cricetinae Murray, 1866 .....	39
<i>Под Kowalskia Fahlbusch, 1969</i> .....	39
<i>Под Pseudocricetus Topachevski et Scorik, gen. nov.</i> ..	71
<i>Под Stylocricetus Topachevski et Scorik, gen. nov.</i> ..	110
<i>Под Odessamys Topachevski et Scorik, gen. nov.</i> .....	121
<i>Под Allocricetus Schaub, 1930</i> .....	148
<i>Под Cricetinus Zdansky, 1928</i> .....	177
<i>Под Cricetus Leske, 1779</i> .....	184
СЕМЕЙСТВО LOPHIOMYIDAE THOMAS, 1897 .....	205
<i>Под Microlophiomys Topachevski et Scorik, 1984</i> .....	205
СООБЩЕСТВА НИЗШИХ ХОМЯКООБРАЗНЫХ (CRICETODONTINAE, CRICETINAE, LOPHIOMYIDAE) НЕОГЕНА И ПЛЕЙСТОЦЕНА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ, ИХ БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ .....	208
НЕКОТОРЫЕ ПАЛЕОЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ, ПАЛЕОКЛИМАТИЧЕСКИЕ И ПАЛЕОЛАНДШАФТНЫЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ И СМЕНЫ ВО ВРЕМЕНИ СООБЩЕСТВ НИЗШИХ ХОМЯКООБРАЗНЫХ НЕОГЕНА, ЭОПЛЕЙСТОЦЕНА И ДРЕВНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА ВОСТОЧНОЙ ПАРАТЕТИДЫ .....	226
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ .....	236

УДК 569.32:/551.782+551.791/(477)

В монографии дан критический анализ систематического положения родственных связей, биостратиграфического и палеогеографического значений миоценовых и эоценовых низших хомякообразных (Cricetodontinae, Cricetinae, Lophiomyidae) крупного естественноисторического региона – северного участка Восточной Паратетиды и Понтиды. Показаны изменения систематического и количественного составов ассоциаций низших хомякообразных в пределах указанной территории в отрезке времени средний сармат – эоценовая. Эти данные рассматриваются в приложении к традиционной региональной схеме для Восточной Паратетиды и используются для широких сопоставлений неогеновых и эоценовых отложений Евразии, корреляции морских и континентальных толщ, а также для палеогеографических реконструкций. В историко-фаунистическом плане четко фиксируются временные уровни появления некоторых современных родов. Даны описания новых родов и видов.

Для научных работников и преподавателей вузов, работающих в области териобиологии, палеогеографии и геологов-стратиграфов.

В монографії наведено опис нових для науки таксонів різного систематичного рангу. Розглянуто принципові зміни асоціації нижчих хом'якоподібних на території східної Паратетиди в просторі і часі, а також фактори, що їх обумовлюють. Показано біостратиграфічне значення групи, заложені мікротеріологічні основи кореляції морських і континентальних відкладів.

Для зоологів, палеозоологів, геологів-стратиграфів, палеогеографів, викладачів і студентів вузів.

Ответственный редактор *М.А.ВОИНСТВЕНСКИЙ*

Утверждено к печати ученым советом  
Института зоологии им. И.И.Шмальгаузена АН Украины

Все права принадлежат издательству "Наукова думка". Любое использование этого издания или его элементов (фрагментов), т.е. копирование, тиражирование, распространение и т.п., возможно только при наличии предварительного письменного соглашения с издателем.

Адрес издательства "Наукова думка": Украина, 252601 Киев 4, ул.Решня, 3.

All rights reserved. No part of this issue may be reproduced by any mechanical, photographic or electronic process or in the form of a phonographic recording, nor may it be stored in a retrieval system, transmitted or otherwise copied for public or private use without written permission of the Naukova Dumka Publishers.

Address of the Publishers: Ukraine, 252601 Kiev 4, Repin St., 3.

Широкое применение комплексно-ассоциационного и практически вытекающего из него биозонального подходов в современной палеотермиологии в ее биостратиграфическом и палеогеографическом приложениях в последние десятилетия резко повысило интерес к палеофаунистике (исторической фаунистике) как фундаментальному биологическому разделу, составляющему строго научную основу в решении перечисленных задач геологического и географического циклов. Однако историческая фаунистика сама по себе требует глубоких разработок в области конкретной филогенетики и в конечном счете систематики групп, составляющих палеофаунистические сообщества, определяющих положение комплекса, ассоциации и в итоге биозоны в пространстве и времени. В сущности исследования подобного рода служат основанием для предельной точности систематической интерпретации изучаемого объекта, иными словами, определения материала, обеспечивая тем самым достоверность в базовой информативной основе. Естественно, что в указанном плане первоочередная роль принадлежит изучению доминантных и субдоминантных систематических групп, определяющих фаунистический фон сообщества, выявлению их филогенетических связей, автохтонности или аллохтонности происхождения. Практически на этом должны базироваться заключения о местном или миграционном происхождении групп в пределах естественноисторических регионов, выявление всей широты и глубины региональных связей, вплоть до континентальных. На этой основе, в сущности, и должны решаться вопросы общих (широко региональные и даже глобальные) и частных (сопоставления ориктоценозов, сопряженных с захоронениями, различными по генезису) корреляций.

Этим требованиям в полной мере отвечает предлагаемая монография, представляющая собой критический систематический анализ низших хомякообразных – Cricetidae подсемейств Cricetodontinae и Cricetinae, а также семейств Lophiomyidae крупного естественноисторического региона – юга Восточной Европы в период позднего миоцена – древнего плейстоцена, составляющего около 12 млн лет. Подавляющая часть материала происходит из Причерноморья и Приазовья Украины, т.е. попадает в зону исторического развития древней средиземноморской суши – северного участка Восточной Паратетиды. Актуальность изучения этой группы мелких млекопитающих вполне очевидна, поскольку ее представители в отрезке времени поздний миоцен – средний плиоцен преимущественно составляют один из

T 1907000000-197  
221-92 395-92

ISBN 5-12-002713-X

© В.А.Топачевский,  
А.Ф.Скорик, 1992

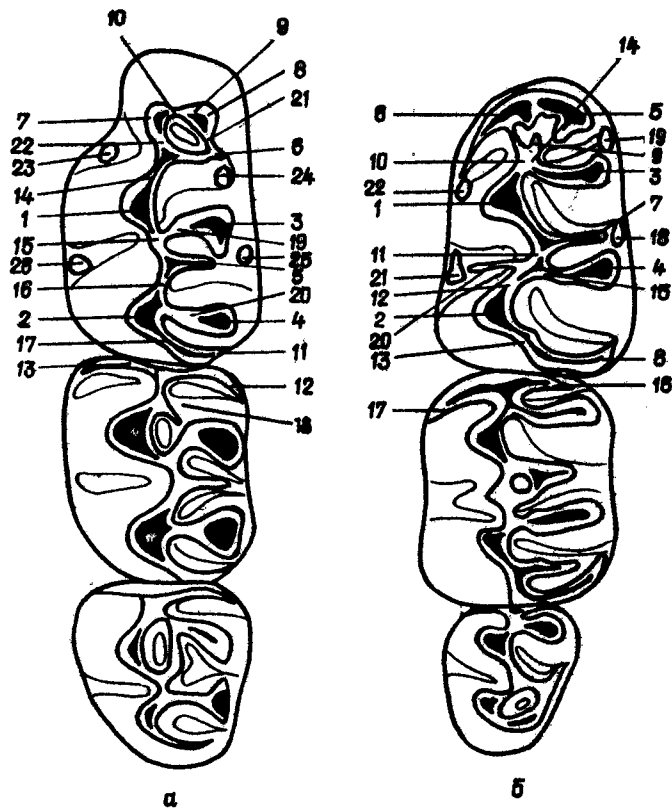


Рис. 1. Схема строения  $M_1^1 - M_2^2$  низших хомякообразных:

а - М верхние; 1 - протокон; 2 - гипокон; 3 - паракон; 4 - метакон; 5 - мезолоф; 6 - передняя шпора; 7 - интероантероко; 8 - экстероантероко; 9 - передний гребень экстероантерокона; 10 - передний гребень интероантерокона; 11 - задний воротничок (постеролоф); 12 - передний воротничок - наружная ветвь; 13 - передний воротничок - внутренняя ветвь; 14 - передний гребень протокона; 15 - задний гребень протокона; 16 - передний гребень гипокона; 17 - задний гребень гипокона; 18 - передний гребень паракона; 19 - задний гребень паракона; 20 - передний гребень метакона; 21 - задний гребень экстероантерокона; 22 - задний гребень интероантерокона; 23 - протостиль; 24 - парастиль; 25 - мезостиль; 26 - эгтостиль; б - М нижние; 1 - протокоид; 2 - гипоконид; 3 - метаконид; 4 - эгтоконид; 5 - интероантерокоид; 6 - экстероантерокоид; 7 - мезолофид; 8 - задний воротничок (постеролофид); 9 - задний гребень антерокоида; 10 - передний гребень протокоида; 11 - задний гребень протокоида; 12 - передний гребень гипоконида; 13 - задний гребень гипоконида; 14 - передний гребень метаконида; 15 - передний гребень эгтокоида; 16 - внутренняя ветвь переднего воротничка; 17 - наружная ветвь переднего воротничка; 18 - мезостилид; 19 - метастилид; 20 - экстремезостилид; 21 - эктостилид; 22 - протостилид

непреложных элементов фаунистического фона в сообществах мелких млекопитающих, т.е. уже сами по себе могут оказаться в числе руководящих форм в решении вопросов биостратиграфии. Учитывая в целом их удовлетворительную изученность для отдельных регионов Западной Европы, в меньшей мере - Северной Африки, Передней и Средней Азии, значение этих групп для соответствующих широкорегиональных корреляций также велико. Это тем более очевидно, поскольку исследуемый район представляет собой зону интенсивной динамики морских бассейнов системы Восточного Паратетиса, что через точки прямой корреляции способствует сопоставлению основных палеогеографических событий в пределах древнего Средиземья.

Основу монографии составляют результаты исследований массовых сборов по низшим хомякообразным, проведенных сотрудниками отдела палеозоологии и Палеонтологического музея Института зоологии им. И.И.Шмальгаузена АН Украины, хранящихся в коллекциях этого учреждения. По ходу выполнения работы авторы имели возможность ознакомиться также с коллекциями изучаемой группы, хранящимися в фондах соответствующего профиля в России.

В работе применена традиционная восточноевропейская региональная схема, которая, по мере возможности, коррелируется с таковой для Центрального Паратетиса и Тетиса (Западный Паратетис).

В процессе морфосистематической обработки материала были использованы общепринятые методики, заложенные и обоснованные в научных работах [10, 61]. Принятая номенклатура в строении постоянных коренных приведена на рис. 1.

Авторы выражают глубокую признательность профессору И.М.Громову, кандидату географических наук А.К.Агаджаняну и кандидату геолого-минералогических наук В.С.Зажигину за содействие в работе, а также сотрудникам отдела палеозоологии и Палеонтологического музея Института зоологии им. И.И.Шмальгаузена АН Украины Л.И.Резковцу, В.А.Несину, Ю.А.Семенову, А.В.Пашкову - постоянным участникам экспедиций по сбору материала на протяжении последних 15 лет. Все рисунки выполнены художницей указанного отдела С.М.Ивановой.



**ПЕРЕЧЕНЬ ГЛАВНЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ  
ОСТАТКОВ НИЗШИХ ХОМЯКООБРАЗНЫХ  
(CRICETODONTINAE, CRICETINAE, LOPHIOMYIDAE)  
ПОЗДНЕГО МИОЦЕНА—ДРЕВНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА  
ЮГА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ**

*Средний сармат.* 1. С. Грицев Шенетовского р-на Хмельницкой обл. Описано в [17]. Карьеры вблизи села. Остатки крупных и мелких млекопитающих залегают в серых известковистых суглинках — заполнителях карстовых размывов в сарматских известняках, представленных водорослевыми рифами — биогермами. Биогермная зона залегают под толщей среднесарматских известняков и глини нижнего, новомосковского, горизонта среднего сармата.

2. С. Климентовичи Шенетовского р-на Хмельницкой обл. Описано в [17]. Карьер в окрестностях села. Авандельтовые, лагунодельтовые отложения представлены синезелеными глинами, погребенными в среднесарматских известняках. Кости мелких и крупных млекопитающих захоронены совместно.

3. С. Калфа Новоаненского р-на Молдовы. Описано в [19]. Линзовидные скопления остатков мелких и крупных млекопитающих в обломочных известняках и глинах среднего сармата.

4. С. Бужоры Котовского р-на Молдовы. Описано в [20]. Древняя аллювиальная толща песков и гравелитов, лежащая под пачкой глини и песков авандельтового происхождения. Перекрыты среднесарматскими известняками. В верхней части авандельтовых отложений — зона размыва, представленная мелкогалечным конгломератом. Остатки мелких и крупных млекопитающих захоронены совместно.

*Поздний сармат.* С. Новоелизаветовка 3 Ширяевского р-на Одесской обл. Монографически описано в [2, 3]. Впоследствии переописано в [17]. Верховья оврагов у северной окраины села. Гравелиты аллювиальной природы, залегающие на 4—6 м ниже мэотического местонахождения остатков крупных млекопитающих гишарионовой фауны (Новоелизаветовка 1) в слоях, относимых к верхнему сармату, и лежащих в непосредственной близости от границы сармат—мэотис. Диагностические остатки крупных млекопитающих неизвестны. Представлены преимущественно обломочным материалом различной степени окатки. Относятся к многослойным местонахождениям, где помимо отмеченных ориктоценозов в низовьях оврагов зафиксированы находки верхнесарматских крупных млекопитающих (Новоелизаветовка 2) а выше — Новоелизаветовка 1; представлена толща песков и гравели-

тов, в изобилии содержащая остатки мелких млекопитающих (Новоелизаветовка 4), относимых к среднему мэотису.

*Мэотис.* 1. Черевичное Беляевского р-на Одесской обл. Восточный берег Хаджибейского лимана, береговой уступ на участке Черевичное—Морозовка. Полный разрез представлен в работах [37, 17]. Нижняя толща аллювиальных песков и гравелитов, лежащих несколькими метрами выше зоны контакта с верхним сарматом. В изобилии содержит остатки мелких млекопитающих древнего мэотиса и разрозненные кости крупных млекопитающих. Относится также к числу многослойных местонахождений. Выше залегает ориктоценоз крупных млекопитающих завершающей фазы мэотиса, а еще выше — толща куяльницких отложений, содержащая многочисленные остатки мелких млекопитающих хандровского фаунистического комплекса. В отдельных местах последние перекрыты толщей гравелитов, песков, алевролитов и суглинков позднего зоплейстоцена, характеризующихся микротерофауной завершающей фазы таманского фаунистического комплекса. К обоим уровням приурочены также находки остатков *Cricetini*.

2. Новоукраинка Раздельнянского р-на Одесской обл. Описано в [17]. Овражная сеть правого склона долины, выходящей к Хаджибейскому лиману. Представляет собой многослойное местонахождение. Включает, по крайней мере, два ориктоценоза, лежащих на различных уровнях вскрываемой здесь толщи мэотиса. Более древний приурочен к небольшой прослойке гравелитов, залегающей с размывом на песках, включающих известное местонахождение позднесарматских крупных млекопитающих. В самых верхах мэотической толщи, почти непосредственно под понтом также обнажается толща песков и гравелитов аллювиальной природы, характеризующаяся микротерофауной, свойственной завершающей фазе мэотиса. Нижележащий горизонт гравелитов тяготеет к первой половине мэотиса.

3. Протопоповка Беляевского р-на Одесской обл. Береговой уступ восточного берега Хаджибейского лимана южнее села. Толща песков и гравелитов возле уровня воды, образующая цоколь последующей зоплейстоценовой террасы. Средний мэотис.

4. Верхняя пачка песков и гравелитов — Новоелизаветовка 4. Обсуждалось выше.

5. Новая Эметовка Беляевского р-на Одесской обл. Описано в [17]. Овражная сеть в устье восточного берега Хаджибейского лимана на южной окраине села. Пески и гравелиты, залегающие над более поздним местонахождением крупных млекопитающих гишарионовой фауны. Средний мэотис.

6. Андреевка Березанского р-на Николаевской обл. Овражная сеть в окрестностях села в левом борте долины Березанского лимана. Пески и гравелиты, залегающие непосредственно под понтом. Завершающая фаза мэотиса.

**Понт.** 1. Одесса, 16-я станция Большого Фонтана, береговой уступ Черного моря. Лектостратотип понтического ренояруса. Местонахождение описано в [39]. Остатки мелких млекопитающих приурочены к тонкой прослойке авандельтовых гравелитов в нижней части разреза, залегающих на понтических глинах в основании толщи понтического известняка. Начальная фаза древнего понта.

2. Фрунзовка 2 одноименного района Одесской обл. Юго-западная окраина села, овражная сеть правого борта долины р. Кучурган. Местонахождение приурочено к пачке песков, гравелитов, алевроитов и глин, слагающих, по всей вероятности, древнюю террасу, в цоколе которой залегают перебитые пески с раковинами верхнесарматских мастр. Терраса характеризуется глубоким врезом — лежит на уровне 10—12 м от донной части долины, т.е. значительно ниже собственно кучурганских отложений, которые представлены там же в наиболее высоких точках рельефа. На более высоких уровнях в зоне последовательного залегания известны и местонахождения мелких млекопитающих, приуроченные к мзотису, на котором и лежит собственно кучурганская толща. По-видимому, соответствует зоне размыва в пределах лектостратотипа, лежащей выше слоя белого ракушечника — ильменского камня, откуда известны остатки *Camelidae*. Древнейшая фаза нижнего понта.

3. Виноградовка Болградского р-на Одесской обл., западный берег оз. Ялпуг, овраг у северной окраины села. Описано в [26]. Местонахождение остатков мелких млекопитающих приурочено к авандельтовым глинистым пескам и гравелитам нижней части обнажающегося понта, обычно сопоставляемой с верхами лектостратотипа. Средняя фаза развития нижнего понта. Местонахождение многослойное, поскольку в нижней и верхней частях киммерийских отложений, перекрывающих виноградовский понт, известны ориктоценозы мелких млекопитающих молдавского фаунистического комплекса.

4. Пески и гравелиты кучурганской толщи, повсеместно обнажающейся на высоких точках рельефа в верховьях овражных систем по обоим бортам долины р. Кучурган между населенными пунктами Фрунзовка и Новонетровка Великомихайловского р-на Одесской обл. Основная масса остатков *Cricetini* собрана по всей толще кучурганских отложений вблизи с. Краснополь Фрунзенского р-на и восточной окраины с. Фрунзовка. Проблематичный верхний понт.

**Киммерий.** 1. Новочеркасск Ростовской обл., юго-западнее города, правый берег р. Грушевка (приток р. Тузлов), обуховский карьер. Описано в работе [40]. Нижний слой гравелитов, залегающих с размывом на больших мелкозернистых песках. Одна из древнейших фаз развития молдавского фаунистического комплекса. Многослойное местонахождение. Выше залегают толща гравелитов, включающая многочисленные остатки мелких млекопитающих ханровского фаунистического

комплекса. Отделена от гравелитов нижедежащего слоя толщей зеленовато-серой глины.

2. Котловина Ренийского р-на Одесской обл., севернее села, овражная сеть и береговой уступ западного берега оз. Ялпуг. Местонахождение приурочено к нижней пачке гравелитов. Описано в работе [41]. Средняя фаза развития молдавского фаунистического комплекса. Многослойное местонахождение. Выше указанного ориктоценоза залегают две пачки гравелитов, содержащих микротернофауну конечного этапа развития ханровского фаунистического комплекса.

3. Одесса — катакомбы. Описано в [25]. Красно-бурая глина — заполнитель карстовых пустот и воронок в понтических известняках. Поздняя фаза развития молдавского фаунистического комплекса.

4. Виноградовка Болградского р-на Одесской обл. Обсуждено выше. Пачка песков и гравелитов в нижней части толщи киммерия, перекрывающей виноградовский понт. Гравелиты верхней части толщи виноградовского киммерия. Соответственно средняя и, по-видимому, одна из конечных фаз развития молдавского фаунистического комплекса.

**Куяльник.** 1. Жевахова гора. Одесса, западный берег Куяльнического лимана на территории одноименного санаторного комплекса. Описано<sup>1</sup>. Пачка песков и гравелитов, слагающая куяльницкие отложения, залегающие в нижней части жеваховогорского разреза, — третий и четвертый костеносный горизонты. Средняя фаза развития ханровского фаунистического комплекса в ее наиболее древнем и среднем (развитом) подразделениях [37]. Многослойное местонахождение. Пачка собственно куяльницких отложений перекрыта серией песков, гравелитов, супесей и глин эоплейстоценового возраста. Включает также два костеносных горизонта, приуроченных к нижней и средней частям эоплейстоценовой толщи.

2. Крыжановка. Восточная окраина Одессы, береговой уступ Черного моря. Описано в [43]. Стратотип куяльницкого яруса. Местонахождение остатков мелких млекопитающих приурочено к слоям крупнозернистых песков и гравелитов в нижней части разреза. Вероятно, соответствует верхнему костеносному слою жеваховогорского куяльника. Многослойное местонахождение. Как и в жеваховогорском разрезе, к пачке гравелитов, песков, алевроитов и глин, перекрывающей собственно куяльницкие слои, приурочены ориктоценозы эоплейстоценовых мелких млекопитающих — таманский фаунистический комплекс.

3. Черевичное (средний слой). Обсуждалось выше. Пачка песков и гравелитов, входящая в состав собственно куяльницких отложений,

<sup>1</sup> Топачевский В.А., Скорик А.Ф., Чепалыга А.Л. Материалы по фауне моллюсков и мелких млекопитающих позднего плиоцена одесского куяльника // Вестн. зоологии. — 1979. — № 5. — С. 11—18.

перекрывающих мезотис. Завершающий этап средней фазы развития хапровского фаунистического комплекса.

4. Котловина (средний и верхний костеносные горизонты). Обсуждалось выше. Конечные этапы развития хапровского фаунистического комплекса.

*Эоплейстоцен.* 1. Морское Березанского р-на Николаевской обл. Береговой уступ Черного моря у южной окраины села. Описано в [32]. Пачка песков и гравелитов. Начальная фаза развития таманского фаунистического комплекса, ее древний этап.

2. Жевахова гора (верхний слой). Обсуждалось выше. Древняя фаза развития таманского фаунистического комплекса, конечный ее этап.

3. Крыжановка (верхний слой). Обсуждалось выше. По возрасту сходно с предыдущим.

4. Тарханкут. Крым, береговой уступ Черного моря юго-западнее п. Черноморское одноименного района Крыма. Описано в [31]. Красно-бурые суглинки — заполнители карстовых пустот в верхнесарматских известняках. Один из ранних этапов развития поздней фазы таманского фаунистического комплекса.

5. Ногайск. Береговой уступ Азовского моря восточнее устья р. Обиточная вблизи п. Приморское Запорожской обл. Описано в [29]. Пески и гравелиты аллювиальной природы. Средний этап поздней фазы развития таманского фаунистического комплекса.

6. Черевичное (верхний слой). Обсуждалось выше. Пески и гравелиты, входящие в состав пачки эоплейстоценовых отложений, залегающей на куяльнике. Конечная фаза развития таманского фаунистического комплекса.

*Древний плейстоцен.* 1. Лузановка. Восточная окраина Одессы, береговой уступ Черного моря. Пески и гравелиты низкой террасы. Древнейшая фаза развития тираспольского фаунистического комплекса.

2. Карайдубина. Окрестности с. Бережанка Верхнерогачинского р-на Херсонской обл. Описано в [22]. Береговой уступ левого борта Каховского водохранилища. Пески и гравелиты, слагающие низко лежащую террасу. Древняя фаза развития тираспольского фаунистического комплекса.

3. Семибалка Ростовской обл. Береговой уступ Азовского моря в окрестностях села. Толща древних аллювиальных отложений. Завершающая фаза древнего этапа развития тираспольского фаунистического комплекса (доарвикольные сообщества).

4. Большевик. Окрестности Одессы, береговой уступ Хаджибейского лимана. Толща древних аллювиальных отложений, представленная, по крайней мере, четырьмя разновозрастными костеносными слоями, фиксирующими этапы развития тираспольского фаунистического комплекса от древнего до среднего.

5. Морозовка Беляевского р-на Одесской обл. Береговой уступ восточного берега Хаджибейского лимана у северной окраины села. Пески и гравелиты, слагающие древнюю террасу. Одна из поздних фаз развития тираспольского фаунистического комплекса.

6. Тихоновка вблизи Мелитополя Запорожской обл. Правый борт балки Арабка в окрестностях одноименного села. Толща древнего аллювия низколежащей террасы. Одна из поздних фаз развития тираспольского фаунистического комплекса.

7. Гуньки Кременчугского р-на Полтавской обл. Описано в [22]. Толща песков и гравелитов аллювиальной природы, вскрывающаяся по правому берегу р. Псел между селами Гуньки и Ламанов. Вероятно, начальный этап формирования сингильских микротериофаун.

## ОТРЯД RODENTIA BOWDICH, 1821

## СЕМЕЙСТВО CRICETIDAE ROCHEBRUNE, 1883

ПОДСЕМЕЙСТВО  
CRICETODONTINAE STEHLIN ET SCHAUB, 1951

## ТРИБА CRICETODONTINI SIMPSON, 1945

Род *Byzantinia* Bruijn, 1976*Byzantinia aff. pikermiensis* Bruijn, 1976

М а т е р и а л. Изолированные постоянные коренные:  $M_1$  — 1,  $M_2$  — 1 экз.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Протопоповка, нижний слой; Черевичное, нижний слой — соответственно начальная и конечная фазы древнего мэотиса.

О п и с а н и е и с р а в н е н и е. Род *Byzantinia* был выделен из состава *Ruscipomys* сравнительно недавно [47]. Он объединяет сравнительно поздние по времени своего существования *Cricetodontini*, распространенные преимущественно в позднем валлезии и древнем туролии древней Эгеиды, где по частоте встречаемости остатков представляет собой обычный, хотя и не доминантный элемент в сообществах мелких млекопитающих в указанные отрезки позднего миоцена. В этом плане отмеченная находка расширяет ареал группы, по крайней мере, до древнего туролия Западного Причерноморья Восточной Европы. Характерные особенности этого рода: сравнительно длинный, по форме приближающийся к треугольнику  $M^3$ ; относительно крупный  $M_2$ , по размерам близкий к  $M_1$ , относительно узкий (отношение длины к ширине не более 1,65, обычно — менее 1,6);  $M_1$  с округлым, не сближенным с протоконидом, не расчлененным антероконидом, как правило, не усложненным лабиальным гребнем (рис. 2). Кроме того, протоконид этого зуба имеет приостренную вершину. В остальном проявляет значительное сходство с *Ruscipomys*. По всем отмеченным признакам описываемые постоянные коренные полностью соответствуют одно-

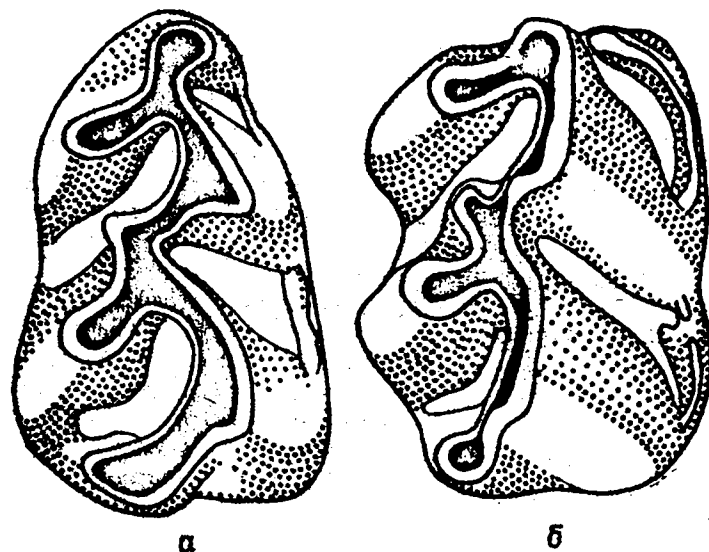


Рис. 2 *Byzantinia aff. pikermiensis* Bruijn, средний мэотис, жевательная поверхность:

а —  $M_1$ , Протопоповка, нижний слой; б —  $M_2$ , Черевичное, нижний слой

именным зубам *Byzantinia*. В настоящее время род представлен тремя зафиксированными в номенклатуре видами: *B. pikermiensis* Bruijn, 1976; *B. hellenicus* Freudenthal, 1970 и *B. nicosi* Bruijn, 1976. Кроме того, по крайней мере, 2–3 формы, включая таковую из раннего мэотиса Западного Причерноморья Украины, зафиксированы в открытой номенклатуре.

По абсолютным размерам остатки из Черевичного и Протопоповки принадлежат к сравнительно крупной форме: длина  $M_1$  — 3,05, ширина — 1,9 мм; длина  $M_2$  — 2,69, ширина — 2,1 мм. По этому признаку близка *B. hellenicus* (длина  $M_1$ ,  $M_2$  приближается, либо равна 3,0 мм), заметно превосходя все остальные виды рода, у которых соответствующие показатели, за редким исключением, не превышают 2,5 мм.  $M_1$  относительно узкий: отношение длины к ширине — 1,55, что в полной мере соответствует величине этого показателя у *B. pikermiensis* и *B. nicosi*, но, вероятно, уже, чем у *B. hellenicus* (1,63). Антеролофид на  $M_1$  нерасчлененный, округлый, лабиальный его гребень отсутствует как таковой, хотя в передней наружной складке имеется слабо развитый воротничок (рис. 2, а), последний сильнее развит в задней наружной складке. Вершина протоконида приострена. Передние гребни протоконида и особенно гипоконида — соответственно антеролофулид и эктолофулид продольно вытянуты. Этот признак в полной мере проявляется и на  $M_2$ .

*D. aff. minor* (Lartet, 1851)

На обоих зубах также четко выражен укороченный, направленный вперед мезолофид.  $M_2$  свойственно сильное развитие наружного гребня антеролофулида (рис. 2, б), внутренний гребень последнего отсутствует. Четко выражены базальные образования и в устье входящей складки между протоконидом и гипоконидом — прерванный краевой валик, соединяющий основание этих бугорков. Кроме того, на  $M_2$  четко проявляется тенденция к обособлению заднего воротничка. Оба зуба характеризуются высокой степенью гипсодонтности.  $M_2$  с раздвоенным задним корнем.

Таким образом, по размерным показателям *Byzantinia* sp. в целом сходна с *B. hellenicus*, а по степени развития наружной ветви переднего воротничка  $M_2$  — ближе к *B. pikermienseis*, занимая промежуточное положение между перечисленными формами.

**З а м е ч а н и я.** Обращает внимание, что в сообществах мелких млекопитающих древнего мэотиса Восточной Европы остатки *Byzantinia* очень немногочисленны. Вместе с тем, они до сих пор не найдены в отложениях среднего и позднего мэотиса с одной стороны, как и в предшествующих во времени верхнесарматских напластованиях. Это, по-видимому, следствие сравнительно короткого отрезка времени проникновения группы в Западное Причерноморье Украины по каналам расширившихся сухопутных связей древней Эгеиды с Восточной Паратетидой. Незначительная численность представителей этой группы *Cricetodontini* в пределах крайнего юго-запада Восточной Европы, вероятно, сопряжена с достаточно широким представительством здесь аборигенной группы настоящих *Cricetini* — *Stylocricetus*, а впоследствии и некоторых видов *Kowalskia*, проявивших, как будет показано далее, определенный параллелизм в строении постоянных коренных с хомьяками руссиномисно-бизантийной ветви, но на более эволюционно продвинутой основе. Очевидно, имея сходный тип питания, эти формы занимали примерно аналогичные экологические ниши, сокращение которых в конечном счете, привело к полному вымиранию малочисленных, более примитивных в целом *Cricetodontini* на этой территории. Во всяком случае, эта группа здесь так и не вышла из состояния депрессии. Отсутствие современных аналогов подобного типа строения постоянных коренных не позволяет в полной мере объяснить адаптивный смысл этого направления эволюции среди низших хомьячьих, хотя высокая степень гипсодонтности зубов указывает на определенную тенденцию к усилению зеленоядности по сравнению с семеноядностью.

Вместе с тем, эта группа имеет определенное биостратиграфическое значение, поскольку появление в пределах Западного Причерноморья Украины формы *Byzantinia*, занимающей промежуточное положение между *B. hellenicus* и *B. pikermienseis*, достаточно четко фиксирует положение соответствующих слоев мэотиса на уровне 12-й биозоны Мейна.

**Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е.** Древний мэотис Западного Причерноморья Украины.

**М а т е р и а л.** Изолированные  $M_1$  — 2 экз.; средний мэотис; Новоелизаветовка, верхний слой.

**О п и с а н и е и с р а в н е н и е.** Размеры мелкие: длина — 1,7; 1,8, ширина — 1,1; 1,2 мм. Антероконид без каких-либо следов расщепления, крайне мал, либо умеренно развит, овальный в поперечном сечении, сближен с последующей парой бугорков (рис. 3). Задний его гребень — антеролофулид отсутствует. Продольный гребень — эктолофулид короткий. Передние гребни метаконида и энтокониды (соответственно металофулид и гиполофулид) направлены вперед. Мезолофид длинный, заканчивается четко обозначенным мезостилидом. В отдельных случаях последний полностью дифференцирован. При этом длина мезолофида несколько сокращается, составляя примерно 2/3 возможной полной длины. При слабо развитом антерокониде очертания коронки со стороны жевательной поверхности близки к прямоугольнику, а при умеренно развитом — к треугольнику, поскольку спереди зуб сильно сужен. Подобные вариации формы коронки отмечены у поздних *D.m. sulcatus* Freudenthal, 1971. Однако форма из Новоелизаветовки четко отличается от последней несколько более крупными размерами, отсутствием заднего гребня антероконида, а главное — сильно развитым мезолофидом.

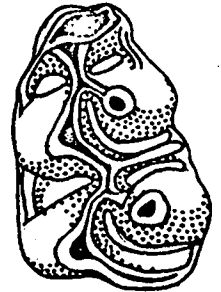


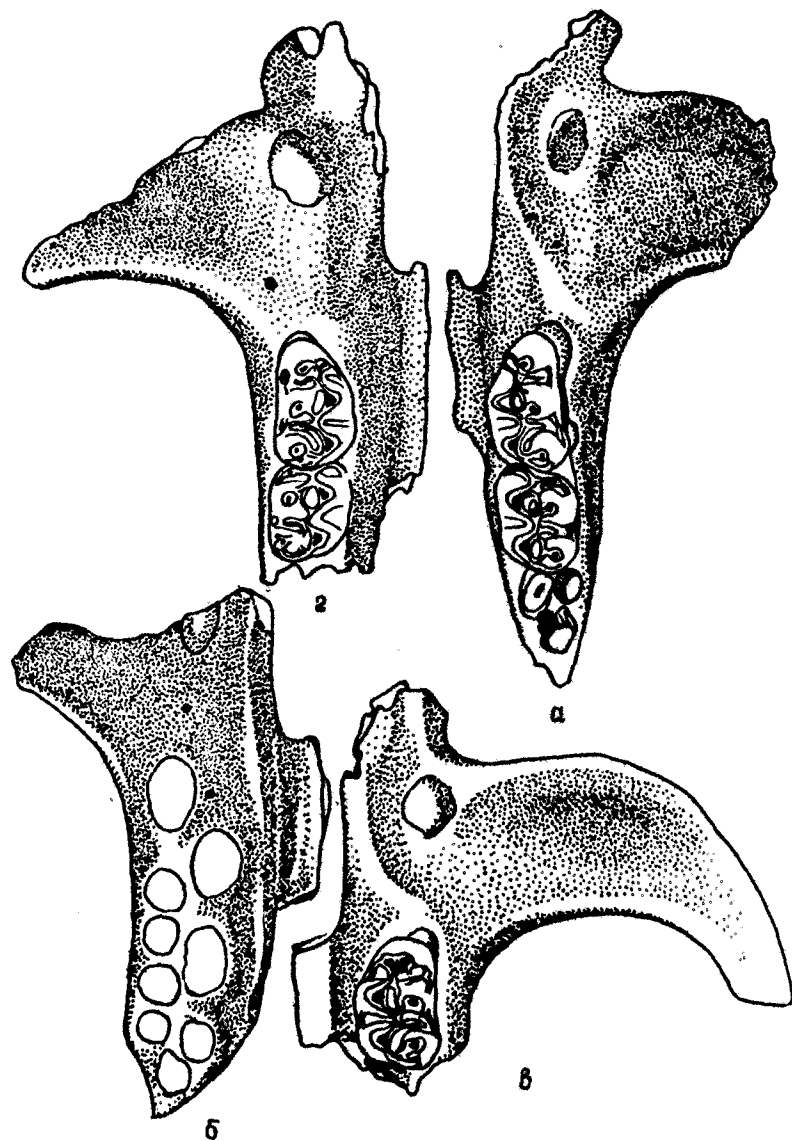
Рис. 3. *Democricetodon* aff. *minor* Lartet, средний мэотис,  $M_1$ . Новоелизаветовка, верхний слой; жевательная поверхность

**З а м е ч а н и я.** Документально фиксирует наиболее позднюю находку одного из представителей рода в его распространении во времени. Однако не исключена и возможность переотложения остатков из более древних слоев, поскольку последние не лишены следов окатки. Верхний сармат, вероятно, исключается, поскольку здесь, кроме древнейших *Kowalskia*, пока не найдены остатки других низших хомьячьих с элементами усложнения жевательной поверхности постоянных коренных (мезолоф и мезолофид).

**Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е.** Средний мэотис — начальная фаза 13-й, возможно, включая границу 12-й и 13-й биозон Мейна.

Род *Cricetulodon* Hartenberger, 1965

Hartenberger, 1965, Bull. Soc. geol. France, 7 ser., t. VII, p. 493, fig. 3, 5; Tabl. VII, fig. c-d; Rotundomys: Freudenthal, 1967, Proc. Nederl. Akad. Wet., Vol. LXX, N 3, p. 309, Pl. I, fig. 12-24, Pl. II, fig. 1-20.



Типовой вид. *Cricetulodon sabadellensis* Hartenberger, 1965; поздний миоцен – валлезий Испании, местонахождение Can Llobateres, 9-я биозона Мейна.

Диагноз.  $M^1 - M^2$  с тремя корнями: внутренний – не расчленен на передний и задний корешки (рис. 4, б). Антерококс на  $M^1$  и, соответственно, антерококсид на  $M_1$  дифференцированы на два самостоятельных бугорка – интеро- и экстероантерококс для верхних и



Рис. 3. *Cricetulodon complicidens* sp. nov., средний сармат, Грицев:  
а-д – зубные ряды нижних постоянных коренных; е, ж –  $M_1$ ; з, и –  $M_2$ ;  
к –  $M_3$ .

Рис. 4. *Cricetulodon complicidens* sp. nov., средний сармат, заднечелюстной отдел черепа, Грицев:

а – голотип; б-г – объяснение в тексте

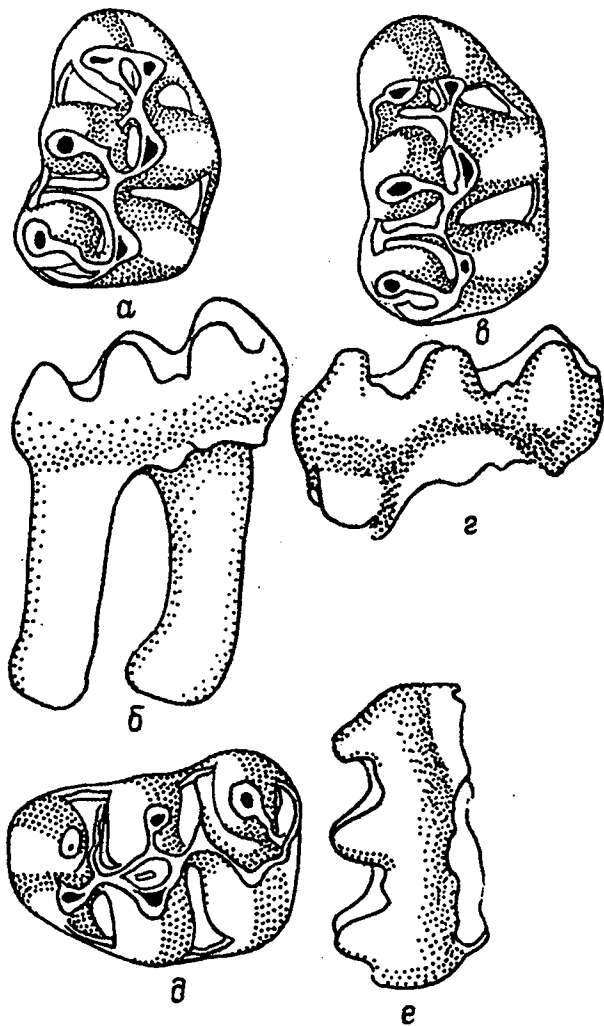


Рис. 6. *Cricetulodon complicidens* sp. nov., средний сармат, Грицев, М<sup>1</sup>:  
 а, в, д — жевательная поверхность; б, г, е — наружная сторона

соответственно интеро- и экстероантероконад для нижних постоянных коренных (рис. 5). Моляры брахиодонтного типа, тенденция к гипсодонтии, свойственная *Rotundomys*, не проявляется (рис. 6). Основные бугорки всех, без исключения, постоянных коренных построены по бугорчатому хомячьему типу. Тенденция к образованию складчатых,

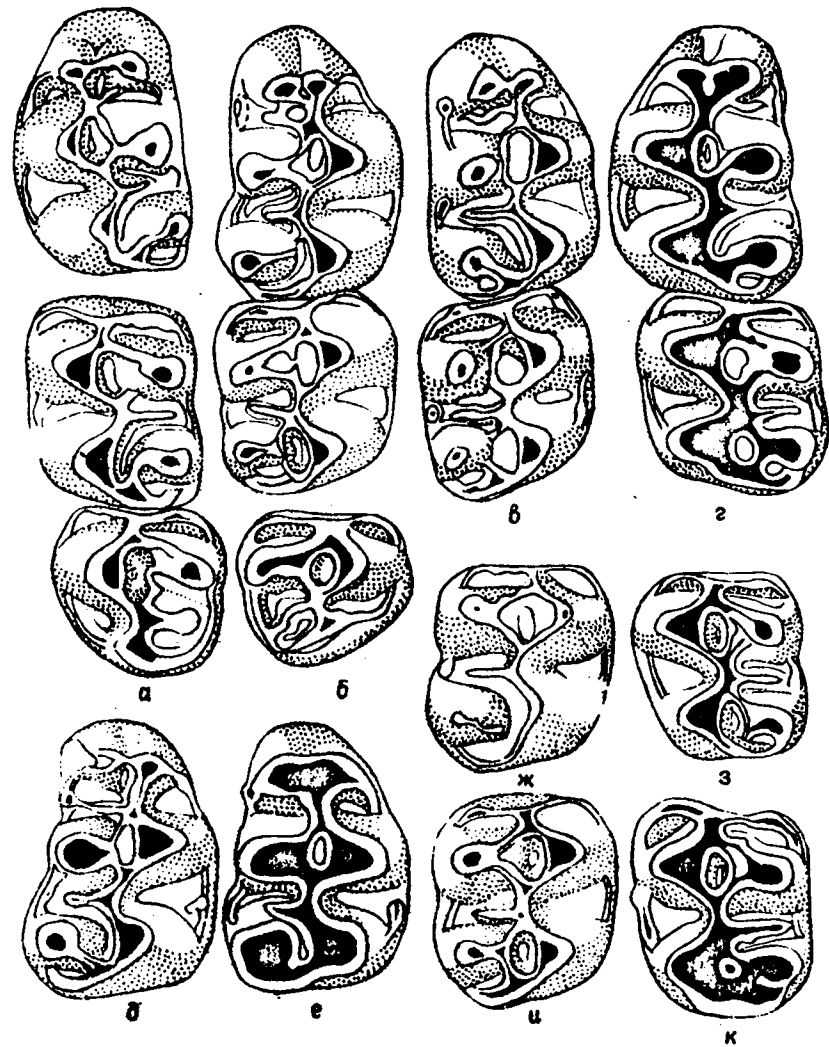


Рис. 7. *Cricetulodon complicidens* sp. nov., средний сармат, М<sup>1</sup> — М<sup>3</sup>, Грицев; жевательная поверхность:  
 а, б — зубной ряд составлен; в, г — М<sup>1</sup> — М<sup>2</sup>; д, е — М<sup>1</sup>; ж — к — М<sup>3</sup>

в сечении треугольных или близких к ним структур, образующих уплощенную жевательную поверхность, близкую к таковой *Microtinae*, не выражена (рис. 5, 7). Внутренняя ветвь переднего воротничка на М<sup>2</sup> — М<sup>3</sup> хорошо развита, как правило, участвует в образовании рисунка стирания жевательной поверхности (рис. 7). Метакон М<sup>1</sup> смещен ла-

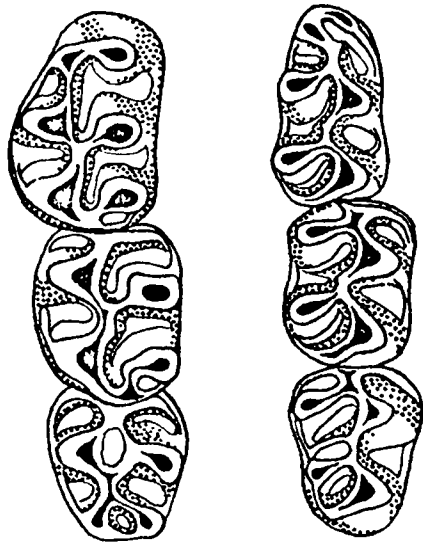


Рис. 8. *Cricetulodon sabadellensis* Hartenberger, поздний валлезий, Can Llobateres,  $M_1^1 - M_3^2$ ; жевательная поверхность (по Агусте)

иной мере усложнены дополнительными лофулами, а у отдельных видов — стилиями и шпорами, соответственно, на нижних зубах лофулидами, стилидами и шпорами.

О п и с а н и е. Размеры мелкие, приближающиеся к средним, близким к таковым современных *Allocricetulus*: альвеолярная длина нижнего ряда постоянных коренных у наиболее мелкого вида — 4,01–4,19–4,45 мм, верхнего — 4,25; 4,50; 4,51 мм, длина  $M^1$  не более 2,20 мм,  $M_1$  — не более 2,10. Задние края резцовых отверстий черена и передние края альвеол  $M^1$  сильно сближены: в отдельных случаях могут располагаться на одном уровне, либо даже смешаться назад по отношению к последним (см. рис. 4). Массетерная площадка (*ramus inferior*) черена со слабо вогнутым задним и слегка выпуклым, почти спрямленным передним краями (см. рис. 4, в), несколько расширенная (индекс ее ширины в средней части к альвеолярной длине  $M^1 - M^3$  превышает 60), умеренная по высоте. Массетерная бугристость расположена несколько ниже основания последней, достаточно рельефна (см. рис. 4, а–в). Гребень, оконтуривающий задненаружный край резцового отверстия, выражен в редких случаях лишь в области последнего и едва намечен между ним и альвеолой  $M^1$ . Сочленовный отросток нижней челюсти относительно длинный (97,9)\*, расширенный в основании (79,8), однако резко суживается в направлении мышел-

биально, в связи с чем наружный край коронки отчетливо вогнутый. Мезолоф на  $M^1 - M^2$ , либо его следы, всегда имеется (представлен в редуцированном виде лишь у эволюционно далеко продвинутых форм *C. sabadellensis*). Мезолофид на  $M_1 - M_3$  также хорошо развит, хотя у эволюционно продвинутых видов может редуцироваться вплоть до полного исчезновения на  $M_1 - M_2$  (*C. sabadellensis*) (рис. 8).  $M_3^2$  сравнительно крупные, с четко обозначенными метаконом на верхних и энтоконидом на нижних зубах. В отдельных случаях эти элементы зубов могут быть представлены только поперечными гребнями с лабиальным метаконовым, либо лингвальным энтоконидным расширением (рис. 5, 7). Все, без исключения, постоянные коренные в той или

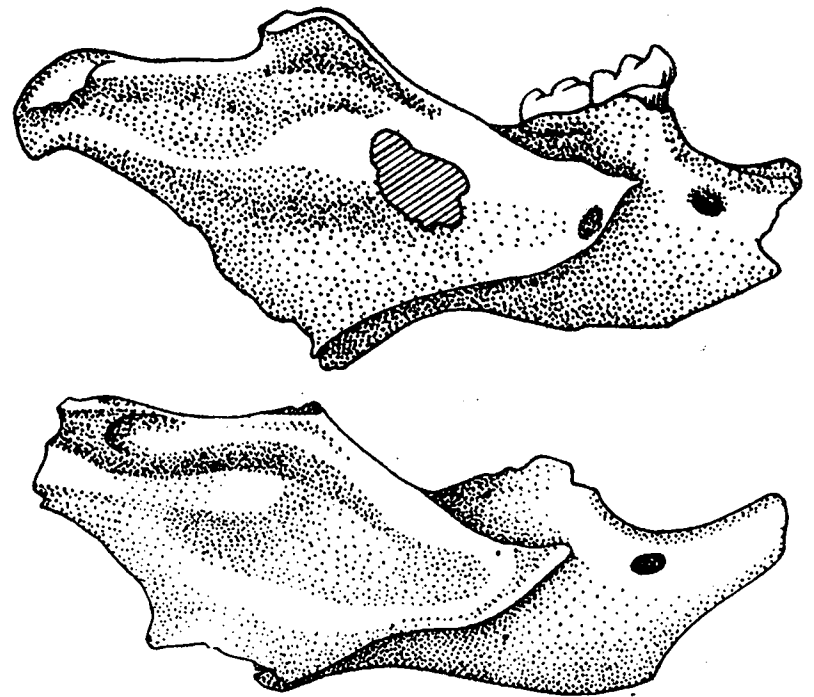


Рис. 9. *Cricetulodon complicitens* sp. nov., средний сармат, Грицев, горизонтальная ветвь нижней челюсти с лабиальной стороны

ка, чем больше напоминает таковой представителей многих *Cricetodontinae*, чем *Cricetinae* (рис. 9). Среди последних эту особенность строения прос. *condyloideus*, правда выраженную в меньшей степени, сохраняют лишь *Tscherskia* и, по-видимому, *Cricetinus*. Подбородочное отверстие сдвинуто назад: расположено почти на уровне переднего края альвеолы  $M_1$ . Массетерная площадка нижней челюсти четко оконтурена верхним и нижним гребнями, приострена спереди, заметно выступает лабиально. Альвеолярный бугор четко обозначен, располагается примерно на уровне середины основания венечного отростка, ниже последнего.

Расчленение антерокона на отдельные бугорки экстеро- и интероантерокона на передней стороне коронки  $M^1$  четко выражено лишь на нестертых и начально стертых зубах, как правило, едва намечено на средние и не выражено на сильно стертых зубах. Передний гребень паракон (передний протолофуль) на  $M^1 - M^2$  обычно хорошо выражен, хотя подвержен редукции, вплоть до полной у эволюционно продвинутых видов (*C. sabadellensis*) (рис. 8). Однако и у этих форм проявляет-

\* Несимволированные числа в тексте обозначают индексы в процентах.



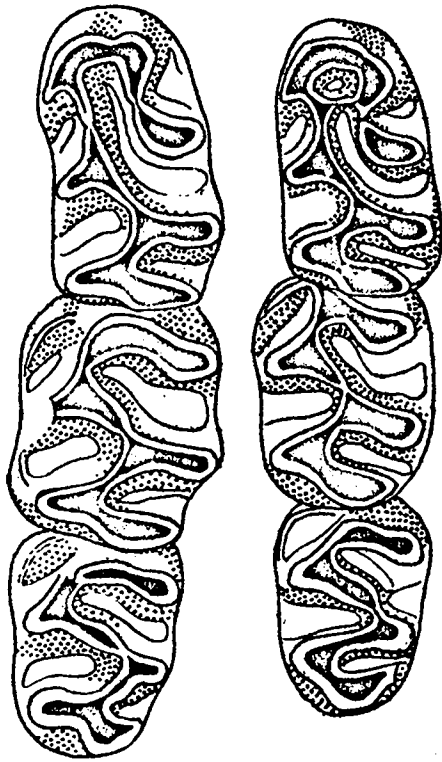


Рис. 10. *Rotundomys bressanus microtooides*, Can Perellada,  $M_1^1 - M_2^2$ ; жевательная поверхность (по Агусты)

связь через задний гребень экстероантерокона. В этом случае на средних и сильно стертых зубах образуется дополнительная антероконовая марка (рис. 7, г). Вероятно, этот признак не проявляется у *S. hartenbergerei* и тем более у *S. sabadellensis*. Расчленение антероконовида  $M_1$  на передней стороне последнего в большинстве случаев выражено на нестертых и начально стертых зубах (см. рис. 5). Связь антероконовида с протоконовидом чаще всего осуществляется через интероантерококон реже — двойная (рис. 5, з). В обоих случаях связь осуществляется через антеролофулид. Непосредственная связь интероантероконовида с метаконидом через внутренний краевой гребень первого; наблюдается у некоторых представителей рода *Rotundomys*, но, как правило, отсутствует, хотя может проявляться у эволюционно продвинутых видов (*S. sabadellensis*). Только у последней отмечено сильное отклонение энтоконовида назад, наблюдаемое у многих *Rotundomys* (рис. 10) Мезолофид  $M_1 - M_2$  всегда хорошо развит у примитивных видов

у отдельных экземпляров. При наличии хорошо развитого гребня по мере стирания зубов образуется четко выраженная передняя марка. Преимущественно у более примитивных видов на  $M^1 - M^2$  может проявляться и передний гребень метакона (передний гиполофуль), принимающий участие в образовании задней марки (рис. 7). Последнее чаще наблюдается на  $M^2$ , чем на  $M^1$ . У наиболее древних представителей рода четко выражена передняя наружная шпора — поперечный лабиальный гребень антеролофуля (рис. 7, в). У этих форм (*S. complicidens* sp. nov.) проявляются наружные и внутренние стили, чаще в виде гребней, реже — бугорков (рис. 7, б, в). Связь антерокона  $M^1$  с протоконом в большинстве случаев осуществляется через интероантерококон посредством продольного гребня — антеролофуля (рис. 7, а, б). Реже имеет место дополнительная

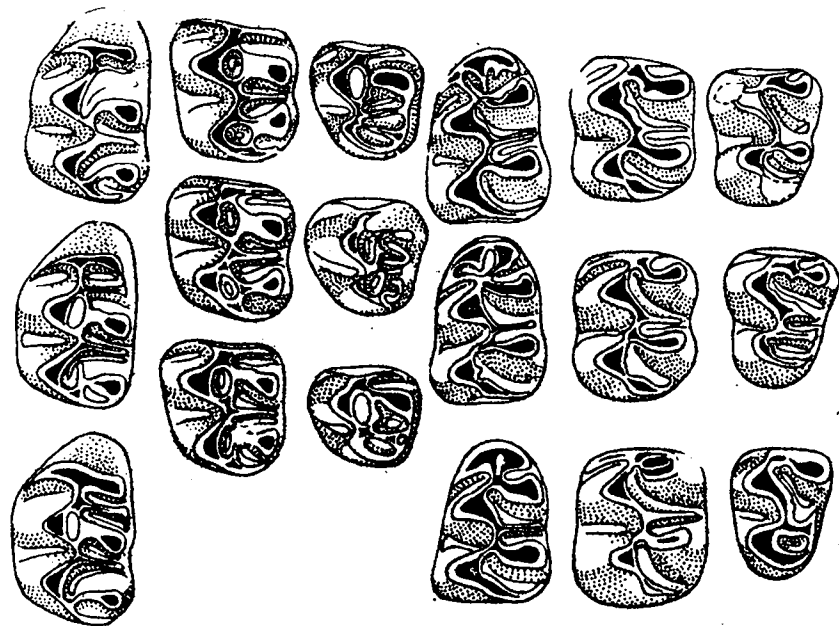


Рис. 11. *Democricetodon (Democricetodon) gaillardi freisingensis* Fahlbusch, Gigggenhausen,  $M_1^1 - M_2^2$ ; жевательная поверхность (по Фальбушу)

(см. рис. 5). В процессе эволюции подвержен значительной редукции, вплоть до полной у *S. sabadellensis*. На  $M_3$  всегда хорошо развит у всех представителей рода. В отдельных случаях может сохраняться задняя наружная шпора — эктомезолофид (см. рис. 5).

**С р а в н е н и е.** По размерам сходен с *Democricetodon*, хотя эволюционно продвинутые формы несколько крупнее (рис. 11). Проявляет черты сходства с последним по формуле корней  $M^2$  — три корня и наличие хорошо развитой передней наружной шпоры на  $M^1$ , а также сохранение у части экземпляров наиболее примитивных *S. complicidens* на  $M_1 - M_2$  задней наружной шпоры — эктомезолофида. Отличается: — полностью сформировавшимся расчленением антерокона на  $M^1$  и соответственно антероконовида на  $M_1$  на два бугорка, фиксируемых на задней и передней стенках этих элементов зубов. Как правило, не расчленены у *Democricetodon*. Даже у эволюционно наиболее продвинутых *D. gaillardi* этот процесс не выходит за рамки поверхностного расчленения (проявляется в виде марки, образованной за счет задних гребней антероконовида) на  $M_1$  и едва намечен на  $M^1$  (рис. 11);

— смещенным лабиально по отношению к паракону метаконидом  $M^1$ , что обуславливает четко выраженную вогнутость наружной стенки коронки последнего. Как правило, слегка вышуклая у *Democricetodon*,

поскольку паракон несколько сдвинут лабиально по отношению к метакону, либо располагается на одном уровне с последним. Правда, тенденция к лабиальному смещению метакона начинает проявляться у отдельных экземпляров *D. gaillardi*, однако не находит столь резкого выражения, как у *Cricetulodon* (см. рис. 7);

— наличием двойной связи метакона с гипоконом за счет развития переднего гребня последнего на  $M^2$  и отчасти на  $M^1$ . Отсутствует у подавляющего большинства видов *Democricetodon*, кроме *D. gaillardi* (рис. 11).

От *Rotundomys* четко отличается:

— брахиодонтным типом постоянных коренных, которые проявляют тенденцию к полугиподонтии у *Rotundomys*;

— бугорчатым, свойственным преимущественно низших хомячим, типом строения постоянных коренных, проявляющимся на всех стадиях стертости зубов, за исключением крайних степеней стертости. Последнее обусловлено тем, что эти гребни, соединяющие основные бугорки — лофули и соответственно лофулиды, как бы стекают с последних, располагаясь ниже их вершин. У *Rotundomys* построены по микроидному типу — складчатые структуры, треугольные, либо с закругленным концом, но сжатые в передне-заднем направлении, образующие жевательную поверхность, все элементы которой располагаются примерно в одной плоскости (см. рис. 10);

— наличием преимущественно хорошо развитых мезолофа на верхних и мезолофида на нижних постоянных коренных, либо четко выраженных следов этих структурных образований. Частичное исключение — *C. sabadellensis*, у которого при наличии четко обозначенного, хотя и несколько редуцированного мезолофа на  $M^1 - M^2$ , могут отсутствовать какие-либо следы мезолофида на  $M_1 - M_2$ . Однако на  $M_3$  последний всегда хорошо развит (см. рис. 8). У *Rotundomys* на всех зубах эти образования отсутствуют (см. рис. 10), в редких случаях проявляясь лишь на  $M^2$  (*R. montisrotundi* Mein);

— наличием передних гребней паракона и метакона, или хотя бы первого на  $M^1 - M^2$ . Всегда отсутствуют у *Rotundomys* (см. рис. 10);

— меньшими абсолютными размерами.

По степени сложности постоянных коренных слабо продвинутые виды близки к древнейшим представителям подсемейства *Cricetinae* — роду *Kowalskia*, практически отличаясь от его представителей сохранением корневой формулы, свойственной *Cricetodontinae* — три корня  $M^2$  у *Kowalskia* их четыре. Существенным отличием *Cricetulodon* от *Kowalskia*, как и от всех прочих *Cricetinae*, по всей вероятности, является также заметно резче выраженное сужение коронки  $M^1$  на уровне антерокона — признак, свойственный *Cricetodontinae*, морфологически сходных с *Cricetinae* (триба *Megacricetodontini*). Даже у древнейших *Kowalskia* тенденция к расширению переднего отдела  $M^1$  выражена значительно сильнее. Указанный признак, несомненно, находится в

прямой корреляции со степенью дифференциации антерокона. Не исключено также, что отличается от последней крицетодонтиным типом строения сочленовного отростка. Во всяком случае, судя по фотографии нижней челюсти *K. polonica* Fahlbusch, этот отросток у последней имеет строение, сходное с таковым *Cricetini*: его края не характеризуются резким схождением в направлении мышелка [56].

**З а м е ч а н и я.** Род впервые был выделен И. Гартенбергером [66], однако впоследствии рассматривался большинством исследователей как синоним *Rotundomys* [59, 62] и даже *Kowalskia* [56]. В дальнейшем родовой статус *Cricetulodon* неоднократно восстанавливался [52, 44]. Как следует из приведенного выше описания и сравнения, выделение *Cricetulodon* в самостоятельную родовую группировку представляется более оправданным, чем включение его в состав рода *Rotundomys*. Если осматривать его таксономический ранг, то указанная группировка значительно ближе к *Kowalskia*, чем к *Rotundomys*. Между *Cricetulodon* и *Kowalskia* отсутствуют какие-либо существенные различия в строении постоянных коренных, за исключением формулы корней  $M^2$ . Однако таксономический вес этого признака достаточно высок — уровень таксонов надродового ранга. По крайней мере, в настоящее время не известны представители рода *Kowalskia*, имевшие три корня на указанном моляре. Наличие трех корней на  $M^1$  у представителей рода *Kowalskia* имеет переходный характер — три у эволюционно слабо продвинутых, преимущественно древних и четыре — у более поздних специализированных видов.

Вероятно, представляет собой одну из узловых групп в эволюции *Cricetodontinae* и *Cricetinae*, хотя не исключена прямая филогенетическая связь с *Rotundomys*, осуществляемая через *C. sabadellensis* [45], а через *C. complicidens* — с древнейшими *Cricetinae* рода *Kowalskia*.

**С о с т а в** р о д а. 3—4 вымерших вида: *C. sabadellensis* Hartenberger, 1965, поздний валлезий Испании, верхи 9-й биозоны Мейна, местонахождение Can Llobateres; *C. hartenbergeri* Freudenthal, 1967, древний валлезий Испании, низы 9-й биозоны, местонахождения Pedregueras, Can Ponsic; *C. complicidens* sp. nov., средний сармат юго-запада Украины, низы 9-й биозоны, местонахождение Грицев Хмельницкой обл. Не определено систематическое положение *Kowalskia moldavica* Lungu, 1981 из местонахождений среднего сармата калфинско-бужорской группы в Молдове. Из описания неясна корневая формула  $M^2$  этого вида. Отнесение к роду *Kowalskia* оправдано лишь в том случае, если этот моляр имеет четыре корня. Если их три, то, по-видимому, мы имеем дело с *Cricetulodon*, близким к *C. hartenbergeri* или *C. levocati*. От *C. complicidens* его отличает отсутствие передней наружной шпоры на  $M^1$ .

Наконец, требует существенного уточнения родовая принадлежность *Cricetulus levocati* Hugunei et Mein, 1965 из позднего туролия

Франции (местонахождение Lisseu, 13-я биоцона Мейна), безоговорочно рассматриваемого впоследствии большинством исследователей в составе рода *Kowalskia* [53, 47], при первоописании которого этот вопрос, в сущности, остался открытым [56] ввиду скудности имеющихся материалов (2 —  $M^2$ , 1 —  $M^3$  и 1 —  $M_3$ ) и его недостаточной информативности — отсутствует  $M^1_1$ . Но если подтвердится факт, что форма из Lisseu имеет  $M^2$  с тремя корнями, то исключение ее из состава рода *Kowalskia* и включение в состав рода *Cricetulodon* представляется нам достаточно оправданным. Вместе с тем, этому как будто противоречит геологический возраст находки из Lisseu, а главное — наличие у форм, сходных с этим видом из близкой стратиграфической зоны (местонахождение Пикерми в Греции, 12-я биоцона) — *K. cf. levocati*, четырех корней на  $M^2$ . Однако как бы то ни было, вопрос о родовой принадлежности *K. levocati* на существующей информативной основе приходится оставить открытым, констатируя лишь, что от всех известных представителей родов *Cricetulodon* и *Kowalskia* эту форму отличают крупные размеры  $M^3$  и особенно  $M_3$ . Исходя из этого, при дальнейшем сравнении этот материал учитываться не будет.

Геологическое и географическое распространение. Поздний миоцен — валлезий юго-запада Западной Европы, 9-я биоцона; нижняя часть среднего сармата юго-запада Украины.

*Cricetulodon complicidens* Topachevski  
et Scorik, sp. nov.

Г о л о т и и. Фрагмент верхнечелюстной кости, сохранивший основание скулового отростка (массетерная пластинка),  $M^1 - M^2$  и прилегающую часть небной кости с задним краем резцового отверстия; Грицев Хмельницкой обл. Украины, нижний горизонт среднего сармата. Сохраняется в фондах отдела палеозоологии и палеонтологического музея Института зоологии им. И.И.Шмальгаузена АН Украины (ИЗАН Украины), № 46 (рис. 4, а).

Д о п о л н и т е л ь н ы й м а т е р и а л. Верхнечелюстные кости и их обломки — 23; нижние челюсти различной степени сохранности — 14 (те и другие преимущественно с  $M^1_1 - M^2_2$ , реже с полным рядом постоянных коренных); изолированные постоянные коренные  $M^1 - 17$ ,  $M^2 - 7$ ,  $M^3 - 2$ ,  $M_1 - 21$ ,  $M_2 - 9$ ,  $M_3 - 9$  экз. Все происходят из того же местонахождения, что и голотип. Хранятся там же.

Д а г н о з. Размеры в среднем более мелкие, чем у *C. hartenbergeri* и *C. sabadellensis* (рис. 12). Передняя наружная поперечная шпора на  $M^1$ , либо ее следы всегда имеются.

О п и с а н и е. Помимо признаков в строении черепа и нижней челюсти, приведенных в описании рода, которые, в сущности, зафиксированы на основании изучения только материала из Грицева, в строе-

нии постоянных коренных можно отметить изложенные ниже особенности. Последнее тем более важно, поскольку многие из этих признаков, как будет показано далее, в какой-то степени заполняют hiatus между *Cricetulodon* и *Deptocricetulodon*, в частности между первыми и наиболее поздними, эволюционно наиболее продвинутыми представителями вторых — *D. gailardi*.

Все без исключения постоянные коренные характеризуются большей структурной сложностью строения жевательной поверхности по сравнению с другими представителями рода *Cricetulodon*. Наружная передняя поперечная шпора на  $M^1$  в подавляющем большинстве хорошо развита, достигает парастилия, который в этом случае проявляется как нарастающее расширение в конце шпоры (см. рис. 7). Реже указанные элементы жевательной поверхности разобщены ввиду укороченности шпоры (рис. 7, г). Иногда преимущественно на сильно стертых зубах шпора может приобретать мозаичное строение, чаще сохраняясь либо в зоне переднего продольного гребня, либо в зоне парастилия. Сама шпора может проходить примерно по середине передней наружной входящей складки (парафлексус), либо быть сближенной с основаниями паракона или экстероантерокона. Мезолоф всегда имеется, хотя, как правило, по протяженности слегка не достигает лабиального края коронки зуба. В связи с этим мезолоф и мезостиль разобщены, если последний вообще представлен (см. рис. 7, в). Передний гребень паракона всегда хорошо развит, что обуславливает двойную связь этого бугорка с протоконом с постоянным образованием передней марки (см. рис. 7). Передний гребень метакона отсутствует, в связи с чем задняя марка как таковая не образуется. Однако на сильно и преимущественно конечно стертых зубах при прижатом к основанию метакона мезолофе она все же фиксируется (ложная задняя марка) (см. рис. 7, г, е). Прото- и энтофиль изредка проявляются в виде слабо выраженных бугорков, чаще в виде валиков в устьях соответствующих входящих складок — прото- и гиофлексус, либо совсем не обозначены. Изредка протостиль может участвовать в образовании

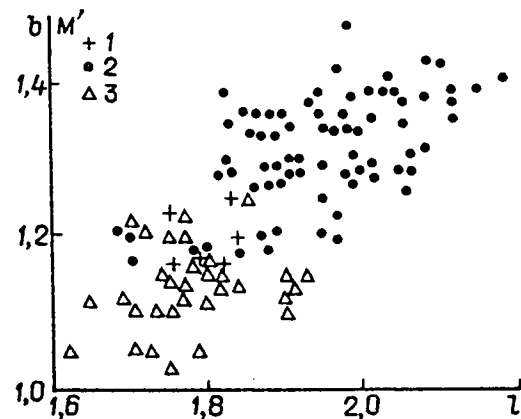


Рис. 12. Отношение длины ( $l$ ) к ширине ( $b$ )  $M^1$  *Cricetulodon*:

1 — *C. hartenbergeri*, Can Ponsich; 2 — *C. sabadellensis*, Can Llobateres (по Агусти); 3 — *C. complicidens*, Грицев

наружного гребня интероантерокона, проходящего по внутреннему краю коронки к основанию протокона. Задний воротничок — постеролоф умеренно развит, отделен от основания метакона дополнительной третьей входящей складкой наружного ряда (постерофлексус), которая вместе с задним гребнем метакона по мере стирания зуба может образовывать дополнительную постерофлексусную марку. В некоторых, крайне редких случаях, участвует в образовании ложной задней марки (см. рис. 7, а, з). Зуб имеет три корня, поскольку внутренний не расчленен на два самостоятельных корешка. Как правило, уплощен, вытянут в переднезаднем направлении. Какие-либо следы раздвоения внутреннего корня чаще не выражены (рис. 6, б). Лишь у 7,5 % экземпляров (в трех случаях) удалось наблюдать слабую вогнутость внутренней стенки корня и лишь в одном случае — тенденцию к раздвоению его конца.

M<sup>2</sup> с хорошо развитым раздвоенным передним воротничком (антеролоф). Внутренняя его ветвь располагается, как правило, в одной плоскости с наружной. Обе ветви отделены от последующей пары бугорков — соответственно протокона и паракона четко выраженными внутренней (протофлексус) и наружной (парафлексус) входящими складками (рис. 7). Сравнительно редко (3 экз. из серии 21 зуба) внутренняя ветвь сильно наклонена по отношению к плоскости жевательной поверхности. При подобном строении протофлексус оказывается не столь резко выраженным. Обычно ветви воротничка проявляются в рисунке жевательной поверхности вплоть до крайних стадий стертости зуба, причем внутренняя поглощается раньше наружной (рис. 7). Мезолоф всегда хорошо развит, обычно достигает лабиального края коронки, с метастильным расширением, либо без него. Реже оканчивается на небольшом расстоянии от последнего. Тогда мезостиль может быть, но может и отсутствовать. Крайне редок укороченный мезолоф — половинная длина либо мозаичное его строение (обычно на сильно стертых зубах). Передний гребень паракона всегда хорошо развит, в связи с чем зуб характеризуется постоянной двойной связью с протоконом с образованием передней марки (рис. 7, а-в). Метакон также отмечен очень часто двойной связью с гинокном, в связи с чем задняя марка, как правило, имеется (рис. 7, б-з). Изредка может отсутствовать передний гребень. В этом случае, как и на M<sup>1</sup>, может образовываться ложная задняя марка (рис. 7, з). Однако задний гребень метакона обычно проявляется слабее, чем таковой паракона, и следы его почти всегда имеются. В имеющейся серии не проявился только однажды. Задний воротничок развит сильнее, чем на предыдущем моляре всегда оконтуривает в виде гребня постерофлексус, который в сущности является маркой. Изредка на отдельных зубах наблюдается слабо выраженный энтостиль, как правило, не проявляющийся. По количеству и типу строения корней напоминает предыдущий моляр:

имеет три корня, из которых внутренний, как правило, продольно сильно вытянут, уплощенный. Единственный раз наблюдалась продольная борозда на его внутренней поверхности. В более частой повторности имеет место слабо выраженная вогнутость этой поверхности. Примерно у 10 % в той или иной степени проявляется раздвоенность окончания корня.

Особенности строения M<sup>3</sup> установить крайне трудно ввиду отсутствия достаточной серии зубов. Практически доступны для исследования лишь три экземпляра, в той или иной мере сохранившие общий тип строения жевательной поверхности. Остальные зубы этой серии находятся на крайних стадиях стертости, в связи с чем пригодны только для измерений. Поэтому можно отметить, что в строении M<sup>3</sup> *S. complanicens* в целом прослеживаются черты организации, свойственные *S. hartenbergeri*, а именно: сильное развитие раздвоенного переднего воротничка, двойная связь паракона с протоконом с образованием передней марки и, по-видимому, сходные пропорции длины в сравнении с предыдущим моляром. Степень развития метакона также варьирует, как у *S. hartenbergeri*: от четко обозначенного бугорка, связанного с гинокном, до простого гребня, иногда со слабо выраженным метаконным расширением (см. рис. 7). Возможно, отличается более сильным развитием внутренней ветви переднего воротничка. Во всяком случае, на имеющемся материале не удалось наблюдать скошенного положения этого элемента зуба, четко просматриваемого на рисунках отдельных экземпляров M<sup>3</sup> *S. hartenbergeri*. Зуб имеет три корня, внутренний продольно более вытянут, уплощенный.

Антероконад на M<sub>1</sub> всегда четко подразделен на экстеро- и интероантероконад, сближен с последующей парой бугорков, поскольку передний продольный гребень — антеролофулид укорочен (см. рис. 5, б, в). Следы разделения антероконада четко выражены и через бороздчатую структуру на передней его стенке, которая может сохраняться даже у некоторых экземпляров на стадии сильно стертых зубов. Однако для этой категории стертости характерно ее исчезновение, как и слияние наружного и внутреннего элементов антероконада. Чаще всего соединение антероконада с последующей парой бугорков осуществляется по связи интероантероконад — протоконад посредством продольного гребня, реже — связь двойная, поскольку имеет место развитие и заднего гребня экстероантероконада (см. рис. 5, з). Как исключение наблюдается только связь экстероантероконад—протоконад. Всегда хорошо развитым оказывается наружный гребень экстероантероконада, идущий от наружного края последнего к основанию протоконада по лингвальному краю коронки (см. рис. 5, а). Мезолофид хорошо развит, заканчивается непосредственно у лингвального края жевательной поверхности с мезостильным расширением либо без него (см. рис. 5, б, в). В очень редких случаях проявляется мозаич-

ность мезолофида. Примерно у 20 % экз. имеется наружная задняя поперечная шпора — эктомезолофид, либо следы последней. Крайне редко (2 экз.) наблюдается метаконидная шпора — энтолофид. Обычно отсутствует хотя ее следы в виде соответствующего топографически метаконидного угла могут проявляться довольно часто. Энтоконид располагается поперечно продольной оси жевательной поверхности, хотя его гребень, как и таковой метаконида, скошен назад. Задний воротничок мощный, отделен от основания энтоконидом хорошо развитой входящей складкой — постфлексидом. Зуб, как и последующие нижние моляры, характеризуется наличием двух корней.

$M_2$  с раздвоенным передним воротничком. Наружная его ветвь заметно превосходит по степени развития внутреннюю, сохраняясь почти на всех стадиях стертости зубов. Последняя может теряться на средне и сильно стертых. Мезолофид, как правило, хорошо развит, заканчивается в подавляющем большинстве случаев у лингвального края жевательной поверхности обычно с мезостилидным расширением (см. рис. 5, з). Реже — немного не достигает края. При подобном строении мезолофид и мезостилид разобщены. Очень редко (1 экз.) мезолофид может проявляться только в зоне продольного гребня, от которого он отходит. Иногда в процессе стирания приобретает мозаичную структуру. Изредка (в двух случаях из 19) наблюдается хорошо развитая задняя наружная поперечная шпора. В норме мета- и энтоконид характеризуются наличием только передних гребней. Однако очень редко наблюдается развитие задних гребней с образованием соответственно передней и задней марок. При этом наличие обоих упомянутых гребней на одном и том же моляре наблюдать не удалось. Развитие получает либо задний гребень метаконида, либо таковой энтоконид. Следует также отметить, что задний гребень энтоконид встречается более часто (три случая), чем аналогичные образования метаконида (один случай). При этом в последнем варианте осуществлялась связь метаконид — мезолофид — протоконид, а не метаконид — протоконид непосредственно. Задний воротничок хорошо развит, отделен от основания энтоконидом глубокой или менее глубокой при наличии заднего гребня энтоконидом входящей складкой. В последнем случае ее заглушенная часть трансформируется в заднюю марку.

$M_3$  с раздвоенным, как на предыдущем моляре, передним воротничком. Однако диспропорция в размерах наружной и внутренней его ветви менее выражена, чем на  $M_2$  (см. рис. 5). Энтоконид дифференцирован в виде самостоятельного бугорка по отношению к своему гребню (см. рис. 5). Лишь однажды расширение на энтоконидном гребне не выражено. Мезолофид обычно хорошо развит. Чаще всего достигает лингвального края жевательной поверхности, либо заканчивается на незначительном удалении от него. В меньшей мере представлены морфотипы с едва намеченными на продольном гребне элементами

основания последнего (рис. 5, д). Как и  $M^3$ , сильно варьирует по ширине. При отношении длины к таковой предыдущего моляра, по всей вероятности, сохраняются те же пропорции, что и у *C. hartenbergeri*.

**С р а в н е н и е.** От всех известных в настоящее время видов рода четко отличается меньшими абсолютными размерами, постоянным наличием передней наружной поперечной шпоры на  $M^1$  и большей сложностью строения жевательной поверхности всех без исключения постоянных коренных.

По степени сложности постоянных коренных наиболее близким видом является *C. hartenbergeri*. От последнего, помимо указанных выше общих признаков, четко отличается всегда имеющимся длинным (достигающим лабиального края жевательной поверхности, либо превосходящим возможную половинную длину мезолофа) мезолофом на  $M^1 - M^2$ . У *C. hartenbergeri* в подавляющем большинстве случаев он короткий или умеренно (до половинной его длины) удлинненный — более, чем у 80 % экземпляров. Аналогично ведет себя и мезолофид на  $M_1 - M_3$ . Во всяком случае, у *C. hartenbergeri* он может вообще не проявляться более чем у 20 %  $M_1$ , 35 —  $M_2$  и 24 —  $M^3$ . Длинный мезолофид наблюдается у 23 %  $M_1$  и  $M_3$  и у 13 —  $M_2$ . Кроме того, на  $M_1^1 - M_2^2$  *C. complicidens* чаще и сильнее выражены стили и соответственно стилиды. Судя по описанию и рисункам, проявляются у *C. hartenbergeri* в исключительных случаях. Постоянное наличие у *C. complicidens* переднего гребня паракона на  $M^1 - M^2$ . У *C. hartenbergeri* уже встречаются морфотипы указанных зубов, где этот элемент жевательной поверхности полностью редуцируется, в связи с чем теряется двойная связь паракона с протоконом. Вероятно, у *C. complicidens* в более частой повторности встречается и хорошо развитый передний гребень метакона  $M^2$ . Для  $M_1 - M_2$  этого вида также часто свойственно наличие наружной поперечной шпоры — эктомезолофида. Всегда отсутствует у *C. hartenbergeri*.

Приведенные выше отличия *C. complicidens* и *C. hartenbergeri* еще более усугубляются при сравнении первой с *C. sabadellensis*, постоянные коренные которой испытывают еще больше, по-видимому, вторичное упрощение в сопоставлении даже с *C. hartenbergeri*. Так, *C. sabadellensis* свойственны в подавляющем большинстве случаев сильно укороченный мезолоф, чаще всего его следы на  $M^1 - M^2$  и, соответственно, мезолофид на  $M_1 - M_2$ , а также в исключительных случаях наличие переднего гребня паракона на  $M^1 - M^2$ . В числе других признаков, отличающих *C. complicidens* от *C. sabadellensis*, следует отметить поперечное расположение энтоконидом  $M_1$  по отношению к продольной оси жевательной поверхности зуба. У последней этот бугорок сильно отклонен назад. Указанный признак, вероятно, отличает *C. sabadellensis* и от *C. hartenbergeri*.

**З а м е ч а н и я.** Из описанного выше сравнения *C. complicidens* с другими видами рода *Cricetulodon* можно установить, что в пределах последнего во времени четко проявляется общая тенденция к упрощению строения жевательной поверхности постоянных коренных. В этом плане наименее эволюционно продвинутым видом как раз и является *C. complicidens*. Не исключено, что в этом случае мы имеем дело с формой, если не исходной, то, по крайней мере, близкой к таковой для *C. hartenbergeri*, а через нее — к *C. sabadellensis*. Таким образом, указанная находка не противоречит существующим филогенетическим схемам, а скорее дополняет их [145]. В этом аспекте в целом подтверждается реальность филогенетического ряда *C. complicidens* — *C. hartenbergeri* — *C. sabadellensis*, ведущего, в конечном итоге к *Rotundomys*.

Однако *C. complicidens* более четко фиксирует филогенетическую связь *Cricetulodon* с *Democricetodon*, по крайней мере, с его эволюционно наиболее продвинутым видом — *D. gaillardi*. Во всяком случае, *C. complicidens* еще сохраняет ряд архаичных черт, свойственных последнему. Это прежде всего касается степени развития мезолофа на верхних и, соответственно, мезолофида на нижних постоянных коренных, а главное — сохранения у части популяций обеих обсуждаемых форм эктомезолофида на  $M_1 - M_2$ . В числе прогрессивных признаков сближает эти виды и степень развития передних гребней пара- и метакона на  $M^1 - M^2$ , обуславливающая образование двойной связи соответственно между основными бугорками наружного и внутреннего рядов. Этот признак оказывается доминантным также в популяциях *D. gaillardi*.

*C. complicidens* демонстрирует также отдельные черты в строении постоянных коренных, укладывающиеся в общую тенденцию эволюции линии, ведущей к появлению древнейших *Cricetinae*, в частности наиболее древних представителей рода *Kowalskia*. На этом эволюционном уровне уже достаточно четко проявляется тенденция, хотя и слабо выраженная, к приобретению формулы корней  $M^1 - M^2$ , свойственной всем последующим во времени евразийским *Cricetini*. Так, в популяциях этого вида четко фиксируются первые следы к раздвоению внутреннего корня этих зубов. В этом плане особенно важным, по-видимому, является  $M^2$ , поскольку процесс образования четырехкорневого моляра практически полностью заканчивается на уровне *Kowalskia*, в то время как древнейшие представители этого рода *K. fahlbuschi* Bachmauer et Wilson и близкие к ней формы еще сохраняют практически трехкорневой  $M^1$ . Становление четырехкорневых  $M^1$  имеет место только у более поздних, плиоценовых видов этого рода.

**Геологическое и географическое распространение.** Поздний миоцен — низы среднего сармата Подолии; место-

нахождение Грицев Шепетовского р-на Хмельницкой обл. В корреляции с Западной Европой — древнейший вариант 9-й биозоны Мейна или древний валлезий.

**ТРИБА MICROTOCRICETINI  
TOPACHEVSKI ET SCORIK, 1988**

**Типовой род:** *Microtocricetus* Fahlbusch et Mayr, 1975; поздний миоцен — валлезий Баварии.

**Д и а г н о з.** Жевательная поверхность постоянных коренных уплощенная.  $M^2$  и  $M_1$  построены по типу одноименных постоянных коренных *Microtinae* (рис. 13). Задний отдел  $M^2$  вытянут либо проявляет тенденцию к продольному вытягиванию и усложнен одной (*Microtocricetus*) либо двумя (*Tzagancricetus*) марками. В последнем случае марки располагаются строго последовательно одна за другой. В случае наличия одной марки сохраняется только передняя, оконтуривающая сзади мезолоф и гишokon. Образование задней марки обусловлено почти полной дифференциацией метакона и заднего воротничка — постеролофа.  $M_1$  сходен с таковым *Microtinae* — имеет аналог параконидного отдела (передняя петля), четыре альтернативно расположенных эмалевых поля (треугольники) и заднюю петлю. Однако происхождение перечисленных элементов принципиально иное. В этом он полностью сохраняет тип строения, свойст-

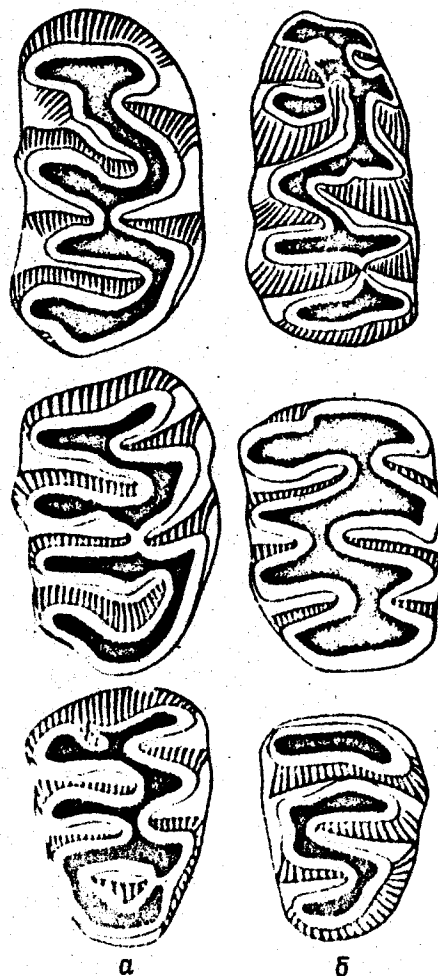


Рис. 13. *Microtocricetus mollassius* Fahlb. et Mayr., жевательная поверхность, валлезий, ФРГ, Бавария (по Фальбушу и Майру):  
а —  $M^1 - M^2$ ; б —  $M_1 - M_2$

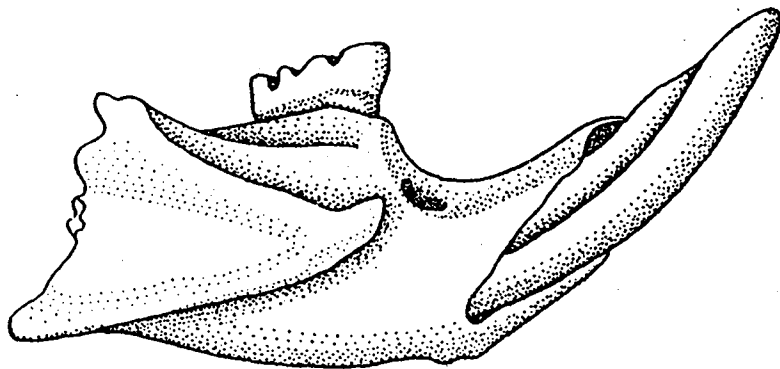


Рис. 14. *Sarmatomys podolicus* Top. et Scor., 1988, средний сармат, Грицев; горизонтальная ветвь нижней челюсти с  $M_1$  (голотип)

венный Cricetodontinae: переднюю петлю слагают антероконид и сильно развитый метаконид, энтоконид оттеснен мезолофидом назад, а между протоконидом и гипоконидом вклинивается наружная поперечная шпора. Нижняя челюсть с четко выраженным симфизным углом, однако его вершина расположена на уровне диастемы и не заходит в зону зубного ряда (рис. 14).

Д о п о л н и т е л ь н о е о п и с а н и е. Вытянутость коронок постоянных коренных в продольном направлении от умеренной до значительной. Моляры по высоте коронок типично брахиодонтные (рис. 13): длина жевательной поверхности  $M_1$  на слабо стертых зубах более чем вдвое превышает высоту коронки. Передний край передней наружной входящей складки  $M^1$  ступенчатый. Экстеро- и интероантерокон слабо различаются по размерам. Расположены почти симметрично по отношению к гребню, соединяющему антерокон с протоконом. Мезолоф хорошо развит на всех без исключения верхних постоянных коренных. Мезолофид, равно как и наружная поперечная шпора, может отсутствовать на  $M_3$ . Внутренняя ветвь антеролофа на  $M^3$  имеется либо отсутствует. Передняя петля  $M_1$  на нестертых зубах может сохранять следы передних поперечных шпор, а на стертых — имеет 1–2 марки, образующиеся преимущественно за счет замыкания внутренних частей передних входящих складок. Однако не исключено, что в отдельных случаях образование марки может происходить и путем развития собственно переднего флексида, разделяющего антероконид на наружную и внутреннюю его части (рис. 13). На нестертых  $M_1$  задняя петля может быть полностью дифференцирована от лежащих впереди эмалевых полей — энтокониды и задней наружной поперечной шпоры. Последние у различных родов могут характеризоваться как противопоставленным, так и альтернативным расположением.

С р а в н е н и е и з а м е ч а н и я. От всех известных в настоящее

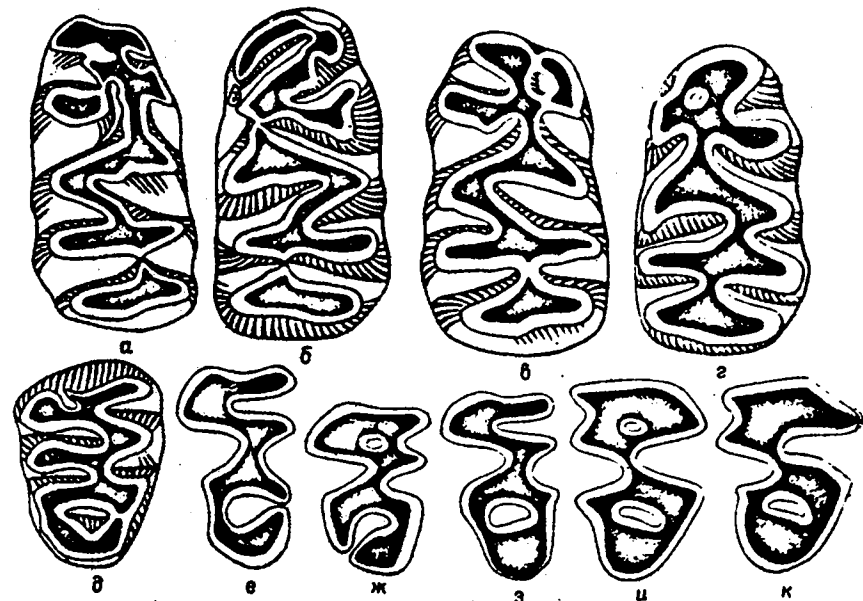


Рис. 15. Изменчивость  $M_1$  и  $M^3$  *Microtocricetus molassius* Fahl. et Mayr: а–г —  $M_1$ , д —  $M^3$  и древнейшего представителя Microtinae рода *Polonomys*; е–к —  $M^3$

время триб Cricetodontinae — Cricetodontini, Fahlbuschini, Megacricetodontini — Microtocricetini четко отличается полевкообразным типом строения  $M_1$  и  $M^3$ . Для обоих свойственно усложнение соответственно переднего и заднего отделов за счет их вытянутости в продольном направлении и более сильного развития элементов, слагающих эти отделы. В строении остальных зубов, если исключить приобретение полевкозубности, скорее всего просматривается тип строения, свойственный Cricetodontini. Это особенно заметно на примере  $M^1$ . Для представителей обеих триб свойственны выдвинутое вперед положение антерокона по отношению к протокону, тенденция к раздвоению антерокона и наличие умеренно развитого мезолофа. По сложности нижних постоянных коренных более импонируют представители трибы Megacricetodontini. По степени сжатия бугорков в продольном направлении и скошенности входящих складок отдельные представители проявляют черты сходства с эволюционно продвинутыми в направлении зеленоидности поздними *Rotandomys*. Группа не может рассматриваться в качестве исходной для Microtinae и Gerbillinae, поскольку постоянные коренные последних формировались на более упрощенной исходной схеме. У первых метаконид не входит в состав передней петли  $M_1$ , мезолофид и задняя наружная поперечная шпора отсутствуют. Их место



функционально занимают соответственно элементы параконидного отдела, энтоконид и гипоконид. Кроме того, *Microtocricetini* по сложности строения  $M_1$  и  $M^3$  оказываются эволюционно более продвинутыми, чем наиболее примитивные *Microtinae*, лежащие в основании всего филума полевковых (триба *Vaganomyiini*) (рис. 15, е–к). Если к этому добавить, что *Microtocricetini* в полной мере сохранили брахиодонтность постоянных коренных и тип строения нижней челюсти, свойственный *Cricetodontini*, симфизный угол у которых, хотя и выражен, но вершина симфизного бугра располагается примерно на уровне середины диастемы, то указанный путь развития едва ли можно считать оправданным в эволюционном плане. В этом аспекте его следует интерпретировать как инадаптивный в понимании В.О.Ковалевского. Что касается полевкозубых *Hesperomyiinae* и *Nesomyiinae*, то у них эволюция постоянных коренных протекала скорее всего по микротидному плану.

**С о с т а в т р и б ы.** Три рода: *Microtocricetus* Fahlbusch et Mayr, 1975, из валлезия ФРГ, Бавария; *Sarmatomys* Topachevski et Scorik, 1988, из среднего сармата Хмельницкой обл. Украины; *Tyaganocricetus* Topachevski et Scorik, 1988, из возможных аналогов среднего сармата Восточного Казахстана, Семиалатинская обл.

**Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е.** Начало позднего миоцена – средний сармат Восточной Европы и его возможные аналоги в Восточном Казахстане; астараций (?) Западной Европы.

#### Род *Microtocricetus* Fahlbusch et Mayr, 1975

**Т и п о в о й в и д:** *M. molassius* Fahlbusch et Mayr, 1975; ФРГ, Бавария, местонахождения Гигенхауссен, Марктль; верхние пресноводные моллассы позднего астарация, 8-я биоцона Мейна.

**Д и а г н о з (измененный).** Размеры мелкие: длина  $M^1$  – 2,27 мм;  $M^3$  – 1,62;  $M_1$  – 2,12. Антерокон на  $M^1$  не разделен (см. рис. 13, а). Задний край протокониды на  $M_1$  слегка либо заметно вогнутый (рис. 13, б). Антеролоф  $M^3$  представлен наружной и внутренней ветвями. Цемент во входящих складках отсутствует.

**Д о п о л н и т е л ь н о е о п и с а н и е.** Энтоконид и задняя наружная поперечная шпора на  $M_1$  противопоставлены. Ширина задней петли заметно меньше таковой на уровне энтоконид – наружная поперечная шпора. Образование второй марки в области передней петли не наблюдается (рис. 15). На слабо стертых зубах задняя петля и предшествующая пара эмалевых полей полностью разобшены (рис. 15, а, б). Ширина устья шейки в месте слияния протокониды и мезолофида чаще заметно превышает толщину эмали.  $M^3$ , кроме слабо развитого переднего флексуса, имеет по две входящих складки с каждой сторо-

ны (рис. 15, д). Образование единственной марки осуществляется, по-видимому, за счет дополнительной внутренней входящей складки. Все верхние постоянные коренные имеют три, нижние – два корня. Наиболее развитый внутренний – всегда занимает центральное положение, никогда не смещаясь даже на  $M^3$  до уровня переднего наружного.  $M^1$  сильно вытянут в продольном направлении: ширина жевательной поверхности на уровне гипокон – метакон вдвое меньше ее длины.

**С р а в н е н и е.** Будет проведено по мере описания рода *Sarmatomys*.

**С о с т а в р о д а.** Представлен единственным типовым видом, подробно описанным Фальбушем и Майром [58].

**Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е.** Конец среднего миоцена Западной Европы, позднеастарацийские фауны, соответствующие 8-й биоцоне Мейна. Сопутствующая фауна: *Cricetidae*, *Cricetodon*, *Democricetodon*, *Megacricetodon*.

#### Род *Sarmatomys* Topachevski et Scorik, 1988

**Т и п о в о й в и д:** *S. podolicus* Topachevski et Scorik, 1988.

**Д и а г н о з.** Размеры сходные с таковыми предыдущего рода: длина  $M^1$  – 2,05 мм; длина  $M_1$  – 1,95. Антерокон на  $M^1$  разделен (рис. 16, а, б). Задний край протокониды  $M_1$  выпуклый (рис. 16, в, г). Цемент во входящих складках отсутствует.

**Д о п о л н и т е л ь н о е о п и с а н и е.** Энтоконид и задняя наружная поперечная шпора на  $M_1$  характеризуются альтернативным расположением. Ширина задней петли примерно равна таковой зуба на уровне двух предыдущих эмалевых полей. Передняя петля с двумя марками (рис. 16, в). Ширина устья шейки в месте слияния протокониды и мезолофида меньше толщины эмали. Соотносительные размеры коронки  $M^1$  такие же, как у предыдущего рода. По строению корней также сходен с предыдущим.

**С р а в н е н и е и з а м е ч а н и я.** Основные отличия от *Microtocricetus*: сильно раздвоенный антерокон на  $M^1$ , выпуклость заднего края протокониды на  $M_1$ , большая степень дифференциации протокониды и мезолофида, альтернативность в расположении энтокониды и задней наружной поперечной шпоры, наличие двух марок на передней петле этого зуба.

Таким образом, этот род сочетает в себе ряд примитивных признаков с чертами высокой эволюционной продвинутости. К числу первых относится, по-видимому, первичная расчлененность антерокон на  $M_1$ , а ко вторым – все перечисленные выше особенности строения  $M_1$ , наблюдаемые впоследствии лишь у полевкозубых *Hesperomyiinae* и особенно у *Microtinae*.



Сохраняется в фондах отдела палеозоологии и палеонтологического музея ИЗАН Украины № 22-1772.

П а р а т и: изолированный  $M^1$ , происходит из того же местонахождения. Хранится там же, № 22-1773.

Диагноз, описание и сравнение совпадают с таковыми рода.

#### ПОДСЕМЕЙСТВО CRICETINAE MURRAY, 1866

#### Род *Kowalskia* Fahlbusch, 1969

Т и п о в о й в и д. *Kowalskia polonica* Fahlbusch, 1969; древний плиоцен — древний русциний Польши (Подлесница), 14-я биоцона Мейна.

Д и а г н о з. Размеры от мелких до средних, приближающиеся к таковым *Mesocricetus*. Тип строения жевательной поверхности по степени сложности также сходен с таковым эволюционно слабо продвинутых *Cricetulodon*. Однако  $M^2$  всегда с четырьмя корнями.

О п и с а н и е. Антерокон на  $M^1$  всегда раздвоен. Это четко фиксируется на нестертых, слабо и средне стертых зубах. Степень дифференциации элементов антероконида на  $M_1$ : чаще 2, иногда 3 бугорка. Обычно вплоть до средней стадии стертости четко фиксируется на передней поверхности зуба, но может и не проявляться. Передний гребень паракона на  $M^2$  всегда хорошо выражен, что обуславливает образование передней марки. На  $M^1$  и  $M^3$  обычно развит в той или иной степени. В отдельных случаях может отсутствовать. Коронка  $M^1$  на уровне антерокона расширена — признак, свойственный всем последующим во времени евразийским *Cricetinae*, проявляющий тенденцию к усилению. Корневая формула  $M^1$  варьирует: три-четыре корня у позднемiocеновых, эволюционно слабо продвинутых форм, четыре — у более поздних плиоценовых видов. Мезолоф на  $M^1$  и мезолофид на  $M_1$  имеются, хотя проявляют тенденцию к редукции: в одних и тех же популяциях наряду с сильно развитыми могут встречаться экземпляры даже с полностью редуцированными этими элементами зуба. Это в полной мере касается и наружной передней поперечной шпоры. Стили на  $M^1 - M^3$  в виде бугорков или валиков, слабо или умеренно развитые.  $M_2^2 - M_3^3$  продольно не вытянуты. Резцы сильно вытянуты по переднезадней поперечнику и сжаты по ширине, с уплощенной передней поверхностью. Эмаль не заходит на внутреннюю грань, четко оконтуривая в виде валика ребро — границу передней и внутренней граней. Сочленовый отросток нижней челюсти криштинного типа: не характеризуется резким сужением в направлении нижнечелюстного мышелка. Задний край резцового отверстия располагается несколько впереди переднего края альвеолы  $M^1$ , однако на значительном удалении от пос-

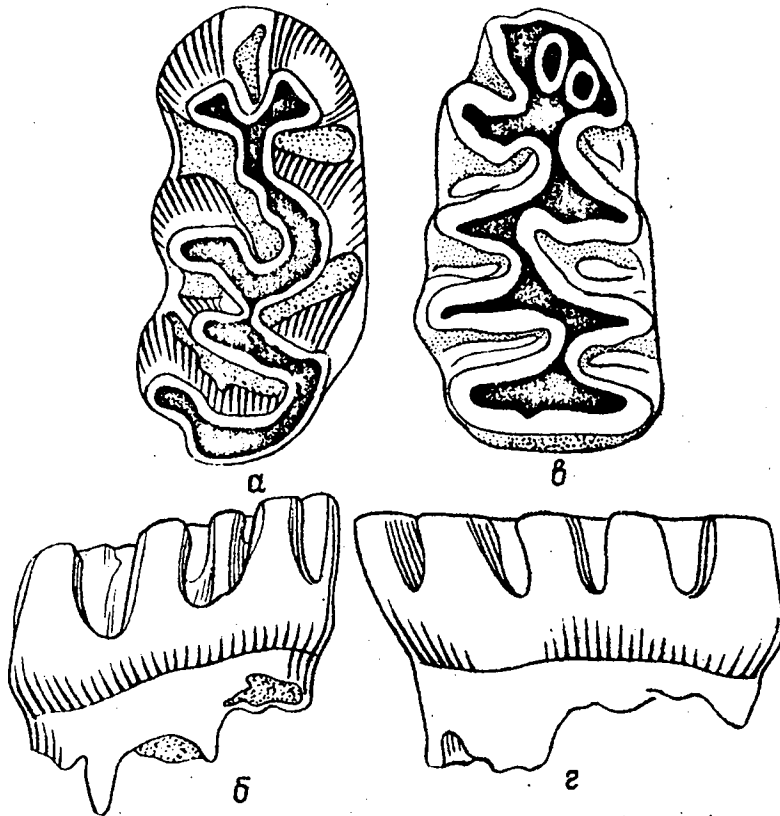


Рис. 16. *Sarmatomys podolicus* Top. et Scorik, средний сармат, Грицев:  
а —  $M^1$ , в —  $M^1$ , жевательная поверхность; б, г — наружная сторона

От *Tsaganocricetus* резко отличается значительно меньшими размерами, отсутствием цемента во входящих складках и принципиально иным строением  $M^3$ .

С о с т а в р о д а. Единственный вид *S. podolicus* Topachevski et Scorik, 1988, из среднего сармата окрестностей с. Грицев Шепетовского р-на Хмельницкой обл. Украины.

Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Первая половина валлезия юга Восточной Европы. По всей вероятности, соответствует верхам 9-й биоцены Мейна.

*S. podolicus* Topachevski et Scorik, 1988

Г о л о т и п: горизонтальная ветвь нижней челюсти с  $M_1$ , средний сармат, окрестностей с. Грицев Шепетовского р-на Хмельницкой обл.

ледной. Гребень, огибающий задненаружный край этого отверстия, отсутствует либо едва намечен.

**С р а в н е н и е.** По типу строения жевательной поверхности постоянных коренных и их корневой формуле занимает промежуточное положение между эволюционно наиболее продвинутыми *Cricetodontinae*, прежде всего рода *Cricetulodon*, и последующими во времени собственно *Cricetinae* Старого Света. С первыми их сближает сохранение таких архаических признаков, как крайняя сложность в рамках указанного подсемейства в строении жевательной поверхности  $M_1^1 - M_2^2$  и нестабильность корневой формулы  $M^1$ . Существенное отличие — наличие четырехкорневых  $M^2$ .

От всех последующих во времени и синхронно существующих евроазиатских *Cricetinae*, включая современных, четко отличается наличием у большей части популяций, входящих в состав рода видов, мезолофа и соответственно мезолофида на  $M_1^1 - M_2^2$ . У всех прочих вымерших и ныне живущих *Cricetinae* мезолоф и соответственно мезолофид на  $M_1^1 - M_2^2$  отсутствуют, хотя последний может проявляться на  $M_3$ . В отдельных случаях следы мезолофа могут сохраняться на указанных молярах у позднемiocеновых и древнемiocеновых *Pseudocricetus gen. nov.* (включены *C. kowalski* и близкие к нему формы), а также у среднемиоценовых *Odessamys gen. nov.* (описывается далее) Северо-Западного Причерноморья, плиоценовых центральноазиатских *Sinocricetus* и *Nannocricetus*, а также у среднемиоценовых западноевропейских, илио- и плейстоценовых азиатских *Cricetinus*. Следы мезолофида на  $M_1^1 - M_2^2$  проявляются реже, хотя отмечены преимущественно на  $M_2$  у *Cricetinus* и близких к нему современных *Tscherskia*. Для всех них свойственна также полная корневая формула для  $M^1$  — четыре корня. Следует, однако, отметить, что трехкорневые  $M^1$  изредка встречаются у древнейших популяций видов *Pseudocricetus*, в равной мере как и наличие в довольно частой повторяемости свободного, правда наполовину укороченного, мезолофида на  $M^2$ . Однако чаще всего, а у позднемезоценовых и понтических (в приложении к восточноевропейской региолярной схеме) — почти всегда этот элемент зуба трансформируется либо, что вероятнее, поглощается передним гребнем метакона. Таким образом, и этот признак, свойственный более поздним низшим хомячкам Евразии, полностью стабилизируется, начиная с позднего миоцена.

В числе других архаических признаков, обуславливающих усложнение жевательной поверхности  $M^1$ , следует рассматривать наличие почти у всех видов *Kowalskia* в той или иной степени развитой передней поперечной шпоры, отсутствующей у прочих евроазиатских *Cricetinae*. Возможно, проявляется в нескольких случаях у современных *Tscherskia*.

Более часто встречаются перечисленные выше элементы сложности  $M^1 - M^2$  у мезоценовых *Stylocricetus gen. nov.* (описан далее)

Западное Причерноморье Украины. Но *Kowalskia* четко отличается от последних заметно меньшей высотой коронок всех без исключения постоянных коренных, а главное значительно более слабым развитием всех стилей на  $M^2 - M^3$ , не трансформированных в дополнительные продольные гребни, замыкающие устья наружной и внутренней входящих складок — русциномисный тип, свойственный *Stylocricetus*. Кроме того,  $M_2^2 - M_3^3$  у *Kowalskia* не вытянуты столь сильно в продольном направлении, как это имеет место у *Stylocricetus* (рис. 17, 18). Последний признак также четко показывает разницу между коренными зубами *Kowalskia* и близкими по размерам *Mesocricetus*. Кроме того, от *Stylocricetus* отличается более сдвинутым вперед по отношению к передним краям альвеол  $M^1$  задним краем режцового отверстия и значительным расстоянием между последним и внутренними краями альвеол этого зуба (далее будет применяться термин расширенный или суженный костный мостик между ними; рис. 19).

Сравнение с *Salomyscus* не проводилось, поскольку, помимо принципиально иного типа строения постоянных коренных, этот род характеризуется рядом краниологических особенностей, ставящих под сомнение его принадлежность к собственно *Cricetinae*. Вполне возможно, что в дальнейшем, по мере специального изучения этого вопроса, его придется объединять с низшими хомячками Нового Света — подсемейством *Hesperomyinae*.

**З а м е ч а н и я.** Род *Kowalskia* объединяет древнейших настоящих *Cricetinae* Евразии, находящихся, как отмечалось, в прямой филогенетической связи с наиболее поздними по времени своего существования *Cricetodontinae* — род *Cricetulodon*. Этим и объясняется своеобразное сочетание архаических и прогрессивных признаков в строении жевательного аппарата. В сущности, тип строения жевательной поверхности постоянных коренных, свойственный представителям этой группы низших хомячков, уже в полной мере оказывается сложившимся у наиболее поздних *Democricetodon* и *Cricetulodon*, будучи унаследованным в основных своих чертах древнейшими представителями рода *Kowalskia*. В дальнейшем развитие рода шло лишь в направлении частичной утраты элементов сложности жевательной поверхности постоянных коренных и стабилизации корневой формулы  $M^1$ . Судьба рода в филуме *Cricetinae* на современном уровне информативности проблематична. Однако есть все основания полагать, что древнейшие представители его могут находиться у истоков *Pseudocricetus*, которые, в свою очередь, могли дать начало другим ветвям евроазиатских *Cricetinae*, по крайней мере *Allocricetus*, и, возможно, филогенетически близких *Cricetulus*, *Allocricetulus* и *Phodopus*. Во всяком случае, черты свойственной *Kowalskia* архаики, хотя изредка, но все еще сохраняются у *Pseudocricetus*, что, несомненно, является веским свидетельством происхождения их от форм, имеющих мезолоф и соответственно мезолофид на двух перед-

них постоянных коренных и нестабильную корневую формулу  $M^1$ . В этом плане предками указанной группы в равной мере могли быть как *Kowalskia*, так и *Cricetulodon*, хотя первая предпочтительнее, поскольку на этом эволюционном этапе (позднесарматские в Восточной и древнетуролийские в Западной Европе *K. fahlbuschi*) уже достаточно четко выражены расширение коронки  $M^1$  на уровне антерокона, частичное упрощение жевательной поверхности, а главное — появление в популяциях особей с четырехкорневым  $M^1$ . Кроме того, геологически появление *Pseudocricetus* фиксируется несколько позже такового *Kowalskia*. Так, в пределах северного участка Восточной Паратетиды достоверные остатки представителей рода *Kowalskia* известны, начиная с позднего сармата, а первые *Pseudocricetus* появляются лишь в древнем мзотисе. В условиях Западного и Центрального Паратетиса находки первых зафиксированы в древнем туроллии (11-я бионона), а вторых — в позднем туроллии (13-я бионона). Исходя из этого, по-видимому, преждевременно отказываться от рассмотрения рода *Kowalskia* как одной из возможных узловых групп в филогении евроазиатских *Cricetinae*. В дальнейшем же четко прослеживается параллельное развитие филумов *Kowalskia*, с одной стороны, и *Pseudocricetus* — *Allocricetus* — с другой.

Валидность названия *Kowalskia* в последние годы ставилась под сомнение [72, 81], поскольку для одной из форм хомяковых из плиоцена Северного Китая С. Шаубом [87] было введено название *Neocricetulodon*. Впоследствии к этому роду были отнесены остатки не крупных хомяков из позднего валлезия (10-я бионона) Венгрии (местонахождение Чаквар). Эта форма, равно как и китайская, по степени сложности жевательной поверхности постоянных коренных очень близка к *Kowalskia* и *Cricetulodon*. Поэтому проблема синонимии сопряжена со значительными трудностями, поскольку на скудной информативной основе требуется установить: тождественность в своей родовой принадлежности венгерских и китайских материалов, принадлежность их именно *Kowalskia*, а не *Cricetulodon*, поскольку оба рода в равной мере могут присутствовать в отложениях этого стратиграфического уровня. К сожалению, эти вопросы при недостатке одонтологического материала просто не находят ответа без непосредственного изучения типовых коллекций. Поэтому в настоящее время сохранение названия *Kowalskia* представляется вполне оправданным.

С о с т а в р о д а . 6 вымерших видов: *K. polonica* Fahlbusch, 1969, древний плиоцен (древний русциний, 14-я бионона) Польша, местонахождение Подлесье; *K. magna* Fahlbusch, 1969, отсюда же; *K. intermedia* Fejfar, 1970, средний плиоцен (поздний русциний, 15-я бионона) Чехо-Словакия; *K. fahlbuschi* Vachmayr et Wilson, 1970, поздний миоцен (туролий 11–12-я биононы) Южной и Центральной Европы; *K. progressa* sp. nov., середина позднего миоцена (поздний сармат) Западного

Причерноморья Украины; *K. complicidens* sp. nov., древний плиоцен (нижний понт) Западного Причерноморья Украины, местонахождение Фрунзовка 2.

Как отмечалось ранее, *K. levocati* Huguenev et Mein, 1965 ввиду наличия в типовой серии только трехкорневых  $M^2$  подлежит исключению из состава рода. Описание под этим видовым названием формы из туроллии юга Западной Европы — *K. cf. levocati* из Пикерми в Греции [47] и *Pont-de-Gail* во Франции [64] ни в коей мере не могут быть отождествлены с этим видом, поскольку имеют четырехкорневые  $M^2$ . Исходя из этого их принадлежность к роду *Kowalskia* сомнений не вызывает. Однако на основе имеющихся немногочисленных материалов видовая принадлежность остается открытой. Судя по мелким размерам имеющихся зубов, можно лишь утверждать проблематичную близость этих форм к сравнительно мелким туролийским видам *K. fahlbuschi* и *K. progressa*.

Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е . Поздний миоцен — средний плиоцен (туролий — поздний русциний, 11–15-я биононы) Западной Европы; вторая половина позднего миоцена (поздний сармат, мзотис) — древний плиоцен (понт) юго-запада Украины.

*K. progressa* Topachevski et Scorik, sp. nov.

Г о л о т и п . Обломок верхнечелюстной кости с полностью сохранившимся рядом  $M^1 - M^3$ ; Новоелизаветовка, нижний слой — гравелиты ниже известного местонахождения крупных млекопитающих гишариионой фауны; вторая половина позднего миоцена — поздний сармат. Сохраняется в коллекциях отдела палеозоологии и палеонтологического музея ИЗАН Украины, № 47.

Д о п о л н и т е л ь н ы й м а т е р и а л . Обломок верхнечелюстной кости с  $M^1 - M^2$ , то же с  $M^2 - M^3$ , изолированные верхние постоянные коренные:  $M^1 - 17$  экз.,  $M^2 - 7$ ,  $M^3 - 10$ , обломок нижней челюсти с  $M_2 - M_3$ , изолированные нижние постоянные коренные:  $M_1 - 9$ ,  $M_2 - 8$ ,  $M_3 - 6$  экз. Все происходят из того же местонахождения, что и голотип.

Д и а г н о з . Один из наиболее мелких представителей рода по абсолютным размерам занимает промежуточное положение между более мелкой *K. polonica* и несколько более крупной *K. fahlbuschi* (рис. 17, 18). Антерокон  $M^1$  расчленен сильнее, чем у всех прочих видов рода: глубина вырезки, разделяющая интероантерокон и экстероантерокон спереди и характеризующая свободную неслитую часть последних, не менее 1/3 передней высоты коронки (рис. 21). Последняя расширена в области антерокона. Мезолоф проявляет значительную тенденцию к редукции: примерно у 60 % экземпляров  $M^1$  имеет поло-

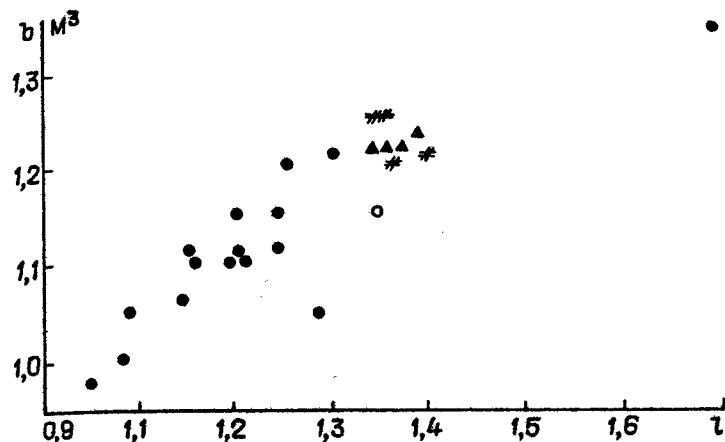
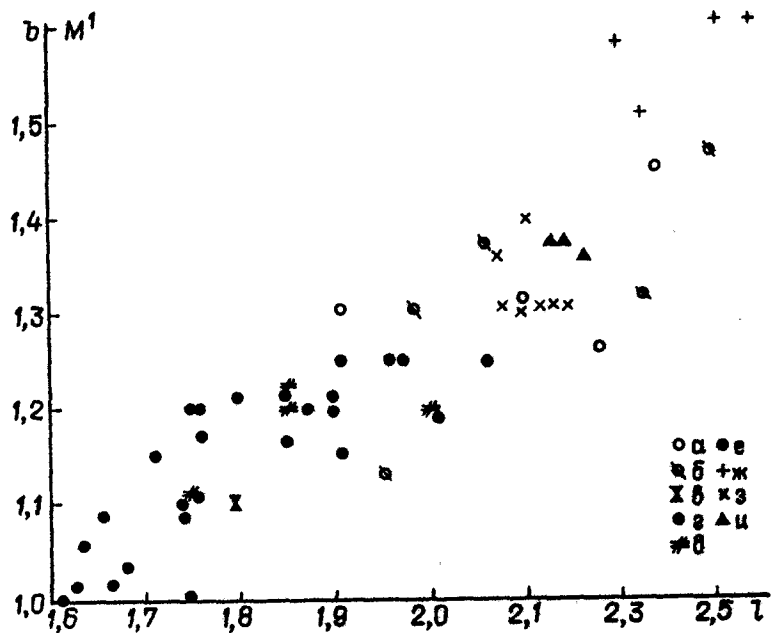
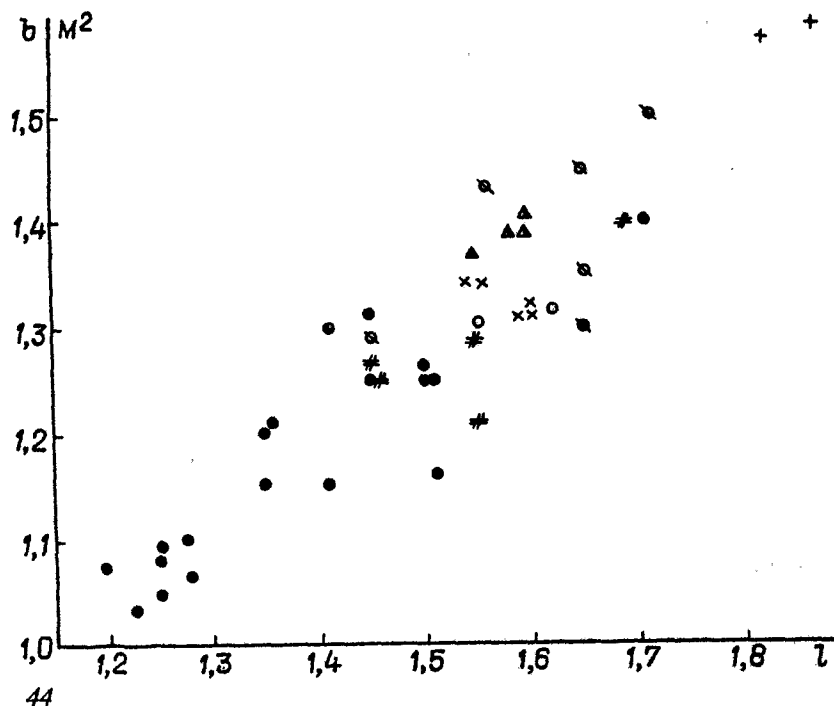


Рис. 17. *Kowalskia* отношение длины ( $l$ ) к ширине ( $b$ )  $M^1 - M^3$  видов:

$a$  - *Kowalskia complicidens* sp. nov., Фрунзевка 2;  $b$  - *K. aff. fahlbuschi*, Фрунзевка 2;  $c$  - *Kowalskia* sp., Виноградовка, нижний слой;  $z$  - *K. progressa* sp. nov., Новоелизаветовка, у дороги;  $d$  - *K. cf. fahlbuschi*, Новоелизаветовка 3;  $e$  - *K. polonica*, Польша;  $ж$  - *K. magna*, Польша;  $з$  - *K. intermedia*, Чехо-Словакия;  $и$  - *K. fahlbuschi* Bachmayer et Wilson, Южная и Центральная Европа



винную длину или даже трансформируется в передний гребень метакона, или поглощен последним (рис. 20). Корневая формула  $M^1 - 3-4$ : примерно у трети популяций корней четыре, в остальных случаях четко выражены следы к раздвоению внутреннего корня (рис. 21).

О п и с а н и е. Передняя вырезка антерокона четко фиксируется вплоть до сильно стертых зубов, исчезая практически только на конечных стадиях износа жевательной поверхности. Связь антерокона с протоконом обычно осуществляется через задний гребень интерантерокона. Тогда экстероантерокон сохраняется в виде изолированного бугорка (рис. 20,  $a, б$ ). Примерно у 30 % экземпляров имеет место двойная связь, что обусловлено наличием заднего гребня экстероантерокона, или, скорее всего, спецификой строения передней поперечной ширины. В обоих случаях по мере стирания зуба гребни антерокона и край антероконной вырезки образуют антероконную марку. У 50 % экземпляров наблюдается полное развитие передней поперечной ширины: длинной, заканчивающейся у лабиального края коронки вплотную к парастилию, либо с нарастающим расширением (рис. 20,  $a, б$ ). У 25 % экземпляров она имеет половинную длину. И в том, и в другом случае эта ширина располагается поперечно по отношению к продольной оси жевательной поверхности (рис. 20). У остальных либо не проявляется, либо в сильно укороченном виде оказывается прижатой к экстероантерокону, выполняя роль ложного заднего гребня последнего. Таким образом, не лишено основания высказанное выше пред-

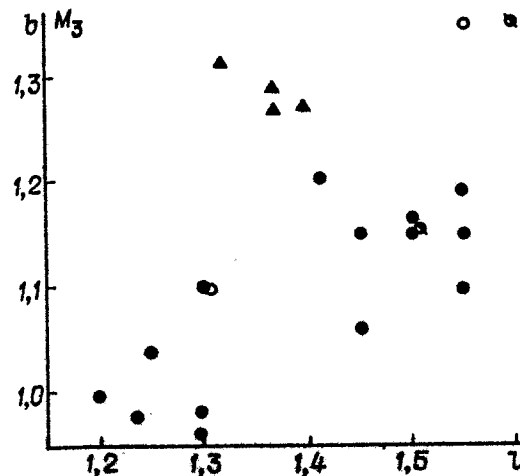
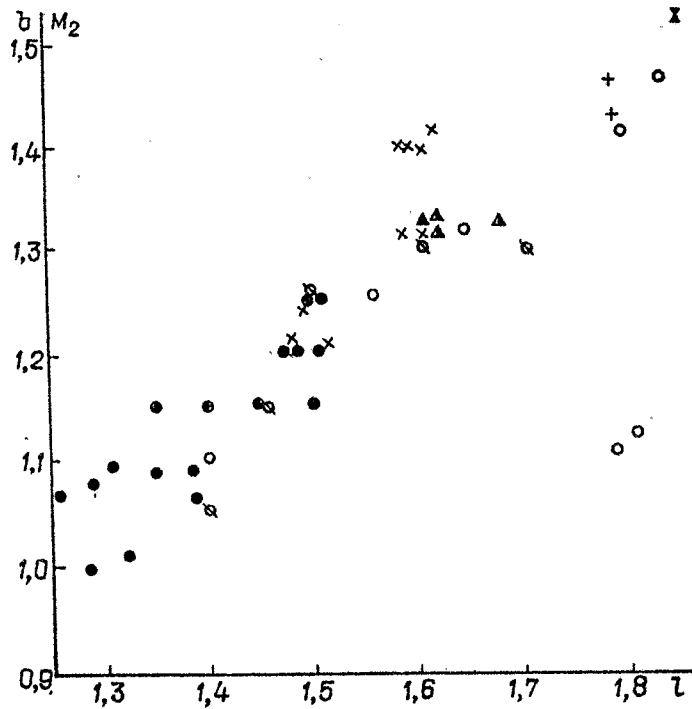
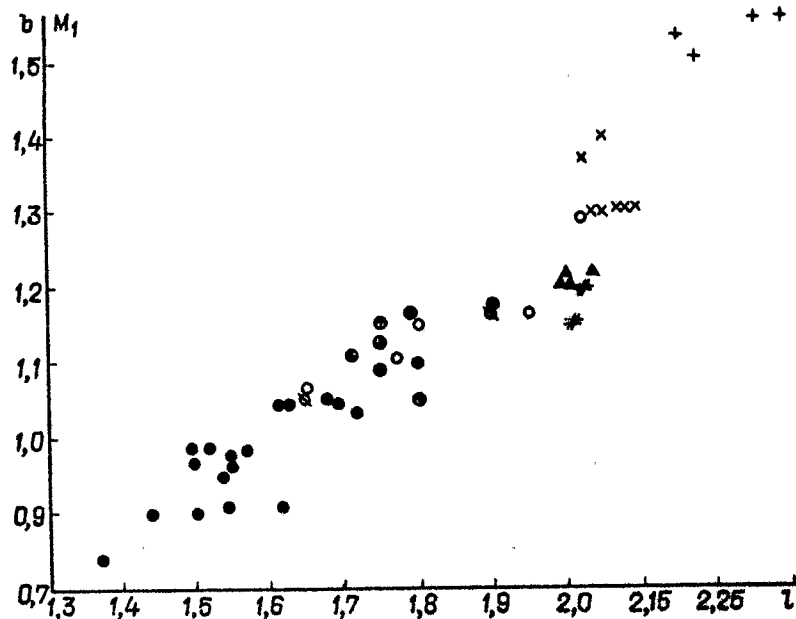


Рис. 18. Kowalskia, отношение длины ( $l$ ) к ширине ( $b$ )  $M_1 - M_3$ . Условные обозначения те же, что и на рис. 17

Не наблюдается в двух случаях. Передний гребень метакона, как правило, не выражен. Если имеется, то крайне укорочен, представляя собой, в сущности, небольшой, направленный назад вырост мезолофа (рис. 20, в). Его роль в образовании задней марки выполняет чаще всего укороченный, скошенный назад мезолоф. При поперечном положении последнего задняя марка остается открытой (рис. 20, а). Задний гребень метакона всегда хорошо развит, контактирует с задним воротничком и образует относительно небольшую постеролофную марку (рис. 20, а, б, г). Парастиль и мезостиль четко обозначены примерно у половины экземпляров. В менее четкой повторности могут слегка проявляться и внутренние стили — экто- и протостиль. Специфика строения корней отражена в диагнозе вида.

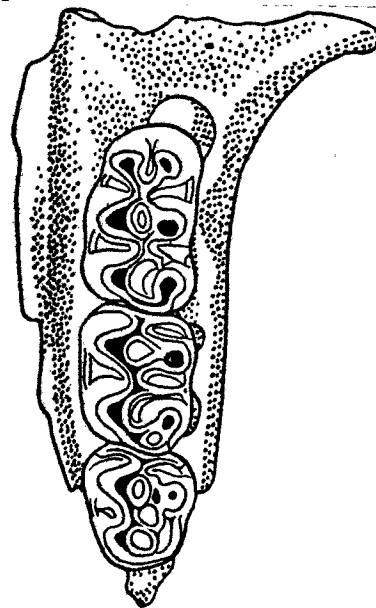


Рис. 19. Kowalskia progressa sp. nov., поздний сармат, Новоелизаветовка, нижний слой, задненебный отдел черепа с зубным рядом  $M^1 - M^3$  (голотип)

положение, что двойная связь антерокона с протоконом преимущественно осуществляется через ложный его задний гребень, который, в сущности, представляет собой изменившую свое положение — смещенную и скошенную вперед — переднюю поперечную шпору (рис. 20, г). Передний гребень паракона в подавляющем большинстве случаев в той или иной мере выражен, чаще хорошо развит, что и обуславливает почти постоянное наличие замкнутой передней марки.



Рис. 20. *Kowalskia progressa* sp. nov.,  $M^1$  —  $M^2$ , поздний сармат, Новоелизаветовка, нижний слой, жевательная поверхность (зубные ряды составлены)

Передний воротничок на  $M^2$  всегда раздвоен (рис. 20). Однако часто его внутренняя ветвь сильно скошена по отношению к плоскости жевательной поверхности. У 3 экз. он располагается с ней в одной плоскости. Мезолоф всегда хорошо развит, как правило, длинный — достигает лабиального края жевательной поверхности, со слегка выраженным мезостильным расширением. В трех случаях немного не доходит до соответствующего края жевательной поверхности (рис. 20, г). При этом обычно отсутствует и мезостиль. Передний гребень паракона всегда хорошо развит, метакона — чаще не проявляется (рис. 20, е). Практически его наличие наблюдается менее чем у 50 % экземпляров. Обычно находится в прямой связи с мезолофом (рис. 20, а). Задний гребень метакона всегда в той или иной мере развит. При подобном строении гребней наружных бугорков передняя марка всегда хорошо выражена на всех стадиях стертости зуба, задняя у большинства эк-

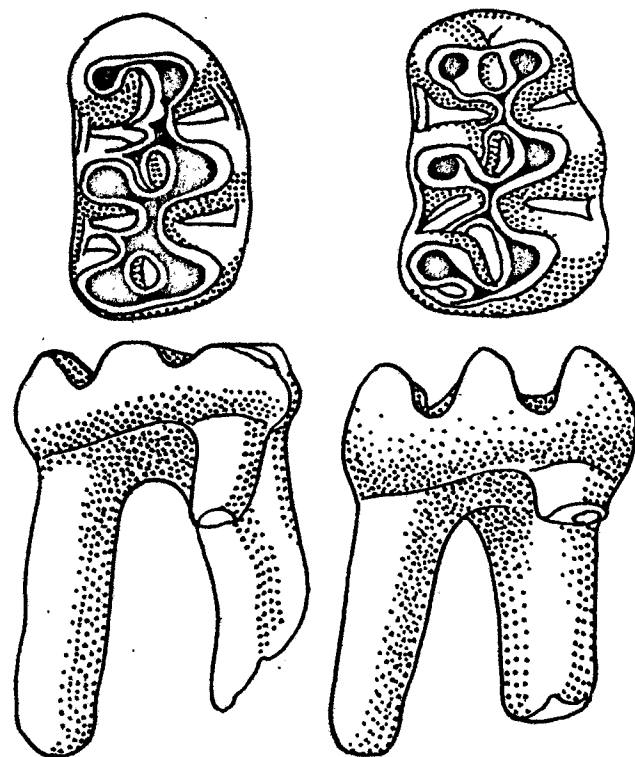


Рис. 21. *Kowalskia progressa* sp. nov., строение корней  $M^1$ , поздний сармат, Новоелизаветовка, нижний слой

земляров остается открытой. Задний воротничок всегда хорошо развит, очерчивает сзади основание метакона и вместе с задним гребнем последнего образует небольшую наружную постеролофную марку. Зуб характеризуется постоянно установившейся корневой формулой — четыре корня. Какие-либо следы сращения внутреннего корня отсутствуют.

$M^3$ , по-видимому, относительно довольно крупный (см. рис. 17), с хорошо развитым гипоконем (рис. 20, а, б). Метакон также всегда четко обозначен, а у отдельных экземпляров даже крупный, в виде хорошо выраженного бугорка. Как и на  $M^2$ , передний воротничок всегда раздвоен. Его строение во многом напоминает таковое  $M^2$ , однако внутренняя ветвь более редуцирована — едва намечена примерно у 30 % выборочного материала. В менее частой повторяемости встречаются экземпляры с нескошенным положением этой ветви по отношению к плоскости жевательной поверхности. Передний гребень паракона почти всегда хорошо развит, что обуславливает соответствующее раз-

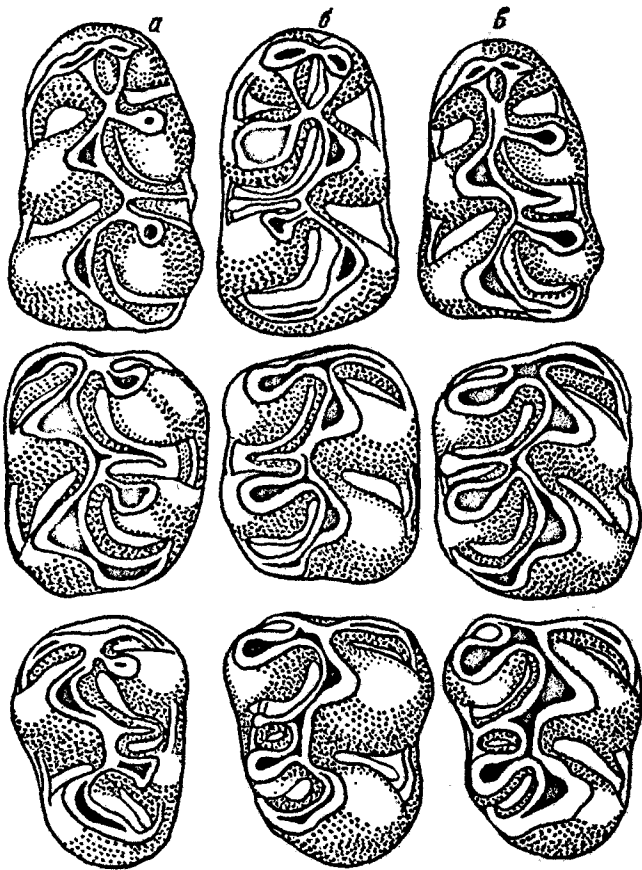


Рис. 22. *Kowalskia progressa* sp. nov.,  $M_1 - M_3$ , поздний сармат, Новоелизаветовка, нижний слой (зубные ряды составлены)

витие передней марки. Его отсутствие констатировано единожды (рис. 20, а). Мезолоф, вероятно, слит с передним гребнем метакона, что приводит к почти постоянному наличию задней марки. Открытая марка наблюдалась один раз. Как дополнительный элемент сложности, следует отметить наблюдающийся в очень частой повторности вырост мезолофа, направленный косо вперед, который, входя в контакт с основанием протокона, либо реже с задним гребнем паракона, приводит к образованию дополнительной марки в области внутренней части наружной входящей складки. Зуб имеет три корня.

Антероконид на  $M_1$  всегда четко разделен только на экстеро- и интероантероконид (рис. 22). Наблюдающееся у многих других видов рода трех- и даже четырехбугорчатое его разделение отсутствует. Двой-

ная природа антероконида в разной степени фиксируется вплоть до конечных стадий стертости зуба (рис. 22, б). Связь его с последующей парой бугорков — протоконидом и метаконидом во всех наблюдающихся случаях двойная, посредством двух гребней (задних) — экстеро- и интероантероконида, степень развития которых варьирует. Обычно сильнее развит задний гребень экстероантероконида, реже наблюдается обратная степень развития, либо гребни развиты примерно одинаково. При значительном развитии обоих, начиная со средней стадии стертости зуба, происходит образование антероконидной марки. Другие марки на этих зубах не образуются. Наружный гребень экстероантероконида всегда в какой-то мере выражен на нестертых и слабо стертых зубах. Проявляется на средне и сильно стертых зубах, поскольку принимает участие в образовании рисунка стирания. Разделение антероконида фиксируется и на передней его стенке — в виде двух зубцов, вырезка которыми ниже переходит в продольное углубление, но не на стертых зубах, а, начиная со слабо стертых, — только в виде последнего. Метаконид и энтоконид имеют только передние гребни, направленные вперед (рис. 22). Мезолофид всегда есть, хорошо развит, преимущественно длинный — доходит или почти доходит до внутреннего края жевательной поверхности с мезостилидным расширением и без него. В двух случаях наблюдалась половинная длина мезостилида, а в одном он вообще не проявился. Задний воротничок хорошо развит, полностью оконтуривает основание энтокониды. Корней два, как и на всех последующих нижних постоянных коренных.

Передний воротничок на  $M_2$  хорошо развит, чаще всего раздвоенный (рис. 22). Однако внутренняя его ветвь проявляет заметную тенденцию к редукции. В единственном случае она почти полностью оконтуривает основание метаконида спереди, чаще имеет половинную, либо трехчетвертную длину. У 3 экз. передний воротничок едва наметен. Мезолофид всегда хорошо развит, преимущественно длинный — достигает лингвального края жевательной поверхности либо составляет  $2/3$  возможной полной длины (рис. 22, а). В отдельных случаях проявляются экто- и мезостилид. Почти на всех экземплярах в разной степени выражен мезокоцид.

$M_3$  сравнительно крупный, возможно, в среднем крупнее  $M_2$  (см. рис. 18). Энтоконид всегда имеет вид бугорка, гребневидные aberrации не встречены (рис. 22). Передний воротничок, как и на  $M_2$ , раздвоен. Однако его внутренняя ветвь, по-видимому, в меньшей мере подвержена редукции, чем на предыдущем моляре. Во всяком случае, она остается четко выраженной на всех имеющихся экземплярах. Мезолофид хорошо развит, но изредка заканчивается на уровне внутреннего края жевательной поверхности. Обычно имеет трехчетвертную длину (рис. 22, а, в). Иногда может образовывать выступ в сторону основания метаконида, что способствует почти полному замыканию

внутренней части лингвальной входящей складки в марку. Обычно сильно развит мезостиллидный гребень. В связи с этим уже на средние стертые зубы может проявляться и мезостиллидная марка. На тех же стадиях стертости при слиянии заднего воротничка с энтоконидом образуется задняя марка (рис. 22, б).

С р а в н е н и е. От всех известных в настоящее время видов рода четко отличается значительно сильнее расчлененным антероконом  $M^1$ : вершины обоих бугорков — экстеро- и интероантерокона спереди остаются разобшенными на протяжении  $1/3$  и более высоты коронки. У всех прочих представителей *Kowalskia*, кроме, возможно, у части *K. intermedia*, эти элементы зуба спереди практически не разобшаны, поскольку неслитые спереди экстеро- и интероантероконы фиксируются в виде зубцов на нестертых зубах — глубина вырезки, их разделяющей, спереди менее  $1/4$  высоты коронки. Четко отличается от *K. fahlbuschi* и особенно *K. magna* и *K. intermedia* меньшими, а от *K. polonica* заметно большими абсолютными размерами (рис. 17). Кроме того, у *K. progressa* практически отсутствует трехраздельный антероконад на  $M_1$ , встречающийся в популяциях прочих видов у половины и более особей. Не исключено также, что позднмиоценовые виды — *K. progressa* и *K. fahlbuschi* отличаются от плиоценовых форм более длинный, менее дрижатель к основанию метакона постеролоф  $M^1 - M^2$ , в связи с чем постеролофная марка, особенно на  $M^2$ , остается более выраженной (рис. 20). Она едва помечена у *K. polonica* и *K. magna*, а у *K. intermedia* практически не образуется. От плиоценовых видов *K. progressa* четко отличается и корневой формулой  $M^1$  (3—4). У *K. polonica* и, по-видимому, *K. intermedia* — четыре корня, а у *K. magna* — три-четыре. Вместе с тем, *K. progressa* с плиоценовыми видами сближает четко выраженная тенденция к расширению коронки  $M^1$  в области антерокона.

По корневой формуле и характеру строения жевательной поверхности постоянных коренных наиболее близка к западноевропейской юзднемиоценовой (ранний туроллий) *K. fahlbuschi*. Однако сравнение с этой формой несколько затруднено в связи с недостаточным описанием типовой серии вида из *Kochfidsch* в Австрии [46]. Поэтому приходилось опираться на подробные описания близких форм — *K. cf. fahlbuschi* из примерно тождественных по геологическому возрасту и территориально отложений из местонахождения *Eichkogel* [53] и на безоговорочно отнесенную к этому виду серию остатков из местонахождения *Crevaliente* 1—3 в Испании [48]. От *K. fahlbuschi* и близких к ней фаун, помимо меньших абсолютных размеров и сильнее выраженной дифференциации антерокона  $M^1$ , отличается:

— расширенным антероконным отделом  $M^1$ . Более сужен у *K. fahlbuschi* (рис. 20);

— постоянно двухраздельным антероконом на  $M_1$ . Преимущественно трехраздельный (три бугорка) у *K. fahlbuschi*;

— сравнительно крупным  $M_3$ : несколько длиннее  $M_2$ . У *K. fahlbuschi* короче последнего;

— более развитым метаконном  $M^3$ : всегда проявляется в виде разной степени развития бугорка. У *K. fahlbuschi* преимущественно имеет гребенчатую структуру, проявляясь как бугорок у не более 10 % особей. Признак взят по *K. cf. fahlbuschi* из местонахождения *Eichkogel*. Однако, по всей вероятности, сходным образом ведет себя и серия остатков из *Crevaliente*, безоговорочно относимая к этому виду;

— всегда хорошо выраженным в виде самостоятельного бугорка энтоконидом  $M_3$ . У *K. fahlbuschi* преимущественно имеет вид слегка расширенного гребня, а как самостоятельный бугорок проявляется у не более 20 % экземпляров;

— сильнее редуцированным мезолофом на  $M^1$ : имеет половинную длину либо вообще не выражен у более 60 % популяций. У более 85 % экземпляров *K. fahlbuschi* — длинный, достигающий лабиального края жевательной поверхности.

З а м е ч а н и я. Будучи одним из наиболее древних представителей рода, *K. progressa* естественно сохраняет в своей организации ряд примитивных признаков — корневую формулу  $M^1$ , наличие мезолофа на верхних и соответственно мезолофида на нижних постоянных коренных и передний поперечной шпоре на  $M^1$ . Однако по многим особенностям в строении жевательной поверхности моляров оказывается эволюционно более продвинутой, чем даже многие из плиоценовых видов этого рода. К числу таких признаков относятся: четко выраженная редукция всех элементов сложности жевательной поверхности, хорошо дифференцированные метакон на  $M^3$  и энтоконад на  $M_3$ , а главное — значительная степень расчленения антерокона на  $M^1$  и полностью сложившаяся двойственная структура антероконада на  $M_1$ . В сущности, уже на этой эволюционной ступени в значительной степени начинает проявляться упрощенный общий план строения постоянных коренных, свойственный родовым группировкам последующих во времени евроазиатским *Cricetinae*, включая современных. Исходя из этого не исключена возможность прямой филогенетической связи *K. progressa*, или близких к ней форм, по крайней мере, с некоторыми, более поздними миоценовыми *Cricetinae*. Как показано далее, такая связь как будто намечается между ней и древнейшими мезотическими *Pseudocricetus* того же региона, т.е. не исключена прямая трансформация форм во времени. Об этом свидетельствует и тот факт, что в древнейшем мезотисе на той же территории фоновой группой *Cricetinae* становятся *Pseudocricetus*, но уже нет *Kowalskia*. В дальнейшем — средний мезотис и понт-периодически наблюдаются обратные прохорезы в западное Причерноморье Украины *Kowalskia*, причем определенное время развитие этих родов на указанной территории протекало параллельно — в ряде



местонахождений их остатки найдены совместно. Доминирование той или иной группы менялось в зависимости от смены ландшафтно-климатической обстановки. Есть все основания полагать, что преобладание *Pseudocricetus* приходится в основном на весь мзотис и древнейший понт. Последующие существенные палеогеографические события в зоне Паратетиса для изучаемого региона — трансгрессивные и регрессивные циклы понтического, а для Центральной Европы паннонского бассейнов, в сущности, и явились причиной всех многочисленных последующих изменений качественного состава низших хомячьих северного участка Восточного Паратетиса в мзотисе и особенно в понте.

Геологическое и географическое распространение. Середина позднего миоцена — поздний сармат Западного Причерноморья Украины.

*K. cf. fahlbuschi* Bachmayer et Wilson, 1970

Материал. Изолированные постоянные коренные:  $M^1$  — 4,  $M^2$  — 5,  $M^3$  — 4,  $M_1$  — 2 экз.; средний мзотис; Новоелизаветовка 3, гравелиты выше всемирно известного местонахождения крупных млекопитающих гишарионовой фауны.

Описание. Размеры более крупные, чем у предыдущего вида, приближающиеся к таковым *K. intermedia* (см. рис. 17). Антерокон  $M^1$  заметно суженный, четко двураздельный. Однако спереди вырезка между экстеро- и интероантероконом проявляется крайне слабо, либо вообще не выражена. Ее глубина заметно меньше 1/4 высоты переднего края коронки. Так же слабо развито переднее углубление, тянущееся по высоте антерокона. Корневая формула  $M^1$ , по-видимому, 3—4: на одном экземпляре, сохранившем корни, наблюдался полностью не разделенный внутренний корень, у другого — разделенный на половине своей длины. Связь антерокона с протоконом осуществляется только через задний гребень интероантерокона (рис. 23). Передняя поперечная шпора в двух случаях длинная, в одном — приближается к половинной длине, в другом — вообще не проявляется. На трех зубах в разной степени выражен парастиль. Сама шпора всегда прижата к основанию экстероантерокона, хотя направлена поперек продольной оси жевательной поверхности (рис. 23, б; в). Передний гребень паракона в трех случаях хорошо развит, в одном — не выражен. Передний гребень метакона наблюдался только у одного экземпляра. Степень развития мезолофа варьирует: у 3 экз. он длинный, доходит до наружного края жевательной поверхности, с хорошо выраженным мезостильным расширением, у 1 — имеет половинную длину. В последнем случае не проявляется и мезостиль. Постеролоф длинный, полностью оконтуривает основание метакона сзади и вместе с задним гребнем последнего обра-

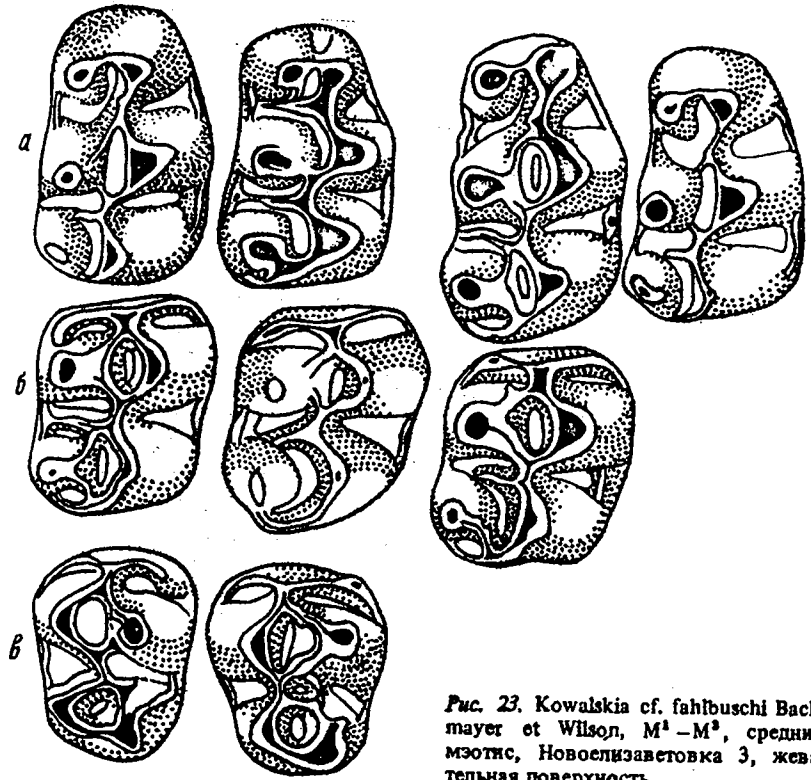


Рис. 23. *Kowalskia cf. fahlbuschi* Bachmayer et Wilson,  $M^1$ — $M^3$ , средний мзотис, Новоелизаветовка 3, жевательная поверхность

зует четко выраженную постеролофную марку. Энтостиль проявляется на всех экземплярах, протостиль оказался выраженным лишь на 2 экз.

Четырехкорневой  $M^2$  с раздвоенным передним воротничком (рис. 23). Лингвальная ветвь последнего всегда хорошо развита. Располагается преимущественно в одной плоскости с жевательной поверхностью (3 экз.). Реже (2 экз.) скошена по вертикали, хотя гребень сохраняет сильное развитие. Мезолоф всегда имеется. Преимущественно длинный: заканчивается у лабиального края коронки с обозначенным мезостильным расширением и без него (3 экз.). В остальных случаях имеет половинную длину. Всегда располагается поперечно. Передний гребень паракона всегда хорошо развит, в связи с чем передняя марка закрыта. Передний гребень метакона наблюдался в одном случае. Задний воротничок преимущественно длинный, полностью оконтуривает основание метакона сзади. На одном экземпляре имеет половинную длину. Однако во всех случаях происходит образование широкой постеролофной марки (рис. 23, а, в).

$M^3$ , как и предыдущий моляр, имеет преимущественно раздвоенный передний воротничок. Однако его внутренняя ветвь в большей

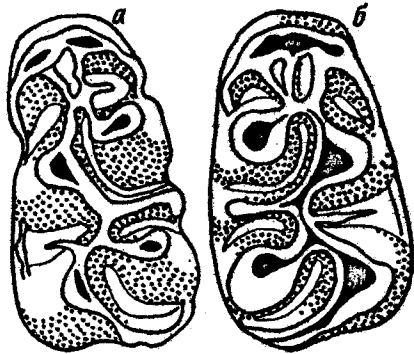


Рис. 24. *Kowalskia* cf. *fahlbuschi* Bachmayer et Wilson,  $M_1$ , средний мезотис, Новоелизаветовка 3, жевательная поверхность

стенени подвержена редукции вплоть до полного исчезновения (1 экз.). У остальных она сильно скошена. У 1 экз. располагается в одной плоскости с жевательной поверхностью. Передний гребень паракона, как и на  $M^2$ , всегда хорошо развит (рис. 23). Метакон всегда проявляется как самостоятельный буторок. Его передний гребень функционально (топографически) имеется у подавляющего числа экземпляров (3). Однако его происхождение трудно интерпретируется ввиду чрезвычайной сложности мезолофного отдела зуба. Лишь в

двух случаях можно с известной долей вероятности предположить, что таковой имеется как самостоятельное образование, находящееся в прямом контакте споловинной длины мезолофом. Однако задняя марка оказывается всегда замкнутой, независимо от того, осуществляется ли это за счет переднего гребня метакона, или задней ветви вильчато раздвоенного конца мезолофа, даже если он не входит в контакт с последним через передний гребень, а связан с его задним гребнем. Иногда (1 экз.) имеет направленный назад и наружу вырост заднего гребня паракона, который, входя в контакт с передним, направленным косо вперед выростом вильчато раздвоенного конца мезолофа, может образовывать дополнительную мезолофную марку. В основном передняя ветвь мезолофа остается свободной. Во всех случаях мезолоф укорочен в пределах половинной длины. Постеролоф обычно слит с метаконном, хотя однажды наблюдался след постеролофной марки.

Антерококид  $M_1$  трехраздельный (двухбугорчатую структуру могут иметь или экстеро- или интероантерококид), с невыраженным, либо слабо выраженными следами дифференциации бугорков на передней его стенке (рис. 24). Связан с протококидом или посредством двух слабо выраженных задних гребней — интеро- и экстероантерококида, или только последнего. На одном из зубов наблюдается след передней поперечной шпору — лингвальная ветвь антеролофулида, который также четко обозначен. Хорошо развиты также наружный и внутренний гребни антерококида, идущие соответственно к основаниям прото- и метаконида. Не исключено, что эти гребни принимают участие в образовании многовершинного антерококида. На одном из зубов имеется едва намеченный эктомезолофид (рис. 24, а). Мезолофид длинный, с четко обозначенным мезостилидным расширением. В обоих случаях

хорошо развит энтостилид. В гребенчатой структуре внутреннего гребня антерококида слабо проявляется метастилид. Передний гребень метаконида, располагаясь в одну линию с последним, направлен косо вперед, либо, сохраняя указанное направление, сильно изогнут, поскольку метаконид располагается трансверзально. Постеролофид хорошо развит, полностью оконтуривает основание энтококида сзади.

**С р а в н е н и е.** Описанная форма по некоторым особенностям строения постоянных коренных выглядит явно более архаичной, чем предыдущий вид. Это, прежде всего, касается суженного антерококидного отдела  $M^1$ , и, по-видимому, многобугорчатой структуры антерококида  $M_1$ , хотя она повсеместно проявляется и у геологически более поздних древне- и среднеплиоценовых видов. Однако черты этой архаики как раз и сближают ее с популяциями *K. fahlbuschi* и близких к ней форм. Тем более, что в полной мере совпадают и их размерные показатели. Наиболее близки к новоелизаветовской форме популяции *K. fahlbuschi* из древнего туrolия (11-я биозона) западного Паратетиса — местонахождения Crevillente 1–3. Очевидно, потому, что у них, как и у Новоелизаветовской формы, в отдельных случаях проявляются эктомезолофиды, что, по-видимому, не свойственно, по крайней мере, популяциям из зоны Паннонского бассейна, во всяком случае, у близкой к *K. fahlbuschi* серии зубов из Eichkogel. Вместе с тем, от всех без исключения видов рода новоелизаветовская форма отличается частичным сохранением такого древнего признака, как наличие элементов внутренней ветви антеролофулида. Однако для выделения ее на основании данного отличия в самостоятельный вид материала крайне недостаточно.

**З а м е ч а н и я.** *K. cf. fahlbuschi* среди низших хомячьих указанного местонахождения не является фоновым видом. Численно здесь преобладают остатки в полной мере сложившихся *Pseudocricetus*. Следует также подчеркнуть, что местонахождение Новоелизаветовка 3 не отражает самого древнего этапа развития древнемезотических микро-терриофаун. В этом плане приоритет, несомненно, принадлежит червычанской древнемезотической фауне, лежащей почти в зоне контакта нижнемезотических и верхнесарматских отложений. Учитывая также, что в составе последней достоверные остатки *Kowalskia* не найдены, а также то, что по уровню эволюционной продвинутости древнечервычанская популяция *Pseudocricetus* более примитивна, чем таковая из Новоелизаветовки 2, появление в составе микротерриофауны этого местонахождения представителя рода *Kowalskia* осуществилось, несомненно, путем повторного прохореза — второго, после некоторого перерыва во времени. Любопытно, что далее — в среднем и тем более позднем мезотисе в составе микротерриофаун северного участка восточной Паратетиды группа вновь не проявляется.

Геологическое и географическое распространение *K. fahlbuschi* в Западной Европе приурочена к древнему туролию, не выходя за границы 11-й биозоны. Близкие к ней формы из зоны западного Паратетиса, по всей вероятности, приурочены к низам 12-й биозоны (Crevillente 4, 5). По-видимому, новоелизаветовская *K. cf. fahlbuschi*, как и предыдущие формы 12-й биозоны, также отражает один из завершающих этапов существования видовых форм этой группы в условиях северного участка восточной Паратетиды, будучи приуроченной, очевидно, к отложениям верхних отделов нижнего, либо низам среднего мзотиса. Таким образом, геологический возраст и географическую приуроченность этой формы целесообразно определить так: завершающий этап древнего — начало среднего мзотиса западного Причерноморья Украины, местонахождение Новоелизаветовка 3, гравелиты выше всемирно известного местонахождения остатков крупных млекопитающих гиппарионовой фауны.

*K. complicidens* Topachevskii et Scorik,  
sp. nov.

**Г о л о т и п.** Обломок верхнечелюстной кости, сохранивший задний край резового отверстия и  $M^1 - M^2$ ; древний плиоцен — понт (вероятно, нижний) юго-запада Украины, местонахождение Фрунзовка 2; гравелиты, залегающие значительно ниже кучурганских отложений. Сохраняется в фондах отдела палеозоологии и палеонтологического музея ИЗАН Украины, № 48.

**Д о п о л н и т е л ь н ы й м а т е р и а л.** Изолированные верхние постоянные коренные:  $M^1 - 1$  экз.,  $M^2 - 4$ ; обломок горизонтальной ветви нижнечелюстной кости с сохранившимися резцом и  $M_2 - M_3$ ; изолированные нижние постоянные коренные:  $M_1 - 2$ ,  $M_2 - 2$  экз. Местонахождение и место хранения — те же, что и для голотипа.

**Д и а г н о з.** По размерам занимает промежуточное положение между *K. magna* и *K. intermedia*, отклоняясь в сторону последней (см. рис. 17). Антерокон на  $M^1$  сильно расчлененный: высота свободных частей интеро- и экстероантерокона спереди более 1/3 высоты коронки там же. Наружные стили на  $M^1 - M^2$  в виде высоких гребней, переходящих соответственно: парастиль на экстероантерокон; мезостиль на паракон сзади и метакон спереди (рис. 25, а, б), участвуют в образовании общего рисунка стирания жевательной поверхности. Мезолоф всегда имеется, как правило, соединен с мезостильным гребнем. Корневая формула  $M^1 - 4$ .

**О п и с а н и е.** По краниологическим показателям не может быть отнесен к *Stylocricetus*, хотя по степени развития стилей на верхних постоянных коренных параллелизм вполне очевиден. Так, у *K. complicidens* задние края резовых отверстий расположены далеко впереди

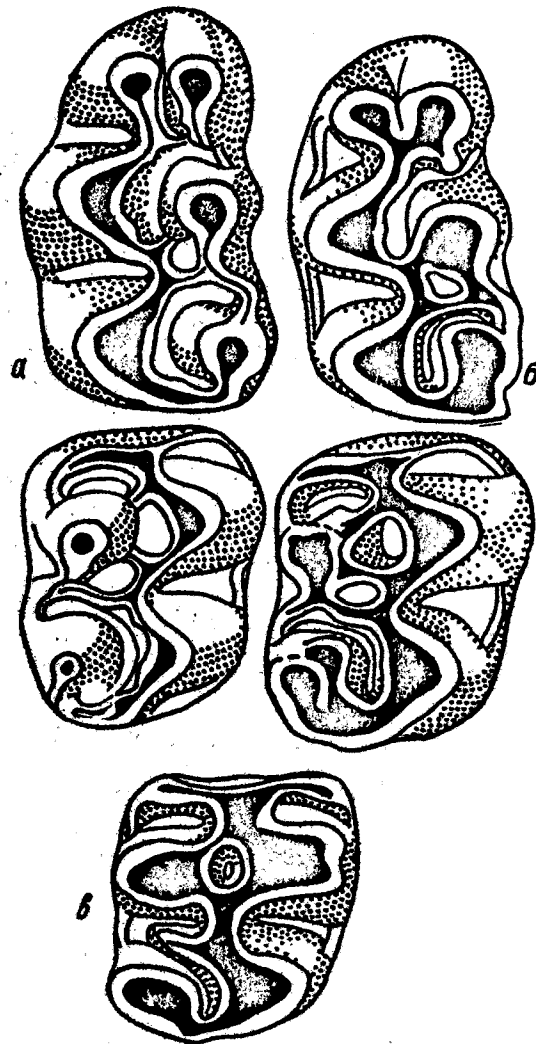


Рис. 25. *Kowalskia complicidens* sp. nov.,  $M^1 - M^2$ , понт, Фрунзовка 2, жевательная поверхность

альвеол  $M^1$  и значительно удалены от внутренних краев альвеол этого зуба (рис. 26). Характеризуется постоянным развитием мезолофа на  $M^1 - M^2$ , что, как правило, не свойственно представителям *Stylocricetus*. Не выражен также гребень, оконтуривающий задненаружные края резовых отверстий.

Связь антерокона на  $M^1$  с протоконом даже на зубах средней

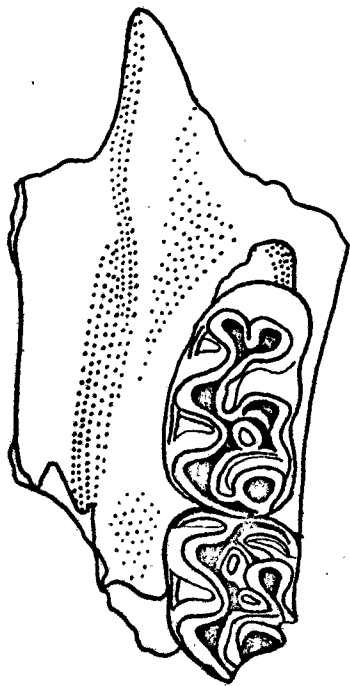


Рис. 26. *Kowalskia complicitens* sp. nov., задненебный отдел черепа с зубным рядом  $M^1 - M^2$ , понт, Фрунзэвка 2 (голотип)

мощным мезостильным гребнем мезолоф образует четко выраженную почти на всех стадиях стертости дополнительную марку, оконтуренную спереди задним гребнем паракона (рис. 25, а, б). Задняя марка как самостоятельный элемент жевательной поверхности не образуется из-за отсутствия переднего гребня метакона. Ее аналог представляет собой сложное образование, состоящее из закрытой мезостильным гребнем и мезолофом части задней наружной входящей складки и собственно задней марки. Постеролоф также трансформируется в сильно развитый высокий гребень, переходящий сзади на метакон, проявляясь вплоть до вершины последнего. Наружные стили не развиты. Характер строения корней отмечен в разделе "Диагноз".

$M^2$  в основном повторяет детали строения предыдущего моляра, естественно, без антерокона, который заменен передним воротничком. Кроме того, для него свойственно постоянное развитие переднего гребня, а следовательно, и обязательное наличие передней марки (рис. 25, а-в). Таким образом, паракон этого зуба характеризуется

стертости осуществляется только через высокий задний гребень интероантерокона (рис. 25). Экстероантеро-кон сохраняет полную самостоятельность по отношению к протокону, поскольку его задний гребень сливается с парастильным, который не входит в контакт с основанием паракона. Передняя наружная поперечная шпора недоразвита, однако на значительно стертых зубах может входить в контакт с парастильным гребнем. Межгребневая антероконная ямка очень глубокая, остается сзади открытой вплоть до сильных стадий стертости. Как марка проявляется только на стадиях износа зубов, приближающихся к конечной (рис. 25, б). Передние гребни паракона и метакона отсутствуют, задние — хорошо развиты. Ввиду отсутствия переднего гребня паракона передняя марка представляет собой весьма сложное образование, поскольку включает почти закрытую парастильным гребнем наружную переднюю входящую складку и межгребневую антероконную ямку (рис. 25, а, б). Повсеместно контактирующий с

тройной, а в большинстве случаев даже четверной связью с остальными элементами жевательной поверхности — двойная с протоконом, через мезостильный гребень, проявляющийся вплоть до вершины этого бугорка, с мезолофом и в подавляющем большинстве случаев с наружной ветвью антеролофа, поскольку последняя также трансформируется в довольно высокий гребень, переходящий на переднюю стенку паракона, проявляющийся по высоте на большей части стенки, иногда вплоть до его вершины. В этом случае на всех стадиях стертости, за исключением, возможно, крайне изношенных зубов, происходит образование антеролофной марки. Внутренняя ветвь переднего воротничка развита заметно слабее наружной, хотя всегда имеется. Как правило, она располагается в одной плоскости с жевательной поверхностью, реже скошена. Мезолоф, как и на  $M^1$ , чаще находится в тесном контакте с мезостильным гребнем и образует дополнительную марку, участвует также в образовании аналогов сложной задней марки. В единственном случае не входил в связь с мезостильным гребнем, в связи с чем дополнительная и аналог задней марки оказались слитыми. В отличие от  $M^1$ , вероятно, не происходит образования постеролофной марки, поскольку задний воротничок чаще всего непосредственно переходит в смещенный лабиально задний гребень метакона (рис. 25, а-в). Зуб постоянно четырехкорневой.

В строении нижних постоянных коренных черты видовой специфики проявляются в меньшей мере, что полностью укладывается в общую схему эволюции такого признака, как общее усложнение коренных зубов у низших хомячьих, что прослеживается в равной мере у *Cricetodontinae* и *Cricetinae*. Во всяком случае,  $M_1$  этого вида в целом сохраняет все черты организации, свойственные представителям рода *Kowalskia*, хотя, как и у *K. progressa*, антероконид имеет двойственную

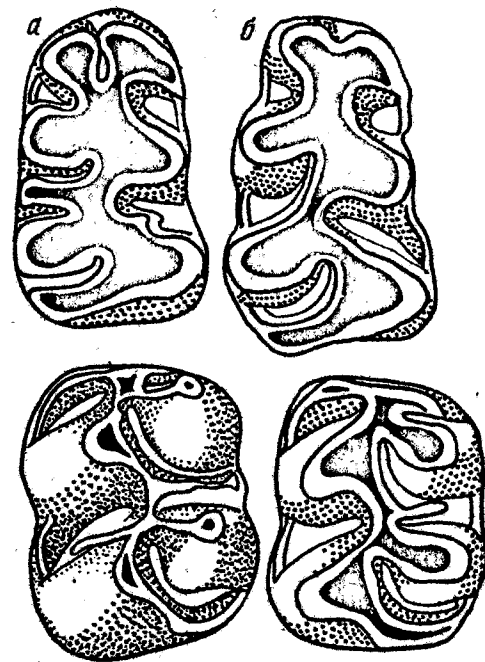


Рис. 27. *Kowalskia complicitens* sp. nov.,  $M_1 - M_2$ , понт, Фрунзэвка 2, жевательная поверхность

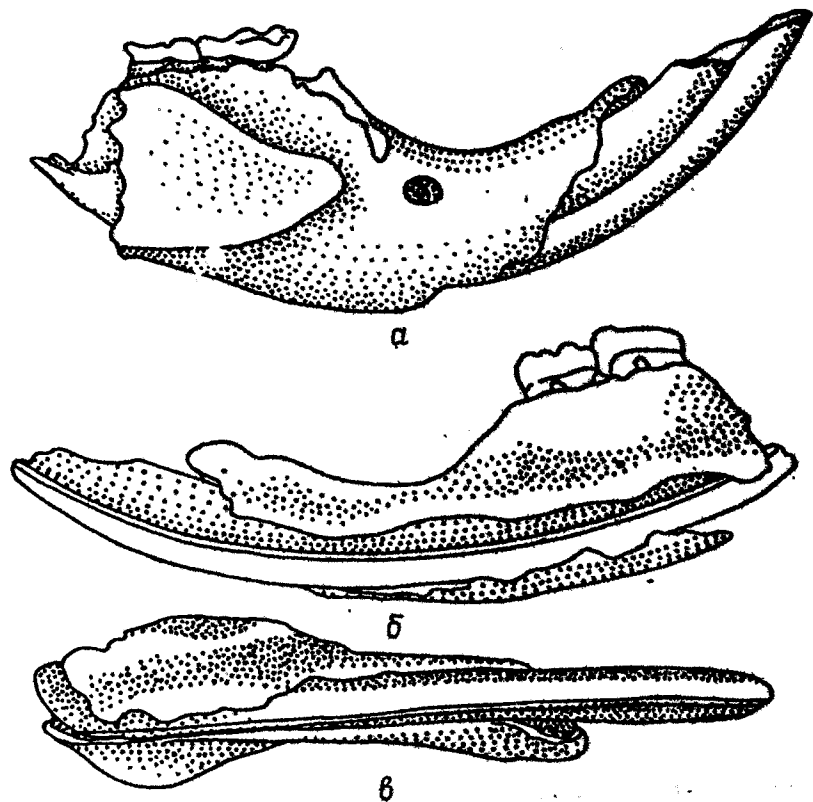


Рис. 28. *Kowalskia complicidens* sp. nov., строение нижней челюсти и резца, пост. Фрунзовка 2:  
а — наружная сторона; б — внутренняя сторона; в — вид спереди

структуру — разделен на интеро- и экстероантероконад, причем следы такого разделения сохраняются на всех стадиях стертости, а вырезка между ними проявляется даже на сильно стертых зубах (рис. 27, б). Наверное, элементы антероконада соединены с протоконадом двойной связью, в связи с чем на отдельных сильно стертых зубах происходит образование антероконадной марки (рис. 27, а). Всегда хорошо развит наружный гребень экстероантероконада, который на сильно стертых зубах участвует в образовании общего рисунка стирания жевательной поверхности, проявляясь даже как вытянутый в продольном направлении дополнительный бугорок (рис. 27, а). Мезолофид длинный, достигает лингвального края жевательной поверхности, хотя может иметь молярную структуру. В отдельных случаях проявляется также эктомезолофид (рис. 27, а).

$M_2$  с умеренно развитой внутренней ветвью переднего воротничка,

которая может теряться на сильно стертых зубах (рис. 27, б). Мезолофид преимущественно с мезостилидным расширением и без него. Как и на  $M_1$ , в отдельных случаях проявляется половинной длины эктомезолофид (рис. 27, а).  $M_3$  крупный, не короче  $M_2$ , с длинным мезолофидом.

Нижний резец сильно сжат в широтном направлении, с почти уплощенной передней поверхностью (рис. 28). Эмаль практически не заходит на лингвальную сторону зуба, образует в зоне ребра между передней и внутренней его гранями продольный валик.

**С р а в н е н и е.** От всех известных в настоящее время видов рода четко отличается сильно развитыми, трансформированными в высокие гребни пара- и мезостилем на  $M^1$ , последним и наружной ветвью переднего воротничка на  $M^2$  и постеролофом на обоих упомянутых зубах, находящихся в вершинной связи с основными бугорками наружного ряда и мезолофом и участвующими в образовании единого специфического рисунка стирания наружной части их жевательной поверхности. Это и определяет усложненную структуру жевательной поверхности за счет образования не свойственных прочим представителям рода дополнительных марок, прежде всего мезолофной — на  $M^1$  и  $M^2$  и антерофной — на  $M^2$ , что отражено в названии вида. По размерным показателям и степени сложности  $M^1-M^2$  к ней наиболее близка среднеплиоценовая центральноевропейская *K. intermedia*, имеющая наиболее сильно развитые стили из всех сравниваемых форм, кроме, конечно, *K. complicidens*. Однако эти образования у *K. intermedia* на  $M^1$  и особенно  $M^2$  развиты неизмеримо слабее и их нет в общем рисунке стирания для всего наружного края зубов. В связи с этим даже для *K. intermedia*, не говоря уже о других видах этого рода, не свойственно образование столь четко оконтуренных мезо- и антерофной марок. Кроме того, перечисленные виды четко различаются по отсутствию у *K. complicidens* каких-либо следов внутренних стилей и переднего гребня паракона на  $M^1$ , всегда в той или иной мере развитых у *K. intermedia*.

**З а м е ч а н и я.** Гипертрофия в развитии стилей и воротничковых гребней в наружном ряду верхних постоянных коренных нижних хомячьих, очевидно, представляет собой одну из универсальных адаптаций к усилению зеленоядности, свойственную многим независимым филумам этой группы грызунов, которая может рассматриваться как эволюционный путь по инадаптивному (по В.О.Ковалевскому) типу. Во всяком случае, это направление развития четко фиксируется среди *Cricetodontinae* в филуме *Cricetodon - Ruscinomys*, а среди *Cricetinae*, кроме *Kowalskia*, — в филуме *Pseudocricetus - Allocricetus*, боковую ветвь которого, по-видимому, составляют миоплиоценовые *Stylocricetus* юго-запада Украины. Все это, несомненно, типичное проявление параллелизма в отдаленно-родственных филогенетических ветвях. Подтверждением правильности отмеченной выше функциональной

оценки подобного адаптивного типа строения, хотя бы для обсуждаемых *Cricetinae*, может служить наиболее частое его проявление в пространственно-временных зонах аридности. Остатки *K. complicitens* как раз и приурочены к одной из наиболее аридных микротериофаун понта, возможно, соответствующей мессинскому кризису. Это сообщество мелких млекопитающих фиксирует первый прохорез на уровне фона (доминанты I порядка) в северо-западное Причерноморье Украины пятнапалых тушканчиков рода *Paralactaga* и достаточно далеко эволюционно продвинутых по типу строения жевательной поверхности постоянных коренных настоящих *Microtinae* рода *Ischymotomys*. Вероятно, совпадает также с первым появлением среди крупных млекопитающих *Camelidae* в пределах западного Причерноморья Украины.

Геологическое и географическое распространение. Второй из древнейших этапов развития раннеплиоценовых — понтических микротериофаун западного Причерноморья Украины, местонахождение Фрунзовка 2, гравелиты, залегающие значительно ниже кучурганской толщи.

*K. aff. fahlbuschi* Bachmayer et Wilson, 1970

М а т е р и а л. Изолированные верхние и нижние постоянные коренные:  $M^1 - 3$ ,  $M^2 - 1$ ,  $M^3 - 1$ ,  $M_1 - 1$ ,  $M_2 - 2$  экз. Все происходят из того же местонахождения, что и предыдущий вид.

О п и с а н и е. Корневая формула  $M^1 4-3$ : в двух случаях наблюдалось наличие четырех корней и лишь в одном — трех. В сущности, этот признак и значительно более поздний геологический возраст находок заставляют воздержаться от их безоговорочного отождествления, как с типовыми *K. fahlbuschi*, так и со среднеэотической *K. cf. fahlbuschi* из Новоелизаветовки 3, которая имела корневую формулу 3—4. Кроме того, нижнепонтических *Kowalskia* этой группы отличает от *K. fahlbuschi* резко выраженная двойственная структура антероноида  $M_1$ . Преимущественно трехраздельный у *K. fahlbuschi* и *K. cf. fahlbuschi* из Новоелизаветовки 3. По остальным показателям проявляют значительные черты сходства. Примерно совпадают и их размерные признаки (см. рис. 17).

$M^1$  со сравнительно узким антероконом. Степень разобщенности интеро- и экстероантерокона спереди незначительна: вырезка, их разделяющая, спереди едва намечена, сзади — довольно глубокая и при наличии элементов заднего гребня экстероантерокона может образовывать небольшую антероконную марку. Соединение антерокона с протоконом осуществляется преимущественно через хорошо развитый задний гребень интероантерокона (рис. 29). Задний гребень экстероантерокона чаще слабо развит, реже — вообще отсутствует. В первом случае он крайне укорочен и входит в контакт с хорошо развитым задним гребнем интероантерокона (рис. 29, а). Строение передней наружной

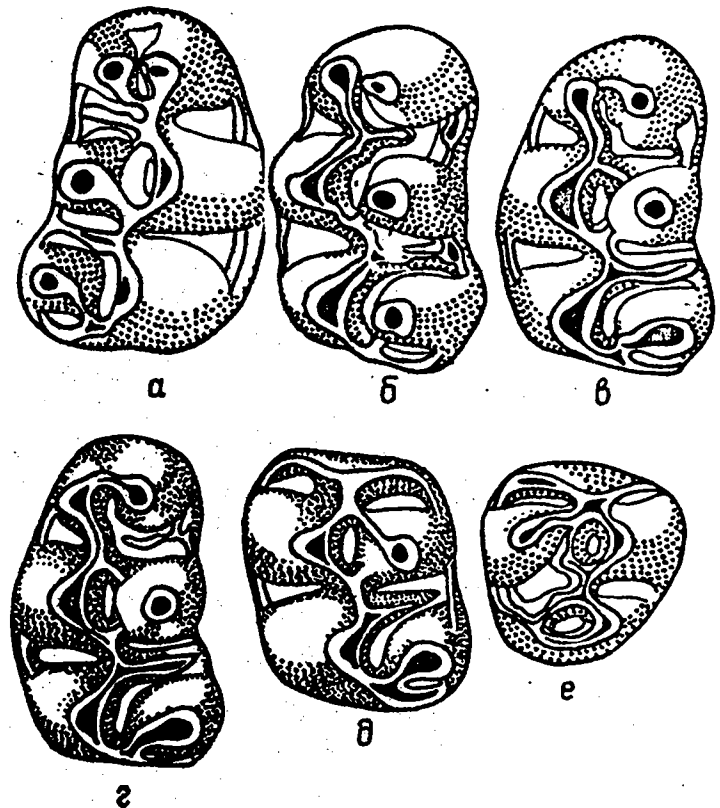


Рис. 29. *Kowalskia aff. fahlbuschi* Bachmayer et Wilson,  $M^1 - M^3$ , понт, Фрунзовка 2, жевательная поверхность:  
а-с —  $M^1$ ; д —  $M^2$ ; е —  $M^3$

поперечной шпоры сильно варьирует: обычно длинная с парастильным расширением, в одном случае имеет половинную длину, заканчиваясь на значительном удалении от хорошо развитого парастилия. При наличии длинной шпоры она образует спереди короткий гребень, заканчивающийся у основания экстероантерокона (рис. 29, з). Передний гребень паракона в двух случаях хорошо развит, в одном — отсутствует. На зубах первого типа строения передняя марка глубокая, четко оконтурена. Передний гребень метакона не выражен. Мезостиль всегда длинный, с мезостильным расширением и без него. Постеролоф полностью оконтуривает метакон сзади. Вместе с хорошо развитым задним гребнем метакона в отдельных случаях образует неглубокую постеролофную марку. Наружные стили не выражены, либо едва намечены.

$M^2$  с примерно одинаково развитыми наружной и внутренней ветвями переднего воротничка (рис. 29, д). Внутренняя ветвь слегка

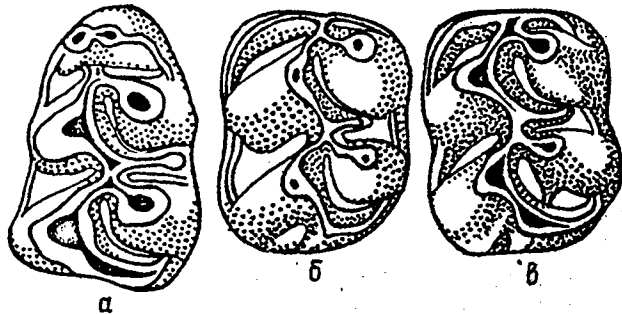


Рис. 30. *Kowalskia* aff. *fahlbuschi* Bachmayer et Wilson,  $M_1$  —  $M_2$ ,  
понт, Фрунзовка 2, жевательная поверхность:  
а —  $M_1$ ; б, в —  $M_2$

скошена по отношению к плоскости жевательной поверхности зуба. Передний гребень паракона хорошо развит, в связи с чем передняя марка резко очерчена. Передний гребень метакона отсутствует. Мезолоф несколько укорочен — 2/3 его возможной полной длины, прижат к основанию метакона. Задний воротничок полностью оконтуривает основание метакона сзади. Вместе с хорошо развитым гребнем метакона образует неглубокую постеролофную марку. Имеются четко выраженные следы внутренней ветви постеролофа (рис. 29, д). Наружный и внутренний стили едва намечены. Корней четыре.

$M^3$  с хорошо развитым метаконном. Антеролоф раздвоен, однако его внутренняя ветвь развита слабее наружной и сильно скошена по отношению к плоскости жевательной поверхности. Задний гребень паракона прерванный — контактирует с протоконом, но не связан с параконном (рис. 29, е). Однако передняя марка все же образуется путем непосредственной его связи с хорошо развитым передним гребнем этого бугорка через дополнительный задний гребневидный вырост последнего. Роль переднего гребня метакона, по-видимому, выполняет укороченный до половинной длины, несколько скошенный назад мезолоф. Связь метакона с гипоконом двойная через мезолоф и непосредственно через постеролоф.

Антероконид  $M_1$  двураздельный в рисунке стирания, хотя передняя вырезка, разделяющая экстеро- и интероантероконид, спереди не выражена. Отсутствуют также задние гребни, в связи с чем не происходит соединения переднего отдела зуба с последующей парой бугорков (рис. 30, а). Гребни в устьях наружной и внутренней передних входящих складок четко обозначены, однако не находятся в вершинной связи ни с интеро-, ни с экстероантероконидом, в связи с чем, скорее всего, являются стилидными, тем более, что элементы прото- и метастилида довольно четко обозначены. Таким образом, двойственная структура антероконида условна. По-видимому, здесь мы сталки-

ваемся с наиболее просто устроенным в пределах рода этим элементом зуба. Мезолофид длинный, с мезостилидным расширением. Постеролофид полностью оконтуривает основание энтокониды сзади, хотя задняя входящая складка внутреннего ряда остается открытой.

$M_2$  с раздвоенным на наружную и внутреннюю ветви антеролофидом, однако внутренняя ветвь, хотя и сохраняет гребенчатую структуру, значительно короче наружной (рис. 30, б, в). Мезолофид имеется, однако несколько укорочен — от 2/3 до 3/4 возможной полной длины. Следы мезостилида имеются. Отмечены также следы наружной ветви постеролофида, в отдельных случаях четко выраженные (рис. 30, б).

С р а в н е н и е. Из изложенного выше очевидно, что в нижнем понте в зоне третьего массового прохореза в западное Причерноморье Украины представителей рода *Kowalskia*, помимо описанной *K. compressidens*, появляется более мелкая форма, сохранившая некоторые черты примитивной организации, свойственные миоценовой *K. fahlbuschi*, но не лишённая, возможно, некоторой видовой специфики. Особенности строения зубов формы из Фрунзовки 2 в основном рассмотрены несколько ранее. К этому следует добавить крайнее упрощение антероконида на  $M_1$ . В этом плане, по-видимому, вообще не имеет аналогов среди представителей рода *Kowalskia*, хотя тенденция к разрыву антероконида и последующей пары бугорков фиксировалась у эоценовых восточноевропейских *K. cf. fahlbuschi* из Новоелизаветовки 3. Вместе с тем, для последней свойственно все же более сильное развитие задних гребней антероконида при достаточно выраженном трехчленном строении этого бугорка.

По размерным показателям наиболее близка к среднеплиоценовой *K. intermedia* и отчасти к наиболее крупным экземплярам древнемиоценовой *K. polonica*. Однако от обеих, помимо отмеченной выше специфики в строении антероконида  $M_1$ , ее четко отличает суженный антерокон на  $M^1$ , а главное — корневая формула этого зуба (4—3). Четырехкорневые — у сравниваемых видов. Кроме того, *K. intermedia* отличается и значительно более слабым развитием наружных и внутренних стипей на  $M^1$ .

З а м е ч а н и я. Описанная форма, по всей вероятности, относится к числу переходных между позднемиоценовой *K. fahlbuschi* и близкими к ней видами, с одной стороны, и плиоценовыми *Kowalskia* — с другой. Это в полной мере согласуется и со стратиграфическим ее положением. Однако для описания нового вида имеющийся материал беден. В связи с этим в обозначении формы из Фрунзовки 2 используется открытая номенклатура.

Геологическое и географическое распространение. Первая половина древнего плиоцена — нижний отдел нижнего понта западного Причерноморья Украины, местонахождение Фрунзовка 2.



Близка к предыдущей, по-видимому, мелкая форма из средней части нижнего понта Виноградовки 1, представленная единственным  $M^1$ . Однако по размерам (длина  $M^1$  — 1,85 мм, ширина — 1,1) она почти попадает в зону крайне больших значений этого признака у *K. polonica*, отличаясь от последней более суженным антероконом. Кроме того, характеризуется полным отсутствием каких-либо следов заднего гребня экстероантерокона, что также свойственно скорее *K. fahlbuschi* и близким к ней видам, чем *K. polonica*. Сближает их с *K. polonica*, помимо размеров, полное отсутствие гребней метакона. У *K. fahlbuschi* и близких к ней форм, в том числе и таковой из Фрунзовки 2, всегда хорошо развит задний гребень. В остальном характеризуется всеми признаками, свойственными для сравниваемых видов. Так, антеро-кон двураздельный, однако вырезка, фиксирующая это разделение, спереди не выражена, а почти едва намечена. Паракон характеризуется двойной связью с протоконом ввиду сильного развития в равной мере переднего и заднего гребней (рис. 31). В связи с этим передняя марка

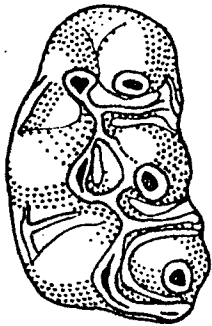


Рис. 31. *Kowalskia sp.*, мелкая форма  $M^1$ , нижний понт, Виноградовка, жевательная поверхность

глубокая, четко очерченная. Передняя поперечная шпора, равно как и мезолоф, длинная с выраженным соответственно пара- и мезостильным расширением. На лингвальном крае наблюдаются небольшие прото- и энтостикль. Постеролоф хорошо развит, оконтуривает метакон сзади. Однако из-за отсутствия заднего гребня метакона постеролофная марка не образуется. Корней четыре.

Местонахождение Виноградовка 1 приурочено к отложениям нижнего понта. Однако оно находится на более высоких стратиграфических уровнях, фиксируя, по всей вероятности, средние горизонты нижнего понта, т.е. геологически моложе Фрунзовки 2 и тем более лектостратотипа нижнего понта в пределах Одессы. На этом уровне древнепонтические сообщества мелких млекопитающих в пределах западного Причерноморья Украины принципиально меняют свой качественный состав. В сущности, в это время происходит очередная смена аридных микротериофаун гумидными. По этой причине наличие здесь переходных форм, подобных описанной, едва ли может вызвать удивление. Однако описание нового вида, а для этого, как было показано выше, имеются некоторые основания, на столь фрагментарном материале лавез-

Из тех же слоев, что и *Kowalskia sp.* в местонахождении Виноградовка 1 найден изолированный  $M_2$  крупного представителя этого рода, близкого по размерам к *K. magna*, но несколько превосходящего последнюю (длина 2,0, ширина 1,5 мм). Помимо немного больших абсолютных размеров, по-видимому, отличается от *K. magna* наличием выраженного длинного эктомезолофида (рис. 32). Это образование не было зафиксировано у типовых *K. magna* из древнего плиоцена Польши. Правда, при описании этого вида  $M_2$  также был представлен всего двумя экземплярами, что не позволяет абсолютизировать значение этого признака. Кроме того, у формы из Виноградовки 1 значительно сильнее развиты элементы дополнительной

входящей складки в зоне сопряжения постеролофида и гипоконида (рис. 32), а гребенчатый постеролофид входит в контакт с основанием энтокониида. У *K. magna* первый признак выражен гораздо слабее, а задний воротничок не находится в прямом контакте с эндоконидом, в связи с чем задняя входящая складка внутреннего ряда остается открытой в своей устьевой части. На степень развития дополнительной задней входящей складки мы вынуждены обратить особое внимание, поскольку, как показано далее, этот признак может оказаться видоспецифичным для наиболее крупных представителей рода *Kowalskia*. В остальном обе формы проявляют черты полного сходства. Так, форма из Виноградовки 1 характеризуется раздвоенным антеролофидом, хотя его внутренняя ветвь едва намечена, а мезолофид длинный, заканчивающийся слабо выраженным мезостильдом.

Таким образом, из всех ассоциаций низших хомячьих плиоцена западного Причерноморья Украины виноградовская наиболее близка к таковой из местонахождения Подлесьи в Центральной Европе (южная Польша), фиксирующему 14-ю зону в западно-европейской биозональной схеме. Видимо, это в известной мере может служить отправной точкой для прямой корреляции восточноевропейского понта с его аналогами в Западной Европе. Естественно, что это следует делать с определенной коррекцией на географическую зональность в принципе.

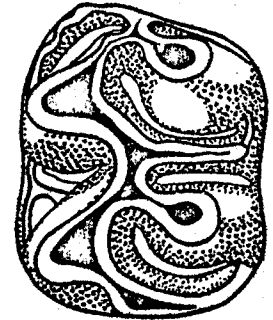


Рис. 32. *Kowalskia aff. magna Fahlbusch, M\_2*, нижний понт, Виноградовка 1, жевательная поверхность



Из местонахождения Фрунзовка из среднего непосредственно подконгломератного горизонта кучурганских отложений происходит изолированный  $M_2$ , не имеющий по размерным показателям аналогий среди всех известных в настоящее время представителей рода *Kowalskia* (длина — 2,45, ширина — 2,0 мм). По абсолютным размерам эта форма уже практически не отличается от крупных представителей рода *Cricetus*, включая современных. Однако сохраняет ряд примитивных особенностей строения, свойственных среди *Cricetinae Kowalskia*, а среди *Cricetodontinae* — примитивным *Cricetulodon* и наиболее эволюционно продвинутым *Democricetodon*. Это прежде всего касается значительной степени развития всех без исключения элементов сложности жевательной поверхности, что в общем не свойственно представителям рода *Cricetus*, хотя может проявляться в качестве реверсивных признаков в резервных морфотипах. Так, описываемый зуб характеризуется наличием длинного мезолофида, заканчивающегося сильно развитым мезостилидом (рис. 33). Он также имеет очень развитый половинной длины эктомезолофид, не входящий в контакт с мощным эктостилидом. Не имеет аналогий также значительная степень развития дополнительной задней входящей складки, резко дифференцирующей зону прямого контакта постеролофида с гипоконидом и обеспечивающей раздвоенность заднего воротничка. При подобном строении постеролофида происходит четкая дифференциация его наружной ветви, хотя последняя оказывается развитой неизмеримо слабее, чем внутренняя. Из других признаков следует отметить наличие двойной связи метаконида с протоконидом, поскольку, помимо обычного переднего гребня метаконида, хорошо развит и его задний гребень, находящийся в контакте с основанием мезолофида. Таким образом, происходит не свойственное большинству евразийских *Cricetinae* образование собственно передней марки на нижних постоянных коренных. Вместе с тем, этот признак проявляется в достаточно частой повторяемости у современных и некоторых плейстоценовых *Cricetus*. Следует также отметить структурную сложность переднего гребня метаконида: он образует направленный назад широкий гребень, проявляющийся даже как небольшой бугорок в рисунке стирания. Подобный гребень, но узкий и не участвующий в рисунке стирания, отходит от переднего гребня энтокониды; оконтуривая изнутри основание последнего. Передний гребень энтокониды направлен строго вперед и внутрь. Это же, видимо, присуще и соответствующему гребню метаконида, несмотря на несколько уаилирующуюся сложность его строения. Антеролофид раздвоенный, хотя его внутренняя ветвь слабо развита. Задний воротничок находится в прямом контакте с основанием энтокониды, в связи с чем

задняя внутренняя входящая складка оказывается закрытой в своей устьевой части. Эмаль очень толстая.

Из приведенного выше описания следует, что форма из Фрунзовки, несомненно, представляет собой новый вид. Однако точная родовая ее принадлежность не выяснена. Отметим, что из среднего плиоцена Польши (местонахождение Венже) описан также  $M_2$  очень крупной формы (длина 2,4, ширина 1,87 мм), проявляющий некоторые черты сходства с таковым из Фрунзовки [56]. Однако он условно отнесен к роду *Democricetodon* (рассматривался в качестве подрода американского рода *Coremys*, что на современном уровне их изученности преждевременно, если не маловероятно). В то же время среди *Democricetodon* нет видов, которые в какой-то мере могли бы приблизиться по размерным показателям к упомянутой форме. К тому же в Западной Европе *Democricetodon* в своем распространении не выходит за границы миоцена. Все это побуждает относить формы из Фрунзовки и Венже к роду *Kowalskia*, поскольку для выделения их в самостоятельный род, что не исключено; имеющегося материала очень мало.

Форма из Фрунзовки четко отличается от таковой из Венже сильным развитием дополнительной задней входящей складки, что определяет специфику строения постеролофида, а главное — наличием двойной связи метаконида с протоконидом. В этом плане Фрунзовская находка, несомненно, представляет определенный интерес в филогенетическом отношении, поскольку она фиксирует на глубоко примитивной основе первые проявления признаков, свойственных настоящим *Cricetinae*. Это тем более очевидно, что в резервных морфотипах даже у современных *C. cricetus* L. изредка в качестве атавизма проявляются древние признаки — наличие мезолофида на  $M_2$ . Исходя из этого не исключено, что в плиоцене Европы начинают проявляться группы крупных низших хомячьих, которые по мере их дальнейшего изучения могут оказаться исходными для евразийских *Cricetus*. Ранее относимые к этому роду виды из позднего миоцена этого региона, как показано далее, должны быть выведены из его состава.

Род *Pseudocricetus* Topachevski  
et Scorik, gen. nov.

Типовой вид. *Pseudocricetus orienteuropaeus* sp. nov.; вторая половина позднего миоцена — средний эоцис северо-западного При-

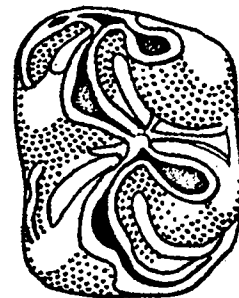


Рис. 33. *Kowalskia (?)*  
sp.,  $M_2$ , понт, Фрунзовка  
2, жевательная поверхность

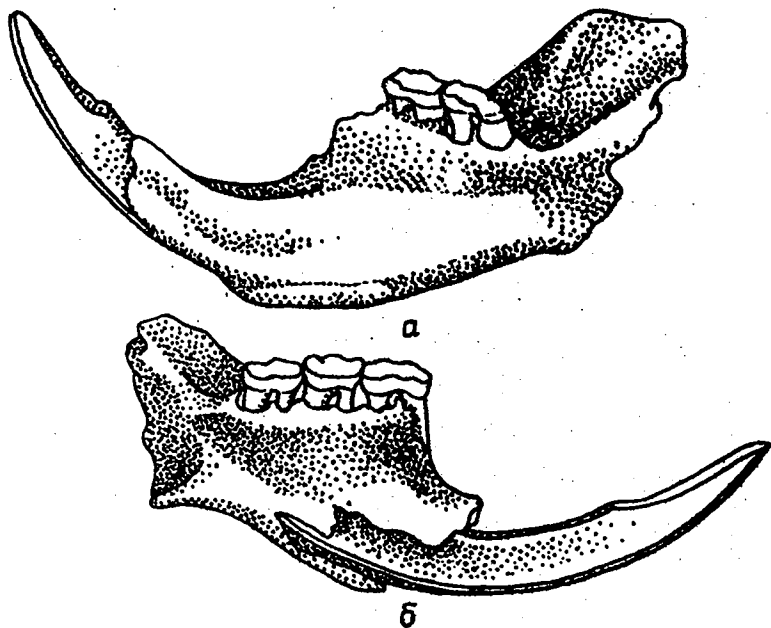


Рис. 34. *Pseudocricetus orienteuropaeus* sp. nov.:

а — горизонтальная ветвь нижней челюсти, средний мзотис, Протопоповка; б — *P. antiquus* sp. nov., древний мзотис, Червнякское, нижний слой, внутренняя сторона

черноморья Украины, местонахождение Протопоповка, восточный берег Хаджибейского лимана, 10 км севернее Одессы. Гравелиты нижнего слоя — цоколь эоплейстоценовой террасы.

Д и а г н о з. Размеры средние, приближающиеся к таковым современных *Alloscricetulus* и мелких *Mesoscricetus*: альвеолярная длина верхнего ряда постоянных коренных — 5,25–6,10 мм; нижнего ряда — 5,15–6,7. Тип строения постоянных коренных в основном сходен с таковым современных палеарктических *Cricetini*, а среди вымерших позднениоценовых, эоплейстоценовых и древнеплейстоценовых родов — с *Alloscricetus*: антерококс и соответственно антерококсид на  $M_1^1$  раздвоены, преимущественно двойная связь между внутренними и наружными основными бугорками  $M^1 - M^3$ , сплюснутая связь паракона и м. акона отсутствует, почти полная редукция элементов сложности — мезолофа и соответственно мезолофида на  $M_1^1 - M_2$ . Нижний резец по типу такового *Cricetulus*: эмаль не переходит на его внутреннюю грань, резко обрываясь в зоне ребра между передней и внутренней гранями (рис. 34, а, б). Однако на передней поверхности имеет 1, реже 2 дополнительных продольных валика. Задний край резцового отверстия заканчивается на уровне переднего края альвеолы  $M^1$ . Его задне-

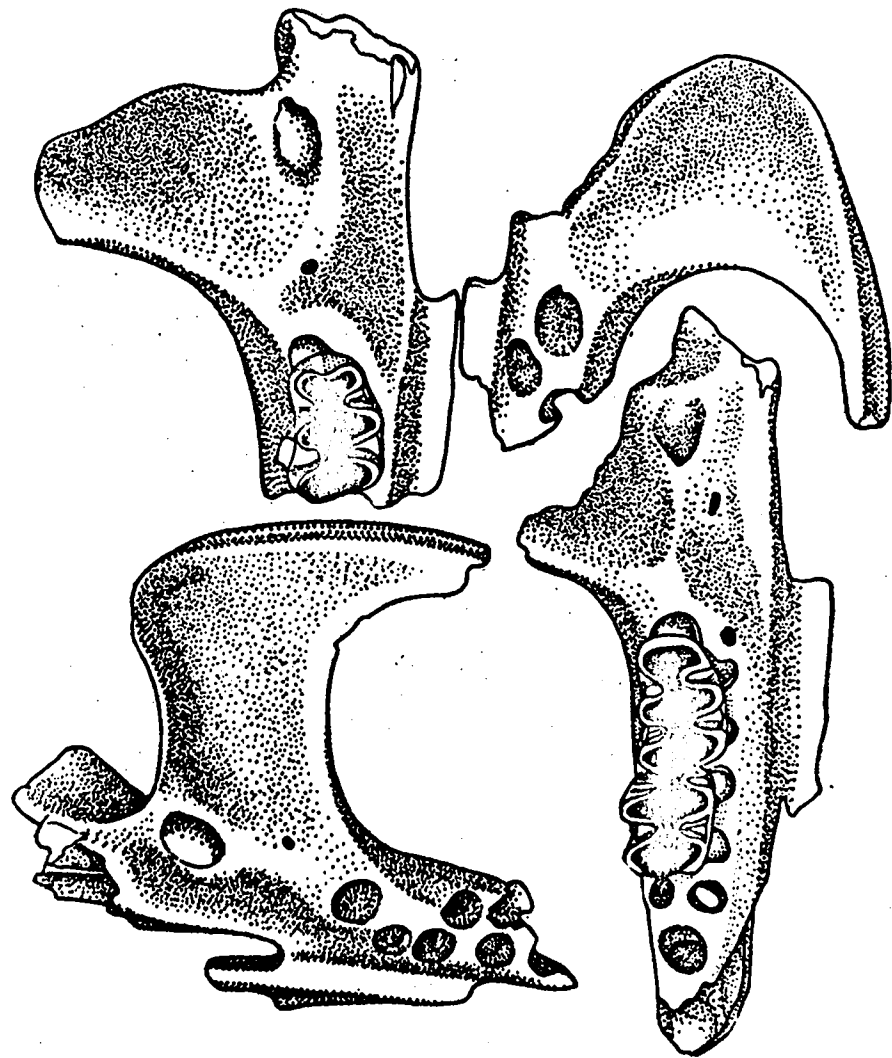


Рис. 35. *Pseudocricetus orienteuropaeus* sp. nov., заднечелюстной отдел черепа, средний мзотис, Протопоповка

рентный край не сближен с внутренним краем альвеолы переднего внутреннего корня того же моляра (рис. 35, а, б). Венечный отросток нижней челюсти характеризуется крутой постановкой по отношению к верхнему краю сочленовного, слабо изогнут в сагиттальной плоскости, короткий: протяженность его заднего края, измеренная по хорде (косой промер), вдвое и более уступает длине сочленовного, измерен-

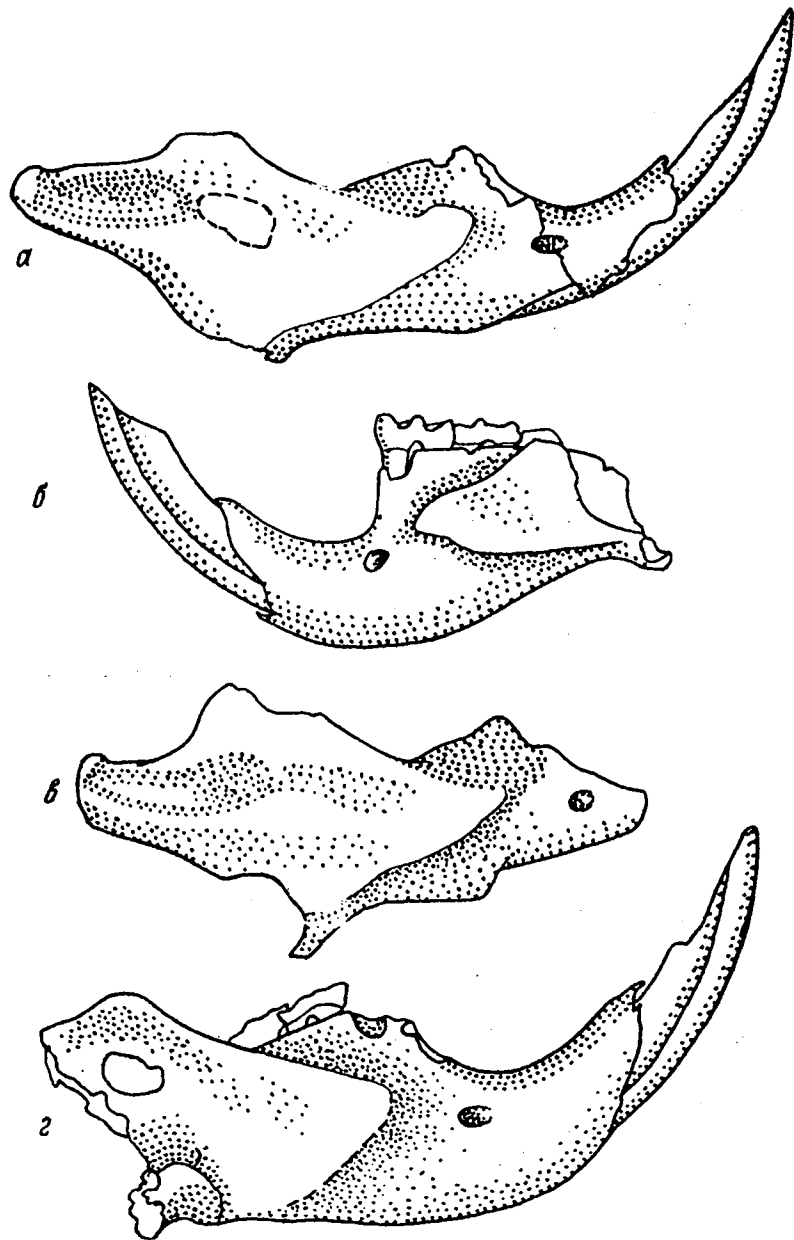


Рис. 36. *Pseudocricetus orienteuropaeus* sp. nov., строение нижней челюсти, средний мезотис, Протопоповка

ной от основания венечного отростка до заднего края сочленовного. Сочленовный отросток длинный, с резко выраженным сужением в направлении мышелка (рис. 36, а, б, в): длина последнего в два раза и более меньше таковой основания сочленовного отростка. Внутренняя ветвь переднего воротничка  $M^3$  всегда более-менее хорошо выражена — преимущественно гребенчатая. Нижняя диастема удлиненная: всегда больше длины  $M_1 - M_2$ .

**О и с а н е.** В строении массивной пластинки черепа сочетаются признаки, свойственные рецентным *Cricetulus*, *Allocricetus* и *Mesocricetus*, с одной стороны, и *Cricetus* — с другой. Как и у трех первых, она относительно узкая: наименьшая ширина примерно равна длине альвеолы  $M^1$  или превышает ее не более, чем в 1,2 раза. У *Cricetus* — более, чем в 1,5 раза. Однако по форме она ближе к таковой *Cricetus*, так как характеризуется сильно вытянутым вперед верхнелатеральным краем, что, вероятно, обеспечивает наличие четко выраженного переднего выступа в месте перехода скуловой дуги в костный мостик над предорбитальным отверстием (рис. 35, б). Массивная бугристость хорошо развита, располагается на верхнечелюстной кости у основания массивной пластинки, ближе к ее переднему краю. Последний сильно вогнутый, задний — слегка выпуклый (выпуклость впереди) (рис. 35, а, б). Задненаружный край резцового отверстия часто оконтурен четко выраженным продольным гребнем. Срединный гребень твердого неба развит в разной степени на уровне альвеолы переднего постоянного коренного.

Нижняя челюсть с очень высокой восходящей ветвью: ее высота заметно превышает длину (рис. 36). Сочленовный отросток с сильно приподнятым по отношению к альвеолярному краю челюсти мышелком: проекция расстояния нижнего края кондиллярного отдела заметно превышает длину мышелкового отдела. Сам кондиллярный отдел также относительно короткий — его длина примерно равна таковой  $M_1$ . Массивная ямка на наружной стороне сочленовного отростка с хорошо развитым нижним мускульным гребнем (рис. 36, а). В подавляющем большинстве случаев сильно развит и верхний гребень. Альвеолярный бугор всегда четко обозначен. Подбородочное отверстие, как правило, несколько сдвинуто вперед по отношению к переднему краю альвеолы  $M_1$ . Степень его удаления от угла массивной площадки варьирует в достаточно широком интервале. Так же варьирует и строение последней: с приостренным и закругленным передним концом, с хорошо развитым и сглаженным передним массивным бугорком.

Антерокок на  $M^1$  всегда раздвоенный. Межбугорковая вырезка, обеспечивающая высоту свободной части экстеро- и интероантерокона спереди, вплоть до средних стадий стертости имеет глубину, составляющую 1/4–1/3 высоты коронки там же. Далее переходит в бороздку, простирающуюся почти по всей высоте коронки. Глубина меж-

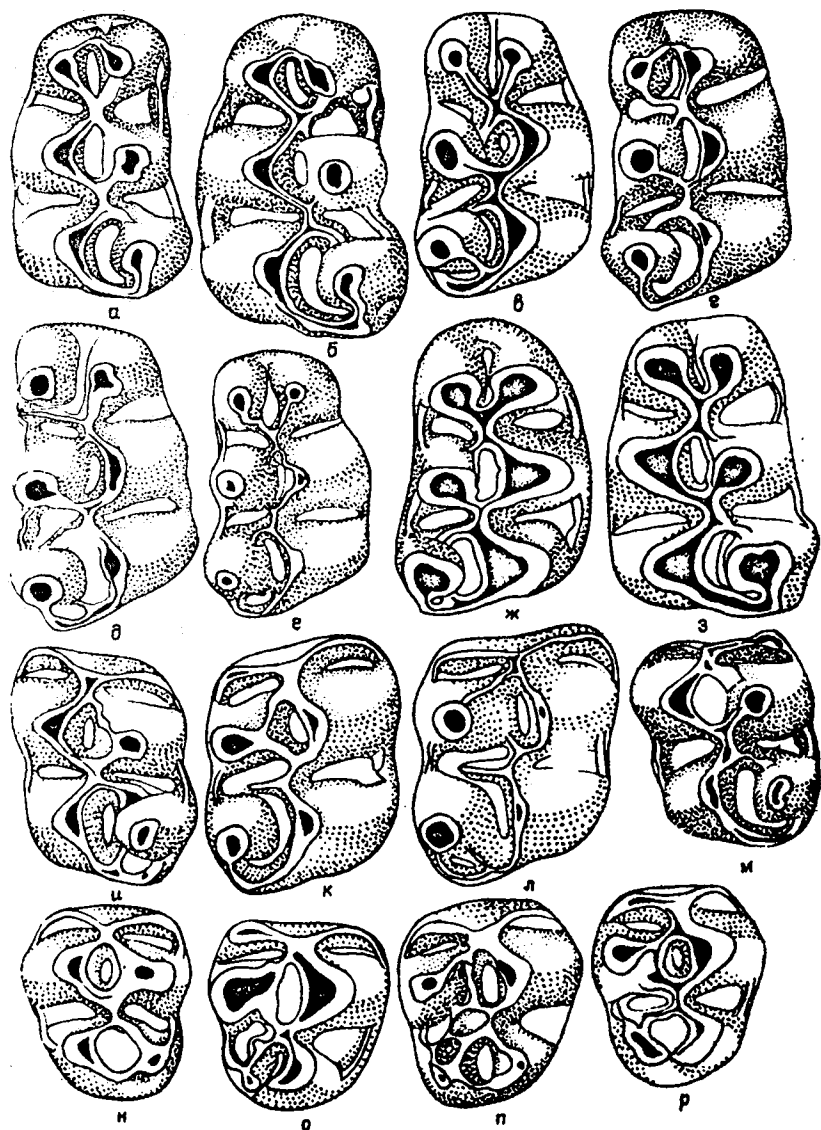


Рис. 37. *Pseudocricetus orienteuropaeus* sp. nov.,  $M^1 - M^3$ , средний мзотис, Протопоповка; *P. antiquus* sp. nov., древний мзотис, Черевичное, нижний слой; жевательная поверхность:  
 а-е -  $M^1$ ; и, к, ж -  $M^2$ , н-р -  $M^3$ , *P. orienteuropaeus*; з, ж -  $M^1$ ; л -  $M^2$ , *P. antiquus*

бугорковой вырезки лимитируется степенью развития передних гребней экстеро- и интероантерокона, обуславливающих замыкание антероконной марки спереди. Последние в той или иной степени развиты примерно у 75–85 % популяций древних видов. У геологических поздних форм проявляются реже – примерно у 50 % особей, показывая четко выраженную тенденцию к редукции в филуме. К тому же у геологически более молодых форм эти гребни характеризуются меньшей степенью развития. У значительной части экземпляров в основании антерокона имеется хорошо выраженный валькообразный воротничок, трансформированный часто в дополнительный предантероконный бугорок (рис. 37, а). Ввиду развития у подавляющего большинства экземпляров задних гребней экстеро- и интероантерокона, связь антерокона с последующей парой основных бугорков – протоконом и параконем двойная (рис. 37, а–е). Только в популяциях наиболее древних видов примерно у 10 % особей прослеживается одинарная связь – через задний гребень интероантерокона, поскольку передний как таковой отсутствует. В этом случае, естественно, антероконная марка сзади остается открытой. Следует также отметить, что у эволюционно далеко продвинутых представителей рода антероконная марка, по-видимому, сзади закрыта у 100 % особей популяций. Дополнительные элементы сложности – передняя наружная поперечная шпора и мезолоф по степени редукции на уровне современных палеарктических *Cricetini*. Так, первая обычно функционально трансформируется в задний гребень экстероантерокона, а второй – в передний гребень метакона (рис. 37, г). Половинной длины свободная передняя шпора и длинный мезолоф наблюдались единственный раз (менее 1 %) у древнейшего вида рода. Слабо развитые – от четвертной до половинной длины относительно свободные, не скошенные по отношению к продольной оси жевательной поверхности, указанные элементы зуба прослеживаются не более чем у 2–3 % особей популяций более древних форм. Причем даже в этих случаях они оказываются прихватами к основаниям соответствующих бугорков – передняя шпора к экстероантерокону, мезолоф к метакону. В отдельных случаях латеральные концы этих образований могут быть раздвоены, что, по-видимому, является показателем их слияния с соответствующими гребнями этих бугорков. Подобный тип строения указанных элементов сложности свойствен большинству вымерших среднеплиоценовых, позднеплейстоценовых, плейстоценовых и рецентным палеарктическим *Cricetini*. По типу последних осуществляется и связь паракона с протоконом. В подавляющем большинстве случаев она двойная, с постоянным образованием передней марки (рис. 37, а, б). Примерно у 3–4 % популяций древних видов теряется передний гребень, в связи с чем марка остается спереди открытой. По-видимому, у эволюционно продвинутых форм частота отсутствия переднего гребня паракона возрастает, что, вероятно, свойствен-

но и современным представителям родов *Cricetus* и *Cricetulus*, а также, в известной степени, вымершим *Allocricetus*. В более частой повторяемости не выражен задний гребень метакона (до 10–12 % у древних видов). Тогда, естественно, происходит поглощение обычно самостоятельной постеролофной марки задней. Частота этого признака резко возрастает у эволюционно продвинутых видов, составляющих до 40–50 % популяции. Как исключение наличие заднего гребня метакона проявляется у вымерших *Allocricetus* и современных *Cricetus* и *Cricetulus*. Задний воротничок всегда полностью оконтуривает основание метакона. Его вершина плотно примыкает к последнему, ограничивая лабильно постеролофную, а при отсутствии заднего гребня метакона — заднюю марку. Корневая формула 4, у древних видов — 4–3 — три корня имеют не более 6 % популяции.

Антеролоф  $M^2$  раздвоен (рис. 37). Его внутренняя ветвь всегда хорошо развита, чаще всего скошена по отношению к плоскости жевательной поверхности зуба, реже располагается в одной плоскости с последней. Как правило, имеет гребенчатую структуру. Валькообразная форма проявляется не более, чем у 3–7 % экземпляров. Изредка наблюдается дополнительная связь наружной ветви переднего воротничка с передним гребнем паракона. Связь паракона с протоконом всегда двойная, из-за сильного развития переднего и заднего гребней первого (рис. 37, и, к). В связи с этим передняя марка всегда закрыта и проявляется на всех стадиях стертости, вплоть до конечной. Задний гребень метакона не выражен примерно у 10 % популяции видов. Поэтому постеролофная марка имеется примерно у 90 % экземпляров, во всех случаях на стадиях стертости от начальной до средней. Таким образом, по степени развития постеролофной марки на  $M^2$ , а следовательно и заднего гребня метакона *Pseudocricetus* наиболее сходен с *Cricetus*. У *Cricetulus* и близких к нему родов евразийских *Cricetini*, как правило, отсутствует. При невыраженном заднем гребне метакона постеролофная марка поглощается задней. Строение последней полностью зависит от такового мезолофа, который всегда, выполняя функциональную роль переднего гребня метакона, по степени дифференциации в полной мере не трансформируется в последний. Хотя, будучи сближенным с основанием метакона и имея длину от 1/3 до 3/4 возможной, у древнейшего вида он почти не скошен назад, а в отдельных случаях располагается даже поперечно к продольной оси жевательной поверхности, оконтуривая заднюю марку спереди (рис. 37, к, л). Иногда этот элемент зуба не полностью прижат к основанию метакона, в результате чего задняя марка может сообщаться с соответствующей наружной входящей складкой посредством щелевидного устья. В связи с этим она на нестертых и слабо стертых зубах может оставаться частично открытой спереди. По степени свободы мезолофа древнейшие виды рода, очевидно, превосходят *Cricetus*. Сравнительно

свободный мезолоф сохраняется у *P. antiquus* у более 60 % экземпляров. С подобным типом строения мезолофа, по-видимому, связана почти полная редукция переднего гребня метакона, который проявляется примерно у 20 % популяции древнейшего вида как преимущественно слабо развитый скошенный назад вырост мезолофа (рис. 37, к, л). У более поздних видов резервные (примитивные) морфотипы со сравнительно свободным мезолофом составляют значительно меньшие величины — 20–40 %. Вероятно, на этом уровне отмеченный признак сохраняется у *Cricetus*. У мелких *Cricetini*, близких к *Cricetulus*, — полностью теряется. Наверное, во времени сокращается и число морфотипов, сохранивших развитый в разной степени задний гребень метакона. Задний воротничок полностью оконтуривает основание метакона сзади. Корней четыре.

Антеролоф на  $M^3$  всегда раздвоен (рис. 37). Его внутренняя ветвь в подавляющем большинстве случаев хорошо развита, имеет преимущественно гребенчатую структуру, оконтуривая четко выраженную интероантеролофную ямку. Как правило, не скошен либо слегка скошен по отношению к плоскости жевательной поверхности зуба. Частота встречаемости морфотипов с относительно слабо развитой, вальковатой по форме внутренней ветвью переднего воротничка крайне мала. Так, в популяциях древнейшего вида *P. antiquus* sp. nov. она составляет не более 5–6 %. Естественно, при этом исчезают какие-либо следы интероантеролофной ямки. Так же редки морфотипы с невыраженным интероантеролофом. Очевидно, это соотношение в полной мере сокращается и у более поздней среднеэоценовой формы — *P. orienteuropeus* sp. nov. Однако у геологически наиболее молодых видов *P. kognosi* Schaub частота встречаемости этого признака, видимо, резко возрастает. По крайней мере, из семи имеющихся  $M^3$  из позднего эоценов, принадлежащих этому виду, один был со слабо развитой вальковатой внутренней ветвью переднего воротничка, который на одном вообще не выражен, среди понтических (древний понт) представителей *P. kognosi* эти морфотипы составляют 20 %. Во всех случаях подобная тенденция к редукции интероантеролофа оказалась сопряженной с сильно скошенным его положением по отношению к плоскости жевательной поверхности зуба. Связь паракона с протоконом всегда двойная ввиду постоянного наличия сильно развитого переднего и в меньшей мере заднего гребней паракона (рис. 37, и, о). В связи с этим передняя марка всегда хорошо развита, сохраняясь на всех стадиях стертости, вплоть до конечной. В довольно частой повторяемости (до 30 % экземпляров) имеется дополнительный продольный гребень между передним и задним гребнями паракона (рис. 37, и). В связи с этим происходит распад передней марки на две части — глубокую околопротоконную, сохраняющуюся на всех стадиях стертости, и мелкую, небольшую, прижатую к внутренней стенке паракона. Меньшая глуби-

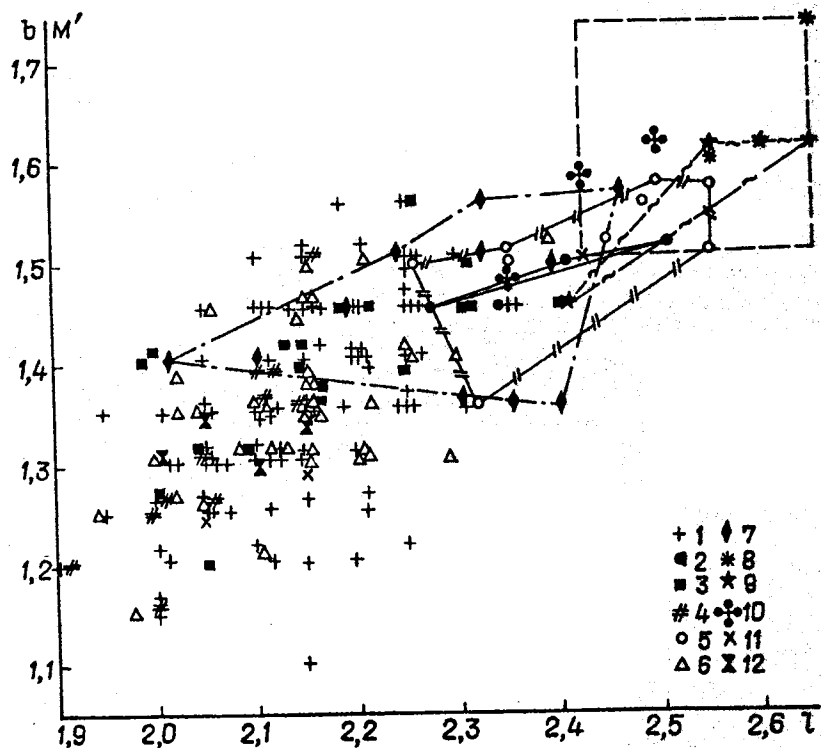
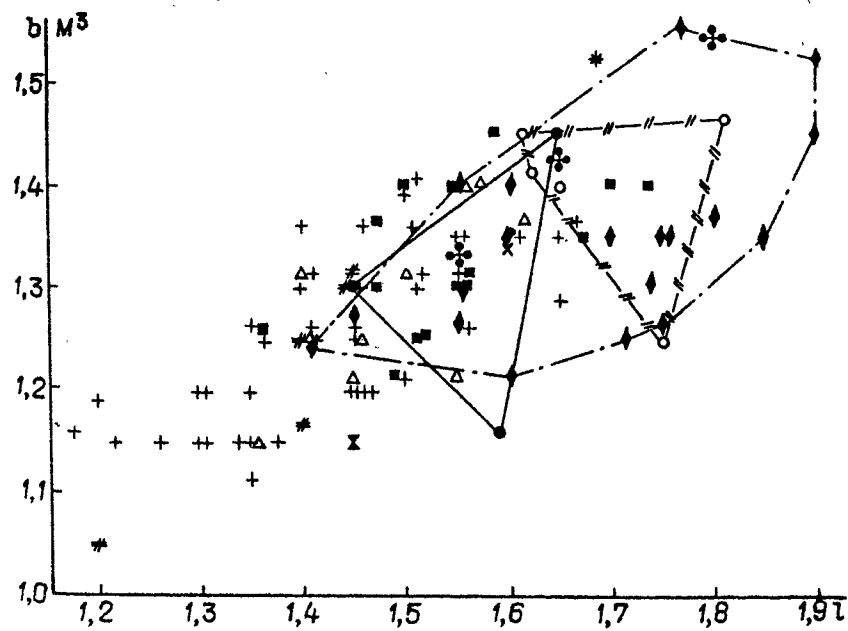
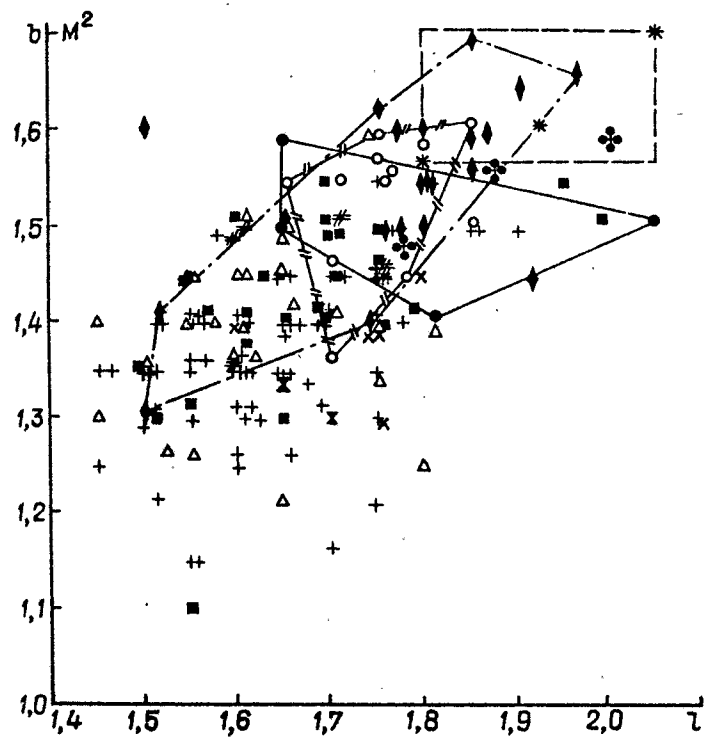


Рис. 38. *Pseudocricetus* gen. nov., отношение длины ( $l$ ) к ширине ( $b$ )  $M^1 - M^3$  видов:  
 1 - *P. antiquus* sp. nov., Черевичное, нижний слой; 2 - *P. kormosi*, Андреевка;  
 3 - *P. antiquus*, Новоелизаветовка 3; 4 - *P. cf. orienteuropaeus*, Новоукраинка 2;  
 5 - *P. kormosi* Schaub, Новоукраинка, у дороги; 6 - *P. orienteuropaeus* sp. nov.,  
 Протопоповка; 7 - *P. kormosi*, Одесса (понт); 8 - Полгарди; 9 - *P. kormosi*, Ореховка;  
 10 - *Crevilente* 6; 11 - *Pseudocricetus* sp., Новозметовка; 12 - *Pseudocricetus* sp., Фрунзовка 2

и размеры последней предопределяют ее исчезновение где-то на грани средне и сильно стертых зубов. Метакон в какой-то мере всегда развит. Во всяком случае, четко проявлен в лабиальном гребне талона (рис. 37,  $n$ ). Очень часто дифференцирован как самостоятельный буторок. Характеризуется двойной связью с гипоконем с образованием задней марки. Однако следы переднего и заднего гребней метакона проявляются чрезвычайно редко. Обычно эта связь осуществляется через мезолоф, поглощающий передний гребень, и постеролоф (рис. 37,  $n, p$ ). На нестертых зубах постеролофная связь может быть прервана развитием задней вырезки, разделяющей гипокон и метакон. Однако эта вырезка уже практически полностью элиминируется на начальных, чаще средних стадиях стертости, трансформируясь в бороздку, прослеживаю-



шуются на значительном протяжении по высоте коронки. При этом задняя марка, будучи достаточно глубокой, остается постоянным атрибутом жевательной поверхности, что обусловлено некоторой разницей в высоте метакона и гинокона, с одной стороны, и постеролофа — с другой, которая нивелируется на начальных и средних стадиях стерто-сти. Этот признак, по всей вероятности, свойствен в большей мере *Cricetus*, чем прочим современным и вымершим плиоценовым палеарктическим *Cricetini*. Изменчивость в строении мезолофа чрезвычайно велика. Однако для представителей рода свойственна, вероятно, значительно большая частота встечаемости морфотипов со слабо скошенным либо поперечно расположенным мезолофом, что чаще наблюдается у *Kowalskia* и некоторых вымерших *Cricetus*, чем у прочих вымерших и современных евразийских *Cricetini*, включая *Allocricetus*. В популяции видов *Pseudocricetus* морфотипы подобного рода могут составлять 30–50 %. Любопытно, что какая-либо хронологическая тенденция в развитии этого признака если и проявляется, то в крайне незначительной степени. Сближает *Pseudocricetus* с *Kowalskia* и некоторыми вымершими *Cricetus* резко выраженное усложнение мезолофа. Во всяком случае не является исключением раздвоенность лабиального его конца, при котором передняя часть остается в какой-то степени свободной и направленной почти поперечно, а задняя скошена и, вступая в контакт с метаконом, в сущности берет на себя функциональную роль переднего гребня последнего, а, возможно, и является таковым. Мезолоф значительно варьирует и по длине — от половинной до полной. Естественно, что имеются в виду случаи, когда этот элемент зуба не полностью трансформируется в аналог переднего гребня метакона. Повышает степень сложности  $M^3$  и образование дополнительной гребневой связи мезолофа с параконом или его задним гребнем с образованием небольшой дополнительной марки. Подобные морфотипы также не являются исключением. Зуб характеризуется наличием трех корней — двух передних и мощного заднего. Размеры зуба довольно крупные, приближающиеся по длине к таковым  $M^2$  (рис. 38).

В строении  $M_1$  в основном уже полностью проявляется большинство признаков, свойственных многим современным евразийским *Cricetini*, в первую очередь *Cricetus* и отчасти *Cricetulus*. Так, антероко-нид очень часто четко двухбугорчатый. Только однажды удалось наблюдать крайне слабо развитый экстероантероко-нид, слегка проявляющийся в наружном гребне, что составляет менее 0,5 % всего имеющегося материала. Экстеро- и интероантероко-нид чаще широко расставлены, реже сближены. Обычно разделены в той или иной степени развитой передней вырезкой, переходящей в глубокую бороздку, обозначающую по высоте коронки вплоть до сильно стертых зубов. Частота встречаемости примитивных морфотипов с невыраженной передней вырезкой составляет 15–20 %, хотя и в этом случае передняя бороздка

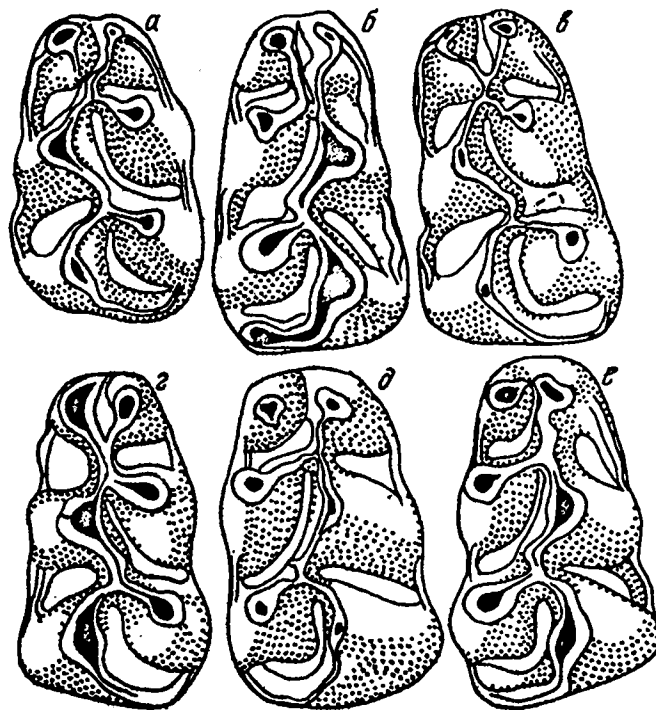


Рис. 39. *Pseudocricetus orienteuropaeus* sp. nov.,  $M_1$ , средний мезо- тис, Протопоновка, жевательная поверхность

находит свое четкое выражение. Следует отметить, что даже у более поздних плиоценовых вымерших *Allocricetus* примитивные типы строения, как и у *Kowalskia*, встречаются значительно чаще. Связь элементов антероко-нида с последующей парой бугорков, по всей вероятности, не лишена видовой специфики. В этом плане, как и у большинства прочих плиоцен-плейстоценовых и рецентных родов евразийских *Cricetini*, утративших элементы сложности, в основном проявляются три морфотипа: связь двойная, осуществляется посредством хорошо развитых задних гребней экстеро- и интероантероко-нида (рис. 39, а, б); связь ограничено двойная — оба гребня развиты в разной степени, однако сходятся сзади в один продольный гребень (рис. 39, в, г); связь одинарная — только через задний гребень экстеро- или интеро-антероко-нида (рис. 39, д, е).

У древнейших популяций (древнемэотический *P. antiquus*) доминирует первый морфотип — 62 %, ограничено двойная связь составляет 16 %, одинарная — 22. У популяций среднемэотического *P. orienteuropaeus* частота встречаемости первого морфотипа сокращается до 36–47 %,

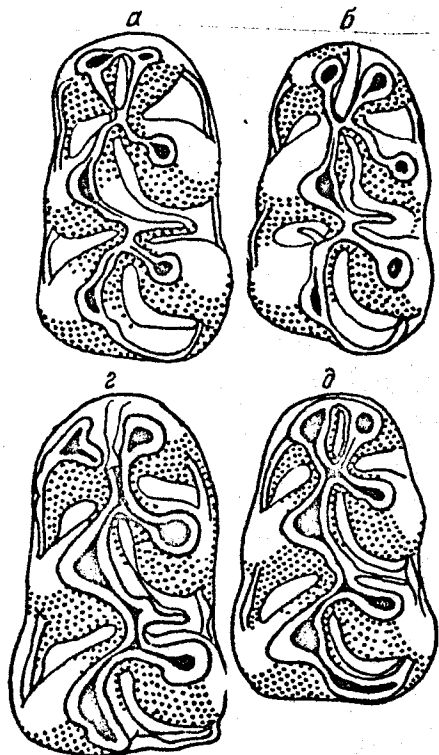


Рис. 40. *Pseudocricetus antiquus* sp. nov., М<sub>1</sub>, древний мэотис, Черевичное, нижний слой, жевательная поверхность

М<sub>2</sub> по общему типу строения проявляет больше черт сходства с *Cricetus* и *Allocricetus*, чем с *Cricetulus*. Это, прежде всего, проявляется в степени раздвоенности переднего воротничка, точнее степени развития внутренней его ветви. По этому признаку можно выделить три основных морфотипа: внутренняя ветвь антероолофида не выражена (рис. 41, а-г); интероантероолофид длинный представлен в виде в той или иной мере развитого валика (отс. 41, з, д); интероантероолофид в виде гребня, отделенного от основания метаконида четко выраженной ямкой (рис. 41, е, ж).

У *Pseudocricetus*, как у *Cricetus* и *Allocricetus*, обычно доминируют типы строения со сравнительно длинной в той или иной мере развитой внутренней ветвью переднего воротничка (морфотипы второй и третий) с подавляющим преобладанием второго (50–60%). Представленность третьего морфотипа, по всей вероятности, мало подвержена хронологическим изменениям, составляя величины в пределах 15–

третьего — резко возрастает до 32–33% у позднемиоценового и древнеплиоценового и древнеплиоценового *P. kormosi* преобладающей становится ограниченно двойная связь — 50–62% и резко падает одинарная — 0–10%. У современных *Cricetus*, как и у вымерших плиоцен-плейстоценовых *Allocricetus*, обычно преобладает ограниченно двойная или одинарная связь. Как отмечалось, для *Pseudocricetus* свойственна почти полная утрата элементов сложности — мезолофида. Однако у древнейших *P. antiquus* следы этого элемента могут сохраняться приблизительно у порядка 15% популяций, так как он крайне низок, в сущности, едва намечен, часто прерван, преимущественно половинной, реже трехчетвертной длины (рис. 40, а-г). Указанный признак примерно втрое снижает свое проявление у последующих во времени популяций видов рода.

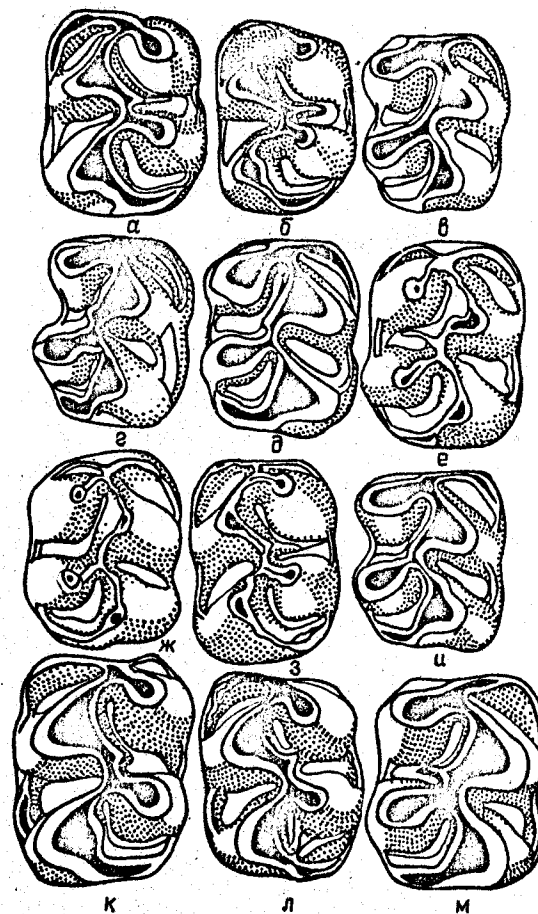
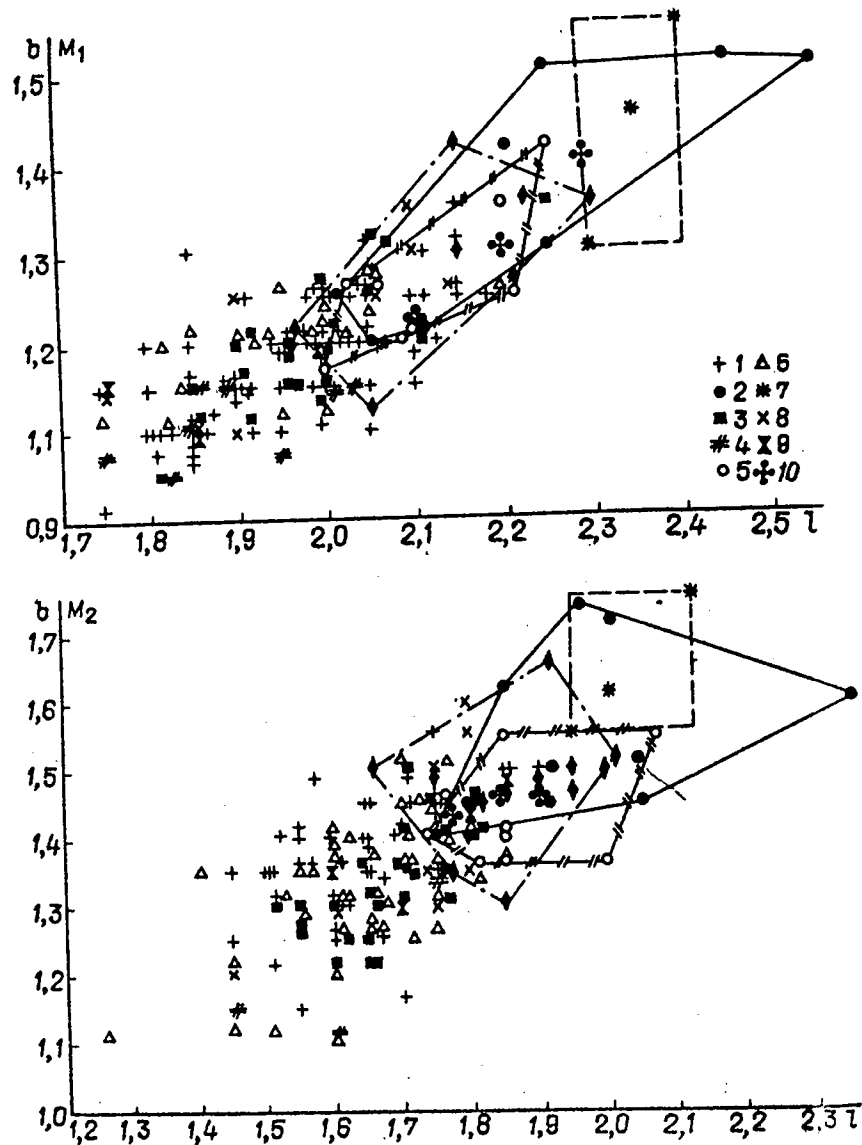


Рис. 41. *Pseudocricetus orienteuropaeus* sp. nov. (а-и), М<sub>2</sub>, средний мэотис, Протопоповка; *P. kormosi* (к-м), поздний мэотис, Андреевка, жевательная поверхность

30%. Увеличение встречаемости последнего, по-видимому, происходит за счет резкого сокращения количества зубов с невыраженной внутренней ветвью переднего воротничка — морфотип первый. Во всяком случае, у древнейших *P. antiquus* этот тип строения М<sub>2</sub> составляет примерно треть популяции, сокращаясь у среднемэотических *P. orienteuropaeus* примерно до 20, а у древнеплиоценовых — 10–15%. Подобное распределение морфотипов, как отмечалось ранее, более свойственно *Cricetus* и *Allocricetus*. У *Cricetulus* интероантероолофид, если, конечно, сохраняется, представлен в крайне укороченном рудиментарном виде — как язычковый элемент мощного экстероантероолофида. Следует, однако, отметить, что у *Cricetus* и *Allocricetulus* степень





редукции внутренней ветви переднего воротничка несколько больше, чем у *Pseudocricetus*. Более родоспецифичным, по-видимому, является соотношение по высоте гребней экстероантеролофиды с одной стороны и основания переднего гребня метакониды и укороченного продольного гребня, связывающего

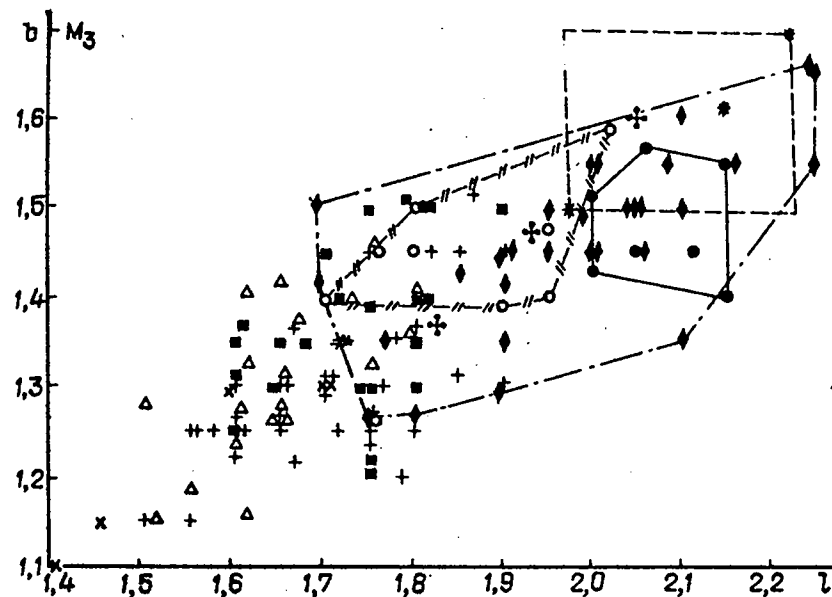


Рис. 42. *Pseudocricetus* gen. nov., отношение длины ( $l$ ) к ширине ( $b$ )  $M_1 - M_3$  видов:

1 - *P. antiquus* sp. nov., Черевичное, нижний слой; 2 - *P. kormosi*, Андреевка; 3 - *P. antiquus* sp. nov., Новоелизаветовка 3; 4 - *P. cf. orienteuropaicus*, Новоукраинка 2; 5 - *P. kormosi* Schaub, Новоукраинка, у дороги; 6 - *P. orienteuropaicus* sp. nov., Протопоповка; 7 - *P. kormosi* Полгарди; 8 - *Pseudocricetus* sp., Новозметовка; 9 - *Pseudocricetus* sp., Фрунзовка 2; 10 - *P. kormosi* Crevilente 6

антеролофид с протоконидом, обычно образующего спереди в зоне схождения всех гребней расширение — антероконулид (рис. 41, а-е). Последний у *Pseudocricetus* очень часто хорошо развит и, как и основание переднего гребня метакониды, по высоте примерно равен экстероантеролофиду, образуя с ним общий рисунок стирания (рис. 41, е). Этот тип строения более свойствен *Alloscricetus* и *Cricetulus*, чем *Cricetus*, у которого в большинстве случаев передний гребень метакониды непосредственно переходит в передний гребень протокониды (продольный гребень), поскольку антероконулид не выражен, либо относительно мал, а гребень экстероантеролофиды заметно ниже последнего. При этом на начальных стадиях стертости зубов экстероантеролофидный гребень только примыкает к основанию последующего метаконидно-протоконидного гребня, образуя тем самым специфическую структуру, не связанную рисунком стирания. По мере стирания зубов прямая связь все же проявляется, фиксируя положение антероконулида, который при подобном строении оказывается смещенным лингвально. Таким образом, по отсутствию ступенчатой связи  $M_2$  *Pseudocricetus*

ближе к *Allocricetus* и *Cricetulus*, чем к *Cricetus*. Более показательно в этом плане нахождение антероконулида, который у *Pseudocricetus* располагается примерно по центру переднего края коронки и приблизительно одинаково удален от ее лабиального и лингвального краев, т.е. занимает симметричное положение. Подобная симметрия свойственна одноименным молярам *Kowalskia* и эволюционно продвинутым *Cricetulodon*. Проявляется этот тип строения, хотя и в меньшей степени, и у *Allocricetus*. У прочих вымерших и современных евразийских *Cricetini* четко выражена асимметрия в расположении антероконулида, из-за его смещения в лингвальном направлении. Любопытно, что в популяциях видов рода *Pseudocricetus* морфотипы с такой четко выраженной асимметрией чаще проявляются у древнеплиоценовых *P.kormosi*, что может указывать на некоторую тенденцию в эволюции этого признака. Начиная со среднего мэотиса в строении  $M_2$  прослеживаются элементы двойной связи метаконид с протоконидом (рис. 41, е) за счет появления заднего гребня метаконида, который, по всей вероятности, представляет собой преобразованный мезолофид, или, по крайней мере, его вырост. Следует подчеркнуть, что этот признак обычен для *Cricetus*. Морфологически он предопределяет образование передней марки, начиная со стадии сильной стертости, хотя на конечно стертых зубах уже, как правило, теряется. Указанный признак чаще проявляется у позднемэотических и понтических форм. До 10 % популяций видов могут сохранять и свободный мезолофид. Однако он обычно слабо выражен, мало рельефный, хотя по длине может варьировать от четвертной до полной (рис. 41, б). У древних форм, по-видимому, проявляется чаще. Обсуждаемый признак сближает *Pseudocricetus* опять же с *Cricetus*, поскольку у всех прочих вымерших и современных евразийских *Cricetini*, утративших элементы сложности постоянных коренных, в том числе и у *Allocricetus*, какие-либо следы мезолофида, кроме выступа в области заднего продольного срединного гребня мезоконид, отсутствуют.

$M_3$  по типу строения близок к *Cricetus*: он относительно крупный, по длине даже в среднем несколько больше  $M_2$  (рис. 42). Характеризуется также всегда раздвоенным антеролофидом, внутренняя ветвь которого, за редким исключением, хорошо развита, имеет гребневидную структуру, причем гребень отделен от основания метаконида четко обозначенной ямкой (рис. 43, а-в). Как и у *Cricetus*, в некоторых случаях наблюдается разорванное строение антеролофида — наружная и внутренняя его ветви разобщены (рис. 43, а, в). Строение мезолофида варьирует в достаточно широком интервале. Может совсем не проявляться, сохраняясь лишь как выступ мезоконида, либо представлен в свободном виде, вплоть до трехчетвертной и полной его длины, наконец, может трансформироваться или участвовать в образовании заднего гребня метаконида (рис. 43, б, в). В последнем случае образуется четко

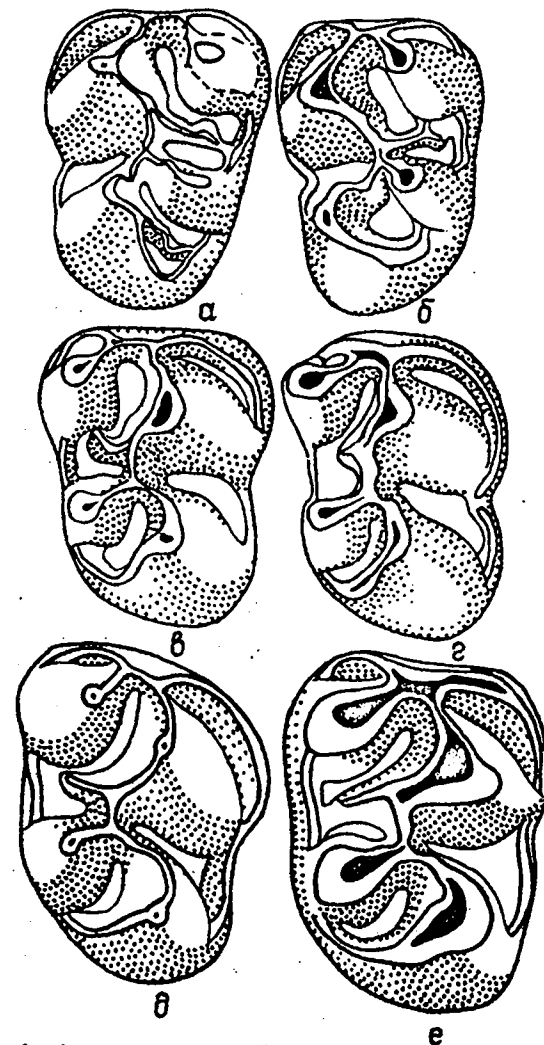


Рис. 43. *Pseudocricetus orienteuropaeus* sp. nov. (а-в),  $M_2$ , средний мэотис, Протопоповка; *P.kormosi* (д, е), поздний мэотис, Андреевка, жевательная поверхность

выраженная передняя марка. Частично это происходит и при свободном мезолофиде, если он сближен с основанием метаконида. Этот тип строения свойствен, вероятно, в большей степени *Cricetus* и *Kowalskia*, чем *Allocricetus*, *Cricetulus* и прочим плиоцен-плейстоценовым и современным евразийским *Cricetini*. Во всяком случае, у последних наблюдается более слабое развитие интродантеролофида и, возможно, мезолофида.

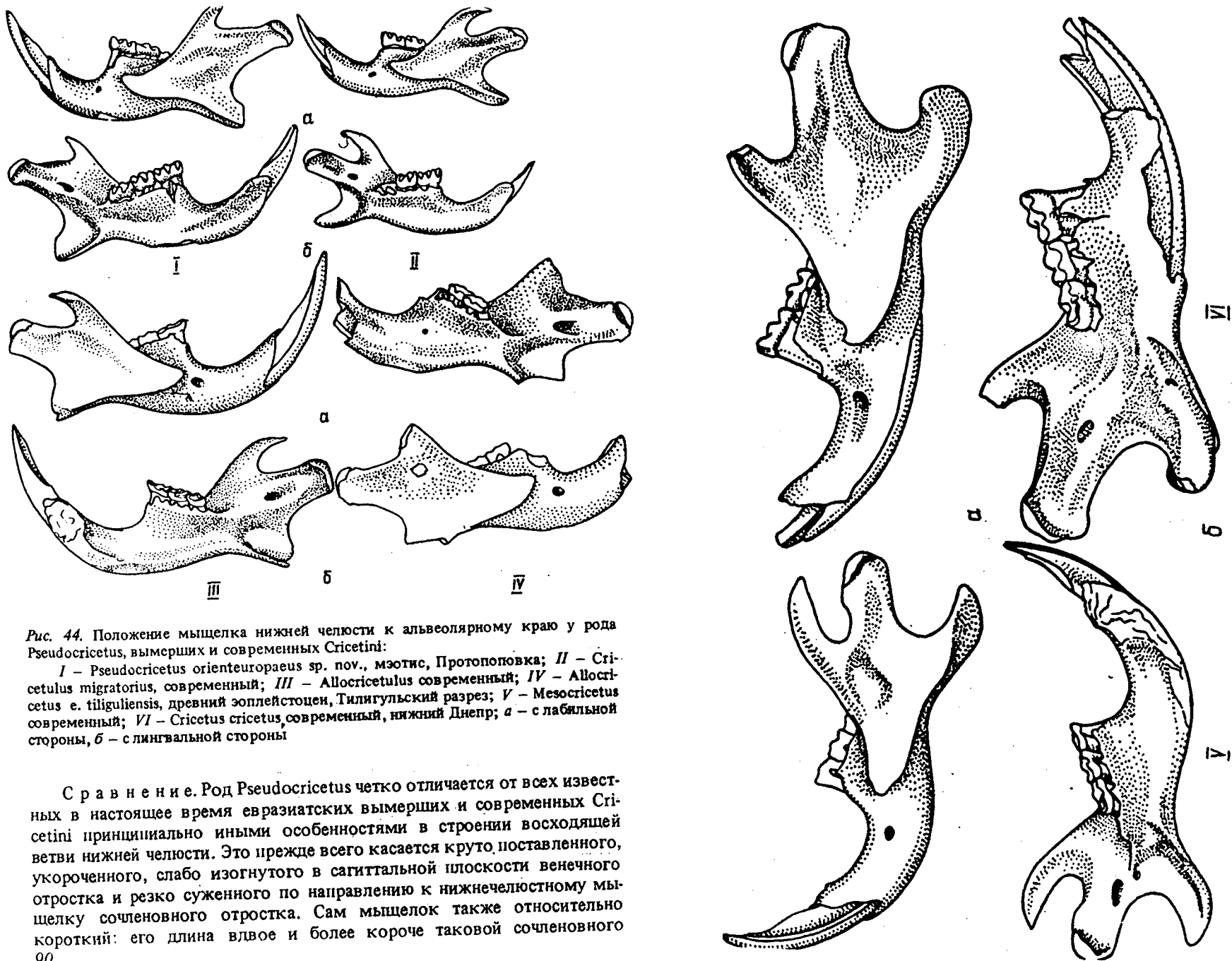


Рис. 44. Положение мышелка нижней челюсти к альвеолярному краю у рода *Pseudocricetus*, вымерших и современных *Cricetini*:

*I* – *Pseudocricetus orienteuropaеus* sp. nov., мэотис, Протопоповка; *II* – *Cricetulus migratorius*, современный; *III* – *Allocricetulus* современный; *IV* – *Allocricetulus* современный; *V* – *Mesocricetus* современный; *VI* – *Cricetus cricetus* современный, нижний Днепр; *a* – с лабальной стороны, *b* – с лингвальной стороны

С р а в н е н и е. Род *Pseudocricetus* четко отличается от всех известных в настоящее время евразийских вымерших и современных *Cricetini* принципиально иными особенностями в строении восходящей ветви нижней челюсти. Это прежде всего касается круто поставленного, укороченного, слабо изогнутого в сагиттальной плоскости венечного отростка и резко суженного по направлению к нижнечелюстному мышелку сочленовного отростка. Сам мышелок также относительно короткий: его длина влвое и более короче таковой сочленовного

отростка. У всех известных в настоящее время вымерших и рецентных евразийских *Cricetini* венечный отросток удлиннен, сильно изогнут сагиттально, а сочленовный — заметно массивнее и не столь резко, а у большинства родов практически не суживается по направлению к кондиллярному краю (см. рис. 36). Не исключено, что специфичными для рода окажутся и такие признаки, как высота восходящей ветви и степень приподнятости мышелка нижней челюсти по отношению к ее альвеолярному краю. Последний признак фиксирует изменение угла наклона оси сочленовного отростка по отношению к таковой нижней челюсти. В первом случае высота восходящей ветви без венечного отростка заметно превышает ее длину, в то время как у других родов евразийских *Cricetini* она меньше, или примерно равна последней. Нижнечелюстной мышелок приподнят над альвеолярным краем примерно на длину кондиллярного края сочленовного отростка. У прочих родов этого филума, включая *Allocricetus*, эта приподнятость менее выражена, либо вообще отсутствует (рис. 44). Любопытно, что даже у более древних *Cricetodontinae*, морфологически сходных с *Cricetini*, у которых сочленовный отросток также проявляет тенденцию к сужению в направлении *condylus*, отмеченный выше признак сходен с таковым у более поздних евразийских *Cricetini*. Что касается *Kowalskia*, то, по всей вероятности, отличия по этому признаку от современных родов этого филума также отсутствуют. Единственная сохранившая этот отдел нижняя челюсть *K. polonica* в полной мере демонстрирует достаточно массивный и, по-видимому, слабо приподнятый по отношению к альвеолярному краю *condylus*.

Кроме отмеченных выше признаков, специфичных для рода *Pseudocricetus*, далее рассматриваются дополнительные отличия и от наиболее близких вымерших и современных *Cricetini* для каждого рода отдельно. Это тем более важно, так как при обычной неполноте палеонтологической информации их значение для диагностики может оказаться решающим. Так, по типу строения нижнего резца и массетерной пластинки черепа *Pseudocricetus* близок к *Kowalskia*, от которой четко отличается почти полной утратой элементов сложности — мезолофа и передней поперечной шпоры на  $M^1$ , значительным сокращением встречаемости мезолофида на  $M_1$ . Так, четко выраженный свободный мезолоф на  $M^1$  наблюдается не более, чем у 1 % особей популяций, входящих в состав рода видов, а поперечная наружная шпора полностью редуцирована. В более частой повторности проявляется мезолофид на  $M_1$ . У древнейшего *P. antiquus* его наличие наблюдалось примерно в 15 случаях из 100. Строение нижнего резца отличается от *Kowalskia* имеющимися продольными валиками эмали на его передней грани, либо их следами. В числе довольно постоянных отличий *Pseudocricetus* от *Kowalskia* следует отметить наличие у первого почти всегда четко выраженного гребня, оконтуривающего задненаружные края резцовых отверстий.

По типу строения постоянных коренных и размерным показателям наиболее близок к *Allocricetus*. Однако четко отличается от него иным строением резца и более сильным развитием внутренней ветви антеролафа на  $M^3$ . У всех известных *Allocricetus* эмаль на нижних резцах уже характеризуется захождением (от слабо выраженного до умеренного) на внутреннюю грань последнего, а внутренняя ветвь антеролафа на  $M^3$  либо полностью редуцирована, либо, реже у эволюционно слабо продвинутых видов, имеет вид сильно скошенного к основанию коронки валика. Следует также отметить, что по такому признаку, как ширина массетерной пластинки черепа, сравниваемые роды проявляют также известное сходство, что и подчеркивалось нами выше в предыдущем разделе. Однако по форме этой пластинки *Pseudocricetus*, несомненно, ближе к *Cricetus*, чем к *Allocricetus*. Не отличаются от *Allocricetus* и по положению заднего края резцового отверстия по отношению к краю альвеолы переднего наружного корня  $M^1$ , равно как и по степени удаления от внутреннего края альвеолы переднего внутреннего корня этого зуба (крицетулюс-аллокрицетусный тип строения).

От сходных по размерам, синхронных по времени своего существования *Stylocricetus* четко отличается крицетулюс-аллокрицетусным типом строения задних краев резцовых отверстий (мистромисный у *Stylocricetus*), недоразвитыми стилями  $M^1-M^3$ , а также укороченной нижней диастемой.

По сложности антеролафа на  $M^3$  и степени захождения эмали на внутреннюю грань нижнего резца близок к среднеплиоценовому *Odessamys*, но четко отличается от него более крупными абсолютными размерами, крицетусным типом строения массетерной пластинки черепа и сильно выраженным глубоким расчленением антероконида на  $M_1$ . Поверхностно расчлененный или вообще не расчлененный у *Odessamys*. Кроме того,  $M_2$  *Odessamys* характеризуется резко выраженной осевой асимметрией вследствие значительного смещения антероконулида в лингвальном направлении.

Поверхностно расчлененный, либо не расчлененный антероконид на  $M_1$  отличает от *Pseudocricetus* также среднеплиоценовых-плейстоценовых *Cricetinus*. Кроме того, хомяки рода *Cricetinus* имели более крупные размеры и тип строения массетерной пластинки черепа, свойственный современным *Tscherskia*, — передний и задний края располагаются параллельно, вышуклостью вперед. Следует также отметить, что у *Cricetinus*, как правило, происходит полная, или почти полная, редукция внутренней ветви антеролафа на  $M^3$ . По степени осевой асимметрии  $M_2$  сравниваемые роды достаточно близки, однако у *Pseudocricetus* внутренняя ветвь антеролафида развита значительно сильнее и практически всегда отсутствует задний гребень метаконида, достаточно часто проявляющийся у *Cricetinus*, как у *Tscherskia* и *Cricetus*.

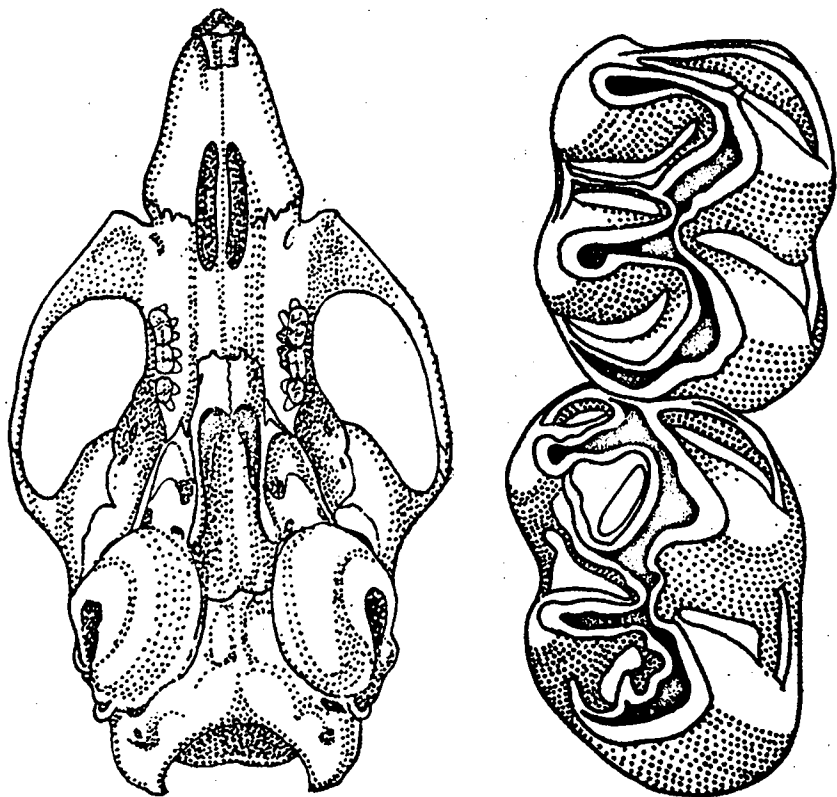


Рис. 45. *Tscherskia triton* Winton, заднелатеральный отдел черепа, современный, Приморский край (вид снизу)

Рис. 46. *Cricetus cricetus* L.,  $M_2 - M_3$ , современный, Симферополь, жевательная поверхность

Отличия между *Pseudocricetus* и *Tscherskia* во многом совпадают с таковыми между *Pseudocricetus* и *Cricetinus*. По степени развития переднего латерального выступа в месте перехода скуловой дуги в костный мостик на *for. infraorbitale* сравниваемые роды близки между собой, а также с *Cricetus*. Четко отличается от *Tscherskia* более сдвинутым назад задним краем резцового отверстия. У *Tscherskia* он заметно сдвинут вперед по отношению к альвеоле  $M^1$  (рис. 45).

При общем сходстве в строении нижнего резца и по положению заднего края резцового отверстия относительно альвеолы  $M^1$  от *Cricetulus* и *Phodopus* отличается постоянным наличием внутренней ветви антеролофа на  $M^2 - M^3$ . Рудименты последней лишь изредка проявляются на  $M^2$  современных родов и отсутствуют на  $M^3$ . Кроме того, при

совпадении такого признака, как сравнительно узкая массетерная пластинка черепа, характеризующаяся к тому же заметным схождением переднего и заднего ее краев, отличается наличием переднелатерального выступа скуловой дуги. К тому же представители родов *Cricetulus* и *Phodopus* характеризуются заметно меньшими абсолютными размерами.

Одонтологически четко дифференцирован по отношению к *Mesocricetus*, хотя близок к последнему по типу строения нижних резцов, поскольку их эмаль у средних хомяков характеризуется крайне слабым захождением на внутреннюю грань. Тем не менее, у *Mesocricetus* у  $M^2 - M^3$  всегда отсутствует внутренняя ветвь антеролофа. К тому же  $M^2 - M^3$  средних хомяков значительно сильнее вытянуты в продольно, чем одноименные моляры всех известных в настоящее время вымерших и рецентных евразийских *Cricetini*, включая *Pseudocricetus*.

По размерам *Pseudocricetus* близок к *Allocricetulus*. Однако в строении постоянных коренных и массетерной пластинки черепа у сравниваемых родов наблюдаются те же отличия, что и при сопоставлении с *Cricetulus* и *Phodopus*. Кроме того, четко отличается от *Allocricetulus* строением нижнего резца и положением заднего края резцового отверстия по отношению к альвеоле  $M^1$ . Так, у эверсманновых хомяков эмаль сильно заходит на внутреннюю грань резца, а резцовые отверстия, как у *Mesocricetus* и *Tscherskia*, заметно смещены вперед.

По типу строения постоянных коренных *Pseudocricetus* наиболее сходен с *Cricetus*. Это в полной мере проявляется в наличии значительно расчлененного антерокона на  $M^1$  и соответственно антероконида на  $M_1$ , а также двойной связи между параконом и протоконом и соответственно между метаконом и гипоконом на  $M^1$  и  $M^2$ . Кроме того, у *Cricetus*, как и у *Pseudocricetus*, может в несколько меньшей повторности, проявляются элементы сложности, особенно мезолофид, не только на  $M_3$ , что свойственно и многим другим современным и вымершим родам евразийских *Cricetini*, но и на  $M_2$ . Это наблюдается даже у современных *C. cricetus* (рис. 46). Сравнимые роды сходны также и по типу строения переднего края скуловой дуги — значительная степень развития переднего латерального выступа. Однако четко различаются по следующим признакам, кроме отмеченных ранее, специфических для *Pseudocricetus*, особенностей строения восходящего отдела нижней челюсти:

- относительно узкой массетерной пластинкой черепа, которая значительно расширена у *Cricetus*;
- отсутствием захождения эмали на внутреннюю грань нижнего резца. Сильно заходящая у *Cricetus*;
- более слабым развитием внутренней ветви антеролофа на  $M^2 - M^3$ . У *Cricetus*, как правило, представлена в виде вальковатых, а

не гребенчатых структур, как у *Pseudocricetus*. Следует также подчеркнуть, что у современных *C. cricetus*, как и у многих вымерших видов этого рода, в популяциях достаточно часто встречаются экземпляры с полностью редуцированными структурами подобного рода;

— с симметричным расположением антероконолида по отношению к продольной оси жевательной поверхности  $M_2$ . У *Cricetus* оно асимметрично;

— одинарной связью метаконида  $M_2$  с протоконидом, которая у *Cricetus* в достаточно частой повторности двойная;

— смещенным назад до уровня переднего края альвеолы  $M^1$  задним краем резцового отверстия, значительно не достигающего последнего у *Cricetus*;

— значительно меньшими абсолютными размерами. (Этот признак не теряет своего значения даже по отношению к наиболее мелким, древнейшим представителям рода *Cricetus*).

**З а м е ч а н и я.** Единственный из известных до настоящего времени представитель этой группы низших хомячьих — позднемiocеновый *P. kormosi* Schaub рассматривался в составе рода *Cricetus* ввиду явно выраженного сходства в строении постоянных коренных [86, 48, 10]. Это привело к значительному понижению геологического возраста современного рода *Cricetus*, опустив его до уровня завершающей фазы позднего миоцена — 13-й биоцены Мейна, которая примерно совпадает с верхним мэотисом восточноевропейской регионарусной схемы. Однако, как показано ранее, включение этого и близких к нему новых восточноевропейских мэотических видов в состав современного рода мало оправдано. Во всяком случае, диапазон различий между этой вымершей группой мэотических и древнепонтических *Cricetini* и *Cricetus* значительно превосходит по краниологическим и даже одонтологическим показателям таковой между современными родами. Учитывая также, что мэотические и древнепонтические представители этой группы образуют во времени, по крайней мере, три четко различающиеся популяции, которым может быть придан видовой ранг, выделение этой группы низших хомячьих в самостоятельный род представляется вполне оправданным.

Прямая филогенетическая связь *Pseudocricetus* с более древними низшими хомячьими, имеющими усложненный тип строения постоянных коренных, несомненна. Об этом свидетельствует сохранение элементов сложности, прежде всего мезолофа — изредка на  $M^1$ , чаще на  $M^2$  в резервных морфотипах популяций отдельных видов. Это в полной мере касается и мезолофида на  $M_1 - M_2$ . К числу таких предков можно было бы отнести некоторых древних представителей рода *Kowalskia* с чертами эволюционной продвинутой в строении постоянных коренных. Примером может служить *K. progressa* sp. nov., который непосредственно предшествовал во времени в пределах того же региона

явлению *Pseudocricetus*. Кроме того, он по сравнению с более поздними видами рода *Kowalskia* уже характеризовался высшей (в пределах рода) степенью расчлененности антерокона на  $M^1$  при полном сохранении всех элементов сложности, свойственных даже эволюционно продвинутым *Cricetodontinae* рода *Cricetulodon* — группе *C. hartenbergeri*. Однако в резервных морфотипах венгерской популяции *P. kormosi* встречаются  $M^2$  с тремя корнями. У *Kowalskia*, включая древнейшие формы, их четыре. Поэтому нельзя исключить и прямую филогенетическую связь *Pseudocricetus* с *Cricetulodon*. В этом случае *Pseudocricetus* и *Kowalskia* должны рассматриваться как параллельно развивающиеся филумы, имеющие общих предков. Окончательное решение этого вопроса сопряжено с получением дополнительной информации по краниологии перечисленных групп и, прежде всего, требует дополнительных материалов, сохранивших детали строения нижней челюсти.

Вероятно, род *Pseudocricetus* может оказаться исходной группой для позднемiocеновых-эоплейстоценовых *Allocricetus*. Так, с последними их сближают строение резцовых отверстий и степень сложности антеролофа на  $M^2 - M^3$ . В последнем случае у *Allocricetus* четко прослеживается тенденция к редукции внутренней ветви антеролофа, вплоть до его полной утраты на  $M^3$ . Следует также подчеркнуть, что у последних в стадии становления находится и такой признак, как степень захождения эмали на внутреннюю грань нижнего резца. Во всяком случае, у древнеэоплейстоценовых крупных *Allocricetus* этот признак выражен в меньшей мере, чем у позднеэоплейстоценовых видов. Однако у позднемiocеновых форм он проявляется примерно так же, как и у позднеэоплейстоценовых. Сближает эти роды и наличие сравнительно узкой массивной пластинки черепа. Но имеющийся четко выраженный крицетусный передний латеральный выступ скуловой дуги в известной мере противоречит сближению.

Прямая филогенетическая связь *Pseudocricetus* с *Cricetus*, вероятно, отсутствует. В качестве прямых предков последних достовернее выглядят крупные *Cricetinae*, проблематично относимые нами к роду *Kowalskia*, а некоторыми исследователями — даже к *Democricetodon* (*Cricetodontinae*) [56], единичные находки которых зафиксированы в верхнем понте Восточной Европы (Кучурган) и древнего среднего плиоцена Западной Европы (Венже) (15-я биоцона Мейна). Последнее не означает, что именно эти формы являются предками *Cricetus*, поскольку примерно одновременно с ними в полномиоценовой зоне юга Франции — першиньянских слоях — уже известны постоянные коренные довольно крупных проблематичных *Cricetus*, утративших, по крайней мере на  $M_1$ , элементы сложности, свойственные *Kowalskia* — *C. angustidens* Deperet, *C. barrierei* Mein. Не менее важно и то, что крупные проблематичные *Kowalskia* известны и из более поздних промиоценовых сообществ (Венже). Однако перечисленные находки свидетельствуют

и о существовании, по крайней мере, в понте Восточной Европы отдельного филума крупных *Cricetini*, среди которых, возможно, и следует искать прямых предков современного рода. В свою очередь, и безоговорочное отнесение першиньянских находок к роду *Cricetus* требует ревизии. Так, при общем сходстве в строении  $M^1 - M^3$  и  $M_2 - M_3$  оба першиньянских вида характеризуются трехчленным разделением антероноида на  $M_1$ , что достаточно наблюдается у *Kowalskia*, но не свойственно ни *Cricetus*, ни *Pseudocricetus*. Весьма специфичным для першиньянских форм является и наличие на тех же зубах четко выраженного поперечного гребня в месте схождения передних гребней метаконида и протоконида, образующего по мере стирания зуба самостоятельный элемент рисунка жевательной поверхности, что также не наблюдается ни у *Cricetus*, ни у *Pseudocricetus*. Таким образом, достоверные находки *Cricetus*, по-видимому, пока не выходят за границы среднего плиоцена в Западной и эоплейстоцена в Восточной Европе.

**С о с т а в р о д а.** 3—4 вымерших вида: *P. antiquus* sp. nov., древний мэотис юго-западного Причерноморья Украины; *P. orienteuropaeus* sp. nov., средний мэотис, отсюда же; *P. kormosi* Schaub, 1930, поздний мэотис — древний понт юго-западного Причерноморья Украины, поздний миоцен Южной и Центральной Европы. Кроме того, из нижнего понта юго-западного Причерноморья Украины (местонахождение Фрунзовка 2) известна форма *Pseudocricetus* sp., отличающаяся от отмеченных выше видов, статус которой из-за малого количества материалов требует дополнительной проработки.

**Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е.** Завершающая фаза позднего миоцена (12—13-я биозоны Мейна) Западной Европы — Венгрия, Испания. Конец позднего миоцена (мэотис) — начало древнего плиоцена (первая половина нижнего понта) юга восточной Европы.

*P. antiquus* Topachevski et Scorik, sp. nov.

**Г о л о т и п.** Фрагмент верхнечелюстной кости с полностью сохранившимся рядом  $M^1 - M^3$ ; с. Черевичное, нижний слой; древний мэотис; хранится в коллекциях отдела палеозоологии позвоночных и палеонтологического музея ИЗАН Украины, № 49.

**Д о п о л н и т е л ь н ы й м а т е р и а л.** Обломки верхнечелюстной кости с  $M^1 - M^3 - 3$ ,  $M^1 - M^2 - 8$ ,  $M^1 - 9$ ,  $M^2 - M^3 - 1$ ,  $M^2 - 2$ ,  $M^3 - 1$  экз.; горизонтальные ветви нижней челюсти и их обломки:  $M_1 - M_3 - 7$ ,  $M_1 - M_2 - 4$ ,  $M_1 - 2$ ,  $M_2 - M_3 - 13$ ,  $M_2 - 13$ ,  $M_3 - 9$  экз.; изолированные зубы:  $M^1 - 79$ ,  $M^2 - 52$ ,  $M^3 - 30$ ,  $M_1 - 69$ ,  $M_2 - 66$ ,  $M_3 - 21$  экз. Происходит из того же местонахождения, что и голотип. Место хранения то же.

**Д и а г н о з.** Размеры мелкие: длина  $M_1 - M_3$  менее 6,0 мм (5,15—5,3—5,5 мм). Нижний резец относительно узкий, его ширина менее 0,85 мм.

**О п и с а н и е.** Горизонтальная ветвь нижней челюсти относительно низкая: отношение ее высоты на уровне альвеолы  $M_1$  к длине ряда постоянных коренных — 65,1; 74,9; 75,4. Переднезадний поперечник нижнего резца не более 1,3 мм. Сочленовный отросток относительно узкий — ширина его основания менее 40 % длины  $M_1 - M_3$ . Подбородочное отверстие и передний край массетерной площадки сближены (табл. 1). Свободный мезолоф на  $M^2$  развит не менее, чем у 60 % экземпляров. Передние гребни экстеро- и интероантерокона  $M^1$ , оконтуривающие спереди антероконную вырезку, четко обозначены у 75—85 % популяций. Постеролофная марка почти всегда имеется, отсутствует не более чем у 10—12 % экземпляров. Антероноид  $M_1$  характеризуется преимущественно двойной связью с последующей парой бугорков — более 62 % популяций. Примерно у 15 % популяций на  $M_1$  сохраняются четко выраженный мезолофид или его следы. Размерные показатели отдельно взятых верхних и нижних постоянных коренных в среднем меньше, чем у позднемэотического и древнепонтического *P. kormosi* (рис. 38, 42), хотя значительная трансгрессия по этому показателю имеет место. Более четко этот признак проявляется на  $M^1$ ,  $M_1 - M_3$ .

**С р а в н е н и е.** Проводится по мере описания последующих видов.

**З а м е ч а н и я.** Среди известных в настоящее время видов рода сохраняется в более частой повторности примитивные резервные морфотипы. Это в полной мере касается как элементов усложнения жевательной поверхности постоянных коренных, прежде всего  $M^1 - M^2$  и  $M_1 - M_2$ , так и наличия трехкоренных  $M^1$ .

**Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е.** Древний мэотис юго-запада Украины, слои, лежащие в непосредственной близости к зоне контакта с верхнесарматскими отложениями. В корреляции с местонахождениями крупных млекопитающих в пределах этого региона, вероятно, соответствует новоелизаветовскому подкомплексу белкинского фаунистического комплекса, а в сопоставлении с биозонами Мейна — низам 12-й зоны.

*P. orienteuropaeus* Topachevski et Scorik,  
sp. nov.

**Г о л о т и п.** Полностью сохранившаяся нижнечелюстная кость с  $M_1 - M_3$ ; с. Протопоповка, уступ восточного берега Хаджибейского лимана, нижний слой — пески с многочисленными раковинами *Unionidae*, 1,5—2,0 м от уреза воды в лимане; поздний миоцен—мэотис, вероятно, средний. Хранится в коллекциях отдела палеозоологии позвоночных и палеонтологического музея ИЗАН Украины, № 50.

Таблица 1. Промеры (мм) и индексы (%) нижней челюсти рода *Pseudostictetus* Tor. et Scov. gen. nov.

Морфологический признак	P. antiqus Tor. et Scov., sp. nov. (древний мэотис)		P. orienteurascus Tor. et Scov. sp. nov. (средний? мэотис)	P. Koltzosi Schaub, (поздний мэотис)
	Черевичное, нижний слой	Новоплзаветовка 3		
Альвеолярная длина $M_1 - M_3$	5,15; 5,25; 5,3; 5,5	5,15-5,32-5,55 (n = 5)	4,85-5,33-5,85 (n = 14)	6,0; 6,0; 6,2
Длина по коронке $M_1$	1,75-1,91-2,15 (n = 5)	1,9; 1,97	1,86; 1,95; 2,00	2,1
$M_3$	1,5-1,62-1,75 (n = 7)	1,6; 1,62; 1,75	1,45; 1,7; 1,75	2,04
Длина диастемы	4,6; 4,9	4,0-4,13-4,3	3,5-4,32-4,6 (n = 6)	5,2; 5,91
$h$ pars dentale на уровне средней альвеолы $M_1$	3,42; 4,0; 4,0; 4,12	3,9; 4,17; 4,7; 4,7	3,7-4,3-4,6 (n = 9)	5,00; 5,02
Ширина основания отростка венечного	-	-	1,15; 2,5	-
углового	-	-	2,25	-
сочленовного	2,0; 2,75	-	2,6-2,91-3,5 (n = 5)	-
Длина сочленовного отростка по верхнему краю	-	-	2,7; 3,5; 3,75; 4,00	-
Наименьшее расстояние от подборочного отверстия до задней вырезки	(n = 7)	(n = 5)	4,3; 4,45; 9,10; 10,0	-
до угла массиверной площадки	0,8-1,0-1,22	1,4-1,45-1,55	0,35-1,26-1,65 (n = 14)	1,51; 1,79
Ширина восходящей ветви	-	-	5,35; 4,25	-
Наименьшая $h$ челюсти между нижней и венечной вырезками	-	-	5,75	-

Индексы (% альвеолярной длине  $M_1 - M_3$ )

Длина по коронке $M_1$	28,3; 28,5; 30,8; 33,9	34,2; 37,8	35,4; 38,3; 39,6	36,0
$M_3$	88,3; 93,3	29,3; 30,8; 31,5	29,8; 31,8; 33,6	35,0
Длина диастемы	65,1; 74,9; 75,4	75,4; 83,7; 86,5; 87,6	72,1-81,3-94,8 (n = 6)	83,0; 101,0
$h$ pars dent. на уровне $M_1$	74,2; 80,9; 84,6; 90,3	74,2; 80,9; 84,6; 90,3	75,2-80,0-91,7 (n = 9)	80,0; 86,0
Ширина основания отростка венечного	-	-	22,7; 46,7	-
углового	-	44,5	47,7-54,6-69,3 (n = 5)	-
сочленовного	36,1; 38,0	-	49,5; 66,6; 74,2; 74,7	-
Длина сочленовного отростка по верхнему краю	-	-	17,0; 19,0; 79,4; 85,1	-
Наименьшее расстояние от подборочного отверстия до угловой вырезки	-	-	16,9-28,2-32,1 (n = 14)	24,0; 30,0
челюсти	15,0; 19,0; 19,4; 23,2	25,2-27,2-30,0 (n = 5)	84,1; 100,0	-
до угла массиверной площадки	-	-	11,3	-
Ширина восходящей ветви	-	-	-	-
Наименьшая $h$ челюсти между нижней и венечной вырезкой	-	-	-	-



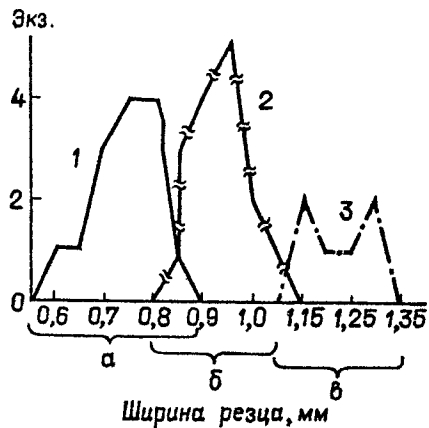


Рис. 47. Соотношение ширины резца ( $M_1$  —  $M_3$ ) у разных видов рода *Pseudocricetus*: 1 — *P. antiquus* sp. nov.; 2 — *P. orienteurgoraeus* sp. nov.; 3 — *P. kormosi* Schaub; а — 5,15 м; 5,25; 5,3; 5,55; б — 4,85—5,33—5,8 ( $n = 18$ ); в — 6,0; 6,0; 6,1; 6,5; 6,2—6,5—6,7 ( $n = 7$ , типовая серия)

разрезах с местонахождением остатков крупных млекопитающих гиппарионовой фауны вблизи с.Новоелизаветовка, но залегающих на более высоких уровнях — Новоелизаветовка 3. Эти сборы представлены в следующем количестве: обломки верхнечелюстной кости с  $M^1 - M^2 - 1$ ,  $M^1 - 1$ ,  $M^2 - M^3 - 1$ ,  $M^2 - 4$  экз.; горизонтальные ветви нижнечелюстной кости и их обломки с  $M_1 - M_3 - 1$ ,  $M_1 - M_2 - 1$ ,  $M_1 - 1$ ,  $M_2 - M_3 - 3$ ,  $M_2 - 3$ , без постоянных коренных — 1 экз.; изолированные постоянные коренные:  $M^1 - 20$ ,  $M^2 - 20$ ,  $M^3 - 15$ ,  $M_1 - 11$ ,  $M_2 - 16$ ,  $M_3 - 17$  экз. Хранятся там же, где и голотип.

**Ди аг н о з.** Размеры сходны с предыдущим видом: длина  $M_1 - M_3$  менее 6,0 мм (4,85—5,3—5,85 мм). Нижний резец расширенный: при совпадении длин нижнего зубного ряда его ширина превышает 0,85 мм (рис. 47).

**О п и с а н и е.** Горизонтальная ветвь нижней челюсти относительно высокая: ее высота на уровне альвеолы  $M_1$ , как правило, превышает 75 % длины нижнего ряда постоянных коренных (табл. 1). Переднезадний поперечник нижнего резца в подавляющем большинстве случаев превышает 1,3 мм. Сочленовный отросток расширенный — ширина его основания более 40 % длины нижнего зубного ряда (табл. 1). Подбородочное отверстие в среднем более удалено от переднего края массивной площадки, чем у предыдущего вида. Свободный мезолоф на  $M^2$  представлен не более чем у 10—40 % популяций. Оба передних гребня экстеро- и интероантерокона  $M^1$  сохраняются не более, чем у

Д о п о л н и т е л ь н ы й материал. Обломки верхнечелюстной кости с  $M^1 - M^3 - 2$ ,  $M^1 - M^2 - 7$ ,  $M^1 - 4$ ,  $M^2 - M^3 - 2$ ,  $M^2 - 4$ , без постоянных коренных — 5 экз.; горизонтальные ветви нижнечелюстной кости и их обломки с  $M_1 - M_3 - 3$ ,  $M_1 - 1$ ,  $M_2 - M_3 - 3$ ,  $M_2 - 7$ ,  $M_3 - 2$ , без постоянных коренных — 9 экз.; изолированные постоянные коренные:  $M^1 - 32$ ,  $M^2 - 17$ ,  $M^3 - 9$ ,  $M_1 - 19$ ,  $M_2 - 18$ ,  $M_3 - 16$  экз. Все происходит из того же местонахождения, что и голотип.

Кроме того, серийный материал был получен из основания толщи песков и гравелитов, вскрывающейся в одном

50 % популяций. У 40—50 % экземпляров  $M^1$  отсутствует постеролофная марка вследствие редукции заднего гребня метакона. В соединении антерокона  $M_1$  с последующей парой бугорков резко сокращается частота встречаемости двойной связи (36—47 %) и резко возрастает количество морфотипов, характеризующихся одинарной связью (32—33 %). Мезолофид на  $M_1$  наблюдается в единичных случаях. Размерные показатели отдельно взятых зубов полностью совпадают с таковыми предыдущего вида (рис. 38, 42).

**С р а в н е н и е.** При полном сходстве размеров четко отличается от *P. antiquus* — большей шириной и, возможно, переднезадним поперечником нижнего резца (рис. 47), более высокой горизонтальной ветвью нижней челюсти, более расширенным основанием сочленовного отростка и, по-видимому, менее сближенным подбородочным отверстием и передним краем массивной площадки нижней челюсти. Характеризуется также иным распределением основных и резервных морфотипов по таким признакам, как строение передних гребней антерокона на  $M^1$ , наличие или отсутствие постеролофной марки на том же моляре, двойной или одинарной связи антеролофида на  $M_1$  и частота сохранения мезолофида.

**З а м е ч а н и я.** По частоте сохранности древних признаков, в первую очередь мезолофида на  $M_1$ , представляет собой эволюционно более продвинутую форму. Не исключена прямая трансформация *P. antiquus* в *P. orienteurgoraeus*.

**Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е.** Средний мэотис юго-запада Украины. В корреляции с местонахождениями крупных млекопитающих в пределах этого региона, по всей вероятности, соответствует белкинскому подкомплексу одноименного комплекса, а в сопоставлении с биоцонами Мейна — верхам 12-й зоны.

#### *P. kormosi* Schaub, 1930

**М а т е р и а л.** 1. Обломки верхнечелюстной кости с  $M^1 - M^2 - 1$ ,  $M^1 - 1$ ,  $M^2 - 2$ ,  $M^3 - 1$  экз.; горизонтальные ветви нижней челюсти и их обломки с  $M_1 - M_3 - 2$ ,  $M_1 - M_2 - 1$ ,  $M_2 - M_3 - 2$ ,  $M_2 - 2$ , без постоянных коренных — 1 экз.; изолированные постоянные коренные:  $M^1 - 2$ ,  $M^2 - 7$ ,  $M^3 - 2$ ,  $M_1 - 7$ ,  $M_2 - 5$ ,  $M_3 - 4$  экз.; с. Андреевка, поздний мэотис, пески и гравелиты, лежащие в цоколе понтических отложений.

2. Обломки верхнечелюстной кости с  $M^1 - M^3 - 1$ ,  $M^1 - M^2 - 1$ ,  $M^1 - 2$ ,  $M^2 - 1$ , без постоянных коренных — 1 экз.; обломки горизонтальной ветви нижней челюсти с  $M_2 - M_3 - 1$ ,  $M_2 - 1$  экз.; изолированные постоянные коренные:  $M^1 - 6$ ,  $M^2 - 10$ ,  $M^3 - 4$ ,  $M_1 - 7$ ,  $M_2 - 7$ ,  $M_3 - 8$  экз.; с. Новоукраинка, верхний мэотис, толща песков и гравелитов.

литов, лежащая в цоколе понтических отложений — 3—4 м ниже понтических известняков — местонахождение Новоукраинка 1.

3. Обломки верхнечелюстной кости с  $M^1$  — 2 экз.; изолированные постоянные коренные:  $M^{1*}$  — 2,  $M^2$  — 2,  $M_1$  — 2 экз.; с. Ореховка, верхний мэотис, толща песков и гравелитов, лежащая в цоколе понтических отложений.

4. Изолированные постоянные коренные:  $M^1$  — 14,  $M^2$  — 21,  $M^3$  — 21,  $M_1$  — 8,  $M_2$  — 19,  $M_3$  — 33 экз.; Одесса, самые низы понта — лектостратотип, зона непосредственного контакта с мэотисом.

Перечисленный материал хранится в коллекциях отдела палеозоологии позвоночных и палеонтологического музея ИЗАН Украины.

Д и а г н о з. Самый крупный из известных в настоящее время представителей рода: длина нижнего ряда постоянных коренных 6,0 мм и более. Ширина нижнего резца более 0,85 мм.

О п и с а н и е. Горизонтальная ветвь нижней челюсти сравнительно высокая: отношение высоты на уровне альвеолы  $M_1$  не менее 80 % альвеолярной длины  $M_1$  —  $M_3$ . Подбородочное отверстие, как и у *P. orienteuropaeus*, удалено от переднего края массивной пластинки нижней челюсти (табл. 1). По типу строения постоянных коренных сходен с предыдущим видом, хотя все без исключения постоянные коренные в среднем заметно крупнее, чем у *P. antiquus* и *P. orienteuropaeus* (рис. 38, 42). Переднезадний поперечник нижнего резца более 1,1 мм. Кроме того, в строении  $M_1$  преобладает ограниченно двойная связь антероноида с последующей парой бугорков — у более 50 % и резко сокращается одинарная — не больше 10 % популяций.

С р а в н е н и е. От двух предыдущих видов отличается более крупными размерами, что проявляется в альвеолярной длине нижнего ряда постоянных коренных, ширине и переднезаднем поперечнике нижнего резца (рис. 47). В средних величинах более крупные размеры *P. kormosi*, по сравнению с *P. antiquus* и *P. orienteuropaeus*, четко фиксируются и по отдельно взятым постоянным коренным (рис. 38, 42). Характеризуется также иным распределением основных и резервных морфотипов по такому признаку, как характер связей антероноида  $M_1$  с последующей парой бугорков. Кроме того, от *P. antiquus* отличается более высокой горизонтальной ветвью нижнечелюстной кости, резким сокращением морфотипов  $M_2$  с относительно свободным мезолофом и  $M^1$  с наличием двух передних гребней антероноида. По этим признакам проявляет значительное сходство с *P. orienteuropaeus*.

З а м е ч а н и я. Вероятно, представляет собой наиболее эволюционно продвинутую форму, отражая конечную фазу развития хомяков этого рода. По-видимому, находится в прямой филогенетической связи с *P. antiquus* и *P. orienteuropaeus*. Любопытно, что у древнеплиоценовых популяций этого вида проявляется определенно выраженная тенденция к вторичному уменьшению абсолютных размеров, что особенно

четко фиксируется на  $M^1$ ,  $M_1$  и  $M_2$  (рис. 38, 42). Однако несмотря на это, ошибки при определении представителей этого вида по размерным показателям практически исключаются, поскольку в переходной зоне располагаются крупные по размерам формы *P. kormosi*, резко отличающиеся по этому показателю от более древних *P. antiquus* и *P. orienteuropaeus*. Следует, однако, подчеркнуть, что эти изменения размерных показателей, в сущности, не затрагивают  $M^3$  и  $M_3$ . Таким образом, не исключено, что *P. kormosi* при дальнейших исследованиях на более обильном материале окажется представленным в пределах юго-запада европейской части Украины 2—3-аллохронными популяциями. Во всяком случае, уже сейчас намечаются более крупная, с несколько укороченными  $M^3$  и  $M_3$  позднемэотическая и более мелкая древнепонтическая формы с относительно крупными верхним и нижним третьими постоянными коренными. Не исключено также, что в составе позднемэотической популяции может проявиться и наиболее древняя ореховская группировка, превосходящая по размерам близких между собой андреевскую и новоукраинскую популяции. Следует также отметить в среднем более крупные размеры западноевропейских представителей этого вида — типовой формы из Венгрии (Полгарди) и испанских *P. cf. kormosi* из местонахождения Crevillente 6 [48, 86]. Следовательно, в этом случае может иметь место и проявление географической изменчивости вида. Среди восточноевропейских *P. kormosi* к таковой популяции из Венгрии наиболее близка форма из Ореховки.

Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Завершающая фаза позднего миоцена (поздний мэотис) — древнейший плиоцен Западной и Восточной Европы. В корреляции с западноевропейской биозональной схемой соответствует верхам 13-й биозоны, а древнейшие нижнепонтические находки юго-запада Украины — границе и низам 14-й биозоны. В сопоставлении с мэотическими сообществами крупных млекопитающих северного участка Восточной Паратетиды, по-видимому, должны быть отнесены к черевычанскому подкомплексу белкинского комплекса и частично к самой древней из известных понтических микротерриофаун — фонтановскому подкомплексу из лектостратотипа понта [39].

#### *P. cf. orienteuropaeus* из Новоукраинки 2

В отличие от местонахождения мелких млекопитающих Новоукраинка 1 приурочено к значительно более низкому стратиграфическому уровню — гравелитам, залегающим непосредственно над местонахождением остатков крупных млекопитающих гиппарионовой фауны, относимой к верхам сармата [17].

М а т е р и а л. Обломок горизонтальной ветви нижнечелюстной

кости с  $M_1 - M_3 - 1$  экз.; изолированные постоянные коренные:  $M^1 - 12, M^2 - 6, M^3 - 3, M_1 - 12, M_2 - 2, M_3 - 1$  экз. Весь материал хранится в коллекциях отдела палеозоологии позвоночных и палеонтологического музея ИЗАН Украины.

**Описание и сравнение.** Размеры мелкие: альвеолярная длина  $M_1 - M_3 - 5,2$  мм. По размерным показателям всех постоянных коренных полностью укладывается в зону средних значений *P. orienteuropaeus* и *P. antiquus*, т.е. заметно мельче, чем *P. kormosi* (рис. 38, 42). К сожалению, отсутствуют нижние резцы, что, учитывая значительное сходство в строении постоянных коренных у первых двух видов, очень затрудняет окончательное определение серии остатков, в сущности, предопределяя использование открытой номенклатуры. Однако сохранившаяся горизонтальная ветвь нижнечелюстной кости по таким признакам, как относительная ее высота на уровне  $M_1$  (96,1) и степень удаления ментального отверстия от переднего края массивной площадки (23,0), ближе к *P. orienteuropaeus*, чем к *P. antiquus*. С первым эту популяцию сближает также преобладание среди  $M^2$  морфотипов с мезолофом, трансформированным в передний гребень метакона, или проявляющих резко выраженную тенденцию к таковой трансформации, доминирование  $M^1$  без постеролофной марки, резкое сокращение частоты встречаемости двойной связи антероконоида на  $M_1$  с последующей парой бугорков — преобладают ограничено двойная и одинарная связи. Не обнаружены также морфотипы с сохранившимся мезолофидом  $M_1$ . Однако в довольно частой повторности — в двух случаях из двенадцати встречаются трехкорневые  $M^1$ .

**З а м е ч а н и я.** Не исключено, что эта форма представляет собой одну из древнейших аллохронных популяций *P. orienteuropaeus*, промежуточную между более древней *P. antiquus* и типичными представителями восточноевропейских псевдокрицетус. Рассмотрение ее в качестве звена в филогенетическом ряду *P. antiquus* — *P. orienteuropaeus* — *P. kormosi* не встречает каких-либо существенных противоречий. Но для точной интерпретации ее систематического положения требуются дополнительные материалы.

**Геологическое и географическое распространение.** Начало среднего мезотиса юго-запада Украины. В корреляции с местонахождениями крупных млекопитающих этого региона, очевидно, представляют собой древнейший этап белкинского подкомплекса одноименного комплекса, в связи с чем не может рассматриваться как единое ярусное образование с новоукраинской макротерофауной.

#### *Pseudocricetus sp. из Новозметовки*

**М а т е р и а л.** Обломки горизонтальной ветви нижнечелюстной кости с  $M_1 - M_2 - 2$  экз.; изолированные постоянные коренные: 107

$M^1 - 3, M^2 - 5, M^3 - 1, M_1 - 6, M_2 - 7, M_3 - 2$  экз. Весь материал происходит из гравелитов, залегающих выше верхнего горизонта с остатками крупных млекопитающих гиппарионовой фауны, — Костев овраг. Хранится в коллекциях отдела палеозоологии позвоночных и палеонтологического музея ИЗАН Украины.

**Описание и сравнение.** По размерным показателям  $M^1$  несколько мельче *P. kormosi*, хотя часть  $M_1$  попадает в зону крайне малых значений этого признака у сравниваемого вида. В целом, по-видимому, укладывается в границы *P. orienteuropaeus*, несколько смещаясь в переходную к *P. kormosi* зону (рис. 42). В строении жевательной поверхности коренных также четко просматривается тип, свойственный *P. orienteuropaeus* и *P. kormosi*, но не *P. antiquus*. Во всяком случае, резко снижено число морфотипов  $M^2$ , имеющих относительно свободный мезолоф, среди  $M^1$  доминируют формы без постеролофной марки, среди  $M_1$  преобладают экземпляры с ограничено двойной и одинарной связью антероконоида с последующей парой бугорков.

**З а м е ч а н и я.** Вероятно, может представлять собой переходную популяцию к *P. kormosi*. Однако окончательное определение ее систематического статуса требует более полной информативной основы.

**Геологическое и географическое распространение.** Конец среднего мезотиса юго-запада Украины. В корреляции с мезотическими сообществами крупных млекопитающих, еще соответствует, очевидно, белкинскому подкомплексу одноименного комплекса, в конечном счете фиксируя его заключительную фазу. Следовательно, как и в случае с новоукраинской популяцией *P. cf. orienteuropaeus*, местонахождение остатков крупных млекопитающих гиппарионовой фауны, приуроченное к верхнему горизонту Костева оврага, и ориктоценозы микротерий, связанные с вышележащими гравелитами, относятся к другим стратиграфическим уровням в рамках одного регионального подразделения.

#### *Pseudocricetus sp. — мелкая форма из проблематичного нижнего понта Фрунзовки 2*

**М а т е р и а л.** Обломки верхнечелюстной кости с  $M^1 - M^3 - 1, M^1 - M^2 - 1$  экз.; обломки горизонтальной ветви нижнечелюстной кости с  $M_2 - M_3 - 3$  экз.; изолированные постоянные коренные:  $M^1 - 1, M^3 - 1, M_1 - 4, M_2 - 3$  экз. Весь перечисленный материал происходит из проблематичного нижнего понта Фрунзовки 2 — пески и гравелиты, залегающие значительно ниже собственно кучурганской толщи. Хранится в коллекциях отдела палеозоологии и палеонтологического музея ИЗАН Украины.

**Описание и сравнение.** Будучи геологически несколько моложе позднемезотических и древних понтических *P. kormosi*, отлича-

ется от последних мелкими размерами: альвеолярная длина  $M_1 - M_2 - 4,8$  мм. Эти отличия в полной мере проявляются и по отдельно взятым постоянным коренным, которые почти полностью укладываются в зону средних значений этого признака у некрупных, но значительно более древних *P. antiquus* и *P. orienteuropaeus* — соответственно древний и средний мзотис (рис. 38, 42). Однако, если учесть, что древнейшие понтические *P. kormosi* по сравнению с позднемзотическими формами этого вида в среднем имели более мелкие размеры, популяция из Фрунзовки 2, по-видимому, не нарушает общей тенденции ко вторичному уменьшению размеров. По типу строения нижних резцов почти укладывается в границы изменчивости *P. orienteuropaeus*, хотя по переднезаднему поперечнику могут достигать средних значений этого показателя у позднемзотических восточноевропейских *P. kormosi* (рис. 47). Но по ширине лежат в зоне средних значений этого признака у *P. orienteuropaeus*, т.е. значительно уже, чем у *P. kormosi*. Кроме того, в отличие от всех прочих видов рода, наблюдаются элементы начальной инверсии эмали на внутреннюю грань резца, что свидетельствует о некоторой эволюционной продвинутой популяции. По типу строения постоянных коренных сходен с *P. kormosi*. Однако не обнаружены какие-либо следы элементов сложности — мезолофа на  $M^1 - M^2$  и соответственно мезолофа на  $M_1 - M_2$ , обычно сохраняющихся в какой-то мере у более древних форм. Кроме того, популяция из Фрунзовки 2 характеризуется очень слабым развитием внутренней ветви антеролофа  $M_2$  и укороченным  $M_3$  (рис. 48).

**З а м е ч а н и я.** По всей вероятности, представляет собой заключительную фазу развития рода. Этим особенно и объясняется проявление черт эволюционной продвинутой — начальный этап инверсии эмали на нижних резцах и, по-видимому, практически полная редукция элементов сложности на постоянных коренных. Не исключена видовая самостоятельность формы, что может быть подтверждено в дальнейшем на более обильном материале. По степени инверсии эмали на нижних резцах достигает уровня некоторых *Allocricetus*, однако имеет  $M^3$  с хорошо развитой внутренней ветвью антеролофа, которая не подвержена столь глубокой редукции, вплоть до полной, свойственной *Allocricetus*. Но, учитывая, что у древнейших *Allocricetus* — *A. anterolopidens* и *A. praebursae* (описание некоторых приведено ниже) этот признак все же находит определенное проявление, не исключена принадлежность популяции из Фрунзовки 2 к одной из переходных форм между *Pseudocricetus* и *Allocricetus*, чем, видимо, фиксируется возможность прямой трансформации рода в род. Однако западное Причерноморье Украины едва ли является зоной трансформации, ибо в последующие фазы древнего плиоцена — понта и в среднем плиоцене — киммерии, происходит коренная перестройка ассоциаций низших хомячьих, в составе которых, во всяком случае, отсутствует *Allocricetus*. Послед-

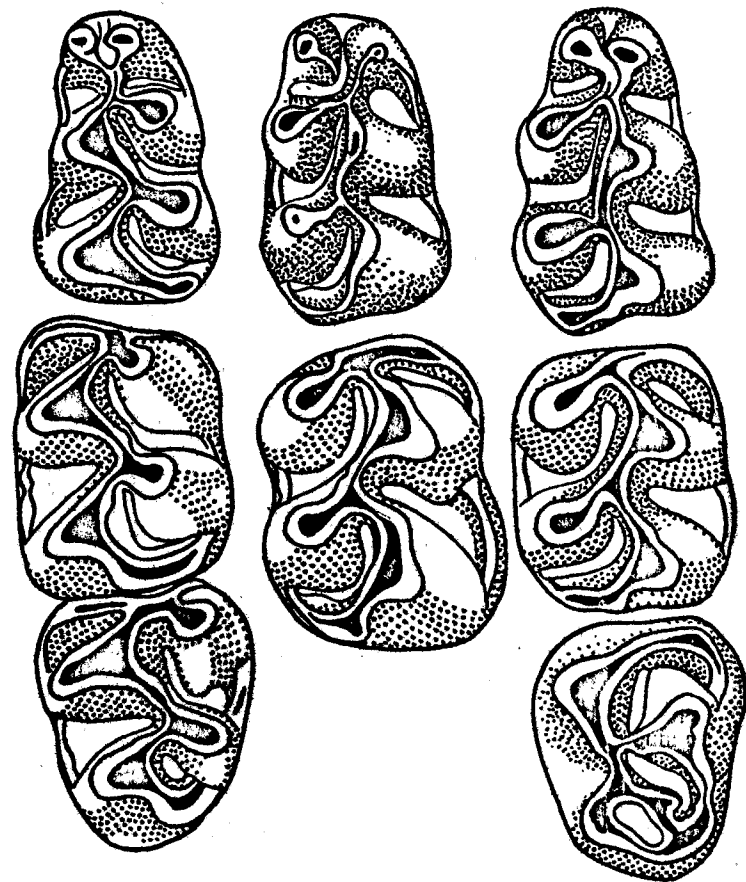


Рис. 48. *Pseudocricetus* sp. (мелкая форма),  $M_1 - M_3$ , нижний понт, Фрунзовка 2, жевательная поверхность (ряды составлены)

ний впервые появляется в составе позднелиоценовых акчагыльских сообществ мелких млекопитающих.

**Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е.** Завершающая фаза первой половины древнего понта западного Причерноморья Украины, найден в составе крайне аридного сообщества, занимающего промежуточное положение между самыми низами (лектостратотин) и средней частью нижнего понта (Виноградовка). В корреляции с сообществами крупных млекопитающих древнего плиоцена, вероятно, соответствует слоям с первыми находками *Camelidae* — род *Gigantocamelus* в нижних частях понтических известняков — пильный камень [39].

Род *Stylocricetus* Topachevski  
et Scorik, gen. nov.

Типовой вид. *Stylocricetus meoticus* sp. nov.; начало второй половины позднего миоцена — древнейший мэотис Западного Причерноморья Украины (местонахождение Черевичное, нижний слой).

Диагноз. Объединяет средних по размерам Cricetinae, приближающихся по этому признаку к современному *Allocricetulus* (альвеолярная длина  $M^1 - M^3 - 5,1-5,5$  мм;  $M_1 - M_3 - 4,9-5,6$ ). Антерокон на  $M^1$  и соответственно антероконид на  $M_1$  четко дифференцированы на наружный и внутренний бугорки — экстеро- и интероантерокон на верхних и соответственно экстеро- и интероантероконид на нижних (рис. 49, 50). Мезостиль на  $M^1 - M^3$  сильно развит, соединен с вершиной паракона, трансформирован в вытянутый продольно, высокий, расширенный наружный гребень или даже мощный бугорок, соединяющий паракон с основанием метакона, тем самым полностью замыкая соответствующую входящую складку лабиального ряда в глубокую марку, сохраняющуюся на всех стадиях стертости зуба (рис. 49). Гребень или бугорок постоянно участвует в образовании рисунка стирания. Элементы сложности на верхних постоянных коренных — мезолоф, а на  $M^1$  и передняя поперечная шпора как самостоятельные образования отсутствуют.  $M_2^2$  сильно вытянуты в продольном направлении, сужены. Резцовые отверстия длинные: заканчиваются примерно на уровне переднего края передней внутренней альвеолы  $M^1$  и сближены с ее внутренним краем (рис. 51).

Описание. Массетерная пластинка узкая и высокая — ее длина примерно равна, или меньше длины альвеолы  $M^1$ , а высота по переднему краю превосходит длину. Передний край спрямлен, задний — слабо вышуклый (вышуклость направлена вперед). По плоскости сильно вогнута из-за значительного смещения заднего края наружу по отношению к переднему. Массетерная бугристость от умеренно до сильно развитой, рельефной, преимущественно округлая в очертаниях, располагается на верхнечелюстной кости у основания массетерной пластинки, ближе к ее переднему краю (рис. 51). Задненаружный край резцового отверстия округлен четко выраженным гребнем. Снаружи от него обычно четко обозначено предзубное углубление. Твердое небо, вероятно, не расширено, с хорошо обозначенным срединным продольным гребнем, выраженным от начала резцовых отверстий.

Нижняя челюсть с укороченной диастемой: ее длина меньше таковой двух передних постоянных коренных. Сочленовный отросток в основном крицетинного типа, слабо сужается по направлению к мышечку и имеет вогнутый верхний край (рис. 52). Подбородочное отверстие сравнительно крупное, сближенное с передним краем массетерной площадки, расстояние между ними обычно меньше длины  $M_2$ .

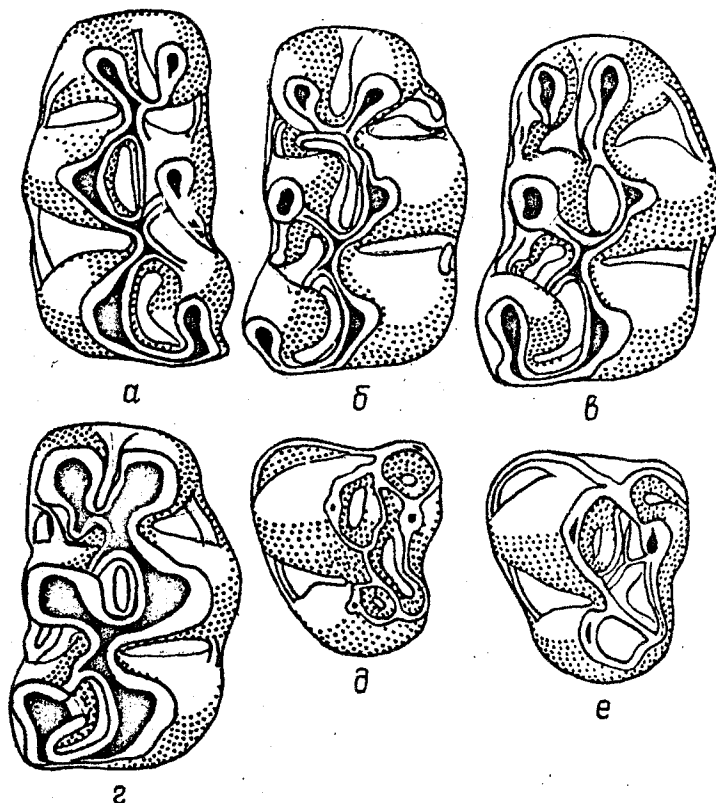


Рис. 49. *Stylocricetus meoticus* sp. nov.,  $M^1$ ,  $M^2$ , жевательная поверхность:

a —  $M^1$ ; средний мэотис, Новоелизаветовка 3; б-г —  $M^1$ ;  
д, е —  $M^2$ , древний мэотис, Черевичное, нижний слой

Нисходящий (нижний) гребень массетерной площадки резко выражен, заканчивается спереди хорошо развитым массетерным бугорком (рис. 52). Восходящий ее гребень сглаженный. Альвеолярный бугор умеренно развит, расположен на уровне венежного отростка. Однако следующая за ним мускульная ямка на наружной стороне сочленовного отростка глубокая и имеет резко выраженный, особенно спереди, нижний гребень.

Антерокон на  $M^1$  сильно расчлененный. Вырезка, расчленяющая интеро- и экстероантерокон, очень глубокая, что в полной мере проявляется и на передней стенке антерокона. В результате высота свободных частей экстеро- и интероантерокона спереди на начальных стадиях стертости составляет примерно половину высоты коронки там же. Следы подобной дифференциации элементов антерокона сохраняются

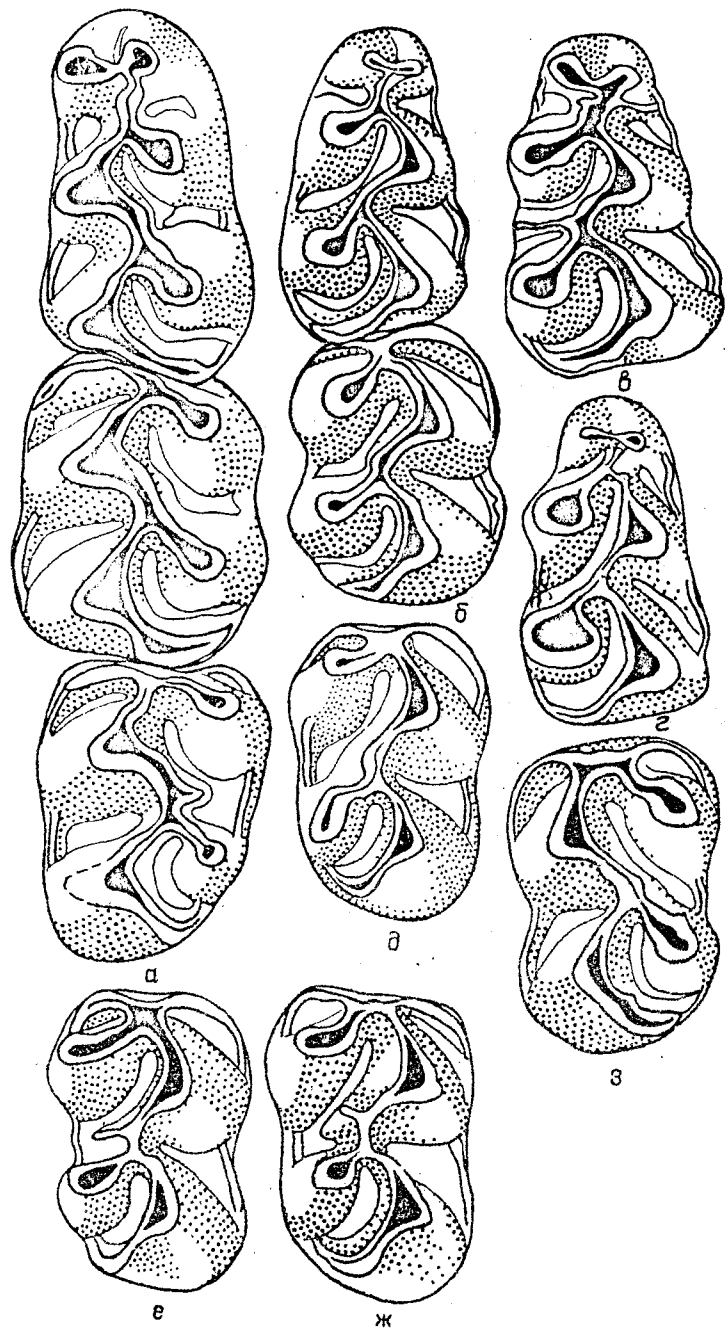


Рис. 50. *Stylocricetus meoticus* sp. nov.,  $M_1 - M_8$ , древний мэотис, Черевичное, нижний слой, жевательная поверхность:  
а-ж - объяснение в тексте

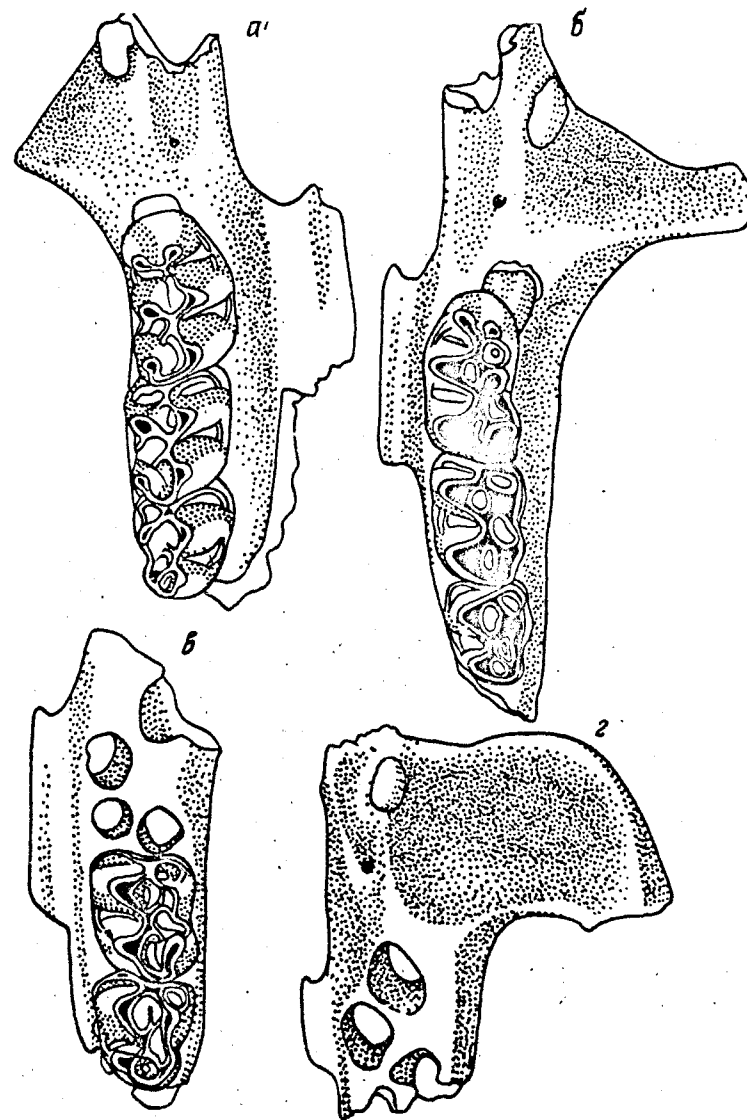


Рис. 51. *Stylocricetus meoticus* sp. nov., заднечелюстной отдел черепа, древний мэотис, Черевичное, нижний слой

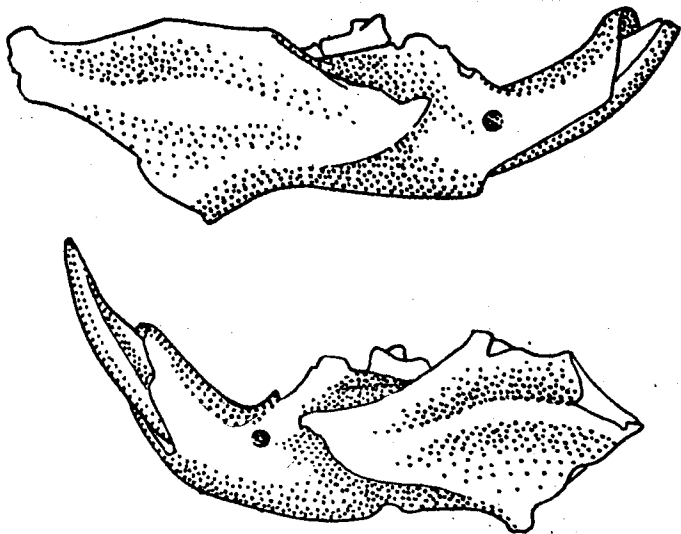


Рис. 52. *Stylocricetus meoticus* sp. nov., строение нижней челюсти, древний мэотис, Черевичное, нижний слой

выплоть до сильных стадий стертости, нивелируясь только на конечно стертых зубах (рис. 49). В этом случае разделяющая элементы антерокона вырезка замыкается в антероконную марку (рис. 49, г). Антероконный отдел несколько сужен, что в какой-то мере отражает тенденцию к сближению экстеро- и интероантерокона. Соединение антерокона с протоконом осуществляется через сильно развитый задний гребень интероантерокона. Задний гребень экстероантерокона соединен с последним далеко вне зоны контакта с протоконом. Наверное, он представляет собой сложное образование, возникшее путем слияния собственно заднего гребня с передней поперечной шпорой. Во всяком случае, у подавляющего большинства этих зубов четко выражен угол контакта указанных гребней, а при разорванном заднем гребне экстероантерокона сохраняются следы и того, и другого (рис. 49, б). Иногда задний гребень экстероантерокона может образовывать несколько скошенный назад выступ, направленный в сторону парастилиа, как правило, сильно развитого, хотя слабее, чем мезостиль. Проявляет тенденцию к трансформации в гребень, замыкающий марку, образующуюся за счет соответствующей наружной входящей складки. Однажды только элементы парастилиа не входили в контакт с основанием экстероантерокона. Следовательно, образование парастильной марки является правилом на всех стадиях стертости  $M^1$ . Паракон характеризуется двойной связью с протоконом, хотя в подавляющем большинстве случаев его передний гребень развит значительно слабее

заднего (рис. 49, а, в). Только один раз наблюдалось его полное отсутствие. Можно заключить, что образование передней марки также является правилом на всех стадиях стертости  $M^1$ . При отсутствии переднего гребня паракона происходит слияние ее с парастильной маркой. Наконец, паракон оказывается связанным вершинной связью с основанием метакона через метастиль, что отмечалось в "Диагнозе". Однако по мере стирания зубов эта связь может трансформироваться даже в вершинную и по отношению к метакону. Последнее обусловлено тем, что у значительной части экземпляров метакон заметно сжат в поперечном направлении. Поэтому его рисунок стирания оказывается вытянутым продольно, находя тем самым прямой контакт с высоким сильно развитым мезостильным гребнем. Метакон имеет только хорошо развитый передний гребень. Задний отсутствует, хотя его функциональным аналогом, по-видимому, является прямая вершинная связь метакона с лабиальным концом заднего воротничка. Таким образом, и здесь скорее всего проявляется связь по типу стильной, а не гребневой. В связи с этим постеролофная марка всегда отсутствует. Трансформированный в гребень постеролоф полностью оконтуривает основание метакона сзади и, как показано выше, входит с ним в вершинную связь (рис. 49, а-г). В степени развития внутренних стилей какие-либо отличия от вымерших и рецентных *Cricetinae* не наблюдаются. Корневая формула 4. Внутренние корни достаточно широко расставлены, причем передний заметно крупнее заднего (рис. 51, в). Не исключено, что этот признак окажется специфичным для рода, поскольку у большинства прочих *Cricetinae*, во всяком случае у *Cricetus* и *Allocricetus*, в размерах указанных корней наблюдается обратное соотношение, либо они имеют равную величину.

Сильно вытянутый продольно, суженный  $M^2$  с раздвоенным антеролофом. Его наружная и внутренняя ветви, особенно первая, трансформированы в высокие гребни, контактирующие соответственно с основаниями паракона и протокона, образуя тем самым глубокие наружную и внутреннюю антеролофные марки. Глубина внутренней может быть меньше наружной, поскольку внутренняя ветвь антеролофа у части экземпляров несколько скошена по отношению к плоскости жевательной поверхности зуба. Передний и задний гребни паракона одинаково сильно развиты, высокие, в связи с чем передняя марка четко оконтурена и сохраняется на всех стадиях стертости жевательной поверхности. Мезостильная связь паракона и метакона выражена резко, чем на предыдущем моляре. Во всяком случае, уже на слабо и среднестертых зубах она от примыкающей может переходить в вершинную. Метакон с мощным передним гребнем, задний как таковой в обычном понимании отсутствует. Двойная связь метакона с протоконом осуществляется, как и на предыдущем моляре, через постеролоф, трансформированный в высокий гребень. Даже на слабо



и средние стертых зубах эта связь имеет характер вершинной, поскольку метакон в большей мере, чем паракон, сжат в поперечном направлении. Таким образом, задняя марка четко выражена на всех стадиях стертости, хотя из-за отсутствия собственно заднего гребня метакона она представляет собой сложное образование, поскольку включает постеролофную марку. Мезолоф чаще всего отсутствует. Лишь у одного экземпляра на переднем гребне метакона наблюдался небольшой, направленный вперед и наружу выступ, который, вероятно, можно интерпретировать как следы последнего. Корней четыре.

Как и предыдущий моляр,  $M^3$  с раздвоенным передним воротничком, ветви которого имеют резко выраженную гребенчатую структуру. Однако мощным развитием с образованием наружной антеролофной марки, в какой-то мере сопоставимым с таковым предыдущего моляра, характеризуется только его наружная ветвь (рис. 49). Внутренняя проявляет некоторую тенденцию к редукции: она заметно ниже наружной, в подавляющем большинстве случаев скошена по отношению к плоскости жевательной поверхности и, как правило, теряет всякую связь с наружной, а следовательно, и с последующей парой основных бугорков, сохраняясь в виде различной степени выраженного гребневидного выступа у основания протокона (рис. 49, д). В связи с этим внутренняя антеролофная марка не образуется даже на сильно стертых зубах (рис. 49, е). Однажды только наблюдался контакт наружного и внутреннего гребней антеролофа. Передний и задний гребни паракона, как и на предыдущем моляре, обычно в равной мере хорошо развиты, четко оконтуривая переднюю марку, сохраняющуюся на всех стадиях стертости. Однако в отдельных случаях задний гребень может непосредственно входить в контакт с передним, либо даже утрачивать связь с параконном, полностью сохраняя ее с протоконом. Мезостильная связь паракона с метаконном мощная, преимущественно вершинная, изредка только контактная. Передний гребень метакона хорошо развит, высокий. Задний как таковой отсутствует. По аналогии с предыдущим моляром двойная связь метакона с гипоконном осуществляется только через очень высокий антеролоф. Задняя марка всегда глубокая, представлена на всех стадиях стертости зуба. Корней четыре.

Нижние постоянные коренные более консервативны в своем строении. Поэтому их диагностика по сравнению с верхними затруднена. Тем более, что на этих зубах полностью завершено становление типа строения, свойственного всем без исключения неогеновым и плейстоценовым евразийским *Cricetini*. Так,  $M_1$  всегда характеризуется четко дифференцированным на два бугорка антероконидом. Очень часто такое разделение имеет поверхностный характер, хотя двойственная природа этого элемента зуба, как правило, четко проявлена и на его передней стенке в виде более-менее резко выраженной борозды, тяну-

щейся почти по всей высоте коронки между интеро- и экстероантероконидом. Эта борозда наиболее углублена и расширена в области вершины антероконида. Реже оказывается выраженной и неглубокая вырезка, разделяющая экстеро- и интероантероконид. Однако и в этом случае ее глубина во многом лимитируется сильным развитием гребня, соединяющего вершины наружного и внутреннего бугорков, в связи с чем высота их свободных околовершинных частей остается крайне малой. Элементы антероконида с последующей парой бугорков соединяются преимущественно через задний гребень экстероантероконида, хотя в достаточно частой повторности этот гребень оказывается смещенным внутрь жевательной поверхности, располагаясь примерно по центру последней между наружным и внутренним бугорками (рис. 50). Связь через интероантероконид не наблюдалась. Единственным более-менее надежным отличием от синхронных во времени и встречающихся в совместном залегании *Pseudocricetus* в строении  $M_1$  является гипертрофированное у *Stylocricetus* развитие эктостильного гребня, сильно смещенного лабиально, что предопределяет резкое расширение заднего отдела зуба (рис. 50, а, в). Этот признак свойствен в той же мере и  $M_2 - M_3$ . В остальном  $M_1$  *Stylocricetus* не проявляет какой-либо специфики в своем строении. В двух случаях наблюдался четко выраженный длинный мезолофид (рис. 50, в). Возможно также, что  $M_1$  *Stylocricetus* более сужен в антероконидном отделе (рис. 50, б, в).

Более надежны для диагностики  $M_2 - M_3$ . Это прежде всего определяется по их значительной вытянутости в продольном направлении. Среди низших хомячьих Евразии подобный признак свойствен только *Mesocricetus*. Для обоих зубов также характерно гипертрофированное развитие наружной ветви переднего воротничка, которая на  $M_2$  в силу своей значительной величины оказывается заметно выдвинутой вперед по отношению к переднему краю коронки (рис. 50, а, б). Внутренняя ветвь антеролофида на этом моляре всегда имеется, хотя развита неизмеримо слабее наружной. Как правило, она характеризуется скошенным положением по отношению к плоскости жевательной поверхности, хотя у отдельных экземпляров эта скошенность не выражена. Имеются переходные морфотипы, как и по степени развития внутренней ветви антеролофида. Примечательным признаком, свойственным  $M_2 - M_3$ , является наличие у значительной части экземпляров сильно выраженной вогнутости переднего гребня метаконида, что свойственно скорее представителям трибы *Megacricetodontini* подсемейства *Cricetodontinae*, чем *Cricetinae*. Однако среди последних этот признак иногда проявляется у древних *Kowalskia* (*K. progressa*). В меньшей мере он выражен на переднем гребне энтоконидом. Для  $M_3$  свойствен также слабо суженный талонидный отдел, что делает его похожим на  $M_2$ . Однако для него характерна значительно меньшая, чем на  $M_2$ , степень редукции внутренней ветви переднего воротничка (рис. 50, д, е, ж), кото-



рая не скошена к основанию метаконида и практически расположена в одной плоскости с жевательной поверхностью зуба. Для  $M_2 - M_3$  в равной мере свойствен высокий постеролофид, находящийся в контактной связи с основанием энтокониды. Какие-либо элементы вершинной их связи не выражены. Мезолофид полностью отсутствует на  $M_2$ , на  $M_3$  — обычно очень короткий, не более 1/4 возможной полной длины, но может и отсутствовать (рис. 50, д, э).  $M_3$  сравнительно крупный, но, как правило, не короче, а длиннее  $M_2$ .

Нижний резец со слабо выпуклой передней гранью, расширенный по отношению к переднезаднему его поперечнику. Эмаль не заходит на его внутреннюю грань, образуя четко выраженное ребро в зоне перехода передней грани во внутреннюю.

**С р а в н е н и е.** От всех известных вымерших и современных Cricetinae Старого Света отличается сильно сдвинутым назад краем резцового отверстия, заканчивающегося на уровне переднего внутреннего корня  $M^1$  и коррелирующей с этим признаком сближенностью задненаружного края этого отверстия с внутренним краем альвеолы того же корня. У прочих евразийских Cricetinae в лучшем случае заканчивается на уровне переднего края альвеолы переднего наружного корня  $M^1$ , выдвинутой далеко вперед, или на значительном удалении от последней. Естественно, при этом происходит резкое увеличение расстояния между задненаружным краем резцового отверстия и наружным краем альвеолы переднего внутреннего корня  $M^1$ . Единственную аналогию по этому признаку демонстрируют современные африканские *Mystromys*, хотя по остальным краниологическим показателям и типу строения постоянных коренных указанные роды мало сопоставимы.

По типу строения массетерной пластинки — сравнительно тонкой, со спрямленным передним краем и слабо вогнутым задним — ближе всего к *Phodopus* и некоторым вымершим среднеплиоценовым мелким низшим хомячкам юга Украины — *Odessamys gen. nov.*

По строению верхних постоянных коренных — гинертрофия дополнительной связи паракона с метаконем через мезостиль с образованием наружного продольного гребня в устье соответствующей входящей складки, а также по наличию более сильно развитых гребней и наружных стилей вообще, что также приводит к образованию на сравнительно ранних стадиях стертости зубов соответствующих дополнительных марок, не имеет аналогий среди большинства вымерших и современных Cricetinae Евразии, кроме отдельных представителей рода *Kowalskia* — *K. complicidens*. Однако от последней четко отличается полной редукцией элементов сложности — мезолофом, а на  $M^1$  передней шпорой, а также сильно вытянутыми в продольном направлении  $M^2$  и  $M_2 - M_3$ . Последний признак находит аналогию только у ныне живущих *Mesocricetus*. Кроме того, на  $M_2$  *Stylocricetus* всегда отсутствует

ет мезолофид. Но он всегда имеется у морфологически сходных *Kowalskia*. Спорадично это образование и на  $M_1$  *Stylocricetus*, в то время как у *Kowalskia* этой группы, как показано ранее, выражен постоянно. Отличается от конвергентно сходных *Kowalskia* и полностью сложившейся корневой формулой  $M^1$  — четыре корня против трех-четырех у *Kowalskia*.

**З а м е ч а н и я.** Почти полную аналогию в строении по крайней мере  $M^1 - M^2$  — четко выраженную дополнительную связь паракона с метаконем — демонстрирует филум *Cricetodon*, *Hispanomys*, *Deperetomys*, *Pseudoruscinomys*, *Ruscinomys* и *Byzantinia*, входящий в состав подсемейства Cricetodontinae в качестве номинативной трибы — Cricetodontini. Это тем более интересно, поскольку у форм с четко выраженной стилевой связью на  $M^1 - M^2$  полностью завершается дифференциация антерокона на  $M^1$  на два бугорка. Однако столь далеко эволюционно продвинутые по этому признаку перечисленные выше роды Cricetodontini полностью сохраняют крайне архаичное строение  $M_1$  — полностью не расчлененный антероконид, сильно сближенный с последующей парой бугорков. Интересно также, что в этом филуме встречаются формы с четко выраженным мезолофом — *Deperetomys*, что уже само по себе не исключает, как его сборный характер, так и достаточно широкую эволюционную радиацию. Однако, как бы там ни было, по типу строения  $M_1$ , полностью дифференцированный на два бугорка антероконид, *Stylocricetus* не сопоставим с этой группой и четко фиксирует свое положение в составе подсемейства Cricetinae.

Не является исключением этот тип строения верхних постоянных коренных и для некоторых вымерших плиоценовых представителей американских *Hesperomyiinae* — *Pliotomodon*.

Таким образом, становится вполне очевидным, что подобные параллелизмы сплошь и рядом возникают как в близко-, так и отдаленно-родственных филумах низших хомячковых, что, учитывая их глобальный характер, позволяет думать о возможности оценки этого явления в качестве одного из генеральных направлений в эволюции грызунов этой группы. Не исключено, что этот процесс представляет собой один из возможных вариантов универсального адаптационного направления приобретения смешанного типа питания с резким возрастанием в кормовых рационах доли вегетативных частей растений, т.е. усилением зеленоядности. Однако, как показало будущее, подобный путь эволюции, вероятнее всего, оказался инадаптивным в смысле В.О.Ковалевского. Во всяком случае, в эволюции зеленоядных форм грызунов в дальнейшем процесс адаптационного пошел на другому универсальному пути — развития полевкозубости, а не усиления складчатых структур, возникших путем увеличения стилевых и гребневых структур. Следует также подчеркнуть, что явление полевкозубости, хотя геологически и моложе стилезубости, однако является

достаточно древним и известно, начиная с валлезия у представителей подсемейства Cricetodontinae — трибы Microtocricetini.

С о с т а в р о д а. На сегодняшний день представлен только типовым видом — *S. meoticus* sp. nov. из древнейшего мэотиса Западного Причерноморья Украины. Единственная находка из среднего мэотиса Новоелизаветовки 3 не поддается дифференциации по отношению к типовой серии.

Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Завершающий этап второй половины позднего миоцена — древний и средний мэотис юго-запада Украины.

*S. meoticus* Topachevski et Scorik, sp. nov.

Г о л о т и п. Обломок верхнечелюстной кости с прилегающими частями твердого неба и нижней частью массетерной пластинки, сохранивший полный ряд постоянных коренных; древнейший мэотис; ряд местонахождений восточного берегового уступа Хаджибейского лимана вблизи с. Черевичное (примерно 15–17 км севернее Одессы), нижний костеносный горизонт. Хранится в коллекциях Отдела палеозоологии и палеонтологического музея ИЗАН Украины, № 51.

Д о п о л н и т е л ь н ы й м а т е р и а л. Обломок верхнечелюстной кости с полным рядом постоянных коренных по характеру сохранности сходен с голотипом — 1 экз., обломок верхнечелюстной кости с

Таблица 2. Промеры (мм) и индексы (%) верхних коренных зубов рода *Stylocricetus* из разных местонахождений

Морфологический признак	<i>S. meoticus</i> Topachevski et Scorik, sp. nov.		
	Древний мэотис	Древнейший средний мэотис	Средний мэотис
	Черевичное, нижний слой	Протопоповка	Новоелизаветовка 3
$M^1$ Длина	2,02–2,14–2,25 ( $n = 7$ )	2,09	2,05
Ширина	1,21–1,26–1,35 ( $n = 7$ )	1,32	1,25
$M^2$ Длина	1,52–1,62–1,76 ( $n = 6$ )	1,71	—
Ширина	1,20–1,26–1,31 ( $n = 6$ )	1,45	—
$M^3$ Длина	1,26–1,35–1,47 ( $n = 8$ )	1,54	—
Ширина	1,10–1,17–1,26 ( $n = 8$ )	1,4	—
$M^1$ $\frac{\text{Ширина}}{\text{Длина}}$ 100	53,7–58,9–61,8	63,1	60,9
$M^2$ $\frac{\text{Ширина}}{\text{Длина}}$ 100	68,1–77,7–82,2	84,7	—
$M^3$ $\frac{\text{Ширина}}{\text{Длина}}$ 100	74,8–85,1–95,2	64,9	—

$M^1 - M^2 - 1$ , обломок той же кости с альвеолами  $M^1 - M^3 - 1$ , обломок той же кости с  $M^1 - 1, M^2 - M^3 - 1, M^2 - 1$ ; изолированные верхние постоянные коренные —  $M^1 - 3, M^3 - 5$ ; нижняя челюсть с полностью сохранившимся рядом постоянных коренных и частично восходящей ветвью — 1, нижние челюсти, по степени сохранности сходные с предыдущей с  $M_2 - M_3, - 4$ ; обломки горизонтальной ветви нижней челюсти — с  $M_1 - M_2 - 4, M_2 - M_3 - 2$ , только с  $M_2 - 1$ ; изолированные нижние постоянные коренные —  $M_1 - 6, M_2 - 7, M_3 - 6$ . Все происходят из того же местонахождения, что и челюсти, место хранения то же.

Кроме того, обломок верхнечелюстной кости с полностью сохранившимся рядом постоянных коренных из древнейшего мэотиса вблизи с. Протопоповка (10 км севернее Одессы), восточный береговой уступ Хаджибейского лимана, цокольный горизонт по отношению к мощной толще гравелитов эоплейстоценовых и плейстоценовых террас. Место хранения то же, что и у голотипа.

Изолированный  $M^1$  из среднего мэотиса Новоелизаветовки 3. Место хранения то же, что и у голотипа.

Д и а г н о з. Совпадает с таковым рода.

О п и с а н и е и с р а в н е н и е. То же, что и для рода. Размерные показатели — в табл. 2, 3.

Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Древний и средний мэотис юго-западного Причерноморья Украины.

Под *Odessamys*\* Topachevski et Scorik, gen. nov.

Т и п о в о й в и д. *Odessamys palatocristatus* sp. nov.; Западное Причерноморье Украины: Одесса, катакомбы; средний плиоцен (молдавский фаунистический комплекс).

\* Название фиксирует местонахождение типового вида — карст, вскрытый катакомбами в пределах г. Одессы.

Таблица 3. Промеры (мм) и индексы (%) нижних коренных зубов рода *Stylocricetus* из местонахождения Черевичное

Морфологический признак	<i>S. meoticus</i> Topachevski et Scorik, sp. nov.	
	(древний мэотис, нижний слой)	
$M_1$ Длина	1,85–1,98–2,10 ( $n = 11$ )	
Ширина	1,11–1,17–1,30 ( $n = 11$ )	
$M_2$ Длина	1,55–1,65–1,80 ( $n = 16$ )	
Ширина	1,15–1,28–1,55 ( $n = 16$ )	
$M_3$ Длина	1,57–1,70–1,90 ( $n = 16$ )	
Ширина	1,15–1,26–1,40 ( $n = 16$ )	
$M_1$ $\frac{\text{Ширина}}{\text{Длина}}$ 100	55,5–59,4–63,4	
$M_2$ $\frac{\text{Ширина}}{\text{Длина}}$ 100	65,7–76,1–87,0	
$M_3$ $\frac{\text{Ширина}}{\text{Длина}}$ 100	66,8–74,2–86,5	

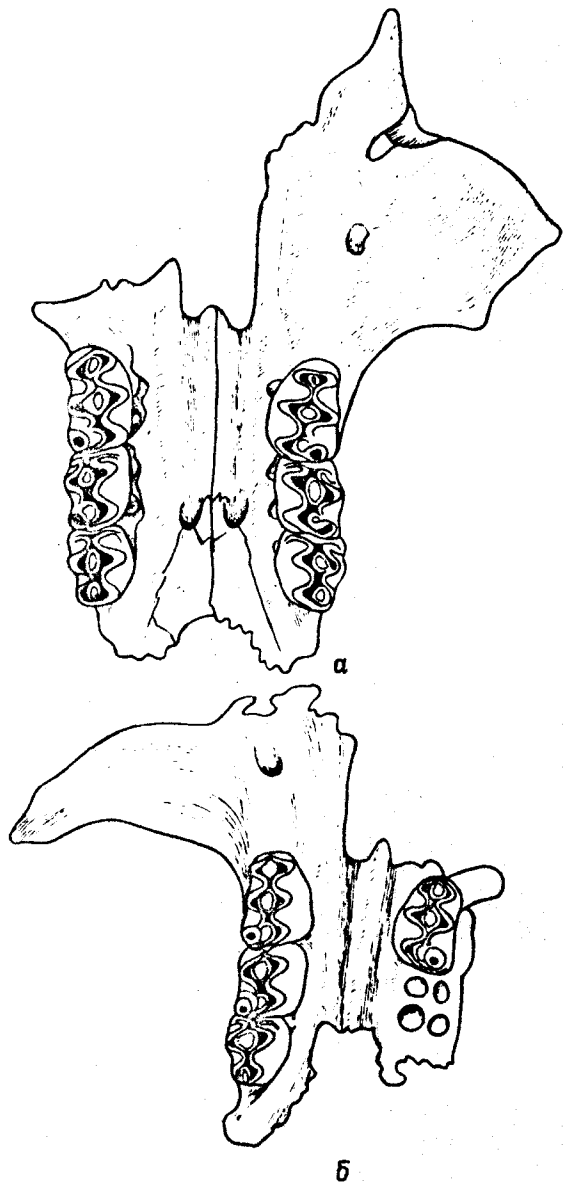


Рис. 53. *Odessamys palatocristatus* sp. nov., задне-небный отдел черепа, средний плиоцен, Одесса, катакомбы:

а — голотип, б — паратип

**Д и а г н о з.** Типичный представитель трибы *Cricetini*, сочетающий в строении жевательного аппарата признаки современных родов *Cricetulus* Milne-Edwards и *Phodopus* Miller, с одной стороны, и плиоценовых *Kowalskia* Fahlbusch и *Allocricetus* Schaub — с другой. Размеры мелкие: альвеолярная длина верхнего и нижнего рядов постоянных коренных, за редким исключением, менее 4,5 мм; длина  $M^1$  менее 2,0 мм. Твердое небо относительно узкое (индекс ширины между  $M^1$  менее 70 % альвеолярной длины ряда постоянных коренных), с мощным срединным гребнем (рис. 53). Передний и задний края массивной пластины скуловой дуги (*ramus inferior*) ровные или приближающиеся к таковым. Массивная бугристость сравнительно крупная, рельефная, располагается непосредственно на основании скуловой дуги у ее переднего края. Гребень, ооконтуривающий задненаружный край резцового отверстия, мощный, переходящий на челюстную кость, выражен вплоть до последнего края альвеолы  $M^1$ . Система нижней челюсти

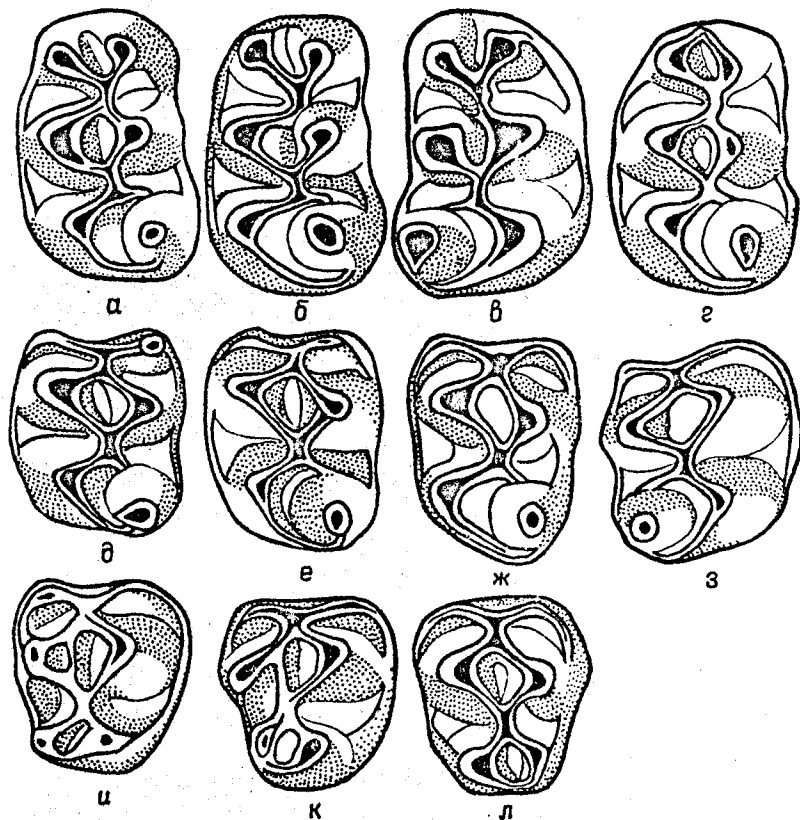


Рис. 54. *Odessamys palatocristatus* sp. nov.,  $M^1 - M^3$ , средний плиоцен, Одесса, катакомбы, жевательная поверхность:

а-д —  $M^1$ ; е-з —  $M^2$ ; и-л —  $M^3$

короткая, как правило, меньше длины ряда постоянных коренных. Антерокон  $M^1$  разделенный, причем экстеро- и интероантерокон дифференцированы как самостоятельные бугорки и на передней стенке коронки на протяжении более 1/3 высоты последней. Мезолоф короткий, значительно не достигает наружного края коронки  $M^1$ . В большинстве случаев не связан с метаконом, располагается перпендикулярно продольной оси коронки у основания последнего. Реже скошен назад, частично переходит на основание метакона, выполняя роль переднего гребня этого бугорка (рис. 54, б, г). В последнем случае зубы приобретают тип строения, свойственный *Allocricetus* и большинству рецентных палеарктических *Cricetini*. Передняя шпора на  $M^1$  всегда отсутствует. Внутренняя ветвь переднего воротничка одинаково хорошо развита на  $M^2$  и  $M^3$ .  $M^3$  относительно крупный, приближается по своей

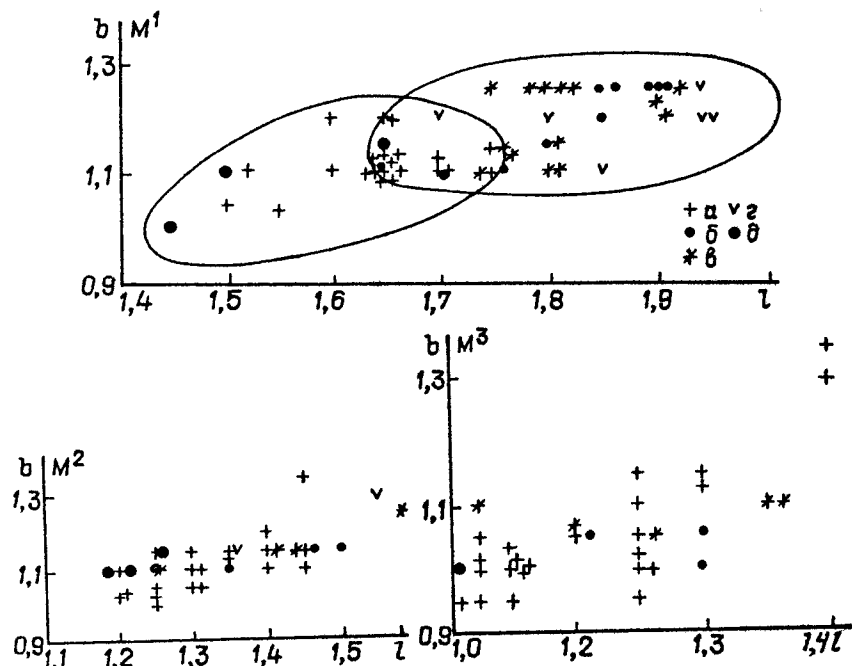


Рис. 55. Отношение длины ( $l$ ) к ширине ( $b$ )  $M^1 - M^3$  *Odessamys palatocristatus* sp. nov., средний плиоцен:

Одесса, катакомбы (а), Обуховский карьер – слой II (б), III (в), IV (г); Котловина, нижний слой (д)

длине к таковой  $M^2$  (отношение его длины к таковой  $M^2$  в среднем составляет 90; отношение к альвеолярной длине  $M^1 - M^3 - 23,8 - 27,9 - 30,0$ ) (рис. 55). Антероконид на  $M_1$  очень часто не расчлененный, либо поверхностно расчлененный – следы дифференциации экстеро- и интероантероконида на передней стенке коронки едва намечены (рис. 56). Мезолофид на  $M_1$  всегда отсутствует.

О п и с а н и е. Массетерная пластинка черепа относительно узкая, с низким передним краем (табл. 4). Задние края резцовых отверстий и передние края альвеол  $M^1$  сближены. Венечный отросток нижней челюсти в основании относительно широкий (табл. 5). Сочленовный отросток короткий, расширенный. Восходящая ветвь относительно широкая (рис. 57). Постоянные коренные со сравнительно низкими коронками.

$M^1$  в подавляющем большинстве случаев с четырьмя корнями: мощным антероконным передним и слабее развитыми средним внутренним (протоконным), задним внутренним (гипоконным) и наружным (метаконным). Таким образом, тип строения корней в целом

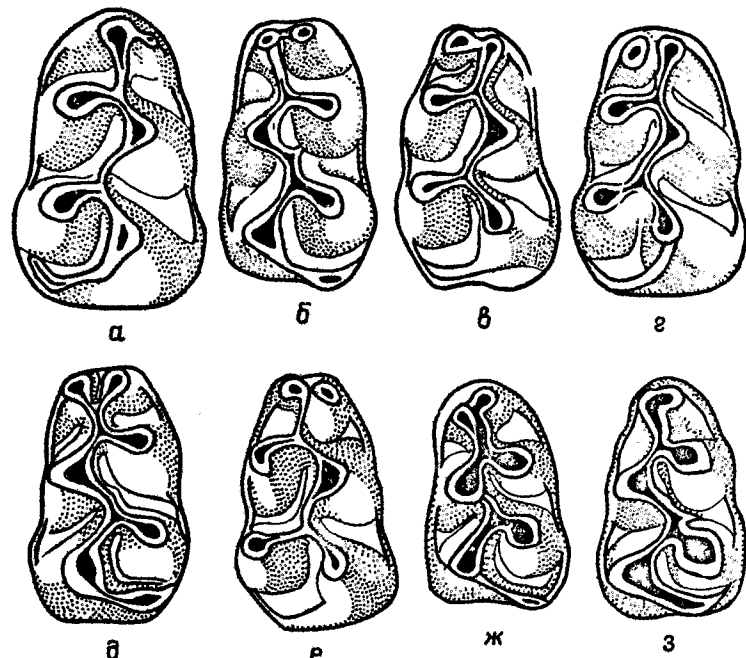


Рис. 56. *Odessamys palatocristatus* sp. nov.,  $M_1$ , средний плиоцен, Одесса, катакомбы, жевательная поверхность:

а-д – Одесса, катакомбы; е-з – Котловина, нижний слой

отражает таковой, свойственный большинству рецентных родов палеарктических *Cricetini*, прежде всего таких близких родов, как *Cricetulus* и *Phodopus*. Однако у *Odessamys* средний внутренний корень по размерам примерно равен заднему внутреннему (рис. 58). Кроме того, в отдельных случаях протоконный корень раздвоен (представлен двумя самостоятельными корешками) либо наоборот сращен с задним внутренним. В последнем варианте строение корней этого зуба практически соответствует древнему типу, свойственному *Cricetodontinae* и сохранившемуся лишь у древнейших миоплиоценовых *Cricetini*, в частности, у некоторых видов *Kowalskia*. Интеро- и экстероантерокон в подавляющем большинстве случаев имеют хорошо развитые передние и задние гребни, в связи с чем образование антероконной марки происходит на сравнительно ранних стадиях стирания зуба. Соединение указанных наружного и внутреннего бугорков антерокона с продольным гребнем, ведущим к последующей паре бугорков, самостоятельное (рис. 54). Передний гребень паракона у некоторых видов сильно развит, что предопределяет раннее образование передней марки. Метакон без гребней. Задняя марка образуется за счет мезолофа и зад-

Таблица 4. Промеры (мм) и индексы (%) черепа ископаемых хомячков родов *Odessamus* и рецентных *Sicretulus* и *Phodopus*

Морфологический признак	<i>O. palatocristatus</i> Tor. et Scov.		<i>Cr. migratorius</i> Pall.		<i>Cr. barabensis</i> Pall.		<i>Phodopus sungarus</i> Mill.	
	Средний плиоцен		Николаевская обл. (n = 23)		Бурятия		Тува (n = 15)	
	Одесса, катакомбы							
Длина зубного ряда по альвеоле	3,9-4,1-4,2 (n = 14)	3,6-3,9-4,5	3,5-3,8-4,1 (n = 15)	3,5-3,7-3,9				
Длина по коронке								
M <sup>1</sup>	1,5-1,6-1,7 (n = 15)	1,6-1,6-1,8	1,5-1,6-1,7	1,5-1,7-2,3			1,5-1,5-1,7	
M <sup>2</sup>	1,0-1,1-1,2 (n = 10)	0,9-0,9-1,1	0,8-0,9-1,1	0,8-0,9-1,1			0,8-0,8-0,9	
Ширина твердого неба на уровне переднего корня M <sup>1</sup>	2,0-2,4-2,7 (n = 6)	2,6-3,0-3,3	2,9-3,3-4,0	3,0-3,0-3,7			3,0-3,0-3,7	
между задними корнями M <sup>2</sup>	2,2-2,2-2,4 (n = 3)	2,1-2,9-3,3	2,4-2,7-3,0	2,5-2,5-3,0			2,5-2,5-3,0	
Массетерная площадка								
ширина средней части	1,8-2,0-2,5 (n = 9)	1,5-2,1-2,5	1,4-1,9-2,4	1,2-1,7-2,3			1,2-1,7-2,3	
наибольшая ширина	2,0-2,3-2,6 (n = 13)	2,0-2,5-2,9	1,9-2,4-2,6	2,0-2,1-2,5			2,0-2,1-2,5	
h передней стенки (n = 5)	1,9; 2,4; 2,5; 3,0	2,0-2,8-3,5	2,0-2,6-3,2	2,4-2,6-3,5			2,4-2,6-3,5	
Расстояние между задними краями резцовых отверстий и альвеолы M <sup>1</sup>	0,1-0,2-0,6 (n = 11)	0,3-0,5-0,8	0,1-0,3-0,4	0,1-0,2-0,5			0,1-0,2-0,5	

Индексы (к альвеолярной длине M<sup>1</sup> - M<sup>2</sup>)

Длина по коронке							
M <sup>1</sup>	36,5-38,8-41,4 (n = 12)	37,7-41,8-44,4	40,0-42,9-44,7 (n = 15)	38,4-41,0-47,2			
M <sup>2</sup>	23,8-27,9-30,0 (n = 10)	20,5-23,0-26,2	22,5-23,4-25,5 (n = 13)	20,5-22,0-25,1			

Ширина твердого неба между передними корнями M<sup>1</sup> между задними корнями M<sup>2</sup> Массетерная пластинка ширина средней части наибольшая ширина h передней стенки Расстояние между задними краями резцовых отверстий и альвеолы M<sup>1</sup>

M <sup>1</sup>	50,0-59,2-65,8 (n = 5)	65,0-78,6-92,1	76,3-86,8-105,2 (n = 13)	76,9-78,6-102,7
M <sup>2</sup>	53,6; 53,6; 60,0 (n = 3)	52,5-78,1-87,1	58,5-70,8-88,2	66,6-75,3-92,0
M <sup>3</sup>	42,8-51,4-62,5 (n = 6)	45,9-54,7-64,8	40,0-51,4-63,1 (n = 15)	33,3-49,5-60,5
M <sup>4</sup>	52,3-57,4-65,0 (n = 10)	50,0-63,9-80,5	50,0-59,4-71,4	54,0-59,4-69,4
M <sup>5</sup>	46,9; 59,5; 60,0 (n = 3)	54,0-71,7-83,3	50,0-68,2-85,2	64,1-77,3-92,1
M <sup>6</sup>	0,14-0,34-0,62 (n = 9)	0,10-0,4-0,75	0,1-0,38-0,81 (n = 9)	0,1-0,47-0,85

Таблица 5. Промеры (мм) и индексы (%) нижней челюсти ископаемых хомячков рода *Odessamus* и рецентных *Sicretulus* и *Phodopus*

Морфологический признак	<i>O. palatocristatus</i> Tor. et Scov.		<i>O. simionescui</i> Schaub.		<i>Cr. migratorius</i> Pall.		<i>Cr. barabensis</i> Pall.		<i>Phodopus sungarus</i> Mill.	
	Средний плиоцен		Обуховский карьер		Николаевская обл.		Бурятия		Тува	
	Одесса, катакомбы	Копловина, нижний слой								
Длина зубного ряда по альвеолам M <sup>1</sup> - M <sup>2</sup>	3,8-4,0-4,3 (n = 29)	4,35	3,85; 4,0; 4,2; 4,35	3,8-3,8-4,3 (n = 23)	3,5-3,6-4,1 (n = 14)	3,2-3,6-3,9 (n = 15)				
Длина по коронке										
M <sup>1</sup>	1,4-1,4-1,5 (n = 26)	1,35-1,8-2,4 (n = 7)	1,55-1,69-1,85 (n = 8)	1,5-1,6-1,7	1,5-1,55-1,7	1,4-1,4-1,6				
M <sup>2</sup>	1,2-1,3-1,4 (n = 26)	1,6; 1,85	1,20-1,43-1,55 (n = 23)	1,0-1,1-1,3	1,0-1,1-1,2	0,9-1,0-1,1				

Промеры

Морфологический признак	O. palatocristatus Top. et Scot.		O. simionescui Schaub.		Cr. migrat- gius Pall.	Cr. barabensis Pall.	Phodopus sun- gorus Mill.
	Средний типосей						
	Одесса, катакомбы	Котловина, нижний слой	Обуховский карьер	Николаевская обл. (n = 23)	Бурятия (n = 14)	Тува (n = 15)	
Длина диастемы	3,0-3,5-4,0 (n = 13)	-	-	3,6-4,0-4,6	2,9-3,5-4,5	3,3-3,6-4,0	
h pars dentale на уровне середины альвеолы M <sub>1</sub>	3,2-3,6-4,1 (n = 25)	-	-	3,3-3,6-4,2	2,6-3,0-3,8	2,9-3,3-3,9	
Ширина основания отростка веночного	1,2-1,4-1,6 (n = 14)	-	1,65	1,0-1,0-1,4	1,0-1,1-1,3	0,9-1,0-1,2	
углового	1,9; 1,9; 2,4; 2,4	-	-	1,3-1,6-2,2	1,5-1,6-1,8	1,5-1,8-2,0	
сочленовного	1,5-2,2-2,4	-	-	1,6-1,9-2,3	1,7-1,9-2,4	1,9-2,0-2,5	
Длина сочленовного от- ростка по верхнему краю	2,1-2,3-3,0 (n = 10)	-	-	2,0-2,3-2,9	1,4-1,7-2,6	2,2-2,8-3,3	
Наименьшее расстояние от подбородочного отверстия до задней вырезки	6,6-7,0-7,8 (n = 15)	-	-	6,7-7,6-8,7	5,8-6,5-7,7	6,8-7,1-7,7	
до угла массивной площадки	0,5-0,8-1,0 (n = 28)	1,0	0,4; 0,75; 0,65	0,7-0,9-1,4	0,7-0,8-1,1	0,7-0,9-1,0	
Ширина восходящей ветви	4,1-4,7-5,5 (n = 18)	-	-	3,9-4,4-5,1	3,5-3,6-4,1	3,1-3,6-4,4	
Наименьшая h восходящего отдела между нижней и вспечной вырезками	3,6-4,4-5,2 (n = 17)	-	5,2	4,0-4,2-5,0	3,3-3,9-4,9	3,4-4,1-5,0	

Индексы (к альвеолярной длине M<sub>1</sub> - M<sub>3</sub>)

Длина по коронке M <sub>1</sub>	34,1-37,0-39,4 (n = 26)	-	-	36,3-38,6-41,0 (n = 16)	37,5-39,9-42,8 (n = 14)	37,8-41,3-46,8 (n = 15)
M <sub>3</sub>	29,2-33,1-36,8 (n = 16)	-	-	27,2-29,8-33,3 (n = 17)	27,0-29,1-33,3 (n = 14)	25,7-27,8-31,4 (n = 15)
Длина диастемы	76,8-89,2-100,0 (n = 16)	-	-	100,0-106,1- 118,1 (n = 16)	78,3-99,7-112,5 (n = 14)	85,7-102,8- 118,0 (n = 14)
Высота pars dent. на уровне M <sub>1</sub>	78,0-90,1-100,0 (n = 25)	-	-	87,8-98,0-106,8 (n = 17)	70,2-86,2-102,7 (n = 14)	80,5-93,4- 112,1 (n = 14)
Ширина основания отростка веночного	28,5-36,9-40,0 (n = 14)	-	-	22,7-29,9-35,0 (n = 17)	26,8-29,0-32,5 (n = 14)	25,0-28,4-32,4 (n = 14)
углового	46,3-51,7-58,5 (n = 4)	-	-	36,3-49,9-63,4 (n = 15)	40,0-42,8-46,1 (n = 13)	42,1-49,7-59,3 (n = 14)
сочленовного	37,5-58,5-61,5 (n = 21)	-	-	47,6-54,3-62,5 (n = 17)	43,5-53,8-62,1 (n = 14)	43,2-58,2-75,7 (n = 15)
Длина сочленовного от- ростка по верхнему краю	48,8-59,4-76,9 (n = 10)	-	-	54,5-69,8-81,0 (n = 16)	35,8-48,2-65,0 (n = 14)	59,4-80,4- 104,2 (n = 14)
Наименьшее расстояние от подбородочного отверстия до угловой вырезки	16,6-18,1-19,7 (n = 15)	-	-	17,6-20,1-22,1 (n = 17)	15,6-17,9-20,2 (n = 14)	17,0-19,8-23,3 (n = 14)
челюсти	13,8-22,0-28,8 (n = 28)	-	-	12,5-19,3-26,1 (n = 17)	18,9-23,6-30,6 (n = 14)	18,9-25,4-28,5 (n = 14)
до угла массивной площадки	9,7-12,4-24,3 (n = 18)	-	-	9,7-11,3-12,5 (n = 17)	8,9-9,8-10,8 (n = 14)	8,2-10,2-12,5 (n = 14)
Ширина восходящей ветви	9,0-11,0-12,5 (n = 17)	-	-	9,5-11,1-12,9 (n = 17)	8,9-10,9-13,1 (n = 14)	8,9-11,4-14,2 (n = 14)

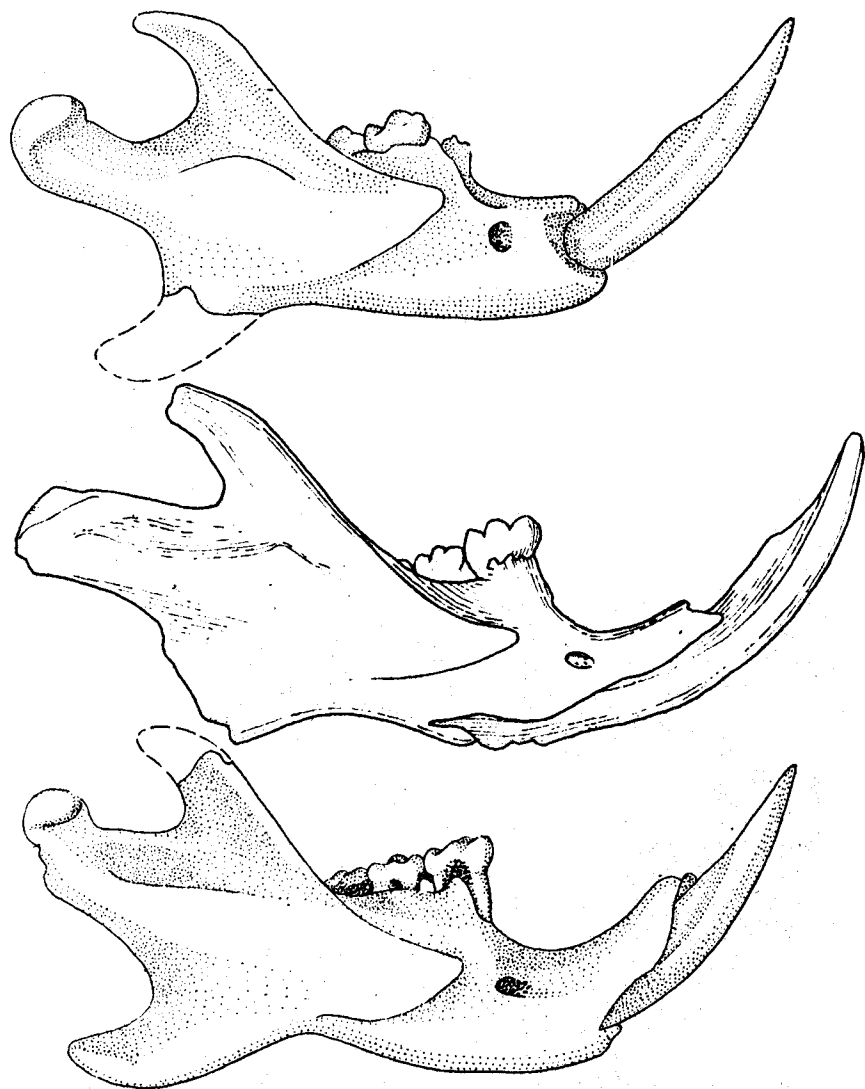


Рис. 57. *Odessamys palatocristatus* sp. nov., строение нижней челюсти, средний пшиоцен, Одесса, катакомбы

него воротничка. Входящие петли (флексусы) располагаются почти перпендикулярно продольной оси зуба, расширенные в основаниях, часто оконтуренные в устьях базальными образованиями в виде валькообразных гребней, иногда даже дифференцированных в слабо выраженные низкие дополнительные бугорки — стили. Эти признаки четче

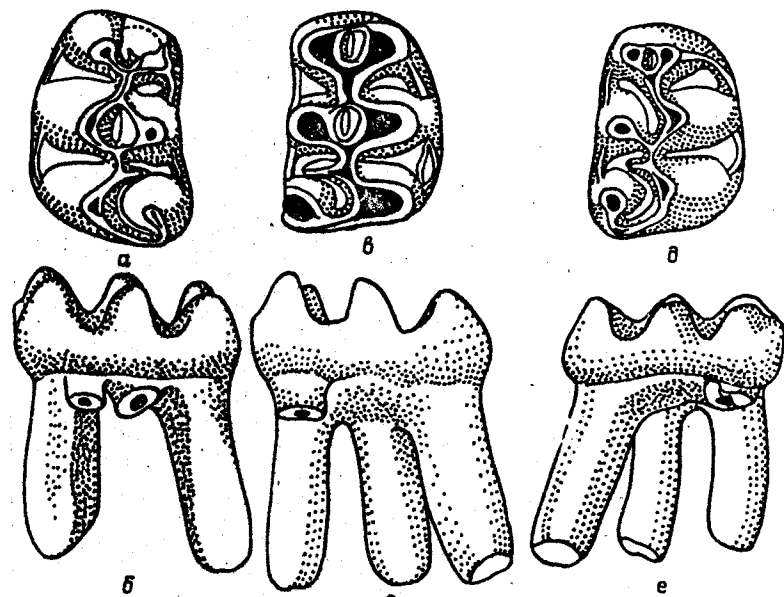


Рис. 58. *Odessamys palatocristatus* sp. nov., строение корней  $M^1$ ; средний пшиоцен, Одесса, катакомбы (а-в); Котловина, нижний слой (б, в); жевательная поверхность и вид с наружной стороны зуба

выражены на внутренних флексусах, чем на наружных. Часто базальные образования оконтуривают даже основание протокона. Задний воротничок сильно развит, полностью оконтуривает основание метакона сзади. Расположение основных бугорков альтернативное: бугорки внутреннего ряда сдвинуты по отношению к таковым наружного несколько вперед. Бугорки внутреннего ряда образуют полудлунные фигуры стирания, наружного — округлые.

$M^2$  в среднем относительно уже, чем у всех рецентных мелких наlearктических *Crictini* (табл. 6, рис. 55). Вытянутость коронки в переднезаднем направлении predeterminedena сильным развитием вытянутого вперед переднего воротничка (антеролоф). Внутренняя его ветвь по протяженности примерно в 1,5–2 раза длиннее наружной, представляет собой мощный гребень, отдаленный от основания протокона сильно вытянутой в поперечном направлении ямкой. Наружная ветвь переднего воротничка чаще всего имеет вид сжатого в переднезаднем направлении дополнительного бугорка с намеченной самостоятельной фигурой стирания в области вершины, реже — в виде мощного короткого гребня. В обоих случаях отделена от основания протокона достаточно глубокой овальной ямкой (рис. 54). Мезолоф в целом развит слабее, чем на  $M^1$ . Как правило, он направлен в сторону основания

Таблица 6. Промеры (мм) и индексы (%) верхних постоянных коренных ископаемых хомячков родов *Odessalus* и современных *Cricetulus* и *Phodopus*.

Морфологический признак	O. palatocristatus Top. et Scor.		O. simionescui Schaub.	Cr. migratorius Pall.	Cr. barabensis Pall.	Phodopus sungorus Mill.
	Средний шлоцен		Обуховский карьер (n = 31)	Николаевская обл. (n = 15)	Бурятия (n = 15)	Тува (n = 15)
	Одесса, катакомбы	Котловина, нижний слой (n = 3)				
M <sup>1</sup> Длина	1,5-1,6-1,7	1,45; 1,55; 1,65	1,65-1,82-1,95	1,6-1,76-1,9	1,5-1,65-1,75	1,4-1,4-1,5
M <sup>1</sup> Ширина	1,0-1,1-1,2 (n = 34)	0,95; 1,1; 1,15	1,10-1,19-1,25	1,1-1,14-1,2	1,0-1,1-1,2	1,0-1,0-1,1
M <sup>2</sup> Длина	1,1-1,2-1,3	1,2; 1,2; 1,25	1,25-1,52-1,90	1,1-1,2-1,3	1,1-1,16-1,2	1,0-1,01-1,0
M <sup>2</sup> Ширина	1,0-1,08-1,2 (n = 46)	1,1; 1,1; 1,15	1,0-1,25-1,60 (n = 10)	1,1-1,13-2,2	1,0-1,07-1,2	0,9-0,96-1,0
M <sup>3</sup> Длина	1,0-1,12-1,2	1,1	1,15-1,26-1,35	0,9-0,98-1,0	0,85-1,0-1,05	0,8-0,84-0,9
M <sup>3</sup> Ширина	0,9-1,0-1,1 (n = 27)	1,0	1,0-1,08-1,1 (n = 8)	0,9-0,94-1,0	0,75-0,9-1,05	0,7-0,8-0,9
M <sup>2</sup> Ширина	100 58,8-57,3-75,0	65,5; 69,6; 70,9	58,8-65,3-71,4	58,8-63,3-68,7	58,8-64,5-68,9	57,1-61,1-65,0
M <sup>2</sup> Длина	100 62,3-88,1-100,0	91,6; 91,6; 92,0	76,6-82,3-88,0	78,5-87,3-92,3	78,2-87,3-92,0	81,8-92,7-100,0
M <sup>3</sup> Ширина	100 75,0-89,0-100,0	90,9	76,9-86,3-95,6	75,0-79,4-90,9	75,0-85,0-105,2	80,0-87,4-100,0
M <sup>3</sup> Длина						

метакона и выполняет роль переднего гребня последнего, участвуя вместе с хорошо развитым задним воротничком в образовании задней марки. В случае, если вершина мезолофа остается свободной, она значительно удалена от наружного края зуба. Передний гребень паракона мощный, в связи с чем образование передней марки происходит на ранних стадиях стертости зуба. Строение гипофлексусов такое же, как и на предыдущем моляре. Зуб характеризуется наличием четырех корней.

M<sup>3</sup>, как и предыдущий моляр, вытянут в продольном направлении, в сравнении с рецентными мелкими *Cricetini* относительно узкий (табл. 6). Строение переднего воротничка аналогично таковому на M<sup>2</sup>, хотя дифференциация наружной ветви последнего в самостоятельный бугорок выражена в меньшей степени. Метакон проявляет тенденцию к редукции, однако всегда представлен в виде самостоятельного бугорка, не поглощенного задним воротничком и имеющего самостоятельную фигуру стирания. Паракон с мощно развитыми передним и задним гребнями, в связи с чем передняя марка образуется на очень ранних стадиях стертости. Сравнительно небольшая задняя марка образуется за счет преимущественно хорошо развитого гребневидного заднего воротничка и мезолофа, сильно скошенного в сторону метакона. Однако не исключено, что гребень, интерпретируемый в данном случае как мезолоф, может оказаться передним гребнем метакона. Базальные образования хорошо развиты в области устьев входящих петель, а в отдельных случаях даже оконтуривают основание протокона снаружи. Корней три — мощный задний и слабее развиты два передних.

Расположение основных бугров на M<sub>1</sub> — M<sub>3</sub> альтернативное: бугорки внутреннего ряда смещены вперед по отношению к таковым наружного. Фигуры стирания наружных бугров полулунные, внутренних — округлые. Входящие петли (флексиды) направлены косо вперед.

Нерасчлененный, или поверхностно расчлененный на наружный и внутренний бугорки антерокид M<sub>1</sub>, соединен с последующей парой бугров в подавляющем большинстве случаев одним гребнем. Он преимущественно представляет собой задний гребень экстероантерокида, а в случае нерасчлененности переднего бугра смещен в сторону последнего (рис. 56). Изредка подобная связь осуществляется через интероантерокид либо имеет место самостоятельное сочленение посредством двух гребней. На поверхностно расчлененном антерокиде соотношение в размерах наружного и внутреннего бугорков варьирует в значительных пределах. Однако чаще всего интероантерокид по размерам значительно превосходит экстероантерокид или равен последнему. Реже в величине этих бугорков наблюдается обратное соотношение (рис. 56, з). Задние гребни мета- и энтокида не развиты, в связи с чем образование марок не происходит. Задний воротничок мощный, гребневидный, полностью оконтуривает основание энтокиди-



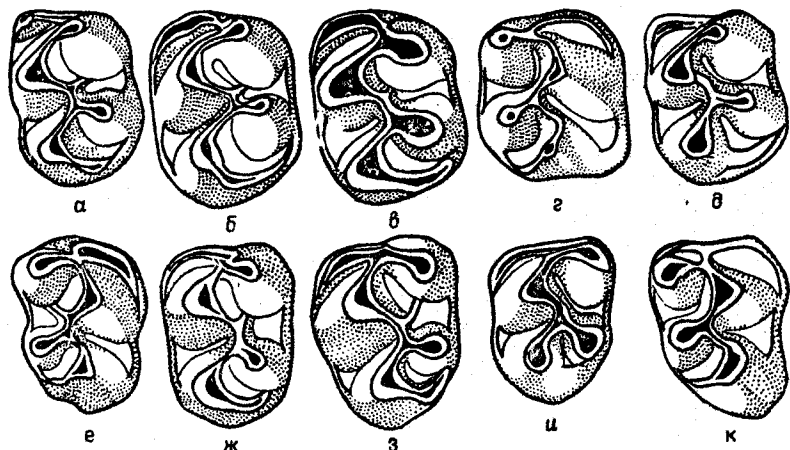


Рис. 59. *Odessamys palatocristatus* sp. nov.,  $M_2 - M_3$ , средний плиоцен, жевательная поверхность:  
 а-в -  $M_2^1$ ; е-з -  $M_3^1$ , Одесса, катакомбы, г, д -  $M_2$ , и, к -  $M_3$ , Котловина, нижний слой

да сзади, причем отделен от последнего вытянутой в поперечном направлении к продольной оси коронки зуба ямкой. В отдельных случаях задний воротничок имеет вид сильно вытянутого в поперечном направлении бугорка, на начальных стадиях стертости образующего даже самостоятельную фигуру стирания (рис. 56, б, д, ж).

$M_2$ , как правило, с раздвоенным передним воротничком (антеролюфидом). Наружная ветвь последнего мощная, оконтуривающая спереди основание протокониды в виде треугольного либо сегментообразного выступа, имеет четко очерченный гребень по переднелатеральному краю, который заканчивается у основания протокониды. Ямка между последним и гребнем обычно достаточно хорошо выражена. По степени развития достигает уровня самостоятельного дополнительного бугорка наружного ряда. Внутренняя ветвь переднего воротничка в большинстве случаев недоразвита. По степени развития не превышает уровень обычных базальных образований. В отдельных случаях преимущественно у более древних представителей рода образует сегментообразный выступ, значительно уступающий по размерам наружному. Мезолофид практически отсутствует у геологически более молодых видов или слабо развит у более древних форм. В последнем случае он скошен в сторону метакониды, вступает с ним в тесную связь, в сущности выполняющая роль заднего гребня последнего, низкий. На сравнительно поздних стадиях стертости участвует в образовании передней марки (рис. 59, а-в). Задний воротничок всегда хорошо развит, полностью оконтуривает основание эптокониды сзади. Чаще имеет вид сравнитель-

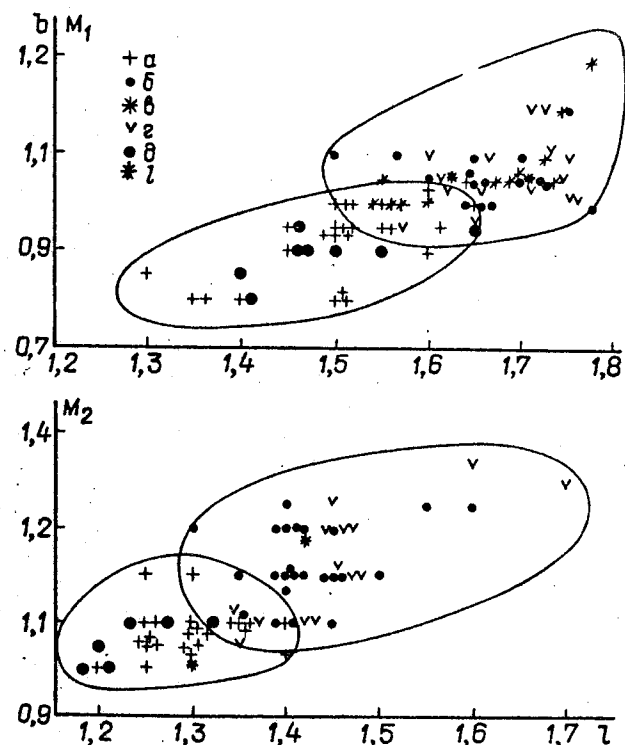


Рис. 60. Отношение длины ( $l$ ) к ширине ( $b$ )  $M_1 - M_3$ , *Odessamys palatocristatus* sp. nov.:  
 средний плиоцен, Одесса, катакомбы (а); Обуховский карьер - слой II (б), III (в), IV (г); Котловина, нижний слой (д); i - *V. simionieski* (см. также с.136)

но низкого гребня, образующего фигуру стирания на средних и поздних стадиях стертости зуба.

$M_3$  относительно длинный, как правило, превышает длину  $M_2$  или примерно равен последнему (рис. 60). По особенностям строения жевательной поверхности в основном сходен с предыдущим моляром, отличаясь суженным гипоконидным отделом, что предопределено укороченностью заднего воротничка. Передний воротничок имеет строение, аналогичное таковому  $M_2$ . Однако по степени развития его внутренней ветви заметно превосходит предыдущий моляр. Этот элемент коронки зуба имеет, как правило, вид сегментообразного выступа у более древних видов и почти всегда в разной степени выражен у геологически более молодых форм. Для этого зуба в сравнении с  $M_2$  характерен также сильнее развитый мезолофид, хотя он, как и на  $M_2$ , скошен в направлении метакониды и чаще характеризуется свободной верши-

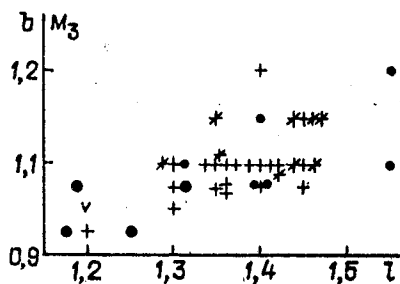


Рис. 60 (Окончание)

ную эволюционную ступень между сравнительно еще примитивными плиоценовыми *Kowalskia*, с одной стороны, ископаемыми позднеплиоценовыми *Allocricetus* и *Cricetinus*, а также антропогеновыми и рецентными мелкими палеарктическими *Cricetini* родов *Cricetulus*, *Phodopus*, *Allocricetulus* и *Tscherskia* — с другой. По всей вероятности, перечисленные роды могут составить единую филогенетическую ветвь палеарктических *Cricetini*. Весьма близки к ним также плиоценовые центральноазиатские *Nannocricetus* и *Sinocricetus*. Однако ввиду крайнего недостатка палеонтологического материала, их описания фрагментарны, а родовой статус требует ревизии. Во всяком случае не исключено, что эти остатки принадлежат одному роду, а отличия между ними не выходят за рамки видовых. Это тем более очевидно, поскольку в строении постоянных коренных перечисленных форм имеется определенная общность, не свойственная всем прочим ископаемым и современным палеарктическим представителям этой трибы. Собственно, в сравнении можно было бы ограничиться перечисленными выше родами, поскольку у более древних миоценовых *Democricetodon*, рассматриваемых многими авторами в прямой филогенетической связи с *Cricetulus* [56], древние признаки, свойственные *Kowalskia*, усилены в большей степени, а современный *Calomyscus Thom.* по ряду особенностей в строении черепа и зубов стоит особняком среди рецентных и ископаемых представителей этой трибы. Сравнительно поздно отделившуюся самостоятельную ветвь в составе палеарктических *Cricetini* представляют *Cricetus* и, возможно, *Mesocricetus*. Хотя при некотором сходстве с *Odessamys* в строении постоянных коренных корни первых, как будет показано далее, уходят в плиоцен, а вторых — остаются пока неизвестными. Вместе с тем представители рода *Mesocricetus* четко отличаются от всех известных в настоящее время представителей трибы сильно вытянутыми в продольном направлении коронками  $M_2^2 - M_3^3$ . Кроме того, и те, и другие по размерам значительно превосходят мелких хомяков трибы *Cricetini*.

К числу древних признаков, в какой-то мере сближенных у *Odessamys* с *Kowalskia*, следует отнести всегда раздвоенный передний ворот-

ной и значительно рельефнее, в связи с чем образование передней марки проявляется даже на слабо стертых зубах.  $M_2$  и  $M_3$  характеризуются наличием у каждого двух корней.

**С р а в н е н и е.** Как видно из приведенных диагноза и описания, *Odessamys* характеризуется строением постоянных коренных, отражающим промежуточ-

ничок на  $M^2 - M^3$ , слабо выраженную редукцию  $M^3$ , наличие в достаточно частой повторности свободного мезолофа на  $M^1$ , поверхностно расчлененный антероконад на  $M_1$  и сравнительно низкие коронки всех без исключения постоянных коренных. От *Kowalskia* отличается:

— глубоко расчлененным антероконом на  $M^1$ . Поверхностно расчлененный у *Kowalskia*;

— более выраженной редукцией мезолофа на  $M^1 - M^2$ , оканчивающегося на значительном удалении от наружного края коронки зуба либо превращенного в передний гребень метакона. Всегда свободен и, как правило, достигает наружного края коронки зуба у *Kowalskia*;

— отсутствием передней шпоры на  $M^1$ . Как правило, имеется у *Kowalskia*;

— отсутствием мезолофида на  $M_1$ . Всегда выражен у *Kowalskia*.

Среди позднеплиоценовых *Cricetini* раздвоенный передний воротничок на  $M^2$  сохраняют представители рода *Allocricetus*. Однако от последнего *Odessamys* четко отличается:

— наличием относительно узкого твердого неба с хорошо развитым срединным гребнем. Расширенное, преимущественно без срединного гребня у *Allocricetus*. Этот признак в равной мере отличает *Odessamys* и от всех прочих плиоценовых, ископаемых антропогеновых и рецентных мелких *Cricetini*, хотя в отдельных случаях следы срединного гребня изредка наблюдаются у *Cricetulus* и несколько чаще у *Phodopus*;

— относительно крупным, вытянутым в продольном направлении  $M^3$ , сохранившим хорошо развитую внутреннюю ветвь переднего воротничка и метакон. У *Allocricetus*  $M^3$  очень мал, а внутренняя ветвь переднего воротничка и метакон отсутствуют или слегка намечены у всех известных в настоящее время мелких представителей рода. Следы первого в равной степени, как и достаточно развитый метакон на указанном зубе, наблюдаются только у *A. ehiki*. Хорошо развит у филогенетических предшественников этого вида из хайровских ассоциаций мелких млекопитающих западного Причерноморья Украины. Но эти виды ни в коей мере не могут идти в сравнение с *Odessamys*, поскольку по размерам он приближается к средним хомякам: длина рядов верхних и нижних постоянных коренных заметно превышает 5,0 мм, а длина  $M_1^1$ , как правило, более 2,0 мм;

— меньшей степенью редукции мезолофа на  $M^1$ . У *Allocricetus* всегда превращен в передний гребень метакона;

— не дифференцированным, либо поверхностно дифференцированным антероконадом на  $M_1$ . У *Allocricetus* — глубоко дифференцированный. Однако следует отметить, что степень дифференцирования антероконада у мелких *Allocricetus* выражена сильнее, чем у *A. ehiki*. В этом случае в качестве критерия при родовой диагностике следует снова учитывать размерные показатели;

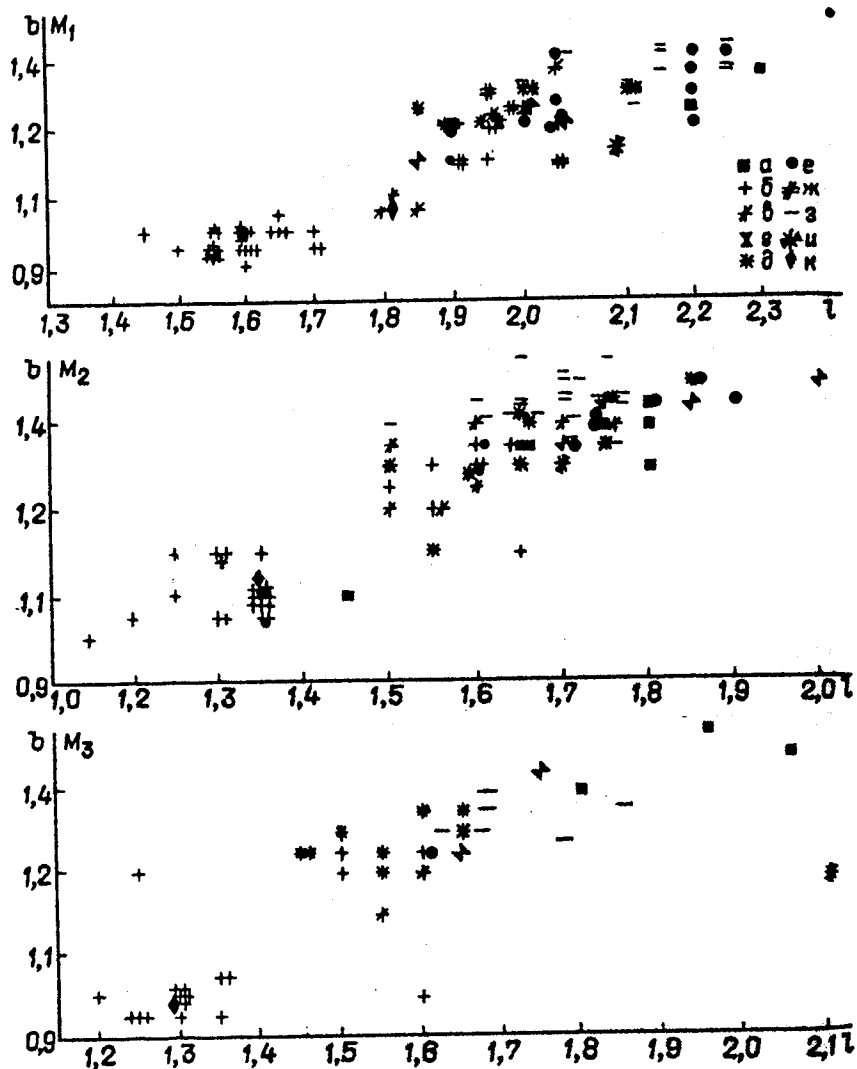


Рис. 61. Отношение длины (l) к ширине (b)  $M_1$  -  $M_3$  родов Cricetini и Allocricetus:

a - *Allocricetus anterolophidens* sp. nov., Жевахова гора, нижний слой; б - *A. graeburgae* sp. nov., Жевахова гора, слой с моллюсками; в - *A. chiki* Schaub, Котловина, средний, верхний слой; г - *A. anterolophidens* sp. nov., Черевичное, средний слой; д - *A. chiki*, Морской; е - Тарханкут; ж - Крыжановка, нижний слой; з - *S. gritzae* sp. nov., Одесса, катакомбы; и - *A. chiki* по Шаубу; к - *A. burgae* по Шаубу

— относительно длинным  $M_3$ . Укорочен у *Allocricetus* (рис. 61). Следует отметить, что по относительной длине  $M_3$  *Odessamys*, по всей вероятности, не имеет себе равных среди ископаемых и современных Cricetini, кроме, возможно, *Phodopus* и значительно более крупных *Cricetus* и *Mesocricetus*. Даже у более примитивных *Kowalskia* этот зуб относительно короче.

Среди неогеновых палеарктических Cricetini некоторые черты сходства с *Odessamys* проявляют центральноазиатские плиоценовые *Sinocricetus* и *Nannocricetus*, так как и те, и другие характеризуются поверхностно дифференцированным антероконидом на  $M_1$ . Кроме того, единственный известный для хомячков этой группы верхний постоянный коренной —  $M^2$  *Sinocricetus* имеет четко раздвоенный передний воротничок и относительно свободный мезолоф, что также в какой-то мере сближает его с *Odessamys*. Однако хомячков этой группы от *Odessamys*, как и большинство прочих мелких Cricetini, четко отличают отсутствие внутренней ветви переднего воротничка на  $M_2$  и недоразвитый задний воротничок на  $M_1$ , не оконтуривающий в полной мере основание зитоконида.

Современные *Cricetulus* и *Phodopus* в строении переднего отдела твердого неба, нижней ветви *ramus inferior* подглазничного отверстия (массетерная пластинка) и особенно постоянных коренных проявляют значительные черты сходства с *Allocricetus*. Поэтому отличия между *Odessamys* и перечисленными родами в основном совпадают. Однако у *Cricetulus*, как правило, отсутствует внутренняя ветвь переднего воротничка на  $M^2$ . У *Phodopus* последняя обычно имеется, хотя проявляет тенденцию к редукции в значительно большей степени, чем это имеет место у *Odessamys* и *Allocricetus*. Что касается аналогичной ветви воротничка на  $M^3$ , то у обоих рецентных родов и частично у мелких *Allocricetus*, в отличие от *Odessamys*, она отсутствует. Кроме того, *Odessamys* в строении *ramus inferior* массетерной бугристости проявляет больше черт сходства с *Phodopus*, чем с *Cricetulus*. Так, передний и задний края массетерной пластинки у *Odessamys* прямые или приближаются к таковым, а массетерная бугристость смещена на основание последней, располагаясь у ее переднего края. У *Cricetulus* задний край *ramus inferior* обычно сильно вогнутый, а массетерная бугристость расположена заметно ниже основания массетерной пластинки. Кроме того, по размерам и степени рельефности массетерной бугристости *Odessamys* также значительно превосходит упомянутые выше роды. Следует также отметить, что *Odessamys*, по всей вероятности, характеризуется также относительно низкой массетерной пластинкой, высота которой по переднему краю не превышает 60% альвеолярной длины ряда постоянных коренных. В среднем заметно выше у *Cricetulus* и тем более у *Phodopus*. К тому же *Odessamys* значительно превосходит упомя-

нутые выше роды и по степени развития и протяженности гребней, оконтуривающих задненаружные края резцовых отверстий.

В строении нижней челюсти *Odessamys* отличается от *Cricetulus* и *Phodopus* относительно короткой диастемой, широкими основаниями вечноотростка и восходящей ветвью. От *Phodopus* отличается также относительно коротким сочленовым отростком.

Отличия между *Odessamys* и рецентными *Allocricetulus* те же, что и между первым и *Cricetulus*. Но эверсмановы хомяки заметно крупнее, чем *Odessamys*. К тому же ширина твердого неба у *Allocricetulus* превосходит таковую даже у сравнительно широкозубных *Cricetulus* и *Phodopus*.

Наконец, от близких родов — плиоценового *Cricetinus* и рецентного *Tscherskia* помимо значительно меньших абсолютных размеров отличается меньшей степенью редукции мезолофа на  $M^1$ , наличием внутренней ветви переднего воротничка на  $M^3$ , относительно большей длиной этого зуба, нерасчлененным или поверхностно расчлененным антероконидом на  $M_1$ , а также относительно длинным и узким  $M_3$ . Наиболее существенные отличия между сравниваемыми родами заключаются в строении массетерной пластинки, передней и задней края которой у *Tscherskia* и, по крайней мере, у европейских *Cricetinus* взаимно параллельны и имеют сильно выпуклую вперед форму (почти прямые у *Odessamys*).

Сравнение новоописанного рода с ископаемыми и современными палеарктическими *Cricetini* было бы неполным при исключении плиоценовых китайских *Paracricetulus*, известных в настоящее время по единственному фрагменту верхней челюсти, сохранившему  $M^1 - M^3$ . Правда,  $M^1$  спереди сильно поврежден, в связи с чем судить о строении антерокона невозможно. Вместе с тем, приобретая общий план строения верхних постоянных коренных, свойственный представителям трибы *Cricetini*, *Paracricetulus* по степени редукции мезолофа на  $M^1 - M^2$ , по-видимому, был близок к *Odessamys*, занимая в этом отношении промежуточное положение между *Kowalskia* и более поздними мелкими представителями трибы. При этом, однако, указанный род характеризуется весьма прогрессивным строением переднего воротничка на  $M^2 - M^3$ , полностью утратившего внутреннюю ветвь на  $M^3$  и почти полностью — на  $M^2$ . В сущности, по этому признаку *Paracricetulus* близок к современным *Cricetulus* и *Phodopus*, тем самым принципиально отличаясь от *Odessamys*. Кроме того,  $M^3$  этого рода, судя по описанию и изображениям [88], значительно более редуцирован, чем одноименные моляры *Odessamys*. Своеобразно также строение заднего воротничка на  $M^1$ , который проявляет тенденцию к полному слиянию с метаконом, частично сохраняя не слитым лишь наружное окончание. В связи с этим происходит образование наружной вилки, несвойственное всем прочим палеарктическим представителям трибы.

Постоянные коренные *Odessamys* из-за отмеченной выше специфики их строения, несомненно, представляют определенный интерес для понимания филогенетических связей большинства позднеплиоценовых и антропогенных, включая современных, родов палеарктических *Cricetini*. Это тем более важно, поскольку другие составные жевательного аппарата трудно поддаются филогенетической оценке по причине недостаточной их изученности у многих ископаемых форм, что в сущности предопределено неполнотой палеонтологической летоисчислительности. В связи с этим, как показывает даже беглое ознакомление с соответствующей специальной литературой, большинство исследователей просто уходило от решения проблемы происхождения и родственных связей позднеэоценовых и антропогенных *Cricetini*, тем более что образование всего огромного многообразия типов строения бугорчатых постоянных коренных, наблюдаемое у ископаемых и современных *Cricetidae* на протяжении всей геологической истории семейства, происходило во многих эволюционных линиях параллельно или конвергентно, а это не способствовало решению поставленной выше задачи. Поэтому в настоящее время нам известна единственная серьезная попытка интерпретировать филогенез палеарктических *Cricetini* [56]. Собственно, это состояние изученности филогении трибы отражает и новейшая сводка по низшим хомякообразным мировой фауны [10]. По этой схеме мелкие палеарктические *Cricetini* родов *Allocricetulus*, *Cricetinus*, *Cricetulus* и *Phodopus* рассматриваются как самостоятельная филогенетическая ветвь, уходящая корнями в миоцен и, вероятно, непосредственно связанная с *Democricetodon*. Отмечено также сравнительно раннее (древний плиоцен) выделение из ветви в самостоятельную филогенетическую линию *Allocricetulus*. Фальбуш склонен оставлять в стороне род *Kowalskia* от основного ствола развития перечисленных выше родов, хотя не исключает возможности также прямой анцестральной связи его с филогенетической линией, ведущей к *Cricetinus*, *Cricetulus* и *Phodopus*. Эти взгляды, очевидно, предопределены существующим значительным разрывом в строении постоянных коренных *Kowalskia*, с одной стороны, и перечисленными родами — с другой. Так, *Kowalskia*, приобретая в строении постоянных коренных облик, в целом свойственный плиоценовым и антропогенным мелким палеарктическим *Cricetini*, кроме *Calomyscus*, сохранила, как было показано ранее, значительное количество древних признаков, сближающих этот род с *Democricetodon* и утраченных в разной степени *Allocricetulus*, *Cricetinus*, *Cricetulus* и *Phodopus*. В этом плане *Odessamys* может оказаться как раз одним из недостающих звеньев, заполняющих отмеченный выше разрыв. В сущности, на этом эволюционном этапе завершаются свойственная перечисленным выше родам полная дифференцировка антерокона  $M^1$  на составные — экстеро- и интероантерокон, преимущественно двугребенчатое соединение последних с последующей парой бугорков,

образование передней марки на  $M^1 - M^2$  за счет хорошо развитого переднего гребня паракона и существенное упрощение жевательной поверхности  $M_1^1 - M_2^1$  путем полной либо частичной редукции мезолофа на верхних и соответственно мезолофида на нижних постоянных коренных. Если к тому же учесть, что отмеченные черты высокой специализации постоянных коренных *Odessamys* находятся в сочетании с древними признаками, сближающими этот род с *Kowalskia*, то положение последней в филогении этой группы палеарктических *Cricetini* требует некоторой переоценки. Во всяком случае не исключено, что *Kowalskia* может оказаться у истоков общей филолитической ветви, ведущей к *Allocricetus*, с одной стороны, и *Cricetinus*, *Cricetulus*, *Allocricetulus*, *Phodopus* — с другой. Естественно, что в подобном случае связывающим звеном должны быть *Odessamys* и близкие к нему формы. Во всяком случае, близкий к *Odessamys* эволюционный уровень строения постоянных коренных, по-видимому, демонстрирует малозученная группа восточноазиатских мелких *Cricetini* рода *Sinocricetus* и *Nannocricetus* из проблематичного юнта Монголии и северного Китая. Естественно, авторы не склонны рассматривать плиоценовых *Kowalskia* Западной Европы в качестве прямых предков *Odessamys* и близких к ним восточноазиатских *Cricetini*, находящихся у истоков филогенетической ветви, ведущей к *Allocricetus*, *Cricetinus*, *Tscherskia*, *Cricetulus*, *Allocricetulus* и *Phodopus*. Этому, помимо ряда очень примитивных черт в строении постоянных коренных, противоречит и частичное совпадение во времени существования наиболее поздних *Kowalskia*, древнейших *Odessamys* и мелких восточноазиатских хомячков близких родов. Однако на грани сармата и мэотиса в пределах юга Восточной Европы найдены формы, чрезвычайно близкие к *Kowalskia*, у которых, если исключить хорошо развитые гребни сложности — переднюю шпору на  $M^1$ , мезолоф на  $M^1 - M^2$  и соответственно мезолофид на  $M_1 - M_2$ , постоянные коренные в целом достигают эволюционного уровня *Odessamys*: глубоко дифференцированный антерокон, наличие переднего гребня паракона на  $M^1 - M^2$ , сравнительно слабо редуцированные  $M_2^1$ . Среди подобных форм, по всей вероятности, и следует искать палеарктических мелких *Cricetini*, ведущей к плиоценовым и антропогеновым, включая современные, родам, в том числе и *Odessamys*, и близкой к нему группы азиатских плиоценовых хомячков.

С о с т а в р о д а. 2 вида: *O. palatocristatus* sp. nov. из поздних ассоциаций микротериофаун молдавского фаунистического комплекса (катакомбы Одессы, нижний слой Котловины); *O. simionescui* [87] из древних ассоциаций микротериофаун молдавского фаунистического комплекса Румынии (Берешти) и Северного Приазовья (Обуховский карьер вблизи г.Новочеркаска, нижний слой).

Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Средний плиоцен Причерноморья и северного Приазовья,

смежные с Украиной районы Румынии. Наличие *Odessamys* в древних микротериофаунах ханровского фаунистического комплекса требует подтверждения на более обширном материале.

*O. palatocristatus* Topachevski et Scorik,  
sp. nov.

*Cricetulus migratorius* Pall.:  
Лидопличко И.Г., 1951, 1954

Г о л о т и п. Обломок небно-зубного отдела черепа, сохранивший ряды  $M^1 - M^3$ , основания скуловых дуг и задние края резцовых отверстий; средний плиоцен, вторая его половина. Причерноморье Украины, катакомбы Одессы. Хранится в коллекциях отдела палеозоологии и Палеонтологического музея ИЗАН Украины, № 24.

П а р а т и п. Обломок лицевого отдела черепа, № 25; небно-зубные отделы черепа и их обломки, № 26, 27, по степени сохранности сходные с голотипом; нижняя челюсть полной сохранности, № 28. Все происходит из того же местонахождения, что и голотип. Хранятся там же, где и голотип.

Д о п о л н и т е л ь н ы й м а т е р и а л. Обломки небно-зубного отдела черепа — 67 экз., нижние челюсти и их фрагменты — 78, изолированные постоянные коренные:  $M^1 - 76$ ;  $M^2 - 65$ ;  $M^3 - 32$ ;  $M_1 - 57$ ;  $M_2 - 70$ ;  $M_3 - 67$  экз. из катакомб Одессы; обломки черепа — 1; нижние челюсти и их фрагменты — 5; изолированные постоянные коренные:  $M^1 - 3$ ;  $M^2 - 2$ ;  $M^3 - 0$ ;  $M_1 - 9$ ;  $M_2 - 3$ ;  $M_3 - 1$  экз. из нижнего слоя Котловинского местонахождения.

Д и а г н о з. Размеры мелкие: длина  $M^1$  в подавляющем большинстве случаев менее 1,7 мм,  $M_1 -$  менее 1,55 мм,  $M_2 -$  менее 1,35 мм. Передний гребень паракона  $M^1$  преимущественно высокий, развит примерно в той же степени, что и на  $M^2$ , в связи с чем образование передней марки происходит уже на ранних и средних стадиях стертости зуба. Внутренняя ветвь переднего воротничка  $M_2$  недоразвита: чаще отсутствует либо имеет вид слабо намеченной складки, частично оконтуривающей основание матаколоида. Ямка (входящая петля эмали) между ней и основанием последнего не выражена.

Д о п о л н и т е л ь н о е о п и с а н и е. Резцовые отверстия расширенные, но крайней мере, в заднем отделе, не достигающие среднего внутреннего корня  $M^1$ . В большинстве случаев заканчиваются перед альвеолой переднего корня этого зуба или на уровне ее переднего края. Редко достигают середины альвеолы переднего корня  $M^1$ . Внутренняя ветвь переднего воротничка на  $M_2$  чаще всего недоразвита: по степени развития не превышает уровня обычных базальных образований либо вообще отсутствует, сегментообразный выступ образует очень редко.

Таблица 7. Промеры (мм) и индексы (%) нижних постоянных коренных хомячковых ископаемых родов *Odessamus* и рецентных *Cricetulus* и *Phodopus*

Морфологический признак	O. palaeocricetatus Top. et Scov.			Средний плиоцен.			O. simionescui Schaub.			St. migratorius Pall.			St. barabensis Pall.			Phodopus sinogorus Mill.		
	Одесса, катакомбы	Котловина, нижний слой	Обуховский карьер	Николевская обл.	Бурятия	Тува (n = 15)												
M <sub>1</sub> Длина	1,4-1,5-1,6 (n = 44)	1,4-1,5-2,1 (n = 10)	1,55-1,69-1,80 (n = 48)	1,5-1,58-1,7 (n = 22)	1,45-1,52-1,65 (n = 11)	1,4-1,46-1,5 (n = 15)												
	0,9-0,95-1,0 (n = 44)	0,8-0,9-1,25 (n = 10)	0,95-1,06-1,12 (n = 48)	0,9-1,0-1,1 (n = 22)	0,9-1,0-1,1 (n = 11)	0,8-0,9-1,0 (n = 15)												
M <sub>2</sub> Ширина	1,2-1,28-1,4 (n = 45)	1,2-1,22-1,3 (n = 6)	1,30-1,50-1,90 (n = 56)	1,1-1,2-1,4 (n = 22)	1,15-1,22-1,25 (n = 11)	1,0-1,0-1,1 (n = 15)												
	1,1-1,1-1,2 (n = 45)	1,0-1,04-1,1 (n = 6)	1,00-1,20-1,50 (n = 56)	1,0-1,0-1,2 (n = 22)	0,9-1,05-1,15 (n = 11)	0,9-1,0-1,1 (n = 15)												
M <sub>3</sub> Длина	1,2-1,3-1,5 (n = 45)	1,1; 1,15; 1,25; 1,3 (n = 4)	1,20-1,43-1,55 (n = 23)	1,1-1,18-1,3 (n = 22)	1,05-1,13-1,2 (n = 9)	0,9-1,0-1,1 (n = 15)												
	1,0-1,1-1,2 (n = 45)	1,05; 0,95; 0,95; 1,05 (n = 4)	1,0-1,12-1,20 (n = 23)	0,9-0,95-1,1 (n = 22)	0,9-0,93-1,0 (n = 9)	0,8-0,8-0,9 (n = 15)												
M <sub>1</sub> Ширина	53,3-61,2-66,6 (n = 44)	57,1-61,7-65,5 (n = 10)	50,4-63,2-74,1 (n = 48)	58,8-63,3-68,7 (n = 15)	58,8-64,5-68,9 (n = 14)	57,1-61,1-65,0 (n = 15)												
	78,5-81,5-92,3 (n = 45)	83,3-85,9-88,0 (n = 6)	55,3-80,8-92,3 (n = 56)	78,5-87,3-92,3 (n = 15)	78,2-87,3-92,0 (n = 14)	81,8-92,7-100,0 (n = 15)												
M <sub>2</sub> Ширина	71,4-82,2-100,0 (n = 45)	76,0-81,7-87,5 (n = 4)	70,9-80,7-85,1 (n = 23)	75,0-79,4-90,9 (n = 23)	75,0-85,0-105,2 (n = 9)	80,0-87,4-100,0 (n = 15)												
	100 (n = 45)	100 (n = 4)	100 (n = 23)	100 (n = 23)	100 (n = 9)	100 (n = 15)												

Мезолофид практически отсутствует. M<sup>2</sup> - M<sup>3</sup> в среднем относительно шире, чем у *O. simionescui* Schaub (табл. 6).

**С р а в н е н и е.** Проведено далее по мере описания других представителей рода.

Вид, возможно, представлен двумя аллохронными популяциями: более древней одесской и более молодой котловинской. Общая тенденция к уменьшению размеров во времени существования вида как будто намечается по всем постоянным коренным, кроме M<sub>1</sub> (табл. 7, рис. 60).

**М е с т о н а х о ж д е н и е.** Карстовые пустоты в ионтическом известняке, заполненные красно-бурой глиной, вскрытые катакомбами Одессы; нижний слой аллювиальной пачки, вскрывающейся на западном берегу оз. Ялгуг вблизи с.Котловина Ренийского р-на Одесской обл.

**Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е.** Средний плиоцен западного Причерноморья Украины. Приурочен к геологически наиболее молодым ассоциациям мелких млекопитающих, входящих в состав молдавского фаунистического комплекса.

*O. simionescui* (Schaub, 1931)

*Cricetulus simionescui* Schaub,  
1931: 243-244, fig. 1

**Г о л о т и п.** При описании не выделен. Таковым следует считать нижнюю челюсть, сохранившую полный ряд постоянных коренных, изображение которого приведено Шaubом [87, с. 243, рис. 11]. Хранится в Университете в Ясеях (Румыния), номер образца не фиксирован. Румыния, с.Берешти, область Ковурлуи, средний плиоцен.

**П а р а т и п.** Обломок верхнечелюстной кости, сохранивший прилежащие части предчелюстной и небной костей, основание скуловой дуги, задний отдел резцового отверстия, M<sup>1</sup> - M<sup>2</sup>, № 29; обломок горизонтальной ветви нижней челюсти с M<sub>1</sub> - M<sub>2</sub>, № 30. Средний плиоцен северного Приазовья (Обуховский карьер вблизи г. Новочеркаска, нижние слои). Хранятся в коллекциях отдела палеозоологии и Палеонтологического музея ИЗАН Украины.

**Д о п о л н и т е л ь н ы й м а т е р и а л.** Верхнечелюстные кости и их обломки - 9, горизонтальные ветви нижней челюсти и их фрагменты - 11, изолированные постоянные коренные: M<sup>1</sup> - 37; M<sup>2</sup> - 8; M<sup>3</sup> - 5; M<sub>1</sub> - 36; M<sub>2</sub> - 45; M<sub>3</sub> - 27 экз. Происходит из того же местонахождения, что и паратипы. Место хранения то же, что и у паратипа.

**Д и а г н о з.** Размеры более крупные, чем у предыдущего вида: длина M<sup>1</sup>, за редким исключением, более 1,7 мм, M<sub>1</sub> - более 1,55 мм,

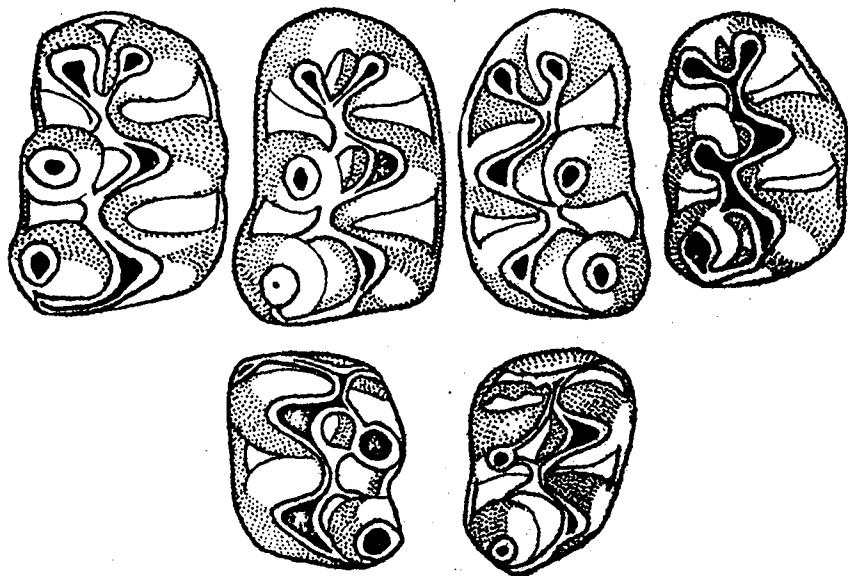


Рис. 62. *Odessamys simionescui* Schaub,  $M^1 - M^2$ , средний шлюцер, Обуховский карьер, нижний слой, жевательная поверхность

$M_2$  — более 1,35 мм. Передний гребень паракона на  $M^1$  недоразвит или вообще отсутствует. Развит значительно слабее, чем таковой  $M^2$ , в связи с чем передняя марка образуется лишь на сильно стертых зубах либо вообще остается открытой. Внутренняя ветвь переднего воротничка  $M_3$  всегда хорошо развита: имеет вид развитого гребня, оконтуривающего частично или полностью основание метаконида сверху, отделенного от последнего овальной или продолговато-овальной ямкой — дополнительной входящей петлей эмали внутреннего ряда. В отдельных случаях образует сегментарный выступ, причем гребень при этом проявляет тенденцию к превращению в самостоятельный дополнительный буторок.

Дополнительные описания. Резцовые отверстия, по крайней мере в заднем отделе, суженные, заканчивающиеся на уровне среднего внутреннего корня  $M^1$ . Внутренняя ветвь переднего воротничка на  $M_2$  очень часто хорошо развита, но степени развития значительно уступает таковой на  $M_3$ . Мезолофид слабо развит, скользя в сторону метаконида, практически выполняет роль заднего гребня последнего, низкий.  $M^2 - M^3$  в среднем относительно уже, чем у предыдущего вида.

Сравнение. От *O. palatocristatus* четко отличается: в среднем большими абсолютными размерами (табл. 6, 7); слабее развитым передним гребнем паракона  $M^1$  (рис. 62); более сильным развитием

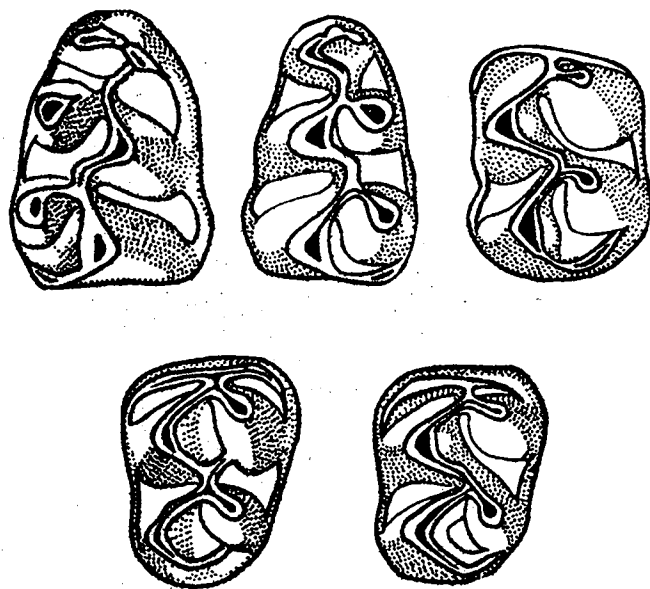


Рис. 63. *Odessamys simionescui* Schaub,  $M_1 - M_3$ , средний шлюцер, Обуховский карьер, нижний слой, жевательная поверхность

внутренней ветви переднего воротничка на  $M_2$  и особенно  $M_3$  (рис. 63); суженными, сдвинутыми назад задними отделами резцовых отверстий (рис. 64).

Голотип по основным показателям полностью укладывается в основные параметры этого вида. Целиком совпадают не только размерные показатели (рис. 63, табл. 7), но и особенности строения постоянных коренных, для которых свойственно сочетание нерасчлененного антероконида с такими признаками, как наличие следов мезолофида на  $M_2$  и достаточно сильное развитие внутренней ветви переднего воротничка на  $M_3$ . Вид, по всей вероятности, находится в прямой филогенетической связи с предыдущими, а процесс видообразования шел по пути трансформации.

Место нахождения. Окрестности г. Новочеркаска, Обуховский карьер; пески и гравелиты древней аллювиальной толщи, вскрывающейся на правом берегу р. Грушевка у окрестности с. Обуховка. Приурочено к нижним слоям пачки аллювиальных отложений.

Геологическое и географическое распространение. Северное Приазовье, крайне восточные территории Румынии; средний шлюцер, приурочены к древним ассоциациям мелких млекопитающих, входящим в состав молдавского тернокомплекса.

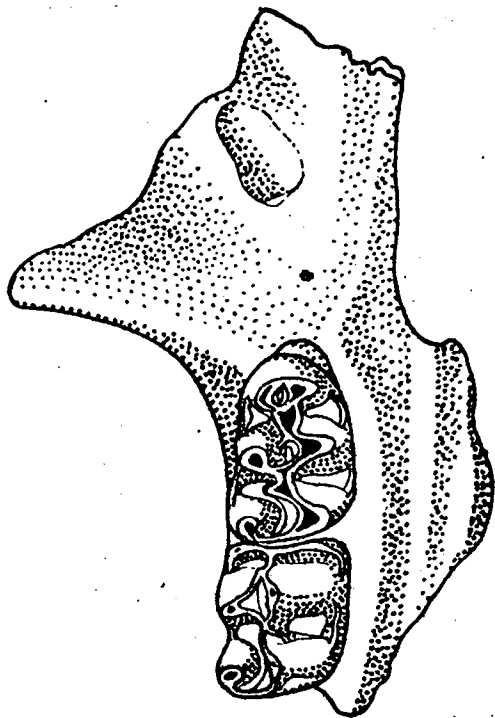


Рис. 64. *Odessamys simionescui* Schaub, задне-небный отдел черепа, средний плиоцен, Обуховский карьер, нижний слой (паратип)

### Род *Allocricetus* Schaub, 1930

Типовой вид *A. bursae* Schaub, 1930; южная Венгрия; древний плиоцен (возможные аналоги тираспольской фауны Восточной Европы); местонахождение Брассо.

**Д и а г н о з.** Размеры от мелких до средних, приближающихся к таковым средних хомяков — *Mesocricetus*. Череп с относительно коротким, расширенным лицевым (ростральным) отделом. Твердое небо относительно широкое (индекс ширины между  $M^1$  в пределах 70% альвеолярной длины ряда постоянных коренных). Срединный гребень последнего, как правило, отсутствует, реже — едва намечен в области от задних краев резцовых отверстий на про-

тяжении вплоть до задней альвеолы  $M^1$ . Задний край массивной скуловой дуги вогнутый. Массетерная бугристость сравнительно крупная, достаточно рельефная, однако располагается ниже основания скуловой дуги. Гребень, огибающий задненаружный край резцового отверстия, слабо, изредка умеренно развит. Едва намечен в промежутке между задними краями резцовых отверстий и альвеолами  $M^1$  (рис. 65). Диастема нижней челюсти длинная, заметно превышает длину ряда постоянных коренных (рис. 66). Антероконид на  $M^1$  всегда глубоко разделенный. Передняя поперечная шнора и свободный мезолоф отсутствуют. Мезолоф всегда связан с метаконом, скошен назад, выполняющая роль переднего гребня последнего (рис. 67). Внутренняя ветвь переднего воротничка на  $M^2$  всегда хорошо развита. На  $M^3$  у большинства видов недоразвита или вообще отсутствует; если сохраняется, то в виде нисходящего к внутреннему краю коронки слабо выраженного валика, по степени развития не превышающего уровня обычных базальных образований. Однако у древних, более

Рис. 65. *Allocricetus praebursae* sp. nov., задне-небный отдел черепа, поздний плиоцен, хатровское время, Жеваховская гора, слой с моллюсками (голотип)

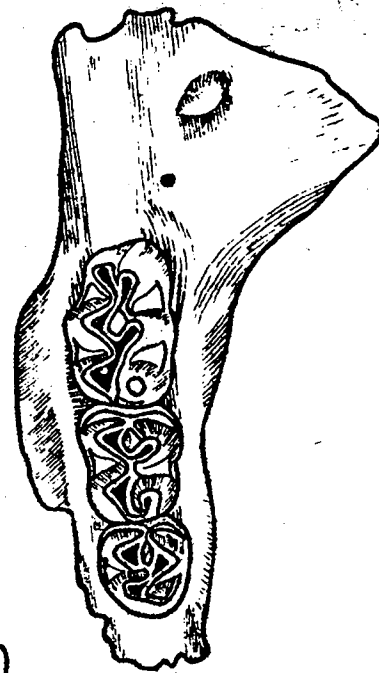
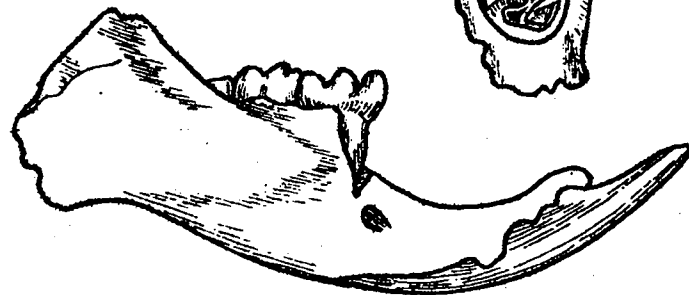


Рис. 66. *Allocricetus praebursae* sp. nov., строение нижней челюсти, поздний плиоцен, хатровское время, Жеваховская гора, слой с моллюсками



крупных форм может иметь вид самостоятельного гребня, огибающего сзади основание протокона и отделенного от него выгнутой в поперечном направлении ямкой (рис. 67, e). В этом случае от *Odessamys* отличается сильно выраженной скошенностью в сторону внутреннего края коронки. Следует отметить, что этот признак в строении  $M^3$  в определенной степени фиксируется и на  $M^2$  представителей рода *Allocricetus*.  $M^3$  относительно короткий, значительно короче  $M^2$ . Инверсия эмали на внутреннюю грань нижнего резца четко выражена. Антероконид на  $M_1$  глубоко расчлененный: полная дифференциация антеро- и экстероантероконид прослеживается на передней стенке коронки зуба не менее чем на протяжении 1/3 высоты последней, иногда в виде желобка может достигать 1/2 высоты антерокониды. Мезолофид на  $M_1$  всегда отсутствует.



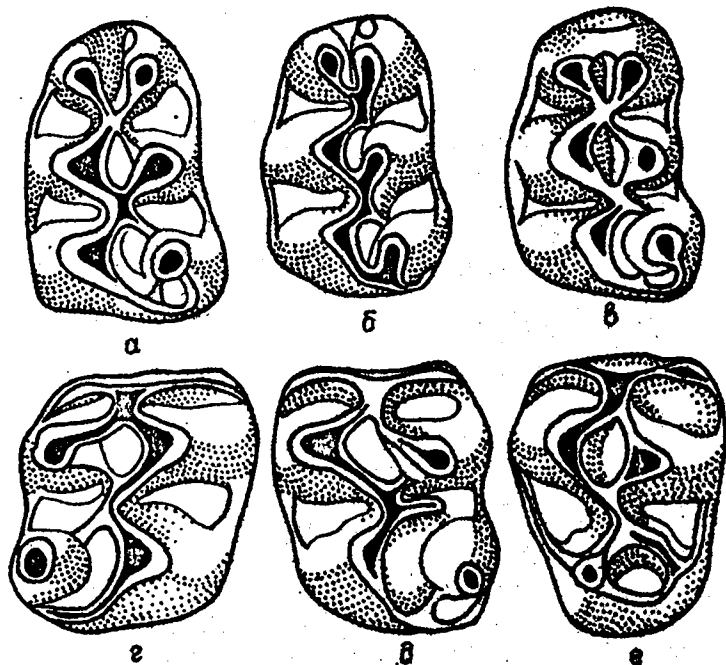


Рис. 67. *Allocricetus anterolophidens* sp. nov.,  $M^1 - M^2$ , поздний палеоцен, халловское время:  
 а, б —  $M^1$ , г, д —  $M^2$ , е —  $M^2$ , Жезахова гора, нижний слой; в —  $M^1$ , Червицкое, средний слой, жевательная поверхность.

О п и с а н и е. Массетерная пластинка относительно узкая, уплощенная, слабо или умеренно вогнутая. Задние края резцовых отверстий и передние края альвеол  $M^1$ , по всей вероятности, сближены. Постоянные коренные с коронками умеренной высоты.  $M^1$  всегда с четырьмя корнями, величина и характер строения которых, в сущности, сходны с таковыми большинства рецетных родов палеарктических Cricetini. Задние гребни экстеро- и интероантерокона хорошо развиты. Однако передние гребни этих буторков в подавляющем большинстве случаев недоразвиты. Передний гребень практически всегда отсутствует на экстероантерокоме. Иногда низкий передний гребень наблюдается на интерокоме. Тогда фигура стирания последнего приобретает полулунные очертания, как и таковой протокона и гипокона. В связи с изложенным выше образование антероконой марки либо вовсе не происходит, либо происходит только за счет переднего гребня интероантерокона на поздних стадиях стертости зуба. У основания передней стенки антерокона иногда наблюдаются базальные образования преимущественно в виде вальковатого вздутия — воротничка. Реже происхо-

дит концентрация этих образований в слабо намеченный дополнительный буторок, лежащий в основании интеро- и экстероантерокона между ними, только в очень редких случаях хорошо развитого. Иногда имеет вид гребня, являющегося продолжением переднего гребня интероантерокона. Степень развития переднего гребня паракона на  $M^1$ , вероятно, не лишена видовой специфичности. Во всяком случае последний чаще встречается и выше у мелких представителей рода и эволюционной ветви *A. burgae*, а среди крупных из эволюционной ветви *A. ehiki* — чаще выражен у геологически более молодых форм. В сущности, двойное сочленение паракона с протоконом (осуществляется через передний и задний гребни паракона), всегда свойственное для  $M^2$  представителей этого рода, на  $M^1$  находится в стадии становления, в связи с чем образование передней марки в постнатальном онтогенезе подтверждено существенной популяционной и индивидуальной изменчивости. Образование задней марки происходит за счет скошенного мезолофа, играющего роль переднего гребня метакона и наружной ветви заднего воротничка. Иногда может наблюдаться развитие заднего гребня метакона, в связи с чем происходит отщиповка от основной марки небольшой дополнительной воротничковой (рис. 67, а, в). Последнее в какой-то мере обусловлено и тем, что задний воротничок всегда хорошо развит и полностью оконтуривает основание метакона сзади. У некоторых, преимущественно древних форм, проявляется тенденцию к сохранению внутренней ветви заднего воротничка (рис. 75). Входящие петли эмали расналегаются почти перпендикулярно продольной оси зуба. Базальные образования в их устьях обычно слабо развиты. Расположение основных буторков альтернативное. Внутренние буторки, как и на всех прочих верхних постоянных коренных, образуют полулунные фигуры стирания, наружные — округлые.

$M^2$  характеризуется постоянной двойной связью паракона с протоконом за счет достаточно сильного развития переднего и заднего гребней, в связи с чем замыкание передней марки происходит на ранних стадиях стертости зуба (рис. 67, г, д). Образование задней марки, как и на предыдущем моляре, происходит за счет хорошо развитого переднего гребня метакона и заднего воротничка. В отдельных случаях наблюдается также наличие добавочной воротничковой марки, образующейся аналогичным путем, как и на  $M^1$ . Строение наружной ветви переднего воротничка в общем сходно с таковым *Odessaopus*. Однако у *Allocricetus* наблюдается четко выраженное преобладание гребенчатой структуры над буторчатой, причем последняя чаще встречается у более древних видов рода. В строении внутренней ветви четко проявляется во времени тенденция к редукции, хотя эти образования сохраняются достаточно развитыми у всех без исключения видов. Указанный процесс осуществляется как в направлении изменения положения воротничка по отношению к плоскости жевательной поверхности — внутрен-

ний край этой ветви переднего воротничка ниспадает в различной степени к основанию коронки, так и путем общего сокращения протяженности по сравнению с наружной ветвью. Так, если у древнейших представителей рода внутренняя ветвь переднего воротничка располагается преимущественно в одной плоскости с жевательной поверхностью зуба и по протяженности заметно превосходит наружную, то в филогенезе рода известны формы, у которых эти образования скошены к основанию коронки в сторону его внутреннего края и по степени развития и протяженности примерно равны наружной ветви, либо даже в их размерах наблюдается обратное соотношение (геологически наиболее поздние виды) (рис. 75, д, е). Следует, однако, подчеркнуть, что в филогенетических ветвях *A. burgae* и *A. chiki* темпы этих изменений, вероятно, различны. Полагаем, что этот признак обладает видовой специфичностью и может быть, наряду с другими, положен в основу видовой систематики рода.

$M^3$  проявляет значительную тенденцию к редукции. Эта тенденция резко выражена в эволюционной ветви *A. burgae*, чем в филоге *A. chiki*. Во всяком случае, у мелких *Allocricetus*  $M^3$  заметно меньше  $M^2$  и характеризуется почти полной редукцией метакона — превращен в скошенный назад гребень, вершина которого поглощена наружным гребнем, являющимся продолжением заднего воротничка (рис. 73, з). Эта стадия редукции свойственна, очевидно, всем геологически более молодым видам этой группы, включая *A. burgae*, а в виде более-менее дифференцированного бугорка может проявляться лишь у геологически более древних форм. Кроме того, у видов этой группы имеется почти полная редукция внутренней ветви переднего воротничка — отсутствует у поздних видов, в отдельных случаях (у геологически более древних форм) сохраняясь в виде слегка намеченного валика, скошенного к основанию коронки (рис. 67, е). В эволюционной ветви *A. chiki*, особенно у древних форм, различия в размерах  $M^3$  и  $M^2$  менее выражены, в отдельных случаях длина перечисленных зубов может даже совпадать, а метакон, как правило, сохраняются в виде бугорка, дифференцированного в различной степени в наружном гребне.

Иначе чем у представителей группы *A. burgae* ведет себя также и внутренняя ветвь переднего воротничка. Во всяком случае она всегда сохраняется у видов этой группы, хотя в процессе филогенеза претерпевает определенные изменения. Этот элемент переднего воротничка, как и в эволюционной ветви *A. burgae*, всегда характеризуется косым расположением по отношению к плоскости жевательной поверхности зуба, однако у древних форм сохраняет свою гребенчатую структуру, приобретая вальковатую форму только у геологически более молодых видов. В первом случае гребень отделен от основания паракона четко обозначенной, вытянутой в поперечном направлении ямкой. Как и на  $M^2$ , меняются также длиннотные соотношения в сравнении с наружной

ветвью, хотя различия в длинах соответствующих гребней выражены в меньшей степени, чем на предыдущем моляре. Иногда внутренняя ветвь переднего воротничка может утрачивать связь с наружной, сохраняясь лишь в нижневнутреннем отделе. В этом случае передний воротничок приобретает разорванную ступенчатую структуру (рис. 75, м, н).

Наружная ветвь переднего воротничка у мелких *Allocricetus* характеризуется гребенчато-бугорчатой структурой, а у крупных — только гребенчатой. Гребенчато-бугорчатое строение выражено преимущественно у древних форм эволюционной ветви *A. burgae*, у поздних — преобладает гребенчатый тип строения. В обоих случаях ямка, отделяющая гребень или пирамидальный бугорок от основания паракона, хорошо выражена, образуя дополнительную входящую петлю наружного ряда (рис. 75, и). Протокон характеризуется двойной связью с параконном посредством переднего и заднего гребней последнего (рис. 75, з, и). Эта связь обуславливает образование передней марки. Задняя — образуется за счет гребня метакона и заднего воротничка. В устьях входящих петель наружного ряда часто наблюдаются хорошо развитые базальные валики. Поэтому даже на умеренных стадиях стертости могут образовываться дополнительные наружно-воротничковая и метафлексурная марки (рис. 67, е). Зуб характеризуется наличием трех корней — мощного заднего и умеренно развитых двух передних.

Интеро- и экстероантерокоцид  $M_1$  по размерам примерно равновелики. Их задние гребни, как правило, хорошо развиты. Однако преимущественное развитие по высоте и протяженности в подавляющем большинстве случаев получает задний гребень интероантерокоцида. Посредством этого гребня чаще всего и осуществляется связь антерокоцида с последующей парой бугорков — прото- и метаконидом (рис. 68, а, в). Задний гребень экстероантерокоцида, как правило, короткий и чаще всего связан с соответствующим гребнем интероантерокоцида (рис. 68, б). В связи с этим антерокоцид приобретает свойственную почти всем рецентным палеарктическим *Cricetini* форму двулистка, расчлененного спереди входящей петлей. Отсутствие заднего гребня экстероантерокоцида без или в сочетании с непосредственной связью этого бугорка с интероантероконом, а не с его гребнем, наблюдается очень редко (рис. 74, а). Также почти не наблюдается самостоятельная связь перечисленных выше элементов антерокоцида с последующей парой бугорков, хотя и в этом случае по высоте и мощности задний гребень интероантерокоцида превосходит таковой экстероантерокоцида (рис. 68, в). Мезолофид и тем более передняя поперечная шпора всегда отсутствуют. Изредка в качестве следов первого можно интерпретировать наличие слабо выраженного выстула в области заднего гребня протокоцида (рис. 74, а, б). Задний воротни-

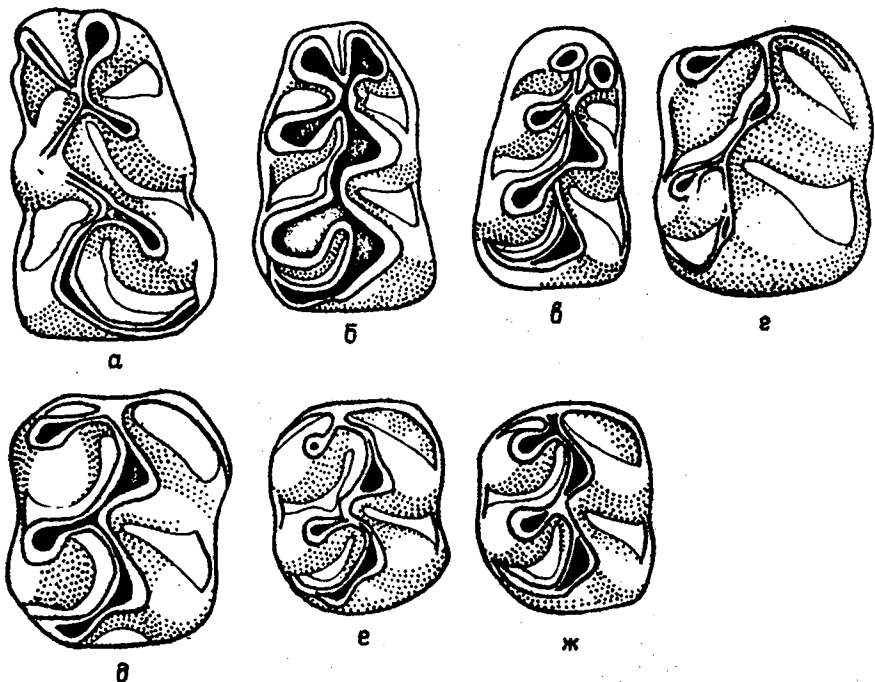


Рис. 68. *Allocricetus anterolophidens* sp. nov.,  $M_1 - M_2$ , поздний плиоцен, ханровское время:

а, б -  $M_1$ , г, д -  $M_2$ , Жевахова гора, нижний слой; е -  $M_1$ , е, ж -  $M_2$ , Черевичное, средний слой, жевательная поверхность

чок в виде достаточно высокого гребня полностью оконтуривает основание энтокониды сзади и отделен от последнего хорошо выраженным флексидом. На средне стертых зубах образует фигуру стирания. Из-за отсутствия мезолофида или заднего гребня метаконида, а также слабого развития базальных образований в устьях входящих петель внутреннего ряда марки в процессе стирания зуба не образуются.

$M_2$  сохраняет четко выраженную, по крайней мере у отдельных форм, тенденцию к раздвоению переднего воротничка. Наружная ветвь последнего всегда хорошо развита, имеет вид мощного гребня, образующего сегментовидный выступ, оконтуривающий основание протоконида спереди и отделенный от него флексидом. По мере стирания участвует в образовании общей фигуры стирания жевательной поверхности. Внутренняя ветвь переднего воротничка, как правило, недоразвита (рис. 68, г, ж) либо вообще редуцируется вплоть до полного исчезновения (преимущественно у мелких представителей рода). Мезолофид отсутствует. Изредка сохраняются следы последнего в виде небольшого выщипывания в области заднего гребня протоконида,

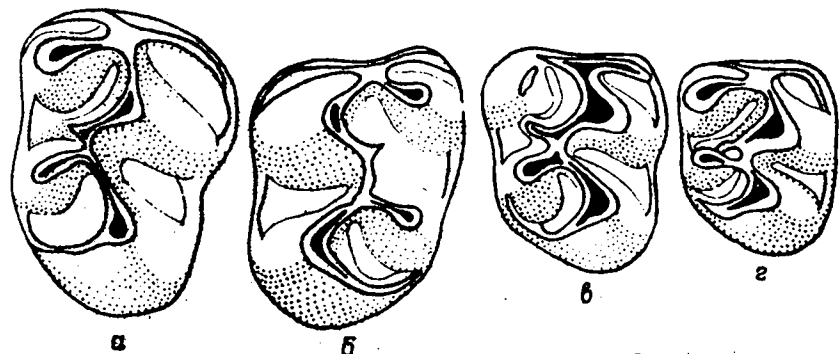


Рис. 69. *Allocricetus anterolophidens* sp. nov.,  $M_2$ , поздний плиоцен, ханровское время:

а, б - Жевахова гора, нижний слой; в, г - Черевичное, нижний слой, жевательная поверхность

не связанного с метаконидом. В связи с этим образование передней марки не происходит на всех стадиях стертости зуба. Задний воротничок в виде хорошо развитого гребня, почти полностью оконтуривающего основание энтокониды сзади.

Передний воротничок на  $M_2$  всегда раздвоен, хотя внутренняя ветвь его в сравнении с наружной недоразвита. Последняя, как и на предыдущем моляре, в виде мощного гребня, образующего сегментовидный выступ, оконтуривающий спереди основание протоконида и отделенного от него хорошо развитой, глубоко входящей петлей (рис. 69), располагается в одной плоскости с жевательной поверхностью зуба. Внутренняя ветвь имеет аналогичное строение, однако по размерам многократно уступает наружной (рис. 69; 74, з-л). Ввиду малой глубины флексиды, отделяющего гребень внутренней ветви воротничка от основания метаконида, она может исчезать уже на стадии умеренного стирания зубов (рис. 76, б). Мезолофид чаще всего сохраняется. Сильнее выражен у представителей эволюционной ветви *A. ehiki*. В отдельных случаях может оставаться свободным и по протяженности достигать внутреннего края коронки (рис. 69, в; 72, б, в). Как правило, укороченный: заканчивается на значительном расстоянии от края последней, хотя располагается перпендикулярно к продольной оси зуба, сохраняя свободную вершину (рис. 74, и). В довольно частой повторяемости, преимущественно у древних мелких форм из группы *A. burgae*, укорочен, скошен и связан с метаконидом, выполняя роль заднего гребня последнего (рис. 72, д). При этом он принимает участие в замыкании передней марки. У отдельных крупных форм мезолофид, сохраняя свою полную протяженность, может отклоняться назад, соприкасаясь с энтоконидом в области внутреннего края коронки, тем самым создавая предпосылки к образованию допол-

нительной марки за счет соответствующей части передней внутренней петли.

Иногда в той же эволюционной ветви мезолофид может сохранять одновременно с задним гребнем метаконида. При подобном стирании указанных элементов жевательной поверхности передняя марка приобретает двурасчлененное строение: задний воротничок всегда укорочен, в связи с чем задний отдел коронки заметно уже переднего. Базальные образования в виде валиков в устьях флексидов обычно хорошо развиты.

**С р а в н е н и е.** Сравнение с *Odessamys* в полной мере проведено в предыдущем разделе работы. Поскольку у *Allocricetus* постоянные коренные по сравнению с *Odessamys* в эволюционном плане оказываются более далеко продвинутыми в направлении общего типа строения таковых у современных родов *Cricetulus*, *Phodopus* и *Allocricetulus*, то отличия между ними и *Kowalskia* усилены. Это прежде всего касается четко выраженной тенденции к упрощению жевательной поверхности путем почти полной редукции у *Allocricetus* дополнительных лофов на  $M^1 - M^2$  и соответственно лофидов на  $M_1 - M_2$ . Во всяком случае, как следует из приведенного выше описания, авторам ни разу не удалось наблюдать наличие передней поперечной шпору и более-менее свободного мезолофа на  $M^1 - M^2$  у представителей рода *Allocricetus*. Практически отсутствует мезолофид и на  $M_1 - M_2$ . В сущности, из числа древних особенностей в строении  $M^2 - M^3$  у *Allocricetus* сохраняется только хорошо развитая внутренняя ветвь переднего воротничка, не уступающая по степени развития таковой на одноименных молярах *Kowalskia*. *Allocricetus* по сравнению с *Kowalskia* оказывается эволюционно далее продвинутым и по степени дифференциации антероконна на  $M^1$ , и, что особенно важно, антероконида на  $M_1$ . В обоих случаях эти элементы зубов глубоко расчленены на наружный и внутренний бугорки (слиты либо поверхностно расчленены у *Kowalskia*). По степени дифференциации антероконида *Allocricetus* значительно превосходит и ранее описанный род *Odessamys*. Наконец, от *Kowalskia*, в равной мере, как и от *Odessamys*, его отличает большая степень редукции  $M^3$ , причем мелкие виды в этом отношении оказываются эволюционно далее продвинутыми, чем более крупные формы эволюционной ветви *A. ehiki*. Следует также подчеркнуть, что редукция  $M^3$  у *Allocricetus* проявляется не только в размерах  $M^3$ , но и в степени развития внутренней ветви переднего воротничка, которая, по крайней мере у мелких видов, либо отсутствует, либо сильно скошена по отношению к плоскости жевательной поверхности, имеет вид низкого валика, не превосходя по степени развития обычные базальные образования. У представителей филогенетической ветви *A. ehiki*, сохраняя скошенное положение, указанный элемент зуба имеет преимущественно гребенчатую структуру. У *Kowalskia*, в равной мере, как и у *Odessamys*, внутрен-

няя ветвь переднего воротничка  $M^3$  имеет всегда гребенчатое строение, располагаясь, как правило, в одной плоскости с жевательной поверхностью.

От неогеновых азиатских хомячков группы *Sinocricetus* и *Nannocricetus* отличается:

- глубоко расчлененным антероконидам  $M_1$ . Поверхностно расчленен у *Sinocricetus* и *Nannocricetus*;

- более сильным развитием заднего воротничка на  $M_1$  и  $M_2$ , полностью или почти полностью оконтуривающим основание энтоконнида сзади. Редуцирован на большей части своей протяженности у *Sinocricetus* и *Nannocricetus* на  $M_1$ , а у *Nannocricetus* — и на  $M_2$ ;

- наличием хорошо развитой наружной ветви переднего воротничка на  $M_2$ . Отсутствует у хомячков группы *Sinocricetus* и *Nannocricetus*;

- отсутствием свободного мезолофа на  $M^1$ . Имеется, по крайней мере, у *Sinocricetus*.

От современных близких родов *Cricetulus*, *Phodopus* и *Allocricetulus* отличается:

- коротким расширенным ростральным отделом лицевого черепа, напоминающим таковой у представителей рода *Cricetus*. У перечисленных выше родов ростральный отдел суженный, относительно удлиненный;

- более сильным развитием внутренней ветви переднего воротничка на  $M^2 - M^3$ . У современных *Cricetulus*, *Phodopus* и *Allocricetulus* следы этого элемента в отдельных случаях могут сохраняться на  $M^2$ , а на  $M^3$  — всегда отсутствуют.

Наконец, от плиоценовых *Cricetinus* отличается:

- относительно узкой уплощенной, либо слабо или умеренно вогнутой по площади массетерной пластинкой скуловой дуги: ее переднезадний поперечник незначительно превышает половину длины ряда  $M^1 - M^3$  (56,1). У *Cricetinus*, по крайней мере восточноевропейских, массетерная пластинка расширенная, сильно вогнутая по площади, а ее переднезадний поперечник составляет  $3/4$  и более длины верхнего ряда постоянных коренных (73,4; 77,2);

- глубоко расчлененным антероконидам на  $M_1$ . Поверхностно расчлененный, либо даже не расчлененный у *Cricetinus*;

- отсутствием двойной связи метаконида с протоконидом ввиду редукции заднего гребня последнего. В связи с этим не происходит образования соответствующей марки на всех стадиях стертости зуба. У *Cricetinus* в подавляющем большинстве случаев хорошо развитый, хотя и низкий, задний гребень метаконида в подавляющем большинстве случаев имеется и по этой причине марка образуется лишь на сильно стертых зубах.

Перечисленные признаки в равной мере отличают *Allocricetus* и от современных *Tscherskia*. Однако к этому следует добавить более силь-

ное развитие у *Allocricetus* массивной бугристости и внутренней ветви переднего воротничка на  $M^2$ .

Как отмечалось, крупные *Allocricetus* по размерам приближаются к средним хомякам — род *Mesocricetus*. Однако ошибиться в определении их остатков, даже изолированных постоянных коренных практически невозможно, поскольку первые четко отличаются от вторых следующими признаками:

— слабой вытянутостью всех без исключения постоянных коренных, но особенно  $M_2^2$  —  $M_3^2$  в продольном направлении. Сильно вытянуты у *Mesocricetus*;

— сравнительно слабым развитием маркообразующих гребней основных бугорков на всех без исключения постоянных коренных, в связи с чем образование марок происходит лишь на умеренно и сильно стертых зубах. Всегда высокие у *Mesocricetus*, что, собственно, и предопределяет образование марок на значительно более ранних стадиях стертости постоянных коренных;

— постоянным наличием внутренней ветви переднего воротничка на  $M^2$ . Полностью, или почти полностью редуцирована у *Mesocricetus*;

— широким твердым небом в межзубном промежутке. У *Mesocricetus* оно узкое. Следует также отметить, что у отдельных представителей рода *Mesocricetus* твердое небо в указанном отделе образует хорошо развитый срединный гребень, тем самым напоминая по своей структуре аналогичные образования у *Odessamys*. Однако в строении постоянных коренных перечисленные роды не имеют ничего общего, четко отличаясь и по абсолютным размерам.

Род *Allocricetus* проявляет определенные черты сходства также с ископаемыми и современными представителями рода *Cricetus*. Это прежде всего касается строения роstralного отдела черепа в равной мере, как и некоторых особенностей в строении постоянных коренных. В последнем случае и тому и другому в большей степени присуще сохранение такого древнего признака в строении постоянных коренных, как наличие внутренней ветви переднего воротничка на  $M^2$ . Сближает их также четко проявляющаяся тенденция к инверсии эмали на внутреннюю грань нижнего резца. Однако отличия между ними четко выражены в абсолютных размерах и в высоте маркообразующих гребней. Последние у *Cricetus* не отличаются от аналогичных образований у *Mesocricetus*.

Насколько позволяют судить приведенное выше описание *Allocricetus* и сравнение его с ископаемыми и нынеживущими палеарктическими *Cricetini*, указанный род проявляет наибольшее сходство с *Cricetulus*, *Phodopus* и *Allocricetulus*. Исходя из этого, по всей вероятности, *Allocricetus* можно было бы рассматривать в качестве самостоятельной, эндемичной для Восточной и Западной Партетиды группы низших хомячьих, развивающейся параллельно с азиатской ветвью

*Cricetini*, объединяющей перечисленные выше современные роды мелких бугорчатозубых хомячьих. Однако ревизия систематической принадлежности мелких хомячьих из раннеантропогенных микротерриофаун Северного Китая, безоговорочно относимых ранее к роду *Cricetulus* [91, 94, 95], заставляет с известной осторожностью принимать это допущение, поскольку у авторов нет уверенности в том, что представители рода *Allocricetus* отсутствуют в составе позднеэоценовых и раннеантропогенных микротерриофаун Центральной Азии. Во всяком случае, в достаточной представительной в количественном отношении выборке остатков *Cricetulus* cf. *griseus* Miln.—Edw., описанной Янгом [70] из всемирно известного местонахождения Чжоукоутянь, имеются отдельные зубы, во многом сходные с таковыми *Allocricetus* по степени развития внутренней ветви переднего воротничка на  $M^2$ . Не является также однородной указанная серия остатков и по степени расширенности роstralного отдела лицевого черепа. Поэтому не исключено, что часть перечисленных выше остатков может оказаться принадлежащей если не *Allocricetus*, то, по крайней мере, близкому к нему роду. Однако и в этом случае, если принять во внимание, что древнейшие остатки рода все же приурочены к Восточной Партетиде, последнюю, по-видимому, можно рассматривать в качестве центра происхождения *Allocricetus*.

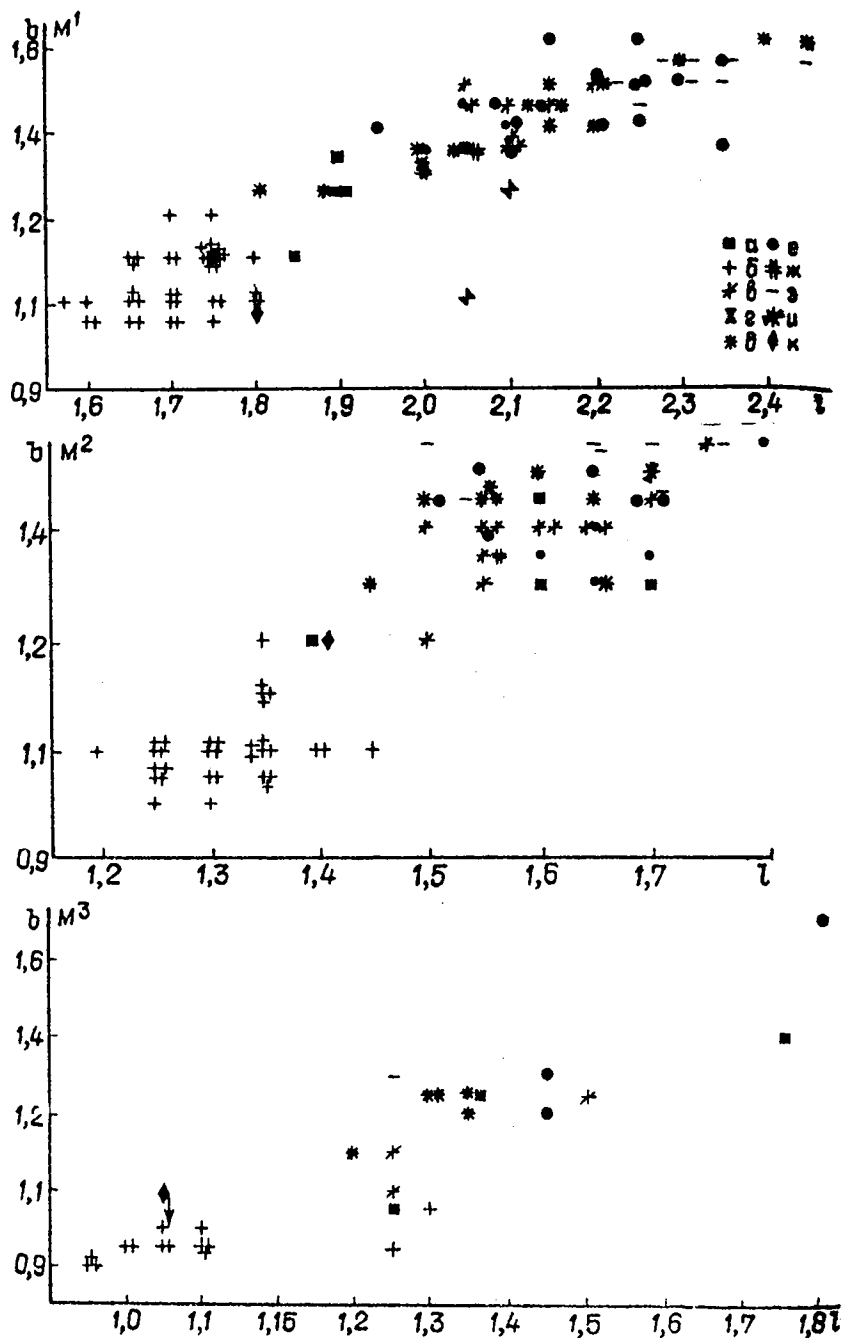
Состав рода. 4 вида: *A. ehiki* Schaub, 1930 из позднечехословацких и преимущественно таманских микротерриофаун юга Восточной Европы и их аналогов в Западной Европе; *A. anterolophidens* Topachevski et Scorik, 1987 из наиболее древних среднечехословацких микротерриофаун Одесского Причерноморья; *A. bursae* Schaub, 1930 из аналогов тираспольских микротерриофаун Западной Европы и юга Украины (близкая форма); *A. praebursae* sp. nov. из древних среднечехословацких микротерриофаун Одесского Причерноморья.

Геологическое и географическое распространение. Поздний плиоцен—эоплейстоцен Западной Европы, юг Украины. Находки в Азии проблематичны, хотя не исключено, что часть остатков *Cricetulus* из Чжоукоутянь принадлежит представителю этого рода.

*A. anterolophidens*<sup>1</sup> Topachevski  
et Scorik, 1987

Г о л о т и п. Изолированный  $M^2$ ; Причерноморье Украины, Одесса, толща древних аллювиальных отложений, вскрываемая по правому берегу Куяльницкого лимана (Жевахова гора), нижний слой куяль-

<sup>1</sup> Видовое название указывает на мощное развитие переднего воротничка антеролофа на верхних и антеролофида на нижних  $M_2^1$  —  $M_3^1$ .



▲ Рис. 70. Отношение длины ( $l$ ) к ширине ( $b$ )  $M^1 - M^3$  родов *Cricetini* и *Allocricetus*: а — *Allocricetus anterolophidens* sp. nov., Жевахова гора, нижний слой; б — *A. praeburgae* sp. nov., Жевахова гора, слой с моллюсками; в — *A. ehiki* Schaub, Котловина, средний, верхний слой; г — *A. anterolophidens* sp. nov., Черевичное, средний слой; д — *A. ehiki*, Морской; е — Тарханкут; ж — Крыжановка, нижний слой; з — *S. gritzai* sp. nov., Одесса, катакомбы; и — *A. ehiki* по Шлаубу; к — *A. bur-*ме по Шлаубу

нищих отложений; поздний плиоцен — начало среднего этапа развития хайровских микротерофаун. Хранится в коллекциях отдела палеозологии и палеонтологического музея ИЗАН Украины, № 31.

Д о п о л н и т е л ь н ы й м а т е р и а л. Изолированные постоянные коренные:  $M^1 - 9, M^2 - 5, M^3 - 1, M_1 - 6, M_2 - 7, M_3 - 3$  экз. Все происходят из того же местонахождения, что и голотип. Обломок горизонтальной ветви нижней челюсти с  $M_1 - M_3$ , изолированные постоянные коренные:  $M^1 - 2, M^2 - 0, M^3 - 0, M_1 - 2, M_2 - 3, M_3 - 1$  экз. из среднего слоя черевичанского разреза (левый берег Хаджибейского лимана вблизи с. Черевичное).

Д и а г н о з. Размеры крупные (в пределах рода), приближающиеся к таковым *A. ehiki*: длина  $M^1$  и  $M_1$  более 1,8 мм, в среднем составляет величины порядка 2,0 мм и более; длина нижнего ряда постоянных коренных более 5,4 мм. Внутренняя ветвь переднего воротничка на  $M^2$  и  $M^3$  сильно развита: всегда мощный гребень, отделенный от основания параконида продолговатой ямкой. На  $M^2$  внутренняя ветвь переднего воротничка по общей протяженности превышает наружную. Внутренняя ветвь переднего воротничка на  $M_3$  всегда хорошо развита: в подавляющем большинстве случаев четко обозначенный гребень, оконтуривающий ямку у основания метаконида и образующий вместе с последней четко выраженный передневнутренний сегментообразный выступ зуба (рис. 69).

Д о п о л н и т е л ь н о е о п и с а н и е. Из признаков, не отмеченных в разделе "Диагноз", можно указать и другие особенности строения постоянных коренных этого вида, правда, требующие проверки на более многочисленных сериях зубов.  $M^3$  относительно длинный: его длина превышает таковую  $M^2$  или приближается к последней (табл. 7, рис. 70). Это в полной мере касается и  $M_3$ , длина которого превосходит таковую или лежит в ряду крайних значений этого признака у восточноевропейских форм филогенетической ветви *A. ehiki* (рис. 71). Мезолоф на  $M^2$  менее связан с метаконием. В отдельных случаях даже наблюдается свободный мезолоф, который, однако, сильно укорочен — значительно не достигает наружного края коронки. Как правило, на  $M^2$  наблюдается четко выраженная двойная связь заднего воротничка с метаконием: кроме обычной связи через вершину заднего воротничка, имеется дополнительное соединение через задний гребень метакония, в результате чего на слабо и умеренно стертых зубах у основания

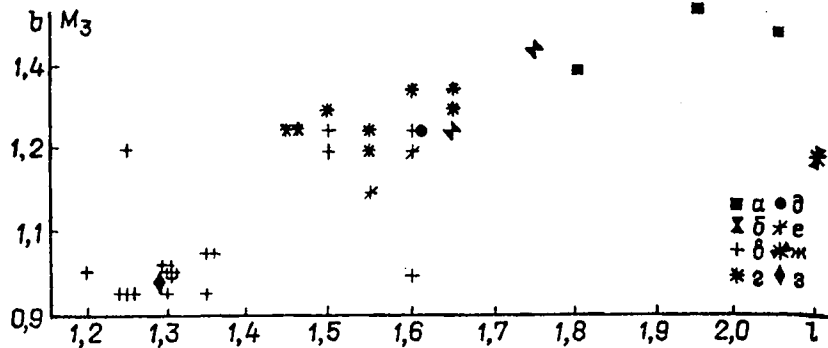


Рис. 71. Отношение длины ( $l$ ) к ширине ( $b$ )  $M_3$  видов рода *Allocricetus*:

*A. anterolophidens* sp. nov. — Жевахова гора, нижний слой (*a*); Черевичное, средний слой (*b*); *A. ehiki* Schaub — Жевахова гора, слой с моллюсками (*в*); Тилигульский разрез (*г*); Тарханкут (*д*); *A. praebursae* sp. nov. — Котловина, верхний слой (*e*); *A. ehiki* по Шаубу (*ж*); *A. bursae* по Шаубу (*з*)

указанного бугорка образуется дополнительная ямка за счет обособления задненаружной части задней марки (рис. 67, *д*). Изредка подобная связь заднего воротничка с метаконом наблюдается и на  $M^1$  (рис. 67, *a*, *в*). Антерокоид на  $M_1$ , по всей вероятности, расчленен сильнее, чем, по крайней мере, у всех известных восточноевропейских форм *A. ehiki*. Во всяком случае, наиболее часто встречаются варианты, у которых дифференциация экстеро- и интероантерокоида спереди выражена примерно на протяжении более  $1/3$  высоты коронки, а в отдельных случаях — достигает даже половины высоты последней.

**С р а в н е н и е.** От *A. ehiki* отличается:

— более сильным развитием внутренней ветви переднего воротничка на  $M^2$  и  $M^3$ . У *A. ehiki* соответствующий гребень (см. "Диагноз") редуцирован преимущественно до стадии валика, а ямка почти не выражена либо вообще отсутствует;

— большей протяженностью внутренней ветви переднего воротничка на  $M^3$ , заметно превышающей таковую наружной ветви. У *A. ehiki* в соотносительной длине внутренней и наружной ветвей наблюдается обратное соотношение либо в редких случаях они примерно равны;

— сильнее развитой внутренней ветвью переднего воротничка на  $M_3$  — гребнем, окружающим ямку у основания метакоида, образующим сегментообразный выступ. У *A. ehiki* он недоразвит либо вообще отсутствует, сегментообразный выступ и ямка практически не выражены;

— по-видимому, значительно большей частотой встречаемости двойной связи заднего воротничка  $M^2$  с метаконом за счет развития заднего гребня последнего. У *A. ehiki* соединение этих элементов зуба осуществляется только через вершину заднего воротничка;

— относительно длинным  $M^3$ , возможно, превосходящим по разме-

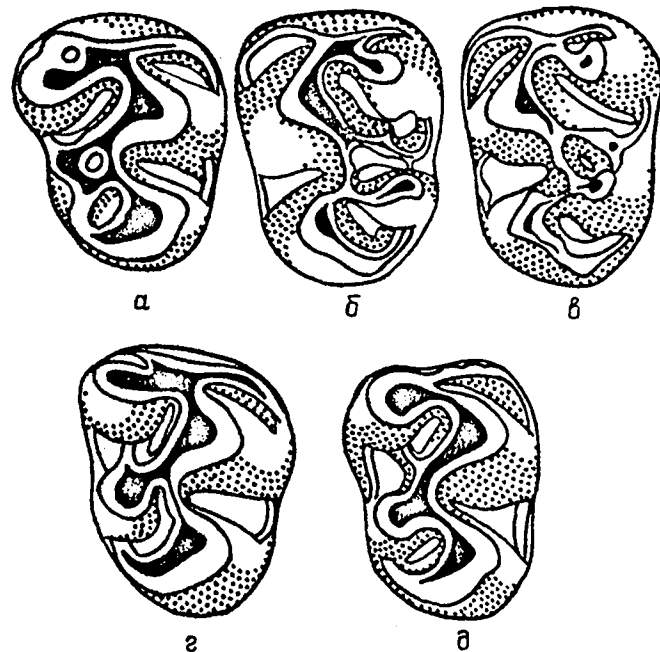


Рис. 72. *Allocricetus e. kujalnikensis* subsp. nov.,  $M_3$ , поздний плиоцен, верхний куяльник, жевательная поверхность:  
*a-g* — Жевахова гора, слой с моллюсками; *д* — Котловина, верхний слой

рам предыдущий моляр. У *A. ehiki*, по крайней мере восточноевропейских,  $M^3$  всегда короче  $M^2$ .

От восточноевропейских популяций, относимых нами к *A. ehiki*, отличается, видимо, большей длиной  $M_3$ . Во всяком случае, по абсолютной длине этот зуб, при прочих примерно равных показателях (длина  $M_1$  и  $M_2$ ), заметно превосходит одноименные моляры жеваховогорской (средний слой), котловинской, тилигульской, тарханкутской аллохронных популяций указанного вида либо располагается в ряду крайних значений этого признака. Однако типичные венгерские *A. ehiki*, описанные Шаубом [86], имели, очевидно, как и *A. anterolophidens*, относительно крупный  $M_3$  (табл. 8, рис. 71).

От *A. bursae*, кроме больших абсолютных размеров, четко отличается наличием хорошо развитой внутренней ветви переднего воротничка на  $M^3$  и  $M_3$  (отсутствует у *A. bursae*). Трансгрессия в размерах незначительна (рис. 70, 71, табл. 8, 9). Крупные *A. b. correzensis* Chaline, описанные из плейстоценовых отложений Франции [49, 50], по всей вероятности, должны быть отнесены к *A. ehiki* или, по крайней мере, к близкому виду. Во всяком случае, для этого имеются веские основа-

Таблица 8. Промеры (мм) и индексы (%) нижних постоянных коренных ископаемых хомячков рода *Alloscirtetus* и рецентных *Cricetulus*, *Phodopus*, *Alloscirtetus*

Морфологический признак	<i>A. anterolophidens</i> Top. et Scov. sp. nov.		<i>Cricetulus migratorius</i> Pall.	<i>Phodopus sungorus</i> Mill.	<i>Alloscirtetus evermanni</i> Brandt		
	Поздний плиоцен					Современный	
	Жевакова гора, нижний стой (n = 4)	Червачное, средний стой (n = 3)				Тува (n = 15)	Поволжье (n = 7)
<i>M</i> <sub>1</sub> Длина	1,8; 1,9; 2,2; 2,3	1,85; 1,95; 2,05	1,5-1,58-1,7	1,4-1,46-1,5	1,8-1,85-1,9		
<i>M</i> <sub>1</sub> Ширина	1,1; 1,2; 1,25; 1,35	1,15; 1,2; 1,25	0,9-1,0-1,1	0,8-0,9-1,0	1,1-1,15-1,25		
<i>M</i> <sub>2</sub> Длина	1,65-1,7-1,8	1,75; 1,85; 2,0	1,1-1,2-1,4	1,0-1,0-1,1	1,4-1,46-1,55		
<i>M</i> <sub>2</sub> Ширина	1,2-1,3-1,45	1,45; 1,45; 1,5	1,0-1,0-1,2	0,9-1,0-1,1	1,3-1,3-1,35		
<i>M</i> <sub>3</sub> Длина	1,8; 1,95; 2,05	1,75	1,1-1,18-1,3	0,9-1,0-1,1	1,35-1,4-1,45		
<i>M</i> <sub>3</sub> Ширина	1,4; 1,5; 1,55	1,45	0,9-0,95-1,1	0,8-0,8-0,9	1,1-1,1-1,2		
<i>M</i> <sub>1</sub> Длина 100	56,8; 58,6; 61,1; 63,1	58,5; 62,1; 64,1	58,8-63,3-68,7	57,1-61,1-65,0	57,8-67,4-94,7		
<i>M</i> <sub>2</sub> Длина 100	72,2-78,5-81,8	75,0; 78,3; 82,8	78,5-87,3-92,3	81,8-92,7-100,0	82,3-89,3-93,1		
<i>M</i> <sub>3</sub> Длина 100	73,1; 77,7; 79,4	82,8	75,0-79,4-90,9	80,0-87,4-100,0	75,8-81,6-85,7		
Длина					84,6-92,7-110,0		

Таблица 9. Промеры (мм) и индексы (%) верхних постоянных коренных ископаемых хомячков родов *Alloscirtetus* и рецентных *Cricetulus*, *Phodopus*, *Alloscirtetus*

Морфологический признак	<i>A. anterolophidens</i> Top. et Scov. sp. nov.		<i>Cricetulus migratorius</i> Pall.	<i>Phodopus sungorus</i> Mill.	<i>Alloscirtetus evermanni</i> Brandt		
	Поздний плиоцен					Современный	
	Жевакова гора, нижний стой (n = 6)	Червачное, средний стой				Тува (n = 15)	Поволжье (n = 7)
<i>M</i> <sup>1</sup> Длина	1,85-1,93-2,05	2,05; 2,1	1,6-1,76-1,9	1,4-1,4-1,5	2,0-2,0-2,15		
<i>M</i> <sup>1</sup> Ширина	1,15-1,28-1,35	1,3; 1,5	1,1-1,14-1,2	1,0-1,0-1,1	1,3-1,35-1,4		
<i>M</i> <sup>2</sup> Длина	1,6; 1,6; 1,7	-	1,1-1,2-1,3	1,0-1,0-1,1	1,4-1,4-1,5		
<i>M</i> <sup>2</sup> Ширина	1,3; 1,3; 1,45	-	1,1-1,13-1,2	0,9-0,96-1,0	1,35-1,39-1,4		
<i>M</i> <sup>3</sup> Длина	1,75	-	0,9-0,98-1,0	0,8-0,84-0,9	1,05-1,1-1,15		
<i>M</i> <sup>3</sup> Ширина	1,3	-	0,9-0,94-1,0	0,7-0,8-0,9	1,1-1,1-1,2		
<i>M</i> <sup>1</sup> Ширина 100	62,1-67,3-73,6	53,6; 61,9	57,8-64,9-70,5	66,6-68,3-73,3	61,9-65,5-70,0		
Длина					57,8-64,4-69,2		
<i>M</i> <sup>2</sup> Ширина 100	76,4-81,2-90,6	-	84,6-94,5-109,0	90,0-94,5-100,0	90,0-98,6-100,0		
Длина					96,1-100,0-107,6		
<i>M</i> <sup>3</sup> Ширина 100	74,2	-	90,0-96,1-112,5	77,7-96,3-112,5	95,6-107,2-136,3		
Длина					100,0-104,6-111,0		



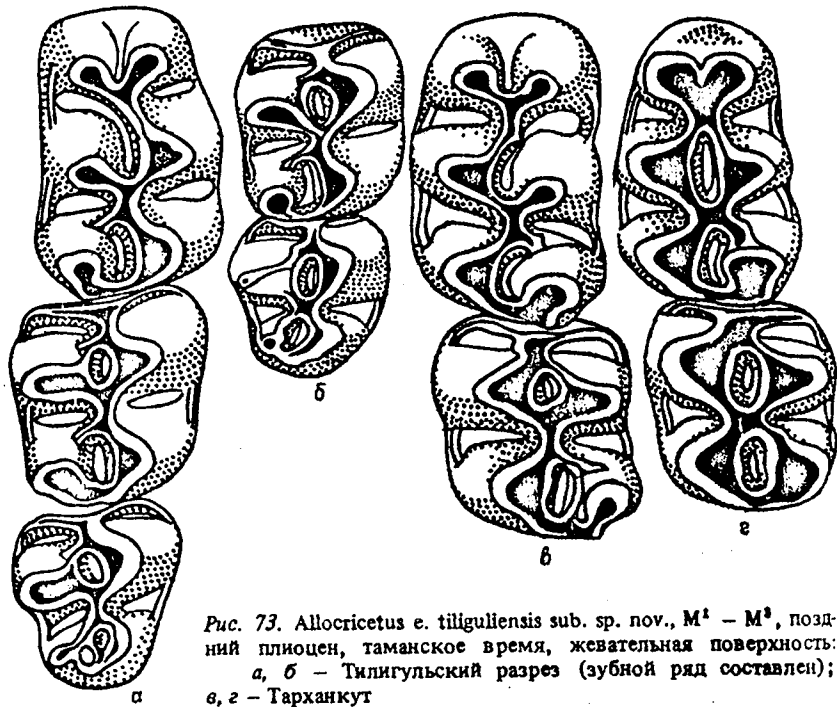


Рис. 73. *Allocricetus e. tiliguliensis* sub. sp. nov.,  $M^1 - M^3$ , поздний плиоцен, таманское время, жевательная поверхность: а, б — Тилигульский разрез (зубной ряд составлен); в, г — Тарханкут

ния, поскольку указанная форма сочетает крупные (в пределах рода) размеры с достаточно сильным развитием внутренней ветви переднего воротничка, свойственным скорее *A. ehiki*, чем *A. bursae*.

Вполне вероятно, что к новоописанному виду следует отнести  $M^2$  из позднего плиоцена Польши (местонахождение Рембелицы Крулевские), отнесенный к *A. bursae* [56]. По протяженности и степени развития внутренней ветви переднего воротничка  $M^2$  из Рембелицы Крулевских проявляет больше черт сходства с одноименными молярами *A. anterolophidens*, чем с таковыми *A. ehiki* и тем более *A. bursae*. По размерам указанный зуб располагается в ряду крайне малых значений признака у *A. anterolophidens*. *A. anterolophidens*, по всей вероятности, представляет собой предковую форму по отношению к *A. ehiki* Восточной Паратетиды. По крайней мере, тенденция к уменьшению степени развития внутренней ветви переднего воротничка на  $M^2$  и аналогичных образований на  $M_2$  четко прослеживается у геологически разновозрастных популяций *A. ehiki*, причем направленность этого процесса от более древних к более молодым формам вполне очевидна.

Геологическое и географическое распространение. Одесское Причерноморье; поздний плиоцен, первая его поло-

вина; приурочены к древним ассоциациям мелких млекопитающих среднего этапа развития ханровского фаунистического комплекса — нижежевахогорской вилланийно-муридной и среднечеревичанской вилланийно-мимомисной.

*A. ehiki* Schaub, 1930

Г о л о т и п. Венгерский геологический институт, Будапешт; номер не фиксирован; фрагмент передней части лицевого черепа; местонахождение Браше, Венгрия; поздний плиоцен—гюнц.

М а т е р и а л. Представлен из ряда местонахождений Западного Причерноморья Украины позднеханровского и таманского времени: правого берега Куяльницкого лимана в пределах Одессы (Жевахова гора), верхнего слоя куяльницких отложений. Изолированные постоянные коренные:  $M^3 - 1$ ;  $M_1 - 3$ ;  $M_2 - 11$ ;  $M_3 - 4$  экз.;

Крыжановки, куяльницких отложений. Верхние челюсти и их обломки — 3; горизонтальная ветвь нижней челюсти — 1; изолированные постоянные коренные:  $M^1 - 2$ ;  $M^2 - 1$ ;  $M_1 - 4$  экз.;

западного берега оз. Ялпуг вблизи с. Котловина Одесской обл., средних и верхних слоев. Верхние челюсти и их обломки — 7; горизонтальные ветви нижних челюстей и их обломки — 2; изолированные постоянные коренные:  $M^1 - 10$ ;  $M^2 - 6$ ;  $M^3 - 1$ ;  $M_1 - 17$ ;  $M_2 - 8$ ;  $M_3 - 1$  экз.;

Крыма, п-ова Тарханкут. Верхние челюсти и их обломки — 7; нижние челюсти и их обломки — 4; изолированные постоянные коренные:  $M^1 - 9$ ;  $M^2 - 0$ ;  $M_1 - 11$ ;  $M_2 - 8$ ;  $M_3 - 1$  экз.

тилигульского разреза. Верхние челюсти и их обломки — 13; нижние челюсти и их обломки — 13; изолированные постоянные коренные:  $M^1 - 4$ ;  $M^2 - 4$ ;  $M^3 - 1$ ;  $M_1 - 6$ ;  $M_2 - 0$ ;  $M_3 - 0$  экз.

Д и а г н о з. Размеры сходны с таковыми предыдущего вида. Внутренняя ветвь переднего воротничка на  $M^2$  и  $M^3$  слабо развита: обычно в виде валика, оконтуривающего основание протокона спереди, ямка в основании валика в подавляющем большинстве случаев не выражена, более-менее обозначена только у древних популяций вида. На  $M^2$  внутренняя ветвь переднего воротничка по протяженности меньше наружной. Внутренняя ветвь переднего воротничка на  $M_3$  слабо развита — обычно едва намечена, прижата к основанию метаконида или вообще не выражена, в связи с чем сегментарный выступ коронки зуба не образуется (рис. 76).

Д о п о л н и т е л ь н о е о п и с а н и е.  $M^3$  относительно мал: его длина заметно меньше таковой предыдущего моляра (табл. 10, рис. 70). Кроме того, у восточноевропейских *A. ehiki*, по-видимому, наблюдается также укороченный  $M_3$  (табл. 11), уступающий по размерам  $M_2$ . Мезолоф на  $M^2$  всегда тесно связан с метаконном с образованием зад-

Таблица 10. Промеры (мм) и индексы (%) верхних постоянных коренных ископаемых хомьяков родов *Allostictetus* и рецентных *Sicetulus*, *Rhodorus*, *Allostictetus*

Морфологический признак	Allostictetus ehiki Schaub (поздний плиоцен)					Крым, Тарханкут
	Котловина, средний и верхний слои	Жезахова гора, слой с моллюсками	Крыжановка, нижний слой	Тигикульский разрез	Крым, Тарханкут	
M <sup>1</sup> Длина	1,8-2,0-2,4	-	2,0; 2,05	2,0-2,27-2,45	1,9-2,2-2,4	
M <sup>1</sup> Ширина	1,25-1,4-1,6 (n = 14)	-	1,35; 1,4	1,32-1,45-1,6 (n = 10)	1,4-1,5-1,6 (n = 15)	
M <sup>2</sup> Длина	1,6-1,64-1,7	-	1,55	1,45-1,56-1,65	1,6-1,7-1,8	
M <sup>2</sup> Ширина	1,3-1,4-1,5 (n = 5)	-	1,35	1,3-1,4-1,5 (n = 8)	1,4-1,5-1,5 (n = 7)	
M <sup>3</sup> Длина	-	1,3	-	1,2-1,3-1,35	1,4; 1,5; 1,5; 1,6	
M <sup>3</sup> Ширина	-	1,05	-	1,15-1,2-1,25 (n = 5)	1,2; 1,2; 1,3; 1,3	
M <sup>4</sup> Ширина	100	-	67,5; 68,2	63,6-66,6-69,7	63,6-68,3-72,7 (n = 15)	
M <sup>5</sup> Длина	100	-	87,0	78,7-90,8-96,6	79,0-86,1-93,7 (n = 7)	
M <sup>6</sup> Ширина	100	80,7	-	88,8-93,8-96,1	80,0; 81,2; 85,7; 86,6	

Таблица 11. Промеры (мм) и индексы (%) нижних постоянных коренных ископаемых хомьяков родов *Allostictetus* и рецентных *Sicetulus*, *Rhodorus*, *Allostictetus*

Морфологический признак	Allostictetus ehiki Schaub (поздний плиоцен)					Крым, Тарханкут
	Котловина, средний и верхний слои	Жезахова гора, слой с моллюсками (n = 8)	Крыжановка, нижний слой	Тигикульский разрез	Крым, Тарханкут	
M <sub>1</sub> Длина	1,9-2,15-2,5	1,9; 1,95; 1,95	1,9; 2,0; 1,95; 2,05	1,85-1,98-2,1	1,9-2,1-2,3	
M <sub>1</sub> Ширина	1,15-1,31-1,5 (n = 14)	1,2; 1,2; 1,5	1,15; 1,3; 1,25; 1,15	1,2-1,25-1,3 (n = 8)	1,2-1,3-1,5 (n = 12)	
M <sub>2</sub> Длина	1,4-1,57-1,75	1,5-1,58-1,65	-	1,5-1,67-1,85	1,6-1,8-1,9	
M <sub>2</sub> Ширина	1,1-1,38-1,4 (n = 11)	1,15-1,27-1,35	-	1,3-1,37-1,5 (n = 8)	1,3-1,4-1,6 (n = 10)	
M <sub>3</sub> Длина	1,55; 1,6	1,5; 1,5; 1,6; 1,6	-	1,5-1,56-1,65	1,7; 1,7	
M <sub>3</sub> Ширина	1,15; 1,1	1,0; 1,2; 1,25; 1,25	-	1,2-1,28-1,3 (n = 7)	1,3; 1,3	
M <sub>4</sub> Ширина	100	58,9; 61,5; 63,1	56,0; 60,5; 62,5; 66,6	61,5-63,4-67,5	56,8-62,3-66,7	
M <sub>5</sub> Длина	100	80,0-82,0-90,0	69,6-80,3-84,3	77,1-82,1-86,6	73,7-79,4-84,7	
M <sub>6</sub> Ширина	100	68,7; 74,1	62,5; 78,1; 80,0; 83,3	77,4-82,2-86,6	76,5; 76,5	

Морфологический признак	C. migratorius Pall.		Phodopus sungorus Mill.		Allocricetulus eversmanni Brandt	
	Николаевская обл. (n = 22)		Тува		Поволжье	
	Казахстан (n = 7)					
M <sub>1</sub>	Длина 1,5-1,58-1,7 0,9-1,0-1,1	1,4-1,46-1,5 0,8-0,9-1,0 (n = 15)	1,8-1,85-1,9 1,1-1,15-1,25 (n = 7)	1,7-1,8-2,0 1,05-1,15-1,3		
M <sub>2</sub>	Длина 1,1-1,2-1,4 1,0-1,0-1,2	1,0-1,0-1,1 0,9-1,0-1,1 (n = 22)	1,4-1,46-1,55 1,3-1,3-1,35 (n = 15)	1,45-1,47-1,5 1,15-1,25-1,35		
M <sub>3</sub>	Длина 1,1-1,18-1,3 0,9-0,95-1,1	0,9-1,0-1,1 0,8-0,8-0,9	1,35-1,4-1,45 1,1-1,1-1,2	1,0-1,2-1,4 1,1-1,16-1,3		
M <sub>1</sub>	Ширина 58,8-63,3-68,7 Длина	57,1-61,1-65,0	57,8-67,4-94,7	59,4-62,3-65,7		
M <sub>2</sub>	Ширина 78,5-87,3-92,3 Длина	81,8-92,7-100,0	82,3-89,3-93,1	78,8-84,8-93,1		
M <sub>3</sub>	Ширина 75,0-79,4-90,9 Длина	80,0-87,0-100,0	75,8-81,6-85,7	84,6-92,7-110,0		

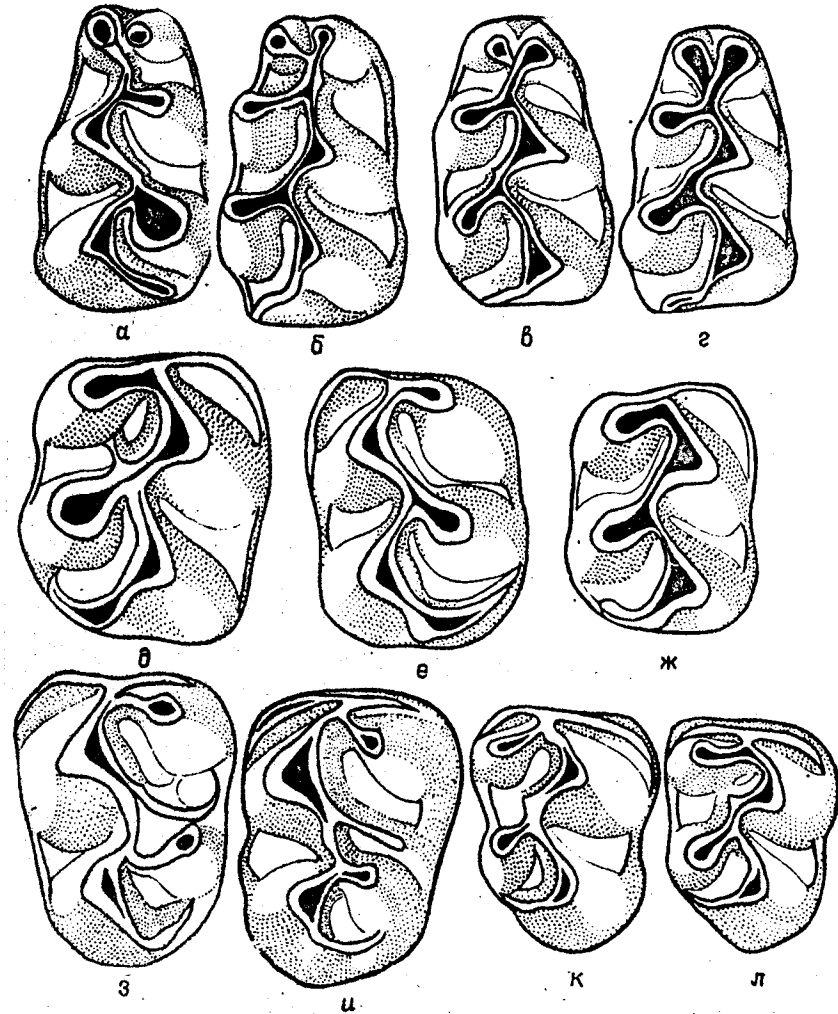


Рис. 74. *Allocricetulus praebursae* sp. nov., M<sub>1</sub> - M<sub>3</sub>, поздний плиоцен, хазровское время, Жевахова гора, слой с моллюсками, жевательная поверхность:  
а-г - M<sub>1</sub>; д-ж - M<sub>2</sub>; з-л - M<sub>3</sub>

ней марки. Двойная связь заднего воротничка с метаконом на M<sup>2</sup> и тем более на M<sup>1</sup>, как правило, отсутствует. Антероконид на M<sub>1</sub>, по всей вероятности, менее расчленен, чем у предыдущего вида. Во всяком случае, наиболее часто встречаются варианты строения этого зуба, у которых следы дифференциации экстеро- и интероантероконида спереди выражены на протяжении менее 1/3 высоты коронки.

С р а в н е н и е с *A. anterolophidens* полностью проведено ранее. Те же признаки, что и у названного вида, правда, выраженные в мень-

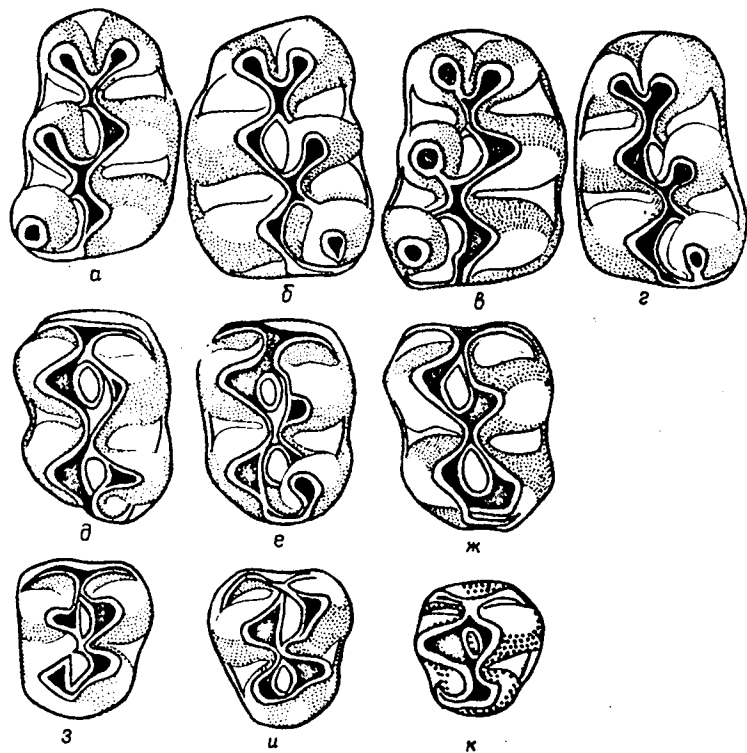


Рис. 75. *Allocricetus praebursae* sp. nov.,  $M^1 - M^3$ , поздний плиоцен, ханровское время, Жевахова гора, слой с моллюсками, жевательная поверхность: а-г -  $M^1$ ; д-ж -  $M^2$ ; з-к -  $M^3$

шей степени, отличают *A. ehiki* и от представителей филогенетической ветви *A. bursae*. Это прежде всего касается в большей степени развития внутренних ветвей переднего воротничка на  $M^3$  и  $M_3$ .

Вид в пределах Восточной Паратетиды представлен двумя аллохронными популяциями, которые по мере поступления новых материалов могут оказаться самостоятельными видами.

*A. e. kujalnikensis* subsp. nov. В отличие от венгерской номинальной формы мезолофид на  $M_3$  хорошо развит, относительно свободный, по протяженности достигает внутреннего края коронки зуба (рис. 72). Ямка, отделяющая внутреннюю ветвь переднего воротничка  $M^3$  от протокона, выражена в более частой повторности, чем у последующей, геологически более поздней формы, хотя развита значительно слабее, чем у *A. anterolophidens*. Представлен в составе группировок мелких млекопитающих позднего и среднего этапов развития ханровского фаунистического комплекса (местонахождения: Котловина, средний и

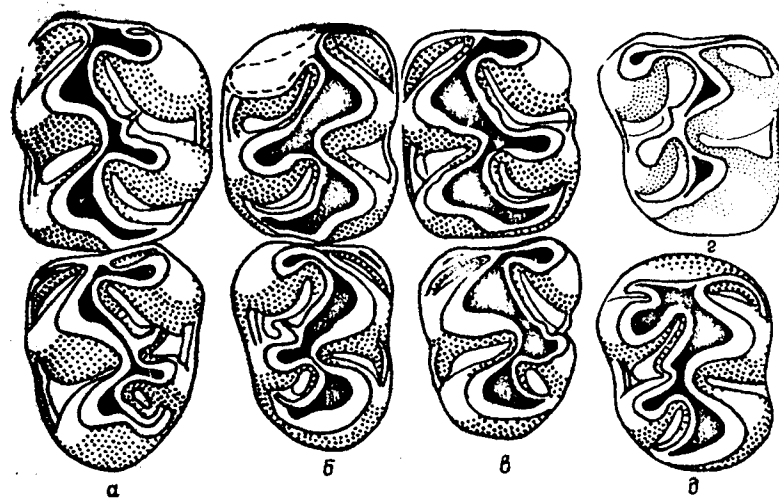


Рис. 76. *Allocricetus e. tiliguliensis* sp. nov.,  $M_2 - M_3$ , поздний плиоцен, таманское время, жевательная поверхность: а-г - Тилигульский разрез; д - Тарханкут

верхний слон, позднеханровские ассоциации мелких млекопитающих среднекотловинской вилланийно-плиомисно-спалацидной и верхнекотловинской вилланийной; собственно куяльницкие слои Крыжановки, верхняя часть куяльницких отложений жеваховогорского разреза - куяльницкая вилланийно-крицетидная ассоциация). Тип: изолированный  $M_3$  № 32, хранится в коллекциях отдела палеозоологии и палеонтологического музея ИЗАН Украины; верхние куяльницкие слои жеваховогорского разреза в пределах Одессы.

*A. e. tiliguliensis* subsp. nov. По степени развития мезолофид  $M_3$  сходен с номинальной формой: чаще всего едва намечен либо вообще не выражен, если имеется, то значительно не достигает лингвального края зуба. Ямка, отделяющая внутреннюю ветвь переднего воротничка от протокона на  $M^2$ , за редким исключением, не выражена (рис. 73). От номинального подвида четко отличается укороченным  $M_3$  (рис. 72). Представлен в составе эоплейстоценовых группировок мелких млекопитающих таманского фаунистического комплекса юга Украины - Причерноморье, Крым, Тилигульский разрез (древнеэоплейстоценовая тилигульская вилланийно-аллофайомисная ассоциация), Тарханкут (среднеэоплейстоценовая тарханкутская лагуродонтно-аллофайомисно-цителлоидная ассоциация). Единичные остатки этой формы изредка встречаются в Ногайске (ногайская пролагурусно-мимомисно-цителлоидная ассоциация). Тип: нижняя челюсть с полностью сохранившимся рядом постоянных коренных, № 33. Хранится в фондах отдела

леозоологии и палеонтологического музея ИЗАН Украины; слои с таманской микротерриофауной.

Геологическое и географическое распространение. Причерноморье Украины, Крым; эоплейстоцен. Приурочен к микротерриофавнам таманского фаунистического комплекса.

*A. praeursae Topachevski et Scorik,*  
*sp. nov.*

Г о л о т и п. Обломок верхнечелюстной кости с полностью сохранившимся рядом постоянных коренных; Причерноморье Украины, Одесса, толща древних аллювиальных отложений, вскрывающаяся по правому берегу Куяльницкого лимана (Жевахова гора); верхний слой куяльницких отложений; поздний плиоцен, начало среднего этапа развития хайпровских микротерриофаун. Хранится в коллекциях отдела палеозоологии и палеонтологического музея ИЗАН Украины, № 34.

Д о п о л н и т е л ь н ы й м а т е р и а л. Верхние челюсти и их обломки — 13; нижние челюсти и их обломки — 15; изолированные постоянные коренные:  $M^1$  — 33;  $M^2$  — 22;  $M^3$  — 12;  $M_1$  — 33;  $M_2$  — 19;  $M_3$  — 16 экз. Все происходит из того же местонахождения, что и голотип.

Изолированные постоянные коренные:  $M^1$  — 2;  $M_1$  — 4;  $M_2$  — 6 экз. из среднего и верхнего слоев котловинского местонахождения.

Д и а г н о з. Самый малый из известных в настоящее время представителей рода: длина  $M^1$  —  $M^3$  — 3,95; 4,2 мм, длина  $M_1$  —  $M_3$  — 3,7; 3,75; 4,0; 4,1; длина  $M^1$  меньше 1,9 мм, длина  $M_1$  меньше 1,7. На слабо и средне стертых  $M^3$  в подавляющем большинстве случаев сохраняются следы внутренней ветви переднего воротничка — скошенный к основанию коронки слабо развитый валик. Внутренняя ветвь переднего воротничка на  $M_3$  всегда хорошо выражена на ранних и средних стадиях стертости зуба (рис. 74).

Д о п о л н и т е л ь н о е о п и с а н и е. На  $M^1$  в достаточно частой повторяемости сохраняются следы внутренней ветви заднего воротничка (рис. 75). Внутренняя ветвь переднего воротничка на  $M^2$  всегда хорошо выражена: четкий гребень, чаще всего отделенный узкой ямкой от основания протокона, очень редок сегментобразный выступ, свойственный *A. anterolophidens*. Гребень либо располагается в одной плоскости с жевательной поверхностью, либо скошен к основанию коронки. По протяженности превосходит наружную ветвь переднего воротничка или примерно равен последней. Мезолоф на  $M^1$  —  $M^2$  всегда связан с метаконом, ограничивая заднюю марку спереди.  $M^3$  очень мал, значительно короче предыдущего моляра (табл. 12, 13, рис. 70, 73).

$M_1$  с сильно расчлененным антерокоидом.  $M_2$  в большинстве случаев сохраняет следы внутренней ветви переднего воротничка

Таблица 12. Промеры (мм) и индексы (%) верхних постоянных коренных ископаемых хомячков родов *Allocrictetus* и *Phodopus*

Морфологический признак	Allocrictetus praeursae Top. et Scor. sp. nov.		Cricetulus migratorius Pall.	Phodopus sungorus Mill.	Allocrictetulus eversmanni Brandt	
	Поздний плиоцен				Современный	
	Жевахова гора, слой с моллюсками	Жевахова гора, нижний слой			Николаевская обл. (n = 15)	Бурятия (n = 15)
$M^1$ Длина	1,55-1,73-1,75	1,75	1,6-1,76-1,9	1,4-1,4-1,5	2,0-2,0-2,15	1,9-2,0-2,1
	1,05-1,11-1,2	1,15	1,1-1,14-1,1	1,0-1,0-1,1	1,3-1,35-1,4	1,1-1,3-1,5
$M^2$ Длина	1,2-1,3-1,45	1,05; 1,2;	1,1-1,29-1,35	1,0-1,0-1,1	1,4-1,4-1,5	1,3-1,35-1,5
	1,0-1,1-1,2	1,25; 1,4	1,1-1,13-1,2	0,9-0,96-1,0	1,35-1,39-1,4	1,25-1,36-1,45
$M^3$ Длина	0,95-1,03-1,1	-	0,9-0,98-1,0	0,8-0,84-0,9	1,05-1,1-1,15	0,90-1,0-1,25
	0,92-0,94-1,0	-	0,9-0,94-1,0	0,7-0,8-0,9	1,1-1,1-1,2	1,0-1,1-1,25
$M^1$ Ширина	60,0-65,7-70,9	62,8	57,8-64,9-70,5	66,6-68,3-73,3	61,9-65,5-70,0	57,8-64,4-69,2
	100	-	-	-	(n = 7)	(n = 7)
$M^2$ Ширина	75,8-82,9-88,8	84,0;	84,6-94,5-109,0	90,0-94,5-100,0	90,0-96,6-	96,1-100,0-
	100	83,3	83,3	100,0	100,0	107,6
$M^3$ Ширина	86,3-91,5-96,8	-	90,0-96,1-111,1	77,7-96,3-112,5	95,6-107,2-	100,0-104,6-
	100	83,3	83,3	136,3	136,3	111,0

Таблица 13. Промеры (мм) и индексы (%) нижних постоянных коренных ископаемых хомячков родов *Allocricetus* и репентных *Cricetulus*, *Phodopus*, *Allocricetulus*

Морфологический признак	Allocricetus praebursae Top. et Scor. sp. nov.			Cricetulus migatorius Pall.		Phodopus sungarus Mill.	Allocricetulus evartsmani Brandt
	Поздний плиоцен			Современный		Тува	Поволжье
	Жевахова гора, слой с моллюсками	Жевахова гора, нижний слой	Котловина, средняя и верхний слой	Николаевская обл. (n = 22)	Тува		
M <sub>1</sub>	Длина 1,45-1,59-1,7 (n = 28)	1,55	1,36; 1,45; 1,6; 1,8 0,85; 0,9; 0,9; 1,1	1,5-1,58-1,7	1,4-1,46-1,5	1,8-1,85-1,9	1,7-1,8-2,0
	Ширина 0,9-0,97-1,05 (n = 28)	1,0		0,9-1,0-1,1	0,8-0,9-1,0 (n = 15)	1,1-1,15-1,25 (n = 7)	1,05-1,15-1,3
M <sub>2</sub>	Длина 1,15-1,31-1,35	1,3; 1,35	1,25; 1,25; 1,3; 1,35; 1,5	1,1-1,2-1,4	1,0-1,0-1,1	1,4-1,46-1,55	1,45-1,47-1,5
	Ширина 1,0-1,09-1,15	1,1; 1,1; 1,1; 1,1	1,0; 1,0; 1,05; 1,2	1,0-1,0-1,2	0,9-1,0-1,1 (n = 22)	1,3-1,3-1,35 (n = 15)	1,15-1,25-1,35
M <sub>3</sub>	Длина 1,2-1,28-1,35	-	1,6	1,1-1,18-1,3	0,9-1,0-1,1	1,35-1,4-1,45	1,0-1,2-1,4
	Ширина 0,95-1,0-1,2	-	1,1	0,9-0,95-1,1	0,8-0,8-0,9	1,1-1,1-1,2	1,1-1,16-1,3
M <sub>1</sub>	Длина 55,8-61,2-64,5 (n = 23)	64,5	66,6; 58,6; 56,2; 61,1	58,8-63,3-68,7	57,1-61,1-65,0	57,8-67,4-94,7	59,4-62,3-65,7
M <sub>2</sub>	Ширина 74,0-83,1-111,1 (n = 14)	81,4; 84,5; 84,6; 84,6	80,0; 80,0; 77,7; 80,0	78,5-87,3-92,3	81,8-92,7-100,0	82,3-89,3-93,1	78,8-84,8-93,1
M <sub>3</sub>	Ширина 78,1-92,2-103,8	-	68,7	75,0-79,4-90,9	80,0-87,4-100,0	75,8-81,6-85,7	84,6-92,7-110,0

Мезолофид на M<sub>2</sub> - M<sub>3</sub> отсутствует или слегка намечен, только иногда на M<sub>3</sub> принимает участие в образовании задней марки (рис. 74, з).

**С р а в н е н и е.** От близкого вида *A. bursae* четко отличается меньшими абсолютными размерами и наличием внутренних ветвей переднего воротничка на M<sup>3</sup> и соответственно на M<sub>3</sub> (отсутствуют у *A. bursae*). Кроме того, *A. praebursae* характеризуется большой протяженностью внутренней ветви переднего воротничка на M<sup>2</sup>, которая по величине этого показателя превосходит наружную (у *A. bursae* в развитии этих элементов зубов наблюдается обратное соотношение).

По степени развития внутренней ветви переднего воротничка на M<sup>3</sup> и M<sub>3</sub> приближается к *A. ehiki*, хотя и не достигает уровня последнего. Это прежде всего касается внутренней ветви переднего воротничка на M<sup>3</sup>. Однако, кроме менее выраженных воротничковых образований на указанном моляре, четко отличается от *A. ehiki* меньшими абсолютными размерами. Кроме того, по сравнению с *A. ehiki* характеризуется более расчлененным антерокоидом M<sub>1</sub> и сохранением в более частой повторности следов внутренней ветви заднего воротничка на M<sup>1</sup>. По степени развития этого признака *A. praebursae*, по-видимому, не имеет себе равных среди известных плиоценовых *Cricetini* Европы. Следует также подчеркнуть, что в отличие от *A. ehiki* *A. praebursae* имел более длинную по протяженности внутреннюю ветвь переднего воротничка на M<sup>2</sup>, превосходящую по протяженности его наружную ветвь. По степени развития этого признака *A. praebursae* в какой-то степени приближается к *A. anterolophidens*, от которого четко отличается, помимо меньших абсолютных размеров, малой степенью развития воротничковых образований на M<sub>2</sub> - M<sub>3</sub>. Во всяком случае, нам не удалось наблюдать столь сильно развитых сегментобразных выступов в области внутренних ветвей передних воротничков на перечисленных молярах, свойственных *A. anterolophidens*.

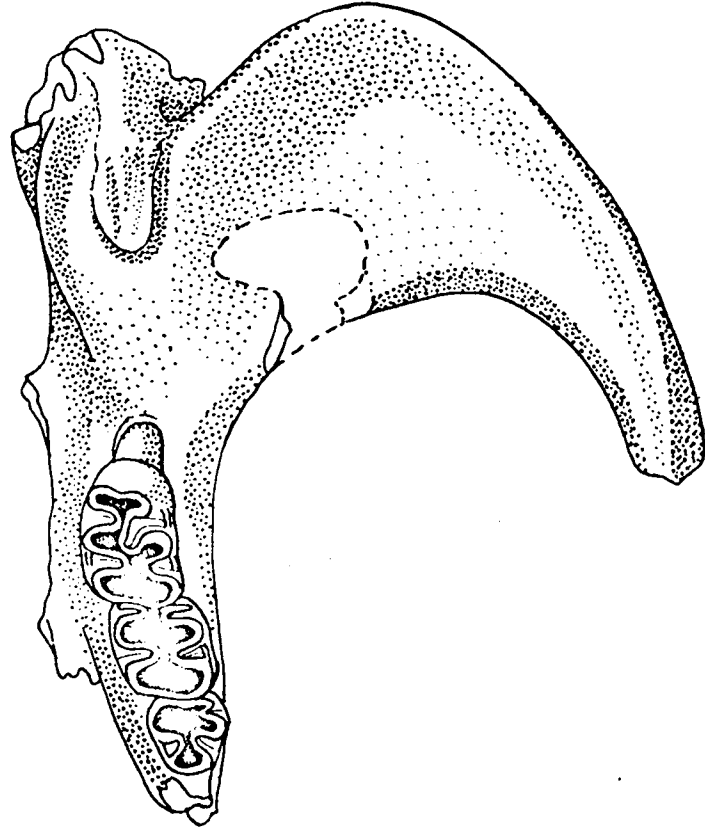
**Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е.** Западное Причерноморье Украины; поздний плиоцен, первая его половина; приурочены к ассоциациям мелких млекопитающих средних и поздних этапов развития микротериофаун ханровского фаунистического комплекса - соответственно куяльницкая вилланийно-крицетидная, среднекотловинская вилланийно-плиомисно-спалацидная и верхнекотловинская вилланийная ассоциации.

#### Под *Cricetinus* Zdansky, 1928

**Т и п о в о й в и д.** *C. varians* Zdansky, 1928; Северный Китай, древний плейстоцен, слои с остатками синантропа, местонахождение Чжоу-коутань.

**Д и а г н о з.** Размеры средние, сходные с таковыми крупных *Allocricetus*. Лицевой (ростральный) отдел черепа относительно узкий.

Рис. 77. *Cricetinus grizai* sp. nov., задненебный отдел черепа, средний плиоцен, Одесса, катакомбы (голотип)



Массетерная пластинка скуловой дуги широкая, с взаимно параллельными передним и задним краями, направленными выпуклостью вперед, но плоскость сильно вогнута. Массетерная бугристость очень крупная, рельефная, располагается ниже переднего края основания скуловой дуги. Гребень, оконтуривающий задненаружные края резцовых отверстий, мощный, однако сглажен перед альвеолой  $M^1$  (рис. 77). Нижняя диастема умеренно удлиненная: обычно несколько короче  $M_1 - M_3$ , хотя иногда может превосходить последнюю (табл. 14).

Антерокок на  $M^1$  всегда глубоко разделенный. Передняя поперечная шпора и свободный мезолоф, как правило, отсутствуют. Последний связан с метаконом (рис. 78). Внутренняя ветвь переднего воротничка на  $M^2$ , как правило, хорошо развита, хотя обычно в своем развитии не превышает уровня базальных образований: преимущественно – валик,

Таблица 14. Размеры (мм) верхних и нижних постоянных коренных и нижних челюстей ископаемых *Cricetinus* и современных *Tscherskia triton* Winton

Морфологический признак	<i>Cricetinus grizai</i> Top. et Scog. sp. nov. (средний плиоцен)		<i>Cricetinus varians</i> Zdansky (ранний антропоген)					<i>Tscherskia triton</i> Winton (современный)	
	Одесса, катакомбы	Зажиган, 1966	Zdansky, 1928	Уолф, 1934	Рей, 1936	Рей, 1940	Тейхард Рей, 1941	Приморский край	
			Чжоукоутянь, 1	Чжоукоутянь, 1	Верхняя пещера	Чжоукоутянь, 13	m	Lim	
Длина верхнего зубного ряда по коронкам	5,45; 5,6	-	5,4-5,8	5,2-5,5	5,3-5,4	-	6,0-6,1	5,6	5,4-5,9
$M^1$ Длина	2,20-2,3-2,45	-	2,0-2,2	2,1	-	-	-	2,35	2,25-2,5
$M^1$ Ширина	1,2-1,5-1,8	-	1,4-1,5	1,4	-	-	-	1,6	1,5-1,75
$M^2$ Длина	1,5-1,64-1,75	-	1,7-1,8	1,7	-	-	-	1,8	1,7-2,05
$M^2$ Ширина	1,45-1,52-1,55	-	1,5	1,4	-	-	-	1,67	1,6-1,75
$M^3$ Длина	1,75	-	1,5	1,2	-	-	-	1,49	1,45-1,55
$M^3$ Ширина	1,55	-	1,3	1,2	-	-	-	1,5	1,4-1,6
Длина нижнего зубного ряда по жевательной поверхности	5,35-5,78-6,1 (n=8)	5,1	5,7	4,8-5,8	5,6-5,7	5,5-6,5	4,5-5,7	5,7	5,4-6,0
$M^1$ Длина	2,0-2,12-2,25	2,0	2,0	1,9	-	-	-	2,26	2,2-2,35
$M^1$ Ширина	1,25-1,33-1,40 (n=12)	1,25	1,3	1,3	-	-	-	1,37	1,3-1,45
$M^2$ Длина	1,60-1,68-1,75	1,6	1,8	1,7	-	-	-	1,8	1,75-1,9
$M^2$ Ширина	1,35-1,44-1,55 (n=23)	1,35	1,5	1,5	-	-	-	1,6	1,45-1,9
$M^3$ Длина	1,65-1,71-1,8	1,55	1,8	1,5	-	-	-	1,7	1,65-1,9
$M^3$ Ширина	1,3-1,35-1,4 (n=8)	1,2	1,4	1,3	-	-	-	1,48	1,4-1,55
Высота челюсти в средней части $M^1$	4,95; 5,1; 5,4; 6,3	4,7	-	-	-	4,1-6,6	5,0-6,0	4,4	4,35-5,4
Длина диастемы	5,2; 5,3; 6,15	5,0	-	-	-	-	-	5,3	5,0-5,45

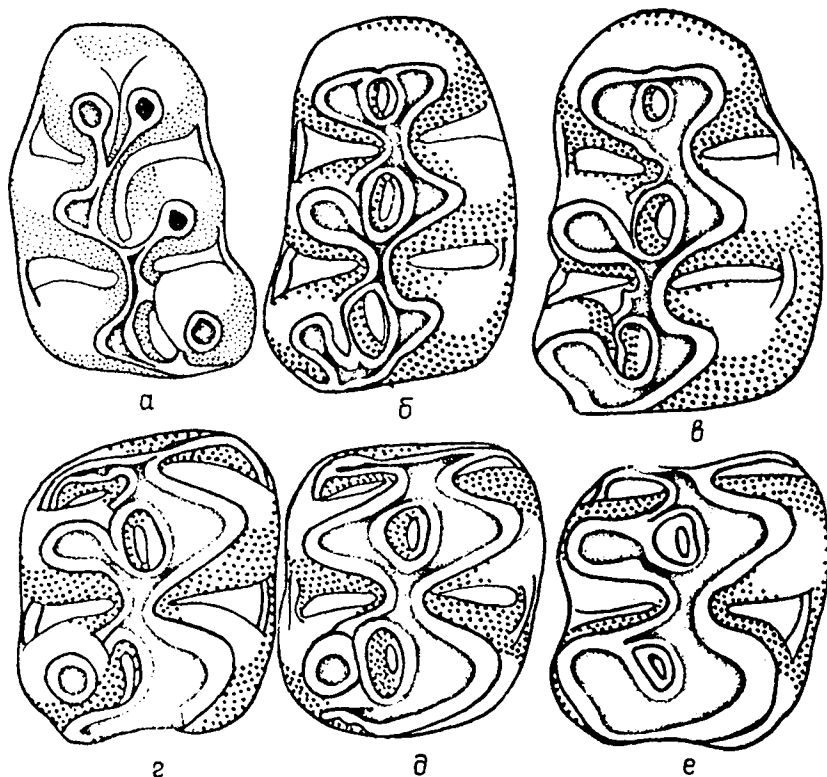


Рис. 78. *Cricetinus gritzai* sp. nov.,  $M^1$  –  $M^2$ , средний плиоцен, Одесса, катакомбы, жевательная поверхность:  
а–в –  $M^1$ ; г–е –  $M^2$

реже – гребень, скошенный к основанию коронки зуба. На  $M^3$  обычно недоразвита, хотя в отдельных случаях и сохраняется.

$M^3$  относительно короткий, заметно короче  $M^2$ .

Антероконид на  $M_1$  слабо или вообще не расчлененный: тенденция к дифференциации экстеро- и интероантероконида на передней стенке коронки не выражена, только слегка намечена на начальных стадиях стертости зуба. Мезолофид на  $M_1$  всегда отсутствует. На  $M_2$  в подавляющем большинстве случаев имеет место двойная связь протокониды с метаконидом за счет развития заднего гребня последнего (измененный мезолофид).

**О п и с а н и е.** Задний гребень интероантерокониды на  $M^1$  хорошо развит, экстероантероконид – обычно недоразвит, в связи с чем этот бугорок часто выглядит изолированным. Передние гребни наружного и внутреннего бугорков антерокониды, как правило, не развиты, в связи с

чем антероконидная марка отсутствует либо образуется сравнительно поздно за счет передней стенки коронки зуба и очень быстро исчезает по мере стирания последнего. Четко намечена тенденция к двойной связи протокониды с параконом, хотя передний гребень последнего низок и часто может вообще отсутствовать. Мезолофид скошен, связан с метаконидом, может передней стенкой задней марки. Расположение входящих петель и бугров в равной мере как фигуры стирания последних сходно с таковыми у предыдущего рода.

В строении  $M^2$  –  $M^3$  в целом проявляются те же особенности, что и у *Allocricetus*. Для этих зубов, как правило, свойственна двойная связь паракона с протоконом, а мезолофид соединен с метаконидом, что обеспечивает образование передней и задней марок. Однако имеют место исключения. Это касается  $M^3$ , на отдельных экземплярах которых слабо развит задний гребень протокониды [86]. Кроме того, на указанном зубе, по всей вероятности, слабее проявляется внутренняя ветвь переднего воротничка.

Из признаков в строении нижних постоянных коренных, не отмеченных в разделе "Диагноз", следует отметить наличие хорошо развитого, свободного мезолофиды на  $M_3$ . Однако этот признак, очевидно, не выражен у *C. europaes Kretzoi*.

**С р а в н е н и е.** С *Allocricetus* и *Odessamys* сравнение в полной мере проведено ранее. Из современных палеарктических *Cricetini*, *Cricetinus* наиболее близок к *Tscherskia*. В настоящее время в систематике низших хомячьих просматривается тенденция к объединению перечисленных родов с сохранением за ископаемыми формами статуса подрода [14]. Для этого существуют определенные предпосылки, поскольку в строении постоянных коренных *Cricetinus* и *Tscherskia* много общего. Однако этот вопрос требует дополнительного изучения, поскольку *Cricetinus*, по всей вероятности, достаточно четко отличается от *Tscherskia* более широкой и вогнутой по плоскости массивной пластинкой, сильнее развитыми гребнями, оконтуривающими задненаружные края резовых отверстий, и положением массивной бугристой, свойственной скорее представителям рода *Cricetus*, чем *Tscherskia*. Крайние взгляды – отнесение ископаемых *Cricetinus* даже к современному виду *T. albipes* Ognov (= *T. triton* Winton) ничем не оправданы [15, 91].

**С о с т а в р о д а.** 3 вида: номинальный – *C. varians* Zdansky, 1928, ранний антропоген Северного Китая, юг Западной Сибири; *C. europaes* Kretzoi, 1959, средний плиоцен Венгрии; *C. gritzai* sp. nov., средний плиоцен Одессы (катакомбы – ассоциация молдавского фаунистического комплекса млекопитающих). По мнению И.М.Громова [14], самостоятельному виду могут принадлежать остатки *Cricetinus* из Забайкалья.



Геологическое и географическое распространение. Средний плиоцен Венгрии и одесского Причерноморья Украины, ранний антропоген юга Западной Сибири, Забайкалья, Северный Китай.

*C. gritzai Topachevski et Scorik,*  
*sp. nov.*

Г о л о т и п. Обломок верхнечелюстной кости с полностью сохранившимся рядом постоянных коренных: Одесса, катакомбы, средний плиоцен; красно-бурая глина — заполнитель карстовых пустот и воронок в понтическом известняке. Хранится в коллекциях отдела палеозоологии и палеонтологического музея ИЗАН Украины, № 35. Видовое название дано в честь первооткрывателя местонахождения Т.Г.Грицай. Предложено А.И.Аргиропуло и И.Г.Лидопличко.

Д о п о л н и т е л ь н ы й м а т е р и а л. Верхнечелюстные кости и их обломки — 4; нижние челюсти и их обломки — 20; изолированные постоянные коренные:  $M^1$  — 6;  $M^2$  — 5;  $M^3$  — 0;  $M_1$  — 6;  $M_2$  — 14;  $M_3$  — 3 экз. Все происходят из того же местонахождения, что и голотип.

Д и а г н о з. Размеры сходны с таковыми номинального вида: длина  $M^1$  —  $M^3$  — 5,45; 5,6 мм; длина  $M_1$  —  $M_3$  — 5,35—5,9—6,1; длина  $M^1$ , как правило, заметно больше — 2,2 мм,  $M_1$  — заметно больше 2,0 мм. Антероконид на  $M_1$  поверхностно расчлененный: экстеро- и интероантероконид в виде самостоятельных зубчиков, обозначенных на передней стенке коронки, наблюдаются только на самых начальных стадиях стертости. Однако каждый из перечисленных элементов антероконида на начальных и средних стадиях стертости, не будучи дифференцированным на передней стенке коронки зуба, сохраняет самостоятельную фигуру стирания (рис. 79). Полное слияние происходит преимущественно на поздних стадиях стертости. В недифференцированном виде редок. Мезолофид на  $M_3$  хорошо развит, свободный, по протяженности достигает внутреннего края коронки зуба (рис. 79, б).

Д о п о л н и т е л ь н о е о п и с а н и е. Свободный мезолофид на  $M_2$  всегда отсутствует. Слияние элементов антероконида на  $M_1$  в единый гребень, по-видимому, не происходит. Полная изоляция экстероантероконид на  $M^1$  редка, если наблюдается, то на самых начальных стадиях стертости зуба. Связь антероконида с последующей парой бугорков на  $M_1$  осуществляется преимущественно посредством хорошо развитого заднего гребня экстероантероконида (рис. 79). Однако в отдельных случаях наблюдается двойная связь и через слабо развитый задний гребень интероантероконида (рис. 79, в). Инверсия эмали на нижнем резце отсутствует или едва намечена.

С р а в н е н и е. От *C. varians* четко отличается:

— более выраженной степенью дифференциации элементов антероконида на  $M_1$ . У *C. varians* слабо расчлененный гребень или единый бугорок с едва намеченными следами перетяжки;

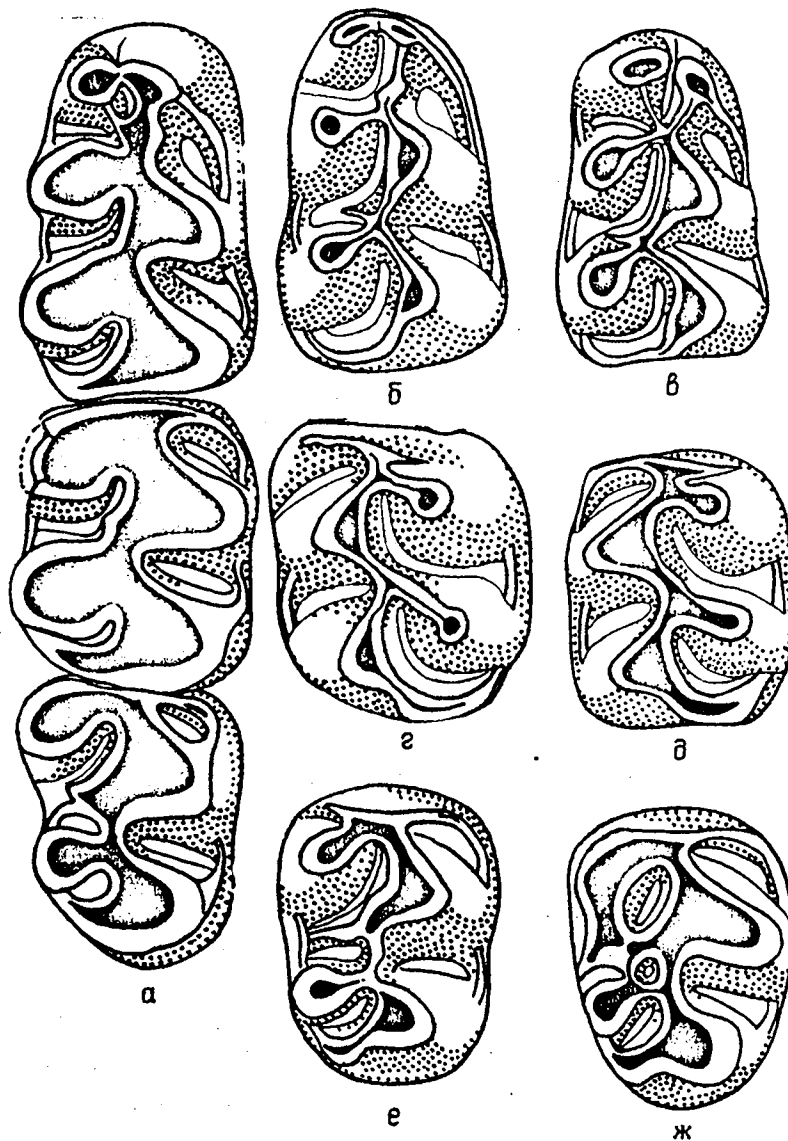


Рис. 79. *Cricetinus gritzai* sp. nov.,  $M_1$  —  $M_3$ , средний плиоцен, Одесса, катакомбы, жевательная поверхность:

а — полный зубной ряд; б, в —  $M_1$ ; г, д —  $M_2$ ; е, ж —  $M_3$

— отсутствием свободного мезолофида на  $M_2$ . Встречается в достаточно частой повторности у номинального вида. По протяженности иногда может достигать даже внутреннего края коронки зуба;

— слабее выраженной в сериях зубов изоляцией интерантерокона на  $M^1$ . Встречается чаще у *S. varians*.

От *S. eugoraeus* отличается наличием хорошо развитого мезолофида на  $M_3$ .

Геологическое и географическое распространение. Средний плиоцен, вторая половина одесского Причерноморья; представлен в ассоциациях мелких млекопитающих молдавского фаунистического комплекса.

### Под *Cricetus* Leske, 1779

Типовой вид *Mus cricetus* L., 1758; современный, Евразия: от Центральной и Южной Европы до Минусинских степей, Малая Азия, Северо-Западный Китай.

Диагностические признаки. Наиболее крупный из известных в настоящее время представителей трибы *Cricetini*: альвеолярная длина  $M_1 - M_3$ , за редким исключением, более 6,0 мм. Инверсия эмали на внутреннюю грань нижнего резца значительная. Резцовые отверстия сдвинуты несколько вперед: их задние края заканчиваются на некотором удалении от передних краев альвеол  $M^1$ . Массетерная пластинка черепа относительно широкая, ее задний край выпуклый (выпуклость вперед), передний — слегка вогнутый или сирямленный. Передненааружный ее край в зоне мостика над подглазничным отверстием с четко обозначенным выступом (рис. 80). Восходящая ветвь нижней челюсти относительно низкая, со сравнительно длинным, серповидно изогнутым назад венечным, массивным, практически не суженным в направлении нижнечелюстного мышцелка сочленовным отростком (рис. 81, а-в). Последний еще и слабо приподнят по отношению к альвеолярному краю нижнечелюстной кости (рис. 81, б). По типу строения постоянных коренных близок к *Allocricetus* и *Pseudocricetus*. Во всяком случае, они характеризуются четко выраженным раздвоением антерокона на  $M^1$  и соответственно антероконида на  $M_1$ , преимущественно двойной связью между бугорками наружного и внутреннего рядов на  $M^2$  и сравнительно сильным развитием внутренней ветви антеролофа на  $M^2 - M^3$ . Значительная степень редукции последней проявляется только у современных и позднейплейстоценовых *S. cricetus*. В то же время в зоне частичного сопряжения в распространении во времени мелких *Cricetus* и крупных *Allocricetus* (поздний эоплейстоцен) первые, видимо, всегда сохраняют внутреннюю ветвь переднего воротничка на  $M^3$ , а у вторых она отсутствует. Проявление в популяциях *Cricetus* морфотипов  $M^3$  без внутренней ветви антеролофа фикси-

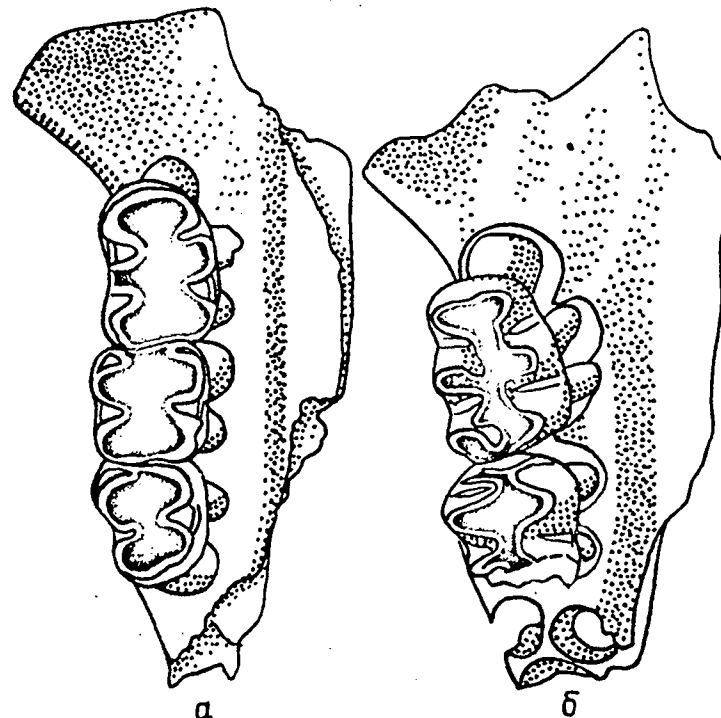


Рис. 80. Задненебный отдел черепа *Cricetus nannus* Schaub (а), поздний эоплейстоцен, позднетаманское время, Ногайск; *S. praeglacialis* Schaub (б), начало среднего плейстоцена, сингиль, Большевик, верхний слой

руется лишь в восточноевропейских местонахождениях, начиная с завершающей фазы эоплейстоцена. Кроме того, на  $M_2$  *Cricetus*, хотя и в редких случаях, все же имеет место сохранение хорошо развитого мезолофида, полностью редуцированного у *Allocricetus*.

С р а в н е н и е. В полной мере проведено при описании предыдущих родов: *Kowalskia*, *Pseudocricetus*, *Stylocricetus*, *Allocricetus* и *Cricetinus*. Поэтому, учитывая значительное сходство в строении постоянных коренных между *Cricetus* и перечисленными выше родами, все же следует подчеркнуть основные комбинации признаков, составляющих достоверность в их различии. Тем более что древние мелкие *Cricetus* могут по размерным показателям с ними трансгрессировать.

От *Pseudocricetus* четко отличается принципиально иным строением восходящей ветви нижнечелюстной кости, сдвинутым вперед по отношению к альвеоле  $M^1$  задних краев резцовых отверстий, сильно выраженной инверсией эмали на внутреннюю грань нижнего резца, более

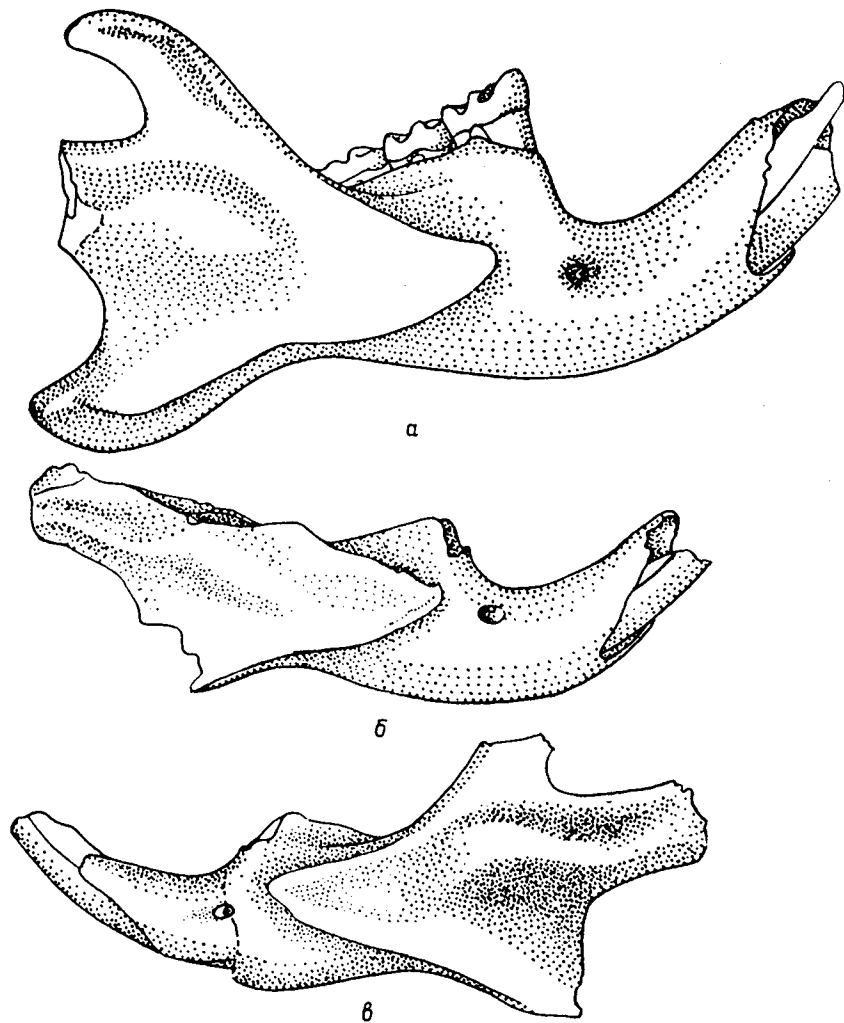


Рис. 81. Строение нижней челюсти *Cricetus nannus* Schaub (б, в), поздний эоплейстоцен, позднеатаманское время, Ногайск; *Cricetus praeglacialis* Schaub (а), завершающий этап древнего плейстоцена (сингиль), Морозовка

крупными размерами по всем без исключения краниологическим и онтологическим показателям.

От *Cricetinus*, помимо типа строения восходящей ветви нижнечелюстной кости, отличается иным строением массетерной пластинки черепа — сравнительно узкая, с параллельно выпуклыми передним и задним краями, без выступа над подглазничным отверстием у *Cricet-*

*tinus*, сильно выраженной инверсией эмали на нижнем резце — отсутствует у *Cricetinus*, сильнее выраженной дифференциацией бугорков антероконоида на  $M_1$  и меньшей степенью редукции внутренней ветви антеролофа на  $M^3$  (практически всегда сохраняется у мелких древних *Cricetus* и отсутствует у *Cricetinus*).

По типу строения нижнечелюстной кости, нижнего резца и постоянных коренных наиболее сходен с *Allocricetus*, отличаясь сдвинутыми вперед задними краями резцовых отверстий, расширенной массетерной пластинкой черепа с хорошо развитым передненаружным выступом в зоне мостика над подглазничным отверстием и более частой встречаемостью внутренней ветви антеролофа на  $M^3$ .

От *Kowalskia* и *Stylocricetus* четко отличается слабее выраженными элементами сложности на  $M_1^1 - M_2^2$ . В первом случае это касается степени редукции мезолофа на  $M^1 - M^2$  и соответственно мезолофид на  $M_1 - M_2$ , во втором — слабого развития наружных стилей на  $M^1 - M^3$  и менее вытянутых в переднезаднем направлении  $M_2 - M_3$ . От тех и других отличается также сильно выраженной инверсией эмали нижнего резца.

**З а м е ч а н и я.** Среди евразийских современных и восточно-европейских вымерших преимущественно послепонтийских *Cricetini* род *Cricetus* по типу строения постоянных коренных представляет собой, по всей вероятности, наименее эволюционно продвинутую группу. Даже на зубах современных форм изредка проявляются реверсивные морфотипы, сохраняющие такие древние признаки, как полный по своей протяженности мезолофид на  $M_2$  (рис. 46). Это не говоря уже о наименее выраженной степени редукции внутренней ветви антеролофа на  $M^2$  и частично на  $M^3$ . С другой стороны, представители рода оказываются достаточно высоко специализированными по типу строения массетерной пластинки черепа, а главное — по сильно выраженной инверсии эмали на нижних резцах. Последний признак полностью или частично проявляется, кроме *Cricetus*, только у вымерших *Allocricetus* и современных *Allocricetulus*, т.е. у сравнительно геологически поздних форм палеарктических низших хомячьи. Первые, как известно, в своем распространении во времени не выходят за рамки интервала поздний плиоцен — древний плейстоцен, а достоверные остатки вторых известны из отложений не древнее среднего плейстоцена. Однако у тех и других даже в реверсии не проявляются изредка наблюдаемые у *Cricetus* древние элементы усложнения жевательной поверхности нижних постоянных коренных, предшествующих  $M_3$ , хотя по положению задних краев резцовых отверстий *Allocricetulus* принадлежат к числу немногих современных родов, приближающихся по этому признаку к *Cricetus*. Этот тип строения переднего отдела твердого неба свойствен еще только *Tscherskia*. По типу строения передненаружной части массетерной пластинки черепа в зоне костного мостика над подглазничным

отверстием *Cricetus* имеет аналогии только с современными *Tscherskia* и вымершими *Pseudocricetus* мэотиса и древнейшего понта, существенно отличаясь от *Allocricetus* и *Allocricetulus*.

Таким образом, играя существенную роль в родовой систематике *Cricetini*, краниологические показатели сами по себе едва ли являются ведущими, по крайней мере, в этом случае для восстановления прямой филогенетической связи родовых группировок, поскольку, как было показано ранее, аналогичные структуры могут возникать параллельно в различных филумах евразийских низших хомячьих, зачастую отдаленно родственных. Конечно, при явном филогенетическом приоритете одонтологических показателей данные краниологии должны все же учитываться.

Исходя из вышеизложенного на имеющейся информативной основе можно заключить, что род *Cricetus* должен находиться в прямой филогенетической связи с группами низших хомячьих, имеющих при высокой эволюционной продвинутой структуре постоянных коренных — полностью раздвоенные антерокон и соответственно антероконид на  $M_1^1$ , наличие двойной связи между наружными и внутренними основными бугорками  $M^1 - M^2$  — элементы усложнения жевательной поверхности — мезолоф и соответственно мезолофид, по крайней мере, на  $M^2$  и  $M_2$ . В этом плане прямая филогенетическая связь между *Cricetus* и *Allocricetus*, по-видимому, отсутствует, несмотря на общее сходство в строении постоянных коренных и нижних резцов у обоих родов. Вместе с тем не исключено, что *Allocricetus* находится в едином филуме с *Allocricetulus*. Намного перспективнее в плане прямой филогенетической связи с *Cricetus* выглядят представители рода *Kowalskia*, тем более что на уровне конечной фазы древнего и в начале среднего плиоцена, т.е. времени, когда впервые фиксируется появление более-менее достоверных *Cricetus*, в пределах Центральной Европы и юга Восточной Европы существовали крупные *Cricetini*, близкие к *Kowalskia*, с достаточно сложными  $M_2$ . Эта группа проблематичных *Kowalskia* может оказаться предками форм, наиболее приближающихся к настоящим *Cricetus*, — *C. angustidens* Hugueneu et Mein и *C. barrierei* Mein из древнего и среднего плиоцена Франции, хотя родовая принадлежность последних требует ревизии. Прямое родство последних с *Kowalskia* ярко проявляется в трехчленном разделении антероконида на  $M_1$ , по крайней мере, у *C. barrierei*, в двойной связи элементов антероконида соответственно с метаконидом и протоконидом с образованием поперечного гребня, соединяющего последние, что не свойственно *Cricetus*, но наблюдается у крупных *Kowalskia*, в частности у *K. magna*. В сущности, отнесение этих видов к роду *Cricetus*, по всей вероятности, предопределено при их первоописании только крупными размерами зубов в сочетании с отсутствием мезолофа на  $M^1 - M^2$  и мезолофида на  $M_1$ , хотя следы последнего четко проявляются на  $M_2$  и

$M_3$ , что, как было показано, наблюдается и у *Cricetus* (см. рис. 46). Вместе с тем по степени редукции внутренней ветви антеролофа на  $M^2 - M^3$  оба вида заметно превосходят древнейших из известных в настоящее время достоверных *Cricetus*. Во всяком случае, отсутствие каких-либо следов внутренней ветви переднего воротничка на  $M^3$ , свойственное в равной мере *C. angustidens* и *C. barrierei*, проявляется только у части морфотипов настоящих *Cricetus* в завершающую фазу эоплейстоцена, а столь укороченный интероантеролоф  $M^2$  вообще наблюдается только у позднплейстоценовых и современных *C. cricetus*. В этом плане отмеченные признаки полностью выпадают из общей тенденции развития постоянных коренных *Cricetus*, хотя, возможно, и свидетельствуют о наличии в конце древнего и начале среднего плиоцена группировки низших хомячьих даже в ранге самостоятельного рода, переходной между *Kowalskia* и *Cricetus*.

По одонтологическому типу не лишена перспектив точка зрения о прямой филогенетической связи *Cricetus* с *Pseudocricetus*. Это тем более привлекательно, поскольку оба рода имеют полную аналогию и в строении массивной пластинки черепа. Однако, как показано ранее, по типу строения восходящей ветви нижнечелюстной кости между сравниваемыми родами мало общего. Следовательно, если принять эту гипотезу, то неминуемо придется предусмотреть наличие ряда промежуточных звеньев, заполняющих глубокий разрыв в этих признаках. Между тем подобные переходные формы отсутствуют в палеонтологической документации, что с учетом достаточно высокого уровня информативной основы по этой группе грызунов вообще ставит под сомнение их реальное существование. В то же время не исключена прямая филогенетическая связь *Pseudocricetus* и *Allocricetus*, поскольку у некоторых мелких по размерам видов последних — *A. bursa* восходящая ветвь нижнечелюстной кости сохраняет некоторые черты, свойственные *Pseudocricetus* (рис. 82).

**С о с т а в р о д а.** Видовой состав рода в настоящее время требует существенной ревизии. Если в современности и, по-видимому, в позднем плейстоцене он представлен единственным видом *C. cricetus*, то включение в состав последнего вымерших эо-, древне- и среднеплейстоценовых форм, до недавнего времени описанных в качестве подвидов, требует дополнительных доказательств [71, 73, 86]. Проблема усложняется и наличием западноевропейских преимущественно древнеплиоценовых видов — *C. angustidens* и *C. barrierei*, включение которых в

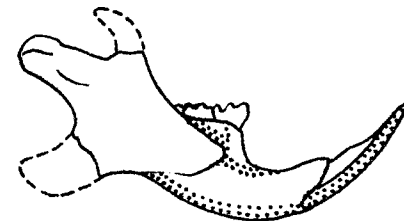


Рис. 82. *Allocricetus bursa* Schaub, строение нижней челюсти, Villany, Kalkberg (по Шаубу, 1930)

состав рода *Cricetus* требует дополнительных подтверждений на более информативном материале. Что же касается древнемиоценовых и древнеплиоценовых форм, ранее определяемых как *C. kormosi*, то необходимость их выделения из состава рода *Cricetus* в самостоятельную родовую группировку *Pseudocricetus* показана нами ранее.

Не меньшие сложности возникают и в видовой систематике эо-, древне- и среднелийстоценовых достоверных *Cricetus*, описанных ранее в качестве аллохронных популяций — подвидов *C. cricetus*. Это усугубляется и часто номенклатурными трудностями, поскольку определенные затруднения возникают и при синонимизации правомочных названий, введенных в номенклатуру в конце прошлого и начале нашего столетия для некоторых вымерших древнелийстоценовых подвидов европейских *C. cricetus*, которые с изменением статуса, несомненно, должны сохраниться в качестве видовых [82, 93].

Как известно, основы внутривидовой систематики, а следовательно, и номенклатурные предпосылки для вымерших настоящих *Cricetus*, были заложены С. Шаубом [86], убедительно показавшим наличие в эоплейстоцене и древнем плейстоцене Центральной Европы, преимущественно Венгрии и смежных районов Румынии и Чехо-Словакии, по крайней мере трех аллохронных популяций *Cricetus*, четко различающихся размерными показателями. При этом была вскрыта общая тенденция к увеличению размеров от геологически более древних — эоплейстоценовых к более поздним — плейстоценовым формам. Этим популяциям названный выше автор придал ранг подвидов *Cricetus cricetus* — *C. c. nannus* Schaub, *C. c. praeglacialis* Schaub и *C. c. major* Woldrich. Эта схема впоследствии была блестяще подтверждена М. Кретцоем [71]. Таким образом, определив эоплейстоценовых и древнейших плейстоценовых *Cricetus* в качестве вымерших новых подвидов рецентного вида, С. Шауб сохранил название, предложенное ранее [93] для наиболее крупных хомячков конечной фазы древнего плейстоцена, справедливо считая *C. c. runtonensis* Newton, 1909 младшим синонимом этой формы. Однако впоследствии было показано, что *C. c. major* отличается от современных *C. cricetus*, помимо размерных показателей, целым рядом признаков в строении постоянных коренных, что побудило рассматривать его в качестве самостоятельного вида [67]. Вместе с тем осталось неясным, что побудило упомянутого выше автора вернуться к названию *C. runtonensis*. В сущности, под этим названием крупные *Cricetus* из древнелийстоценовых фаун, в составе которых уже обычна *Argvicola*, чаще всего и приводятся во всей последующей специальной литературе [56, 68, 69, 73, 75, 76]. Лишь десятилетие спустя с привлечением большой серии остатков из отложений сходного геологического возраста из местонахождения Петербух-1 удалось достаточно убедительно показать тождество типового материала из местонахождения Вурстек в Моравии с таковыми из западного Рантона в Англии, что позво-

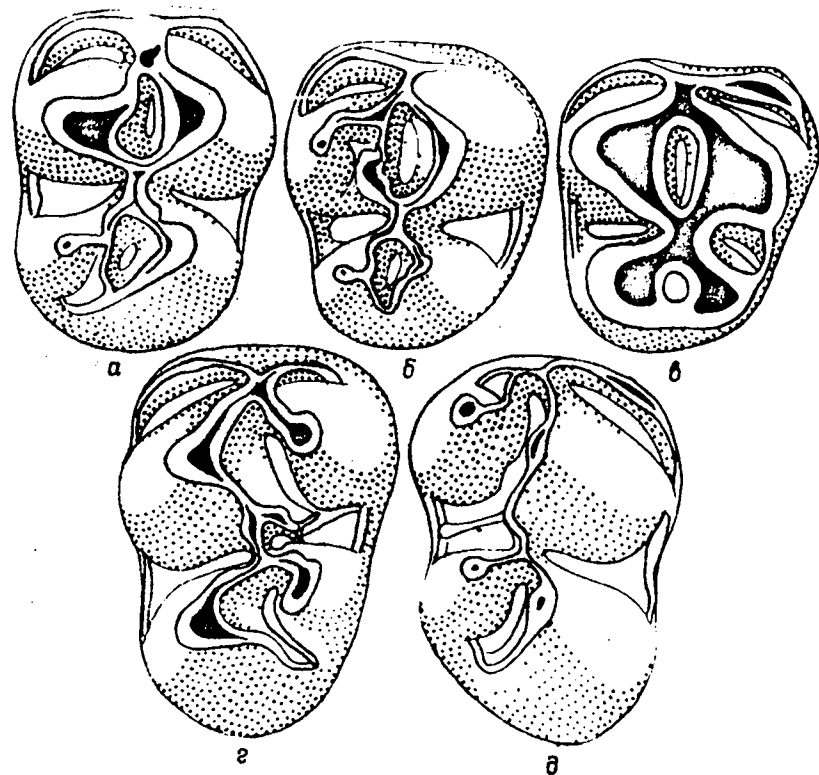


Рис. 83. *Cricetus praeglacialis* Schaub, М<sup>2</sup> (а-в) и М<sub>2</sub> (г-д), завершающая фаза позднего эоплейстоцена, Черевичное, верхний слой, жевательная поверхность

лило опять вернуться к старшему названию *C. major* Woldr. [57]. Однако в самых последних публикациях по древнелийстоценовым *Cricetus* Польши имеет место возврат к названию *C. runtonensis* без достаточной мотивировки, почему это сделано [84]. По всей вероятности, названный выше автор считает описанную популяцию не вполне тождественной таковой из Петербух-1, поскольку последняя значительно превосходит польскую по размерам при сохранении определенной общности в строении постоянных коренных. В этом случае, по-видимому, правильно было бы применять новое название по отношению к древнелийстоценовым польским *Cricetus*, а не возвращаться к младшему синониму *C. major* без доказательств о том, что упомянутые *C. major* и *C. runtonensis* представляют собой разные виды, поскольку последнее входит в противоречие с выводами В. Фальбуша. Следовательно, до полной ревизии в сложившейся номенклатурной ситуации, вероятно, следовало бы сохранить видовое название *C. major*.

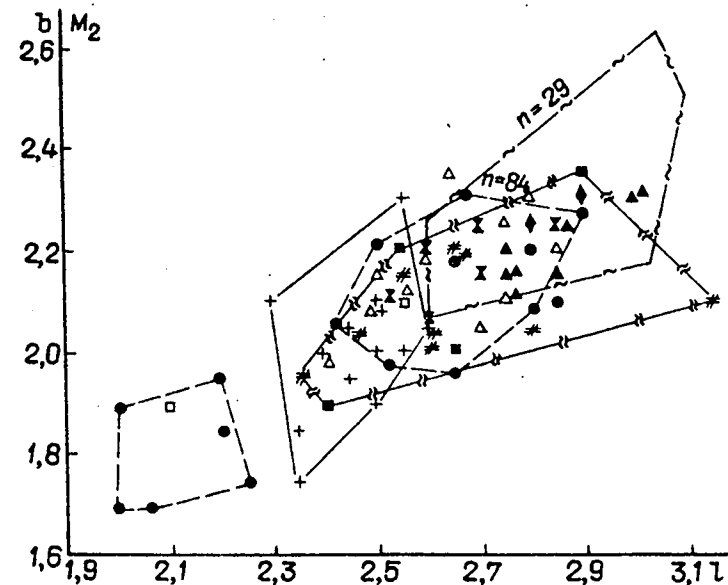
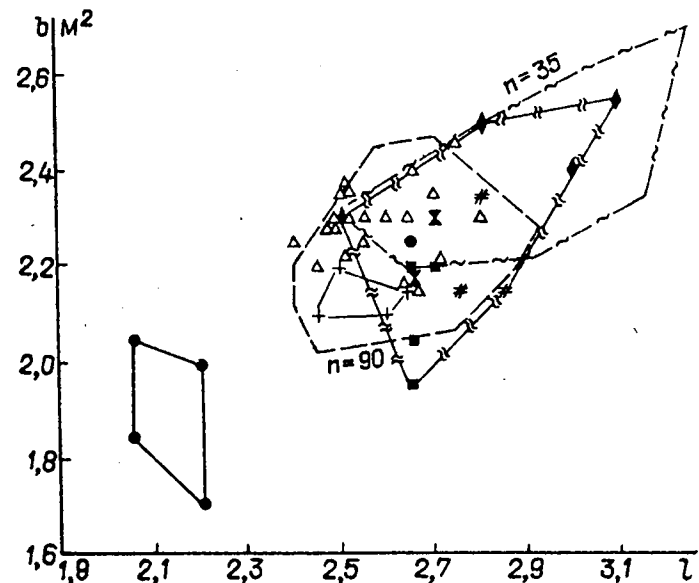
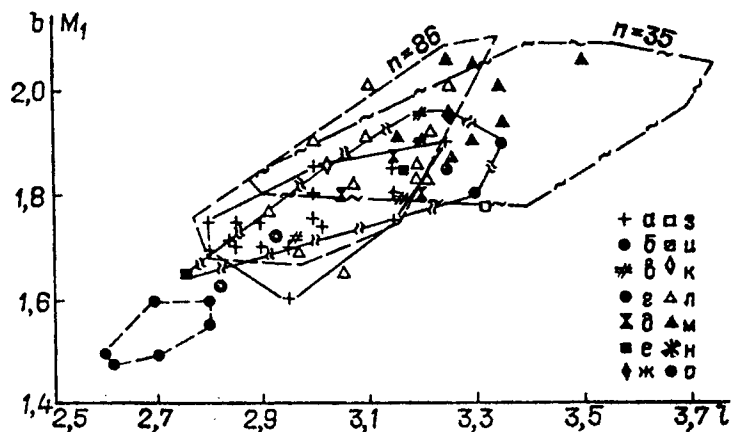
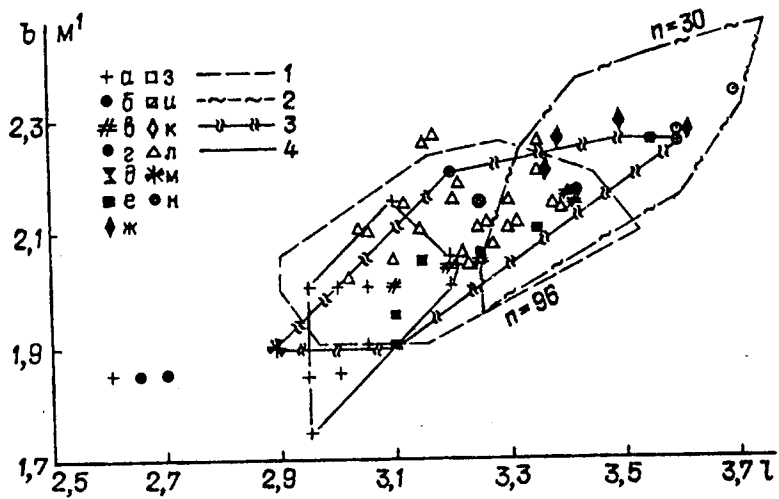


Рис. 84. Отношение длины ( $l$ ) к ширине ( $b$ ) верхних и нижних постоянных корней *Cricetus*:

1 – *C. cricetus*, Польша ( $n = 96$  – *C. cricetus* по Pradel); 2 – *C. runtonensis*, Польша; 3 – *C. praeglacialis*, юг Украины; 4 – *C. praeglacialis*, Черевичное, верхний слой;  $M^1 - M^3$  – *Cricetus praeglacialis* Schaub, Черевичное (а), верхний слой; *C. nannus* Schaub, Ногайск (б); *C. praeglacialis*, Карайдубина (в); Морозовка (г); Тихоновка (д), Большевик 2 (е); Гуньки, Демидовка (ж); Лузановка (з); Красноселка (и); Семибалка (к); *Cricetus cricetus* (л), современный, Киевская обл.; Протопоповка 2 (м); Тихоновка 2, Протопоповка (н);  $M_1 - M_3$  – *C. praeglacialis* Schaub, Черевичное (а), верхний слой; *C. nannus* Schaub, Ногайск (б); *C. praeglacialis*, Карайдубина (в); Морозовка (г); Тихоновка (д); Большевик 2 (е); Гуньки, Демидовка (ж); Лузановка (з); Красноселка (и); Семибалка (к); *Cricetus cricetus* (л); современный, Киевская обл.; *C. cricetus* (м), поздний плейстоцен, средний Днепр; Протопоповка (н); Тихоновка 2, Протопоповка 1 (о)

Однако, как бы то ни было, для древнейшеплейстоценовых западноевропейских *Cricetus* этой группы свойственно преобладание морфотипов с сильно выраженной степенью складчатости – гофрированностью эмали жевательной поверхности на  $M^3$  и  $M_3$ , что четко отличает их как от рецент-

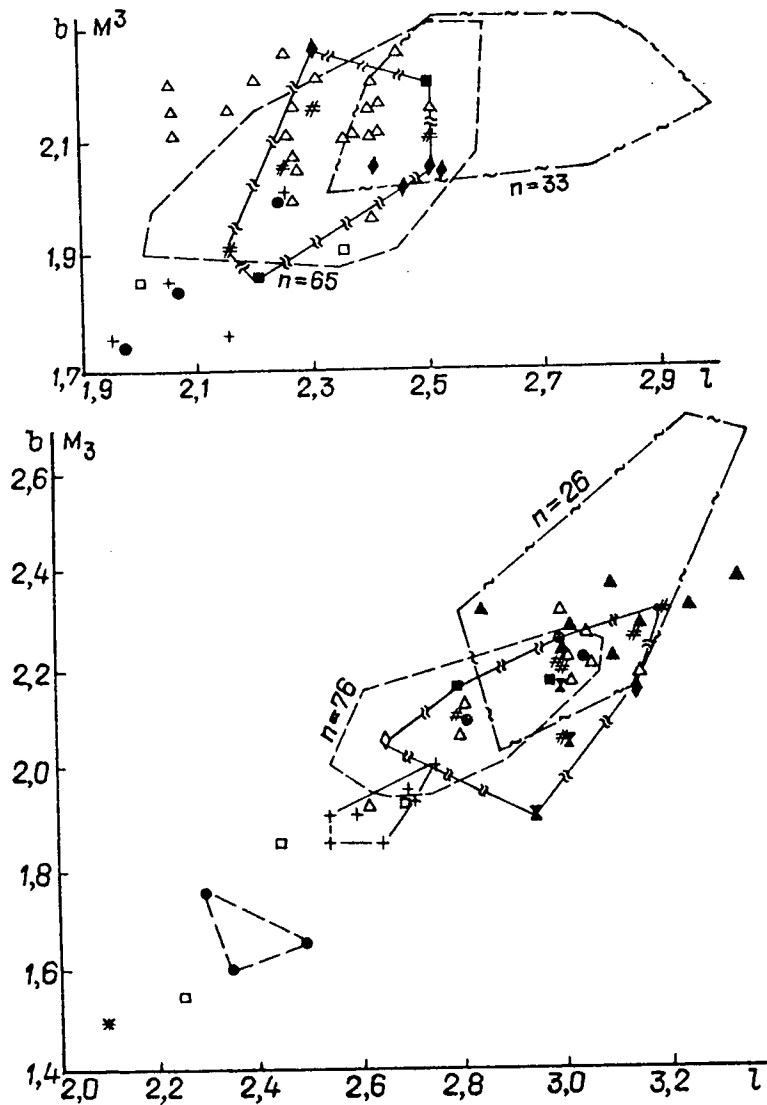


Рис. 84 (Окончание)

ных подвидов *C. cricetus*, так и от эоплейстоценовых венгерских и восточноевропейских форм *Cricetus*, а также от древнеплейстоценовых хомяков этого рода Центральных и Южных районов Украины и северо-востока Приазовья Российской Федерации (рис. 83). Кроме того, хомяки группы *C. major* по абсолютным размерам заметно превосходят

перечисленные формы, что проявляется в равной мере в альвеолярной длине рядов постоянных коренных и во всех без исключения одонтологических показателях (рис. 84). Во всяком случае, при наличии некоторой трансгрессии размеров отдельно взятых постоянных коренных этот признак значительно превосходит таковой у наиболее отличающихся по размерным показателям современных подвидов *C. cricetus*. Кроме того, от современных *C. cricetus* древнеплейстоценовых *C. major* отличает также преобладание морфотипов с сильно сдвинутой лингвально наружной стенкой паракона на  $M^1$  по отношению к таковой экстероантеролафа (рис. 85, б), а от эоплейстоценовых и древнеплейстоценовых форм, встречающихся в доарктических фаунах юга Украины, — слабее развитая внутренняя ветвь антеролафа  $M^2$ , как правило, приобретающая вальковатую форму и более короткая, чем наружная (рис. 85, а, в). Однако у более древних популяций вида внутренняя ветвь антеролафа  $M^2$  может сохранять у части морфотипов гребневидное строение и довольно значительную протяженность, свойственную эоплейстоценовым *Cricetus*. Примером может служить популяция древнеплейстоценовых *C. major* из доарктических микротериофаун Польши. У современных *C. cricetus* этот элемент  $M^2$  подвержен наибольшей редукции: может вообще отсутствовать, быть представлен в виде слабо развитого валика либо сохраняется как хорошо выраженный валик, но с редуцированными лабиальным и лингвальным краями. Всегда короче наружной ветви антеролафа.

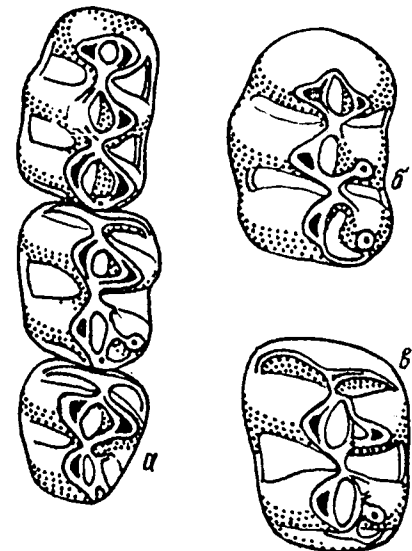


Рис. 85. *Cricetus major* Woldrich,  $M^1 - M^3$ , древний плейстоцен, Петербух-1 (по Фальбушу, 1976)

Таким образом, если видовой статус древнеплейстоценовых *Cricetus* Центральной и Западной Европы в настоящее время в целом определен, то этого нельзя сказать об эоплейстоценовых хомячках этого рода эоплейстоцена и переходной к древнейшему плейстоцену зоны в области Паннонской низменности и юга Украины, где эволюция этой группы, по всей вероятности, протекала по единой схеме. Именно здесь встречаются формы с негофрированной или слабо гофрированной эмалью на  $M^3$ , которые в своих поздних представителях могли, по-видимому, существовать с древнеплейстоценовыми *C. major*, переходя в

Восточной Европе даже в состав ранних арвиколидных микротериофаун (Гульки). Приоритетными в аспекте решения этого вопроса должны быть исследования массового материала из эоплейстоцена и древнейшего плейстоцена Венгрии, которые не подвергались переизучению с 30-х и 40-х годов нашего столетия, т.е. фактически со времени С.Шауба и М.Кретцоя. Вместе с тем насколько свидетельствуют материалы из Причерноморья и Приазовья Украины, из этой группы уже даже по размерным показателям полностью выпадают мелкие *S.c.pappus* тарханкутской и ногайской ассоциаций таманской микротериофауны древней фазы позднего эоплейстоцена. Это проявляется как по одонтометрическим показателям, так и в альвеолярной длине нижнего ряда постоянных коренных (рис. 84). Последнее полностью совпадает с тем, что происходит на том же стратиграфическом уровне с популяцией мелких *Cricetus* в Венгрии (Püspökfürdő; [71]), где двухвершинность кривой, характеризующей изменчивость альвеолярной длины ряда  $M_1 - M_3$ , по всей вероятности, свидетельствует о смешении выборки – наличии двух форм – доминирующей более мелкой и более крупной (*S.c.praeglacialis*), свойственной обычно для более позднего временного интервала (рис. 84). Это впоследствии отмечается М.Кретцом [73] и всюду наблюдается в переходной зоне между эоплейстоценом и древнейшим плейстоценом Причерноморья Украины. К сожалению, венгерские материалы остаются необработанными одонтометрически. Между тем наиболее мелкие *Cricetus* из эоплейстоцена Причерноморья и Приазовья Украины по одонтологическим показателям стоят особняком по отношению к более крупным хомякам этого рода конечной фазы позднего эоплейстоцена и всего древнего плейстоцена. В сущности, трансгрессия по основным одонтометрическим показателям наблюдается только для  $M^3$ , что, скорее всего, свидетельствует о большей относительной длине этого зуба у мелкой формы. Если учесть этот признак и тот факт, что различия в размерных показателях многократно превосходят таковые между двумя наиболее отдаленными подвидами современных *C. cricetus*, то вполне вероятно, что *S. pappus* следует также рассматривать в качестве самостоятельного вида.

На видовую самостоятельность, очевидно, может претендовать и более крупная форма, описанная ранее как *S.c.praeglacialis* [86]. К ней могут быть отнесены *Cricetus*, существовавшие в юго-западной части Восточной Европы в отрезке времени конечная фаза позднего эоплейстоцена – завершающий этап древнего плейстоцена включительно. Примерно к тому же временному интервалу приурочена эта группа и в Венгрии (Püspökfürdő, Nagyharsanyhegy 4, Villány 6, 8), причем в конечной фазе позднего эоплейстоцена (Püspökfürdő) она, видимо, только начально проявляется при полном доминировании *S. pappus*. Любопытно, что в отличие от Венгрии на этом стратиграфическом уровне в пределах Западного Причерноморья Украины оба вида также найдены

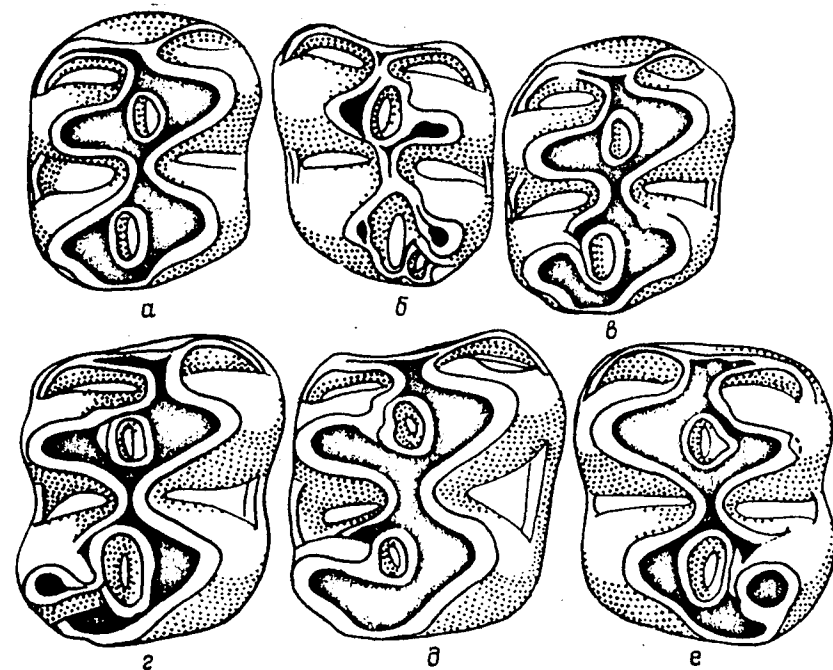


Рис. 86.  $M^3$  *Cricetus nannus* (а–в), поздний эоплейстоцен, позднетаманское время, Ногайск; *S. praeglacialis* (г–е), завершающая фаза позднего эоплейстоцена, Черевичное, верхний слой, жевательная поверхность

вместе, но при подавляющем доминировании формы, близкой к *S. praeglacialis* (Черевичное, верхний слой). К сожалению, сопоставление венгерских и восточноевропейских материалов по этой группе возможно лишь на основании размерных показателей альвеолярной длины нижнего зубного ряда, поскольку изолированные постоянные коренные, как и в случае с *S. pappus*, остались одонтометрически необработанными. Поэтому по материалам из юго-западной части Восточной Европы можно отметить такие особенности:

- размерное сходство с современными *C. cricetus* как по альвеолярной длине  $M_1 - M_3$ , так и по одонтометрическим показателям отдельных постоянных коренных (рис. 84). *S. pappus* имели значительно более мелкие, а *S. major* – более крупные размеры;

- структурное сходство с современными *C. cricetus* по степени сложности  $M^3$  и  $M_3$ : преимущественно слабо гофрированная эмаль, реже негофрированная (рис. 83). Негофрированная – у *S. pappus* и сильно гофрированная у *S. major*;

- структурное сходство с *S. pappus* в строении внутренней ветви



антеролафа  $M^2$ : гребенчатая, по протяженности чаще всего не короче наружной ветви (рис. 86). Вальковатая, короче наружной ветви, либо вообще отсутствует у *C. cricetus*. У *C. major* проявляются оба типа строения, хотя доминируют морфотины с гребенчатой структурой этого элемента зуба;

— относительно короткий  $M_3$ . У *C. pannus* он относительно длинный.

Форма, по всей вероятности, неоднородная в своих аллохронных популяциях. Во всяком случае, хомяки этой группы, обитавшие в завершающую фазу позднего эоплейстоцена юго-запада Восточной Европы, отличаются от таковых из доарвикольтных сообществ мелких млекопитающих древнего плейстоцена — популяции, по-видимому, наиболее близкой к венгерской номинативной. Кроме того, по более крупным размерным показателям несколько выпадает наиболее поздняя популяция из арвикольтных фаун конечной фазы древнего плейстоцена. Все это, вероятнее всего, фиксирует видовой статус *C. praeglacialis*. Из всех известных в настоящее время видов рода последний представляется нам наиболее перспективным с точки зрения рассмотрения его в качестве возможного предка *C. cricetus*.

Таким образом, род в настоящее время может быть представлен так:

*Cricetus cricetus* L., 1958; поздний плейстоцен — современность; преимущественно лесостепь и степь, частично южная полоса лесной зоны, редко — по интразональным участкам в зоне сухих степей и пустынь Евразии: на западе — от Центральной и южной Европы и до Минусинских степей на востоке, Малая Азия, Северо-Западный Китай;

*C. major* Woldrich, 1880; вторая половина древнего плейстоцена Германии, Польши, Чехо-Словакии и Британских островов; вероятно, в пределах арсала представлен двумя аллохронными популяциями, четко различающимися размерами: более крупной и молодой типовой из конечной фазы древнего плейстоцена — арвикольтные микротерофауны юга Германии, Чехо-Словакии и Англии и более мелкой более древней, требующей описания, — доарвикольтные сообщества мелких млекопитающих Польши;

*C. praeglacialis* Schaub, 1930; завершающая фаза позднего эоплейстоцена — древний плейстоцен Венгрии и юго-запада Восточной Европы. В пределах Среднего Приднепровья, Причерноморья и Приазовья Украины и Ростовской обл. представлен тремя аллохронными популяциями, описание которых будет приведено ниже. Однако фиксации их названий в номенклатуре в настоящее время не представляется возможной из-за отсутствия подробной онтологической характеристики типовой популяции из Венгрии, хотя как наиболее близкая к ней, очевидно, должна рассматриваться древнеплейстоценовая популяция из древнеплейстоценовых доарвикольтных микротерофаун юга Восточной Европы;

*C. pannus* Schaub, 1930; поздний эоплейстоцен, кроме завершающей его фазы, Венгрии, юго-запада Восточной Европы и Крыма.

В составе рода в настоящее время приходится оставлять и проблематичных *Cricetus* из возможных аналогов верхнего понта южной Франции — *C. angustidens* Deperet, 1880 и *C. barrierei* Mein et Michaux, 1970 из перципьянских полономисных сообществ мелких млекопитающих.

Геологическое и географическое распространение. Вторая половина древнего плейстоцена (?) — современность Западной Европы, хотя достоверные находки представителей этого рода известны здесь, начиная со второй половины эоплейстоцена — *C. pannus*; вторая половина эоплейстоцена — современность юга и центра Восточной Европы; современность Приуралья, юга Западной Сибири, Казахстана, Малой Азии и Северо-Западного Китая.

#### *C. nannus* Schaub, 1930

М а т е р и а л. Обломок верхнечелюстной кости с  $M^1 - M^3 - 1$ , а также с  $M^2 - 1$ , обломок горизонтальной ветви нижнечелюстной кости с частично сохранившейся восходящей ветвью и  $M_2 - M_3 - 1$ , то же без постоянных коренных — 1, горизонтальные ветви нижнечелюстной кости с  $M_1 - 1$ , с  $M_2 - M_3 - 2$  экз.; изолированные постоянные коренные:  $M^1 - 1$ ,  $M^2 - 2$ ,  $M^3 - 1$ ,  $M_1 - 5$ ,  $M_2 - 3$  экз. Весь материал происходит из Ногайска (одна из развитых фаз позднеэоплейстоценовой микротерофауны). Кроме того, изолированные постоянные коренные:  $M_3 - 1$  экз. из Тарханкута (по стратиграфическому положению близка к предыдущей);  $M^1$  из верхнего слоя Черевичного (завершающая фаза позднего эоплейстоцена);  $M_2 - 1$ ,  $M_3 - 2$  экз. из Лузановки (древнейшая фаза раннего плейстоцена). Весь перечисленный материал хранится в коллекциях отдела палеозоологии и палеонтологического музея ИЗАН Украины.

О п и с а н и е. Наиболее мелкий из известных в настоящее время представителей рода *Cricetus*: альвеолярная длина  $M_1 - M_3$  обычно меньше 7,0 мм. Указанный признак в полной мере проявляется и по одонтометрическим показателям (рис. 84). Эмаль  $M_3^2$  простого строения, не гофрирована.  $M^3$ , по всей вероятности, относительно крупный. Внутренняя ветвь антеролафа на  $M^2$  гребенчатая, по протяженности превосходит наружную. Представлена также на  $M^3$ . По-видимому, всегда отсутствует задний гребень метаконида — скошенный мезолофид на  $M_2$  (рис. 87). На  $M_3$  также доминируют морфотины без подобных образований.

С р а в н е н и е. От других видов рода четко отличается меньшими абсолютными размерами, наиболее простой структурой эмали на  $M_3^3$  и относительно длинным  $M^3$  (см. рис. 84). От венгерских *C. pannus*

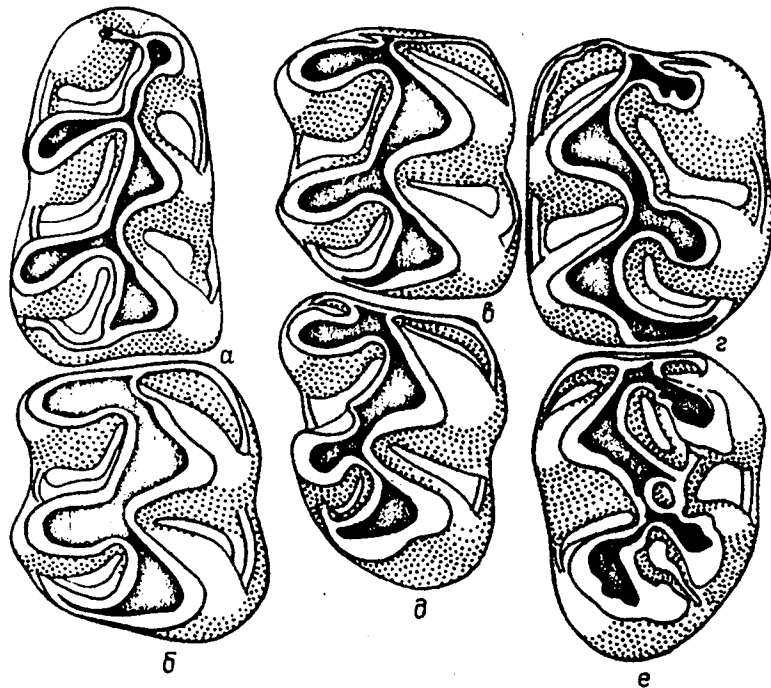


Рис. 87. *Cricetus pannus* Schaub,  $M_1 - M_3$ , поздний эоплейстоцен, позднетаманское время, Ногайск, жевательная поверхность:  
а -  $M_1$ ; б-г -  $M_2$ ; д, е -  $M_3$

возможно, отличается более суженным антероконом  $M^1$ , что в свое время послужило основанием к выделению восточноевропейских представителей этого вида в подвид *C. p. palaeosivicus* Torachevski [29].

Геологическое и географическое распространение. Поздний эоплейстоцен и низы древнего плейстоцена Венгрии и юго-запада Украины. Представлен в составе тарханкутской лагуродонто-аллофайомисно-цителлоидной ассоциации позднетаманской микротериофауны при подавляющем доминировании *Allocricetus ehiki*, однако преобладает по сравнению с последним в составе последующей во времени пролагурусно-мимомисно-цителлоидной ассоциации той же фауны. Начиная с завершающей фазы позднего эоплейстоцена — верхнечеревичанская лагуродонто-мимомисно-питимисная ассоциация и в древнейшем плейстоцене — лузановская переходная пролагурусная ассоциация резко сокращают численность, уступая более крупной форме — *C. praeglacialis*.

М а т е р и а л. 1. Фрагменты горизонтальной ветви нижнечелюстной кости с  $M_1 - 1$ , с  $M_2 - M_3 - 1$ , с  $M_2 - 3$ , без постоянных коренных — 2 экз.; изолированные постоянные коренные:  $M^1 - 10$ ,  $M^2 - 4$ ,  $M^3 - 3$ ,  $M_1 - 15$ ,  $M_2 - 10$ ,  $M_3 - 7$  экз. Черевичное, верхний слой; завершающая фаза позднего эоплейстоцена. Конечная стадия развития позднетаманского варианта таманского фаунистического комплекса мелких млекопитающих.

2. Изолированные постоянные коренные:  $M^3 - 1$ ,  $M_1 - 1$ ,  $M_2 - 2$ ,  $M_3 - 2$  экз. Лузановская переходная пролагурусная ассоциация тираспольского фаунистического комплекса.

3. Фрагменты горизонтальной ветви нижнечелюстной кости: с  $M_1 - M_3 - 1$ , с  $M_2 - 1$ , без постоянных коренных — 2 экз.; изолированные постоянные коренные:  $M^1 - 7$ ,  $M^2 - 8$ ,  $M^3 - 4$ ,  $M_1 - 5$ ,  $M_2 - 5$ ,  $M_3 - 7$  экз.; карайдубинская переходная пролагурусно-питимисная ассоциация тираспольского фаунистического комплекса.

4. Изолированные постоянные коренные и фрагменты верхнечелюстной и горизонтальной ветви нижнечелюстных костей из серии местонахождений, характеризующих среднюю доарвикольную и начальный этап развития арвикольных микротериофаун древнего плейстоцена: Тихоновка 1, 2; Семibalка 1, 2; Большевик 2 (I—III сверху слои); Протопоповка 1, 2; Алтестово, Красноселка, Морозовка, Озерное — обломки верхнечелюстной кости с  $M^1 - M^2 - 2$  экз.; нижнечелюстная кость с  $M_1 - M_3 - 1$  экз.; фрагменты горизонтальной ветви нижнечелюстной кости с  $M_1 - M_2 - 1$ , с  $M_2 - M_3 - 1$ , с  $M_3 - 2$  экз.; изолированные постоянные коренные:  $M^1 - 15$ ,  $M^2 - 6$ ,  $M^3 - 4$ ,  $M_1 - 11$ ,  $M_2 - 13$ ,  $M_3 - 4$  экз.

5. Изолированные постоянные коренные из арвикольных микротериофаун завершающей фазы древнего плейстоцена — местонахождения Гуньки, Демидовка:  $M^1 - 1$ ,  $M^2 - 4$ ,  $M^3 - 5$ ,  $M_1 - 1$ ,  $M_2 - 2$ ,  $M_3 - 1$  экз.

Весь материал хранится в коллекциях отдела палеозоологии позвоночных и палеонтологическом музее ИЗАН Украины.

О п и с а н и е. По абсолютным размерам близок к рецентному виду, хотя, возможно, в среднем несколько крупнее: альвеолярная длина нижнего ряда постоянных коренных в минимальных значениях более 7,0 мм, в средних — более 8,0, но менее 9,0 (см. рис. 84). То же можно сказать и об одонтометрических показателях (рис. 84). Эмаль  $M_3^3$  слабо гофрирована (см. рис. 83).  $M^3$ , наверное, относительно короткой. Внутренняя ветвь антеролофа  $M^2$  преимущественно гребенчатая, относительно длинная — по протяженности, как правило, превосходит наружную. Среди  $M^3$  доминируют морфотипы также с сильно развитой внутренней ветвью антеролофа, чем у современных *C. cricetus*

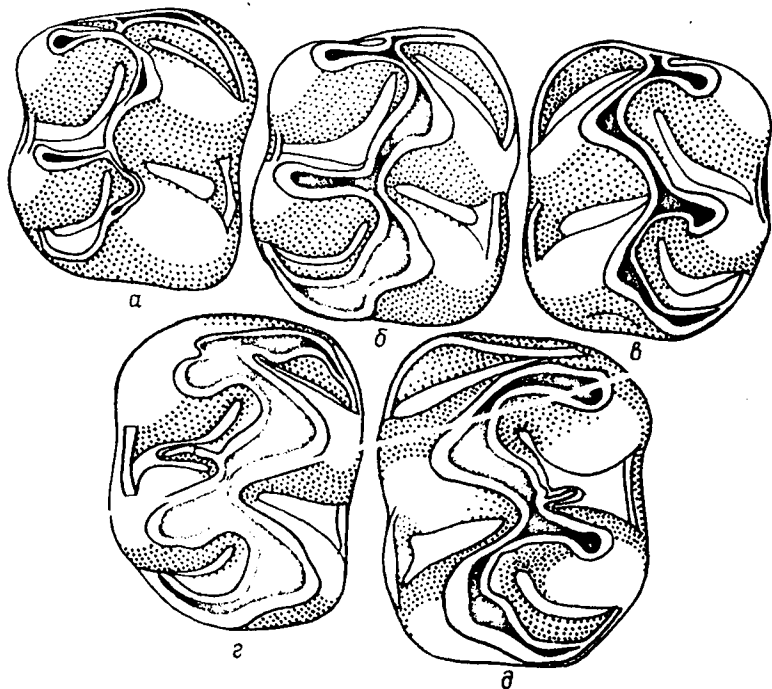


Рис. 88. *Cricetus praeglacialis* Schaub,  $M_2$ , жевательная поверхность:  
 а-в – завершающая фаза позднего эоплейстоцена, Черевичное, верхний слой; г – древний плейстоцен, Тихоновка; д – Озерное

(рис. 83). Задний гребень метаконида  $M_2$  (скошенный вперед мезолофид) проявляется в очень редких случаях, поэтому передняя марка, как правило, отсутствует (рис. 88). Указанный признак, видимо, чаще проявляется у древнейшейстоценовых форм этого вида, хотя у переходных популяций – лузановской и карайдубинской, как и у более древней черевичанской *C. lappus*, вероятно, еще отсутствует. В исключительных случаях наблюдаются следы мезолофида, не трансформированного в задний гребень метаконида. На  $M_3$  мезолофид всегда выражен: обычно половинной или четвертной длины. У позднеэоплейстоценовой популяции очень редко трансформируется в задний гребень метаконида с образованием по мере стирания зуба передней марки. Однако уже у древнейшейстоценовых форм у половины и более экземпляров подобная трансформация, как и у современных *C. cricetus*, имеет место (рис. 88). По всей вероятности, этот признак ведет себя подобным образом и у номинативной венгерской популяции этого вида. Иногда наблюдается раздвоение конца мезолофида с образованием более крупной передней и меньших размеров задней марки. Лабиальный край паракона на  $M^1$  не сдвинут лингвально по отношению к такому экс-

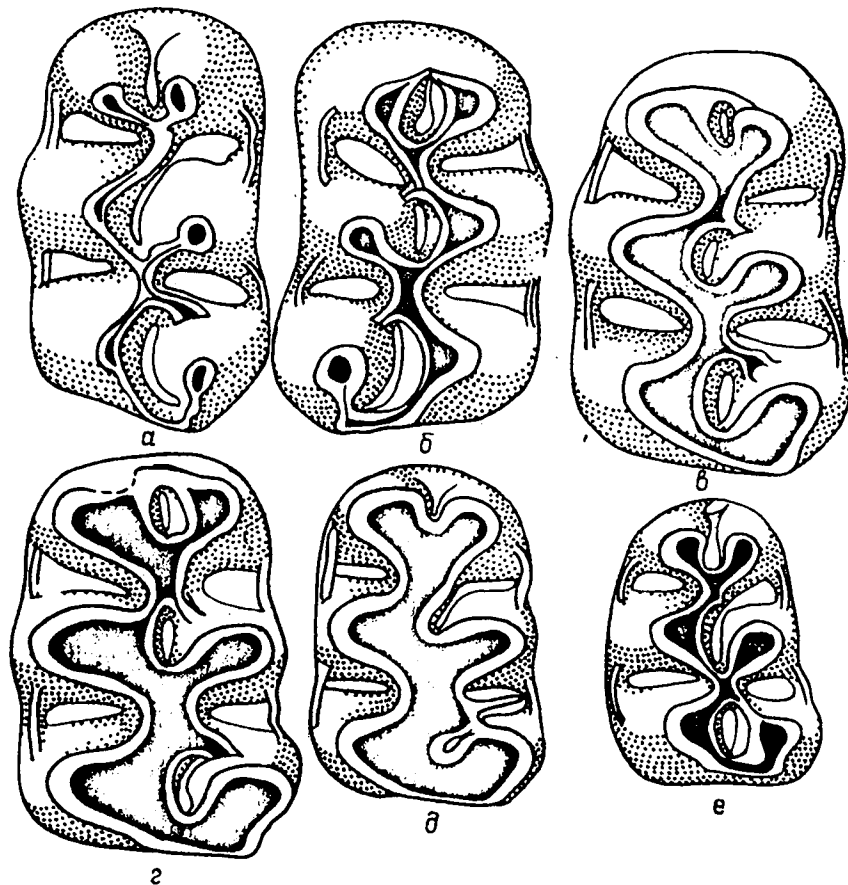


Рис. 89. *Cricetus praeglacialis* Schaub,  $M^1$ , жевательная поверхность:  
 а-д – завершающая фаза позднего эоплейстоцена, Черевичное, верхний слой; е – древний плейстоцен, Озерное

тероантерокона (рис. 89). По перечисленным признакам в строении  $M_3$  и  $M^1$ , а также по степени гофрировки эмали на  $M_3^3$  проявляет почти полное сходство с рецентным *C. cricetus*.

С р а в н е н и е. От прочих видов рода отличается:

- от *C. lappus* – более крупными размерами, относительно более коротким  $M^3$  и большей степенью гофрировки эмали на  $M_3^3$ ;
- от *C. major* – меньшими абсолютными размерами, слабе развитой гофрировкой  $M_3^3$  и менее смещенным лингвально наружным краем паракона по отношению к такому экстероантерокона;
- от рецентных *C. cricetus* – менее выраженной редукцией внут-

ренней ветви антеролофа на  $M^2$  и частично на  $M^3$ . Кроме того, у *S. praeglacialis* в значительно меньшей повторяемости морфотипы  $M_2$  с мезолофидом, трансформированным в задний гребень метаконида с последующим образованием передней марки.

Сравнение с более древними видами, отнесение которых к роду *Cricetus* проблематично — *S. angustidens* и близкому к нему *S. barriegei*, насколько позволяет крайне фрагментарный материал по названным формам, проведено ранее.

**З а м е ч а н и я.** По одонтологическим показателям наиболее близок к *S. cricetus*, что позволяет с известной долей вероятности рассматривать вид в качестве возможного предка последнего. Если к тому же учесть, что *S. major*, распространенный в Центральной Европе, кроме Паннонской низменности, в завершающей фазе древнего плейстоцена, представляет собой, несомненно, вымершую слепую ветвь рода, то появление современных *S. cricetus* в северо-западных частях ареала стало, очевидно, результатом последующего расселения вида в южном плейстоцене. Требуется проверка систематическое положение позднелайстоценовых *Cricetus* Польши, Чехо-Словакии и Германии, относимых безоговорочно к *S. cricetus*, поскольку в этой зоне в указанное время проявляются признаки, свойственные скорее *S. major*, чем современному виду, во всяком случае, не проявляющиеся у современного подвида, обитающего здесь в настоящее время.

Прямая филогенетическая связь *S. praeglacialis* с более древним *S. pannus* проблематична, поскольку в ряде местонахождений конечной фазы эоплейстоцена и древнейшего плейстоцена остатки обоих видов встречаются в совместном захоронении.

**Внутривидовая изменчивость.** В пределах юга Украины представлен, по крайней мере, тремя аллохронными популяциями.

1. Черевичанская, входившая в состав завершающего этапа развития позднеатаманских микротериофаун одноименного комплекса мелких млекопитающих Западного Причерноморья Украины, — конечная фаза эоплейстоцена. Отличается от более поздних популяций более мелкими размерами и относительно коротким  $M_3$  (см. рис. 84).

2. Древнелайстоценовая из доарвикольтных микротериофаун юга Восточной Европы. Превышает по размерам и длине  $M_3$  предыдущую. Отмеченные признаки четко проявляются в альвеолярной длине ряда  $M_1 - M_3$  и по всем одонтометрическим показателям, кроме  $M_1$  (рис. 84). Возможно, наиболее близка к номинативной из древнего плейстоцена Венгрии.

3. Популяция из микротериофаун конечной фазы древнего плейстоцена — арвикольтный этап юго-запада Украины. Отличается от предыдущей более крупными размерами. По одонтометрическим показателям ложится в основном в зону очень больших значений этого признака у предыдущей формы или даже их превосходит, попадая в границы

изменчивости сравнительно мелких польских *S. major*. Не могут быть отнесены к этому виду вследствие упрощенной структуры эмали жевательной поверхности  $M_3^3$ , хотя по времени с, существования примерно совпадают с наиболее крупной по размерам популяцией этого вида из Германии.

**Геологическое и географическое распространение.** Конечная фаза позднего эоплейстоцена — завершающий этап древнего плейстоцена (сингиль) юго-запада Украины.

## СЕМЕЙСТВО LOPHIOMYIDAE THOMAS, 1897

### Род *Microlophiomys* Topachevski et Scoric, 1984

**Типовой вид.** *Microlophiomys vorontsovi* Topachevski et Scoric, 1984.

**Диагноз.** Размеры средние, сходные с таковыми *Mesocricetus* и крупных *Allocricetus*: длина  $M^1 - 2,1$ , ширина — 1,4 мм.  $M^1$  относительно широкий: отношение ширины к длине — 66,7%. Средний бугорок (мезоантерокон) антерокон сближен с интероантероконом, причем слияние этих бугорков если и происходит, то на поздних стадиях стертости зуба (рис. 90, а, б). По размерам мезоантерокон превосходит интеро- и экстероантерокон.

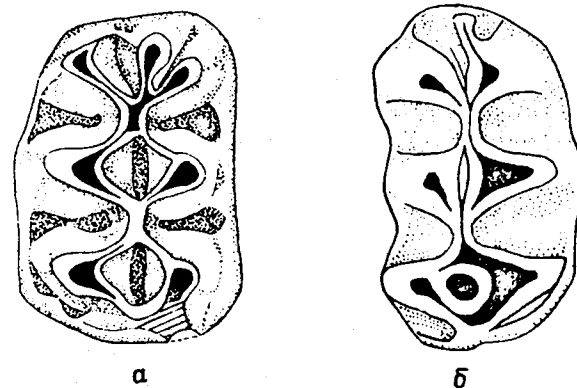


Рис. 90.  $M^1$ , жевательная поверхность:

а — *Microlophiomys vorontsovi* sp. nov., мзотис, Новоукраинка; б — *Lophiomys imhausi* Milne-Edwards, современный

**Дополнительное описание.** Коронка низкая. Расположение бугорков супротивное. Лофы отсутствуют. Передняя и задняя поперечные шпоры хорошо развиты, что обуславливает сохранение

мезо- и метафоссет почти на всех стадиях стертости зуба. Эти образования — в форме воронковидных углублений, свойственных *Cricetini*. Антерофоссет образуется, по-видимому, только на средних стадиях стертости зубов путем соединения передних отделов мезо- и экстероантерокона. В результате того, что антерофоссет образуется за счет упомянутых выше бугорков, а не за счет экстеро- и интероантерокона, последний оказывается смещенным лабиально по отношению к продольной оси коронки зуба, проходящей через лабиальную стенку мезоантерокона и донные части мезо- и метафоссет. Наружные и внутренние воротничковые образования хорошо развиты, сильнее выражены в основаниях прото- и гипофлексуса, слабее — в основаниях пара- и метафлексуса. Имеются также наружная и внутренняя ветви заднего воротничка. Корни сильно повреждены. Судя по сохранившимся корневым каналам, их не более трех: мощный передний, сильно развитый наружный промежуточный и сложный, проявляющий тенденцию к раздвоению, задний. Размеры: длина — 2,1 мм; ширина — 1,4.

С р а в н е н и е. От *Lophiomys* отличается:

— значительно меньшими абсолютными размерами, что и отмечено в названии рода. Учитывая, что по размерам косматый хомяк приблизительно равен обыкновенному (*Cricetus cricetus* L.), даже несколько превосходит последнего, длина  $M^1$  его должна составлять величины порядка 3,0–3,5 мм;

— расширенной коронкой  $M^1$ : величина отношения ширины к длине — 66,7 % против соответственно 56,5 у *Lophiomys*;

— иными соотношениями в размерах и расположении бугорков в трилистнике антерокона: у *Lophiomys* мезоантерококон значительно меньше экстеро- и интероантерокона, сближен, а в отдельных случаях соединен основанием с первым, а не с последним, как у *Microlophiomys*;

— вероятно, более сильным развитием базальных образований, лежащих в основании фоссет.

З а м е ч а н и я. Косматые хомяки *Lophomyidae* в настоящее время представляют собой весьма малочисленную группу хомякообразных, известную по единственному роду и виду *Lophiomys imhausi* Milne — Edwards, 1867, эндемичному для Восточноафриканской подобласти Эфиопской зоогеографической области. Их современное распространение ограничено Суданом, Эфиопией, Сомали, Кенией, Угандой и Танзанией [28, 65]. Систематический статус группы окончательно не установлен, хотя большинство специалистов склонно придавать ей ранг трибы или подсемейства в составе семейства *Cricetidae* либо даже самостоятельного семейства *Lophiomysidae* [10, 28, 54, 89]. Рассмотрение ее в составе трибы *Cricetini* [65, 92] в настоящее время представляется малооправданным [10]. Этому противоречит ряд специфических черт в строении черепа и  $M^1$ , не свойственных прочим *Cricetini*, да и всем *Cricetidae* вообще. Так, для представителей этого

подсемейства характерно трехчленное разделение антерокона на  $M^1$  (двучленное у всех прочих бугорчатозубых хомяковых) в сочетании с сильно развитым базальным воротничком, оконтуривающим сбоку и сзади основание гипокона (отсутствует или слегка намечен у всех прочих *Cricetinae*). Таким образом,  $M^1$  *Lophiomysidae* имеет семь бугорков, в то время как у прочих *Cricetinae* их шесть. Именно этими особенностями обладает  $M^1$  из верхнемиоценовых отложений Одесского Причерноморья, вскрывающихся вблизи с.Новоукраинка Роздельнянского р-на Одесской обл. (рис. 90).

Геологическое и географическое распространение и е. Мэотис, видимо, древний, Западного Причерноморья Украины.

*M. vorontsovi* Topachevski et Scorik, 1984

Г о л о т и п. Изолированный  $M^1$ ; Западное Причерноморье Украины, с. Новоукраинка Роздельнянского р-на Одесской обл.; мэотис, видимо, древний. Хранится в коллекциях отдела палеозоологии и палеонтологического музея ИЗАН Украины, № 20.

Д и а г н о з и о п и с а н и е, геологическое и географическое распространение те же, что и для рода.

**СООБЩЕСТВА НИЗШИХ ХОМЯКООБРАЗНЫХ  
(CRICETODONTINAE, CRICETINAE, LOPHIOMYIDAE)  
НЕОГЕНА И ПЛЕЙСТОЦЕНА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ,  
ИХ БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ**

К числу древнейших сообществ низших хомякообразных, известных на территории Восточной Европы, относится ассоциация древних Cricetodontinae, приуроченная к чокракским отложениям, вскрывающимся вблизи станицы Беломечетской в Предкавказье. Отсюда определены: *Cricetodon meini* Freud., *S. ex gr. aureus* Mein et Freud., *Deperetomys* sp., *Byzantinia* sp., *Turcomys caucasicus* (Argyr.), *Fahlbuschia* aff. *koenigswaldi* (Freud.), несколько видов *Democricetodon* и *Megacricetodon minor* (Lartet) [11]. Если отрешиться от *Byzantinia*, остатки которой в Восточном Средиземноморье и Западном Причерноморье Украины неизвестны из отложений ниже позднего валлезия, будучи скорее свойственными для нижне- и среднетуролойских микротериофаун, а также от видовых определений *Democricetodon*, то состав приведенной выше группировки в целом не противоречит ее отнесению к 5-й биоzone Мейна, что примерно соответствует в средневропейской биостратиграфической шкале позднему орлеанию, а в ярусной — возможно, лангию [90]. Среди представителей других семейств грызунов определенное несоответствие вносит указание в фаунистическом списке пятипалых тушканчиков. Во всяком случае, представители этого подсемейства семейства *Dipodidae* в настоящее время достоверно неизвестны древнее низов русциния, хотя возможны и в позднем туроллии Азии и Восточной Европы. Указание на находку представителя рода *Protalactaga* в доваллезийских слоях Северной Африки трудно коррелируется с соответствующими евразийскими схемами ввиду значительной специфики сообществ этих континентов в отдельные отрезки миоценовой эпохи. Таким образом, микротериофауна Беломечетской представляет собой пока единственный источник информации о состоянии ассоциаций низших хомякообразных завершающего этапа древнего миоцена в Восточной Европе, позволяющий в какой-то мере сопоставить чокракский ярус восточноевропейской регионарусной схемы с лангием, а в континентальных грациях — с завершающей фазой орлеания.

Средний миоцен Восточного Паратетиса, как и нижние отделы позднего — нижний сармат, до настоящего времени не охарактеризованы микротериологически. Местонахождения, содержащие обильные остатки микротерий на территории юга Восточной Европы, известны, начиная со среднего сармата. Среди них древнейшим следует

считать захоронение вблизи Грицева и Климентовичей Хмельницкой обл. Украины. Остатки мелких млекопитающих здесь приурочены преимущественно к слоям размыва биогермной зоны, лежащим непосредственно под отложениями новomosковского горизонта среднего сармата [17, 18]. В составе этой фаунистической группировки низшие хомякообразные представлены *Cricetulodon* и *Sarmatomys*, причем первый является доминантом по отношению к остальным грызунам, остатки которых представлены в этом местонахождении. Таким образом, эту ассоциацию можно назвать крицетулодонтиной. Род *Sarmatomys* представляет собой форму полевкозубых крицетулодонтин, сравнительно недавно выделенных в самостоятельную трибу *Microtocricetini* [38], и представлен единичными остатками. В качестве сопутствующих представителей других семейств грызунов следует назвать проблематичных *Spalacidae* подсемейства *Anomalomyiinae* и слабо представленных древнейших тушканчиковых *Lophocricetinae*. При этом к уровню субдоминантной группы в какой-то мере приближаются только *Anomalomyiinae*. Характерной особенностью этого сообщества следует считать полное отсутствие *Muridae*, а возвращаясь к *Cricetidae*, — каких-либо следов *Cricetodontini*. Как показано ранее, род *Cricetulodon* представлен в Грицеве новым видом *C. complicidens*. Наиболее близок к нему из известных в настоящее время западноевропейских представителей *C. hartenbergeri* из древнего валлезия Испании (местонахождение *Pedregueras II C* и *II A*). Для обоих видов свойственно сохранение элементов сложности жевательной поверхности постоянных коренных, утраченных частично либо полностью у геологически более поздних *C. sabadellensis*. При этом *C. complicidens* имеет наиболее сложно построенные постоянные коренные, что с учетом общей тенденции в развитии рода свидетельствует о слабой его эволюционной продвинутости. Последнее может иметь двоякий смысл — либо мы имеем дело с наиболее древним представителем рода, либо налицо викарные виды, фиксирующие начальные этапы родовой дифференциации, что не лишено определенных оснований, поскольку в условиях валлезия Испании *C. hartenbergeri* сопутствует одна из наиболее поздних форм *Democricetodon minor* с широким интервалом биоzoneального распространения — 6–9-я биоzone Мейна (практически весь астараций). Отсутствует в составе грицевского фаунистического комплекса. Однако грицевское сообщество низших хомякообразных четко укладывается в зону *Cricetulodon* Западного Паратетиса, фиксируя одну из древних фаз древнего валлезия, поскольку верхи последней датируются уже по *C. sabadellensis* и близким к нему формам. Таким образом, грицевский фаунистический комплекс, видимо, может служить точкой прямой корреляции с *Pedregueras II C* и *II A*. Следовательно, слои среднего сармата Восточной Европы, залегающие непосредственно под новomosковским горизонтом, в средиземноморской ярусной шкале должны соответствовать

примерно уровню нижнего тортона, а в бионозальной схеме — низам валлезия. Любопытно, что в зоне *Cricetulodon* Западной Паратетиды сопутствующими элементами микротериофауны, как и в Грицеве, являются поздние *Anomalomyinae*, но представлены *Cricetodontini* — *Hispanomys*. Практически отсутствуют и *Muridae*. Что касается *Lophocricetinae*, то они как явно выраженный элемент азиатской фауны, будучи представленными в составе грицевского сообщества мелких млекопитающих, также, очевидно, не проникли в зону Центрального и Западного Паратетиса.

В зону *Cricetulodon* Восточной Европы могут попасть первые находки представителей этого рода в Азии — зафиксированы в позднем миоцене Восточного Казахстана, местонахождение Чаган, откуда известна форма, близкая *S. hartenbergeri* и *S. complicidens*. При этом ее остатки, как и в составе грицевской микротериофауны, найдены вместе с таковыми *Microtocricetini* [38]. Возвращаясь к последним, следует отметить близость мелких казахстанских полевкозубых низших хомякообразных этой трибы к роду *Sarmatomys*, а не к более примитивным *Microtocricetus* из позднего астарация Баварии — 8-я бионоза Мейна [58].

Принципиальные изменения претерпевают ассоциации низших хомякообразных на верхних уровнях среднего сармата. К таковым следует относить грызунов калфинско-бужорской группировки в Молдове, выделенной по млекопитающим в самостоятельный калфинский комплекс [19, 20, 21]. Местонахождения этой группы так или иначе связаны с васильевским горизонтом среднего сармата, залегающим выше новомосковского. Отсюда определены *Hispanomys orientalis* [20], близкая к *H. thaleri* (*Hartenberger*), и проблематичная *Kowalskia*. Первая составляет одну из фоновых группировок среди грызунов, приуроченных к лесостепным ландшафтам, а вторая является четко выраженным субдоминантом. Вторую субдоминантную группу составляют *Anomalomyinae*. Преобладающей группой становятся также *Lophocricetinae*, по количеству остатков приближающиеся к таковому *Cricetodontini*. Впервые появляются *Muridae* — род *Progonomys*. Таким образом, по фону калфинско-бужорское сообщество грызунов является испаномисно-лофокрицетидным. Однако проведение соответствующих корреляций с Западной Европой по этим систематическим группам очень затруднительно из-за следующих обстоятельств. *H. thaleri* и близкие к ней виды представляют собой группировку достаточно широкого распространения во времени, практически охватывая весь валлезий в западноевропейской бионозальной шкале [44]. Невелико значение для корреляции биостратиграфического положения калфинско-бужорского сообщества и *Lophocricetinae*, поскольку они пока неизвестны в пределах Западного и Центрального Паратетиса. Поэтому для этой цели в указанном плане более надежным показателем

являются мыши в зоне Западного Паратетиса (Испания, Юж. Франция) поздневаллезийские микротериофауны датируются по появлению и развитию древнейших для данной территории *Muridae* рода *Progonomys*. Следовательно, калфинско-бужорское сообщество микротерий Западного Причерноморья Украины должно иметь поздневаллезийский возраст, по крайней мере, соответствуя уровню *Montredon* во Франции и *Csakvar* в Венгрии, т.е. попасть в 10-ю бионозу Мейна. Эта группировка не может соответствовать поздним подразделениям древнего валлезия — уровню *Can Llobaters*, поскольку в ее составе нет достоверных остатков *Cricetulodon*, представленных на этом бионозальном уровне эволюционно продвинутым видом *S. sabadellensis*. Не исключено также, что калфинско-бужорское сообщество может оказаться и моложе монтрედонской ассоциации, поскольку в его составе отсутствует и *Rotundomys*. К тому же, если будет доказана действительная принадлежность проблематичной *Kowalskia* к этому роду, то обсуждаемое сообщество может вообще сместиться к граничащей с туролием зоне верхневаллезийских микротериофаун. Выше могут оказаться лишь охарактеризованные только макротериологически группировки севастопольско-варницкого подкомплекса, собственно и определяющие верхнюю границу валлезийских фаун Восточной Европы.

Таким образом, грызуны калфинско-бужорской ассоциации, составляя восточный вариант валлезийских микротериофаун, приуроченный к Западному Причерноморью Украины, вероятно, должны отражать один из уровней завершающей фазы валлезия, приближаясь к границе валлезийских и последующих туролийских сообществ млекопитающих. В этом плане соответствующим образом фиксируется и положение васильевского горизонта среднего сармата, который в какой-то мере находит прямую корреляцию преимущественно со средним тортоном средиземноморской ярусной шкалы, а в зоне Центрального Паратетиса — соответствует второй половине Паннона. Это подтверждается и значительным сходством калфинского фаунистического комплекса млекопитающих и таковых из *Csakvar* в Венгрии [20].

Местонахождения остатков мелких млекопитающих конечной фазы среднего сармата, которые могли бы соответствовать севастопольско-варницкому этапу развития калфинского (желтокаменского) фаунистического комплекса (поздний валлезий, верхи 10-й бионозы или собственно граница валлезийских и туролийских фаун), в пределах Восточной Европы пока не найдены. Вместе с тем им должно принадлежать ведущее значение в понимании развития микротериофаун в переходной зоне между валлезием и туролием. Во всяком случае, в Центральной Европе — венский бассейн — известны местонахождения этого типа. Примером может служить Кохфидиш в Австрии. Микротериофауна этого местонахождения, приобретая в целом туролийский облик, еще сохраняет в своем составе поздних *Progonomys* — *P. woelferi*

Bachmayer et Wilson, но вместе с *Parapodemus*. Низшие хомякообразные представлены родом *Kowalskia*.

Таким образом, средний сармат Восточной Европы по этапности развития микротериофаун представляет собой достаточно сложное геологическое образование, которому соответствуют, как и в Западном Средиземье, по крайней мере, два четко выраженных уровня, аналогичные зонам *Cricetulodon* и *Progonomys* Западного Паратетиса. Не исключено также, что здесь потерян промежуточный между ними этап — зона распространения *Rotundomys* (низы 10-й биозоны Мейна). Учитывая отмеченные выше различия между сообществами мелких млекопитающих грицевского подкомплекса калфинского (желтокаменского) фаунистического комплекса от более поздних стадий последнего, есть все основания выделить их в самостоятельный комплекс, соответствующий нижним горизонтам среднего сармата (низы 9-й биозоны Мейна). В этом случае калфинский комплекс окажется представленным собственно калфинским и севастопольско-варницким подкомплексами, соответствующими 10-й биозоне Мейна.

Коренным образом меняется облик ассоциаций низших хомякообразных, как и всей микротериофауны вообще, в отложениях верхнего сармата. Этот этап, в сущности, отражает развитие крицетидно-муридных по фону комплексов, качественно меняющихся во времени на уровне родов и видов, но сохраняющих эту доминантную специфику до древнего плиоцена — нижнего понта включительно. Особо важным является тот факт, что доминирующие в валлезии *Cricetodontinae* уступают свое место *Cricetinae*. К сожалению, местонахождения, приуроченные к этому стратиграфическому уровню, в Восточной Европе редки и по этой причине недостаточно изучены. Так, в настоящее время известно единственное захоронение, приуроченное к гравелитам, лежащим порядка 6—8 м ниже известного местонахождения крупных млекопитающих гиппарионовой фауны вблизи с. Новоелизаветовка. Отсюда среди низших хомякообразных определены *Kowalskia progressa* sp. nov., составляющие по численности фоновую группировку среди грызунов, и единичные остатки формы, близкой к *Pseudocricetus*. В южной мере претерпевает изменения и систематический состав *Muridae*. Свойственный позднему валлезию фон *Progonomys* сменяется фоном *Parapodemus*, уступающим по численности только *Kowalskia*. Резко сокращается численность *Lophocricetinae*, хотя они остаются обычным элементом сообщества грызунов и достаточно разнообразны по своему видовому составу [36]. Не найдены *Alomatomyiinae*, однако выявлены первые *Spalacinae*. По всей вероятности, это сообщество мелких млекопитающих должно соответствовать уровню бериславского фаунистического комплекса крупных млекопитающих, хотя принадлежность его к отдельным фазам развития последнего — собственно бериславской, либо более поздней гребениковской — остается невыясненной.

Примерно аналогичная картина, видимо, имела место в древнейшем туролии Западного и Центрального Паратетиса. Если снять заведомо азиатский элемент — *Lophocricetinae*, не свойственный Западному Средиземью, то и здесь и там древнетуролийские сообщества грызунов являются по фону ковальския-паранодемусными. В корреляции с западноевропейскими микротериофаунами этого времени верхне-сарматскому сообществу грызунов юго-запада Восточной Европы, наоборот, эквивалентны ассоциации из местонахождений *Crevillente* 1—3 в Испании, а в пределах венского бассейна — Кохфидиш, хотя последнее может оказаться несколько древнее. Таким образом, микротериофауна позднего сармата Восточной Европы так же, как и Западной, составляет древнейший этап развития туролийских сообществ грызунов, четко оконтуривая низы 11-й биозоны Мейна. Следовательно, верхний сармат в восточноевропейской регионарусной схеме может оказаться на уровне верхнего тортоня средиземноморской ярусной шкалы, точнее — коррелироваться с нижними горизонтами верхнего тортоня.

Между мезотическими и среднесарматскими микротериофаунами Причерноморья Украины не наблюдается столь глубоких различий, как между последними и среднесарматскими. Однако на уровне мэотиса происходит резкая смена фона *Kowalskia* таковым *Pseudocricetus*. Есть все основания полагать, что подобная смена могла происходить путем прямой трансформации, поскольку древнейшие *Pseudocricetus* еще сохраняют в резервных морфотипах элементы сложности, свойственные *Kowalskia*. Особенно четко этот признак проявляется на М<sup>2</sup>. Род *Pseudocricetus* представлен тремя викарными во времени видами, четко фиксирующими трехчленное деление мэотиса.

Древнемэотические сообщества мелких млекопитающих приурочены к гравелитам, залегающим на незначительном удалении (4—5 м) от зоны контакта с известняками верхнего сармата. К таковым прежде всего относится нижний костеносный слой черевичанской толщи [37]. В сообществе мелких млекопитающих фоновой группой среди грызунов является *P. antiquus* sp. nov. Им сопутствуют в значительно меньшем количестве *Stylocricetus* и единичные остатки очень мелкой *Kowalskia*. На этом стратиграфическом уровне найдены также единичные остатки *Cricetodontini* — род *Byzantinia*. В черевичанском мэотисе найдены также остатки древнейших *Microtinae* — триба *Microtoscoptini* [30]. Среди представителей других семейств грызунов сохраняют высокую численность *Muridae*, хотя их качественный состав претерпевает некоторые изменения: к форме, близкой к *Parapodemus lugdunensis*, свойственной для верхнего сармата, добавляется и даже становится доминантной *P. aff. gaudryi*. Появляется *Valerimys*. Резко сокращают численность *Lophocricetinae*. Не найдены *Spalacinae*. По всей вероятности, этот уровень должен соответствовать новоелизаветовскому под-



комплексу крупных млекопитающих белкинского фаунистического комплекса (мэотис нижний).

Древнейшие сообщества мелких млекопитающих мэотиса Причерноморья Украины, по-видимому, лучше всего коррелируют с микротериофаунами второй половины древнего туролия, к которому прежде всего относится такое местонахождение, как Crevillente 4. Однако использовать для подобного сопоставления этих микротериофаун представителей трибы Cricetini практически не удастся, поскольку в зоне Западного Паратетиса на этом стратиграфическом уровне эта группа грызунов представлена только Kowalskia, которые в Восточной Паратетиде оказываются к этому времени повсеместно почти полностью вытесненными эволюционно более продвинутыми Pseudocricetus. Достаточно надежные результаты в этом плане могут быть получены по Muridae, поскольку уровень Crevillente 4, по всей вероятности, фиксирует смену видов в фоне Parapodemus — P. lugdunensis, сменяет P. gaudryi. Очевидно, нижнечеревичанское и близкие к нему сообщества как раз и являются переходной зоной в становлении P. gaudryi. Во всяком случае, нижнечеревичанское и близкие к нему сообщества мелких млекопитающих характеризуются популяциями этого вида, имеющими заметно слабее развитый 6-й аподемусный бугорок в стефаномисном венчике M<sup>1</sup>, чем популяции из Пикерми и тем более из Lissieu, но больше, чем таковые из Crevillente 4—5. Исходя из этого, нижнечеревичанскую и близкую к ней популяцию Восточной Паратетиды, по крайней мере, ее северной части, по-видимому, можно рассматривать в качестве непосредственного предшественника собственно пикермийских фаун Греции. Последнее в какой-то мере подтверждается и данными по Cricetodontini. Во всяком случае, Byzantinia sp. нижнечеревичанской микротериофауны ближе к V. pikermiensis, чем к более древней V. nikosi из позднего валлезия Греции (местонахождение Biodrak), где этим хомякообразным еще сопутствуют Muridae рода Progonomys. Кроме того, в составе собственно пикермийских микротериофаун найдены единичные остатки проблематичных Kowalskia, которые из-за полной утраты элементов сложности на M<sub>1</sub> — M<sub>2</sub> также могут быть определены, как Pseudocricetus. В корреляции с западноевропейской биозональной схемой и средиземноморской стратиграфической шкалой уровень мэотиса, видимо, должен быть не чем иным, как началом становления сообществ мелких млекопитающих 12-й биозоны. Мейна и соответственно низов завершающей фазы верхнего тортоня.

Несколько меняется видовой состав Cricetinae и Cricetodontinae в сообществах мелких млекопитающих среднего мэотиса. Сохраняясь в целом крицетидно-муридными и имея в качестве доминантной группы Pseudocricetus, указанный уровень демонстрирует смену видов этого рода. Свойственный древнему мэотису P. antiquus, наверное, трансформируется в более эволюционно продвинутый P. orienteuropeus. В древ-

нейших ассоциациях этого времени фиксируется также первая и пока единственная находка для Евразии остатков косматых хомяков — Lophomyidae, род Microlophomys (гравелиты в зоне размыва верхнего сармата непосредственно над местонахождением позднесарматской макротериофауны вблизи с. Новоукраинка). Для некоторых более древних ассоциаций свойственно сохранение Cricetodontini — Byzantinia (гравелиты цоколя эоплейстоценовых и плейстоценовых террас вблизи с. Протопоповка). Наконец, в наиболее поздних ассоциациях среднего мэотиса фиксируется второе увеличение численности Kowalskia на эволюционном уровне, близком к K. fahlbuschi (гравелиты с. Новоелизаветовка, залегающие значительно выше местонахождения остатков крупных млекопитающих гиппарионовой фауны). Здесь также отмечены остатки Democricetodon, пути поступления которых в костеносный слой требуют специального изучения, хотя не исключено его реликтовое происхождение. Все перечисленные модификации среднего мэотиса содержат в своем составе также в небольшом количестве Stylocricetus. Среди других семейств грызунов на уровне среднего и верхнего отделов среднего мэотиса фиксируется первое появление настоящих сленшювых — Spalacinae. При сопоставлении с местонахождениями крупных млекопитающих гиппарионовых фаун мэотиса Восточного Паратетиса древнейшие мэотические сообщества, по всей вероятности, должны соответствовать новоелизаветовской фазе развития белкинского фаунистического комплекса. В этом случае все модификации среднего мэотиса могут отражать этапы становления собственно белкинской фазы этого комплекса. В сравнении с наиболее известными местонахождениями Западного и Центрального Паратетиса собственно пикермийскими являются ассоциации среднего мэотиса, к которым в зоне Западного Паратетиса близки Crevillente 5 и Lissieu. В биозональной западноевропейской схеме Мейна сообщества мелких млекопитающих среднего мэотиса, вероятно, соответствуют верхам завершающей фазы 12-й зоны, а в стратиграфической шкале для Западного Паратетиса — верхам завершающей фазы верхнего тортоня, включая границу последнего с мессинием.

Более резко, чем в предыдущем случае, по ассоциациям низших хомякообразных выражена граница между средним и верхним мэотисом, хотя для верхнего Pseudocricetus также является одной из доминантных групп грызунов, здесь происходит смена видов — средне-мэотический P. orienteuropeus сменяют эволюционно более продвинутого P. kormosi. Кроме того, к этому времени, очевидно, полностью вымирают Stylocricetus и отмеченные выше реликтовые Cricetodontini и Megacricetodontini, представленные в малых количествах в древней и средне-мэотической ассоциациях. Еще более существенные изменения претерпевает вторая фоновая группа — Muridae, в составе которой предшествующий фон Parapodemus, свойственный древнемэотическим

и среднемэотическим сообществам мелких млекопитающих, заменяется фоном крупных проблематичных *Arodemus*. Уровня субдоминанта первого порядка достигают *Spalacinae*, род *Nannospalax*. На этом уровне в пределах изучаемого региона известны также древнейшие находки *Prospalacinae* — род *Prospalax*. Этот биоэональный уровень повсеместно фиксируется в местонахождениях эотических мелких млекопитающих, лежащих непосредственно под понтом. К таковым прежде всего следует относить толщи гравелитов верхних слоев Новоукраинки, Андреевки, нижние гравелиты Ореховки и лежащие выше местонахождения остатков крупных млекопитающих белкинского подкомплекса одноименного комплекса. В Ореховке в дополнение к вышеизложенному отмечено первое появление древнейших, эволюционно слабо продвинутых полевокосубых хомяков трибы *Trilophomyini*. Этот уровень прямо коррелируется с черевичанским подкомплексом белкинского фаунистического комплекса в представлении Е.Л.Короткевич. Во всяком случае, в это время фиксируется появление крупных *Castoridae*, близких, по определению Г.Ф.Лычова, к *Castor*. Их остатки найдены в равной мере в местонахождении крупных млекопитающих и в гравелитах Андреевки. Столь существенные изменения микротериофауны в позднем эотисе, несомненно, заслуживают выделения черевичанского подкомплекса в самостоятельный фаунистический комплекс, свойственный верхнему эотису. Позднеэотические группировки мелких млекопитающих этого уровня по нижним хомякообразным и *Muridae* находят также в прямой корреляции с такими известными местонахождениями Западной Европы, как Полгарди в зоне Паннонского бассейна и *Crevillente 6* в зоне Западного Паратетиса, где *Pseudocricetus* примерно того же уровня эволюционной продвинутости сопутствует смена зон доминирования *Pararodemus* и проблематичных *Arodemus*. В указанное время в Восточной Паратетиде, если исходить из данных палеотериологии, наблюдается некоторое усиление аридности климата. В биоэональной схеме Мейна эта стадия развития сообществ мелких млекопитающих эотиса четко фиксирует более древние этапы 13-й биоэоны, а в средиземноморской ярусной шкале, по всей вероятности, соответствует первой половине мессиния.

В сущности, позднеэотические группировки млекопитающих Восточной Паратетиды отражают завершающий этап туролия, хотя между последним и русцинием еще сохраняются переходные ассоциации, приуроченные, как будет показано далее, к самым низам понтического региояруса Восточной Европы.

Нижний плиоцен, обычно ассоциируемый в Восточном Паратетисе с понтическим региоярусом, будучи, видимо, довольно монолитным в развитии морских сообществ, демонстрирует гораздо более неструю картину изменений континентальных териофаун. Фактически все, что объединяет различные по составу сообщества мелких млекопитающих

из различных горизонтов понта, как морского, так и континентальных его аналогов — это наличие в их составе высших хомякообразных — полевокосубых рода *Polonomys*. В конечном счете понт Восточной Европы может быть назван зоной *Polonomys*, хотя эта группа среди грызунов становится доминантной или одной из доминантных только в наиболее поздних ассоциациях — верхний понт. Различия между последовательно сменяющимися во времени ассоциациями грызунов древнего плиоцена столь велики, что каждая из них может быть возведена в ранг самостоятельного комплекса.

Древнейшим из понтических сообществ мелких млекопитающих для северного участка Восточной Паратетиды следует считать фонтановский фаунистический комплекс, приуроченный к прослойке гравелитов, зажатой между морскими глинами и алевролитами, содержащими либо наннопланктон (нижележащие глины), либо раковины солоновато- и пресноводных моллюсков (вышележащие алевролиты). Отпечатки последних выявлены и в костеносном слое. Эта пачка отложений залегают непосредственно под известняками нижнего понта [39]. Сообщество мелких млекопитающих этого комплекса в основном представляет собой мало измененный черевичанский комплекс верхнего эотиса. Как и в предыдущем случае, нижние хомякообразные здесь представлены *P. kormosi*, а *Muridae* — в основном проблематичными *Arodemus*, среди которых доминирует крупная форма. Однако на этом стратиграфическом уровне резко возрастает численность *Spalacidae*, которые по этому показателю превосходят даже *Muridae*. Отмеченная группа грызунов представлена только настоящими слепышовыми — *Spalacidae*, род *Nannospalax*. *Prospalacinae*, отдельные остатки которых найдены в верхнем эотисе, с *Nannospalax* отсутствуют. Таким образом, крицетидно-муридидно-спалацидидное сообщество верхнего эотиса в древнейшем понте трансформируется в крицетидно-спалацидидно-муридидное. Основной спецификой древнейшего понтического сообщества является появление полевокосубых рода *Polonomys*. Однако, несмотря на это, граница между верхним эотисом и нижним понтом оказаться все же несколько размытой. По всей вероятности, этот уровень должен лечь в границу 13-й и 14-й биоэон Мейна. В качестве аналогов этого эволюционного уровня в Центральной Европе может оказываться фауна Балтавар в Венгрии, где также отмечено появление полевокосубых форм, близких к *Polonomys*, хотя описанных под другим родовым названием — *Pannonicola* [74]. Очевидно, этот уровень в Западной и Восточной Европе должен фиксировать границу туролия и русциния в континентальной западноевропейской шкале и верхнюю часть мессиния в средиземноморской ярусной схеме. Однако прямые аналоги в зоне Западного Паратетиса пока не установлены. Фонтановский комплекс млекопитающих в целом укладывается в общую тенденцию к усилению аридизации климата. Во всяком случае,

заметное увеличение здесь численности Spalacidae может явиться функцией расширения открытых пространств в условиях преобразования лесостепного ландшафта того времени.

Последующая фаза развития понтических микротерофаун происходила на фоне резко выраженного усиления аридизации климата. Это подтверждается также появлением непосредственно под зоной размыва в толще понтических известняков слоя так называемого пильного камня в сообществах крупных млекопитающих, древнейших для этого региона Camelidae — на Шкодовой горе в пределах Одессы. По всей вероятности, только этому уровню может соответствовать докучурганская аридная группировка мелких млекопитающих, выделенная нами в качестве фрунзовского фаунистического комплекса [33], приуроченная к глубоко врезанной древней террасе, образовавшейся в эпоху низкого уровня Понтического моря, вскрывающаяся южнее с. Фрунзовка в долине р. Кучурган. Этот врез почти достигал уровня верхне-сарматских отложений, а сама терраса залегает на несколько десятков метров ниже собственно кучурганской толщи, т.е. соответствует гипсометрическому уровню, где в обычных разрезах залегает мзотис. Сообщество мелких млекопитающих этого комплекса по своему систематическому составу не имеет аналогов среди миоценовых и плиоценовых териофаун этого региона. Так, по фону оно является ишмомисно-тушканчиковым, поскольку здесь доминируют своеобразные эволюционно продвинутые Microtinae рода *Ischymotus* и нятипальные тушканчиковые рода *Paralactaga*. К числу доминантных группировок приближаются также низшие хомякообразные, довольно разнообразные по своему видовому составу. Эта группа представлена примерно равными по численности популяциями поздних *Pseudocricetus* и крупной *Kowalskia complicidens*. Кроме того, здесь найдены остатки более мелкой формы *Kowalskia*, проявляющей черты сходства с *K. fahlbuschi*. Все это, наверное, фиксирует третий прохорез *Kowalskia* в зону Восточной Паратетиды, причем даже на уровне высокоспециализированных форм, каковыми, в сущности, и являются *K. complicidens*. Сравнительно высокой численностью характеризуются также *Muridae*, хотя их качественный состав меняется коренным образом — представлены только *Ossitanomys*. Обращает внимание и полное отсутствие здесь *Spalacidae*. Как и в предыдущем случае, редки остатки *Polonomys*. Эта фаза развития микротериофаун древнего плиоцена пока не имеет аналогов в Западной Европе, включая зону Центрального Паратетиса. Вместе с тем это сообщество впоследствии может быть скоррелированным с древне-плиоценовыми аридными сообществами, существовавшими в это время в Средней, Центральной и, возможно, Передней Азии и Северной Африке. Миграционное происхождение, по крайней мере, фона фрунзовского фаунистического комплекса вполне очевидно. Естественно, что подобные прохорезы могли осуществляться лишь в эпохи расшире-

ния сухопутных связей в периоды низкого стояния Понтического моря. Исходя из этого можно полагать, что в данном случае мы столкнулись с одним из стратиграфических уровней сравнительно кратковременного резкого сокращения площади морского Понта, который со значительной долей вероятности может соответствовать так называемому мессинскому кризису. Это сообщество, как и предшествующий ему по времени своего существования фонтановский фаунистический комплекс, относится к низам понтического региона юра в его нижнем отделе и, по всей вероятности, в средиземноморской ярусной шкале должно соответствовать верхним частям мессиния. Очевидно, с этого уровня, в пределах северного участка Восточной Паратетиды, фактически и следует начинать отсчет фаунистических группировок млекопитающих русциния, рассматривая предшествующую фонтановскую фазу в качестве переходной между указанными градациями западноевропейской континентальной схемы. По шкале Мейна этот биозональный уровень должен совпасть с низами 14-й биозоны. Этот уровень развития сообществ крупных млекопитающих понта зафиксирован Е.Л.Короткевич [17] под названием таврического фаунистического комплекса.

В верхнем отделе нижнего понта развитие сообществ мелких млекопитающих значительно меняет направленность в связи с четко выраженной тенденцией, начиная с этого времени, гумидизации климата и далее протекает по классической средиземноморской схеме. Примером такого сообщества мелких млекопитающих нижнего понта, коренным образом изменившим свой систематический состав по сравнению с фрунзовским фаунистическим комплексом, является последующая во времени группировка, отнесенная к виноградовскому фаунистическому комплексу. Это сообщество приурочено к авандельтовым отложениям в толще понтических морских песков, алевроитов и глин, залегающих над понтическими известняками. На этом уровне оказался уже полностью сформировавшийся лагоморфный по фону фаунистический комплекс, положивший начало развитию всех лагоморфных фаун верхнего понта и нижнего киммерия, хотя видовой состав зайцеобразных, их слагающих, в указанном отрезке времени претерпевает существенные изменения. Виноградовский фаунистический комплекс в отличие от предыдущих по грызунам полностью утратил доминирующее положение крицетидно-муридных ассоциаций, являясь по фону проспалацидно-полономисным. Таким образом, в отличие от фонтановского (в составе фрунзовского *Spalacidae* вообще не найдены) претерпевает коренные изменения и систематический состав слепьшовых — фон *Nannospalax* сменяется фоном *Prospalax*. Вместе с тем *Muridae*, хотя и малочисленные, здесь снова оказываются представленными крупными проблематичными *Arodemus*, свойственными, как показано ранее, позднемзотическим и древнейшим пон-

тическим сообществам этого региона. К ним здесь добавляется также *Micromys*. Ассоциация низших хомячьих сохраняет в своем составе только *Kowalskia*, близких по эволюционному уровню к западноевропейским *K. polonica* и *K. magna*. Возрастает количество форм, связанных с древесной растительностью — *Pteromyidae* и *Gliridae*. Будучи приуроченным к средней части нижнего понта, этот комплекс, по всей вероятности, является прямым предшественником последующей во времени кучурганской микротериофауны, хотя шишуховые лагоморфного фона принципиально иные по своему составу — представлены только *Prolagus*, в кучурганском — только *Ochotona*. В сопоставлении с микротериофаунами Центральной Европы виноградовский фаунистический комплекс по ассоциации низших хомякообразных и высокой численности *Polonomys* приближается к таковым из Подлесья. Однако виноградовская фауна имеет в своем составе более примитивных *Polonomys* — упрощенное строение  $M_3$ , что указывает на большую древность. В этом плане виноградовское сообщество мелких млекопитающих скорее всего составляет низы средней части 14-й биозоны Мейна, а в средиземноморской стратиграфической шкале — самый нижний отдел нижнего занклия.

Если виноградовский фаунистический комплекс, в равной мере как и фонтановский, фиксирует точки прямой корреляции морского и континентального понта, поскольку в том и другом случаях остатки мелких млекопитающих приурочены к авандельтовым отложениям, погребенных в морских осадках нижнего понта, то последующее во времени кучурганское сообщество микромаммалий связано только с континентальными фациями — толщей песков и гравелитов зоны начального формирования долины Приднестра в фазу резкого понижения уровня Понта при сравнительно высоком уровне его стояния. Только этим можно объяснить залегание кучурганской толщи на высоких гипсометрических уровнях бортов долины р. Кучурган. Как и виноградовское сообщество, кучурганский фаунистический комплекс представляет собой группировку млекопитающих, сформировавшуюся в условиях гумидного климата, в связи с чем в составе микротериофауны остаются обычными формы грызунов, связанные с лесной растительностью, — *Pteromyidae*, *Gliridae*, а среди наземных белчихих — *Tamii*. При полной смене лагоморфного фона на этом уровне начинает формироваться полномисно-сиалацидное сообщество грызунов, хотя преобладание *Polonomys* остается не подавляющим. Кроме того, в ассоциации *Spalacidae* представители настоящих слепышовых — род *Naiprosalax* по численности заметно превосходят древних слепышовых — род *Prosalax*. Более сложны по систематическому составу и низшие хомякообразные. Здесь, как и в предыдущем случае, еще сохраняют свою численность поздние *Kowalskia*, близкие к *K. magna* и *K. polonica*. Однако уже известны первые единичные находки *Odessamys* и средних

по размерам хомяков, рассматриваемых проблематично в составе рода *Cricetus*, близким к перпиньянским *C. angustidens* и *C. barrierei*. В состав фауны входили также очень крупные формы, близкие по степени сложности жевательной поверхности к *Kowalskia*. Эта группировка, несомненно, моложе виноградовской. Однако, как и в составе последней, *Polonomys* представлена видом менее продвинутым, чем *P. insuliferus*. Исходя из этого, кучурганский комплекс, как и виноградовский, выглядит более древним по сравнению с таковым Подлесья в зоне Центрального Паратетиса. В последние годы группой геологов Института геологических наук АН Украины, возглавляемой В.Н.Семененко, В.М.Мацуй и О.Д.Москиной, а также работами микропалеонтологической группы Института зоологии им. И.И.Шмальгаузена АН Украины, проводимыми в Западном Крыму, были получены новые данные, проливающие свет на положение кучурганской толщи по отношению к морским напластованиям понтического региона. Так, из толщи песков и гравелитов, залегающих под тонкой прослойкой понтического известняка в береговом уступе Черного моря вблизи с. Песчаное к северу от Севастополя, была собрана микротериофауна, очень близкая, если не тождественная, кучурганской. Если определение возраста этой прослойки (нижнего понта) будет подтверждено, то кучурганский фаунистический комплекс должен фиксировать верхи этого отдела. Однако исключение кучурганского фаунистического комплекса из состава среднеплиоценовых — киммерийских сообществ представляется нам вполне оправданным. Как указывалось ранее, в зоне Западного и Центрального Паратетиса не известны полные аналоги кучурганского комплекса. Однако с учетом положения Подлесья это сообщество, по-видимому, должно соответствовать среднему отделу 14-й биозоны, а в средиземноморской шкале — среднему отделу нижнего занклия.

Уровню Подлесья в Восточной Европе, очевидно, соответствует антиповско-чугуновский комплекс мелких млекопитающих Среднего Дона [1]. Это сообщество по сравнению с кучурганским характеризуется сменой систематического состава *Leporidae*, представленными только *Pliolagus*, в Кучургане — *Trischizolagus* и *Serengetilagus*, а главное при общем сохранении лагоморфного фона среди грызунов очень многочисленна *Polonomys*, приближающаяся по этому показателю к численности *Ochotona*, собственно и определяющей лагоморфный фон. К тому же *Polonomys* антиповско-чугуновского комплекса относится к тому же виду, что и форма из Подлесья *P. insuliferus*. Этот уровень, вероятно, и составит верхи среднего отдела 14-й биозоны, а в средиземноморской био-стратиграфической шкале может соответствовать верхнему отделу нижнего занклия. Сообщества мелких млекопитающих типа антиповско-чугуновского в регионорусной схеме Восточного Паратетиса, видимо, и составят аналоги среднего и верхнего понта.

Средний плиоцен—киммерий в его континентальных грациях в пределах юга Восточной Европы принято фиксировать по молдавскому фаунистическому комплексу млекопитающих. Местонахождения остатков последних здесь связаны только с континентальными фациями преимущественно аллювиальной природы. Ориктоценозы, приуроченные к авандельтам и прямо коррелирующиеся с морскими осадками, пока не найдены. Микротериофауна молдавского фаунистического комплекса в его древних грациях почти в полной мере остается лагоморфной по фону, причем систематический состав последнего мало изменяется по сравнению с кучурганским и антиповско-чугуновским фаунистическими комплексами понта. Лишь во вторую половину киммерия в составе микротериофауны этого времени начинают доминировать грызуны, в первую очередь полевковые *Microtinae*. Последние по сравнению с поздними древнеплиоценовыми сообществами коренным образом меняют свой систематический состав. В сущности, молдавский фаунистический комплекс в своем распространении во времени представляет собой зону *Protopomys*, хотя на среднем и позднем этапах его развития добавляются *Pliomys* и *Dolomys*. На всех уровнях высокой численностью характеризуются низшие хомякообразные, которые также существенно изменяют свой качественный состав. В сообществах мелких млекопитающих этого времени доминантной группой становятся мелкие хомячки рода *Odessamys*. В завершающую фазу развития киммерийских микротериофаун (одесские катакомбы, гравелиты, венчающие толщу киммерия с. Виноградовка) эта группа по численности может даже значительно превосходить полевковых. К верхнему киммерию здесь также приурочены появление и вымирание *Cricetinus*. На этих уровнях происходит и смена видов *Odessamys*: более древних *O. simionescui* сменяют *O. palatocristatus*. Повсеместно, хотя и в малых количествах, представлены *Trilophomyini*. Во всех случаях на субдоминантном уровне сохраняются *Spalacidae*, аналогично меняющие свой видовой состав — более древних *N. masoveii* сменяют эволюционно продвинутые *N. odessanus*. Таким образом, если микротериофауна древнего киммерия представляет собой промимомисно-одессамисно-спалацидное сообщество, то в позднем киммерии она становится одессамисно-промимомисно-спалацидной. Существенные изменения претерпевает и ассоциация *Muridae*, составляющая хотя и немногочисленный, но обычный компонент сообщества. Наряду с проблематичными *Arodemus* здесь широкое развитие получают *Orientalomys*. В меньшей мере представлены первые *Rhagapodemus*, а также *Micromys*. В завершающей фазе киммерия происходит заметная аридизация климата, о чем свидетельствует второй прохорез *Camelidae* в Западное Причерноморье. Среди западноевропейских местонаждений остатков мелких млекопитающих молдавский фаунистический комплекс, по крайней мере, в его древних вариантах наиболее сравним с микротериофауной

Венже 1 в зоне Центрального Паратетиса. По-видимому, полными аналогами его древних подразделений являются сообщества из Малуштыни и Берешты в Румынии, возраст которых в шкале Мейна явно завышен, однако приведен в соответствие в шкале О.Файфара [60]. В целом молдавский фаунистический комплекс в западноевропейской биозональной схеме должен полностью охватывать 15-ю биозону, что, по всей вероятности, в средиземноморской ярусной шкале должно соответствовать верхнему отделу занклия. На этом фактически завершается развитие фаун русциния в Восточной Паратетиде. Иногда [60] эту фазу развития микротериофаун выделяют в качестве самостоятельного подразделения — Чарнотан, равнозначного русцинию.

В позднеплиоценово-акчагыл-куяльницкое время в Северном Причерноморье Украины значительно развиты аридные микротериофауны вишланийно (включая *Borzodia*)-мимомисной зоны, составляющие хапровский фаунистический комплекс млекопитающих. Практически с этого времени низшие хомякообразные в значительной мере теряют свое первостепенное биостратиграфическое значение, поскольку их численность многократно уступает таковой полевковых. Однако как вспомогательный элемент эта группа грызунов остается достаточно актуальной, поскольку ее представители составляют обыденный компонент в сообществах мелких млекопитающих. Велико также их историко-фаунистическое значение. В составе хапровского фаунистического комплекса *Cricetini* представлены только родом *Allogricetus*. На уровне средней и поздней фаз развития хапровского фаунистического комплекса происходит смена видов крупных для этой группы хомяков форм. Древнейших *A. anterolophidens* сменяют более поздние *A. ehiki*, правда представленные древнейшей аллохронной популяцией этого вида — *A. e. kujalnikensis*. Почти повсеместно на протяжении всего хапровского времени в ассоциациях мелких млекопитающих присутствует мелкая форма *A. graebursae*, предшествующая *A. bursae*. Однако последние, как показано далее, проявляются в сообществах мелких млекопитающих изучаемого региона на значительно более высоком стратиграфическом уровне — преимущественно в позднем эоплейстоцене и плейстоцене. *A. anterolophidens*, в равной мере как и *A. graebursae*, вероятно, эволюционно отражают начальный этап дифференциации рода, сохраняя отдельные признаки предковых форм, в круг которых может входить и *Pseudocricetus*. Сравнение собственно акчагыл-куяльницких микротериофаун Северного Причерноморья и Приазовья с таковыми Западной Европы весьма затруднено из-за четко выраженных зональных различий между ними. Это одинаково касается и местонаждений средней полосы Восточной Европы, сообщества мелких млекопитающих которых ближе к западноевропейским, чем к северопричерноморским и приазовским [37]. Вместе с тем ассоциации хапровского фаунистического комплекса Северного Причерноморья и Приазовья —

мимомисно-вилланийная ширококинская и мимомисная нижнеливенцовская — в какой-то мере сравнимы с микротериофаунами Рембелиц Крулевских в Польше и Урыв 1 на среднем Дону. Возможно, они и соответствуют древнему этапу формирования 16-й биозоны Мейна, в то время как сообщества, отражающие среднюю и позднюю фазы развития этого комплекса, по фону вилланийные, будут соответствовать ее поздним этапам. В средиземноморской стратиграфической шкале этот уровень обычно сопоставляют с низами пьаченция. Эти данные в какой-то мере проливают свет на положение одесского куяльника, поскольку нижнежеваховогорская, куяльницкая и среднечеревичанская ассоциации приурочены к собственно куяльницким отложениям. Очевидно, этот уровень знаменует начальный этап формирования фаун виллания, хотя в отдельных случаях древняя фаза развития хапровского фаунистического комплекса выделяется в самостоятельное подразделение — виллафранк. В этом случае позднему вилланию будет соответствовать ассоциация грызунов, отражающие средний и поздний этапы развития хапровского фаунистического комплекса, хотя в их составе нет *Lagurodon* и *Prolagurus*. Эти сообщества и могут оказаться синхронными верхам пьаченция. На этом уровне, по всей вероятности, заканчивается развитие позднеплиоценовых сообществ млекопитающих Восточной Европы.

Эоплейстоцен — аншерон Восточной Европы знаменует появление и древний этап развития некорнезубых *Microtinae* — роды *Allophaiomys*, *Lagurodon*, *Prolagurus*, которые, в сущности, определяют облик таманского фаунистического комплекса. На этом уровне *Cricetini* представлены исключительно *A. ehiki*, точнее, его поздней аллохронной популяцией *A. e. tiliguliensis*. Практически эта группа сохраняет свое доминирующее положение среди низших хомякообразных на протяжении вплоть до середины средней фазы развития этого комплекса — тарханкутской лагуродонтно-аллофайомисно-цителлоидной ассоциации. В составе последней появляются первые настоящие *Cricetus* и *Cricetulus*, хотя *Cricetulus* снова исчезают в составе последующих во времени сообществ, где их сменяют мелкие *Allocricetus* из группы *A. bursae*. Древнейшие собственно *Cricetus* относятся к числу наиболее мелких видов рода — *C. pannus*. Начиная с последующей фазы развития таманского фаунистического комплекса — ногайской пролагурусно-мимомисно-цителлоидной ассоциации, — эта форма становится доминирующей среди *Cricetini*. Здесь же впервые проявляются и *C. cf. bursae*. Наконец, на завершающем этапе развития эоплейстоценовых микротериофаун — верхнечеревичанская лагуродонтно-мимомисно-питимисная ассоциация — происходит смена видов *Cricetus*: мелких *C. pannus* сменяют средние по размерам *C. praeglacialis*. В составе верхнечеревичанской ассоциации вид представлен наиболее мелкой по размерам аллохронной популяцией. Повсеместно им сопутствуют остатки мелкой

формы — *A. bursae*. По всей вероятности, микротериофауны таманского фаунистического комплекса должны отражать древнебихарскую ступень в Центральной Европе.

С позднебихарским этапом развития микротериофаун Западной Европы в Восточной Европе в какой-то мере коррелируют древнеплейстоценовые сообщества мелких млекопитающих тираспольского фаунистического комплекса. На древних этапах своего формирования он по фону пролагурусный либо пролагурусно-питимисный, но всегда содержит в своем составе *Microtus*. Только впоследствии, со средней фазы формирования сообществ этого комплекса, представители рода *Microtus* начинают составлять фоновые группировки наряду с *Pitymys*, а несколько позже — с *Lagurus*. На этом этапе низшие хомякообразные также представлены *C. praeglacialis*, хотя иной аллохронной популяцией, чем в предыдущем случае. Им всегда также сопутствует преимущественно в малых количествах *A. bursae*.

Наконец, в сингильских арвикольных микротериофаунах *C. praeglacialis* представлен еще одной аллохронной популяцией, характеризующейся наиболее крупными размерами ее составляющей, однако четко отличающейся от западноевропейских *C. major*.

## НЕКОТОРЫЕ ПАЛЕОЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ, ПАЛЕОКЛИМАТИЧЕСКИЕ И ПАЛЕОЛАНДШАФТНЫЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ И СМЕНЫ ВО ВРЕМЕНИ СООБЩЕСТВ НИЗШИХ ХОМЯКООБРАЗНЫХ НЕОГЕНА, ЭОПЛЕЙСТОЦЕНА И ДРЕВНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА ВОСТОЧНОЙ ПАРАТЕТИДЫ

Северный участок Восточной Паратетиды, практически поглощающий юг Украины — крупный естественноисторический регион, к которому и приурочена большая часть материала, обсуждаемого в работе, представляет собой неотъемлемую составную древнего Средиземноморья, где в континентальных условиях складывались биоты под прямым и косвенным воздействием динамики морских бассейнов, входивших в систему Тетиса на западе и Паратетиса на востоке. В этом плане в рассматриваемом отрезке времени (поздний миоцен — древний плейстоцен) в зоне Восточного Паратетиса наиболее существенную роль сыграли позднемiocеновые Сарматское и Мэотическое, а в древнем плиоцене — Понтийское море, а вносилости в меньшей мере — киммерийский, ачкагыл-куяльницкий, апшеронский, чаудинский, древне-эвксинский, узунларский и карангатский бассейны. Их развитие в трансгрессивных и регрессивных циклах в конечном счете предопределяло специфику континентальных связей между крупными естественноисторическими регионами и даже континентами — Европой, Азией, Африкой, тем самым создавая предпосылки к широким миграциям, включая прохорезы, фауны или их составные, являясь одновременно причиной географических дизъюнкций общего и частного воздействий. Несомненно также, что развитие этих бассейнов во многом отразилось и на формировании ландшафтно-климатической обстановки в определенных отрезках геологической истории, в конечном счете предопределяя фон аридизации и гумидизации, потеплений и похолоданий и т.п. В сущности, на этом фоне и протекали сложные процессы формирования растительных и сопряженных с ними животных сообществ.

Исходя из изложенного выше значение древнего Средиземноморья как естественноисторического региона, где происходила бурная эволюция млекопитающих, трудно переоценить. В настоящее время не вызывает сомнений, что он является центром происхождения многих групп млекопитающих. К таковым прежде всего следует отнести Spalacidae, по всей вероятности, большинство палеарктических Muridae и др. В составе этого региона Восточное Средиземье по своему географическому положению представляло собой сухопутный мост, по кото-

рому происходил широкий обмен между териофаунами Европы и Азии, включая Среднюю, Центральную, а по западным связям и Переднюю. По последнему пути могли также осуществляться и связи с северной частью Африканского континента. В этом аспекте изучение низших хомякообразных, расцвет которых здесь прослеживается в отрезке времени поздний миоцен — средний плиоцен прежде всего в плане их зоогеографической оценки, несомненно, вносит новое в понимание закономерностей формирования животного населения в различные отрезки геологической истории этой территории, которая в разделе исторической зоогеографии может даже претендовать на выделение в качестве отдельной Средиземноморской подобласти Палеарктики.

*Средний сармат.* Грицевский фаунистический комплекс (древний валлезий). Доминирующая группа *Cricetulodon complicidens*. Род, по всей вероятности, имеет средиземноморское происхождение. Во всяком случае, близкий вид *C. hartenbergeri* составляет также фоновую группировку в древних сообществах мелких млекопитающих 9-й биозоны Мейна в пределах Западного Паратетиса (Испания). К концу древнего валлезия трансформируется здесь в *C. sabadellensis*, остатки которого в Восточной Европе пока не найдены. В настоящее время близкая к *C. complicidens* форма известна из аналогов валлезия Восточного Казахстана. Однако здесь они не составляют доминантную группу. Вероятнее всего, азиатское происхождение имеют древнейшие из известных полевкозубых низших хомякообразных представители трибы *Microtoscricetini*. Ведь в аналогах валлезия Восточного Казахстана эта группа проявляет более выраженную дифференциацию на уровне родов. Кроме того, она, видимо, не проникает на запад далее Германии, хотя эти находки наиболее древние. Сопутствующим азиатским элементом валлезийской микротиериофауны в пределах северного участка Восточного Паратетиса следует считать и тушканчиковых подсемейства *Lophoscricetinae*, остатки которых вообще не известны в Западной Европе. Вместе с тем, чисто средиземноморский элемент грицевской микротиериофауны представляют *Anomalomyiinae*. С ландшафтно-климатической точки зрения грицевскую микротиериофауну по крупным млекопитающим принято рассматривать как теплолюбивое лесное сообщество, где на долю саванно-степных видов приходится менее 10%. Последнее в полной мере находит подтверждение и по микротериям. Во всяком случае, в составе сообщества здесь подавляюще доминируют гимнуры и кроты. Одновременно преобладание среди грызунов *Cricetulodon*, сравнительно высокая численность *Anomalomyiinae* и наличие перечисленного выше азиатского элемента являются прямым свидетельством достаточно частой встречаемости элементов теплой лесостепи и луго-лесных биотопов. Таким образом, грицевский фаунистический комплекс, будучи по фону средиземноморским лесным сообществом, по всей вероятности, демонстрирует также начальный этап закладки



лесостепных ландшафтов, усиливающихся в последующую фазу развития валлезийских фаун в зоне Восточного Паратетиса.

Калфинский фаунистический комплекс (поздний валлезий, 10-я биоцона Мейна). Среди валлезийских микротериофаун Восточной Паратетиды этот комплекс представляет собой единственную фазу бурного прохореза на эту территорию Cricetodontini русциномисной ветви, которые наряду с Anomalomyinae образуют здесь доминантные группы среди грызунов. Кроме того, значительно увеличивается и численность представителей азиатского элемента — в меньшей мере Lophocricetinae, а главное, за счет зайцеобразных семейства Lagomyidae, близких к Proschotona, в связи с чем группировка по фону становится лагоморфной. Все это свидетельствует о расширении сухопутных связей северной части Восточной Паратетиды как с Азией, так и с Западным и Центральным Средиземьем, что возможно лишь в одну из регрессивных фаз среднего сармата. Эта фаза, естественно, должна была характеризоваться некоторой аридизацией при сохранении в целом теплых климатических условий. На фоне этих изменений, вероятно, происходило становление лесных, саванно-лесных и луго-лесных ландшафтов, не имеющих полных аналогий в зоне Центрального и Западного Паратетиса. Очевидно, здесь происходило и некоторое увеличение саванно-степных экосистем при общем доминировании лесной растительности, развивающихся в условиях широкого распространения каменистых грунтов и россыпей в зоне регрессии морских бассейнов, сплошь и рядом возникавших за счет эрозии скальных образований, слагаемых известняками среднесарматского моря. Свидетельством этому может служить повышение численности саванно-степных видов копытных до 15%. Отмеченный характер ландшафтной обстановки находит полное подтверждение и в перестройке фона мелких млекопитающих. Если увеличение численности Anomalomyinae, родственных Spalacidae, а в последнее время даже включаемых в состав этого семейства, является свидетельством расширения лесостепного ландшафта, то массовое проникновение сюда Cricetodontini и особенно азиатских Lagomyinae прямо сопряжено с каменистыми россыпями, поросшими травянистой, кустарниковой и даже лесной растительностью. Этому в полной мере соответствуют предпочитаемые условия обитания Lagomyidae, составивших фон этого сообщества. Кроме того, русциномисный тип строения зубов Cricetodontini проявляет черты конвергентного сходства с американскими Scotinomys (в том и другом случаях высокие коронки верхних постоянных коренных сочетаются с мощным развитием наружных стилей, образующих продольные гребни), обитающими примерно в тех же условиях. В целом калфинский фаунистический комплекс представляет собой в Восточном Средиземье первое по времени своего появления лагоморфное сообщество. В дальнейшем мы будем сталкиваться с подобными прецедентами. Примером может служить

более поздний понтический кучурганский фаунистический комплекс. Таким образом, в позднем валлезии Восточной Паратетиды (ее северном участке) в условиях сохранения теплого, преимущественно гумидного климата сформировалось специфическое азиатско-средиземноморское сообщество мелких млекопитающих, в составе которого при примате азиатских пришельцев средиземноморский колорит создавала высокая численность Cricetodontini и Anomalomyinae.

В завершающую фазу валлезия — севастопольско-варницкий фаунистический комплекс в зоне северной части Восточной Паратетиды — происходит резко выраженная аридизация природных условий. В сущности, на этом временном уровне, по-видимому, полностью складывается саванный тип сообществ млекопитающих. Ведь в составе этого комплекса, по крайней мере среди копытных, наблюдается количественное возрастание саванно-степного элемента до 50%. К сожалению, эта фаза развития гишпарионовых фаун Северного Причерноморья Украины осталась микротериологически не охарактеризованной.

*Верхний сармат* (древний туролий, 11-я биоцона Мейна). На этом уровне сохраняется природная обстановка, примерно сходная с предыдущим этапом. В ландшафтах доминирует лесостепь саванного типа. Во всяком случае, соотношение между саванно-степными и лесными видами копытных сохраняется на прежнем уровне. Среди мелких млекопитающих оказывается сформировавшимся своеобразный кристидно-муридный комплекс, в составе которого доминируют среди Cricetini — Kowalskia, среди Muridae — Parapodemus. Обе группы имеют явно средиземноморское происхождение. Таким образом, развитие сообществ мелких млекопитающих в Восточном Средиземье в указанное время, по-видимому, протекало по классической средиземноморской схеме, свойственной и зонам Центрального и Западного Паратетиса. По прямым связям с этими регионами происходит и формирование сообщества зайцеобразных, представленных только Prolagidae, имеющими средиземноморское происхождение, а до этого времени и распространение. Вместе с тем сохраняется азиатский элемент — Lophocricetinae. Следует также подчеркнуть, что на этом временном уровне впервые фиксируется первое появление здесь Pseudocricetus, составивших впоследствии один из компонентов фона грызунов. Следовательно, древнетуролийское сообщество мелких млекопитающих является средиземноморским по своему происхождению, формируясь при резко ослаблении связей с азиатскими фаунами.

*Мэотис* (средний и верхний туролий, 12–13-я биоцона Мейна). В мэотическое время ландшафтно-климатическая обстановка в пределах северной части Восточного Средиземья во многом сохраняет специфику, свойственную верхнему сармату. Повсеместно в ландшафтах доминирует теплая лесостепь, сравнимая с саванной, хотя начинает четко прослеживаться общая тенденция к дальнейшей аридизации кли-



мата. По копытным эта тенденция максимально проявляется в раннюю новоэлизаветовскую фазу развития белкинского фаунистического комплекса и в завершающую фазу развития мзотических териофаун — черевичанский фаунистический комплекс [17]. В обоих случаях саванно-степные формы составляют в экосистемах величины, близкие либо превышающие 70 %. К сожалению, этот процесс не столь четко улавливается на избранной для изучения группе (если не считать смену фона *Kowalskia* фоном *Pseudocricetus*) — возможные предшественники, если не предки, *Allocricetus*, широко представленные впоследствии как раз в аридных микротириофаунах хазровского и таманского фаунистических комплексов. В сущности, в это время Северное Причерноморье становится ареной эволюции этой ветви *Cricetini*, о чем свидетельствует трансформация видовых форм рода *Pseudocricetus* во времени. Среди *Cricetini* появляется также специфичная группа — род *Stylocricetus*, проявляющая в строении постоянных корней параллелизм с крицетодонтинами русциномисной ветви — адаптация хотя бы к частичной зеленоядности. Кроме того, в древнюю и среднюю фазы мзотиса из древней Эгейды сюда вторично проникают и собственно *Cricetodontini* русциномисного филума на эволюционном уровне *Byzantinia*. В среднем мзотисе, вероятно, при некотором ослаблении аридности климата из зоны Центрального Паратетиса сюда вторично проникают *Kowalskia* и реликтовые *Cricetodontinae* рода *Democricetodon*. По эгейскому пути в пределы этого региона вселяются косматые хомяки *Lophiomyidae* и собственно слепышовые *Spalacidae*. В конечную черевичанскую фазу мзотиса последние по численности достигают даже уровня фоновой группы, что само по себе может служить индикатором расширения лесостепного ландшафта. И те и другие могут фиксировать связь северной части Восточной Паратетиды с Передней Азией и Африкой. В этом плане особое значение имеют *Lophiomyidae*, поскольку их находки в Северо-Западном Причерноморье Украины могут указывать и на возможное смещение центра эволюции этой группы в зону древнего Средиземья. Резко сокращается плотность популяций представителей собственно Азиатской фауны, в первую очередь *Lophocricetinae*, хотя в начальной фазе мзотиса сюда проникают древнейшие полевковые — *Microscoptes*. Таким образом, мзотические сообщества мелких млекопитающих мзотиса северной части Восточного Средиземья, несомненно представляя собой функцию развития лесостепи при сравнительно теплом климате, формировались в условиях широких континентальных связей с Центральным Средиземьем, прежде всего с древней Эгейской сушей при ослаблении традиционных связей со Средней и Центральной Азией.

**Понт** (древний русциний, 14-я биозона Мейна). В отличие от сармата, находясь в преддверии последующей крупной морской трансгрессии — понта, мзотис северной части Восточного Средиземья фиксирует

некоторую стабилизацию суши. Эта стабилизация, по всей вероятности, в сообществах мелких млекопитающих сохраняется, по крайней мере, и в начальную фазу понта — фонтановский фаунистический комплекс, принципиально мало чем отличающийся от предшествующего во времени черевичанского. По существу на этом временном уровне в сравнении с предыдущим резко возрастает численность *Spalacinae* — род *Nannospalax*. Преимущественно сохраняя свои прежние связи с Центральным Паратетисом, северная часть Восточного Средиземья не утратила таковые и с Азией. Во всяком случае, сохраняющаяся в указанное время природная обстановка не препятствовала проникновению сюда древних полевковых рода *Polonomys*, широко представленных в древнем плиоцене юга Западной Сибири, Казахстана и Монголии. Среди низших хомякообразных продолжают доминировать *Pseudocricetus*, хотя ассоциация *Cricetini* по сравнению с мзотисом представлена в несколько упрощенном виде. Исходя из всего этого есть основание полагать, что ландшафтно-климатическая обстановка этого времени в полной мере сохраняла специфику, свойственную и позднему мзотису.

В последующую фазу нижнего понта — фрунзовский (таврический) фаунистический комплекс — ландшафтно-климатическая обстановка в этом регионе в корне меняется. В это время в пределах Северного Причерноморья Украины формируется своеобразное аридное сообщество, фон которого составляют полевковые *Ischymotus* и пятипалые тушканчики рода *Paralagtaga*, азиатское происхождение которых несомненно. *Cricetini* теряют свое доминантное положение, хотя численность их остается высокой. Изменяется также видовой состав последних, хотя группа и сохраняет свое автохтонное ядро — *Pseudocricetus*. Отмечается третье массовое вселение сюда *Kowalskia* из смежных районов Западной Европы. Среди последних появляется форма *K. complicidens* с усилившимися адаптациями к зеленоядности. Полностью отсутствуют слепышовые, не выдерживающие условий повышенной сухости. В сообществе почти не представлены лесные формы. Даже *Gliridae* представлены родом *Muomimus*, обитавших в условиях каменистой степи. Древесных летяг сменяют скальные формы *Cryptorpterus*. Среди *Lagomyidae* наблюдается второй бурный прохорез форм азиатского происхождения — роды *Ochotona* и *Proochotona*. Если к этому добавить первое появление среди крупных млекопитающих верблюдовых, то едва ли приходится отрицать смену умеренно аридных саванно-степных ландшафтов таковыми сухих степей и полупустынь. В целом это сообщество, характеризуясь фоном, составленным пришельцами из Азии, демонстрирует не только расширение связей в восточном направлении, но и сохранение, а скорее всего даже упрочнение традиционных связей с западными и юго-западными районами Центрального и Западного Средиземья. Указанное сообщество, вероятно, отражает очень короткий этап локального во времени регрессивного цикла, в скором

времени поглощенной последующей морской трансгрессией. Отмеченное усиление континентальных связей как в западном, так и в восточном направлениях должно быть сопряжено с максимально низким уровнем стояния морского бассейна. Последнее наряду с резкой аридизацией климата, очевидно, и должно отражать в Северном Причерноморье Украины один из возможных уровней такого глобального для Средиземья явления, как мессинский кризис. Во всяком случае, ни в мезотисе, ни в последующих фазах понта, ни в древнейшем киммерии подобные зоны повышенной сухости пока не зафиксированы.

Во второй половине древнего понта опять в значительной степени ослабевают связи северной части Восточной Паратетиды с Азией и вновь усиливается обмен с фаунистическими сообществами в зоне Центрального Паратетиса. Все это происходит на фоне резко выраженной гумидизации климата. Примером может служить виноградovskyй фаунистический комплекс. Как показано ранее, на этом временном уровне начинают закладываться лагоморфные по фону сообщества мелких млекопитающих, получившие впоследствии достаточно широкое распространение в пределах этого региона. Однако на обсуждаемом этапе формирования лагомиды, собственно и составляющие лагоморфный фон, представлены только средиземноморским элементом *Prolagus*. Резко увеличивают численность слепышовые. Однако они представлены только древними слепышовыми *Prosalacinae*, т.е. группой, сформировавшейся, вероятно, в зоне Центрального Паратетиса. Возрастает численность форм, непосредственно связанных с лесной растительностью, — *Pteromyidae*, *Gliridae*. Низшие хомякообразные образуют очень обедненную ассоциацию, представленную только *Kowalskia*, близкими к *K. polonica* и *K. magna*.

Отмеченная выше природная обстановка в полной мере сохраняется и в регрессивной фазе верхнего понта, что нашло свое воплощение в кучурганском фаунистическом комплексе млекопитающих. Следует подчеркнуть, что с этого времени в северной части Восточного Средиземья происходит стабилизация суши, не нарушаемая либо слабо нарушаемая, за исключением Крыма, морскими трансгрессиями во все последующие отрезки времени геологической истории этого региона, включая современность. В силу этих причин в отличие от предыдущего виноградovskyй кучурганский фаунистический комплекс опять демонстрирует расширение связей с азиатскими микротерофаунами. Во всяком случае, усиление лагоморфного фона здесь происходит за счет лагомид рода *Ochotona* при полном вымирании средиземноморского элемента *Prolagus*. Имеет место также некоторое обогащение ассоциации *Cricetini*. Наряду с *Kowalskia*, близкими к *K. magna*, *K. polonica* и очень крупной слабо изученной *Kowalskia sp.*, здесь появляются первые проблематичные *Cricetus* из группы *angustidens — barrierei*, а главное — первые представители мелких хомячков — *Odessamys*,

получивших впоследствии широкое распространение в составе киммерийских микротерофаун этого региона. По всей вероятности, эта группа проникает в северную часть Восточного Средиземья по восточным каналам. Как и в составе виноградovskyй фаунистического комплекса, среди грызунов по-прежнему доминирует *Polonomys*.

*Киммерий* (поздний русциний, 15-я биозона Мейна). Фиксируется в Северном Причерноморье Украины по сообществам млекопитающих молдавского фаунистического комплекса, являясь по *Microtinae* зоной высокой численности и повсеместного распространения *Proimomys*. В пределах изучаемого региона пока не известны отложения, которые могли бы прямо сопоставляться со средним и верхним понтом. Возможно, этот пробел частично заполнится при дальнейшем изучении местонахождений антиповско-чугуновской группы на Среднем Дону. Однако при современном состоянии их изученности они принципиально мало чем отличаются от кучурганских. Вместе с тем, микротерофауны древнейшего киммерия, по крайней мере по составу лагоморфного фона, демонстрируют четко выраженную преемственность по отношению к более древней, верхненонтической кучурганской, что уже само по себе ставит под сомнение длительность перерыва между ними. К сожалению, континентальный киммерий Причерноморья и Приазовья Украины не имеет точек прямой корреляции со своими морскими аналогами. Исходя из этого не исключено, что древнейшие, лагоморфные по фону сообщества зоны *Proimomys* могут оказаться здесь позднеонтическими. Но этот отрезок геологической истории Северного Причерноморья Украины в сравнении с предыдущим, очевидно, характеризуется дальнейшим расширением связей с териофаунами Средней и Центральной Азии и тенденцией к дальнейшей аридизации климата, достигшей максимума в конечной фазе развития молдавского фаунистического комплекса. Во всяком случае, во второй половине киммерия здесь фиксируется второй прохорез *Camelidae*. Существенные изменения претерпевает и ассоциация низших хомякообразных — представителей рода *Kowalskia* сменяют мелкие хомячки рода *Odessamys*, родственные, по-видимому, серым хомячкам *Cricetulus*. В завершающие фазы киммерия хомячки этой группы по численности доминируют среди грызунов, превосходя даже полевковых. Близость к хомячкам рода *Cricetulus* позволяет рассматривать их как типично степной элемент, что уже само по себе свидетельствует о значительном сокращении лесной растительности, а к концу киммерия — появлению обширных участков аридных степей и даже полупустынь. По происхождению эта группа имеет азиатские корни. Вероятно, по каналам восточных связей сюда проникают и *Cricetinus*, остатки которых найдены в отложениях конечной фазы развития молдавского фаунистического комплекса. В западном направлении эта группа не фиксируется далее зоны Паннонского бассейна (Венгрия). Вероятнее всего,

киммерий северной части Восточного Средиземья представляет собой как раз тот отрезок времени, когда в формировании сообществ млекопитающих юга Восточной Европы стабильно начинают доминировать восточные, а не средиземноморские связи.

Акчагылы-куяльник (вилланий, 17-я биоцена Мейна), эоплейстоцен (древний бихарий). Начиная с позднего киммерия, вплоть до позднего эоплейстоцена в Причерноморье и Приазовье Украины складывается аридная зона открытых пространств. На начальном этапе (акчагылы-куяльническое время) и в древнем эоплейстоцене господствующим ландшафтом были сравнительно теплые аридные степи, сменявшиеся в позднем эоплейстоцене умеренно холодными. Указанный отрезок времени, фиксируемый хазповским и таманским фаунистическими комплексами, представляет собой зону интенсивного развития вилланийно-мимомисных, а в эоплейстоцене — лагуродонто-аллофайомисных сообществ мелких млекопитающих [37]. В условиях умеренно холодных аридных степей позднего эоплейстоцена в элементы фона включаются и наземные белычьи. В составе перечисленных выше сухолюбивых сообществ *Cricetini*, вплоть до поздних фаз эоплейстоцена, оказываются представленными различными видами рода *Allocricetus*, появляющимися в Восточной Европе ранее, чем в Западной. Во всяком случае, уже в среднехазповское время здесь совместно существуют крупная и мелкая формы, соответственно составляющие филумы *A. ehiki* и *A. bursae*. Не исключено также, что указанная территория являлась также зоной трансформации видов этого рода. Поэтому эта территория может войти в центр эволюции рода как его существенная часть. Это тем более правдоподобно, поскольку в отдельные отрезки развития среднехазповских микротериофаун численность хомячков этой группы, по крайней мере мелкой формы, приближалась к величинам фона (куяльницкая вилланийно-крицетидная ассоциация). Лишь однократно — в тарханкутской лагуродонто-аллофайомисно-цителлоидной ассоциации позднего эоплейстоцена Крыма фиксируются единичные находки *Cricetulus*. Впоследствии в конечной фазе эоплейстоцена в условиях частичной гумидизации климата хомячки этой группы вновь уступают место мелким *Allocricetus*, близким к *A. bursae*. В преддверии конечной фазы эоплейстоцена отмечено появление первых достоверных представителей рода *Cricetus* (тарханкутская ассоциация), которые уже в последующей ногайской пролагурусно-мимомисно-цителлоидной ассоциации вытесняют крупных *Allocricetus* из группы *A. ehiki*. На этом уровне *Cricetus* представлены сравнительно мелкой формой, описанной как *C. pannus*, и только начиная с завершающей фазы эоплейстоцена, на уровне *C. praeglacialis*, становятся обиденными компонентами в составе умеренно аридных степных микротериофаун Северного Причерноморья и Приазовья. Таким образом, род *Allocricetus*, по всей вероятности, объединяет достаточно сухолюбивые виды *Cric-*

*tini*, причем наиболее крупные его формы оказались более чувствительными не только к гумидизации, но и к похолоданию. Во всяком случае, только в преддверии последнего и происходит смена крупных *Allocricetus* представителями *Cricetus*, в то время как популяции мелких *A. bursae* продолжали сохраняться на изучаемой территории, как и в Западной Европе, вплоть до последующих оледенений.

Древний плейстоцен (поздний бихарий). Фиксируется тираспольским фаунистическим комплексом, являясь зоной появления и развития современных родов *Microtus*, *Lagurus*, *Eolagurus*, а впоследствии *Arvicola*. *Cricetini*, как показано ранее, представлены ассоциацией *C. praeglacialis* — *A. cf. bursae*. Не изменяясь, ассоциация проходит через все циклы похолоданий и потеплений, аридизации и гумидизации, которые фиксируются по полевым. Вероятно, отражает специфику природной обстановки юга Восточной Европы по сравнению с таковой Центральной Европой, где наряду с *A. bursae* в это время существовал викарный вид *C. major*. Не исключено, что именно последний окажется предком позднеплейстоценовых и рецентных *C. cricetus*. Во всяком случае, польские позднеплейстоценовые популяции, отнесенные к современному виду, имеют более выраженную гофрированность эмали жевательной поверхности постоянных коренных, которая практически гладкая у *C. praeglacialis*.

1. Агаджанян А.К., Ербаева М.А. Позднекайнозойские грызуны и зайцеобразные территории СССР. — М.: Наука, 1983. — 8 с.
2. Алексеев А.К. О новой форме оленей из окрестностей м. Петроверовки // Зап. Новорос. о-ва естествоиспытателей. — 1913. — 40. — С. 1–13.
3. Алексеев А.К. Фауна позвоночных д. Ново-Елизаветовка. — Одесса: Техник, 1915. — 453 с.
4. Аргиропуло А.И. К фауне третичных Cricetidae СССР // Докл. АН СССР. — 1938. — 20, № 2/3. — С. 223–226.
5. Воронцов Н.Н. Система хомячков (Cricetinae) мировой фауны и их филогенетические связи // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. — 1959. — 64, вып. 5. — С. 134–137.
6. Воронцов Н.Н. Виды хомячков Палеарктики (Cricetinae, Rodentia) in statu nascendi // Докл. АН СССР. — 1960. — 132, № 6. — С. 1448–1451.
7. Воронцов Н.Н. О механизме жевательных движений у грызунов и эволюции челюстного аппарата у хомякообразных (Cricetidae) // Тр. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. — 1963. — 10. — С. 75–104.
8. Воронцов Н.Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышьеобразные). — Новосибирск: Наука, 1967. — С. 28–86.
9. Воронцов Н.Н. Историческая зоогеография мышьеобразных (Muridae) грызунов // Проблемы эволюции. — Новосибирск: Наука, 1968 — Т. 1. — С. 119–121.
10. Воронцов Н.Н. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны // Фауна СССР. Млекопитающие. — Л.: Наука, 1982. — Т. 3, вып. 6. — С. 201–206.
11. Габуния Л.К., Бендукидзе О.Г. Мелкие млекопитающие Беломечетской (Северный Кавказ, Чокрак) и их биостратиграфическое значение // Сообщ. АН ГССР. — 1984. — 113, № 1. — С. 93–95.
12. Громов И.И. Отряд Rodentia — грызуны // Млекопитающие фауны СССР. — Л.: Изд-во АН СССР, 1963. — С. 472–506.
13. Громов И.И., Поляков И.Я. Полевки (Microtinae) // Фауна СССР. Млекопитающие. — Л.: Наука, 1977. — Т. 3, вып. 8. — С. 210–211.
14. Громов И.И., Баранова Г.И. Каталог млекопитающих СССР (плиоцен — современность). — Л.: Наука, 1981. — С. 152–158.
15. Зажигин В.С. Обзор исследований фауны эоплейстоцена Западного Забайкалья // Млекопитающие эоплейстоцена Западного Забайкалья: Тр. Геол. ин-та АН СССР. — М.: Наука, 1966. — С. 31–34.
16. Короткевич Е.Л. Важнейшие местонахождения гиппарионовой фауны на территории УССР // Вестн. зоологии. — 1976. — № 6. — С. 65–72.
17. Короткевич Е.Л. История формирования гиппарионовой фауны Восточной Европы. — Киев: Наук. думка, 1988. — С. 101–124.
18. Короткевич Е.Л., Куширук В.Н., Семенов Ю.А., Чепалыга А.Л. Новое местонахождение среднесарматских позвоночных на Украине // Вестн. зоологии. — 1985. — № 3. — С. 81–82.
19. Лунгу А.Н. Гиппарионовая фауна среднего сармата Молдавии (хищные млекопитающие). — Кишинев: Штиинца, 1978. — С. 119–123.
20. Лунгу А.Н. Гиппарионовая фауна среднего сармата Молдавии (насекомоядные, зайцеобразные грызуны). — Кишинев: Штиинца, 1981. — С. 91–106.
21. Лунгу А.Н. Гиппарионовая фауна среднего сармата Молдавии (копытные млекопитающие). — Кишинев: Штиинца, 1984. — С. 120–124.
22. Маркова А.К. Плейстоценовые грызуны Русской равнины. — М.: Наука, 1982. — С. 33–42.
23. Підопличко І.Г. Хом'ячки виду *Cricetulus migratorius* Pallas // Тр. фіз.-мат. від. Укр. АН. — 1928. — 6, вип. 3. — С. 411–462.
24. Підопличко І.Г. О ледниковом периоде. Биологические и географические особенности европейских представителей четвертичной фауны. — Киев: Изд-во АН УССР, 1951. — Вып. 2. — С. 126–130.
25. Підопличко І.Г. О ледниковом периоде. История четвертичной фауны европейской части СССР. — Киев: Изд-во АН УССР, 1954. — Вып. 3. — С. 86–98.
26. Присяжнюк В.А., Шевченко А.И. Точка прямой корреляции морских континентальных нижнеплиоценовых образований // Докл. АН УССР. Сер. Б. — 1987. — № 6. — С. 23–25.
27. Савинов П.Ф. Миоценовые полевки (Rodentia, Microtinae) из Северного Казахстана // Фауна позвоночных и флора мезозоя и кайнозоя северо-востока и юга Казахстана: Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. — Алма-Ата: Наука, 1982. — Т. 8. — С. 50–64.
28. Соколов В.Е. Систематика млекопитающих (Отряды: зайцеобразных, грызунов) // Учеб. пособие для ун-тов. — М.: Высш. шк., 1977. — С. 212–213.
29. Топачевский В.А. Насекомоядные и грызуны ногайской позднеплиоценовой фауны. — Киев: Наук. думка, 1965. — С. 91–96.
30. Топачевский В.А. Давні полічкові (Rodentia, Microtidae) пізнього міоцену Східної Європи // Доп. АН УРСР. Сер. біол. — 1971. — № 1. — С. 81–83.
31. Топачевский В.А. Грызуны таманского фаунистического комплекса Крыма. — Киев: Наук. думка, 1973. — С. 94–116.
32. Топачевский В.А., Скорик А.Ф. Грызуны раннетаманской фауны тилигульского разреза. — Киев: Наук. думка, 1977. — С. 79–87.
33. Топачевский В.А., Скорик А.Ф., Рековец Л.И. Древнейшие полевки трибы Microtini (Rodentia, Microtidae) юга УССР // Вестн. зоологии. — 1978. — № 2. — С. 35–41.
34. Топачевский В.А., Скорик А.Ф. Систематический обзор позднемиоценовых и раннеантропогенных грызунов (Mammalia, Rodentia) Северного Причерноморья // Там же. — 1979. — № 6. — С. 11–17.
35. Топачевский В.А., Скорик А.Ф. Первая находка ископаемых остатков косматых хомяков — *Lophomyiinae* (Rodentia, Cricetidae) // Там же. — 1984. — № 2. — С. 57–60.
36. Топачевский В.А., Скорик А.Ф., Рековец Л.И. Древнейшие тушканчиковые подсемейства *Lophocricetinae* (Rodentia, Dipodidae) юго-запада европейской части СССР // Там же. — 1984. — № 4. — С. 32–39.
37. Топачевский В.А., Скорик А.Ф., Рековец Л.И. Грызуны верхнеогеновых и раннеантропогенных отложений Хаджибейского лимана. — Киев: Наук. думка, 1987. — С. 82–90.
38. Топачевский В.А., Скорик А.Ф. Новые полевкозубые *Cricetodontinae* (Rodentia, Cricetidae) из валлезии Евразии и некоторые вопросы надродовой систематики подсемейства // Вестн. зоологии. — 1988. — № 5. — С. 37–45.
39. Топачевский В.А., Чепалыга А.Л., Несин В.А. и др. Микротериофауна (*Insectivora*, *Lagomorpha*, *Rodentia*) лектостратотипа понта // Докл. АН УССР. Сер. Б. — 1988. — № 4. — С. 73–76.
40. Топачевский В.А., Несин В.А., Рековец Л.И. и др. Новое местонахождение остатков мелких млекопитающих (Mammalia) плиоцена северного Приазовья // Там же. — 1988. — № 11. — С. 19–22.
41. Топачевский В.А., Несин В.А. Грызуны молдавского и хазровского фаунистического комплекса // Там же. — 1988. — № 12. — С. 23–27.

- тических комплексов котловинского разреза. — Киев : Наук. думка, 1989. — С. 12–20.
42. Флеров К.К. О перестройке териофауны Северного полушария в плейстоцене // Докл. АН СССР. — 1979. — 246, № 4. — С. 971–973.
  43. Шевченко А.И. Опорные комплексы мелких млекопитающих плиоцена и нижнего антропогена юго-западной части Русской равнины // Стратиграфическое значение антропогенной фауны мелких млекопитающих. — М., 1965. — С. 7–59.
  44. Agustí J. Roedores miomorfos del neogeno de Catalunya (Tesis para la obtencion del grado de Doctor en C.Biologicas por. universidad de Barselona). — Barselona, 1981. — P. 90–141.
  45. Antunes M. et Mein P. Le Gisement de freiria de rio major Portugal. Et sa faune de mammiferes nouvelle espace de Rotundomys. Consequences stratigraphiques // Geobios. — 1979. — N 12, fasc. 6. — P. 913–918.
  46. Bachmayer F., Wilson R. Die fauna der altpliozänen Höhlen- und Spaltenfüllungen bei Konfidisch, Burgenland (Österreich). Small mammals (Insectivora, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia) from the Kohfidisch fissures of Burgenland Austria // Ann. Naturhist. Mus. Wien. — 1970. — 74. — S. 533–587.
  47. Bruijn H. Vallesian and Turolian Rodents from Biotia Attica and Rhodes (Greece) I // Kon. Nederl. Acad. van Wetenschappen. Proc. Ser. B. — 1976. — 79, N 5. — P. 361–384.
  48. Bruijn H., Mein P., Montecat C., Weerd A. Correlations entre les gisements de rongeurs et les formations marines du miocene terminal D'Espagne meridionale. Part I–II // Ibid. — 1975. — 78, N 4. — P. 282–313.
  49. Chaline J. Les Rongeurs du Pleistocene moyen et superieur de France. (Systematique — Biostratigraphie — Paléoclimatologie) // Cahiers de paleontologie. — Paris, 1972. — P. 66–82.
  50. Chaline J. Les Rongeurs de L'aven I des Abimes de la Fage a Noailles (Correze) // Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon. — 1972. — Fasc. 10. — P. 67–70.
  51. Daams R. and Freudenthal M. Early Miocene Cricetidae (Rodentia, Mammalia) from Bunol (Prov. Valencia, Spain) // Scr. Geol. — 1974. — 24. — S. 1–19.
  52. Daxner-Höck G. Die Wirbeltier fauna aus dem Alt-Pliozän (O-Ponnon) vom Eicheogel bei Mödling (N. Ö.) III. Rodentia // Ann. Natur. histor. Mus. Wien. — 1970. — 74. — P. 597–605.
  53. Daxner-Höck G. Cricetinae aus dem Alt-Pliozän vom Eichkogel bei Mödling (Niederösterreich) und von Vösendorf bei Wien // Paläontol. Z. — 1972. — 46, N 3/4, pl. 21–22, fig. 3. — P. 133–150.
  54. Ellerman J.R. The families and genera of living rodents, London // Brit. Mus. (Natur. Hist.). — 1940. — 1. — 689 p.
  55. Fahlbusch V. Die Cricetiden (Mamm.) der Oberen Süßwasser-molasse Bayerns // Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-Naturw. Kl., N.F. München. — 1964. — 118. — P. 10–11.
  56. Fahlbusch V. Pliocäne und pleistozäne Cricetinae (Rodentia, Mammalia) aus Polen // Acta zool. crac. — 1969. — 14, N 5, pl. 8–18, fig. 4. — P. 99–137.
  57. Fahlbusch V. Cricetus major Woldrich (Mammalia, Rodentia) aus der mittel pleistozänen Spaltenfüllung Petersbuch I // Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläontol. hist. Geol. — München, 1976. — 16. — S. 71–81.
  58. Fahlbusch V. und Mayer H. Microtoide Cricetiden (Mammalia, Rodentia) der Oberen Süßwasser — molasse Bayerns // Paläontol. Z. — 1975. — 19, N 1/2. — S. 79–90.
  59. Feifar O. Die Plio-Pleistozänen wirbeltierfaunen von Hajnacka und Ivanovca (Slovakie, CSSR) VI. Cricetidae (Rodentia, Mammalia) // Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläontol. hist. Geol. München. — 1970. — 10. — S. 277–296.
  60. Feifar O., Heinrich D. Zur Bedeutung der Wirbeltierfundstätten von Ivanovca und Hajnacka für die Säugetierpaläontologie im Pliozän und frühen Pleistozän in Europa: Kenntnisstand und Probleme // Vestn. Ustredniho ustavu geologickeho. — 1985. — 60, N 4. — S. 213–224.
  61. Freudenthal M. Entwicklungssufen der Miozänen Cricetodontinae (Mammalia, Rodentia) Mittelspaniens und ihre stratigraphische Bedeutung // Beaufortia. — 1963. — 10, N 119. — S. 51–157.
  62. Freudenthal M. On the Mammalian fauna of the Hipparion-beds in the Calatayud-Teruel Basin (Prov. Zaragoza, Spain). Part III. Democricetodon and Rotundomys (Rodentia) // Proc. Kon. ned. akad. wetensch. B. — 1967. — 70. — P. 298–315.
  63. Freudenthal M. A new Ruscinomys (Mammalia, Rodentia) from the late Tertiary (Pikermian) of Samos, Greece // Amer. Mus. Novie. — New York, 1970. — N 2402. — P. 1–10.
  64. Ginsburg L. Etude paleontologique des Vertebres pliocene de Pont-de-Gail (Cantal) // Bull. Soc. géol. France. 7. — 1975. — 7, N 5. — P. 754–755.
  65. Grasse P. Ordre des Rongeurs // Trait. de Zoologie. — 1955. — 17. — P. 1440–1441.
  66. Hartenberger J.-L. Les Cricetidae (Rodentia) de Can Llobateres (Neogene, d'Espagne) // Bull. Soc. géol. France. 7. — 1965. — 7. — P. 488–495.
  67. Heller F. Ein Nachtrag zur Forest-Bed Fauna aus der Sackdillinger Höhle (Oberpfalz) // Zbl. Mineral., Geol., Paläontol. — 1933. — 1, Abt. B. — P. 60–68.
  68. Heller F. Eine oberpliozäne wirbeltierfauna aus Rheinhessen // Neuse Jahr. Mineral. Geol. und Paläontol. Abh. Abt. B. — 1936. — 76, H. 1. — S. 99–160.
  69. Heller F. Eine neue altquartäre Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwäbische abb.) // Ibid. — 1958. — 107, H 1. — S. 1–102.
  70. Joung C. On the Insectivora, Chiroptera, Rodentia and Primates other than Sinantropus from Locality 1 in Choukoutien // Palaentol. Sinica. Ser. C. — 1934. — 8, fasc. 3. — P. 1–124.
  71. Kretzoi M. Die unterpleistozäne Säugetierfauna von Betfia bei Nagyvarad // Földt. Közl. — 1941. — 71(7–12), 7 Abb. — S. 308–335.
  72. Kretzoi M. Csakvari Hipparion-fauna // Ibid. — 1951. — 81.
  73. Kretzoi M. Die altpleistozäne Wirbeltierfaunen des Villanyer Gebirges // Geol. Rung. Ser. palaeontol. — 1956. — Fasc. 27. — S. 1–264.
  74. Kretzoi M. Pannonicola brevidens n.g., n.sp., ein echter Arvicolide aus dem ungarischen Interpliozän // Vertebrata Hungarica. — 1966. — 7(1–2). — S. 131–139.
  75. Kurten B. Chronology and Faunal Evolution of the Earlier European Glaciations // Comment. biol. Soc. sci. fenn. — 1960. — 21(5). — P. 1–62.
  76. Kurten B. Pleistocene mammals of Europe. — London: Weidenfeld and Nicolson, 1968. — 8. — 317 p.
  77. Lavocat R. Le gisement de vertebres miocene de Beni Mellal (Maroc.) // Notes et mem. Serv. geol. Maroc. — 1961. — N 155. — P. 39–44.
  78. Mayr H., Fahlbusch V. Eine unterpliozäne Kleinsäuger fauna aus der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns // Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläontol. hist. Geol. München. — 1975. — 15. — C. 61–63.
  79. Mein P. Rotundomys, nouveau genre de Cricetidae (Mammalia, Rodentia) de la faune Neogene de Montredon (Hérault) // Bull. Soc. géol. France. 7. — 1965. — 7. — P. 421–425.
  80. Mein P. Une forme de transition entre deux familles de Rongeurs // Coll. intern. C.N.R.S. Paris. — 1975. — N 218. — P. 759–763.
  81. Mein P., Freudenthal M. Une nouvelle classification des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Tertiaire de l'Europe // Scr. Geol. Leiden. — 1971. — 2. — S. 1–37.
  82. Newson E. Hamster remains from the Norfolk Forest Bed // Geol. Mag. London. — 1909. — 6. — P. 110–117.
  83. Pei W.C. On the mammalian remains from locality 3 et Chaunoutien // Palaeontol. Sinica. Ser. C. — 1936. — 7. — P. 1–108.

84. Pradel A. Fossil hamster (Cricetina, Rodentia) from the Pliocene and Quaternary of Poland // Acta zool. crac. — 1988. — 31, N 6. — P. 235–296.
85. Schaub S. Die Hamsterartigen Nagetiere des Tertiars // Abh. Schweiz. Paleont. Ges. — 1925. — 45. — P. 1–110.
86. Schaub S. Quartäre und jungtertiäre Hamster // Ibid. — 1930. — 49, N 6. — P. 1–49.
87. Schaub S. Cricetulus simionescui Schaub // Bull. de la Sect. Stient. Academ. Roumaine. — 1931. — 14, N 10. — P. 243–244.
88. Schaub S. Über einige fossile Simplizidentaten aus China und der Mongolei // Abh. Schweiz. Paläontol. Ges. — 1934. — 54. — P. 1–40.
89. Stehlin H.G., Schaub S. Die Trigonodontie der simplicidentaten Nayer // Abh. Schweiz. Paläontol., Basel. — 1950. — 67. — 2 p.
90. Steininger F., Rögl F. Stratigraphic correlation of the Tethys–Paratethys Neogene // Projet 25. Geological Correlation, JGCP spec. Issue., UNESCO, Paris. — 1983. — P. 65–66.
91. Teilhard C.P., Pei W.C. The fossil mammals from locality 13 of Choukoutien // Palaeontol. Sinica. New Ser. C. — 1941. — N 11. — P. 49–52.
92. Winge H. Pattedyr—Slaegter. Copenhagen, H.Hagerups Forlag, Rodentia, Carnivora, Primates. — 1924. — 2. — 321 p.
93. Woldrich J. Über die diluviale Fauna von Zurlawitz // Sitzungsber. Math. — Naturwiss. Kl. Kais. Akad. Wiss., Wien. — 1980. — 82. — P. 1–60.
94. Young C. On the Insectivora, Chirontera, Rodentia and Primate other than Sinanthropus from Locality 1 in Choukoutien // Palaeontol. Sinica. Ser. C. — 1934. — 8, fasc. 3. — P. 1–124.
95. Zdansky O. Die Säugetiere der Quartärfauna von Choukoutien // Ibid. — 1928. — 5, fasc. 4. — 28 p.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ .....	3
ПЕРЕЧЕНЬ ГЛАВНЫХ МЕСТОНаХОЖДЕНИЙ ОСТАТКОВ НИЗШИХ ХОМЯКООБРАЗНЫХ (CRICETODONTINAE, CRICETINAE, LOPHIOMYIDAE) ПОЗДНЕГО МИОЦЕНА — ДРЕВНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА ЮГА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ .....	6
СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ .....	12
ОТРЯД RODENTIA BOWDICH, 1821 .....	12
СЕМЕЙСТВО CRICETIDAE ROCHEBRUNE, 1883 .....	12
Подсемейство Cricetodontinae Stehlin et Schaub, 1951 .....	12
Триба Cricetodontini Simpson, 1945 .....	12
<i>Pod Byzantinia Bruÿn, 1976</i> .....	12
Триба Megacricetodontini .....	15
<i>Pod Democricetodon Fahlbusch, 1964</i> .....	15
<i>Pod Cricetulodon Hartenberger, 1965</i> .....	16
Триба Microtocricetini Topachevski et Scorik, 1988 .....	33
<i>Pod Microtocricetus Fahlbusch et Mayr, 1975</i> .....	36
<i>Pod Sarmatomys Topachevski et Scorik, 1988</i> .....	37
Подсемейство Cricetinae Murray, 1866 .....	39
<i>Pod Kowalskia Fahlbusch, 1969</i> .....	39
<i>Pod Pseudocricetus Topachevski et Scorik, gen. nov.</i> ..	71
<i>Pod Stylocricetus Topachevski et Scorik, gen. nov.</i> . . .	110
<i>Pod Odessamys Topachevski et Scorik, gen. nov.</i> . . .	121
<i>Pod Allocricetus Schaub, 1930</i> .....	148
<i>Pod Cricetinus Zdansky, 1928</i> .....	177
<i>Pod Cricetus Leske, 1779</i> .....	184
СЕМЕЙСТВО LOPHIOMYIDAE THOMAS, 1897 .....	205
<i>Pod Microlophiomys Topachevski et Scorik, 1984</i> . . . .	205

СООБЩЕСТВА НИЗШИХ ХОМЯКООБРАЗНЫХ (CRICETODONTI- NAE, CRICETINAE, LORHIOMYIDAE) НЕОГЕНА И ПЛЕЙСТО- ЦЕНА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ, ИХ БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ .....	208
НЕКОТОРЫЕ ПАЛЕОЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ, ПАЛЕОКЛИМА- ТИЧЕСКИЕ И ПАЛЕОЛАНДШАФТНЫЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ И СМЕНИ ВО ВРЕМЕНИ СООБЩЕСТВ НИЗШИХ ХОМЯКООБ- РАЗНЫХ НЕОГЕНА, ЭОПЛЕЙСТОЦЕНА И ДРЕВНЕГО ПЛЕЙ- СТОЦЕНА ВОСТОЧНОЙ ПАРАТЕТИДЫ .....	226
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ .....	236

Наукове видання

АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена

ТОПАЧЕВСЬКИЙ Вадим Олександрович

СКОРИК Олександра Федорівна

НЕОГЕНОВІ І ПЛЕЙСТОЦЕНОВІ  
НИЖЧІ ХОМ'ЯКОПОДІБНІ  
ПІВДНЯ СХІДНОЇ ЄВРОПИ

Київ, видавництво "Наукова думка"

*Російською мовою*

Обкладинка художника М. Е. Кропивницької

---

Здано до набору 15.01.92. Підп. до друку 24.04.92. Формат 60x84/16. Папір  
офс. № 1. Гарн. Прес Роман. Друк. офс. Ум. друк. арк. 14,18. Ум. фарбо-відб. 14,41.  
Обл.-вид. арк. 16,50. Тираж 250 прим. Зам. 2-397.

---

Оригінал-макет підготовлено у видавництві "Наукова думка". 252601, Київ 4,  
вул. Репіна, 3.  
Київська книжкова друкарня наукової книги. 252004 Київ 4, вул. Репіна, 4.