

В. А. Топачевский, А. Ф. Скорик, Л. И. Рековец

## ДРЕВНЕЙШИЕ ТУШКАНЧИКОВЫЕ ПОДСЕМЕЙСТВА LOPHOCRICETINAE (RODENTIA, DIPODIDAE) ЮГО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

Остатки своеобразного грызуна *Lophocricetus grabau*, описанного Шлоссером по обломку нижней челюсти с  $M_1$ — $M_2$  из среднего плиоцена Монголии (Schlosser, 1924), до недавнего времени не находили четкого положения в системе отряда грызунов вообще и Murgoidea в частности. Более того, Шлоссер, неудачно сближавший *Lophocricetus* с полевковыми (Microtinae), безоговорочно отнес часть остатков, несомненно, принадлежащих этому роду, но более мелкой форме, к Muridae (описаны как *Mus* sp.). Последнее в какой-то степени предопределено трехбугорчатым строением переднего отдела  $M_1$  *Lophocricetus* за счет, в большинстве случаев, развитого параконида и наличием третьего дополнительного продольного наружного ряда бугорков, свойственных некоторым Muridae. В остальном же структура нижних постоянных коренных *Lophocricetus* принципиально иная. На это обстоятельство обратили внимание Мюллер (Müller, 1927) и Шауб (Schaub, 1934), предложившие с известными оговорками рассматривать *Lophocricetus* в составе семейства Cricetidae. При этом Шауб описал мелкую форму, отнесенную Шлоссером к Muridae, как новый вид рода *Lophocricetus* — *L. pusillus* Schaub. И лишь впоследствии П. Ф. Савинов (1970), располагавший значительными сериями остатков *Lophocricetus* из древнего плиоцена Восточного Казахстана, в которых в равной мере были представлены верхние и нижние постоянные коренные, включая полные зубные ряды, убедительно доказал принадлежность *Lophocricetus* к семейству тушканчиковых (Dipodidae), определив их статус в ранге самостоятельного нового подсемейства — Lophocricetinae. Любопытно, что и после опубликования этой работы, ошибка, аналогичная допущенной Шлоссером, была сделана А. Н. Лунгу (1981), не сумевшим опознать представителя Lophocricetinae в общей серии микротериологических остатков из среднего сармата Молдавии. В частности, названным автором по изолированным  $M^1$  (ошибочно определен А. Н. Лунгу как  $M_1$ ),  $M^2$  и  $M_2$  описан новый род прыгунчиковых (Zapodidae) — *Sarmatosminthus*, а по серии  $M_1$ , несомненно, принадлежащих той же форме, новый род Muridae — *Bujoromys*. Остатки представителя Lophocricetinae из среднего сармата Молдавии безусловно относятся к новому роду, в связи с чем требуют переписания. Во всяком случае, насколько позволяют судить рисунки, приведенные в работе А. Н. Лунгу, остатки из Молдавии, в целом выдерживая общий план строения постоянных коренных, свойственный Lophocricetinae, четко отличаются от *Lophocricetus* следующими особенностями:

1. Иными пропорциями в строении отдельных постоянных коренных: ширина коронок  $M_2$  в заднем отделе (на уровне метаконид — энтоконид) превосходит или примерно равна таковой в переднем (на уровне параконид — внутренний дополнительный бугорок третьего ряда). У *Lophocricetus* наблюдаются обратные соотношения. Кроме того, коронка  $M^1$  и  $M^2$  у молдавской формы относительно длиннее и уже, чем у *Lophocricetus*.

2. Более развитыми передним воротничком и мезоконом на  $M^2$ : в составе переднего воротничка представлена внутренняя ветвь, отсутствующая у *Lophocricetus*, а мезокоя имеет вид хорошо развитого бугорка, по размерам примерно равного протокону, лишь несколько уступая паракониду и метакону; у *Lophocricetus* мезокон значительно меньше основных бугорков и лишь в исключительных случаях самостоятелен.

3. Передний дополнительный бугорок (между прото- и гипоконидом) наружного дополнительного ряда на  $M_1$  по размерам примерно равен,

либо даже превосходит мезоконид. У *Lophocricetus* в размерах указанных бугорков наблюдается обратное соотношение.

Учитывая, что в работе А. Н. Лунгу *Sarmatosminthus* описан раньше, чем *Vijornomys*, пригодным и действительным следует считать первое родовое название.

Однако находка *Lophocricetidae*, долгое время считавшихся эндемичными для мио-плиоцена Азии, для миоцена европейской части СССР уже не является приоритетной, поскольку несколько ранее это отмечалось для древнего мезотиса Одесского Причерноморья, где в пределах черевичанского разреза (левый берег Хаджибейского лимана вблизи с. Черевичное) был найден  $M_1$ , несомненно, принадлежащий представителю рода *Lophocricetus* (Топачевский, Скорик, 1979). В настоящее время в пределах указанного региона род оказался достаточно представительной группой, по крайней мере, для некоторых позднесарматских микротериофаун (нижний костеносный слой Новоелизаветовки Одесской обл.) и обнаружены в проблематичных континентальных аналогах понта (местонахождение Фрунзовка 2 одноименного района Одесской обл.). Таким образом, *Lophocricetinae* спорадически прослеживаются по всей толще континентальных отложений верхнего миоцена и нижнего плиоцена юго-запада европейской части СССР, а относительная немногочисленность и спорадичная встречаемость их остатков здесь, по всей вероятности, предопределены периодичностью экспансии азиатского сухолюбивого элемента в зону Восточного Средиземья (Паратетиса), совпадающей во времени с циклами изменений общей ландшафтно-климатической обстановки в сторону относительной ее аридизации. Подтверждением этого в какой-то мере может служить и тот факт, что в составе древнемезотической черевичанской фауны грызунов *Lophocricetus* сопутствуют древнейшие полевковые рода *Microtoscoptes* (Топачевский, 1971), а в составе древнеплиоценовых фаунистических сообществ — полевковые рода *Ischimomys* и пятипалые тушканчики — *Alactaginae* (Топачевский, Скорик, Рековец, 1978; Топачевский, Скорик, 1979), известные ранее для отмеченных отрезков геологического времени лишь из Монголии, Северного Китая, Тувы и Восточного Казахстана.

Учитывая отмеченные выше отличия между *Sarmatosminthus* и *Lophocricetus*, все известные в настоящее время остатки *Lophocricetinae* из верхнего сармата, нижнего мезотиса и понта юго-запада УССР должны быть отнесены к роду *Lophocricetus*. Эти остатки принадлежат новым видам, которые описываются ниже.

DIPODIDAE WATERHOUSE, 1842  
LOPHOCRICETINAE SAVINOV, 1970  
LOPHOCRICETUS SCHLOSSER, 1924

*Lophocricetus complicidens* \* Топачевски et Scorik sp. n.

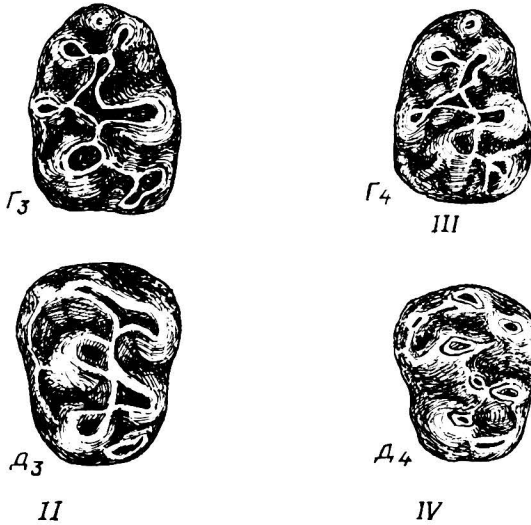
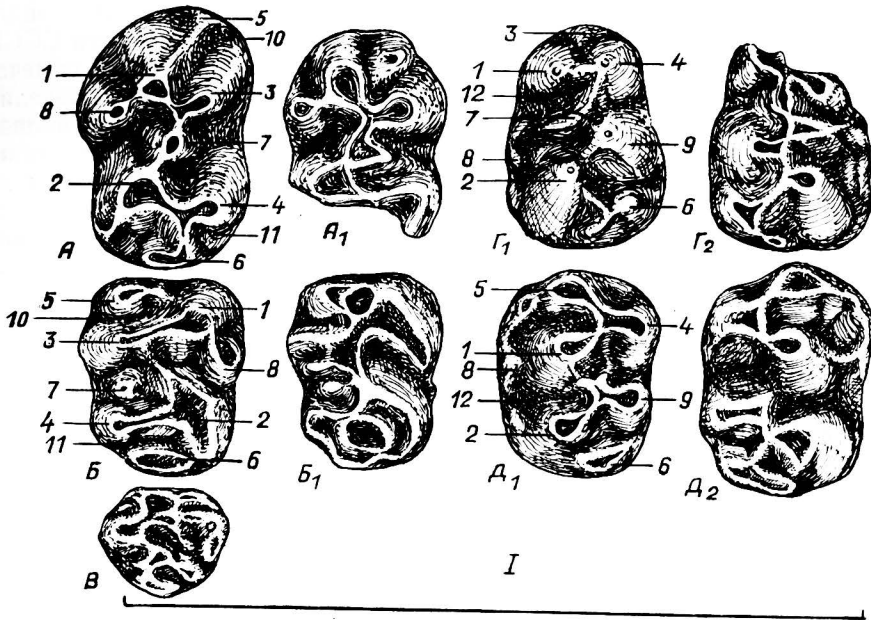
Голотип. Изолированный  $M^1$ , № 21; Причерноморье Украинской ССР, с. Новоелизаветовка Одесской обл., нижний костеносный слой; поздний миоцен (поздний сармат); Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР.

Дополнительный материал. Изолированные постоянные коренные  $M^1$  — 1,  $M^2$  — 2,  $M^3$  — 1,  $M_1$  — 2,  $M_2$  — 2 экземпляра. Происходят из того же местонахождения.

Диагноз. Размеры крупные (в пределах подсемейства): длина  $M^1$  — 2,0, длина  $M_1$  — 1,8 мм. Передний воротничок  $M^1$  относительно мал: значительно меньше переднего бугорка дополнительного ряда (рисунков,  $A, A_1$ ). Задний воротничок представлен только внутренней ветвью. Гребень между метаконом и задним воротничком без дентинового поля, узкий, длинный, по своей протяженности примерно равен длине заднего воротничка. Мезокон на  $M^2$  хорошо развит, имеет вид самостоятельного бугорка, слияние которого с продольным гребнем между параконом и ги-

\* *Complicatus* (лат.) — сложный, *dens* (лат.) — зуб.

поконом происходит лишь на очень старых зубах (рисунок, Б, Б<sub>1</sub>). Параконид на М<sub>1</sub> крайне мал: заметно меньше дополнительных бугорков третьего наружного ряда. Дополнительный бугорок у основания метаконида отсутствует (рисунок, Г<sub>1,2</sub>). Расположение энтоконид и передне-



Коренные зубы представителей подсемейства Lophocricetinae:

I — *Lophocricetus complicidens* sp. n.; II — *L. sarmaticus* sp. n.; III — *L. maeoticus* sp. n.; IV — *L. aff. vinogradovi*; A, A<sub>1</sub> — М<sup>1</sup>; Б, Б<sub>1</sub> — М<sup>2</sup>; В — М<sup>3</sup>; Г<sub>1-4</sub> — М<sub>1</sub>; Д<sub>1-4</sub> — М<sub>2</sub>; А, Г<sub>3</sub>, Г<sub>4</sub> — голотипы; 1 — протокон; 2 — гипокон; 3 — паракон; 4 — метакон; 7 — мезокон (для нижних коренных соответственно протоконид, гипоконид и т. д.); 5 — передний воротничок; 6 — задний воротничок; 8 — дополнительные бугорки третьего ряда; 9 — энтоконид; 10 — параконид; 11 — постерофлексид; 12 — гипофлексид.

о наружного дополнительного бугорка третьего ряда альтернативное: последний несколько смещен вперед по отношению к энтокониду. Мезоконид по размерам значительно превосходит передний дополнительный бугорок. Задний воротничок двураздельный. Задний дополнительный

бугорок у основания гипоконида имеется, почти на всех стадиях стертости самостоятелен, по размерам незначительно меньше переднего дополнительного бугорка.

Отходящий от основания заднего дополнительного бугорка **воротничок почти** полностью оконтуривает основание гипоконида, будучи в равной степени представленным с наружной и задней сторон последнего.

**Дополнительное описание.** Тип строения постоянных коренных бугорчато-петлеобразный: основные бугорки слабо вытянуты в поперечном направлении, с закругленными вершинами, на слабо и среднестертых зубах сохраняются разрывы в продольном гребне, соединяющем основные бугорки.

Передний дополнительный бугорок  $M^1$  почти на всех стадиях стертости не слит с протоконом, хотя и соединен с ним гребнем. Мезокон по размерам превосходит либо примерно равен переднему дополнительному бугорку. Гипокон заметно больше метакона, слабо сжат в продольном направлении. Задняя внутренняя входящая петля проявляет тенденцию к замыканию в марку за счет краевого гребня, соединяющего вершину гипокона с задним воротничком. Остальные входящие петли-флексусы открыты.

Передний дополнительный бугорок  $M^2$  на ранних стадиях стертости не слит с протоконом. Передний воротничок этого зуба по размерам превосходит или примерно равен переднему дополнительному бугорку, на ранних стадиях стертости изолирован, на средних и поздних — соединен с протоконом и продольным гребнем между последним и параконем, оконтуривая марку, образованную внутренней частью парафлексуса. Задний воротничок мощный, расширенный, с хорошо выраженным дентиновым полем. На ранних стадиях стертости самостоятелен, хотя и соприкасается с гипоконем, на средних и поздних — слит с метаконом с образованием марки за счет замыкания постерофлексуса. На ранних стадиях стертости четко выражен разрыв продольного гребня в области паракон — гипокон.  $M^1$ — $M^2$  характеризуются каждый наличием четырех примерно одинаково развитых корней.

$M^3$  сжат в продольном направлении (длина заметно меньше ширины), с усложненной структурой жевательной поверхности: представлены в различной степени развитые все основные бугорки, передний и задний воротнички.

Связь передней пары бугорков  $M_1$  (протоконид и метакоконид) с последующим рядом (наружный дополнительный бугорок, мезоконид, энтоконид) осуществляется таким образом: протоконид — метакоконид — посредством поперечного, а метакоконид — мезоконид — продольного гребней, причем эти гребни не связаны между собой. Передний наружный дополнительный бугорок в отдельных случаях двураздельный. В силу слабого развития последнего и наличия дополнительного бугорка у основания гипоконида наибольшая ширина зуба приходится на его задний отдел. Передний и задний наружные дополнительные бугорки соединены отчетливо выраженным низким гребнем, поэтому гипофлексид оказывается замкнутым. Продольный гребень между энтоконидом и гипоконидом на ранних и средних стадиях стертости прерванный (не образует дентинового устья или поля).

Передний воротничок  $M_2$  мощный, расширенный, на ранних и средних стадиях стертости не слит с метакоконидом, по размерам не уступает последнему. Дополнительные бугорки наружного ряда обычно рельефны и соединены воротничковым гребнем. Задний воротничок почковидный, на ранних и средних стадиях стертости в виде самостоятельного бугорка, не слитого с гипоконидом. Соединение его с последним двоякое: либо они соприкасаются вершинами, либо соединены срединным гребнем. Зуб имеет три корня: два умеренно развитых передних и мощный задний.

**Размеры** (мм): длина  $M^1$  — 2,0, ширина  $M^1$  — 1,4; длина  $M^2$  —

6; 1,65; ширина  $M^2$  — 1,3; 1,35; длина  $M^3$  — 0,85; ширина  $M^3$  — 1,0; длина  $M_1$  — 1,8; ширина  $M_1$  — 1,3; 1,35; длина  $M_2$  — 1,6; 1,65; ширина  $l_2$  — 1,4; 1,4.

**Сравнение.** По размерам *L. complicidens* близок к древнеплиоценовому монгольскому *L. grabaui* Schlosser (Эртемте) и казахстанскому *L. afanasievi* Savinov (с. Маковка). Древнеплиоценовый монгольский *L. pusillus* Schaub (Эртемте) и *L. minusculus* Savinov из позднего миоцена Казахстана (Петропавловск) значительно мельче: длина  $M_1$  не более 1,6 мм. В среднем более мелкие размеры имел также ревноплиоценовый казахстанский *L. vinogradovi* Savinov (Гусиный ерелет).

От *L. grabaui* четко отличается более выраженной бугорчато-петлеобразной структурой жевательной поверхности постоянных коренных гребенчато-складчатая у *L. grabaui*). Этот же признак, по всей вероятности, отличает постоянные коренные *L. complicidens* от *L. pusillus* и *L. vinogradovi*. Кроме того, от *L. grabaui* четко отличается сильнее развитыми базальными образованиями (дополнительные бугорки и гребни аружного ряда) на  $M_1$ — $M_2$  и хорошо развитой наружной ветвью двураздельного заднего воротничка на  $M_1$ .

От *L. afanasievi* отличается слабым развитием переднего воротничка на  $M^1$ ; отсутствием наружных ветвей заднего воротничка на  $M^1$  и, по-видимому, более сильным развитием воротничка на  $M_2$ .

Наконец от *L. vinogradovi*, помимо более крупных размеров и более выраженной бугорчато-петлеобразной структуры постоянных коренных, отличается отсутствием наружной ветви заднего воротничка и удлиненным продольным гребнем, соединяющим последний с метаконом на  $M^1$ ; наличием сильнее развитого переднего воротничка и относительно свободного мезокона на  $M^2$ ; в целом более сложным  $M^3$ ; более слабым развитием параконида в сочетании с сильнее развитым мезоконидом и наличием наружной ветви заднего воротничка на  $M_1$ . Кроме того, гребни, соединяющие дополнительные бугорки наружного ряда на  $M_1$ — $M_2$ , у *L. complicidens* развиты сильнее, чем у *L. vinogradovi*.

Из числа описанных в настоящее время видов *L. complicidens* проявляет некоторые черты сходства с *L. minusculus*: бугорчато-петлеобразный тип строения постоянных коренных. Однако четко отличается от него значительно большими абсолютными размерами; сильнее развитым передним воротничком; отсутствием наружной ветви заднего воротничка и большей длиной продольного гребня последнего на  $M^1$ ; более сильным развитием параконида и наличием заднего дополнительного бугорка на  $M_1$ .

Сравнение с новыми видами рода будет проведено по мере их описания.

**Геологическое и географическое распространение.** Конец первой половины позднего миоцена — верхний сармат Одесского Причерноморья УССР; с. Новоелизаветовка Ширяевского р-на, нижний костеносный слой (ниже известного местонахождения остатков крупных млекопитающих).

### *Lophocricetus sarmaticus* \* Toračevski et Skorik, sp. n.

Голотип. Изолированный  $M_1$ , № 22; Причерноморье Украинской ССР, с. Новоелизаветовка Одесской обл., нижний костеносный слой; поздний миоцен (верхний сармат); Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР.

Дополнительный материал. Изолированный  $M_2$  из того же местонахождения.

**Диагноз.** Размеры близкие к таковым предыдущего вида: длина  $M_1$  — 1,7 мм. У основания метакониды  $M_1$  имеется дополнительный бугорок внутреннего ряда. Параконид  $M_1$  крайне мал: примерно равен ранее

\* Привязка к сарматскому ярусу.



отмеченному бугорку, значительно меньше переднего наружного дополнительного бугорка. Последний относительно крупный, незначительно меньше, чем мезоконид, противостоит энтокониду. Задний наружный дополнительный бугорок и воротничок, оконтуривающий основание гипоконида сзади, отсутствуют. Наружная ветвь заднего воротничка имеется, однако она не замыкает заднюю наружную входящую петлю и лишь проявляет тенденцию к двураздельности (рисунок, II, Г<sub>3</sub>).

Дополнительное описание. Протоконид и метаконид  $M_1$  непосредственно связаны с продольным гребнем. Ввиду отсутствия наружного заднего дополнительного бугорка ширина  $M_1$  на уровне мезоконид — энтоконид превышает таковую на уровне гипоконид — задний воротничок. Для  $M_2$  свойственно слабое развитие дополнительных бугорков наружного ряда (практически выражен лишь бугорок в основании переднего воротничка), а также отсутствие разрыва продольного гребня между протоконидом и энтоконидом (рисунок, II, D<sub>3</sub>).

Размеры (мм): длина  $M_1$  — 1,7; ширина  $M_1$  — 1,2; длина  $M_2$  — 1,6; ширина  $M_2$  — 1,3.

Сравнение. От всех известных видов рода четко отличается наличием дополнительного внутреннего бугорка в основании метаконида  $M_1$ . В остальном проявляет черты сходства с *L. complicidens*, от которого помимо отмеченного признака отличается сильнее развитым передним наружным дополнительным бугорком, отсутствием заднего наружного дополнительного бугорка и гребня, оконтуривающего гипоконид сзади, менее выраженным раздвоением заднего воротничка, иной последовательностью связей протоконид и метаконида с продольным гребнем, иными пропорциями зуба в среднем и заднем отделах, а на  $M^2$  — слабее развитым рядом дополнительных бугорков.

Геологическое и географическое распространение. То же, что и для предыдущего вида.

#### *Lophocricetus maeoticus* \* Торацевски et Scorik, sp. n.

Голотип. Изолированный  $M_1$ , № 23; Причерноморье Украинской ССР, с. Червицкое Одесской обл. (левый берег Хаджибейского лимана), нижний костеносный слой; поздний миоцен (нижний мэотис); Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР.

Диагноз. Самый мелкий из известных в настоящее время видов рода: длина  $M_1$  — 1,4 мм. Параконид хорошо развит, по размерам такой же как задний наружный дополнительный бугорок, лишь немного меньше переднего. Внутренний дополнительный бугорок у основания метаконида отсутствует. Передний наружный дополнительный бугорок крупный, незначительно меньше мезоконида, противостоит энтокониду. Задний наружный дополнительный бугорок хорошо развит, однако гребень, оконтуривающий гипоконид сзади, отсутствует. Задний воротничок не раздвоен, поскольку его наружная ветвь полностью слита с внутренней (рисунок, III, Г<sub>4</sub>).

Дополнительное описание. Соединение протоконид и метаконида между собой и с продольным гребнем такое же, как у *L. complicidens*. Ввиду значительного развития заднего наружного дополнительного бугорка ширина зуба на уровне мезоконид — энтоконид меньше таковой на уровне гипоконид — задний воротничок.

Размеры (мм): длина — 1,4; ширина — 1,0.

Сравнение. Как и описанные выше виды характеризуются четко выраженным бугорчато-петлеобразным типом строения жевательной поверхности постоянных коренных, четко отличаясь от них значительно меньшими размерами. Проявляют некоторые черты сходства с *L. sarmaticus*, от которого помимо меньших абсолютных размеров отличается

\* Привязка к мэотическому ярусу.