

Н.Г. Смирнов
В.Н. Большаков
А.В. Бородин

Плейстоценовые
грызуны
Севера
Западной
Сибири



· НАУКА ·

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
Институт экологии растений и животных

Н.Г. СМИРНОВ, В.Н. БОЛЬШАКОВ,
А.В.БОРОДИН

ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ
ГРЫЗУНЫ
СЕВЕРА
ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Ответственный редактор
доктор биологических наук
Л.Н. ДОБРинский



МОСКВА
"НАУКА"
1986



4547

Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986.

Книга посвящена истории населения мелких млекопитающих Севера Западной Сибири от конца плейстоцена до современности. Она написана на материалах из местонахождений, обнаруженных авторами на Ямале, в Нижнем Приобье, в Среднем Приобье, в Нижнем Прииртышье. Для этих местонахождений приведены списки фаун, по оригинальной методике охарактеризованы особенности накопления и сохранности костных остатков. Дана характеристика морфологических особенностей десяти родов подсемейства полевок. Показаны закономерности изменчивости и эволюции зубной системы ряда родов полевок и наиболее подробно копытных леммингов.

Для зоологов, палеозоологов, специалистов по четвертичной геологии и палеогеографии.

Табл. 53, ил. 48, библиогр. 118 назв.

Рецензенты:

Н.Н. Данилов, А.Г. Малеева

Николай Георгиевич Смирнов
Владимир Николаевич Большаков
Александр Васильевич Бородин

ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ ГРЫЗУНЫ СЕВЕРА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

*Утверждено к печати Институтом экологии растений и животных
Уральского научного центра Академии наук СССР*

Редактор *А.В. Гамаюнова*. Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*
Технический редактор *Г.П. Каренина*. Корректор *Т.И. Шеновалова*

Набор выполнен в издательстве на наборно-печатающих автоматах

ИБ № 31534

Подписано к печати 17.12.85. Т-14997. Формат 60x90/16. Бумага для глубокой печати
Гарнитура Пресс-Роман. Печать офсетная. Усл.печ.л. 9,0. Усл.кр.отт. 9,2. Уч.-изд.л. 10,4
Тираж 600 экз. Тип. зак. 1003. Цена 1 р. 60 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12

2002000000-033

С 242-86-I

042 (02)-86

© Издательство "Наука", 1986 г.

ВВЕДЕНИЕ

Работа о четвертичной истории грызунов Севера Западной Сибири выходит в свет из стен Института экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР далеко не случайно. Именно здесь в шестидесятых годах академик С.С. Шварц создал уральскую школу экологов, значительная часть работ которых делалась на Ямале, на примерах изучения тундровых животных. Всем, кто интересуется проблемами Севера, хорошо известны труды сотрудников Института о путях приспособления разных групп животных к условиям существования в субарктике. В этих работах вопросы истории формирования северных сообществ и истории экологических особенностей слагающих их видов рассматривались на базе имевшихся к тому времени немногочисленных литературных данных.

В 50–70-х годах в нашей стране, благодаря усилиям И.М. Громова, сложилась школа палеотериологов, широко изучающих позднекайнозойских мелких млекопитающих. Именно благодаря взаимопроникновению идей этих двух направлений появилась публикуемая работа. При ее выполнении мы ощущали внимание, поддержку и получали практические советы как И.М. Громова, так и его учеников. Среди них особо хотелось бы отметить А.Г. Малееву, от которой двое из авторов – Н.Г. Смирнов и А.В. Бородин научились первым навыкам работы палеотериолога. Немало полезного авторы узнали и использовали в работе благодаря А.К. Агаджаняну, который неоднократно обсуждал наши методические подходы и материалы.

Одной из важнейших практических предпосылок появления этой книги послужили работы по четвертичной геологии Западной Сибири. Они интенсивно ведутся как геологами академических учреждений, так и специалистами Главтюменьгеологии. Широкая постановка геологосъемочных работ позволила нам вести разведку местонахождений остатков четвертичных млекопитающих в тесном контакте и при непосредственном участии геологов Главтюменьгеологии П.П. Генералова, Ю.П. Черепанова, Э.А. Клиновой, А.П. Астапова, Е.П. Козлова, Л.А. Меньило. Их прекрасное знание районов исследований и та щедрость, с которой они делились своими знаниями, послужили залогом наших успехов, достигнутых в нелегких полевых работах на Тюменском севере.

Авторы считают своим приятным долгом поблагодарить уже упомянутых коллег, а также Т.П. Коурову, В.П. Дружинину, П.А. Косянцева, А.В. Уразову, помогавших собирать и обрабатывать использованный в работе материал. Нельзя не высказать искренней признательности многим северянам – товарищам по трудным экспедициям, прежде всего В.С. Балахо-

нову, В.Ф. Сосину, В.А. Шелепову, А.П. Пьянкову, без помощи которых пройденные маршруты оказались бы во много раз сложнее.

В предлагаемой книге распределение материала по главам проведено достаточно традиционно. В первой главе при равном участии всех авторов описаны основные исследованные местонахождения остатков мелких млекопитающих Севера Западной Сибири. Там же приведена новая методика описания сохранности костных остатков, разработанная и изложенная Н.Г. Смирновым. Во второй главе, в написании которой также принимали участие все авторы, приведено описание морфологии зубной системы обнаруженных грызунов. Разделы по вымершим родам написаны А.В. Бородиным, ему и В.Н. Большакову принадлежит основная роль в изучении полевков рода *Microtus* и *Clethrionomys*. Описание остатков копытных леммингов, как и вся третья глава об изменчивости зубной системы копытных леммингов, принадлежит Н.Г. Смирнову. Четвертая глава подводит итог книге, в ней все материалы обобщены в виде описания фауны, она подготовлена при равном участии всех авторов.

Глава I

ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СЕВЕРА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

До 1980 г. на громадной территории Западно-Сибирской низменности к северу от Тобольска было описано всего одно местонахождение на протоке Мега и три местонахождения на нижнем Иртыше [10, 14, 70]. Из этого скромного предыдущего опыта было трудно определить перспективы поиска массовых скоплений остатков четвертичных мелких млекопитающих в своеобразных геологических условиях предледниковой и ледниковой зон низменности. Несмотря на трехлетние усилия, в громадных и весьма разных по строению обнажениях четвертичных отложений Белогорского Приобья, ни одного местонахождения там обнаружено не было. Большие сложности возникли и в поиске фаун на реках Вах, Большой Юган, Малый Юган, Надым, Пяку-Пур. Относительно немногочисленные обнажения на этих реках в основном сложены хорошо отмытыми мелкозернистыми песками, в которых никаких остатков млекопитающих не обнаружено. Из всего разнообразия фаций, в которых возможно наличие костей грызунов, в этих районах обнаружены редчайшие прослойки гравия с растительными остатками, содержащие редкие кости и зубы грызунов и несколько местонахождений "котовинного" типа (см. рис. 1). Большое количество обнажений и разнообразие их строения создает перспективы для сбора материала на полуострове Ямал. Наши небольшие сборы там подтверждают это.

В районах нижней Оби и нижнего Иртыша были найдены основные местонахождения, описания которых приведены в этой главе (см. рис. 1). Они довольно разнообразны по характеру вмещающих пород, их слоистости, а главное степени сохранности костных остатков. Для того, чтобы сделать данные из них сопоставимыми, необходимо разобраться в характере избирательности накопления костных остатков в аллювиальных местонахождениях. Среди имеющихся методов описания сохранности материала и выявления степени его переотложенности нас не удовлетворил ни один. Это заставило заняться разработкой оригинальной методики, которая и излагается перед описанием местонахождений мелких млекопитающих Севера Западной Сибири.

МЕТОДИКА ОЦЕНКИ СОХРАННОСТИ КОСТНЫХ ОСТАТКОВ

Остатки четвертичных млекопитающих служат объектом исследования стратиграфов, морфологов, палеоэкологов. Еще И.А. Ефремовым [45] было показано, что в разных по типу захоронениях есть своя избирательность в накоплении остатков и, что ее нельзя не учитывать при интерпрета-

ции результатов. К сожалению, как правило, дело ограничивается упоминанием того, к первичному или вторичному типу относится изучаемое скопление костей. Необходимость тафономических работ возрастает пропорционально сложности задач разграничения близких по датировкам палеофаунистических материалов. Эти задачи требуют оценки количественного соотношения разных групп видов и разных внутривидовых морф, а без поправок на условия захоронения и сохранности никакие математические методы не дадут правильных результатов.

Нетерпимость отставания тафономических исследований ощущается многими специалистами по четвертичным млекопитающим. Из работ, появившихся в последнее десятилетие, особо нужно отметить разработки А.Г. Малеевой [65], направленные на учет тафономических эффектов при палеофаунистических реконструкциях. В них предложены поправочные показатели, основанные на делении видового списка на тафономические и экологические группы. Формирование таких групп проведено на основе размерных и биотопических характеристик, а также представлений о плотности населения разных видов.

Предлагаемый нами подход базируется на конкретном анализе сохранности костных остатков, результаты которого дают основание судить о степени переотложенности и степени искаженности соотношения форм по сравнению с первичным состоянием. За такое первичное состояние принята сохранность костных остатков в первичных захоронениях. Тафономический анализ — многоступенчатая процедура; он должен включать в себя выявление закономерностей преобразования живых представителей биоценоза в скоплениях их остатков, проследить путь этих остатков до того местонахождения, в котором их обнаружил исследователь; необходимо выяснить, что произошло с ними на этом пути. В нашей работе основное внимание уделено тому этапу, который проходят остатки от момента смерти животного до первичного захоронения. Состояние скелета в первичном захоронении рассматривается как некий эталон, с которым сравниваются данные по изучаемым скоплениям. Особое внимание к первичным захоронениям возникло потому, что среди палеотериологов существует представление о полной сохранности костных остатков в них. При анализе конкретных материалов оказалось, что это не так, и потребовалась детальная характеристика "эталона".

В предлагаемом виде анализ сохранности костных остатков служит для решения двух главных задач: 1) насколько исследуемое местонахождение далеко по сохранности остатков от первичных и по каким показателям; 2) насколько оно неоднородно по степени сохранности разных видов и какова природа этой неоднородности. Их решение дает основание для введения тех или иных поправок для реконструкции первичных захоронений, из которых происходят обнаруженные остатки.

Основой всего анализа служат показатели сохранности разных по механической прочности и размерам элементов скелета. В некоторых работах, направленных на решение этой же задачи, главным критерием сохранности служит окраска костей и зубов. Наши наблюдения показали, что для аллювиальных местонахождений остатков мелких млекопитающих этот показатель нельзя использовать в качестве решающего. Когда порода, вмещающая остатки, представлена гравием или глинистым гравеллитом, частицы

бывают разными по составу и окраске и цвет костей зависит от того, с какими зернами они соприкасаются. Поскольку размеры костей и зубов мелких млекопитающих часто бывают сопоставимы по размерам с гравийными частицами, то пестрота в окраске костей вполне закономерна и совсем не отражает тафономической неоднородности костного материала. На цвет костей необходимо обращать серьезное внимание в том случае, если вмещающая порода однотонна, а кости различаются по окраске. Прокрашенность костей — хороший показатель относительного возраста и тафономической неоднородности для местонахождений крупной фауны и для первичных тафоценозов мелких млекопитающих с однородной вмещающей породой.

Нельзя не упомянуть о таком показателе сохранности как окатанность. Пользоваться им в качестве индикатора переотложенности трудно из-за того, что кости и зубы из погадок дневных хищников трудно отличить от сильно окатанных в аллювии [115].

Перейдем к характеристике материала, использованного для разработки методики оценки сохранности костных остатков. Сгруппируем его в соответствии с этапами захоронения. Сначала будут изложены материалы по сохранности в т а н а т о ц е н о з а х, местонахождения, где остатки животных сконцентрированы, но еще не захоронены. Далее описаны п е р в и ч н ы е т а ф о ц е н о з ы, в которых остатки захоронены и более не подвергались транспортировке. Материалы по этим двум группам местонахождений привлечены для разработки методики. Основной материал по четвертичным млекопитающим Западной Сибири происходит из в т о р и ч н ы х т а ф о ц е н о з о в аллювиального происхождения, характеристика которого будет дана в разделе "Описание местонахождений".

Всего для выполнения этой работы было изучено немного более 25 тысяч коренных зубов млекопитающих и много десятков тысяч других костных остатков. Для характеристики сохранности костных остатков млекопитающих в танатоценозах были использованы погадки разной степени целостности, собранные в разных зонах и содержащие разный набор видов.

Местонахождение Сёяха находится в средней части полуострова Ямал в тундровой зоне. Это погадки, собранные с мест присад зимняков. Они были разной сохранности — от совсем свежих, целых, до почти полностью рассыпавшихся. Собранные погадки пролежали в лаборатории пять лет и за это время шерсть животных была удалена из них с помощью моли, чем существенно облегчился разбор остатков и гарантировалось удовлетворительное извлечение мелких остатков. Всего там найдено 1545 коренных зубов грызунов, 518 резцов и 388 плечевых, лучевых, лопаточных и пяточных костей.

Местонахождение Пясины расположено на полуострове Таймыр, на правом берегу р. Пясины в 25 км ниже по течению от пос. Усть-Тарей. Там И.А. Кузнецовой собраны погадки дневных хищных птиц хорошей сохранности. Разработка их проведена без обработки молю. В этом местонахождении встречены остатки, главным образом настоящих леммингов, которые явно преобладают среди населения мелких млекопитающих прилежащих территорий. Всего в коллекции учтено 854 остатка коренных зубов, 346 плечевых, лучевых, лопаточных и пяточных костей.

Местонахождение Сим I, слой I находится на Южном Урале в Катав-

Ивановском районе Челябинской области и представляет собой скопление разрушенных погадок филина в скальной нише. Костные остатки собраны с поверхности ниши на участке $1,5 \times 0,5$ м и отмыты от породы на ситах с ячейками 1×1 мм, затем высушены и тщательно отсортированы от мелкой известняковой щебенки. В сборах оказалось несколько тысяч костных остатков млекопитающих, среди которых 1024 коренных зубов, 866 плечевых, лопаточных, пяточных, бедренных и других костей млекопитающих. Есть там остатки рыб, птиц, рептилий и амфибий.

Местонахождение Сим II, слой 1 находится в 50 м от предыдущего и аналогично ему по природе. Количество собранного там материала — 904 коренных зуба, 221 резец, 2936 костей посткраниального скелета млекопитающих, 262 кости рыб, 24 кости амфибий.

Для характеристики первичных тафоценозов удалось использовать материалы всего двух местонахождений.

Местонахождение Сим II, слой 2 — продолжение вглубь отложений в нише Сим II. Это те же разрушенные погадки, но в захороненном состоянии. Вмещающая порода — почва с корнями растений и известняковой щебенкой. Мощность вскрытого слоя — 10 см. Методика сбора материала та же, что и для верхнего слоя. Всего обнаружено примерно 14 тысяч костных остатков, из них 624 коренных зубов, 2591 кость посткраниального скелета мелких млекопитающих и 9470 мелких неопределимых обломков костей.

Местонахождение Зотинский грот II находится на Среднем Урале в Каменск-Уральском районе Свердловской области на берегу р. Багаряк. Оно представляет собой брошенную лисью нору в расщелине скал. Выброс из норы был просеян в воде через сита, а после просушки из него выбраны все костные остатки. Их оказалось более 5 тысяч, включая 3051 зуб, 577 лучевых, лопаточных, пяточных и плечевых костей.

Данные по всем этим, а также аллювиальным местонахождениям из Западной Сибири с достаточно многочисленными сборами были обработаны по единой методике. Для ее применения необходимы следующие данные: 1. Количество каждого щечного зуба с учетом процента находящихся в челюстях. 2. Количество плечевых костей с нижним блоком. (Эти два первых показателя приводятся по возможности для каждого вида и рода). 3. Количество верхних и нижних резцов с режущей гранью и без нее. 4. Количество лопаточных костей с сочленовной поверхностью. 5. Количество пяточных костей.

На основе этих первичных данных рассчитывались следующие показатели сохранности:

1. **Равномерность сохранности щечных зубов.** Этот показатель рассчитывается так — за 100% принимается количество экземпляров того зуба, который представлен у данного вида в изучаемой коллекции максимальным количеством штук. Как правило, это первый нижний коренной зуб M_1 . Рассчитывается сколько процентов составляет количество каждого из остальных зубов к числу M_1 . Далее вычисляется средний процент количества всех зубов по формуле:

$$I = \frac{\sum Xi}{n - 1},$$

где I — показатель равномерности сохранности щечных зубов, Xi — про-

цент количества каждого щечного зуба от количества наиболее многочисленного, n — количество щечных зубов у данного вида (на одной стороне).

Этот показатель может варьировать от 0% в случае, если в выборке найдены остатки только одного зуба, до 100%, если все щечные зубы найдены в равном количестве.

Показатель равномерности сохранности щечных зубов имеет малые значения в тех случаях, когда накопление зубов идет избирательно, т.е. существенно неравномерно. Как правило, меньше всего в коллекции оказываются мелких зубов и зубов, которые плохо держатся в альвеолах. Особенно сильно нарушается равномерность сохранности зубов в аллювиальных местонахождениях в грубом русловом гравии, где избирательно накапливаются более крупные зубы. Такой тип сохранности выявить особенно важно, так как неравномерность сохранности может проявиться не только среди зубов одного вида, но и среди зубов разных видов, имеющих разные размеры. Полезно бывает сравнить для каждого вида минимальный и максимальный процент сохранности внутри зубной системы. Разность таких величин обогащает характеристику равномерности сохранности.

II. Средний процент нижних щечных зубов в челюсти. Вычисляется процент каждого нижнего щечного зуба, находящегося в челюсти, от общего количества экземпляров данного зуба исследуемого вида или рода в коллекции. Далее такие величины суммируются по всем зубам нижней челюсти, делятся на количество зубов в ней и получается окончательная величина этого показателя. Понятно, что она зависит от того, насколько хорошо удержались зубы в нижней челюсти и как они сохранились по сравнению с выпавшими. У полевок, как правило, первыми выпадают M_3 , несколько крепче держатся M_2 , а прочнее всего сидят в альвеолах M_1 .

III. Средний процент верхних щечных зубов в челюсти рассчитывается аналогично предыдущему, но для верхних зубов.

IV. Процент количества плечевых костей от количества M_1 . Этот показатель характеризует сохранность плечевой кости относительно самого устойчивого элемента скелета — первого нижнего коренного зуба. В расчетах используются не всякие остатки плечевых костей, а только имеющие нижний блок.

Плечевая кость выбрана в качестве представителя крупных костей посткраниального скелета не случайно. Ее легче других диагностировать до вида, а сохранность ее нижнего блока хорошо коррелирует с сохранностью верхнего блока бедра, верхнего блока локтевой и нижнего блока берцовой.

V. Процент количества лопаточных костей от количества M_1 .

Таксономическая диагностика лопаточных костей для мелких млекопитающих разработана слабо, и это заставляет рассчитывать данный показатель для всей выборки. Тем не менее, он дает хорошее представление о степени сохранности самого хрупкого элемента скелета по сравнению с самым прочным — M_1 . В расчетах используются лопатки, имеющие сочленную поверхность.

VI. Процент количества пяточных костей от количества M_1 показывает относительную сохранность мелких, но прочных элементов посткраниального скелета на примере пяточной кости. К сожалению, этот показатель, как и некоторые другие, трудно привести для каждого вида из-за трудности диагноза пяточных.

VII. Процент количества резцов с режущей гранью от общего количества резцов дает представление о степени раздробленности одного из самых прочных элементов скелета.

Комплекс предлагаемых показателей, на наш взгляд, достаточно всесторонне и компактно дает представление о сохранности костных остатков, и при их совокупном анализе позволяет реконструировать основные факторы, повлиявшие на сохранность скелета.

Остановимся на нескольких особенностях применения этих показателей. Необходимо подчеркнуть, что оценка любого показателя в конкретном местонахождении должна восприниматься не сама по себе, а в соотношении с таковой для данного вида в танатоценозах или первичных тафоценозах. Особенно это важно для решения задачи о степени однородности сохранности остатков разных видов внутри одного местонахождения как показателя возможной смешанности фауны. У разных видов внутри одного местонахождения могут оказаться существенно разные показатели сохранности и это дает право считать, что виды, имеющие самые низкие показатели, привнесены из более древних слоев. Это может быть и не так в том случае, если в первичных тафоценозах эти виды отличаются от других самыми низкими показателями сохранности.

При применении предлагаемой методики особенно важно знать каким различиям в величинах показателей сохранности придавать значение, а какие считать несущественными. Чтобы принять верное решение, надо представлять степень устойчивости используемых показателей и информативность каждого из них. Заметим сразу, что вариации их в пределах десяти процентов носят безусловно случайный характер. Для облегчения обсуждения материала переведем значения показателей из процентов в баллы по двум схемам. Они приведены в табл. 1 и 2.

Деление шкалы изменений показателей V и VI по пять процентов не означает, что они более устойчивы, чем другие. Просто для удобства сравнения балльных оценок для них была сохранена десятибалльная шкала при укороченном ряде варьирования процентной шкалы.

Все показатели сформированы с таким расчетом, чтобы их большее абсолютное значение и соответственно больший балл, характеризовали лучшую сохранность определенной части скелета. Сумма баллов по всем показателям будет отражать степень сохранности всех остатков какой-либо таксономической группы, а их усреднение в пределах местонахождения — обобщенная характеристика сохранности. Полезными оказываются и суммы баллов по какой-либо группе показателей, например, по первым трем, характеризующим зубную систему.

О степени устойчивости суммарных балльных показателей говорят такие данные. В четырех изученных танатоценозах было подсчитано десять сумм баллов сохранности костных остатков разных форм полевок; эти суммы варьировали от 40 до 51. В двух первичных тафоценозах оценено пять сумм баллов для полевок; они колебались от 36 до 41. В пределах одного аллювиального местонахождения для пяти родов полевок суммы баллов варьировали от 13 до 16. Видно, что внутри каждого типа местонахождений суммы баллов варьируют в пределах десятка, а их величины для разных по тафономии групп местонахождений почти не перекрываются. Не менее очевидным примером устойчивости балльных оценок

Таблица 1

Перевод величин показателей I, II, III, IV, VII из процентов в баллы

Значения показателя в процентах	0	1-10	11-20	21-30	31-40	41-50	51-60	61-70	71-80	81-90	91 и более
Соответствующее значение в баллах	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

Таблица 2

Перевод величин показателей V и VI из процентов в баллы

Значения показателя в процентах	0	1-5	6-10	11-15	16-20	21-25	26-30	31-35	36-40	41-45	46 и более
Соответствующее значение в баллах	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

служит следующий пример. Местонахождения Сим I, слой 1 и Сим II, слой 1 очень близки и территориально, и по природе накопленных остатков, и по датировке. Суммы по четырем первым балльным показателям для водяной полевки из первого местонахождения равна 26, а для второго 31, аналогичные величины для серых полевок 21 и 21, а для лесных полевок 22 и 20, для обыкновенного хомяка 31 и 26, для мышей 27 и 28. По каждому из показателей разница может составлять 1-2 балла, причем наиболее устойчивым оказался показатель III — процент зубов в верхней челюсти.

Используя описанную методику, проследим как изменяется сохранность костных остатков в разных местонахождениях мелких млекопитающих от танатоценозов через первичные тафоценозы до вторичных тафоценозов. Второй задачей будет выяснение различий в сохранности костных остатков разных видов внутри каждого местонахождения.

Как видно из данных табл. 3, для группы местонахождений, объединенных в тип тафоценозов, суммарные балльные показатели у разных видов варьируют от 40 до 54. Это значит, что ни в одном из этих местонахождений сохранность остатков не приблизилась к теоретически возможной максимальной, хотя именно здесь ее можно было ожидать. (Напомним, что при полной сохранности всех учитываемых элементов сумма баллов должна быть 70). Значит уже на этапе образования скоплений идет существенная потеря и разрушение разных элементов скелета. Это достаточно очевидно, когда речь идет о группах животных, рассеянных по поверхности; они быстро растаскиваются хищниками, а у таких остатков почти нет шансов попасть в захоронение. Другое дело уже сконцентрированные погадки хищных птиц. В тундре они чаще всего накапливаются на возвышенностях по краям оврагов и на обрывистых берегах рек. Скатившись с них в воду,

Таблица 3

Балльные показатели сохранности костных остатков мелких грызунов в танатоценозах

Местонахождение	Род	Номер показателя							Σ баллов
		1	2	3	4	5	6	7	
Сёяха	Lemmus	9	7	7	5				45
	Dicrostonyx	8	8	6	3	5	3	9	42
	Microtus	7	7	6	4				41
Пяси́на	Lemmus	8	9	7	8	10	—	10	52
Сим I, слой 1	Arvicola	7	6	5	8				49
	Microtus	8	4	3					44
	Clethrionomys	7	6	3	6	7	8	8	45
	Cricetus	7	8	6	10				54
	Apodemus	5	8	8	6				50
Сим II, слой 1	Arvicola	9	7	5	10				51
	Microtus	8	5	3					42
	Clethrionomys	8	3	3	6	6	6	8	40
	Cricetus	8	5	6	7				46
	Apodemus	5	9	8	6				

такие остатки служат массовым материалом для образования вторичных местонахождений.

Приведенные в табл. 3 данные для местонахождения Пяси́на характеризуют сохранность остатков из относительно целых, еще не подвергавшихся транспортировке погадок. Как и следовало ожидать, почти все показатели там имеют высокий балл, но лишь сохранность резцов охарактеризована максимально возможным. Показатели 1, 2, 3 говорят о достаточно хорошем состоянии зубной системы; хуже всего сохранились верхние зубы. Крупных костей посткраниального скелета, судя по плечевым, сохранилось более 70%, а самых хрупких — лопаточных около 50%. Лучшей сохранности лопаточных костей не наблюдалось ни в одном местонахождении и, исходя из схемы табл. 2, такая сохранность оценена в 10 баллов. Мелкие элементы скелета, такие как пяточные кости, в погадках конечно есть, но их очень трудно выбрать — отсюда и прочерк в соответствующей строке.

В местонахождении Сёяха погадки были прочищены молью и это улучшило "выход" мелких костей, но там погадки были не только хорошей сохранности, но и частично разрушенные, пролежавшие в тундре более года. Особенно заметно это сказалось на показателях сохранности посткраниального скелета.

В местонахождениях Сим I, слой 1 и Сим II, слой 1 погадки филина естественным образом распались и находились под скальным козырьком. Там сохранность посткраниального скелета не хуже, чем в полуразрушенных погадках из тундры, примерно такие же показатели равномерности сохранности щечных зубов, а вот процент зубов в челюстях значительно ниже. Особенно это заметно для верхних челюстей. Из таких наблюдений

Таблица 4

Балльные показатели сохранности костных остатков мелких грызунов в первичных тафоценозах

Местонахождение	Род	Номер показателя							Σ баллов
		1	2	3	4	5	6	7	
Сим II, слой 2	<i>Arvicola</i>	7	4	1	5				41
	<i>Microtus</i>	8	3	1					40
	<i>Clethrionomys</i>	6	2	1	4	6	10	8	37
	<i>Cricetus</i>	6	4	0	4				38
	<i>Apodemus</i>	4	7	5	4				44
Зотинский II	<i>Arvicola</i>	7	5	2	5				35
	<i>Microtus</i>	6	5	2	5	4	3	9	34
	<i>Cricetus</i>	6	9	8	10				49
	<i>Apodemus</i>	6	10	10	5				47

можно сделать вывод о том, что процесс разрушения остатков, не подвергавшихся существенной транспортировке, начинается с разрушения черепа и выпадения зубов из верхних челюстей, далее выпадают зубы из нижних (начиная с третьего). Поскольку они никуда не перемещаются, то показатели равномерности сохранности зубов остаются довольно высокими.

Первичные тафоценозы, описанные ниже, можно рассматривать в качестве следующего шага на пути образования вторичных тафоценозов, из которых получена большая часть остеологического материала в Западной Сибири.

Рассмотрим, что происходит с костными остатками при переходе в захороненное состояние на местах скоплений. Такой материал дает сравнение данных по слоям 1 и 2 в местонахождениях Сим и в гроте Зотинский II (см. табл. 4).

Первое, что бросается в глаза — совсем малое количество зубов в верхних челюстях (минимум 3%, максимум 17%). Меньше чем в танатоценозах также зубов и в нижних челюстях (минимум 27%, максимум 43%). Несколько увеличилась избирательность в сохранности щечных зубов. Показатели сохранности плечевых костей относительно ровнее и в среднем на два-три балла меньше, чем в танатоценозах. Для хрупких элементов показатели не существенно меньше, чем у незахороненных погадок; не отличается и сохранность мелких элементов, хотя в старой лисьей норе Зотинский II пяточных костей обнаружено относительно мало. Резцы имеют очень хорошую сохранность — от 75 до 90% из них с режущей гранью.

Перейдем к описанию особенностей сохранности остатков отдельных таксономических групп в танатоценозах и первичных тафоценозах. Каждый из первых четырех показателей был усреднен в пределах танатоценозов для пяти родов полевок (см. табл. 5).

Аналогичные данные для первичных тафоценозов приведены в табл. 6.

Из этих данных видно, что сохранность в значительной степени колеблется у разных родов и, скорее всего, она связана с размерами животных,

Таблица 5
Средние балльные показатели сохранности щечных зубов
и плечевых костей полевок в танатоценозах

Род	Номер показателя				Σ баллов
	1	2	3	4	
Lemmus	8,5	8	7	6,5	30
Arvicola	8	7,5	5	9	29,5
Dicrostonyx	8	8	6	3	25
Microtus	7,7	5,3	4	5,3	22
Clethrionomys	7,5	4,5	3	6	21

Таблица 6
Средние балльные показатели сохранности щечных зубов
и плечевых костей полевок в первичных тафоценозах

Род	Номер показателя				Σ баллов
	1	2	3	4	
Arvicola	7	4,5	1,5	5	18
Microtus	7	4	1,5	5	17,5
Clethrionomys	6	2	1	4	13

а вернее, через размеры с устойчивостью костных остатков к разрушению. Эти различия между родами *Clethrionomys* и *Lemmus* по сумме баллов достигают 30%, что необходимо учитывать при интерпретации сохранности разных родов во вторичных тафоценозах. Там разная сохранность внутри одного местонахождения может быть связана с разной переотложенностью костей или с тем эффектом, который проявляется в танатоценозах, где все остатки явно синхронны и находились в одних условиях, но разрушены в разной степени.

Таким образом, при оценке сохранности остатков разных родов во вторичных тафоценозах необходимо не просто сравнивать соответствующие показатели, но и помнить о разной устойчивости к разрушению представителей разных групп. Так, при синхронности всех остатков, кости полевок рода *Clethrionomys* всегда будут иметь самые малые значения показателей сохранности, несколько большие у рода *Microtus* и еще больше у леммингов.

Сохранность костей мышей, хомяков, мышовок и других мелких млекопитающих по нашим материалам с необходимой подробностью оценить трудно. Можно привести лишь несколько общих наблюдений.

Для остатков мышей и мышовок характерны высокие проценты зубов в челюстях. Они отражают не то, что у них хорошо держатся зубы в альвеолах, а то, что выпавшие зубы трудно обнаружить при просмотре породы. Их потеря заметно сказывается и на первом показателе — равномерности сохранности зубов. Если он существенно меньше второго и особенно третьего (процент нижних и верхних зубов в челюстях), значит наиболее мелкие изолированные зубы утеряны, а в челюстях хорошо сохранились.

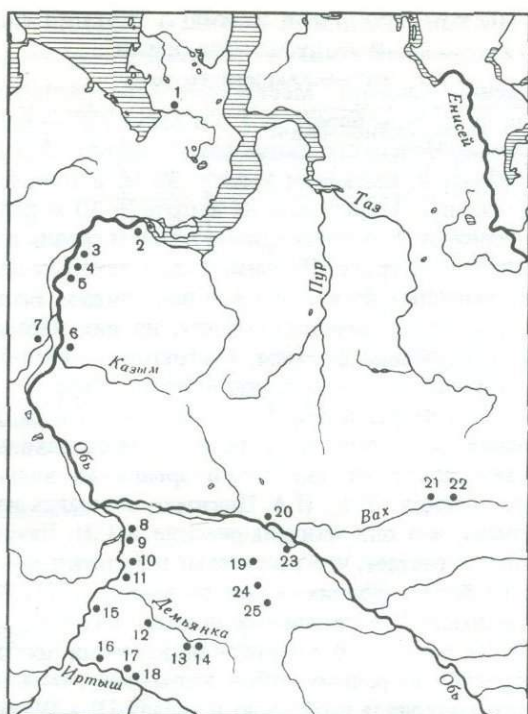


Рис. 1. Схема расположения основных местонахождений плейстоценовых мелких млекопитающих северной части Западной Сибири

1 — Нямую-Надо; 2 — Горноказымск; 3 — Пельях-юган; 4 — 430 км, 430 а км; 5 — Хашгорт, 6 — Казым-мыс; 7 — Березово; 8 — Семейка; 9 — Чембакчино; 10 — Горноправдинск; 11 — Бобровка; 12 — Ярино; 13 — Шахматовка II; 14 — Шахматовка I; 15 — Кошелево; 16 — Крапивы; 17 — Скородум; 18 — Романово; 19 — Большой Юган; 20 — Мега; 21 — Коляльки; 22 — Комсес-Еган; 23 — Кульеган; 24 — Малый Юган III; 25 — Малый Юган II

Анализ оценки сохранности остатков костей хомячков не имеет каких-либо существенных особенностей по сравнению с полевками. Для них, как и для многих других мелких млекопитающих (пищух, землероек, сонь, сусликов), сравнение сохранности костей посткраниального скелета удобнее вести не с количеством M_1 , а с другим, наиболее часто встречаемым и надежно диагностируемым зубом. Важно лишь указать количество какого зуба принято в расчетах за сто процентов.

Ископаемые остатки, рассматриваемые в данной работе, собраны из аллювиальных отложений рек бассейна нижнего Иртыша и Оби. Территориально они расположены от современных границ тундры до южной границы тайги (рис. 1) и характеризуют временной интервал от эоплейстоцена (фауны, синхронные позднеэта — манским) до позднего плейстоцена. Ниже приведены описания основных исследованных местонахождений.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ ОБИ И ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛ

Местонахождение Хашгорт. Местонахождение расположено в нижнем течении Оби, на ее правом берегу, в 8 км выше пос. Хашгорт Шурышкарского района Ямало-Ненецкого автономного округа. Костные остатки обнаружены в обнажении, имеющем высоту 30 м, в толще песчаных слоев, имеющих диагональную слоистость, на высоте 9–10 м над пляжем. Костеносные линзы отличаются от других присутствием гравия из окатышей глин и обилием растительной трухи. Песчаная толща лежит на ленточных алевроглинах, распространенных до высоты 6 м над пляжем. Всего собрано более тысячи костных остатков млекопитающих, из них 466 коренных зубов, принадлежащих следующим формам: *Dicrostonyx okaensis Alexandrova* — 181, *Lemmus sibiricus Kerr* — 268, род *Microtus* (всего) — 17, *M. gregalis Pallas* (по M_1) — 4, *M. ex gr. middendorffii Poljakov* (по M_1) — 2.

Тафономическая характеристика данного местонахождения особенно велика, так как существуют две точки зрения на возраст вмещающих костные остатки песков. Так, П.А. Никитин, опираясь на палеоботанические данные, писал, что они миндель-рисские, а Г.И. Лазуков отрицает такую их древность и считает, что растительные остатки там находятся в перееотложенном из более древних пород состоянии [57]. Он настаивает на казанцевском возрасте "диагональных песков" из этого обнажения. Наши соображения об их возрасте базируются на изучении особенностей морфологического строения коренных зубов копытных леммингов. Подробное обсуждение этого материала приведено в главах III и IV, пока можно лишь указать, что более вероятным следует признать миндель-рисский возраст фауны.

Поскольку это местонахождение аллювиальное, ясно, что оно вторичное, и встает вопрос, насколько фауна и вмещающая порода синхронны. Иными словами, подвергалась ли фауна неоднократным переотложениям и пересортировке? Если бы такие процессы имели место, это не могло не отразиться на сохранности костных остатков. Судя по данным табл. 7, сохранность костей леммингов можно считать вполне хорошей и несущественно хуже таковой в первичных местонахождениях. Как и в местонахождении 430а км, сохранность хрупких костей безусловно хуже, чем в первичных тафоценозах, но зубная система, как по равномерности сохранности, так и по проценту зубов в челюстях сохранилась настолько хорошо, что всякий дальний перенос и существенное переотложение полностью исключается. Остатки серых полевок в Хашгорте так малочисленны, что анализировать их сохранность едва ли правомерно.

Местонахождение Казым-Мыс. Одним из опорных местонахождений для изучения четвертичных отложений севера Западной Сибири является обнажение на правом берегу Оби в 14 км ниже по течению от пос. Казым-Мыс. Разные авторы расходятся в датировке и корреляции слоев казымского обнажения, как и других обнажений с мореноподобными суглинками и "диагональными песками" [37, 71]. Общая высота обнажения — 25 м. Костеносные слои обнаружены в 11 м от пляжа в средней части пачки "диагональных песков", лежащих на мореноподобных суглинках. Костный материал получен из гравийника, в котором преобладали кристаллические породы. Гравийный материал в целом хорошо отмыт и сильно оже-

Таблица 7

Балльные показатели сохранности костных остатков мелких грызунов
во вторичных тафоценозах

Местонахождение	Род	Номер показателя							Σ Баллов	
		1	2	3	4	5	6	7		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Горно-казымск	Dicrostonyx	4	3	0	3					23
	Lemmus	6	0	0	2	1	5	7		21
	Microtus	5	1	0	0					19
430а км	Dicrostonyx	7	3	1	6					28
	Lemmus	9	2	1	7	3	1	7		30
	Microtus	4	4	3	2					
Хашгорт	Dicrostonyx	7	4	1	5					30
	Lemmus	7	4	7	4		3	4	6	29
Семейка	Dicrostonyx	3	1	1	1					12
	Lemmus	6	1	0	1					14
	Microtus	5	1	1			1	1	4	14
	Clethrionomys	6	0	0		1				13
Чембакчино	Dicrostonyx	6	1	0	2					18
	Lemmus	7	1	0	1					18
	Microtus	5	1	0			1	2	6	17
	Clethrionomys	5	0	0		2				16
Ярсино	Dicrostonyx	5	3	0	2					14
	Lemmus	5	1	1	1					14
	Microtus	5	2	1			0	1	5	15
	Clethrionomys	4	1	0	1					12
	Lagurus	5	3	1						16
Скородум	Allophajomys	7	1	1						20
	Mimomys	7	1	0						19
	Lemmus	6	1	0	3	1	2			18
	Clethrionomys	4	0	0						15
	Prolagurus	5	2	0						18
	Dicrostonyx	5								17



Таблица 7 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Скородум а	<i>Allophajomys</i>	8	1	1					21
	<i>Mimomys</i>	9	1	0	3	1	2	5	21
	<i>Lemmus</i>	4	0	0					15
Скородум с	<i>Allophajomys</i>	8	1	0					19
	<i>Mimomys</i>	8	1	0					19
	<i>Lemmus</i>	5	1	0	2	1	1	6	16
	<i>Clethrionomys</i>	5	1	0					16
	<i>Prolagurus</i>	5	0	0					15
	<i>Dicrostonyx</i>	6							
Романово Ic	<i>Allophajomys</i>	5	1	0					13
	<i>Mimomys</i>	6	1	0					14
	<i>Lemmus</i>	8	1	0					16
	<i>Clethrionomys</i>	5	1	0	1	0	1	5	13
	<i>Prolagurus</i>	5	1	0					13
	<i>Dicrostonyx</i>	6	1	0					14
	<i>M. polonicus</i>	3	0	0					10

лезнен, он рыхлый и плохо сцементирован. Костные остатки в таких условиях подверглись сильному разрушению. Фрагментов посткраниального скелета обнаружено не было. Даже резцы имели очень плохую сохранность: большая их часть имела только эмаль, дентинная часть не сохранилась. Многие коренные зубы разрушались при первом прикосновении во время извлечения из породы. Такая сохранность, безусловно, следствие плохой fossilization в рыхлой азрируемой породе. Всего обнаружено 65 остатков животных. Из них по коренным зубам определены следующие виды: *Dicrostonyx* sp. 5, *Lemmus* cf. *sibiricus* Kerr 17, *Microtus* sp. 1.

Малочисленность остатков копытного лемминга не позволяет однозначно определить время существования этой фаунистической группировки. По видовому составу это тундровая фауна, которая может датироваться в пределах широкого временного интервала: ранний — поздний плейстоцен.

Местонахождение Горноказымск. Местонахождение расположено на правом берегу р. Обь в 8,5 км ниже с. Горноказымск Приуральского района Ямало-Ненецкого автономного округа. Костные остатки обнаружены в обнажении сниженной денудацией прибрежной части высококощольной террасы. Высота обрыва около 12 м. Костеностный горизонт находится на высоте 3—4 м над пляжем и представляет собой базальные слои аллювиальной толщи, которая лежит с резким разрывом на глинах буровато-серых и серых, слоистых, слабопесчаных (салемальская свита). Остатки млекопитающих собраны из гравийно-грубоспесчаных линз слоя песков мелко- и тонкозернистых, лежащего на базальном горизонте аллювия. По геоморфологическим данным эти отложения сопоставимы с ялбыньинской свитой Сосвинско-Белогорского Приобья.

Всего собрано около 1000 костных остатков млекопитающих. Из них по коренным зубам определены: *Dicrostonyx cf. guillemi* Sanford — 79, *Lemmus sibiricus* Kerr — 31, род *Microtus* (всего) — 35, *M. gregalis* Pallas (по M_1) — 6, *M. ex gr. middendorffii* Poljakov (по M_1) — 1.

Общая сохранность остатков обычна для аллювиальных местонахождений с существенной переработкой костей во вмещающем гравии кристаллических пород. Как видно из табл. 7, общая сумма баллов показателей сохранности остатков для серых полевок самая небольшая — 19, для настоящих леммингов несколько больше — 21, и еще больше для копытных — 23. Обращает на себя внимание разная сохранность разных частей скелета. При относительно хорошей сохранности пяточных костей лопаточных костей почти нет. Сохранность плечевых заметно лучше у копытных леммингов, имеющих массивный нижний блок, чем у настоящих леммингов. Мелкие и хрупкие плечевые кости серых полевок не сохранились совсем. Все верхние щечные зубы находятся в изолированном состоянии. Обобщая описание сохранности остатков из местонахождения Горнокалымск, можно утверждать, что, несмотря на выявленную неоднородность степени сохранности элементов посткраниального скелета у разных видов, в сборах нет каких-либо чужеродных основной массе остатков, некоторое снижение доли остатков серых полевок возможно за счет их меньшей устойчивости к механическому разрушению и избирательного накопления крупных остатков в грубом гравийнике. Эволюционный уровень коренных зубов копытных леммингов соответствует переходной форме между *Dicrostonyx okaensis* Alexandrova и *D. guillemi* Sanford. Это позволяет отнести обнаруженную фауну к рубежу среднего и позднего плейстоцена.

По видовому составу можно предположить, что обнаруженная фаунистическая группировка существовала в условиях холодных, относительно сухих безлесых ландшафтов, аналогичных современным сухим тундрам.

Местонахождение Березово. Местонахождение расположено непосредственно в черте пос. Березово Тюменской области. Фаунистические остатки получены из песчаной толщи у уреза воды, относящиеся предположительно к ялбыньинской свите, общая высота обнажения 15 м. Всего собрано 276 остатков животных, из них принадлежат рыбам, по 53 коренным зубам млекопитающих определены следующие формы: *Dicrostonyx cf. okaensis* Alexandrova 15, *Lemmus sibiricus* Kerr 35, род *Microtus* (всего) 2, *M. ex gr. middendorffii* Poljakov (по M_1) 1.

Малочисленность диагностических остатков не позволяет точно определить эволюционный уровень копытных леммингов. Морфотипы коренных зубов, обнаруженных в данном местонахождении, встречаются в интервале средний — поздний плейстоцен. Видовой состав сообщества характерен для тундровой зоны.

Местонахождения 430 км и 430а км. Обнажение находится на правом берегу Оби в 5 км ниже пос. Хашгорт Шурышкарского района Ямало-Ненецкого автономного округа, за устьем безымянной реки, впадающей в Обь у столба 430 км. Высота обрыва 8—12 м. Сбор ископаемых остатков производился в двух точках: точка 430 км находится в 20 м ниже устья впадающей в Обь реки, а точка 430а км — в 190 м ниже по течению. Костные остатки обнаружены на высоте 2 м от пляжа в линзах базального горизонта рельефообразующей свиты, который представлен косо- и линзово-

слоистым песком от мелкого до грубозернистого, гравийным, серым, светло-серым. Последние лежат с размывом на мореноподобных массивных суглинках оскольчатых с включением мегокластов с редким включением гравия. В костеносных гравийных линзах обнаружено значительное количество древесной трухи, встречаются остатки насекомых х, копролиты грызунов.

В точке 430 км из 991 костного остатка 3 принадлежат рыбам, 2 — птицам, остальные — скелету мелких млекопитающих. В точке 430а км собрано 2011 костных остатков. Из них 30 принадлежит скелету рыб, 8 — птиц, остальные — скелету мелких млекопитающих. По коренным зубам определены:

	430 км	430а км
<i>Dicrostonyx guillemi</i> Sanford	135	276
<i>Lemmus sibiricus</i> Kerr	106	236
Род <i>Microtus</i> (серио)	98	268
<i>M. gregalis</i> Pallas (M_1)	17	80
<i>M. ex gr. middendorffii</i> Poljakov (M_1)	2	5

Судя по составу и слоистости вмещающей породы, кости отлагались во временных разнонаправленных потоках типа весенних ручьев. Оценить их сохранность можно по сумме баллов (табл. 7) для каждого рода. Если эти суммы (28, 30, 24) сравнивать с аналогичными величинами в танатоценозах, то заметно, что сохранность остатков в описываемом местонахождении намного хуже. Однако суммы баллов для первичных тафоценозов вполне сопоставимы с таковыми для местонахождения 430а км. Забегая несколько вперед, заметим, что для большинства других аллювиальных местонахождений эти же показатели почти в два раза меньше. Такая относительно хорошая сохранность могла быть обеспечена только при небольших переотложениях в мягких гидрологических условиях. Ведь по сохранности зубной системы и плечевых костей леммингов (сумма четырех первых баллов — 17 для копытного и 19 для настоящего леммингов) это местонахождение не отличается от первичных тафоценозов. В последних этот же показатель у водяной полевки равен 17 и 19 (см. табл. 6). Несколько хуже сохранность хрупких и мелких костей. Пяточных костей обнаружено всего 5% от количества M_1 и заметно недостает самых мелких зубов серых полевок. Это хорошо иллюстрируется высоким показателем процента зубов в челюстях и относительно низким показателем равномерности сохранности зубов для серых полевок. По-другому и не могло быть, так как количество M_3 составляет от количества M_1 всего 22%, а M_2 — 28%. У серых полевок непропорционально мало по сравнению с леммингами сохранилось и плечевых костей — всего 16% от количества M_1 , тогда как у копытного и настоящего леммингов соответственно 55 и 63%.

Все это говорит о том, что в целом данное местонахождение имеет хорошую сохранность костных остатков и, даже близко к первичным тафоценозам; вероятно, происходила некоторая потеря мелких элементов при его накоплении или при сборах. За счет этого относительное количество остатков серых полевок оказалось в коллекции заниженным по сравнению с первичным тафоценозом или танатоценозом, из которых образовалось данное местонахождение. Это заключение приходится сделать несмотря на то, что и в первичных тафоценозах сохранность остатков серых полевок хуже,

чем более крупных зверьков. Однако в местонахождении 430а км различия в сохранности серых полевков и леммингов слишком велики, чтобы объяснить их унаследованностью от первичного тафоценоза; скорее всего, она серьезно усугубилась на стадии образования вторичного местонахождения. Морфологическое строение коренных зубов копытного лемминга позволяет датировать оба местонахождения (430 км и 430а км) поздним плейстоценом, что совпадает с геолого-геоморфологической датировкой.

Видовой состав в целом характерен для тундровой зоны и аналогичен фаунистической группировке из местонахождения Пельях-юган. Довольно высокий процент остатков серых полевков в этих месторождениях позволяет предположить более мягкие климатические условия по сравнению с местонахождением Хашгорт.

Местонахождение Пельях-юган. Кости мелких млекопитающих получены из обнажения 12-метровой террасы на левом берегу р. Пельях-юган (правый приток Оби), в 3 км от устья. Находки костей приурочены к линзам гравийника, представленным глинистыми окатышами и галькой кристаллических пород в толще разнозернистых песков, уходящей под урез воды. На высоте 3,5 м от воды пески перекрываются супесями темно-коричневыми, оторфованными. Кости млекопитающих залегали совместно с остатками растений, насекомых, рыб. Из обнаруженных 177 коренных зубов полевков определены:

<i>Dicrostonyx guiljelmi</i> Sanford	63
<i>Lemmus sibiricus</i> Kerr	66
Род <i>Microtus</i> (всего)	48
<i>M. gregalis</i> Pallas (M_1)	15
<i>M. ex gr. middendorffii</i> Poljakov (M_1)	5

Геолого-геоморфологические наблюдения и морфологические характеристики зубов позволяют датировать местонахождение поздним плейстоценом.

По видовому составу фауна из этого местонахождения характерна и для современных тундровых ассоциаций.

Местонахождение Нямяю-Надо. Одно из наиболее северных обнаруженных нами местонахождений. Расположено на правом высоком берегу р. Юрибей (п-ов Ямал), ниже устья Сохонто-сё, близ фактории Усть-Юрибей. Кости животных собраны из отложений второй надпойменной террасы (высота обрыва 12–15 м). Костные слои приурочены к песчаной толще с линзами гравия, лежащей на алевритах сизых, уходящих под урез воды. Верхняя часть разреза представлена торфом, мощностью до 2 м, ниже — пески светло-серые, мелкозернистые, переходящие в косослоистые средние и крупнозернистые. Остатки животных приурочены к гравийникам песчаной толщи. Материал собирался в двух точках разреза: в 1 м над уровнем воды (Нямяю-Надо I) и в 3 м над водой (Нямяю-Надо II).

Обнаружено 37 костных остатков в точке Нямяю-Надо I (два из них принадлежат рыбам) и 16 — в Нямяю-Надо II. Определены коренные зубы следующих млекопитающих:

	Нямяю-Надо I	Нямяю-Надо II
<i>Lepus</i> sp.	1	—
<i>Dicrostonyx guiljelmi</i> Sanford	5	4
<i>Lemmus sibiricus</i> Kerr	6	2

Фауна мелких млекопитающих представлена родами, типичными для тундровой зоны. Кроме того, для данного местонахождения характерны пляжные и находки *in situ* фрагментов костей мамонта, шерстистого носорога, лошади.

По видовому составу фауны и геолого-геоморфологическим данным это местонахождение можно датировать поздним плейстоценом.

Единичные находки остатков мелких млекопитающих из других позднелейстоценовых местонахождений бассейна р. Юрибей также определены как принадлежащие родам *Dicrostonyx* и *Lemmus*.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ ИРТЫША И ЕГО ПРИТОКОВ

Местонахождения у пос. Скородум. На правом берегу Иртыша, примерно в 17 км ниже по течению от г. Усть-Ишим между д. Казаковка и пос. Скородум, находится ряд обнажений, неоднократно описанных в литературе, посвященной четвертичным отложениям Западной Сибири [29, 70].

Осенью 1980 г. геологи Зауральской съемочной партии ТКГРЭ под руководством Ю.П. Черепанова передали в группу палеоэкологии ИЭРиЖ на определение остатки мелких млекопитающих, собранных из нескольких точек в описываемом районе (местонахождения Скородум I, II, III, IV, VI).

Местонахождение Скородум I находится на восточной окраине пос. Скородум в нижнем по течению борту оврага. Высота обрыва 23 м. Костные остатки обнаружены на высоте 3 м над рекой в линзе разнозернистого песка с большим количеством гравия и гальки. Она лежит на алевритах туртасской свиты верхнего олигоцена. Из 51 остатка животных 19 принадлежат рыбам, 2 — кости птиц, 1 — ребро крупного млекопитающего, 10 костей и 19 зубов принадлежат мелким млекопитающим. По коренным зубам определены:

<i>Lemmus cf. sibiricus</i> Kerr	1
<i>Microtus ex gr. savini</i> Hinton	2
<i>Allophajomys pliocaenicus</i> Kormos	2
<i>Microtini</i> gen.	4

В местонахождении Скородум II–IV остатки животных были собраны в трех точках разреза, общей высотой 43 м в 1,5 км выше пос. Скородум.

Скородум II — на высоте 20–21 м над рекой. Субгоризонтальное переслаивание песка и оторфованных слюдистых супесей. Слой песка с фауной имеет большое количество мелких карбонатных окатышей размерностью с гальку. Из 41 остатка — 11 костей рыб, 12 костей и 17 зубов грызунов.

Скородум III — на высоте 22–23 м. Пески косо- и линзовослоистые мелко- и среднезернистые с окатышами глин, окатышами карбонатных конкреций и намывным торфом. Из собранных 220 остатков 20 костей принадлежат рыбам, 18 костей и 158 зубов — мелким млекопитающим.

Скородум IV — на высоте 28–29 м над рекой. Пески мелкозернистые переслаиваются тонко с песками глинистыми. В слое содержатся окатыши глины, растительные остатки, включения карбонатных конкреций до 1,5 см. Из 69 обнаруженных остатков 33 кости принадлежит рыбам, остальные — мелким млекопитающим.

По коренным зубам определены следующие виды:

	II	III	IV
<i>Citellus</i> sp.	—	1	—
<i>Lepus</i> sp.	—	2	—
<i>Clethrionomys</i> sp.	1	2	—
<i>Lemmus</i> cf. <i>sibiricus</i> Kerr	1	19	1
<i>Prolagurus pannonicus</i> Kormos	—	—	1
<i>Mimomys</i> sp.	2	—	5
<i>Mimomys</i> ex gr. <i>savini</i> Hinton	—	47	—
<i>Allophajomys pliocaenicus</i> Kormos	3	57	8
<i>Microtini</i> gen.	3	10	—

Местонахождение Скородум VI находится в 0,6 км выше по течению р. Иртыш от местонахождения Скородум II—IV. Остатки животных были собраны на обнажении общей высотой 44—45 м в 39—40 м над рекой из базального галечника карбонатного состава и кристаллических пород с заполнением из разнозернистого глинистого песка. Из 47 остатков животных 6 костей принадлежит рыбам, 32 — мелким млекопитающим. По коренным зубам определены:

<i>Mimomys</i> sp.	1
<i>Microtus</i>	6
<i>M. ex gr. middendorffii</i> Poljakov (M_1)	2
<i>Microtini</i> gen.	6

По видовому составу и эволюционному уровню зубов полевок местонахождения Скородум I, II—IV очень близки. Наличие остатков поздних *Mimomys* и *Allophajomys* позволяет рассматривать обнаруженную фауну как аналог таманского фаунистического комплекса Украины и раздольинского фаунистического комплекса юга Западной Сибири [21].

Фауна из местонахождения Скородум VI, судя по тому, что там совместно с *Mimomys* sp. обнаружены остатки серой полевки, более позднего происхождения и, вероятно, должна датироваться ранним плейстоценом.

Летом 1981 г. А. Бородин провел дополнительный сбор материала в районе пос. Скородум. Костные остатки собирались в 1,5 км выше поселка Скородум (местонахождения Скородум а—с), что по расстоянию соответствует положению местонахождений Скородум II—IV. Материал отбирался в нескольких точках пачки "диагональных песков". На высоте около 23 м остатки животных собирались из косослоистых линз разнозернистого песка с обилием древесины (Скородум а). Они переслаиваются с линзами светлого кварцевого песка с глинистыми окатышами без крупных обломков древесины с четкой косою слоистостью, подчеркнутой темными мелкими остатками детрита (Скородум а'). На метр ниже остатки животных обнаружены в слоях среднезернистого песка с обилием глинистых окатышей без видимых остатков растений (Скородум в). Кроме того, костные остатки собраны из базальных слоев диагональных песков, лежащих на суглинко-супесях туртасской свиты, в 20 м от пляжа (Скородум с) и 21 м над пляжем (Скородум с'). В нижних слоях, наряду с крупными обломками древесины, крупными глинистыми окатышами и галькой до 5 см, встречаются крупные сильно ожелезненные конкреции. Сбор материалов был затруднен обилием обломков древесины. После первой промывки концентрат сушился и в ходе второй промывки удалялись древесные остатки.

Несомненно, подобные операции отрицательно сказывались на сохранности материала, прежде всего многочисленных раковин моллюсков и костей черепа млекопитающих, тем не менее общая сохранность материала довольно хорошая. Сохранились даже несколько челюстей землероек со всеми отростками и полными зубными рядами. Из всех ископаемых остатков большую часть костей составляют остатки рыб. Встречаются кости земноводных и птиц. По коренным зубам определены следующие виды млекопитающих:

	a	a'	в	c'	c
<i>Desmana</i> sp.	2	—	—	—	2
<i>Sorex</i> sp.	12	6	1	—	9
<i>Citellus</i> sp.	4	—	—	—	1
<i>Sicista</i> sp.	—	—	—	—	1
<i>Ochotona</i> sp.*	+	+	+	+	+
<i>Lepus</i> sp.	+	+	+	+	+
Род <i>Clethrionomys</i> (всего)	20	8	—	—	34
<i>Cl.</i> sp. (?sp. nov) (по M_1)	1	1	—	—	1
<i>Cl.</i> ex gr. <i>glareolus</i> Schreber (по M_1)	2	—	—	—	9
<i>Cl.</i> sp. (?ex gr. <i>rutilus</i>) (по M_1)	1	—	—	—	2
<i>Prolagurus pannonicus</i> Kormos	24	14	2	1	43
<i>Lemmus</i> cf. <i>sibiricus</i> Kerr	183	36	27	5	138
<i>Dicrostonyx meridionalis</i> sp. nov.	19	4	3	1	12
Род <i>Mimomys</i> (всего)	244	63	44	15	391
<i>M.</i> ex gr. <i>polonicus</i> Kowalski (по M_1)	1	—	—	—	1
<i>M.</i> ex gr. <i>savini</i> Hinton (по M_1)	2	—	—	1	6
<i>M.</i> aff. <i>pusillus</i> Mehely (по M_1)	3	2	1	1	4
<i>M.</i> (<i>Cromeromys</i>) ex gr. <i>intermedius</i> Newton (по M_1)	6	1	—	1	6
<i>Allophajomys pliocaenicus</i> Kormos (всего)	726	184	112	40	990
<i>A.</i> <i>pliocaenicus</i> Kormos (по M_1)	158	35	16	4	175

* Виды, обозначенные +, находятся на определении у М.А. Ербаевой.

При сравнении видового состава выборок из разных точек местонахождения Скородум а—с по критерию сходства Л.А. Животовского [46] выяснилось, что если различия между выборками а и а' незначительны на 95% уровне значимости ($r = 0,9922$, $I = 15,67$; $m = 7$), то различия между а и с значимы, и, следовательно, их надо анализировать как две разные выборки ($r = 0,9939$; $I = 34,28$; $m = 8$, где r — показатель сходства, I — критерий идентичности, m — количество общих видов).

Все фауны в местонахождениях Скородум а—с по видовому составу и эволюционному уровню зубной системы полевок должны рассматриваться как аналоги таманских фаун Украины и раздольинской фауны юга Западной Сибири, что подтверждает их эоценовый возраст [70]. По В.А. Зубакову [51] отложения, вмещающие обсуждаемую фауну, датируются 1070—765 тыс. лет.

Наиболее богатый материал добыт в точках Скородум с и Скородум а, что позволяет привести более подробное описание его сохранности.

Из точки Скородум с промыто 0,6 м³ породы. После промывки выбрано более 4 тыс. костных остатков млекопитающих рыб, земноводных. Среди них заметную часть составляют кости рыб. Сохранность костей млекопитающих оценивалась для родов *Allophajomys*, *Mimomys*, *Lemmus*, *Clethrionomys*, *Prolagurus*. Для них общее количество M_1 составило 332.

В этом местонахождении, как и в других, содержащих остатки *Lemmus* и *Mimomys*, плечевые кости диагностировать до рода не удалось, поэтому соответствующий показатель сохранности материала дается для всех полевок общий. Сумма баллов показателей сохранности у разных видов колеблется от 15 до 19 (табл. 7). Этот показатель изменяется в данном случае незначительно, но его абсолютные значения малы. Такая небольшая сумма баллов обусловлена относительно малым количеством всех элементов посткраниального скелета. Обнаружено всего семь лопаточных костей, 12 пяточных и 42 плечевых. Сохранность зубной системы также весьма посредственная — у большинства родов совсем нет верхних зубов в челюстях, менее 10% нижних зубов находится в челюстях. Сохранность резцов вполне удовлетворительная, 53% из них имеют режущую грань.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что костные остатки перед тем, как попали в местонахождение Скородум с подверглись существенной сортировке и переработке в водном потоке. Эта переработка у разных родов происходила более или менее одинаково, что дает нам право считать обнаруженную фауну целостным комплексом, без посторонних элементов.

В местонахождении Скородум в объеме промытой породы 0,5 м³, а концентрация материала близка к таковой в местонахождении Скородум с. Сравнение балльных показателей сохранности для них (табл. 7) показывает, что оба месторождения относятся к одному типу — вторичных с заметной сортировкой материала, однако и для местонахождения Скородум а нет оснований считать какие-то остатки чужеродными основной фауне, за исключением, возможно, единичных зубов *M. ex gr. polonicus*.

Местонахождения у пос. Романово. В 1,5 км ниже по течению от пос. Романово обнажается 63-метровый правый берег Иртыша. Разрез этого обнажения является опорным для внеледниковой зоны Западной Сибири и хорошо описан в литературе [94].

Летом 1980 г. отрядом Зауральской съёмочной партии ТКГРЭ под руководством Ю.П. Черепанова в двух точках разреза были собраны остатки мелких млекопитающих. На высоте 21–22 м от пляжа остатки животных получены из базальтовых слоев "диагональных песков" (Романово I), лежащих на отложениях абросимовской свиты.

Вмещающие породы представлены песками разнозернистыми линзовослоистыми со значительным количеством глинистых окатышей, гальки кристаллических пород, древесины.

На высоте 40 м (Романово II) кости мелких млекопитающих получены из слоев супеси оторфованной легкой с линзами разнозернистого песка с гравием. По геоморфологическим представлениям эти слои являются аналогами чурымской свиты.

По коренным зубам определены следующие виды млекопитающих:

	Романово I	Романово II
<i>Citellus</i> sp.	1	—
<i>Clethrionomys</i> sp.	3	—
<i>Prolagurus pannonicus</i> Kormos	2	—
<i>Lagurini</i> gen. (? <i>Lagurus</i>)	—	1
<i>Lemmus</i> cf. <i>sibiricus</i> Kerr	6	—
<i>Mimomys</i> sp.	25	4

<i>Allophajomys pliocaenicus</i> Kormos (всего)	30	—
<i>A. pliocaenicus</i> Kormos (по M ₁)	8	—
<i>Microtus</i> ex gr. <i>middendorffii</i> Poljakov (по M ₁)	—	1

Видовой состав позволяет говорить о том, что местонахождения Романово I и Романово II характеризуют два последовательных этапа развития четвертичной фауны мелких млекопитающих. Фауна местонахождения Романово I по эволюционному уровню животных аналогична фаунистическим группировкам из местонахождений Скородум I, II—IV, а—с и может быть датирована концом плиоцена (зоплейстоценом). Фауна местонахождения Романово II — более поздняя. В ней уже отсутствуют полевки рода *Allophajomys* и обнаружены остатки серой полевки *M. ex gr. middendorffii* Poljakov. По видовому составу эта фауна близка фаунам местонахождения Скородум VI.

Летом 1981 г. А. Бородиным были проведены дополнительные сборы ископаемого материала у пос. Романово. Остатки животных были получены из слоев, соответствующих описанию точки Романово I (Романово 1 с) и на 10 м выше по разрезу из песков разнозернистых косолинзовослоистых с небольшим количеством глинистых окатышей диаметром не более 1,5 см и мелкими растительными остатками (Романово 3). Из большого количества остатков животных (моллюсков, рыб, земноводных, птиц, млекопитающих и пр.) по коренным зубам определены следующие формы мелких млекопитающих:

	Романово 1с	Романово 3
<i>Desmana</i> sp.	8	—
<i>Sorex</i> sp.	37	2
<i>Citellus</i> sp.	9	—
<i>Trogotherium</i> sp.	1	—
<i>Sicista</i> sp.	—	1
<i>Ochotona</i> sp.	+	+
<i>Lepus</i> sp.	+	+
<i>Pliomys</i> sp.	1	—
Род <i>Clethrionomys</i> (всего)	138	4
<i>Cl. sp.</i> (? sp. nov.) (по M ₁)	11	—
<i>Cl. ex gr. glareolus</i> Schreber (по M ₁)	13	2
<i>Cl. sp.</i> (? cf. <i>rutilus</i>) (по M ₁)	3	—
<i>Prolagurus pannonicus</i> Kormos	93	7
<i>Lemmus</i> cf. <i>sibiricus</i> Kerr	291	27
<i>Dicrostonyx meridionalis</i> sp. nov.	27	4
Род <i>Mimomys</i> (всего)	1009	69
<i>M. ex gr. polonicus</i> Kowalski (по M ₁)	7	—
<i>M. ex gr. savini</i> Hinton (по M ₁)	10	—
<i>M. aff. pusillus</i> Mehely (по M ₁)	5	—
<i>M. (Cromeromys) ex gr. intermedius</i> Newton (по M ₁)	18	—
<i>Allophajomys pliocaenicus</i> Kormos (всего)	2110	176
<i>A. pliocaenicus</i> Kormos (M ₁)	609	40

Кроме того, среди костей посткраниального скелета была определена плечевая кость крупного представителя подсемейства *Talpinae*. Сохранность материала в точке Романово 3 гораздо хуже, чем Романово 1 с. Костные остатки сильно ожелезнены и более хрупкие. Как по видовой принадлежности, так и по сохранности костные остатки из местонахождения Рома-

ново 1с сходны с выборкой из местонахождения Скородум ($r = 0,9998$, $I = 1,82$, $m = 8$), что указывает на синхронность формирования этих местонахождений.

Сохранность костей и зубов в местонахождении Романово 1с самая плохая из всех точек сбора, давших массовый материал. Как видно из табл. 7, почти по каждому показателю балльные оценки для этой точки на единицу меньше, чем в местонахождении Скородум с, суммы же баллов примерно на 5 меньше. Суммы семи баллов у разных родов колеблются от 16 до 13. Сохранность остатков полевков оценивалась по 1116 М₁, по 2844 остальным щечным зубам, 1153 резцам. Посткраниальный скелет представлен всего (из учитываемых в анализе) 50 плечевыми, 3 лопаточными, 18 пяточными костями. Такое диспропорциональное соотношение числа зубов и костей посткраниального скелета нельзя объяснить за счет разрушения последних на месте захоронения, как, например, в местонахождении Казым-Мьис, потому что все кости хорошо минерализованы и не рассыпались. О существенной сортировке и механической переработке костей в русловом гравии говорят все показатели сохранности, однако, как и в большинстве обсуждавшихся выше местонахождений, все роды, представленные массовым количеством остатков, имеют, относительно первичных местонахождений, одинаковую сохранность. В противоположность другим местонахождениям, в нем имеются явно чужеродные основной фауне элементы: 5 зубов какого-то примитивного хомяка, 1 зуб *Pliomys* sp. и, возможно, 22 зуба, отнесенных к *M. ex gr. polonicus*. При малом количестве остатков этих форм, их анализ с помощью показателей сохранности провести нельзя. Все зубы изолированы, а показатель равномерности для *M. ex gr. polonicus* может быть оценен в три балла. Это, думается, наиболее сложный случай для выявления переотложенных из других геологических тел элементов. Когда на фоне относительно хорошей сохранности встречаются несколько родов или видов с худшей сохранностью, это легко можно уловить с помощью предложенных показателей. В случаях же, когда приходится иметь дело с материалом плохой сохранности, выделение в нем групп с еще худшей сохранностью по предложенным показателям невозможно.

Местонахождение Крапива II. Фаунистические остатки получены из обнажения высотой 58 м, находящегося на правом берегу р. Иртыш в 7 км выше по течению от пос. Крапива Вагайского района Тюменской области.

Остатки животных собраны на уровне 21–22 м над рекой из линз базального глинистого галечника, представленного окатышами серых и коричневых глин. Его подстилают суглинки с прослоями песков талагайкинской свиты.

Из обнаруженных 52 остатков животных 12 принадлежат рыбам. По коренным зубам определены следующие виды млекопитающих:

<i>Lemmus sibiricus</i> Kerr	1
<i>Dicrostonyx meridionalis</i>	2
<i>Miomys</i> sp.	4
<i>Allophajomys pliocaenicus</i> Kormos (всего)	5
<i>A. pliocaenicus</i> Kormos (по М ₁)	2

По эволюционному уровню зубов *Miomys* (поздняя гипсодонтная форма) и *Allophajomys* обсуждаемая фаунистическая группировка может быть сопоставлена с поздними таманскими фаунами Западной Украины

и раздольинским комплексом юга Западной Сибири, что позволяет датировать ее второй половиной эоплейстоцена. По видовому составу фаунистическая группировка из местонахождения Крапива II близка к олерским фаунам из северо-восточной Сибири и сопоставима с западноевропейской фауной из местонахождения Валеро.

Местонахождения у пос. Кошелево. Остатки животных получены из двух точек обнажения, находящегося на правом берегу р. Иртыш у пос. Кошелево. Высота обрыва — 56 м. Материал получен из разных горизонтов аллювиальной тобольской свиты, которая отчетливо расчленяется на две самостоятельные пачки (циклотемы), разделенные поверхностью размыва. Ранее фауны из обоих горизонтов рассматривались как единое целое [70].

Кошелево I. Остатки животных собраны с высоты 1,5–2 м над уровнем реки из разнородного гравийного песка с большим количеством остатков древесины и более мелких растительных остатков. Из собранных 529 остатков животных 5 принадлежат жукам и 23 рыбам, остальные — остатки скелета млекопитающих. Перечень видов млекопитающих, определенных по коренным зубам, приведен ниже.

Кошелево II. Остатки животных получены из базальной линзы глинистого гравелита в разнородном песчаном заполнителе с высоты 12–13 м над уровнем реки. В составе песка преобладает мелкая фракция. Присутствуют обломки древесины и более мелкие растительные остатки. Из 537 остатков животных 7 принадлежат жукам, 71 — рыбам, 459 — млекопитающим. Виды млекопитающих, определенные по коренным зубам, перечислены ниже.

Кошелево I Кошелево II

<i>Sorex</i> sp.	—	1
<i>Ochotona</i> sp.	7	3
<i>Clethrionomys</i> ex gr. <i>glareolus</i> Schreber	5	3
<i>Lagurus</i> aff. <i>transiens</i> Janossy	7	—
<i>Lagurus</i> sp.	—	2
<i>Dicrostonyx</i> ex gr. <i>renidens</i> — <i>simplior</i>	6	—
<i>Lemmus</i> cf. <i>sibiricus</i> Kerr	11	12
Род <i>Mimomys</i> (всего)	6	—
<i>M. pusillus</i> Mehely (по M ₁)	3	—
<i>Microtus</i> vel <i>Allophajomys</i>	5	—
Род <i>Microtus</i> (всего)	69	78
<i>M. gregalis</i> Pallas (по M ₁)	7	13
<i>M. oeconomus</i> Pallas (по M ₁)	5	5
<i>M. ex gr. arvalis</i> — <i>agrestis</i> (по M ₁)	—	2
<i>M. ex gr. middendorffii</i> — <i>hyperboreus</i> (по M ₁)	1	—

Судя по видовому составу, фауна из нижнего костеносного горизонта (Кошелево I) является, вероятно, северным вариантом вяткинского фаунистического комплекса, выделенного В.С. Зажигиным для юга Западной Сибири [49], и может датироваться первой половиной раннего плейстоцена. В верхнем костеносном горизонте (Кошелево II) присутствуют формы, характерные для широкого временного интервала средний — поздний плейстоцен.

Очевидно, местонахождения Кошелево I и Кошелево II характеризуют два последовательных этапа развития териофауны плейстоцена данной территории.

Местонахождение Семейка. Местонахождение расположено на правом берегу р. Иртыш в 8 км ниже по течению от пос. Семейка. Разрез обследованного обнажения является опорным для внеледниковой зоны Западно-Сибирской низменности и подробно описан в литературе [29, 14]. Фаунистические остатки собраны из обнажения высотой 40 м в 1 м над глинами семейкинской свиты из слоев с *Corbicula fluminalis* чембакчинской свиты. Из многочисленных остатков по коренным зубам определены следующие виды млекопитающих:

	1981 г.	1982 г.
<i>Sorex</i> sp.	—	14
<i>Ochotona</i> sp.	9	58
<i>Lepus</i> sp.	—	4
Род <i>Clethrionomys</i> (всего)	2	38
<i>Cl. ex gr. glareolus</i> Schreber (по M_1)	1	6
<i>Cl. cf. rutilus</i> Pallas (по M_1)	—	4
<i>Dicrostonyx</i> cf. <i>henseli</i> Hinton	13	75
<i>Lemmus</i> cf. <i>sibiricus</i> Kerr	13	180
<i>Arvicola</i> aff. <i>mosbachensis</i> Schmidtgen	1	10
Род <i>Microtus</i> (всего)	43	521
<i>M. gregalis</i> Pallas (по M_1)	1	53
<i>M. oeconomus</i> Pallas (по M_1)	6	79
<i>M. agrestis</i> Linnaeus (по M^2)	—	2
<i>M. ex gr. arvalis</i> — <i>agrestis</i> (по M_1)	1	5
<i>M. ex gr. middendorffii</i> — <i>hyperboreus</i> (по M_1)	4	20
<i>M. malei</i> Hinton (по M_1)	3	8

Морфотипические характеристики копытного лемминга и узкочерепных полевок позволяют датировать это местонахождение средним плейстоценом. Видовой состав сопоставим с фаунами современных лесотундр. Костный слой в месте сбора имел мощность 30 см и образован почти сплошь ракушняком с заполнением мелкозернистым песком и небольшим количеством окатышей подстилающих глин. Такие специфические условия захоронения плохо отразились на сохранности материала. Несмотря на многочисленность остатков мелких млекопитающих, все они сильно раздроблены. Даже резцы имеют всего четвертый балл сохранности — наименьший из всех исследованных местонахождений, за исключением Казым-Мыса. Очень мало остатков всех костей посткраниального скелета. Относительно малы и показатели равномерности сохранности зубов из-за плохой сохранности мелких зубов. Тем не менее, ни одна из групп полевок не выделяется из общей массы остатков какими-либо особенностями сохранности, что дает нам право рассматривать всю фауну этого местонахождения как синхронную.

Местонахождение Чембакчино. Местонахождение расположено на правом берегу р. Иртыш выше пос. Чембакчино Ханты-Мансийского района Ханты-Мансийского автономного округа. Оно неоднократно описывалось в литературе [29, 54]. Общая высота обнажения около 60 м. Фаунистические остатки собраны из верхней части отложений чембакчинской свиты в 25 м над уровнем реки из слоя глинистых гравелитов. Работы

велись в течение двух полевых сезонов — в 1980 и 1981 гг. Кроме костных остатков млекопитающих обнаружены многочисленные остатки жуков, моллюсков, в том числе *S. fluminalis*, рыб, птиц. По коренным зубам определены следующие виды млекопитающих:

	1980 г.	1981 г.
<i>Sorex</i> sp.	3	2
<i>Citellus</i> sp.	—	1
<i>Ochqtona</i> ex gr. <i>hyperborea</i> *	53	18
<i>Lepus</i> sp.	1	—
Род <i>Clethrionomys</i> (всего)	31	8
<i>Cl. ex gr. glareolus</i> Schreber	4	2
<i>Cl. cf. rutilus</i> Pallas	4	2
<i>Lagurus</i> sp.	4	3
<i>Dicrostonyx</i> cf. <i>henseli</i> Hinton	100	35
<i>Lemmus</i> cf. <i>sibiricus</i> Kerr	347	173
Род <i>Microtus</i> (всего)	768	222
<i>M. gregalis</i> Pallas (по M_1)	89	35
<i>M. oeconomus</i> Pallas (по M_1)	57	29
<i>M. agrestis</i> Linnaeus (по M^2)	—	2
<i>M. ex gr. arvalis</i> — <i>agrestis</i> (по M_1)	8	4
<i>M. ex gr. middendorffii</i> — <i>hyperboreus</i> (по M_1)	19	4
<i>M. malei</i> Hinton (по M_1)	6	2

* Определение М.А. Ербаевой.

Идентичность видовых списков и соотношения отдельных форм позволяют объединить сборы двух полевых сезонов в одну выборку. Эволюционный уровень микротин указывает на среднеплейстоценовый возраст местонахождения. В.С. Волкова считает, что отложения, содержащие *S. fluminalis*, синхронны миндель-рисским слоям Русской равнины [29]. Видовой состав описанной фаунистической группировки и эволюционный уровень отдельных форм полевок близок к таковому из местонахождения Семейка. Существенным по сравнению с фауной из местонахождения Семейка является наличие в чембакчинской выборке немногочисленных остатков пеструшек, что придает ей характер "смешанных" фаун перигляциальной гиперзоны.

Сохранность костных остатков в местонахождении "Чембакчино" можно описать для четырех родов, представленных достаточным количеством остатков (табл. 7). Остатки настоящих и копытных леммингов имеют практически одинаковую сохранность; немногим хуже сохранились кости серых полевок и еще несколько хуже рыжих. Однако эти различия в сохранности вполне укладываются в рамки тех, которые существуют в первичных местонахождениях и не дают права считать какие-либо остатки переотложенными сильнее других. Все они пострадали от переработки в водном потоке довольно сильно. Совсем нет зубов, сохранившихся в верхних челюстях, не более чем в один балл можно оценить степень сохранности зубов в нижних челюстях. Довольно высокий балл имеет сохранность резцов, а посткраниальный скелет разрушен существенно, велика потеря всех мелких элементов как в зубной системе (что сказалось на малых показателях равномерности сохранности у серых и рыжих полевок), так и в остальном скелете. Даже плечевые кости сохранились плохо, если сравни-

вать с такими местонахождениями, как Хашгорт и 430а км. Однако сравнение сохранности костных остатков в местонахождении Чембакчино с другими местонахождениями из чембакчинской свиты на Иртыше и, тем более, с более древними, показывает, что здесь остатки имеют не самую плохую сохранность, и главное — довольно однообразную.

Местонахождение Горноправдинск. Местонахождение расположено в 550 м выше устья р. Карагайки. Костные остатки получены из косослоистых разнозернистых песков в 16—17 м над уровнем воды. Общая высота обрыва — 26 м. Из 281 остатка животных млекопитающим принадлежит 146. По коренным зубам определены следующие виды:

<i>Ochotona</i> sp.	1
<i>Clethrionomys</i> sp.	2
<i>Dicrostonyx</i> sp.	1
<i>Lemmus</i> cf. <i>sibiricus</i> Kerr	9
Род <i>Microtus</i> (всего)	29
<i>M. gregalis</i> Pallas (по M_1)	3
<i>M. oeconomus</i> Pallas (по M_1)	7
<i>M. ex gr. middendorffii</i> — <i>hyperboreus</i> (M_1)	2

Видовой состав характерен для широкого временного интервала — конец раннего — поздний плейстоцен. Малочисленность диагностических зубов полевок не позволяет дать более определенную датировку.

Местонахождения у пос. Бобровка (Горный Денщик). На правобережье р. Иртыш у пос. Бобровка в верхней части обнажения общей высотой 38—40 м из двух разновозрастных толщ были собраны фаунистические остатки. На высоте 12—13 м над рекой из слоев чембакчинской свиты, лежащей на отложениях туртасской свиты, из линзовидных прослоек глинистого гравелита с включением мелких растительных остатков и намывного торфа получены остатки животных. Мощность линз 0,2—0,3 м (Бобровка II). Из обнаруженных 392 остатков рыб и млекопитающих 336 принадлежат последним. Определенные по коренным зубам виды перечислены ниже. Из базального горизонта ялбыньинской свиты в 18 м над рекой были получены костные остатки из слоев разнозернистого песка с гравием, представленным как глинистыми окатышами, так и минеральными (Бобровка I). В этом местонахождении из 95 остатков позвоночных животных 10 принадлежат рыбам, остальные — млекопитающим. Определенные по коренным зубам виды перечислены ниже.

	Бобровка I	Бобровка II
<i>Sorex</i> sp.	—	1
<i>Ochotona</i> sp.	2	3
<i>Lagurus</i> ex gr. <i>transiens</i> Janossy	—	6
<i>Dicrostonyx</i> sp.	2	1
<i>Lemmus</i> cf. <i>sibiricus</i> Kerr	7	18
Род <i>Microtus</i> (всего)	4	67
<i>M. gregalis</i> Pallas (по M_1)	1	6
<i>M. oeconomus</i> Pallas (по M_1)	2	9
<i>M. ex gr. middendorffii</i> — <i>hyperboreus</i> (по M_1)	—	2

Для палеонтологической датировки местонахождения этот объем материала недостаточен. В целом в обоих случаях фауна несет бореальные

отпечатки и близка к плейстоценовым перигляциальным смешанным фаунам.

Местонахождение Ярсино. Местонахождение расположено на левом берегу правобережного притока Иртыша р. Демьянка в 500 м ниже по течению от изб Ярсиных. Костные остатки получены из базальных слоев ялбыньинской свиты, лежащей на диагональных песках, относимых к тобольской свите. Остатки млекопитающих залежали в 1,5 м над уровнем воды в слое мощностью 20 см, представленном гравийником из окатышей синих глин и разнозернистого песка и мелкого гравия кристаллического. Многочисленны остатки позвоночных, моллюсков и растений. Материал получен из двух точек разреза в пределах одной толщи, расположенных в 10 м друг от друга. В точке Ярсино^а отложения более ожелезнены, но видовой состав и соотношение остатков сходны с выборкой из точки Ярсино, поэтому Ярсино и Ярсино^а рассматриваются как одно местонахождение. Всего собрано 3550 изолированных зубов и фрагментов челюстей мелких млекопитающих. Из них определено:

<i>Desmana cf. moschata</i> Linnaeus	2
<i>Sorex sp.</i>	15
<i>Lepus sp.</i>	16
<i>Ochotona sp.</i>	83
<i>Citellus sp.</i>	4
Род <i>Clethrionomys</i> (всего)	81
<i>Cl. rufocanus</i> Sundevall (по M ₁)	1
<i>Cl. ex gr. glareolus</i> Schreber (по M ₁)	15
<i>Cl. cf. rutilus</i> Pallas (по M ₁)	8
<i>Lagurus cf. lagurus</i> Pallas	185
<i>Dicrostonyx cf. henseli</i> Hinton	658
<i>Lemmus cf. sibiricus</i> Kerr	718
<i>Arvicola aff. mosbachensis</i> Schmidtgen	8
Род <i>Microtus</i> (всего)	1660
<i>M. gregalis</i> Pallas (по M ₁)	267
<i>M. oeconomus</i> Pallas (по M ₁)	67
<i>M. ex gr. arvalis - agrestis</i> (по M ₁)	10
<i>M. ex gr. arvalis</i> Pallas (по M ₁)	5
<i>M. ex gr. middendorffii-hyperboreus</i> (по M ₁)	59
<i>M. malei</i> Hinton (по M ₁)	15
<i>Microtus sp.</i> (по M ₁)	4

Поскольку в этом местонахождении обнаружены в совместном залегании пеструшки и лемминги, необходимо более детально рассмотреть сохранность материала, чтобы исключить возможность ошибок при фаунистической и стратиграфической интерпретации данных. Многие исследователи с большим сомнением относятся к реальности таких сообществ, в которых вместе обитали эти полевки, столь разные по современному распространению и экологическим особенностям. Еще большее недоумение может вызвать находка выхухоли в одном слое с леммингами.

Все это заставляет с максимальной подробностью рассмотреть тафономические особенности этого местонахождения. Как уже отмечалось, костные остатки залежали в плотном гравелите из окатышей глин разного цвета и гравия кристаллических пород. Костные остатки имеют окраску, соответствующую вмещающей породе — они то охристые, то коричневатые, то почти черные. Такая пестрота в окраске дает возможность прове-

ритель, насколько захороненная здесь фауна является целостным образованием. Основное количество всех остатков посткраниального скелета имеет коричневую окраску. Есть темно-умбровые, желтовато-бурые и охристо-желтые. Распределение плечевых костей по этим цветовым группам у копытных леммингов не отличается от других групп грызунов, плечевые кости которых нам удалось определить. Окраску зубов (M_1) определить сложнее из-за того, что эмаль, репаративный и основной дентин окрашены по-разному. За основу сравнений был принят цвет основного дентина. Среди M_1 пеструшек черных оказалось 15%, коричневых — 59% и желтовато-бурых — 25%. У копытных леммингов распределение M_1 по цветовым группам оказалось похожим, но с меньшим процентом черных зубов (соответственно 1%, 60%, 38%). Кроме того, один зуб имел охристо-желтую окраску. Самый большой процент черных зубов — 38% имели полевки *Clethrionomys*, коричневых среди них оказалось 54 и 8% желтовато-бурых. Зубы выхухоли имели черную окраску со слабым оттенком коричневого.

Балльные показатели сохранности костных остатков показывают весьма посредственную сохранность зубной системы и плохую сохранность посткраниального скелета (см. табл. 7). Лопаточные кости в Ярсино вообще не обнаружены, а сохранность мелких пяточных костей плоха и оценена всего в один балл. Самую плохую сохранность зубной системы (из форм, для которых проводилась балльная оценка) имеют полевки рода *Clethrionomys*. Суммы баллов для всех родов так малы (от 12 до 16), что позволяют отнести Ярсино к группе местонахождений с весьма сильной переработкой костных остатков. Дополнительный учет данных по окрашенности зубов не позволяет полностью исключить возможность тафономического смещения здесь разновозрастных остатков.

Местонахождение Шахматовка I. Местонахождение расположено на левом берегу р. Демьянки примерно в 10 км выше по течению от устья р. Шахматовка. Высота обследованного обрыва около 10 м. Из костеносной линзы песков с гравием, находящейся в 1,5–2 м над водой, извлечено около тысячи костных остатков мелких млекопитающих. По коренным зубам определены следующие виды:

<i>Lepus</i> sp.	2
<i>Ochotona</i> sp.	12
<i>Citellus</i> sp.	2
<i>Clethrionomys</i> sp.	2
<i>Lagurus</i> cf. <i>lagurus</i> Pallas	12
<i>Dicrostonyx</i> cf. <i>gullielmi</i> Sanford	23
<i>Lemmus</i> cf. <i>sibiricus</i> Kerr	34
Род <i>Microtus</i> (всего)	59
<i>M. gregalis</i> Pallas (по M_1)	13
<i>M. ex gr. arvalis</i> — <i>agrestis</i> (по M_1)	2
<i>M. ex gr. middendorffii</i> — <i>hyperboreus</i> (по M_1)	2

Кроме того, обнаружено два фрагмента челюсти какого-то мелкого хищника. В целом видовой состав фауны из местонахождения Шахматовка I близок "смешанным" фаунам перигляциальной зоны. Вероятнее всего, обнаруженная фаунистическая группировка относится к рубежу средний—поздний плейстоцен.

Местонахождение Шахматовка II. Местонахождение находится на левом берегу р. Демьянка, примерно в 5 км выше устья р. Шахматовка. Из линзы песков с гравием, находящейся приблизительно в 12 м от верха обрыва и 1,5 м над водой, отмыто более тысячи костных остатков мелких млекопитающих. По коренным зубам определены следующие виды:

<i>Sorex</i> sp.	3
<i>Ochotona</i> sp.	16
<i>Citellus</i> sp.	3
<i>Clethrionomys</i> sp.	5
<i>Lagurus</i> cf. <i>lagurus</i> Pallas	4
<i>Dicrostonyx</i> cf. <i>henseli</i> Hinton	47
<i>Lemmus</i> cf. <i>sibiricus</i> Kerr	87
Род <i>Microtus</i> (всего)	189
<i>M. gregalis</i> Pallas (по M_1)	46
<i>M. oeconomus</i> Pallas (по M_1)	5
<i>M. ex gr. arvalis-agrestis</i> (по M_1)	2
<i>M. ex gr. middendorffii-hyperboreus</i> (по M_1)	2

По геоморфологическим характеристикам и по видовому составу костных остатков местонахождение Шахматовка II близко к Шахматовке I.

Глава II

ХАРАКТЕРИСТИКА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА ПОЛЕВОК

Млекопитающие различных систематических групп имеют в зубной системе ряд морфологических черт, отличающих их друг от друга. Чем выше ранг таксона, тем очевидней различие в строении и морфологии зубов. Принадлежность какому-либо таксону определяется в основном по следующим группам признаков: строение альвеолярной части зуба (отсутствие или наличие корней, их количество, время закладки), наличие или отсутствие отложений наружного цемента во входящих углах зубов, рисунок жевательной поверхности зуба, степень дифференциации эмали. Наиболее широко описание признаков, характеризующих строение зубной системы, применяется в исследованиях по изменчивости и филогении полевок. Несмотря на наличие переходных форм, в рисунках жевательной поверхности одноименных коренных зубов у некоторых близких видов [102] всегда существует специфичный набор морфотипов, присущий только данному конкретному таксону. Это показано как на рецентном, так и на ископаемом материале [1, 2, 3, 20, 47, 48, 69, 74, 75, 102]. Обширная литература, посвященная изменчивости коренных зубов представителей подсемейства *Microtinae*, позволяет определить видовую принадлежность ископаемого материала и провести хронологические и стратиграфические корреляции рассматриваемых нами фаунистических группировок севера Западной Сибири с описанными в литературе фаунами других регионов, а также проследить эволюцию зубной системы отдельных видов в пределах Западно-Сибирской низменности. При морфологическом опи-

сании коренных зубов использовалась терминология, принятая в отечественной и зарубежной литературе. Схема промеров третьего верхнего коренного зуба (M^3) для полевых родов Lemmus и Muurus была разработана при участии Т.П. Коуровой. Величина входящих углов коренных зубов оценивалась при помощи окуляр-транспортира по методике В.А. Кочева [56]. Для оценки морфологических характеристик первого нижнего коренного зуба (M_1) узкочерепной полевки была разработана оригинальная схема промеров. Остальные промеры были заимствованы из литературных источников [3, 85, 86, 104]. Основные промеры зубов полевок разных групп изображены на рис. 2. Схемы промеров и описания коренных зубов копытного лемминга приведены на рис. 13.

Для оценки степени сложности рисунка жевательной поверхности M_1 узкочерепной полевки и M^3 настоящего лемминга был применен факторный анализ по нескольким мерным признакам, отражающим морфологические особенности зубов. Расчет производился в вычислительном центре ИЭРЖ УНЦ АН СССР на ЭВМ СМ-3 по программе, составленной Ю.А. Елькиным. Преимуществом факторного анализа в ряду других методов многомерной статистики является то, что он позволяет интерпретировать большие корреляционные матрицы путем перехода от многих исходных параметров к нескольким группам и тем самым уменьшить исходное признаковое пространство без значимой потери информации. Обычно в первые три компоненты входит до 80% изменчивости исходных данных. Содержательная оценка вклада каждого исходного признака в каждую компоненту позволяет выяснить морфологическое содержание этих новых координат или факторов. Расположение в новой системе координат всех взятых объектов позволяет получить наглядную картину их распределения относительно друг друга и тем самым проклассифицировать их в пространстве факторов [41, 44, 52]. На первом этапе каждая выборка обчисывалась отдельно, в результате чего выяснились общие тенденции группирования исходных признаков. Так, во всех выборках узкочерепных полевок в первый фактор, включающий до 50% всей дисперсии, основной вклад вносили признаки, связанные с размерно-возрастными показателями и хорошо коррелирующие с длиной зуба. Во вторую компоненту вошли, в основном, признаки, описывающие выраженность буксального входящего угла. Остальные факторы в основном отражают в разной степени сложность лабильной части зуба. На втором этапе весь материал рассматривался как единая выборка, причем каждый экземпляр имел порядковый номер, что позволяло определить его координаты в факторном пространстве, а также координаты каждой выборки. Вклад исходных переменных в формирование основных компонент — такой же, как и в каждой отдельной выборке.

Подобным образом были проанализированы третьи верхние коренные зубы настоящих леммингов. Как и в случае с узкочерепными полевыми, первый фактор обусловлен размерно-возрастными показателями. Основной вклад во второй фактор вносят признаки, характеризующие степень выраженности первого внутреннего и второго наружного входящих углов и их положение относительно друг друга. Третий фактор связан с признаками, описывающими третьи входящие углы.

Дальнейший анализ показал, что наиболее диагностичной для узкочереп-

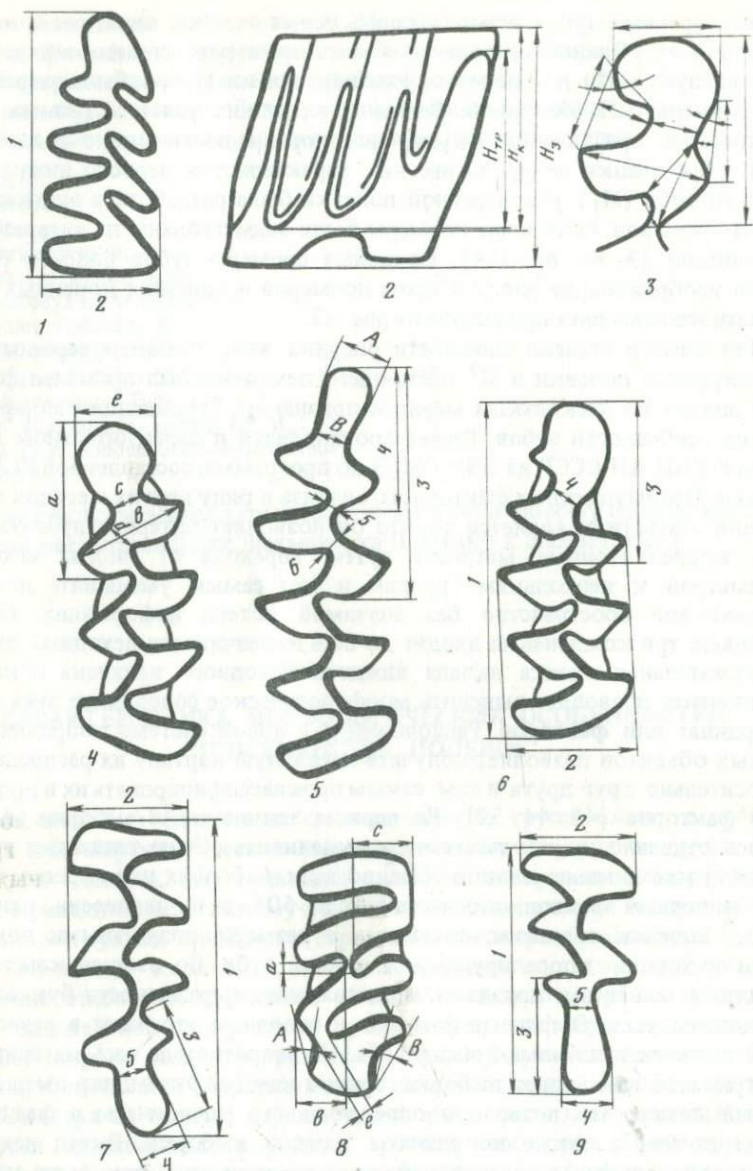


Рис. 2. Схема промеров коренных зубов полевок

Фиг. 1—2. Схема промеров M_1 корнезубных полевок

Фиг. 3. Промеры передней непарной петли M_1 *Microtus gregalis*

Фиг. 4. Промеры параконидного отдела M_1 *Allophajomys pliocaenicus*

Фиг. 5. Промеры параконидного отдела M_1 полевок трибы Lagurini

Фиг. 6. Промеры M_1 *Microtus oecconomus*

Фиг. 7. Промеры M_3 полевок рода Lagurus

Фиг. 8. Промеры M_3 полевок трибы Lemmini

Фиг. 9. Промеры M_3 полевок рода Prolagurus

(1 — длина зуба; 2 — ширина зуба; $H_{тр}$ — высота трака; H_k — высота коронки; H_3 — высота зуба)

ных полевков, кроме размерных характеристик, является величина буккального входящего угла передней непарной петли M_1 , а для настоящих леммингов — величина третьих входящих углов.

Ниже приводится описание коренных зубов полевков (подсемейства *Microtinae*, *Core*) из четвертичных местонахождений севера Западной Сибири. В таблицах использованы следующие обозначения: n — объем выборки, \bar{a} — среднее арифметическое, $S_{\bar{a}}$ — ошибка среднего, σ — среднее квадратическое отклонение.

Т Р И Б А CLETHRIONOMYINI, HOOPER ET HART, 1962

Коренные зубы могут быть с корнями или без них, с отложениями или без отложений наружного цемента. Эмаль у отдельных форм дифференцирована в различной степени. Параконидный отдел M_1 усложнен от одного до двух раз [39].

ПОДТ Р И Б А P L I O M Y I, K R E T Z O I, 1969

Р о д *Pliomys* Mehely, 1914

Pliomys sp.

Местонахождения и материал: 1 M_1 (Романово Ic).

Размеры M_1 (мм): длина — 3,2; ширина — 1,4; общая высота зуба с корнями — 5,1; высота зуба без корней — 4,4; высота трака — 3,0.

Описание и сравнение. Зуб с двумя хорошо развитыми корнями (рис. 3) без отложений цемента во входящих углах конидов. Эмаль почти везде одинаковой толщины, несколько утончается во входящих углах. Дентиновые поля соединены друг с другом слияниями не меньше двойной толщины эмали. Слияния нет только между гипоконидом и энтоконидом. Вершины входящих углов — с изломом в задне-переднем направлении. С наружной стороны зуба — три, а с внутренней — четыре входящих угла.

По размерам и количеству входящих углов описываемый зуб близок к зубам группы "uscainicus" [3, 86], но отличается большей гипсодонтностью и более развитым дентиновым траком на передне-буккальной стороне

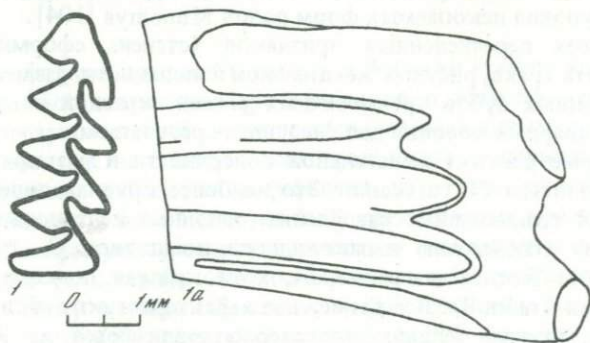


Рис. 3. M_1 *Pliomys* sp.

Фиг. 1 — жевательная поверхность

Фиг. 1 а — буккальная сторона

головки параконидного комплекса. Отсутствие в сборах других коренных зубов этой формы не позволяет провести точное видовое определение. Единичность находки и незначительные следы окатанности на коронке, возможно, свидетельствуют о перетолжении данного материала из более древних слоев. Тем не менее, находка ценна уже тем, что является первой для территории севера Западной Сибири и расширяет представление о границах распространения этого рода в позднплиоценовое время.

ПОДТРИБА CLETHRIONOMYS GROMOV, 1972

Род *Clethrionomys Tilesius*, 1850

Для полевок этого рода характерны коренные зубы с двумя корнями, отложениями наружного цемента во входящих углах и слабо дифференцированной эмалью. Параконидный отдел первого нижнего коренного зуба усложнен не более одного раза. Полевки лесные встречаются уже в составе позднплиоценовых (эоплейстоценовых) фаун и являются одной из наиболее древних групп современных полевок [39, 49, 50, 86, 101, 109]. Все ныне известные ископаемые и современные формы тяготеют, по мнению И.М. Громова [39], к трем основным евразийским видам; *Clethrionomys rutilus* Pall., *Cl. glareolus* Schreber, *Cl. rufocanus* Sundevall. Если моляры красно-серой полевки довольно хорошо идентифицируются как по размерным, так и по морфотипическим характеристикам (рис. 4), то для рыжей и красной полевок, при известной специфичности коренных зубов, видовое определение в отдельных случаях затруднено из-за наличия переходных форм. Кроме того, как и для большинства корнезубых форм, характерна сильная возрастная изменчивость рисунка жевательной поверхности моляров. Чтобы учесть ее, весь материал группировался по степени сформированности корней зубов. Этот признак является хорошим показателем онтогенетического уровня развития зверька и широко используется при определении возрастных групп как у современных, так и ископаемых корнезубых полевок [17, 18, 81, 87, 114, 116, 118]. При изучении коренных зубов лесных полевок мы обращали внимание на развитость дентинового трака на передне-буккальной стороне первого нижнего моляра. Этот признак применяется, например, при оценке эволюционного уровня ископаемых форм родов *Mimomys* [104].

Анализ всех перечисленных признаков (степень сформированности корней, высота трака, рисунок жевательной поверхности, размеры) первых нижних коренных зубов трехмесячных рыжей, красной и красно-серой полевок из виварных колоний дал следующие результаты.

1. По форме рисунка жевательной поверхности и размерам наиболее хорошо выделяется *Cl. rufocanus*. Это наиболее крупная полевка, характеризующаяся тенденцией к разделению основных дентиновых полей M_1 и вторичному усложнению параконидного комплекса. *Cl. rutilus* и *Cl. glareolus* более близки по размерам, хотя красная полевка несколько меньше рыжей (табл. 8). Все размерные характеристики зубов трех групп современных рыжих полевок достоверно различаются на 95% уровне значимости (критерий Стьюдента для *Cl. rutilus* и *Cl. glareolus* по длине: $t = 9,13$; высоте коронки — 13,18; высоте трака — 12,32). В морфотипической изменчивости M_1 между красной и рыжей полевками существуют

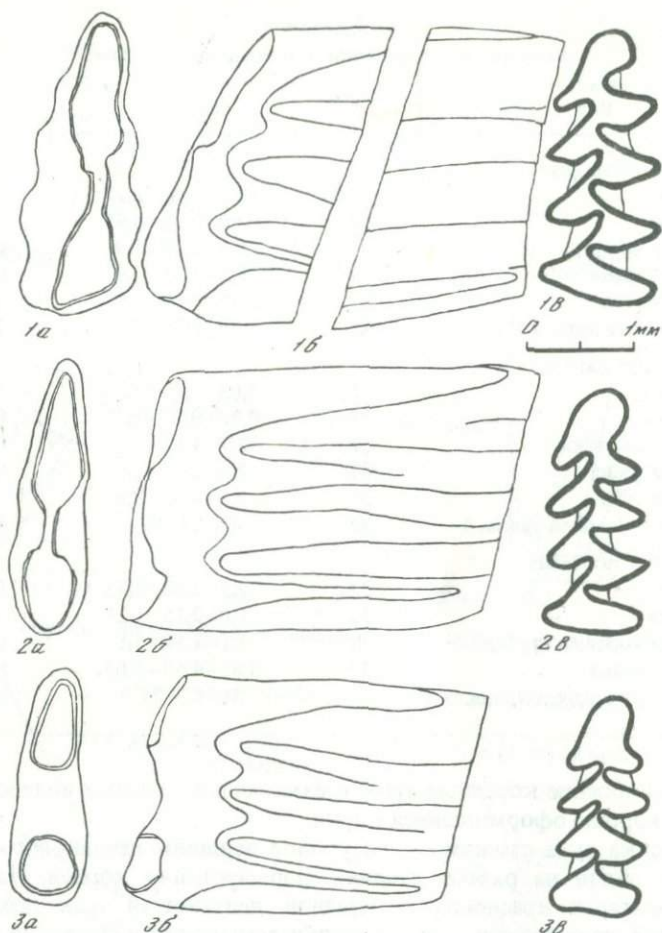


Рис. 4. M_1 современных трехмесячных полевок рода *Clethrionomys*

Фиг. 1. *Cl. rufocanus*; фиг. 2. *Cl. glareolus*; фиг. 3. *Cl. rutilus*

а — вид с корневой стороны; б — буккальная сторона; в — жевательная поверхность

переходные формы, но для *Cl. rutilus* в большей степени характерна изоляция основных дентиновых треугольников и широкое слияние между передней непарной петлей и внутренним параконидным треугольником.

2. У одновозрастных зверей этих трех видов, содержащихся в одинаковых условиях, наблюдаются различия по степени развитости корней. 2% всех зубов (для всех видов $n = 100$) трехмесячных красно-серых полевок имеют открытую пульпарную полость и незамкнутые в нижней части зуба кониды (1 стадия). 66% имеют открытую пульпарную полость и замкнутые снизу кониды (2 стадия). 18% находятся на стадии начала закрытия пульпарной полости (3 стадия) и 14% моляров — с закрытой пульпарной полостью (4 стадия). Отсутствуют зубы с оформившимися корнями (5 стадия). У трехмесячных рыжих полевок 43% зубов находится на 4 стадии развития, а 47% моляров имеют небольшие корни — 5 стадия.

Таблица 8
Размеры M_1 современных лесных полевок, мм

Вид	<i>n</i>	lim; \bar{a}	$S_{\bar{a}}$
<i>Clethrionomys rutilus</i>			
Длина	30	1,95–2,05–2,2	0,012
Ширина	30	0,80–0,88–0,95	0,011
Высота коронки	30	1,8–2,39–2,8	0,051
Высота трака	29	1,8–2,13–2,5	0,033
Высота зуба	29	2,95–3,15–3,5	0,047
Индекс: длина/высота трака, %	25	80–96–137	2,07
<i>Clethrionomys glareolus</i>			
Длина	35	2,05–2,2–2,3	0,011
Ширина	32	0,90–0,97–2,05	0,006
Высота коронки	32	2,7–3,17–3,5	0,03
Высота трака	32	2,4–2,65–3,0	0,026
Высота зуба	32	3,2–3,58–3,95	0,033
Индекс: длина/высота трака, %	32	67–83–97	1,1
<i>Clethrionomys rufocanus</i>			
Длина	32	2,3–2,62–2,85	0,020
Ширина	32	1,0–2,15–1,25	0,010
Высота коронки (зуба)	32	4,1–4,58–5,1	0,052
Высота трака	32	3,85–4,53–5,09	0,056
Индекс: длина/высота трака, %	32	55–62–74	0,898

Все первые нижние коренные зубы трехмесячных красных полевок имели довольно хорошо оформившиеся корни.

3. Коронка зуба стачивается до уровня вершины дентинового трака у этих трех видов на разных стадиях формирования корней. На первых нижних молярах красно-серых полевок дентиновый трак доходит до жевательной поверхности еще до стадии замыкания пульпарной полости, у рыжей полевки стачивание коронки зуба до уровня дентинового трака совпадает, как правило, с закрытием пульпарной полости и с началом формирования корней (4–5 стадия), а на молярах красных полевок дентиновый трак не доходит до жевательной поверхности и при хорошо сформированных корнях. Проверка выявленных закономерностей на коренных зубах зверей из природных популяций подтвердила их, но позволила выявить и ряд особенностей. Так, например, у большинства красно-серых полевок из Висимского заповедника (Средний Урал, сборы К.И. Бердюгина) дентиновый трак доходит до жевательной поверхности зуба уже на первой стадии развития альвеолярной части зуба. На молярах рыжих лесных полевок из Воронежского заповедника (сборы А.К. Агаджаняна) стачивание коронки зуба до вершины трака приходится на момент начала закрытия пульпарной полости (3 стадия). У красных полевок из сборов авторов (бассейны рек Большой Юган и Надым) дентиновый трак достигает жевательной поверхности на более ранних онтогенетических стадиях формирования корней по сравнению со зверьками этого же вида из варной колонии. Если зубы красно-серых, рыжих и красных полевок

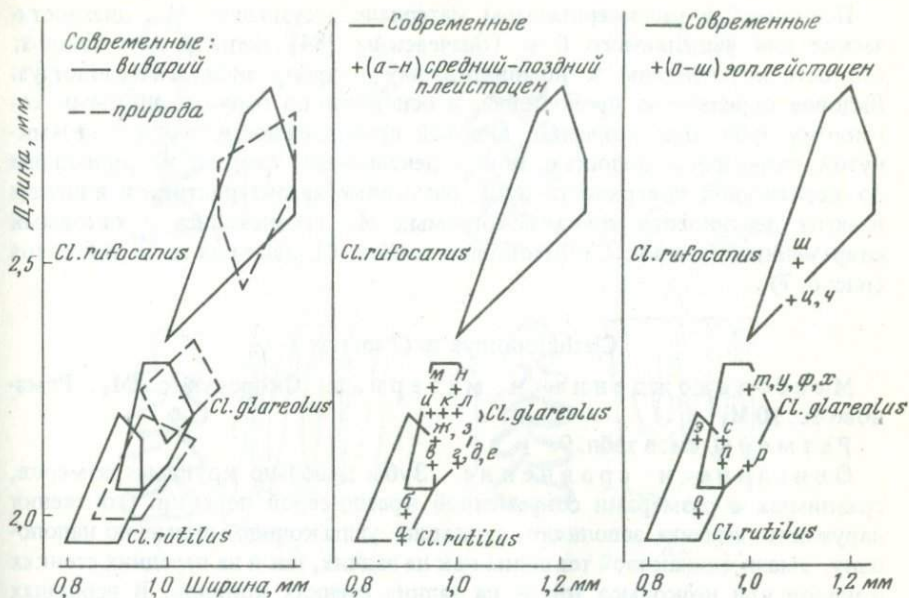


Рис. 5. Пропорции жевательной поверхности M_1 полевок рода *Clethrionomys*

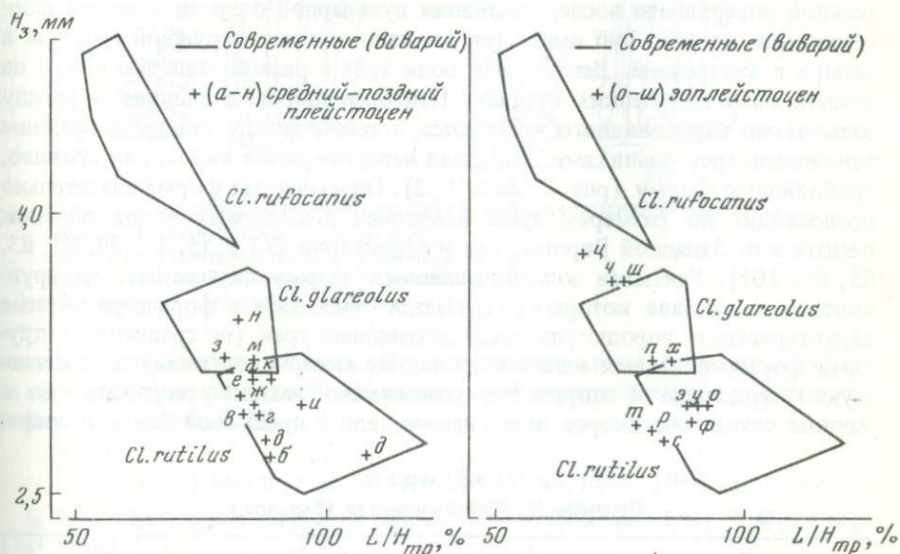


Рис. 6. Соотношение высоты зуба (H_3) и индекса длины жевательной поверхности (L) к высоте трака ($H_{Тр}$) у современных и ископаемых полевок рода *Clethrionomys*

одного возраста или онтогенетического уровня хорошо отличаются по размерам (рис. 5, 6), то выборки, составленные без учета стадии развития альвеолярной части зуба или индивидуального возраста зверя, имеют широкие области перекрывания. При обработке ископаемого материала мы попытались учесть все эти особенности.

Поскольку в рассматриваемом материале отсутствуют M_2 , диагностические для выделяемого В.А. Топачевским [84] подрода *Acrorizomys*, все остатки отнесены к номинативному подроду рода *Clethrionomys*. Видовое определение проводилось в основном по первому нижнему коренному зубу. Для уточнения видовой принадлежности зубов с незамкнутой пульпарной полостью или с дентиновым траком, не дошедшим до жевательной поверхности зуба, размерные характеристики и индексы высоты дентинового трака ископаемых M_1 сравнивались с таковыми современных полевков *Clethrionomys rutilus*, *Cl. glareolus* и *Cl. rufocanus* (рис. 6, 7).

Clethrionomys sp (? sp. nov.)

Местонахождения и материал. Скородум с: $2M_1$; Романово 1с: $10M_1$.

Размеры см. в табл. 9.

Описание и сравнение. Зубы довольно крупных размеров, сравнимых с размерами современной красно-серой полевки. Отложения наружного цемента заполняют входящие углы конидов примерно наполовину. Эмаль одинаковой толщины как на задних, так и на передних стенках конидов или несколько толще на задних стенках конидов. В вершинах углов эмаль несколько истончается. Дентиновый трак достигает жевательной поверхности после замыкания пульпарной полости и начала формирования корней. Зуб имеет три входящих угла с наружной стороны и четыре с внутренней. Дентиновые поля зуба с разной степенью слились на разных онтогенетических стадиях. Наиболее широкое слияние — между элементами параконидного комплекса, а также между задним и средним основными треугольниками. Передняя непарная петля имеет, как правило, грибовидную форму (рис. 7, фиг. 1, 2). Описываемая форма значительно превосходит по размерам зубы известных ископаемых видов полевков лесных как Западной Европы, так и территории СССР [5, 12, 39, 81, 83, 85, 86, 101]. Учитывая эоплейстоценовый возраст фаунистических группировок, в составе которых встречается описываемая форма, размерные характеристики, хорошо развитый дентиновый трак (по сравнению с другими формами лесных полевков из тех же местонахождений) и намечающуюся тенденцию к вторичному усложнению, можно утверждать, что в данном случае мы скорее всего имеем дело с предковой формой совре-

Т а б л и ц а 9
Промеры M_1 *Clethrionomys* sp. (? sp. nov.)

Промер	n	lim; \bar{a}	$S_{\bar{a}}$
Длина	10	2,40–2,57–2,90	0,056
Ширина	10	1,05–1,12–1,33	0,028
Высота коронки	6	3,00–3,54–3,85	0,127
Высота трака	3	3,05–3,50–3,25	
Высота зуба	6	3,50–3,76–4,00	0,072
Индекс: длина/высота трака, %	3	76–68–73	

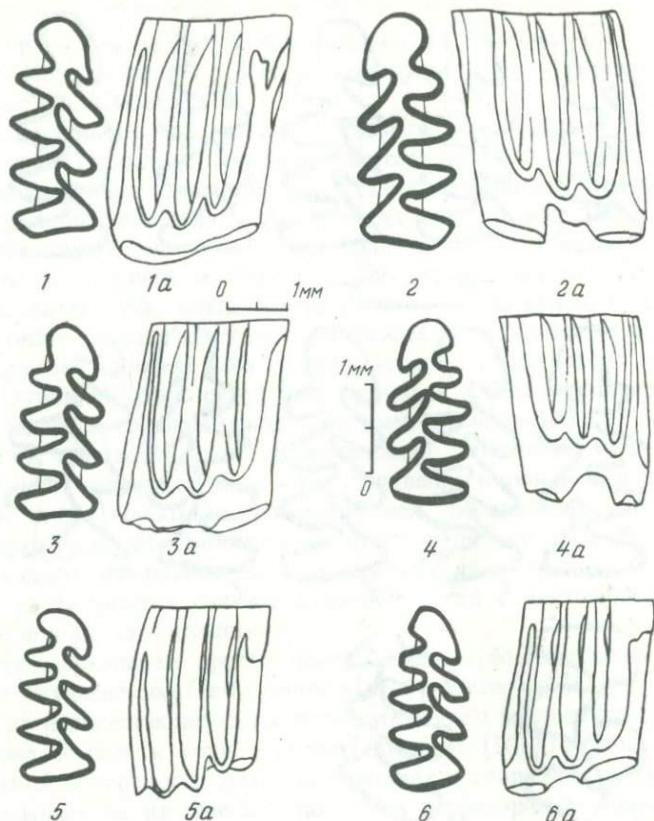


Рис. 7. M_1 полевок рода *Clethrionomys* из местонахождения Романово 1 с.

Фиг. 1–2. *Clethrionomys* sp. (? sp. nov.)

Фиг. 3–4. *Clethrionomys* ex gr. *glareolus* Schreber

Фиг. 5–6. *Clethrionomys* sp. (? ex gr. *rutilus*)

Фиг. 1 а–6 а – буккальная сторона

менной красно-серой полевки. На это же указывают пропорции зубов, на которых трак не доходит до жевательной поверхности (рис. 5, фиг. 3; 6, фиг. 2; точки Ц, Ч, Ш).

Clethrionomys cf. *rufocanus* Sundevall, 1846–1847

Местонахождения и материал. Ярино: 1 M_1 , 3 M_2 , 1 M_3 , 3 M^1 , 2 M^2 .

Размеры, мм: ширина M_1 – 1,00; M_2 – 0,95, 1,00; M_3 – 1,50; M^1 – 1,45, 1,20; M^2 – 1,11; длина (соответственно) –; –; 1,70; –; 2,45; 1,70; 1,50.

Описание и сравнение. Все зубы имеют ряд черт, характерных для современных красно-серых: крупные размеры, обильное отложение наружного цемента во входящих углах, высокая коронка, дентиновый трак доходит до жевательной поверхности при незамкнутой пульпарной полости. Дентиновые поля зубов без слияний, так же как у современных

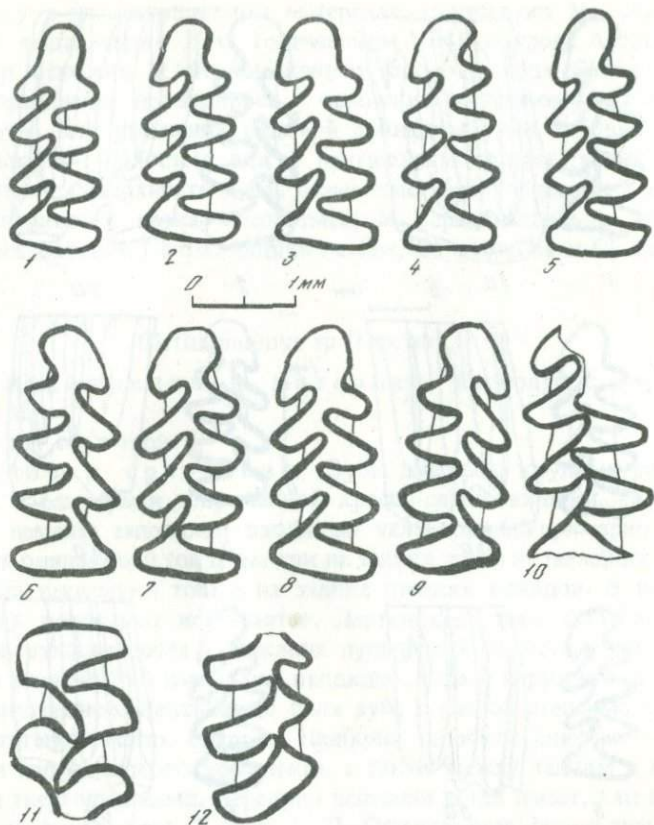


Рис. 8. Коренные зубы полевок рода *Clethrionomys* Западно-Сибирской изменности

Фиг. 1–3. M_1 *Clethrionomys* cf. *rutilus* Pallas, Ярсино

Фиг. 4–5. M_1 *Clethrionomys* cf. *rutilus*, Семейка

Фиг. 6–7. M_1 *Clethrionomys* cf. *glareolus* Schreber, Ярсино

Фиг. 8–9. M_1 *Clethrionomys* cf. *glareolus* Schreber, Чембакчино

Фиг. 10–12. *Clethrionomys* cf. *rufocanus* Sundevall, Ярсино (фиг. 10 – M_1 ; фиг. 11 – M^2 ; фиг. 12 – M_3)

полевок группы *rufocanus* (M^1 – пять изолированных полей; M^2 – четыре; все кониды на фрагменте M_1 также разобщены, M_3 с тремя изолированными полями). Рисунок жевательной поверхности имеющихся экземпляров соответствует зубам красно-серой полевки (рис. 8, фиг. 10–12). К сожалению, первый нижний моляр представлен фрагментом без наиболее специфичного переднего отдела параконида. Но исходя из того, что морфологические характеристики остальных зубов совпадают с таковыми современных полевок группы "rufocanus", форма передней непарной петли параконидного отдела должна попадать в пределы морфотипической изменчивости M_1 красно-серой полевки.

Таким образом, на территории Западной Сибири в фаунистические группировки, датируемые концом среднего–началом позднего плейстоцена, входила лесная полевка, близкая современной красно-серой.

Clethrionomys ex gr. glareolus Schreber, 1780

Материал и местонахождения. Романово I с: 16 M₁; Романово 3: 2 M₁; Скородум с: 8 M₁; Скородум а: 5 M₁; Скородум а': 1 M₁.
 Размеры. См. табл. 10.

Описание и сравнение. Размеры зубов близки современным *Cl. glareolus*. Отложения наружного цемента доходят не больше, чем до половины входящих углов конидов. Эмаль примерно одинаковой толщины как на передних, так и на задних стенках конидов или более толстая на задних стенках. В вершинах углов эмаль наиболее тонкая. Дентинный трак хорошо выражен и достигает жевательной поверхности на пятой стадии развития зуба, когда корни только что оформились. Дентинные поля конидов на разных стадиях онтогенеза в различной степени слиты друг с другом. Слияние всех дентинных полей наблюдается у молодых зубов. У зубов с хорошо развитыми корнями всегда сохраняется слияние между задним и средним основными треугольниками (рис. 7, фиг. 3, 4). Внутренний входящий угол параконидного комплекса хорошо развит, но постепенно сглаживается по мере стачивания коронки. Форма передней непарной петли грибовидно-асимметричная, скошенная в заднебуккальном направлении по отношению к продольной оси зуба. Все элементы параконидного комплекса широко слиты друг с другом. С возрастом заметно увеличивается слияние непарной петли с внутренним треугольником параконидного комплекса.

По всем признакам группа описываемых зубов соответствует плиоценовым ачулаевским *Clethrionomys ex gr. glareolus* [81] и лесным полевам из позднеплиоценового чишмикийского местонахождения, которые также близки к группе рыжих полевков [101]. Сравнения формы жевательной поверхности зубов ископаемых и современных лесных полевков указывает на их близость полевам территории европейской части СССР (сборы А.К. Агаджаняна), Урала (коллекции зоомузея МГУ) и Западной Сибири (коллекции зоомузея МГУ). Пропорции M₁ в основном также совпадают с группой "glareolus" (рис. 5, фиг. 3; точки т, у, ф, х, э), хотя ископаемые зубы менее гипсодонтны (рис. 6, фиг. 2), что указывает на их более низкий эволюционный уровень по сравнению с современными.

Т а б л и ц а 10
 Размеры M₁ *Cl. ex gr. glareolus* Schreber

Промер	n	lim; \bar{a}	$S_{\bar{a}}$
Длина	25	2,05-2,22-2,40	0,015
Ширина	26	0,90-1,02-1,10	0,008
Высота коронки	18	2,00-2,79-3,90	0,104
Высота трака	8	2,50-2,61-2,90	0,055
Высота зуба	17	2,75-3,10-3,50	0,055
Индекс: длина/высота трака, %	7	78-85-90	1,922

Clethrionomys cf. glareolus Schreber, 1780

Местонахождения и материал. Чембакчино: 6 M_1 ; Семейка: 7 M_1 ; Ярсино: 15 M_1 .

Размеры. См. табл. 11.

Описание и сравнение. В эту группу объединены экземпляры M_1 из местонаждений Ярсино, Чембакчино, Семейка с признаками, характерными для *Cl. glareolus*. По размерам и рисунку жевательной поверхности (рис. 8, фиг. 6–9) они соответствуют современным рыжим

Таблица 11
Промеры M_1 *Cl. cf. glareolus* Schreber

Промер	n	lim; \bar{a}	$S_{\bar{a}}$
Длина	25	2,00–2,26–2,40	0,027
Ширина	27	0,90–1,00–1,16	0,010
Высота коронки	11	2,30–2,96–3,25	0,088
Высота трака	11	2,30–2,43–2,75	0,061
Высота зуба	18	2,50–3,01–3,50	0,063
Индекс: длина/высота трака, %	10	82–85,50–95	1,222

полевкам и *Cl. ex gr. glareolus*, описанным выше. Момент достижения дентинового трака жевательной поверхности соответствует группе "glareolus" (первая перемычка, стадия 4). По пропорциям M_1 , трак которых не достиг жевательной поверхности, обсуждаемые экземпляры также близки *Cl. glareolus* (рис. 5, фиг. 2; рис. 6, фиг. 1; точки г–н), хотя и менее гипсодонтны.

Clethrionomys sp. (? ex gr. rutilus)

Местонахождения и материал. Романово 1с: 3 M_1 ; Скородума: 1 M_1 ; Скородум с: 3 M_1 .

Размеры. См. табл. 12.

Таблица 12
Размеры M_1 *Cl. sp. (? ex gr. rutilus)*

Промер	n	lim; \bar{a}
Длина	5	2,00–2,13–2,18
Ширина	5	0,90–0,97–1,03
Высота коронки	4	2,20–2,56–3,00
Высота трака	3	2,20–2,60–2,45
Высота зуба	4	2,80–2,99–3,15
Индекс: длина/высота трака, %	3	91–83–89

Описание и сравнение. По размерным характеристикам эти экземпляры близки группе "rutilus". Дентиновый трак доходит до жевательной поверхности зуба только при хорошо сформировавшихся кор-

нях, что также характерно для красных полевок. Но форма параконидного отдела довольно своеобразна (рис. 7, фиг. 5, 6) и не встречена нами у просмотренных рецентных красных полевок. Входящие углы параконидного комплекса особенно у молодых экземпляров хорошо развиты, в вершинах слегка изогнуты и направлены вперед. Передняя непарная петля приплюснута, неправильно грибовидная, скошенная в заднебуккальном направлении. Один экземпляр такого же морфотипа встречен в выборке из местонахождения Ярсино. Пропорции зуба ближе к группе "rutilus" (рис. 5, фиг. 3; рис. 6, фиг. 2; точки о-с).

Clethrionomys cf. rutilus Pallas, 1779

Местонахождения и материал. Чембакчино: 6 М₁; Семейка: 4 М₁; Ярсино: 8 М₁.

Размеры приведены в табл. 13.

Описание и сравнение. Зубы по размерам близки современным красным полевам. У зубов с оформившимися корнями отложения

Таблица 13
Размеры М₁ *Clethrionomys cf. rutilus* Pallas

Промер	Чембакчино (n = 2)	Ярсино (n = 2)
Длина	2,02; 2,02	1,95; 2,00
Ширина	0,95; 0,90	0,90; 0,90
Высота трака	—; 2,54	2,30; 2,25
Высота коронки	2,80; 3,05	3,10; 2,70
Высота зуба	3,00; 3,25	3,10; 2,70
Индекс: длина/высота трака, %	83	83; 89

наружного цемента заполняют входящие углы конидов более чем наполовину. Эмаль дифференцирована слабо. Дентиновые поля конидов в разной степени слиты. Степень их слияния меняется на разных возрастных стадиях. Передняя непарная петля в большей степени слита с внутренним конидом параконидного комплекса. Форма передней непарной петли характерна как для современных красных, так и для рыжих лесных полевок (рис. 8, фиг. 1-5) и меняется с возрастом. Дентиновый трак не доходит до жевательной поверхности и при хорошо сформировавшихся корнях. Общий облик зуба более характерен для красной полевки. Это выражается в "сжатости" элементов зуба, следующих за передней непарной петлей, в передне-заднем направлении. Пропорции зуба в большей степени характерны для группы "rutilus" (рис. 5, фиг. 3; рис. 6, фиг. 2; точки а, б, в).

З а м е ч а н и я

Ископаемые остатки лесных полевок обнаружены только в нижнеиртышских местонахождениях, в то время как некоторые рецентные формы этого рода, являясь прежде всего индикаторами для лесных ланд-

шафтов, заходят довольно далеко на север и даже входят в состав популярной фауны наряду с копытными и настоящими леммингами.

Красно-серая полевка проникает в тундровую зону в пределах всего своего ареала, за исключением равнинной части Западной Сибири [19, 72]. Рыжая полевка, хотя и не входит в состав тундровых сообществ [43, 72], распространяется в настоящее время гораздо дальше на север, чем в плейстоцене. Так, например, в 1982 г. А.В. Бородиным рыжие полевки, наряду с красными, были отловлены на берегу р. Надым на 64° с.ш. Красная полевка встречается как в лесотундровой зоне, так и в зоне типичной тундры [72]. Остатки красной полевки были обнаружены в погадках зимняка, собранных нами на среднем Ямале близ фактории Усть-Юрибей.

Изменение ареалов видов этого рода традиционно связывается с ландшафтно-климатическими сукцессиями, а доля остатков лесных полевок в тафоценозе используется для определения доли лесной растительности в ландшафтах плейстоценового времени [86].

Если центром возникновения красно-серой и красной полевок принято считать Азию, то рыжую полевку иногда рассматривают как европейский викариан красной, распространяющийся в настоящее время в восточном направлении [43]. Исходя из имеющегося теперь материала можно утверждать, что в северной части Западной Сибири лесные полевки встречаются начиная с эоплейстоцена, причем в одних фаунистических группировках с тундровыми и степными формами. Уже в наиболее древних местонахождениях обнаружены зубы, которые совпадают по размерным и морфотипическим характеристикам с зубами рыжих лесных полевок. В эоплейстоценовых местонахождениях нижнего Прииртышья они встречаются совместно с зубами какой-то более крупной и более мелкой формами лесных полевок. Ряд морфологических особенностей коренных зубов позволяет рассматривать их как вымерших предковых или родственных форм современных красно-серых и красных лесных полевок. Анализ морфотипических и размерных характеристик M^3 лесных полевок из местонахождений Романово 1 с и Скородум а-с также указывает на существование в эоплейстоцене на территории Западно-Сибирской низменности минимум трех форм полевок этого рода. Наиболее крупные ($n = 2$, длина $M^3 = 1,9$; $1,9$; ширина соответственно $0,90$; $1,05$; высота коронки $2,22$; $1,8$) и простые по рисунку жевательной поверхности зубы (рис. 9) следует отнести к группе, описанной выше как *Cl. sp. (? sp. nov.)* и рассматриваемой здесь как предковая форма *Cl. rufocanus*. Морфотипические характеристики обсуждаемых ископаемых экземпляров сопоставимы с внутривидовой изменчивостью рисунка жевательной поверхности M^3 современной красно-серой полевки.

К другой группе следует отнести M^3 меньших размеров ($n = 3$, длина зуба $1,8$; $1,8$; $1,75$; ширина $0,90$; $0,90$; $1,00$; высота коронки $2,40$; $2,00$; $1,75$) и более сложным рисунком жевательной поверхности (рис. 9). Эти зубы соответствуют, скорее всего, M_1 , описанным выше как *Cl. ex gr. glareolus*.

Среди мелких M^3 из обсуждаемых местонахождений морфотипически выделяются две группы. К одной можно отнести зубы упрощенного строения с ярко выраженными слияниями дентиновых полей практически всех элементов (рис. 9). По рисунку жевательной поверхности эти экземпляры

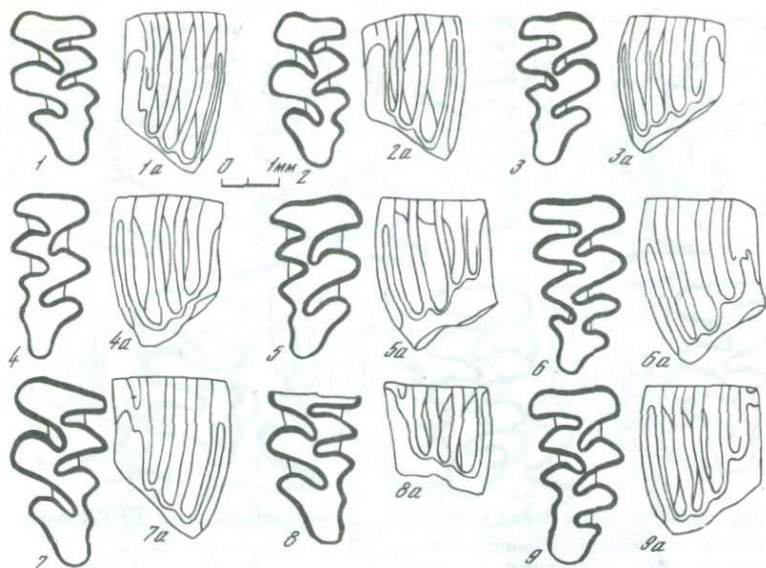


Рис. 9. М³ эоплейстоценовых полевок рода *Clethrionomys* Западно-Сибирской низменности

Фиг. 1, 4 — Скородум с; фиг. 3, 5 — Скородум а';
Фиг. 6 — Скородум а; фиг. 2, 7—9 — Романово I с.
Фиг. 1а—9а — буккальная сторона

близки к *Cl. sokolovi* Topačevski [84, 86], хотя для последних характерны более широкие дентиновые слияния. Размеры обсуждаемых западносибирских экземпляров ($n = 2$; длина 1,70; 1,70; ширина 0,80; 0,90; высота коронки 2,10; 1,90) также близки М³ *Cl. sokolovi*. Вторая группа — зубы еще более мелких размеров ($n = 3$; длина 1,60; 1,65; 1,60; ширина 0,90; 0,80; 0,80; высота коронки 2,50; 2,22; 1,80). Для них характерна тенденция к разобщению дентиновых полей и некоторая "сжатость" элементов жевательной поверхности, что сближает их с зубами современных красных полевок.

Если в эоплейстоцене М₁ описанных выше форм лесных полевок по сложности рисунка жевательной поверхности находились на довольно близких эволюционных уровнях, то к концу среднего плейстоцена окончательно оформляются морфотипические группы "rufocanus" и "rutilus". Группа морфотипов "glareolus" более стабильна и практически не изменилась с эоплейстоцена. Следует подчеркнуть, что к концу среднего плейстоцена зубы морфотипов "glareolus" и "rutilus" были менее гипсодонтны, чем у современных зверьков.

Среди М³ лесных полевок из средне-позднеплейстоценовых местонахождений по размерным и морфотипическим характеристикам можно выделить две группы: мелкая ($n = 3$; длина 1,65; 1,65; 1,60, ширина 0,80; 0,85; 0,80; высота коронки 2,20; 2,21; 2,20) и более крупная ($n = 2$; длина 1,80; —; ширина 0,85; 0,90; высота коронки 1,40; 1,40). По рисунку жевательной поверхности (рис. 10) обсуждаемые экземпляры могут быть отнесены к группам "rutilus" и "glareolus".

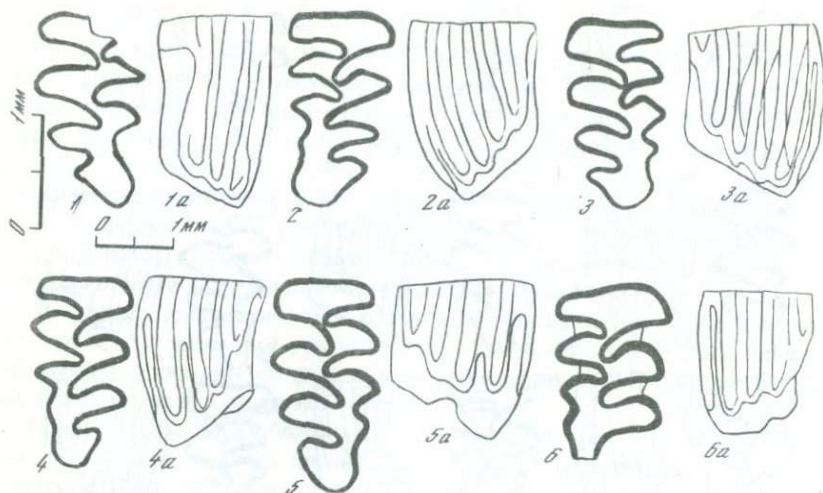


Рис. 10. M^3 полевок рода *Clethrionomys* из местонахождения Чембакчино
 Фиг. 1-6 — жевательная поверхность
 Фиг. 1а-6а — буккальная сторона

Естественно, что для большей достоверности видового определения необходимо изучение не только зубной системы, но и черепа. Поскольку мы не располагаем таким материалом, то в тексте использовалась открытая номенклатура. При адекватности определения зубов можно предположить, что на территории Западно-Сибирской низменности доминировавшая в течение плейстоцена полевка из группы "glareolus" была потеснена красной полевкой. Наиболее существенные эволюционные преобразования зубной системы из западносибирских лесных полевок претерпела красносерая полевка.

ТРИБА LAGURINI KRETZOI, 1955

К этой систематической группе отнесены коренные зубы полевок довольно мелких размеров, без корней, без отложений наружного цемента во входящих углах моляров и с более тонкой эмалью на выпуклых стенках дентиновых призм.

В наших сборах триба Lagurini представлена остатками двух родов: *Prolagurus Kormos* и *Lagurus Gloger*. Родовая и видовая идентификация проводилась прежде всего по форме жевательной поверхности M_1 и M^3 (рис. 11, 12), поэтому в выборках из ряда местонахождений, в которых отсутствуют эти моляры хорошей сохранности, остатки пеструшек определялись в лучшем случае до рода.

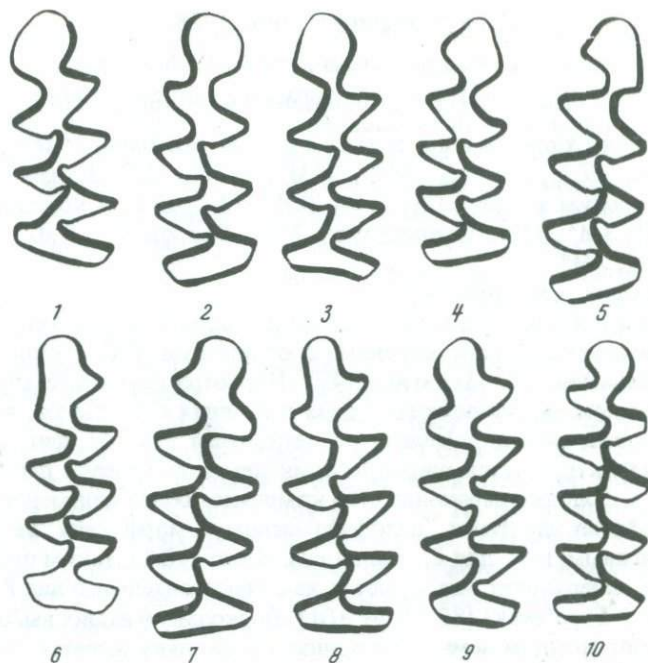


Рис. 11. M_1 ископаемых полевок родов *Prolagurus* и *Lagurus* Западно-Сибирской низменности

Фиг. 1–5. *Prolagurus pannonicus* Kormos, Романово 1 с

Фиг. 6. *Lagurus* ex gr. *tansiens* Janosy, Кошелево I

Фиг. 7. *Lagurus* ex gr. *transiens* Janosy, Бобровка II

Фиг. 8–10. *Lagurus* cf. *lagurus* Pallas, Ярсино

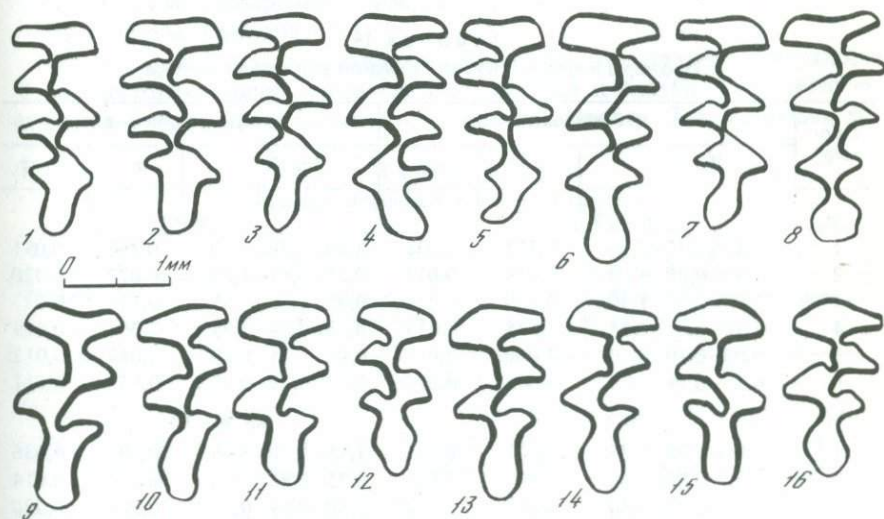


Рис. 12. M_3 ископаемых полевок родов *Prolagurus* и *Lagurus* Западно-Сибирской низменности

Фиг. 1–8. *Lagurus* cf. *lagurus* Pallas, Ярсино

Фиг. 9. *Prolagurus pannonicus* Kormos, Скородум а

Фиг. 11, 12, 14, 15. *Prolagurus pannonicus* Kormos, Скородум с

Фиг. 10, 13, 16. *Prolagurus pannonicus* Kormos, Романово 1 с

Род *Prolagurus* Kormos, 1938Подрод *Prolagurus* Kormos, 1938*Prolagurus* (*Prolagurus*) *pannonicus* Kormos, 1938

Местонахождения и материал. Романово 1: 1M₁; 1M¹; Романово 1с: 29 M₁, 10 M₂, 8M₃, 28M¹, 19M², 7M³; Романово 3: 4M¹, 2M³; Скородум а: 3M₁, 3M₂, 3M₃, 9M¹, 5M², 1M³; Скородум а': 6M₁, 1M₂, 1M¹, 3M², 3M³; Скородум в': 2M₁; Скородум с: 4M₁, 2M₂, 1M₃, 9M¹, 10M², 7M³.

Размеры. См. табл. 14.

Описание и сравнение. По размерам и форме жевательной поверхности первые нижние коренные соответствуют *P. (P.) pannonicus* Kormos в понимании В.С. Зажигина [49]. Несмотря на значительную изменчивость формы параконидного отдела и слияния его отделов, в обсуждаемом материале можно выделить три морфотипа (рис. 11, фиг. 1–5). Морфотип I характеризуется широким слиянием всех отделов параконидного комплекса. Головка параконидного комплекса более или менее округлая. Этот морфотип идентичен "аллофайомисному" морфотипу, выделяемому В.С. Зажиговым [49] для *P. pannonicus*. Часто зубы с таким рисунком жевательной поверхности описываются как самостоятельный вид *P. (P.) praepannonicus* Toračevski [85, 86, 69, 101]. Поскольку в наших выборках зубы с таким морфотипом немногочисленны и поскольку имеется ряд переходных форм от морфотипа I к последующим, то мы вслед за В.С. Зажиговым [49] склонны рассматривать его в данном случае не как самостоятельную форму, а как наиболее архаичный морфотип пеструшек, находящихся на эволюционном уровне "pannonicus". Морфотип II является типичным для *P. pannonicus*. Для него характерна прямоугольно-округлая форма перед-

Таблица 14
Промеры коренных зубов *Prolagurus pannonicus* Kormos

Промер*	Романово 1 с			Скородум а-с		
	lim; \bar{a}	σ	$s_{\bar{a}}$	lim; \bar{a}	σ	$s_{\bar{a}}$
M ₁	n = 19			n = 13		
1	2,15–2,32–2,60	0,151	0,035	2,20–2,36–2,70	0,162	0,051
2	0,80–0,88–1,00	0,054	0,012	0,75–0,87–1,03	0,072	0,020
3	1,00–1,13–1,30	0,088	0,020	0,95–1,20–1,35	0,132	0,037
4	0,50–0,62–0,75	0,075	0,017	0,53–0,64–0,75	0,067	0,019
5	0,00–0,10–0,20	0,066	0,015	0,00–0,15–0,25	0,067	0,018
6	0,10–0,19–0,25	0,043	0,010	0,10–0,19–0,25	0,038	0,011
M ³	n = 7			n = 10		
1	1,55–1,74–1,85	0,111	0,045	1,55–1,70–1,88	0,107	0,036
2	0,70–0,80–0,90	0,071	0,029	0,75–0,82–0,90	0,042	0,014
3	0,65–0,73–0,80	0,057	0,029	0,60–0,69–0,73	0,059	0,020
4	0,33–0,38–0,45	0,049	0,024	0,30–0,36–0,40	0,039	0,013
5	0,10–0,19–0,30	0,074	0,037	0,10–0,16–0,20	0,046	0,015

* Обозначения промеров см. рис. 2.

ней непарной петли параконида, практически полное отсутствие слияния дентиновых полей треугольников параконидного комплекса с передней непарной петлей и широкое ромбовидное ("питимисное") слияние дентиновых полей треугольников параконидного комплекса друг с другом (типичный или "панниокусный" морфотип по В.С. Зажигину). У зубов, отнесенных к морфотипу III, намечается тенденция к дальнейшему усложнению параконидного отдела. Передняя непарная петля начинает приобретать "транзиенсную" форму (лингвальная и буккальная стенки передней непарной петли уплощены или слегка вогнуты, как у наиболее примитивных форм *Lagurus transiens*, а треугольники параконидного комплекса несколько смещены относительно друг друга, сохраняя широкое ромбовидное слияние. В целом, морфотип III сопоставим с "транзиенсным" морфотипом, выделенным В.С. Зажигиным [49] для *P. rannonicus* из Раздолья, хотя в раздольинской выборке присутствуют экземпляры с гораздо более сложной формой параконидного отдела, чем в наших сборах. Возможно, это связано с объемом обсуждаемой выборки. Большая часть экземпляров отнесена к морфотипу II (44%). На долю морфотипа I приходится 33% и 23% приходится на экземпляры, отнесенные к морфотипу III. В целом по эволюционному уровню обсуждаемые экземпляры соответствуют *P. rannonicus* из эоплейстоценовых местонахождений юга Западной Сибири, описанных В.С. Зажигиным [47, 49].

Р о д *Lagurus* Gloger, 1842

Lagurus ex gr. *transiens* Janossy, 1962

Местонахождения и материал. Кошелево I: 2 M₁, 2 M₂, 1 M₃, 1 M¹, 1 M²; Бобровка II: 1 M₁, 1 M₂, 1 M₃.

Размеры. См. табл. 15.

Описание и сравнение. По рисунку жевательной поверхности M₁ из местонахождений Кошелево I и Бобровка II близки к раннестепоценовой форме рода *Lagurus* — *L. transiens* Janossy. Для пеструшек это-

Т а б л и ц а 15
Размеры коренных зубов рода *Lagurus*

Промер*	<i>Lagurus</i> cf. <i>lagurus</i>				<i>L. ex gr. transiens</i>	
	Ярсино				Кошелево I	Бобровка II
	<i>n</i>	lim; \bar{a}	σ	$s\bar{a}$	<i>n</i> = 1	<i>n</i> = 1
1	2	3	4	5	6	7
M ₁						
1	30	2,35–2,62–3,00	0,168	0,043	2,58	2,73
2	35	0,85–0,96–2,03	0,050	0,008	0,90	1,00
3	—	—	—	—	1,38	1,45
4	36	0,83–0,94–1,05	0,060	0,010	0,88	0,60
5	36	0,00–0,046–0,1	0,022	0,004	0,08	0,10
6	36	0,00–0,053–0,1	0,024	0,004	0,10	0,05
B	36	0,10–0,25–0,35	0,073	0,012	0,33	0,48
A	36	0,33–0,41–0,50	0,058	0,010	0,48	0,40

Таблица 15 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7
M ³						
1	12	2,0-2,08-2,35	0,119	0,036	—	—
2	12	0,80-0,88-0,95	0,058	0,018	—	—
3	14	0,75-0,86-1,00	0,078	0,022	—	—
4	14	0,23-0,34-0,45	0,062	0,017	—	—
5	14	0,13-0,19-0,27	0,060	0,017	—	—

*Обозначения см. рис. 2

го эволюционного уровня характерно слабое развитие входящих углов передней непарной петли (рис. 11, фиг. 6, 7). Пользуясь схемой, предложенной А.Г. Малеевой [20, 62], экземпляр из местонахождения Кошелево II можно отнести к группе "расцвета" транзиентных морфотипов, а экземпляр из Бобровки II к переходной форме "transiens — lagurus".

Единичность находок не позволяет охарактеризовать пределы изменчивости M₁ лагурид из местонахождений Кошелево I и Бобровка II, что необходимо для точного видового определения. Однако эволюционно-морфологическая характеристика других полевков из этих местонахождений не противоречит отнесению обсуждаемых моляров к транзиентной группе пеструшек.

Lagurus cf. lagurus Pallas, 1773

Местонахождения и материал. Чембакчино: 2M₁, 2M₂, 1M₃; Кошелево II: 1M¹, 1M²; Ярино: 51M₁, 41M₂, 16M₃, 33M¹, 15M², 27M³; Шахматовка I: 5M₁, 4M₂, 2M¹, 1M³; Шахматовка II: 2M₁, 1M₂, 1M₃.

Размеры. См. табл. 15.

Описание и сравнение. Большая часть первых нижних моляров по форме жевательной поверхности попадает в пределы изменчивости номинативного вида рода *Lagurus*, но часть экземпляров по форме головки параконидного комплекса может быть определена как *L. transiens*. В пределах всей выборки первых нижних коренных зубов можно выделить пять основных морфотипов (рис. 11, фиг. 6-10). Морфотип I характеризуется типичными транзиентными чертами в строении параконидного отдела. На боковых стенках передней непарной петли формирование входящих углов еще только начинается (рис. 11, фиг. 6). Морфотип II также характерен для *L. transiens*, но в отличие от первого, входящие углы на передней непарной петле довольно хорошо выражены, хотя буккальная и лингвальная стенки передней части головки параконида в передней части суживаются (рис. 11, фиг. 7). У зубов, отнесенных к морфотипу III, буккальная и лингвальная стенки головки параконидного комплекса параллельны друг другу (рис. 11, фиг. 8). У зубов морфотипа IV они в передней части расширяются, дентиновые поля головки и треугольники параконидного комплекса широко слиты, треугольники параконидного комплекса, как правило, не смещены относительно друг друга и дентиновое слияние их шире, чем с головкой параконидного комплекса (рис. 11, фиг. 9). К морфотипу V отнесены зубы

с наиболее сложным рисунком жевательной поверхности. Головка параконидного комплекса вытянутоокруглая, треугольники параконидного комплекса смещены относительно друг друга, их дентиновое слияние зачастую уже, чем слияние между головкой параконидного комплекса и внутренним треугольником параконидного комплекса (рис. 11, фиг. 10). Большая часть исследованных экземпляров (40%) отнесены к III морфотипу (IX морфотип по А.К. Агаджаняну [69]). На долю морфотипа I приходится 2,5%, II — 15%, IV — 22,5%, V — 20%. Сравнивая описываемые остатки по характеру распределения морфотипов с данными А.К. Марковой по плейстоценовым пеструшкам Европейской части СССР [69], их можно датировать концом среднего — ранними этапами позднего плейстоцена. Пользуясь схемой эволюции рисунка M_1 пеструшек, предложенной А.Г. Малеевой [62], мы, в данном случае, имеем дело с начальной стадией формирования вида *L. lagurus*, где, хотя и преобладают основные морфотипы степных пеструшек (III–V), довольно заметна доля архаичных морфотипов (I и II). В полной мере это относится к выборке коренных зубов из местонахождения Ярсина. Единичность находок остатков пеструшек в других местонахождениях не может служить основой для однозначного видового определения.

З а м е ч а н и я

В плейстоценовое время триба *Lagurini* была довольно широко распространена в пределах Евразии. Присутствие в видовом составе пеструшек оценивается обычно как показатель степных ландшафтов. В холодные периоды плейстоцена они входили в состав перигляциальных ("смешанных") фаун. В течение четвертичного периода пеструшки прошли путь эволюционных преобразований от рода *Prolagurus* до современной *L. lagurus*. Этот процесс выразился в усложнении строения параконидного отдела M_1 и прогрессировавшей дифференциации эмали [47, 49, 67, 68, 110];

Из вышеизложенного следует, что на территории севера Западной Сибири пеструшки претерпели в течение плейстоцена те же эволюционные преобразования, что и в других частях Палеарктики. Во всех обнаруженных нижеиртышских местонахождениях пеструшки входят в состав фаунистических группировок, близких перигляциальным фаунам. Доля остатков пеструшек с юга на север уменьшается. Местонахождение Чембакчино — наиболее северная точка обнаружения пеструшек.

Т Р И Б А DICROSTONYXINI KRETZOI, 1955

Многочисленными работами по изучению морфологического строения зубов ископаемых и современных копытных леммингов показано, что форма всех верхних и нижних зубов существенно варьирует. При описании этого варьирования использована нумерация конов и конидов, показанная на рис. 13.

Признаками, стабильными для всех представителей трибы, являются отсутствие корней и отложения цемента во входящих углах, а также заметная или доходящая до крайней степени выраженности дифференциация толщины эмали на передних и задних стенках дентиновых призм. А.К. Агаджанян

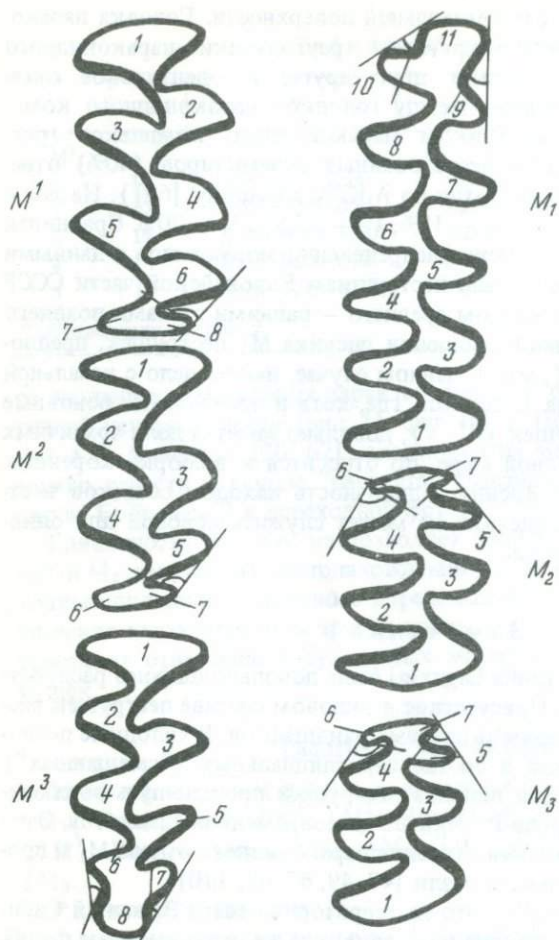


Рис. 13. Схема обозначения элементов коренных зубов и их промеров у копытных леммингов (условные обозначения в тексте)

[7] разделил историю становления копытных леммингов на три этапа. Самый ранний этап известен для раннего плиоцена Аляски и Колымской низменности [48, 106]. Эти находки отнесены к самостоятельному роду *Praedicrostonyx*, представители которого имели зубы со слабо выраженными отличиями от других некорнезубых бесцементных полевок. Этот этап остается до сих пор не только достаточно плохо изученным, но и очень слабо охарактеризован находками. По этой причине его конечные стадии и переход к следующему этапу представляют существенный интерес. Описанные ниже находки ранних копытных леммингов из отложений тобольского Прииртышья характеризуют именно этап перехода от *Praedicrostonyx* к *Dicrostonyx*.

Р о д *Dicrostonyx* Gloger, 1841

D. meridionalis Smirnov et Borodin, sp. nov

Г о л о т и п. ИЭРиЖ № 262-1 (рис. 14); фрагмент левой стороны верхней челюсти с M^2 ; широтный участок течения р. Иртыш между г. Тобольском и пос. Усть-Ишим, нижняя часть песчаной толщи обнажения у с. Скородум; поздний плиоцен.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, 10 M^1 , 7 M^2 , 5 M^3 , одна правая нижнечелюстная ветвь с полным зубным рядом, две левых нижнечелюстных ветви с M_1 и M_2 , 15 изолированных M_1 , 12 M_2 , 7 M_3 , коллекция ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, сборы Ю.П. Черепанова 1980 г. в местонахождении Крапивы, сборы А.В. Бородина 1981 г. в местонахождениях Скородум, Романово.

М е с т о н а х о ж е н и я. Правый берег р. Иртыш между г. Тобольском и пос. Усть-Ишим, обнажения у поселков Скородум (43 зуба), Романово (19 зубов), Крапивы (2 зуба); диагональные пески со скородумской фауной.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т. Поздний плиоцен (по схеме МСК), эоплейстоцен.

Д и а г н о з. На жевательной поверхности пятой эмалевой петли M^1 и четвертой M^2 имеется один или два слаборазвитых дополнительных образования; ширина слияния которых с предыдущими элементами больше таковой между третьей и четвертой петлями.

О п и с а н и е и с р а в н е н и е. Верхние коренные зубы *D. meridionalis*, по сравнению с зубами *P. (?) hopkinsi*, имеют более сложное строе-

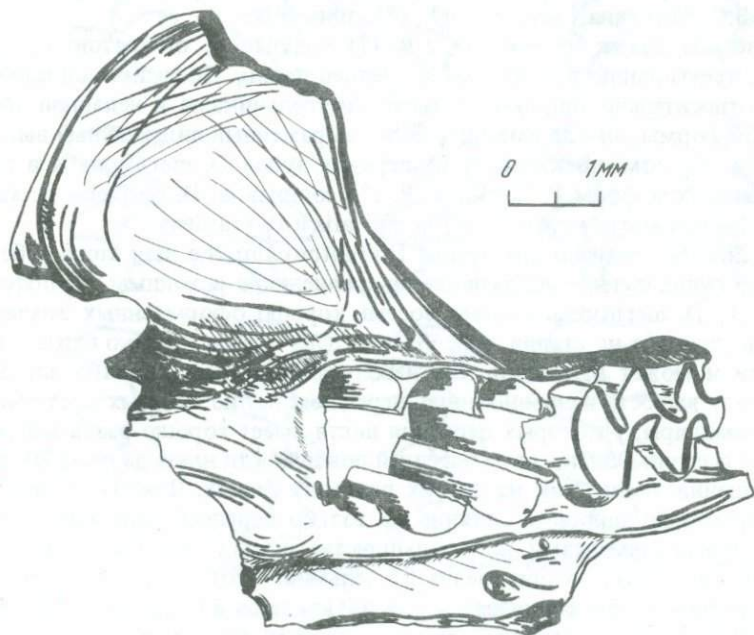


Рис. 14. Фрагмент верхней челюсти с M^2 *Dicrostonyx meridionalis* Smirnov et Borodin, Скородум а

ние: у большинства экземпляров на задних концах $M^1 - M^3$ имеются дополнительные элементы в виде небольших крючковидных, слегка вытянутых в поперечном направлении выростов. Строение нижних коренных довольно примитивно; на M_1 восемь эмалевых петель, девятая — на ранних стадиях развития. Эмаль у большинства экземпляров дифференцирована; на верхних зубах толщина эмалевого слоя больше на задних стенках конидов, на нижних зубах этот слой толще на передних стенках. Некоторое количество зубов имеет слабодифференцированную эмаль.

На всех M^1 *D. meridionalis* пять эмалевых петель. Среди них имеются экземпляры (рис. 15), у которых дополнительный вырост на жевательной поверхности задней петли имеется только с лабиальной стороны и образован лишь выростом эмали без дентина, как у *P. (?) compitalis*; есть экземпляры только с буккальным крючковидным выростом, но с дентином (рис. 15); есть и такие M^1 , у которых выросты слегка вытянуты в поперечном направлении как с буккальной, так и с лингвальной стороны, образованы эмалью и дентином, но по размеру лишь приближаются к таковым у *D. renidens*. По сравнению с более поздними представителями рода, здесь все петли M^1 меньше вытянуты в поперечном направлении.

На M^2 имеется четыре вполне развитых эмалевых петли, а дополнительные элементы развиты несколько сильнее, чем на M^1 , и у всех экземпляров образованы как эмалью, так и дентином. У одних M^2 (рис. 15) крючковидный вырост заметнее с буккальной стороны; у других он виден с двух сторон, но сильнее развит с лингвальной. Весьма характерная особенность M^2 *D. meridionalis* — как бы "вздутость" передней и двух средних петель; их ширина почти равна длине — что характерно, судя по рисунку (рис. 1, 1 из работы В.С. Зажигина [48]) и для *P. (?) compitalis*.

M^3 весьма похож на таковой у *P. (?) compitalis*; он состоит из двух средних треугольников, передней и средней петель. Последняя образована двумя относительно широко слитыми треугольниками и непарной долей округлой формы, иногда имеющей более выраженный лингвальный выступ.

Таким образом, по каждому из верхних зубов *D. meridionalis* в ряду усложняющихся форм *P. hopkinsi*, *P. (?) compitalis*, *D. renidens*, *D. simplicior* занимает место между *P. (?) compitalis* и *D. renidens*.

Строение M_1 типично для трибы *Dicrostonyxini*, т.е. для этого зуба характерно существенное усложнение по сравнению с исходным для полевок типом. M_1 *D. meridionalis* имеет восемь хорошо оформленных эмалевых петель и девятую на стадии обособления. Она всегда широко слита с предыдущей и может выглядеть как небольшое вздутие (рис. 16) или симметричный вырост, напоминающий переднюю петлю степных пеструшек; есть экземпляры, у которых передняя петля имеет хорошо развитый лингвальный выступ. Однако на ее передней поверхности никогда не наблюдается утолщения эмали, как на других режущих гранях. Для M_1 *D. meridionalis* характерно широкое слияние не только передней непарной петли с предыдущими элементами, но у большинства экземпляров и восьмая петля относительно слабо отшнурована от седьмой. Этот признак можно считать архаичным; он наблюдается у *D. antiquitatis* и у одного из M_1 *P. hopkinsi*. M_1 *P. (?) compitalis* и *D. renidens* уже имеют более сложное строение.

M_2 *D. meridionalis* также весьма простого строения. Полноценно развито четыре петли, а пятая еще не вполне оформлена и иногда имеет довольно

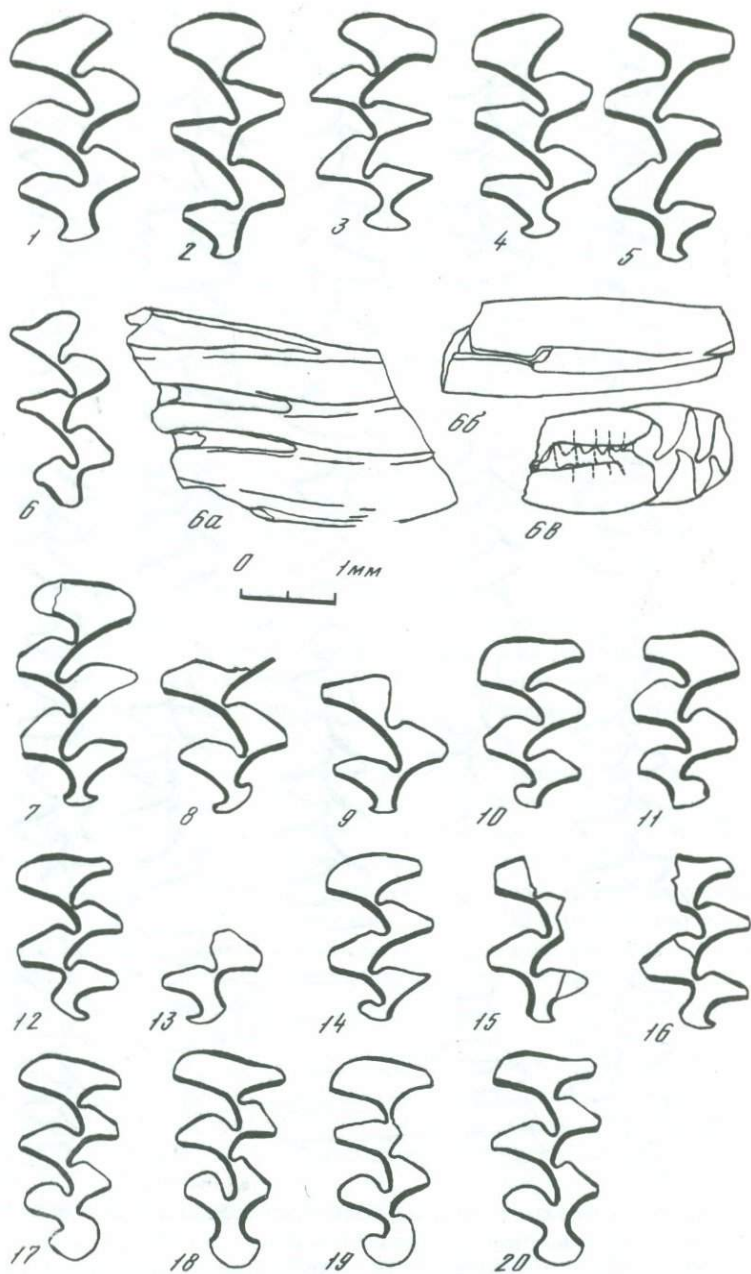


Рис. 15. Верхние коренные зубы *Dicrostonyx meridionalis* Smirnov et Borodin

Фиг. 1-9 - M^1

Фиг. 6, 6a, 6б и 6в - зуб молодого зверька в разных проекциях

Фиг. 10-16 - M^2 , фиг. 17-20 - M^3

(Фиг. 1-4, 17 - Скородум а, а'; фиг. 5, 6, 10-13, 18 - Скородум с; фиг. 7-9, 14 - Романово 1с; фиг. 15, 20 - Романово 3; фиг. 16 - Крапива II)

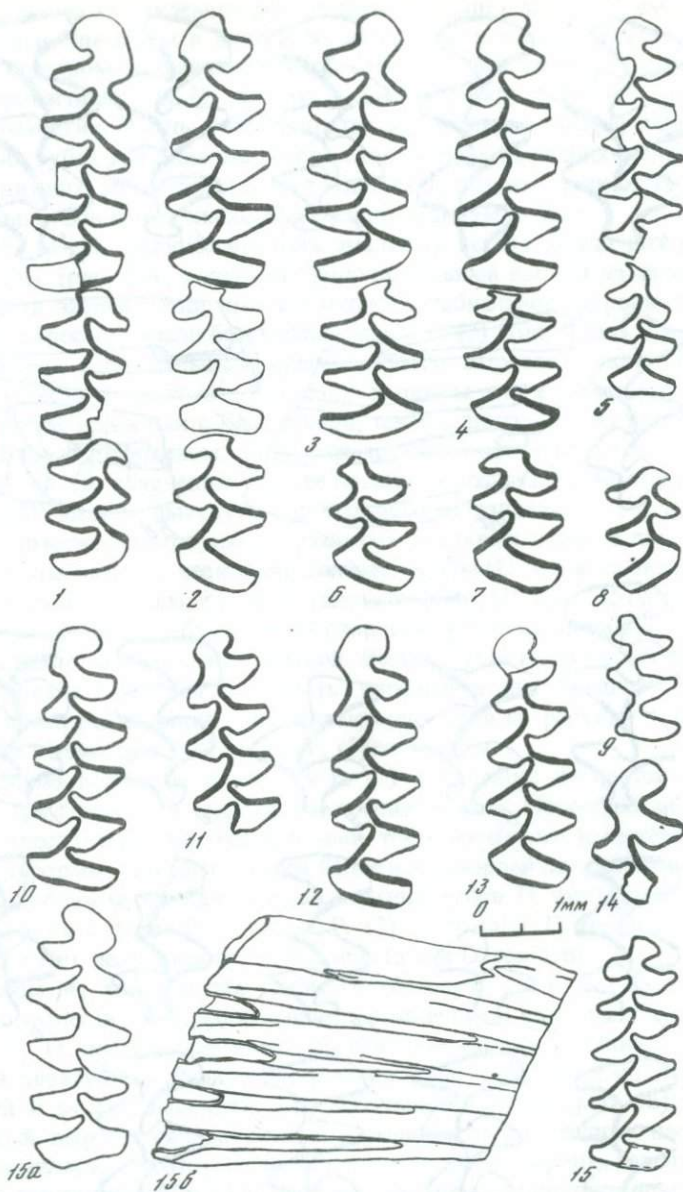


Рис. 16. Нижние коренные зубы *Dicrostonyx meridionalis* Smirnov et Borodin

- Фиг. 1 — правый зубной ряд нижней челюсти
 Фиг. 2 — левый зубной ряд нижней челюсти
 Фиг. 3 — M_1 и M_2 из правой нижней челюстной ветви
 Фиг. 4, 5 — M_1 и M_2 из левых нижних челюстей
 Фиг. 6-9 — изолированные M_3
 Фиг. 10-15 — изолированные M_1
 Фиг. 15 — M_1 молодого зверька
 Фиг. 15 а — вид с нижней стороны
 Фиг. 15 б — вид с буккальной стороны

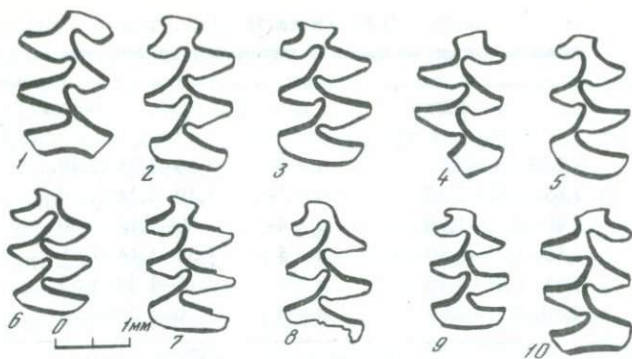


Рис. 17. *M₂ Dicrostonyx meridionalis* Smirnov et Borodin

Фиг. 1–6 – Скородум а, а', фиг. 8 – Скородум с

Фиг. 9, 10 – Романово 1с

широкое слияние с четвертой. Дополнительные элементы на передней части зуба едва заметны и не имеют боковых выростов, либо имеют их только с буккальной стороны, и редко – на буккальной и лингвальной (рис. 16, 17).

M₃ очень похож на наиболее примитивные *M₂*. Он имеет четыре развитые петли и пятую на стадии оформления. У некоторых экземпляров она не отшнурована от четвертой и имеет вид небольшого буккального выроста. У других пятая петля развита несколько больше, но также имеет с четвертой широкое слияние. Лишь у одного экземпляра на передней стенке пятой петли имеется небольшой участок эмали.

Из табл. 16 следует, что это были зверьки примерно таких же размеров, что и *P. comitalis* и *D. genidens*. По имеющемуся малому материалу, а также из-за больших возрастных изменений размеров зубов нельзя обсуждать незначительные отличия в длине и ширине. Однако общие размеры этих древних леммингов, вероятно, были примерно такими же, как у современных, т.е. это были довольно крупные полевки. Об этом говорят и размеры плечевых костей *D. meridionalis*, общий облик которых имеет вполне определенные черты, свойственные всем более поздним копытным леммингам: сильно расширенный нижний блок при относительно узком диафизе.

Обсуждение. Эволюция зубной системы в трибе *Dicrostonyxini* в общих чертах уже хорошо известна благодаря массовым сборам средне- и позднеплейстоценовых копытных леммингов Евразии [2]. Ранние этапы, проходившие в верхнем плиоцене и нижнем плейстоцене, изучены гораздо меньше [48]. Основные черты эволюции зубов в трибе сводятся к следующим процессам: 1) образование дополнительных треугольных призм сначала в виде небольших выростов, затем нарастание их и превращение в призмы, аналогичные предыдущим. Этот процесс на начальных этапах сопровождается сужением слияния нового элемента с предыдущим, а впоследствии – закладкой на новообразованиях утолщенной режущей эмалевой грани; 2) прогрессирующая дифференциация толщины эмали на передних и задних стенках конидов; 3) переход от нормальной для большинства полевок треугольной формы призм с широким основанием к треугольникам

Т а б л и ц а 16
Размеры коренных зубов *D. meridionalis* sp. nov., мм

Зуб	Длина		Ширина	
M ₁	3,2–3,56–3,85	n = 9	1,10–1,28–1,40	n = 12
M ₂	1,65–1,97–2,30	n = 14	1,10–1,24–1,30	n = 14
M ₃	1,60–1,70–1,90	n = 4	1,00–1,15–1,20	n = 4
M ₁ ¹	2,50–2,71–2,80	n = 5	1,35–1,44–1,55	n = 7
M ²	1,95–2,01–2,10	n = 4	1,25–1,34–1,50	n = 4
M ³	2,50–2,55–2,60	n = 4	1,20–1,26–1,32	n = 4

с узким основанием, при этом угол между передними и задними стенками конидов становится более острым.

В соответствии с этим, самым примитивным представителем трибы считается *P. hopkinsi* из верхнеплиоценовых отложений местонахождения Кейп Десит на Аляске. Его диагноз совершенно четкий и однозначно указывает ту грань, которая отделяет род *Praedicrostonyx* от морфологически более развитого рода *Dicrostonyx*. У *P. hopkinsi* совершенно отсутствуют дополнительные образования на коренных зубах. Нам представляется, что все формы, у которых такие образования есть, пусть даже в виде небольших зачатков, было бы правильнее относить к роду *Dicrostonyx*. В минимальной степени дополнительные элементы на верхних зубах развиты у формы, описанной В.С. Зажигиным [48] как *P. (?) compitalis*. Нижние зубы этого вида имеют уже достаточно сложное строение, тогда как у *D. antiquitatis* из Валеро они более примитивны. Описываемый в данной работе *D. meridionalis* по строению некоторых экземпляров нижних зубов не отличается от *D. antiquitatis*. Такой же вариант строения известен у *P. (?) compitalis* по работе Г.Г. Фроловой [88], хотя M₁–M₃ из типового местонахождения сложнее, и имеют строение, часто встречающееся также у более поздних представителей рода.

Таким образом, всех известных представителей ранних этапов эволюции копытных леммингов можно выстроить в ряд по возрастанию степени сложности нижних коренных зубов. В начале этого ряда, занимая примерно одно место, стоят *D. antiquitatis*, *D. meridionalis*, *P. hopkinsi*; далее следует *P. (?) compitalis* и за ним *D. renidens*. По-иному ряд будет выглядеть, если его построить по нарастанию сложности верхних зубов. Там на первом месте, безусловно, окажется *P. hopkinsi*, далее *P. (?) compitalis*, за ним *D. meridionalis* и, наконец, *D. renidens*. Положение *D. antiquitatis* определить нельзя, так как его верхние зубы неизвестны. Поскольку изменение верхних зубов образует явный тренд с устойчивыми характеристиками на отдельных этапах, а нижние зубы обладают большей индивидуальной изменчивостью, сильно перекрывающей межвидовые различия, при разработке филогении больше внимания обращается на изменения верхних зубов. Находка *D. meridionalis* заполняет пробел в знаниях об одном из важнейших этапов преобразования верхних зубов. На этом этапе едва заметные зачатки дополнительных элементов, видимые у *P. (?) compitalis*, развиваются в относительно хорошо оформленные, но еще небольшие по раз-

мерам буккальные и лингвальные петли, наблюдаемые у *D. renidens*. Теперь появилась возможность детально проследить весь процесс филогенетического заложения нового элемента. Опишем его на примере преобразования M^1 . На начальном этапе имеется лишь вытянутый назад, относительно широкий, покрытый с боков эмалью, дентиновый вырост. Далее, на его буккальной стороне эмаль утолщается, за счет чего образуется вырост, который растет и заполняется дентином. Параллельно с этим режущая утолщенная задняя стенка четвертого треугольника удлиняется — за счет внедрения в основание пятого треугольника и в начало дополнительного выроста. Концевая часть последнего искривляется и за счет нее формируется лингвальный поперечный вырост, дающий начало шестой петле. Эта петля на стадии *D. simplicior* достигает нормальных размеров, но режущая эмалевая грань на ней образуется лишь после того, как у *D. guillemi* закладывается восьмая петля. Несмотря на то, что буккальный вырост появляется первым, развитие его отстает от лингвального, и образованная им седьмая петля к моменту закладки восьмой развита меньше, чем шестая.

Все стадии этого процесса, характерные для *D. meridionalis*, можно проследить на одном из ювенильных M^1 при изменении его конфигурации от жевательной поверхности к альвеолярной части (см. рис. 15). На этом зубе видно, что дополнительного элемента на жевательной поверхности нет совсем; ближе к альвеолярной части он появляется и достигает заметного развития с образованием перетяжки между пятой и вновь нарастающей шестой петлями. Такое явление онтогенетического изменения формы зубов несложно учитывать при определении филогенетической стадии, так как она происходит лишь на ранних стадиях постнатального развития. Аналогичное явление удавалось наблюдать на ювенильных зубах M^1 *D. guillemi*, которые на жевательной поверхности имели строение, характерное для *D. simplicior*, а на альвеолярной — типичное для *D. guillemi*. Онтогенетические изменения видны и на других зубах, особенно на M_1 . На передней непарной петле ювенильных M_1 видны складки эмали, имитирующие недоразвитые дополнительные кониды (см. рис. 16), однако они исчезают на первой трети высоты зуба.

У некоторых экземпляров жевательная поверхность ювенильных зубов не изменяется к альвеолярной части. Это совершенно ясно показывает, что процесс филогенетической надстройки дополнительных элементов идет в популяциях неодинаково у разных особей, фиксируясь в онтогенезе на разных стадиях. Ранее было показано [76], что степень развития дополнительных элементов у *D. torquatus* — в высокой степени наследуемый признак, но он может существенно изменяться в популяции в зависимости от таких параметров, как скорость роста.

Онтогенетические изменения не только не затушевывают морфологическую специфику *D. meridionalis*, но еще точнее указывают его место в морфологическом ряду ранних *Dicrostonyxini*. Следует обратить внимание на то, что морфологический ряд, построенный по верхним коренным зубам, не вполне совпадает со стратиграфической последовательностью фауны, содержащих остатки ранних копытных леммингов. Причин такого несоответствия может быть несколько, но обсуждать их до получения новых материалов с громадных территорий, разделяющих имеющиеся редкие находки, не имеет особого смысла.

Вполне возможно, что по мере накопления материалов придется *P.* (?) *compitalis*, *D. meridionalis* и *D. renidens* свести в один вид, так как они, вероятно, плавно переходят друг в друга, и в некоторых местонахождениях встречаются совместно (например, в нижней части олерской свиты на р. Крестовке) [88]. Возможно, эти формы являются лишь отражением спектра изменчивости одной видовой фазы развития копытных леммингов. Однако для ревизии состава трибы, по нашему мнению, материалов еще недостаточно, и описанные виды вполне отражают морфологическую специфику определенных ступеней филогенетического развития.

Следующий этап охарактеризован сборами по всей северной Евразии; его изученность в последнее время бурно прогрессирует. Однако появление многочисленных находок с разных территорий и разной хронологической приуроченности пока не привело к ясному пониманию путей становления всех современных представителей трибы. Основная сложность состоит в том, что исторические изменения зубной системы копытных леммингов от простых форм к сложным едва ли происходили с одинаковой скоростью во всех частях ареала рода, да и сам ареал существенно менялся во времени. Дело еще более осложняется тем, что изменчивы по строению все зубы копытных леммингов, а существующие видовые диагнозы учитывают, как правило, лишь строение M^1 и M^2 . Появление все новых материалов обогащает наши представления о разнообразии вариантов сочетаний морфотипического строения разных зубов, а многочисленность этих вариантов, хотя и приближает нас к пониманию хода филогенеза, в то же время крайне затрудняет отнесение той или иной конкретной выборки к определенному таксону видового ранга. Широкое использование в нашей работе открытой номенклатуры объясняется еще и тем, что разные современные виды рода *Dicrostonyx* могут иметь практически одинаковую форму зубов, в то время как географически удаленные выборки в пределах одного вида могут быть весьма различными. Это ставит под сомнение реальность ископаемых видов, выделяемых по относительно слабым морфологическим различиям.

Безусловно, описать в развитии такую сложную изменчивую систему, как зубной аппарат копытных леммингов, не просто. Для решения этой задачи сейчас существует два основных подхода: визуальный (качественный) и количественный. Первый основан на качественном выделении морфотипов и подсчете их частот; второй базируется на измерении соответствующих характеристик и описании выборок по средним величинам их. Мы использовали в работе оба эти подхода и их сочетание.

ОПИСАНИЕ НАИБОЛЕЕ РАСПРОСТРАНЕННЫХ ВАРИАНТОВ СТРОЕНИЯ КОРЕННЫХ ЗУБОВ У ЛЕММИНГОВ РОДА *DICROSTONYX*

При оценке изменчивости формы коренных зубов средне- и позднелпестощеновых, а также современных копытных леммингов использовалась следующая методика. С помощью окуляр-транспортира, предложенного В.А. Кочевым [56], измерялись углы, характеризующие степень развития дополнительных элементов на передних частях нижних зубов и на задних частях верхних зубов (см. схему, рис. 13). Отсутствие вогнутых поверхностей обозначается как 0° . Весь ряд изменчивости может включать измерения от 0 до 110° . Измерения велись с точностью до 5° , но все наблюдаемые

варианты группировались в классы; максимально возможное количество их равно 12. Первый класс включает только 0° , второй класс включает углы равные 5 и 10° ; третий — 15– 20° ; четвертый — 25 и 30° , и так далее; двенадцатый класс — это углы 105 и 110° . Весь этот ряд разделен на три качественных варианта: 0° — отсутствие вогнутости — вариант "simplicior"; 5° – 45° — вогнутость слабая, новообразование не достигло существенного развития; 50° – 110° — новообразование развито в полной мере, формирующаяся режущая грань почти не уступает по развитию предыдущей. В зависимости от расположения и конкретного морфологического выражения эти варианты образуют морфотипы на каждом из трех верхних и трех нижних зубов.

Морфотипы первого верхнего коренного зуба M^1 . Простейшим среди рассматриваемых выглядит морфотип "simplicior", далее везде для краткости обозначаемый как "sim" (рис. 18). Такие зубы имеют пять полностью развитых дентиновых призм, шестую не вполне развитую, с задней стенкой выпуклой или прямой, но не вогнутой. Седьмая призма в зачаточном состоянии имеет вид небольшого поперечного вытянутого выроста.

Следующим в линии усложнения является морфотип "henseli" (рис. 18), далее для краткости везде обозначаемый "hen". Он отличается от предыдущего тем, что на задней стенке имеется вогнутость, на которой формируется утолщенная эмалевая грань, четвертая с лингвальной стороны. Зачатки восьмой призмы почти не прослеживаются. К этому морфотипу отнесены зубы со значениями углов от 5 до 45° .

Следующая стадия усложнения формы зуба названа морфотипом "torquatus", в дальнейшем везде "tor" (рис. 18). Зубы этого морфотипа уже имеют шесть нормально развитых дентиновых призм, седьмая развита слабо, а восьмая имеет вид вытянутого поперечного выступа. Для таких зубов характерна выраженность четвертого входящего угла с лингвальной стороны более 50° .

Наиболее сложные из встреченных M^1 отнесены к морфотипу "ber" = "beringius" (рис. 18). Они имеют по четыре режущие грани с лингвальной и буккальной сторон, за счет того, что на седьмой призме, уже нормально развитой, образовалась вогнутая поверхность с утолщенной эмалевой гранью.

Морфотипы второго верхнего коренного зуба M^2 (рис. 18) аналогичны таковым для M^1 , с той лишь разницей, что морфотипы "hen" и "tor" характеризуют степень развития не четвертой лингвальной режущей грани, а третьей; и у зубов морфотипа "ber" имеется по три сформированных режущих грани, и четвертая буккальная грань на стадии оформления.

Морфотипы третьего верхнего зуба M^3 (рис. 18) образуют более длинный ряд по той причине, что усложнению может подвергаться форма талонуса одновременно и с лингвальной, и с буккальной стороны. Простейший морфотип "sim" включает зубы с тремя режущими эмалевыми гранями с лингвальной и буккальной сторон, находящимися на пяти дентиновых призмах. Шестая призма имеет вид непарной петли без вогнутых поверхностей с утолщениями эмали; эта петля чаще бывает изогнута в лингвальном направлении. Зубы, относимые к морфотипу "sim", характеризуются нулевыми значениями измеряемых углов как с лингвальной, так и с буккальной стороны. Два следующих морфотипа имеют с одной стороны зуба сла-

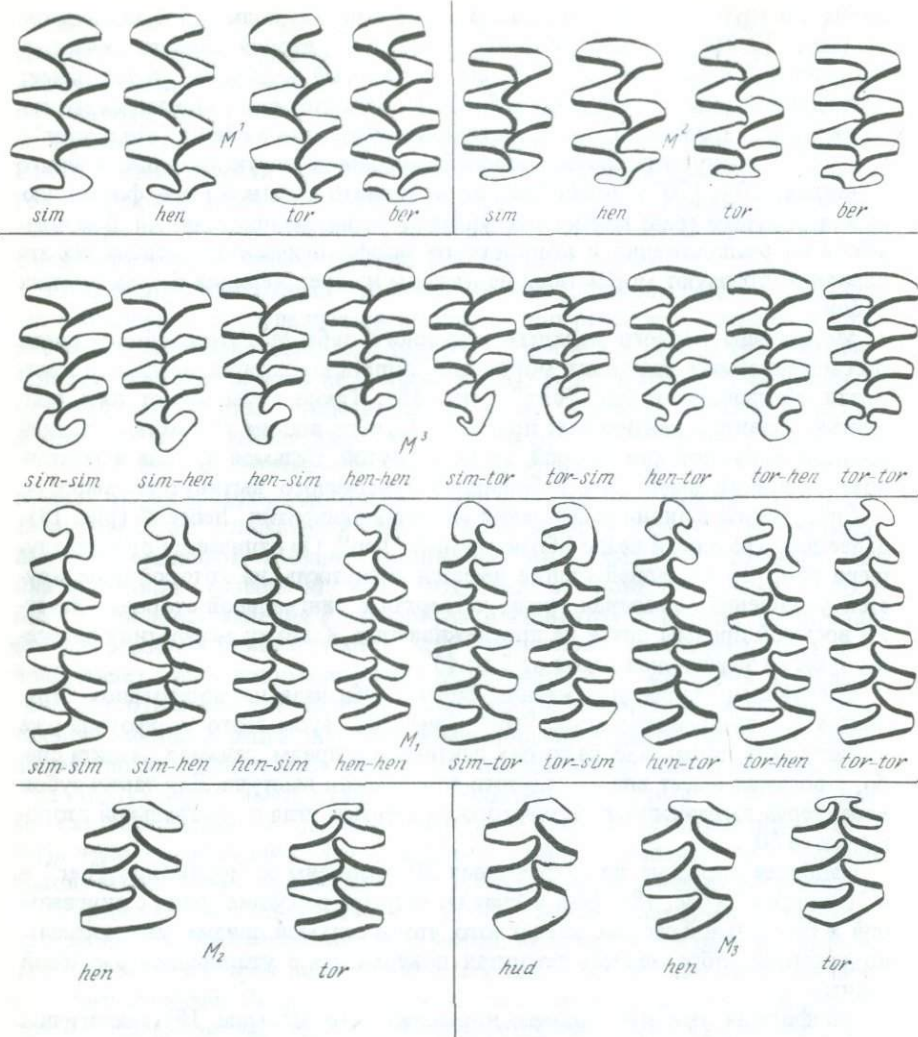


Рис. 18. Морфотипы коренных зубов плейстоценовых и современных копытных леммингов (условные обозначения в тексте)

бую выемку (величина углов от 5 до 45° – вариант "hen"), а с другой – вариант "sim" (углы 0°). Эти морфотипы обозначены как "sim-hen" и "hen-sim", причем на первом месте стоит обозначение варианта строения лингвальной стороны. Морфотип "hen-hen" имеет выемки в 5–45° как с лингвальной, так и с буккальной стороны талонуса. В этих выемках на задних стенках шестой и седьмой формирующихся призм имеются утолщения эмали. Следующие морфотипы с одной из сторон имеют сильно выраженные выемки (более 50° – вариант "tor"), за счет которых происходит образование хорошо развитых шестой и седьмой призм. В зависимости от сочетания с другими вариантами образуются морфотипы, представленные на

рис. 18 (на первом месте везде стоит обозначение варианта строения с лингвальной стороны). Наиболее редко встречаются крайне асимметричные варианты "sim-tor" и "tor-sim", имеющие сильно выраженную выемку с одной стороны и полное отсутствие выемки с другой. Чаще встречаются морфотипы "hen-tor" и "tor-hen". Наиболее сложно построен морфотип "tor-tor", с сильно развитыми выемками по обоим сторонам зуба.

Морфотипы первого нижнего коренного зуба M_1 (рис. 18) образуют ряд, подобный ряду усложнения строения M^3 . Для выделения и описания морфотипов используются те же приемы и обозначения. Простейший морфотип "sim-sim" объединяет зубы с восемью призмами и непарной петлей без боковых выемок. Такой зуб имеет пять режущих эмалевых граней с лингвальной стороны и четыре с буккальной. Встречаются также морфотипы "sim-hen", "hen-sim", "hen-hen", "sim-tor", "tor-sim", "hen-tor", "tor-hen". Крайним в ряду усложнения является морфотип "tor-tor". Он имеет уже десять боковых дентиновых призм и непарную петлю, которые несут шесть режущих эмалевых граней с лингвальной стороны и пять с буккальной.

Морфотипы второго нижнего коренного зуба M_2 (рис. 18) в ряду рассматриваемых форм от *D. okaensis* до *D. torquatus* менее разнообразны, чем для уже описанных зубов. Простейшим среди встреченных нами зубов в сборах из Западной Сибири были M_2 с пятью нормально развитыми призмами и шестой в виде лингвального поперечного выроста, узкого, но довольно длинного (соответствующий угол всегда более 50°); с буккальной стороны вырост может отсутствовать, т.е. соответствующий угол менее 50° . Такие зубы были отнесены к морфотипу "hen". Зубы, у которых вырост хорошо развит как с лингвальной, так и с буккальной стороны, отнесены к морфотипу "tor".

Морфотипы третьего нижнего коренного зуба M_2 . Простейшим среди изученных зубов средне- и позднплейстоценовых, а также современных копытных леммингов является M_3 , характерный для *D. hudsonius*. По этому виду и назван соответствующий морфотип "hudsonius" (рис. 18), далее везде кратко обозначаемый как "hud". Для него характерно полное отсутствие, либо крайне слабое развитие дополнительных выростов (углы от 0 до 45°) как с лингвальной, так и с буккальной стороны. Для более сложного морфотипа "hen" типично заметное развитие выроста на лингвальной стороне (50° и более), тогда как на буккальной он развит слабо. Морфотип "tor" включает зубы, у которых вырост хорошо развит с обеих сторон.

Копытные лемминги из нижеобских местонахождений

Копытные лемминги из местонахождения Хашгорт (*Dicrostonyx okaensis* Alexandrova, 1982). Из этого местонахождения получена достаточно представительная выборка: 170 коренных зубов с неповрежденными частями, необходимыми для определения морфотипических характеристик.

Абсолютное большинство M^1 принадлежали к морфотипу "sim"; лишь один зуб из 28 имел едва заметный изгиб в 5° на задней стенке шестой призмы и был отнесен к морфотипу "hen". Зубов морфотипа "tor" обнаружено не было (табл. 17).

Таблица 17

Частоты зубов с разной степенью выраженности дополнительных элементов у копытных леммингов из местонахождения Хашгорт, %

Угол, град.	M ¹ лингв. n=28	M ² лингв. n=28	M ³ лингв. n=24	M ³ бук. n=23	M ₁ лингв. n=38	M ₁ бук. n=38	M ₂ лингв. n=30	M ₂ бук. n=30	M ₃ лингв. n=29	M ₃ бук. n=27
0	96	100	71	61	29	25	0	0	0	4
5,10	4	0	29	35	62	50	0	3	0	22
15,20	0	0	0	0	6	16	0	0	3	26
25,30	0	0	0	4	0	0	0	7	0	4
35,40	0	0	0	0	3	3	0	3	3	0
45,50	0	0	0	0	0	3	0	13	7	15
55,60	0	0	0	0	0	3	0	13	7	4
65,70	0	0	0	0	0	0	0	17	7	22
75,80	0	0	0	0	0	0	37	24	14	4
85,90	0	0	0	0	0	0	33	17	45	0
95,100	0	0	0	0	0	0	23	3	10	0
105,110	0	0	0	0	0	0	7	0	3	0

Таблица 18

Размеры зубов и нижних челюстей копытных леммингов из местонахождения Хашгорт

Промер	n	\bar{a}	σ	$S_{\bar{a}}$	lim
M ₁ Длина	30	3,77	0,411	0,075	2,8-4,4
M ₁ Ширина	37	1,38	0,197	0,032	0,7-1,6
M ₂ Длина	31	2,07	0,149	0,027	1,7-2,4
M ₂ Ширина	31	1,50	0,121	0,022	1,2-1,7
M ₃ Длина	29	1,95	0,194	0,036	1,5-2,4
M ₃ Ширина	31	1,37	0,151	0,027	0,9-1,6
M ¹ Длина	25	2,96	0,272	0,054	2,5-3,4
M ¹ Ширина	36	1,57	0,156	0,026	1,3-1,9
M ² Длина	17	2,19	0,145	0,035	1,9-2,4
M ² Ширина	20	1,63	0,122	0,027	1,3-1,8
M ³ Длина	18	2,49	0,248	0,059	2,2-2,9
M ³ Ширина	22	1,42	0,130	0,028	1,2-1,6
Длина M ₁ - M ₂	13	5,98	0,430	0,119	5,4-6,5
Длина M ₁ - M ₃	9	8,16	0,433	0,144	7,6-8,9
Наиб. высота ниж. челюсти*	12	4,87	0,521	0,150	4,1-6,0

*Измеряется с внутренней стороны у подбородочного бугра.

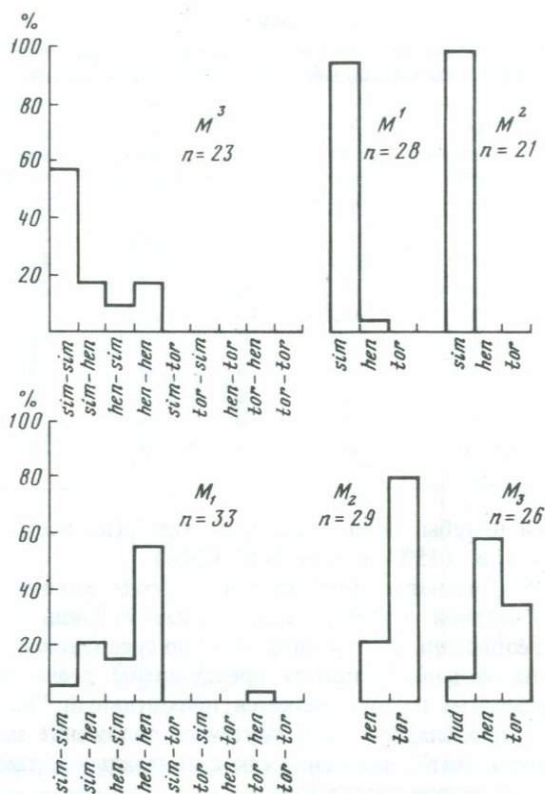


Рис. 19. Распределение частот морфотипов коренных зубов копытных леммингов из местонахождения Хашгорт

M² имеют практически такой же уровень сложности, как и M¹ — за тем исключением, что среди них не встречены не только зубы морфотипа "tor", но и "hen": все зубы были морфотипа "sim".

M³ имели также весьма примитивный облик: подавляющее большинство экземпляров как с лингвальной, так и с буккальной стороны имели вариант "sim", а на остальных выемки в основном не превышали 5–10° (табл. 17). Учет сочетаний этих вариантов дает распределение морфотипов, показанное на рис. 19. Из него видно, что безусловно доминирующим является морфотип "sim-sim"; в равных количествах имеются морфотипы "sim-hen" и "hen-hen"; несколько меньше зубов представлено морфотипом "hen-sim". Таким образом, M³ имеют более развитые выемки с буккальной стороны по сравнению с лингвальной, однако в целом это зубы весьма примитивного облика.

Среди M₁ примерно половина экземпляров имели небольшую выемку в 5–10° как с лингвальной, так и с буккальной стороны, и, соответственно, преобладающим морфотипом является "hen-hen". В пределах этого морфотипа выемка несколько сильнее выражена с буккальной стороны. У одного экземпляра эта выемка развита до стадии морфотипа "tor", правда, в самом слабом его выражении (табл. 17, рис. 19). Имеются в этом

Таблица 19

Частоты зубов с разной степенью выраженности дополнительных элементов у копытных леммингов местонахождения Горнокалымск, %

Угол, град.	M ¹ лингв. n=8	M ² лингв. n=9	M ³ лингв. n=7	M ³ бук. n=7	M ₁ лингв. n=15	M ₁ бук. n=15	M ₃ лингв. n=6
0	25	11	71	43	33	13	33
5,10	39	11	29	57	47	47	0
15,20	12	45	0	0	13	20	17
25,30	0	0	0	0	7	7	17
35,40	0	11	0	0	0	13	0
45,50	0	0	0	0	0	0	0
55,60	0	0	0	0	0	0	0
65,70	12	22	0	0	0	0	0
75,80	12	0	0	0	0	0	33

местонахождении и зубы морфотипа "sim-sim" (их всего 6%), а также морфотипа "hen-sim" (15%) и "sim-hen" (20%).

Все M₂ (100%) имеют с лингвальной стороны хорошо выраженный вырост, а с буккальной стороны таких вариантов лишь около 20%. Это создает явное преобладание морфотипа "tor" по сравнению с "hen".

M₃ в местонахождении Хашгорт представлены тремя морфотипами. Самым малочисленным из них является примитивный "hud", более развитый — "hen" — преобладает; промежуточное положение занимает самый сложный морфотип "tor", имеющий как с лингвальной, так и с буккальной стороны сильно развитые выросты.

Имея представление о строении каждого коренного зуба копытных леммингов в местонахождении Хашгорт, можно попытаться обрисовать наиболее характерные черты морфологии зубной системы в целом. Безусловно, ее облик определяется прежде всего абсолютным доминированием морфотипа "sim" среди M¹ и M², отсутствием среди них не только морфотипа "tor", но и сколько-нибудь заметного количества зубов морфотипа "hen".

Однако определить копытных леммингов в рамки вида *D. simplicior* не позволяет строение M₂ и M₃. Существенная морфологическая сложность этих зубов приближает эти находки скорее к *D. okaensis*, чем к *D. hudsonius*. Относительно простое строение M³, среди которых преобладает морфотип "sim", не противоречит отнесению хашгортских леммингов к группе примитивных; среди последних наиболее близкими, по-видимому, являются раннеднепровские лемминги, описанные из отложений Лихвинского разреза [7]. Размеры отдельных коренных зубов и нижних челюстей с зубами из местонахождения Хашгорт приведены в табл. 18. Данные этой таблицы свидетельствуют о том, что зверьки из Хашгорта были весьма крупными — крупнее, чем все ископаемые и современные копытные лемминги, перечисленные в сводке И.М. Громова и И.Я. Полякова [39], и несколько больше, чем *D. meridionalis*.

Копытные лемминги из местонахождения Горнокалымск (*D. cf. guilielmi* Sanford). К сожалению, в этом местонахождении не удалось собрать

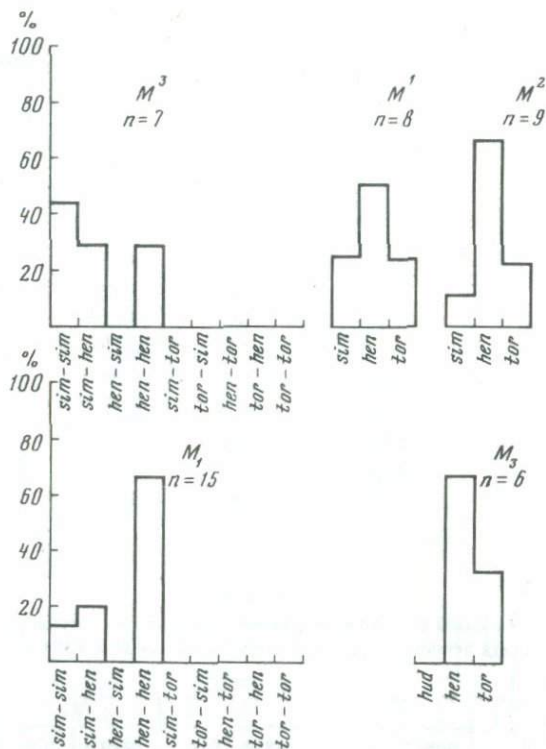


Рис. 20. Распределение частот морфотипов коренных зубов копытных леммингов из местонахождения Горноказымск

такого количества остатков, с помощью которых можно было бы надежно диагностировать и описать всю зубную систему в целом. Всего для морфологического анализа было использовано 48 экземпляров. Их размерные характеристики приведены в табл. 20. На рис. 20 и в табл. 19 — показатели морфотипической принадлежности. По этому относительно малому материалу можно дать лишь самую общую характеристику формы зубов по наличию тех или иных морфотипов; отсутствие каких-либо форм при столь малых сборах не может быть решающим показателем.

M^1 представлены тремя морфотипами: "sim", "hen", "tor"; те же морфотипы есть и среди M^2 . Это исключает отнесение копытных леммингов из этого местонахождения к группе примитивных форм — *D. simplicior*, *D. okaensis*, *D. hudsonium*. Большинство несимплициорных морфотипов все же довольно просты по форме. Среди M^3 явно преобладают морфотипы "sim-sim" и близкий к нему "sim-hen". Эти черты позволяют отнести копытных леммингов к *D. cf. guilielmi*. Размерные характеристики зубов показывают, что эти зверьки были довольно крупными, и лишь немного уступали в размерах леммингам из Хашгорта.

Копытные лемминги из местонахождения 430 км и 430а км *Dicrostonyx guilielmi* Sanford. В этом местонахождении костеносный слой довольно богатый, и все остатки полевок, как уже указывалось, имеют хорошую

Таблица 20

Размеры зубов копытных леммингов из местонахождения Горноказымск

Промер		n	\bar{a}	σ	$S_{\bar{a}}$	lim
M ₁	Длина	13	3,80	0,309	0,086	3,3-4,2
	Ширина	15	1,34	0,168	0,043	1,0-1,6
M ₂	Длина	3	1,97	0,208	0,012	1,8-2,2
	Ширина	3	1,50	0,100	0,057	1,4-1,6
M ₃	Длина	5	1,70	0,070	0,032	1,6-1,8
	Ширина	5	1,30	0,122	0,055	1,2-1,5
M ¹	Длина	6	2,86	0,238	0,097	2,4-3,0
	Ширина	5	1,49	0,279	0,125	1,15-1,9
M ²	Длина	8	2,21	0,242	0,085	1,8-2,5
	Ширина	8	1,45	0,214	0,076	1,2-1,8
M ³	Длина	7	2,28	0,241	0,091	1,9-2,7
	Ширина	7	1,39	0,135	0,051	1,1-1,5

Таблица 21

Частоты зубов с разной степенью выраженности дополнительных элементов у копытных леммингов из местонахождения 430 и 430а км, %

Угол, град.	M ¹		M ²		M ³		M ₁		M ₂		M ₃	
	лингв. n=50	лингв. n=30	лингв. n=44	бук. n=43	лингв. n=56	бук. n=56	лингв. n=28	бук. n=31	лингв. n=36	бук. n=45		
0	4	7	66	33	25	11	0	0	0	7		
5,10	20	40	32	49	45	30	0	0	0	33		
15,20	24	7	2	14	16	25	0	3	0	22		
25,30	14	7	0	2	11	14	0	6	3	13		
35,40	2	10	0	0	0	9	0	3	0	4		
45,50	0	0	0	0	0	5	0	13	3	7		
55,60	12	7	0	0	0	4	0	6	6	7		
65,70	10	13	0	2	0	0	7	17	6	4		
75,80	10	3	0	0	2	2	7	32	33	2		
85,90	4	3	0	0	2	0	61	17	42	0		
95,100	0	3	0	0	0	0	18	3	8	0		
105	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0		

сохранность. Среди них немало остатков копытных леммингов, в том числе 256 коренных зубов, пригодных для морфологического анализа.

M¹ так же, как и M² представлены главным образом морфотипом "hen", однако в заметном количестве имеются и зубы морфотипа "tor". Доля морфотипа "sim" не достигает и десяти процентов (табл. 21). Такое распределение морфотипов характерно для многих позднеплейстоценовых местонахождений, из которых получен массовый материал.

M³ также заметно сложнее, чем в местонахождениях Хашгорт и Горноказымск. На первом месте по встречаемости стоит уже не морфотип "sim-

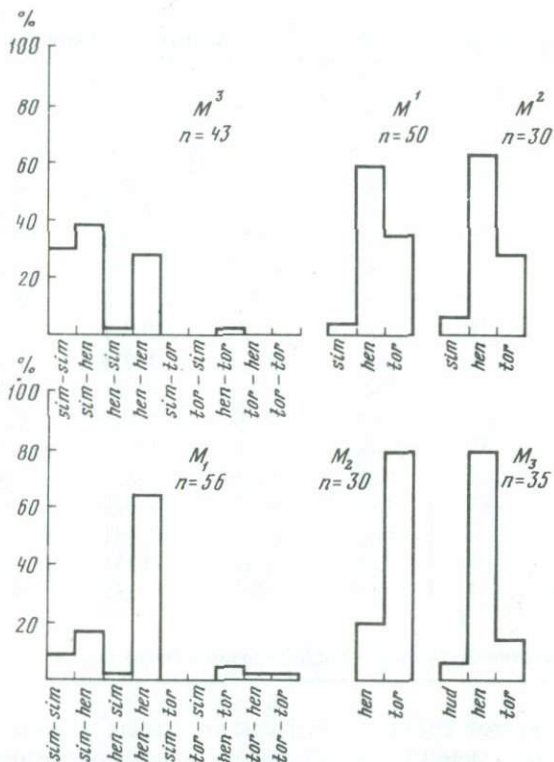


Рис. 21. Распределение частот морфотипов коренных зубов опытных леммингов из местонахождения 430 км

sim", а "sim-hen", немного уступает этим преобладающим морфотипам и "hen-hen". Пока в единственном экземпляре, но все же найден и M³ морфотипа "hen-tor".

M₁ имеют довольно заметные усложнения. Преобладает морфотип "hen-hen", имеющий выемки с лингвальной и с буккальной стороны не только в 5, 10°, но и большей величины (табл. 21). Кроме того, встречаются также морфотипы "tor" в сочетании с "hen" и "tor-tor". Их в общей сложности немного — всего 8%.

Все M₂ имеют с лингвальной стороны хорошо развитый выступ, т. е. относятся к варианту "tor". С буккальной стороны 20% зубов имеют строение, характерное для варианта "hen". Это и определяет соотношение морфотипов (рис. 21), которое не отличается от такового для M₂ из местонахождения Хашгорт.

M₃ представлены тремя морфотипами. Явно преобладает "hen", заметно меньше морфотипа "tor"; еще меньше "hud". Общий морфологический облик зубной системы вполне определенный — сочетание морфотипов "sim", "hen" и "tor" в M¹ и M², с преобладанием "hen"; количество "tor" несколько меньше, еще меньше "sim".

Нижние зубы отличаются от таковых у леммингов из местонахождения Хашгорт не столь заметно: наблюдается лишь некоторое увеличение частоты

Т а б л и ц а 22
Размеры зубов и нижних челюстей копытных леммингов
из местонахождения 430 и 430а км

Промер	n	\bar{a}	σ	$S_{\bar{a}}$	lim
M ₁ Длина	50	3,69	0,294	0,042	3,1—4,1
M ₁ Ширина	60	1,41	0,186	0,024	1,0—1,7
M ₂ Длина	42	1,99	0,134	0,021	1,7—2,3
M ₂ Ширина	44	1,45	0,128	0,019	1,2—1,7
M ₃ Длина	40	1,71	0,186	0,026	1,3—2,1
M ₃ Ширина	48	1,27	0,201	0,028	0,9—1,6
M ¹ Длина	49	2,86	0,242	0,038	2,0—3,3
M ¹ Ширина	51	1,50	0,146	0,021	1,1—1,8
M ² Длина	26	2,24	0,200	0,039	1,8—2,5
M ² Ширина	35	1,50	0,201	0,034	1,0—1,9
M ³ Длина	42	2,33	0,246	0,038	1,9—2,8
M ³ Ширина	47	1,40	0,175	0,026	1,0—1,7
Длина M ₁ —M ₂	14	5,63	0,302	0,081	5,0—6,1
Длина M ₁ —M ₃	4	7,42	0,263	0,131	7,2—7,8
Наибольшая высота нижней челюсти*	7	4,93	0,489	0,185	4,1—5,4

* Измеряется с внутренней стороны у подбородочного бугра.

ты сложных вариантов среди M₁. Размеры отдельных зубов и нижних челюстей (табл. 22) практически во всех случаях меньше, чем соответствующие промеры для сборов из Хашгорта, но еще превосходят современных леммингов с Ямала (см. табл. 46).

Копытные лемминги из плейстоценовых отложений нижнего Иртыша

Копытные лемминги из местонахождений Семейка и Чембакчино (*D. cf. henseli*). Как уже указывалось, эти местонахождения происходят из одной чембакчинской свиты, фауны их практически идентичны. Идентичны и остатки копытных леммингов; поэтому при описании они рассматриваются как единая выборка, которая для краткости именуется просто Чембакчино. В весьма богатых сборах чембакчинской фауны копытные лемминги занимают очень скромное место: всего в коллекции оказалось 139 коренных зубов, морфологический облик которых удалось определить. Их размерные характеристики даны в табл. 24, а особенности формы охарактеризованы данными табл. 23 и рис. 22.

M¹ и M² имеют строение, типичное для относительно развитых *D. henseli*, т. е. среди них явно преобладают зубы морфотипа "hen"; примерно в равном количестве присутствуют также зубы морфотипов "sim" и "tor".

M³ имеют весьма своеобразное строение. В степени развития дополнительных образований заметна существенная асимметрия. С буккальной стороны вырезка наблюдается значительно чаще (преобладают варианты "hen"), с лингвальной же почти все зубы имеют вариант "sim", хотя имеет-

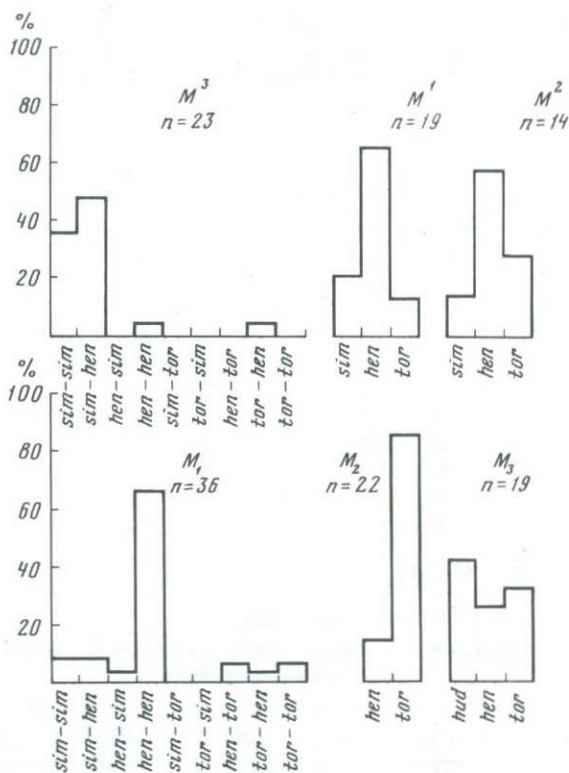


Рис. 22. Распределение частот морфотипов коренных зубов копытных леммингов из местонахождения Чембакчино

ся также по одному экземпляру зубов с вариантами "hen" и даже "tor". При учете формы зуба как с лингвальной, так и с буккальной стороны, на первом месте по численности оказался морфотип "sim-hen", на втором "sim-sim". Морфотипы "hen-hen" и "tor-hen" присутствуют в единичных экземплярах.

M_1 не отличаются каким-либо своеобразием. Среди них, как и в большинстве других плейстоценовых выборок, преобладают зубы морфотипа "hen-hen", причем степень выраженности выемки с лингвальной и буккальной стороны примерно одинакова. Одинаково и количество вариантов "sim" с двух сторон; то же можно сказать и о вариантах "tor". Эти крайние, сложные и простые, морфотипы присутствуют в выборке, но в малом количестве.

M_2 имеют весьма сложное строение. Более 80% их относятся к морфотипу "tor", остальные — к "hen".

M_3 отличаются от всех других, описанных нами ранее для плейстоценовых выборок, благодаря существенной доле морфотипа "hud", образуемого за счет сочетания слабо развитых выступов как с лингвальной, так и с буккальной стороны. Примерно в равном количестве присутствуют также зубы морфотипов "hen" и "tor".

При характеристике общего облика морфологического строения зубов

Таблица 23

Частоты зубов с разной степенью выраженности дополнительных элементов у копытных леммингов из местонахождений Чембакчино и Семейка, %

Угол, град.	M ¹		M ²		M ³		M ₁		M ₂		M ₃	
	лингв. n=19	лингв. n=14	лингв. n=23	бук. n=23	лингв. n=39	бук. n=36	лингв. n=22	бук. n=23	лингв. n=20	бук. n=21		
0	21	14	90	39	15	11	0	0	0	9		
5,10	0	22	5	44	54	39	0	4	0	24		
15,20	21	7	0	13	20	23	0	0	20	9		
25,30	21	7	0	4	0	11	0	9	15	9		
35,40	16	14	0	0	0	5	0	4	0	5		
45,50	16	14	0	0	3	0	0	9	5	5		
55,60	0	14	0	0	3	5	4	18	5	14		
65,70	5	0	0	0	3	5	4	30	25	5		
75,80	0	0	0	0	3	0	14	9	20	9		
85,90	0	7	5	0	0	0	50	13	5	9		
95,100	0	0	0	0	0	0	28	4	5	0		

Таблица 24

Размеры зубов копытных леммингов из местонахождений Семейка и Чембакчино

Промер	n	\bar{a}	σ	$S_{\bar{a}}$	lim	
M ₁	Длина	24	3,80	0,363	0,074	3,2-4,4
	Ширина	24	1,37	0,109	0,022	1,1-1,6
M ₂	Длина	22	1,92	0,135	0,029	1,7-2,2
	Ширина	22	1,41	0,100	0,021	1,2-1,6
M ¹	Длина	16	2,83	0,228	0,057	2,4-3,2
	Ширина	15	1,45	0,113	0,029	1,3-1,7
M ²	Длина	9	2,23	0,141	0,047	2,0-2,4
	Ширина	8	1,53	0,116	0,041	1,3-1,7
M ³	Длина	17	2,38	0,222	0,054	2,0-2,7
	Ширина	20	1,39	0,112	0,025	1,2-1,6

копытных леммингов из чембакчинской свиты напомним, что ее геологический возраст надежно определен не моложе среднего плейстоцена. Для этого возраста во всех литературных источниках приводится описание строения зубной системы, соответствующее группе *D. simplicior*, *D. okaensis*, *D. hudsonius*. Однако в местонахождениях чембакчинской свиты мы обнаруживаем M¹ и M² с удивительно хорошо развитыми дополнительными образованиями, и в то же время — несуразно примитивные по строению M₃. Морфологический облик M³ и M₁ можно определить как промежуточный. Размерные характеристики несколько уступают леммингам из Хашгорта, но не намного, что дает право считать копытных леммингов из местонахождений чембакчинской свиты довольно крупными.

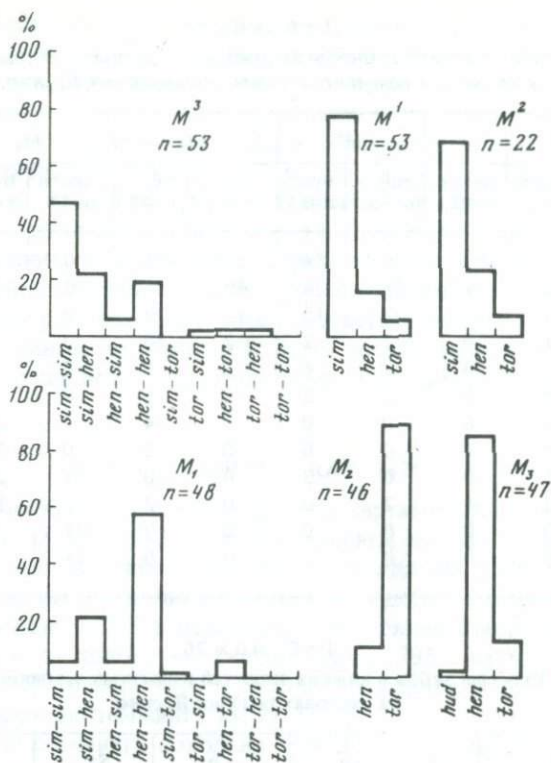


Рис. 23. Распределение частот морфотипов коренных зубов копытных леммингов из местонахождения Ярсино

Копытные лемминги из местонахождения Ярсина. Из этого местонахождения в коллекции имеется 273 коренных зуба (с целыми передними частями нижних зубов и неповрежденными задними частями у верхних зубов); этого количества вполне достаточно для довольно подробной характеристики зубной системы.

M¹ и M² в подавляющем большинстве имеют форму "sim", но есть и экземпляры морфотипа "hen", и даже "tor" (рис. 23). Это обстоятельство заслуживает особого внимания — по той причине, что при таком подавляющем обилии примитивного морфотипа "sim" наличие зубов со слабой выемкой, описываемых морфотипом "hen", является нормальным, — но зубы морфотипа "tor" кажутся неуместными, сильно опережающими средний уровень сложности зубов в выборке.

M³ также весьма разнородны по морфологии. Среди них преобладают самые простые, не имеющие выемок ни с лингвальной, ни с буккальной стороны: морфотип "sim-sim"; однако в заметном количестве есть и зубы с небольшими выемками с одной из сторон, либо с двух сторон одновременно. В незначительном количестве есть и зубы с сильно развитой выемкой на одной из сторон, в том числе и такие, которые относятся к морфотипу "tor-sim" (рис. 23, табл. 25).

Большая часть M₁ имеет обычное строение; преобладающим морфоти-

Т а б л и ц а 25

Частоты зубов с разной степенью выраженности дополнительных элементов у копытных леммингов из местонахождения Ярсино, %

Угол, град.	M ¹		M ²		M ³		M ₁		M ₂		M ₃	
	лингв. n=53	лингв. n=22	лингв. n=53	бук. n=53	лингв. n=49	бук. n=48	лингв. n=47	бук. n=46	лингв. n=47	бук. n=49		
0	79	69	69	54	31	13	0	0	0	0		
5,10	6	4	21	26	49	34	0	0	2	28		
15,20	4	15	2	10	16	29	0	0	0	26		
25,30	4	4	2	2	2	10	0	7	0	12		
35,40	2	0	2	4	2	6	0	4	2	12		
45,50	0	0	2	2	0	0	0	4	4	2		
55,60	4	0	0	0	0	4	2	15	2	9		
65,70	0	4	0	0	0	2	0	22	6	4		
75,80	0	0	0	2	0	0	11	24	22	7		
86,90	2	4	2	0	0	2	51	15	32	0		
95,100	0	0	0	0	0	0	21	9	28	0		
105,110	0	0	0	0	0	0	15	0	4	0		

Т а б л и ц а 26

Размеры зубов и нижних челюстей копытных леммингов из местонахождения Ярсино

Промер	n	\bar{a}	σ	$S_{\bar{a}}$	lim
M ₁ Длина	26	3,96	0,225	0,044	3,6-4,5
M ₁ Ширина	27	1,54	0,068	0,013	1,4-1,6
M ₂ Длина	41	1,98	0,127	0,019	1,7-2,25
M ₂ Ширина	41	1,46	0,090	0,014	1,3-1,6
M ¹ Длина	35	2,93	0,179	0,030	2,6-3,3
M ³ Длина	33	2,47	0,259	0,045	2,1-2,9
M ³ Ширина	33	1,46	0,139	0,024	1,2-1,7
Длина M ₁ -M ₂	15	5,89	0,434	0,112	5,4-6,6
Длина M ₁ -M ₃	7	7,96	0,732	0,276	7,4-9,2
Наибольшая высота нижней челюсти*	8	5,24	0,493	0,174	4,2-5,8

* Измеряется с внутренней стороны у подбородочного бугра.

пом является "hen-hen", но встречаются также морфотипы "sim-sim", "sim-hen" и "hen-sim". В этой выборке, единственной среди описанных нами, встречен зуб морфотипа "sim-tor"; имеется также довольно распространенный морфотип "hen-tor".

Абсолютное большинство M₂ представлено морфотипом "tor", но имеется также некоторое количество экземпляров морфотипа "hen".

M₃ представлены тремя морфотипами: "hud", "hen" и "tor", с явным преобладанием "hen".

В целом зубная система копытных леммингов из Ярсина выглядит несколько дисгармоничной, хотя и не в такой степени, как у леммингов из Чембакчино. Это проявляется в сочетании самых примитивных и самых сложных вариантов строения. Такое сочетание легче всего было бы объяснить смешанностью (разновозрастностью) остатков, но, во-первых, нет достаточно объективных показателей, указывающих на смешанность выборки, во-вторых, сочетание самых примитивных и самых сложных форм наблюдается и на разных сторонах одного и того же зуба. Размеры отдельных зубов и нижних челюстей явно свидетельствуют о довольно крупных размерах леммингов из Ярсина (табл. 26). Это особенно заметно по длине и ширине M_1 , которые даже превышают соответствующие величины, характеризующие леммингов из Хашгорта. Здесь же обнаружены M_1 , имеющие максимальную среди всех описанных нами для Западной Сибири длину 4,5 мм.

Т Р И Б А LEMMINI GRAY, 1825

Коренные зубы полевок с характерными чертами этой трибы известны с конца плиоцена [8, 105, 112]. Это бескорневые моляры, обычно с обильными отложениями наружного цемента во входящих углах, слабо дифференцированной эмалью и своеобразным рисунком жевательной поверхности. На территории СССР в ископаемом состоянии обнаружены все три рода, входящих в эту трибу: род *Lemmus* Link, 1795 — настоящие лемминги; род *Myopus* C. Miller, 1910 — лесные лемминги и род *Synaptomys* Baird, 1857 — болотные лемминги [8, 39, 82, 88].

Если болотные лемминги довольно хорошо отличаются от лесных и настоящих леммингов по рисунку жевательной поверхности зубов, то для идентификации двух последних родов используются пропорции третьего верхнего коренного зуба [1].

Проведенное сравнение обнаруженных ископаемых моляров с современными коренными зубами ямальских *L. sibiricus* ($n = 111$) и *Myopus schisticolor* с Южного Урала ($n = 50$) показало, что по отношению длина/ширина M^3 ископаемый материал ближе к роду настоящих леммингов.

Р о д Lemmus Link, 1795

Lemmus cf. *sibiricus* Kerr, 1792

М е с т о н а х о ж д е н и я и м а т е р и а л . Скородум а: 21 M^1 , 16 M^2 , 22 M^3 , 39 M_1 , 35 M_2 , 19 M_3 ; Скородум а'—в': 10 M^1 , 3 M^2 , 9 M^3 , 13 M_1 , 4 M_2 , 9 M_3 ; Скородум с: 18 M^1 , 4 M^2 , 12 M^3 , 34 M_1 , 29 M_2 , 14 M_3 ; Скородум I: 1 M_1 ; Скородум III: 4 M^1 , 2 M^2 , 2 M^3 , 3 M_1 , 5 M_2 , 2 M_3 ; Скородум IV: 1 M_1 ; Крапива II: 1 M_1 ; Романово II: 2 M^1 ; Романово 3: 4 M^1 , 3 M^3 , 3 M_1 , 5 M_2 , 2 M_3 ; Романово I с: 51 M^1 , 26 M^2 , 44 M^3 , 52 M_1 , 34 M_2 , 34 M_3 ; Кошелево I: 2 M^1 , 3 M^3 , 1 M_1 , 1 M_2 , 2 M_3 ; Кошелево II: 2 M^1 , 3 M^3 , 2 M_1 , 2 M_2 , 2 M_3 ; Бобровка II: 3 M^1 , 2 M^2 , 2 M^3 , 4 M_1 , 4 M_2 , 1 M_3 ; Бобровка I: 1 M^1 , 2 M^3 , 1 M_1 , 2 M_2 , 2 M_3 ; Горноправдинск: 1 M^1 , 1 M^3 , 2 M_1 , 1 M_2 , 2 M_3 ; Ярсина: 144 M^1 , 44 M^2 , 148 M^3 , 148 M_1 , 110 M_2 , 98 M_3 ; Шахматовка I: 4 M^1 , 1 M^2 , 7 M^3 , 5 M_1 , 3 M_2 , 4 M_3 ; Шахматовка II: 17 M^1 , 7 M^2 , 14 M^3 , 16 M_1 , 13 M_2 , 10 M_3 ; Чембакчино: 72 M^1 , 40 M^2 , 82 M^3 , 97 M_1 ,

Размеры M_1 и M^3 ископаемых настоящих леммингов Западной Сибири

Местонахождение	Зуб <i>n</i>	Длина		Ширина		
		lim; \bar{a}	σ	<i>n</i>	lim; \bar{a}	σ
Скородум с	M_1 11	2,90–3,17–3,60	0,20	11	1,20–1,40–1,60	0,13
	M^3 7	2,20–2,49–2,85	0,21	7	1,20–1,34–1,50	0,10
Романово 1с	M_1 19	2,90–3,21–3,65	0,54	19	1,25–1,39–1,60	0,12
	M^3 19	2,30–2,46–2,65	0,13	37	1,10–1,31–1,50	0,11
Скородум а	M_1 20	2,75–3,10–3,40	0,18	20	1,25–1,41–1,60	0,08
	M^3 9	2,22–2,50–3,10	0,28	16	1,20–1,37–1,65	0,13
Семейка	M_1 20	2,60–3,17–3,70	0,31	19	1,20–1,52–1,85	0,18
	M^3 20	2,10–2,55–3,05	0,39	20	1,10–1,33–1,50	0,11
Чембакчино	M_1 25	2,70–3,20–3,65	0,23	26	1,20–1,48–1,75	0,15
	M^3 27	2,10–2,59–3,10	0,24	27	1,05–1,30–1,50	0,12
Ярсино	M^1 60	2,75–3,19–4,00	0,25	60	1,20–1,45–1,80	0,15
	M^3 44	2,10–2,65–3,15	0,26	44	1,00–1,36–1,60	0,14
Хашгорт	M_1 43	2,75–3,37–3,90	0,32	47	1,20–1,55–1,90	0,16
	M^3 30	2,20–2,92–3,60	0,32	37	1,15–1,42–1,65	0,12
430а км	M_1 17	2,30–3,26–4,25	0,51	21	0,90–1,49–1,95	0,24
	M_3 17	2,00–2,65–3,10	0,27	31	1,05–1,39–1,70	0,18

95 M_2 , 67 M_3 ; Семейка: 26 M^1 , 11 M^2 , 45 M^3 , 52 M_1 , 32 M_2 , 32 M_3 ; Хашгорт: 45 M^1 , 39 M^3 , 43 M^3 , 62 M_1 , 50 M_2 , 30 M_3 ; 430 км: 18 M^1 , 14 M_2 , 20 M^3 , 14 M_1 , 12 M_2 , 14 M_3 ; 430 а км: 40 M^1 , 31 M^2 , 39 M^3 , 30 M_1 , 35 M_2 , 30 M_3 ; Пельях-юган: 14 M^1 , 3 M^2 , 16 M^3 , 13 M_1 , 10 M_2 , 8 M_3 ; Горноказымск: 4 M^1 , 3 M^2 , 4 M^3 , 5 M_1 , 1 M_2 , 5 M_3 .

Р а з м е р ы. Размеры коренных зубов из разных местонахождений попадают в пределы изменчивости современных *L. sibiricus* Kerr. В табл. 27 приведены средние и крайние значения размеров первого нижнего и третьего верхнего моляров для наиболее полных выборок (см. табл. 27).

О п и с а н и е и с р а в н е н и е. Принято считать, что общей тенденцией развития для настоящих леммингов в плейстоцене является увеличение размеров моляров [4]. Полученные данные для территории Западной Сибири, как это видно из табл. 30, не дают четкой однозначной картины. Морфотипические характеристики коренных зубов западносибирских ископаемых настоящих леммингов попадают в пределы изменчивости современных ямальских *L. sibiricus* (рис. 24–26). Очевидно наиболее простое строение коренных зубов у эоплейстоценовых леммингов из местонахождений Скородум а–с, Романово 1с и синхронных им, а также наличие наиболее сложных морфотипов в выборке из местонахождения Ярсино (рис. 26, фиг. 7–9). В ходе факторного анализа рисунка жевательной поверхности третьего верхнего моляра по девяти мерным признакам было обнаружено, что при существенном перекрытии полигонов распределений разных выборок они смещены относительно друг друга в координатах первого (размерно-го) и второго (степень выраженности входящих углов) факторов. Призна-

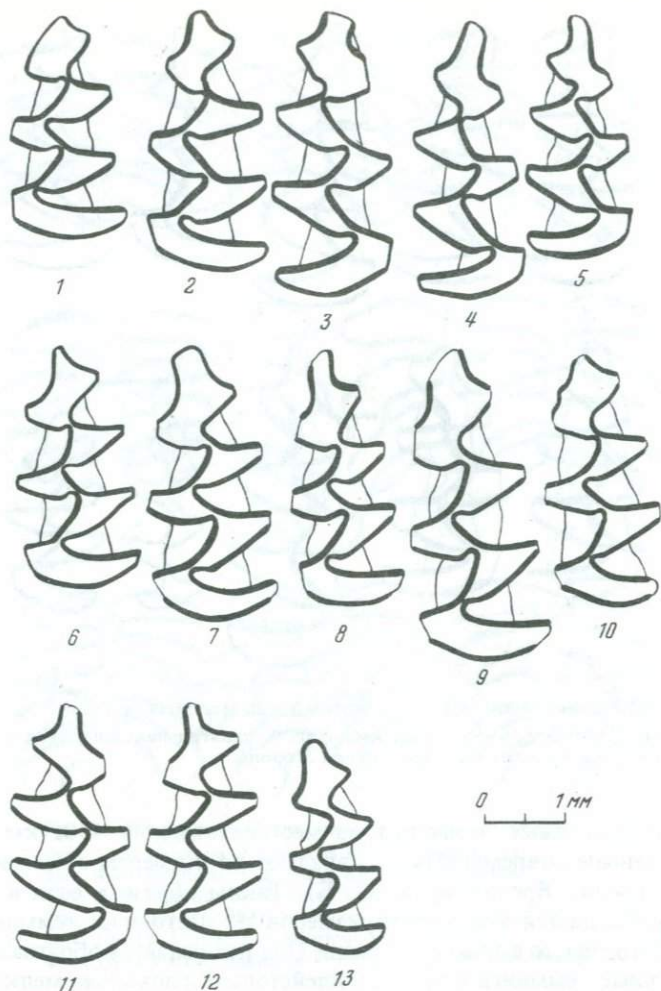


Рис. 24. *M₁ Lemmus cf. sibiricus* Kerr из нижнеиртышских местонахождений
 Фиг. 1–5 – Романово 1с; фиг. 6–8 – Семейка; фиг. 9–13 – Ярино

ки, вносящие наибольший вклад в эти факторы, были проанализированы отдельно.

В группе нижнеиртышских местонахождений размеры M^3 меньше, чем современных *L. sibiricus*. Самые мелкие – эоплейстоценовые лемминги, а в течение плейстоцена идет увеличение их размеров (рис. 27, А). В группе нижнеобских отсутствуют местонахождения, синхронные местонахождениям Романово 1с, что не позволяет сопоставить эоплейстоценовые этапы развития рода *Lemmus* на этих двух территориях. Репрезентативные выборки M^3 настоящих леммингов в нижнеобских местонахождениях обнаружены только в двух: Хашгорт, датированном средним плейстоценом и 430а км, датированном поздним плейстоценом. Хашгортские лемминги самые крупные и превосходят по размерам даже современных ямальских, в то время как

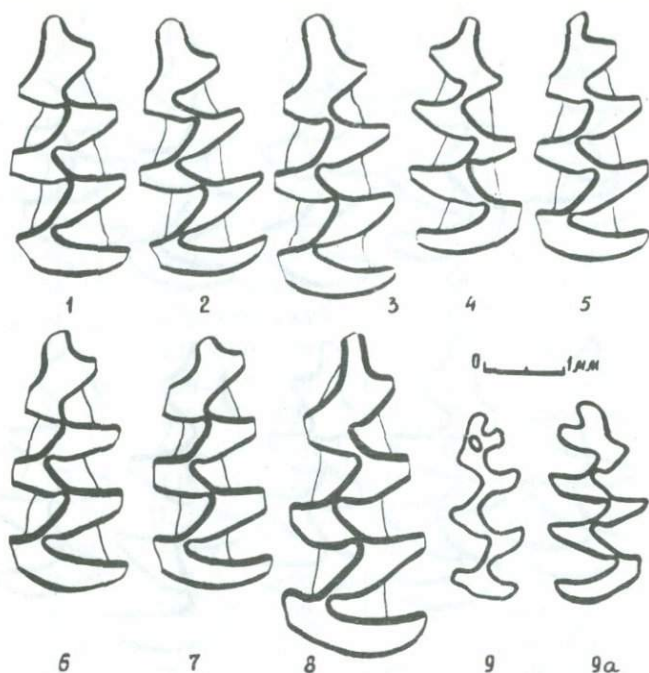


Рис. 25. M_1 *Lemmus cf. sibiricus* Kerr из нижеобских местонахождений

Фиг. 1—5 Хашгорт; фиг. 6—9 — 430а км; фиг. 9. жевательная поверхность зуба молодого зверька; фиг. 9а — тот же зуб с нижней стороны

позднеплейстоценовые лемминги из местонахождения 430а км даже несколько меньше современных и совпадают по размерам с леммингами из местонахождения Ярино (рис. 27, Б). Таким образом, если в низовьях Иртыша наблюдается увеличение размеров M^3 настоящих леммингов в течение плейстоцена, то в нижнем течении Оби наблюдается обратная картина: очень крупные лемминги в среднем плейстоцене и довольно мелкие в позднем. Был ли этот процесс однонаправленным, или размеры настоящих леммингов неоднократно менялись в течение плейстоцена, ответ на этот вопрос можно будет дать только после заполнения временного интервала между выборками из местонахождений Хашгорт и 430а км новыми данными.

Общей чертой леммингов как нижеиртышских, так и нижеобских местонахождений является тенденция к усложнению рисунка жевательной поверхности M^3 в течение плейстоцена. Тем не менее, есть ряд особенностей протекания этого процесса в пределах этих двух районов. Хорошим показателем степени сложности рисунка жевательной поверхности M^3 является величина его третьих входящих углов. Как видно из рис. 28, выраженность этих углов различна в близких по датировке нижеиртышских и нижеобских местонахождениях. Усложнение рисунка жевательной поверхности зубов (увеличение входящих углов) идет довольно независимо от изменения размеров зубов.

Являются ли различия, обнаруженные у нижеобских и нижеиртышских леммингов в строении M^3 , межвидовыми или внутривидовыми, и

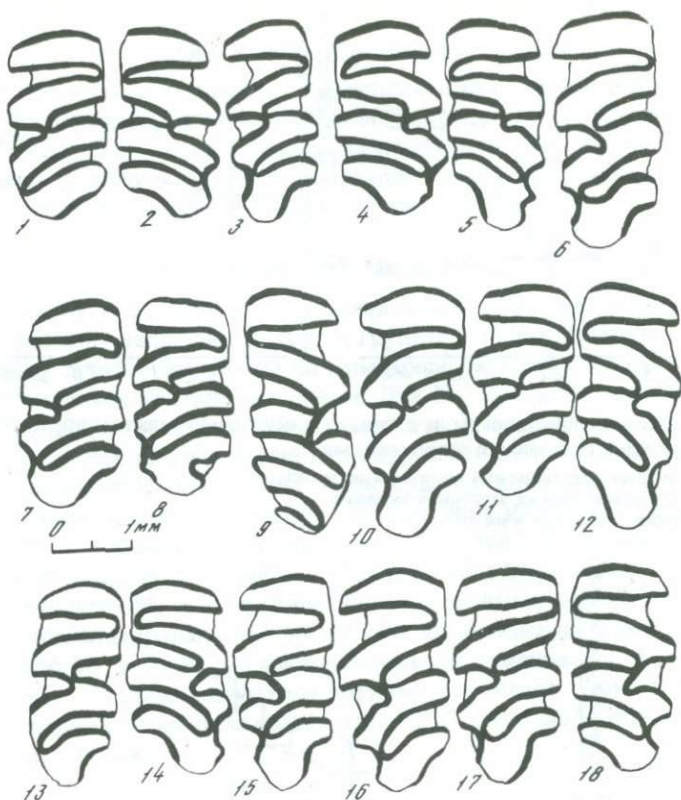


Рис. 26. М³ настоящих леммингов Западной Сибири
 Фиг. 1—3. *Lemmus cf. sibiricus* Kerr, Романово 1с
 Фиг. 4—6. *Lemmus cf. sibiricus* Kerr, Чембакчино
 Фиг. 7—9. *Lemmus cf. sibiricus* Kerr, Ярсиню
 Фиг. 10—12. *Lemmus cf. sibiricus* Kerr, Хашгорт
 Фиг. 13—15. *Lemmus cf. sibiricus* Kerr, 430а км
 Фиг. 16—18. Современные *Lemmus sibiricus* Kerr, Ямал

каково их соотношение с известными ископаемыми и современными формами рода настоящих леммингов, непонятно, поскольку морфотипическая изменчивость рода *Lemmus*, на наш взгляд, изучена еще недостаточно полно, и нет общепринятых критериев ее оценки. Различия в размерах могут объясняться климатическим фактором. Остается неясным, являлись ли эоплейстоценовые нижнеиртышские лемминги предковыми только для более поздних форм, обитавших на этой территории, или послужили исходным вариантом также для нижнеобских леммингов.

Таким образом, настоящие лемминги были довольно широко распространены в течение всего плейстоцена на территории Западной Сибири, включая районы их современного распространения (местонахождения Нямуя-Надо, Горноказымск), и до широт Тобольска. Интересны уменьшение относительного обилия их остатков с севера на юг и изменения в видовом составе фаунистических группировок, в которые входили лемминги. Если в границах нижнеобских местонахождений видовой состав близок совре-

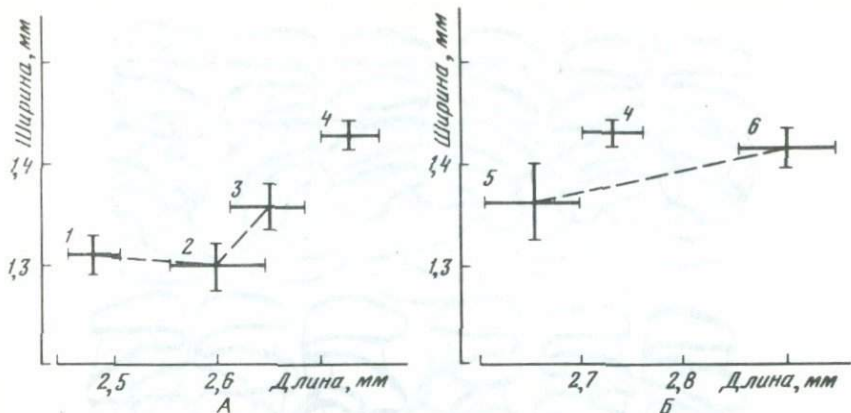


Рис. 27. Соотношение ширины и длины M^3 ископаемых настоящих леммингов Западной Сибири в сравнении с современными
 Фиг. А — из нижнеиртышских местонахождений
 Фиг. Б — из нижнеобских местонахождений
 (обозначения те же, что и на рис. 28)

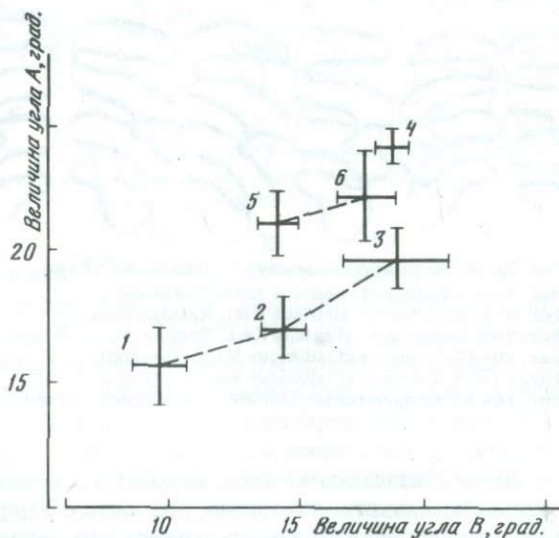


Рис. 28. Выраженность третьих входящих углов M^3 у настоящих леммингов Западной Сибири

- 1 — Романово 1с (n = 21); 2 — Чембакчино (n = 27);
 3 — Ярсино (n = 44); 4 — Ямал (современные) (n = 111);
 5 — Хашгорт (n = 35); 6 — 430а км (n = 25)

менному териокомплексу, то присутствие интерзональных, лесных и степных форм в нижнеиртышских местонахождениях указывает на большую экологическую пластичность плейстоценовых настоящих леммингов. Возможно, что в плейстоцене на территории Западной Сибири существовали две формы настоящих леммингов: северная (нижнеобская) дала современных западносибирских *L. sibiricus*, а история послеплейстоценового развития южной (нижнеиртышской) формы неясна.

Коренные зубы с корнями у вымерших и без корней у современных форм; отложения наружного цемента во входящих углах коренных зубов у ископаемых форм могут быть незначительными или совсем отсутствовать. Эмаль у разных форм дифференцирована в разной степени. Параконидный отдел может быть усложнен до двух раз [39].

Р о д *Mimomys* F. Major, 1902

Коренные зубы с корнями, отложения наружного цемента во входящих углах по-разному выражены в разных группах: от едва заметного до обильного; эмаль дифференцирована по мимомисному типу — более толстая на выпуклых стенках дентиновых призм. Для M_1 и M^3 , по крайней мере на ранних стадиях, характерно образование изолированного эмалевого столбика — марки. Исключение составляет подрод *Cromegomys* Zazhigin.

Своеобразие морфологических характеристик коренных зубов полевок этой вымершей группы и неясность соотношения их индивидуальной, географической и временной изменчивости до сих пор затрудняют разработку общепринятой единой систематики. Поэтому нам было важно охарактеризовать имеющиеся M_1 и M^3 в сравнении с описанными в литературе морфотипами. Проанализировано 186 M_1 и 80 M^3 из местонахождений у пос. Скородум и 166 M_1 и 51 M^3 из местонахождения Романово 1с. Большинство экземпляров с хорошо развитыми корнями без следов марки и призматической складки трудно однозначно отнести к какой-либо одной из ниже описываемых форм.

Mimomys ex gr. *polonicus* Kowalski, 1960

Местонахождения и материал. Романово 1с: 7 M_1 , 1 M_3 ; Скородум а: 1 M_1 ; Скородум с: 1 M_1 .

Размеры приведены в табл. 28.

Т а б л и ц а 28
Размеры коренных зубов *M. ex gr. polonicus* Kowalski

Зуб	n	Длина, мм	Ширина, мм
M_1	8	2,45–2,73–2,90	1,10–1,31–1,48
M^3	1	2,13	1,13

Описание и сравнение. Отложения цемента во входящих углах незаметны со стороны жевательной поверхности. Марка и призматическая складка на M_1 сохраняются при стачивании коронки зуба более чем на 2/3 (рис. 29). Дентиновые траки выражены плохо. Все перечисленные признаки характерны для древних форм *Mimomys*. Обычно они рассматриваются как исходные для ствола *M. polonicus* — *M. pliocaenicus* — *M. savini* [2, 104]. В контексте общего фаунистического списка эоплейстоценовых местонахождений нижнего Прииртышья описываемые экземпляры следует рассматривать, скорее всего, как переотложенности. По степени сохранности они близки к описанной выше *Pliomys* sp.

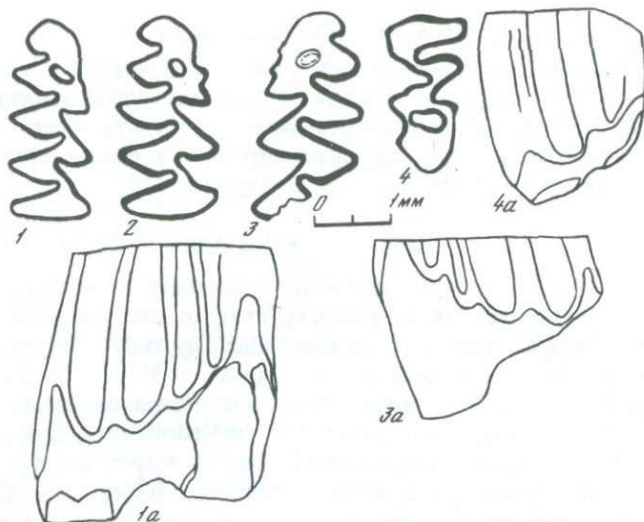


Рис. 29. Коренные зубы *Mimomys ex gr. polonicus* Kowalski, Романово 1с
 Фиг. 1–3 – M_1 ; фиг. 4 – M^3 ; фиг. 1а, 4а, 3а – те же зубы, буккальная сторона

Mimomys ex gr. savini Hinton, 1910

Местонахождения и материал. Скородум а: 2 M_1 ; Скородум с' 1 M_1 ; Скородум с: 6 M_1 ; Романово 1с: 10 M_1 .

Размеры см. табл. 29

Таблица 29
 Размеры M_1 *Mimomys ex gr. savini* Hinton

Промер	n	lim; \bar{a}	σ
Длина	14	2,9–3,04–3,2	0,11
Ширина	15	1,2–1,36–1,5	0,09

Описание и сравнение. Отложения наружного цемента хорошо заметны. Марка исчезает уже на ранних онтогенетических стадиях, при открытой пульпарной полости, у большей части экземпляров хорошо выражена призматическая складка на переднебуккальной стороне параконидного отдела M_1 , дентиновый трак хорошо выражен (рис. 30).

Для M^3 характерно наличие марки; дентиновое слияние между передней непарной петлей и последующими элементами зуба не больше одной толщины эмали (рис. 31).

Размеры западносибирских полевок этой группы меньше, чем у западноевропейских [104], но крупнее таковых с территории Русской равнины [9]. Из рис. 31 видно, что марки на M^3 у разных экземпляров стираются при разной высоте коронки. Это свидетельствует, скорее всего, о наличии в пределах выборки нескольких видовых форм, или же примеси более архаичных экземпляров за счет переотложения.

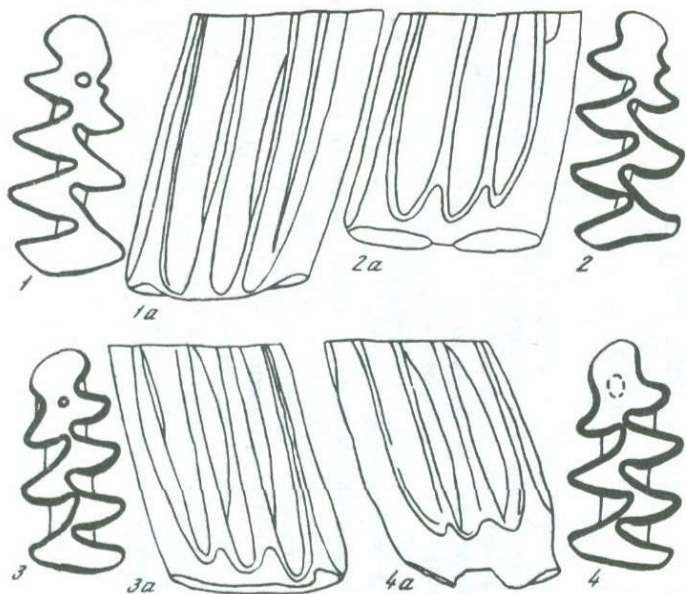


Рис. 30. M_1 *Mimomys ex gr. savini* Hinton, Романово 1с
 Фиг. 1–4 – жевательная поверхность
 Фиг. 1а–4а – буккальная сторона

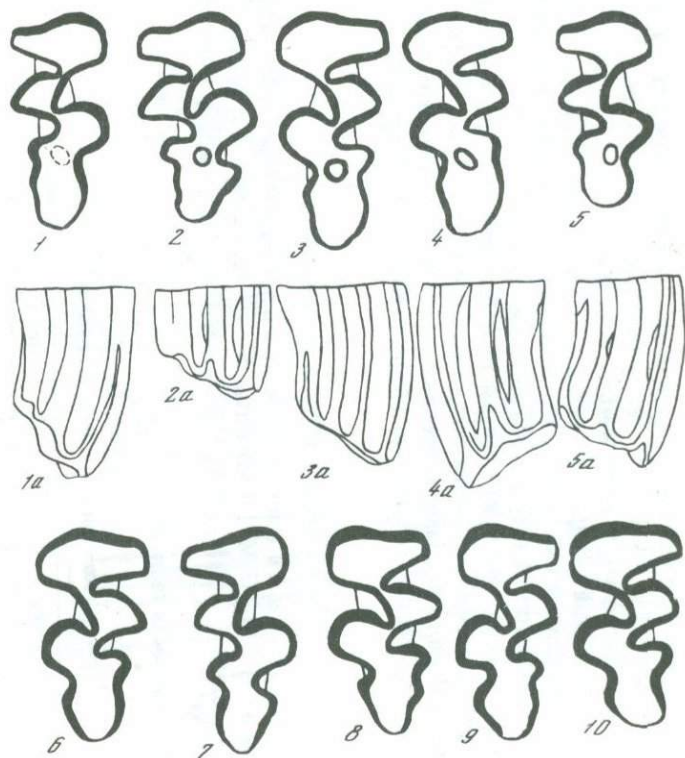


Рис. 31. M^2 *Mimomys ex gr. savini* Hinton, Романово 1с
 Фиг. 1–10 – жевательная поверхность
 Фиг. 1а–5а – буккальная сторона

Первые нижние моляры также неоднородны по своим морфотипическим характеристикам. Так, экземпляр, изображенный на рис. 30, фиг. 2, соответствует по описаниям *M. reidi* Hinton, обнаруженному В.С. Зажигиным [49] на юге Западной Сибири. Его длина — 2,75, а ширина — 1,3 мм. Наружный цемент заполняет входящие углы менее, чем наполовину, а мимомисная складка проходит по всей высоте коронки.

К группе *M. ex gr. savini* отнесены и зубы без призматической складки, но с маркой, стачивающиеся уже после закладки корней (рис. 30, фиг. 4). Немногочисленность M_1 , находящихся на ранних онтогенетических стадиях, не позволила провести более точную дифференцировку этой группы.

Mimomys aff. pusillus Mehely, 1914

Местонахождение и материал. Скородум а — 3 M_1 , 4 M^3 ; Скородум а' — 2 M_1 , 3 M^3 ; Скородум в' — 1 M_1 , 2 M^3 ; Скородум с' — 1 M_1 ; Скородум с — 4 M_1 , 8 M^3 ; Романово 1с — 5 M_1 , 6 M^3 ; Кошелево I — 2 M_1 , 1 M^3 .

Размеры см. в табл. 30.

Таблица 30
Размеры коренных зубов *M. aff. pusillus* Mehely

Промер	n	lim; \bar{a}
Длина M_1	9	2,45–2,73–3,10
Ширина M_1	9	1,10–1,23–1,35
Длина M^3	21	1,5–1,71–1,93
Ширина M^3	21	0,8–0,94–1,0

Описание и сравнение. Морфологические характеристики соответствуют *M. pusillus* Mehely юга Западной Сибири [49, 50]. Марка на M_1 у большинства экземпляров исчезает после замыкания пульпарной полости (рис. 32). Присутствие остатков этой полевки в местонахождении Кошелево I не противоречит данным [49] по югу Западной Сибири, где полевки этого вида встречаются в раннеплейстоценовых отложениях.

Существенной чертой строения M^3 группы "pusillus" является наличие широкого дентинового слияния передней непарной петли с последующими элементами зуба (рис. 33). Это свидетельствует о происхождении *M. pusillus*, в отличие от группы "savini", от ветви *Cheria*, древние представители которой имели на M^3 две марки [2, 5, 9]. Среди третьих верхних коренных зубов, отнесенных в наших сборах к *M. aff. pusillus*, можно выделить две группы по времени стачивания марки: 1 — зубы с высокой коронкой, марка исчезает до замыкания пульпарной полости; 2 — зубы, марка которых сохраняется при хорошо сформированных корнях.

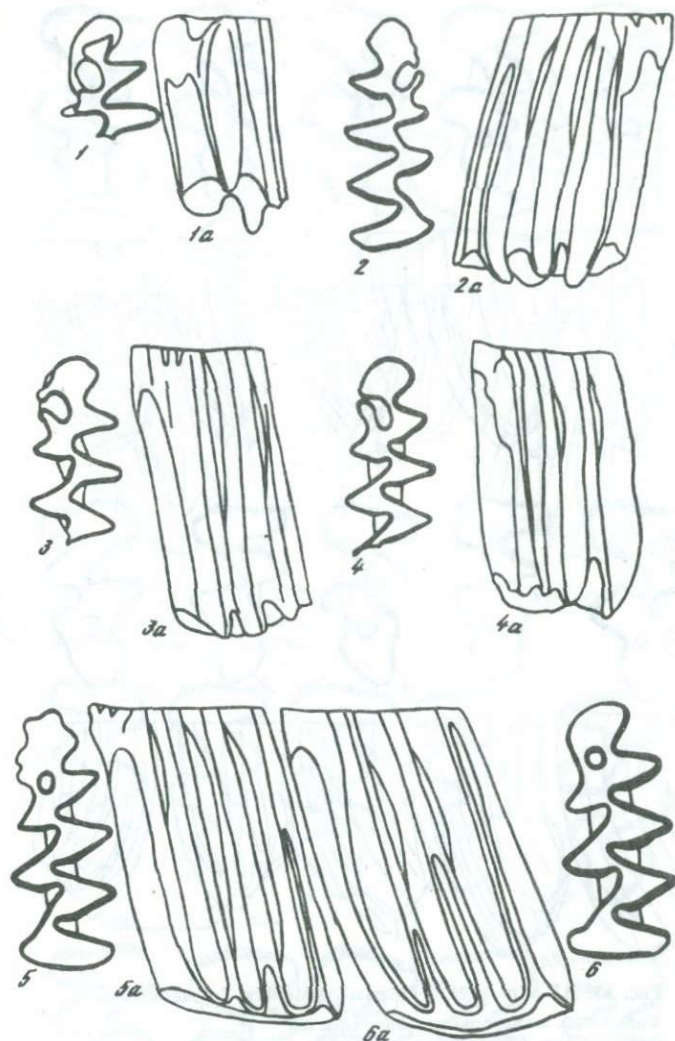


Рис. 32. M_1 *Mimomys* ex gr. *pusillus* Mehely, Романово 1с

Фиг. 1–6 – жевательная поверхность

Фиг. 1а–6а – буккальная сторона

Mimomys (*Cromeromys*) ex gr. *intermedius* Newton, 1881

Местонахождения и материал. Скородума – 6 M_1 , 7 M^3 ; Скородум а' – 1 M_1 , 1 M^3 ; Скородум с' – 1 M_1 ; Скородум с – 6 M_1 , 10 M^3 ; Романово 1с – 18 M_1 , 25 M^3 .

К этой группе отнесены M_1 и M^3 с корнями, обильным отложением цемента во входящих углах зубов, дифференциацией эмали по мимомисному типу. Марка никогда не закладывается; дентиновые траки хорошо развиты и у большинства экземпляров достигают жевательной поверхности

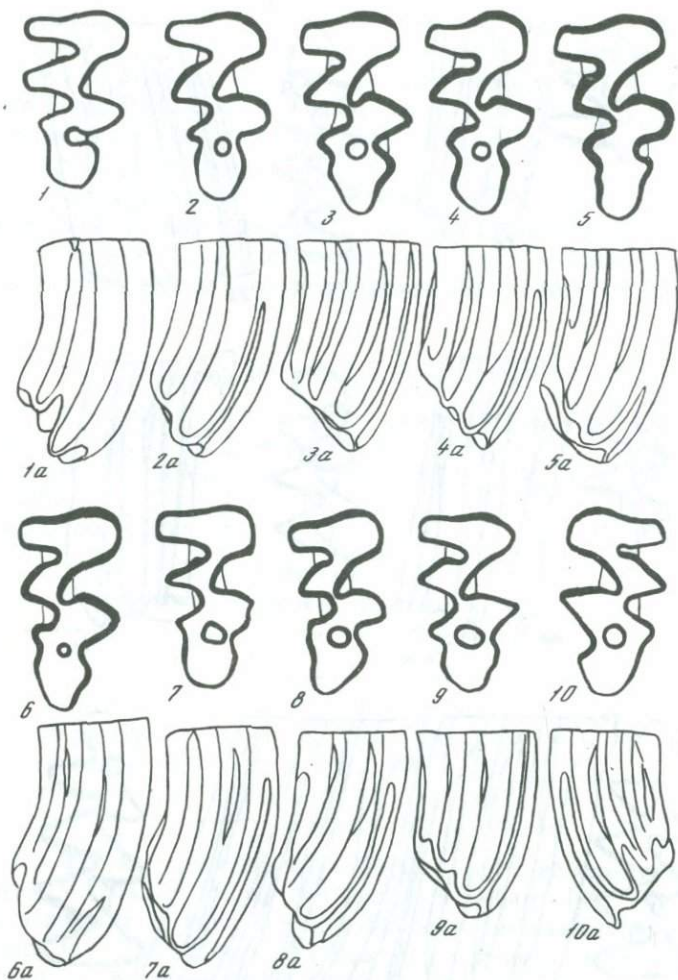


Рис. 33. M^3 *Mimomys* ex gr. *pusillus* Mehely, Романово 1с

Фиг. 1–10. жевательная поверхность

Фиг. 1а–10а. буккальная сторона

до замыкания пульпарной полости; входящие углы паракониды M_1 хорошо выражены (рис. 34, рис. 35). Скорее всего, в рамках обсуждаемой группы объединены несколько форм видового ранга. По размерным и морфотипическим характеристикам M_1 можно выделить следующие группы: 1 – зубы наиболее крупные по размерам; входящие углы параконидного отдела выражены несколько слабее по сравнению с другими (рис. 34, фиг. 1); призматическая складка, если она есть, довольно быстро выклинивается (рис. 34, фиг. 2, 2а); 2 – зубы довольно крупные, но несколько меньше первых, более высококоронковые; входящие углы параконидного комплекса более развиты (рис. 34, фиг. 3, 3а); 3 – зубы морфотипически близки второй группе, но существенно мельче ее по размерам (рис. 34,

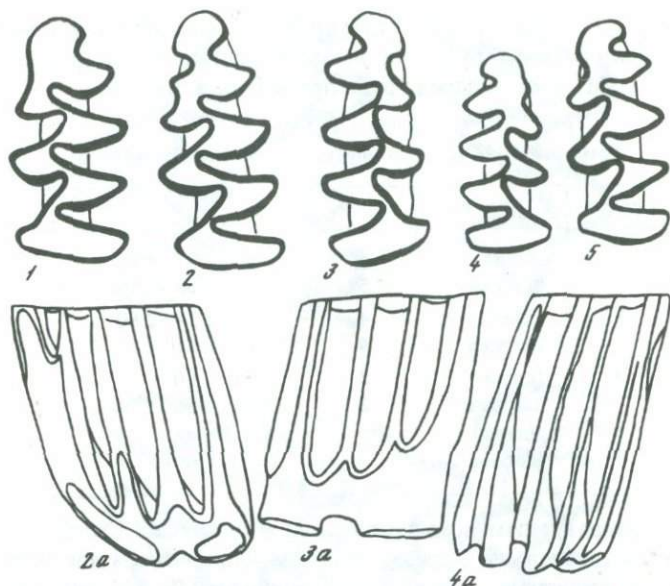


Рис. 34. M_1 *Mimomys* (*Cromeromys*) ex gr. *intermedius* Newton, Романово 1с
 Фиг. 1—5. жевательная поверхность
 Фиг. 2а—4а буккальная сторона



Рис. 35. M^3 *Mimomys* (*Cromeromys*) ex gr. *intermedius* Newton, Романово 1с

фиг. 4, 4а); 4 – зубы с довольно простым параконидом, напоминают морфотипически первую группу, но размеры мелкие, как у третьей группы.

Размеры M_1 всех четырех групп приведены в табл. 31.

Т а б л и ц а 31
Размеры M_1 *M.* (*Comeromys*) ex gr. *intermedius* Newton

Группа	Промер	n	lim; \bar{a}
1	Длина	5	2,85–3,02–3,15
	Ширина	5	1,30–1,39–1,55
2	Длина	4	2,60–2,74–2,80
	Ширина	4	1,10–1,14–1,15
3	Длина	2	2,35; 2,50
	Ширина	2	1,05; 1,00
4	Длина	2	2,35; 2,50
	Ширина	2	1,20; 1,15

Судя по литературным источникам, полевки группы *Comeromys* были широко распространены в Евразии в конце плиоцена–начале плейстоцена и входили как в степные, лесостепные ассоциации [49, 86], так и в ассоциации, аналогичные современным тундровым, лесотундровым [88, 98].

Таким образом, остатки рода *Miomomys* представлены в наших сборах в основном гипсодентными формами, характеризующими на других территориях плиоцен–плейстоценовый рубеж.

Р о д *Arvicola* Lacepede, 1799

Для представителей этого рода характерны коренные зубы довольно крупных размеров, не имеющие корней, с отложениями цемента во входящих углах конидов и рисунком жевательной поверхности, характерным для коренных зубов поздних *Miomomys* – группы "savini" и "intermedius".

У наиболее древних форм этого рода эмаль дифференцирована по мимомисному типу – более толстая на выпуклой стороне дентиновых призм, а в процессе эволюции меняется на противоположный.

Т а б л и ц а 32
Размеры коренных зубов *Arvicola* aff. *mosbachensis* Schmidtgen

Местонахождение	Зуб	Длина, мм	Ширина, мм	Толщина эмали (индекс)
Ярсино	M_1	3,65	1,55	122
	M_2	2,4	1,5	111
	M_3	2,1	1,05	100
	M^1	3,5	1,85	100
	M^2	2,2	1,55	116
	M^3	2,15; 2,43	1,1; 1,3	140; 122
Семейка	M^1	3,2; 3,35	– 1,98	116; 111
	M^2	2,6; 2,5	1,58 –	142; 142
	M^3	2,35	1,45	128

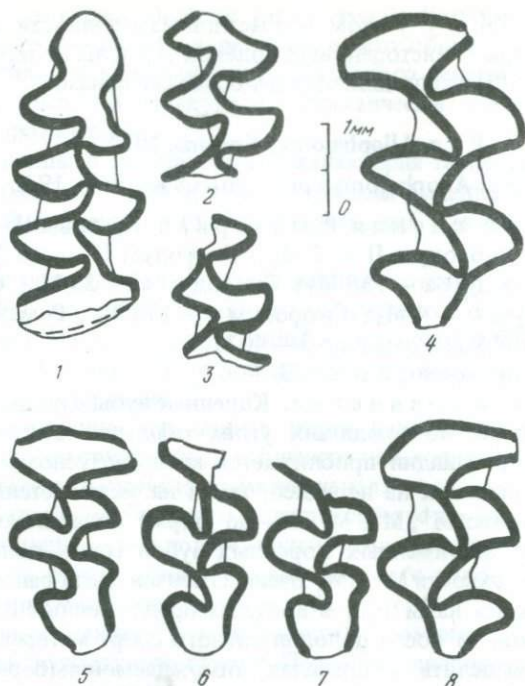


Рис. 36. Коренные зубы *Arvicola* aff. *mosbachensis* Schmidten:

Фиг. 1. M_1 , Ярсино; фиг. 2 — M_3 , Ярсино;

Фиг. 3. M_3 , Ярсино; фиг. 4 — M^1 , Семейка;

Фиг. 5—7. M^3 , Семейка; фиг. 8 — M^2 , Семейка

Местонахождения и материал. Ярсино — 1 M_1 , 1 M_2 , 1 M_3 , 1 M^1 , 1 M^2 , 1 M^3 ; Семейка — 2 M^1 , 3 M^2 , 3 M^3 , 2 M_2 .

Размеры коренных зубов приведены в табл. 32.

Описание и сравнение. Все зубы по рисунку жевательной поверхности не выходят за пределы изменчивости рецентной водяной полевки (рис. 36). Малочисленность остатков не позволяет говорить о морфотипической специфике рассматриваемого материала. По размерам зубы водяной полевки из местонахождений Ярсино и Семейка значительно мельче рецентных и близки ископаемой форме *A. mosbachensis* Schmidtgen [8, 69], характерной для первой половины среднего плейстоцена. На это же указывает мимомисный тип дифференциации эмали у описываемых экземпляров: более толстая задняя эмалевая стенка конида на нижних зубах и передняя — на верхних. При сравнении приведенных в таблице значений отношения промеров толщины эмали на передней и задней стороне конидов с отношением толщины эмали на зубах ископаемых и рецентных водяных полевок [8] обнаруживается, что ископаемые *Arvicola* севера Западной Сибири наиболее близки водяным полевкам из местонахождений Владимировка [1, 2]. Для более точной характеристики водяных полевок севера Западной Сибири необходимы дополнительные сборы, так как достоверное определение эволюционного уровня зубов полевок рода *Arvicola* по типу дифференциации эмали возможно лишь

на серии M_1 [108] и с учетом возрастной изменчивости [113]. Из всех известных находок плейстоценовых полевок *Arvicola* на территории Западной Сибири [49, 70] наши являются наиболее северными.

Р о д *Allophajomys* Kormos, 1932

agg. *Allophajomys pliocaenicus* Kormos, 1932

Местонахождения и материал. Крапивы II – 2 M_1 ; Скородум I' – 2 M_1 ; Скородум II – 2 M_1 ; Скородум III – 18 M_1 ; Скородум IV – 3 M_1 ; Скородум а – 158 M_1 ; Скородум а' – 35 M_1 ; Скородум в' – 16 M_1 ; Скородум с' – 4 M_1 ; Скородум с – 175 M_1 ; Романово I – 8 M_1 ; Романово Ic – 609 M_1 ; Романово 3 – 40 M_1 .

Размеры приведены в табл. 33.

Описание и сравнение. Коренные зубы с постоянным ростом, высококоронковые, во входящих углах обильное отложение цемента. Эмаль по дифференциации приближается к микротусному типу или одинакова по толщине как на передней, так и на задней стенке дентиновых призм. Большинство M^1 , M^2 , M_2 , M_3 по форме жевательной поверхности не отличимы от одноименных коренных зубов серых полевок. Рисунок жевательной поверхности M^3 и M_1 очень изменчив. Если ранее изменчивость M_1 рассматривалась нами [21] в пределах предложенных В.С. Зажигиным [49] морфотипов, то после дополнительного сбора материала мы считаем необходимым выделить в пределах обсуждаемой выборки одиннадцать основных типов изменчивости жевательной поверхности первого нижнего коренного моляра (рис. 37).

1. Все отделы параконидного комплекса широко слиты между собой, форма параконида "арвиколоподобная", соответствует морфотипу "intermedius" [21, 49].

2. Дентиновое поле головки параконидного комплекса слито с его лингвальным основным дентиновым треугольником в гораздо большей степени, чем с дентиновым полем буккального основного треугольника. Намечается явная тенденция к усложнению жевательной поверхности по "экономусному" типу.

3. Лабильный треугольник параконидного отдела практически полностью отделился от остальных отделов параконида, дентиновое слияние

Т а б л и ц а 33
Размеры M_1 *Allophajomys pliocaenicus* Kormos

Местонахождение		Длина	Ширина	a *	b	c	d
Скородум а n=97	\bar{a}	2,71	1,07	1,22	0,925	0,231	0,167
	σ	0,194	0,093	0,124	0,105	0,073	0,050
	$S_{\bar{a}}$	0,020	0,009	0,013	0,011	0,007	0,005
Романово Ic n=214	\bar{a}	2,74	1,11	1,21	0,964	0,263	0,195
	σ	0,170	0,078	0,105	0,069	0,073	0,055
	$S_{\bar{a}}$	0,012	0,005	0,007	0,005	0,005	0,004

*Обозначения см. рис. 2

между ними не превышает двойной толщи эмали. Четвертый внутренний входящий угол хорошо развит, в результате чего общее дентиновое поле головки параконидного комплекса и лингвального дентинового треугольника параконида округло изогнуто и, практически, имеет одинаковую ширину на всем протяжении.

4. Для этой группы в разной степени характерна тенденция к усложнению по "экономусному" типу и призматическая складка на буккальной стороне передней непарной петли, напоминающая морфотип "arankae" лагурид.

5. Дентиновые поля элементов параконидного отдела в разной степени слиты между собой, но слияния — широкие. Намечается тенденция к экономусным вариантам. На передне-внутренней стороне головки параконидного отдела начинает формироваться дополнительный входящий угол с образованием "экономусного носика".

6. По степени слияния дентиновых полей параконидного комплекса похож на предыдущую группу, но, в отличие от нее, головка параконидного комплекса округлая или округло-прямоугольная.

7. Входящие углы параконидного комплекса хорошо развиты, очевидна тенденция к изоляции дентиновых полей всех элементов параконида. Передняя непарная петля прямоугольной формы с хорошо выраженным четвертым внутренним входящим углом зуба.

8. По степени слияния (разобщенности) элементов параконидного отдела похожа на предыдущую группу. Передняя непарная петля клетрионмисной грибовидной формы.

9. Входящие углы очень сильно развиты, дентиновые поля элементов параконидного комплекса слиты друг с другом примерно в равной степени, передняя непарная петля чаще всего трапециевидно-округлой формы с явной тенденцией к образованию на боковых сторонах дополнительных входящих углов.

10. Дентиновое слияние между передней непарной петлей и основными треугольниками параконидного комплекса значительно уже, чем слияние дентиновых полей треугольников друг с другом. Треугольники незначительно смещены относительно друг друга, образуя дентиновое поле, близкое питимисному ромбу. Головка параконидного комплекса трапециевидно-округлая.

11. По степени слияния дентиновых полей параконидный отдел похож на предыдущий. В отличие от него дентиновые поля основных треугольников параконидного комплекса смещены относительно друг друга еще в большей степени, передняя непарная петля (головка параконидного комплекса) с явным входящим углом с внутренней стороны, а ее задне-буккальная часть несколько заострена.

Распределение зубов по морфотипам (табл. 34), проанализированное по критерию сходства Животовского, показывает однородность выборок из местонахождений Скородум с и Романово 1с, что позволяет рассматривать их как одну выборку ($r = 0,987$; $I = 9,34$; $m = 11$). Выборка из местонахождения Скородум а отличается по критерию сходства от двух выше названных ($r = 0,954$; $I = 22,20$; $m = 10$), что подтверждает ее самостоятельность. Малый объем выборок из местонахождений Скородум а', в', с' и Романово 3 не позволяет провести такой анализ. Для аллофайо-

Распределение морфотипов M_1 *Allophajomys pliocaenicus* Kormos в разных местонахождениях, шт.

Местонахождение	Морфотипы										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Скородум а	6	18	4	—	18	21	18	2	10	5	8
Скородум а'—в'	4	9	1	—	5	4	9	2	1	3	3
Скородум с—с'	24	22	6	6	17	21	15	2	14	5	7
Романово 1с	74	90	12	12	43	85	57	14	27	10	12
Романово 3	7	4	—	—	3	4	4	—	4	—	—

мисов из местонахождения Скородум а меньшая доля приходится на морфотип I "intermedius" и увеличивается доля более прогрессивных морфотипов 5, 6, 7, что подтверждает тенденцию к усложнению параконидного комплекса аллофайомисов во времени, показанную В.А. Топачевским для аллохронных популяций *A. pliocaenicus* Западной Украины [86].

В настоящее время представительные выборки моляров полевок этого рода известны из отложений позднего виллафранка в Западной и Центральной Европе, таманских фаун Украины и синхронных им фаун Башкирии, Западной и Восточной Сибири [8, 10, 11, 21, 27, 49, 50, 70, 81, 84, 86, 99, 101, 103]. Это создает предпосылки для выявления, наряду с хронографической, географической изменчивости внутри этой группы и разработки систематики рода *Allophajomys*. К сожалению, этому препятствует отсутствие единой схемы обработки материала.

Наиболее подробно для территории СССР описаны аллофайомисы западных областей Украины, что позволило выявить не только клинальную изменчивость в аллохронных популяциях, но и морфотипические особенности, связанные с условиями обитания зверей [86]. Поэтому в своей работе мы придерживались схемы промеров, предложенной вышеуказанными авторами.

По мнению В.А. Топачевского и А.Ф. Скорик [86], наиболее крупные размеры были характерны для наиболее древних аллофайомисов, к плейстоцену наблюдается постепенное уменьшение длины зуба и увеличение относительной длины параконидного отдела. Исключение составляют позднетаманские аллофайомисы Прикарпатья, крупные размеры которых эти авторы объясняют более влажным климатом и лесным ландшафтом. Мелкие размеры *A. pliocaenicus* из башкирских местонаждений [81] указывают на их близость аллофайомисам степных популяций Украины. Размеры западносибирских аллофайомисов как из южных [49], так и из северных популяций существенно не отличаются, но превосходят аллофайомисов из синхронных местонаждений европейской части СССР [21].

По данным В.С. Зажигина [49], для эоплейстоценовых аллофайомисов юга Западной Сибири, при сохранении тенденции к усложнению параконидного комплекса, наблюдается, в отличие от украинских, увеличение общих размеров M_1 . Сравнивая относительные размеры дентиновых слияний элементов параконидного отдела украинских и западносибирских

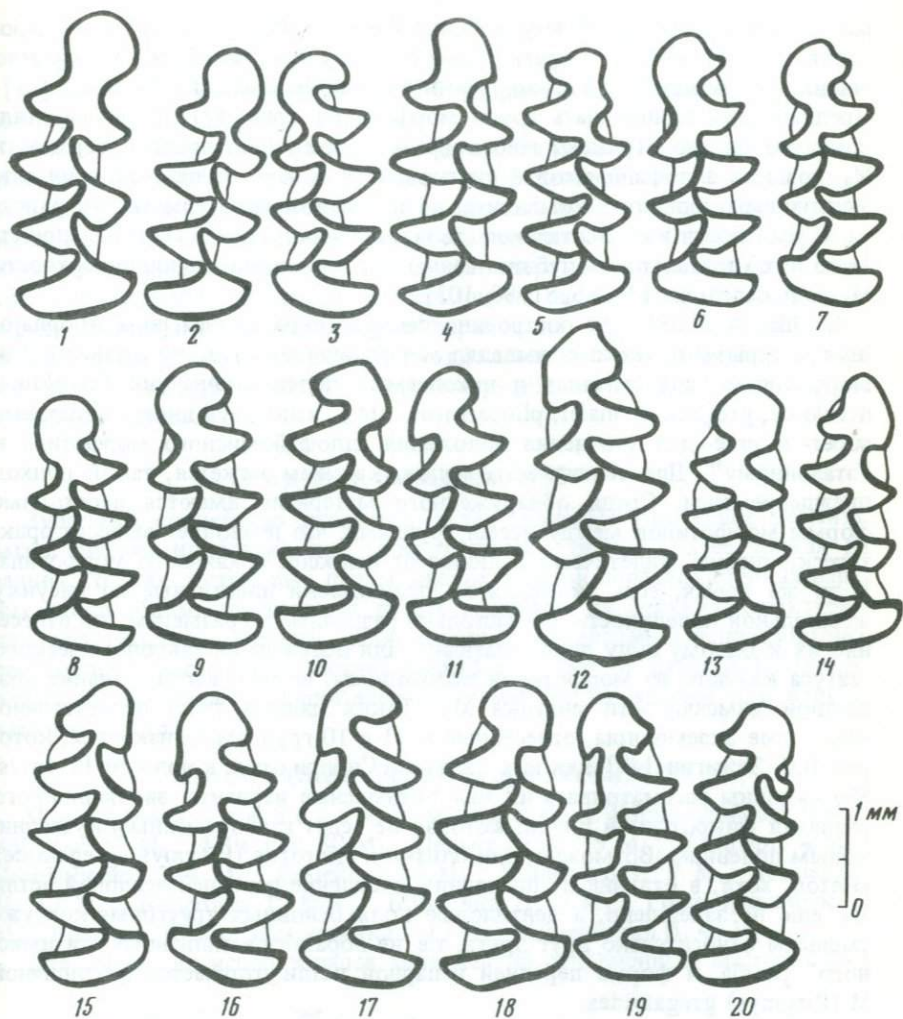


Рис. 37. M_1 *Allophajomys pliocaenicus* Kormos, Романово 1с
 Фиг. 1. I морфотип; фиг. 2 – II морфотип;
 Фиг. 3. III морфотип; фиг. 4, 5 – IV морфотип;
 Фиг. 6, 7. V морфотип; фиг. 8, 9 – VI морфотип;
 Фиг. 10. VII морфотип; фиг. 11 – VIII морфотип;
 Фиг. 12. IX морфотип; фиг. 13, 14 – X морфотип;
 Фиг. 15. XI морфотип; фиг. 16–20 – единичные экземпляры

форм, можно заметить, что ширина дентинового слияния между основными треугольниками украинских аллофайомисов больше, чем у западносибирских, что придает первым более "питимисный" облик. Сравнение европейских и западносибирских аллофайомисов показывает, что процесс усложнения параконидного отдела, при общей тенденции к усложнению, шел несколько различными путями на этих территориях. В украинских выборках в большей степени представлены "питимисные" варианты усложнения, а в западносибирских – "экономусные" [21, 49]. Сравнение наших

материалов с данными по югу Западной Сибири [49] в рамках трех морфотипов ("intermedius", "majori", "oesonotus") показало большое сходство наших материалов с аллофайомисами из местонахождения Раздолье [21]. Предлагаемые одиннадцать групп морфотипов (рис. 37), на наш взгляд, довольно плотно отражают многообразие форм жевательной поверхности M_1 поздних аллофайомисов и учитывают не только степень слияния элементов параконидного комплекса, но и рисунок жевательной поверхности. В реальности и относительной стабильности по крайней мере большинства из них убеждают нас опубликованные рисунки жевательной поверхности M_1 *A. pliosaenicus* [49, 86, 81, 88, 103].

Ж. Шалин [103] при построении филетических связей рода *Allophajomys* с серыми полевками выделял морфотипы по сходству с известными морфотипами современных и ископаемых полевок Франции (*arvaloide*, *nivaloide*, *gregaloide*, *malei*, *pliosaenicus* etc.), используя иногда приставки *super-* и *pra-* для уточнения положения аллофайомисного морфотипа к "эталонному". Для наших материалов, как нам кажется, такой подход преждевременен. Среди обнаруженного материала имеются переходные формы морфотипов между всеми группами, что позволяет вывести практически любую филетическую линию от наиболее архаичного морфотипа. В то же время, есть экземпляры, практически идентичные по рисунку жевательной поверхности, но настолько различные по размерам, что отнесение их к одному виду проблематично. Для обсуждения таксономического статуса каждого из морфотипов необходимы, на наш взгляд, знание возрастной изменчивости рисунка M_1 . Таких данных пока недостаточно, некоторые экземпляры, отнесенные к 11 и 10 группам, близки тем, которые В.С. Зажигин [49] для юга Западной Сибири отнес к подроду *Pitymys*. Мы склонны рассматривать их как питимисные варианты эволюционного развития микрогусной линии, которая не ведет к современным кустарниковым полевкам. Возможно, они близки и *Microtus (Pitymys) gregaloides* Hinton, хотя, в отличие от последних, отделение передней непарной петли M_1 еще не завершено, а дентиновые поля основных треугольников уже смещены относительно друг друга, т.е. не образуется типичного "питимисного" ромба, и форма передней непарной петли отличается от типичной *M. (Pitymys) gregaloides*.

Морфотипическая изменчивость *A. pliosaenicus*, конечно, не исчерпывается предлагаемыми группами морфотипов. В наших сборах обнаружено несколько aberrантных форм, встреченных в единичных экземплярах (рис. 37, фиг. 16–20). Очевидно, по экологической пластичности этот род не уступал современным серым полевкам. Остатки аллофайомисов обнаружены как в степных, лесных, так и тундровых фаунистических ассоциациях практически по всей территории Евразии. Появление на смену аллофайомисам практически одновременно по всей территории рода *Microtus* с теми же тенденциями в эволюции зубной системы, что и у рода *Allophajomys*, заставляют рассматривать последних как предковые формы для серых полевок. Западносибирские аллофайомисы, обсуждаемые в этой работе, находятся на эволюционной стадии формообразования, предшествующей появлению серых полевок [21, 22]. Описанные выше морфотипы M_1 полевок рода *Allophajomys* могут быть исходными для групп "oesonotus", "gud-roberti", "arvalis-agrestis", "middendorffii-hyperboreus".

Allophajomys vel. *Microtus* sp.

Местонахождения и материал. Кошелево I: 2 M_1 ; 3 M^3 .
Размеры M_1 , мм: длина — 2,65; ширина — 1,2; длина параконидного комплекса — 1,25.

Описание и сравнение. Зубы без корней, во входящих углах обильное отложение цемента; эмаль дифференцирована: более тонкая на задних стенках дентиновых призм нижних зубов и передних стенках верхних, но не так выражено, как у современных серых полевок. Дентиновые поля параконидного отдела слиты: широкое слияние между головкой и лабиальным основным треугольником параконида, узкое слияние между основными треугольниками параконида (рис. 40, фиг. 10). По рисунку жевательной поверхности этот экземпляр может рассматриваться как вариант VI морфотипа M_1 *Allophajomys pliocaenicus* (рис. 37, фиг. 18), описанного выше.

Род *Microtus* Schrank, 1798

Зубы без корней, во входящих углах обильное отложение цемента, эмаль дифференцирована по "микротусному" типу — более тонкая на задних стенках дентиновых призм нижних зубов и передних стенках верхних зубов. Число треугольных петель и степень их слияния характерны для рода *Microtus* Schrank. Для видового определения использовались преимущественно первые нижние коренные зубы; *M. agrestis* L. определялась по наличию дополнительных элементов на втором или первом верхнем моляре.

Microtus (*Stenocranius*) *gregalis* Pallas, 1778

Местонахождения и материал. Горноказымск: 6 M_1 ; 430 км: 17 M_1 ; 430а км: 80 M_1 ; Пельях-юган: 15 M_1 ; Хашгорт: 4 M_1 ; Чембакчино: 124 M_1 ; Семейка: 54 M_1 ; Кошелево I; 7 M_1 ; Кошелево II: 13 M_1 ; Бобровка I: 1 M_1 ; Бобровка II: 6 M_1 ; Горноправдинск: 3 M_1 ; Ярино: 267 M_1 ; Шахматовка I: 13 M_1 ; Шахматовка II: 46 M_1 .

Для сравнения использовался материал по современным *Microtus* (S.)

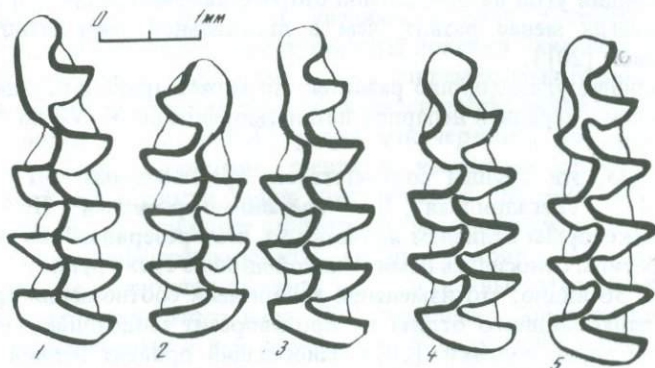


Рис. 38. M_1 *Microtus gregalis* Pallas, Ярино
Фиг. 1, 2. I морфотип; фиг. 3 — II морфотип;
Фиг. 4, 5. III морфотип

Т а б л и ц а 35
Длина жевательной поверхности M_1 *Microtus gregalis* Pallas
Западной Сибири

Местонахождение	<i>n</i>	lim: \bar{a}	σ
Ископаемые:			
Чембакчино	46	2,20–2,71–3,00	0,15
Семейка	23	2,40–2,69–2,95	0,16
Ярсино	79	2,40–2,67–3,00	0,14
Пельях-юган	10	2,45–2,61–2,78	0,10
430а км	76	2,33–2,63–3,00	0,17
430 км	17	2,40–2,75–3,13	0,23
Хашгорт	3	2,80–2,80–3,10	
Горнокалымск	6	2,65–2,78–2,85	
Современные:			
Ямал	76	2,70–3,05–3,45	0,23
Южное Зауралье	82	2,08–2,50–2,90	0,18

gregalis major Ognev из погадок хищных птиц и отловленных давилками (коллекция зоомузея ИЭРиЖ, сборы авторов), а также *M. (S.) g. gregalis* Pallas из коллекций УрГУ (сборы Малеевой А.Г.) и ИЭРиЖ (сборы Васильева А.Г.).

Размеры зубов приведены в табл. 35.

Все экземпляры первых нижних коренных зубов, отнесенные к этому виду, не выходят за границы размерных и морфотипических характеристик, описанных для *M. gregalis* Pallas [20, 39, 63, 66, 74, 117]. Для выявления морфотипического своеобразия современных и ископаемых узкочерепных полевок Западной Сибири были выделены три основных типа строения головки параконидного отдела (рис. 38).

I. На буккальной стороне передней непарной петли входящий угол отсутствует, она выпукло-округлая или прямая; с лингвальной стороны входящий угол в разной степени развит (морфотипы I, II по А.Г. Малеевой [20, 90]).

II. Входящий угол на буккальной стороне намечается или хорошо заметен; но всегда менее развит, чем с лингвальной (морфотип III, IV по А.Г. Малеевой [20]).

III. Входящие углы хорошо развиты, что может приводить к дальнейшему усложнению передней непарной петли (морфотипы V–VII по А.Г. Малеевой [20, 90]).

Как видно, эти группы соответствуют предложенным А.Г. Малеевой [20, 90]: I – “грегалоидная”, II – “грегало-микротидная”, III – “микротидная”. Некоторым отличием является то, что “резервные” по А.Г. Малеевой морфотипы относились нами к какой-либо из трех групп.

Из табл. 36 видно, что изменение во времени соотношения трех типов строения параконидного отдела не противоречит тенденциям, описанным для узкочерепной полевки [20]. Наибольший процент первой, “архаичной”, группы приходится на среднеплейстоценовых узкочерепных полевок из местонахождений Чембакчино и Семейка; в местонахождении Ярсино (начало позднего плейстоцена) при значительной доле первой группы мор-

Таблица 36

Распределение по морфотипам *M. gregalis*
Западной Сибири, %

Местонахождение	Морфотип		
	I	II	III
Семейка	65	28	7
Ярсино	38	45	17
430а км	28	60	12
Современные (Юг)	8	62	30
Современные (Север)	5	63	32

фотипов уже преобладает II группа "типичных" морфотипов и увеличивается доля III группы. В позднеплейстоценовых местонахождениях из низовьев Оби доля второй группы еще больше возрастает и практически достигает уровня, характерного современным популяциям как северного, так и южного подвида. Сравнение наших данных с данными по распределению морфотипов у позднеплейстоценовой узкочерепной полевки Зауралья [20, 90] показывает, что направление и скорость усложнения рисунка жевательной поверхности узкочерепной полевки в пределах севера Западной Сибири и Среднего и Южного Зауралья — одинаковы. Все плейстоценовые местонахождения нижнего Прииртышья и Приобья находятся вне ареалов современных подвигов узкочерепной полевки, поэтому интересен вопрос о "родственных" отношениях ископаемых *N. gregalis* с современными северными и южными западносибирскими подвидами узкочерепной полевки. *M. gregalis* major и *M.g. gregalis* изолированы географически друг от друга таежной зоной и хорошо отличаются по морфологическим, физиологическим и экологическим характеристикам [63, 96, 97]. Кроме очевидных размерных отличий (зубы современного северного подвида значительно крупнее), обнаружить специфические морфологические черты для каждого подвида не удалось. Как в северной части ареала, так и в южной, переход к современному распределению по морфотипам произошел за счет уменьшения доли первого и увеличения доли третьего морфотипа (табл. 36), а по размерам плейстоценовые полевки Западной Сибири занимают промежуточное положение между современными подвидами. Таким образом, морфотипический подход оказался достаточным для определения эволюционного (временного) уровня узкочерепных полевок из разных местонахождений, выявления тренда в изменении сложности рисунка жевательной поверхности зубов узкочерепной полевки на протяжении плейстоцена, но не позволяет обнаружить различий между двумя современными, хорошо дифференцированными западносибирскими узкочерепными полевыми, не позволяет выявить их родственные отношения с плейстоценовыми формами этого вида. Для выявления более тонких различий между современными и ископаемыми выборками не по качественным, а по мерным признакам был использован аппарат факторного анализа. Каждая выборка сравнивалась по 17 мерным признакам, довольно полно описывающим, на наш взгляд, размерные и морфотипические характери-

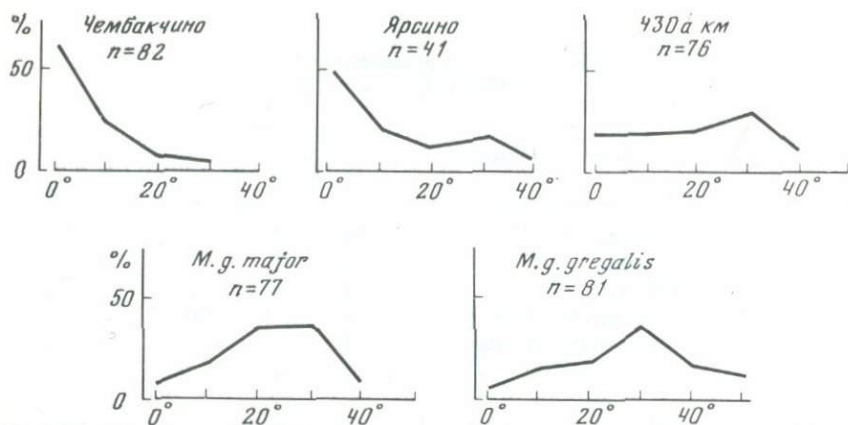


Рис. 39. Распределение значений величины буккального угла M_1 ископаемых и современных *Microtus gregalis*

стики зуба (см. рис. 2, фиг. 3). В координатах первого и второго факторов выборки северного и южного подвидов лежат практически без перекрывания, а плейстоценовые широко перекрываются как с теми, так и с другими. В координатах II и III фактора выборки практически накладываются друг на друга, при некоторой тенденции смещения относительно друг друга от среднего плейстоцена к современности. Следовательно, ни одна из компонент, описывающих степень сложности рисунка зуба, не является дискриминантной функцией. Основными показателями различия между выборками служат размеры и степень выраженности буккального входящего угла передней непарной петли параконидного комплекса (рис. 39).

Характер распределения величины буккального угла является подтверждением существования направленного изменения сложности зуба в пределах всего ареала узкочерепной полевки на протяжении плейстоцена (см. рис. 39).

Таким образом, на территории Западной Сибири в плейстоцене существовала узкочерепная полевка более мелких размеров, чем *M. g. major*, заметно не изменяющихся на протяжении всего плейстоцена. В то же время, как в южных, так и в северных частях ареала одинаковыми темпами шло усложнение рисунка жевательной поверхности зуба. При этом узкочерепные полевки позднего плейстоцена южного Зауралья [90] практически не отличались ни по размерам, ни по степени сложности от нижеобских позднеплейстоценовых.

На наш взгляд, образование двух подвидов узкочерепной полевки на территории Западно-Сибирской низменности произошло вследствие разрыва сплошного ареала плейстоценовой *M. gregalis* в ходе ландшафтно-климатических изменений на рубеже плейстоцен-голоцен. Но до тех пор, пока не будут получены хорошие материалы по голоценовой истории фауны Западно-Сибирской низменности, это объяснение не может считаться окончательно доказанным. Возможно, что в ходе дальнейших работ найдет подтверждение иная версия образования этих подвидов. Так А.Г. Малеева [20, 63] считает, что в течение плейстоцена в Среднем Зауралье обитали

на одних территориях две формы узкочерепной полевки — крупная и мелкая. Первая из них мигрировала в северном направлении и явилась предковой формой северного подвида, а вторая, отступая в южном направлении, дала начало современному южному подвиду. Эта точка зрения хорошо объясняет промежуточные размеры позднплейстоценовых *M. gregalis* по сравнению с современными *M.g. gregalis* и *M.g. major*; она возникла при изучении перигляциальных фаун, в которых сосуществовали как тундровые, так и степные формы млекопитающих. Однако, по нашим данным, на севере Западной Сибири не обнаружено представителей степного родентиокомплекса, и поэтому размеры северных позднплейстоценовых узкочерепных полевок нельзя считать следствием смешения в одних местонахождениях остатков двух подвигов.

В качестве другого варианта можно предположить миграцию предков *M.g. major* с других территорий, а западносибирских узкочерепных полевок рассматривать только как предков *M.g. gregalis*. Несомненно, что окончательная картина истории формирования внутривидовой структуры узкочерепной полевки возможна лишь после обобщения материалов по всему плейстоценовому ареалу этого вида. Любопытно, что наиболее близкой к современным *M.g. major* является узкочерепная полевка из позднплейстоценовых отложений Украины, описанная Л.И. Рековцом [74] как отдельный подвид *M.g. kriogenicus* Rečovets.

Microtus (Microtus) malei Hinton, 1907

Местонахождения и материал. Семейка: 11 M_1 : Чембакчино: 8 M_1 ; Ярино: 15 M_1 , 2 M_2 ; Шахматовка II: 2 M_1 .

Размеры см. табл. 37.

Таблица 37
Размеры M_1 *M. malei* Hinton

Промер	n	lim; \bar{a}	σ	$S\bar{a}$
Длина	17	2,50–2,78–3,10	0,175	0,047
Ширина	17	1,00–1,05–1,15	0,069	0,019

Описание и сравнение. Зубы без корней, с обильным отложением наружного цемента во входящих углах, дифференциация эмали менее выражена, чем у современных серых полевок. Для всех экземпляров, отнесенных к этой группе, характерно дентиновое слияние полей параконидного комплекса по экономусному типу (рис. 40, фиг. 1–9). По рисунку жевательной поверхности обсуждаемые M_1 можно разделить на три группы морфотипов. Первая, наиболее простая по рисунку жевательной поверхности: три входящих и выходящих наружных угла и четыре входящих и выходящих внутренних; передняя непарная петля почти правильной круглой формы (рис. 40, фиг. 6). У второй группы морфотипов количество входящих и выходящих углов такое же, как и у первой; передняя непарная петля грибовидной формы; у некоторых экземпляров начинают формироваться четвертые входящие и выходящие углы. Слияние дентиновых

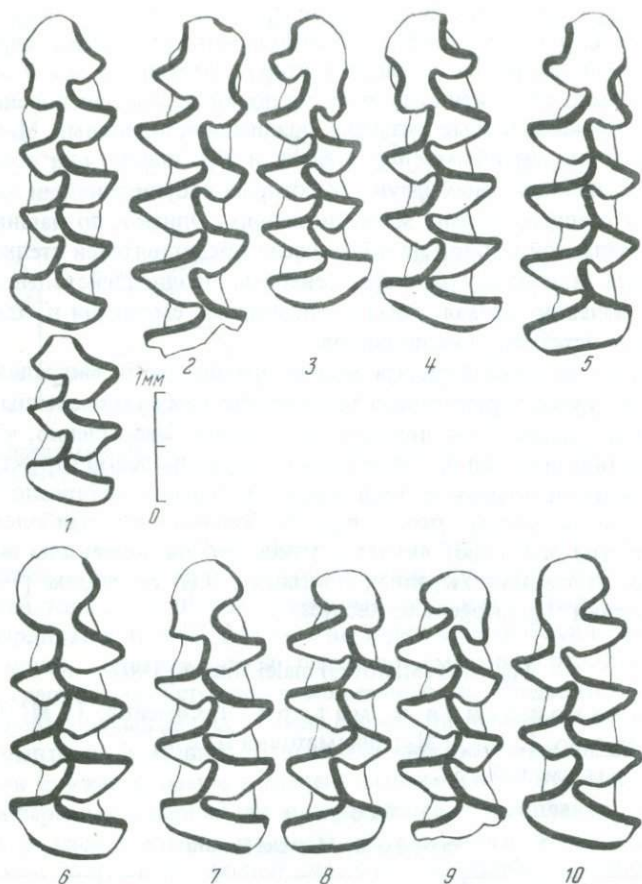


Рис. 40. Коренные зубы *Microtus malei* Hinton *Allophajomys* vel *Microtus* sp.

- Фиг. 1. M_1 и M_2 *Microtus malei* Hinton, Ярсино
 Фиг. 2, 3, 6–9. M_1 *Microtus malei* Hinton, Ярсино
 Фиг. 4. M_1 *Microtus malei* Hinton, Чембакчино
 Фиг. 5. M_1 *Microtus malei* Hinton, Семейка
 Фиг. 10. M_1 *Allophajomys* vel *Microtus* sp., Кошелево I

полей головки параконидного отдела с лингвальным основным треугольником параконидного отдела может быть очень незначительным (рис. 40, фиг. 7–9). Размеры экземпляров, отнесенных к этой группе, более мелкие в сравнении с другими группами: у трех целых M_1 длина равна 2,60; 2,60; 2,50 мм, а ширина соответственно 1,00; 1,12; 1,05 мм. Экземпляры третьей группы морфотипов с довольно хорошо выраженными входящими углами на головке параконидного комплекса (рис. 40, фиг. 1–5) соответствуют по рисунку жевательной поверхности III и IV морфотипам *Chionomys* ex gr. *gudroberti*, описанных Г.Ф. Барышниковым и Г.И. Барановой [16]. Для M_2 , находящегося в одной челюсти с M_1 третьей группы морфотипов, характерны широкие слияния между дентиновыми треугольниками (рис. 40, фиг 1), что является архаичным призна-

ком. Среди изолированных M_2 обнаружен еще один экземпляр с такими же чертами.

M_1 , относимые к этому ископаемому виду, встречаются в пределах Голарктики, начиная с раннего плейстоцена до позднего плейстоцена [39]. Они могут рассматриваться как последующая стадия развития эоплейстоценовых *Allophaiomys plicosaenicus* (см. рис. 37). Находки *M. malei* в Англии, Европе, Сибири свидетельствуют о широком распространении этого вида в течение плейстоцена. Обычно эти полевки рассматриваются как предковые полевкам рода *Chionomys* и *Microtus oeconomus* [39, 103]. Описанные выше коренные зубы *M. malei* Hinton из четвертичных отложений нижнего Прииртышья морфотипически ближе к зубам *Chionomys*: типа *gud-roberti*.

Microtus (Microtus) oeconomus Pallas, 1778

Местонахождение и материал. Семейка: 88 M_1 ; Чембакчино: 80 M_1 ; Ярино: 51 M_1 ; Шахматовка II: 2 M_1 ; Бобровка I; 2 M_1 ; Бобровка II: 10 M_1 ; Горноправдинск: 5 M_1 ; Кошелево I: 2 M_1 ; Кошелево II: 5 M_1 .

Размеры зубов приведены в табл. 38.

Описание и сравнение. Рисунок жевательной поверхности

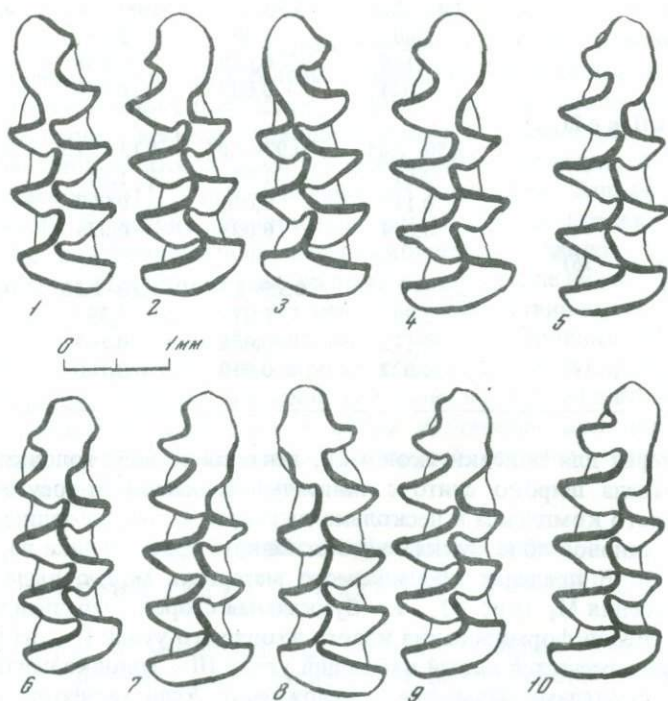


Рис. 41. M_1 *Microtus oeconomus* Pallas, Чембакчино
Фиг. 1—4. I морфотип; фиг. 5—7 — II морфотип;
Фиг. 8—10. III морфотип

Т а б л и ц а 38

Размеры M_1 *Microtus oeconomus* Pallas Западной Сибири, мм

Местонахождение	Промеры (см. рис. 2, фиг. 6)			
	1	2	3	4
Современные:				
Южный Ямал ($n = 50$)				
\lim	2,60–3,10	1,00–1,25	12,0–1,60	0,05–0,25
\bar{a}	2,87	1,12	1,37	0,14
σ	0,162	0,069	0,093	0,058
$S_{\bar{a}}$	0,023	0,010	0,013	0,008
Кустанайская обл. ($n = 50$)				
\lim	2,45–2,93	0,80–1,18	1,05–1,40	0,05–0,25
\bar{a}	2,66	1,05	1,22	0,15
σ	0,145	0,073	0,085	0,048
$S_{\bar{a}}$	0,010	0,010	0,012	0,007
Ископаемые:				
Семейка ($n = 41$)				
\lim	2,30–3,00	0,90–1,08	1,05–1,43	0,10–0,30
\bar{a}	2,61	1,02	1,23	0,19
σ	0,138	0,052	0,083	0,041
Чембакчино ($n = 47$)				
\lim	2,40–2,95	0,90–1,15	1,00–1,45	0,10–0,25
\bar{a}	2,60	1,00	1,23	0,18
σ	0,165	0,059	0,108	0,036
$S_{\bar{a}}$	0,024	0,009	0,016	0,052
Бобровка II ($n = 7$)				
\lim	2,50–2,65	0,90–1,07	1,13–1,25	0,15–0,25
\bar{a}	2,61	1,02	1,22	0,19
σ	0,117	0,070	0,080	0,030
$S_{\bar{a}}$	0,044	0,023	0,026	0,010
Ярсино ($n = 26$)				
\lim	2,50–2,90	0,95–1,15	1,10–1,30	0,10–0,25
\bar{a}	2,70	1,07	1,24	1,94
σ	0,113	0,051	0,563	0,036
$S_{\bar{a}}$	0,022	0,010	0,160	0,007

M_1 характерен для полевки экономки: дентиновое поле головки параконидного отдела широко слито с лингвальным основным треугольником параконидного комплекса и несколько вытянуто в передне-заднем направлении; дентиновое поле буккального основного треугольника параконида изолировано. В пределах обсуждаемого материала можно выделить три группы строения M_1 (рис. 41): I – буккальная сторона передней непарной петли без следов формирования нового входящего угла; II – на буккальной стороне намечается новый входящий угол; III – головка параконидного отдела со следами дальнейшего усложнения. Если морфотипы первых двух групп рассматриваются как типичные, то морфотипы третьей группы относятся обычно к группе "резервных" или к группе "уклоняющихся" [20, 61, 75]. Следует подчеркнуть, что подобные морфотипы описаны как

Таблица 39

Соотношение морфотипов M_1 *M. oeconomus* Pallas
из плейстоценовых местонахождений
Западно-Сибирской низменности, %

Местонахождение	n	Морфотип		
		I	II	III
Чембакчино	80	36	44	20
Семейка	88	32	43	25
Ярсино	51	66	18	16

для ископаемых, так и для современных полевков экономок [49, 117]. В современных выборках доля морфотипов, отнесенных нами к третьей группе, не превышает обычно 30% [102].

Распределение материала по морфотипам в очередной раз подтверждает близость фаунистических группировок из местонахождений Семейка и Чембакчино. Своеобразна выборка из местонахождения Ярсино, где преобладают более простые морфотипы (табл. 39). Малочисленность остатков из других местонахождений не позволяет провести подобное сравнение.

Как видно из табл. 38, размеры ископаемых зубов во всех местонахождениях очень близки. Среднеплейстоценовые полевки мельче полевков современного тундрового подвида, а позднеплейстоценовые не имеют достоянных отличий с южным подвидом полевки экономки ($n = 91$, $t = 1,15$) Западной Сибири. Полученные данные хорошо согласуются с данными А.Г. Малеевой [61] о существовании на территории Западно-Сибирской низменности в течение плейстоцена мелкой формы полевки экономки, предковой для современных западносибирских подвидов. Обращает на себя внимание отсутствие остатков этого вида в группе нижнеобских местонахождений, что свидетельствует либо об его отсутствии на тех территориях в плейстоцене, либо о крайне низкой численности. Проникновение полевки экономки в субарктические широты и образование тундрового подвида произошло, скорее всего, в течение голоцена, в ходе ландшафтно-климатических изменений, повлекших за собой увеличение доли пригодных для этого вида приречных биотопов, а с другой стороны — реализации его высокой экологической пластичности.

Microtus (Microtus) agrestis L., 1761

Местонахождения и материал. Семейка: 2 M^2 ; Чембакчино: 2 M^2 .

Размеры M^2 мм: длина 1,85; 1,95; 1,75; ширина 1,25; 1,25; 1,15.

Описание и сравнение. Этот вид определяется прежде всего по характерному строению второго и первого верхних коренных зубов, которые, по сравнению с зубами других полевков этого рода, имеют, как правило, небольшую дополнительную призму в задней части зуба (рис. 42, фиг. 9–12). Первые нижние коренные зубы этого вида не имеют столь

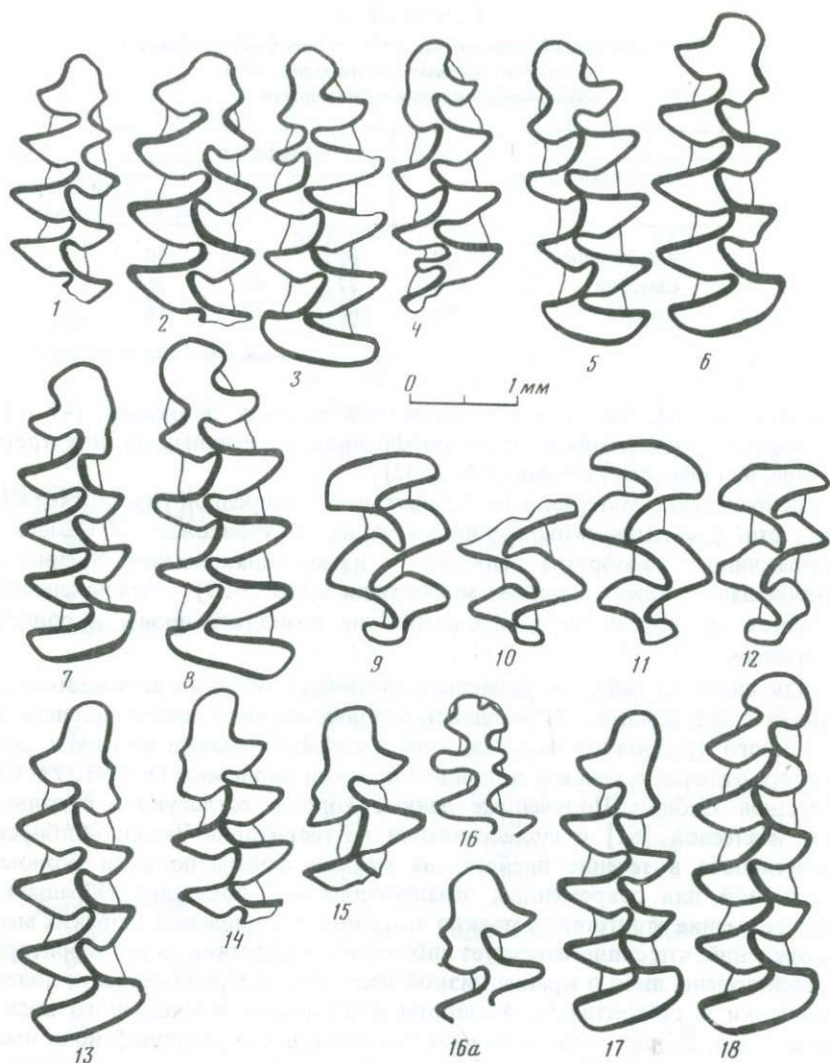


Рис. 42. Коренные зубы полевок рода *Microtus* из месторождений Нижнего Прииртышья

Фиг. 1-4. M_1 *Microtus* sp., Ярсино

Фиг. 5, 18. M_1 *Microtus* ex gr. *arvalis-agrestis*, Ярсино

Фиг. 6. M_1 *Microtus* ex gr. *arvalis-agrestis*, Кошелево II

Фиг. 7. M_1 *Microtus* ex gr. *arvalis-agrestis*, Семейка

Фиг. 8. M_1 *M.* ex gr. *arvalis-agrestis*, Чембакчино

Фиг. 9, 10. M_2^2 *Microtus agrestis* Linnaeus, Чембакчино

Фиг. 11, 12. M_2^2 *Microtus agrestis* L., Семейка

Фиг. 13-17. M_1 *Microtus* ex gr. *arvalis* Pallas, Ярсино

Фиг. 16. Фрагмент M_1 молодого зверька, вид с жевательной поверхности

Фиг. 16a. Тот же зуб, вид снизу

характерных признаков, и чаще всего при описании их относят к группе *Microtus ex gr. arvalis-agrestis*, поскольку M_1 темной и обыкновенной полевки имеют ряд переходных морфотипов. Тем не менее, А.К. Агаджанян считает, что на серийном материале, при наличии верхних коренных зубов, характерных для *M. agrestis* L., можно выделить и M_1 этого вида: "Этот моляр *Microtus agrestis* L. имеет на передней части параконида лишь один выступающий угол и хорошо развитый угол на внутренней стороне. Кроме того, первый выступающий угол на внутренней стороне M_1 у *Microtus agrestis* менее островершинный" (цит. по [6], с. 164). Среди моляров из западносибирских местонахождений, в которых обнаружены M^2 *M. agrestis*, есть и M_1 , удовлетворяющие этим требованиям (рис. 42, фиг. 7).

Microtus (Microtus) ex gr. arvalis-agrestis

Местонахождение и материал. Семейка: 6 M_1 ; Чембакчино: 12 M_1 ; Ярсино; 10 M_1 ; Шахматовка I: 2 M_1 ; Шахматовка II: 2 M_1 ; Кошелево II: 2 M_1 .

Размеры M_1 , мм

	lim; \bar{a}	σ	$S\bar{a}$
Длина ($n=25$)	2,50—2,81—3,20	0,200	0,060
Ширина ($n = 25$)	1,00—1,09—1,15	0,430	0,010

Описание и обсуждение. Зубы типичны для рода *Microtus*: без корней, с отложением цемента во входящих углах и дифференцированной эмалью. По рисунку жевательной поверхности в эту группу отнесены M_1 морфотипов, встречающихся как у *Microtus agrestis* L., так и у *Microtus arvalis* Pallas (рис. 42, фиг. 5—8). Рисунок жевательной поверхности параконидного отдела довольно изменчив. Передняя непарная петля у наиболее типичных экземпляров приближается по форме к трилистнику; на других M_1 проявляется тенденция к дальнейшему усложнению рисунка жевательной поверхности, выражающаяся в развитии глубокого входящего угла с внутренней стороны. В эту же группу отнесен M_1 из местонахождения Ярсино со вторично усложненным параконидным отделом (рис. 42, фиг. 8), который больше характерен для *Microtus agrestis*. Отсутствие в сборах из этого местонахождения верхних коренных, типичных для темной полевки, не позволяет определить его как *Microtus agrestis* L. Часть M_1 , описанных здесь как *Microtus ex gr. arvalis-agrestis* из местонахождений Семейка и Чембакчино, принадлежат, вероятно, темной полевке, поскольку среди M^2 из этих местонахождений обнаружены экземпляры с дополнительной призмой.

Microtus (Microtus) ex gr. arvalis Pallas, 1778

Местонахождения и материал. Ярсино: 5 M_1 .

Размеры M_1 , мм: длина 3,10; ширина 1,10.

Описание и сравнение. Зубы без корней, с отложениями цемента во входящих углах; эмаль дифференцирована по микротусному типу; с лингвальной стороны M_1 четыре входящих и пять выходящих углов, а с буккальной — три входящих и четыре выходящих угла. Характерной чертой зубов, описываемых здесь, является наличие призматической складки на буккальной стороне параконида по всей высоте зуба (рис. 42,

фиг 13–16). Эта призматическая складка появляется уже на самых ранних стадиях развития зуба (рис. 42, фиг. 16, 16а) и сохраняется, очевидно, на протяжении всей жизни животного. Об этом свидетельствует наличие призматической складки как на ювенильных зубах, так и на зубах, принадлежащих взрослым зверькам. Моляры с описанными признаками не являются какими-то аберрантными формами, характерными только для западносибирских плейстоценовых серых полевков. Хинтон [109] описывает подобную форму для вюрмской *Microtus arvalinus* Hinton, 1923. Для территории Франции Ж. Шалин [103] указывает на появление подобных морфотипов среди M_1 *M. arvalis lasaretiensis* Chaline, 1972, конца среднего плейстоцена и позднеплейстоценовой *M.a. dommensis* Chaline, 1972 (первая половина вюрма). А.К. Маркова [69] указывает на присутствие моляров такого морфотипа среди M_1 *M. ex gr. arvalis* из сингильских фаун террас Днепра. Как видно, в конце плейстоцена полевки с описанными чертами M_1 были довольно широко распространены в пределах Палеарктики.

Microtus sp.

Местонахождения и материал. Ярсино: 5 M_1 .

К этой группе отнесены M_1 , своеобразие рисунка которых заставляет рассматривать их как аберрантные формы моляров серых полевков (рис. 42, фиг 1–4). Малочисленность остатков не позволяет выявить видовую принадлежность. Единственный целый зуб (рис. 42, фиг. 3) имеет длину 3,10 и ширину 1,15 мм. На лингвальной стороне 5 входящих и 4–5 выходящих угла, на буккальной стороне 5–6 выходящих и 5 входящих угла, начинает формироваться шестой входящий угол. Внутренние дентиновые треугольники гораздо крупнее наружных. Между передними парными дентиновыми треугольниками питимисное слияние. Возможно, эти моляры следует отнести к группе морфотипов "*Chionomys*" описанной выше *Microtus malei*, так как идентичные морфотипы описаны К. Ковальским [111] для современных снежных полевков *Microtus nivalis mirhanreini* Schaefer из Татр. Моляр, изображенный на рисунке 42, фиг. 4, видимо, относится к *M. ex gr. arvalis-agrestis*, и его нужно рассматривать отдельно от трех вышеописанных моляров. Следует отметить, что формирование дополнительных недоразвитых призм встречается у разных видов серых полевков [117], а также у полевков рода *Allophajomys* (рис. 37, фиг. 20).

Microtus (Microtus) ex gr. middendorffii-hyperboreus

Местонахождения и материал. Пельях-юган; 5 M_1 ; 430 км: 2 M_1 ; 430а км: 5 M_1 ; Хашгорт: 2 M_1 ; Горноказымск: 1 M_1 ; Ярсино: 59 M_1 ; Семейка: 24 M_1 ; Чембакчино: 23 M_1 ; Кошелево II: 1 M_1 ; Бобровка II: 2 M_1 ; Горноправдинск: 2 M_1 ; Шахматовка I: 2 M_1 ; Шахматовка II: 2 M_1 ; Скородум VI: 2 M_1 ; Романово II: 1 M_1 .

Размеры приведены в табл. 41.

Описание и сравнение. Первый нижний коренной зуб имеет строение, характерное для серых полевков. На внутренней стороне зуба 4 хорошо выраженных входящих угла, а на внешней — 3. На головке параконидного комплекса начинают формироваться последующие входящие углы, причем в большинстве случаев внутренний входящий угол

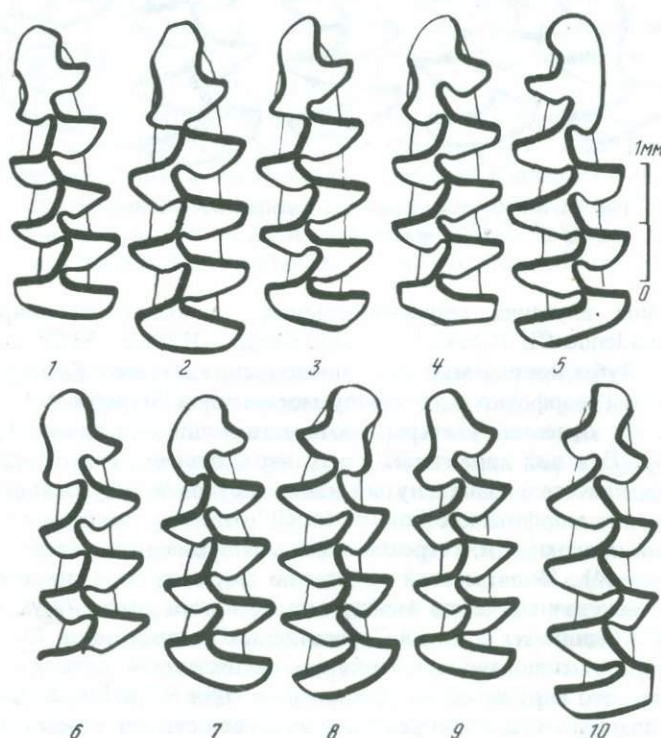
Таблица 41

Размеры M_1 ископаемых *Microtus ex gr. middendorffii-hyperboreus*
Западной Сибири, мм

Промер	<i>n</i>	lim; \bar{a}	σ	$S\bar{a}$
Морфотипы группы "middendorffii"	17			
Длина		2,50-2,75-3,20	0,196	0,043
Ширина		1,00-1,08-1,15	0,043	0,009
Морфотипы группы "hyperboreus"	21			
Длина		2,30-2,80-3,10	0,252	0,061
Ширина		1,00-1,10-1,20	0,065	0,016

выражен гораздо сильнее наружного. В целом рисунок жевательной поверхности моляров зверьков этой группы обладает промежуточными чертами между морфотипами группы "arvalis" и группы "gregalis" (рис. 43).

Описываемая группа морфотипов *M. ex gr. middendorffii-hyperboreus* выделена по описаниям этой группы А.К. Агаджаняна [4, 6, 8], а также

Рис. 43. M_1 *Microtus ex gr. middendorffii-hyperboreus*:

Фиг. 1, 2 - 430а км; фиг. 3 - Пельях-юган;
Фиг. 4 - Хашгорт; фиг. 5 - Горноказымск;
Фиг. 6 - Скородум VI; фиг. 7 - Ярсино;
Фиг. 9, 10 - Семейка

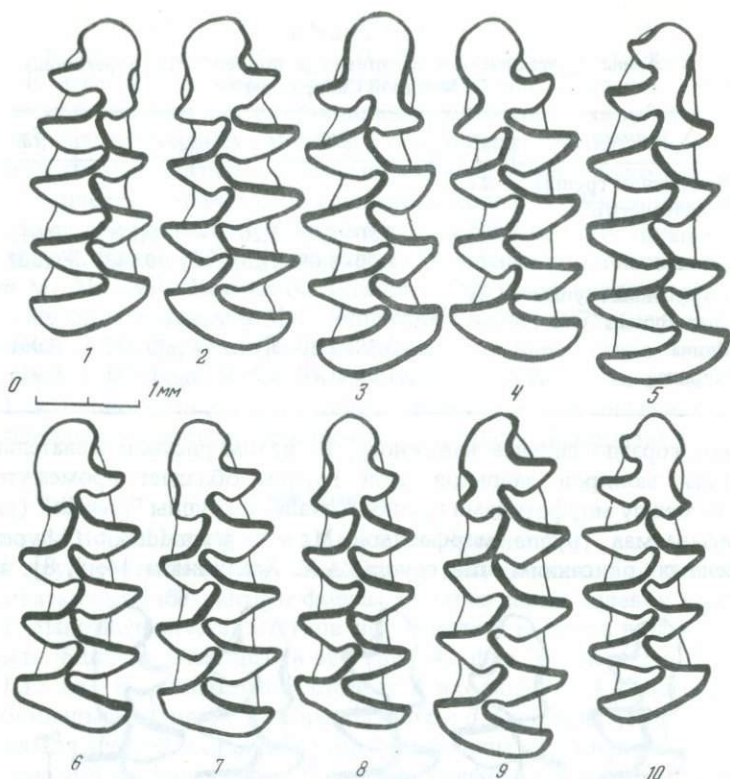


Рис. 44. M_1 современных *Microtus middendorffii* Poljakov:
Фиг. 1–5 – Тикси; фиг. 6–10 – Ямал

на основании изучения морфотипических особенностей современных *Microtus middendorffii* Poljakov из коллекций ИЭРиЖ УНЦ АН СССР (рис. 44). Зубы ископаемых западносибирских полевок были разделены на две группы морфотипов: в группу морфотипов "hyperboeus" (рис. 43, фиг. 4, 9, 10) отнесены моляры, соответствующие описаниям А.К. Агаджаняна [6]. Для них характерна узкая нерасширяющаяся передняя доля параконида, значительно оттянутый назад наружный треугольник параконида; в группу морфотипов "middendorffii" отнесены моляры с рисунком жевательной поверхности, встречающейся у современных полевок Миддендорфа (рис. 44). Моляры этой группы по форме в большинстве случаев имеют промежуточные черты между морфотипами групп "arvalis-agrestis" и "gregalis". Одним из отличий "грегалисных" морфотипов M_1 полевок Миддендорфа от одноименных моляров узкочерепной полевки является форма переднего наружного входящего угла. Для *M. middendorffii* характерен более плавный излом его режущей эмалевой стенки, а дентиновое поле головки параконидного отдела заходит за вершину входящего угла.

Изучение рисунка жевательной поверхности современных *M. middendorffii* показало наличие морфотипов, определяемых в ископаемых материалах как *Microtus ex gr. arvalis-agrestis*. Это зубы, передняя непарная петля

которых по форме приближается к трилистнику, характерному для *M. agvalis* (рис. 44, фиг. 4, 8), и зубы с тенденцией к дальнейшему усложнению жевательной поверхности в виде шестого внутреннего входящего угла (рис. 44, фиг. 5, 10). В связи с этим затрудняется видовая диагностика некоторой части M_1 из местонахождений, в которых могут присутствовать, наряду с костями полевок *Microtus ex gr. middendorffii — hyperboreus*, костные остатки обыкновенной и пашенной полевок.

Как видно из литературных источников, коренные зубы полевок, подобные вышеописанным, хорошо известны из средне- и позднеплейстоценовых отложений Якутии, Чукотки, Западной Сибири, Русской равнины и Западной Европы [4, 8, 68], где встречаются в составе "лемминговых фаун". К этой же группе, скорее всего, следует отнести некоторые экземпляры из плейстоценовых отложений колымской низменности, определенных Г.Г. Фроловой [88] как *M. gregalis* и *Microtus sp.*

Описанные здесь моляры *Microtus ex gr. middendorffii — hyperboreus* из четвертичных отложений севера Западной Сибири принадлежат, очевидно, предковой форме полевок Миддендорфа, входящей в настоящее время в состав тундрового териокомплекса Западной Сибири, наряду с леммингами и узкочерепной полевкой. На это указывают морфотипические характеристики зубов и видовой состав фаун, в состав которых входила эта форма в плейстоцене. В нижнеобских местонахождениях она встречается совместно с леммингами и узкочерепной полевкой, что характерно и для современной тундровой териофауны, а в нижнеиртышских местонахождениях она входит в состав "лемминговых фаун", которые могут интерпретироваться как лесотундровые или тундролесостепные. Изменение ареала полевки Миддендорфа в четвертичном периоде совпадает с изменением границ распространения копытных и настоящих леммингов. Таким образом, плейстоценовую историю *Microtus middendorffii* Poljakov следует рассматривать как видовую специализацию к субарктическим условиям.

З а м е ч а н и я

Полевки рода *Microtus* появляются как род в раннем плейстоцене в результате эволюционной радиации полевок вымершего рода *Allophajomys*. Последние уже в эоплейстоцене имели черты, позволяющие рассматривать их зубную систему как исходную для большинства форм серых полевок. В плейстоцене наблюдается незначительное дальнейшее усложнение моляров серых полевок, причем усложнение затрагивает не только M_1 и M^3 , но у некоторых форм также M^{1-2} (например, темная полевка *M. agrestis*). Таким образом, для всех групп полевок, хотя и в разной степени, характерны общие тенденции трансформации зубной системы: увеличение высоты коронки зуба и переход к бескорневому развитию зубов, дифференциация эмали, увеличение числа эмалевых петель на жевательной поверхности зуба. На примере рода серых полевок можно проследить пути формирования элементов современных тундровых териофаун на протяжении четвертичного периода. Типичными представителями современных тундр Западной Сибири, наряду с леммингами, являются полевка Миддендорфа, узкочерепная полевка и, в меньшей степени, полевка экономка. Полевка Миддендорфа с момента появления ее как вида встречается только в грани-

цах распространения лемминговых фаун. Следовательно, в данном случае можно говорить о видовой специализации к субарктическим условиям. Узкочерепная полевка в позднем плейстоцене была широко распространена на территории Западной Сибири и входила в состав как тундровых фаун нижнего Приобья, так и в нижнеиртышские "смешанные" фауны. В отличие от современного, ареал *M. gregalis* в пределах Западно-Сибирской низменности был сплошным: между нижнеобскими и нижнеиртышскими узкочерепными полевыми не обнаружено морфотипических и размерных отличий. Значит, существующие в настоящее время на территории Западной Сибири два резко дифференцированных подвида узкочерепной полевки (северный *M.g. major* и южный *M.g. gregalis*) образовались в послеплейстоценовое время в результате преобразования ландшафтно-климатических зон, повлекшего за собой разрыв сплошного ареала. Результатом этих же процессов следует рассматривать возникновение современного северного подвида полевки экономки, которая встречается в плейстоценовых отложениях Западной Сибири севернее 61° с.ш. Появление *M. oesoptus* в западносибирских тундровых фаунах связано с постепенным продвижением этого вида в течение голоцена на север — по биотопам, имеющим интерзональный характер.

Глава III

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЭВОЛЮЦИЯ ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ КОПЫТНЫХ ЛЕММИНГОВ

В предыдущей главе было показано, что у плейстоценовых копытных леммингов степень выраженности дополнительных элементов на всех зубах подвержена изменчивости. То же будет показано в этой главе для современных евразийских леммингов. Их внутривидовая изменчивость как бы отражает весь путь исторических преобразований от формы "simplicior", у которой полностью отсутствуют новообразования, до формы "torquatus", где они развиты в максимальной степени. Для понимания хода этого исторического преобразования небезразлично, будем ли мы описывать внутривидовую изменчивость как случай полиморфизма, где ряд усложнения образован серией дискретных морфотипов, или как случай постепенного и непрерывного варьирования количественного признака. Многими исследованиями уже доказана продуктивность изучения изменчивости зубов полевок с помощью описания морфотипов [2, 20, 40]. Есть исследования, в которых доказывается непрерывность варьирования формы зубов [78]. Для изучения зубов копытного лемминга используются как морфотипический, так и количественный приемы описания. Вероятно, дело не столько в выборе приема описания изменчивости (хотя разные приемы обладают разной точностью), сколько в принципиальном решении вопроса о реальном существовании или искусственности тех или иных дискретных вариантов строения, которые называют морфотипами. Некоторые исследователи выделяют и называют морфотипами лишь некоторые условные стадии усложнения формы зубов, подразумевая непрерывность

перехода от одной к другой. Эта методика описания внутриволюционной изменчивости порождает такие реконструкции исторического морфогенеза, в основе которых лежат представления о постепенном и непрерывном преобразовании формы зубов от древних (простых) к современным (сложным). Практическая реализация этой методологии приводит к тому, что появляется соблазнительная перспектива; имея серию зубов ископаемых копытных леммингов, оценить степень их морфологической сложности и, привлекая дополнительных материалов, с уверенностью датировать обнаруженную фауну и вмещающую породу.

Подробное рассмотрение наших материалов убеждает, что такой подход может привести к грубым ошибкам. Об этом свидетельствует анализ внутриволюционной изменчивости формы зубов. Во всех ископаемых и современных выборках модальные классы распределений значений углов на всех зубах, как с буккальной, так и с лингвальной сторон, находятся в двух областях: в интервале от 0° до $15-20^\circ$ или в интервале $65-90^\circ$. Таким образом, ни в одном из почти ста распределений (табл. 17, 19, 21, 23, 25, 45, 47, 49, 51) модальные классы не лежат в области $25-50^\circ$. Существует некоторая опасность, что взятые для анализа выборки случайно включали зубы или очень простые — и тогда модальный класс оказывался в области $0-20^\circ$, или предельно сложные, с модальным классом в области $55-90^\circ$, а выборки с модальными классами в промежуточной области не попали в анализ. Однако это не так, потому что выборки промежуточного облика имеются, но в них не один модальный класс в области $25-50^\circ$, а два — один в области минимальных значений углов, а другой в области максимальных; частота промежуточных вариантов понижена.

Приведенные факты убеждают, что форма зубов у копытных леммингов варьирует хотя и непрерывно, но эта непрерывность образуется, скорее всего, за счет перекрытия периферийных частей двух распределений — одного со средним значением примерно 15° , а другого 80° . Эти два распределения соответствуют морфотипам "henseli" и "torquatus". Необходимость выделения морфотипа "simplicior" диктуется его качественным своеобразием, которое особенно ярко проявляется на всех верхних зубах и на M_1 . На M_2 и M_3 полных аналогов морфотипу "simplicior" нет, поэтому варианты с 0° отнесены к морфотипу "henseli".

Для понимания эволюционных изменений такое деление на морфотипы оказывается весьма продуктивным. Для решения других задач, например, исследования взаимосвязей в строении зубной системы, можно пользоваться и моделью количественных изменений, если исследуемые вариационные ряды принципиально не отличаются от нормальных (по крайней мере, одновершинны).

Так, на основе изучения 40 черепов современных копытных леммингов с полуострова Ямал был проведен факторный анализ зубной системы по 20 признакам; 12 признаков характеризовали длину и ширину каждого из шести коренных зубов, а еще восемь — степень развития дополнительных призм на этих зубах (в градусах). Результаты этого анализа показали, что изменчивость по всем 20 признакам группируется в пять слабо связанных друг с другом направлений или факторов. Можно оценить вклад каждого из исходных признаков в каждый фактор. Соответствующие величины, указывающие долю вклада каждого признака в каждый

Таблица 42

Величины, отражающие вклад исходных признаков в факторы, при факторном анализе изменчивости формы зубов копытных леммингов с полуострова Ямал

Признак	Номер фактора				
	1	2	3	4	5
Лингвальный угол на M_1	0,01	-0,12	0,80	0,05	-0,47
Буккальный угол на M_1	-0,02	0,16	0,86	-0,08	0,24
M_2	-0,06	0,12	-0,19	0,86	0,10
M_3	0,21	0,53	-0,15	-0,31	-0,33
Лингвальный угол на M^3	0,33	0,53	0,20	-0,21	0,64
Буккальный угол на M^3	0,16	0,70	-0,27	0,36	0,09
Лингвальный угол на M^1	0,04	0,76	0,09	0,24	0,11
M^2	0,06	0,80	0,10	0,32	0,20

фактор, приведены в табл. 42. Там отсутствуют данные о вкладе размеров зубов в факторы, так как все 12 признаков длины и ширины формируют только первый фактор, а в остальные не вносят заметного вклада. Эти материалы говорят о том, что общими, согласованными направлениями изменчивости (факторами) формы и размеров обладают ряд признаков. Перечислим их по мере убывания вклада в общую изменчивость. На первом месте, как уже отмечалось, все размерные признаки, образовавшие первый фактор. Второй фактор выделился за счет группировки углов на M^1 , M^2 , M_3 и M^3 .

Лингвальный угол на M^3 вносит максимальный вклад в пятый фактор, но его роль заметна и в формировании второго. Третий фактор образован почти исключительно лингвальным и буккальным углами M_1 . В четвертый фактор максимальный вклад вносит буккальный угол на M_2 .

Такая группировка признаков говорит о том, что взаимосвязанные в своей изменчивости части зубной системы образованы на основе какого-то не связанного с функциональной нагрузкой единства. В один фактор объединились несоприкасающиеся при перетирании пищи части зубной системы. Это, скорее всего, какое-то морфогенетическое единство; не случайно признаки, характеризующие две стороны одного зуба M_1 , попали в один третий фактор, а в другой (второй) несколько признаков из разных частей зубной системы.

В более привычной форме, но менее богатой по интерпретационным возможностям, степень взаимосвязанности признаков выражена с помощью парных коэффициентов корреляции (табл. 43).

Только один из этих коэффициентов превышает 0,5, он указывает на то, что самая сильная связь существует между лингвальными углами на M^1 и M^2 . Относительно существенный показатель связи объединяет в пару лингвальный угол на M^1 и буккальный на M^3 ; последний, в свою очередь, связан с буккальным углом на M_3 . Относительно большой коэффициент корреляции связывает лингвальный и буккальный углы M_1 . Этим исчерпываются связи, выраженные коэффициентами более 0,4.

Таблица 43

Коэффициенты парных корреляций признаков, характеризующих форму зубов современных копытных леммингов полуострова Ямал

Признак	Признак							
	1	2	3	4	5	6	7	8
1. Лингвальный угол на M_1	-	0,49	-0,09	0,02	0,14	0,23	0,11	0,23
2. Буккальный угол на M_1	-	-	-0,12	-0,08	0,34	-0,05	0,10	0,13
3. Буккальный угол на M_2	-	-	-	-0,08	-0,06	-0,10	0,11	0,24
4. Буккальный угол на M_3	-	-	-	-	0,21	0,42	0,27	0,22
5. Лингвальный угол на M^3	-	-	-	-	-	0,36	0,28	0,21
6. Буккальный угол на M^3	-	-	-	-	-	-	0,30	0,44
7. Лингвальный угол на M^1	-	-	-	-	-	-	-	0,62
8. Лингвальный угол на M^2	-	-	-	-	-	-	-	-

Коэффициенты корреляции, показывающие связь размерных показателей зубов (длины, ширины) с признаками формы, в абсолютном большинстве едва достигают значения 0,1. Такая слабая связь предопределена структурой выборки. В нее вошли существенно разновозрастные особи, а размеры зубов меняются с возрастом очень сильно, тогда как форма зубов у большей части экземпляров остается стабильной. Коэффициенты корреляции размерных признаков разных зубов между собой имеют значения порядка 0,7-0,8.

Вопрос о соотношении размеров копытных леммингов и формы зубов можно обсуждать на материалах внутри- и межпопуляционной изменчивости. Первый подход иллюстрируется материалами, полученными в виварной колонии, работа с которой велась А.В. Покровским и Э.А. Гилевой с целью изучения вопросов экспериментальной экологии и цитогенетики. В ходе виварного разведения, в течение примерно десяти поколений, произошло заметное измельчение зверьков. Сравнение степени развития дополнительных элементов на M^1 и M^2 и размеров зубов у трехмесячных самцов проведено в табл. 44. Значение t-критерия при сравнении средних значений длины M^1-M^2 для начала и конца разводки равно 4,8, а при сравнении суммы углов на M^1 и M^2 равно 4,3.

Таблица 44

Размеры и степень сложности зубов копытных леммингов
из виварной колонии

Признак		Начало развод- ки	Середина раз- водки	Конец развод- ки
Длина	n	26	29	26
$M^1 - M^2$	\bar{a}	4,71	4,56	4,46
в мм	$S\bar{a}$	0,043	—	0,029
Сумма	n	26	29	26
углов	\bar{a}	189	173	156
на правых	$S\bar{a}$	5,16	—	5,76
M^1 и M^2				

Эти данные явно показывают, что процессы уменьшения размеров и упрощения строения зубов шли параллельно. Причина как того, так и другого явления остается неясной, как неясной остается и природа связи между ними.

Скорее всего, упрощение строения зубов служит показателем каких-то перестроек в генетической структуре лабораторной популяции. То, что сдвиг в соотношении сложных и простых вариантов строения зубов имеет не модификационную природу, убеждает факт довольно высокой корреляции степени выраженности дополнительных элементов на M^1 и M^2 у родителей и потомков ($r = 0,67, r = 0,71$ [76]). Эти данные были получены по результатам измерений соответствующих угловых показателей у самцов и самок, давших в разных помётах не менее 10 детенышей. Данные для каждой семьи усреднялись, с одной стороны для родителей, а с другой — для всех их потомков. Коэффициенты корреляции подсчитывались на основе изучения 32 семей по M^1 и 34 семей по M^2 . Большие коэффициенты корреляции в парах родители—потомки обычно считаются хорошими показателями существенной доли генотипической составляющей в изменчивости соответствующего признака.

Имея в виду это важное положение, перейдем к анализу межпопуляционной изменчивости строения зубов копытных леммингов и, прежде всего, к географической изменчивости. Для ее изучения нами и нашими коллегами было собрано громадное количество черепов копытных леммингов из погадок хищных птиц в разных районах полуострова Ямал и из окрестностей Певека (побережье Чаунской губы Восточно-Сибирского моря). И.Е. Бененсон привозил погадки из района п-ов Тикси, И.А. Кузнецова с о-ва Врангеля.

Во всех случаях географической изменчивости формы зубов сравнения велись с помощью показателя сходства r для сравнения популяций по полиморфным признакам [46]. Расчет велся по формуле:

$$r = \frac{m}{\sum_{i=1}^m \sqrt{p_i \cdot q_i}}$$

где p_i и q_i — частоты соответствующей морфы, m — число общих морф. Проверка нуля гипотезы велась по критерию идентичности I . Оцениваемые

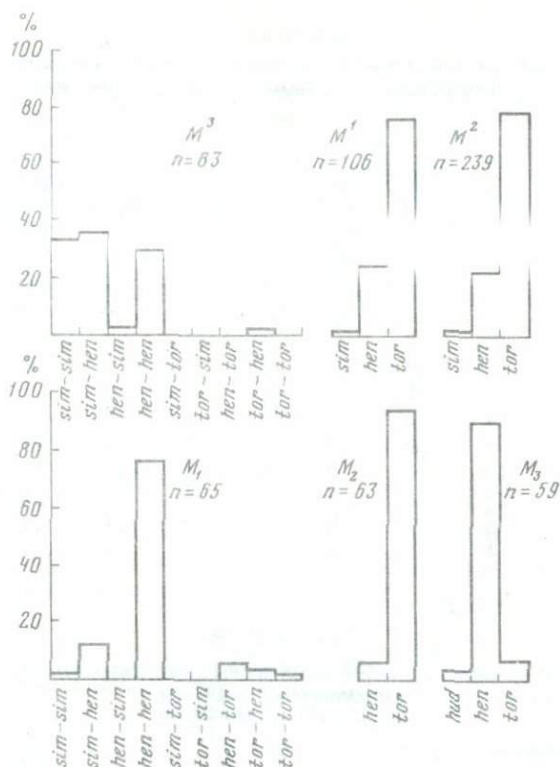


Рис. 45. Распределение частот морфотипов коренных зубов современных копытных леммингов Ямала

морфы выделялись по той же методике, что и для зубов ископаемых копытных леммингов.

Наибольший интерес представляет характеристика зубной системы современных *D.t. torquatus* севера Западной Сибири. Для ее получения были измерены соответствующие углы на зубах леммингов, черепа которых получены из погадок зимняков из района озера Сьюбангто на среднем Ямале, из района устья р. Юрибей, со среднего течения р. Мордыяха. Эти районы находятся на расстоянии несколько более 100 км друг от друга. По распределению частот морф M^2 и M_3 эти выборки не отличались друг от друга, и они объединены в одну, которую далее будем именовать "Ямал". Частоты всех морф для нее приведены в табл. 45, частоты морфотипов изображены на рис. 45, а результаты измерения зубов в табл. 46.

Среди M^1 и M^2 безусловно преобладает морфотип "tor", около 20% встречено зубов морфотипа "hen", и хотя в единичных экземплярах, но встречены зубы морфотипа "sim". M^3 , как с лингвальной, так и с буккальной стороны представлены почти исключительно морфотипами "sim" и "hen". Последний преобладает с буккальной стороны, поэтому, если оценивать форму M^3 в целом, то все они почти поровну распределились среди трех морфотипов: "sim-sim", "sim-hen", "hen-hen". Распределение M_1 одномодальное, с модальным морфотипом "hen-hen"; есть в

Т а б л и ц а 45

Частоты зубов с разной степенью выраженности дополнительных элементов у современных копытных леммингов полуострова Ямал, %

Угол, град.	M ¹ n = 106	M ² n = 230	M ³		M ₁		M ₂		M ₃	
			линг. n = 84	бук. n = 84	линг. n = 65	бук. n = 65	линг. n = 63	бук. n = 65	линг. n = 59	бук. n = 179
0	1	1	67	34	14	1	0	0	0	9
5,10	7	4	29	36	69	39	0	0	0	33
15,20	5	5	3	28	10	36	0	1	2	25
25,30	3	4	0	2	0	15	0	0	0	10
35,40	6	3	0	0	3	3	0	0	0	12
45,50	7	6	1	0	1	0	0	9	2	3
55,60	12	13	0	0	3	5	0	17	2	4
65,70	25	0	0	0	1	3	3	16	4	2
75,80	16	20	0	0	0	0	14	31	23	1
85,90	13	17	0	0	0	0	52	23	49	1
95,100	4	8	0	0	0	0	25	3	16	0
105,110	1	4	0	0	0	0	6	0	2	0

Т а б л и ц а 46

Размеры коренных зубов современных копытных леммингов с полуострова Ямал, мм

Промер	n	\bar{a}	σ	$S_{\bar{a}}$
M ₁ Длина	40	3,54	0,249	0,040
	40	1,36	0,125	0,020
M ₂ Длина	40	1,90	0,182	0,029
	40	1,39	0,143	0,023
M ₃ Длина	40	1,71	0,216	0,035
	40	1,24	0,150	0,024
M ¹ Длина	74	2,86	0,212	0,025
	74	1,49	0,113	0,013
M ² Длина	74	2,19	0,161	0,019
	74	1,50	0,129	0,015
M ³ Длина	74	2,26	0,245	0,029
	74	1,39	0,139	0,016

небольших количествах как простые морфотипы "sim-sim", "sim-hen", так и сложные: "hen-tor", "tor-hen" и "tor-tor". Среди M₂ явно преобладают морфотип "tor": за счет одномодального распределения углов с буккальной стороны с вершиной в области 75–80°, а с лингвальной – в области 85–90°. Менее 10% составляет морфотип "hen". Три морфотипа обнаружено среди M₃: "hud", "hen" и "tor", с подавляющим преобладанием "hen".

Лемминги из-под Тикси относятся к подвиду *D.t. chionopaes*. Характеристика их зубов приведена в табл. 47 и 48 и на рис. 46.

Таблица 47

Частоты зубов с разной степенью выраженности дополнительных элементов у современных копытных леммингов из окрестностей пос. Тикси, %

Угол, град.	M ¹ n = 71	M ² n = 71	M ³		M ₁		M ₂		M ₃	
			линг. n = 69	бук. n = 69	линг. n = 87	бук. n = 87	линг. n = 86	бук. n = 86	линг. n = 86	бук. n = 83
0	0	0	40	26	20	11	0	0	0	5
5,10	4	0	39	45	46	41	0	1	0	26
15,20	4	6	12	15	18	36	0	2	1	37
25,30	1	1	1	12	4	5	0	1	0	12
35,40	3	1	1	0	0	3	0	1	0	5
45,50	6	3	0	1	4	1	0	4	0	5
55,60	11	4	1	0	2	1	0	4	1	2
65,70	16	10	0	0	2	0	2	12	2	2
75,80	21	27	0	1	1	1	9	22	17	2
85,90	23	23	4	0	2	1	42	36	43	2
95,100	10	21	2	0	0	0	36	13	23	1
105,110	1	4	0	0	1	0	11	4	13	1

Таблица 48

Размеры коренных зубов современных копытных леммингов из района пос. Тикси, мм

Промер		n	\bar{a}	σ	$S_{\bar{a}}$
M ₁	Длина	36	3,39	0,205	0,035
	Ширина	36	1,29	0,099	0,017
M ₂	Длина	36	1,76	0,118	0,020
	Ширина	36	1,30	0,091	0,015
M ₃	Длина	36	1,66	0,136	0,023
	Ширина	36	1,23	0,092	0,016
M ¹	Длина	36	2,68	0,159	0,027
	Ширина	36	1,38	0,102	0,017
M ²	Длина	36	2,01	0,138	0,023
	Ширина	36	1,40	0,091	0,015
M ³	Длина	36	2,19	0,174	0,029
	Ширина	36	1,31	0,092	0,016

Распределения частот морфотипов там принципиально ничем не отличаются от такового для Ямала, за исключением M³, у которого выделяются не три равных по частоте встречаемости, а один модальный морфотип "hen-*hen*", при подчиненной роли остальных.

Для M¹ и M² из Тикси характерно еще большее преобладание морфотипа "tor" над морфотипом "hen" и отсутствие морфотипа "sim". M₁, M₂, M₃ практически не отличаются из Тикси и с Ямала.

Наметившиеся по M³, M¹ и M² тенденции к усложнению формы зубов на

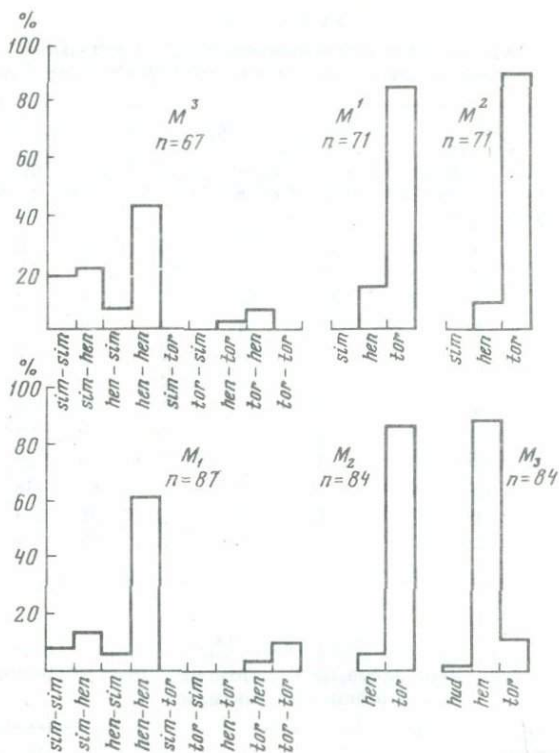


Рис. 46. Распределение частот морфотипов коренных зубов современных копытных леммингов Тикси

восток от Ямала до Тикси, существенно усиливаются при рассмотрении материалов по *D. t. chionoraes* с побережья Чаунской губы (табл. 49, 50, рис. 47). Там среди M^1 и M^2 не только отсутствуют зубы морфотипа "sim", но и доля зубов морфотипа "hen" становится ничтожно малой; абсолютно преобладает морфотип "tor" и появляется новый, еще более сложный морфотип "beringius".

Коэффициент сходства выборок из Певека и Тикси по M^2 (по данным таблиц 47 и 49) равен 0,94, а для Певека и Ямала 0,87.

Очень заметно увеличивается от Ямала через Тикси до Певека и доля сложных морфотипов среди M^3 . В выборке из Певека модальным морфотипом остается "hen-hen", но на втором месте оказывается группа сложных морфотипов: "hen-tor", "tor-hen" и "tor-tor". Морфотипы группы "sim-sim", "sim-hen", "hen-sim" занимают уже подчиненное положение. Коэффициенты сходства выборок Певек-Тикси, Певек-Ямал по морфотипам M^3 соответственно равен 0,89 и 0,76. В значительно меньшей степени усложнение коснулось формы M_1 . У леммингов из Певека распределение морфотипов качественно не отличается от такого же из Тикси. Незначительные отличия можно заметить при сравнении данных для Певека и Ямала. M_2 в Певеке представлены на 100% морфотипом "tor", чего не наблюдалось ни на Ямале, ни в Тикси. Наиболее серьезные географические разли-

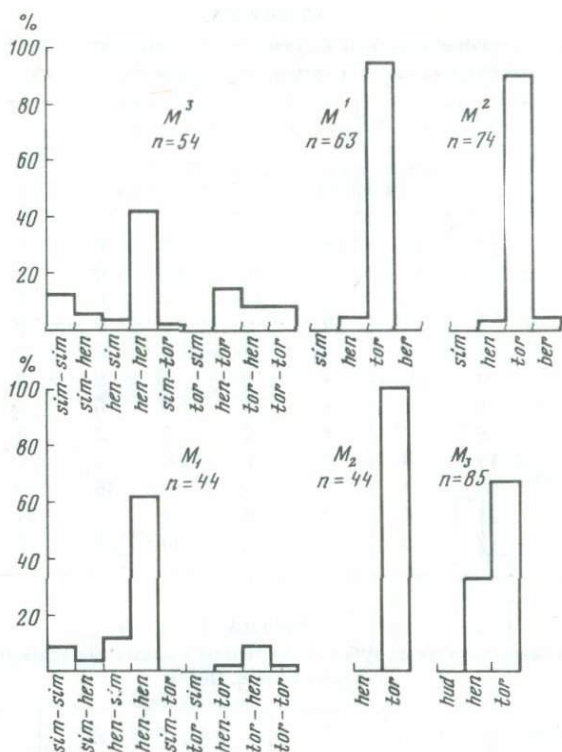


Рис. 47. Распределение частот морфотипов коренных зубов современных копытных леммингов, Певек

чия можно видеть в форме M_3 . У леммингов из Певека эти зубы настолько сложнее, чем в Тикси и на Ямале, что сменился модальный морфотип — им стал "tor" (67%), тогда как в выборке с Ямала он составлял всего 7%, а в Тикси — 11%. Морфотипа "hud" в Певеке не встречено совсем. По данным табл. 49 видно, что распределение величин буккальных углов M_3 имеет две вершины — одна в области $15-30^\circ$, а другая в области $75-90^\circ$. Минимальные частоты находятся между ними в интервале $35-50^\circ$. Коэффициент сходства, высчитанный по частотам морф. буккальных углов M_3 , для пары Певек—Тикси равен 0,73, для пары Певек—Ямал равен 0,70, а для пары Ямал—Тикси — 0,96.

Все эти данные показывают, что среди рассмотренных популяций материковых копытных леммингов ямальские *D. t. torquatus* и тиксинские *D. t. chionoraes* обладают большим сходством, чем две выборки одного подвиды *D. t. chionoraes* из Тикси и Певека.

Особый интерес представляет морфологическая характеристика зубной системы особого вида — лемминга Виноградова *D. vinogradovi*, обитающего на о-ве Врангеля (см. табл. 51, 52 и рис. 48). Строение M^1 и M^2 лемминга Виноградова аналогично таковому копытных леммингов из Певека и Тикси. Статистически значимых различий в распределении частот по M^2 между ними нет ($r = 1$). От ямальских леммингов они отличаются ($r = 0,9$) за счет

Таблица 49

Частоты зубов с разной степенью выраженности дополнительных элементов у современных копытных леммингов из района пос. Певек, %

Угол, град.	M ¹ n = 63	M ² n = 74	M ³		M ₁		M ₂		M ₃	
			лингв. n = 54	бук. n = 53	лингв. n = 44	бук. n = 44	лингв. n = 44	бук. n = 44	лингв. n = 86	бук. n = 85
0	0	0	19	15	14	20	0	0	0	2
5,10	0	0	33	21	46	49	0	0	0	6
15,20	0	1	13	19	27	18	0	0	0	11
25,30	2	1	11	9	0	9	0	0	0	12
35,40	2	1	4	9	2	0	0	0	0	2
45,50	2	3	2	4	0	2	0	2	0	0
55,60	9	5	2	6	9	0	0	0	0	11
65,70	13	5	4	6	2	2	2	4	2	11
75,80	21	17	4	7	0	0	2	2	16	17
85,90	32	30	4	4	0	0	46	44	38	16
95,100	9	25	4	0	0	0	32	34	34	11
105,110	10	12	0	0	0	0	18	14	10	1

Таблица 50

Размеры коренных зубов современных копытных леммингов из района пос. Певек

Промер		n	\bar{a}	σ	$S_{\bar{a}}$	lim
M ₁	Длина	43	3,41	0,255	0,039	2,9–4,3
	Ширина	43	1,30	0,105	0,016	1,1–1,5
M ₂	Длина	44	1,78	0,148	0,022	1,5–2,2
	Ширина	44	1,30	0,112	0,019	1,1–1,5

большого количества зубов морфотипа "tor" и наличия морфотипа "ber". Среди M³ у лемминга Виноградова меньше сложных морфотипов, чем у копытных леммингов из Певека и почти столько же этих морфотипов в Тикси. По строению M³ врангелевские лемминги ближе к тиксинским. Зато M₁ леммингов Виноградова заметно сложнее всех материковых — за счет почти 40% зубов сложных морфотипов "hen-tor", "tor-hen", "tor-tor" и, соответственно, относительно малого количества зубов простых морфотипов с участием варианта "sim". M₂ так же, как в Певеке, на 100% представлены морфотипом "tor". Строение M₃, хотя и не идентично таковому у *D. t. chionoraes* из Певека, но похоже тем, что доля зубов морфотипа "tor" довольно велика, в противоположность леммингам из Тикси и Ямала, где зубы этого морфотипа составляют всего 11 и 7%. Распределение частот классов значений буккальных углов на M₃ очень похоже на таковое у копытных леммингов из Певека. У него две вершины — одна в области значений 15–20°, а другая в области 45–70°.

Основные итоги описания современных географически удаленных выборок можно сформулировать в виде выводов: 1. У копытных леммингов

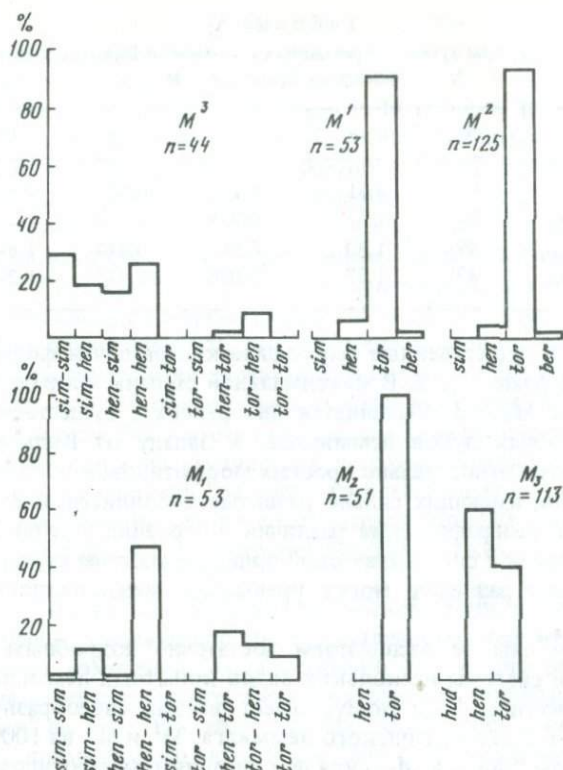


Рис. 48. Распределение частот морфотипов коренных зубов современных копытных леммингов о-ва Врангеля

Таблица 51

Частоты зубов с разной степенью выраженности дополнительных элементов у современных леммингов Виноградова с острова Врангеля, %

Угол, град.	M ¹ n = 53	M ² n = 125	M ³		M ₁		M ₂		M ₃	
			лингв. n = 45	бук. n = 45	лингв. n = 53	бук. n = 53	лингв. n = 51	бук. n = 51	лингв. n = 113	бук. n = 116
0	0	0	50	47	13	4	0	0	0	4
5,10	0	0	32	36	24	18	0	0	0	13
15,20	0	1	4	13	24	30	0	0	0	20
25,30	2	0	4	2	15	17	0	0	0	11
35,40	0	1	2	0	2	4	0	0	0	8
45,50	9	4	4	0	0	2	0	2	0	10
55,60	8	6	2	2	2	7	2	0	2	10
65,70	13	9	2	0	4	6	0	2	4	10
75,80	24	29	0	0	10	6	2	12	11	4
85,90	36	30	0	0	6	4	31	33	42	8
95,100	6	18	0	0	0	2	43	41	35	1
105,110	2	3	0	0	0	0	22	10	6	1

Таблица 52
Размеры зубов современных леммингов Виноградова
с острова Врангеля, мм

Промер	<i>n</i>	\bar{a}	σ	$S_{\bar{a}}$	lim	
M ₁	Длина	51	3,61	0,188	0,026	3,3–4,0
	Ширина	51	1,37	0,079	0,011	1,2–1,5
M ₂	Длина	49	1,80	0,99	0,014	1,6–2,0
	Ширина	49	1,37	0,088	0,013	1,2–1,6

Евразии имеются существенные географические различия формы всех коренных зубов, кроме M₂. 2. В максимальной степени эти различия проявляются в форме M₃. 3. Выделяется два района с существенно разным строением коренных зубов леммингов: к западу от Колымы обитают лемминги с зубами относительно простых морфотипов, к востоку — с большей долей зубов, имеющих сильно развитые дополнительные структуры. 4. Наблюдаемые географические различия в строении зубной системы не обнаруживают связи с систематической принадлежностью изучаемых форм. Внутривидовые различия могут превышать межвидовые и межвидовые.

К сожалению, мы не располагаем достаточно подробным описанием строения зубной системы нескольких видов копытных леммингов Нового Света, но один из них, *D. hudsoniys*, имеет весьма своеобразную зубную систему [107]. У этого гудзонского лемминга M¹ и M² на 100% представлены морфотипом "sim", а M₃, судя по описаниям, морфотипом "hud"

Все эти данные позволяют сделать один вывод, принципиально важный для исследования ископаемых форм копытных леммингов. В пределах синхронных (в данном случае современных) *Dicrostonyx* существуют формы с настолько разным строением коренных зубов, что становится невозможным дать общую характеристику морфологической сложности зубов для всех одновременно живущих представителей рода. Скорее всего, это характерно и для любого другого геологического времени; следовательно, нельзя любые различия в сложности строения зубов, обнаруживаемые у ископаемых копытных леммингов, трактовать как хронологические. Тем более, что возможности для возникновения существенных географических различий в плейстоцене были несравнимо большие, чем в современности, просто по той причине, что род *Dicrostonyx* занимал в отдельные эпохи плейстоцена не узкую полосу ледовитого побережья, как сейчас, а глубоко внедрялся в Евразию и обитал там в разнообразных ландшафтных условиях.

Имея в виду эти соображения, перейдем к анализу различий между ископаемыми выборками из разных местонахождений Западной Сибири.

Нет никаких сомнений в том, что основная тенденция эволюции зубной системы копытных леммингов — увеличение количества режущих граней, была задана усложнением строения M₁. Это произошло на этапе, который еще не охарактеризован палеонтологическими находками. У самых ранних известных представителей трибы M₁ уже на два конида сложнее, чем у всех других представителей подсемейства полевок. Такая неравно-

мерность усложнения отдельных зубов определила весь дальнейший ход исторических преобразований.

Наиболее интенсивные надстройки на M^1 и M^2 в более позднее время можно расценивать как компенсацию недостающих элементов в верхних зубах по сравнению с нижними. Не случайно, в меньшей степени усложнение коснулось второго и третьего нижних зубов. Рассмотрим этот процесс подробнее сначала на примере нижеобской группы местонахождений.

Если сравнивать распределения частот морфотипов в хронологическому ряду, образованном местонахождениями Хашгорт (рис. 19), Горноказымск (рис. 20), 430 км (рис. 21), то вырисовывается очевидная картина смены преобладающих морфотипов на M^1 и M^2 от "sim" через "hen" к "tor". Очень важно заметить, что эта смена шла не путем плавного смещения кривой распределения соответствующих углов, а путем смены модальных классов, при постоянно малых частотах в областях перехода от морфотипа к морфотипу. Относительно менее заметное усложнение претерпел M^3 , о чем можно судить по уменьшению частоты встречаемости наиболее простого морфотипа "sim-sim" от среднего плейстоцена до позднего. Лемминги из позднплейстоценового местонахождения 430 км по форме этого зуба не отличаются от современных ямальских, но заметно проще певекских.

Нижние зубы из местонахождений обской серии, в отличие от верхних, не претерпели сколько-нибудь существенного усложнения. Основным направлением изменения M_1 и особенно M_3 можно считать увеличение частоты не самого сложного (промежуточного) морфотипа "hen" на M_3 и "hen-hen" на M_1 . При этом для M_3 естественно наблюдалось падение частот как примитивного морфотипа "hud", так и морфологически продвинутого "tor".

Такое несоответствие не только скорости, но и направления преобразования формы верхних и нижних зубов в группе нижеобских леммингов, к сожалению, трудно сопоставить с процессами, происходившими в зубной системе копытных леммингов других территорий, из-за отсутствия там полноценных материалов. Практически все исследователи при описании изменчивости формы плейстоценовых копытных леммингов обращают внимание лишь на форму M^1 и M^2 , реже M^3 и M_1 , а форма M_2 и M_3 анализируется крайне редко. Нет никаких оснований отрицать, что характеристика формы первого и второго верхних зубов необходима и обязательна для оценки положения той или иной выборки в ряду древних копытных леммингов. Однако это вовсе не означает, что эта характеристика достаточна. Одним из аргументов в пользу привлечения данных по каждому зубу и определения специфики той или иной выборки по сочетанию преобладающих морфотипов (на всех зубах) может быть демонстрация продуктивности такого подхода, в частности, при анализе географической изменчивости. Интересные в этом смысле материалы удалось получить и при анализе зубов леммингов из нижнеиртышских местонахождений.

Некоторые геолого-геоморфологические данные говорят в пользу точки зрения, предполагающей относительную синхронность фаун из местонахождений Хашгорт, Чембакчино-Семейка. Почти все специалисты относят чембакчинскую свиту к среднему плейстоцену, а некоторые склонны даже считать ее более древней. В среднеплейстоценовое время у копытных

леммингов Европы безусловно преобладали M^1 и M^2 морфотипа "sim", а на основании различия в строении M_3 выделены два вида: *D. simplicior* и *D. okaensis*. Последний обнаружен в местонахождении Хашгорт. Его же следовало ожидать и в фауне из чембакчинской свиты. Однако, как видно из материалов морфологического описания, там обнаружены лемминги с очень своеобразным сочетанием степени развитости дополнительных элементов на верхних и нижних зубах. M^1 и M^2 , по сравнению с таковыми из Хашгорта, во много раз сложнее; морфотип "sim" там отнюдь не является преобладающим — доля его почти равна доле морфотипа "tor", которого в Хашгорте нет совсем. Модальным здесь является морфотип "hen", который составлял 4% среди M^1 из Хашгорта, а среди M^2 не был встречен вовсе. M^3 у леммингов из чембакчинской свиты устроен сложнее. Зато совершенно обратная картина получается при сравнении формы M_3 . В чембакчинской свите распределение морфотипов M_3 (рис. 22) прямо противоположно таковому в сборах из Хашгорта (рис. 19), что придает зубной системе примитивный облик.

Таким образом, в относительно синхронных фаунах наблюдаются резкие различия морфологического облика зубной системы. При этом, если исходить из строения M^1 и M^2 , — лемминги из чембакчинской свиты выглядят морфологически более продвинутыми, чем таковые из местонахождения Хашгорт, тогда как строение M_3 у них весьма архаично. Это проявление, с одной стороны, разной скорости преобразования разных зубов, а с другой стороны, — разной скорости преобразования зубной системы в разных филетических линиях, к которым, вероятно, принадлежат нижеобские и нижеиртышские копытные лемминги. То, что род *Dicrostonyx* делится на группы с разным характером преобразования зубной системы, подтверждается наличием среди современных его представителей таких морфологически резко различных форм, как *D. hudsonius*, с одной стороны, и все остальные виды — с другой, а также существованием показанных выше различий в группе леммингов Старого Света. Можно предполагать, что и среди среднеплейстоценовых копытных леммингов одновременно существовали группы форм, имевшие разные скорости развития разных частей зубной системы. В пределах Западной Сибири можно пока выделить две такие группы — одна обитала на нижней Оби, а другая — на нижнем Иртыше. Историческая динамика зубной системы леммингов нижеобской группы прослеживается до современности, а судьба нижеиртышской остается пока не вполне ясной. Выяснение ее осложняется тем, что мы не располагаем массовыми позднеплейстоценовыми выборками с нижнего Иртыша, а в голоцене копытные лемминги уже не обитали на этой территории.

Для понимания взаимодействия разных групп копытных леммингов в развитии, можно получить дополнительные сведения из анализа размеров зубов и других костных остатков. Известно, что размеры млекопитающих зависят от многих факторов. К их числу относится, например, фаза цикла численности. На подъеме численности копытные лемминги бывают крупнее, чем на минимуме [92]. Поскольку в анализе использован погадочный материал, основная масса которого накапливалась именно в периоды пиков численности, оценка размеров современных леммингов могла быть несколько завышена, по сравнению с ископаемыми (но только не занижена).

Эти соображения приходится приводить потому, что большая часть плейстоценовых копытных леммингов Западной Сибири, судя по длине зубов, оказалась крупнее современных. Среди современных наблюдается географическая изменчивость размеров (табл. 46, 48, 50, 52). Из материковых леммингов самыми крупными оказались ямальские. Средние значения длины и ширины каждого из шести зубов леммингов из Тикси меньше, чем с Ямала. Размеры зубов чукотских леммингов ближе к таковым тиксинских, чем ямальских. Большая часть этих различий статистически достоверна по t — критерию при $P = 0,05$. Размеры лемминга Виноградова заметно больше, чем любого из материковых, судя по длине M_1 ; длина и ширина M_2 не превышают таковые ямальских. Ф.Б. Черняковский [91] приводит данные по промерам черепов копытных леммингов Ямала, Таймыра, низовой Лены, Чукотки, о-ва Врангеля. Наши данные промеров отдельных зубов дают ту же закономерность, что и значения длины зубного ряда из таблицы, приведенной Ф.Б. Чернявским. Таким образом, ясно, что островные лемминги Виноградова самые крупные, немного мельче ямальские, существенно мельче размеры *D. t. chioporaes* из низовой Лены (Тикси) и Чукотки (Певек). Абсолютные значения этих различий по длине M_1 выражаются максимальной величиной 0,2 мм.

Плейстоценовые лемминги из всех местонахождений Западной Сибири оказались достоверно крупнее современных ямальских, а из большей части и врангелевских. Примерно одинаково крупные размеры были у зубов леммингов из местонахождений Хашгорт, Семейка и Чембакчино, Ярсино; несколько мельче из местонахождения Горноказымск, а самые мелкие из позднеплейстоценового местонахождения 430 км. Однако даже последние крупнее современных ямальских. Различия в абсолютных размерах между среднеплейстоценовыми и позднеплейстоценовыми M_1 составляют 0,1 мм, а между последними и современными 0,2 мм.

Если вспомнить, что зоплейстоценовые *D. meridionalis* по размерам были практически равны современным, то получается, что в течение плейстоцена шло сначала увеличение размеров, а затем уменьшение до минимума в современности. Надстройка новых элементов не привела к увеличению размеров зубов.

Подводя итог всем изложенным в этой работе данным и соображениям о копытных леммингах, с сожалением приходится признать, что есть несколько препятствий на пути восстановления реального хода эволюции видов этой трибы. Первое препятствие вырастает из несоответствия степени различий между современными популяциями по строению зубной системы и по другим, биологически важным, признакам, определяющим их таксономическую принадлежность. Отсюда возникает сложность в интерпретации палеозоологических материалов, которую не преодолеть до тех пор, пока одонтологические признаки останутся естественными в диагностике ископаемых копытных леммингов. Второе препятствие связано с недостатком знаний о возможных связях между разными частями древнего ареала рода и характере взаимодействия между синхронными внутривидовыми единицами.

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ В ЧЕТВЕРТИЧНОМ ПЕРИОДЕ

Прежде, чем перейти непосредственно к изложению данной главы, следует уточнить, какую смысловую нагрузку имеют термины "фауна", "фаунистический комплекс", "фаунистическая группировка". Семантике этих терминов и корректности их употребления в тех или иных случаях уделяется в литературе довольно большое внимание, как со стороны неонтологов, так и палеонтологов [26, 33, 36, 49, 59]. Для анализа всех имеющихся в настоящее время точек зрения на содержание этих терминов потребовалось бы написать отдельную главу, поэтому ограничимся лишь определением рамок их применения в данной работе.

Фаунистическая группировка. Наиболее неопределенный термин и применяется в данной работе по отношению к видовому составу остатков из конкретных местонахождений без учета переотложенности или избирательности накопления костей.

Фауна. Термин фауна может употребляться в нескольких значениях: по отношению к выборке из конкретного местонахождения с учетом тафономии или к группе синхронных местонахождений с близкими видовыми спектрами. (в этом случае "фауна" рассматривается как фаза развития фаунистического комплекса). Термин "фауна" может применяться в самом широком смысле.

Фаунистический комплекс. Под фаунистическим комплексом мы, вслед за Л.И. Галкиной, понимаем "сообщество видов, имеющих определенный физиономический (тундровый, таежный, лесостепной или степной) облик, приобщенность к какой-либо ландшафтной зоне и общность ареалов, сформированных историческими факторами" [36].

В настоящее время для территории Западной Сибири характерна четко выраженная широтная ландшафтно-климатическая зональность, обуславливающая распространение животных, в том числе и грызунов. В литературе довольно подробно рассмотрено современное зональное распределение мелких млекопитающих Западно-Сибирской низменности [55, 58, 80, 100]. По географическим и экологическим критериям они, как правило, тяготеют к какой-либо из трех основных ландшафтных зон: тундре, тайге, степи, либо приурочены к интерзональным биотопам пойм рек. Так, к тундровым формам Западной Сибири следует отнести копытного и настоящего леммингов, полевку Миддендорфа, северные подвиды узкочерепной полевки и полевки экономки. Встречающиеся в тундровой зоне красная и водяная полевки приурочены к поросшим кустарником приречным биотопам и должны рассматриваться как интерзональные вселенцы в тундру. К таежным и лесным видам следует отнести бурундука, лесных полевок, лесного лемминга, обыкновенную полевку, мышей. К степным формам — сусликов, пеструшек, южный подвид узкочерепной полевки. Естественно, что границы между существующими зоогеографическими териокомплексами довольно нечетки и подвижны во времени, в зависимости от изменения ландшафтно-климатических условий. На границе двух зон, как пра-

вило, формируются териокомплексы, имеющие по видовому составу переходный характер (лесотундровый, лесостепной и пр.).

При первом же взгляде на видовые списки ископаемых фаунистических группировок из четвертичных отложений Западной Сибири заметно существенное несовпадение современных и плейстоценовых ареалов отдельных видов, а также различия в видовом составе синхронных нижеобских и нижеиртышских местонахождений. Резкое различие обилия отдельных форм в фаунистических группировках из этих двух районов отражает, скорее всего, существовавшие широтные ландшафтно-климатические условия северной части Западной Сибири. В связи с этим особый интерес вызывает выявление и сопоставление этапов развития западносибирской териофауны как с фаунами, описанными для других территорий, так и внутри нее — между нижеобскими и нижеиртышскими группами местонахождений. Приведенные в предыдущих главах характеристики эволюционного уровня отдельных групп полевок для каждого местонахождения, наряду с геологической датировкой вмещающих их отложений, позволяют выявить основные этапы трансформации фауны мелких млекопитающих Севера Западной Сибири в современное состояние.

НИЖНЕОБСКИЕ ФАУНЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

В пределах нижеобской группы местонахождений по эволюционному уровню отдельных видов можно выделить три фауны [79], характеризующие последовательные эволюционные этапы: хашгортская, горноказымская и фауна 430 км.

Хашгортская фауна (местонахождение Хашгорт). Это наиболее древняя из нижеобских фаун. Ее остатки приурочены к отложениям аналогов тобольской свиты с флорой "диагональных песков". Для нее характерен следующий видовой состав: *Dicrostonyx okaensis**, *Lemmus sibiricus*, *Microtus gregalis*, *Microtus ex gr. middendorffii* — *hyperboreus*.

Поскольку хашгортская фауна представлена формами, типичными для современной тундровой зоны, то можно предположить, что в то время на широте пос. Хашгорт должны были существовать ландшафты, близкие современным тундрам. Правда, этому не соответствует обилие древесных остатков во вмещающих фауну отложениях.

По эволюционному уровню коренных зубов копытные лемминги из хашгортской фауны идентичны *D. okaensis* Alexandrova, что позволяет сопоставлять ее с фаунами, существовавшими в эпоху миндель II на других территориях. В.А. Зубаков предлагает для отложений этой эпохи абсолютный возраст около 650 тыс. лет [51].

Горноказымская фауна (местонахождение Горноказымск). Остатки этой фауны обнаружены в отложениях, сопоставляемых по геоморфологическим данным с ялбыньинской свитой Сосьвинско-Белогорского Приобья. Для горноказымской фауны характерны: *Dicrostonyx cf. guilielmi*, *Lemmus sibiricus*, *Microtus gregalis*, *Microtus ex gr. middendorffii* — *hyperboreus*.

Эта фауна отличается от хашгортской лишь более эволюционно продвинутой формой копытного лемминга.

* Здесь и далее виды перечислены по мере убывания доли их остатков.

Отложения ялбыньинской свиты сформировались во время казанцевского межледникового (рисс-вюрм) и, следовательно, могут датироваться 127–115 тыс. лет [51].

Фауна 430-го км (местонахождения 430 км, 430а км, Пельях-юган). Местонахождения этой фауны приурочены к надморенным отложениям, геоморфологически датируемых временным интервалом между первым и вторым зырянским оледенением. Как и в вышеописанных нижеобских фаунах, видовой состав фауны 430 км типичен для тундры: *Microtus gregalis*, *Dicrostonyx guilielmi*, *Lemmus sibiricus*, *M. ex gr. middendorffii*—*hyperboreus*. По сравнению с хашгортской и горноказымской фаунами, в фауне 430 км существенно возрастает доля серых полевков, что, возможно, свидетельствует о более мягких климатических условиях ее существования по сравнению с хашгортской фауной.

Таким образом, во временном интервале средний—поздний плейстоцен тундровый родентиокомплекс распространялся в Западной Сибири гораздо южнее своих современных границ, включая территорию, занимаемую в настоящее время северной тайгой. Видовой состав всех нижеобских фаун является типичным для тундровых биотопов. Фауны отличаются друг от друга в основном по эволюционному уровню зубной системы представляющих их видов. В таком случае нижеобские фауны следует рассматривать как плейстоценовые фазы становления современного тундрового родентиокомплекса.

НИЖНЕИРТЫШСКИЕ ФАУНЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Основываясь на характеристиках эволюционного уровня групп полевков, все изученные местонахождения нижнего Иртыша можно сгруппировать в четыре фауны: скородумскую, кошелевскую, чембақчинскую и ярсинскую.

Скородумская фауна (местонахождения Крапивы II, Скородум I, Скородум II–IV, Скородум а-с, Романово I, Романово Iс, Романово 3). Это наиболее древняя фауна из известных для северной части Западно-Сибирской низменности. Остатки млекопитающих, характерных для этой фауны, приурочены к "диагональным пескам", традиционно относимых к тобольскому горизонту [29, 94]. Для скородумской фауны характерны: *Allophajomys pliosaenicus*, поздние *Miomys* (*M. pusillus*, *M. ex gr. savini*, *M. (Cromeromys) ex gr. intermedius*), *Lemmus cf. sibiricus*, *Prolagurus pannonicus*, полевки рода *Clethrionomys*, *Dicrostonyx meridionalis*; кроме того, присутствуют остатки млекопитающих родов *Sorex*, *Desmana*, *Ochotona*, *Lepus*, *Citellus*, *Sicista*. По эволюционному уровню родов *Allophajomys*, *Miomys*, *Prolagurus* (см. главу II) и других характерных таксонов скородумская фауна хорошо сопоставима с позднеаллофайомисными фаунами других территорий. В пределах Западной Сибири — это раздолынский фаунистический комплекс [49], но в отличие от него, в скородумской фауне в существенных количествах присутствуют остатки копытных и настоящих леммингов. Более близки скородумской фауне по эволюционному уровню полевков рода *Allophajomys* и по остаткам копытных леммингов фауны из местонахождения Валеро во Франции III и местонахождений на р. Крестовке, приуроченных к ниже-средней части олера [88]. Это свидетельствует о том, что фауны, в состав которых входили поздние аллофай-

омисы и древние копытные лемминги, были распространены в зоплейстоценовое время по всей Палеарктике. Если местонахождения с северовостока Сибири [88] характеризуют ранние этапы тундровых автохтонных фаун, то в фауне из местонахождения Валеро и в скородумской фауне мы, очевидно, имеем дело с южной границей предковых форм современных копытных и настоящих леммингов в пределах ландшафтно-климатической зоны, не имеющей сегодня аналогов. Об этом говорит отсутствие леммингов в составе более южных фаун Евразии этого времени, например, в Западно-Украинских [85, 86, 101] и в зоплейстоценовых фаунах юга Западной Сибири [50].

Об экологическом своеобразии свидетельствует и видовой состав скородумской фауны. Здесь присутствуют формы, индикаторные для лесных биотопов (*Clethrionomys*), и влажных приречных (*Mimomys*), и степных (*Prolagrus*); увлажненных (*Lemmus*) и сухих (*Dicrostonyx*) участков тундры.

Отсутствие синхронных скородумской фауне местонахождений в более северных районах не позволяет сравнить нижнеиртышские фауны с нижнеобскими на этом временном срезе. Вмещающие скородумскую фауну отложения датируются [51] в границах 1,0–0,76 млн. лет и относятся к суперклиматему "гюнц-миндель", во время которого смешанные леса с экзотическими формами доходили до 60° с.ш. В связи с этим интересно нахождение остатков форм предковых тундровым так далеко к югу от современного ареала.

Кошелевская фауна (местонахождения Кошелево I, Романово II, Скородум VI). Эта фауна является следующим после скородумской этапом эволюции фауны нижнего Прииртышья. Для нее характерен видовой состав: *Microtus gregalis*, *M. oeconomus*, *Mimomys pusillus*, *Lagurus ex gr. transiens*, *Lemmus cf. sibiricus*, *Clethrionomys ex gr. glareolus*, *Dicrostonyx ex gr. renidenssimplicior*, *Microtus ex. gr. middendorffii-hyperboreus*, *M. vel Allophajomys sp.* Здесь, как и в скородумской фауне присутствуют землеройки, зайцы и пищухи.

Характерным является присутствие в одной выборке с серыми полевыми вымершей корнезубой полевки *Mimomys pusillus*. Присутствие этой формы, а также пеструшки, находящейся на эволюционном уровне "transiens", дает основание сопоставлять кошелевскую фауну с вяткинским фаунистическим комплексом 48 юга Западной Сибири. Существенным отличием кошелевской фауны от вяткинской является присутствие в нижнеиртышских местонахождениях копытных и настоящих леммингов. Скорее всего, кошелевская фауна является северным аналогом вяткинского териокомплекса и синхронна средне-позднеирипольским фаунам Европы.

Как видно, по обилию видов и биотопической приуроченности отдельных форм кошелевская фауна довольно близка скородумской. Это свидетельствует, скорее всего, о сходных ландшафтно-климатических условиях их существования. По эволюционному уровню коренных зубов копытные лемминги кошелевской фауны более древние, чем копытные лемминги хашгортской фауны нижнего Приобья.

Следующим этапом развития нижнеиртышских фаун являются *чембакчинская* (местонахождения Семейка, Чембакчино, Бобровка II, Кошеле-

во II, Горноправдинск) и *ярсинская* (местонахождения Боровская I, Ярсино, Шахматовка I, Шахматовка II) фауны. Видовой состав этих фаун довольно близок. В обеих фаунах встречены: *Microtus gregalis*, *Dicrotonyx cf. henseli*, *Lemmus cf. sibiricus*, *M. olconomus*, *M. ex. gr. mid-dendorffii-hyperdoreus*, *M. ex. gr. arvalis-agrestis*, *M. malei*, *M. agrestis*, *Lagurus cf. lagurus*, полевки рода *Clethrionomys* (в том числе *Cl. cf. rufocanus*), *Arvicola aff. mosbachensis*. Кроме того, присутствуют остатки зайцев, пищух, землероек и выхухоли.

Местонахождения чембакчинской фауны приурочены, как правило, к чембакчинским слоям тобольского горизонта, которые датируются 500—470 тыс. лет [51] (миндель—рисс). По эволюционному уровню зубной системы полевок родов *Dicrotonyx* и *Lemmus* они могут находиться в разных хронологических соотношениях с хашгортской фауной нижнего Приобья. По палеоботаническим данным [29], во времена существования чембакчинских фаун южная тайга с единичными широколиственными деревьями доходила до 60° с.ш.

Местонахождения ярсинской фауны приурочены к ялбыньинской свите, сформировавшейся в казанцевское (рисс—вюрмское) межледниковье, датируемое 127—115 тыс. лет [51]. По времени формирования вмещающих ее пород местонахождения ярсинской фауны синхронны с горноказымской фауной нижнего Приобья. По данным В.С. Волковой [30], в этот период ландшафтные зоны должны были смещаться к северу на 500—700 км, а летние температуры превышали современную на 4—5° С.

Как уже отмечалось в первой главе при описании местонахождения Ярсино, у нас нет уверенности в том, что все остатки собранные в нем, синхронны вмещающей породе. Не вполне ясно хронологическое соотношение чембакчинской и ярсинской фаун. Все геолого-геоморфологические данные говорят о большой древности чембакчинской, а морфологический облик верхних зубов копытных леммингов в ярсинской примитивнее. Архаичнее выглядит и M_1 полевок-экономок из Ярсино, и тем более остатки водяных полевок, отнесенные к *A. aff. mosbachensis*. Поскольку нельзя исключить переотложенность из древних слоев части материала в этом местонахождении, мы оставляли вопрос о возрасте этой фауны открытым. Отнесение отложений к ялбыньинской свите, а фауны из нее к более раннему времени — противоречие, характерное не только для местонахождения Ярсино, но и для Шахматовки I и Шахматовки II.

Очевидно, что видовой состав как чембакчинской, так и ярсинской фаун несколько противоречит реконструкциям палеоботаников и палеоклиматологов. Как и более древние нижнеиртышские фауны (кошелевская и скородумская), чембакчинская и ярсинская фауны имеют "смешанный" характер. Присутствие в одной и той же фауне тундровых и степных форм наряду с широкораспространенными, указывает на то, что на месте современной таежно-лесной зоны Западной Сибири в плейстоцене облесенные участки чередовались с фитоценозами, пригодными для обитания видов открытых ландшафтов.

Как в чембакчинской, так и в ярсинской фауне с юга на север убывает доля пеструшек и насекомоядных, а доля тундровых форм увеличивается. В наиболее северных местонахождениях чембакчинской фауны видовой

Т а б л и ц а 53
Видовой состав позднечайнозойских фаун севера Западной Сибири

Вид	Фауны						
	Нижнеобские			Нижнеиртышские			
	1*	2	3	4	5	6	7
<i>Desmana</i> sp.	-	-	-	+	-	-	+
<i>Sorex</i> sp.	-	-	-	+	+	+	+
<i>Lepus</i> sp.	-	-	-	+	+	+	+
<i>Ochotona</i> sp.	-	-	-	+	+	+	+
<i>Citellus</i> sp.	-	-	-	+	-	+	+
<i>Sicista</i> sp.	-	-	-	+	-	-	-
<i>Clethrionomys</i> sp. (? sp. nov.)	-	-	-	+	-	-	-
<i>Cl. cf. rufocanus</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Cl. ex gr. glareolus</i>	-	-	-	+	-	-	-
<i>Cl. cf. glareolus</i>	-	-	-	-	+	+	+
<i>Cl. sp. (ex. gr. rutilus)</i>	-	-	-	+	-	-	-
<i>Cl. cf. rutilus</i>	-	-	-	-	-	+	+
<i>Prolagurus pannonicus</i>	-	-	-	+	-	-	-
<i>Lagurus ex gr. transiens</i>	-	-	-	-	+	+	-
<i>L. cf. lagurus</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Dicrostonyx meridionalis</i>	-	-	-	+	-	-	-
<i>D. ex gr. renidens-simplicior</i>	-	-	-	-	+	-	-
<i>D. okaensis</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>D. cf. henseli</i>	-	-	-	-	-	+	+
<i>D. cf. guilielmi</i>	-	+	-	-	-	-	-
<i>D. guilielmi</i>	-	-	+	-	-	-	-
<i>Lemmus cf. sibiricus</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mimomys ex gr. savini</i>	-	-	-	+	-	-	-
<i>M. aff. pusillus</i>	-	-	-	+	+	-	-
<i>M. (Cromeomys) ex gr. intermedius</i>	-	-	-	+	-	-	-
<i>Arvicola aff. mosbachensis</i>	-	-	-	-	-	+	+
<i>Allophajomys pliocaenicus</i>	-	-	-	+	+	-	-
<i>Microtus gregalis</i>	+	+	+	-	+	+	+
<i>M. oeconomus</i>	-	-	-	-	+	+	+
<i>M. malei</i>	-	-	-	-	-	+	+
<i>M. agrestis</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>M. ex gr. arvalis-agrestis</i>	-	-	-	-	-	+	+
<i>M. ex gr. arvalis</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Microtus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+
<i>M. ex gr. middendorffii-hyperboreus</i>	+	+	+	-	+	+	+

*1 — Хашгортская фауна; 2 — Горнокалымская; 3 — фауна 430-го км; 4 — Скоро-
думская; 5 — Кошелевская; 6 — Чембакчинская; 7 — Ярсинская.

состав фаунистических группировок практически идентичен современному лесотундровому териокомплексу мелких млекопитающих.

В целом все нижнеиртышские фауны близки друг другу по обилию и экологической характеристике входящих в них форм. Наиболее существенные отличия в видовых составах фаун обусловлены разными эволюционными уровнями отдельных таксонов (например: *Prolagurus pannonicus* — — — *Lagurus transiens* — — — *Lagurus lagurus*; *Dicrostonyx meridionalis* — — — *D. ex gr. renides-implicior* — — — *D. okaensis* — — — *D. henseli*).

Среди нижнеиртышских существенно выделяется скородумская фауна, представленная в значительной мере архаичными формами, вымершими к началу плейстоцена. Как правило, они рассматриваются в качестве экологических аналогов происшедших от них современных таксонов (*Prolagurus* — — — *Lagurus*; *Mimomys* — — — *Arvicola*; *Allophajomys* — — *Microtus*). Если попытаться охарактеризовать видовой состав нижнеиртышских фаун, то его следует назвать тундро-лесостепным комплексом, который на северных территориях приобретает больше лесотундровых, а на южных территориях — лесостепных черт.

Таким образом, все нижнеиртышские фауны по видовому спектру близки перигляциальным ("смешанным") фаунам, возникновение которых принято связывать с эпохами похолоданий [25, 28, 73]. Как уже говорилось выше, возникновение и существование подобных фаун в Западной Сибири недостаточно объяснить одним лишь похолоданием. Полученные палеофаунистические данные в совокупности с известными из литературы палеоботаническими данными указывает на существование в течение плейстоцена на территории Западно-Сибирской равнины очень своеобразного териокомплекса, существовавшего в ландшафтах, не имеющих в настоящее время аналогов.

Хотя нижнеиртышские фауны существенно отличаются от нижнеобских, общей для них чертой является присутствие остатков копытного и настоящего леммингов, а также субтропических форм серых полевок. На территории нижнего Прииртышья с эоплейстоцена до начала позднего плейстоцена они входят в один фаунистический комплекс с бореальными и степными формами (табл. 53). Это позволяет скоррелировать этапы развития фаун этих двух территорий. Степные и лесостепные формы, присутствующие в нижнеиртышских фаунах, позволяют сопоставить фауны севера Западной Сибири с описанными в литературе фаунами юга Западной Сибири. Подобные корреляции дают возможность проследить развитие тундрового родентиокомплекса в рамках трансформации териофауны мелких млекопитающих всей Западно-Сибирской низменности на протяжении плейстоцена.

РАЗВИТИЕ ЗОНАЛЬНЫХ КОМПЛЕКСОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

На основании имеющегося в настоящее время палеотериологического материала можно утверждать, что в пределах Западно-Сибирской низменности на протяжении плейстоцена существовали зональные фаунистические группировки: тундровая, тундро-лесостепная и степная. Наиболее южные из них описаны В.С. Зажигиным [49]. Они во многом близки по видовому

составу нижнеиртышским фаунам, а их этапы развития хорошо сопоставляются по отдельным филетическим линиям (раздольинский комплекс — скородумовская фауна, вяткинский комплекс — кошелевская фауна, татаро-калманский комплекс — чембакчинская). Наиболее существенным отличием между ними является большая доля лесолуговых и степных форм [49, 60] в фаунистических группировках юга Западной Сибири, а в нижнеиртышских — присутствие субарктических форм — копытного и настоящего леммингов.

Северная зона охарактеризована нижеобскими фаунами и отличается от нижнеиртышских и южных фаун более бедным видовым составом. Для нижеобских фаун характерны только четыре формы полевков, которые могут рассматриваться как исходные для современных типичных субарктов Западной Сибири (*Dicrostonyx torquatus*, *Lemmus sibiricus*, *Microtus middendorffii*, *M. gregalis major*).

Несмотря на довольно большое число обследованных местонахождений и обширный ископаемый материал, полученный из них, в пределах северной части Западно-Сибирской низменности не обнаружено ряда форм, которые являются в настоящее время типичными представителями лесных и таежных биотопов (например, бурундук, мыши, лесные лемминги). Это свидетельствует либо о крайне низкой численности этих зверьков, либо об их отсутствии на территории Севера Западной Сибири в описываемое время, а следовательно, и об отсутствии таежного териокомплекса в современном понимании. Поскольку автохтонность степных форм Западной Сибири была показана ранее [34, 49, 50, 60, 64], а в настоящее время есть данные о существовании на протяжении всего плейстоцена тундрового териокомплекса на севере Западной Сибири, то самым молодым, в историческом плане, для Западно-Сибирской низменности является таежно-лесной комплекс млекопитающих, в его современном составе. На территории, занимаемой им в настоящее время, существовал в течение плейстоцена своеобразный тундро-лесостепной териокомплекс. То, что он сохранился в Западной Сибири и в теплые периоды плейстоцена, объясняется, возможно, большей континентальностью климата Зауралья, по сравнению с Европой. Формирование зоны тайги и, следовательно, современного таежного териокомплекса Западной Сибири происходило в послеплейстоценовое время. Скорее всего, именно становление зоны тайги повлекло за собой разделение на подвиды узкочерепной полевки в пределах Западной Сибири. Дальнейшая ландшафтно-климатическая сукцессия привела к формированию современной зональности. К подобному выводу, основываясь на палеотериологическом материале из юго-восточных областей Западной Сибири, пришла Л.И. Галкина [33, 36]. Она считает, что таежно-лесной териокомплекс является производным от тундростепных и лесостепных формаций, оформившимся в современное состояние лишь во второй половине голоцена.

На сегодняшний день, исходя из имеющегося палеонтологического материала, в истории фауны мелких млекопитающих Западной Сибири можно выделить два основных этапа. Первый — плейстоценовый. В течение его южные границы распространения тундрового териокомплекса мелких млекопитающих доходили до широт современной средней тайги (примерно 64° с.ш.). На более южных территориях тундровые формы мелких млекопитающих входили в ассоциации, близкие современным лесотун-

дровым фаунам, а от 61° с.ш. до 58° с.ш. в териокомплекс, имеющий тундро-лесостепной облик. Конкретным материалом для территории нижнего Прииртышья охарактеризован временной интервал от эоплейстоцена до позднего плейстоцена, а для нижнего Приобья — от среднего до позднего плейстоцена включительно. Отсутствие в нижеобском регионе обнажений более древних отложений не позволяет в принципе получить информацию о териофауне более раннего времени. Второй этап (послеплейстоценовый) — голоценовый. Он связан с деградацией "смешанного" тундро-лесостепного териокомплекса и образованием таежно-лесного комплекса. В это время южная граница распространения тундрового комплекса мелких млекопитающих отступает на север вплоть до современного ее положения, в субарктических широтах появляются виды, приуроченные к интерзональным биотопам долин рек: полевка экономка, водяная полевка, красная полевка. Еще в позднем плейстоцене эти виды не встречались в нижнем Приобье. Несмотря на существенные изменения границ тундрового териокомплекса и ареалов некоторых видов, очевидно, что фауна мелких млекопитающих Субарктики сохранила в широтном распределении видов ту же структуру, что и в плейстоценовое время. Это видно на примере распространения разных видов полевок на полуострове Ямал: в наиболее северных районах встречаются настоящий и копытный лемминги, реже полевка Миддендорфа и северный подвид узкочерепной полевки. На среднем и южном Ямале наряду с ними встречается полевка экономка, а в заросших кустарником долинах рек попадаются отдельные экземпляры красной и водяной полевок [42]. Так, например, остатки красной и водяной полевок были обнаружены нами в погадках хищных птиц на Среднем Ямале вблизи фактории Усть-Юрибей. В зоне лесотундры современный видовой состав фауны мелких млекопитающих почти что идентичен наиболее северным местонахождениям плейстоценовых нижеиртышских фаун. Здесь типичны землеройки, увеличивается доля красной, водяной и серых полевок, в том числе появляется темная полевка, лесной лемминг.

Таким образом, в Западной Сибири на протяжении всего четвертичного периода существовали тундровый и лесотундровый комплексы мелких млекопитающих. Ландшафтно-климатические преобразования, вызвавшие существенную перестройку фаунистических комплексов умеренных широт, вызвали лишь смещение к северу южных границ распространения тундрового и, соответственно, лесотундрового комплексов мелких млекопитающих. Сопоставляя полученные данные по Западной Сибири с данными по другим регионам Арктики, мы видим, что формы, предковые современным типичным тундровым грызунам существовали в субарктических широтах совместно друг с другом на протяжении всего четвертичного периода. Уже в наиболее древних из известных местонахождений Субарктики на северо-востоке Сибири и на Аляске предки современных копытных леммингов входили в одни фаунистические группировки с настоящими леммингами и полевыми рода *Allorhacomys*, которых в данном случае следует рассматривать как предков современных субарктических серых полевок.

В плейстоцене тундровые формы грызунов обитали гораздо южнее их современных ареалов. Это связано, скорее всего, с существовавшими своеобразными ландшафтно-климатическими условиями и их изменением в течение плейстоцена. В отдельных регионах Голарктики в силу разных

физико-географических факторов ландшафтно-климатические перестройки происходили не всегда синхронно и не всегда в одинаковых масштабах. Вероятно, наиболее стабильными были они на северо-востоке Евразии, где отсутствовали покровные оледенения. Это находит отражение и в современном видовом составе териофауны северо-восточной Сибири [31, 105].

На территории Европы находки плейстоценовых субарктических форм обычно связывают с холодными эпохами, во время которых горные и северные территории находились под мощным ледниковым щитом. В эпохи межледниковий "холодолюбивые" формы отступали на север и фауна приобретала современный зональный облик [25].

Для территории Западно-Сибирской низменности на палеонтологическом материале не подтверждается чередование фаунистических комплексов, которое можно было бы связывать с ледниковыми и межледниковыми эпохами. Нет единого мнения о том, существовали ли покровные ледники в Западной Сибири. До настоящего времени ведется оживленная дискуссия между геологами, по-разному трактующими плейстоценовую судьбу территорий Севера Западной Сибири. Так или иначе, образование ледников, подпрудных озер или морские трансгрессии заставляли смещаться к югу фауны северных территорий Западной Сибири. Возможно, что сохранялись островные рефугиумы и в заполярных широтах. По мере освобождения северные территории вновь заселялись мелкими млекопитающими тундрового комплекса. Наряду с этим в более южных районах Сибири сохраняется тундро-лесостепной териокомплекс, деградировавший лишь в голоцене в процессе формирования современной фауны Западной Сибири.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агаджанян А.К. Грызуны из плейстоценовых отложений Мамонтовой горы. — В кн.: Териофауна плейстоцена. М.: Изд-во МГУ, 1972, с. 24—69.
2. Агаджанян А.К. История становления копытных леммингов в плейстоцене. — В кн.: Берингия в кайнозойе (мат. Всесоюз. симп.); Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 289—295.
3. Агаджанян А.К. Изучение истории мелких млекопитающих. — В кн.: Частные методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука, 1979, с. 164—193.
4. Агаджанян А.К. Фауна млекопитающих плейстоцена Чукотки и основные этапы ее формирования. — В кн.: Новейшие отложения и палеогеография плейстоцена Чукотки. М.: Наука, 1980, с. 256—268.
5. Агаджанян А.К. Местонахождение мелких млекопитающих раннего плейстоцена на р. Иловой. — В кн.: Новые данные по стратиграфии и палеогеографии верхнего плиоцена и плейстоцена центральных районов Европейской части СССР. М.: Изд-во МИНГЕО РСФСР, 1981, с. 32—51.
6. Агаджанян А.К. Мелкие млекопитающие из разреза стоянки Молодова I. — В кн.: Молодова I. Уникальное мустьерское поселение на Среднем Днепре. М.: Наука, 1982, с. 154—173.
7. Агаджанян А.К. Раннеднепровская фауна чекалинского (лихвинского) разреза. — В кн.: История и эволюция современной фауны грызунов. М.: Наука, 1983, с. 204—263.
8. Агаджанян А.К., Ербаева М.А. Позднекайнозойские грызуны и зайцеобразные территории СССР. М.: Наука, 1983, 187 с.
9. Агаджанян А.К., Калуцкая С.А. Раннетаманская фауна полевок в бассейне Верхнего Днепра. — Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода, 1976: № 46, с. 61—72.
10. Агаджанян А.К., Мотузко А.Н. Раннеплейстоценовые грызуны долины Иртыша. — В кн.: Новейшая тектоника, новейшие отложения и человек. М.: Изд-во МГУ, 1972, № 3, с. 158—195.
11. Адаменко О.М., Адаменко Р.С., Кульчицкий А.А. Опорные разрезы и фауна мелких млекопитающих зоплейстоценовых и четвертичных отложений Прибайкалья. — В кн.: Кочковский горизонт Западной Сибири и его возрастные аналоги в смежных районах. Новосибирск: Наука, 1980, с. 81—90.
12. Александрова Л.П. Грызуны антропогена Европейской части СССР. М.: Наука, 1976, 98 с.
13. Александрова Л.П. Новый вид копытного лемминга (*Dicrostonyx okaensis* sp. nov.) и его значение для определения возраста отложений окского оледенения лихвинского стратотипического разреза. — В кн.: Стратиграфия и палеогеография антропогена. М.: Наука, 1982, с. 17—21.
14. Архипов С.А. Четвертичный период в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1971, 330 с.
15. Архипов С.А., Панычев В.А. Террасы долины Оби. — В кн.: Палеогеография Западно-Сибирской равнины в максимум позднезырянского оледенения. Новосибирск: Наука, 1980, с. 42—66.
16. Барышников Г.Ф., Баранова Г.И. Грызуны раннего палеолита большого Кавказа. — В кн.: Фауна, систематика и биология млекопитающих (Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 119), Л., 1983, с. 100—138.
17. Башенина Н.В. Онтогенетические изменения зубной системы полевок рода *Clethrionomys* Tilesius, 1850. — В кн.: Труды Второго Всесоюз. совещ. по млекопитающим. М.: Изд-во МГУ, 1975, с. 71—75.
18. Башенина Н.В. Онтогенез. — В кн.: Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981, с. 213—226.
19. Бердюгин К.И. Некоторые аспекты экологии красно-серой полевки в связи с ее биотопическим распределением в пределах ареала. — В кн.: Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1984, с. 87—102.
20. Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980, 140 с.
21. Бородин А.В. Полевки рода *Altophantomys* из местонахождений бассейна Иртыша. — В кн.: Териология на Урале. Свердловск, 1981, с. 11—15.
22. Бородин А.В. Новые данные о ранних этапах формирования тундро-

вого териокомплекса. — В кн.: Вопросы экологии животных. Свердловск, 1982, с. 35–36.

23. *Бородин А.В.* Полевки рода *Microtus* плейстоцена севера Западной Сибири. — В кн.: Исследование актуальных проблем териологии. Свердловск, 1983, с. 19–21.

24. *Бородин А.В., Смирнов Н.Г.* Основные этапы развития фауны мелких млекопитающих в экосистемах севера Западной Сибири. — *Экология*, 1984, № 2, с. 75–77.

25. *Вангенгейм Э.А.* Перигляциальная зона и особенности формирования фауны млекопитающих СССР в голоцене. — В кн.: *История биогенезов СССР в голоцене*. М.: Наука, 1976, с. 92–101.

26. *Вангенгейм Э.А.* Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии (по млекопитающим). М.: Наука, 1977. 171 с.

27. *Вангенгейм Э.А., Зажигин В.С.* Фауны млекопитающих эоплейстоцена Сибири и их сопоставление с восточно-европейскими. — В кн.: Основные проблемы геологии антропогена Евразии. М.: Наука, 1969, с. 42–59.

28. *Величко А.А.* Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука, 1973. 256 с.

29. *Волкова В.С.* Четвертичные отложения низовьев Иртыша и их биостратиграфическая характеристика. Новосибирск: Наука, 1966. 174 с.

30. *Волкова В.С.* История развития растительности Западной Сибири в позднем кайнозое. М.: Наука, 1977. 236 с.

31. *Воронцов Н.Н., Лягунова Е.А.* Генетика и проблемы трансберингийских связей голарктических млекопитающих. — В кн.: Берингия в кайнозое (мат. Всесоюз. симп.), Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 337–353.

32. *Галкина Л.И.* Фауна антропогенных грызунов и зайцеобразных Приобского плато и Кузнецкой котловины. — В кн.: Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов. Новосибирск: Наука, 1975, с. 155–165.

33. *Галкина Л.И.* Формирование фауны антропогенных грызунов (*Rodentia*) юго-востока Западной Сибири. — В кн.: Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1977, с. 141–156.

34. *Галкина Л.И.* История фаунистических комплексов грызунов юга Западной Сибири. — В кн.: Проблемы зоо-

географии и истории фауны. Новосибирск: Наука, 1980, с. 221–245.

35. *Галкина Л.И., Оводов Н.Д.* Антропогенная териофауна пещер Западного Алтая. — В кн.: Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов. Новосибирск: Наука, 1975, с. 165–180.

36. *Галкина Л.И., Потапкина А.Ф., Дунал Т.А., Николаев В.В.* Позднеплейстоценовая и современная териофауна чувлымоевской впадины (Назаровская котловина) и Кузнецкого Алатау. — В кн.: Проблемы зоогеографии и истории фауны. Новосибирск: Наука, 1980, с. 245–255.

37. *Генералов П.П.* Плиоцен (?) — среднеплейстоценовые отложения сосвинско-белогорского Приобья. — В кн.: Вопросы геологии нефтегазоносных районов Западной Сибири. — Труды ЗапСибНИГНИ, вып. 146, Тюмень, 1979, с. 61–83.

38. *Громов И.М.* Некоторые итоги и перспективы изучения ископаемых четвертичных грызунов СССР. — Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 22, 1957, с. 90–99.

39. *Громов И.М., Поляков И.Я.* Полевки (*Microtinae*). — В кн.: Фауна СССР. Млекопитающие, т. III, вып. 8. Л.: Наука, 1977. 504 с.

40. *Гуслицер Б.И., Исайчев К.И.* Копытные лемминги из плейстоценовых отложений р. Лаи. — В кн.: Фанерозой Севера Европейской части СССР. Сыктывкар, 1980, с. 81–95.

41. *Джефферс Дж.* Введение в системный анализ: применение в экологии. М.: Мир, 1981. 252 с.

42. *Дунаева Т.Н., Кучерук В.В., Осмоловская В.И.* Экология наземных позвоночных полуострова Ямал. — Труды Ин-та географии АН СССР, т. XII, 1948. 163 с.

43. Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 352 с.

44. *Елькин Ю.А., Жигальский О.А.* Компонентный анализ в териологии. — В кн.: Исследование актуальных проблем териологии. Свердловск, 1983, с. 32–34.

45. *Ефремов И.А.* Тафономия и геологическая летопись. — Труды палеонтологического ин-та, 1950, т. XXIV, с. 1–178.

46. *Животовский Л.А.* Показатель сходства популяций по полиморфным признакам. — Журн. общ. биологии, 1979, т. 40, № 4, с. 587–602.

47. *Зажигин В.С.* К истории развития пеструшек (*Rodentia, Microtinae*) в антропогене Евразии. — Докл. АН СССР. Сер. биол. 1969, т. 188, № 3, с. 722—725.
48. *Зажигин В.С.* Ранние этапы эволюции копытных леммингов (*Dicotyles, Microtinae, Rodentia*) — характерных представителей субарктической фауны Берингия. — В кн.: Берингия в кайнозое (мат. Всесоюз. симп.), Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 280—288.
49. *Зажигин В.С.* Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири. М.: Наука, 1980, 156 с.
50. *Зажигин В.С.* Млекопитающие и кочковский горизонт. — В кн.: Кочковский горизонт Западной Сибири и его возрастные аналоги в смежных районах. Новосибирск: Наука, 1980, с. 19—31.
51. *Зубаков В.А., Борзенкова И.И.* Палеоклиматы позднего кайнозоя. Л.: Гидрометеиздат, 1983, 216 с.
52. *Иберла К.* Факторный анализ. М.: Статистика, 1980, 398 с.
53. Информационные материалы Научного совета по проблеме "Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира" (Проблемная записка). М.: Изд-во АН СССР, 1980, 71 с.
54. *Каплянская Ф.А., Тарноградский В.Д.* Стратиграфия плейстоценовых отложений низовьев рек Иртыша и Тобола. — Материалы по четвертич. геологии и геоморфологии, 1967, вып. 6, с. 31—134.
55. *Конева И.В.* Грызуны и зайцеобразные Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1983, 216 с.
56. *Кочев В.А.* Количественная оценка изменчивости жевательной поверхности коренных зубов у копытных леммингов. — В кн.: Морфологические особенности позвоночных животных Украины. Киев: Наук. думка, 1983, с. 59—62.
57. *Лазуков Г.И.* Антропоген северной половины Западной Сибири. М.: Изд-во МГУ, 1970, 322 с.
58. *Лантев И.П.* Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири. — Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1958; 285 с.
59. *Левушкин С.И.* К постановке вопроса об экологическом фаунистическом комплексе. — Журн. общ. биол., 1974, XXXV, № 5, с. 692—709.
60. *Малева А.Г.* К проблеме становления биогеоценозов современных ландшафтных зон Западной Сибири. — Экология, 1970, № 1, с. 96—97.
61. *Малева А.Г.* Позднеплейстоценовая полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall.) из состава "смешанной фауны" юга Тюменской области. — В кн.: Фауна Урала и пути ее реконструкции. — Учен. зап. Урал. ун-та. Сер. биол., Свердловск, 1971, т. 115, вып. 9, с. 25—35.
62. *Малева А.Г.* Об изменчивости зубов у полевок (*Microtinae*). — Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1976, т. 60, с. 48—57.
63. *Малева А.Г.* Об особенностях изменения во времени некоторых признаков *Microtus (Stenocranius) gregalis* Pall. и *Microtus oeconomus* Pall. — В кн.: Фауна Урала и европейского Севера. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1977, вып. 4, с. 25—38.
64. *Малева А.Г.* Мелкие млекопитающие верхнеалабукской позднеплейстоценовой фауны, южное Зауралье. — В кн.: Плиоцен и плейстоцен Урала (Материалы к XI конгрессу INQA), ч. 2, (препринт). Свердловск, 1982, с. 9—38.
65. *Малева А.Г.* К методике палеоэкологического анализа териофауны позднего кайнозоя. — В кн.: История и эволюция современной фауны грызунов. М.: Наука, 1983, с. 146—178.
66. *Малева А.Г., Шувалова Т.Г.* Различные типы усложнения передней непарной петли M_1 характерные для узкочерепной полевки. — В кн.: Фауна Урала и европейского Севера. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1980, с. 5—14.
67. *Маркова А.К.* Данные по морфологии зубов ископаемых пеструшек (*Rodentia, Microtinae*) на примере находок из Приднепровья. — Бюл. Комис. по изуч. четверт. периода. 1974, № 41, с. 107—120.
68. *Маркова А.К.* Раннеплейстоценовая микротиофауна бассейна Дона и ее сравнение с мелкими млекопитающими Приднепровья. — В кн.: Возраст и распространение максимального оледенения Восточной Европы. М.: Наука, 1980, с. 107—139.
69. *Маркова А.К.* Плейстоценовые грызуны Русской равнины. — М.: Наука, 1982, 184 с.
70. *Молушко А.Н.* Фауна млекопитающих из тобольских отложений в разрезах томского приобья и тобольского материка. — В кн.: Тобольский горизонт

сибирского плейстоцена. Новосибирск: Наука, 1975, с. 51–56.

71. *Николаев В.А.* К вопросу о возрасте морских четвертичных отложений северной части Западно-Сибирской низменности. — В кн.: Кайнозой Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1968, с. 59–64.

72. *Огнев С.И.* Звери СССР и прилежащих стран, т. 7, Грызуны (продолжение). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, 706 с.

73. *Равский Э.И.* Осадконакопление и климаты внутренней Азии в антропогене. М.: Наука, 1972, 336 с.

74. *Рековец Л.И.* Новый подвид узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall.) из позднплейстоценовых отложений Украины. — Докл. АН УССР, сер. "Б", Киев, 1978, № 6, с. 14–20.

75. *Рековец Л.И.* Новый ископаемый подвид полевки-экономки (*Microtus oesopomus* Pall.) из позднего плейстоцена Украины. — Докл. АН УССР, сер. "Б", Киев, 1978, № 7, с. 653–655.

76. *Смирнов Н.Г.* Экологический подход к изучению вековой изменчивости млекопитающих. — В кн.: Проблемы изучения истории современных биогеоценозов. М.: Изд-во АН СССР, 1984, с. 87–101.

77. *Смирнов Н.Г., Бородин А.В., Коурова Т.П.* Лемминги плейстоцена севера Западной Сибири. — В кн.: Грызуны. Материалы VI Всесоюзного совещания. Л.: Наука, 1983, с. 52–53.

78. *Смирнов Н.Г., Васильев А.Г.* Об изменчивости формы жевательной поверхности M_1 водяной полевки и возможности отнесения этого признака к категории фенев. — В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, Изд-во Саратовского ун-та, 1978, с. 82–85.

79. *Смирнов Н.Г., Генералов П.П., Дружинина В.П., Бородин А.В.* Первые находки мелких млекопитающих в плейстоценовых отложениях нижней Оби. — В кн.: Териология на Урале. Свердловск, 1981, с. 86–88.

80. *Стариков В.П.* Структура населения мелких млекопитающих лесолуговой и таежной зон западной Сибири: Автореф. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1983, 17 с.

81. *Сухов В.П.* Позднеплиоценовые мелкие млекопитающие Акулаевского местонахождения в Башкирии. М.: Наука, 1970, 94 с.

82. *Сухов В.П.* Остатки леммингов

в плиоценовых отложениях Башкирии. — В кн.: Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны. — Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1976, т. 66, с. 117–121.

83. *Сухов В.П.* Мелкие млекопитающие тираспольского фаунистического комплекса низовьев р. Белой (по разрезу Чуй-Атасево). — В кн.: Вопросы стратиграфии и корреляции плиоценовых и плейстоценовых отложений северной и южной частей Предуралья. Уфа, 1976, с. 4–40.

84. *Топачевский В.А.* Насекомоядные и грызуны ногайской позднеплиоценовой фауны. Киев: Наукова думка, 1965, 163 с.

85. *Топачевский В.А.* Грызуны таманского фаунистического комплекса Крыма. Киев: Наук. думка, 1973, 235 с.

86. *Топачевский В.А., Скорик А.Ф.* Грызуны раннетаманской фауны тилигульского разреза. Киев: Наук. думка, 1977, 250 с.

87. *Туликова Н.В., Сидорова Г.А., Коновалова Э.А.* Определитель возраста лесных полевков. — В кн.: Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Труды МОИП, 1979, вып. 45 (60), с. 160–167.

88. *Фролова Г.Г.* Мелкие млекопитающие опорного разреза плиоцено-четвертичных отложений на р. Крестовке (Колымская низменность). — В кн.: Геология кайнозоя Якутии. К XI конгр. Междунар. союза по изуч. четвертич. периода СССР. М.; Якутск, 1982, с. 46–58.

89. *Хофман Р.С.* Экологический и зоогеографический анализ миграций животных через Берингийский мост суши в четвертичном периоде. — В кн.: Берингия в кайнозое (мат. Всесоюз. симп.). Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 354–367.

90. *Черных И.И., Малеева А.Г.* Узкочерепная полевка [*Microtus (Stenocranius) gregalis* Pall.] из состава позднплейстоценовой "смешанной фауны" юга Тюменской области. — Учен. зап. Урал ун-та. Сер. биол., 1971, № 115, вып. 9, с. 15–25.

91. *Чернявский Ф.Б.* Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука, 1984, 388 с.

92. *Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В.* Популяционные циклы леммингов в Арктике. М.: Наука, 1982, 162 с.

93. *Шацкий С.Б.* Ледниковые отторженцы в четвертичных отложениях

- у юрт Еутских на р. Б. Юган и вблизи г. Ханты-Мансийска. — В кн.: Основные проблемы изучения четвертичного периода. М.: Наука, 1965, с. 206—217.
94. *Шацкий С.Б.* Тобольский горизонт северной части Обь-Иртышского междуречья. — В кн.: Тобольский горизонт сибирского плейстоцена. Новосибирск: Наука, 1975, с. 5—17.
95. *Шварц С.С.* О путях приспособления наземных позвоночных к условиям Субарктики. — В кн.: Проблемы Севера. М.: Изд-во АН СССР, 1961, вып. 4, с. 75—94.
96. *Шварц С.С.* Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике. Т. I. Млекопитающие. — Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1963, вып. 33, 132 с.
97. *Шварц С.С., Большаков В.Н.* Экология субарктических Micro mammalia Западной Сибири и их роль в экосистемах. — В кн.: Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск, 1979, с. 3—20.
98. *Шер А.В.* Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена Крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. М.: Наука, 1971, 310 с.
99. *Шер А.В., Вирина Е.И., Зажигин В.С.* Стратиграфия, палеомагнетизм и фауна млекопитающих плиоцен-нижнечетвертичной толщи в низовьях Колымы. — Докл. АН СССР, 1977, т. 234, № 5, с. 1171—1174.
100. *Шубин Н.Г.* Приспособление млекопитающих к условиям среды Западной Сибири. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1980, 194 с.
101. *Шушпанов К.И.* Позднеплиоценовая фауна млекопитающих чимкиойского местонахождения. Кишинев: Штиинца, 1983, 112 с.
102. *Angerman R.* Intraspezifische Variabilität der Molarenmuster bei der Nordischen Wühlmaus (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776) (Mammalia, Rodentia, Microtinae). — Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden, 1984, B. 39, N 6, s. 115—136.
103. *Chaline J.* Les Rongeurs du pleistocène moyen et supérieur de France. Paris, 1972, 410 p.
104. *Chaline J.* Un nouveau critère d'étude des *Mimomys*, et les rapports de *Mimomys occidentalis* — *Mimomys stehlini* et de *Mimomys polonicus* (Arvicolidae, Rodentia). — Acta zool. Cracov., 1974, T. 19, N 16, p. 337—356.
105. *Feifar O., Heinrich W.-D.* Zur biostratigraphischen Untergliederung des kontinentalen Quartärs in Europa anhand von Arvicoliden (Rodentia, Mammalia). — Eclogae geol. Helv., Basel, 1981, Vol. 74, s. 997—1006.
106. *Guthrie R.D., Matthews J.V.* The Cape Deceit Fauna — early pleistocene mammalian assemblage from the Alaskan Arctic. — Quatern. Res., 1971, v. 1, N 4, p. 474—510.
107. *Hall E.R.* The mammals of North America, 2 vol. — New York, Jan Wiley & Sons, 1981, 1181 p.
108. *Heinrich W.-D.* Zur Evolution und Biostratigraphie von Arvicola (Rodentia, Mammalia) im Pleistozän Europas. — Z. geol. Wiss., Berlin, 1982, H. 10, N 6, S. 683—735.
109. *Hinton M.* Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct. — Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), London, 1926, 488 p.
110. *Janossy D.* Evolutionsvorgänge bei pleistozänen Kleinsäugetern. — Säugetierkunde, 1964, B. 29, H. 5, S. 285—289.
111. *Kowalski K.* *Microtus nivalis* (Martins, 1842) (Rodentia) in the Carpathians. — Acta theriol., 1957, T. 1, N 6, s. 159—182.
112. *Kowalski K.* Fossil lemmings (Mammalia, Rodentia) from the pliocene and early pleistocene of Poland. — Acta zool., Crakov, 1977, T. 22, N 7, p. 297—317.
113. *Kratochvil J.* Zur Phylogenie und Ontogenie bei Arvicola terrestris (Rodentia, Arvicolidae). — Folia Zool., Brno, 1980, v. 29, N 3, s. 109—224.
114. *Lowe V.R.* Root development of molar teeth in the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). — J. Anim. Ecol., 1971, v. 40, N 1, p. 49—61.
115. *Mayhew D.F.* Avian predators as accumulators of fossil mammal material. — Boreas, 1977, T. 6, N 1, p. 25—31.
116. *Mazak V.* Notes of the dentition in *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) in the course of postnatal life. — Säugetierk. Mitt. 1963, v. 11, N 1, s. 1—11.
117. *Nadachowski A.* Late quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. — Panstwowe wydawnictwo naukowe, Warszawa—Krakov, 1982, 110 p.
118. *Zeida J.* A device serving to determine the birth date of *Clethrionomys glareolus* by the length of M_1 roots. — Folia zool., 1977, v. 26, N 3, p. 207—211.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Глава I. Характеристика местонахождений мелких млекопитающих севера Западной Сибири	5
Методика оценки сохранности костных остатков	5
Местонахождения нижнего течения Оби и полуострова Ямал	16
Местонахождения нижнего течения Иртыша и его притоков	22
Глава II. Характеристика морфологических особенностей подсемейства полевок	34
Триба Clethrionomyini Hooper et Hart, 1962	37
Триба Lagurini Kretzoi, 1955	50
Триба Dicrostonyxini Kretzoi, 1955	55
Триба Lemmini Gray, 1925	79
Триба Microtini Miller, 1896	85
Глава III. Изменчивость и эволюция зубной системы копытных леммингов ..	114
Глава IV. Основные этапы развития фауны мелких млекопитающих Западно-Сибирской низменности в четвертичном периоде	130
Нижнеобские фауны Западной Сибири	131
Нижнеиртышские фауны Западной Сибири	132
Развитие зональных комплексов мелких млекопитающих Западно-Сибирской низменности	136
Литература	140

1 p. 60 к.

4547