

Содержание

Предисловие	4
Глава 1 Материал и методы исследования	7
Глава 2 Обзор неогеновых местонахождений микротериофауны Северного Причерноморья с остатками Murinae (топография, геология, фауна)	14
Глава 3 История изучения, эволюция и формальная систематика неогеновых Murinae	43
Глава 4 Систематическая часть	50
Род Progonomys Schaub, 1938	50
Род Hansdebruijnia Storch, Dahlmann, 1995	57
Род Apodemus Kaup, 1826	67
Род Castromys Martin Suarez, Freudenthal, 1994	104
Род Rhagapodemus Kretzoi, 1959	113
Род Micromys Dehne, 1841	118
Род Occitanomys Michaux, 1969	126
Род Orientalomys De Bruijn et Van der Meulen, 1975	133
Глава 5 Эволюция неогеновых муридных сообществ микротериофауны Северного Причерноморья, их биостратиграфический и палеогеографический анализ	146
Список использованной литературы	165

Предисловие

Среди многих направлений палеофаунистики, отечественная микротериология является важным, но еще слабо изученным разделом систематики. Исследования последних десятилетий частично заполнили этот пробел на довольно большом промежутке геологического времени – около 10 млн. лет. Изучение микротериофаун позднего миоцена и плиоцена продемонстрировало их исключительную значимость, как в плане решения фундаментальных зоологических проблем, так и при решении научных и практических проблем биостратиграфии и палеогеографии. В этом смысле, строго научная интерпретация палеофаунистических группировок базируется на изучении филогенезов отдельных систематических групп. Очевидно, что фоновые и индикаторные группировки должны играть главную роль при решении биостратиграфических и палеогеографических проблем. Палеонтологические исследования местонахождений микротериофауны на территории Украины и прилегающих стран выявили доминантную, порой содоминантную роль мышей в фаунистических группировках неогенового времени, но таксономия вымерших мышей Украины оказалась совершенно не изученной. Это обусловлено несколькими причинами. Систематика семейства Muridae вообще является одной из наиболее неясных и сложных проблем микротериологии. Трудность систематики вымерших форм усложняется помимо этого еще и фрагментарностью изучаемого материала. Специфика палеонтологических исследований предполагает, порой даже требует увязки биологических проблем с геологическими закономерностями (тафономия, стратиграфия), а также временным фактором (геохронология).

Изучение вымерших микротериев позволило выяснить многие неясные вопросы эволюции фаунистических групп. Разработанная при участии автора (Топачевский, Несин, Топачевский 1997, 1998) биозональная схема последовательной смены микротериофаун позднего миоцена и плиоцена Украины вскрыла отдельные дискуссионные в плане зоосистематики и биостратиграфии обстоятельства и определила ряд вопросов требующих своего решения. Возможность ответа

на них появилась только в последние годы, когда была собрана и изучена весьма существенная коллекция ископаемых остатков микротериев, в том числе Muridae, из неогеновых отложений Украины и пограничных районов Восточной Европы.

Систематика вымерших представителей микротерииофаун и их биозональная хронологическая характеристика сравнительно неплохо разработаны в Западной Европе. В биостратиграфических построениях неогена остатки мышей занимают там ведущую роль. Для достоверной оценки проведенных исследований были крайне необходимы сравнительная характеристика коллекционных материалов и биостратиграфические корреляции наших данных с аналогичными работами западноевропейских ученых. Такой подход казался важным и плодотворным, и, по-видимому, наиболее исчерпывающе соответствует современным требованиям палеонтологической науки. Появившаяся возможность непосредственного изучения и сравнения эталонных европейских коллекционных материалов содействовала достоверному определению наших сборов. Глубокая, разноплановая, критическая интерпретация исследованных материалов, а также сотрудничество и консультирование с ведущими в этой области зарубежными учеными, способствовали разрешению ряда сопряженных, давно назревших сопутствующих проблем.

Предлагаемая работа представляет собой монографическое изучение ископаемых остатков мышей подсемейства Murinae из верхнемиоценовых и плиоценовых отложений юга Восточной Европы. Продолжительность этого промежутка времени составляет около 10–ти млн. лет. Весь материал, в основном, собран на территории Северного Причерноморья и Приазовья Украины. В геологическом прошлом этот регион представлял собой Восточную часть северного побережья Паратетиса – протяженной в былые геологические времена древней средиземноморской суши, сыгравшей важнейшую роль в историческом развитии фауны и межконтинентальных прохорезах ее отдельных представителей.

Основу работы представляют материалы, хранящиеся в Отделе палеозоологии позвоночных и Палеонтологический музей Национального научно–природоведческого музея НАН Украины (в дальнейшем ННПМ). При выполнении данной работы автор имел возможность ознакомиться с коллекциями разных групп млекопитающих в музеях: Forschungsinstitut Senckenberg в г. Франкфурте–на–Майне и Roemer–Museum в г. Хильдесгайме (Германия), Музей Института систематики и эволюции животных ПАН в г. Кракове (Польша).

Измерения и морфосистематическая обработка ископаемого материала проводились по общепринятым для таких исследований методикам.

В работе была применена биостратиграфическая схема последовательного распределения местонахождений териофауны второй половины раннего и всего позднего неогена Украины, коррелированная с традиционной региоярусной и хронологической шкалой, а также со схемой MN зон Центрального и Западного Паратетиса (Топачевский, Несин, Топачевский, 1997, 1998; Nesin, Nadachowski, 2001; Несин, 2004).

Долгие годы материал собирался и обрабатывался (лично автором работа проводилась с 1973 г.) в Отделе палеозоологии позвоночных и Палеонтологический музей ННПМ НАН Украины. До 1996 года Отдел находился в составе Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины. В экспедициях по сбору материала участвовали десятки сотрудников отдела, всем им автор выражает свою глубокую признательность. Особую благодарность изъявляю академику НАН Украины В. А. Топачевскому, привившему мне интерес к палеонтологическим исследованиям, а также за ценные советы, обсуждения и разноплановое содействие при выполнении исследований. Я также сердечно благодарен другим сотрудникам отдела, особенно Д. В. Иванову и Л. И. Рековцу за всестороннюю помощь, содействие и поддержку в работе. Приношу свою искреннюю признательность и благодарность коллегам из других научных учреждений: Г. Шторху, сыгравшему определяющую роль в выполнении основной – систематической части данной работы и сотрудникам его лаборатории (Forschungsinstitut Senckenberg, Франкфурт–на–Майне, Германия); А. Надаховскому, К. Ковальскому и Б. Ржебик–Ковальской (Институт систематики и эволюции животных ПАН в Кракове, Польша) за долготлетнее сотрудничество, многоплановое содействие и помощь в работе; В. А. Присяжнюку (Институт геологических наук НАН Украины), А. Л. Чепальге (Институт географии РАН, Москва) за сотрудничество и помощь при решении геологических вопросов в работе; И. Г. Емельянову, Ю. А. Семенову и Т. В. Крахмальной за ценные замечания и исправления при редактировании рукописи, а также моей дочери Алевтине Несиной–Иньковой выполнившей графические рисунки по моим зарисовкам и оказавшей помощь в художественном оформлении рукописи.

Особую благодарность выражаю заместителю директора по научной и музейной работе ННПМ НАН Украины О. В. Червоненко оказавшей главное содействие в опубликовании данной работы.

Материал и методы исследования

Для изучения и описания были привлечены ископаемые остатки мышей из более чем 2-х десятков ранне- и позднеэоценовых местонахождений с территории Украины и двух местонахождений из пограничной с Украиной зоны – Ростовской области, Российской Федерации. Топографическая карта местонахождений приведена на рис. 1. Из этого числа местонахождений, 17 локалитетов были открыты лично или при непосредственном участии автора совместно с другими сотрудниками отдела. Распределение таксонов мышей по местонахождениям и их стратиграфическое положение представлены на рис. 2.

Всего было собрано и исследовано сотни тысяч ископаемых остатков мелких млекопитающих, среди которых диагностические остатки мышей составили более 1082 экземпляров. Материал собирался и обрабатывался по общепринятым для данных исследований методикам. Отбор костного материала производился методом промывки костесодержащей породы на ситах с ячейкой 0,7 – 1 мм, с последующей переборкой высушенного песка и гравия визуальным способом, часто с помощью луп разного увеличения.

В настоящей работе основным объектом изучения являлись верхние – M1-M2-M3 и нижние – m1-m2-m3 коренные зубы мышей.

Жевательный аппарат мышей относится к сциуроognатам (sciurognathous), миоморфного (muomorphous) типа. Зубная формула для верхнего и нижнего ряда одинакова и соответствует 1.0.0.3. Коренные зубы всегда с хорошо развитыми корнями. Коронка зубов брахиодонтная и характеризуется добавочным – третьим рядом бугорков, образующихся на нижних зубах с лабиальной стороны, а на верхних с лингвальной. На нижних они слабо выражены, полуфункциональные – следы стирания появляются уже только у вполне взрослых особей. На верхних добавочные бугорки (лингвальные –

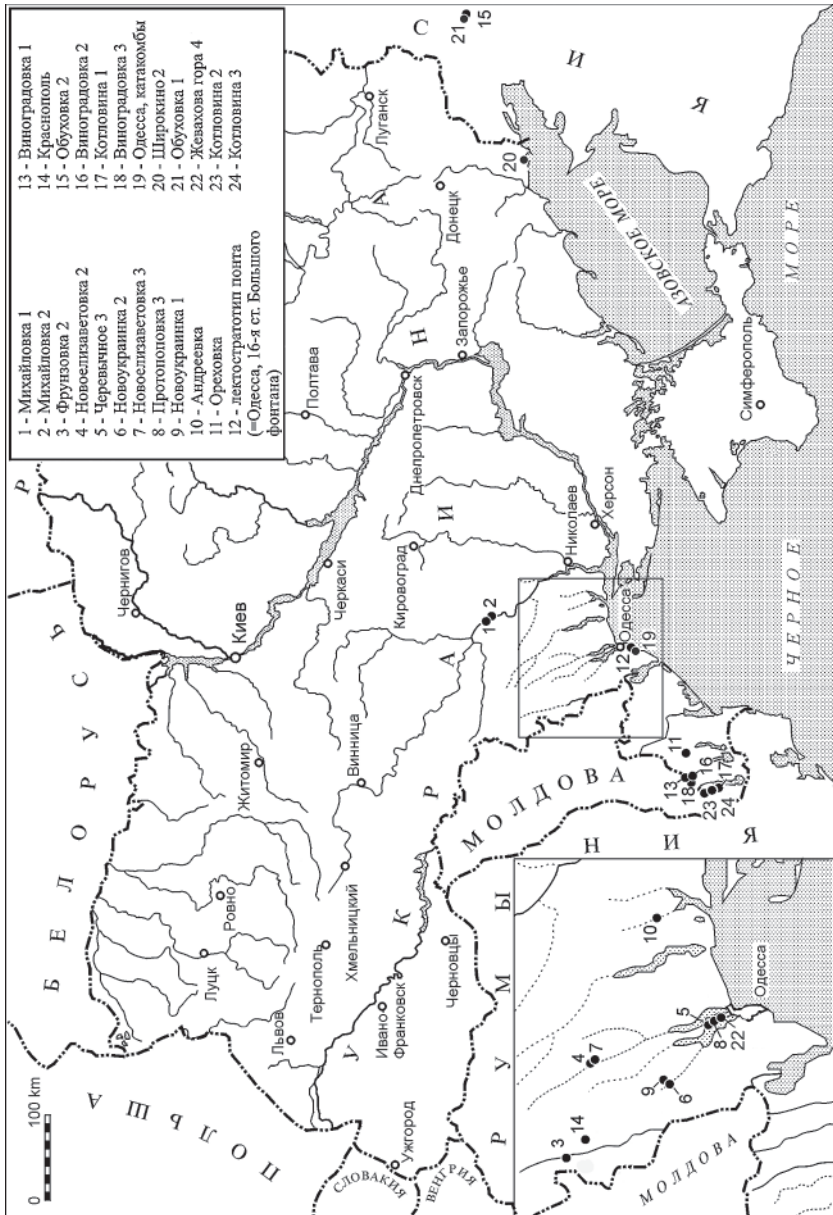


Рис. 1. Карта местонахождений неогеновой микрофитофауны включающей остатки *Mitinae*

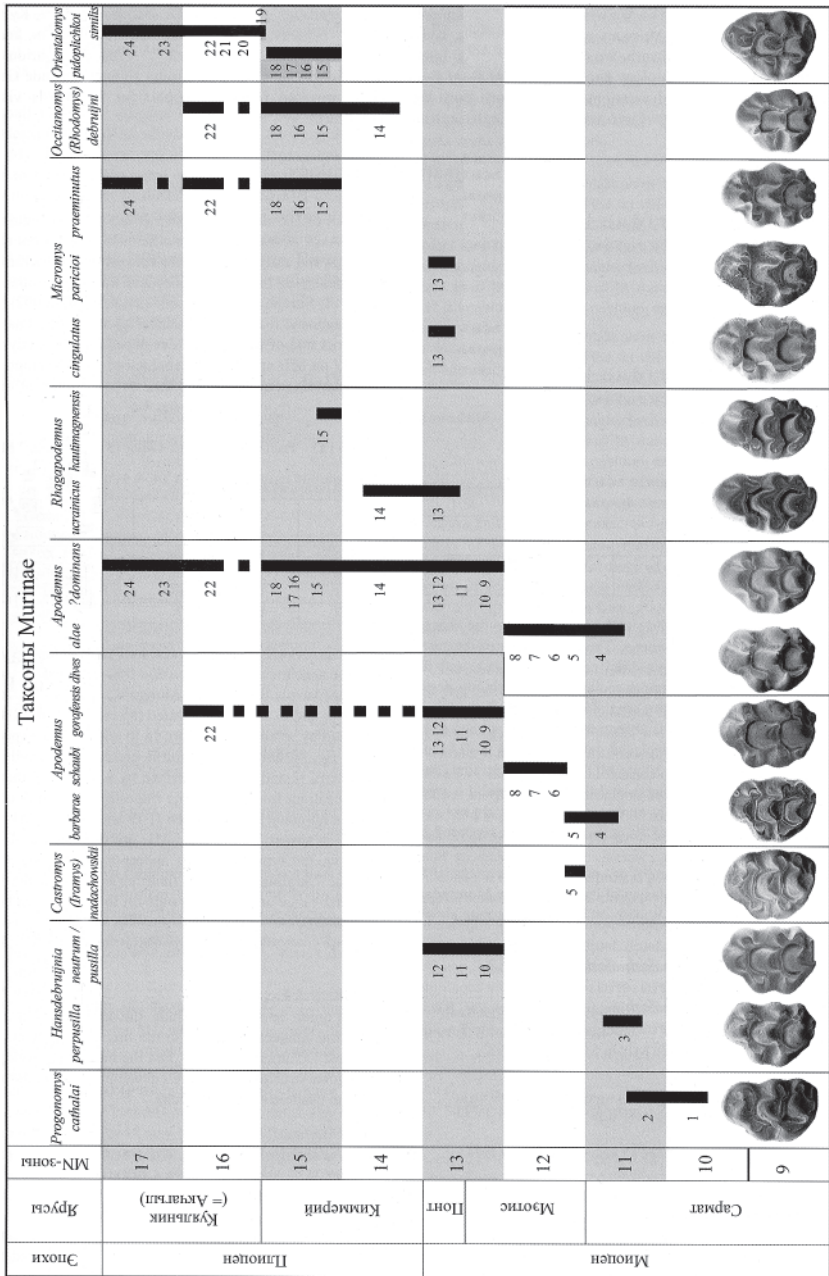


Рис. 2. Стратиграфическое распределение *Mioginae* в неогене Украины:

1 – Михайловка 1; 2 – Михайловка 2; 3 – Фрунзовка 2; 4 – Новоелизаветовка 2; 5 – Червечинское 3; 6 – Новоукраинка 2; 7 – Новоелизаветовка 3; 8 – Протопо-повка 3; 9 – Новоукраинка 1; 10 – Андреевка; 11 – Ореховка; 12 – Одесса, 16-я станция Большого Фонтана = лектостратотип понта; 13 – Виноградовка 1; 14 – Крас-нополь; 15 – Обуховка 2; 16 – Виноградовка 2; 17 – Котловина 1; 18 – Виноградовка 3; 19 – Одесса, катакомбы; 20 – Широкино 2; 21 – Обуховка 1; 22 – Жевахова гора 4; 23 – Котловина 2; 24 – Котловина 3

protosone и hyrosone) хорошо развиты, полностью функциональны и практически не отличаются по размерам от основных бугорков. Морфологическая изменчивость нижних зубов довольно консервативна, а верхних весьма вариабельна. Именно эта уникальная, в некоторой степени, особенность строения жевательной поверхности зубов послужила поводом для длительной дискуссии морфологов. До настоящего времени остается доподлинно невыясненной идентификация бугров (конов) жевательной поверхности верхних зубов мышей, в сравнении с таковыми других млекопитающих. Этот факт трехрядного расположения трущих бугров на коренных зубах мышей актуален для изучения и сейчас. Иногда он служит источником неправильного (несущественного на мой взгляд), определения сторон зубов мышей (Шевырева, 1983: стр. 73), а иногда и ошибок при таксономической диагностике даже семейств грызунов (Лунгу, 1981). С одной стороны эта особенность строения зубов позволяет успешно диагностировать аллохронные виды, а с другой стороны значительная индивидуальная изменчивость часто усложняет процедуру диагностики и описания таксонов различного ранга.

Неясность, неупорядоченность классификации бугров трущей поверхности вызвала появление множественных систем номенклатуры зубной поверхности, что существенно усложняло выполнение настоящей работы, особенно при проведении сравнительных исследований. В целях демонстрации существования этого факта и облегчения сравнительной работы при чтении произведений различных авторов, ниже мною приведена синонимика обозначения элементов зубной поверхности мышей, составленная по схемам из работ разных исследователей. В своей работе я воспользовался номенклатурой жевательной поверхности верхних – M1-M2-M3 и нижних – m1-m2-m3 коренных зубов мышей приведенной в работе Г. Шторха (Storch, 1987: text fig. 1). В настоящее время она принята большинством исследователей, а также и автором, лишь только с некоторыми изменениями и уточнениями – рис. 3.

Верхние зубы: используется в основном терминология Г. С. Миллера (Miller, 1912), t0 – t12 (t – tubercle – бугорок), pr – престиль.

Нижние зубы: используются наиболее удачные термины различных исследователей, a – медиальный антероконад (=tma), b – лабиальный антероконад, c – лингвальный антероконад, d – протоконад, e – метаконид, f – гипоконид, g – энтоконид, h – задний цингулид, i – передний гребень, j – медиальный гребень (=продольная шпора), k – передний и медиальный стилиды, c1, c2, c3 – цингулярные конулы.

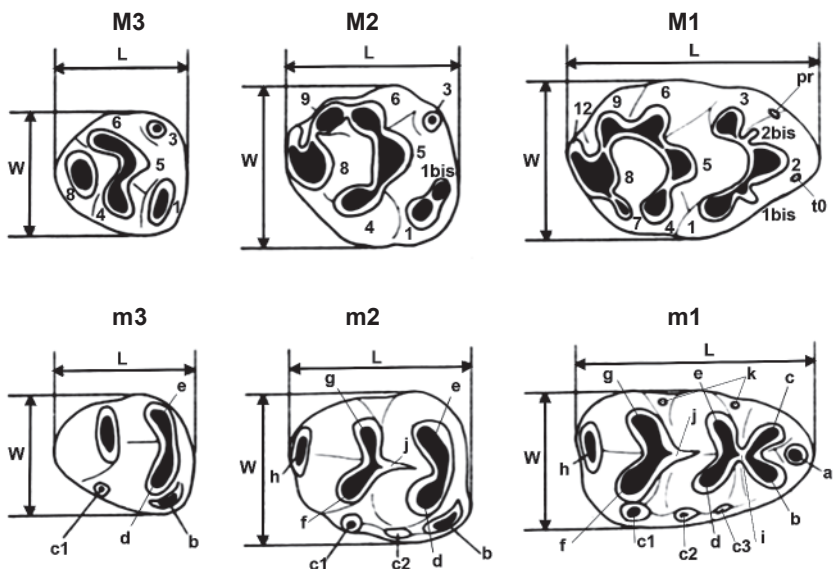


Рис. 3. Номенклатура трущей поверхности коронки верхних M1-M2-M3 и нижних m1-m2-m3 правых коренных зубов Murinae.

Синонимия терминологии строения поверхности коронки зубов Muridae составленная по наиболее значимым систематическим работам различных исследователей за предшествующий период сотни лет.

Верхние зубы

престиль – singular conule (Misonne, 1969), anteromedian style (Schram and Turnbull, 1970), singular cusp (Pasquier, 1974), prestyle (Storch, 1987).

t1 – t1 (Miller, 1912), epicone (Vandebroek, 1966), anterolingual conule (Schram and Turnbull, 1970), protostyle (Reig, 1977), anterostyle (Jacobs, 1978).

t1bis – to (Petter, 1966), t1bis (Misonne, 1969), enteroconule (Jacobs, 1978).

t2 – t2 (Miller, 1912), anterocone (Wood and Wilson, 1936), anterolabial conule (Schram and Turnbull, 1970), anterolingual conule (Reig, 1977), lingual anterocone (Jacobs, 1978).

t2bis – t2bis (Weerd, van de, 1976; Freudenthal, Martin Suarez, 1999).

t3 – t3 (Miller, 1912), anterocone (Wood and Wilson, 1936), mesiostyle (Vandebroek, 1966), anterolabial style (Schram and Turnbull, 1970), anterolabial conule (Reig, 1977), labial anterocone, (Jacobs, 1978).

- t4 – t4 (Miller, 1912), endocone (Vandebroek, 1966), protocone (Schram and Turnbull, 1970), enterostyle (Reig, 1977; Jacobs, 1978).
- t5 – t5 (Miller, 1912), paracone (Schram and Turnbull, 1970), protocone (Reig, 1977; Jacobs, 1978).
- t6 – t6 (Miller, 1912), eocone (Vandebroek, 1966), mesostyle (Schram and Turnbull, 1970), paracone (Reig, 1977; Jacobs, 1978).
- t7 – t7 (Miller, 1912), disto-endocone (Vandebroek, 1966), enterostyle (Schram and Turnbull, 1970), posterostyle (Jacobs, 1978).
- t8 – t8 (Miller, 1912), hypocone (Reig, 1977; Jacobs, 1978).
- t9 – t9 (Miller, 1912), t6 (Heim de Balsac and Aellen, 1965), distocone (Vandebroek, 1966), metacone (Reig, 1977; Jacobs, 1978).
- t12 – posteroexternal loop (Miller, 1912), posterior cingulum or postero loph (Wood and Wilson, 1936), t10 (Lavocat, 1962), t9 (Heim de Balsac and Aellen, 1965), t12 (Thaler, 1966), teloloph or distostyle (Vandebroek, 1966), posterior cingulum (Z) (Misonne, 1969), postero loph (Reig, 1977), posterior cingulum (Jacobs, 1978).

Нижние зубы

- Медиальный антероконид (=tma) – mesial cone (Misonne, 1969), t ma (Michaux, 1971), medial anteroconid (James and Slaughter, 1974; Jacobs, 1978), antero-central cusp (Weerd, van de, 1976).
- Лингвальный антероконид – lingual cuspid (Vandebroek, 1966), lingual cone (Misonne, 1969), t F (Michaux, 1971), lingual anteroconid (James and Slaughter, 1974; Jacobs, 1978), antero-lingual cusp (Weerd, van de, 1976), anterolingual conulid (Reig, 1977).
- Лабильный антероконид – vestibular cuspid (Vandebroek, 1966), labial cone (Misonne, 1969), t E (Michaux, 1971), labial anteroconid (James and Slaughter, 1974; Jacobs, 1978), antero-labial cusp (Weerd, van de, 1976), anterolabial conulid (Reig, 1977).
- Метаконид – epiconid (Vandebroek, 1966), t D (Michaux, 1971), metaconid (Reig, 1977; Jacobs, 1978).
- Протоконид – eoconid (Vandebroek, 1966), t C (Michaux, 1971), protoconid (Reig, 1977).
- Энтоконид – t B (Michaux, 1971), entoconid (Reig, 1977; Jacobs, 1978), endoconid (Vandebroek, 1966).
- Гипоконид – teloconid (Vandebroek, 1966), t A (Michaux, 1971), hypoconid (Reig, 1977; Jacobs, 1978).
- Задний цингулид – distostylid (Vandebroek, 1966), talonid (z) (Misonne, 1969), postero lophid (Schram and Turnbull, 1970), posterior cingulum (Michaux, 1971; Jacobs, 1978), terminal heel (James and Slaughter,