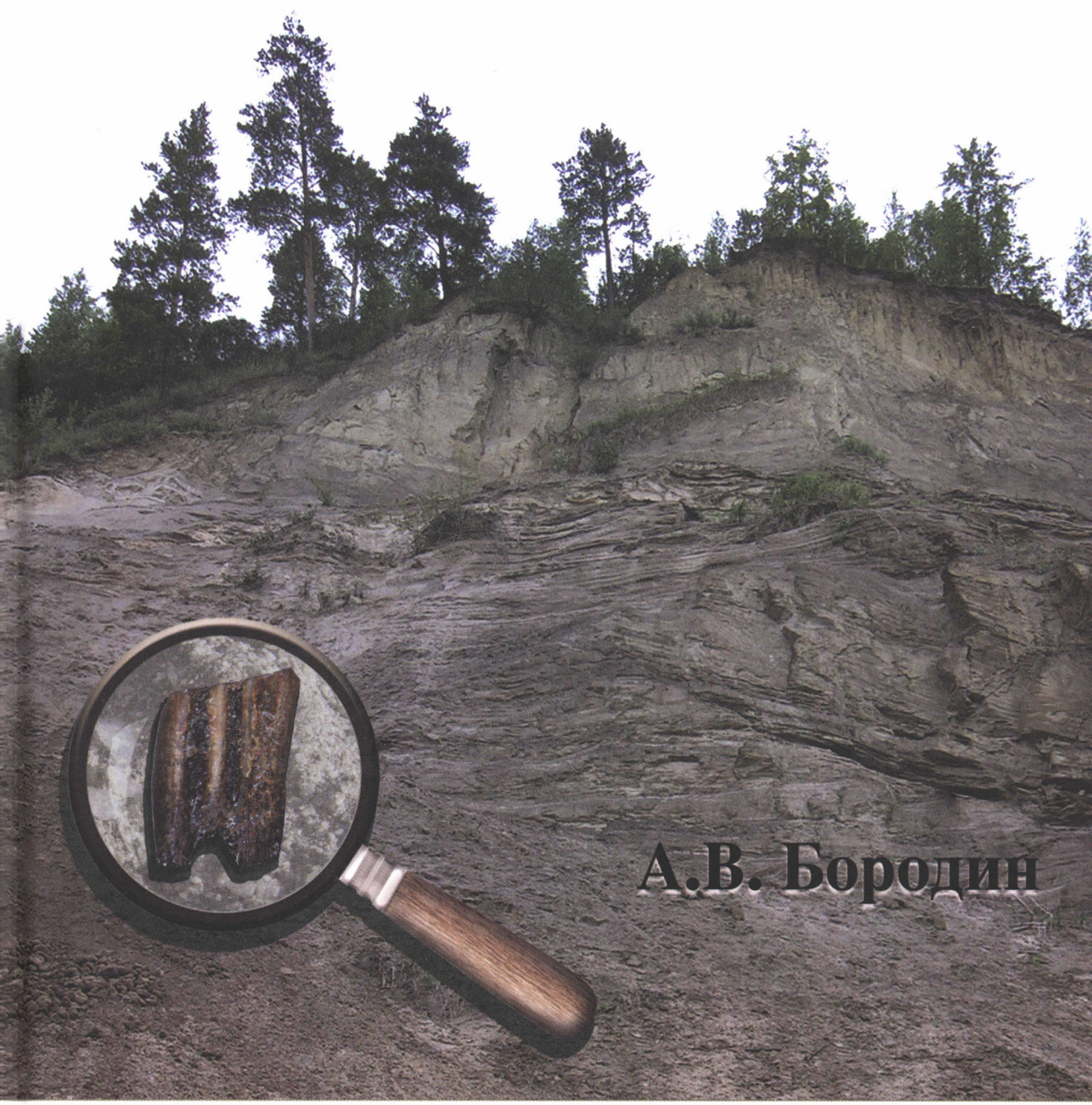


А.В. Бородин

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ЗУБОВ ПОЛЕВОК УРАЛА И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

(ПОЗДНИЙ ПЛЕЙСТОЦЕН – СОВРЕМЕННОСТЬ)

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

А.В. Бородин

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ЗУБОВ ПОЛЕВОК УРАЛА И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ (ПОЗДНИЙ ПЛЕЙСТОЦЕН – СОВРЕМЕННОСТЬ)

ЕКАТЕРИНБУРГ
2009

УДК 591.431.4(083):599.323.43(470.5+571.1)+551.79

Бородин А.В. **Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен – современность).** Екатеринбург: УрО РАН, 2009. ISBN 978-5-7691-2027-5.

В работе обобщены данные по морфологическим характеристикам зубной системы полевок и возможностям их использования для определения форм, существовавших на территории Урала и Западно-Сибирской равнины во временном интервале поздний плейстоцен – современность. Интерактивные ключи для определения зубов полевок и примеры находятся на компакт-диске, а на «твердом носителе» представлены основная текстовая часть определителя, некоторые иллюстрации и описание зубной системы полевок родов *Ellobius*, *Clethrionomys*, *Lagurus*, *Eolagurus*, *Dicrostonyx*, *Myopus*, *Lemmus*, *Ondatra*, *Arvicola*, *Microtus* Урала и Западно-Сибирской равнины.

Книга предназначена для териологов, биологов-эволюционистов, палеонтологов и всех, кто связан с видовым определением мелких млекопитающих по одонтологическим характеристикам.

Ответственный редактор

кандидат биологических наук **Т.В. Струкова**

Рецензенты

член-корр. РАН, доктор биологических наук **Н.Г. Смирнов**
кандидат биологических наук **Н.В. Погодина**

Работа выполнена в рамках программы «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем (подпрограмма 2 – «Эволюция геобиологических систем»)» и при поддержке РФФИ (грант 07-04-96124 р2007урал_а)

ISBN 978-5-7691-2027-5

© Институт экологии растений и животных, 2009 г.
© Бородин А.В., 2009 г.

ОТ РЕДАКТОРА

При написании первой курсовой работы и попытке определить видовой состав полевок из плейстоценового местонахождения Среднего Зауралья я долго искала определитель, который позволил бы быстро и точно установить видовую принадлежность трех десятков зубов полевок. Мой научный руководитель, д.б.н. А.Г. Малеева, вкратце ознакомив меня с диагностическими признаками ведущих родов полевок, посоветовала на досуге ознакомиться с определителем И.М. Громова и М.А. Ербаевой (1995), а также сводкой И.М. Громова и И.Я. Полякова «Млекопитающие» (1977). Но, как известно, во всех определителях описано только типичное строение зуба и дается рисунок основного морфотипа. Как тогда быть с аномалиями в строении зуба, отклоняющимися морфотипами или обломками? Просто написать «полевки» нельзя, так как в ископаемом материале каждый зуб – ценность и хочется «биться» над определением до конца. Вот тогда возникла мечта о таком определителе, который будет насыщен разного рода определительными таблицами, построенными по челюстям, зубным рядам, отдельным зубам и даже по их обломкам. И каждый вид – это не только описание типичного экземпляра, но и разные его варианты, а также замечания, на что обращать внимание при определении. И, конечно, большое количество иллюстраций... Этот электронный ресурс – воплощение моей студенческой мечты. Однако автор не только снабдил его многочисленными комментариями и иллюстрациями, он включил в него интерактивные таблицы, с помощью которых одним нажатием клавиши можно легко избавиться от терзающих сомнений в верности определения. Надеюсь, что это только начало, и автор подготовит следующий электронный ресурс по мышам, хомякам и т. д.

Т.В. Струкова

1 ВВЕДЕНИЕ

Определительные таблицы по характеристикам зубной системы давно используются для видовой диагностики как современных, так и ископаемых полевок (например, Rörig, Börner, 1905; Hinton, 1926). Начиная с XIX в. в основе определения лежит анализ особенностей структурных и гистологических элементов зуба: наличие или отсутствие корней; количество дентиновых призм, степень их слияния; конфигурация рисунка жевательной поверхности; тип эмали; выраженность отложений наружного цемента и т. д. Признаки зубной системы используются наряду с краниальными и экстерьерными параметрами во всех определителях современных млекопитающих, и прежде всего грызунов, тогда как работы по созданию таксономических ключей на основании исключительно признаков зубной системы единичны (например, Semken, Wallace, 2002). Пересмотр ранее созданных определительных таблиц связан с изменением систематического положения отдельных таксонов, новой информацией о разрешающей способности отдельных признаков, диапазонах и факторах их изменчивости. С этих позиций актуальной становится систематизация диагностичных признаков зубной системы полевок для отдельных крупных регионов, к которым, несомненно, относятся Урал и Западно-Сибирская равнина.

В настоящей работе обобщены данные по характеристикам зубной системы современных и позднеплейстоценовых полевок Урала и Западно-Сибирской равнины. Выбранный временной интервал (последние 135–130 тыс. лет) обусловлен прежде всего тем, что одонтологические характеристики позднеплейстоценовых полевок попадают в пределы изменчивости современных видов. Существующие расхождения в трактовке объема и границ отдельных геохронологических подразделений четвертичного периода в стратиграфических схемах России, Западной Европы и Северной Америки практически нивелируются выше границы средний плейстоцен (неоплейстоцен) – поздний плейстоцен (неоплейстоцен), что видно из корреляционной схемы событий в этих регионах (Котляков, Комарова, 2004), а также при сравнении региональных стратиграфических подразделений позднего неоплейстоцена четвертичной системы (квартера) Европы, Предуралья, Урала, Зауралья и Западно-Си-

бирской низменности (Унифицированная схема..., 2000; Шик, 2004; Данукалова, 2006, 2007; и др.).

В настоящее время на территории Урала и Западно-Сибирской равнины обитает 16 видов полевок: *Ellobius* (*Ellobius*) *talpinus* Pallas, 1770; *Clethrionomys* (*Craseomys*) *rufocanus* Sundevall, 1846; *Clethrionomys* (*Clethrionomys*) *glareolus* Schreber, 1780; *Clethrionomys* (*Clethrionomys*) *rutilus* Pallas, 1779; *Lagurus lagurus* Pallas, 1773; *Myopus schisticolor* Lilljeborg, 1844; *Lemmus sibiricus* Kerr, 1792; *Dicrostonyx torquatus* Pallas, 1778; *Ondatra zibethicus* Linnaeus, 1766; *Arvicola terrestris* Linnaeus, 1758; *Microtus* (*Pallasiinus*) *oeconomus* Pallas, 1776; *M.* (*Alexandromys*) *middendorffi* Poljakov, 1881; *M.* (*Stenocranius*) *gregalis* Pallas, 1779; *M.* (*Microtus*) *agrestis* Linnaeus, 1761; *M.* (*M.*) *arvalis* Pallas, 1778; *M.* (*M.*) *rossiaemeridionalis* Ognev, 1924. Кроме перечисленных видов, в позднем плейстоцене для этой территории отмечено несколько таксонов, сокративших свой ареал (род *Eolagurus* Argyropulo, 1946) или вымерших († *Dicrostonyx gulielmi* Sanford 1870, † *Dicrostonyx henseli* Hinton 1910 и † *Microtus* (*Pallasiinus*) *?malei* Hinton 1907), таксономический статус которых, по мнению отдельных авторов, далеко не очевиден. Так, (*M.*) (*P.*) *?malei* рассматривается как возможный подвид *M.* (*P.*) *oeconomus* Pallas, 1776 (Chaline et al., 1999), а копытных леммингов из ряда позднеплейстоценовых местонахождений Северного Урала, ранее описанных как *D. gulielmi* или *D.* ex gr. *gulielmi-torquatus*, одни авторы (например, Зажигин, 2003) относят к *Dicrostonyx torquatus*, а другие – к вымершему виду † *D. henseli* Hinton 1910 (например, Abramson et al., 2004).

Может возникнуть вопрос, почему такой вид как ондатра, резко выделяющийся среди других полевок по размерам, включен в определительные ключи по морфотипическим и структурным характеристикам. Мы решили включить этот интродуцированный вид в общую структуру определителя, чтобы подчеркнуть существование общих закономерностей формирования зубов полевок вне зависимости от их размеров и места происхождения.

* * *

Прежде всего автор выражает свою искреннюю признательность Н.Г. Смирнову (ИЭРиЖ УрО РАН), который первым сумел показать мне, что мелкие млекопитающие могут быть прекрасным объектом для решения крупных и даже глобальных научных проблем. Выбор этого объекта позволил мне попасть в круг общения палеотериологов школы Игоря Михайловича Громова, которых я считаю своими учителями в области эволюционной морфологии грызунов и четвертичной палеонтологии: А.К. Агаджанян (ПИН РАН), Л.И. Галкина (ИБ СО РАН), М.А. Ербаева (ГИН СО РАН), В.С. Зажигин (ГИН РАН), А.Г. Малеева (УрГУ), А.К. Маркова (ИГ РАН). Выражаю

признательность А.С. Тесакову (ГИН РАН) за конструктивное обсуждение отдельных аспектов работы и постоянную дружескую поддержку. Также хочу выразить глубокую благодарность своим коллегам: Е.А. Марковой, без участия которой эта работа, скорее всего, не состоялась бы; Т.В. Струковой, Н.Г. Ерохину, С.В. Зыкову, М.А. Елькиной – за ценные замечания и другую помощь в процессе создания определителя, и, конечно же, я хочу выразить свою благодарность Н.А. Бородину за помощь в разработке структуры и дизайна электронной версии определителя.

КАК ПОЛЬЗОВАТЬСЯ ОПРЕДЕЛИТЕЛЕМ? 2

Собственно интерактивный определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен – современность) представлен на компакт-диске. На «твердом носителе» (в данной книге) содержатся рекомендации для пользователя и текстовая часть определителя.

Электронный вариант определителя зубов полевок состоит из четырех разделов:

– Терминология, структурные и гистологические элементы зубов полевок.

– Систематический указатель и стратиграфические замечания.

– Определение таксономической принадлежности зубов.

– Список литературы.

Выбор раздела «Терминология, структурные и гистологические элементы зубов полевок» позволит ознакомиться с описанием и иллюстрациями основных морфологических характеристик и структурных элементов зубной системы полевок: коронка, корни, отложения цемента, характеристики эмали (перерывы эмали (дентиновые тракты), толщина эмали, островок эмали (марка)), терминология элементов жевательной поверхности, количество и форма дентиновых призм, особенностей усложнения антероконидного отдела /m1 и т. д.).

Собственно интерактивные определительные ключи находятся в разделе «Определение таксономической принадлежности зубов» (рис. 1). Меню этого раздела предоставляет следующие варианты:

– Определение по структурным элементам щёчных зубов (выраженность наружного цемента, наличие корней, характеристики эмали).

– Зубной ряд нижней челюсти.

– Зубной ряд верхней челюсти.

– Изолированные зубы.

Выбор пункта «Определение по структурным элементам щёчных зубов» (рис. 2) наиболее актуален в тех случаях, когда материал представлен фрагментами зубов, что довольно часто встречается при изучении остатков из погадок хищных птиц или экскрементов хищных млекопитающих, а также ископаемого материала, прежде всего из местонахождений аллювиального типа.

Основное меню подсемейства Arvicolinae

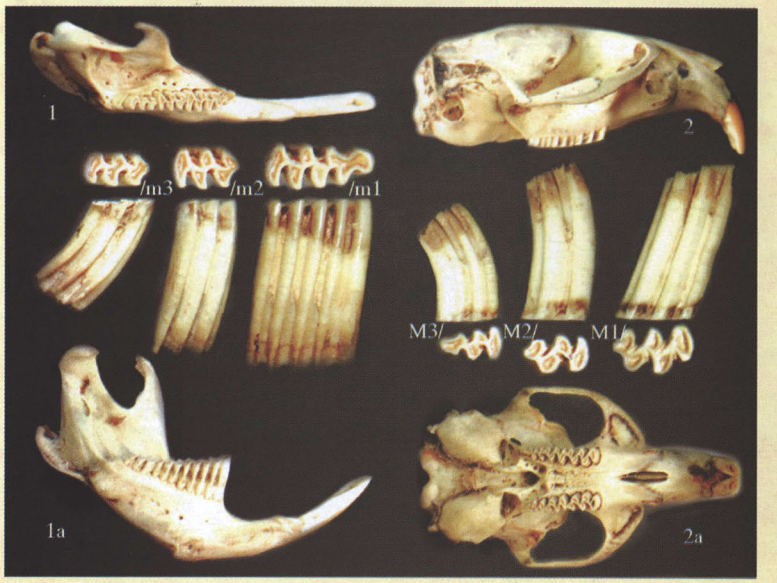
Определение таксономической принадлежности зубов полевок

Определение по структурным элементам щёчных зубов (выраженность наружного цемента, наличие корней, характеристики эмали)

Зубной ряд нижней челюсти

Зубной ряд верхней челюсти

Изолированные зубы



Нижняя челюсть (левая ветвь), череп и изолированные зубы полевки на примере *A. terrestris*.

1 – нижняя челюсть, вид жевательной поверхности зубного ряда; 1а – нижняя челюсть, вид с лингвальной стороны. 2 – череп, вид боковой проекции справа; 2а – череп, вид жевательной поверхности верхних зубных рядов. Изолированные зубы (вид жевательной поверхности и боковая проекция): нижний третий зуб – /m3, нижний второй зуб – /m2, нижний первый зуб – /m1, верхний третий зуб – M3/, верхний второй зуб – M2/, верхний первый зуб – M1/

Основное меню подсемейства Arvicolinae

Рис. 1. Общий вид окна стартовой страницы раздела «Определение таксономической принадлежности зубов»

<table>
<tr><td colspan="5">Основное меню подсемейства Arvicolinae</td></tr>
<tr><td colspan="5"></td></tr>
<tr><td>Выраженность корней</td><td colspan="2">Выраженность наружного цемента во входящих углах</td><td colspan="2">Характеристики эмали</td></tr>
<tr><td colspan="5">Варианты классификации щёчных зубов полевок по структурным и гистологическим признакам</td></tr>
<tr><td colspan="5">Если определить нужно изолированный зуб, то, на мой взгляд, проще начать с признака «корни»</td></tr>
<tr><td rowspan="3">1(6) Корни формируются</td><td colspan="2">2(3) Цемент не откладывается</td><td colspan="2">Род Ellobius</td></tr>
<tr><td rowspan="2">3(2) Цемент во входящих углах есть</td><td>4(5) Цемент ячеистый</td><td colspan="2">Род Ondatra</td></tr>
<tr><td>5(4) Цемент плотный</td><td colspan="2">Род Clethrionomys</td></tr>
<tr><td rowspan="7">6(1) Корни не формируются</td><td rowspan="3">7(10) Цемент не откладывается</td><td>8(9) Есть перерывы эмали на всех SA</td><td colspan="2">Род Dicrostonyx</td></tr>
<tr><td rowspan="2">9(8) Перерывы эмали не на всех SA</td><td colspan="2">Род Lagurus</td></tr>
<tr><td colspan="2">Род Eolagurus</td></tr>
<tr><td rowspan="4">10(7) Цемент во входящих углах есть</td><td rowspan="2">11(12) Есть перерывы эмали на всех SA</td><td colspan="2">Род Lemmus</td></tr>
<tr><td colspan="2">Род Myopus</td></tr>
<tr><td rowspan="2">12(11) Перерывы эмали не на всех SA</td><td colspan="2">Род Arvicola</td></tr>
<tr><td colspan="2">Род Microtus</td></tr>
<tr><td colspan="5">Если зуб в челюсти, или это фрагмент с поврежденной корневой частью, то определение целесообразно начать с признака «цемент»</td></tr>
<tr><td rowspan="4">1(6) Цемент не откладывается</td><td colspan="2">2(3) Эмаль равномерно толстая даже во входящих углах: перерывы эмали на SA отсутствуют или (на сточенных коронках) не на всех SA</td><td colspan="2">Род Ellobius</td></tr>
<tr><td rowspan="2">3(2) Эмаль тоньше на выпуклых стенках призм</td><td rowspan="2">4(5) Перерывы эмали не на всех SA</td><td colspan="2">Род Lagurus</td></tr>
<tr><td colspan="2">Род Eolagurus</td></tr>
<tr><td>5(4) Перерывы эмали на всех SA, эмаль очень тонкая на выпуклых стенках призм</td><td colspan="2">Род Dicrostonyx</td></tr>
<tr><td rowspan="7">6(1) Цемент во входящих углах есть</td><td colspan="2">7(8) Цемент ячеистый</td><td colspan="2">Род Ondatra</td></tr>
<tr><td rowspan="6">8(7) Цемент плотный</td><td colspan="2" rowspan="2">9(10) Эмаль тоньше на выпуклых стенках призм, перерывы эмали не на всех SA</td><td colspan="2">Род Microtus</td></tr>
<tr><td colspan="2">Род Arvicola</td></tr>
<tr><td rowspan="4">10(9) Эмаль дифференцирована по толщине слабо или толще на выпуклых стенках</td><td rowspan="2">11(12) Перерывы эмали не на всех SA</td><td colspan="2">Род Arvicola</td></tr>
<tr><td colspan="2">Род Clethrionomys</td></tr>
<tr><td rowspan="2">12(11) Перерывы эмали на всех SA</td><td colspan="2">Род Lemmus</td></tr>
<tr><td colspan="2">Род Myopus</td></tr>
<tr><td colspan="5"></td></tr>
<tr><td colspan="5">Основное меню подсемейства Arvicolinae</td></tr>
</table>

Рис. 2. Вид окна меню «Определение по структурным элементам щёчных зубов»

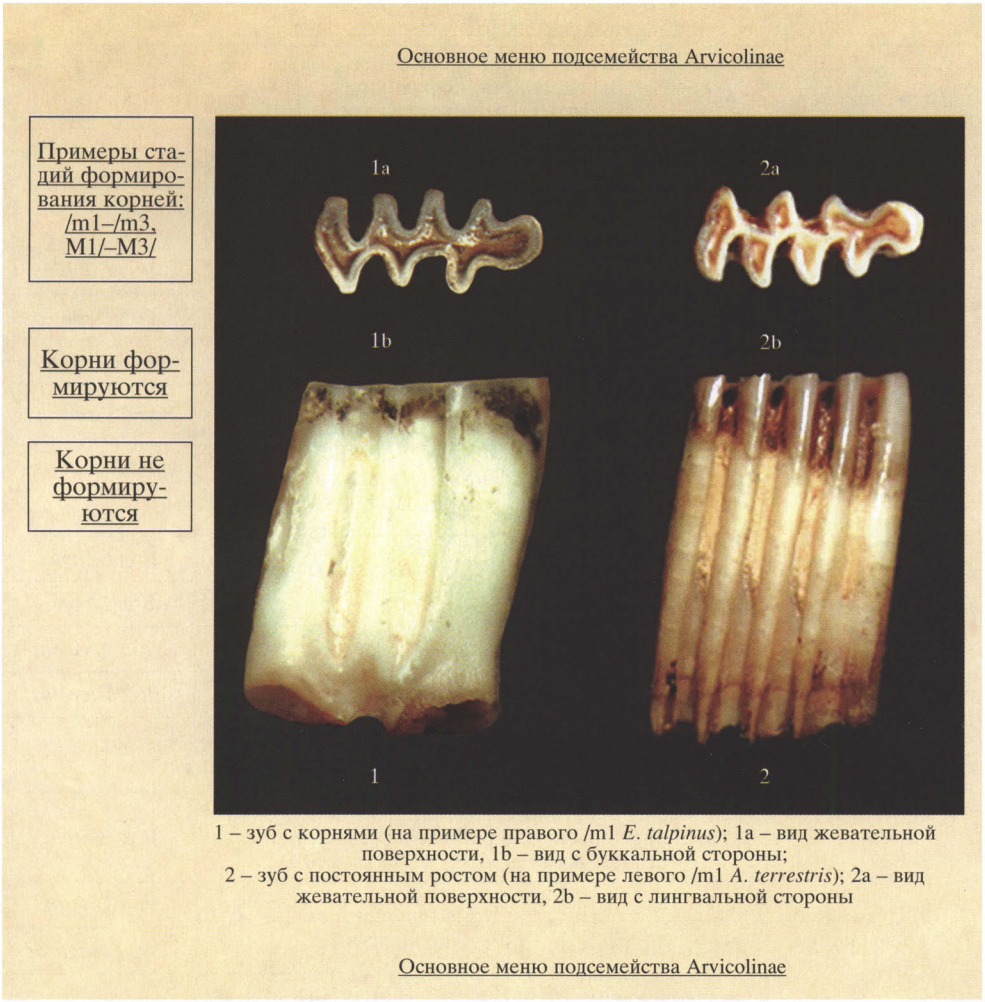


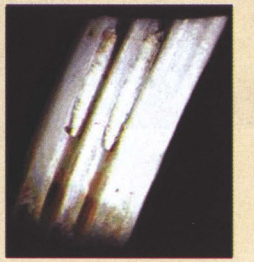
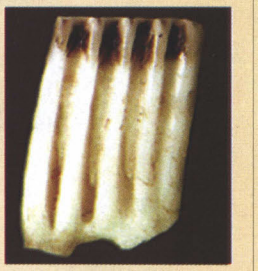
Рис. 3. Вид окна меню «Выраженность корней»

Пользователю предлагается выбор выраженности того или иного признака (выраженность корней (рис. 3), наружный цемент (рис. 4), характеристики эмали (рис. 5)), в результате чего он переходит в следующее активное окно, что позволяет (в зависимости от набора признаков) определить до родового уровня зубы родов *Ellobius*, *Clethrionomys*, *Lagurus*, *Eolagurus*, *Dicrostonyx*, *Myopus*, *Lemmus*, *Ondatra*, *Arvicola*, *Microtus* и до видового уровня – таксоны, представленные на Урале и территории Западно-Сибирской низменности с позднего плейстоцена до современности. Расположенные в этом же окне ключевые последовательности в таблицах «Варианты классификации щёчных зубов полевок по структурным и гистологическим признакам» позволят выбрать, к какому из десяти

Основное меню подсемейства Arvicolinae

Варианты аккумуляции цемента во входящих углах призматических щёчных зубов полевок

Цемент отсутствует	Цемент во входящих углах ячеистый – род *Ondatra*	Цемент во входящих углах плотный

Цемент во входящих углах не аккумулируется		Цемент во входящих углах откладывается		
		с выраженной ячеистой структурой	без выраженной ячеистой структуры	
				
Ризодонтная форма (на примере рода *Ellobius*)	Аризодонтная форма (на примере рода *Lagurus*)	Ризодонтная форма (на примере рода *Ondatra*)	Аризодонтная форма (на примере рода *Lemmus*)	Ризодонтная форма (на примере рода *Clethrionomys*)

Основное меню подсемейства Arvicolinae

Рис. 4. Вид окна меню «Выраженность наружного цемента во входящих углах»

Рис. 5. Вид окна меню «Характеристики эмали»

родов относится определяемый экземпляр и перейти к дальнейшему видовому определению.

Выбор пунктов «Зубной ряд нижней челюсти» или «Зубной ряд верхней челюсти» предполагает, что вы знаете положение зуба в челюсти. Пункт «Зубной ряд нижней челюсти» (рис. 6) наряду с ключами, разработанными для щёчных зубов /m1, /m2, /m3, содержит ключ, построенный на диагностической значимости положения альвеолы резца нижней челюсти по отношению к зубному ряду. Это наиболее важно для определения родов *Dicrostonyx*, *Lemmus*, *Myopus* и *Ellobius*.

Пункт «Изолированные зубы» (рис. 7) позволяет по форме коронки сначала определить положение зуба в челюсти, а затем перейти к

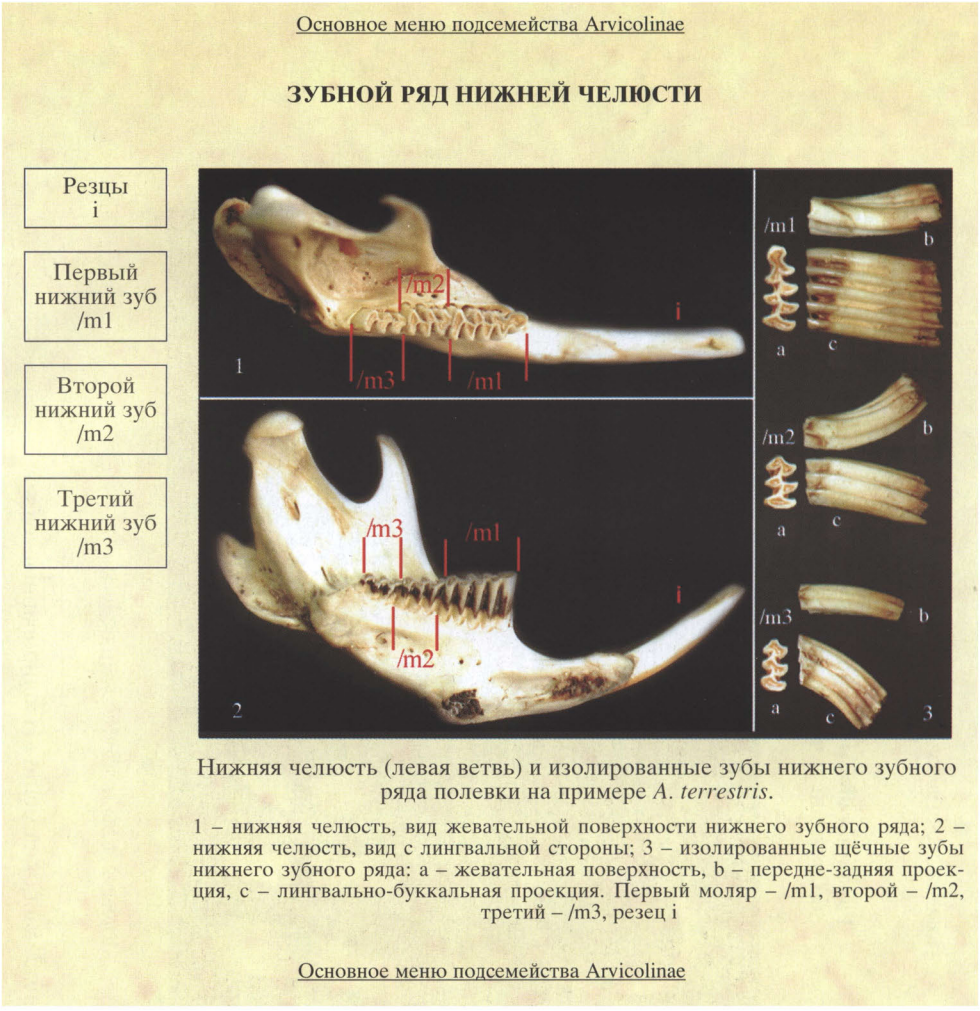


Рис. 6. Вид окна меню «Зубной ряд нижней челюсти»

собственно определительным ключам, разработанным для каждого щечного зуба (M1/, M2/, M3/, /m1, /m2, /m3).

В разделе «Систематический указатель и стратиграфические замечания» дается краткая характеристика региона исследований и список видов, отмеченных на территории Урала и Западно-Сибирской равнины во временном интервале поздний плейстоцен – современность, что позволяет сразу перейти к морфологическим характеристикам зубов интересующего Вас таксона.

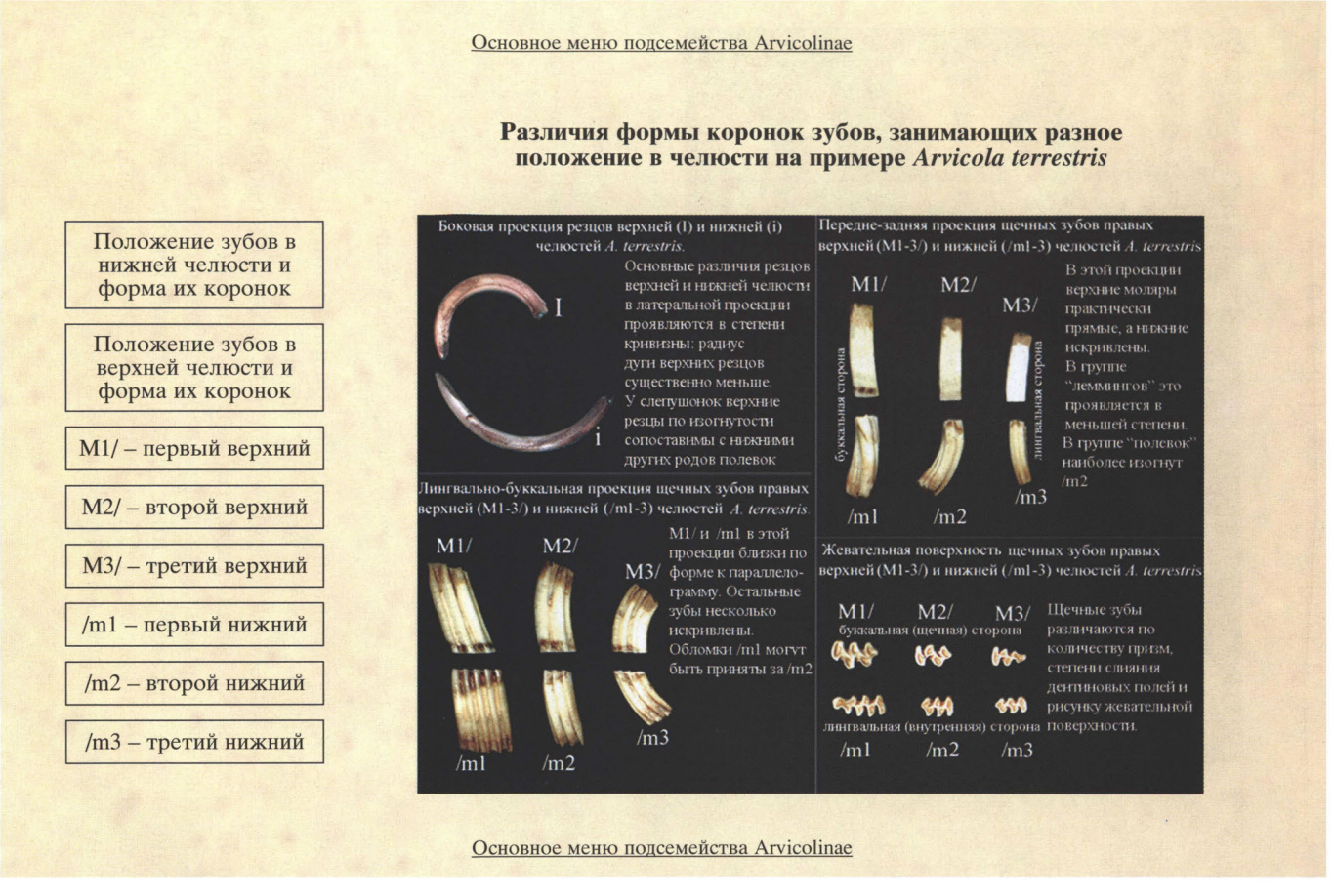


Рис. 7. Вид окна меню «Изолированные зубы»

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ

3

Класс МЛЕКОПИТАЮЩИЕ – MAMMALIA

Подкласс Theria

Инфракласс Eutheria (= Placentalia)

Легион Epitheria

Когорта Anagalida

Надотряд Glires

Отряд Rodentia

Подотряд Myomorpha

Семейство **Хомяковые – Cricetidae** Fischer, 1817

Подсемейство **ARVICOLINAE** Gray, 1821
= **MICROTINAE** Cope, 1891

Диагноз: Два верхних и два нижних резца (по одному в каждой ветви челюсти), диастема (у полевок – перерыв в зубном ряду, связанный с редукцией зубов между резцом и щёчными зубами), резец, три щёчных зуба в верхней и нижней челюстях с каждой стороны (I = 1, C = 0, Pm = 0, M = 3 / i = 1, c = 0, pm = 0, m = 3); зубы призматические (с плоской жевательной поверхностью коронки, сформированной дентиновыми призмами и окружающей их эмалью, образующей на поверхности режущие грани), парные лингвальные и буккальные призмы смещены (в разной степени) относительно друг друга (рис. 8).

Ниже приведены таксоны полевок, представленные на территории Урала и Западной Сибири во временном интервале поздний плейстоцен – современность.

Триба ELLOBIUSINI GILL, 1872 = Ellobiini auct.
Иногда включают в подсемейство Cricetinae s. str.

Род **Слепушонки – *Ellobius*** Fischer? 1814

Подрод *Ellobius* s. str.

Слепушонка обыкновенная – *E.* (*E.*) *talpinus* Pallas, 1770 42

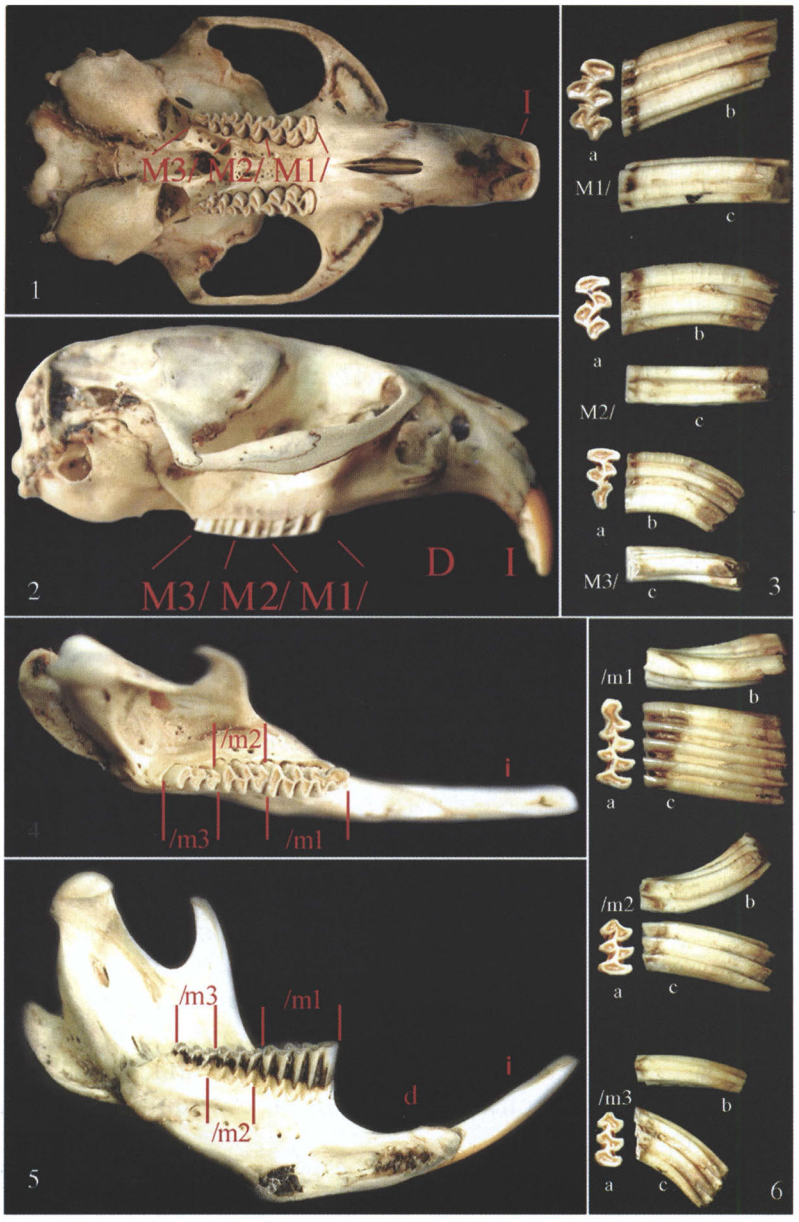


Рис. 8. Положение в верхней (1–3) и нижней (4–6) челюстях и обозначение зубов полевок (на примере *A. terrestris*).

1 – вид черепа со стороны жевательной поверхности; 2 – вид черепа с правой буккальной стороны; 3 – изолированные зубы левого верхнего зубного ряда: 4 – нижняя челюсть, вид жевательной поверхности нижнего зубного ряда; 5 – нижняя челюсть, вид с лингвальной стороны; 6 – изолированные щёчные зубы нижнего зубного ряда; M1/ – первый верхний моляр, M2/ – второй верхний моляр, M3/ – третий верхний моляр, I/ – резец верхней челюсти, D/ – диастема верхней челюсти, /m1 – первый нижний моляр, /m2 – второй нижний моляр, /m3 – третий нижний моляр, /d – диастема нижней челюсти, /i – резец нижней челюсти.

Проекции изолированных зубов: a – жевательная поверхность, b – передне-задняя проекция, c – лингвально-буккальная проекция

Триба CLETHRIONOMYINI Hooper et Hart, 1962
(= Myodini Kletzoi, 1955)

Род **Полевки лесные** – ***Clethrionomys*** Tilesius, 1850
(= *Myodes* Pallas, 1811)

Подрод *Craseomys* Miller, 1900

Красно-серая полевка – ***Cl. (Cr.) rufocanus*** Sundevall, 1846 47

Подрод *Clethrionomys* s. str.

Европейская рыжая полевка – ***Cl. (Cl.) glareolus*** Schreber, 1780 .. 48
Сибирская красная полевка – ***Cl. (Cl.) rutilus*** Pallas, 1779 48

Триба LAGURINI Kretzoi, 1955

Род **Пеструшки обыкновенные** – ***Lagurus*** Gloger, 1841

Степная пеструшка – ***L. lagurus*** Pallas, 1773 51

Род **Пеструшки жёлтые** – ***Eolagurus*** Argyropulo, 1946

Желтая пеструшка – ***E. luteus*** Eversmann, 1840 52

Триба DICROSTONYXINI Kretzoi, 1955

Род **Лемминги копытные** – ***Dicrostonyx*** Gloger, 1841

† ***D. henseli*** Hinton 1910 (foss.) 52
† ***D. gulielmi*** Sanford, 1870 (foss.) 52
Копытный лемминг – ***D. torquatus*** Pallas, 1778 52

Триба LEMMINI Miller, 1896

Род **Лемминги лесные** – ***Myopus*** Miller, 1910

Лесной лемминг – ***M. schisticolor*** Lilljeborg, 1844 57

Род **Лемминги обыкновенные (настоящие)** –
Lemmus Link, 1795

Лемминг сибирский (обской) – ***L. sibiricus*** Kerr, 1792 57

Триба ONDATRINI Kretzoi, 1955

Род **Ондатры** – ***Ondatra*** Link, 1795

Ондатра – ***O. zibethicus*** Linnaeus, 1766 61

Триба ARVICOLINI s. str.

Род **Полевки водяные** – ***Arvicola*** Lacepede, 1799

Полевка водяная – ***A. terrestris*** Linnaeus, 1758 (= ***amphibius*** Linnaeus, 1758; ***?scherman*** Shaw, 1801) 63

Род **Полевки серые** – ***Microtus*** Schrank, 1798

Подрод *Pallasiinus* Kretzoi, 1964

Полевка-экономка – ***M. (P.) oeconomus*** Pallas, 1776 71
†***M. (P.) ?malei*** Hinton, 1907 (foss.) 73

Подрод *Alexandromys* Ognev, 1914
Полевка Миддендорфа – *M.* (*A.*) *middendorffi* Poljakov, 1881 . . . 74
Северосибирская полевка – *M.* (*A.*) *?hyperboreus* Vinogradov, 1934 74
Подрод *Stenocranius* Kastschenko, 1901
Узкочерепная полевка – *M.* (*S.*) *gregalis* Pallas, 1779 75
Подрод *Microtus* s. str.
Microtus arvalis sensu lato 80
Обыкновенная полевка – *M.* (*M.*) *arvalis* Pallas, 1778 80
Восточноевропейская полевка – *M.* (*M.*) *rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 80
Темная (пашенная) полевка – *M.* (*M.*) *agrestis* Linnaeus, 1761 . . 81

В работе использованы данные, полученные как автором (Бородин, 1988, 1997; Бородин, Смирнов, 1984; Бородин и др., 1997, 2000а–в, 2001, 2003; Бородин, Косинцев, 2001; Ивакина и др., 1997; Косинцев, Бородин, 1990; Смирнов и др., 1986; Стефановский и др., 2004; Струкова и др., 2006; Borodin, 1996; Borodin, Kosintsev, 1997; Borodin et al., 1998, 2001, 2006а, б; и др.), так и другими исследователями (Антропоген Южного Урала, 1965; Вангенгейм, Зажигин, 1982; Галкина, 1975, 1977, 1980; Громов, 1957; Гуслицер и др., 1989; Данукалова и др., 2002, 2006; Зажигин, 1980; Исайчев, 1977; Карачаровский, 1951; Кочев, 1991; Круковер, 1992; Кузьмина, 2003, 2006; Малеева, 1970, 1971, 1976, 1977, 1982; Малеева, Воробьева, 1973; Малеева, Стефановский, 1988; Маркова и др., 2001; Смирнов, 1992, 1993, 1994, 1996, 2001; Смирнов и др., 1990, 1992; Струкова, 1999, 2003; Сухов, 1976, 1978, 1981; Фадеева, 2003а, б; Черных, Малеева, 1971; Яковлев, 1994, 1996, 2003; Яхимович, 1987; Bachura, Kosintsev, 2007; Krukover, 2007; Markova et al., 1995, 2001; Smirnov, 1998; Smirnov, Golovachov, 1999; и др.).

Полевки, входящие в состав фаун позднего неоплейстоцена Урала и Западной Сибири, хорошо сопоставимы по характеристикам зубной системы с полевками этого временного интервала других регионов: европейской части России (Агаджанян, 1971, 1972а, б, 1992, 2001; Маркова, 1982, 1998; Мотузко, 1992; Надаховский и др., 2003; Рековец, 1994; Markova, 2000), Восточной и Западной Европы (Chaline, 1972; Sutcliffe, Kowalski, 1976; Motuzko, Ivanov, 1996; Nadachowski, 1982; Feifar, Heinrich, 1981; Janossy, 1986; и др.), Забайкалья (Ербаева, 1970; Алексеева и др., 2000; Хензыхенова и др., 2006; Erbaeva et al., 2002; Khenzykchenova, 1996, 1999; Khenzykchenova, Alexeeva, 1999; и др.), Якутии (Фролова, 1982), Чукотки (Агаджанян, 1980) и др.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И СТРУКТУРНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ ПОЛЕВОК

4

Щёчные зубы полевок относят к призматическим (рис. 9), развившимся в ходе эволюции из бунодонтных зубов их хомякообразных предков. Переход к питанию малокалорийными вегетативными частями растений с повышенными абразивными свойствами и перетирающим (в передне-заднем направлении) жевательным движениям повлек за собой формирование гипсодонтного зуба полевочьего типа с коронкой, разделенной глубокими входящими углами на призмы, и плоской жевательной поверхностью (Громов, Поляков, 1977; Agadjanian, 1996; Guthrie, 1971; Hillson, 2005; и др.). Каждая призма окружена эмалью, на внутренней поверхности которой расположен толстый слой твердого дентина, а центральная часть заполнена репаративным дентином. Одна из стенок призм, как правило, выпуклая (на нижних зубах – задние стенки, на верхних – передние). Эмаль, покрывающая коронку, в этом случае формирует режущие грани на передних и задних стенках призм. Цемент начинает откладываться не только на корнях, но и на коронковой части, а у отдельных форм аккумулируется во входящих углах призм и становится отчетливо заметен (Огнев, 1948). В данном случае отложения цемента на коронке выполняют функцию своеобразных опор коронки, направляющих ее рост и в то же время фиксирующих зуб в альвеоле (Phillips, Oxberry, 1972; Голенищев, 1976).

Основными признаками, используемыми для классификации и диагностики зубов полевок, являются: степень гипсодонтности; выраженность наружного цемента во входящих углах; развитость дентиновых трактов; характер дифференциации эмали по толщине (толщина режущего края эмали) на передней и задней стенках призм; конфигурация жевательной поверхности.

Поскольку отдельные элементы зуба полевок могут быть гомологизированы с бугорками зубов хомяков (Stehlin, Schaub, 1951; цит. по: Nadachowski, 1982), то для них могут быть использованы те же обозначения (рис. 10). Так, заднюю часть первого нижнего зуба, состоящую из элементов PL, T1, T2 и T3, можно обозначить как TTC (талонид-тригонидный комплекс). У всех полевочьих эта часть зуба состоит из одинакового количества элементов. Как правило, наиболее изменчива форма передней части первого нижнего зуба – ACC

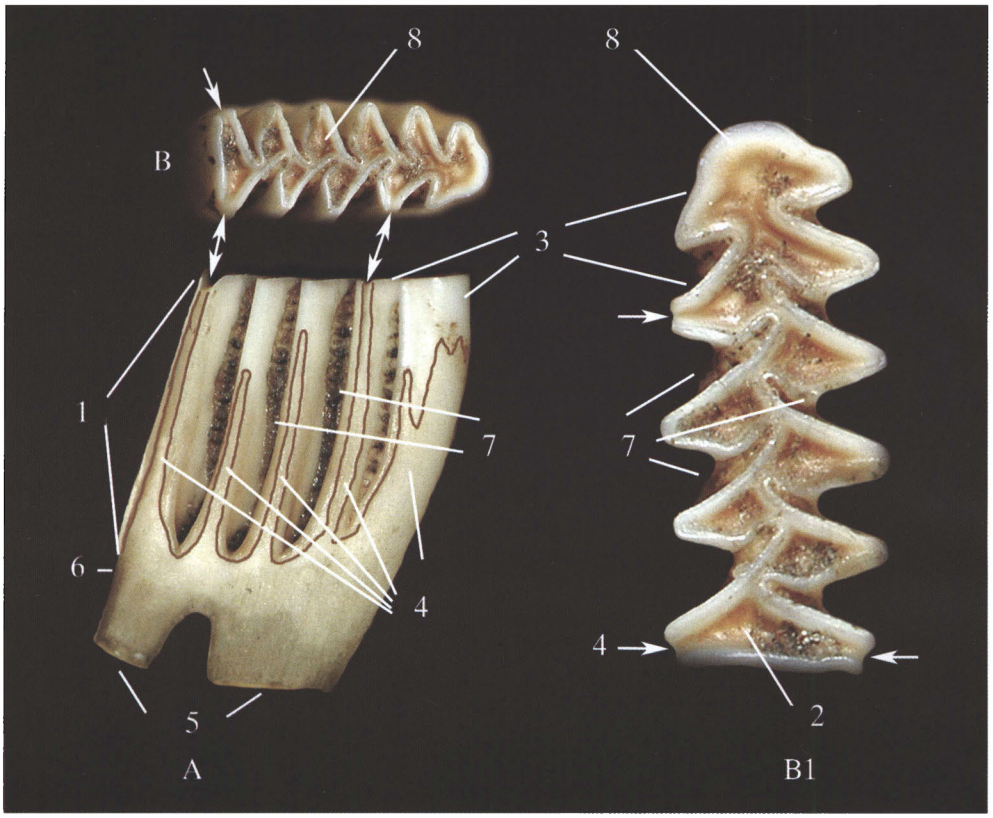


Рис. 9. Основные структурные и гистологические элементы коренного зуба полевки на примере первого нижнего (/m1) *Ondatra zibethicus*.

А – вид с буккальной (щёчной) стороны; В и В1 – вид жевательной поверхности; стрелками обозначены дентиновые тракты (перерывы эмали), доходящие до жевательной поверхности; 1 – коронка (corona dentis), часть зуба, выступающая из челюсти в полость рта: у гипсодонтных корнезубых форм часть коронки на ранних онтогенетических стадиях находится в альвеоле, у истинно гипсодонтных – гипселодонтных (зуб с постоянным ростом) – все тело зуба представлено коронкой; 2 – дентин: ткань, заполняющая внутреннюю часть коронки и корни зуба; 3 – эмаль: ткань зуба, покрывающая собственно коронку; 4 – дентиновый тракт: перерыв эмали на вершине выходящего угла призмы; 5 – корень (radix dentis), часть зуба, которая находится в альвеоле челюсти: у гипселодонтных (аризодонтных) форм корни не формируются (зубы с постоянным ростом), внутри зуба имеются пульпарная полость и корневые каналы, в которых находятся мягкие ткани пульпы; 6 – шейка (cervix dentis), небольшое сужение на границе между коронкой и корнем зуба, у полевок обычно не выражена; 7 – цемент (cementum), ткань, покрывающая корень зуба, а у некоторых форм полевок аккумулирующаяся во входящих углах коронки; 8 – жевательная поверхность зубов полевок уплощенная, формируется при стачивании призматической коронки, конфигурация жевательной поверхности обусловлена числом, взаиморасположением и формой призм коронки

(антероконидный или (чаще всего в русскоязычной литературе) параконидный комплекс). В зависимости от размеров непарных передних и задних дентиновых полей для их обозначения могут использоваться разные термины (Nadachowski, 1982): если передняя непарная петля небольшого размера – AC (anterior cap); если задняя непарная петля небольшого размера – PC (posterior cap); если эти

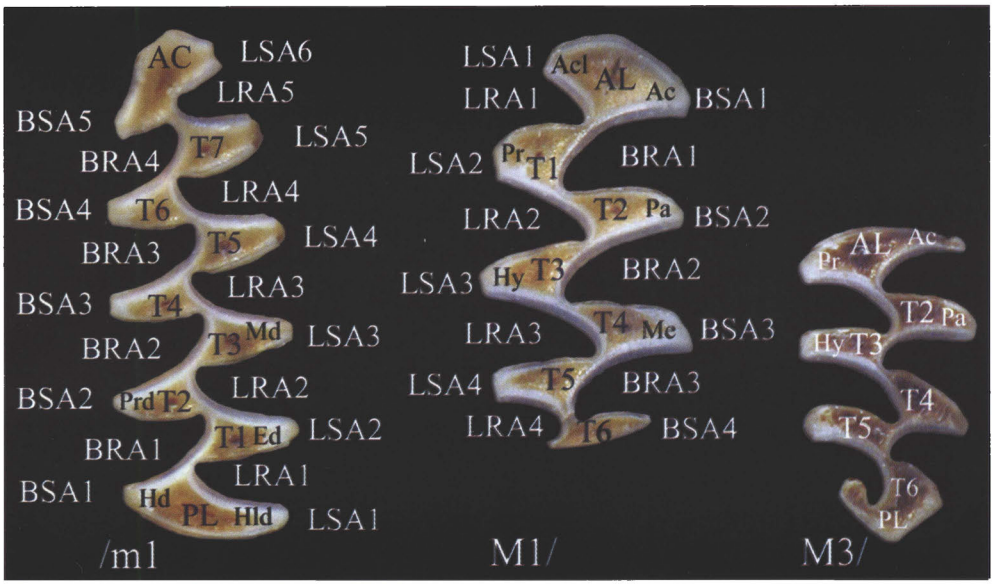


Рис. 10. Обозначения элементов жевательной поверхности зуба на примере *D. torquatus*:

Т (треугольник) – дентиновое поле (треугольная петля) на жевательной поверхности призмы, цифры – номера призм, а также выходящих вершин дентиновых призм и входящих углов от задней непарной лопасти к передней непарной петле жевательной поверхности; BRA (buccal reentrant angle) – буккальный (наружный) входящий угол; BSA (buccal salient angle) – буккальный (наружный) выходящий угол; LRA (lingual reentrant angle) – лингвальный (внутренний) входящий угол; LSA (lingual salient angle) – лингвальный (внутренний) выходящий угол.

Зубы нижней челюсти: PL (posterior lobe) – задняя непарная петля (лопасть); AC (anterior cap) – передняя непарная петля /m1. Терминология треугольных полей нижних коренных по гомологии с бунодонтными формами: Hd – гипоконид, Hld – гипоконулид, Ed – энтоконид, Prd – протоконид, Md – метаконид.

Зубы верхней челюсти: AL (anterior lobe) – передняя непарная петля (лопасть); PL (posterior lobe) – задняя непарная петля. Терминология треугольных полей верхних коренных по гомологии с бунодонтными формами: Pr – протокон, Ac – антерокон, Pa – паракон, Hy – гипокон, Me – метакон

элементы хорошо выражены, то AL (anterior lobe) и PL (posterior lobe) соответственно. Поскольку дентиновое поле разделено складками эмали на соединенные в разной степени треугольные поля, то вершины входящих углов обозначаются как RA (re-entrant angles), а выходящие углы – SA (salient angles). Наружняя сторона зуба обозначается как щёчная (буккальная) – B (buccal), а внутренняя, со стороны языка (лингвальная), – L (lingual). За основу обозначения элементов жевательной поверхности коренных зубов полевок в настоящей работе использована схема А. ван дер Мойлена (Meulen van der, 1973; Тесаков, 2004). В соответствии с аналогией расположения элементов нумерация треугольников на втором верхнем и третьем верхнем зубах начинается с T2.

4.1. СТЕПЕНЬ ГИПСОДОНТНОСТИ

Щёчные зубы в разных таксонах полевок различаются по степени гипсодонтности, которая отражает соотношение коронковой и корневой частей зуба. Степень гипсодонтности связана с продолжительностью функционирования эмалевого органа – одонтобластов. У истинно гипсодонтных (гипселодонтных) форм эмаль продуцируется на протяжении всей жизни животного, а одонтобласты продуцируют как первичный, так и репаративный дентин, прикрывающий апикальную часть пульпы по мере стирания коронки (Rheinwald, 1965). У ризодонтных (корнезубых) форм после прекращения функционирования эмалевого органа рост зуба осуществляется за счет формирования корней.

В истории классификации полевок наличию корней придавалось различное систематическое значение – вплоть до выделения самостоятельного подсемейства Fibrini Mehely (Méhely, 1914 – цит. по: Громов, Поляков, 1977) или одноименного надрода, включающего корнезубые формы (Огнев, 1948). Показано (Громов, Поляков, 1977), что формирование истинных гипсодонтных зубов является общей тенденцией эволюции арвиколин в различных филетических линиях, и такой признак, как наличие или отсутствие корней, свидетельствует не о родстве, а о степени специализации к клетчатковому питанию, которая может быть различна даже у представителей одного рода. При построении естественной системы подсемейства Arvicolinae признак наличия корней в качестве основного не применим, но его можно использовать при диагностике таксонов до уровня рода. Так, среди рассматриваемых нами представителей полевок наличие корней характерно для слепушонок, лесных полевок и ондатры. Время формирования шейки зуба, т. е. время начала закладки корней, у разных видов различается: у ондатры образование шейки зуба и единой пульпарной полости происходит в возрасте около 3 мес. (Цыганков, 1955); у рыжей и красной полевок – около 2–3 мес. (Тупикова и др., 1970); у красно-серой полевки корни формируются позднее, в течение первого зимнего сезона, т. е. у взрослых особей (Воронцов, 1961; Kazantseva, Tesakov, 1988); у обыкновенной слепушонки отсутствие корней также отмечено только у сеголеток (Евдокимов, 1997). Выраженность корней может быть использована для определения индивидуального возраста животного представителей родов *Ellobius*, *Ondatra*, *Clethrionomys* (Кириков, 1952; Кошкина, 1955; Тупикова и др., 1970; Башенина, 1975, 1981; Оленев, Колчева, 1982; Смирнов и др., 1986; Громов, Ербаева, 1995; Евдокимов, 1997, 2001; Клевезаль, 2007; Mazak, 1963; Lowe, 1971; Richter, Geiler, 1972; Zeida, 1977).

Гипселодонтные (аризодонтные) зубы характерны для водяных и серых полевок, настоящих леммингов, лесных и копытных лемминн-

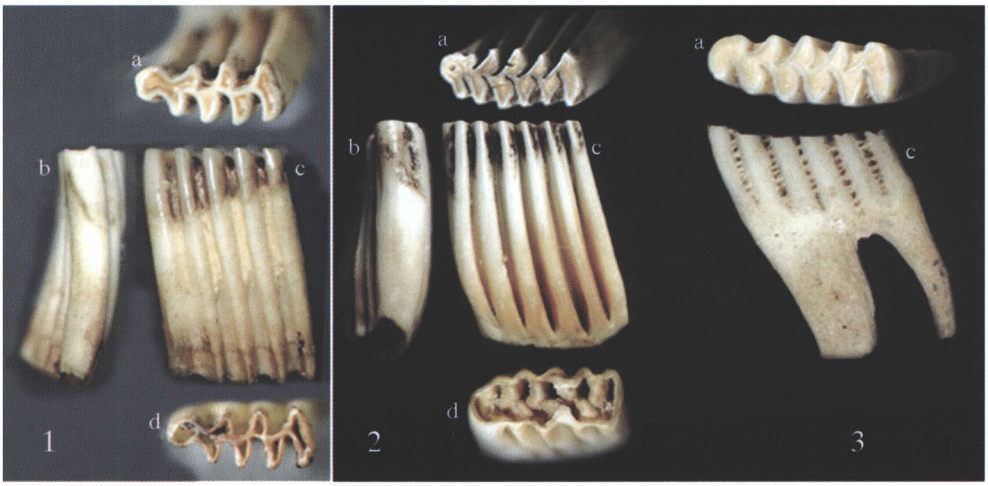


Рис. 11. Первый нижний зуб (/m1) аризодонтной и ризодонтной полевок.
1 – зуб взрослой *A. terrestris*; 2 – зуб *O. zibethicus* на стадии завершения формирования коронки; 3 – зуб *O. zibethicus* на стадии наполовину стертой коронки; a – вид жевательной поверхности, b – передне-задняя проекция, c – вид с лигвальной стороны, d – вид снизу

гов, степных и желтых пеструшек. Следует отметить, что на ранних стадиях развития ризодонтного зуба, когда коронка еще не сформирована и, естественно, корни не выражены, такой зуб может быть признан за аризодонтный. Несформированная коронка зуба молодого животного более широкая в корневой части, чем на жевательной поверхности. Развитие корней начинается с момента прекращения функции эмалеобразующего органа. На этой онтогенетической стадии корни еще не выражены, но входящие углы в базальной части замкнуты (рис. 11, *2*) и соответственно рисунок жевательной поверхности не повторяет рисунок корневой части.

Скорость прироста коронок зубов у корнезубых и некорнезубых полевок существенно различается. Например, за неделю прирост аризодонтного моляра у *Alticola argentatus* Severtzov составляет приблизительно 1 мм, в то время как ризодонтного зуба *Cl. glareolus* – не более 0,05 мм (Голенищев, Кенигсвальд, 1978). По данным Ф.Н. Голенищева и В. Кенигсвальда (1978), коронка, по высоте соответствующая ризодонтному моляру *Cl. glareolus*, стачивается у аризодонтных полевок за 1–3 недели. Высоты коронки зуба должно хватать на все время жизни животного, следовательно, абразивная нагрузка на коренные зубы ризодонтных полевок должна быть существенно меньше, чем у аризодонтных, практически при тех же энергетических потребностях. Следовательно, ризодонтные и аризодонтные полевки представляют разные уровни адаптации грызунов к растительноядению – от семеноядения до питания малокалорийными частями растений (Agadjanian, 1996).

4.2. ВЫРАЖЕННОСТЬ НАРУЖНОГО ЦЕМЕНТА ВО ВХОДЯЩИХ УГЛАХ

Цемент в виде тонкого покрова у ризодонтных низкокоронковых форм откладывается на корнях зуба для его укрепления в альвеоле. У гипсодонтных форм цемент может быть представлен в виде тонкого цементоидного покрытия на поверхности коронки зуба (Phillips, Oxberry, 1972) и в виде отложений во входящих углах между призмами (рис. 12). Формирование слоя цемента по поверхности всей коронки обеспечивает укрепление призматического зуба (Ромер, Парсонс, 1992). Возрастание количества цемента в области коронки, повышающее прочность и увеличивающее площадь общей жевательной поверхности зуба, является одним из направлений эволюции моляров полевок.

Отсутствие отложений цемента во входящих углах характерно для современных слепушонок, пеструшек и копытных леммингов. У ондатры количество цемента никогда не превышает 1/3 глубины входящих углов, а иногда вообще малозаметно. У остальных видов (серые и лесные, а также водяная полевки) количество цемента довольно значительно, а максимум свойственен зубам лесного и настоящего

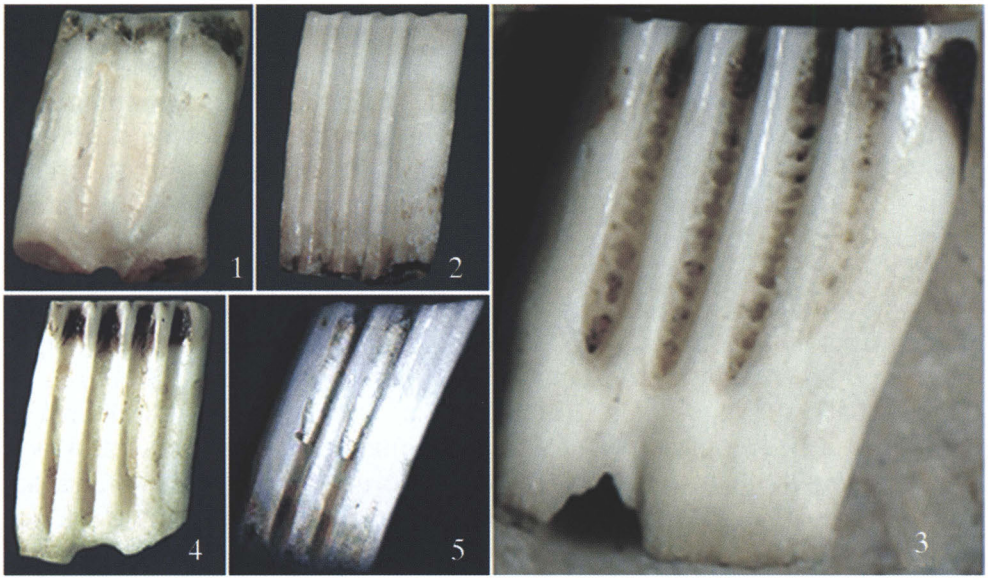


Рис. 12. Варианты аккумуляции цемента во входящих углах призм щёчных зубов полевок.

1, 2 – цемент во входящих углах не аккумулируется: 1 – ризодонтная форма (на примере рода *Ellobius*), 2 – аризодонтная форма (на примере рода *Lagurus*); 3–5 – цемент во входящих углах откладывается: 3 – ризодонтная форма, ячеистая структура (на примере рода *Ondatra*), 4 – ризодонтная форма, цемент плотный (на примере рода *Clethrionomys*), 5 – аризодонтная форма, цемент плотный (на примере рода *Lemmus*)

леммингов. На ранних стадиях онтогенеза отложения цемента во входящих углах часто не заметны. С возрастом его количество увеличивается, и он всегда хорошо заметен у взрослых и старых аризодонтных, а также у взрослых ризодонтных форм полевок. Поскольку отложения цемента в альвеолярной части зуба уменьшаются, то у очень старых особей ризодонтных форм (например, у рода *Clethrionomys*) иногда также сложно заметить его отложения. По структуре цемент может быть различным: ячеистым (ондатра) или плотным, причем плотность у всех разная, а у некоторых форм заметна некоторая пористость (например, у настоящих и лесных леммингов).

4.3. ДЕНТИНОВЫЕ ТРАКТЫ (ПЕРЕРЫВЫ ЭМАЛИ)

Дентиновые тракты располагаются на вершинах выступающих углов отдельных призм, составляющих коронку призматического зуба. У гипсодонтных зубов, имеющих корни, граница эмали отчетливо заметна в области перехода коронки в корень и имеет вид волнистой линии, сходной с синусоидой (рис. 13) – linea sinuosa (Rabeder, 1981). «Синусы» (иначе – языки дентина, или дентиновые тракты) располагаются на вершинах выступающих углов отдельных призм, составляющих коронку призматического зуба. Количество и положение «синусов» видоспецифично, а их относительная высота зависит от возраста животного: чем более стерта коронка, тем ближе дентиновые тракты подходят к жевательной поверхности. Если стирание дошло до уровня тракта, на жевательной поверхности образуется перерыв эмали на вершине соответствующего выходящего угла.

Наличие дентиновых трактов на вершинах выступающих углов считается прогрессивным признаком строения зубов полевок (Chaline, Graf, 1988). Менее всего они выражены у слепушонок, а у копытных леммингов представлены на всех дентиновых призмах. J. Niethammer (1978, 1980) отмечает, что перерыв в эмалевой ленте образуется прежде всего на передней доле /m1, которая практически не участвует в процессе перетирания, но

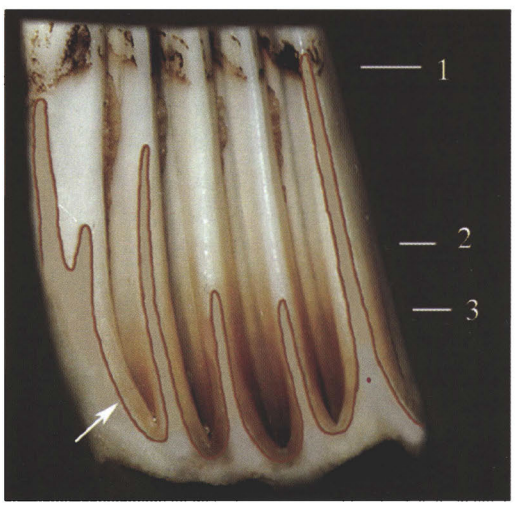


Рис. 13. Буккальная сторона /m1 *O. zibethicus*.
Стрелкой показана граница эмали (linea sinuosa); 1–3 – уровни сточенности коронки. Вид перерывов в эмали на жевательной поверхности коронки зуба на разных стадиях сточенности см. на рис. 28

W. Koenigswald (1982) считает, что это не объясняет наличие перерывов на боковых гранях призм. Возможно, разрывы способствуют более быстрому стиранию поверхности коронки, и в этих участках формируются понижения на жевательной поверхности, по которым удаляется перетертая пища с поверхности зуба, кроме того, свободное от эмали место на боковой поверхности зуба необходимо для закрепления тонкого слоя цемента на коронке (Martin, 1975), что способствует фиксированию гипсодонтного зуба в альвеоле.

Высота дентиновых трактов варьирует на разных призмах и видоспецифична (Rabeder, 1981; Бородин, 1992б; Тесаков, 2004). У гипселодонтных аризодонтных форм дентиновые тракты на сформированной коронке выражены по всей длине выходящего угла призмы. Для щёчных зубов представителей родов *Dicrostonyx*, *Lemmus*, *Myopus* характерно формирование дентиновых трактов на вершинах всех выходящих углов. При определении наличия перерывов эмали на коронке со стороны жевательной поверхности необходимо убедиться, что это не случайный скол, и проследить, выражен ли тракт и ниже по всей коронке.

4.4. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЭМАЛИ ПО ТОЛЩИНЕ

Дифференциация эмали по толщине (толщина режущего края эмали) на передней и задней стенках призм тоже может служить классификационным признаком. На примере соотношения толщины эмали на передней и задней стенках нижних щёчных зубов полевок можно выделить следующие типы (типы дифференциации эмали):

1 – исходная, равновеликая по всей толщине как на режущих гранях, так и во входящих углах (в данном случае слепушонки);

2 – задняя (выпуклая) стенка толще передней (мимомисный тип);

3 – равновеликая толщина (недифференцированная эмаль), но более тонкая во входящих углах;

4 – передняя (вогнутая) стенка толще задней (микротусный тип);

5 – эмаль на задней стенке практически незаметна (дикростониксный тип). Для верхних щёчных зубов выпуклая стенка призмы будет передней, а вогнутая – задней (Koenigswald, 1982).

Общее направление эволюции следующее: первично недифференцированный тип – мимомисный тип – вторично недифференцированный тип – микротусный тип – дикростониксный тип. Мимомисный тип сохраняется у современных рыжих полевок (особенно заметен у старых экземпляров). На примере водяной полевки показана изменчивость характера дифференциации эмали с возрастом особи (Heinrich, 1982, 1990). Знание тенденций изменения отношения толщины эмали на передней стенке к толщине на задней стенке (индекса толщины эмали) в отдельных филетических линиях

позволяет использовать этот показатель в биостратиграфических и систематических исследованиях (Агаджанян, Ербаева, 1983; Koenigswald, 1973; Kratochvil, 1980; Heinrich, 1982, 1990; Maul et al., 1998а, б; и др.).

Возможное объяснение дифференциации эмали по толщине на передних и задних стенках дентиновых призм – это усиление стенки, на которую приходится максимальная нагрузка при жевательных движениях, и формирование понижений жевательной поверхности зуба, ограниченных тонкой эмалью, для удаления перетертой растительности с поверхности зуба, поскольку та сторона, где эмалевая лента более тонкая, стачивается быстрее и перетертая пища не скапливается на жевательной поверхности (Koenigswald, 1982).

4.5. КОНФИГУРАЦИЯ ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ (КОЛИЧЕСТВО И ФОРМА ДЕНТИНОВЫХ ПРИЗМ)

Типичная плоская жевательная поверхность щёчных зубов у полевок формируется в течение первых недель жизни особи при переходе ее к самостоятельному питанию и выглядит как набор чередующихся дентиновых полей, окруженных эмалью. Дентиновые поля могут быть широко слиты или разделены за счет формирования входящих углов. Лингвальные и буккальные дентиновые поля по форме близки к треугольнику, а форма переднего и заднего непарных полей, как правило, от них отличается.

Степень слияния дентиновых полей на жевательной поверхности зубов полевок отражает взаиморасположение призм (смещение относительно друг друга) и степень развития входящих углов. Наиболее архаичный вариант – лингвальные и буккальные призмы расположены друг против друга, а дентиновые поля широко слиты, как, например, у слепушонки. Наиболее прогрессивный – смещение призм и углубление входящих углов приводит к полной изоляции дентиновых полей эмалевой лентой, как, например, у серых полевок и копытных леммингов. Своеобразный вариант усложнения конфигурации жевательной поверхности и удлинения режущего края наблюдается у Lemmini. По степени усложненности жевательной поверхности зубов среди полевок можно выделить следующие группы:

– неусложненный антероконид /m1: первично неусложненные – роды *Ellobius* и *Prometheomys*; вторично упрощенные – роды *Arvicola* и † *Allophaiomys*;

– усложненные антероконидный отдел /m1 и задняя непарная петля M3/ с образованием «марки» (островка эмали);

– образование боковых складок эмали (например, у ископаемых родов † *Mimomys* и † *Borsodia* – на антероконидном отделе /m1 и задней петле M3/, у современных родов *Lagurus* и *Eolagurus* – на M1/ и M2/);

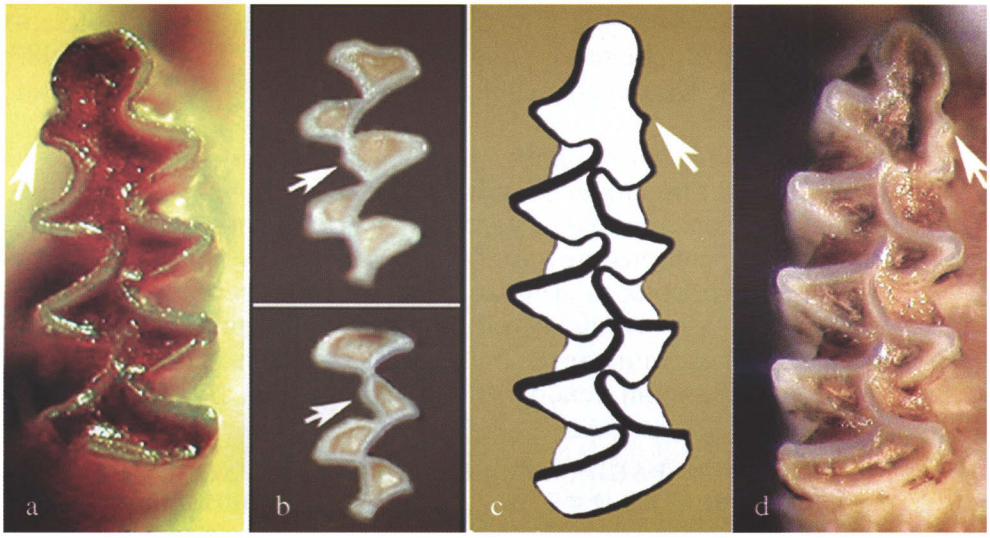


Рис. 14. Образование боковых складок эмали (указано стрелкой):
a, c, d – на антероконидном отделе: a – /m1 ископаемого рода *Borsodia* (Южное Зауралье), c – /m1 позднеплейстоценовой *M.* ex gr. *arvalis* (? = *arvalinus* Hinton, 1923; Западно-Сибирская низменность); d – /m1 современной *M. arvalis* (Польша); b – на внутренней стороне T2 верхних зубов M1/ и M2/ рода *Lagurus* (Южное Зауралье)

– усложнение антероконидного отдела /m1 за счет увеличения числа дентиновых призм;

– наряду с усложнением /m1 формируются дополнительные призмы на M2/ и M1/ (*Microtus agrestis*);

– усложнение за счет образования дополнительных призм затрагивает все моляры (Dicrostonyxini);

– усложнение за счет увеличения длины и количества режущих граней на M3/ и /m3 (роды *Lemmus* и *Myopus*).

Складки эмали (рис. 14) могут формироваться на буккальной стороне передней непарной петли /m1 и у полевок рода *Microtus*. Это довольно характерно для некоторых представителей Arvicolinae конца среднего плейстоцена как Западной Сибири, так и Европы (Маркова, 1982; Смирнов и др., 1986; Chaline, 1972; Hinton, 1963; и др.), но отдельные экземпляры с подобным признаком встречаются и среди современных форм.

Складки эмали могут формироваться на ранних стадиях развития коронки (ювенильная складчатость); коронка, как правило, более узкая на жевательной поверхности и более широкая – в корневой части; у корнезубых форм пульпарная полость на этих стадиях не закрыта.

Иногда в качестве варианта усложнения указывают эмалевое кольцо («марку», островок эмали) на антерокониде /m1 или задней непарной петле M3/.

«Марка» является результатом замыкания («вырождения») входящего угла и в основном как устойчивый признак характерна для ископаемых форм. У представителей современных полевок марка формируется, как правило, на очень ранних (ювенильных), а у корнезубых форм и на очень поздних онтогенетических стадиях стачивания коронки (например, у рода *Clethrionomys*). Эволюционная тенденция проявляется в смещении времени формирования марки на все более ранние онтогенетические стадии вплоть до ее полного исчезновения. В результате этого зуб приобретает вторично упрощенную структуру, как, например, в линии *Mimomys-Arvicola* (Koenigswald, 1982; Koenigswald, Kolfschoten, 1996; Maul, 2001). Другой вариант – формирующийся входящий угол не замыкается в марку, а развивается на высоту всей коронки, образуя дополнительную режущую грань (Maul, 1996), что в нашем случае характерно для рода *Clethrionomys*.

Для многих позднеплиоценовых и раннеплейстоценовых полевок характерно наличие как складок эмали, так и эмалевых островков. Проявление этих двух признаков практически независимо. Так, некоторые формы поздних † *Borsodia* (корнезубые предки современных лагурид) уже не имеют марки, но складка сохраняется практически по всей высоте коронки. То, что формирование складки не связано с образованием марки, подтверждает также появление эмалевой складки на головке антероконидного отдела средне-позднеплейстоценовых серых полевок (Chaline, 1972; Маркова, 1982; Смирнов и др., 1986). Появление складок и островков эмали в разных филетических линиях рассматривается как параллелизм (Chaline, 1972). Общей тенденцией можно считать то, что если у древних ископаемых форм марка и эмалевая складка на антероконидном отделе /m1 были представлены практически по всей высоте коронки, то в ходе эволюции они смещаются на все более ранние онтогенетические стадии (в данном случае речь не идет о марках, появляющихся на практически стертых коронках старых особей корнезубых полевок).

За счет усложнения антероконидного отдела /m1 происходит образование новых дентиновых призм /m1 (рис. 15). На лингвальной и буккальной сторонах передней непарной петли начинают формироваться входящие углы, приводящие в ходе эволюции к формированию самостоятельных призм. Для форм с неусложненным или вторично упрощенным антероконидом (например, роды *Ellobius*, *Lemmus*, *Arvicola*) термины «антероконид» и «передняя непарная петля» являются синонимами, хотя конфигурация этого отдела у них принципиально различается.

Можно выделить несколько типов усложнения антероконида, получивших названия по таксонам, для которых они характерны:

– экономусный – обособляется буккальный треугольник антероконида, непарная петля приобретает форму «запятой»;

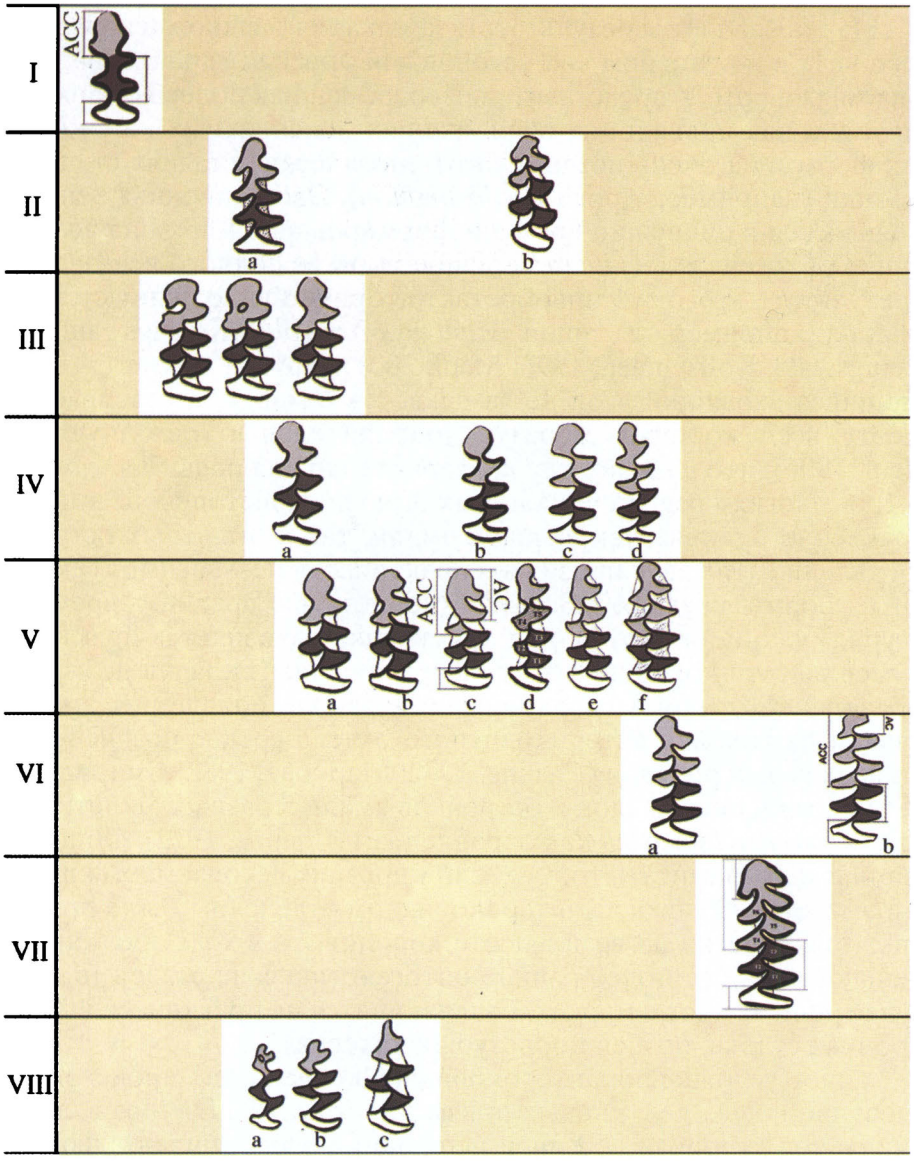


Рис. 15. Основные типы усложнения антероконидного отдела /m1:

I – первично простой антероконид; II – варианты усложнения антероконида *Clethrionomys* (a – *Cl. glareolus*, b – *Cl. rufocanus*); III – образование вторично упрощенного антероконида в линиях *Mimomys–Arvicola* и *Mimomys–Allophaiomys*; IV – образование вторично упрощенного антероконида и его вторичное усложнение в линии бесцементных форм полевок *Borsodia* (a, поздняя форма) – *Prolagurus* (b) – *Eolagurus* (c) и *Lagurus* (d); V – варианты вторичного усложнения антероконида в линии *Allophaiomys* (a – *A. deucalion*, b – *A. pliocaenicus*) – *Microtus* (c – *M. oeconomus*, d, e – *M. gregalis*, f – *M. agrestis*); VI – варианты усложнения антероконида в линии *Praedicrostonyx* (a) – *Dicrostonyx* (b); VII – усложнение антероконида *Ondatra*; VIII – род *Lemmus*: зуб молодого зверька с маркой на антерокониде (a – вид жевательной поверхности, b – вид нижней части того же зуба) и зуб взрослого животного (c).

ACC – антероконидный комплекс; AC – передняя непарная петля; светло-серая заливка – антероконид, темно-серая – «основные треугольники» (T1–T3); светлое поле – задняя непарная лопасть; косая штриховка – «питимисное слияние» (слитые дентиновые поля T4 и T5 изолированы от передней непарной петли)

– питимисный – изолируется головка передней непарной петли, треугольники образуют широкое слияние, приближающееся по форме к ромбу;

– арвалисный – практически равные по степени углубления лингвальные и буккальные входящие углы.

Таким образом, сложный рисунок жевательной поверхности большинства современных представителей полевочьих является результатом усложнения вторично упрощенного строения зуба по следующей схеме: первично простой антероконид – формирование глубокого входящего угла на буккальной стороне антероконида – обособление этого входящего угла в виде эмалевого островка (марки) – редукция марки и образование вторично упрощенного антероконида. Этот процесс наблюдается в линиях † *Borsodia* – † *Prolagurus*, † *Mimomys* – *Arvicola*, ? † *Mimomys* – † *Allophaiomys*. Усложнение антероконидного отдела в филетическом развитии Clethrionomyini шло без стадии «замыкания марки» и, следовательно, можно говорить об усложнении «первично» простого антероконида. Степень выраженности и слияния дентиновых призм определяет его конфигурацию.

5 ОПРЕДЕЛЕНИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ ЗУБОВ ПОЛЕВОК

5.1. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛОЖЕНИЯ ЗУБА В ЧЕЛЮСТИ ПО ФОРМЕ КОРОНКИ

В случае работы с изолированным зубом первым шагом должно стать определение его положения в челюсти (рис. 16). Основные различия резцов верхней и нижней челюстей в латеральной проекции проявляются в степени кривизны: радиус дуги верхних резцов существенно меньше. У слепушонок верхние резцы по изогнутости сопоставимы с нижними других родов полевок. Щёчные зубы различаются по форме коронки, количеству призм, степени слияния дентиновых полей и рисунку жевательной поверхности. В боковой проекции M1/ и /m1 близки по форме к параллелограмму, остальные зубы несколько искривлены. Обломки /m1 могут быть приняты за /m2. В передне-

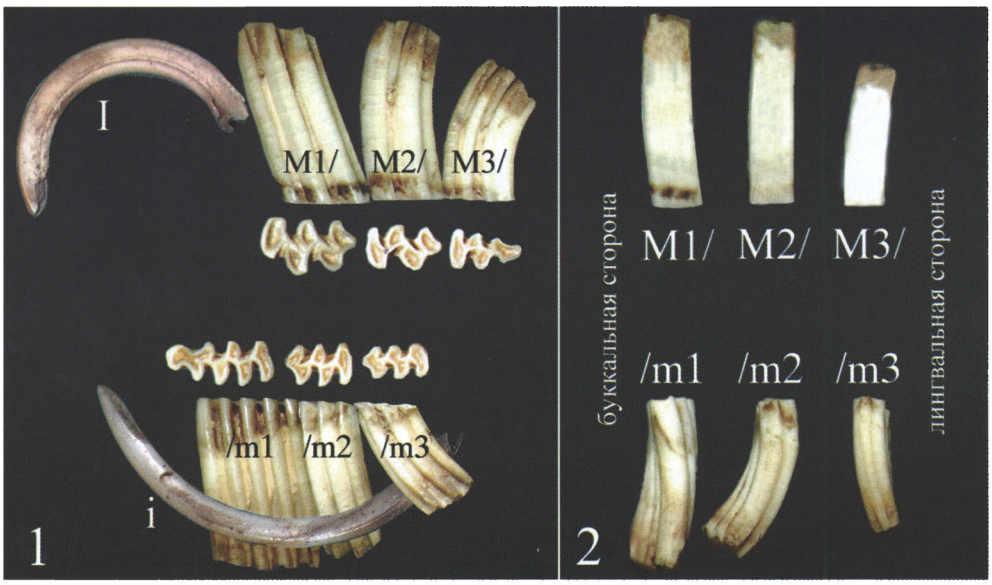


Рис. 16. Различия формы коронок зубов, занимающих разное положение в челюсти, на примере *Arvicola terrestris*.

1 – боковая проекция зубов верхней (I, M1/–M3/) и нижней (i, /m1–/m3) челюстей и рисунки жевательной поверхности щёчных зубов; *2* – передне-задняя проекция щёчных зубов правых ветвей верхней и нижней челюстей

Рис. 17. Положение альвеолы резца по отношению к зубному ряду нижней челюсти в группе «полевки» (на примере *Lagurus lagurus* – 1) и в группе «лемминги» (на примере *Lemmus sibiricus* – 2):

a – вид с лингвальной стороны, b – вид сверху (в челюсти *L. lagurus* в этой проекции щёчные зубы удалены из альвеол); штриховая линия – положение резца в челюсти пеструшки, стрелки – положение проксимального отдела резца

задней проекции щёчных зубов верхние моляры практически прямые, а нижние искривлены.

В зависимости от расположения альвеолярной части нижнего резца относительно ряда нижних моляров (рис. 17) представителей подсемейства Arvicolinae можно подразделить на две условные группы – полевок (Group Microti) и леммингов (Group Lemmi) (Hinton, 1926). Для первых характерно диагональное положение резца относительно щёчных зубов: альвеолярные части /m1, /m2 расположены снаружи по отношению к резцу, а /m3 – внутри. У леммингов альвеолярная часть нижнего резца на всем протяжении лежит лингвально по отношению к щёчным зубам. Соответственно у леммингов коронки всех моляров, принадлежащих к одной ветви челюсти, изогнуты по отношению к резцу в одном направлении, так как все моляры находятся с одной стороны резца, в то время как у остальных полевок /m3 изогнут в противоположную сторону, поскольку расположен с другой стороны резца, чем /m2 и /m1. В группе «полевки» наиболее изогнут /m2 (см. рис. 16, *2*).

5.2. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ДИАГНОСТИКА НА ОСНОВАНИИ ОСОБЕННОСТЕЙ ПОЛОЖЕНИЯ НИЖНЕГО РЕЗЦА

Основное внимание в данном определителе уделено щёчным (коренным) зубам, но диагностичные признаки могут быть прослежены также в морфологии резцов и особенностях положения ниж-

них резцов в челюсти (Громов, Поляков, 1977), что может быть полезно для диагностики некоторых форм, в том числе морфологически слабо дифференцированных представителей родов *Lemmus* и *Myopus*.

Ключ к определению родов *Ellobius*, *Myopus*, *Lemmus*, *Dicrostonyx* по положению нижнего резца

1 (4). Альвеолярная часть нижнего резца лежит диагонально по отношению к альвеолам щёчных зубов.

2 (3). Задний отдел альвеолы нижнего резца может образовывать бугор на краю полулунной вырезки или на наружной стороне сочленованного отростка («полевки»).

3 (2). Альвеолярный бугор нижнего резца принимает вид обособленного выроста (processus alveolaris – как у слепышей) . . . . . .род *Ellobius*

4 (1). Альвеолярная часть нижнего резца на всем своем протяжении лежит лингвально по отношению к щёчным зубам (рис. 18).

5 (8). Задний край резца доходит не далее чем до середины /m3. Зубы с обильным отложением цемента во входящих углах.

Рис. 18. Различия в положении проксимального отдела альвеолы резца нижней челюсти по отношению к /m3 у представителей родов *Myopus* (1), *Lemmus* (2) и *Dicrostonyx* (3).

Штриховая линия – граница альвеол /m2 и /m3, стрелка – дистальный конец альвеолы резца нижней челюсти

6 (7). Конец резца не заходит дальше середины /m3 (расположен на уровне конца альвеолы /m2) . . . . . .род *Myopus* (один вид – *M. schisticolor*)

7 (6). Конец резца доходит до середины /m3 . . . . . .род *Lemmus* (один вид – *L. sibiricus*)

8 (5). Задний край альвеолы резца доходит практически до конца зубного ряда. Зубы без цемента, с резко дифференцированной по толщине эмалью . . . . . .род *Dicrostonyx*

5.3. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ НА ОСНОВАНИИ ОСОБЕННОСТЕЙ СТРУКТУРНЫХ И ГИСТОЛОГИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ КОРЕННЫХ ЗУБОВ

Характеристики структурных и гистологических элементов коренных зубов полевок могут быть достаточными для определения таксономической принадлежности зуба (до рода, а иногда вплоть до видового уровня) без учета морфотипических характеристик жевательной поверхности (табл. 1). Так, наличие перерывов эмали (дентиновых трактов) на вершинах всех выходящих углов боковых призм характерно только для родов *Dicrostonyx* и *Lemmus*, а отсутствие цемента во входящих углах позволяет утверждать, что определяемый экземпляр относится к роду *Dicrostonyx*, представленному в современной фауне региона одним видом – *D. torquatus*; бесцементные зубы с корнями в современной и позднеплейстоценовой фауне характерны только для рода *Ellobius*, представленного тоже только одним видом – *E. talpinus*; ячеистая структура цемента во входящих углах призм характерна только для ондатры и т. д.

Наиболее актуально определение по структурным и гистологи ческим характеристикам моляров полевок в тех случаях, когда материал представлен фрагментами зубов, что довольно часто наблюдается при изучении остатков из погадок хищных птиц или экскрементов хищных млекопитающих, прежде всего ископаемого материала из местонахождений аллювиального типа.

Дальнейшее определение до вида возможно по морфотипическим характеристикам – рисунку жевательной поверхности зуба (количество дентиновых призм, степень слияния дентиновых полей на жевательной поверхности, степень усложненности антероконида /m1). Наиболее видоспецифичны характеристики антероконидного отдела /m1 (рис. 19), хотя *M. agrestis* в пределах рода *Microtus* от других видов отличается дополнительным элементом на M2/ и M1/.

Таблица 1

Варианты классификации щёчных зубов полевок (зуб без ювенильных признаков) по признакам «наличие корней», «отложение цемента во входящих углах» и «наличие перерывов эмали на вершинах выходящих углов (SA)»

<table>
<tr><td colspan="4">Iа</td></tr>
<tr><td rowspan="3">1(6) Корни формируются</td><td colspan="2">2(3) Цемент не откладывается</td><td>Род Ellobius</td></tr>
<tr><td rowspan="2">3(2) Цемент во входящих углах есть</td><td>4(5) Цемент ячеистый</td><td>Род Ondatra</td></tr>
<tr><td>5(4) Цемент плотный</td><td>Род Clethrionomys</td></tr>
<tr><td rowspan="7">6(1) Корни не формируются</td><td rowspan="3">7(10) Цемент не откладывается</td><td>8(9) Есть перерывы эмали на всех SA</td><td>Род Dicrostonyx</td></tr>
<tr><td rowspan="2">9(8) Перерывы эмали не на всех SA</td><td>Род Lagurus</td></tr>
<tr><td>Род Eolagurus</td></tr>
<tr><td rowspan="4">10(7) Цемент во входящих углах есть</td><td rowspan="2">11(12) Есть перерывы эмали на всех SA</td><td>Род Lemmus</td></tr>
<tr><td>Род Myopus</td></tr>
<tr><td rowspan="2">12(11) Перерывы эмали не на всех SA</td><td>Род Microtus</td></tr>
<tr><td>Род Arvicola</td></tr>
<tr><td colspan="4">Iб</td></tr>
<tr><td rowspan="4">1(6) Цемент не откладывается</td><td colspan="2">2(3) Эмаль равномерно толстая даже во входящих углах: перерывы эмали на SA отсутствуют или (на сточенных коронках) не на всех SA</td><td>Род Ellobius</td></tr>
<tr><td rowspan="2">3(2) Эмаль тоньше на выпуклых стенках призм</td><td rowspan="2">4(5) Перерывы эмали не на всех SA</td><td>Род Lagurus</td></tr>
<tr><td>Род Eolagurus</td></tr>
<tr><td>5(4) Перерывы эмали на всех SA, эмаль очень тонкая на выпуклых стенках призм</td><td>Род Dicrostonyx</td></tr>
<tr><td rowspan="6">6(1) Цемент во входящих углах есть</td><td colspan="2">7(8) Цемент ячеистый</td><td>Род Ondatra</td></tr>
<tr><td rowspan="5">8(7) Цемент плотный</td><td colspan="2" rowspan="2">9(10) Эмаль тоньше на выпуклых стенках призм, перерывы эмали не на всех SA</td><td>Род Microtus</td></tr>
<tr><td>Род Arvicola</td></tr>
<tr><td rowspan="3">10(9) Эмаль слабо дифференцирована по толщине или толще на выпуклых стенках</td><td rowspan="2">11(12) Перерывы эмали не на всех SA</td><td>Род Arvicola</td></tr>
<tr><td>Род Clethrionomys</td></tr>
<tr><td rowspan="2">12(11) Перерывы эмали на всех SA</td><td>Род Lemmus</td></tr>
<tr><td>Род Myopus</td></tr>
</table>

Примечание. Если зуб изолированный, то, на мой взгляд, определение проще начать с признака «корни» (Iа); если зуб в челюсти или это фрагмент с поврежденной корневой частью, то определение целесообразно начать с признака «цемент» (Iб).

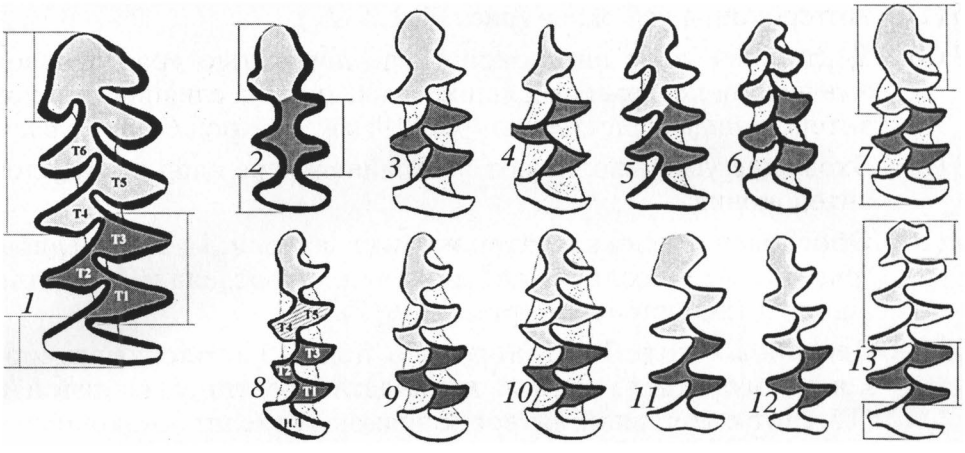


Рис. 19. Основные варианты усложнения антероконида /m1 современных и позднеплейстоценовых полевок Урала и Западной Сибири.

Светло-серая заливка – антероконид, темно-серая – «основные треугольники» (T1–T3); светлое поле – задняя непарная лопасть; косая штриховка – «питимисное слияние» (слитые дентиновые поля T4 и T5 изолированы от передней непарной петли).

Таксоны: *1* – род *Ondatra*, *2* – род *Ellobius*, *3* – род *Arvicola*, *4* – род *Lemmus* или род *Myopus*, *5* – род *Clethrionomys*, *6* – *Cl. rufocanus*, *7* – *Microtus oeconomus*, *8* – род *Microtus* («питимисный вариант»), *9*, *10* – род *Microtus*, *11* – род *Eolagurus*, *12* – род *Lagurus*, *13* – род *Dicrostonyx*

Ключ к определению /m1 полевок Урала и Западной Сибири

1 (6) Антероконид не усложнен. Жевательная поверхность состоит из задней непарной лопасти, T1, T2, T3 и простого антероконида в форме трилистника или без выраженных входящих углов (рис. 19, *2–4*).

2 (3) Все дентиновые поля на жевательной поверхности всегда слиты, наиболее широкие слияния – между T1–T2 и T3 (рис. 19, *2*) . . . . . .род *Ellobius*

3 (2) Дентиновые поля основных треугольников на жевательной поверхности у взрослых и старых особей разделены эмалевыми петлями (дентиновые слияния не более толщины эмали) (рис. 19, *3*, *4*).

4 (5) Передняя часть головки передней непарной петли (в данном случае антероконида) заужена, эмалевые перерывы (дентиновые тракты) на всех вершинах выходящих граней призм доходят до жевательной поверхности (рис. 19, *4*) . . . . . .род *Lemmus* или род *Myopus*

5 (4) Передняя часть головки передней непарной петли (в данном случае антероконида) округлая, перерывы эмали только на выходящих углах непарной петли и на буккальной стороне головки антероконида (рис. 19, *3*) . . . . . .род *Arvicola*

6 (1) Антероконид усложнен (рис. 19, *1*, *5–13*).

7 (8) Дентиновое поле антероконида не полностью «расчленено» эмалевыми петлями входящих углов, ширина слияний отделов антероконида существенна (рис. 19, *5*) . . . . .род *Clethrionomys*

8 (7) Входящие углы изолируют по крайней мере один их отделов антероконида.

9 (16) Обособлена головка антероконида, а поля Т4 и Т5 слиты (рис. 19, *8*) или головка антероконидного отдела и Т5 слиты, а поле Т4 изолировано (рис. 19, *6*, *7*).

10 (13) Дентиновое поле Т4 изолировано, поле Т5 и головка антероконидного отдела слиты, количество дентиновых полей 6 (Т5 слит с головкой антероконидного отдела) – «экономусный» вариант (рис. 19, *6*, *7*).

11 (12) Дентиновое поле Т4 изолировано, а Т5 может быть слито с дентиновым полем головки антероконида, которая, как правило, грибообразной формы, скошенной в буккальном направлении. Эмаль более толстая на выходящих углах дентиновых призм или практически одинаковая по толщине на передней и задней стенках дентиновых призм, во входящих углах эмаль утончается. Перерывы эмали на слабо стертых коронках доходят до жевательной поверхности на выходящих углах задней непарной лопасти и на головке антероконидного отдела (рис. 19, *6*). Цемент во входящих углах плотный. Корни фомируются . . . . . .*Cl. rufocanus*

12 (11) Дентиновое поле Т5, как правило, широко слито с передней частью антероконида, образуя дентиновое поле, по форме близкое к «запятой». На лингвальной стороне головки антероконида формируется выходящий угол («экономусный носик»). Эмаль заметно тоньше на выпуклых стенках, во входящих углах эмаль утончается, перерывы эмали наблюдаются только на выходящих углах непарной лопасти и буккальной стороне головки передней непарной петли, выходящие грани дентиновых призм заостренные (рис. 19, *7*). Цемент во входящих углах плотный. Корни не образуются . . . . . .*M. oeconomus*

13 (10) Т4–Т5 представляют единое поле, изолированное от основных треугольников и головки антероконида, – «питимисный» вариант (рис. 19, *8*).

14 (15) Нет цемента во входящих углах. Дентиновых полей 6 (Т4–Т5 слиты – «питимисное слияние»), могут быть слиты и другие поля. Эмаль заметно тоньше на выпуклых стенках, перерывы эмали имеются на выходящих углах непарной лопасти и бук-

кальной стороне головки передней непарной петли, могут быть также на задней грани передней непарной петли . . . . . .род *Lagurus* или род *Eolagurus* (редкие морфотипы)

15 (14) Цемент во входящих углах, дентиновых полей 6 (задняя непарная лопасть, T1, T2, T3, слитые T4–T5 («питимисное слияние»), передняя непарная петля). Эмаль заметно тоньше на выпуклых стенках, перерывы эмали имеются только на выходящих углах непарной лопасти и буккальной стороне головки передней непарной петли . . . . . .род *Microtus* (редкие морфотипы; видовое определение – по форме передней непарной петли (см. пункт 24).

16 (9) Эмалевыми петлями входящих углов антероконидного отдела изолированы, по крайней мере, дентиновые поля T4 и T5 (рис. 19, *1*, *9–13*).

17 (18) Антероконидный отдел разделен входящими углами как минимум на 5 дентиновых полей – T4, T5, T6, T7 и головку антероконидного отдела; цемента нет, эмаль резко дифференцирована по толщине (очень тонкая на задних стенках дентиновых призм) (рис. 19, *13*) . . . . . .род *Dicrostonyx*

18 (17) Как правило, в основании антероконида изолированы только T4 и T5 (рис. 19, *1*, *9–12*).

19 (20) Цемент во входящих углах пористый; размеры очень крупные (min–max, мм): длина /m1 – 6,3–7,4; ширина /m1 2,7–3,5 . . . . . .род *Ondatra*

20 (19) Цемент во входящих углах плотный или отсутствует, размеры существенно меньше, чем у ондатры.

21 (22) Цемент не откладывается (рис. 19, *11*, *12*) . . . . . .род *Lagurus* или род *Eolagurus*

22 (21) Цемент во входящих углах плотный.

23 (24) Головка передней непарной петли антероконидного отдела грибообразно приплюснута, эмаль толще на выпуклых задних стенках дентиновых призм или практически одинаковая на передних и задних стенках . . . . . .род *Clethrionomys*

24 (23) Эмаль всегда тоньше на выпуклых задних стенках, чем на передних (рис. 19, *9*, *10*) . . . . . .род *Microtus*

25 (24) Входящий угол на лингвальной стороне головки антероконида, как правило, существенно больше, чем на буккальной стороне. По выражению В.А. Кочева (1986), входящий угол на буккальной стороне (BRA3) «открыт – т. е. не ограничен спереди “нависающей”» BSA4 (рис. 19, *9*) . . . . . .*M.* (*Stenocranius*) *gregalis*

26 (25) Передняя непарная петля по форме близка к трилистнику, входящий угол на буккальной стороне (BRA3), по выражению В.А. Кочева (1986), «закрыт – т. е. ограничен спереди “нависающей”» BSA4 (рис. 19, *10*) . . . . . .(*M.* ex gr. *middendorffi-hyperboreus*, *M. arvalis* s.l., *M. agrestis*).

ВИДОВЫЕ ОПИСАНИЯ ЗУБОВ ПОЛЕВОК 6

6.1. РОД СЛЕПУШОНКИ – *ELLOBIUS* Fischer, 1814

Особенности морфологии черепных структур и жевательной мускулатуры, сближающие слепушонок с Cricetinae, дали основание некоторым исследователям вывести их за рамки группы Arvicolinae (Громов, Поляков, 1976; Repenning, 1968). Однако результаты изучения особенностей ранних (плиоценовых) этапов эволюции Ellobiusuni (Топачевский, Рековец, 1982) показали их несомненно большую близость к полевкам, чем к настоящим хомякам.

В современной фауне Урала и Западной Сибири, как и в большинстве поздненеоплейстоценовых и голоценовых местонахождений на данной территории, род представлен одним видом *Ellobius talpinus* Pallas, 1770. Для позднеплейстоценовой фауны Южного Зауралья А.Г. Малеева (Малеева, 1982; Малеева, Стефановский, 1988) указывает вид *Ellobius* ex gr. *tancrei* Blas., 1884.

На передне-буккальной стороне антероконидного отдела /m1 может формироваться призматическая складка. В.А. Топачевский (1965) предложил этот признак как диагностический для *E. tancrei,* но в отдельных популяциях *E. talpinus* Челябинской и Омской областей его встречаемость может достигать 30–57 % (Якименко, Воронцов, 1982).

В отличие от прочих рассматриваемых видов полевок альвеолярный отросток нижнечелюстной кости у слепушонок принимает вид обособленного выроста (processus alveolaris – как у слепышей), верхние резцы относительно слабо изогнуты, их основания внутри челюсти заходят назад за передние основания M1/ (Огнев, 1948; Громов, Поляков, 1977). Форма резцов (как верхних, так и нижних) связана с приспособлением слепушонок к рытью (Зубцова, 1979).

У плиоценовых слепушонок (Топачевский, 1965, 1973; Топачевский, Рековец, 1982) облик зубов более «полевочий», что проявляется в выраженности входящих углов, заостренности вершин выходящих углов, более сложном рисунке жевательной поверхности зубов, особенно третьих моляров. Более простой рисунок жевательной поверхности современных слепушонок следует рассматривать как вторичное явление (устное сообщение А.С. Тесакова; Якименко, Воронцов, 1982). Оно может быть связано с тем, что гипсодонтность моляров этого таксона уве-

личивалась за счет базальной части коронки и как следствие относительного сокращения онтогенетических стадий апикальной части зуба.

6.1.1. Слепушонка обыкновенная – *E.* (*E.*) *talpinus* Pallas, 1770 (рис. 20)

Размеры коренных зубов современных *Ellobius talpinus* (min–max, $n = 40$, Челябинская область), мм:

длина: M1/ – 2,6–3,25; M2/ – 2,0–2,5; M3/ – 0,95–1,3; /m1 – 2,8–3,35; /m2 – 1,85–2,25; /m3 – 1,3–1,7;

ширина: M1/ – 1,2–1,6; M2/ – 1,15–1,5; M3/ – 1,0–1,3; /m1 – 1,15–1,4; /m2 – 1,1–1,35; /m3 – 0,8–1,1.

Дентиновые поля призм щёчных зубов широко слиты на жевательной поверхности, парные призмы смещены относительно друг друга незначительно. Входящие углы округлые, что усиливается при значительной стертости коронки.

Отложения наружного цемента во входящих углах – нет.

Эмаль толстая, не дифференцированная по толщине.

Призматическая складка может формироваться на передне-буккальной стороне антероконидного отдела /m1. Необходим более детальный анализ выраженности этого признака в зависимости от онтогенетической стадии и степени стертости коронки зуба.

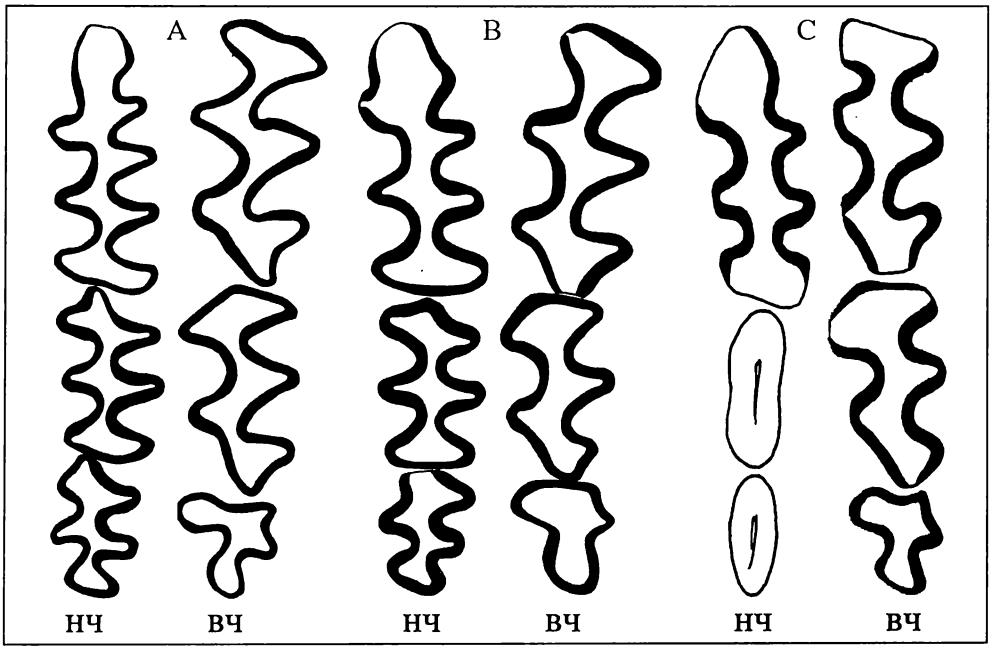


Рис. 20. Жевательная поверхность щёчных зубов обыкновенной слепушонки.
A – молодая особь (корни не замкнуты); B – взрослая особь (высота коронки равна высоте корней); C – очень старая особь (/m2, /m3 стерты до шейки зуба); НЧ – нижняя челюсть, ВЧ – верхняя челюсть

Дентиновые тракты очень низкие и могут доходить до жевательной поверхности только на сильно стертых коронках.

У щёчных зубов M1/, M2/, /m1, /m2 по два корня (иногда имеется костная пластинка, приросшая к переднему корню), M3/ и /m3 имеют по одному корню. На передних зубах корни формируются раньше. Максимальная длина изолированных корней /m1 не превышает 3,5 мм (Евдокимов, 1997).

Строение и морфотипические характеристики жевательной поверхности щёчных зубов:

M1/ – передняя непарная лопасть, T1, T2, T3, T4;

M2/ – передняя непарная лопасть, T2, T3, T4;

M3/ – упрощенного строения, значительно укорочен по сравнению с одноименным зубом зеленоядных форм;

/m1 – задняя непарная лопасть, T1, T2, T3 и первично простой антероконид в форме трилистника у молодых животных и без выраженных входящих углов у старых;

/m2 – задняя непарная лопасть, T1, T2, T3, T4;

/m3 – задняя непарная лопасть, T1, T2, T3 и слабо выраженный T4.

Изменчивость конфигурации жевательной поверхности зубов прежде всего связана со стадией (степенью) сформированности (сточенности) коронки (см. рис. 20). Так, у молодых особей антероконид /m1 имеет вид трилистника, соответствующие ему выступающие углы хорошо развиты, однако они доходят лишь до 1/2 коронки, в результате чего антероконид у особей со значительно стертыми зубами упрощается, имеет округлую форму. У молодых животных треугольники жевательной поверхности /m1 образуют единое пространство, которое может быть отделено, а может быть и слито с антероконидом, у старых T3 полностью слит с антероконидом. Кроме того, зубы с нестертой коронкой имеют жевательную поверхность, на которой входящие углы глубже, несколько острее, чем на стертых зубах. У старых особей входящие углы отчетливо округлые. Жевательная поверхность упрощается по мере приближения к шейке, может наступить полное стирание коронки, причем в первую очередь стираются /m3 и /m2.

6.2. РОД ПОЛЕВКИ ЛЕСНЫЕ – *CLETHRIONOMYS* Tilesius, 1850 = *MYODES* Pallas, 1811

В современной и позднеплейстоценовой фауне Урала и Западной Сибири лесные полевки представлены тремя видами двух подродов:

подрод *Craseomys* Miller, 1900: красно-серая полевка – *Cl.* (*Craseomys*) *rufocanus* Sundevall, 1846;

подрод *Clethrionomys* s. str.: рыжая полевка – *Cl.* (*Clethrionomys*) *glareolus* Schreber, 1780; красная полевка – *Cl.* (*Cl.*) *rutilus* Pallas, 1779.

Таблица 2

Размеры щёчных зубов лесных полевок (в числителе – длина, мм, в знаменателе – ширина жевательной поверхности зуба, мм) Уральского региона и Западной Сибири (min – минимальное значение, m – среднее, max – максимальное значение, *n* – количество изученных экземпляров)

Признак	*Cl. rufocanus* (*n* = 151)			*Cl. glareolus* (*n* = 121)			*Cl. rutilus* (*n* = 96)		
	min	m	max	min	m	max	min	m	max
M1/	1,95 / 1,08	2,27 / 1,23	2,63 / 1,40	1,80 / 0,88	1,99 / 1,05	2,25 / 1,20	1,48 / 0,83	1,67 / 0,95	1,85 / 1,08
M2/	1,60 / 0,88	1,76 / 1,09	1,95 / 1,25	1,35 / 0,80	1,47 / 0,94	1,60 / 1,05	1,10 / 0,75	1,25 / 0,91	1,35 / 1,03
M3/	1,75 / 0,90	2,00 / 1,00	2,25 / 1,15	1,35 / 0,60	1,60 / 0,76	1,85 / 0,85	1,45 / 0,63	1,64 / 0,84	1,85 / 0,90
/m1	2,33 / 1,00	2,61 / 1,15	3,15 / 1,35	2,10 / 0,85	2,26 / 0,99	2,55 / 1,13	1,85 / 0,80	2,06 / 0,91	2,40 / 1,05
/m2	1,55 / 0,93	1,68 / 1,06	1,85 / 1,20	1,33 / 0,75	1,43 / 0,89	1,55 / 1,00	1,20 / 0,65	1,29 / 0,87	1,45 / 0,95
/m3	1,23 / 0,78	1,62 / 0,91	1,80 / 1,40	1,23 / 0,60	1,34 / 0,68	1,45 / 0,80	1,05 / 0,60	1,21 / 0,73	1,35 / 0,78

Размеры моляров лесных полевок Уральского региона и Западной Сибири приведены в табл. 2. Достаточно отчетливо видна тенденция к увеличению размеров щёчных зубов в ряду *Cl. rutilus* – *Cl. glareolus* – *Cl. rufocanus* (Воронцов, 1961; Бородин и др., 2005; и др.).

Положение нижнего резца диагональное: корневые отделы /m1 и /m2 лежат снаружи, а /m3 – с лингвальной стороны нижнего резца. Альвеолярная часть резца может доходить до нижнечелюстного отверстия (foramen dentale) (Громов, Поляков, 1977).

Дентиновые поля призм щёчных зубов на жевательной поверхности могут быть слиты друг с другом в различных сочетаниях за счет неполного разделения призм коронки.

Отложения наружного цемента во входящих углах плотные, у молодых животных цемент может быть незаметен со стороны жевательной поверхности.

Эмаль во входящих углах всегда утончается, слабо дифференцирована (или дифференцирована по мимомисному типу – более толстая на выпуклых стенках призм). Толщина эмали подвержена возрастной изменчивости. У молодых зверьков она относительно тонкая, ее толщина равномерна по всему периметру жевательной поверхности. По мере стирания коронки толщина эмали увеличивается, причем на выпуклых стенках парных призм коронки (передние и задние грани выступающих углов верхних и нижних зубов соответственно) утолщение может быть более значительным, чем на вогнутых.

Дентиновые тракты различной высоты имеются с наружной и внутренней стороны непарных лопастей, на передней поверхности передней непарной петли /m1, задней поверхности задней непарной петли M3/, а также на вершине T1 первого верхнего коренного. Высота дентиновых трактов всегда меньше высоты нестертой коронки; перерывы эмали, соответствующие дентиновым трактам, появляются на жевательной поверхности только у относительно взрослых животных, причем у рассматриваемых представителей рода перерывы эмали на жевательной поверхности появляются на разных онтогенетических стадиях, что может быть использовано для диагностики (Бородин, 1995).

Корни у щёчных зубов формируются.

Строение и морфотипические характеристики жевательной поверхности щёчных зубов:

M1/, M2/ без добавочных петель;

M1/ – передняя непарная лопасть, T1, T2, T3, T4;

M2/ – передняя непарная лопасть, T2, T3, T4;

M3/ – передняя непарная лопасть, T2, T3, T4, задняя непарная петля; T4 широко слит с задней непарной петлей;

/m1 – задняя непарная лопасть, T1, T2, T3, T4, T5; антероконидный отдел первого нижнего коренного зуба усложнен не более одного раза; форма передней непарной петли первого нижнего коренного в общем случае близка к каплевидной: широкая, относительно округлая передне-внутренняя часть и сужение с наружной стороны, соответствующее выходящему углу BSA4;

/m2 – в большинстве случаев T3–T4 слиты широко;

/m3 – попарные слияния дентиновых полей T1–T2 и T3–T4.

Изменчивость конфигурации жевательной поверхности зубов. Рисунок жевательной поверхности зубов подвержен значительной возрастной изменчивости. Зубы молодых животных имеют относительно острые выступающие углы, которые по мере стирания коронки становятся более тупыми – передние стенки парных призм верхних зубов и задние стенки призм нижних становятся более выпуклыми за счет некоторого расширения призм коронки книзу.

Морфотипические особенности жевательной поверхности зубов полевок определяются конфигурацией края жевательной поверхности зуба (формой дентиновых призм, окружающей их эмалью) и степенью слияния дентиновых полей на жевательной поверхности. Оценка частоты встречаемости различных вариантов слияния дентиновых полей может быть использована для видовой диагностики лесных полевок.

Для формализации этого показателя J. Niethammer (1984) предложил систему выделения морфотипов /m1 лесных полевок на основа-

нии регистрации слияния между парами петель. При этом выделяются два условно дискретных варианта соединения дентиновых полей: полное разделение (наименьшее расстояние между эмалевыми гранями противолежащих входящих углов не превышает толщины эмали – обозначается «–») и широкое слияние (наименьшее расстояние между эмалевыми гранями противолежащих входящих углов более толщины эмали – обозначается «+»). Этот принцип может быть использован и для выделения морфотипов третьего верхнего зуба M3/ (Бородин и др., 2006). Соответствующие примеры приведены на прилагаемом компакт-диске.

Мы согласны с Л. И. Галкиной (1983), что, несмотря на наличие непрерывного ряда изменчивости по размерам от красно-серой к красной полевке и на ряд переходных морфотипов между *Cl. rutilus*, *Cl. glareolus* и *Cl. rufocanus*, принципиально возможна идентификация этих трех видов по одонтологическим признакам:

Cl. rufocanus – красно-серая полевка: крупные, широкие зубы с тенденцией к разделению основных дентиновых полей /m1 и усложнению антероконидного комплекса с изоляцией дентинового поля T4; M3/ крупный, довольно резко сужающийся в передне-заднем направлении и довольно простой конфигурации – с внутренней и внешней стороны не более двух хорошо выраженных входящих углов.

Cl. glareolus – рыжая полевка: сравнительно узкие и мелкие (по сравнению с красно-серой) зубы.

Cl. rutilus – красная полевка: зубы мелкие, сжатые в передне-заднем направлении. M3/ крупнее, чем у рыжей полевки. Это может быть связано с тенденцией к усложнению жевательной поверхности этого зуба у *Cl. rutilus* (количеством входящих и выступающих углов) в сравнении с другими представителями рода.

Если /m1 современных красно-серых полевок довольно специфичны по размерам и морфотипическим характеристикам, то у рыжей и красной полевок различия по размерам менее отчетливы (особенно в смешанных выборках без учета возраста зверьков). По некоторым данным (Голикова и др., 1983), более 80 % встречаемых вариаций рисунка жевательной поверхности у этих двух видов являются общими. Анализ рисунка жевательной поверхности зубов полевок рода *Clethrionomys* должен проводиться с учетом онтогенетической стадии зуба (Смирнов и др., 1986). А.П. Разоренова (1952) отмечает, что у молодых особей красной полевки M3/ по форме несколько напоминает таковой у рыжей полевки, но с возрастом он принимает форму, типичную для красной. В морфотипической изменчивости /m1 между *Cl. rutilus* и *Cl. glareolus* существуют переходные формы, но для первого вида более характерно широкое слияние между передней непарной петлей (AC) и внутренним треугольником (T5) антероконидного отдела (ширина шейки антероконида). В связи с этим особое внима-

ние нужно обращать на выводы отдельных авторов, утверждающих, что некоторые уральские популяции красной полевки по морфотипическим характеристикам M3/ более близки к рыжим (Ledevin at al., 2007). Правомерность подобных выводов должна быть подтверждена принадлежностью анализируемых экземпляров к одним и тем же возрастным классам.

Видовое определение возможно и по пропорциям жевательной поверхности зубов (Бородин и др., 2005).

6.2.1. Красно-серая полевка – *Cl.* (*Cr.*) *rufocanus* Sundevall, 1846 (рис. 21)

В местонахождениях четвертичных фаун мелких млекопитающих на территории Урала и Западной Сибири моляры, соответствующие по своим характеристикам видовым критериям красно-серой полевки, встречаются по крайней мере со среднего плейстоцена (Смирнов и др., 1986; Галкина, 1977; Зажигин, 1980; Бородин, 1988, 1992, 1995; Бородин и др., 2005, 2006; Бородин, Елькина, 2006;

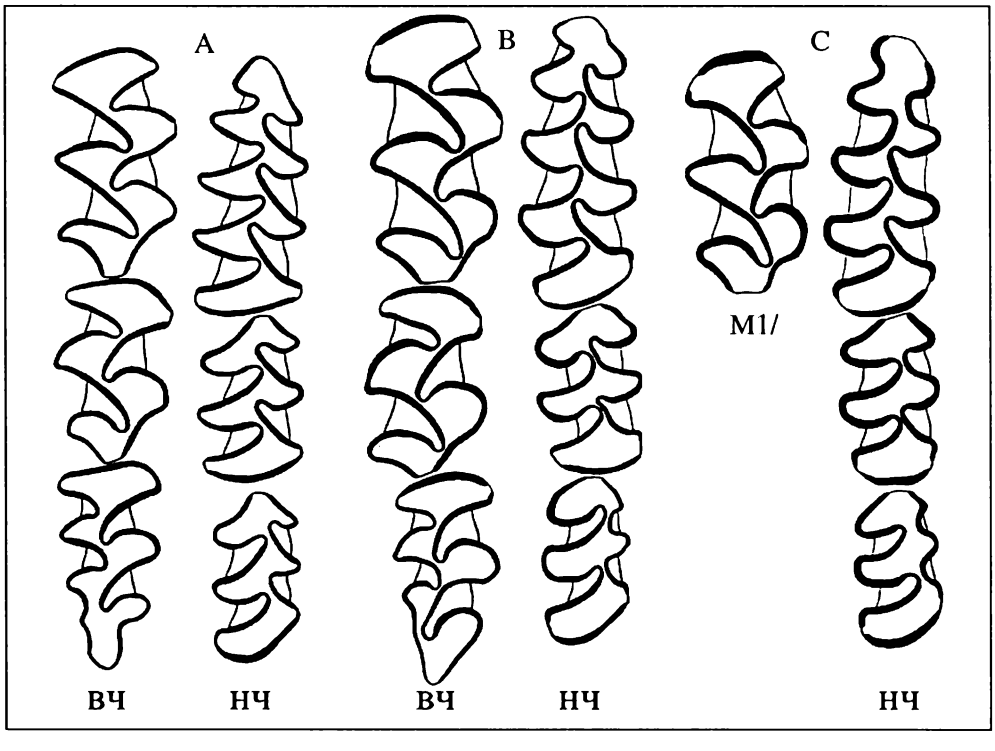


Рис. 21. Жевательная поверхность щёчных зубов красно-серой полевки.
А – молодая особь (корни не развиты), В – взрослая особь (корни имеются), С – старая особь (коронка значительно стерта); ВЧ – верхняя челюсть, НЧ – нижняя челюсть

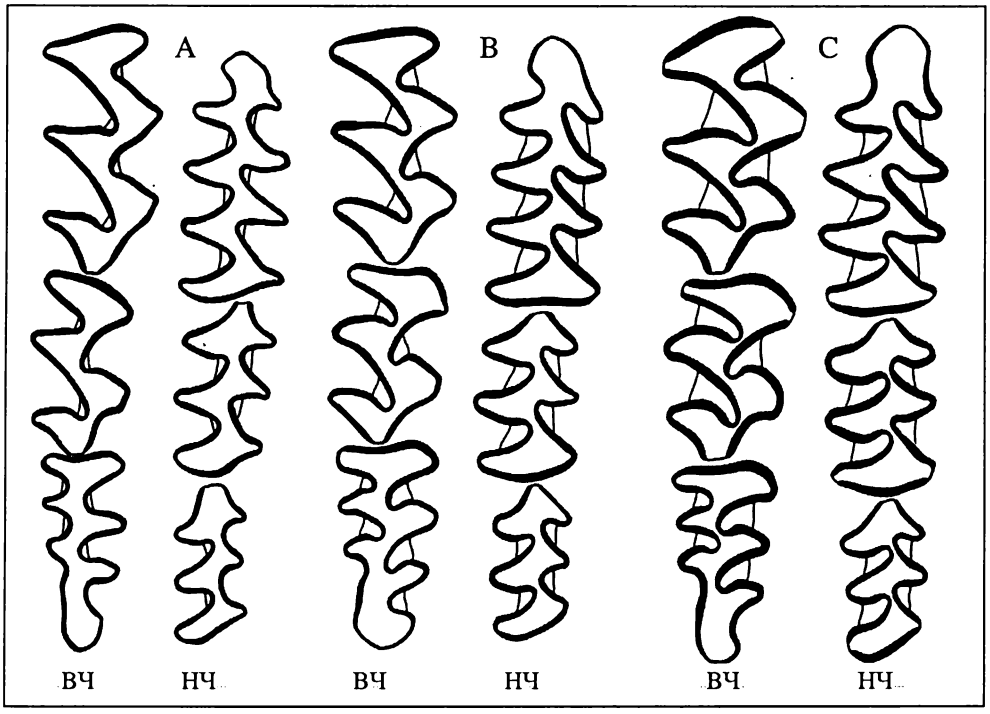


Рис. 22. Жевательная поверхность щёчных зубов рыжей полевки.
А – молодая особь (корни не развиты), В – взрослая особь (корни имеются), С – старая особь (коронка значительно стерта); ВЧ – верхняя челюсть, НЧ – нижняя челюсть

Фадеева, 2003а, б; Яковлев, 1994, 1996; Borodin, 1996; Smirnov, Golovachov, 1999; и др.).

6.2.2. Европейская рыжая полевка – *Cl.* (*Cl.*) *glareolus* Schreber, 1780 (рис. 22)

В плейстоценовых фаунах рассматриваемого региона достоверно отмечена только в пределах Южного Урала и Зауралья (Бородин, 1988, 1992, 1995; Смирнов и др., 1990; Яковлев, 1996, 2003).

6.2.3. Сибирская красная полевка – *Cl.* (*Cl.*) *rutilus* Pallas, 1779 (рис. 23)

В местонахождениях четвертичных фаун мелких млекопитающих на территории Урала и Западной Сибири моляры, соответствующие по своим характеристикам видовым критериям красной полевки, встречаются, по крайней мере, со среднего плейстоцена (Галкина, 1977; Зажигин, 1980; Смирнов и др., 1986; Бородин, 1988, 1992, 1995; Бородин и др., 2005, 2006; Бородин, Елькина, 2006; Фадеева, 2003а, б; Яковлев, 1994, 1996; Borodin, 1996; и др.).

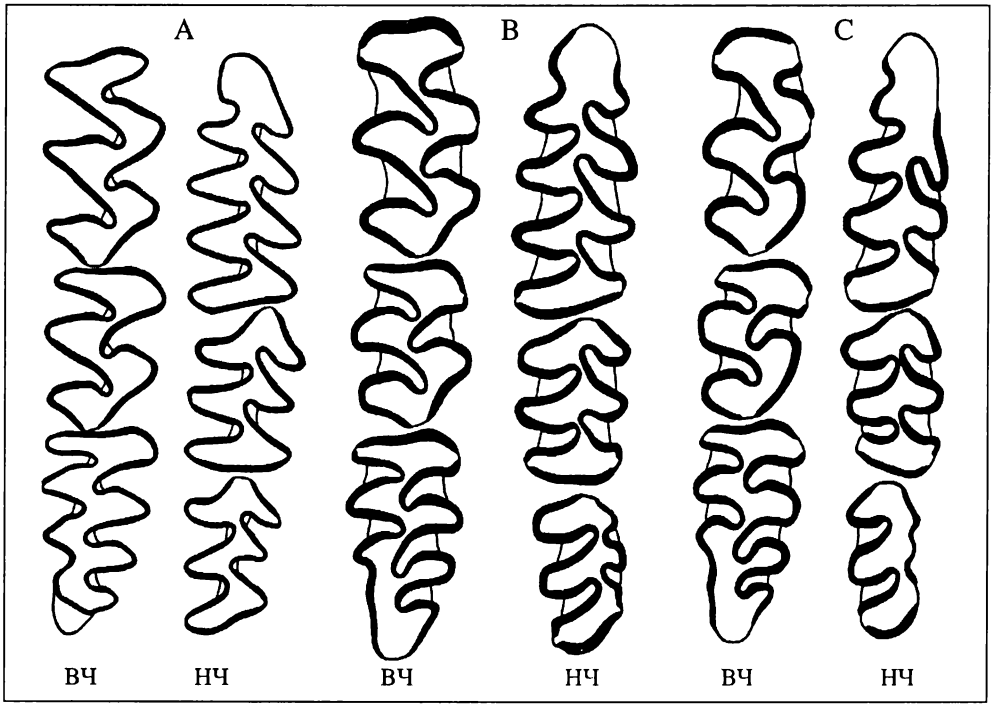


Рис. 23. Жевательная поверхность щёчных зубов красной полевки.
А – молодая особь (корни не развиты), В – взрослая особь (корни имеются), С – старая особь (коронка значительно стерта); ВЧ – верхняя челюсть, НЧ – нижняя челюсть

6.3. ТРИБА LAGURINI Kretzoi, 1955

В позднеплейстоценовых фаунах Урала и Западно-Сибирской равнины представлены два рода лагурин:

род Пеструшки степные – *Lagurus* Gloger, 1841. На рассматриваемой территории в современной фауне и позднем плейстоцене род представлен одним видом: пеструшка степная – *L. lagurus* Pallas, 1773;

род Пеструшки желтые – *Eolagurus* Argyropulo, 1946.

Моляры полевок этих родов отличаются размерами (зубы *Lagurus* существенно мельче *Eolagurus*) и конфигурацией жевательной поверхности M3/ и /m1.

Положение нижнего резца – диагональное: корневые отделы /m1 и /m2 лежат снаружи, а /m3 – с лингвальной стороны нижнего резца.

Дентиновые поля основных призм щёчных зубов у современных представителей, как правило, изолированы; у рода *Eolagurus* слияния дентиновых полей на /m1 могут быть существенно больше толщины эмали.

Отложения наружного цемента во входящих углах отсутствуют.

Эмаль дифференцирована по микротусному типу: более тонкая на выпуклых стенках призм, чем на вогнутых, и всегда тоньше в вершинах входящих углов.

Дентиновые тракты на передне-буккальной стороне головки непарной петли, на вершине буккального угла антероконида /m1 BSA4, задней непарной петле M3/, по обеим сторонам непарных лопастей щёчных зубов, а также на вершине LSA2 M1/. У молодых животных эмаль на жевательной поверхности может быть непрерывна.

Корни у щёчных зубов не формируются.

Строение и морфотипические характеристики жевательной поверхности щёчных зубов:

M1/, M2/ – без добавочных петель; от прочих представителей подсемейства пеструшки отличаются прежде всего по особенностям M1/ и M2/ – на внутренних стенках призм T2 имеется складка эмали;

M1/ – передняя непарная лопасть, T1, T2, T3, T4; на внутренней стенке призм T2 имеется складка эмали;

M2/ – передняя непарная лопасть, T2, T3, T4; на внутренней стенке призм T2 имеется складка эмали;

M3/ – передняя непарная лопасть, T2, T3, T4, задняя непарная петля. Представители родов *Eolagurus* и *Lagurus* (как современные, так и их позднеплейстоценовые представители) принципиально различаются по степени сложности жевательной поверхности M3/:

Eolagurus – передняя непарная лопасть, T2, T3, T4, задняя непарная петля вытянутой овальной формы, дентиновое поле которой зачастую широко слито с T4;

Lagurus – передняя непарная лопасть, T2, T3, T4, задняя непарная петля; задняя непарная петля, как правило, в форме трилистника и ее дентиновое поле изолировано от T4; характерны варьирование формы задней непарной петли и изменчивость слияния T3–T4;

/m1 – задняя непарная лопасть, T1, T2, T3, антероконид вторично усложнен: обособляются T4, T5 и в отдельных случаях T6 и передняя непарная петля; изменчивость строения /m1 проявляется в варьировании формы передней непарной петли (глубина входящих углов, ширина передней части). Представители родов *Eolagurus* и *Lagurus* (как современные, так и их позднеплейстоценовые представители) принципиально различаются по степени усложненности антероконида, форме передней непарной петли и степени слияния дентиновых полей:

Eolagurus – на буккальной стороне зуба три входящих угла, на лингвальной – четыре; антероконидный отдел усложнен один раз, его дентиновые поля частично слиты; передняя непарная петля отделена узкой шейкой и имеет округлую, округло-трапециевидную форму; на буккальной стороне может формироваться входящий угол (Малеева, Филева, 1979; Тропин, 1983; Яковлев, 1996).

Lagurus – на буккальной стороне зуба четыре входящих угла, на лингвальной – пять: обособляются Т4, Т5, а в отдельных случаях Т6 и передняя непарная петля; изменчивость строения /m1 проявляется в варьировании формы передней непарной петли (глубина входящих углов, ширина передней части);

/m2 – задняя непарная лопасть, Т1, Т2, Т3, Т4;

/m3 – задняя непарная лопасть, Т1, Т2, Т3, Т4; /m3 вытянут в передне-заднем направлении и по длине сопоставим с /m2.

В плейстоценовое время триба Lagurini была довольно широко распространена в пределах Евразии. Присутствие в видовом составе пеструшек обычно расценивается как показатель степных ландшафтов. В холодные периоды плейстоцена они входили в состав перигляциальных («смешанных») фаун. Наиболее северные находки пеструшек на территории Урала и Западно-Сибирской равнины – несколько севернее 61° с.ш.

6.3.1. Род Пеструшки обыкновенные – *Lagurus* Gloger, 1841. Степная пеструшка – *L. lagurus* Pallas, 1773 (рис. 24)

Для описания и определения ископаемых форм используют морфотипические характеристики M3/ и /m1 (Зажигин, 1969, 1980; Малеева, 1976; Малеева, Нордстрем, 1974; Маркова, 1974, 1982; Rekovets, Nadachowski, 1995; и др.).

Размеры коренных зубов современных степных пеструшек Южного Зауралья (n = 30; min–max, мм):

длина: M1/ – 1,75–2,15; M2/ – 1,45–1,75; M3/ – 1,65–2,05; /m1 – 2,05–2,65; /m2 – 1,25–1,45; /m3 – 1,35–1,7;

ширина: M1/ – 1,0–1,2; M2/ – 0,9–1,05; M3/ – 0,75–0,95; /m1 – 0,7–1,1; /m2 – 0,7–0,85; /m3 – 0,6–0,9.

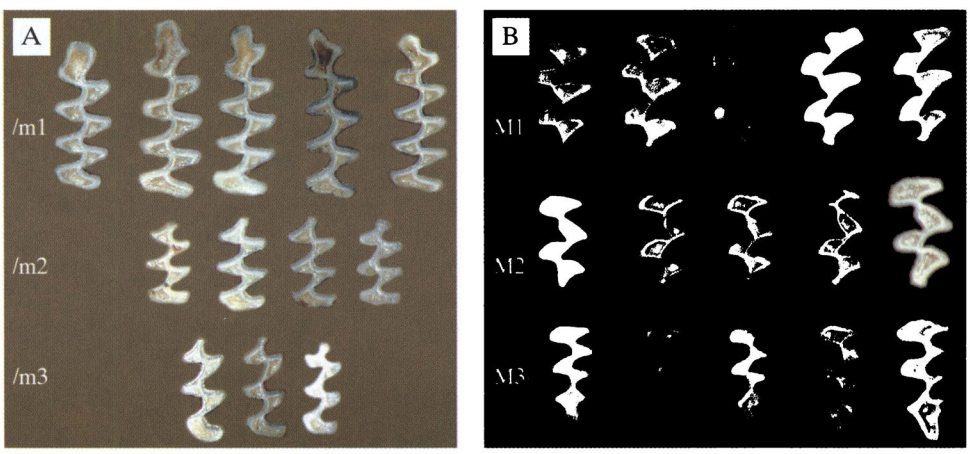


Рис. 24. Жевательная поверхность нижних (А) и верхних (В) щёчных зубов степной пеструшки

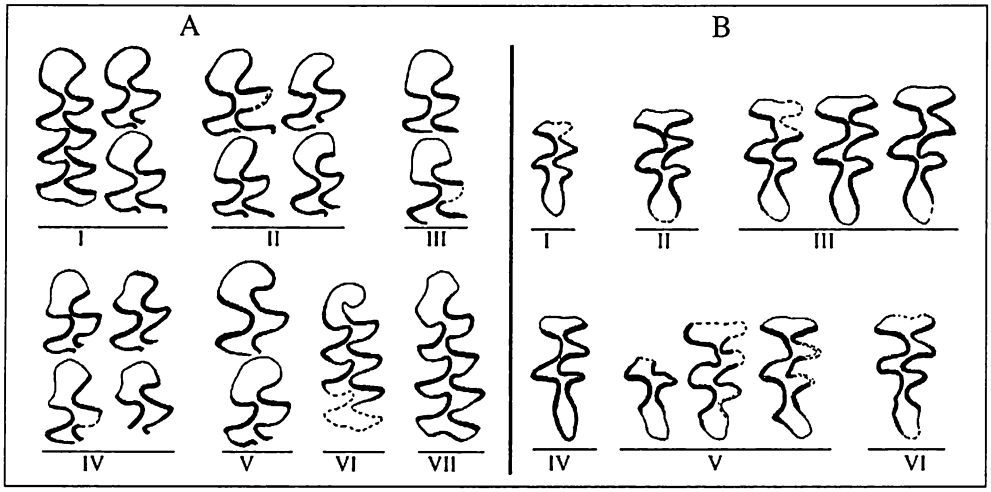


Рис. 25. Морфотипы (I–VII) жевательной поверхности /m1 (A) и M3/ (B) позднеплейстоценовых *E. luteus* Южного Зауралья (по: Малеева, Филева, 1979)

6.3.2. Род Пеструшки желтые – *Eolagurus* Argyropulo, 1946
Желтая пеструшка – *E. luteus* Eversmann, 1840 (рис. 25)

В современной фауне Урала и Западной Сибири желтые пеструшки отсутствуют. В позднем плейстоцене и голоцене были представлены одним видом: пеструшка желтая – *E. luteus* Eversmann, 1840. Она наиболее близка к пеструшке степной, от которой отличается более крупными размерами и более простым строением M3/ и /m1.

Размеры коренных зубов /m1 современных *E. luteus* Зайсанской котловины (min–среднее–max, мм):

длина – 2,85–3,17–3,8;
ширина – 1,00–1,17–1,35.

6.4. РОД ЛЕММИНГИ КОПЫТНЫЕ – *DICROSTONYX* Gloger, 1841

Позднеплейстоценовые копытные лемминги Урала и Западной Сибири относятся, как правило, к *D. gulielmi* или *D.* ex gr. *gulielmi-torquatus*, хотя необходимо отметить, что в более поздних публикациях (Abramson et al., 2004) копытные лемминги из ряда позднеплейстоценовых местонахождений Урала, ранее описанные как *D. gulielmi* или *D.* ex gr. *gulielmi-torquatus*, отнесены к *D. henseli*.

Для зубной системы копытных леммингов характерна значительная внутривидовая изменчивость, проявляющаяся в наличии нескольких вариантов строения каждого щёчного зуба, различающихся по степени развития дополнительных треугольных призм коронки.

Размеры коренных зубов (табл. 3).

Таблица 3

Размеры (min–среднее–max) коренных зубов современных копытных леммингов *D. torquatus* Pallas 1779 (п-ов Ямал), мм

Зубы верхней челюсти	M1/ (*n* = 233)	M2/ (*n* = 227)	M3/ (*n* = 184)
Длина	2,05–2,8–3,38	1,7–2,1–2,5	1,7–2,2–2,7
Ширина	1,15–1,45–1,83	1,15–1,45–1,85	0,95–1,4–1,65
Зубы нижней челюсти	**/m1 (*n* = 180)**	**/m2 (*n* = 177)**	**/m3 (*n* = 149)**
Длина	2,85–3,54–4,2	1,57–1,87–2,25	1,3–1,76–2,3
Ширина	1,0–1,29–1,7	0,97–1,31–1,7	0,82–1,23–1,55

Положение нижнего резца: альвеолярные отделы нижних резцов лежат лингвально по отношению к ряду коренных зубов. Задний край альвеолы резца нижней челюсти доходит практически до конца зубного ряда. Свободные отделы нижних резцов сжаты в боковом направлении.

Верхние резцы без бороздки.

Дентиновые поля призм щёчных зубов на жевательной поверхности максимально разграничены; парные призмы коронки вытянуты в поперечном направлении.

Цемент во входящих углах не откладывается.

Эмаль резко дифференцирована по толщине: на выпуклых стенках парных призм коронки эмалевые грани приблизительно в 3 раза тоньше, чем на вогнутых, лишь вблизи выступающих углов может быть заметно незначительное утолщение эмалевого слоя.

Дентиновые тракты на всех выходящих углах; соответствующие трактам перерывы эмали становятся заметны на жевательной поверхности уже у молодых животных.

Корни у зубов не формируются.

Строение и морфотипические характеристики жевательной поверхности щёчных зубов:

Основные особенности конфигурации призм коронки и рисунка жевательной поверхности – призмы коронки и соответствующие им петли жевательной поверхности максимально разграничены; парные призмы коронки вытянуты в поперечном направлении; число призм коронки всех зубов увеличено по сравнению с другими представителями подсемейства.

M1/ – передняя непарная лопасть, T1, T2, T3, T4, как минимум формируется T5, у современных, как правило, хорошо сформированы T6 и T7;

M2/ – передняя непарная лопасть, T2, T3, T4, как минимум формируется T5, у современных, как правило, хорошо сформированы T6 и могут формироваться дополнительные призмы;

M3/ – передняя непарная лопасть, T2, T3, T4, T5 и в разной степени усложненная задняя непарная петля;

/m1 – задняя непарная лопасть, T1, T2, T3, антероконид усложнен: формируются T4, T5, T6, T7 и передняя непарная петля;

/m2 – задняя непарная лопасть, T1, T2, T3, T4 и начинают формироваться дополнительные слабо выраженные призмы;

/m3 – задняя непарная лопасть, T1, T2, T3, T4 и могут формироваться дополнительные слабо выраженные призмы.

Изменчивость характеристик жевательной поверхности. Для зубной системы копытных леммингов характерна значительная внутривидовая изменчивость, проявляющаяся в наличии нескольких вариантов строения каждого щёчного зуба, различающихся по степени развития дополнительных треугольных призм коронки.

Подходы к оценке изменчивости и таксономической значимости морфотипических характеристик коренных зубов были предложены А.К. Агаджаняном (1973, 1976) и в дальнейшем развиты В.С. Зажигиным (1976, 2003), В.А. Кочевым (1983, 1993), Н.Г. Смирновым (Смирнов, Большаков, 1985; Смирнов и др., 1986, 1997).

Видовое определение современных и ископаемых форм возможно на основании анализа степени усложненности коренных зубов (Смирнов и др., 1997; Зажигин, 2003), т. е. оценки соотношения архаичных и «прогрессивных» морфотипов коренных зубов. Для копытных леммингов плейстоцена Н.Г. Смирновым (Смирнов и др., 1986) была предложена классификация морфотипов коренных зубов, основанная на качественной оценке дополнительных элементов (рис. 26). Для оценки степени развития дополнительных элементов M1/ и M2/ возможно использование и количественных (метрических) показателей (Кочев, 1983; Смирнов и др., 1986, 1997). Соответствующие примеры приведены на прилагаемом компакт-диске.

Изменчивость морфотипических характеристик моляров современных и позднеплейстоценовых копытных леммингов охватывает практически все эволюционные уровни зубной системы рода *Dicrostonyx*.

В течение плейстоцена на рассматриваемой территории были представлены следующие виды: *Dicrostonyx renidens* Zazhigin, 1974, *D. simplicior* Fejfar, 1966, *D. ocaensis* Alexandrova, 1982 (Александрова, 1982), *D. henseli* Hinton, 1910, *D. gulielmi* Sandford, 1870, *D. torquatus* (виды приведены в последовательности от наиболее древнего *D. renidens* к современному копытному леммингу).

Таксономический статус и валидность *D. ocaensis*, *D. henseli* и *D. gulielmi* по-разному оцениваются отдельными исследователями. К. Ковальский (Sutcliffe, Kowalski, 1976) считает, что *D. henseli* и

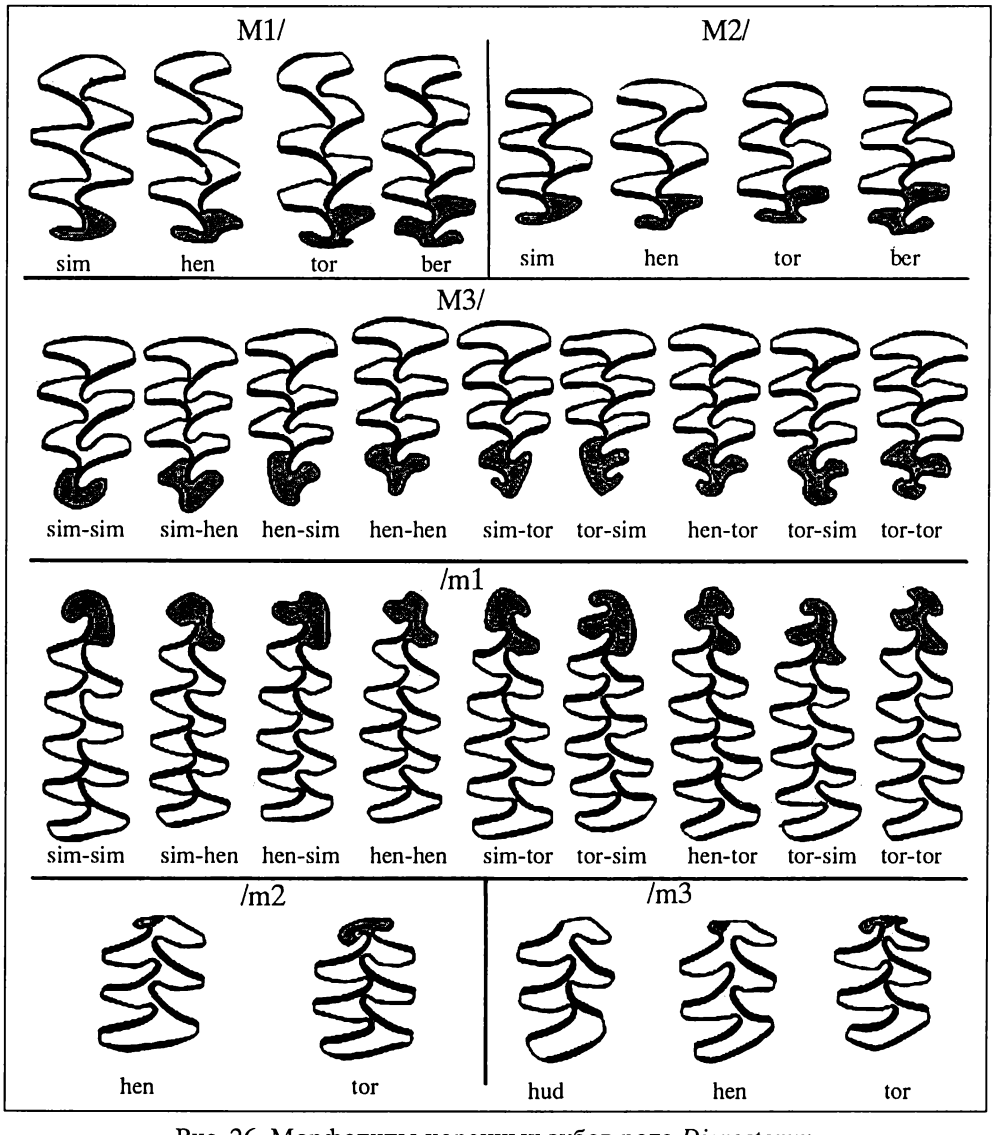


Рис. 26. Морфотипы коренных зубов рода *Dicrostonyx*.
M1/ – первый верхний зуб, M2/ – второй верхний зуб, M3/ – третий верхний зуб; /m1 – первый нижний зуб, /m2 – второй нижний зуб, /m3 – третий нижний зуб. Морфотипы: sim – "simplicior", hud – "hudsonius", hen – "henseli", tor – "torquatus", ber – "beringius". Морфотипы /m1 и M3/ определяются по выраженности входящих углов с буккальной и лингвальной сторон (по: Смирнов и др., 1986)

D. gulielmi могут быть сведены к синонимам. Этой же точки зрения придерживаются А. Надаховский (Nadachowski, 1982), А.К. Маркова (2006), Н.Г. Смирнов (Смирнов и др., 1997) и др., отрицающие таксономическую самостоятельность *D. henseli*.

По мнению А.К. Агаджаняна (Агаджанян, Глушанкова, 1986), морфотипические характеристики моляров *D. ocaensis* соответству-

ют подвидовому рангу – *D. simplicior ocaensis*. В.С. Зажигин (2003) считает выделение самостоятельной таксономической группы *«ocaensis»* неправомерным, поскольку оно не подтверждено имеющимся материалом. Кроме того, он напоминает, что *D. gulielmi* = *D. torquatus*, так как еще М. Хинтон показал идентичность морфологических характеристик моляров этих двух видов. Исходя из объема вида, обозначеннного М. Хинтоном для *D. henseli*, «следует все известные среднеплейстоценовые остатки копытных леммингов Русской равнины относить к *D. henseli*. До сих пор разные исследователи остатки этого вида определяли как *D. simplicior*, *D.* cf. *simplicior*, *D.* ex. gr. *simplicior*, *D.* aff. *gulielmi*» (цит. по: Зажигин, 2003, с. 17–18). Причем это относится и к копытным леммингам среднего плейстоцена Западной Сибири.

Все перечисленные выше авторы указывают на то, что при выделении таксона внутри рода *Dicrostonyx* нельзя ограничиваться морфотипическими характеристиками одного зуба.

Для определения видового статуса копытных леммингов Н.Г. Смирнов (Смирнов и др., 1997) предлагает метод типологизации M1/ и M2/ по морфотипам. Типология зубных систем основана на отнесении выборок к одному из трех известных видов: *D. simplicior*, *D. gulielmi*, *D. torquatus* в тех случаях, когда типичный для данного вида морфотип преобладает в выборке как на M1/, так и на M2/. В пределах каждого вида выделяют три морфы по степени доминирования более простых и более сложных морфотипов на первых и вторых зубах. Кроме видовых форм, Н.Г. Смирнов предлагает выделять, используя открытую номенклатуру, переходные формы, название которых состоит из двух видовых (на первом месте название вида по преобладающему морфотипу).

По мнению Н.Г. Смирнова (Смирнов и др., 1999; Смирнов, Федоров, 2003), эволюция евразийских копытных леммингов осуществлялась по модели прерывистого равновесия, и переход от *D. gulielmi* к *D. torquatus* произошел в интервале 15–13 тыс. лет назад, что демонстрирует скачкообразное увеличение скорости морфологических изменений зубной системы.

Иной взгляд на таксономию плейстоценовых копытных леммингов предлагает В.С. Зажигин (2003), хотя в основе лежит тот же принцип анализа частот морфотипов: в линии *D. simplicior* – *D. torquatus* каждый вид имеет несколько морфотипов M1/ и M2/. На основании степени усложненности коренных зубов В.С. Зажигин выделяет следующие филогенетически связанные виды:

D. renidens Zazhigin – наличие на M1/ и M2/ двух небольших округлых призм, ни одна из которых не достигает формы треугольника; на /m2 зачатки дополнительного образования на передней призме. Время существования – конец эпохи Матуяма – начало Брюнес; руково-

дящая форма поздней стадии олерского комплекса млекопитающих Колымской низменности (Шер и др., 1979; Зажигин, 2003).

D. simplicior Fejfar – на M1/ и M2/ дополнительная оформившаяся призма; изменчивость M2/ допускает отдельные экземпляры с морфотипом "henseli"; морфотипическая изменчивость /m2 очень широка – от "simplicior" до "torquatus". В окскую ледниковую эпоху у *D. simplicior* были отмечены один морфотип M1/ – "simplicior" и два морфотипа M2/ – "simplicior" и "henseli". Время появления – ранний неоплейстоцен; вид широко распространен в средних широтах Евразии (Fejfar, 1966; Kowalski, 1977; Nadachowski, 1982; Агаджанян, Глушанкова, 1986; Смирнов и др., 1986; и др.).

D. henseli Hinton – наличие на /m3 одного или двух дополнительных элементов на передней призме этого зуба и более сложные морфотипы M1/ и M2/, что отличает его от *D. simplicior*: в днепровское время у M1/ и M2/ два морфотипа – "simplicior" и "henseli", а в позднемосковское время три – "simplicior", "henseli" и "torquatus".

D. gulielmi Sanford = *D. torquatus* Pallas – поздний плейстоцен – современность. Изменчивость современного *D. torquatus* описывается четырьмя морфотипами – "simplicior", "henseli", "torquatus" и "beringius".

Как мы уже отмечали ранее (Смирнов и др., 1986), наличие среди современных представителей рода *Dicrostonyx* таких видов, как *D. torquatus* и *D. hudsonius*, находящихся на разной стадии усложнения жевательной поверхности моляров, может свидетельствовать о том, что и в течение плейстоцена могла существовать такая же ситуация, т. е. в пределах плейстоценового ареала рода копытных леммингов одновременно могли существовать виды, различающиеся в масштабе по крайней мере «одной эволюционной ступени».

6.5. ТРИБА LEMMINI Miller, 1896

Традиционно триба Lemmini рассматривается в составе трех родов: род *Lemmus* Link, 1795 – настоящие лемминги; род *Myopus* Miller, 1910 – лесные лемминги и род *Synaptomys* Baird, 1857 – болотные лемминги (Громов, Поляков, 1977; Павлинов, 2003). В. фон Коенигсвальд и Л.Д. Мартин (Koenigsvald, Martin, 1984) предлагают поднять таксономический статус этой группы до уровня подсемейства Lemminae, в пределах которого выделяются две трибы: триба Synaptomyini, включающая современные и ископаемые формы болотных леммингов и их предковые формы, и триба Lemmini, включающая роды настоящих и лесных леммингов. На необходимость выделения болотных леммингов в самостоятельную трибу Synaptomyini указывают и другие исследователи (Feifar, Repenning, 1998; Abramson, Nadachowski, 2001).

Рис. 27. Зубные ряды *L. sibiricus* (*1*) и *M. schisticolor* (*2*).
А – левый зубной ряд нижней челюсти; В – левый зубной ряд верхней челюсти

В позднеплейстоценовой и современной фауне Урала и Западно-Сибирской равнины представлены два рода леммин:

лемминги настоящие – *Lemmus* Link, 1795, в рассматриваемом регионе один вид – лемминг сибирский *L. sibiricus* Kerr, 1792 (рис. 27, *1*);

лемминги лесные – *Myopus* Miller, 1910, один вид – *M. schisticolor* Lilljeborg, 1844 (рис. 27, *2*).

Зубы болотных леммингов довольно хорошо отличаются от зубов настоящих и лесных прежде всего большей асимметричностью буккальных и лингвальных призм и морфотипическими характеристиками /m1 и M3/ (Koenigswald, Martin, 1984). Морфотипические различия моляров лесных и настоящих леммингов не столь очевидны. На мой взгляд, строгих дискриминирующих признаков для разных видов настоящих и лесных леммингов не выявлено, несмотря на имеющиеся данные по специфике рисунка жевательной поверхности коренных зубов (Агаджанян, 1972а; Абрамсон, 1986а, б; Abramson, Nadachowski, 2001; Chaline, Graf, 1988; Chaline et al., 1989; Koenigswald, Martin, 1984; Nadachowski, 1982; и др.). Поскольку морфотипические характеристики моляров настоящих и лесных леммингов перекрываются, для их идентификации зачастую предлагают использовать положение альвеолярного бугра резца на нижней челюсти (см. рис. 18, *1*, *2*) (Громов, Поляков, 1977) или размерные характеристики жевательной поверхности моляров (Агаджанян, 1972а; Смирнов и др., 1986, 1997; Chaline et al., 1989).

Размеры коренных зубов (табл. 4).

По абсолютным размерам настоящие лемминги значительно крупнее, чем лесные, как и размер их коренных зубов, однако этот признак подвержен значительной возрастной и внутривидовой изменчивости. Поэтому для диагностики используются относительные размеры: условная площадь – произведение длины на ширину (Агаджанян, 1972) или их отношение (Смирнов и др., 1997). Размерные показатели могут быть использованы для определения родов и видов Lemmini при наличии значительных выборок, результаты измерения которых обрабатываются математическими методами. Достовер-

Таблица 4

Размеры щёчных зубов (в числителе – длина, мм, в знаменателе – ширина жевательной поверхности зуба, мм) современных *Lemmus sibiricus* (п-ов Ямал) и *Myopus schisticolor* (Северный Урал) (min – минимальное значение, m – среднее, max – максимальное значение)

Признак	*L. sibiricus*			*M. schisticolor*		
	min	m	max	min	m	max
M1/	2,25 / 1,25	2,83 / 1,51	3,4 / 1,85	2,50 / 1,15	2,69 / 1,27	2,85 / 1,35
M2/	1,75 / 0,9	2,197 / 1,29	2,55 / 1,55	1,9 / 1,05	2,09 / 1,85	2,25 / 1,25
M3/	1,9 / 1,0	2,64 / 1,33	3,25 / 1,6	2,05 / 1,15	2,5 / 1,3	2,27 / 1,5
/m1	2,6 / 1,15	3,27 / 1,5	4,0 / 1,75	2,6 / 1,15	2,8 / 1,2	3,0 / 1,4
/m2	1,8 / 1,0	2,26 / 1,33	2,75 / 1,6	1,85 / 1,1	2,0 / 1,25	2,25 / 1,35
/m3	1,55 / 1,0	2,09 / 1,34	2,84 / 1,65	1,5 / 1,1	1,8 / 1,32	2,0 / 1,55

ность определения не абсолютна. Так, определение родовой принадлежности зубов представителей трибы по отношению длины к ширине M3/ с использованием дискриминантного анализа возможно с ошибкой, которая в среднем составляет 12 % (Смирнов и др., 1997).

Задача видового определения намного усложняется в тех случаях, когда она не сводится к выбору между двумя видами разных родов (как, например, для территории Урала и Западной Сибири – между *M. schisticolor* и *L. sibiricus*). Необходимо отметить, что размеры *L. amurensis* очень близки к *M. schisticolor* (см. соответствующий раздел на прилагаемом компакт-диске).

Положение нижнего резца: альвеолярная часть нижнего резца расположена с внутренней стороны (лингвально) щёчных зубов, конец резца не заходит дальше середины /m3 (расположен на уровне конца альвеолы /m2 у лесных леммингов и доходит до середины /m3 – у настоящих леммингов).

Верхние резцы сильно искривлены, их основания внутри челюсти достигают средней части переднего отдела M1/ (Огнев, 1948); на верхних резцах неясная продольная борозда на передней поверхности сдвинута к их внутреннему краю (Громов, Поляков, 1977).

Дентиновые поля призм щёчных зубов /m1, /m2, M1/, M2/ изолированы.

Отложения наружного цемента во входящих углах очень обильные, цемент плотный (при большом увеличении заметна пористость).

Эмаль на передних и задних стенках призм по толщине дифференцирована слабо, но утончается в вершинах входящих углов.

Дентиновые тракты выражены на всех выходящих вершинах призм.

Призматическая складка на буккальной стороне антероконида /m1 отмечена в единичных случаях как для современных, так и ископаемых настоящих леммингов (Абрамсон, 1986б; Chaline, 1972). Ж. Шалин (Chaline, 1972) отмечает, что она негомологична призматической складке, формирующейся на буккальной стороне антероконида полевок рода *Mimomys*.

Марка (эмалевый островок) на антерокониде /m1 отмечена только на очень молодом экземпляре (Смирнов и др., 1986).

Корни у щёчных зубов не формируются (зубы с постоянным ростом).

Строение и морфотипические характеристики жевательной поверхности щёчных зубов настоящих и лесных леммингов:

По конфигурации жевательной поверхности представители трибы значительно отличаются от прочих полевок: лингвальные и буккальные призмы асимметричны, входящие углы глубоко заходят за центральную ось зубов, что наиболее выражено на M3/ и /m3;

M1/, M2/ – без добавочных петель;

M1/ – передняя непарная лопасть, T1, T2, T3, T4; внутренние петли несколько меньше наружных;

M2/ – передняя непарная лопасть, T2, T3, T4; внутренние петли несколько меньше наружных; BRA1 очень глубокий и доходит до лингвальной стороны передней непарной лопасти;

M3/ – передняя непарная лопасть, T2, как правило, представленные одним дентиновым полем, широко слитые T3–T4, задняя непарная петля: T2 вытянут в диагонально-поперечном направлении и соединен с непарной лопастью вблизи внутренней стенки зуба.

Наиболее изменчиво строение M3/. Для оценки изменчивости M3/ можно использовать морфотипический подход на основании качественных характеристик жевательной поверхности (Nadachowski, 1982). Так, выделяют четыре морфотипа M3/ (Абрамсон, 1986б; Abramson, 1993) по степени разделения 3-й и 4-й призм коронки: морфотип I – полное слияние с образованием единого пространства на жевательной поверхности при схождении вершин противолежащих входящих углов практически в одну точку; морфотип II – начало разделения 3-й и 4-й призм коронки (вершина BRA2 чуть ниже вершины LRA2); морфотип III – неполное разделение 3-й и 4-й призм коронки и соответствующих им дентиновых полей; морфотип IV – полное разделение. Кроме того, варьирует положение точки смыкания LRA2 и BRA2 – в центре или смещено относительно средней линии к наруж-

ной или внутренней стороне зуба. Варьирует и форма задней непарной петли (Абрамсон, 1986б).

Оценка усложненности задней непарной петли может быть проведена и с использованием количественных характеристик степени выраженности входящих углов (Смирнов и др., 1986):

/m1 – на жевательной поверхности пять полностью изолированных дентиновых полей: задняя непарная лопасть, T1, T2, T3, передняя непарная петля. Передняя непарная петля в виде трилистника с узкой передней частью – либо заостренной (в большинстве случаев), либо слегка округлой за счет развитого внутреннего входящего угла. Ширина внутренних треугольных петель жевательной поверхности несколько больше наружных.

/m2 – на жевательной поверхности пять изолированных полей: задняя непарная лопасть, T1, T2, T3, T4; у T4 нет передней эмалевой грани, его передняя стенка часто выпуклая. Наружные петли меньше внутренних, LRA1 очень глубокий и может доходить до буккального края T1, за счет чего задняя непарная лопасть часто может быть соединена с T1 вблизи наружного края зуба.

/m3 – четыре дентиновых поля, разделенных полностью: задняя непарная лопасть, T1, T2, T3, T4. Очень крупный T1. С наружной стороны только одно поле (T2), размеры которого значительно уступают остальным. LRA1 очень глубокий и доходит до буккального края T1. Задняя непарная лопасть соединена с T1 вблизи наружного края зуба.

6.6. РОД ОНДАТРЫ – *ONDATRA* Link, 1795

В фауне Урала и Западной Сибири один вид – *O. zibethicus* Linnaeus, 1766 (рис. 28, 29).

Акклиматизированный американский вид. Животные, завезенные в Западную Европу из Северной Америки (юго-востока Канады) в 1905 г., относились, скорее всего, к подвиду *O. z. zibethicus* (Лавров, 1953). В Свердловскую область ондатра интродуцирована в 1930 г., в Ямало-Ненецкий округ – в 1936 г., несколько групп животных в 1956 г. были завезены на Ямал (Природа Ямала, 1995). В Западной Сибири на территории Новосибирской, Омской и Курганской областей акклиматизирована в 1935–1936 гг. (Малькова и др., 2003).

Размеры коренных зубов – крупные (min–max):

длина, мм: /m1 – 6,3–7,4; /m2 – 3,2–4,2; /m3 – 3,1–3,7; M1/ – 4,4–5,3; M2/ – 3,4–4,5; M3/ – 4,0–5,0;

ширина, мм: /m1 – 2,7–3,5; /m2 – 2,3–3,0; /m3 – 2,0–2,4; M1/ – 3,0–3,3; M2/ – 2,5–3,15; M3/ – 2,2–2,7.

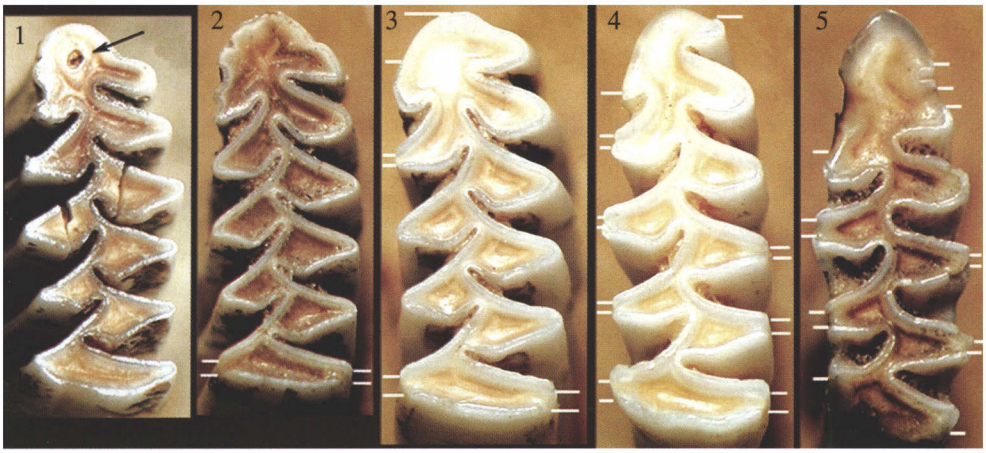


Рис. 28. Первые нижние коренные зубы ондатры на разных стадиях (1–5) сформированности коронки

Общая длина жевательной поверхности M1–3/ – не менее 11 мм.

Положение нижнего резца – диагональное: /m1, /m2 – снаружи от альвеолярной части резца, /m3 – внутри или над ним. Нижний резец заходит за foramen dentale.

Дентиновые поля призм щёчных зубов изолированы.

Отложения наружного цемента во входящих углах крупноячеистые, слабо заметные у молодых экземпляров (Агаджанян, 1993).

Эмаль на передних и задних стенках призм одинакова по толщине, утончается во входящих углах. У молодых животных эмаль относительно тонкая, по мере стирания коронки эмаль утолщается.

Дентиновые тракты выражены и достигают жевательной поверхности по мере стирания коронки.

Корни у щёчных зубов формируются.

Строение и морфотипические характеристики жевательной поверхности щёчных зубов:

M1/ – передняя непарная лопасть, T1, T2, T3, T4;

M2/ – передняя непарная лопасть, T2, T3, T4;

M3/ – передняя непарная лопасть, T2, T3, T4. Степень отделения T4 от задней непарной петли варьирует за счет неодинакового развития BRA3. Если этот входящий угол выражен, то с наружной стороны M3/ может быть небольшой четвертый выступающий элемент. На буккальной стороне задней непарной петли может формироваться призматическая эмалевая складка;

/m1 – задняя непарная лопасть, T1, T2, T3, антероконид усложнен: T4, T5, как правило, T6 и T7 и передняя непарная петля грибовидной формы. У старых особей T6 и T7 широко сливаются с передней непарной петлей. Для отдельных

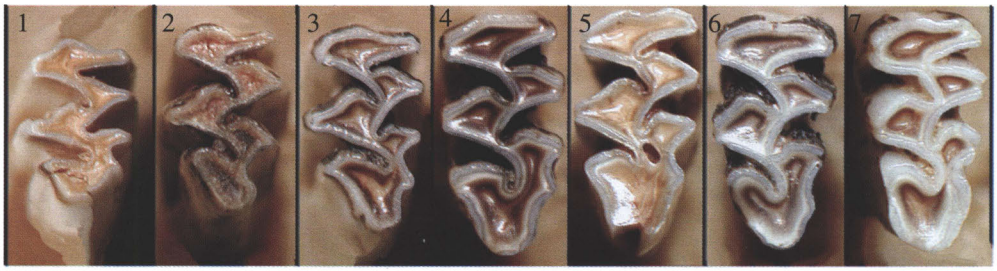


Рис. 29. Третьи верхние коренные зубы ондатры на разных стадиях (1–7) сформированности коронки

экземпляров, принадлежащих очень молодым животным, на головке передней непарной петли отмечено наличие марки;

/m2 – задняя непарная лопасть, T1, T2, T3, T4;

/m3 – задняя непарная лопасть, T1, T2, T3 T4 (T4 может быть слит с T3).

Данные о времени акклиматизации ондатры в отдельных регионах Евразии могут быть использованы для датирования и тафономического анализа костеносных слоев в позднеголоценовых местонахождениях фаун мелких млекопитающих.

Исследование североамериканских современных и позднеплейстоценовых ондатр показало (Mihlbachler et al., 2002), что размеры /m1 могут отражать особенности условий существования.

6.7. РОД ПОЛЕВКИ ВОДЯНЫЕ – *ARVICOLA* Lacepede, 1799

В современной и позднеплейстоценовой фауне Урала и Западной Сибири был представлен одним видом:

полевка водяная – *A. terrestris* Linnaeus, 1758 (= *A. amphibius* Linnaeus, 1758) (рис. 30). На территории Урала и Западной Сибири обитает, по крайней мере, 3 подвида (Громов, Поляков, 1977; Огнев, 1950):

A. (*t.*) *meridionalis* Ognev, 1923 – южная водяная полевка (лесостепи и степи);

A. (*t.*) *pallasii* Ognev, 1913 – обская водяная полевка (лесная – лесотундровая зоны севера от Урала до Якутии);

A. (*t.*) *variabilis* Ognev, 1938 – сибирская водяная полевка (юг Сибири, Алтай).

Для первой половины позднего плейстоцена Зауралья А.Г. Малеевой (Малеева, Елькин, 1986) описаны два подвида: *A. t. alabugensis* Maleeva et Elkin, 1986 (территория Южного Зауралья) и *A. t. malkovi* Maleeva et Elkin, 1986 (территория Среднего Зауралья). Позднеплейстоценовые подвиды мельче современных водяных полевок, обитающих на тех же территориях.

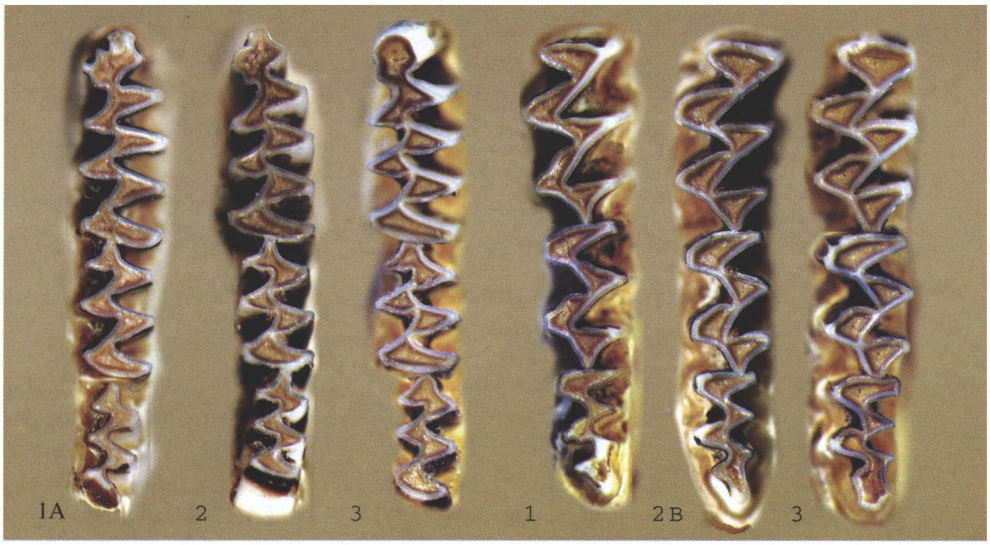


Рис. 30. Форма жевательной поверхности щёчных зубов нижней (А) и верхней (В) челюстей (левый зубной ряд) у молодых (1, 2) и взрослых (3) *A. terrestris*

Размеры коренных зубов современных водяных полевок Зауралья (min–max):

длина, мм: M1/ – 2,95–3,8; M2/ – 2,2–2,85; M3/ – 2,1–2,85; /m1 – 3,55–4,5; /m2 – 2,15–2,75; /m3 – 1,65–2,65;

ширина, мм: M1/ – 1,4–2,2; M2/ – 1,35–1,95; M3/ – 1,0–1,6; /m1 – 1,35–2,0; /m2 – 1,2–1,8; /m3 – 0,85–1,45.

Общая длина жевательной поверхности M1–3/ не менее 7 мм.

Положение нижнего резца – диагональное: корневые отделы /m1 и /m2 лежат снаружи, а /m3 – с лингвальной стороны нижнего резца. Альвеолярный бугор у взрослых животных может быть очень хорошо выражен.

Дентиновые поля призм щёчных зубов изолированы.

Отложения наружного цемента во входящих углах плотные, хорошо заметные.

Эмаль довольно толстая, во входящих углах всегда утончается, у *A. terrestris* более тонкая на выпуклых стенках призм. Дифференциация эмали по толщине не всегда отчетливо заметна. У древних форм *Arvicola* эмаль может быть дифференцирована по мимомисному типу – более толстая на выпуклых стенках дентиновых призм (Koenigswald, 1973; Агаджанян, Ербаева, 1983; Kratochvil, 1980; Heinrich, 1982, 1990). Для современных водяных полевок отмечена изменчивость характера дифференциации эмали с возрастом (Kratochvil, 1980; Heinrich, 1982, 1990). J. Kratochvil (1980) показал, что в онтогенезе толщина эмали зубов современных полевок меняется в соответствии с тенденциями, наблюдаемыми на палеонтологи-

ческом материале в последовательности выделяемых хроновидов от *Mimomys savini* до *Arvicola terrestris*.

В настоящее время большинство исследователей для определения таксономической принадлежности ископаемых форм используют индекс толщины эмали – SDQ (Heinrich, 1987, 1990; Maul et al., 1998а, б; и др.) (см. соответствующий раздел на прилагаемом компакт-диске).

Дентиновые тракты – на передней непарной петле /m1, задней непарной петле M3/, по обеим сторонам непарных лопастей щёчных зубов, а также на вершине LSA2 M1/. У молодых животных эмаль на жевательной поверхности непрерывна.

Корни у щёчных зубов не формируются.

Строение и морфотипические характеристики жевательной поверхности щёчных зубов:

рисунок жевательной поверхности коренных зубов в целом как у поздних *Mimomys* – группы "*savini*" и "*intermedius*";

M1/, M2/ – без добавочных петель;

M1/ – передняя непарная лопасть, T1, T2, T3, T4;

M2/ – передняя непарная лопасть, T2, T3, T4;

M3/ – передняя непарная лопасть, T2, T3, T4 широко слит с задней непарной петлей, формируя ее наружный выступающий угол, задняя непарная петля. Изменчивость формы задней непарной петли в случае широкого слияния с ней T4 обусловлена наличием внутреннего входящего угла. Максимальная степень развития входящих углов в области задней непарной петли соответствует выемке, за счет чего форма петли может быть близка к трилистнику либо к перевернутой запятой;

/m1 – задняя непарная лопасть, T1, T2, T3, вторично упрощенный антероконид (в данном случае – передняя непарная петля). Передняя непарная петля в виде трилистника обычно с хорошо развитыми входящими углами с обеих сторон. Головка передней непарной петли крупная, округлая или с небольшими вершинками на наружной и/или внутренней стороне;

/m2 – в большинстве случаев T3–T4 слиты широко;

/m3 – попарные слияния дентиновых полей T1–T2 и T3–T4.

Возрастная изменчивость рисунка жевательной поверхности проявляется в наличии складок эмали в пределах передней и задней непарной петли, заостренности вершин выходящих углов, а также в степени развития BRA3 и LRA4 на /m1, за счет чего в основании передней непарной петли может быть отделено дентиновое поле в виде ромба или имеется дополнительное треугольное поле. Ювенильная складчатость (рис. 30, 1A, 1B, 2A) может проявляться и на других дентиновых призмах всех щёчных зубов.

6.8. РОД ПОЛЕВКИ СЕРЫЕ – *MICROTUS* Schrank, 1798 (рис. 31)

Самый многочисленный и широко распространенный род полевок. Представление о составе рода существенно различается у разных авторов. В составе рода выделяют от 7 до 15 подродов, 50–60 видов (Громов, Поляков, 1977; Павлинов, 2003). В наиболее широкой трактовке в состав этого таксона включают еще и роды *Lasiopodomys* Lataste, 1887, *Chionomys* Miller, 1908, *Blanfordimys* Argropulo, 1933, *Proedromys* Thomas, 1911 и *Volemys* Zagorodnyuk, 1990.

Для территории Урала и Западной Сибири отмечены подроды: *Pallasiinus* Kretzoi, 1964 (виды *M.* (*P.*) *oeconomus* Pallas, 1776 и вымерший позднеплейстоценовый – *M.* (*P.*) *malei* Hinton 1907 (возможный таксономический статус – подвид *M. oeconomus*)); *Stenocranius* Kastchenko, 1901 (*M.* (*S.*) *gregalis* Pallas, 1779); *Alexandromys* Ognev, 1914 (*M.* (*A.*) *middendorffi* Poljakov, 1881 и (для ряда позднеплейстоценовых местонахождений рассматриваемой территории) *M.* (*A.*) *hyperboreus* Vinogradov, 1934, которую часто рассматривают как синоним или подвид *M. middendorffi*); *Microtus* s. str. (*M.* (*M.*) *arvalis* Pallas, 1778; *M.* (*M.*) *rossiaemeridionalis* Ognev, 1924; *M.* (*M.*) *agrestis* Linnaeus, 1761).

Размеры коренных зубов мельче, чем у рода *Arvicola*.

Положение нижнего резца – диагональное: корневые отделы /m1 и /m2 лежат снаружи, а /m3 – с лингвальной стороны нижнего резца. Задний конец резца расположен выше нижнечелюстного отверстия (Громов, Поляков, 1977) и у взрослых животных, как правило, образует хорошо заметный альвеолярный бугор на наружной поверхности сочленовного отростка.

Верхние резцы сильно искривлены и их основания внутри челюсти достигают верхнего основания M1/.

Дентиновые поля основных призм щёчных зубов у видов, встреченных на рассматриваемой территории, изолированы. Слитые дентиновые поля противолежащих призм часто имеются на /m3 и M3/, реже – на /m2.

Отложения наружного цемента во входящих углах плотные, хорошо заметные.

Эмаль дифференцирована по «микротусному» типу: более тонкая на выпуклых стенках призм, во входящих углах всегда утончается.

Дентиновые тракты у взрослых животных на передней непарной петле /m1, задней непарной петле M3/, по обеим сторонам непарных лопастей щёчных зубов, а также на вершине LSA2 M1/.

Корни у щёчных зубов не формируются.

Строение и морфотипические характеристики жевательной поверхности щёчных зубов:

M1/, M2/ – у большинства видов без добавочных петель (количество дентиновых призм на M1/ и M2/ соответствен-

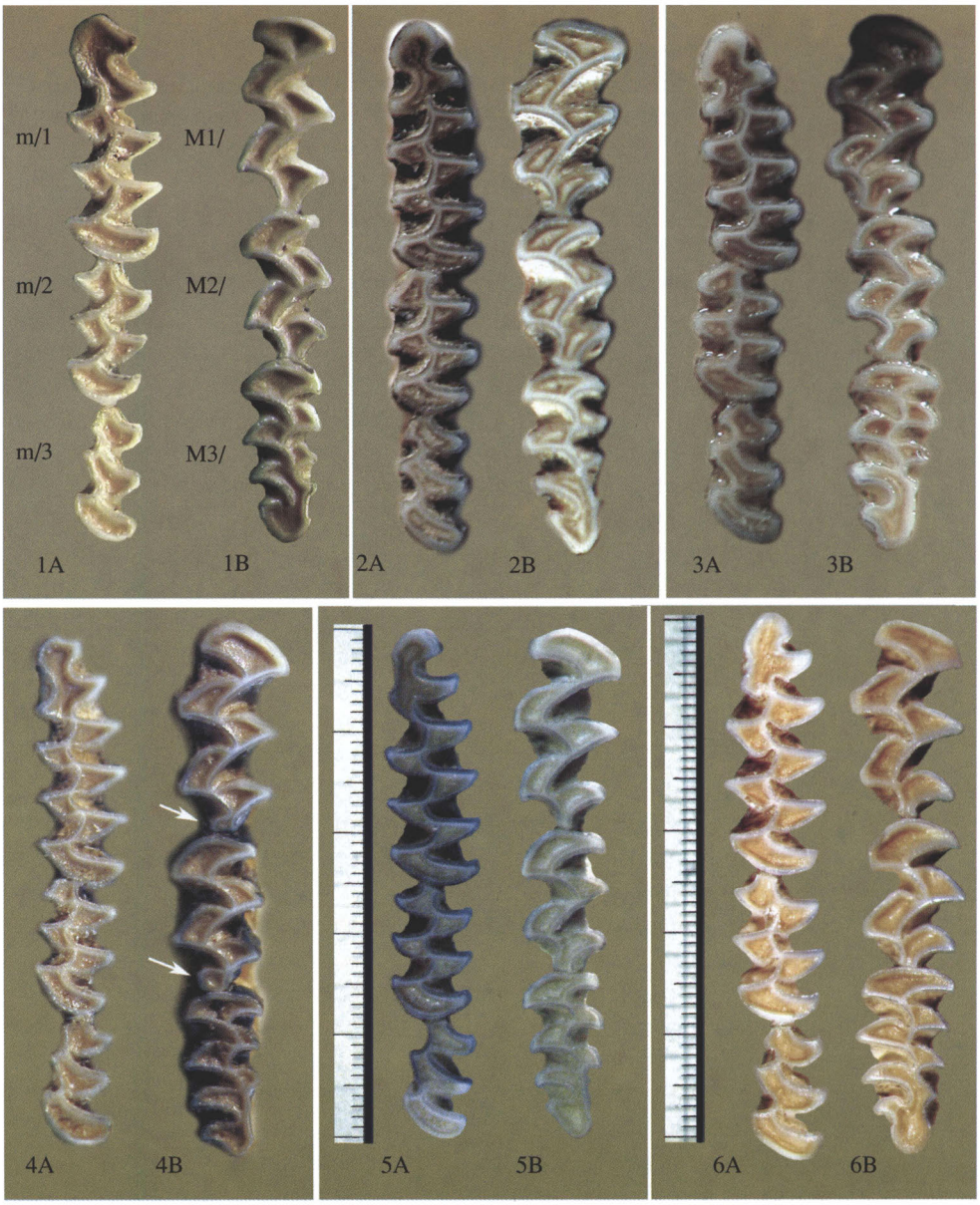


Рис. 31. Жевательная поверхность щёчных зубов нижней (А) и верхней (В) челюстей серых полевок (левые зубные ряды).

1 – *M. oeconomus*, 2 – *M. arvalis*, 3 – *M. rossiaemeridionalis*, 4 – *M. agrestis*, 5 – *M. gregalis*, 6 – *M. middendorffi*

но 5 и 4); у *M.* (*M.*) *agrestis* и североамериканского вида *M.* (*Mynomes*) *pennsilvanicus* Ord, 1815 на M2/ и часто на M1/ формируются дополнительные недоразвитые призмы. Некоторые тенденции к усложнению M2/ и M1/ отмечены и для полевок группы «арвалис» (Markova, 2000; Wolf et al., 2003);

M1/ – передняя непарная лопасть, T1, T2, T3, T4; у *M.* (*M.*) *agrestis* зачастую после T4 формируется небольшая дополнительная недоразвитая призма;

M2/ – передняя непарная лопасть, T2, T3, T4; у *M.* (*M.*) *agrestis* после T4 формируется небольшая дополнительная недоразвитая призма;

M3/ – передняя непарная лопасть, T2, T3, T4 у разных видов в разной степени слит с задней непарной петлей, которая в разных таксонах усложнена в разной степени;

/m1 – задняя непарная лопасть, T1, T2, T3, антероконид в разной степени вторично усложнен в разных подродах (количество дополнительных призм от 2 (полностью сформированные T4, T5) до 4 (T6 и T7 в составе параконида). Наиболее сложные зубы – у пашенных полевок (антероконид может быть усложнен дважды). В подродах, отмеченных на рассматриваемой территории, дентиновые поля основных призм (T1, T2, T3) в типичном случае изолированы;

/m2 – задняя непарная лопасть, T1, T2, T3, передняя непарная призма (T4), как правило, изолированы; иногда может быть выражено слияние между дентиновым полем передней непарной призмы и T3;

/m3 – задняя непарная лопасть, попарно слитые дентиновые поля T1–T2 и T3–T4.

Возрастная изменчивость рисунка жевательной поверхности проявляется в наличии складок эмали в пределах передней и задней непарной петли, заостренности вершин выходящих углов. Ювенильная складчатость может проявляться и на других дентиновых призмах всех щёчных зубов.

Диагностика: *M. agrestis* – отличается от всех других серых полевок Евразии формированием дополнительных призм на M2/ и часто – на M1/; для других видов диагностика возможна по морфотипическим характеристикам антероконидного отдела /m1, а для полевок, относящихся к «арвалисно-агрестисной» группе морфотипов, – по биометрическим параметрам /m1.

Морфотипические характеристики жевательной поверхности определяются числом дентиновых призм, их формой и степенью слияния дентиновых полей на жевательной поверхности. Слияние дентиновых полей основных дентиновых призм (T1–T3) не типично для серых по-

левок, хотя у некоторых видов (например, у обыкновенной и восточноевропейской полевок) могут быть встречены единичные экземпляры с неполным разделением призм T1–T2, T2–T3. Слияние T4–T5 как типичный вариант строения m1/ характерно только для современных представителей подрода *Terricola*. Полевки этого подрода в фауне Урала и Сибири не встречаются (ни в настоящее время, ни в прошлом).

По характеру усложненности антероконидного отдела, степени слияния дентиновых полей его элементов изменчивость /m1 плейстоценовых и современных полевок Урала и Западно-Сибирской равнины может быть классифицирована на следующие морфотипические группы: экономусно-нивалисная; питимисная (террикольная); грегалисная; арвалисно-агрестисная.

Как следует из названий групп, морфотипические характеристики соответствуют определенным таксонам и могут быть использованы при видовом определении. Необходимо подчеркнуть, что между разными группами морфотипов могут быть переходные формы, и часто выбор морфотипа зависит только от опыта и «художественного видения» исследователя. Более объективными (но не исключающими качественный анализ морфотипов) являются методы, основанные на анализе морфометрических данных. Это касается видов, морфотипические характеристики которых существенно перекрываются, и их видовая дифференциация может быть оценена по репрезентативным выборкам современных животных. Прежде всего это касается полевок групп «arvalis», «middendorffi» и *M. agrestis* (Маркова, Бородин, 2005), а также видов-двойников группы «arvalis» – *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Маркова и др., 2003).

Экономусно-нивалисная группа морфотипов /m1 среди плейстоценовых и современных полевок рода *Microtus* Урала и Западно-Сибирской низменности характерна для *M. oeconomus* и вымершего вида *M. malei*. Кроме того, моляры, по морфотипическим параметрам сопоставимые с названными выше таксонами, отмечены для рода *Chionomys* Miller, 1908. В настоящее время полевки этого рода на рассматриваемой территории не обитают, но соответствующие им /m1 обнаружены в местонахождениях нижнего течения Иртыша, датируемых рубежом среднего–позднего плейстоцена (Смирнов и др., 1986).

«Питимисные» варианты морфотипов /m1 среди плейстоценовых и современных полевок рода *Microtus* могут быть встречены у *M.* (*Stenocranius*) *gregalis*, *M.* (*Microtus*) *arvalis* s. l. или *M.* (*M.*) *agrestis* (Большаков и др., 1980; Brunet-Lecomte et al., 1996) (рис. 32).

Различия между «грегалисными» и «арвалисно-агрестисными» морфотипами /m1 (рис. 33). Для дифференциации «грегалисных» морфотипов, характерных для подрода *Stenocranius*, и «арвалисно-агрестисной» группы морфотипов нужно использовать признак «открытости» – «закрытости» входящего угла BRA3 (в обозначении

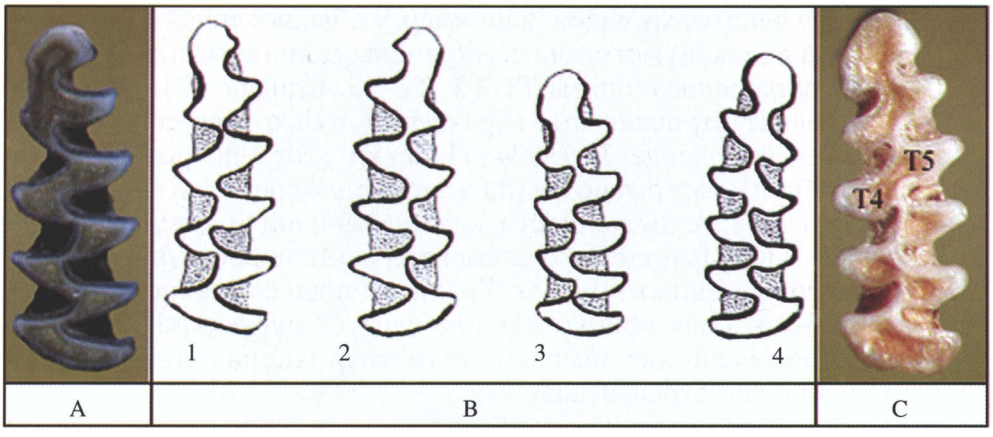


Рис. 32. Питимисные морфотипы /m1 серых полевок:
A – /m1 *Microtus* (*S.*) *gregalis*; B:1, 2 – /m1 *M.* (*M.*) *agrestis*; 3, 4 – *M.* (*M.*) *arvalis* (по: Brunet-Lecomte et al., 1996); C – /m1 *Microtus* (*T.*) sp. (на территории Урала и Сибири не отмечены)

В.А. Кочева (1986) – Bsa3). В целом в грегалисной группе морфотипов входящий угол на лингвальной стороне головки антероконида, как правило, существенно больше, чем на буккальной. Входящий угол на буккальной стороне (BRA3 – на рис. 33 обозначен стрелкой), по выражению В.А. Кочева (1986), «открыт – т. е. не ограничен спереди «нависающей»» BSA4. Если входящий угол на буккальной стороне антероконида закрыт «нависающей» гранью BSA4, то исследуемый экземпляр следует отнести к полевкам групп «arvalis», «middendorffi» или *M. agrestis*.

При видовом определении по морфотипическим характеристикам наряду с параметрами антероконидного отдела могут привлекаться дополнительные признаки, отражающие специфику общей конфигурации /m1. У полевок подрода *Stenocranius* буккальные входящие углы не загнуты в задне-переднем направлении, что придает рисунку жевательной поверхности более стройную форму по сравнению с другими конфигурациями.

Арвалисно-агрестисная группа морфотипов. Если первые коренные зубы *M. oeconomus* и *M. gregalis* довольно хорошо отличаются от зубов остальных серых полевок по качественным морфотипическим характеристикам антероконидного отдела /m1, то дифференциация *M. agrestis*, *M. arvalis* sensu lato и *M.* ex gr. *middendorffi* осложнена имеющимися переходными формами. В настоящее время ареал темной полевки *Microtus agrestis* перекрывается с областью распространения *M. arvalis* s. l. и частично – с ареалом полевки Миддендорфа (*M.* ex gr. *middendorffi*). Обыкновенные полевки и полевка Миддендорфа территориально разобщены, и в настоящее время их ареалы не соприкасаются (Мейер и др., 1996). В то же время в составе плейстоценовых фаун Западной Сибири остатки *M.* ex gr. *middendorffi* и *M. agrestis*

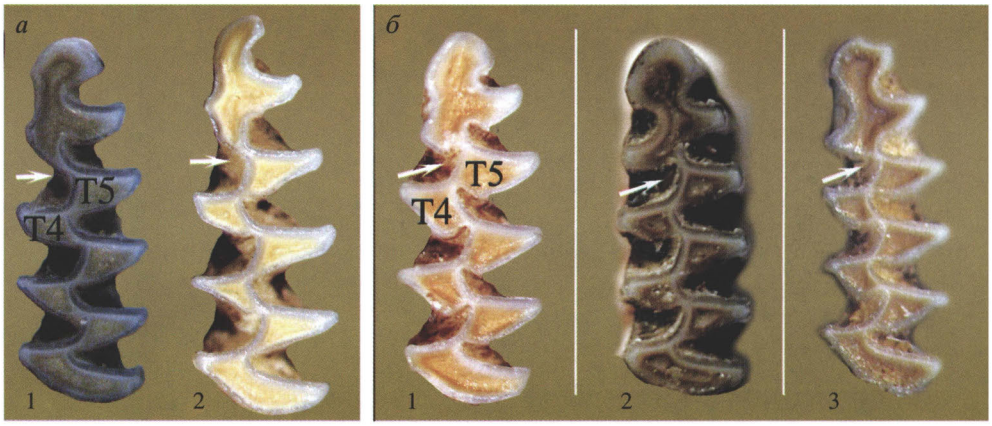


Рис. 33. Различия между грегалисными (*а*) и арвалисно-агрестисными (*б*) морфотипами /m1:

а: 1 – *M.* (*S.*) *gregalis gregalis* Pallas, 1778, 2 – *M.* (*S.*) *gregalis major* Ognev, 1918; *б*: 1 – *M.* (*A.*) *middendorffi*, 2 – *M.* (*M.*) *arvalis*, 3 – *M.* (*M.*) *agrestis*

встречены совместно с *M.* ex gr. *arvalis* (Смирнов и др., 1986; Borodin, 1996).

Дифференциация /m1 *M. agrestis* и *M. arvalis* актуальна для районов их совместного обитания как в настоящее время, так и в плейстоцене, прежде всего для территории Европы. А. Надаховский (Nadachowski, 1984) показал, что европейские *M. arvalis* довольно хорошо дифференцируются от *M. agrestis* по длине жевательной поверхности (*L*) и «косой» ширине основания передней непарной петли антероконидного отдела (*W*2).

Дифференциация /m1 *M. agrestis* и *M. middendorffi* актуальна для фаун северных районов, где вероятно совместное обитание этих видов. В качестве дискриминирующего признака в данном случае использован показатель асимметрии первых нижних зубов, определяемый как отношение ширины от оси зуба до вершины T3 (BF) к ширине от оси зуба до вершины T2 (Смирнов и др., 1997).

Видовая диагностика /m1 *M. agrestis*, *M. arvalis* и *M. middendorffi* Урала и Западной Сибири возможна с использованием дискриминантных функций по комплексу линейных промеров жевательной поверхности зуба (Маркова, Бородин, 2005). Более подробно см. соответствующий раздел на прилагаемом компакт-диске.

6.8.1. Полевка-экономка – *M.* (*P.*) *oeconomus* Pallas, 1776 (рис. 34, 35)

Видовая диагностика этого вида осуществляется по рисунку жевательной поверхности /m1: дентиновое поле головки антероконидного отдела широко слито с лингвальным основным треугольником анте-

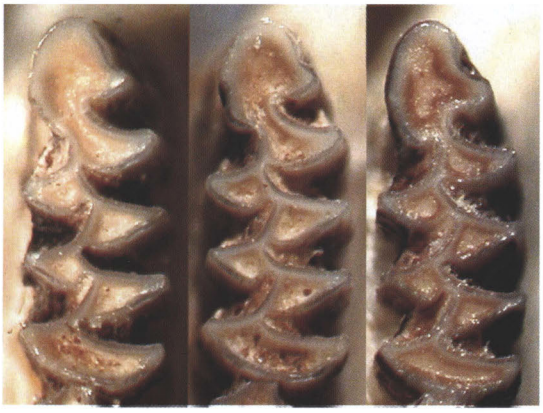


Рис. 34. Варианты рисунка жевательной поверхности современных *M.* (*P.*) *oeconomus* Pallas, 1776 (Средний Урал)

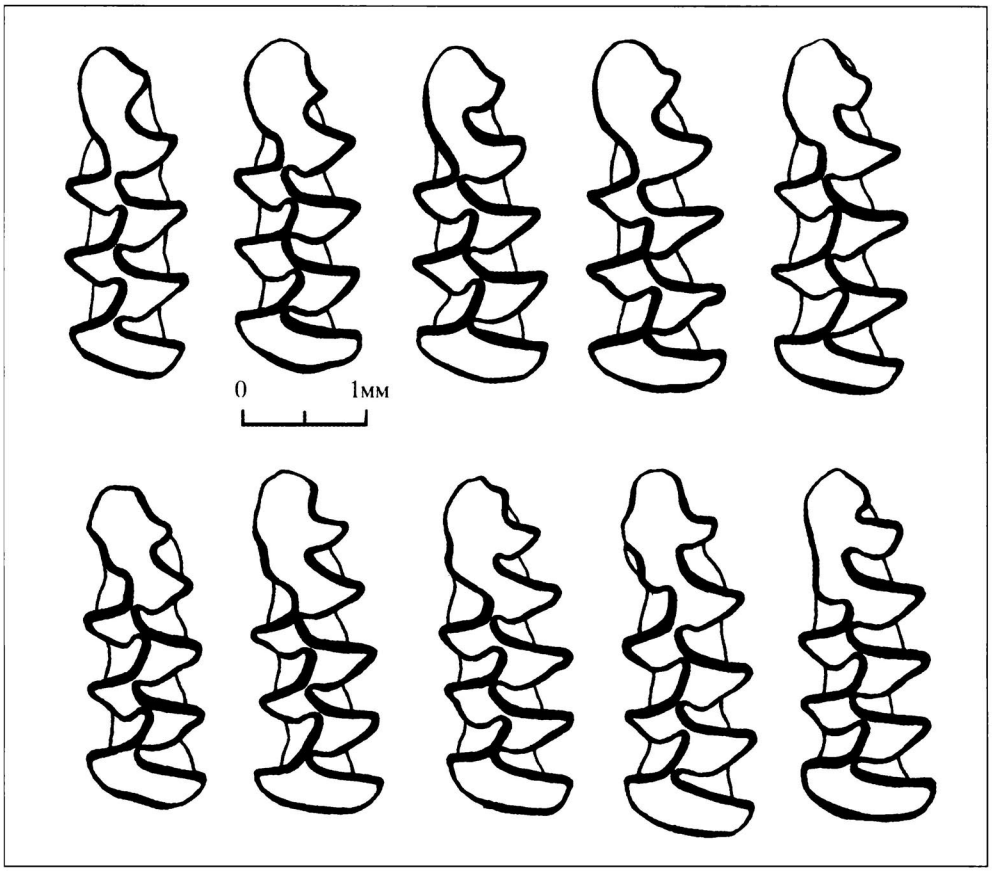


Рис. 35. Некоторые варианты морфотипов *M. oeconomus* из местонахождений среднего-позднего плейстоцена Западно-Сибирской низменности (по: Смирнов и др., 1986)

роконидного комплекса и несколько вытянуто в передне-заднем направлении; дентиновое поле буккального основного треугольника антероконидного отдела изолировано.

Все многообразие вариантов строения антероконидного отдела /m1 полевки-экономки можно разбить на три основные группы морфотипов:

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 для вида *M.* (*P.*) *oeconomus*, то морфотипы III группы относятся обычно к группе «резервных» или группе «уклоняющихся» (Большаков и др., 1980; Малеева, 1971; Рековец, 1978). Следует подчеркнуть, что подобные морфотипы описаны как для ископаемых, так и для современных полевок-экономок (Зажигин, 1980; Nadachowski, 1982).

В плейстоценовых фаунах Урала и Западной Сибири полевка-экономка входит в состав фаун лесостепного, таежного и тундрового облика, но не обнаружена в видовом составе плейстоценовых местонахождений, расположенных на территории современных тундр и лесотундр Западной Сибири (Смирнов и др., 1986; Borodin, 1996; Borodin et al., 1996). С юга на север доля полевок в фауне уменьшается. 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 – в результате реализации его высокой экологической пластичности.

6.8.2. †*M.* (*P.*) ?*malei* Hinton, 1907 (рис. 36)

Зубы без корней, с обильным отложением наружного цемента во входящих углах, дифференциация эмали менее выражена, чем у современных серых полевок. Характерно дентиновое слияние полей антероконидного комплекса /m1 по экономусному типу. Встречаются в пределах Голарктики начиная с раннего неоплейстоцена до позднего неоплейстоцена (Громов, Поляков, 1977). Находки *M. malei* в Англии, Европе, Сибири свидетельствуют о широком распространении этого вида в течение плейстоцена.

Среди современных полевок зубы с подобным строением антероконидного отдела характерны и для рода *Chionomys* (Громов, Поляков, 1977; Chaline, 1972; Pascal et al., 2003). Современное географическое распространение *Chionomys* обнаруживает довольно сложную структуру, обусловленную как экологическими, так и историческими

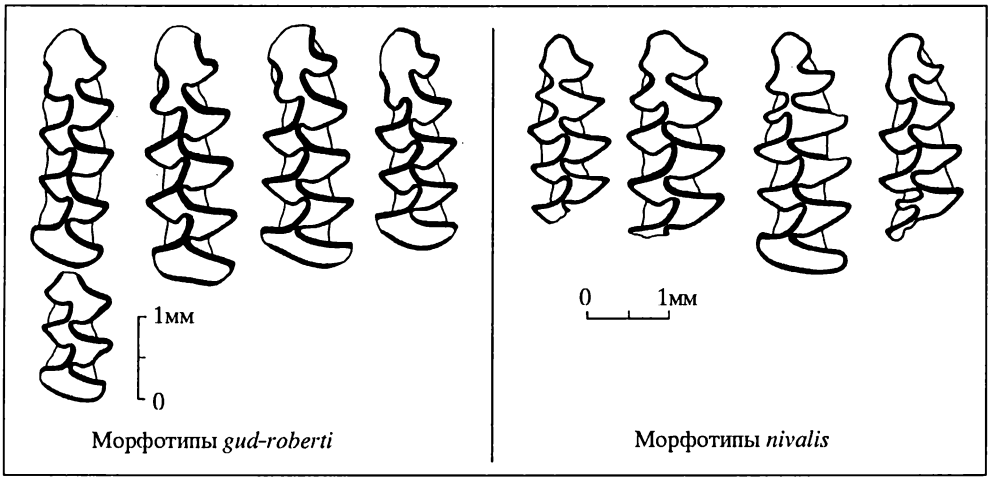


Рис. 36. Рисунок жевательной поверхности *M.* (*P.*) *malei* (морфотипы *gud-roberti*) и *Microtus* sp. (морфотипы *nivalis*) из местонахождений Нижнего Иртыша

факторами. Считается, что эволюция этого таксона ограничивалась только территорией Европы и Юго-Западной Азии (Nadachowski, 1992; Janeau, Aulagnier, 1997). Ранее мы отмечали (Смирнов и др., 1986), что среди западно-сибирских полевок, отнесенных к *M.* (*P.*) *malei*, по рисунку жевательной поверхности /m1 выделяется группа, соответствующая III и IV морфотипам *Ch.* ex gr. *gud-roberti*, описанных Г.Ф. Барышниковым и Г.И. Барановой (1983), а среди моляров *Microtus* sp. ряд экземпляров соответствует морфотипам, описанным А. Надаховским (Nadachowski, 1991) для *Ch. nivalis* Martins, 1842.

Некоторые варианты /m1 западно-сибирских полевок из местонахождений Нижнего Иртыша, описанных как *Microtus* (*P.*) *malei* (морфотипы *gud-roberti*) и *Microtus* sp. (морфотипы *nivalis*) (по: Смирнов и др., 1986), представлены на рис. 36.

Таксономический статус и родственные связи этих полевок требуют дальнейшего изучения.

6.8.3. Полевка Миддендорфа – *M.* (*A.*) *middendorffi* Poljakov, 1881 (рис. 37)

Морфотипически близка к полевке северосибирской *M.* (*A.*) *hyperboreus* Vinogradov, 1934.

Вопрос о систематическом статусе полевок Миддендорфа и северосибирской неоднократно обсуждался в литературе (Matthey, Zimmermann, 1961; Ляпунова, Кривошеев, 1969; Покровский и др., 1970, 1975; Гилева, 1972; Юдин и др., 1976; Большаков и др., 1980). Мы разделяем точку зрения о видовой самостоятельности этих двух форм полевок (Огнев, 1950; Громов, Поляков, 1977; Агаджанян, Ер-

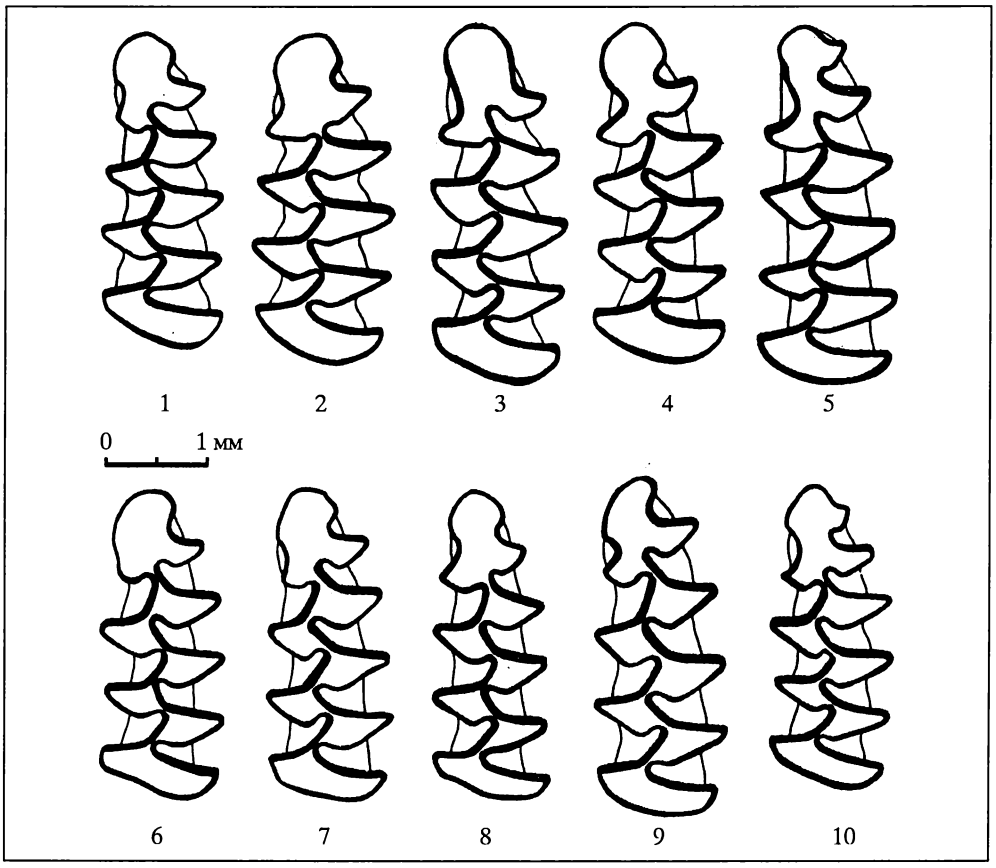


Рис. 37. Варианты рисунка жевательной поверхности /m1 современных *M. middendorffi* (по: Смирнов и др., 1986)

баева, 1983; Мейер, 1986; Павлинов, Россолимо, 1987; Россолимо, 1995; Литвинов, 2001; и др.), но четких критериев для дифференциации ископаемых остатков этих форм предложить на данный момент не можем.

Microtus ex gr. *middendorffi-hyperboreus* из четвертичных отложений севера Западной Сибири принадлежат, очевидно, к предковой форме полевок Миддендорфа, входящей в настоящее время в состав тундрового териокомплекса Западной Сибири наряду с леммингами и узкочерепной полевкой. Коренные зубы имеют строение, характерное для серых полевок. На внутренней стороне /m1 четыре хорошо выраженных входящих угла, а на внешней – три. На головке антероконидного комплекса начинают формироваться последующие входящие углы, причем в большинстве случаев внутренний входящий угол выражен гораздо сильнее наружного. В целом рисунок жевательной поверхности моляров зверьков этой группы обладает промежуточ-

ными чертами между морфотипами групп «arvalis», «gregalis» и продвинутыми морфотипами "oeconomus". В отличие от узкочерепных полевок входящий угол на буккальной стороне антероконида (BRA3) у них закрыт «нависающей» гранью BSA4.

Зубы ископаемых западно-сибирских полевок *M.* (*A.*) ex gr. *middendorffi-hyperboreus* могут быть разделены на две группы морфотипов. В группу морфотипов «hyperboreus» (Смирнов и др., 1986) отнесены моляры, соответствующие описаниям А.К. Агаджаняна (1982). Для них характерна узкая, нерасширяющаяся передняя доля антероконида, значительно оттянутый назад наружный треугольник параконида. В группу морфотипов «middendorffi» отнесены моляры с рисунком жевательной поверхности, встречающейся у современных полевок Миддендорфа. Моляры этой группы по форме в большинстве случаев имеют промежуточные черты между морфотипами групп «arvalis–agrestis» и «gregalis». Одно из отличий «грегалисных» морфотипов /m1 полевки Миддендорфа от одноименных моляров узкочерепной полевки – форма переднего наружного входящего угла. Для *M. middendorffi* характерен более плавный излом его режущей эмалевой стенки, а дентиновое поле головки антероконидного отдела заходит за вершину входящего угла.

6.8.4. Узкочерепная полевка – *M.* (*S.*) *gregalis* Pallas, 1778

В четвертичных фаунах всречается, по крайней мере, с конца раннего плейстоцена.

На территории Урала и Западно-Сибирской низменности в настоящее время этот вид представлен двумя подвидами, в том числе различающимися и по размерам: *M.* (*S.*) *g. major* Ognev, 1918 и *M.* (*S.*) *g. gregalis* Pallas.

При оценке эволюционного уровня узкочерепных полевок можно использовать как количественные показатели – выраженность буккального угла передней непарной петли (Смирнов и др., 1986), так и качественные – соотношение морфотипов (Большаков и др., 1980). Схема морфологических преобразований вида достаточно подробно изучена на всей территории Евразии (см. соответствующий раздел на прилагаемом компакт-диске).

На мой взгляд, все многообразие морфотипов узкочерепных полевок можно свести к трем группам (рис. 38):

I – отсутствие на буккальной стороне передней непарной петли входящего угла, передняя непарная петля выпукло-округлая или прямая (морфотипы I и II – по А.Г. Малеевой (Большаков и др., 1980), морфотип I – по Л.И. Рековцу (1985)).

II – входящий угол на буккальной стороне намечается или хорошо заметен, но всегда развит слабее, чем с лингвальной стороны (морфотипы III и IV – по А.Г. Малеевой (Большаков и др., 1980)).

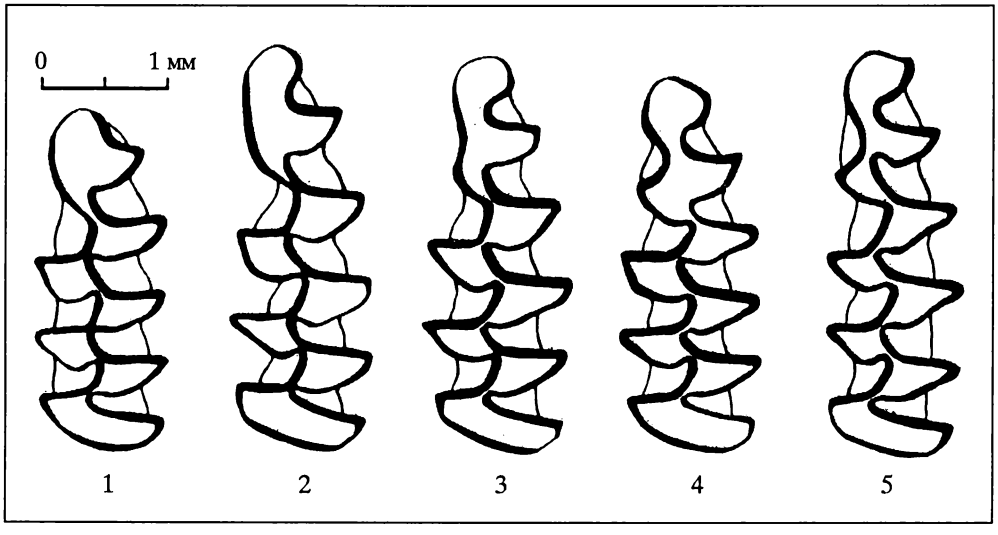


Рис. 38. Основные морфотипы /m1 узкочерепной полевки (по: Смирнов и др., 1986): 1, 2 – морфотип I; 3 – морфотип II; 4, 5 – морфотип III

III – входящие углы хорошо развиты, что может приводить к усложнению передней непарной петли (морфотипы V–VII – по А.Г. Малеевой (Большаков и др., 1980), морфотип III – по Л.И. Рековцу (1985)).

Как видно, эти группы соответствуют предложенным А.Г. Малеевой (Большаков и др., 1980): 1 – грегалоидная; 2 – грегало-микротидная; 3 – микротидная. При оценке эволюционного уровня узкочерепных полевок можно использовать как количественные показатели – выраженность буккального угла передней непарной петли (Смирнов и др., 1986), так и качественные – соотношение морфотипов (Большаков и др., 1980). Следует отметить, что «резервные» по А.Г. Малеевой морфотипы относились нами к какой-либо из трех групп.

Общее направление эволюции узкочерепных полевок на протяжении плейстоцена проявляется в снижении доли простых и увеличении доли сложных морфотипов (рис. 39). Все экземпляры первых нижних коренных зубов, отнесенные к этому виду, не выходят за границы размерных и морфотипических характеристик, описанных для *M. gregalis* Pallas (Агаджанян, 1971; Большаков и др., 1980; Головачев и др., 2001; Громов, Поляков, 1977; Дупал, 1998, 2000а, б; Зажигин, 1980; Малеева, 1977; Смирнов и др., 1990; Кочев, 1991; Мотузко, 1992; Малеева, Шувалова, 1980; Маркова, 1986; Рековец, 1978, 1985, 1994; Смирнов, 1996; Тютькова, 1991; Nadachowski, 1982; Válóczi, 1999; и др.). Изменение во времени соотношения трех типов передней непарной петли антероконидного отдела узкочерепной полевки на территории Западно-Сибирской низменности не противоречит тенденциям, описанным для узкочерепной полевки других регионов (Больша-

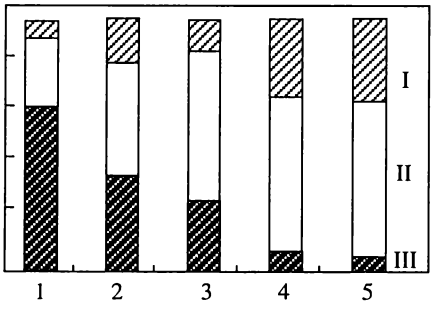


Рис. 39. Соотношение морфотипов /m1 *M. gregalis* из ископаемых и современных выборок Западно-Сибирской равнины.
1 – Чембакчино (средний неоплейстоцен); 2 – Ярсино (рубеж среднего и позднего неоплейстоцена); 3 – 430-й км (конец позднего неоплейстоцена); 4 – отловы современных *M. gregalis major* (Южный Ямал); 5 – отловы современных *M. gregalis gregalis* (Курганская обл.)

ков и др., 1980; Малеева, 1977; Nadachowski, 1982; и др.). Наибольшая доля I, «архаичной», группы приходится на среднеплейстоценовых узкочерепных полевок из местонахождений Чембакчино и Семейка; в местонахождении Ярсино (начало позднего плейстоцена) при значительной доле первой группы морфотипов уже преобладает II группа «типичных» морфотипов и увеличивается доля III. В позднеплейстоценовых местонахождениях из низовьев Оби (430-й км) доля II группы еще больше возрастает и практически достигает уровня, характерного для современных популяций как северного, так и южного подвида.

Таким образом, степень сложности антероконидного отдела /m1 может использоваться для определения относительного геологического возраста вмещающих пород (Большаков и др., 1980; Маркова, 1982; Смирнов и др., 1986; Рековец, 1994; и др.). На современном материале выявлены случаи асимметричного строения жевательной поверхности левого и правого /m1 у *M.* (*S.*) *g. major* (Малеева, Шувалова, 1980).

Вопросы подвидовой систематики и закономерностей географической изменчивости узкочерепной полевки на всем ареале распространения рассматривались рядом авторов (Дупал, 1998; 2000а, б; Голенищев, Петровская, 2002; и др.), однако половой диморфизм по морфологическим признакам при этом не выявлен. Возрастная изменчивость проявляется в быстром росте до 3 мес. и более замедленном – до 7 мес. Картина географической изменчивости признаков мозаичная и в основном не соответствует подвидовой структуре *M. gregalis*. На севере наблюдается частичная клинальная изменчивость признаков – их значения увеличиваются на восток от Большеземельской тундры до устья Лены, а далее значения признаков уменьшаются (Голенищев, Петровская, 2002). Т.А. Дупал (2000а) показала, что изменчивость краниометрических признаков степного подвида узкочерепной полевки на юге Западной Сибири выражается в увеличении их размеров в северном и юго-восточном направлениях.

Все плейстоценовые местонахождения Нижнего Прииртышья и Приобья находятся вне ареалов современных подвидов узкочерепной полевки, поэтому интересен вопрос о «родственных» отношениях ископаемых *M. gregalis* с современными северными и южными западно-

сибирскими подвидами узкочерепной полевки. Так, А.Г. Малеева (Большаков и др., 1980; Малеева, 1983) считает, что в течение неоплейстоцена в Среднем Зауралье на одних территориях обитали две формы узкочерепной полевки – крупная и мелкая. Первая из них мигрировала в северном направлении и стала предковой формой северного подвида, а вторая, отступая в южном направлении, дала начало современному южному подвиду.

На наш взгляд (Смирнов и др., 1986), образование двух подвидов узкочерепной полевки на территории Западно-Сибирской низменности произошло вследствие разрыва сплошного ареала неоплейстоценовой *M. gregalis* в ходе ландшафтно-климатических изменений на рубеже неоплейстоцен–голоцен. Как уже отмечалось, *M. gregalis major* и *M. g. gregalis* изолированы географически друг от друга таежной зоной и хорошо отличаются по морфологическим, физиологическим и экологическим характеристикам (Шварц, 1963; Шварц, Большаков, 1979; и др.). По одонтологическим признакам, 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 I и увеличения доли III морфотипа.

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 различия между двумя современными подвидами и выявить их родственные отношения с плейстоценовыми формами этого вида (Смирнов и др., 1986). По размерам плейстоценовые полевки Западной Сибири занимают промежуточное положение между современными подвидами. В последнее время появились работы (Дупал, 2000а, б; Головачев и др., 2001; Голенищев, Петровская, 2002; Струкова, 2003; и др.), в которых анализируется взаимосвязь изменения размеров узкочерепных полевок с ландшафтно-географическими факторами, в том числе с температурными, с привлечением данных как по ископаемым, так и по современным формам. Необходимо констатировать, что выводы разных исследователей неоднозначны. Автору наиболее близка точка зрения Т.В. Струковой (2003), показавшей, что на протяжении позднего плейстоцена и голоцена характер изменения размеров /m1 рассматриваемого вида совпадает с колебаниями палеоклимата, и южный подвид является прямым потомком плейстоценовых полевок, обитавших на территории Зауралья и юга Западной Сибири. Если

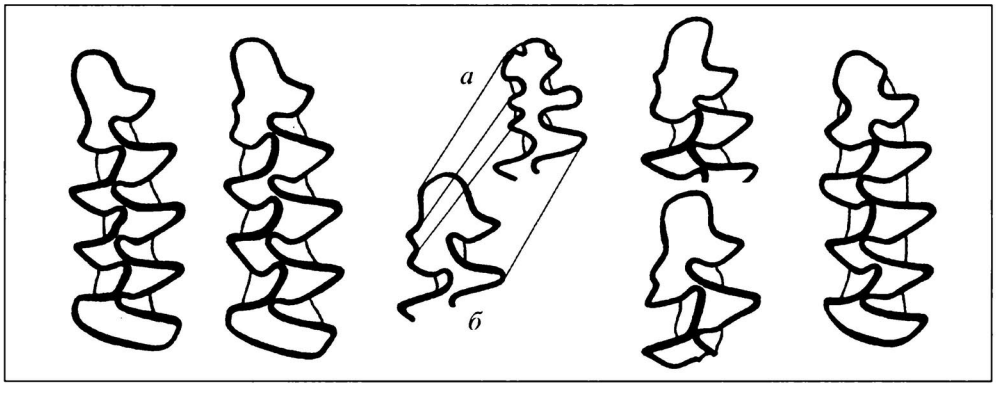


Рис. 41. Некоторые варианты морфотипов /m1 плейстоценовых *M.* ex gr. *arvalis* из местонахождений Западно-Сибирской равнины (по: Смирнов и др., 1986):
а – жевательная поверхность зуба очень молодого экземпляра, *б* – контур альвеолярной части того же зуба

ности современных видов двойников из группы "arvalis" по комплексу признаков /m1 с использованием методов многомерной статистики.

6.8.6. Темная пашенная полевка – *M.* (*M.*) *agrestis* Linnaeus, 1761 (рис. 42–44)

В фауне Урала и Западной Сибири встречается, по крайней мере, со среднего плейстоцена.

Этот вид определяется прежде всего по характерному строению второго и первого верхних коренных зубов, которые по сравнению с зубами других евразийских полевок этого рода имеют (прежде всего M2/) небольшую дополнительную призму в задней части зуба. Первые нижние коренные зубы не имеют столь характерных признаков, и чаще всего при описании их относят к группе *Microtus* ex gr. *arvalis-agrestis*, поскольку для /m1 темной и обыкновенной полевок характерен ряд переходных морфотипов. Возможно образование «питимисного ромба» (слияние T4–T5 на /m1).

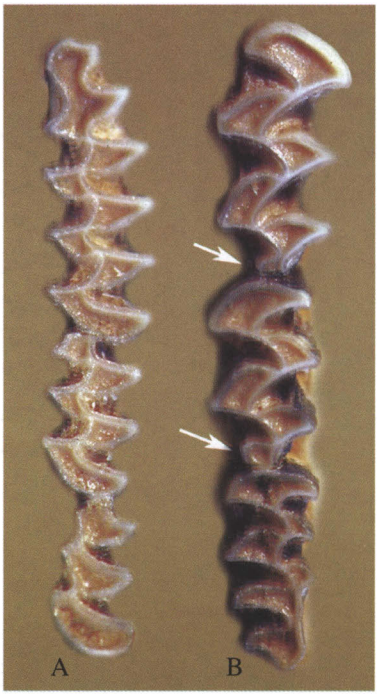


Рис. 42. Вид жевательной поверхности нижнего (A) и верхнего зубного ряда (B) *Microtus agrestis* Linnaeus, 1761. Стрелкой отмечены дополнительные призмы на M1/ и M2/

морфотипические характеристики моляров свидетельствуют об однонаправленном процессе на протяжении неоплейстоцена в сторону усложнения рисунка жевательной поверхности /m1, то, вероятно, размерные характеристики во многом могут объясняться климатическими факторами. Эту точку зрения подтверждают данные Н.Г. Смирнова (Смирнов и др., 2007), показавшего, что подвидовая дифференциация *M.* (*S.*) *g. major* и *M.* (*S.*) *g. gregalis* произошла 3–4 тыс. лет назад (переход от условий голоценового оптимума к современной природно-климатической обстановке). На недавнюю дифференциацию южного и северного адаптивных типов узкочерепной полевки Западной Сибири указывают и данные по филогеографии узкочерепных полевок, полученные по генетическим дистанциям цитохрома “b” (Абрамсон, 2006).

6.8.5. *M.* (*M.*) *arvalis* sensu lato (рис. 40, 41)

В настоящее время в Уральском регионе обитают два вида-двойника группы «arvalis», различающиеся по кариотипу, но морфологически и экологически чрезвычайно сходные: *M. arvalis* sensu stricto (2*n* = 46) и *M. rossiaemeridionalis* (2*n* = 54) (Малыгин, 1983; Малыгин и др., 1994; Мейер и др., 1996; Большаков и др., 2000; Маркова и др., 2003; и др.). Обычно диагностика для ископаемых фаун проводится до уровня *M. arvalis* sensu lato.

Рисунок передней непарной петли антероконидного отдела довольно изменчив. У наиболее типичных экземпляров приближается по форме к трилистнику. У отдельных экземпляров /m1 позднеплейстоценовых западно-сибирских *Microtus* (*M.*) ex gr. *arvalis* из местонахождения Ярсино формируется призматическая складка на буккальной стороне передней непарной петли антероконидного отдела (Смирнов и др., 1986). Возможно образование «питимисного ромба» (слияние T4–T5 на /m1).

Е.А. Марковой (Маркова, 2003, 2006; Маркова и др., 2003; Бородин и др., 2006) показана высокая эффективность определения видовой принадлеж-

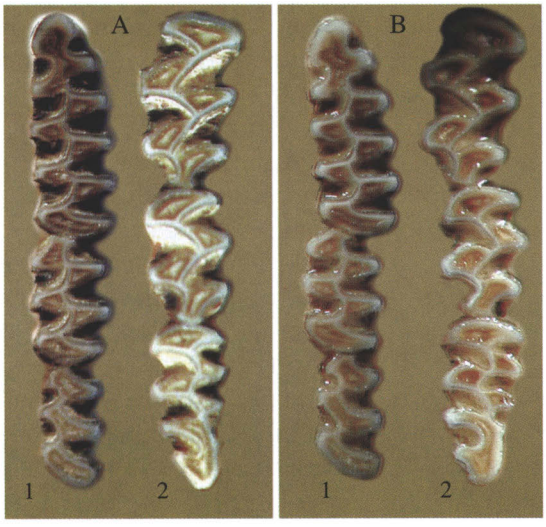


Рис. 40. Щёчные зубы современных *M. arvalis* Pallas, 1778 (A) и *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 (B).
1 – зубной ряд нижней челюсти, 2 – зубной ряд верхней челюсти

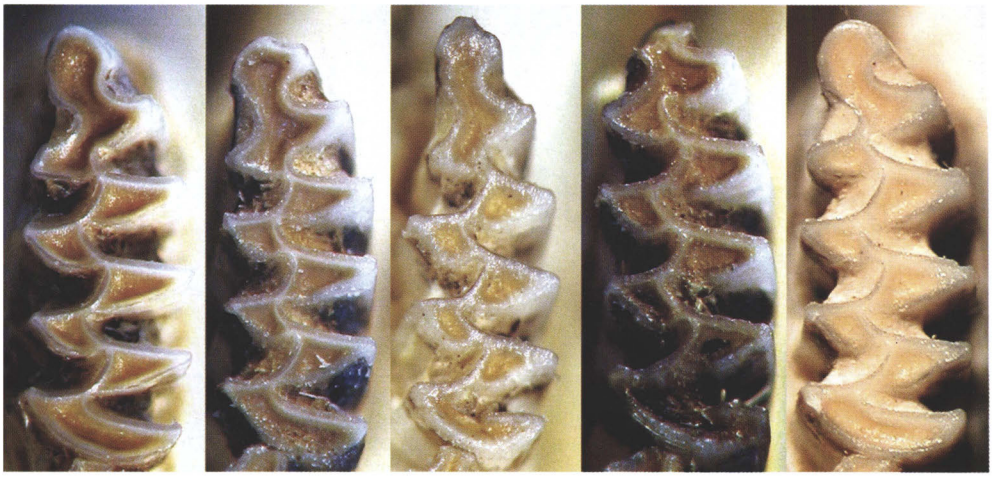


Рис. 43. Варианты усложнения антероконидного отдела /m1 современной *M. agrestis*

Видовые характеристики коренных зубов:

M2/ (всегда) и M1/ (часто) с дополнительными недоразвитыми призмами (петлями);

M1/ – передняя непарная лопасть, T1, T2, T3, T4 и, как правило, небольшая дополнительная призма (петля);

M2/ – передняя непарная лопасть, T2, T3, T4 и небольшая дополнительная призма.

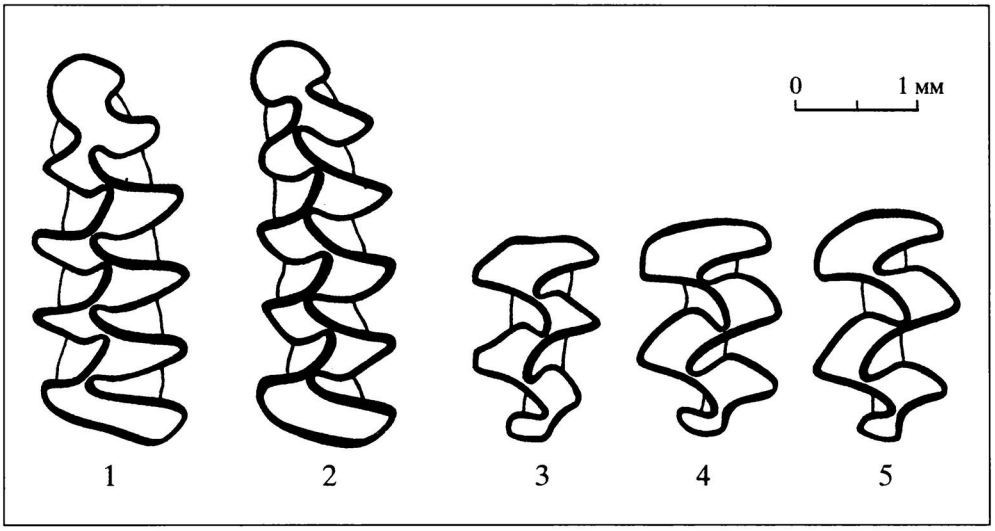


Рис. 44. Коренные зубы *M. agrestis* из местонахождений конца среднего–начала позднего плейстоцена Западно-Сибирской равнины:
1, 2 – /m1; 3–5 – M2/ (по: Смирнов и др., 1986)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамсон Н.И. Морфотипическая изменчивость строения жевательной поверхности коренных зубов у палеарктических видов рода *Lemmus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн., 1986а. Т. 65, вып. 3. С. 416–425.

Абрамсон Н.И. Особенности строения и работы челюстного аппарата у настоящих (Lemmini) и копытных (Dicrostonyxyni) леммингов (Rodentia, Cricetidae) // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1986б. Т. 156. С. 98–117.

Абрамсон Н.И. Использование цитохрома Б в исследовании истории видов и внутривидовых форм: возможности и границы применения на примере подсемейства полевочьих // Динамика современных экосистем в голоцене: Мат-лы Российской науч. конф. М., 2006. С. 2–9.

Агаджанян А.К. Грызуны плейстоцена центра и юга Русской равнины: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 1971. 23 с.

Агаджанян А.К. Грызуны из плейстоценовых отложений Мамонтовой горы // Териофауна плейстоцена / Под ред. К.К. Маркова, Н.П. Наумова. М.: Изд-во МГУ, 1972а. С. 24–69.

Агаджанян А.К. Лемминговые фауны среднего и позднего плейстоцена // Бюл. Комис. по изучению четвертич. периода, 1972б. № 39. С. 65–81.

Агаджанян А.К. Копытные лемминги плейстоцена // Новейшая тектоника, новейшие отложения и человек: Сб. 5. М.: МГУ, 1973. С. 320–353.

Агаджанян А.К. История становления копытных леммингов в плейстоцене // Берингия в кайнозое: Мат-лы Всесоюз. симп. Владивосток: Изд-во ВНЦ АН СССР, 1976. С. 289–295.

Агаджанян А.К. Фауна млекопитающих плейстоцена Чукотки и основные этапы их формирования // Новейшие отложения и палеогеография плейстоцена Чукотки / Отв. ред. П.А. Каплин. М.: Наука, 1980. С. 256–268.

Агаджанян А.К. Мелкие млекопитающие из разреза стоянки Молодово I // Молодово I. Уникальное мустьерское поселение на Среднем Днестре / Отв. ред. Г.И. Городецкий и др. М.: Наука, 1982. С. 154–173.

Агаджанян А.К. Этапы развития мелких млекопитающих центральных районов Русской равнины // Стратиграфия и палеогеография четвертичного периода Восточной Европы / Отв. ред. А.А. Величко, С.М. Шик. М.: Ин-т географии РАН, 1992. С. 32–39.

Агаджанян А.К. Происхождение и эволюция ондатры // Ондатра: морфология, систематика, экология. М.: Наука, 1993. С. 7–19.

Агаджанян А.К. Пространственная структура позднеплейстоценовой фауны Северной Евразии // Археология, этнография и антропология Евразии, 2001. Т. 2, № 6. С. 2–19

Агаджанян А.К., Глушанкова Н.И. Михайловка – опорный разрез плейстоцена Русской равнины. М., 1986. 170 с. Деп. ВИНИТИ. 1986, № 56–1986.

Агаджанян А.К., Ербаева М.А. Позднекайнозойские грызуны и зайцеобразные территории СССР. М.: Наука, 1983. 187 с.

Агаджанян А.К., Маркова А.К. Желтые пеструшки *Eolagurus* (Rodentia, Mammalia) плейстоцена Русской равнины // Бюл. Комиссии по изучению четвертич. периода, 1984. № 53. С. 75–85.

Александрова Л.П. Новый вид копытного лемминга (*Dicrostonyx okaensis* sp. nov.) и его значение для определения возраста отложений окского оледенения лихвинского стратотипического разреза // Стратиграфия и палеогеография антропогена / Отв. ред. К.В. Никифорова. М.: Наука, 1982. С. 17–21.

Алексеева Н.В., Борисова Н.Г., Ербаева М.А. и др. Новые данные о похолодании климата в плейстоцене и этапы развития фауны мелких млекопитающих Забайкалья // Проблемы реконструкции климата и природной среды голоцена и плейстоцена Сибири. Новосибирск: Изд. Ин-та археологии и этнографии, 2000. Вып. 2. С. 5–17.

Антропоген Южного Урала / Яхимович В.Л. (ред.). М.: Наука, 1965. 271 с.

Аристов А.А., Башенина Н.В., Берштейн А.Д. и др. Европейская рыжая полевка / Под ред. Н.В. Башениной. М.: Наука, 1981. 352 с.

Барышников Г.Ф., Баранова Г.И. Грызуны раннего палеолита Большого Кавказа // Фауна, систематика и биология млекопитающих / Под ред. П.П. Стрелкова. Л.: Наука, 1983. С. 100–138. (Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 119).

Башенина Н.В. Онтогенетические изменения зубной системы полевок рода *Clethrionomys* Tilesius, 1850 // Труды 2-го Всесоюзного совещания по млекопитающим. М.: Изд-во МГУ, 1975. С. 71–75.

Башенина Н.В. Онтогенез // Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. С. 213–226.

Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильева И.А., Кузнецова И.А. Млекопитающие Свердловской области: Справочник-определитель. Екатеринбург, 2000. 240 с.

Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 140 с.

Бородин А.В. История полевок рода *Clethrionomys* Западно-Сибирской низменности // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности / Отв. ред. А.В. Бородин. Свердловск, 1988. С. 21–32.

Бородин А.В. Возможности использования соотношения видов полевок рода *Clethrionomys* Tilesius (1850) при палеофаунистических исследованиях // История современной фауны Южного Урала / Отв. ред. Н.Г. Смирнов. Свердловск, 1992а. С. 87–97.

Бородин А.В. Построение филогенетических классификаций рецентных и ископаемых млекопитающих с применением различных алгоритмов эволюционных изменений морфологических признаков // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. Екатеринбург: Наука, 1992б. С. 75–93.

Бородин А.В. Полевки рода *Clethrionomys* из голоценовых отложений Лобвинской пещеры // Материалы по истории современной биоты Среднего Урала / Отв. ред. Г.В. Быкова. Екатеринбург: «Екатеринбург», 1995. С. 103–119.

Бородин А.В. Соотношение численности мелких млекопитающих в различных биотопах долины реки Хадытаяха (Южный Ямал) по результатам отлова давилками и в пищевом рационе хищных птиц и песца // Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири / Сост. П.А. Косинцев. Челябинск: Рифей, 1997. С. 91–105.

Бородин А.В., Давыдова Ю.А., Елькина М.А. Одонтологические характеристики полевок рода *Clethrionomys* Tilesius, 1850 Висимского заповедника // Экологические исследования в Висимском заповеднике / Отв. ред. Ю.Ф. Марин. Екатеринбург, 2006. С. 77–85.

Бородин А.В., Данилов А.Н. Характеристики зубной системы мелких млекопитающих и их эколого-физиологическое разнообразие // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных / Под ред. А.К. Агаджаняна и др. М., 2000. С. 26–29.

Бородин А.В., Елькина М.А. Морфологические особенности зубов полевок рода *Clethrionomys* Tilesius, 1850 из местонахождения Черемухово I (Северный Урал) // Динамика современных экосистем в голоцене: Мат-лы российской науч. конф. М.: КМК, 2006. С. 51–56.

Бородин А.В., Ерохин Н.Г., Маркова (Самохина) Е.А. Остатки мелких млекопитающих из отложений нор песца // Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири / Сост. П.А. Косинцев. Челябинск: Рифей, 1997. С. 106–132.

Бородин А.В., Зыков С.В., Маркова Е.А. Видовая идентификация нижних челюстей *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* из позднеголоценового местонахождения Босоногая (Средний Урал) // Динамика современных экосистем в голоцене: Мат-лы российской науч. конф. М.: КМК, 2006. С. 56–61.

Бородин А.В., Ивакина (Погодина) Н.В. Таксономический статус полевок рода *Allophaiomys* (Arvicolidae, Rodentia) Южно-Уральского региона // Зоол. журн., 2000. Т. 79, № 12. С. 1465–1475.

Бородин А.В., Косинцев П.А. Млекопитающие плейстоцена на севере Западной Сибири // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения: Юбил. сб. науч. тр. / Отв. ред. А.Ю. Розанов. М.: ГЕОС, 2001. С. 244–252.

Бородин А.В., Косинцев П.А., Струкова Т.В., Некрасов А.Е. Млекопитающие, птицы и рыбы из местонахождения Черемухово I (раскоп 2) // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала / Сост. П.А. Косинцев. Челябинск: Рифей, 2000а. С. 59–80. (Биота Северной Евразии в кайнозое; вып. 1).

Бородин А.В., Коурова Т.П., Маркова Е.А. Размерные характеристики щёчных зубов лесных полевок *Clethrionomys* (*Craseomys*) *rufocanus*, *Cl.* (*Clethrionomys*) *glareolus*, *Cl.* (*Cl.*) *rutilus* (Arvicolinae, Rodentia) и их использование для видовой идентификации // Зоол. журн., 2005. Т. 84, № 2. С. 236–244.

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

Бородин А.В., Струкова Т.В., Косинцев П.А. и др. Новые данные о природной среде Среднего Урала в позднечетвертичное время (местонахождение Шайтноозерский Каменный остров) // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала / Сост. П.А. Косинцев. Челябинск: Рифей, 2000б. С. 17–35. (Биота Северной Евразии в кайнозое; вып. 1).

Бородин А.В., Струкова Т.В., Стефановский В.В. Ископаемые остатки мелких млекопитающих из аллювиальных и озерных отложений Зауралья // Четвертичная палеозоология на Урале / Сост. Н.Г. Смирнов. Екатеринбург: Изд-во Урал. гос. ун-та, 2003. С. 73–85.

Бородин А.В., Струкова Т.В., Трофимова С.С. Историко-экологические исследования на Северном Урале // Уральский Север в панораме тысячелетий. Североуральск, 2001. С. 44–52.

Бородин А.В., Струкова Т.В., Улитко А.И. и др. Черемухово I – новый историко-экологический и археологический памятник Северного Урала (местоположение и стратиграфия) // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала / Сост. П.А. Косинцев. Челябинск: Рифей, 2000в. С. 36–58. (Биота Северной Евразии в кайнозое; вып. 1).

Вангенгейм Э.А., Зажигин В.С. Обзор фаунистических комплексов и фаун территории СССР // Стратиграфия СССР. Четвертичная система. Полутом 1 / Отв. ред. Е.В. Шанцер. М.: Недра, 1982. С. 267–279.

Воронцов Н.Н. Экологические и некоторые морфологические особенности рыжих полевок (*Clethrionomys* Tilesius) Европейского Северо-Востока // Морфология и экология позвоночных животных / Ред. А.И. Иванов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 101–137.

Галкина Л.И. Фауна антропогеновых грызунов и зайцеобразных Приобского плато и Кузнецкой котловины // Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов / Ред. Б.С. Юдин. Новосибирск: Наука, 1975. С. 155–165.

Галкина Л.И. Формирование фауны антропогеновых грызунов (Rodentia) юго-востока Западной Сибири // Фауна и систематика позвоночных Сибири / Ред. Б.С. Юдин. Новосибирск: Наука, 1977. С. 141–156.

Галкина Л.И. История фаунистических комплексов грызунов юга Западной Сибири // Проблемы зоогеографии и истории фауны / Отв. ред. Б.Ф. Белышев и др. Новосибирск: Наука, 1980. С. 221–245.

Галкина Л.И. Оценка некоторых систематических признаков у трудно различимых видов грызунов // Грызуны: Мат-лы VI Всесоюз. совещ. Л., 1983. С. 94–96.

Гилева Э.А. Хромосомный полиморфизм у двух близких форм субарктических полевок (северосибирской полевки и полевки Миддендорфа) // Докл. АН СССР. 1972. Т. 203, № 3. С. 689–692.

Голенищев Ф.Н. Строение и развитие зубов большой и краснохвостой песчанок // Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны / Ред. И.М. Громов. М.; Л., 1976. С. 101–106. (Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 66).

Голенищев Ф.Н., Кенигсвальд В. Скорость роста бескорневых зубов Microtnae (Mammalia, Rodentia) // Функциональная морфология и систематика млекопитающих / Под ред. П.П. Стрелкова. М.; Л., 1979. С. 103–105. (Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 79).

Голенищев Ф.Н., Петровская Н.А. Географическая изменчивость узкочерепной полевки *Microtus* (*Stenocranius*) *gregalis* Pall, 1779 // Териологические исследования / Под ред. Ф.Н. Голенищева. СПб., 2002. Вып. 1. С. 17–34.

Голикова В.Л., Еремина И.В., Скороход И.В. Направления изменчивости серых полевок в разных ландшафтно-климатических зонах // Грызуны: Мат-лы VI Всесоюз. совещ. Л., 1983. С. 79–81.

Головачев И.Б., Смирнов Н.Г., Добышева Э.В., Пономарев Д.В. К истории современных подвидов узкочерепной полевки // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Мат-лы конф. Екатеринбург, 2001. Вып. 2. С. 49–57.

Громов И.М. Материалы по истории фауны грызунов нижнего Урала и Северного Прикаспия // Материалы по истории фауны четвертичного периода / Ред. Е.Н. Павловский. М.; Л., 1957. С. 192–245. (Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 22).

Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны: Определитель. СПб.: Наука, 1995. 522 с.

Громов И.М., Поляков И.Я. Млекопитающие. Л.: Наука, 1977. 502 с. (Фауна СССР. Т. 3, вып. 8).

Гуслицер Б.И., Павлов П.Ю., Панюкова Н.Н. Биостратиграфия и возраст отложений пещеры Студеной на верхней Печоре // Биостратиграфия фанерозоя Тимано-Печорской провинции. Сыктывкар, 1989. С. 92–100. (Труды Ин-та геологии Коми НЦ УрО АН СССР. Вып. 73).

Данукалова Г.А. Опорные разрезы и стратиграфия четвертичных отложений Южно-Уральского региона // Информационные материалы Ин-та геологии Уфим. науч. центра РАН. Геол. сб., 2006. № 5. С. 66–71.

Данукалова Г.А. Стратиграфия квартера Предуралья // Геологические события неогена и квартера России: Соврем. состояние стратиграф. схем и палеогеограф. реконструкции: Мат-лы Всерос. науч. совещ. М.: ГЕОС, 2007. С. 40–43.

Данукалова Г.А., Яковлев А.Г., Алимбекова Л.И. и др. Биостратиграфия четвертичных отложений пещер и речных террас широтного течения реки Белой // Экологические аспекты Юмагузинского водохранилища. Уфа: Гилем, 2002. С. 32–58.

Данукалова Г.А., Яковлев А.Г., Алимбекова Л.И. и др. Стратотип климовского горизонта в Южном Предуралье и новые местонахождения в стратотипической местности (Климовка I, II, III) // Информационные материалы Ин-та геологии Уфим. науч. центра РАН. Геол. сб. 2006. № 5. С. 55–65.

Дупал Т.А. Эволюционные изменения размеров первого нижнекоренного зуба от *Microtus* (*Terricola*) *hintoni* до рецентных форм *M.* (*Stenocranius*) *gregalis* (Rodentia, Cricetidae) // Палеонтол. журн., 1998. № 4. С. 87–94.

Дупал Т.А. Географическая изменчивость и подвидовая систематика узкочерепной полевки *Microtus* (*Stenocranius*) *gregalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн., 2000а. Т. 79, № 7. С. 851–858.

Дупал Т.А. Пространственно-временная морфологическая изменчивость узкочерепной полевки (*Microtus* (*Stenocranius*) *gregalis*): ландшафтно-экологический аспект // Проблемы реконструкции климата и природной среды голоцена и плейстоцена Сибири / Ред. кол.: Е.А. Ваганов и др. Новосибирск: Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН, 2000б. С. 189–194.

Евдокимов Н.Г. Методика определения возраста обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн., 1997. Т. 76, № 9. С. 1094–1101.

Евдокимов Н.Г. Популяционная экология обыкновенной слепушонки. Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. 144 с.

Евдокимов Н.Г. Обыкновенная слепушонка – зимоспящий грызун? // Экология, 2002. № 1. С. 36–41.

Ербаева М.А. История антропогеновой фауны зайцеобразных и грызунов Селенгинского среднегорья. М.: Наука, 1970. 132 с.

Зажигин В.С. К истории развития пеструшек (Rodentia, Microtinae) в антропогене Евразии // Докл. АН СССР. Сер. биол., 1969. Т. 188, № 3. С. 722–725.

Зажигин В.С. Ранние этапы эволюции копытных леммингов (Dicrostonychini, Microtinae, Rodentia) – характерных представителей субарктической фауны Берингии // Берингия в кайнозое: Мат-лы Всесоюз. симп. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 280–288.

Зажигин В.С. Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири. М.: Наука, 1980. 156 с.

Зажигин В.С. О копытных леммингах (*Dicrostonyx*, Microtinae, Rodentia) Ойгос-Яра Восточной Сибири и о видовом статусе среднеплейстоценового вида рода *Dicrostonyx* // Естественная история Российской Восточной Арктики в плейстоцене и голоцене / Ред. П.А. Никольский и др. М.: ГЕОС, 2003. С. 14–26.

Зубцова Г.Е. Морфологические особенности резцов роющих грызунов в связи с разными типами рытья. Сообщ. I. Слепыши (*Spalax*), слепушонки (*Ellobius*), пятипалые тушканчики (Allactaginae) // Функциональная морфология и систематика млекопитающих / Под ред. П.П. Стрелкова. М.; Л., 1979. С. 106–115. (Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 79).

Ивакина Н.В., Струкова Т.В., Бородин А.В., Стефановский В.В. Некоторые материалы по становлению современных экосистем Среднего и Южного Зауралья // Палеонтол. журн., 1997. № 3. С. 272–276.

Исайчев К.И. Позднеплейстоценовые копытные лемминги из отложений пещер Печорского Урала // Геология и палеогеография Северо-Востока европейской части СССР / Отв. ред. В.А. Витязев. Сыктывкар: Коми фил. АН СССР, 1977. С. 81–86.

Карачаровский В.В. Позднечетвертичная фауна пещер бассейна р. Юрюзани (Юж. Урал) // Материалы и исследования по археологии Урала и Приуралья / Под ред. А.Я. Брюсова. М.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 2. С. 244–269 (Материалы и исследования по археологии СССР; № 21).

Кириков С.В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 411 с.

Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: КМК, 2007. 283 с.

Клекка У.Р. Дискриминантный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ / Под ред. И.С. Есюкова. М.: Финансы и статистика, 1989. С. 78–138.

Косинцев П.А., Бородин А.В. Териофауна восточного склона Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Фауна млекопитающих и птиц позднего плейстоцена и голоцена СССР. Л.: Наука, 1990. С. 120–134 (Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 212).

Котляков В.М., Комарова А.И. География как многодисциплинарная наука (из опыта составления многоязыч. словаря геогр. терминов) // Изв. РАН. Сер. геогр., 2004. № 3. С. 8–17.

Кочев В.А. Количественная оценка изменчивости жевательной поверхности коренных у копытных леммингов // Морфологические особенности позвоночных животных Украины / Под ред. С.Ф. Манзий. Киев: Наук. думка, 1983. С. 59–62.

Кочев В.А. Видовые критерии моляров M1 *Microtus agrestis*, *M. arvalis*, *M. oeconomus*, *M. gregalis*, *M. middendoffi*, *M. hyperboreus* // Вестн. зоологии, 1986. № 3. С. 40–45.

Кочев В.А. Развитие плейстоценовой фауны грызунов Северо-Востока европейской части СССР: Препринт. Сыктывкар, 1991. 82 с.

Кочев В.А. Плейстоценовые грызуны Северо-Востока Европы и их стратиграфическое значение. СПб.: Наука, 1993. 112 с.

Кошкина Т.В. Метод определения возраста рыжих полевок и опыт его применения // Зоол. журн., 1955. Т. 34, вып. 3. С. 631–639.

Круковер А.А. Копытный лемминг из аллювиальных отложений тобольской свиты (обнажение у пос. Горная Суббота) // Биостратиграфия и палеоклиматы плейстоцена Сибири / Отв. ред. С.А. Архипов. Новосибирск: Наука, 1986. С. 82–89. (Труды Ин-та неологии и геофизики СО АН СССР. Вып. 647).

Круковер А.А. Четвертичные микротериофауны приледниковой и внеледниковой зон Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Новосибирск, 1992. 19 с.

Кузьмина Е.А. Позднеплейстоценовые и голоценовые сообщества мелких млекопитающих из пещерных местонахождений Южного Зауралья // Четвертичная палеозоология на Урале / Сост. Н.Г. Смирнов. Екатеринбург: Изд-во Урал. гос. ун-та, 2003. С. 193–210.

Кузьмина Е.А. Динамика сообществ мелких млекопитающих Южного Зауралья в позднем плейстоцене и голоцене: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2006. 22 с.

Лавров Н.П. Систематическое положение ондатры, акклиматизированной в СССР, и влияние условий среды на изменение признаков // Зоол. журн., 1953. Т. 32, вып. 4. С. 744–748.

Ляпунова Е.А., Кривошеев В.Г. Гетероморфизм хромосом *M. hyperboreus* и *M. middendorffii* // Млекопитающие: эволюция, кареология, фаунистика, систематика: Тез. докл. 2-го Всесоюз. совещ. по млекопитающим. Новосибирск, 1963. С. 146–149.

Малеева А.Г. К проблеме становления биогеоценозов современных ландшафтных зон Западной Сибири // Экология, 1970. № 1. С. 96–97.

Малеева А.Г. Позднеплейстоценовая полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall.) из состава «смешанной фауны» юга Тюменской области // Фауна Урала и пути ее реконструкции. Свердловск, 1971. С. 25–35 (Уч. зап. Сер. биол. / Урал. гос. ун-т. Т. 115, вып. 9).

Малеева А.Г. Об изменчивости зубов у полевок (Microtinae) // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1976. Т. 60. С. 48–57.

Малеева А.Г. Об особенностях изменения во времени некоторых признаков *Microtus* (*Stenocranius*) *gregalis* Pall. и Microtus oeconomus Pall. // Фауна Урала и Европейского Севера / Ред. кол.: М.Я. Марвин и др. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1977. Вып. 4. С. 25–38.

Малеева А.Г. Позднеплейстоценовая желтая пеструшка (*Eolagurus luteus*) Южного Зауралья // Фауна и экология животных УАССР и прилежащих районов / Ред. кол.: В.И. Рощиненко и др. Ижевск, 1978. С. 53–63.

Малеева А.Г. Мелкие млекопитающие верхнеалабугской позднеплейстоценовой фауны, Южное Зауралье // Плиоцен и плейстоцен Урала: Мат-лы к XI конгр. / Отв. ред. Г.Н. Папулов. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1982. Ч. 2. С. 9–38.

Малеева А.Г. К методике палеоэкологического анализа териофаун позднего кайнозоя // История и эволюция современной фауны грызунов (неоген–современность) / Отв. ред. И.М. Громов. М.: Наука, 1983. С. 146–178.

Малеева А.Г., Воробьева Т.Д. Степная пеструшка (*Lagurus lagurus*) из состава «смешанной фауны» юга Тюменской области // Фауна Европейского Севера, Урала и Западной Сибири. Свердловск: Урал. гос. ун-т, 1973. С. 49–66.

Малеева А.Г., Елькин Ю.А. Водяная полевка среднего и позднего плейстоцена в местонахождениях Зауралья и систематические взаимоотношения среднеплейстоценовых, позднеплейстоценовых и современных форм рода *Arvicola* (Rodentia, Microtinae) // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1986. Т. 156. С. 59–97.

Малеева А.Г., Нордстрем Е.Н. О морфологической изменчивости степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) // Фауна Урала и Европейского Севера / Ред. кол.: М.Я. Марвин и др. Свердловск, 1974. Сб. 2. С. 107–116.

Малеева А.Г., Стефановский В.В. Фауна мелких млекопитающих из позднеплейстоценовых местонахождений восточного склона Урала и Зауралья // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности / Отв. ред. А.В. Бородин. Свердловск, 1988. С. 81–97.

Малеева А.Г., Филева О.Н. Особенности строения коренных зубов у позднеплейстоценовой желтой пеструшки Южного Зауралья // Фауна Урала и Европейского Севера / Ред. кол.: М.Я. Марвин и др. Свердловск, 1979. С. 79–92.

Малеева А.Г., Шувалова Т.Г. Различные типы усложнения передней непарной петли M_1, характерные для узкочерепной полевки // Фауна Урала и Европейского Севера / Ред. кол.: М.Я. Марвин и др. Свердловск, 1980. С. 5–14.

Малыгин В.М. Систематика обыкновенных полевок. М.: Наука, 1983. 207 с.

Малыгин В.М., Саблина С.В., Мейер М.Н. и др. Обыкновенная полевка: виды-двойники. М.: Наука, 1994. 432 с.

Малькова Т.Г., Сидоров Г.Н., Богданов И.И. и др. Млекопитающие: Справ.-определитель. Омск: Издатель-Полиграфист, 2003. 277 с. (Животные Омской области).

Маркова А.К. Данные по морфологии зубов ископаемых пеструшек (Rodentia, Microtinae) на примере находок из Приднепровья // Бюл. Комис. по изучению четвертич. периода, 1974. № 41. С. 107–120.

Маркова А.К. Плейстоценовые грызуны Русской равнины (их значение для палеогеографии и стратиграфии). М.: Наука, 1982. 186 с.

Маркова А.К. Морфологические особенности зубов полевок родов *Microtus*, *Lagurus* и *Eolagurus* (Rodentia, Cricetidae) из микулинских местонахождений Русской равнины // Млекопитающие четвертичной фауны СССР / Под ред. Н.К. Верещагина и др. Л., 1986. С. 74–97. (Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 149).

Маркова А.К. Зоогеография мелких млекопитающих Русской равнины в новейшее время: Дис. ... докт. геогр. наук. М., 1998. 76 с.

Маркова А.К., Смирнов Н.Г., Китаев Л.М. и др. Зоогеография голоценовых млекопитающих территории бывшего СССР // Изв. АН. Сер. геогр., 2001. № 2. С. 41–49.

Маркова Е.А. Виды-двойники обыкновенной полевки на Урале: опыт идентификации ископаемых остатков // Четвертичная палеозоология на Урале: (к 90-летию со дня рождения И.М. Громова) / Сост. Н.Г. Смирнов. Екатеринбург, 2003. С. 211–220.

Маркова Е.А. Межвидовая дифференциация и внутривидовая изменчивость видов-двойников *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* по одонтологическим признакам: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2006. 23 с.

Маркова Е.А., Бородин А.В. Определение видовой принадлежности полевок подрода *Microtus* Schrank, 1798 Урала и Западной Сибири по промерам переднего нижнего зуба // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене / Сост. П.А. Косинцев. Челябинск: Рифей, 2005. С. 2–10. (Биота Северной Евразии в кайнозое; вып. 4).

Маркова Е.А., Бородин А.В., Гилева Э.А. Одонтологические признаки обыкновенной (*Microtus arvalis* Pallas, 1779) и восточноевропейской (*M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924) полевок Уральского региона и их диагностическое значение // Зоол. журн., 2003. Т. 82, № 9. С. 1086–1094.

Мейер М.Н. Еще раз о таксономическом ранге полевок группы middendorffii // IV съезд Всесоюзного териологического общества: Тез. докл. М., 1986. Т. 1. С. 85–86.

Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И. и др. Серые полевки (подрод *Microtus*) фауны России и сопредельных территорий. СПб., 1996. 320 с. (Труды Зоол. ин-та РАН. Т. 232).

Мотузко А.Н. Узкочерепная полевка *Microtus* (*Stenocranius*) *gregalis* Pallas в ископаемых фаунах Белоруссии // Флора и фауна кайнозоя Белоруссии / Науч. ред. Н.А. Махнач и др. Минск: Навука і тэхніка, 1992. С. 133–148.

Надаховский А., Мотузко А.Н., Иванов Д.Л. Стратиграфия четвертичных отложений Беларуси, Польши и соседних территорий на основании изучения мелких млекопитающих // Стратиграфия и палеонтология геологических формаций Беларуси: Мат-лы Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения А.В. Фурсенко / Н.А. Махнач (отв. ред.) и др. Минск, 2003. С. 217–224.

Огнев С.И. Звери Восточной Европы и Северной Азии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 588 с. (Звери СССР и прилежащих стран; т. 6).

Огнев С.И. Звери Восточной Европы и Северной Азии: Грызуны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 752 с. (Звери СССР и прилежащих стран; т. 7).

Оленев Г.В. Функционально-онтогенетический подход в изучении популяций цикломорфных млекопитающих: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2004. 47 с.

Оленев Г.В., Колчева Н.Е. Динамика возрастных изменений зубов корнезубых полевок и их использование при определении абсолютного возраста грызунов // Вопросы экологии животных: Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1982. С. 21.

Павлинов И.Я. Систематика современных млекопитающих. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2003. 290 с.

Покровский А.В., Кривошеев В.Г., Гилева Э.А. Экспериментальное изучение экологии и степени репродуктивной изоляции двух близких форм северных полевок // Экология, 1970. № 1. С. 103–105.

Покровский А.В., Васильева И.А., Лобанова Н.А. Сравнительное изучение полевки Миддендорфа, северосибирской полевки и их гибридов // Популяционная изменчивость животных / Отв. ред. В.Н. Павлинин. Свердловск, 1975. С. 39–62.

Природа Ямала / Под ред. Л.Н. Добринского. Екатеринбург: Наука, 1995. 435 с.

Разоренова А.П. Возрастная изменчивость рыжих полевок (*Clethrionomys*) // Бюл. МОИП, 1952. Т. 57, вып. 5. С. 23–29.

Рековец Л.И. Новый подвид узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*) из позднеплейстоценовых отложений Украины // Докл. АН УССР. Сер. Б, 1978. № 6. С. 559–563.

Рековец Л.И. Микротериофауна деснянско-поднепровского позднего палеолита. Киев: Наук. думка, 1985. 166 с.

Рековец Л.И. Мелкие млекопитающие антропогена юга Восточной Европы. Киев: Наук. думка, 1994. 372 с.

Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. М.: Мир, 1992. Т. 2. 406 с.

Смирнов Н.Г. Проблемы исторической экологии млекопитающих Северной Евразии // Вековая динамика биогеоценозов: Докл. на X ежегод. чтении памяти акад. В.Н. Сукачева / Отв. ред. И.А. Шилов. М.: Наука, 1992. С. 17–35.

Смирнов Н.Г. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Наука, 1993. 64 с.

Смирнов Н.Г. Грызуны Урала и прилегающих территорий в позднем плейстоцене и голоцене: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1994. 58 с.

Смирнов Н.Г. Разнообразие мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала / Сост. Н.Г. Смирнов. Екатеринбург, 1996. С. 39–83.

Смирнов Н.Г. Зональное распределение млекопитающих в позднем валдае на Урале // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения / Отв. ред. А.Ю. Розанов. М.: ГЕОС, 2001. С. 209–219.

Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 145 с.

Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А. и др. Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 244 с.

Смирнов Н.Г., Головачев И.Б., Бачура О.П. и др. Сложные случаи определения зубов грызунов из отложений позднего плейстоцена и голоцена тундровых районов Северной Евразии // Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири / Сост. П.А. Косинцев. Челябинск: «Рифей», 1997. С. 60–90.

Смирнов Н.Г., Ерохин Н.Г., Быкова Г.В. и др. Грот Сухореченский – памятник истории природы и культуры в Красноуфимской лесостепи // История современной фауны Южного Урала / Отв. ред. Н.Г. Смирнов. Свердловск: УрО РАН, 1992. С. 20–43.

Смирнов Н.Г., Кузьмина Е.А., Головачев И.Б., Фадеева Т.В. Узкочерепная полевка (*Microtus gregalis* Pall.) в динамике зональных сообществ грызунов Северной Евразии // Экология, 2007. № 2. С. 117–123.

Смирнов Н.Г., Кузьмина Е.А., Коурова Т.П. Новые данные о грызунах Северного Урала в позднеледниковье // Биота Приуральской Субарктики в позднем плейстоцене и голоцене / Сост. Н.Г. Смирнов: Екатеринбург: «Екатеринбург», 1999. С. 68–77.

Смирнов Н.Г., Федоров В.Б. Копытные лемминги Голарктики: следы расселения в связи с историей арктической биоты // Экология, 2003. № 5. С. 370–376.

Стефановский В.В., Бородин А.В. Опорный разрез отложений эоплейстоцена и нижнего неоплейстоцена в Батуринском угольном карьере Южного Зауралья // Стратиграфия. Геол. корреляция, 2002. Т. 10, № 4. С. 79–90.

Стефановский В.В., Бородин А.В., Струкова Т.В. Корреляция аллювиальных и озерных отложений верхнего неоплейстоцена Южного Зауралья по биостратиграфическим данным // Стратиграфия. Геол. корреляция, 2004. Т. 12, № 4. С. 87–100.

Струкова Т.В. Шайтаноозерский Каменный остров – палеозоологический памятник в гранитном гроте // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии: Мат-лы конф. Екатеринбург: Екатеринбург, 1999. С. 175–180.

Струкова Т.В. Степная пеструшка (*Lagurus lagurus* Pall.) и узкочерепная полевка (*Microtus gregalis* Pall.) в четвертичных фаунах Среднего и Южного Зауралья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2003. 24 с.

Струкова Т.В., Бачура О.П., Бородин А.В., Стефановский В.В. Первые находки фауны млекопитающих в аллювиально-спелеогенных образованиях позднего неоплейстоцена и голоцена Северного Урала (Черемухово I) // Стратиграфия. Геол. корреляция, 2006. Т. 14, № 1. С. 98–108.

Струкова Т.В., Бородин А.В. Видовое разнообразие мелких млекопитающих в предгорной и равнинной частях Среднего Зауралья в четвертичном периоде // Экологические проблемы горных территорий: Междунар. год гор на Среднем Урале: Мат-лы Междунар. науч. конф. Екатеринбург: Академкнига, 2002. С. 210–215.

Сухов В.П. Позднеплейстоценовые мелкие млекопитающие пещер Медвежьей и Студеной // Стратиграфия и корреляция плиоцена и плейстоцена Предуралья. Уфа, 1976. С. 5–19.

Сухов В.П. Позднеплейстоценовые и голоценовые мелкие позвоночные из пещер западного склона Южного Урала // К истории позднего плейстоцена и голоцена Южного Урала и Предуралья / Отв. ред. В.Л. Яхимович. Уфа, 1978. С. 64–85.

Сухов В.П. Находка костных остатков копытного лемминга в отложениях пещеры «Квадратной» // Териология на Урале: Информ. мат-лы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1981. С. 90–91.

Тесаков А.С. Биостратиграфия среднего плиоцена–эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим). М.: Наука, 2004. 247 с. (Труды Геол. ин-та РАН. Вып. 554).

Топачевский В.А. Насекомоядные и грызуны Ногайской позднеплиоценовой фауны. Киев: Наук. думка, 1965. 161 с.

Топачевский В.А. Грызуны Таманского фаунистического комплекса Крыма. Киев: Наук. думка, 1973. 236 с.

Топачевский В.А., Рековец Л.И. Новые материалы к систематике и эволюции слепушонок номинативного подрода // Вестн. зоологии, 1982. № 5. С. 47–54.

Тропин Н.Н. К систематике и эволюции желтой пеструшки (*Eolagurus luteus* Eversm.) в Северном Прикаспии // История и эволюция современной фауны грызунов СССР (неоген–современность) / Отв. ред. И.М. Громов. М.: Наука, 1983. С. 260–269.

Тупикова Н.В., Сидорова Г.А., Коновалова З.А. Определитель возраста лесных полевок // Фауна и экология грызунов / Под ред. А.Н. Формозова. М.: Изд-во МОИП, 1970. Вып. 9. С. 160–167.

Тютькова Л.А. Позднеплейстоценовые грызуны стоянки Бетево на р. Десне // Вопросы систематики, фаунистики и палеонтологии млекопитающих / Под ред. М.В. Зайцева. СПб., 1993. С. 159–179 (Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 243).

Унифицированная региональная стратиграфическая схема четвертичных отложений Западно-Сибирской равнины / Под ред. В.С. Волковой и др. Новосибирск: СНИИГГиМС, 2000. 7 с.

Фадеева Т.В. Мелкие млекопитающие Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене // Четвертичная палеозоология на Урале / Сост. Н.Г. Смирнов. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2003а. С. 133–146.

Фадеева Т.В. Формирование микротериофауны Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2003б. 23 с.

Фролова Г.Г. Мелкие млекопитающие опорного разреза плиоцен-четвертичных отложений на р. Крестовке (Колым. низменность) // Геология кайнозоя Якутии: К XI конгр. Междунар. союза по изучению четвертич. периода СССР / Отв. ред. А.Ф. Фрадкина. М.; Якутск: ЯФСЩ АН СССР, 1982. С. 46–58.

Хензыхенова Ф.И., Ербаева М.А., Алексеева Н.В. Динамика фауны мелких млекопитающих Западного Забайкалья в голоцене // Динамика природных экосистем в голоцене: Мат-лы российской науч. конф. М.: КМК, 2006. С. 258–261.

Цыганков Д.С. Методика определения возраста и продолжительность жизни ондатры // Зоол. журн., 1955. Т. 34, вып. 3. С. 640–651.

Черных И.И., Малеева А.Г. Узкочерепная полевка (*Microtus gregalis*) из состава позднеплейстоценовой «смешанной фауны» юга Тюменской области // Фауна Урала и пути ее реконструкции / Отв. ред. М.Я. Марвин. Свердловск, 1971. С. 15–35.

Шварц С.С. Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике. Т. I: Млекопитающие. Свердловск, 1963. 132 с. (Труды Ин-та биологии УФАН СССР. Вып. 33).

Шварц С.С., Большаков В.Н. Экология субарктических Micromammalia Западной Сибири и их роль в экосистемах // Популяционная экология и изменчивость животных / Отв. ред. Л.Н. Добринский и др. Свердловск, 1979. С. 3–20 (Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Вып. 122).

Шер А.В., Каплина Т.Н., Гитерман Р.Е. и др. XIV Тихоокеанский научный конгресс, Хабаровск, авг.,1979: Путеводитель Научной экскурсии по проблеме «Позднекайнозойские отложения Колымской низменности». Тур 11. М.: Тихоокеан. науч. ассоциация, 1979. 117 с.

Шик С.М. О проекте региональной стратиграфической схемы четвертичных отложений Европейской России // Экология антропогена и современности: природа и человек: Сб. науч. докл. междунар. конф. СПб.: Гуманистика, 2004. С. 21–26.

Юдин Б.С., Кривошеев В.Г., Беляев В.Г. Мелкие млекопитающие Севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1976. 270 с.

Якименко Л.В., Воронцов Н.Н. Морфотипическая изменчивость кариологически дифференцированных популяций слепушонок надвида *Ellobius talpinus* // Фенетика популяций: Мат-лы 2-го Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1982. С. 276–289.

Яковлев А.Г. Состояние изученности плейстоценовой фауны мелких млекопитающих Башкирского Предуралья и прилегающих территорий (Русской равнины, Урала и Зап. Сибири) // Башкирский край / Отв. ред. М.И. Роднов. Уфа, 1994. Вып. 5. С. 167–185.

Яковлев А.Г. Мелкие млекопитающие плейстоцена и голоцена Башкирского Предуралья и западного склона Южного Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 16 с.

Яковлев А.Г. Микропалеотериологические исследования неоплейстоцена и голоцена Южного Предуралья и западного макросклона Южного Урала // Четвертичная палеозоология на Урале / Сост. Н.Г. Смирнов. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2003. С. 116–122.

Яхимович В.Л. Стратиграфическая схема четвертичных отложений Предуралья (объяснит. зап. к схеме) // Плейстоцен Предуралья. М.: Наука, 1987. С. 99–106.

Abramson N.I. Evolutionary trends in the dentition of the lemmings (Lemmini, Cricetidae, Rodentia): functional-adaptiv analysis // J. Zool., 1993. Vol. 238. P. 687–699.

Abramson N.I., Nadachowski A. Revision of fossil lemmings (Lemminaae) from Poland with special reference to the occurrence of Synaptomys in Eurasia // Acta Zoologica Cracovencia, 2001. Vol. 44, No. 1. P. 65–77.

Abramson N.I., Smirnov N.G., Tikhonova E.P. Morphological studies on collared lemmings (Rodentia, Arvicolidae, *Dicrostonyx*) from Bolshevik Island of the Severnaya Zemlya Archipelago, with notes on evolution and taxonomic positon // Rus. J. of Theriology, 2004. Vol. 3, No. 2. P. 63–70.

Agadjanian A.K. Modes of phytophagy in mammals // Paleontological J., 1996.Vol. 30, No. 6. P. 723–729.

Bachura O., Kosintsev P. Late Pleistocene and Holocene small- and large-mammal faunas from the Northern Urals // Quaternary Intern., 2007. Vol. 160. P. 121–128.

Borodin A.V. Quaternary faunas of small mammals from the West-Sibirian Plain // Acta Zoologica Cracovencia, 1996. Vol. 39. No. 1. P. 75–81.

Borodin A.V., Kosintsev P.A. Human Use of the Northern Urals Caves from Late Pleistocene to Modern Times: an archeozoological perspective // The Human Use of Caves. Oxford: Archaeopress, 1997. P. 136–143.

Borodin A., Kosintsev P., Zinoviev E., Trofimova S., Nekrasov A. Paleoecological investigations of the landscape inhabited by the early Middle Pleistocene mammoth *Archidiskodon trogontherii* from Chembakchino, Western Siberia // The Dawn of the Quaternary: Proc. of the SEQS-EuroMan sympos. 1998. P. 343–351. (Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen; No. 60.)

Borodin A.V., Markova E.A., Belaya A.A., Elkina M.A., Zykov S.V. Dental characters in recent and Late Pleistocene muroid rodents from Urals and West-Siberian plain // Stratigraphy, paleontology and paleoenvironment of Pliocene-Pleistocene of Transbaikalia and interregional correlations: Intern. Symp.: Vol. of Abstr. / Ed. N.V. Alexeeva et al. Ulan-Ude, 2006a. P. 25.

Borodin A.V., Strukova T.V., Markova E.A. Pleistocene small mammal faunas of southern Trans-Urals // Stratigraphy, paleontology and paleoenvironment of Pliocene-Pleistocene of Transbaikalia and interregional correlations: Intern. Symp.: Vol. of Abstr. / Ed. N.V. Alexeeva et al. Ulan-Ude, 20066. P. 23–24.

Borodin A.V, Strukova T.V., Trofimova S.S., Zinoviev E.V. Reconstruction of mammoth environments at different stages of the Pleistocene in the West-Siberian Plain // The World of Elephants: Proc. of the 1st Intern. Congr. Roma, 2001. P. 267–271.

Brunet-Lecomte P., Nadachowski A., Sirugue D. et al. À propos de l'observation d'un rhombe pitymyen à la première molaire inférieure chez les campagnols *Microtus arvalis* et *M. agrestis* (Rodentia, Arvicolidae)// Mammalia, 1996. Vol. 60, No. 3. P. 491–495.

Chaline J. Les rongeurs du Pleistocene moyen et superieur de France (Systematique–Biostratigraphie–Paleoclimatologie), Cahiers de Paléontologie. Paris: C.N.R.S., 1972. 410 p.

Chaline J., Graf J.-D. Phylogeny of the Arvicolidae (Rodentia): Biochemical and Paleontological evidence // J. Mammal, 1988. Vol. 69, No. 1. P. 22–32.

Chaline J., Brunet-Lecomte P., Brochet G., Martin F. Les Lemmings Fossiles Du Genere *Lemmus* (Arvicolidae, Rodentia) Dans Le Pleistocene De France // Geobios., 1989. No. 22, fasc. 5. P. 613–623.

Chaline J., Brunet-Lecomte P., Monturie S. et al. Anatomy of the arvicoline radiation (Rodentia): paleogeographical, paleoecological history and evolutionary gata // Ann. Zool. Fennici., 1999. Vol. 36. P. 239–267.

Erbaeva M., Khenzykchenova F., Alexeeva N. Small mammals of the cave sites in the Baikalian region // Theoretical and Applied Karstology, 2002. Vol. 15. P. 101–110.

Fejfar O. Die plio-pleistozänen Wirbeltierfaunen von Hajnácka und Ivanovce (Slowakei), CSSR. V. Allosorex stenodus n. gen., n. sp. aus Ivanovce A. // Neues jahrbuch fur Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 1966. Vol. 123. P. 221–248.

Fejfar O., Heinrich W.-D. Zur biostratigraphischen Untergliederung des kontinentalen Quarters in Europa anhand von Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) // Eclogae geol. Helv. Basel., 1981. Bd 74. S. 997–1006.

Fejfar O., Repenning C.A. The anncestors of the lemmings (Lemmini, Arvicolinae, Cricetidae, Rodentia) in the early Pliocaene of Wolferaheim near Frankfurt am Main, Germany // Senkenbergiana lethaea. Frankfurt am. Main., 1998. Vol. 77, No. 1/2. S. 161–193.

Guthrie R.D. Factors Regulating the Evolution of Microtine Tooth Complexity // Z. Säugetierkunde, 1971. Bd 36. S. 37–54.

Heinrich W.-D. Zur Evolution und Biostratigraphie von *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) im Pleistozän Europas // Z. geol. Wiss. Berlin, 1982. Ht. 10, No. 6. S. 683–735.

Heinrich W.-D. Some aspects of evolution and biostratigraphy of *Arvicola* (Mammalia, Rodentia) in the central European Pleistocene // International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids. Geological Survey. Praha, 1990. P. 165–182.

Heller F. Eine Kleinsäugerfauna aus den Mitteleren Mosbacher Sanden bei Beibrich-Wiesbaden // Mainz. Naturwiss. Arch., 1969. Bd 8. S. 25–55.

Hillson S. Teeth. 2nd edn. Cambrige University Press, 2005. 373 p.

Hinton M. Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct // Brit. Mus. Natur. Hist. London, 1926. 488 p.

Janeau G., Aulagnier S. Snow volle – *Chionomys nivalis* (Martins 1842) // Ibex J.M.E, 1997. Vol. 4. P. 1–11.

Janossy D. Pleistocene vertebrate faunas of Hungary. Budapest; Amsterdam: Akad. Kiadó: Elsevier, 1986. 209 p.

Kazantseva N.E., Tesakov A.S. Evolution of Plio-Pleistocene voles with the special reference to demographic features of fossil assemblages // Meded. Nederb. Inst. Toegep. Geowetensch. TNO, 1998. No. 60. P. 555–564.

Kchenzykchenova F.I. Late Pleistocene small mammals from the Baikal region (Russia) // Acta Zool. Cracov., 1996. Vol. 39(1). P. 229–234.

Kchenzykchenova F.I. Pleistocene disharmonious faunas of Baikal region (Russia, Siberia) and their implication for palaeogeography // Anthropozoic, 1999. Vol. 23. P. 119–124.

Kchenzykchenova F. Fossil lemmings (Rodentia: Cricetidae) in Baikal region // Lynx. Praha, 2001. No. 32. P. 155–169.

Kchenzykchenova F.I., Alexeeva N.V. Late Pleistocene and early Holocene faunas in the Baikal area // Zooarchaeology of the Pleistocene / Holocene boundary: Proc. Brit. Archaeol. Rep. Intern. Series 800. Oxford, 1999. P. 1–7.

Koenigswald W. von. Veränderungen in der Kleinsäugerfauna von Mitteleuropa zwischen Cromer und Eem (Pleistozän) // Eiszeitalter Gegenw. Ohringen, 1973. Vol. 23:/24. P. 159–167.

Koenigswald W. von. Zum Verstandnis der Morphologie der Wühlmausmolaren (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) // Z. Geol. Wiss. Berlin, 1982. Vol. 10, No. 7. S. 951–962.

Koenigswald W. von, Kolfschoten T. von. The *Mimomys–Arvicola* boundary and the enamel thickness quotient (SDQ) of *Arvicola* as stratigraphic markers in the Middle Pleistocene // The Early Middle Pleistocene of Europe / Ed. C. Turner. Rotterdam: Balkema, 1996. P. 211–226.

Koenigswald W. von, Martin L.D. Revision the fossil and Recent Lemminae (Rodentia, Mammalia) // Papers in Vertebrate Paleontology Honoring Robert Warren Wilson / Ed. R.M. Mengel Carnegie Mus. Natur. Hist. Pitteburgh PA, 1984. Vol. 9: Spec. Publ. P. 122–137.

Kowalski K. Fossil lemmings (Mammalia, Rodentia) from the pliocaene and early pleistocene of Poland // Acta Zool. Cracov., 1977. T. 22, No. 7. P. 297–317.

Kratochvil J. Zur Phylogenie und Ontogenie bei *Arvicola terrestris* (Rodentia, Arvicolidae) // Folia Zool., 1980. Vol. 29, No. 3. S. 109–224.

Krukover A. Quaternary arvicolid faunas of the Southern West Siberian Plain // Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 2007. Vol. 259. P. 93–98.

Ledevin R., Defontain V., Michaux J. R. et al. Morphometrics of the Molars as a marker of recent phylogeographic events in the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) // Hystrix It. J. Mamm. (n. s.), 2007. Vol. I. Suppl. P. 116.

Lowe V.R. Root development of molar teeth in the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) // J. Animal Ecol., 1971. Vol. 40, No. 1. P. 49–61.

Markova A.K. Late Pleistocene Crimean voles of group *Microtus arvalis* // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных / Под ред. А.К. Агаджаняна и др. М., 2000. С. 109–114.

Markova A.K., Smirnov N.G., Kozharinov A.V. et al. Late Pleistocene Distribution, Diversity of Mammals in Northern Eurasia (PALEOFAUNA Database). Barcelona: Inst. Paleontologic. 1995. 115 p. (Paleontologia i Evolucio; T. 28/29).

Markova A.K., Smirnov N.G., Kosincev P.F. et al. Zoogeography of Holocene mammals in northern Eurasia // Lynx, 2001. Vol. 32. P. 233–245.

Martin L.D. Microtine rodents from the Ogallala Pliocene of Nebraska and the early evolution of the Microtinae in North America // Papers in Paleontology / Univ. of Michigan, 1975. Vol. 12. P. 101–110.

Matthey R., Zimmermann K. La position systematique de *Microtus middendorffii* Poliakov. Taxonomie et cytologie // Rev. suisse zool., 1961. Vol. 68, No. 1. P. 63–72.

Maul L.C. A discussion of the referral of *Mimomys occitanus* Thaler, 1955 (Rodentia: Arvicolidae) to the genus *Mimomys* // Acta Zool. Cracov., 1996. Vol. 39, No. 1. P. 343–348.

Maul L.C. The transition from hypsodonty to hypselodonty in the *Mimomys savini – Arvicola* lineage // Lynx (Prach), 2001. No. 32. P. 247–253.

Maul L., Masini F., Abbazzi L., Turner A. Geochronometric application of evolutionary trends in the dentition of fossil Arvicolidae // Meded. Nederl. Inst. Toegep. Geowetensch. TNO, 1998a. No. 60. P. 565–572.

Maul L.C., Masini F., Abbazzi L. et al. The use of different morphometric data for absolute age calibration of some South- and Middle European arvicolid populations // Paleontolographia Italica, 1998б. Vol. 85. P. 111–151.

Mazak V. Notes of the dentition in *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) in the course of postnatal life // Saugetierk. Mitt., 1963. Vol. 11, No. l. P. 1–11.

Méhely L. Fibrinae Hungariae // Ann. Musei Nat. Hung., 1914. T. 12. P. 155–243.

Meulen A.J. van der. Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Pegalia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia) // Quaternaria, 1973. Vol. 17. P. 1–144.

Mihlbachler M.C., Hemmings C.A., Webb S.D. Morphological Chronoclines among Late Pleistocene Muskrats (*Ondatra zibethicus*: Muridae, Rodentia) from Northern Florida // Quaternary Res., 2002. Vol. 58, No. 3. P. 289–295.

Motuzko A.N., Ivanov D.L. Holocene micromammal complexes of Belarus: A model of faunal development during Interglacial epochs // Acta Zool. Cracov., 1996. Vol. 39, No. 1. P. 381–386.

Nadachowski A. Late quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. Warszawa; Krakov: Panstwowe wydawnictwo naukowe, 1982. 110 p.

Nadachowski A. Taxonomic value of anteroconid measurements of M1 in common and field voles // Acta Theriol., 1984. Vol. 29. No. 10. P. 123–143.

Nadachowski A. Systemátics, geographic variation, and evolution of snow voles (*Chionomys*) based on denta characters // Acta Theriol., 1991. Vol. 36, No. 1/2. P. 1–45.

Nadachowski A. Short-distance migration of Quaternary and recent mammals: a case study of *Chionomys* (Arvicolidae) // Courier Forsch.-Inst. Senckenberg, 1992. Vol. 153. P. 221–228.

Niethammer J. A hypothesis on a special aspect in rodent molar evolution // II Congressus theriologicus internationalis. Brno: Inst. vertebrate zool., 1978. P. 440.

Niethammer J. Eine Hypothese zur Evolution microtider Molaren bei Nagetieren // Z. Säugetierkunde, 1980. Bd. 45. S. 234–238.

Niethammer J. Rötelmause (*Clethrionomys*) in Gewöllen der Sperbereule (Surnia ulula) // Säugetierkundlich Mitteilungen, 1984. Bd. 31. S. 171–177.

Pascal M., Lorvelec O., Vigne J.-D. et al. Évolution holocène de la faune de Vertébrés de France: invasions et disparitions. Paris, 2003. 381 p.

Phillips C.J., Oxberry B. Comparative histology of molar dentitions of *Microtus* and *Clethrionomys*, with comments on dental evolution in microtine rodents // J. Mammol., 1972. Vol. 53, No. 1. P. 1–20.

Rabeder G. Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozan und dem alteren Plieistozän von Niederösterreich. Wien, 1981. 373 p. (Beitr. Paläont. Vol. 8).

Rekovets L., Nadachowski A. Pleistocene Voles (Arvicolidae) of the Ukraine // Paleontologia i evolutió. 1995. T. 28/29. P. 145–245.

Repenning C.A. Mandibular musculature and the origin of the subfamily Arvicolinae // Acta zoologica cracovencia, 1968. Vol. 13, No. 3. P. 1–72.

Rheinwaldt E. Über zeitlebens wachsende Molaren der Murinae (Mammalia, Muridae) // Archiv. Zool., 1965. Bd 17. S. 33–36.

Richter H., Geiler H. Über die Altersstruktur je einer Population der Gelbhalsmaus *Apodemus tauricus flavicolis* (Melchior 1834) und der Rötelmaus, *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1789) im Rabenauer Grund und an den Weisseritztalhangen: Informationsartikel mit Fachdepot // Wiss. Z. Techn. Univ. Dresden, 1972. Bd 21, No. 6. S. 1225–1227.

Rörig G., Börner C. Studien über das Gebiss mitteleuropäischer recenter Mäuse // Arbeit aus der Kaiserlichen Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft. Berlin: Verlagsbuchhandlung Paul Parey & Verlagsbuchhandlung Julius Springer, 1905. Bd 5, Ht. 2. S. 35–96.

Semken H.A. jr., Wallace S.C. Key to Arvicoline ("Microtine" rodents) and Arvicoline-like Lower First Molars Recover from Late Wisconsinan and Holocene Archaeological and Palatontological Sites in Eastern North America // J. of Archaeological Sci., 2002. Vol. 29. P. 23–31.

Smirnov N.G. Late Pleistocene and Holocene Faunas of Small Mammals of the Urals // Quaternary Paleozoology in the Northern Hemisphere / Eds. Saunders J.J. et al. Springfield, 1998. P. 159–172.

Smirnov N.G., Golovachov I.B. Holocene history of small mammals in the Urals // The Holocene History of the European Vertebrate Fauna: Modern Aspects of Research: Workshop / Ed. Benecke N. Rahden / Westf.: Leidorf, 1999. P. 209–221. (Archeologie in Eurasien. Dd. 6).

Sutcliffe A.J., Kowalski K. Pleistocene Rodents of the British Isles // Bul. of the British Museum Natural History. Geology, 1976. Vol. 27, No. 2. P. 31–147.

Stehlinh H.G., Schaubs S. Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. Basel: Birkheauser, 1951. 385 S. (Schweiz. Palaeontol. Abh. Bd 67).

Válóczi T.A. Vaskapu-barlang (Bükk hegység) felsô-pleisztocén faunájának vizsgálata (Investigation of the Upper-Pleistocene fauna of Vaskapu-Cave (Bükk-mountain)) // Folia Historico Naturalia Musei Matraensis, 1998. Vol. 23. P. 79–96.

Wolf R., Wilhelm H., Kapischke H.-J. Besondere Zahnform am zweiten oberen Molaren bei der Feldmaus *Microtus arvalis* // Mitt. für sächs. Säugetierfreunde, 2003. Bd 1. S. 49–51.

Zeida J. A device serving to determine the birth date of *Clethrionomys glareolus* by the length of M, roots // Folia Zool., 1977. Vol. 26, No. 3. P. 207–211.

СОДЕРЖАНИЕ

ОТ РЕДАКТОРА 3

1. ВВЕДЕНИЕ 4

2. КАК ПОЛЬЗОВАТЬСЯ ОПРЕДЕЛИТЕЛЕМ? 7

3. СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ 15

4. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И СТРУКТУРНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ ПОЛЕВОК 19

4.1. Степень гипсодонтности 22
4.2. Выраженность наружного цемента во входящих углах 24
4.3. Дентиновые тракты (перерывы эмали) 25
4.4. Дифференциация эмали по толщине 26
4.5. Конфигурация жевательной поверхности (количество и форма дентиновых призм) 27

5. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ ЗУБОВ ПОЛЕВОК 32

5.1. Определение положения зуба в челюсти по форме коронки 32
5.2. Таксономическая диагностика на основании особенностей положения нижнего резца 33
5.3. Таксономическая идентификация на основании особенностей структурных и гистологических элементов коренных зубов 35

6. ВИДОВЫЕ ОПИСАНИЯ ЗУБОВ ПОЛЕВОК 41

6.1. Род Слепушонки – *Ellobius* Fischer, 1814 41
6.1.1. Слепушонка обыкновенная – *E.* (*E.*) *talpinus* Pallas, 1770 42
6.2. Род Полевки лесные – *Clethrionomys* Tilesius, 1850 = *Myodes* Pallas, 1811 43
6.2.1. Красно-серая полевка – *Cl.* (*Cr.*) *rufocanus* Sundevall, 1846 . . . 47
6.2.2. Европейская рыжая полевка – *Cl.* (*Cl.*) *glareolus* Schreber, 1780 48
6.2.3. Сибирская красная полевка – *Cl.* (*Cl.*) *rutilus* Pallas, 1779 48
6.3. Триба LAGURINI Kretzoi, 1955 49
6.3.1. Род Пеструшки обыкновенные – *Lagurus* Gloger, 1841. Степная пеструшка – *L. lagurus* Pallas, 1773 51
6.3.2. Род Пеструшки желтые – *Eolagurus* Argyropulo, 1946. Желтая пеструшка – *E. luteus* Eversmann, 1840 52
6.4. Род Лемминги копытные – *Dicrostonyx* Gloger, 1841 52
6.5. Триба LEMMINI Miller, 1896 57
6.6. Род Ондатры – *Ondatra* Link, 1795 61

6.7. Род Полевки водяные – *Arvicola* Lacepede, 1799 63
6.8. Род Полевки серые – *Microtus* Schrank, 1798 66
6.8.1. Полевка-экономка – *M.* (*P.*) *oeconomus* Pallas, 1776 71
6.8.2. † *M.* (*P.*) *? malei* Hinton, 1907 73
6.8.3. Полевка Миддендорфа – *M.* (*A.*) *middendorffi* Poljakov, 1881 . . 74
6.8.4. Узкочерепная полевка – *M.* (*S.*) *gregalis* Pallas, 1778 76
6.8.5. *M.* (*M.*) *arvalis* sensu lato 80
6.8.6. Темная (пашенная) полевка – *M.* (*M.*) *agrestis* Linnaeus, 1761 . . 81

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 83

Научное издание

Александр Васильевич БОРОДИН

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ЗУБОВ ПОЛЕВОК УРАЛА И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ (ПОЗДНИЙ ПЛЕЙСТОЦЕН – СОВРЕМЕННОСТЬ)

Рекомендовано к изданию ученым советом
Института экологии растений и животных
и НИСО УрО РАН

Редактор **К.И. Ушакова**
Технический редактор **Е.М. Бородулина**
Корректор **Н.В. Каткова**
Компьютерная верстка **Г.П. Чащиной**
Дизайн обложки **С.В. Зыкова**

НИСО УрО РАН № 3(09)–83. Подписано в печать 04.06.09.
Формат 70×100 1/16. Бумага типографская. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 8. Уч.-изд. л. 8. Тираж 500 экз. Заказ 127.

Оригинал-макет изготовлен в РИО УрО РАН.
620219, Екатеринбург, ГСП-169, ул. Первомайская, 91.

Отпечатано в типографии
«Уральский центр академического обслуживания».
620219, Екатеринбург, ул. Первомайская, 91.

УВАЖЕМЫЕ КОЛЛЕГИ! В силу разных причин в предложенный Вашему вниманию «Определитель зубов полевок …» вкрались опечатки и неточности.

В печатной версии и на CD:

Рис. 7. … жевательная поверхность зубов правых верхних и нижних зубов – на рис изображена проекция верхнего левого зубного ряда (зеркально) (то же и на CD в разделе Изолированные зубы (**8.htm**)).

Рис. 8. … проекции изолированных зубов - для верхних b- буккальная-лингвально, c-заднее-передняя проекция; для нижних зубов – как в тексте (то же и на CD в разделе Основное меню подсемейства Arvicolinae (**3.htm**)).

Стр. 35, глава 5.3., второе предложение первого абзаца напечатано: «Так, наличие перерывов эмали (дентиновых трактов) на вершинах всех выходящих углов боковых призм характерно только для родов *Dicrostonyx* и *Lemmus* …» . Естественно, наличие дентиновых трактов на всех выходящих углах характерно в данном случае и для рода *Myopus.* (то же и на CD в разделе Определение по структурным элементам щечных зубов (**5.htm**)).

Стр.55, Рисунок 26 – в обозначении морфотипов коренных зубов рода Dicrostonyx второй справа (в конце ряда) морфотип M3/ и /m1 обозначен tor-sim. Должно быть: tor-hen.

Стр.59, Таблица 4 – поменялись местами среднее и максимальное значение длины M3/ современных *M. schisticolor* (Северный Урал). Средняя длина должна быть 2,27, а максимальная – 2,5 (то же и на CD в разделе «Видовые характеристики зубов рода *Myopus,* Размеры коренных зубов современных *Myopus schisticolor* (**gen_myp.htm**)».

Стр.61 напечатано: /m3 – четыре дентиновых поля, разделенных полностью: задняя непарная лопасть, T1, T2, T3, T4. Должно быть: /m3 – четыре дентиновых поля, разделенных полностью: задняя непарная лопасть, T1, T2, T3. (то же и на CD в разделах Триба Lemmini (**19.htm**), Род лемминги настоящие (**gen_lem.htm**), и Род лемминги лесные (**gen_myp.htm**)).

В печатной версии:

Рис. 39. перепутаны обозначения морфотипов: нижний (темный) должен быть обозначен как I, а верхний – III.

Стр. 39 Шестая строка снизу – напечатано 25(24), должно быть 25(26)

Стр. 57 напечатано Koenigsvald, должно быть Koenigswald

В электронной версии:

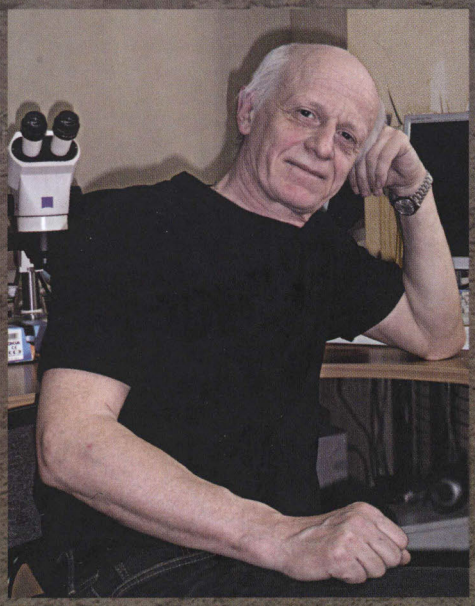
ВВЕДЕНИЕ (**preface.htm**) в разделе БЛАГОДАРНОСТИ напечатано «Благодаря этому объекта мне посчастливилось» должно быть «Выбор этого объекта позволил мне …»

ВИДОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗУБОВ РОДА *MYOPUS,* Размеры коренных зубов современных *Myopus schisticolor* (**gen_myp.htm**) - поменялись местами среднее и максимальное значение длины M3/. Для данных Ф.И. Хензыхеновой средняя длина должна быть 1,75 а максимальная – 2; для лесных леммингов Северного Урала средняя длина должна быть 2,27, а максимальная – 2,5. Ширина /m2 по данным Ф.И. Хензыхеновой напечатано: 1,1-1,181,35, должно быть: 1,1-1,18-1,35.

УВАЖЕМЫЕ КОЛЛЕГИ! Если ВЫ обнаружите опечатку или какую-либо другую ошибку в тексте или иллюстрациях книги или CD версии определителя – пожалуйста сообщите автору по адресу bor@ipae.uran.ru.

Я буду чрезвычайно признателен Вам за любое пожелание или замечание.

А.В. Бородин



Бородин Александр Васильевич

Доцент, кандидат биологических наук

Выпускник биологического факультета Уральского государственного университета им. А.М. Горького (Свердловск, 1980 г.). С 1980 г. и по настоящее время работает в Институте экологии растений и животных, старший научный сотрудник лаборатории исторической экологии ИЭРиЖ УрО РАН. Основные научные исследования посвящены морфологической эволюции грызунов, реконструкции наземных экосистем и условий их существования в четвертичном периоде Урала и Западной Сибири.

Научные интересы: морфологическая эволюция и экология мелких млекопитающих четвертичного периода. Район исследований: Урал и Западная Сибирь.

e-mail: bor@ipae.uran.ru