МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Голованов Семен Евгеньевич

Эволюция и таксономия Myospalacidae (Rodentia, Mammalia) позднего кайнозоя Северной Азии

Специальность 1.6.2. Палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата геолого-минералогических наук

Москва – 2026

Диссертация подготовлена на кафедре палеонтологии

геологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

Научные руководители: ***Лопатин Алексей Владимирович***
доктор биологических наук, академик РАН
Зажигин Владимир Семенович
кандидат геолого-минералогических наук, старший научный сотрудник

Официальные оппоненты: ***Габдуллин Руслан Рустемович***
доктор геолого-минералогических наук, доцент, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, геологический факультет, профессор кафедры региональной геологии и истории Земли
Пузаченко Андрей Юрьевич
доктор биологических наук, Институт географии Российской академии наук, ведущий научный сотрудник лаборатории биогеографии
Пономарев Дмитрий Валерьевич
доктор геолого-минералогических наук, Институт геологии имени академика Н.П. Юшкина, Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук», заведующий лабораторией палеонтологии

Защита диссертации состоится 23 октября 2026 г. в 14 часов 30 минут на заседании диссертационного совета МГУ.016.7 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, д.1, геологический факультет, ауд. 415.

E-mail: nvbadulina@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций Научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на портале: https://dissovet.msu.ru/dissertation/4041

Автореферат разослан «___» сентября 2026 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета МГУ.016.7,
кандидат геолого-минералогических наук Ю.А. Гатовский

I. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Современные цокоровые (Myospalacidae) – семейство азиатских грызунов с преимущественно подземным образом жизни. Непрерывная история цокоровых в Азии прослеживается со среднего миоцена до современности (Zheng et al., 2024). Наиболее детально эволюция цокоровых изучена в китайском регионе (Zheng, 2017). Ископаемый материал с территории России, Казахстана и Монголии сопоставим по качеству и количеству с таковым из Китая, однако изучен в меньшей степени. Ревизия ископаемой летописи цокоров Северной Азии с характеристикой родового и видового разнообразия является одной из главных целей диссертации. Помимо этого, актуальным является выделение основных филогенетических линий цокоровых на данной территории и установление их взаимоотношения с китайскими линиями.

Выявление этапов эволюции цокоровых Северной Азии позволит уточнить возраст ряда местонахождений и границы использования данной группы для межрегиональных стратиграфических корреляций. Также, подземный образ жизни цокоровых сильно ограничивает их распространение, что позволяет использовать их остатки для реконструкции палеоклиматических событий и ситуаций. Следствием использования результатов диссертационного исследования должно стать более глубокое понимание эволюции цокоровых и их расширенное применение в стратиграфии континентальных отложений Северной Азии.

Степень разработанности темы исследования. В XVIII–XIX вв. были описаны многие рецентные виды и заданы основные направления в дискуссии о систематическом положение цокоровых (Pallas, 1811; Milne-Edwards, 1868–1874). В первой половине XX в. начинается активное изучение ископаемых остатков цокоровых (Young, 1934; Teilhard de Chardin, 1940). Появление первых молекулярных исследований Myospalacidae в конце XX – начале XXI вв. показало более близкое положение цокоровых к слепышовым, чем к другим семействам (Norris et al., 2004).

В последние десятилетия китайскими палеонтологами была разработана новая классификация цокоровых Китая на основе морфологии дентиновых трактов моляров (Zheng, 1994). Было доказано, что как минимум с плиоцена существовало нескольких параллельных филогенетических линий Myospalacidae (Zheng, 2017). Описание новых таксонов в рамках этих линий и ревизия уже выделенных расширили биостратиграфическое применение группы в стратиграфии неогеновых и четвертичных континентальных отложений Китая (Zheng et al., 2024).

За XX–XXI вв. советскими и российскими палеонтологами на территории России, Казахстана и Монголии были собраны коллекции ископаемых цокоровых, не уступающие по объему и стратиграфическому диапазону таковым из Китая (Сухов, 1970; Зажигин, 1980; Круковер, 1991). Однако в то время как в Китае цокоровые являются важной биостратиграфической группой для верхнего кайнозоя, в Северной Азии их использование для целей стратиграфии ограничено. Отсутствие сопоставления китайских и североазиатских линий в свою очередь влияет на достоверность систематической классификации современных видов. Все эти проблемы и пути их решения рассмотрены в диссертационном исследовании.

Цели и задачи. Основной целью исследования является реконструкция эволюции цокоровых в позднем кайнозое на территории Северной Азии. Данная цель включает в себя выявление основных филогенетических линий, установление взаимоотношения между ними и выделение эволюционных этапов в рамках данных линий. Для достижения этого были поставлены следующие задачи:

1) Изучение ископаемых остатков неогеновых и четвертичных цокоровых из коллекций Геологического института РАН (Москва), Южного научного центра РАН (Ростов-на-Дону), ЦКП «Коллекция ГЕОХРОН» Института нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН (Новосибирск), Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск), Института геологии УФИЦ РАН (Уфа), Палеонтологического музея Томского государственного

университета (Томск) и Института палеонтологии позвоночных и палеоантропологии Китайской академии наук (IVPP, Пекин).

2) Изучение зоологических коллекций рецентных популяций, хранящихся в Зоологическом музее Московского государственного университета (Москва) и Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург). Изучение фотографий коллекций рецентных популяций из Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (Владивосток) и Института зоологии Китайской академии наук (IOZ, Пекин).

3) Проведение морфометрических исследований для определения изменчивости размеров и морфологии моляров в разных выборках. Комбинирование линейной морфометрии для определения изменчивости дентиновых трактов и геометрической морфометрии для определения изменчивости окклюзиальной поверхности.

4) Проведение томографических исследований для изучения внутреннего строения моляров. Создание и публикация в открытом доступе кибертипов (цифровых копий голотипов) на основе компьютерных томографий.

5) Выявление и описание основных филогенетических линий цокоровых Северной Азии. Выделение эволюционных этапов для данных линий. Сопоставление североазиатских и китайских линий, составление обобщенной эволюционной схемы для цокоровых на основе палеонтологических данных.

6) Палеобиогеографические реконструкции для видов Myospalacidae Северной Азии. Выявление резких изменений в географическом распространении отдельных видов.

7) Интеграция новых данных по эволюции цокоровых в зональные шкалы по млекопитающим. Уточнение возраста ряда ключевых местонахождений по результатам проведенного исследования. Корреляция некоторых хорошо охарактеризованных остатками цокоровых местных стратиграфических подразделений Северной Азии с таковыми из Китая.

Объект исследования – Остатки неогеновых и четвертичных цокоровых Северной Азии (Россия, Казахстан и Монголия) и Предуралья (Россия).

Предмет исследования – таксономическое разнообразие современных и ископаемых цокоровых, их эволюция, филогения и биостратиграфическое применение.

Фактический материал. В диссертационном исследовании были изучены остатки Myospalacidae из 68 неогеновых и четвертичных местонахождений Северной Азии и Предуралья. Для сравнения были использованы коллекции из китайских местонахождений (43 местонахождения) и зоологические коллекции рецентных популяций. Всего было изучено около 2000 образцов черепов, челюстей и изолированных моляров.

Методы исследования. Для изучения образцов использовались: сравнительно-анатомический анализ, методы линейной и геометрической морфометрии, компьютерная томография. В описании онтогенетических и гетерохронных изменений моляров использована классификация фаз роста, предложенная В. фон Кенигсвальдом (Koenigswald, 2011). Для измерения дентиновых трактов была использована схема промеров, предложенная Ш. Чженом (Zheng, 2017), с дополнениями.

Научная новизна

1) Впервые для Северной Азии изучен и обобщен обширный материал по ископаемым остаткам цокоровых из 68 позднекайнозойских местонахождений. Применены новые методы, ранее почти не использовавшиеся для изучения моляров цокоровых Северной Азии (морфометрия дентиновых трактов, геометрическая морфометрия, компьютерная томография).

2) Установлено видовое разнообразие цокоровых Северной Азии с позднего миоцена до современности. Полученные данные по стратиграфическому и географическому распространению каждого вида позволяют пересмотреть систематику Myospalacidae. Обосновывается разделение рецентных видов на три рода (*Myospalax, Siphneus* и *Eospalax*) и выделение нового ископаемого рода *Sibirosiphneus*. Описано девять новых видов, уточнены диагнозы ранее описанных видов.

3) Построена новая схема эволюции Myospalacidae, показывающая, что регионально-специфичные формы в Западной Сибири возникли в начале раннего плиоцена, а в Монголии – в позднем плиоцене. Обосновывается, что позднемиоценовые и некоторые раннеплиоценовые формы позволяют проводить стратиграфические корреляции на территории от юга Западной Сибири до Китая. Позднеплиоценовые и плейстоценовые виды предлагается использовать в региональной биостратиграфии с ограниченными межрегиональными корреляциями в отдельных случаях. На этой основе пересмотрено использование цокоровых в биостратиграфии Северной Азии с уточнением возраста ряда местонахождений.

Теоретическая значимость работы

Полученные данные по стратиграфическому и географическому распространению цокоровых Северной Азии уточняют филогенетические и биостратиграфические схемы. Предложена новая систематика цокоровых, предполагающая разделение современных видов на три рода – *Myospalax*, *Siphneus* и *Eospalax*. Реконструировано палеобиогеографическое распространение Myospalacidae Северной Азии.

Практическая значимость работы

Показано значение цокоровых для стратиграфии неогеновых и четвертичных континентальных отложений Северной Азии. Уточнен возраст ряда местонахождений. Детализированы региональные биостратиграфические схемы, что может быть в дальнейшем использовано для геологосъемочных работ.

Защищаемые положения:

1) Таксономическое разнообразие Myospalacidae позднего миоцена – плейстоцена Северной Азии и Предуралья составляет шесть родов (*Prosiphneus*, новый род *Sibirosiphneus*, *Pliosiphneus*, *Episiphneus*, *Siphneus* и *Myospalax*) и 16 видов, в том числе девять новых (*Sib. ingenuus*, *Sib. seletiensis*, *Sib. sukhovi*, *Sib. obensis*, *Sib. razdoleanensis*, *E. pentasolenis*, *E. orkhonensis*, *Siphneus tolaensis*, *M. convexus*).

2) Основным направлением эволюции зубной системы цокоров Северной Азии было развитие гипсодонтии коренных зубов, включающее редукцию корней, увеличение высоты коронок и дентиновых трактов. Морфологическая дифференциация изученных родов состояла в изменениях конфигурации дентиновых трактов и соотношении фаз роста зубов в онтогенезе.

3) Разработанная схема эволюции Myospalacidae подразумевает разделение современных цокоров на три рода: *Siphneus*, *Myospalax* и *Eospalax*. Каждый из них происходит от самостоятельной линии плиоценовых Myospalacidae: западносибирской (*Sibirosiphneus* – *Myospalax*), монгольской (*Pliosiphneus* – *Episiphneus* – *Siphneus*) и китайской (*Pliosiphneus* – *Eospalax*).

4) Изученные Myospalacidae позволяют сопоставить отдельные стратиграфические уровни верхнего кайнозоя различных районов Северной Азии: *Pr. murinus* характерен для терминального миоцена (6.8–5.3 млн л.н.) юга Западной Сибири и Китая, совместное распространение *Pr. eriksoni* и *Pl. antiquus* – для начала плиоцена (4.9–4.8 млн л.н.) Монголии и Китая, *Sib. razdoleanensis* – для конца раннего плейстоцена (1.2–0.8 млн л.н.) Западной и Восточной Сибири.

Публикации и апробация работы. Основные положения, результаты и выводы диссертации отражены в 6 статьях в рецензируемых научных изданиях (Papers in Palaeontology, Journal of Vertebrate Paleontology, Journal of Paleontology, Historical Biology и др.), рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности и отрасли наук. Результаты диссертационной работы представлены на 9 научных конференциях: 18 и 19 всероссийских научных школах молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2022, 2023), IV международной конференции «Современные проблемы биологической эволюции» (Москва, 2022), 64 международной научной студенческой конференция (Новосибирск, 2022), LVII всероссийской конференции молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели» (Екатеринбург, 2023), LXIX, LXX и LXXI сессиях Палеонтологического

общества (Санкт-Петербург, 2023, 2024, 2025), XII съезде Териологического общества им. академика В.Е. Соколова при РАН (Москва, 2026).

Личный вклад автора. Автором диссертации обработаны и систематизированы коллекции цокоровых из 68 местонахождений Северной Азии и Предуралья, лежащие в основе всех публикаций диссертанта (статьи [1–6]). Автором проведена фотосъемка и морфометрический анализ образцов в опубликованных работах [1–6]. Томографические исследования, позволившие описать внутренние структуры образцов в работах [4–6], были проведены непосредственно автором.

Достоверность и обоснованность полученных результатов обеспечивается за счет массовости и хорошей сохранности материала, его хранения в доступных для переизучения научных коллекциях, точной стратиграфической и географической привязки объектов исследования, применения ряда статистических методов и публикации данных в открытом доступе. Также опубликованы исходные данные для геометрическо-морфометрического анализа и 25 3D-моделей ископаемых и рецентных образцов, находящиеся в открытом доступе в Интернете.

Объем и структура работы. Диссертационная работа состоит из введения, 7 глав, заключения, списка цитируемой литературы из 208 наименований, среди которых 114 на иностранных языках. Работа содержит 62 рисунка, 20 таблиц. Общий объем работы составляет 197 страниц.

II. ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ТАКСОНОМИИ И ЭВОЛЮЦИИ ЦОКОРОВЫХ

Начальной точкой в изучение цокоровых можно считать первое упоминание *Myospalax* в работе Э. Лаксмана 1769 г. (Laxmann, 1769). Последующие 250 лет изучения Myospalacidae можно разделить на три этапа относительно разных подходов в исследование эволюции группы.

1.1. Первые описания рецентных видов. Проблема родственных связей группы

В XVIII и XIX вв. основное внимание исследователей было направлено на рецентные виды цокоровых. Описываются первые виды, возникает дискуссия о родственных связях с другими группами. П.С. Паллас, Ф. Кювье, Т. Тульберг и И.Ф. Брандт (Pallas, 1811; Cuvier, 1825; Brandt, 1855; Tullberg, 1899) относили цокоровых к слепышовым. Им оппонировали А. Демаре и А. Мильн-Эдвардс (Desmarest, 1820; Milne-Edwards, 1868), которые относили цокоров к полевковым. П. Жерве разделял цокоров и слепышей на разные роды в составе Muridae (Gervais, 1874). О. Томас (Thomas, 1896) выделял цокоров в отдельное подсемейство Siphneinae, которое, как и полевковые, помещалось в состав семейства Muridae.

1.2. Интенсивное изучение ископаемых цокоров. Неустойчивое положение Myospalacidae в систематике грызунов

Первые палеонтологические находки цокоровых были сделаны еще в XIX в. (Fisher de Waldheim, 1834; Brandt, 1871; Черский, 1891), однако начало активного изучения ископаемых остатков Myospalacidae приходится на первую половину XX в. (Teilhard de Chardin, Young, 1931; Young, 1934). Продолжилась дискуссия о систематическом положение группы в отряде Rodentia. Б.С. Виноградов и И.М. Громов (1952) относили цокоров к полевковым. Другого мнения придерживались П. Тейяр де Шарден, Г.С. Миллер и С.И. Огнев, которые объединяли цокоров и слепышей в рамках одного семейства слепышовых (Teilhard de Chardin, 1940; Огнев, 1947). Выделение цокоровых в отдельное семейство поддерживали М. Кретцой, О. Рейг и Ш. Чжен (Kretzoi, 1961; Reig, 1980; Zheng, 1994).

1.3. Создание филогенетических схем по молекулярно-генетическим данным. Противоречия результатов и дискуссии о таксономическом ранге цокоровых

Первые молекулярно-генетические исследования показали сравнительно близкое родство между цокорами, слепышами, бамбуковыми крысами (*Rhizomys* Gray, 1831) и кротовыми крысами (*Tachyoryctes* Rüppell, 1835) (Norris et al., 2004). С этого времени начинает доминировать позиция, определяющая

цокоровых как подсемейство Myospalacinae в составе семейства Spalacidae (Fabre et al., 2015). Современные молекулярно-генетические исследования подтверждают большую близость цокоровых к бамбуковым крысам, чем к слепышам (Liu et al., 2022). Эволюционная схема Myospalacidae, построенная по палеонтологическим данным, может выступать как альтернативой молекулярным филогенетическим схемам, так и дополнением для них в рамках определения калибровочных точек. Таким образом, следующим этапом в изучении эволюции цокоровых видится интеграция молекулярно-генетических и палеонтологических исследований.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Материалы

В диссертационном исследовании были изучены остатки Myospalacidae из 68 неогеновых и четвертичных местонахождений Северной Азии и Предуралья (рис. 1). Коллекции хранятся в Геологическом институте РАН (ГИН, Москва), Южном научном центре РАН (Ростов-на-Дону), ЦКП «Коллекция ГЕОХРОН» Института нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН (Новосибирск), Институте систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск), Институте геологии УФИЦ РАН (Уфа) и Палеонтологическом музее Томского государственного университета (ПМ ТГУ, Томск). Для сравнения с североазиатским материалом были изучены коллекции из 43 китайских местонахождений, хранящиеся в Институте палеонтологии позвоночных и палеоантропологии Китайской академии наук (IVPP, Пекин). Были изучены зоологические коллекции рецентных популяций, хранящиеся в Зоологическом музее Московского государственного университета (Москва) и Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург). Всего было изучено более 2000 образцов черепов, челюстей и изолированных моляров.

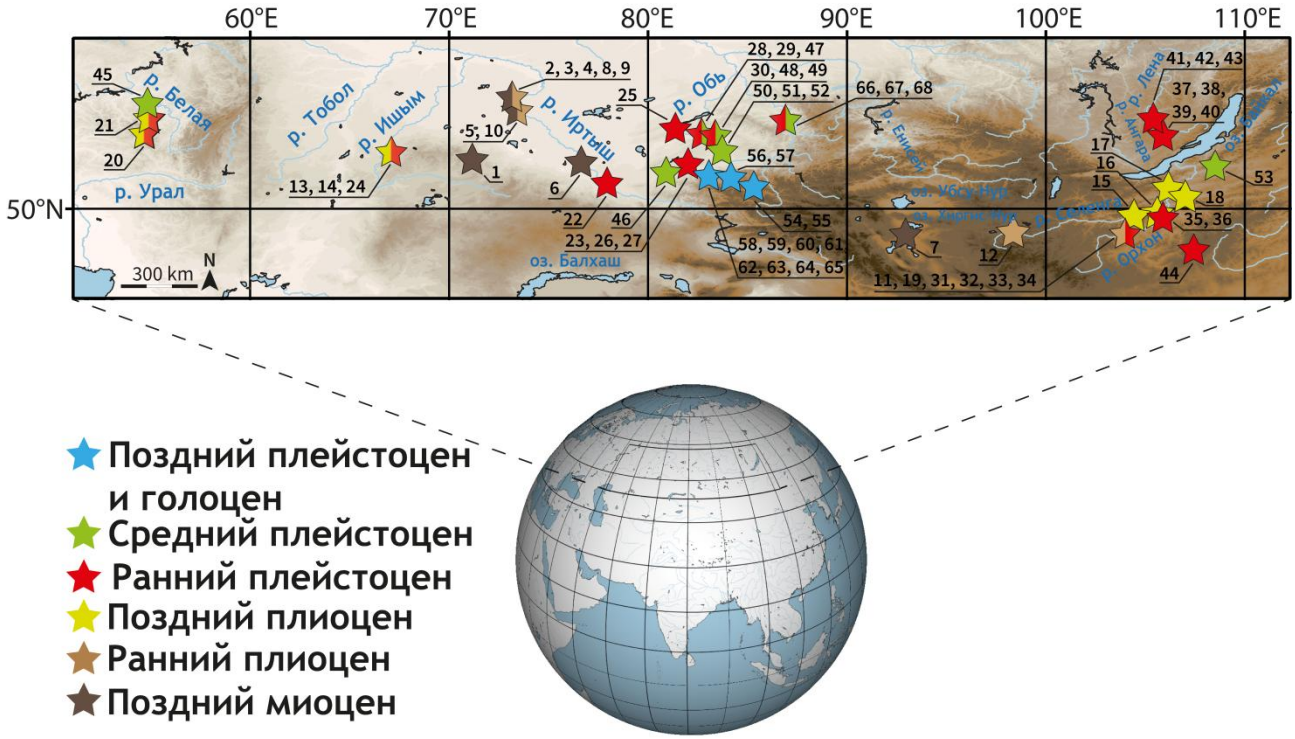

Рисунок 1 – Местонахождения Северной Азии с изученными остатками цокоров: 1 – Кедей; 2 – Новая Станица 1А; 3 – Новая Станица 1Б; 4 – Лежанка 2Б; 5 – Черлак; 6 – Гусиный перелет (рытовская свита); 7 – Явор; 8 – Исааковка 2А; 9 – Нижняя Ильинка; 10 – Андреевка 2Б; 11 – Орхон 1А; 12 – Идер; 13 – Бетеке (селетинская свита); 14 – Муккур (селетинская свита); 15 – Шара-манхатай; 16 – Шамар; 17 – Удунга; 18 – Береговая; 19 – Орхон 1Б; 20 – Аккулаево; 21 – Симбугино; 22 – Лебяжье; 23 – Кизиха; 24 – Бетеке (карагашская свита); 25 – Камень-на-Оби; 26 – Раздолье; 27 – Маханово; 28 – Шелаболиха 3; 29 – Малиновка 2; 30 – Гоньба 1; 31 – Орхон 1В; 32 – Орхон 2А; 33 – Орхон 2Б; 34 – Орхон 3; 35 – Бурал-Обо А; 36 – Бурал-Обо Б; 37 – Подток; 38 – Манзурка; 39 – Черем-Хаем; 40 – Никилей; 41 – Качуг; 42 – Малые Голы 1; 43 – Малые Голы 3; 44 – Налайха; 45 – Чуй-Атасево; 46 – Бобково; 47 – Малиновка 3; 48 – Гоньба 2; 49 – Гоньба 3; 50 – Вяткино 1; 51 – Белово 2; 52 – Калманка; 53 – Додогол; 54 – т.н.-62; 55 – т.н.-182; 56 – т.н.-2065; 57 – т.н.-2054; 58 – т.н.-6517; 59 – т.н.-6595; 60 – т.н.-6601; 61 – т.н.-6602; 62 – т.н.-6611; 63 – т.н.-4029; 64 – т.н.-4031; 65 – т.н.-4068; 66 – Бачатский карьер; 67 – Моховской карьер; 68 – Новосергеевский карьер

2.2. Предуральские и западносибирские местонахождения цокоровых

В подглаве приводится стратиграфическая характеристика западносибирских и предуральских местонахождений, из которых происходит изученный материал. Дан следующий список местонахождений: **поздний миоцен** – Кедей, Новая Станица 1А, Новая Станица 1Б, Черлак, рытовская свита разреза Гусиный Перелет, Лежанка 2Б, **ранний плиоцен** – Исаковка 2А, Нижняя Ильинка, Андреевка 2Б; **поздний плиоцен** – селетинская свита разреза Бетеке, селетинская свита разреза Муккур; **ранний плейстоцен** – Аккулаево (также датируется поздним плиоценом), Симбугино (также датируется поздним плиоценом), Лебяжье, Кизиха, карагашская свита разреза Бетеке, Камень-на-Оби, Раздолье, Маханово, Гоньба 1, Шелаболиха 3, Малиновка 2; **средний плейстоцен** – Чуй-Атасево, Белово 2, Вяткино 1, Калманка, Гоньба 2, Гоньба 3, Малиновка 3; **поздний плейстоцен/голоцен** – Бобково, т.н.-62, т.н.-182, т.н.-2065, т.н.-2054, т.н.-6517, т.н.-6595, т.н.-6601, т.н.-6602, т.н.-6611, т.н.-4029, т.н.-4031, т.н.-4068. Из-за плохих стратиграфических привязок отдельно приводится материал из Бачатского, Моховского и Новосергеевского карьеров на территории Кузбасса.

2.3. Восточносибирские и монгольские местонахождения цокоровых

Приводится стратиграфическая характеристика изученных восточносибирских и монгольских местонахождений с остатками цокоров: **поздний миоцен** – Явор; **ранний плиоцен** – Орхон 1А, Идер; **поздний плиоцен** – Удунга, Береговая, Шамар, Орхон 1Б, Шара-Манхатай; **ранний плейстоцен** – Бурал-Обо А, Бурал-Обо Б, Орхон 1В, Орхон 2А, Орхон 2Б, Орхон 3, Налайха, Никилей, Качуг, Манзурка, Подток, Черем-Хаем, Малые Голы 1, Малые Голы 3; **средний плейстоцен** – Додогол.

2.4. Методы

Основной фокус исследования был направлен на изучение внешнего и внутреннего строения моляров цокоров. Наиболее диагностичными признаками для Моляров являются форма окклюзиальной поверхности и дентиновых трактов, а также соотношение фаз роста на разных сторонах зубов (рис. 2). Измерения дентиновых трактов были сделаны по схеме промеров, предложенной Ш. Чженом (Zheng, 2017), с дополнениями. Для детального определения изменчивости формы окклюзиальной поверхности передних отделов M1 и m1 применялся метод геометрической морфометрии. Для описания внутреннего строения моляров

цокоровых была проведена серия томографических исследований образцов черепов, челюстей и отдельных коренных зубов.

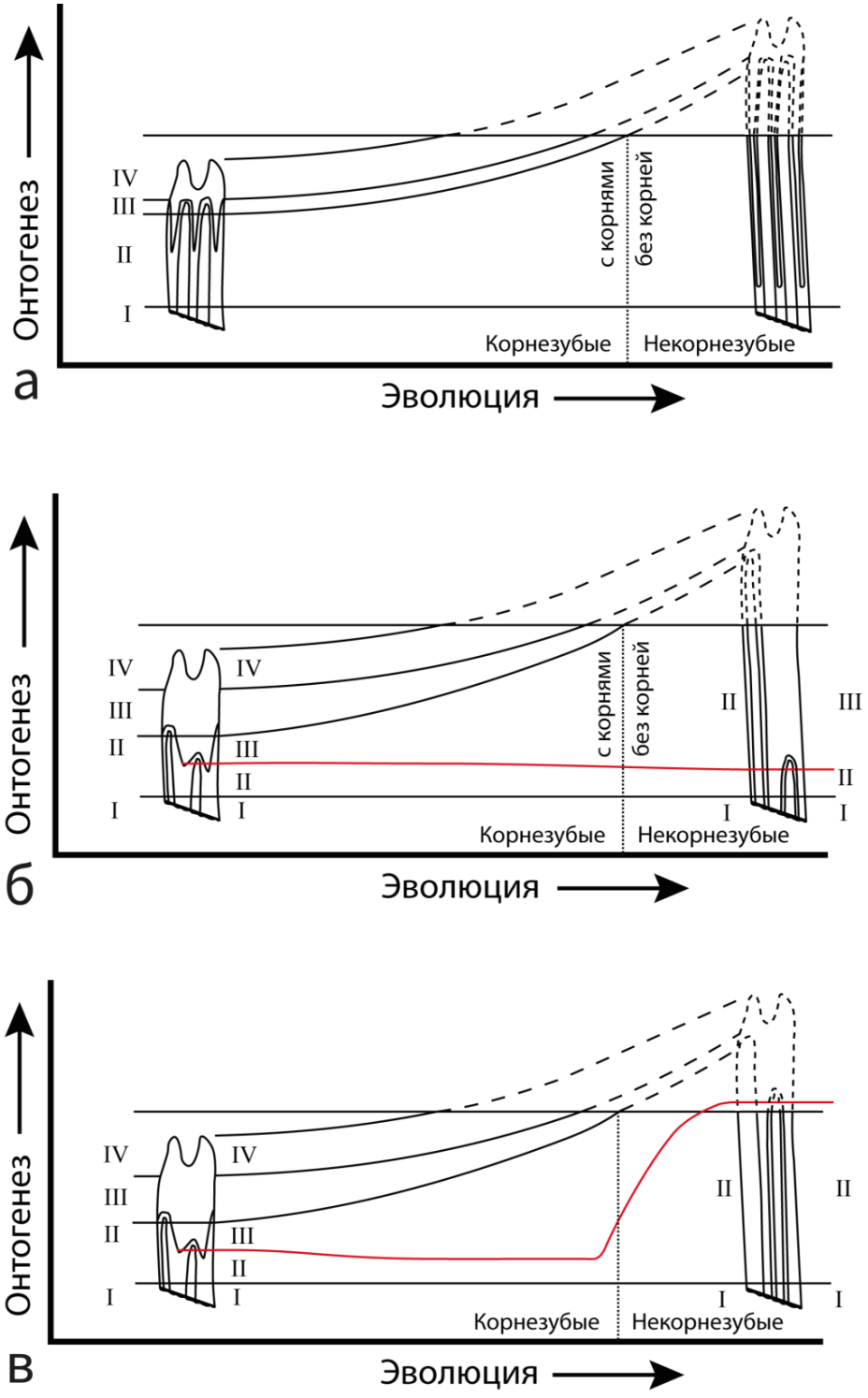

Рисунок 2 – Упрощенная схема различий в гетерохронных процессах на разных сторонах M1 у цокоров: а – изменение в продолжительности фаз роста на буккальной стороне в линиях цокоровых; б – изменение в продолжительности фаз роста на лингвальной стороне в западносибирской линии; в – изменение в продолжительности фаз роста на лингвальной стороне в китайских и монгольской линиях. I–IV – фазы роста зуба по W. von Koenigswald (2011)

ГЛАВА 3. СТРОЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ЦОКОРОВЫХ

Общим направлением эволюции коренных зубов Myospalacidae являлось увеличение высоты коронки и дентиновых трактов при редукции корней. Развитие гипсодонтии на ранних стадиях эволюции группы соотносилось с увеличением асимметрии в продолжительности фаз роста на разных сторонах моляров. Развитие дентиновых трактов и увеличение асимметрии боковых стенок в разных линиях происходило асинхронно. Также в разных линиях отличались комбинации дентиновых трактов (количество, положение и пропорции относительно друг друга). Наиболее пригодными характеристиками для родовой диагностики являются (1) конфигурация дентиновых трактов и (2) соотношение фаз роста зуба в онтогенезе (рис. 2). Высота дентиновых трактов и степень асимметрии зубов могут быть использованы для выделения последовательных эволюционных стадий (видов) в рамках одной филетической линии.

ГЛАВА 4. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

В главе приводятся систематические описания шести родов (включая один новый) и 16 видов (включая девять новых) поздненеогеновых и четвертичных цокоров Северной Азии.

Prosiphneus Teilhard de Chardin, 1926: *Prosiphneus eriksoni* (Schlosser, 1924); *Prosiphneus licenti* Teilhard de Chardin, 1926; *Prosiphneus murinus* Teilhard de Chardin, 1942.

Episiphneus Kretzoi, 1961: *Episiphneus pseudarmandi* (Teilhard de Chardin, 1940); *Episiphneus pentasolenis* Golovanov et Zazhigin, 2025; *Episiphneus orkhonensis* Golovanov et Zazhigin, 2025.

Pliosiphneus Zheng, 1994: *Pliosiphneus antiquus* Zheng, 2017.

Sibirosiphneus Golovanov et Zazhigin, 2025: *Sibirosiphneus razdoleanensis* (Zazhigin et Golovanov, 2023); *Sibirosiphneus obensis* Golovanov et Zazhigin, 2025; *Sibirosiphneus sukhovi* Golovanov et Zazhigin, 2026; *Sibirosiphneus ingenuus* Zazhigin et Golovanov, 2026; *Sibirosiphneus seletiensis* Zazhigin et Golovanov, 2026.

Myospalax Laxmann, 1773: *Myospalax myospalax* Laxmann, 1773; *Myospalax myospalax krukoveri* Golovanov et Zazhigin, 2023; *Myospalax convexus* Golovanov et Zazhigin, 2023.

Siphneus Brants, 1827: *Siphneus aspalax* (Pallas, 1776); *Siphneus psilurus* Milne-Edwards, 1874; *Siphneus tolaensis* Golovanov et Zazhigin, 2024.

ГЛАВА 5. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ MYOSPALACIDAE ПОЗДНЕГО КАЙНОЗОЯ СЕВЕРНОЙ АЗИИ

По результатам исследования остатков цокоровых из 68 местонахождений на территории России, Монголии и Казахстана и ревизии имеющихся данных автором составлена схема стратиграфического и географического распространения таксонов Myospalacidae Северной Азии от позднего миоцена до современности (рис. 3). Данная схема также включает в себя Южное Предуралье. Для северокитайского региона в данной схеме приведены только те таксоны, которые встречаются в остальных регионах Северной Азии. Детальная характеристика по каждому периоду приведена в соответствующих разделах данной главы.

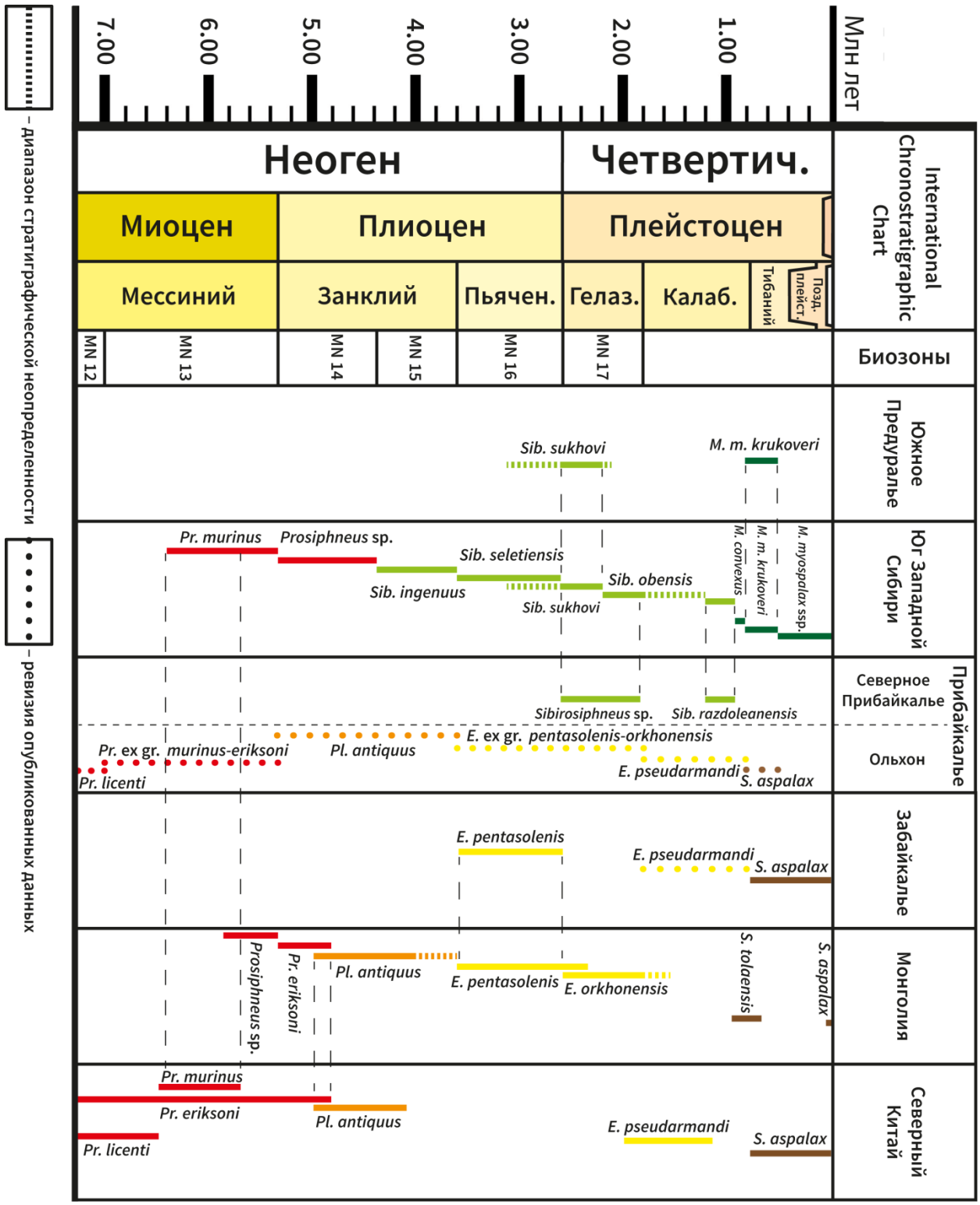

Рисунок 3 – Схема географического и стратиграфического распространения Myospalacidae Северной Азии. Для Северного Китая отмечены виды, которые встречаются в российских, казахстанских и монгольских местонахождениях. Пунктирными линиями отмечены дискуссионные данные по распространению некоторых таксонов. Данные по цокорам Прибайкалья из местонахождений на о. Ольхон и по распространению *Episiphneus pseudarmandi* в Забайкалье (отмечены точками) являются интерпретацией данных А.Г. Покатилова (2012). Каждый род обозначен отдельным цветом: *Prosiphneus* (*Pr.*) – красным, *Sibirosiphneus* (*Sib.*) – светло-зеленым, *Pliosiphneus* (*Pl.*) – оранжевым, *Episiphneus* (*E.*) – желтым, *Myospalax* (*M.*) – темно-зеленым и *Siphneus* (*S.*) – коричневым

5.1. Поздний миоцен

В терминальном миоцене (биозона MN13) на территории Западной Сибири был распространен вид *Prosiphneus murinus*, ранее описанный из северокитайской формации Махой и низов формации Гаочжуан (Zheng, 2017). Материал из Северо-Западной Монголии (местонахождение Явор) ограничен и позволяет сделать только дородовое определение – *Prosiphneus* sp. Опубликованные А.Г. Покатиловым (2012) находки *Pr. licenti* из сарайских слоев сасинской свиты (MN12, Прибайкалье, о. Ольхон) и *Pr. eriksoni* из одонимских слоев сасинской свиты (MN13, Прибайкалье, о. Ольхон) вызывают определенные сомнения.

5.2. Плиоцен

В начале раннего плиоцена (MN14) на территории Китая, Монголии и России продолжали существовать последние представители рода *Prosiphneus*. Из верхов нижнего плиоцена Западной Сибири (бетекейская свита, MN15) известен первый представитель рода *Sibirosiphneus* – *Sib. ingenuus*. Данная находка фиксирует смену рода *Prosiphneus* на *Sibirosiphneus* в палеонтологической летописи Западной Сибири. Для верхнего плиоцена Западной Сибири (селетинская свита, MN16) характерен вид *Sib. seletiensis*. Возможно, в позднем плиоцене также был распространен потомок *Sib. seletiensis* – *Sib. sukhovi* (описанный из предуральских местонахождений Симбугино и Аккулаево) или промежуточные формы между двумя видами, однако для подтверждения этого нужны дополнительные данные по Западной Сибири.

Из нижнего плиоцена Монголии цокоры известны из двух стратиграфических уровней – местонахождения Орхон 1А и Идер (Зажигин, 1989). В местонахождении Орхон 1А (MN14) обнаружена ассоциация из двух видов цокоров – *Prosiphneus eriksoni* и *Pliosiphneus antiquus*. В более молодом местонахождении Идер (MN14/MN15) уже присутствует только *Pl. antiquus*. Из верхнего плиоцена (MN16) Монголии и Забайкалья (местонахождения Шамар, Удунга и Береговая) был определен *Episiphneus pentasolenis*. Материал из Прибайкалья, опубликованный в работе А.Г. Покатилова (2012), нуждается в ревизии.

5.3 Четвертичный период

В раннем плейстоцене в Западной Сибири происходила последовательная смена видов рода *Sibirosiphneus* (*Sib. sukhovi – Sib. obensis – Sib. razdoleanensis*). В терминальном раннем плейстоцене появились первые некорнезубые цокоры в Западной Сибири – *M. convexus*. Сравнительно быстро произошло замещение *M. convexus* на рецентный вид *M. myospalax*. На больших выборках можно найти морфологические различия между *M. myospalax* первой половины среднего плейстоцена (*M. m. krukoveri*) и *M. myospalax* с зубами современного типа строения (*M. myospalax* ssp.). Некоторые западносибирские виды были определены из местонахождений Южного Предуралья. На территории Северного Прибайкалья (верховья р. Лена) в раннем плейстоцене также были распространены западносибирские виды.

Для низов нижнего плейстоцена Монголии характерно распространение *E. orkhonensis*, который постепенно заместил *E. pentasolenis*. В местонахождении Налайха, которое датируется терминальным ранним плейстоценом или самым началом среднего плейстоцена, уже встречается некорнезубый *Siphneus tolaensis*. В Забайкалье в низах среднего плейстоцена отмечен рецентный некорнезубый вид – *S. aspalax*.

Глава 6. ФИЛОГЕНИЯ ЦОКОРОВЫХ НА ОСНОВЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ. СРАВНЕНИЕ С МОЛЕКУЛЯРНОЙ ФИЛОГЕНИЕЙ

В конце позднего миоцена регистрируется первая дивергенция цокоровых на несколько филогенетических линий. Последствиями данной дивергенции можно считать появление в раннем плиоцене родов *Pliosiphneus, Sibirosiphneus* и *Chardina*. Предположительно, представители *Sibirosiphneus* являются потомками *Prosiphneus murinus*, а *Pliosiphneus* и *Chardina* – потомками *Pr. eriksoni*. Последовательное развитие признаков у ископаемых цокоров Западной Сибири позволяет обозначить их в рамках отдельной западносибирской линии цокоров, которая подразделяется на следующие эволюционные этапы в диапазоне от

терминального миоцена до современности: *Pr. murinus* – *Sib. ingenuus* – *Sib. seletiensis* – *Sib. sukhovi* – *Sib. obensis* – *Sib. razdoleanensis* – *M. convexus* – *M. myospalax krukoveri* – *M. myospalax* ssp.

По данным с территории Китая (Zheng, 2017; Zheng et al., 2024) от *Pr. eriksoni* ведут свое происхождение линии *Pliosiphneus* и *Chardina* – *Mesosiphneus* – *Yangia*. В конце раннего плиоцена от *Pliosiphneus* отделилась линия *Eospalax*, и в позднем плиоцене *Pliosiphneus* существовали параллельно с *Eospalax* (Liu et al., 2014; Zheng et al., 2019). Данные из Монголии и Забайкалья указывают на то, что помимо *Eospalax*, от *Pliosiphneus* также отделился род *Episiphneus*. Представителей *Episiphneus* можно считать вероятными предками рецентных *Siphneus aspalax* и *Siphneus psilurus*.

Суммируя опубликованные палеонтологические данные по Китаю (Zheng, 1994, 2017; Qiu, Li, 2016; Zheng et al., 2024) и новые данные по Северной Азии, можно реконструировать основные этапы эволюции Myospalacidae: (I) с конца среднего миоцена до конца позднего миоцена происходило относительно медленное развитие гипсодонтии в рамках последовательно сменявших друг друга видов; (II) в конце позднего миоцена – раннем плиоцене происходит дивергенция цокоровых на различные линии, в которых развитие гипсодонтии происходило асинхронно; (III) в позднем плиоцене – голоцене некоторые линии цокоровых вымерли (линии *Chardina* – *Mesosiphneus* – *Yangia* и *Allosiphneus*), в то время как другие смогли сохраниться. Сохранившиеся линии в современной фауне представлены родами *Myospalax*, *Siphneus* и *Eospalax*.

Филогенетические построения для цокоровых по митохондриальному геному дают различные результаты и только частично согласуются с палеонтологическими данными (Tsvirka et al., 2011; Павленко и др., 2014; Butkauskas et al., 2020). Филогенетические схемы на основе анализа полноядерного генома, хоть и не учитывали *M. myospalax*, показали довольно четко разделение между *Siphneus* и *Eospalax* (Liu et al., 2022; Zhang et al., 2022). По первым ископаемым находкам *Eospalax* из Китая можно установить, что разделение *Siphneus* и *Eospalax* произошло не позднее 4 млн л.н. (Zheng et al.,

2024). Данные по ископаемым находкам из Монголии не противоречат этому, но устанавливают нижнюю границу разделения на уровне не раньше начала раннего плиоцена по появлению рода *Pliosiphneus,* от которого произошли *Siphneus* и *Eospalax*. Таким образом, разделение *Siphneus* и *Eospalax* должно было произойти в промежутке ~4–5 млн л.н. Если принимать, что современные *M. myospalax* произошли от *Pr. murinus,* а *Siphneus* и *Eospalax* – от *Pr. eriksoni*, то их дивергенция могла произойти в конце позднего миоцена.

Глава 7. ЗНАЧЕНИЕ ЦОКОРОВЫХ ДЛЯ СТРАТИГРАФИИ НЕОГЕН-ЧЕТВЕРТИЧНЫХ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРНОЙ АЗИИ

Широкое географическое распространение и узкий стратиграфический интервал некоторых видов цокоровых позволяет использовать их для межрегиональных корреляций. По *Pr. murinus* можно сопоставлять западносибирские кедейскую, новостаничную и рытовскую свиты с китайскими формацией Махой и низами формации Гаочжуан (зона I по Flynn, Wu, 2017) в рамках биозоны MN13. Совместное присутствие остатков *Pr. eriksoni* и *Pliosiphneus antiquus* в монгольском местонахождение Орхон-1А (слой 8 в разрезе Орхон-1 (Девяткин и др., 1989)) позволяет сопоставлять его со слоем L7-2 в разрезе Loc. 72074(4) в китайской провинции Ганьсу (Zheng et al., 2024) и датировать низами биозоны MN14 (~4.9–4.8 млн лет). По остаткам *Pl. antiquus*, монгольское местонахождение Идер сопоставляется с рядом китайских местонахождений (Zheng et al., 2024) и датируется более молодым возрастом, чем Орхон 1А, но в пределах раннего плиоцена. *Sibirosiphneus razdoleanensis*, относящийся к раздольинскому фаунистическому комплексу Западной Сибири, обнаруживается в некоторых местонахождениях Северного Прибайкалья, что позволяет датировать их концом раннего плейстоцена. *E. pentasolenis* из монгольских и забайкальских местонахождений можно использовать как индикатор биозоны MN16 и самых низов биозоны MN17. Остальные вымершие

виды цокоров имели локальное распространение или их использование для межрегиональных корреляций требует дополнительных данных.

III. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе диссертационного исследования изучены остатки Myospalacidae позднего кайнозоя из 68 местонахождений Северной Азии и Предуралья, осуществлена ревизия ранее опубликованных данных, проведено сравнение с материалом из Китая и современными зоологическими коллекциями.

(1) Установлено видовое разнообразие цокоровых в позднем миоцене – плейстоцене на территории Северной Азии. Описаны шесть родов (*Prosiphneus*, новый род *Sibirosiphneus*, *Pliosiphneus*, *Episiphneus*, *Siphneus* и *Myospalax*) и 16 видов, в том числе девять новых (*Sib. ingenuus*, *Sib. seletiensis*, *Sib. sukhovi*, *Sib. obensis*, *Sib. razdoleanensis*, *E. pentasolenis*, *E. orkhonensis*, *Siphneus tolaensis*, *M. convexus*).

(2) Составлена схема географического и стратиграфического распространения таксонов. Показано, что последние представители рода *Prosiphneus* в Северной Азии вымирают в начале раннего плиоцена. Со второй половины раннего плиоцена и до конца раннего плейстоцена в Западной Сибири был распространен род *Sibirosiphneus* с кратковременными прохорезами на территории Предуралья и Северного Прибайкалья. В Монголии в раннем плиоцене был распространен род *Pliosiphneus*, а с позднего плиоцена до конца раннего плейстоцена – *Episiphneus*. Начиная с конца раннего плейстоцена, в Северной Азии появляются рецентные роды *Myospalax* и *Siphneus*.

(3) Описаны основные эволюционные изменения в морфологии моляров цокоров Северной Азии в интервале поздний миоцен – современность. Продемонстрировано, что увеличение высоты коронки происходило параллельно в нескольких линиях. При этом разные линии отличаются конфигурацией и эволюционной скоростью развития дентиновых трактов.

(4) Проведена серия томографических исследований. Изучена и описана эволюция внутреннего строения моляров цокоровых. Разработана классификация внутренних эмалевых структур (эмалевых трубок) и протокол расположения гомологичных томографических срезов. Создана и опубликована база 3D-моделей

(25 моделей) ископаемых и рецентных образцов цокоровых, включая кибертипы (цифровые копии голотипов).

(5) Выделены две основные плио-плейстоценовые линии цокоровых Северной Азии – западносибирская (*Sibirosiphneus* – *Myospalax*) и монгольская (*Episiphneus* – *Siphneus*). Установлено, что сначала произошло разделение на западносибирскую и монгольско-китайскую (*Pliosiphneus*) линии, после чего монгольская линия обособилась от китайской (*Pliosiphneus* – *Eospalax*).

(6) В двух основных линиях существенно различается эволюционное развитие моляров, с чем связаны различия в дентиновых трактах и внутреннем строении. В западносибирской линии с позднего миоцена до конца раннего плейстоцена развивалась асимметрия в соотношение фаз роста зубов на лингвальных и буккальных сторонах моляров. С конца раннего плейстоцена асимметрия исчезает у m1, но сохраняется и увеличивается на M1–M3 и m2–m3. В монгольской линии с конца раннего плейстоцена асимметрия фаз роста постепенно пропадает на всех молярах.

(7) Выделены руководящие формы Myospalacidae в верхнем кайнозое Северной Азии для отдельных стратиграфических интервалов. Уточнен или пересмотрен возраст ряда местонахождений, сопоставлены отдельные стратиграфические уровни верхнего кайнозоя разных регионов Северной Азии. По остаткам *Prosiphneus murinus* сопоставлены кедейская, новостаничная и рытовская свиты Западной Сибири с формацией Махой и низами формации Гаочжуан Северного Китая. Слой 8 в разрезе Орхон 1 (Монголия, местонахождение Орхон 1А) сопоставлен со слоем L7-2 разреза 72074(4) в китайской провинции Ганьсу по ассоциации *Prosiphneus eriksoni* – *Pliosiphneus antiquus*. По остаткам *Pl. antiquus* монгольское местонахождение Идер соотносится с верхами формации Гаочжуан провинции Шаньси (Китай) и рядом местонахождений в провинции Ганьсу (Китай). Также проведены сопоставления между различными местонахождениями России, Казахстана и Монголии.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своим научным руководителям, заведующему кафедрой палеонтологии, академику РАН, д.б.н. А.В. Лопатину и с.н.с. ГИН РАН, к.г.-м.н. В.С. Зажигину, за наставления, всестороннюю помощь и поддержку в написании диссертации. Большую признательность автор выражает Л.Л. Войта за консультации и помощь в исследовании. Автор благодарит кафедру палеонтологии МГУ в лице профессора д.г.-м.н. А.С. Алексеева, доцентов к.г.-м.н. О.А. Орловой, к.г.-м.н. Т.В. Кузнецовой, к.г.-м.н. Е.Л. Зайцевой, к.г.-м.н. Ю.И. Ростовцевой, ведущих научных сотрудников д.г.-м.н. Т.Н. Смирновой, старших научных сотрудников к.г.-м.н. Ю.А. Гатовского, к.б.н. Е.Л. Суминой, к.г.-м.н. Л.И. Кононовой, научного сотрудника Д.А. Мамонтова, инженеров С.Ю. Харитонова, Р.А. Воиновой и других сотрудников за доброе отношение и поддержку. Большую благодарность автор выражает к.г.-м.н. А.Г.Яковлеву, д.г.н. Н.П. Калмыкову, Дэянь Гэ (Deyan Ge), Цисэнь Ян (Qisen Yang), д.г.-м.н. А.В. Шпанскому, к.г.-м.н. Г.Г. Русанову, к.б.н. Т.А. Дупал и к.б.н. В.С. Лебедеву за предоставленный исследовательский материал. Отдельно автор благодарит PhD Янци Чжана (Yingqi Zhang) за помощь в организации поездки в Китай и за возможность работы с коллекциями из Института палеонтологии позвоночных и палеоантропологии Китайской академии наук. За предоставленные технические возможности и содействие в проведении исследований автор выражает благодарность Палеонтологическому институту им. А.А. Борисяка в лице PhD Ю.В. Шуваловой и к.б.н. Р.А. Ракитова. Также автор выражает признательность коллегам из ГИН РАН, ИЭРиЖ УрО РАН, ИГМ СО РАН и других институтов за консультации и конструктивную критику.

IV. СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности и отрасли наук:

1. **Golovanov S.E.**, Zazhigin V.S. Characterization of the West Siberian lineage of zokors (Mammalia, Rodentia, Spalacidae, Myospalacinae) and divergence in molar development // Journal of Paleontology. 2023. vol. 97. № 5. pp. 1133–1146. EDN: RZIDRC. Импакт-фактор 1.6 (JIF). 1.53 п.л., личный вклад – 50%.
2. **Golovanov S.E.**, Shpansky A.V., Rusanov G.G. Pleistocene and modern distribution of the subterranean rodent Myospalax myospalax (Rodentia, Myospalacidae) in response to environmental factors // Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. 2024. vol. 328. № 2. pp. 214–226. EDN: BRITAE. Импакт-фактор 0.21 (SJR). 1.25 п.л., личный вклад – 80%.
3. **Голованов С.Е.,** Зажигин В.С. Эволюция и таксономия плейстоценовых североазиатских цокоров рода *Siphneus* (Myospalacidae, Rodentia, Mammalia) // Палеонтологический журнал. 2024. № 3. С. 115–125. EDN: EOOUOB. Импакт-фактор 0.306 (РИНЦ). 0.87 п.л., личный вклад – 50%.
4. **Golovanov S.E.**, Zazhigin V.S. Structure and evolution of hypsodont molars in the zokors (Myospalacidae, Rodentia) of North Asia during the Plio-Pleistocene // Papers in Palaeontology. 2025. vol. 11. № 4. P. e70024. EDN: STWRNR. Импакт-фактор 2.2 (JIF). 3.21 п.л., личный вклад – 50%.
5. Zazhigin V.S., **Golovanov S.E.** Late Miocene/Pliocene divergence of zokors (Myospalacidae, Rodentia) of North Asia: phylogeny and paleobiogeography // Journal of Vertebrate Paleontology. 2025. vol. 45. № 5. P. e2607416. EDN: EFKKYO. Импакт-фактор 1.9 (JIF). 1.50 п.л., личный вклад – 50%.
6. **Golovanov S.E.**, Yakovlev A.G., Lopatin A.V. Not so endemic? Occurrence of Asiatic burrowing rodents (zokors) in the southern Fore-Urals localities of the Early and Middle Pleistocene // Historical Biology. 2026. vol. 38. № 9. pp. 3657–3670. DOI: 10.1080/08912963.2025.2601270. Импакт-фактор 1.5 (JIF). 1.12 п.л., личный вклад – 50%.