

УДК.569.323.4:551.782.13(477)

ХОМЯКООБРАЗНЫЕ (MAMMALIA, RODENTIA) ИЗ ВЕРХНЕМИОЦЕНОВОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ЕГОРОВКА

М. В. Синица

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев 01030 Украина

Получено 25 мая 2009

Принято 7 октября 2009

Хомякообразные (Mammalia, Rodentia) из верхнемиоценового местонахождения Егоровка. Синица М. В. — В результате анализа ископаемого материала из местонахождений Егоровка 1 и Егоровка 2 на юге Украины (поздний миоцен, MN 12) было установлено присутствие двух видов семейства Cricetidae — *Kowalskia* sp. и *Pseudocricetus orienteuropeus* W. Topachevski et Skorik, 1992 (Rodentia, Cricetidae). На краниодентальных остатках *Pseudocricetus* из Егоровки 1 и Егоровки 2 зарегистрировано присутствие двух морфометрических групп популяционного уровня. Впервые описаны верхние резцы представителей рода *Pseudocricetus*. Рассмотрены таксономические и экологические особенности фаун низших хомякообразных данных оректоценозов.

Ключевые слова: *Pseudocricetus*, *Kowalskia*, миоцен, туролий, MN 12, Украина.

Cricetids (Mammalia, Rodentia) from the Upper Miocene of Egorovka locality. Sinitsa M. V. — As the result of analysis of material on fossil draft hamsters from Egorovka 1 and Egorovka 2 localities (Late Miocene, MN 12, southern Ukraine), two species of the family Cricetidae (Rodentia), *Kowalskia* sp. and *Pseudocricetus orienteuropeus* W. Topachevski et Skorik, 1992 were recorded. Two morphological and dimensional *Pseudocricetus* groups of population status are shown to be present based on craniodental remains from Egorovka 1 and Egorovka 2. Upper incisors of *Pseudocricetus* are described for the first time. Taxonomical and ecological features of draft hamster fauna from those oryctocenoses are discussed.

Key words: *Pseudocricetus*, *Kowalskia*, Miocene, Turolian, MN 12, Ukraine.

Введение

Многослойное местонахождение костных остатков ископаемых позвоночных в окр. с. Егоровка Раздельнянского р-на Одесской обл. предоставило богатый материал по микротериофауне второй половины позднего миоцена (средний туролий MN 12). Хомякообразные составляют доминирующую группировку микротериокомплекса захоронения. Их многочисленные костные остатки, собранные из разновозрастных оректоценозов Егоровка 1 и Егоровка 2 отнесены к вымершим родам *Pseudocricetus* W. Topachevski et Skorik, 1992 и *Kowalskia* Fahlbusch, 1969.

Материал и методы

Весь обсуждаемый в статье материал собран в полевой сезон 2007–2008 гг., путем промывки костеносной породы на мелкочастичных ситах ($d \approx 0,5$ мм). Измерения производили при помощи окулярного микрометра с точностью до 0,01 мм. Рисунки выполнены автором с использованием рисовального аппарата «Wild TYP 308700» к стереомикроскопу «Wild M3C». Обозначения элементов жевательной поверхности зубов приняты по Casanovas-Villar (2007). В описании строения антероконидного отдела m1 использована терминология В. А. Топачевского и А. Ф. Скорик (1992). Материал обработан с применением общепринятых методик вариационной статистики (вычисляли: среднее — M, стандартное отклонение — S, коэффициент вариации — V). Возрастной состав популяции хомякообразных из того или иного слоя определяли по степени стертости коронки M1 согласно стандартной методике

(Клевезаль, 2007). Объем стратиграфических подразделений принят в соответствии со схемой дробного стратиграфического деления верхнего миоцена юга Восточной Европы (Nesin, Nadachowski, 2001). Описанные останки хранятся в фондах Национального научно-природоведческого музея НАН Украины.

Остеологический материал происходит из двух костеносных горизонтов захоронения Егоровка и представлен диагностическими элементами жевательного аппарата, главным образом — изолированными зубами. Геологическое строение местонахождения опубликовано ранее (Синица, 2008).

Многочисленные костные остатки хомяков из Егоровки 2 происходят из маломощной толщи, сложенной, главным образом, глинистым гравелитом с включениями серого гравелитистого суглинка. Костные останки умеренно фосилизированы, темно-коричневого или желтоватого цвета, что зависит от состава вмещающей их породы. Следы длительного пребывания в водном потоке и субаэральной эрозии слабо выражены. В то же время отчетливо заметна коррозия, вызванная пребыванием останков в пищеварительном тракте, из чего можно заключить, что часть материала попала в место окончательного захоронения в виде погадок. Незначительная часть костей (около 0,1%) отличается окатанностью и степенью фосилизации и, вероятно, является переотложенной из более древних костеносных слоев. Накопление и окончательное захоронение костного материала происходило, очевидно, в придонном мелководье небольшого полузакрытого водоема, богатого мертвой органикой. В исследуемой серии останков хомяков из этого захоронения практически в одинаковой степени представлены зубы молодых и взрослых особей (48 и 52% соответственно).

Материал из Егоровки 1 представлен более полно, чем из нижележащего слоя, что, очевидно, связано с особенностями тафогенеза местонахождения. Массовая доля верхних и нижних челюстей составляет около 30% (в Егоровке 2 — около 15%). Вещество кости и дентин зубов слабо пигментированы: белого или бежевого цвета с редкими пятнами ожелезнения. Явно выраженные следы окатанности, выветривания и коррозии, вызванной пребыванием остатков в пищеварительном тракте, отсутствуют, то есть материал захоронен *«in situ»*. Костесодержащая толща представлена светло-серой глиной и суглинком озерного генезиса, а не аллювиально-речными фациями, как в других верхнемиоценовых оректоценозах микротериев юга Восточной Европы. Седиментация органических остатков в захоронении происходила в достаточно спокойных гидродинамических условиях, что, собственно, и предопределило относительно полное сохранение элементов краинального и посткраинального скелета позвоночных. Пути поступления органических остатков в тафоценоз понятны лишь в общих чертах. Вероятно, основная часть материала происходит из погадок, которые могли продукцироваться птицами, устраивавшими гнезда и места кормежек на ветвях деревьев, произраставших по берегам водоема. Та же древесная растительность привлекала летучих мышей, чьи костные остатки относительно многочисленны в Егоровке 1. Роль поверхностного стока как фактора образования тафоценоза микротериев не находит прямого подтверждения, тогда как крупные кости и их фрагменты, вероятно, были снесены в область седиментации временными потоками с базиса эрозии либо береговой зоны водоема. Сохранившиеся костные останки хомяковых, как и в нижележащем слое, принадлежат молодым и взрослым особям, при незначительно большей численности последних (42 и 58% соответственно).

Результаты и обсуждение

В составе микротериофаун изучаемых захоронений хомяковые представлены двумя таксонами *Kowalskia* sp. (Егоровка 1) и *Pseudocricetus orienteuropeus* (Егоровка 1, 2). Останки последнего вида из Егоровки 1 и 2 явно отличаются между собой и представляют разные последовательные этапы развития вида, поэтому описаны ниже под отдельными рубриками.

Семейство CRICETIDAE Rochebrune, 1883

Подсемейство CRICETINAE Murray, 1866

Род *Kowalskia* Fahlbusch, 1969

Kowalskia sp.

Материал. Левый m2 — 1 экз. Егоровка 1.

Описание

Размеры мелкие (L — 1,30 мм; W — 1,03 мм; W/L — 0,79). Наружная и внутренняя ветви антероконида почти эквивалентной длины (рис. 1). Узкий антеролофулид связывает передний воротничок с дистальной ветвью метаконида. Ровный и высокий мезолофид достигает лингвального края коронки зуба, где сливается с основанием мезостилида. Постеролофид имеет характерную для представителей

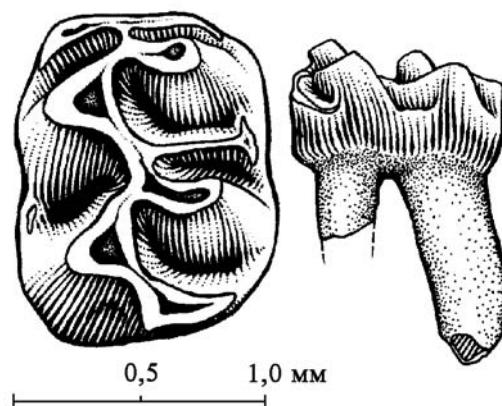


Рис. 1. *Kowalskia* sp. Егоровка 1. Изолированный m_2 , виды с окклюзиальной и лабиальной сторон. Fig. 1. *Kowalskia* sp. Egorovka 1. Occlusal and labial view of isolated m_2 .

рода конфигурацию. Его внутренняя доля не контактирует с основанием энтоконида, в связи с чем углубление постеросинусида остается открытым вплоть до конечных стадий стертости коронки. Дополнительная наружная входящая складка в области слияния постеролофида и гипоконида по глубине сопоставима с гипосинусидом. Передний корень обломан у основания, несколько лучше сохранился задний, более массивный корень.

Сравнение

Небольшие размеры m_2 отличают хомяка из Егоровки-1 от представителей рода *Kowalskia* и *Neocrictetodon* Kretsoi, 1954 sensu Daxner-Höck et al. (1996). Исключение составляют относительно мелкие *K. polonica* Fahlbusch, 1969 ($L = 1,26\text{--}1,39$ мм; $W = 0,98\text{--}1,33$ мм) из русциния (MN 14–15) Польши (Podlesice), Испании (Hauterives) и Венгрии (Osztramos 1) (Fahlbusch, 1969; Kordos, 1987; Freudental et al., 1998). С последними его сближают и морфологические особенности строения жевательной поверхности данного зуба. В частности, для m_2 *K. polonica* из Osztramos и Podlesice характерны узкий антеролофулид, связывающий хорошо развитый симметричный антеролофид, а поперечная шпора часто достигает внутреннего края коронки зуба. Принимая во внимание близкие абсолютные размеры и сходство в строении жевательной поверхности, можно предположить таксономическую близость *Kowalskia* sp. из Егоровки 1 с *K. polonica*, однако достоверно отождествить описанные остатки с каким-либо из известных видов данного рода на столь скучном материале не представляется возможным.

Достоверных находок *K. polonica* в Украине нет. Лишь из позднетуролийского захоронения Виноградовка 1 (MN 13 b) известен изолированный M1, по ряду особенностей близкий к аналогичным зубам *K. polonica* (Топачевский, Скорик, 1992: 68, рис. 31). Однако в составе фауны молодых (русциний) и более древних (средний туролий) местонахождений никаких свидетельств присутствия указанного вида не обнаружено. Таким образом, изолированный m_2 из Егоровки 1, в случае, если подтвердится его тождественность указанному виду, может представлять древнейшие и пока единственые для изучаемого региона остатки *K. polonica*.

Геологический возраст и распространение

Поздний миоцен, конец второй половины среднего туролия (MN 12b) Северного Причерноморья Украины.

Род *Pseudocricetus* W. Topachevski et Skorik, 1992

***Pseudocricetus orienteuropaeus* W. Topachevski et Skorik, 1992 (Егоровка 2)**

Материал. Фрагменты верхнечелюстной кости с M1–M3 — 2 экз., M1–M2 — 8 экз., M2–M3 — 1 экз., M1 — 9 экз., M2 — 3 экз., M3 — 3 экз. Фрагменты горизонтальной ветви нижней челюсти с m1–m3 — 3 экз., m1–m2 — 3 экз., m2–m3 — 7 экз., m1 — 2 экз., m2 — 2 экз. Фрагменты нижнечелюстной кости — 6 экз. Изолированные постоянные коренные: M1 — 31 экз., M2 — 48 экз., M3 — 38 экз.; m1 — 47 экз., m2 — 39 экз., m3 — 48 экз.; верхнечелюстные резцы — 31 экз., нижнечелюстные резцы — 52 экз. Все из Егоровки 2.

Описание

Pseudocricetus средних размеров: альвеолярная длина верхнего зубного ряда — 5,08–5,17 мм; нижнего ряда — 5,11–5,38 мм (табл. 1). Массетерная пластина имеет типичное для рода строение, ее длина слегка превышает длину альвеолы M1. Массетерная бугристость хорошо развита и четко оконтурена на теле пластиинки. Задне-наружный край резцового отверстия заканчивается на уровне переднего края альвеолы M1 или несколько впереди от последнего.

Нижняя челюсть относительно крупная и массивная (табл. 1). По размерам занимает промежуточное положение между *P. orienteuropaeus* и *P. kormosi*, и

Таблица 1. Сравнительные размеры верхней и нижней челюстей некоторых видов рода *Pseudocricetus*, мм
Table 1. The size comparison of maxilla and mandible of some *Pseudocricetus* species, in mm

Признак	<i>P. antiquus</i>	<i>P. orienteuropaeus</i>			<i>P. kormosi</i>		
	Черевничное 3	Новоелизаветовка 3	Протопоповка 3	Егоровка 2	Егоровка 1	Алтес-тобо 2	Андреевка
Альвеолярная длина m1-m3	5,15; 5,25; 5,3; 5,5	5,15; 5,35–5,55 (n = 5)	4,85–5,33–5,85 (n = 14)	5,11; 5,38	5,18; 5,41	—	6,0; 6,0; 6,2
Длина диастемы	4,6; 4,9	4,0–4,13–4,3	3,5–4,32–4,6 (n = 6)	5,30	5,10	—	5,2; 5,91
Высота диастемы	2,15–3,11 (n = 9)	2,40; 2,50; 2,71	2,22; 2,38; 3,12	2,78	2,50; 2,98	3,11	3,30
Высота горизонтальной ветви	3,42; 4,0; 4,12	3,9; 4,17; 4,7	3,7–4,3–4,6 (n = 9)	4,93; 5,18	4,48; 4,62	5,2	5,0; 6,02
Ширина основания отростка:							
венечного сочленовного	— 2,0; 2,75	—	1,15; 2,50 2,6–2,91–2,50 (n = 5)	1,57 2,90; 3,05; 3,1 5	—	—	—
углового	—	—	2,25	—	2,70; 3,20	—	—
Длина сочленовного отростка по верхнему краю	—	—	2,70; 3,50; 3,75; 4,0	—	4,50	4,77	—
Наименьшее расстояние от нижнечелюстного отверстия до заднего края m3	2,95–3,45 (n = 9)	2,82; 3,22	2,85–3,50 (n = 6)	1,79; 2,71; 3,18	3,11	3,65	2,90; 3,57
Наименьшее расстояние от подбородочного отверстия до:							
задней вырезки	—	—	4,30; 4,45; 9,0; 10,0	—	8,81	—	—
угла массетерной площадки	0,8–1,0–1,2 2 (n = 7)	1,40–1,45–1,55 (n = 5)	1,26–1,65 (n = 14)	1,43; 1,88	1,61; 1,63; 2,05	1,66	1,51; 1,79

несколько крупнее одноименных костей *P. antiquus*. Удлиненная нижнечелюстная диастрома образует резкий подъем на уровне переднего края m1. Массетерная площадка контрастно выделяется на теле челюсти хорошо развитыми массетерными гребнями. Передний край площадки острый и, как правило, увенчан бугорком. Подбородочное отверстие смещено вперед относительно m1. Высота тела челюсти составляет 4,93–5,18 мм, что также сближает данный вид с *P. kormosi* и с самыми крупными *P. orienteuropaeus*. Строение проксимального отдела типично для представителей рода. Сочленовный отросток клиновидной формы с коротким сочленовным мышцелком, который сверху ограничен от тела отростка неглубокой вырезкой. Хорошо выражено и подчеркнуто рельефным гребнем углубление на верхней наружной стороне отростка в месте крепления апоневроза *musculus zygomaticomandibularis*.

M1 средних размеров (L — 1,95–2,44 мм; W — 1,21–1,58 мм; W/L — 0,58–0,71), укладывается в пределы метрической изменчивости, приведенные В. А. Топачевским и А. Ф. Скорик (1992) для *P. orienteuropaeus* из Протопоповки 3 (табл. 2). При этом можно отметить тенденцию к увеличению длины и ширины его коронки (рис. 2). Антерокон широкий, явно двураздельный, глубоко рассечен (глубина межбугорковой вырезки составляет 1/3–1/2 высоты коронки зуба) (рис. 3, A–Д). Слияние передних гребней антерокона наблюдается у 43% *M1*. Связь антерокона с последующей парой бугорков, параконом и протоконом, в большинстве случаев (93%) двойная и осуществляется, главным образом, посредством антеромезолофа (поперечной шпоры), полностью слитого с задним гребнем экстераантеркона. Дополнительные элементы сложности редуцированы. Свободный, половинной длины антеромезолоф присутствует лишь на одном исследованном моляре. Морфотипы со свободным мезолофом, достигающим 1/3 полной длины, не отмечены. Последний в 88% случаев трансформируется в передний гребень метакона, демонстрируя тип строения, свойственный большинству современных и плио-плейстоценовых *Cricetini*. В остальных случаях, когда мезолоф не сливается с основанием метакона, его длина не превышает 1/3 возможной, а терминальная часть смещена в переднезаднем направлении. Постеролоф с лингвальной стороны ограничивает основание метакона и примыкает к нему сзади. Постеросинус и задняя марка сливаются в 57,6% случаев, как следствие редукции задней ветви метакона. Базальные элементы коронки, как правило, хорошо развиты, что особенно справедливо для наружных (пара- и

Таблица 2. Промеры верхних (M1, M2, M3) и нижних моляров (m1, m2, m3) *Pseudocricetus orienteuropaeus* из Егоровки 2 и Егоровки 1, мм

Table 2. Measurements of upper (M1, M2, M3) and lower molars (m1, m2, m3) of *Pseudocricetus orienteuropaeus* from Egorovka 2 and Egorovka 1, in mm

Признак	Егоровка 2					Егоровка 1					
	n	R	M	s	V	n	R	M	s	V	
M1	L	48	1,95–2,44	2,17	0,10	4,82	15	2,02–2,26	2,13	0,08	3,62
	W	48	1,21–1,58	1,36	0,09	6,42	15	1,16–1,47	1,31	0,09	6,58
M2	L	58	1,59–1,98	1,74	0,08	4,43	19	1,44–1,81	1,65	0,10	6,00
	W	58	1,23–1,67	1,40	0,09	6,13	19	1,15–1,39	1,30	0,07	5,38
M3	L	44	1,29–1,66	1,50	0,09	6,06	16	1,27–1,61	1,43	0,09	6,21
	W	44	1,12–1,44	1,28	0,08	6,29	16	1,10–1,43	1,21	0,09	7,84
m1	L	53	1,75–2,27	2,01	0,12	5,79	12	1,49–2,08	1,93	0,16	8,08
	W	53	1,00–1,38	1,21	0,07	6,14	13	1,05–1,26	1,18	0,08	6,55
m2	L	52	1,48–1,83	1,68	0,07	4,26	19	1,39–1,70	1,58	0,09	5,67
	W	52	1,19–1,49	1,36	0,06	4,58	19	1,20–1,41	1,32	0,06	4,56
m3	L	58	1,51–1,94	1,71	0,09	5,38	18	1,52–1,87	1,69	0,09	5,49
	W	58	1,18–1,47	1,33	0,08	5,90	18	1,16–1,37	1,27	0,07	5,37

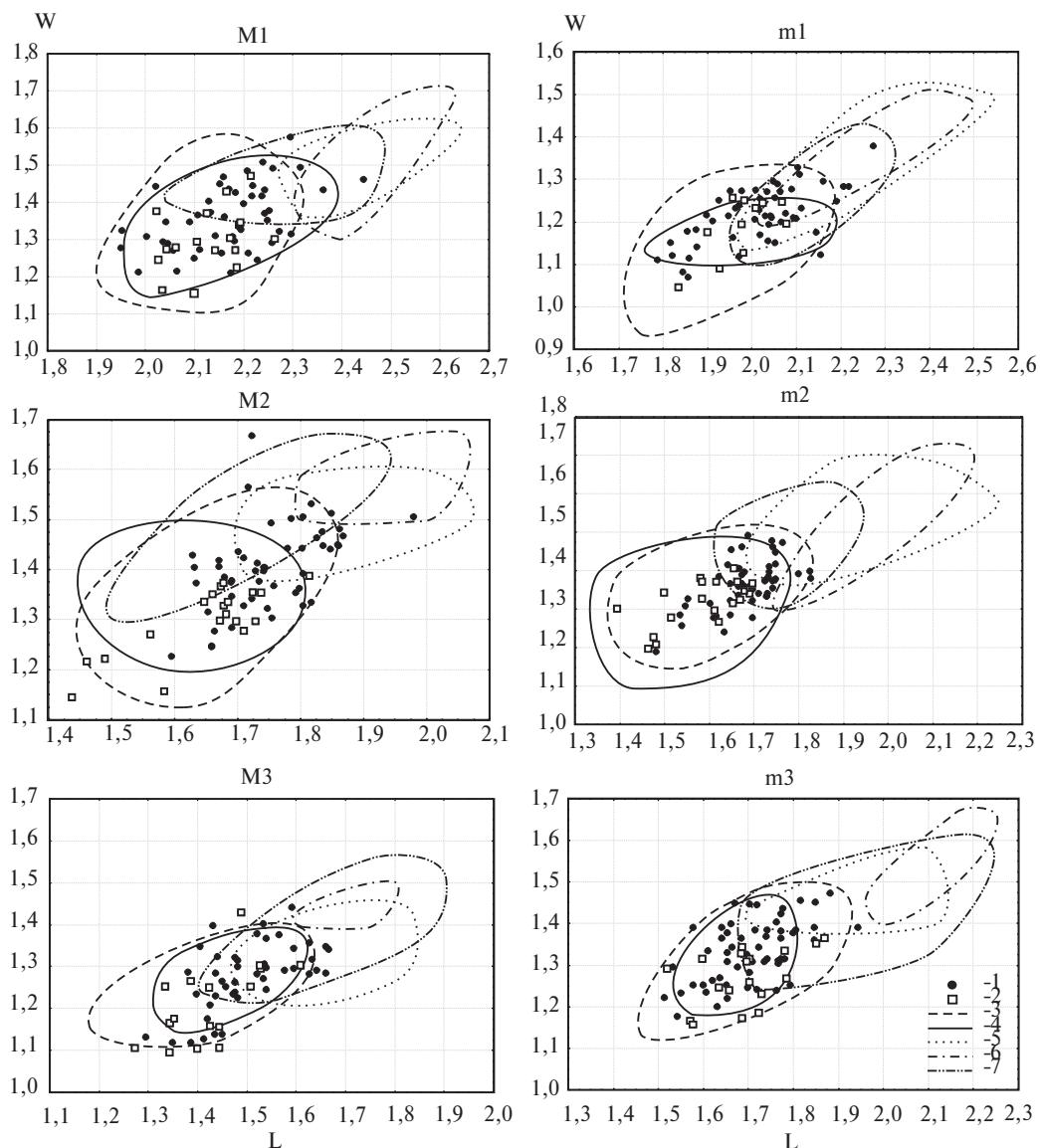


Рис. 2. Диаграмма рассеивания отношений L/W (длина/ширина, в мм) верхних (M1, M2, M3) и нижних моляров (m1, m2, m3) ряда представителей рода *Pseudocricetus*: 1 — *P. orienteuropeaeus*, Егоровка 2; 2 — *P. orienteuropeaeus*, Егоровка 1; 3 — *P. antiquus*, Черевичное 3 (типовая серия); 4 — *P. orienteuropeaeus*, Протопоповка 3 (типовая серия); 5 — *P. kormosi*, Новоукраинка 1, Андреевка, Ореховка (MN 13); 6 — *P. kormosi*, Polgärdi 2 (типовая серия); 7 — *P. kormosi*, Лектостратотип понта (Одесса).

Fig. 2. Scatter diagrams of L/W ratios (length/width in mm) of upper (M1, M2, M3) and lower molars (m1, m2, m3) of some representatives of the genus *Pseudocricetus*: 1 — *P. orienteuropeaeus*, Egorovka 2; 2 — *P. orienteuropeaeus*, Egorovka 1; 3 — *P. antiquus*, Cherevichnoe 3 (type series); 4 — *P. orienteuropeaeus*, Protopopovka 3 (type series); 5 — *P. kormosi*, Novoukrainka 1, Andreevka, Orehovka (MN 13); 6 — *P. kormosi*, Polgärdi 2 (type series); 7 — *P. kormosi*, Lectostratotype of Pontian (Odessa).

мезостиля). Последние, тем не менее, никогда не достигают степени развития, характерной для рода *Stylocricetus* W. Topachevski et Scorik, 1992 (Топачевский, Скорик, 1992). Наличие антеростиля, между основаниями бугорков антерокона, наблюдается у 33% моляров. Корня четыре. У трети исследованных M1 между передне-наружным и задне-наружным корнями присутствует бугорковидный пятый корень, гомологичный таковому у ряда современных (*Cricetus* Leske, 1779)

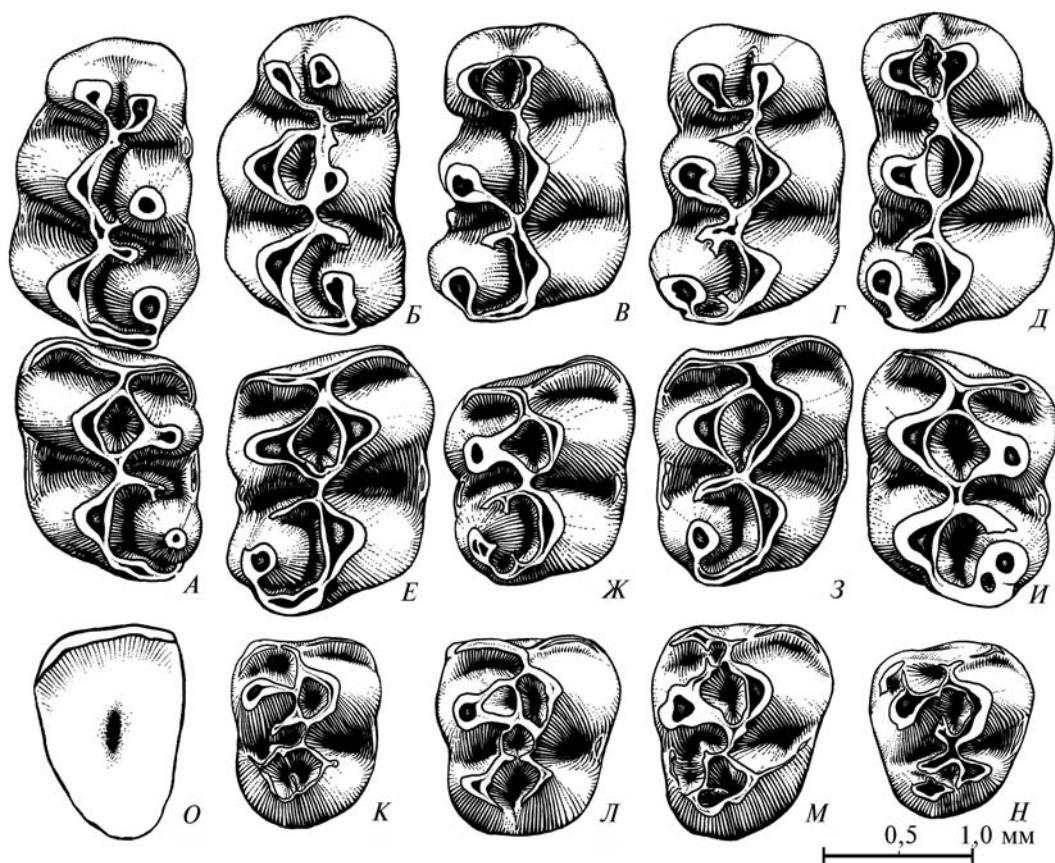


Рис. 3. *Pseudocricetus orienteuropaeus*. Егоровка 2. Строение жевательной поверхности верхних моляров: А — зубной ряд М1–М2; Б–Д — М1; Е–И — М2; К–Н — М3; О — поперечное сечение верхнего резца.

Fig. 3. *Pseudocricetus orienteuropaeus*. Egorovka 2. Occlusal view of upper molars: А — M1–M2 dentition; Б–Д — M1; Е–И — M2; К–Н — M3; О — cross-section of upper incisor.

и вымерших родов хомячих (*Allocricetus* Schaub, 1930 и, вероятно, *Hypsocricetus* Daxner-Höck, 1992).

Размеры М2 самые крупные в пределах вида (L — 1,59–1,98 мм; W — 1,23–1,67 мм; W/L — 0,72–0,97), частично попадают в зону метрической изменчивости *Pseudocricetus kormosi*. Наружная ветвь антеролофа, как правило, развита сильнее внутренней, при этом последняя имеет тенденцию к отделению от переднего гребня протокона (рис. 3, А, Е–И). Связь протокона и паракона всегда двойная. Свободный мезолоф сохранился у 6,82% М2, однако и в этом случае он либо примыкает к основанию метакона, либо, что реже, склонен в переднезаднем направлении относительно продольной оси зуба. В подавляющем большинстве случаев мезолоф редуцирован до стадии полной (40,9%) или частичной (52,3%) трансформации в передний гребень метакона. Постеролоф, как и на М1, представлен в виде массивного, резко выступающего назад гребня, полностью огибающего с лингвальной стороны основание метакона. Передний гребень метакона, ограничивающий спереди постеросинус, присутствует на жевательной поверхности 59,2% зубов. Основание стилей всегда широкое, достигает соседствующих бугорков наружного и внутреннего рядов, тем самым часто замыкается в марки гипо- и метасинус. Зуб имеет четыре корня.

М3 относительно крупный (L — 1,29–1,66 мм; W — 1,12–1,44 мм; W/L — 0,77–0,98). Очертания коронок от округло-трапециевидных до почти прямоугольных

(рис. 3, *K–H*). Конфигурация элементов жевательной поверхности варьирует в довольно широких пределах. Антеролоф всегда двойной: наружная ветвь, как правило, развита сильнее внутренней и имеет вид широкого гребня, изредка формирующего небольшой бугорок. Экстераантеролоф в большинстве случаев шире и несколько короче интероантеролофа, примерно у трети исследованных моляров отсутствует связь с передним гребнем протокона, которая появляется лишь на средних стадиях стертости коронки. Связь паракона и протокона более чем в половине случаев (54,6%) двойная — осуществляется посредством хорошо развитых передней и задней ветвей протолофа. На остальных М3 задняя ветвь протолофа теряет связь с параконом и трансформируется в поперечно ориентированный центролоф. Основные элементы проксимального ряда (метакон и гипокон), как правило, в виде хорошо развитых бугорков, которые на слабостертых зубах имеют гребневидную структуру. Из общего количества моляров не более 18% имеют достаточно длинный свободный мезолоф, ориентированный поперек продольной оси зуба. Доля морфотипов с полностью редуцированным, мезолофом также невелика (7,14%). Таким образом, в выборке М3 из Егоровки 2 превалируют экземпляры с относительно коротким (не более 1/4 возможной длины) свободным мезолофом, который в большинстве случаев скошен вперед. При этом терминальные части мезолофа и центролофа проявляют явную тенденцию к слиянию, тем самым формируя центральное кольцо (марку). Задняя марка примерно в трети случаев не замкнута, вследствие слабого развития и прерывания гребня постеролофида, который может вообще не проявляться вплоть до поздних стадий стертости коронки. Степень развития базальных образований (мезо- и энтостиля) варьирует, однако в целом можно отметить, что выражены они слабее, чем на М2 и, тем более, на М1. Корней всегда три.

Верхние резцы средних размеров, относительно широкие в сечении (LW — 1,23–1,58 мм, WA — 0,93–1,15 мм, WA/LW — 0,67–0,78). По последнему признаку резцы верхней челюсти *Pseudocricetus* уступают лишь таковым представителей рода *Cricetus* (WA/LW — 0,69–0,91) превосходит резцы *Allocricetulus* Argyropulo, 1932; *Cricetus* Milne-Edwards, 1867 и *Phodopus* Miller, 1910. Отсутствие достоверной информации по верхним резцам Cricetidae валлезия и туролия делает невозможным их сравнение с аналогичными зубами *Pseudocricetus*. Резцы олигоценовых и среднемиоценовых *Eucricetodontinae* Mein et Freudenthal, 1971, *Pseudocricetodontinae* Engesser, 1987 и *Cricetodontinae* Stehlin et Schaub, 1951 характеризуются заметно меньшим отношением ширины к передне-заднему поперечнику. Так, у *Atavocricetodon atavus* (Misonne, 1957) из Mas de Got B и *Pseudocricetodon montalbanensis* Thaler, 1969 из Italrides, ITD 64 (рюпелий, MP 22–23), соотношение WA/LW составляет 0,39–0,43 и 0,52 соответственно, тогда как у *Megacricetodon ibericus* (Schaub, 1944) и *Democricetodon affinis* Fahlbusch (1964) из астарации La Grive (MN 8) оно достигает 0,65 и 0,59–0,63 (Vianey-Liaud, 1974). Передняя грань резца у *Pseudocricetus* всегда уплощенная, с неглубоким вдавлением посередине, из-за чего очертания зуба в поперечном сечении приближаются к треугольнику (рис. 3, *O*). Поверхность эмалевого слоя слегка шероховатая, не несет каких-либо добавочных образований. Внутренняя грань резца, как правило, несколько длиннее или почти равна наружной.

Первый нижний моляр превосходит по размерам одноименные зубы всех представителей вида (L — 1,75–2,27 мм; W — 1,00–1,38 мм; W/L — 0,52–0,65). Очертания коронки приближаются к прямоугольным вследствие расширения антероконидного отдела зуба (рис. 4, *A–Д*). Антероконид в 92% случаев разделен хорошо выраженной антероконидной долинкой, глубина которой, как правило, составляет 1/3–1/2 высоты коронки. Связь элементов антероконида с последующей парой бугорков в 52,6% случаев одинарная и осуществляется посредством заднего

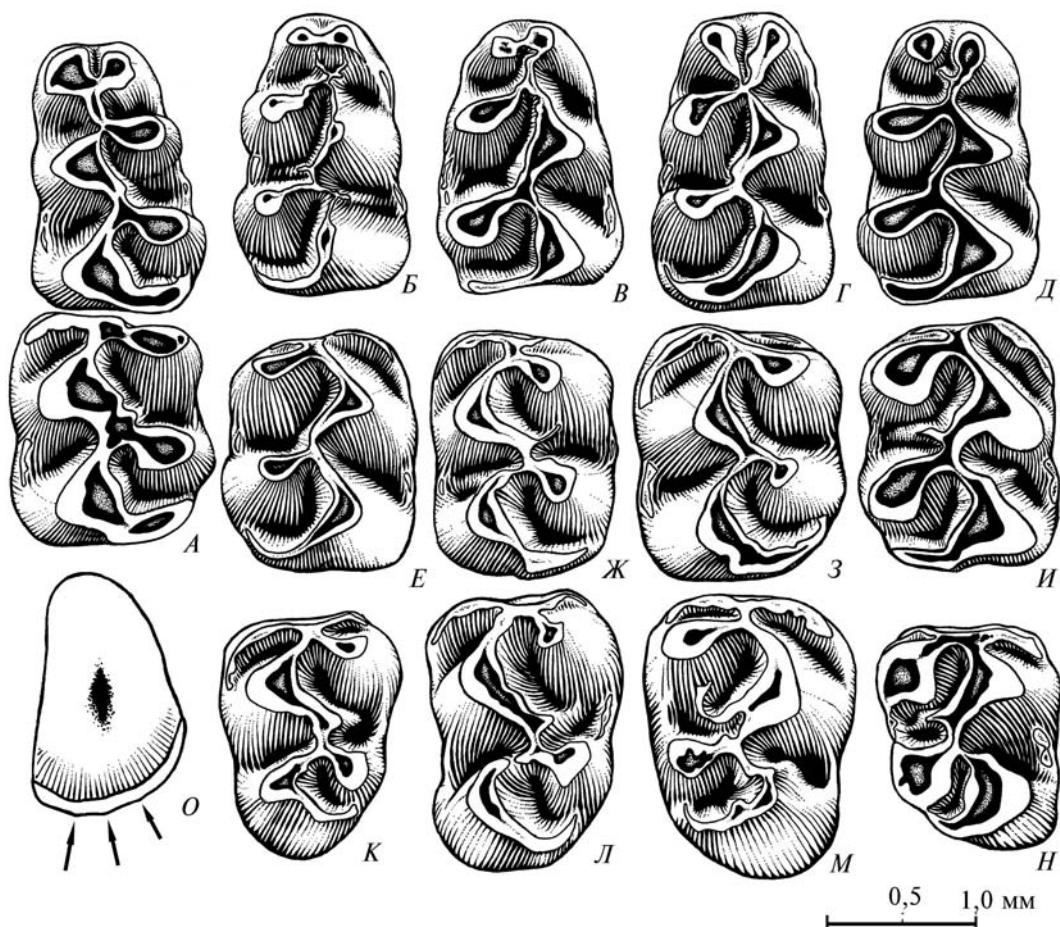


Рис. 4. *Pseudocricetus orienteuropaeus*. Егоровка 2. Строение жевательной поверхности нижних моляров: А — зубной ряд m_1-m_2 ; Б—Д — m_1 ; Е—И — m_2 ; К—Н — m_3 ; О — поперечное сечение нижнего резца (стрелками обозначены эмалевые гребни на передней грани резца).

Fig. 4. *Pseudocricetus orienteuropaeus*. Egorovka-2. Occlusal view of lower molars: А — m_1-m_2 dentition; Б—Д — m_1 ; Е—И — m_2 ; К—Н — m_3 ; О — cross-section of lower incisor (arrows indicate the enamel ridges on front of incisor).

гребня экстериоантероконида. Доля морфотипов с ограниченно двойной связью достигает 36,8%. При этом протяженность свободных ветвей экстерио- и интероантероконида варьирует в широких пределах. Частота проявления морфотипов с четко выраженной двойной связью невелика и составляет 7,9%. Следует отметить, что подобное распределение морфотипов антероконида m_1 более характерно для *P. orienteuropaeus*, чем для *P. antiquus* и *P. kormosi*, у которых доминируют двойная и, соответственно, ограниченно-двойная связи (Топачевский, Скорик, 1992). Мезолофид, как правило, полностью (71% выборки), либо частично (26,3%) редуцирован. Достаточно протяженный и слабо выраженный рисунком истириания мезолофид присутствует лишь на одном исследованном моляре. Этот же зуб имеет эктомезолофид, сходный по степени развития с мезолофидом (рис. 4, Б). Постеролоф в виде широкого, но относительно короткого гребня, не слитого с основанием энтоконида, вследствие чего постеросинус остается открытим с лабиальной стороны. Стилевые образования в подавляющем большинстве случаев имеют среднюю высоту, реже — низкие. Наибольшего развития достигают

проксимальные стилиды, среди которых самым высоким, как правило, является эктостилид.

Размеры $m2$ крупные ($L = 1,48–1,83$ мм; $W = 1,19–1,49$ мм; $W/L = 0,75–0,89$). Передний воротничок двойной (69,4%) (рис. 4, A, E–И). Доминируют морфотипы со слабо выраженным низким и узким инteroантеролофидом (44,4% выборки). Степень редукции элементов сложности коронки выражена в значительно меньшей степени, чем на предыдущем моляре. Частота проявления морфотипов с умеренно развитым мезолофидом средней длины достигает 5,6%. Количество зубов с полностью и частично редуцированными мезолофами примерно одинаково. Интересно наличие следов эктомезолофифа, имеющих место на лабиальной стороне передней ветви гипоконида двух исследованных моляров (рис. 4, Ж, И). Постеролофид сходен с гомологичным образованием на $m1$. Примерно у 80% исследованных экземпляров отмечается присутствие дополнительной задней наружной входящей складки на месте сопряжения гипоконида и заднего воротничка. Базальные образования, как правило, неплохо развиты, обеспечивая замыкание углублений гипо- и мезосинусида.

По размерам $m3$ ($L = 1,51–1,94$ мм; $W = 1,18–1,47$ мм; $W/L = 0,70–0,88$) *Pseudocricetus* из Егоровки 2 практически тождественен *P. antiquus* и, в меньшей степени, *P. orienteuropeus*. Форма коронки варьирует от треугольной до почти прямоугольной (рис. 4, K–H) вследствие расширения талонидного отдела зуба, выраженного, однако, несколько слабее, чем у *Stylocricetus*. Антеролофид типичного для представителей рода строения. Частота проявления морфотипа с разобщенными передними ветвями протоконида и метаконида составляет 55%. Мезолофид в 52,5% случаев трансформирован в задний гребень метаконида. Несколько реже встречаются моляры с частично или полностью редуцированным мезолофидом (32,5% и 10% соответственно). Перпендикулярно ориентированный, половинной длины мезолофид редок (5% выборки). Однако и в этом случае его терминальная часть контактирует с задним гребнем метаконида и демонстрирует тенденцию к раздвоению. Рудименты эктомезолофа присутствуют на жевательной поверхности 1/10 исследованных зубов. Стилиды, в особенности эктостилид, как правило, хорошо развиты.

Нижний резец относительно узкий ($LW = 1,40–1,70$; $WA = 0,84–1,10$; $WA/WL = 0,56–0,79$), но в среднем шире, чем одноименные зубы *P. antiquus* из Черевичного 3 ($WA = 0,56–0,90$). Укладывается в пределы метрической изменчивости, отмеченные для нижнечелюстных резцов *P. orienteuropeus* из Протопоповки 3 ($WA = 0,80–1,15$). Длина внутренней грани зуба примерно на треть превосходит длину наружной (рис. 4, О). Поверхность эмалевого слоя несет, как правило, три (реже — один-два) слабо различимых продольных эмалевых гребня. Присутствие последних на нижних резцах *Pseudocricetus* отмечали В. А. Топачевский и А. Ф. Скорик (1992). Стоит добавить, что указанные образования в той или иной степени проявляются на нижних резцах большинства ископаемых палеарктических Cricetinae, и, очевидно, некоторых поздних Cricetodontinae (например, *Cricetulodon* Hartenbergen, 1965). Вместе с тем эти гребни обладают явно выраженной тенденцией к редукции во времени, полностью исчезают на зубах современных Cricetini.

Сравнение

P. orienteuropeus из Егоровки 2 отличается от других восточноевропейских представителей вида из местонахождений Новоелизаветовка 3, Протопоповка 3 и Третья круча значительно более крупными размерами зубов и костей черепа, а также сильнее редуцированными мезолофом, мезолофидом и задним гребнем метакона. К примеру для $M1$ можно отметить увеличение общей доли моляров с редуцированным мезолофом, которая для *P. orienteuropeus* из Новоелизаветовки 3

и Протопоповки 3 очень близка и составляет 80% ($n = 22$) и 78,9% ($n = 35$) соответственно, она же у М1 из Егоровки 2 равна 88%. Еще заметнее увеличение доли зубов с редуцированной задней ветвью метакона, составляющая для тех же популяций из Новоелизаветовки 3, Протопоповки 3 и Егоровки 2 — 20%, 45,5% и 57,6% соответственно. Сходные значения распределений морфотипов отмечаются для всех без исключения постоянных коренных.

В определенной степени близкой к описываемой может оказаться популяция хомяков из ориктоценоза микротериев Новой Эметовки, Костев овраг (конец среднего туролия, MN 12b-13a?) (Топачевский, Скорик, 1992). Сближают их, главным образом, размеры, а также сходство в распределении морфотипов коренных зубов. Малочисленность остатков, а также отсутствие в материалах из Новой Эметовки диагностических резцов и нижнечелюстных костей делают невозможным корректное сравнение изучаемых популяций.

Геологический возраст и распространение

Поздний миоцен, заключительный этап второй половины среднего туролия (MN 12b) Северного Причерноморья Украины.

Pseudocricetus orienteuropaeus W. Topachevski et Skorik, 1992 (Егоровка 1)

Материал. Фрагменты верхнечелюстной кости с М1–М3 — 1 экз., М1–М2 — 3 экз., М2–М3 — 2 экз., М1 — 5 экз., М2 — 3 экз., М — 1 экз. Фрагменты нижнечелюстной кости с m1–m3 и резцом — 1 экз., m1–m3 — 2 экз., m1–m2 — 3 экз., m2–m3 — 2 экз., m1 — 1 экз., m2 — 1 экз. Фрагменты восходящей ветви нижней челюсти — 1 экз. Изолированные постоянные коренные: М1 — 11 экз., М2 — 10 экз., М3 — 13 экз.; m1 — 12 экз., m2 — 10 экз., m3 — 14 экз.; верхнечелюстные резцы — 8 экз., нижнечелюстные резцы — 11 экз. из Егоровки 1.

Описание

Краиальные остатки *Pseudocricetus* из Егоровки 1 принадлежат хомяку небольших размеров: длина верхних и нижних зубных рядов составляет 4,92–5,48 мм и 5,18–5,41 мм соответственно (табл. 1). Верхнечелюстная кость и скапулевой отросток мало отличается от одноименных костей других представителей вида. Массетерная бугристость хорошо выражена. На поверхности небной пластиинки верхнечелюстной кости часто имеется рельефный гребень, идущий от лингвального края М1 до середины резцового отверстия.

Тело нижней челюсти высокое, с удлиненным диастемным отделом (табл. 1). Область симфизного сочленения занимает весь передне-внутренний край диастемы и распространяется ниже, примерно до ее середины. Подбородочное отверстие смешено вперед относительно массетерной площадки. Хорошо развитые массетерные гребни сходятся на уровне заднего края m1. Внутренняя крыловидная ямка (fossa pterygoidea interna) плавно сливается с основанием сочленовного отростка. Несколько резче выражено вдавление нисходящего крыловидного гребня. Углубление в области контакта апоневроза челюстно-подъязычной мышцы (m. mylohyoideus) берет начало примерно на уровне середины m2 и доходит до переднего края внутренней крыловидной ямки, достигая максимума у основания m3. Крупный сочленовный отросток имеет хорошо выраженное углубление и гребень на наружном латеральном крае. Форма отростка клиновидная, верхняя и нижняя стороны расположены относительно друг друга под углом в 33° (для сравнения: у *P. antiquus* из Черевычного 3 — 29°, *P. orienteuropaeus* из Протопоповки 3 — 30–34°, из Егоровки 2 — 23–30°, у *P. aff. kormosi* из Алтестово 2 — 24°, у *Allocricetus ehiki* Schaub, 1930 из Тилигула — 20–25°) (рис. 5).

Размеры М1 средние в пределах вида ($L = 2,02$ – $2,26$ мм; $W = 1,16$ – $1,47$ мм; $W/L = 0,55$ – $0,68$) (рис. 2). Антероконный отдел широкий (рис. 6, А–Д). Глубокая антероконная вырезка, как правило, открыта, а слияние передних гребней интеро- и экстераантерокона наблюдается на 42,6% исследованных зубов. Связь передней

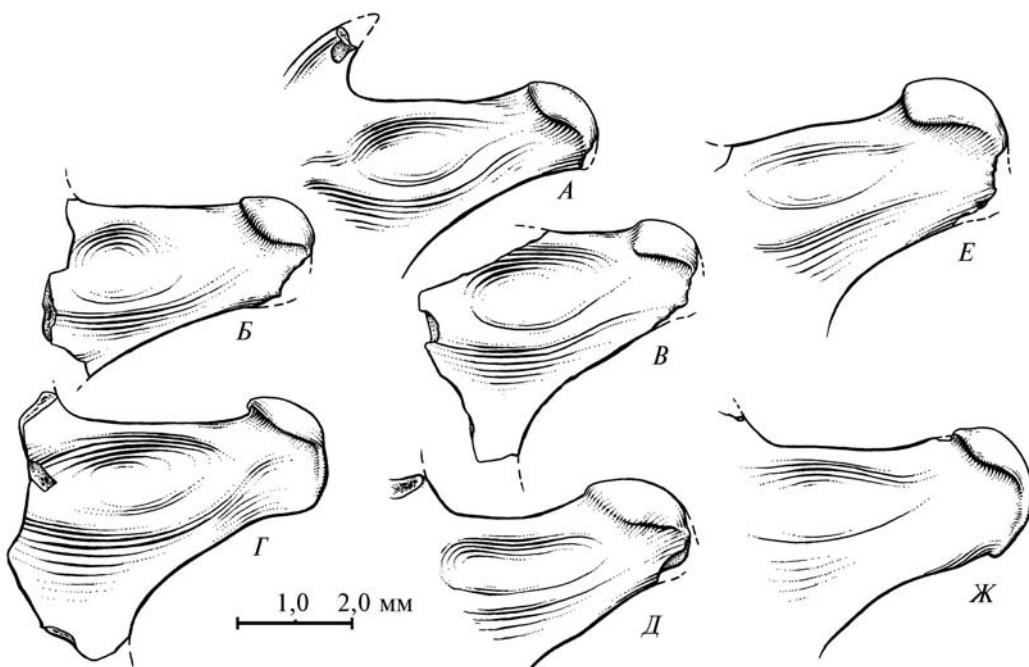


Рис. 5. Строение сочленовного отростка у ряда поздненеогеновых Cricetinae Украины: А — *Pseudocricetus orienteuropeus*, Протопоповка 3, MN 12 (голотип, NMNH-P 50); Б—В — *P. orienteuropeus*, Егоровка 2, MN 12; Г — *P. orienteuropeus*, Егоровка 1, MN 12; Д — *P. cf. kormosi*, Алтестово 2, MN 12–13; Е—Ж — *Allocricetus ehiki*, Тилигул (Морской), MQR 11 (Ж — инвертировано).

Fig. 5. Articular process structure of some Late Neogene Cricetins of Ukraine: А — *Pseudocricetus orienteuropeus*, Protopopovka 3, MN 12 (holotype, NMNH-P 50); Б—В — *P. orienteuropeus*, Egorovka 2, MN 12; Г — *P. orienteuropeus*, Egorovka 1, MN 12; Д — *P. cf. kormosi*, Altestovo 2, MN 12–13; Е—Ж — *Allocricetus ehiki*, Tiligul (Morskoy), MQR 11 (Ж — inverted).

и средней пары бугорков в подавляющем большинстве случаев двойная (93,3%) — осуществляется в одинаковой степени задними гребнями интено- и экстеноантеролофа. Передняя ветвь паракона М1 присутствует у 71,4% экземпляров. Мезолоф подвержен глубокой редукции и зачастую полностью поглощен передним гребнем метакона, при этом слияния задней марки и метасинуса не происходит. Постеролоф полностью огибает сзади основание метакона. Частота проявления двойной связи постеролофа и метакона достигает 26,7%, как следствие значительной редукции заднего гребня метакона. Степень развития латеральных стилей на коронке М1 близка к таковой у экземпляров из Егоровки 2. В 35% случаев отмечен хорошо развитый антеростиль. Корневая формула — 4–5. Пятый корешок в качестве самостоятельного образования присутствует у 49,9% зубов, в остальных случаях его вершина притуплена и корень представлен маленьким бугорком.

Рамеры М2 небольшие ($L = 1,44\text{--}1,81$ мм; $W = 1,15\text{--}1,39$ мм; $W/L = 0,73\text{--}0,83$). Антерокон раздвоен, внутренняя ветвь примерно у половины исследованных экземпляров смешена к основанию коронки и играет второстепенную роль в формировании рисунка стирания (рис. 6, А, Е—И). Добавочные элементы сложности коронки, как и на предыдущем моляре, сильно редуцированы. Так, свободный и не склоненный назад мезолоф представлен на жевательной поверхности у 11% зубов. Количественно доминируют в выборке прогрессивные морфотипы, для которых характерно частичное или полное (38,9 и 50% соответственно) слияние мезолофа с передним гребнем метакона. Гребень постеролофа, как правило, лишен следов задней ветви метакона.

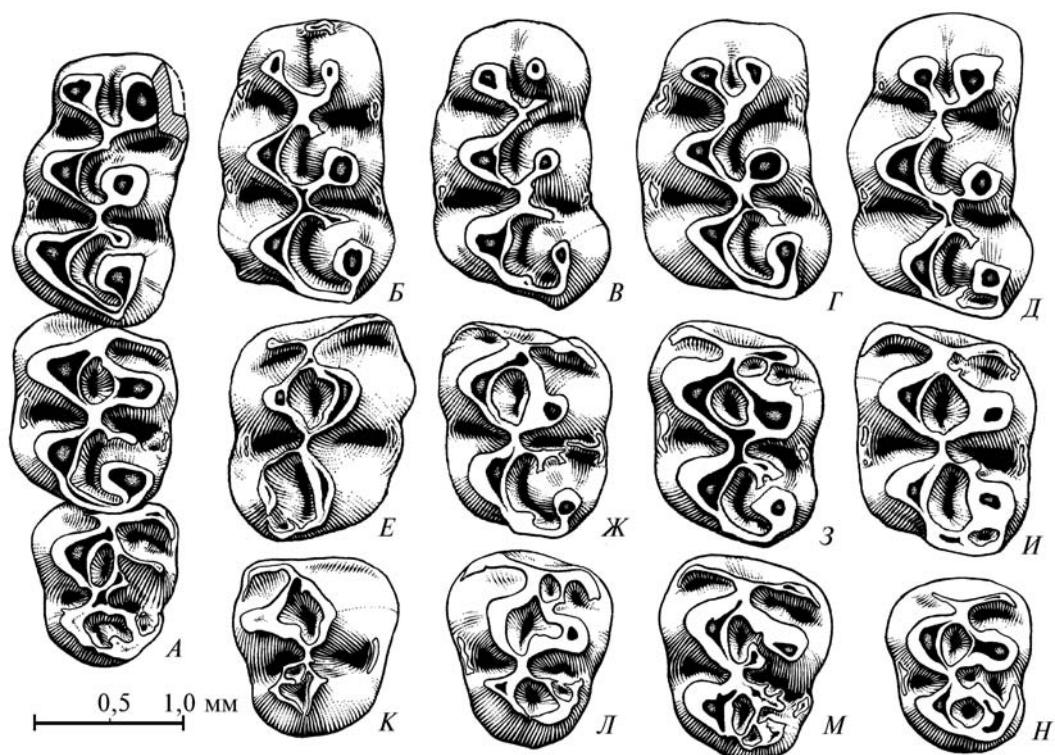


Рис. 6. *Pseudocricetus orienteuropeus*. Егоровка 1. Строение жевательной поверхности верхних моляров: А — зубной ряд М1–М3; Б–Д — М1; Е–И — М2; К–Н — М3.

Fig. 6. *Pseudocricetus orienteuropeus*. Egorovka 1. Occlusal view of upper molars: А — М1–М3 dentition; Б–Д — М1; Е–И — М2; К–Н — М3.

Коронка М3 небольшая ($L = 1,27\text{--}1,61$ мм; $W = 1,10\text{--}1,43$ мм; $W/L = 0,77\text{--}0,96$). Редукция лингвальных элементов антерокона выражена ярче, чем на предыдущем моляре: внутренняя ветвь переднего воротничка отсутствует у 18,7% экземпляров (рис. 6, А, К–Н). Экстераантеролоф всегда представлен в виде массивного и протяженного гребня, часто формирующего экстераантеролофную марку. В ряде случаев указанный гребень сливается с параконом посредством узкого дополнительного гребня, тем самым замыкая марку у основания экстераантеролофа. Задняя ветвь протокона в виде хорошо развитого гребня, как правило, связанного с основанием протокона и задней ветвью паракона. Таким образом, двойная связь паракон–протокон имеет место на 82,6% исследованных М3. В остальных случаях терминальная доля задней ветви протокона теряет связь с указанным бугорком. Степень развития мезолофа варьирует в широких пределах. Количественно преобладают морфотипы с сильно укороченной (около 1/6 возможной длины) поперечной шпорой, их доля составляет 26,8%. Примерно в одинаковом количестве (около 23%) представлены морфотипы с умеренно укороченным и смешенным вперед мезолофом, а так же прогрессивные морфотипы, характеризующиеся полной редукцией поперечной шпоры. Жевательная поверхность элементов талона усложнена многочисленными эмалево-дентиновыми складками и выростами, топографически связанными с мезолофом, метаконом и метастилидом. Стилевые образования, как правило, хорошо развиты и зачастую контактируют с основаниями соседствующих бугорков проксимального ряда, реже — с мезолофом.

Верхние резцы относительно мельче резцов *P. orienteuropaeus* из Егоровки 2 (LW — 1,23–1,49 мм; WA — 0,90–1,07 мм; WA/LW — 0,68–0,81).

Первый нижний моляр небольших размеров (L — 1,49–2,08 мм; W — 1,05–1,26 мм; W/L — 0,57–0,71). Широкий антероконидный отдел зуба, как правило, рассечен антероконидной долинкой, глубина которой составляет около 1/2 высоты коронки (рис. 7, А–Д). В формировании связи между элементами антероконидного отдела и последующей парой бугорков основную роль играет задняя ветвь экстераантероконида (41,7%). Реже представлены морфотипы с частично (ограниченно двойная связь) и полностью раздвоенными ветвями антероконида (33,3% и 25% выборки соответственно). Степень редукции мезолофида наивысшая для *P. orienteuropaeus* и, вероятно, для рода *Pseudocricetus* в целом: указанный гребень полностью отсутствует на 76,9% исследованных зубов; в остальных случаях он присутствует в виде небольшого выпячивания в области лингвального края заднего гребня протоконида.

Размеры m2 (L — 1,39–1,70 мм; W — 1,20–1,41 мм; W/L — 0,78–0,94) полностью вписываются в область метрической изменчивости одноименных коренных *P. orienteuropaeus* из типового местонахождения Протоповка 3. Передний воротничок в большинстве случаев (52,9%) двойной, при этом его лингвальная ветвь развита значительно слабее лабиальной и играет второстепенную роль в формировании рисунка стирания (рис. 7, А, Е–И). Доля морфотипов с эквивалентно развитыми экстера- и интероантеролофами, очевидно, не превышает 11,8%. В остальных случаях (35,3%) внутренняя ветвь антеролофида полностью редуцирована. Мезолофид также сильно редуцирован: его следы присутствуют на жевательной

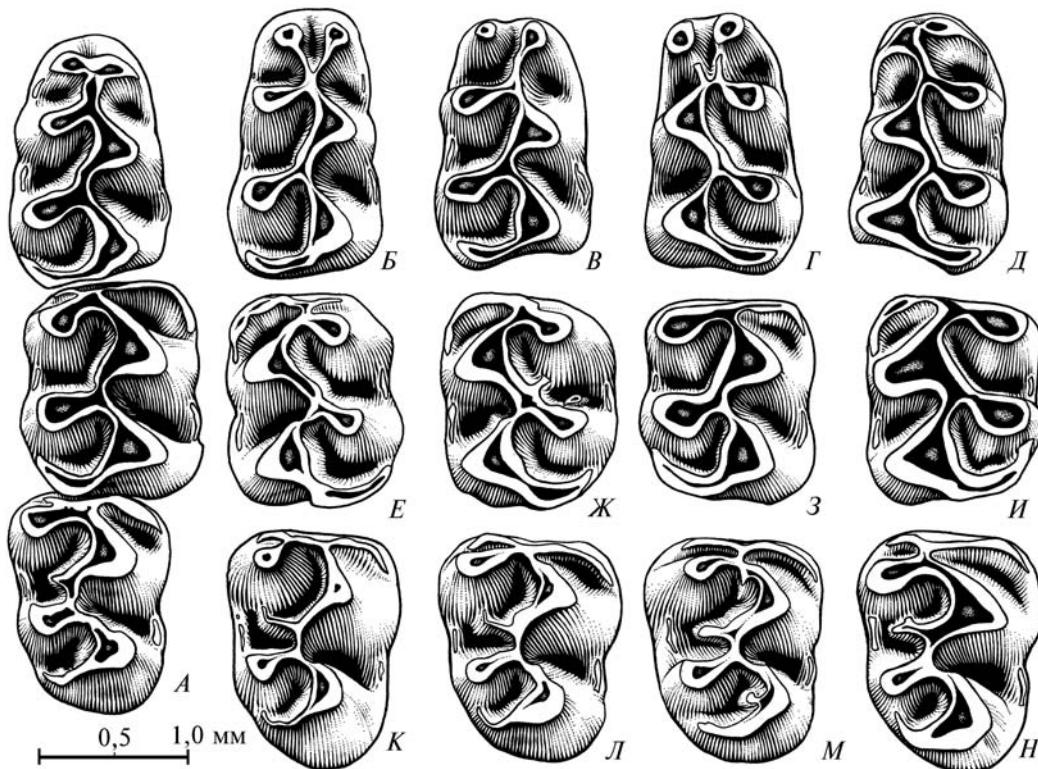


Рис. 7. *Pseudocricetus orienteuropaeus*. Егоровка 1. Строение жевательной поверхности нижних моляров: А — зубной ряд m1–m3; Б–Д — m1; Е–И — m2; К–Н — m3.

Fig. 7. Pseudocricetus orienteuropaeus. Egorovka 1. Occlusal view of lower molars: A — m1–m3 dentition; Б–Д — m1; Е–И — m2; К–Н — m3.

поверхности 29,4% зубов. Гораздо реже поперечная шпора представлена в виде самостоятельного гребня (11,8%). Однако и в этом случае ее свободный край резко смещен вперед и контактирует с основанием метаконида, т. е. мезолофид, фактически, трансформируется в задний гребень метаконида, что, в конечном счете, ведет к изоляции передней доли мезосинусида. Аналогичный тип строения поперечной шпоры m_2 более характерен для представителей родов *Cricetus* и, в несколько меньшей степени, *Allocricetus*, чем для восточноевропейских *Pseudocricetus*. По крайней мере, в многочисленных сериях изолированных зубов *P. orienteuropeus* из туролийских местонахождений юга Украины такие моляры представлены единичными экземплярами.

Третий нижнечелюстный моляр ($L = 1,52\text{--}1,87$ мм; $W = 1,16\text{--}1,37$ мм; $W/L = 0,69\text{--}0,85$), заметно длиннее, чем m_2 . Антеролофидный отдел характеризуется разорванным строением антеролофулида: передние ветви протоконида и метаконида разобщены (рис. 7, A, K–H). Доля таких морфотипов составляет около 58,8% выборки. Внутренняя ветвь переднего воротничка, как правило, уступает по размерам наружной. Мезолофид в подавляющем большинстве случаев трансформирован в задний гребень метаконида (70,6%), либо частично редуцирован (23,5% выборки). Свободный, половинной длины мезолофид встречен всего на одном из семнадцати исследованных экземпляров.

Нижние резцы узкие ($LW = 1,31\text{--}1,60$ мм; $WA = 0,82\text{--}0,85$ мм; $WA/LW = 0,57\text{--}0,66$) мельче резцов нижней челюсти большинства восточноевропейских *P. orienteuropeus*. Эмалевый слой распространяется лингвально и слегка заходит на внутреннюю грань резца. Продольная исчерченность передней грани хорошо выражена.

Сравнение

Некоторыми особенностями строения зубов и костей черепа *Pseudocricetus* из Егоровки 1 напоминает *Allocricetus*. К числу обнаруженных на исследуемом материале признаков, сближающих их с этим родом, следует отнести присутствие переднего верхнечелюстного гребня, значительную степень редукции дополнительных элементов сложности $M1\text{--}M3$ и $m1\text{--}m3$. Внутренняя ветвь антеролофида $m2\text{--}m3$ также редуцирована. Нижний массетерный гребень нижней челюсти так же, как и у ранних представителей рода *Allocricetus*, резко изогнут в области переднего края массетерной площадки. Часто наблюдается присутствие антеростиля $M1$. С другой стороны, костные остатки из Егоровки 1 морфологически ближе к *Pseudocricetus*, чем к *Allocricetus*, что ярче всего проявляется при сравнении элементов проксимального отдела нижней челюсти и резцов. В частности, у хомяка из Егоровки 1 сочленовный отросток нижней челюсти имеет клиновидную форму и глубокое вдавление на его верхне-наружном крае, а эмалевый слой нижних резцов явно орнаментирован и не заходит на внутреннюю грань зуба (рис. 5, Г). К тому же коронка $m3$ превосходит по длине $m2$, что типично для *Pseudocricetus*. В то время у *Allocricetus*, включая древнейших представителей рода из позднего туролия Греции (Maramena, MN 13), $m3$ короче или равен по длине $m2$ (Daxner-Höck, 1992). По-видимому, проявление общих с *Allocricetus* признаков строения жевательного аппарата среди поздних *P. orienteuropeus*, наблюданное на материале из Егоровки 1, имеет конвергентный характер.

Как и в случае с хомяком из Егоровки 2, *P. orienteuropeus* из верхнего слоя не может быть непосредственно сопоставлен с находками этого вида из других местонахождений. Все известные в настоящее время представители вида имеют более примитивный облик, чем хомяк из Егоровки 1, который превосходит их по степени редукции добавочных элементов сложности на коронках щечных зубов и антеролофа $M3$, а также по уровню дифференциации корневой системы $M1$. По

ряду морфологических показателей хомяк из верхнего слоя все-таки ближе к *P. orienteuropeus* из Егоровки 2. При этом представляет более поздний этап развития вида в пределах изучаемого региона и, вероятно, предваряет появление первых *P. kormosi*. Тем не менее рассмотрение наиболее поздних *P. orienteuropeus* в качестве предковой группы для последних, не подтверждается имеющимися данными. В частности, описанные выше экземпляры не имеют морфологических признаков, свидетельствующих о его прямом родстве с *P. kormosi*. Древнейшие материалы по этому виду известны из захоронения Алтестово 2: они уже вполне типичны и отличаются несколько более крупными размерами, а жевательная поверхность их коренных зубов построена сложнее, чем у описанных выше моляров из Егоровки 1 (табл. 1). Судя по всему, наиболее поздние высокоспециализированные *P. orienteuropeus* представляют слепой с филогенетической точки зрения этап эволюции данного вида и должны быть исключены из числа вероятных предков *P. kormosi*.

Мелкие размеры щечных зубов *P. orienteuropeus* из Егоровки 1 не сочетаются с их геологическим возрастом. Вторичное уменьшение размеров отдельно взятых моляров (M1–M2 и m1–m2) известно для наиболее молодых *P. kormosi* из гравелитов Лектостратотипа панта в Одессе (Топачевский и др. 1988; Топачевский, Скорик, 1992). По нашему мнению, аналогичные процессы имели место и в пределах вида *P. orienteuropeus*, что в полной мере отражают описанные выше материалы.

Заключение

Фауна хомякообразных Егоровки сохраняет облик аналогичных микротерио-комплексов второй половины среднего туролия (Протопоповка 3, Третья круча): доминирующее положение в ней занимает *P. orienteuropeus* (Топачевский, Скорик, 1992; Nesin, Nadachovski, 2001; Синица, 2005). Определенную специфичность исследуемому сообществу придает присутствие рода *Kowalskia* (Егоровка 1), что не является исключительным случаем для орнитоценозов среднего туролия в целом, но для временного промежутка MN 12b–13a достоверно отмечается впервые. В более молодых, чем Егоровка 1, и пока слабо изученных фаунах первой половины позднего туролия (MN 13b — Новая Эметовка, Алтестово 2) представлены те же родовые группы Cricetinae, однако *P. orienteuropeus* сменяются проблематичными *P. kormosi*, которые и составляют ядро фауны. Род *Kowalskia* (*Neocricetodon*), как и в Егоровке 1, представлен крайне малочисленными и плохо диагностируемыми остатками.

Представители рода *Pseudocricetus* традиционно интерпретируются как обитатели открытых и лесостепных стаций. Это не лишено оснований, учитывая сходство зубочелюстного аппарата *Pseudocricetus* и современных палеарктических Cricetini (Kalin, 1999). Присутствие *Pseudocricetus* в пределах Северного Причерноморья вероятно связано с широким распространением открытых биотопов. Последние могли возникнуть в результате резкой аридизации климата на юге Восточной Европы во второй половине раннего туролия (Dam, 2006). Относительная доля останков представителей данного рода заметно выше в составе орнитоценоза Егоровка 2. Для несколько более молодого сообщества Егоровки 1 характерно снижение количества *P. orienteuropeus*, который по численности приблизился к мышам. Однако качественно фауна Cricetinae обогатилась за счет появления *Kowalskia*, что придает ей определенный колорит, свойственный мезофильным сообществам, в противовес более ксерофильному комплексу Егоровки 2.

Автор искренне благодарен профессору Л. И. Рековцу за предоставленные консультации и содержательный анализ рукописи; Т. И. Стойковой, принимавшей непосредственное участие в сборе мате-

риала; сотрудникам Национального научно-природоведческого музея Д. В. Иванову и В. А. Несину за ценные советы и замечания, а также аспиранту ННПМ Ю. М. Прокурняку, любезно оказавшему помочь в подготовке рукописи. Особую благодарность автор выражает Ю. А. Семенову за ценные замечания и советы, которые качественно улучшили первоначальный вариант статьи.

- Клевезаль Г. А.* Принципы и методы определения возраста млекопитающих. — Москва : Т-во науч. изданий КМК, 2007. — 283 с.
- Синица М. В.* Фауна мелких млекопитающих (*Insectivora, Lagomorpha, Rodentia*) мэотических отложений долины Куяльницкого лимана // Изв. музеиного фонда им. А. А. Браунера. — 2005. — 2 (4). — С. 11–17.
- Синица М. В.* Микротериофауна мэотических отложений местонахождения Егоровка // Бюстратиграфічні основи побудови стратиграфічних схем фанерозою України. — К., 2008. — С. 285–289.
- Топачевский В. А., Чепалыга А. Л., Несин В. А.* и др. Микротериофауна (*Insectivora, Lagomorpha, Rodentia*) летостратотипа понта // Докл. АН УССР. Сер. Биол. — 1988. — 4. — С. 73–76.
- Топачевский В. А., Скорик А. Ф.* Неогеновые и плейстоценовые хомякообразные юга Восточной Европы. — Киев : Наук. думка, 1992. — 244 с.
- Топачевский В. А., Несин В. А., Чепалыга А. Л., Топачевский И. В.* Биостратиграфическое распределение местонахождений остатков мелких млекопитающих (*Mammalia*) в мэотисе и верхнем сармате новоелизаветовского разреза // Доп. НАН України. — 2000. — 11. — С. 213–217.
- Casanovas-Villar I.* The rodent assemblages from the Late Aragonian and the Vallesian (Middle to Late Miocene) of the Valles-Penedes Basin (Catalonia, Spain). Tesi doctoral. — Barseloma : Universitat autonoma de Barseloma, 2007. — 282 p.
- Dam J. A. van.* Geographic and temporal patterns in the late Neogene (12–3 Ma) aridification of Europe: The use of small mammals as paleoprecipitation proxies // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. — 2006. — 238. — P. 190–218.
- Daxner-Höck G.* Die Cricetinae aus dem Obermiozan von Maramena (Mazedonien, Nordgriechenland) // Palaont. Z. — 1992. — 66 (3/4). — P. 331–367.
- Daxner-Höck G., Fahlbusch V., Kordos L., Wu W.* The Late Neogene Cricetid Rodent genera *Neocricetodon* and *Kowalskia* // The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas. — N. Y. : Columbia University Press, 1996. — P. 220–226.
- Fahlbusch V.* Pliozane und Pleistozane Cricetinae (*Rodentia, Mammalia*) aus Polen // Acta Zool. Cracov. — 1969. — 14 (5). — P. 99–138.
- Freudenthal M., Kordos L.* *Cricetus polgardiensis* sp. nov. and *Cricetus kormosi* Schaub, 1930 from the Late Miocene Polgardi localities (Hungary) // Scripta Geol. — 1989. — 89. — P. 71–100.
- Freudenthal M., Mein P., Martin Suarez E.* Revision of Late Miocene and Pliocene Cricetinae (*Rodentia, Mammalia*) from Spain and France // Trob. Mus. Gool. Barcelona. — 1998. — 7. — P. 11–93.
- Kalin D.* Tribe Cricetini // The Miocene Land Mammals of Europe / W. Rosser, K. Heissig — Munchen, 1999. — P. 373–387.
- Kordos L.* Karstocricetus skofleki gen. n., sp. n. and the evolution of the Late Neogene Cricetidae in the Carpathian Basin // Fragmenta Mineralogica et Paleontologica. — 1987. — 13. — P. 65–88.
- Nesin V. A., Nadachowski A.* Late Miocene and Pliocene small mammal faunas (*Insectivora, Lagomorpha, Rodentia*) of Southeastern Europe // Acta Zool. Cracov. — 2001. — 44 (2). — P. 107–135.
- Vianey-Liaud M.* L'anatomie crânienne des genres *Eucricetodon* et *Pseudocricetodon* (Cricetidae, Rodentia, Mammalia); essai de systematique des Cricetides oligocenes d'Europe occidentale // Geologie mediterraneenne. — 1974. — 1 (3). — P. 111–132.