

А. И. Крохмаль

МОРФОГЕНЕЗ ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ ЗУБОВ *ALLOPHAIOMYS* И *PROLAGURUS* – ЭВОЛЮЦИОННАЯ ОСНОВА СТРАТИГРАФИЧЕСКОГО РАСЧЛЕНЕНИЯ ЭОПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЕВРОПЫ

(Рекомендовано д-ром геол.-минерал. наук В. Н. Шелкоплясом)

Наведено час появи нових таксонів у зведеному геологічному розрізі еоплейстоцену Східної Європи та динаміку ускладнення структури жувальної поверхні зубів для видів родів *Allophaiomys* і *Prolagurus*. На підставі цих досліджень проведено біохронологічне розчленування еоплейстоценових відкладів. Виділено два фауністичних комплекси, до яких увійшли шість теріоасоціацій. Дві з них зазнали декілька фаз розвитку. Показано, що мікротеріофауни Європи, які містять *Allophaiomys*, не можуть бути давнішими за верхню границю епізоду Олдувей.

The time of appearance of new taxons in the composite geological section of Eastern Europe Eopleistocene in the article is brought. Dynamics complication of structure of teeth occlusal surface for the species of *Allophaiomys* and *Prolagurus* genus resulted. On the basis of these researches, biochronologic dismemberment of Eopleistocene deposits is conducted. Two faunistic complexes are distinguished, in the complement of which enter six therioassociations and phases of their development. It is shown that European microtheriofaunas containing *Allophaiomys* cannot be older than the upper part of the Olduvai Subchron.

Введение

С целью биохронологического расчленения отложений эоплейстоцена на основе фоссильных мелких млекопитающих мы использовали полевок родов *Allophaiomys* и *Prolagurus*. Виды этих родов появляются в самом начале эоплейстоценовой фазы и завершают свое существование уже в неоплейстоцене, полностью покрывая весь стратиграфический и временной объемы эоплейстоцена. Существует мнение, что род *Allophaiomys* появился и расселился в Евразии и Северной Америке примерно 2,2–1,2 млн лет назад [27]. На юге Восточной Европы он впервые был зафиксирован в микротеріофаунах одесского фауністического комплексу местонахождений Тилигул, Крыжановка и др. [10]. В Центральную Европу аллофайомисы проникли, вероятнее всего, в результате миграции с территории нынешней Украины [19]. Род был представлен видами *A. deucalion* и *A. pliocaenicus* единой филетической линии, стратиграфическое распространение которой охватывает всю геологическую колонку эоплейстоцена и низы раннего неоплейстоцена. Практически изохронно с древними серыми полевками возник и развивался род *Prolagurus*, обязанный своим происхождением поздним представителям

Villanyia [10]. Пеструшки также были представлены двумя видами (*P. temopolitanus* и *P. panonicus*) одного эволюционного ряда родственных таксонов. В течение эоплейстоцена упомянутые виды родов *Allophaiomys* и *Prolagurus* не только сменяли друг друга в филетических линиях, но и претерпели серию морфологических изменений по ряду адаптивных признаков, к которым относятся морфоструктуры жевательной поверхности щечных зубов. Эти изменения были направлены на усложнение строения, в частности, и антероконидного отдела первого нижнего моляра как за счет увеличения количества входящих углов, так и вследствие образования дополнительных дентиновых полей. Поэтому конструктивное сочетание смены таксонов в палеоасоциациях с эволюцией морфоструктур моляров во фратриях, соотнесенное с вектором времени, позволит нам в дальнейшем осуществить биостратиграфическое расчленение и корреляцию континентальных и морских осадков в хроноинтервале 1,8–0,78 млн лет. Разрешению этой проблемы и посвящена данная работа.

Материалы и методы

При подготовке статьи были проанализированы литературные, фондовые и оригинальные материалы по 60 местонахождениям

© А. И. Крохмаль, 2011

Европы, в которых были обнаружены остатки полевок родов *Allophaiomys* и *Prolagurus* и для которых были приведены промеры зубов. Необходимо отметить, что монофилетическое происхождение рода *Allophaiomys* от мелких мимомисов, близких к *Mimomys tornensis*, позволило нам сопоставлять между собой местонахождения, достаточно удаленные географически друг от друга. По видовому составу ориктоценозов определяли примерное время и место появления или исчезновения таксонов; кроме того, регистрировали значения морфометрических показателей (линейные параметры и коэффициенты) строения зубов. Появление новых таксонов различного ранга указывало на стратиграфические границы фаунистических комплексов и стратиграфическое положение палеотериоассоциаций. Морфометрические показатели позволяли выделять ассоциации внутри комплексов и проводить возрастную дифференциацию палеосообществ мелких млекопитающих внутри ассоциаций. При выделении ассоциаций мелких млекопитающих, а также фаз и этапов их развития, мы придерживались следующих правил. Выделение ассоциаций основывалось на первом появлении в нескольких местонахождениях на определенной территории одного или двух полностью сформировавшихся таксонов полевок видового ранга. Если на протяжении длительного времени видовой состав микротериофауны не менялся, а лишь изменялось соотношение таксонов и, главное, заметно изменялись морфометрические показатели строения моляров, то мы выделяли фазы развития. Последние подразделялись на несколько этапов, если скорость эволюционного процесса, которая фиксируется изменениями значений коэффициентов, была достаточно высокой. Названия биохронологических подразделений (ассоциаций, фаз, этапов) относятся только к местонахождениям юга Восточной Европы.

При сравнении остеологического материала из разных местонахождений учитывали коэффициенты, наиболее показательные для определения уровня эволюционной прогрессивности таксонов. Это такие показатели: A/L – отношение длины антероноидного отдела первого нижнего моляра к его общей длине; B/W – отношение ширины

устья непарной петли антероноида к расстоянию между вершинами треугольников в его основании; SDQ (частное эмали) – отношение толщины эмали задней стенки конида к ее толщине на передней стенке для треугольников T_{1-3} . Если в результате палеомагнитных исследований конкретных разрезов экскурсы магнитного поля фиксировались в отложениях, содержащих остатки микротериофауны, то такие разрезы считали опорными при стратиграфическом расчленении эоплейстоценовых осадков.

Результаты и их обсуждение

В исторической последовательности развития биоты позднего кайнозоя положение биостратиграфической границы между плиоценом и кварталом не вызывает сомнений: она установлена по наннопланктону в сапропелитах разреза Vrica (лимитотип) с датировкой в 1,796–1,813 млн лет [22]. Для правильной интерпретации материала, который будет изложен ниже, необходимо определиться с положением границы, основанной на изучении ископаемых мелких млекопитающих относительно границы, принятой в лимитотипе. Во-первых, напомним, что начало эоплейстоценовой фазы в эволюции микромамалий всегда связывалось и связывается с появлением некорнезубых полевок родов *Allophaiomys*, *Lagurodon* и *Prolagurus*. Это впервые отметил в своей работе А. И. Шевченко [14]. Во-вторых, существуют две отличные друг от друга точки зрения на положение этой биостратиграфической границы на геохронометрической шкале, а именно: моложе 1,8 млн лет или древнее 2 млн лет, т. е. расположена она ниже или выше палеомагнитного эпизода Олдувей.

Рассмотрим этот вопрос детальнее на примере конкретного разреза. А. С. Тесаков в двух толщах обратномагнитных осадков разреза Тиздар обнаружил совместно с раннеэоплейстоценовой микротериофауной раковины моллюсков позднекуяльничьего возраста [13]. Этот факт, а также то (с точки зрения А. С. Тесакова), что верхняя граница куяльника проходит *внутри* (?) эпизода Олдувей, позволили ему отнести слои, содержащие костные остатки, к доолдувейскому интервалу хрона Матуяма. Таким

образом, А. С. Тесаков понизил время появления некорнезубых полевок на юге Восточной Европы до 2 млн лет и даже ниже.

С нашей точки зрения, существует и другой вариант интерпретации этих данных. Исследователями плиоцена В. Н. Семененко [11, 12] и М. А. Певзнер [9] было показано, что граница между пресноводным куяльником и гурием проходит в обратномагнитных осадках, которые подстилаются и перекрываются отложениями, где зафиксированы эпизоды прямой намагнитченности. Эти эпизоды сопоставляются с экскурсами Гилса (1,567–1,575 млн лет) и Олдувей (1,778–1,945 млн лет) [22]. Причем граница куяльник–гурий находится несколько ниже подошвы эпизода Гилса. Такое ее положение позволяет нам допустить, что отрицательно намагнитченные осадки с позднекуяльническими моллюсками и первыми *Allophaiomys* в разрезе Тиздар, вероятно, синхронны пресноводному куяльнику Одессы и относятся к хронологическому интервалу (около 200 тыс. лет), заключенному между указанными выше палеомагнитными эпизодами.

Учитывая все изложенное, мы можем принять за основу следующие утверждения.

1. Биостратиграфическая граница плиоцена и плейстоцена по мелким млекопитающим (появление *Allophaiomys*) фиксируется выше верхней границы эпизода Олдувей (1,778 млн лет), что хорошо согласуется с положением границы между плиоценом и плейстоценом, которое установлено в разрезе *Vrica*. Это подтверждается, в частности, данными по плейстоценовым микротериофаунам Италии. Так, в фаунистическом комплексе *Olivola*, время существования которого совпадает с эпизодом Олдувей, присутствуют лишь корнезубые формы полевок. Напротив, в комплексе *Tasso* выше экскурсии Олдувей фиксируются первые полевки *Allophaiomys* [26].

2. Роды *Lagurodon* и *Prolagurus* впервые отмечены в плейстоценовых отложениях стратиграфически ниже нижней границы палеомагнитного эпизода Гилса, т. е. ранее чем 1,575 млн лет назад.

Расчленение эоплейстоценовых отложений мы будем проводить одновременно и соподчиненно в двух направлениях – по появлению нового таксона в сводном разрезе и по усложнению морфоструктуры жева-

тельной поверхности зубов в процессе эволюционных изменений для каждого вида.

Дифференциация видов в филетических линиях основана, как указывалось выше, на морфологических изменениях строения моляров, выраженных линейными величинами или коэффициентами. Цифровые значения этих показателей приведены в таблице. Вначале определимся с теми усредненными значениями коэффициентов, которые характеризуют каждый из видов в линиях *Allophaiomys* и *Prolagurus* в палеопопуляциях юга Восточной Европы.

A. deucalion – $A/L \leq 42,0$; $B/W > 26,0$; $SDQ \geq 100,0$.

A. pliocaenicus – $A/L > 42,0$; $B/W < 26,0$; $SDQ < 100,0$.

P. ternopolitanus – $A/L < 47,0$; $B/W > 12,0$.

P. pannonicus – $A/L > 47,0$; $B/W < 12,0$.

По числовым значениям коэффициентов, представленных в таблице, построены графики их изменения в зависимости от относительного возраста ориктоценозов в местонахождениях Украины и Европы (рис. 1 и 2). Необходимо отметить, что данные по роду *Prolagurus* касаются лишь территории Украины. Рассмотрим детальнее последовательность смены таксономического состава полевок в палеосообществах (появление новых видов) и динамику эволюционных преобразований морфологических структур моляров полевоквидных грызунов во времени.

Наиболее древняя ассоциация микротериофауны – тилигульская – объединяет ориктоценозы, которые характеризуются появлением вида *Allophaiomys deucalion* и отсутствием аризондонтных пеструшек *Prolagurus* и *Lagurodon* (рис. 3). При этом полевки плиоценового рода *Villanyia* были довольно многочисленными. Более детальный видовой состав этой и следующих ассоциаций приведен Л. И. Рековцом [10]. Нижние и верхние пределы значений коэффициентов для серых полевок следующие: $A/L < 41,0$; $B/W > 31,0$; $SDQ > 110,0$. Подобные фауны существовали в самом начале эоплейстоцена.

Верхнежеваховская ассоциация примечательна появлением видов *Prolagurus ternopolitanus* и *Lagurodon arankae*. Фауны этой ассоциации обитали в Европе примерно до 1,3 млн лет назад, когда на этом рубе-

Морфометрические коэффициенты для первых нижних моляров у представителей родов *Allophaiomys* и *Prolagurus* из эоплейстоценовых местонахождений Европы

Местонахождение	<i>Allophaiomys</i>			<i>Prolagurus</i>		Ортостратиграфические виды в понимании разных авторов
	A/L	B/W	SDQ	A/L	B/W	
Neuleiningen	41,52	—	131,9	—	—	<i>A. deucalion</i> [23]
Villany-5	39,9	36,8	—	—	—	<i>A. deucalion</i> [10]
Zuurland-5	40,0	32,0	126,5	—	—	<i>A. deucalion</i> [21]
Камук	39,9	—	99,2	—	—	<i>A. deucalion</i> [19]
Мокра	39,8	—	—	—	—	<i>A. deucalion</i> [10]
Темната Дупка	38,7	29,3	—	—	—	То же
Намамауаду	40,0	36,0	98,0	—	—	<i>A. deucalion</i> [31]
Kolinany-3	40,78	33,98	116,0	—	—	<i>A. deucalion</i> [23]
Тилигу	42,0	33,2	108,9	—	—	<i>A. deucalion</i> [10]
Тиздар I	40,2	30,7	116,7	—	—	<i>A. deucalion, P. ternopolitanus</i> [13, 29]
Крыжановка I	40,9	29,1	113,0	46,4	24,5	<i>A. deucalion, P. ternopolitanus</i> [10, 13, 29]
Zuurland-1	41,8	31,0	111,9	—	—	<i>A. deucalion</i> [21]
D. Altenburg-10	40,85	—	—	—	—	<i>A. deucalion</i> [10]
Monte La Mesa	41,68	23,58	108,2	—	—	<i>A. pliocaenicus</i> [23, 26]
Мелекино	41,7	29,0	106,4	45,1	24,2	<i>A. deucalion, P. ternopolitanus</i> [5]
Betfia IX/C	41,8	26,2	105,0	—	—	<i>A. pliocaenicus</i> [20]
Zabia cave	41,5	—	102,0	—	—	<i>A. deucalion</i> [19]
Chlum-6	40,66	32,35	102,3	—	—	<i>A. nivaloides</i> [23, 26]
Pirro Nord (PN34)	41,92	31,06	101,8	—	—	<i>A. ruffoi</i> [23, 26]
Жевахова гора	42,0	32,9	100,0	46,0	28,3	<i>A. deucalion, P. ternopolitanus</i> [10]
Чортков	41,3	25,5	100,0	47,7	17,6	То же
Pietrafitta	42,34	27,46	102,8	—	—	<i>A. ruffoi</i> [23, 26]
Betfia IX/B	42,6	22,8	100,3	—	—	<i>A. pliocaenicus</i> [20]
Sava Sud	42,78	26,35	100,7	—	—	<i>A. ruffoi</i> [23, 26]
Тарханкут	42,9	25,8	90,9	46,6	24,1	<i>A. deucalion, P. ternopolitanus</i> [10]
Ногайск	42,2	20,04	97,4	47,7	8,8	<i>A. pliocaenicus, P. pannonicus</i> [10]
Venta Micena	42,2	27,0	—	—	—	<i>A. pliocaenicus</i> [10]
Meiningen	42,5	—	—	—	—	То же
Cueva Victoria	43,0	16,0	—	—	—	<i>A. chalinei</i> [14]
Dell' Erba (DE6-2)	43,0	27,29	99,89	—	—	<i>A. ruffoi</i> [23, 26]
Kürttepe	43,4	14,0	99,6	—	—	<i>A. ruffoi, n=1</i> (?) [30]
Betfia-2	43,7	25,3	—	—	—	<i>A. pliocaenicus</i> [10]
Атапуерса TD4	44,1	33,4	—	—	—	<i>A. chalinei</i> [16]
Kadzielnia	44,6	—	—	—	—	<i>A. pliocaenicus</i> [10]
Ахтанизовская	44,6	25,7	89,5	—	—	<i>A. pliocaenicus, P. pannonicus</i> [13]
Несмеяновка	44,5	21,4	89,3	—	—	То же
Коротояк-3с	44,7	20,34	—	—	—	<i>A. pliocaenicus, P. pannonicus</i> [4]
Colle Curti	45,05	29,3	89,8	—	—	<i>A. pliocaenicus</i> [18, 26]
Каиры	45,1	26,7	90,5	50,0	9,7	<i>A. pliocaenicus, P. pannonicus</i> [10]
Атапуерса 4BW	45,23	—	—	—	—	<i>A. chalinei</i> [16]
D. Altenburg-4b	45,5	20,08	—	—	—	<i>A. praehintoni</i> [28]
Holstein	45,9	—	—	—	—	<i>A. pliocaenicus</i> [10]
Bagur-2	46,1	22,8	—	—	—	То же
Zaleziaki	46,7	—	—	—	—	То же
Лиманы II	46,75	24,8	87,4	48,8	10,8	<i>A. pliocaenicus, P. pannonicus</i> [6]
Лиманы I	46,7	24,2	89,8	48,6	9,4	То же
Monte Peglia A	46,54	23,9	73,48	—	—	<i>A. nutiensis</i> [23]
Monte Peglia B	45,99	21,5	77,83	—	—	<i>A. burgondiae</i> [23]
Les Valerots	47,27	21,12	—	—	—	<i>A. nutiensis</i> [28]
Chlum-6	46,1	13,11	70,88	—	—	<i>A. pliocaenicus</i> [23, 26]
Les Valerots	46,69	17,39	—	—	—	<i>A. burgondiae</i> [28]
Dursunlu	45,3	14,0	76,9	—	—	<i>A. nutiensis</i> [30]
Ушкалка	45,3	19,9	57,0	—	—	<i>A. pliocaenicus, P. pannonicus</i> [8, 25]
Роксоланы	47,0	19,6	72,2	49,3	6,97	<i>A. pliocaenicus, P. pannonicus</i> , [7]
Порт-Катон	44,6	19,56	79,3	—	—	<i>A. pliocaenicus, P. pannonicus</i> [8, 25]
Черсвичнос I	47,1	16,4	76,2	50,8	6,2	Первые <i>Microtus hintoni</i> [10]
Untermassfeld	48,78	—	70,63	—	—	<i>Microtus thenii</i> [22]
Лузановка	43,4	25,3	—	50,8	6,5	+ <i>M. hintoni-gregaloides, M. protoeconomus</i> [10]
Карай-Дубин	43,6	17,4	55,0	50,2	3,4	То же
Тихоновка 2	44,4	18,9	—	—	—	+ <i>M. arvalinus, M. arvalidens</i> [10]

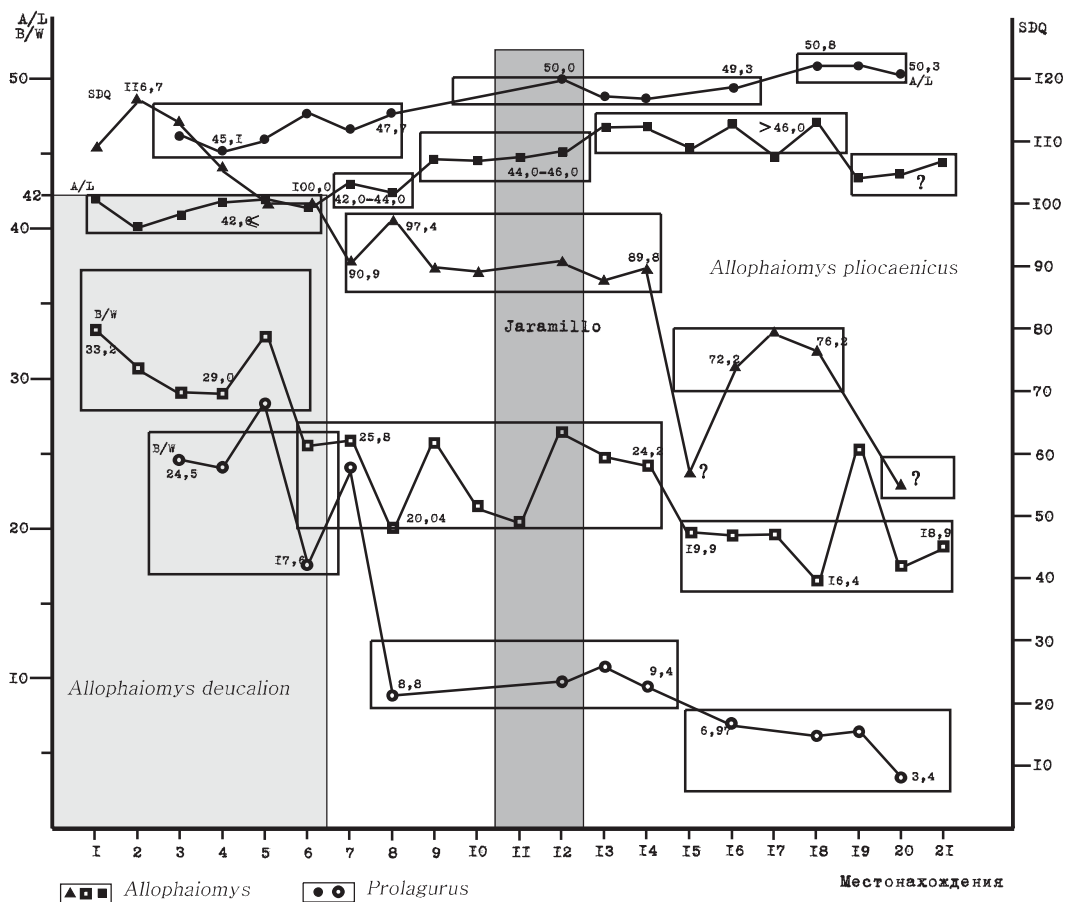


Рис. 1. Эволюционные изменения морфометрических показателей строения моляров на протяжении эоплейстоцена у представителей родов *Allophaiomys* и *Prolagurus* из местонахождений микротерииофауны юга Восточной Европы

1 – Тилигул; 2 – Тиздар I; 3 – Крыжановка I; 4 – Мелекино; 5 – Жевахова гора; 6 – Чортков; 7 – Тарханкут; 8 – Ногайск; 9 – Ахтанизовская; 10 – Несмеяновка; 11 – Коротояк-Зс; 12 – Каиры; 13 – Лиманы II; 14 – Лиманы I; 15 – Ушкалка; 16 – Роксоланы; 17 – Порт-Катон; 18 – Черевичное-1; 19 – Лузановка; 20 – Карай-Дубина; 21 – Тихоновка-2

же практически полностью вымерли последние представители рода *Villanyia*. По уровню эволюционной прогрессивности руководящих видов ассоциации подразделяется на две фазы. Для первой из них (верхнежеваховской) значения коэффициентов такие: *A. deucalion* – $A/L = 41-42,0$; $B/W = 29-31,0$; $SDQ = 100-110,0$; *P. ternopolitanus* – $A/L < 47,0$; $B/W > 20,0$. В палеосообществах второй фазы (чортковской) отмечаются те же основные виды, что и в верхнежеваховской, хотя полевки эволюционно более продвинуты; коэффициенты имеют следующие показатели: *A. deucalion* – $A/L = 42-43,0$; $B/W = 25-29,0$; $SDQ =$

$= 100-103,0$; *P. ternopolitanus* – $A/L = 47-48,0$; $B/W = 12-20,0$. Чортковская фаза венчает собой фауны одесского комплекса мелких млекопитающих.

С отложениями, вмещающими ориктоценозы тилигульской ассоциации и ранней фазы верхнежеваховской ассоциации, связаны осадки пресноводного куяльника Северного Причерноморья, которые были выделены в качестве стратотипа березанского горизонта на юге Украины [3]. Чортковская фаза, возможно, соответствует крыжановскому климатолиту.

Тарханкутская териоассоциация, в которой впервые появляется вид *Allophaiomys*

Система	Отдел	Раздел	Звено	Классификация	Палеомагнитная шкала (Laj & Channell, 2009)	MIS (тыс. лет) (Долгов, 2002)	Фаунистические комплексы, термояссоциации, фазы, этапы	Первое появление таксонов	Исчезновение таксонов	Морфометрические показатели строения зубов полевковых	Местонахождения микротерфоауны						
Четвертичная (Q)	Плейстоцен (E)	Соплектоцен (E)	Нижнее	br	МАТУЯМА	780	19	Вторая прогололовская фаза	<i>Microtus arvalinus</i>			Проголовка II и др.					
						850	20	Лузьяновская фаза	<i>Microtus protosomimus</i> <i>Microtus hirtovii</i> <i>gregaloides</i>		<i>A. p.</i> (AL) > 46; BV > 20; SDQ < 80) <i>P. p.</i> (AL) < 50; BV < 8)	Лузьяновка, Карай-Дубина, Маяжелья					
						920	21	Верхнечеремшанская фаза	<i>St. Roma</i>	23	21	Рокосланская фаза	<i>Clethrionomys glareolus</i> <i>Microtus hirtovii</i>			Черемное 1, Семиланка 3, Скала-Полольская, Халжмуз 2, II, Ювайск I, Untertasselsid и др.	
						925	24		<i>St. Roma</i>	25	25		<i>Clethrionomys glareolus</i> <i>Microtus hirtovii</i>			Юрг-Катог, Црболов, Михайловка II, Петровское, Рокослань, Горшань Выганянка, Нагорное I, III, Узыери II, Умелка, Бойлашевск 2 IV, Слтин-6, Дусица II и др.	
						987	27	Ногайская фаза	этап III	27	27	Ногайская фаза	<i>Microtus hirtovii</i>			Monte Peglia A, Monte Peglia B, Les Valerets и др.	
						1030	28		этап II	29	29		<i>Microtus hirtovii</i>			Лиманы I, Дикмань II, Узууф-Бергой, Mas Ramblaal, Bagat-2, Zalezaki, Babak-Garaha I и др.	
						1068	31		этап I	31	31		<i>Microtus hirtovii</i>			Ахтангизовская, Несмеловка, Капыр, Корголак с 3, Kadzichia, Colle Curti, Альберга 4BW, Holstein, D. Altenburg-2b и др.	
						1190	34	Тархангутская фаза	Тархангутская фаза	1190	34	Тархангутская фаза	<i>Prolagurus pamonicus</i>			<i>A. p.</i> (AL) < 42-44; BV > 25-29; SDQ > 96-100) <i>P. p.</i> (AL) < 47-48; BV > 8-12)	Новайск III, Новайск II, Мергаритово I, Уента Мисена, Мешинген, Савва Усолов, Dell Erba (DLE-2), Kintere, Betti 2, Альберга TQ4, и др.
						1215	36			Верхнекавказская фаза	<i>Eolagurus argyropaloi</i> <i>Allophaiomys</i>				<i>A. p.</i> (AL) < 42-44; BV > 25-29; SDQ > 96-100) <i>P. p.</i> (AL) < 47-48; BV > 8-12)	Халжмуз 1, I, Валони, Делимиско, Нова Эзулиа, Нагорное 5, Тарханкут, Чирминистой, Тапатары и др.	
						1245	37				Верхнекавказская фаза		<i>Eolagurus argyropaloi</i> <i>Allophaiomys</i>			<i>A. p.</i> (AL) < 42-44; BV > 25-29; SDQ > 96-100) <i>P. p.</i> (AL) < 47-48; BV > 8-12)	Чортков, Pietrafitta, Belfia IX/B, Sava Sud и др.
						1285	40			Верхнекавказская фаза			<i>Eolagurus argyropaloi</i> <i>Allophaiomys</i>			<i>A. p.</i> (AL) < 42-44; BV > 25-29; SDQ > 96-100) <i>P. p.</i> (AL) < 47-48; BV > 8-12)	Чортков, Pietrafitta, Belfia IX/B, Sava Sud и др.
						1325	41	Верхнекавказская фаза	Верхнекавказская фаза		1325	41	Верхнекавказская фаза	<i>Allophaiomys densation</i>			Жамаков гора III, Мельсито, Фларугларга, Бульманова I, Трнзар I, Халжмуз I II, Zurland-1, D. Altenburg-10, Monte La Mesa, Belfia IX C, Chimir-6, Fingo Nord (Fm34), Савьяня I II и др.
						1365	43			Верхнекавказская фаза	<i>Allophaiomys densation</i>				<i>A. d.</i> (AL) = 41-42; BV > 29-31; SDQ = 100-110) <i>P. t.</i> (AL) < 47; BV > 20)	Гезлар II, Коверница, Пичуви, Ст. Кобуска, Мокра, Vilany 5, Zurland-5, Temnia Dupka, Kolmanu-3, Kamuk, Zabava cave, Naukeiranger и др.	
						1415	46	Верхнекавказская фаза	Верхнекавказская фаза		1415	46	Верхнекавказская фаза	<i>Prolagurus pamonicus</i>			
						1460	47			Верхнекавказская фаза	<i>Prolagurus pamonicus</i>				<i>A. d.</i> (AL) < 41; BV > 31; SDQ > 110) <i>P. t.</i> (AL) < 41; BV > 31; SDQ > 110)		
						1500	49	Верхнекавказская фаза	Верхнекавказская фаза		1500	49	Верхнекавказская фаза	<i>Prolagurus pamonicus</i>			
						1535	51			Верхнекавказская фаза	<i>Prolagurus pamonicus</i>				<i>A. d.</i> (AL) < 41; BV > 31; SDQ > 110) <i>P. t.</i> (AL) < 41; BV > 31; SDQ > 110)		
						1575	54	Верхнекавказская фаза	Верхнекавказская фаза		1575	54	Верхнекавказская фаза	<i>Prolagurus pamonicus</i>			
						1620	55			Верхнекавказская фаза	<i>Prolagurus pamonicus</i>				<i>A. d.</i> (AL) < 41; BV > 31; SDQ > 110) <i>P. t.</i> (AL) < 41; BV > 31; SDQ > 110)		
						1640	57	Верхнекавказская фаза	Верхнекавказская фаза		1640	57	Верхнекавказская фаза	<i>Prolagurus pamonicus</i>			
1690	59	Верхнекавказская фаза	<i>Prolagurus pamonicus</i>			<i>A. d.</i> (AL) < 41; BV > 31; SDQ > 110) <i>P. t.</i> (AL) < 41; BV > 31; SDQ > 110)											
1730	61		Верхнекавказская фаза	Верхнекавказская фаза	1730	61	Верхнекавказская фаза	<i>Prolagurus pamonicus</i>									
1770	64	Верхнекавказская фаза			<i>Prolagurus pamonicus</i>				<i>A. d.</i> (AL) < 41; BV > 31; SDQ > 110) <i>P. t.</i> (AL) < 41; BV > 31; SDQ > 110)								
1780	65		Верхнекавказская фаза	Верхнекавказская фаза	1780	65	Верхнекавказская фаза	<i>Prolagurus pamonicus</i>									
1778	64	Верхнекавказская фаза			<i>Prolagurus pamonicus</i>				<i>A. d.</i> (AL) < 41; BV > 31; SDQ > 110) <i>P. t.</i> (AL) < 41; BV > 31; SDQ > 110)								
1780	65		Верхнекавказская фаза	Верхнекавказская фаза	1780	65	Верхнекавказская фаза	<i>Prolagurus pamonicus</i>									
1778	64	Верхнекавказская фаза			<i>Prolagurus pamonicus</i>				<i>A. d.</i> (AL) < 41; BV > 31; SDQ > 110) <i>P. t.</i> (AL) < 41; BV > 31; SDQ > 110)								

Рис. 3. Биохронологическая схема расчленения эоплейстоценовых отложений Европы на основе ископаемой микротериофауны

A. d. – *Allophaiomys deucalion*; *A. p.* – *A. pliocaenicus*; *P. t.* – *Prolagurus ternopolitanus*; *P. p.* – *P. pannonicus*

дифференциации элементов жевательной поверхности моляров. Такая детальность расчленения вполне обоснована. Поясним это. Продолжительность каирской фазы развития микротериофауны соизмерима с хроноинтервалом эпизода Харамильо (28–31 стадии MIS). Вероятнее всего, она начинается несколько раньше и заканчивается позже данного палеомагнитного экскурса. Морфометрические показатели для *A. pliocaenicus* ($A/L = 44-46,0$; $B/W = 20-26,0$; $SDQ = 80-90,0$) и *P. pannonicus* ($A/L = 48-50,0$; $B/W = 8-12,0$) первого этапа фазы близки по значениям к таковым из местонахождений Коротояк-3с и Colle-Curti. А ранее было показано, что вмещающие фауну отложения этих местонахождений относятся к нижней части субзоны прямой полярности Харамильо и раннему галерию [4, 17, 25]. По данным Е. Унай [30], микромамалии местонахождений Dursunlu, Les Valerots и Monte Peglia приурочены к отложениям, залегающим выше Харамильо. Полевки из упомянутых местонахождений мы отнесли к третьему этапу каирской фазы, которому отвечают следующие значения коэффициентов: *A. pliocaenicus* – $A/L > 46,0$; $B/W = 20-25,0$; $SDQ < 80,0$; *P. pannonicus* – $A/L = 48-50,0$; $B/W = 8-12,0$. Логично предположить, что ко второму этапу каирской фазы ногайской ассоциации относятся ориктоценозы, содержащие руководящие виды с такими показателями: для *A. pliocaenicus* – $A/L > 46,0$; $B/W = 20-25,0$; $SDQ = 80-90,0$; для *P. pannonicus* – $A/L = 48-50,0$; $B/W = 8-12,0$. Время существования фаун второго этапа соответствует верхней части субзоны Харамильо.

Заключительная, роксоланская, фаза ногайской териоассоциации по уровню эволюционных преобразований видов более продвинута по сравнению с предыдущими и, несомненно, моложе эпизода Харамильо. Для серых полевок и пеструшек этой фазы характерны такие значения коэффициентов: *A. pliocaenicus* – $A/L > 46,0$; $B/W < 20,0$; $SDQ < 80,0$; *P. pannonicus* – $A/L = 48-50,0$; $B/W < 8,0$.

Верхнечеревичанская ассоциация мелких млекопитающих является завершающей

для таманского фаунистического комплекса. В ее составе впервые появляется *Microtus hintoni*, а вид *Clethrionomys sokolovi* замещается родственным видом *C. glareolus*. Для ортостратиграфических видов коэффициенты имеют следующие значения: *A. pliocaenicus* – $A/L > 46,0$; $B/W < 20,0$; $SDQ < 80,0$; *P. pannonicus* – $A/L > 50,0$; $B/W < 8,0$. Верхняя граница распространения комплекса проходит в осадках, выше которых появляются представители кромерских (тираспольских) фаун, т. е. в основании 21 стадии MIS [2]. Время существования верхнечеревичанской ассоциации и роксоланской фазы таманского комплекса мы сопоставляем с периодом осадконакопления верхних почв широкинского климатолита.

Лузановская териоассоциация с первыми представителями видов *Microtus hintoni-gregaloides* и *Microtus protoeconomus* занимает неоднозначное положение в стратиграфической схеме плейстоцена. Если некоторые исследователи относят ее к концу эоплейстоцена [24], то другие отводят ей место в самом начале неоплейстоцена [2]. С нашей точки зрения, лузановская ассоциация является наиболее древней среди ассоциаций тираспольского фаунистического комплекса, хотя отложения, вмещающие ее фауны, относятся к самому концу позднего эоплейстоцена. Данная ассоциация выделяется исключительно по признаку появления новых таксонов видового ранга, а не по морфометрическим показателям жевательной поверхности щечных зубов полевок рода *Allophaiomys*. Тем более, что такие показатели для *A. pliocaenicus* и *P. pannonicus* близки к таковым предыдущей ассоциации.

Как видно на рис. 1 и 2, графики изменения показателей можно разделить на ряд блоков с определенными значениями коэффициентов. Если для местонахождений Украины эти значения не выходят за пределы, очерченные прямоугольниками, то для ориктоценозов Центральной и Западной Европы часть показателей выходят за такие пределы. Мы связываем это с тем, что для некоторых местонахождений Европы было описано сразу два и более видовых таксо-

нов рода *Allophaiomys*, существовавших одновременно, хотя, с нашей точки зрения, они представляли собой лишь морфотипы одного вида. Так, виды *A. ruffoi*, *A. chalinei*, *A. nutiensis* и *A. burgondiae* [15, 16, 22, 26, 28, 30] являлись, вероятнее всего, лишь этапами морфологической эволюции в рамках единого таксона *A. pliocaenicus*, а не развивались параллельно с ним. Тем более они как бы сменяли друг друга в хронологической последовательности.

Необходимо отметить существующие отличия в значениях коэффициентов в региональном масштабе. Так, если за исходные значения мы принимаем показатели, характерные для палеопопуляций территории нынешней Украины, то эти отличия имеют следующий вид.

В Прибайкалье и Забайкалье у эоплейстоценовых *Allophaiomys* при недифференцированной эмали (SDQ около 100,0) относительная длина антероноида и показатель В/Ш достигают значений 43,0–45,0 и 30,0–37,0 соответственно [17]. При SDQ < 80,0 и значениях А/Л, характерных для поздних *A. pliocaenicus* (47,0–49,0), показатели относительной ширины устья непарной петли находятся в пределах 31,0–33,0, что присуще виду *A. deucalion*. Возможно, это связано с преобладанием определенного направления морфологических преобразований (морфотипов) в палеопопуляциях того времени. Учитывая приведенные данные, в Байкальском регионе у представителей аллофайомисов доминировали, вероятнее всего, морфотипы группы *complisedens* [10].

На Южном Урале показатели по основным коэффициентам строения зубов прекрасно согласуются с данными по югу Восточной Европы для обоих видов древних серых полевок рода *Allophaiomys* [1]. Для *A. deucalion* приведены следующие значения: А/Л = 41,5 и В/Ш = 33,0. У *A. pliocaenicus* эти показатели колеблются в пределах 44,0–46,0 и 23,0–24,0 соответственно. При этом А.В. Бородин и Н. В. Ивакина [1] для каждого местонахождения выделяют четыре–пять видов или форм рода *Allophaiomys*, хотя их процентное соотношение вполне укладывается в схему распределения морфотипов в древних популяциях [10]. Возможно, в Южноуральском регионе и на юге

Восточной Европы преобладали морфотипы групп *nivalis* и *maskii*.

Несколько более высокие показатели А/Л и В/Ш в эоплейстоценовых популяциях *Allophaiomys* наблюдаются в Европе, по сравнению с таковыми в Украине, при синхронных изменениях SDQ у представителей рода в этом регионе. Когда SDQ еще превышает 100,0, в европейских местонахождениях уже регистрируются ориктоценозы, в которых коэффициенты А/Л у *Allophaiomys* достигает значений 43,0, а В/Ш равен 25,0–28,0. Такие отличия могут быть связаны с тем, что в Европейском регионе тогда среди аллофайомисов доминировали морфотипы группы *campestris* [10].

Выводы

1. Граница плиоцена и плейстоцена по мелким млекопитающим фиксируется по появлению аризонотных полевок рода *Allophaiomys* и проходит выше отложений, в которых регистрируется палеомагнитный эпизод Олдувей.

2. Появление новых таксонов в сводном геологическом разрезе эоплейстоцена и параллельное усложнение морфоструктуры жевательной поверхности зубов для каждого из видов родов *Allophaiomys* и *Prolagurus* позволили провести биохронологическое расчленение данных отложений.

3. По мелким млекопитающим выделены два фаунистических комплекса: одесский и таманский. Первый представлен тилигульской и верхнежеваховской (с двумя фазами развития) териоассоциациями. Второй комплекс делится на три ассоциации: тарханкутскую, ногайскую (с тремя фазами развития) и верхнечеревичанскую.

4. Среди морфометрических показателей строения первых нижних щечных зубов видовых таксонов *Allophaiomys* и *Prolagurus* наиболее пригодными для целей стратиграфии эоплейстоценовых отложений оказались коэффициенты SDQ (для *Allophaiomys*), А/Л и В/Ш (для обоих родов).

5. Основным критерием при видовых определениях внутри рода *Allophaiomys* является коэффициент SDQ, позволяющий идентифицировать виды *A. pliocaenicus* (SDQ < 100,0) и *A. deucalion* (SDQ > 100,0). При стратиграфических построениях коэф-

фициенты A/L и B/W существенно дополняют основной критерий. Методически правильным является применение этих показателей в комплексе с привлечением данных по распределению морфотипов в ориктоценозах.

1. Бородин А. В., Ивакина (Погодина) Н. В. Таксономический статус полевок рода *Allophaiomys* (Arvicolinae, Rodentia) Южноуральского региона // Зоол. журн. – 2000. – Т. 79, № 12. – С. 1465–1475.
2. Вангенгейм Э. А., Певзнер М. А., Тесаков А. С. Зональное расчленение квартера Восточной Европы по мелким млекопитающим // Стратиграфия. Геол. корреляция. – 2001. – Т. 9, № 3. – С. 76–88.
3. Веклич М. Ф. Палеозтапність і стратотипи ґрунтових формацій верхнього кайнозою. – Киев: Наук. думка, 1982. – 208 с.
4. Иосифова Ю. И., Красненков Р. В., Семенов В. В. Коротояк – опорный разрез эоплейстоцена Нижнего Дона // Стратиграфия и палеогеография четвертичного периода Восточной Европы. – М., 1992. – С. 181–198.
5. Крохмаль А. И. Биоценозы эоплейстоцена Украины (на основе ископаемых мелких млекопитающих) // Викопа фауна і флора України: палеоекологічний і стратиграфічний аспекти: Зб. наук. пр. ІГН НАН України. – К., 2009. – С. 361–368.
6. Крохмаль А. И. Новое местонахождение эоплейстоценовой микротериофауны в Северном Причерноморье // Геол. журн. – 2009. – № 3. – С. 60–64.
7. Крохмаль А. И., Прилипко С. К. Субфосильные мелкие млекопитающие (морфология, стратиграфия) из аллювиальных отложений VII террасы Днестра (с. Роксоланы, Одесская обл.) // Проблеми палеонтології та біостратиграфії протерозою і фанерозою України. – К., 2006. – С. 306–313.
8. Маркова А. К. Плейстоценовые грызуны Русской равнины. Их значение для палеогеографии и стратиграфии. – М.: Наука, 1982. – 186 с.
9. Певзнер М. А. Палеомагнитная характеристика отложений куяльника и его положение в магнитохронологической шкале // Бюл. Комис. по изуч. четверт. периода. – 1989. – № 58. – С. 117–124.
10. Рековец Л. И. Мелкие млекопитающие антропогена юга Восточной Европы. – Киев: Наук. думка, 1994. – 370 с.
11. Семенов В. Н. Гурийский этап развития Азово-Черноморского бассейна // Геол. журн. – 2005. – № 2. – С. 7–22.
12. Семенов В. Н. Стратиграфическая корреляция верхнего миоцена и плиоцена Восточного Паратетиса и Тетиса. – Киев: Наук. думка, 1987. – 232 с.
13. Тесаков А. С. Биостратиграфия среднего плиоцена–эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим) / Отв. ред. Э. А. Вангенгейм. – М.: Наука, 2004. – 247 с. – (Тр. ГИН РАН; Вып. 554).
14. Шевченко А. И. Опорные комплексы мелких млекопитающих плиоцена и нижнего антропогена юго-западной части Русской равнины // Стратиграфическое значение антропогенной фауны мелких млекопитающих. – М.: Наука, 1965. – С. 7–59.
15. Agusti J. The *Allophaiomys* complex in southern Europe // Geobius. – 1991. – Vol. 25. – P. 133–144.
16. Cuenca-Bescos G., Canudo J. I., Laplana C. Los arvicolidos (Rodentia, Mammalia) de los niveles inferiores de Gran Dolina (Pleistoceno inferior, Atapuerca, Burgos, Espana) // Revista Esp. Paleontologia. – 1995. – Vol. 10. – P. 202–218.
17. Erbajeva M. *Allophaiomys* in the Baikalian region // Paludicola. – 1998. – Vol. 2(1). – P. 20–27.
18. Ficarelli G., Magnatti M., Mazza P. Occurrence of *Microtus* (*Allophaiomys*) gr. pliocenica in the Pleistocene lacustrine Basin of Colfiorito (Umbria-Marche Apennine, Central Italy) // Bull. Soc. Paleont. Ital. – 1990. – Vol. 29(1). – P. 89–90.
19. Garapich A., Nadachowski A. A contribution to the origin of *Allophaiomys* (Arvicolinae, Rodentia) in Central Europe: the relationship between *Mimomys* and *Allophaiomys* from Kamyk // Acta. Zool. Cracov. – 1996. – Vol. 39(1). – P. 179–184.
20. Hir J., Venczel M. The *Allophaiomys* populations of Betsi IX (Romania, Bihor County) // Paludicola. – 1998. – Vol. 2(1). – P. 37–49.
21. Kolfschoten T. The *Allophaiomys* record from Zuurland, the Netherkands // Ibid. – P. 110–115.
22. Laj C., Channell J. E. T. Geomagnetic Excursions // Geomagnetism (Ed. M. Kono). – Elsevier, 2009. – P. 373–416.
23. Lippi P., Masini F., Maul L. et al. Evolutionary changes of enamel differentiation in Pleistocene Mediterranean and Middle European populations of *Microtus* (Rodentia, Arvicolidae) // Paludicola. – 1998. – Vol. 2(1). – P. 50–62.

24. Markova A. K. Pleistocene mammal faunas of Eastern Europe // Quater. Intern. – 2007. – Vol. 160. – P. 100–111.
25. Markova A., Kozharinov A. *Allophaiomys* of the Southern Russian Plain // Paludicola. – 1998. – Vol. 2(1). – P. 62–69.
26. Masini F., Abbazi L., Lippi P. et al. Review and new finds of *Microtus* (*Allophaiomys*) (Rodentia, Arvicolidae) from the early Pleistocene of the Italian Peninsula // Ibid. – P. 78–90.
27. Martin R. A., Tesakov A. Introductory remarks: does *Allophaiomys* exist? // Ibid. – P. 1–7.
28. Nadachowski A., Garapich A. *Allophaiomys* evolutionary stage in extant *Microtus* // Ibid. – P. 91–94.
29. Tesakov A. Early stage of *Allophaiomys* evolution in eastern Europe // Ibid. – P. 98–105.
30. Unay E. *Allophaiomys* from Turkey // Ibid. – P. 106–109.

Ин-т геол. наук НАН Украины,
Киев
E-mail: krohmal1959@ukr.net

Статья поступила
25.05.10