

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Голованов Семен Евгеньевич

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

Специальность 1.6.2. Палеонтология и стратиграфия

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

кандидата геолого-минералогических наук

Научные руководители:

доктор биологических наук, академик РАН

Лопатин Алексей Владимирович;

кандидат геолого-минералогических наук,

старший научный сотрудник

Зажигин Владимир Семенович

Москва – 2026

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ.....	3
Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ТАКСОНОМИИ И ЭВОЛЮЦИИ ЦОКОРОВЫХ ...	10
1.1. Первые описания рецентных видов. Проблема родственных связей группы.....	11
1.2. Интенсивное изучение ископаемых цокоров. Неустойчивое положение <i>Myospalacidae</i> в систематике грызунов	13
1.3. Создание филогенетических схем по молекулярно-генетическим данным. Противоречия результатов и дискуссии о таксономическом ранге цокоровых	17
Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ¹	19
2.1. Материалы	19
2.2. Предуральские и западносибирские местонахождения цокоровых	25
2.3. Восточносибирские и монгольские местонахождения цокоровых.....	34
2.4. Методы	39
Глава 3. СТРОЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ЦОКОРОВЫХ ²	51
Глава 4. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ ³	69
Род <i>Prosiphneus</i> Teilhard de Chardin, 1926	69
Род <i>Episiphneus</i> Kretzoi, 1961	82
Род <i>Pliosiphneus</i> Zheng, 1994.....	98
Род <i>Sibirosiphneus</i> Golovanov et Zazhigin, 2025	104
Род <i>Myospalax</i> Laxmann, 1773	127
Род <i>Siphneus</i> Brants, 1827.....	137
Глава 5. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ <i>MYOSPALACIDAE</i> ПОЗДНЕГО КАЙНОЗОЯ СЕВЕРНОЙ АЗИИ ⁴	148
5.1. Поздний миоцен	150
5.2. Плиоцен.....	151
5.3. Четвертичный период	154
Глава 6. ФИЛОГЕНИЯ ЦОКОРОВЫХ НА ОСНОВЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ. СРАВНЕНИЕ С МОЛЕКУЛЯРНОЙ ФИЛОГЕНИЕЙ ⁵	160
Глава 7. ЗНАЧЕНИЕ ЦОКОРОВЫХ ДЛЯ СТРАТИГРАФИИ НЕОГЕН-ЧЕТВЕРТИЧНЫХ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРНОЙ АЗИИ ⁶	167
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	178
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	180

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Современные цокоровые (*Myospalacidae*) – семейство азиатских грызунов с преимущественно подземным образом жизни. Непрерывная история цокоровых в Азии прослеживается со среднего миоцена до современности (Qiu, Li, 2016; Zheng et al., 2024). Отдельные прохорезы *Myospalacidae* известны для плио-плейстоцена Восточной Европы (Сухов, 1970, 1976, 1977; Golovanov et al., 2026). Наиболее детально эволюция цокоровых изучена в китайском регионе, где данная группа широко используется в биостратиграфических построениях (Zhang, Zheng, 2001; Qiu, Li, 2016; Zheng, 2017; Zheng et al., 2024). 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 из местонахождений Северной Азии с характеристикой родового и видового разнообразия является одной из главных целей диссертации.

Помимо определения таксономического состава ископаемых цокоровых Северной Азии, актуальным является выделение основных филогенетических линий цокоровых на данной территории и установление их взаимоотношения с китайскими линиями. Современные молекулярные исследования по филогении *Myospalacidae* часто фрагментарны, не включают в себя все выделенные современные виды и иногда противоречат друг другу (Tsvirka et al. 2011; Павленко и др., 2014; Butkauskas et al., 2020; Liu et al., 2022). На достоверность молекулярных данных может влиять отсутствие надежных калибровочных точек по палеонтологическим находкам, что ранее было показано на примере подсемейства полевок (*Abramson et al., 2025*). В этой ситуации построение эволюционной схемы цокоровых по палеонтологическим данным позволит прояснить систематическое положение современных видов *Myospalacidae*.

Выявление этапов эволюции цокоровых Северной Азии позволит уточнить возраст ряда местонахождений. Обобщение новых палеонтологических данных с территории Северной Азии и опубликованных данных с территории Китая определит 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. Первое научное описание цокоров было сделано на территории России Э. Лаксманом в 1769 г. (Laxmann, 1769). На протяжении XVIII–XIX вв. были описаны многие рецентные виды и заданы основные направления в

дискуссии о систематическом положении цокоровых (Pallas, 1811; Cuvier, 1825; Brandt, 1855; Milne-Edwards, 1868–1874; Черский, 1891; Thomas, 1896). В первой половине XX в. начинается активное изучение ископаемых остатков цокоровых с выделением предковых для современных видов таксонов (Teilhard de Chardin, 1926, 1940; Teilhard de Chardin, Young, 1931; Young, 1934; Pei, 1936). Появление первых молекулярных исследований *Myospalacidae* в конце XX – начале XXI вв. показало более близкое положение цокоровых к слепышовым, чем к другим семействам (Jansa, Weksler, 2004; Norris et al., 2004). Молекулярно-генетические исследования также показали значительную древность (от 4 млн л.н.) дифференциации некоторых рецентных видов (Liu et al., 2022; Zhang et al., 2022).

В последние десятилетия китайскими палеонтологами была разработана новая классификация цокоровых Китая на основе морфологии дентиновых трактов моляров и краниальных признаков (Zheng, 1994; Zheng et al., 2024). Было доказано, что как минимум с плиоцена существовало нескольких параллельных филогенетических линий *Myospalacidae* (Zheng, 1994, 1997, 2017; Liu et al., 2013, 2014; Zheng et al., 2024). Описание новых таксонов в рамках этих линий и ревизия уже выделенных расширили биостратиграфическое применение группы в стратиграфии неогеновых и четвертичных континентальных отложений Китая (Zhang, Zheng, 2001; Qiu, Li, 2016; Zheng, 2017; 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; Ербаева, 1970; Зажигин, 1980; Круковер, 1991; Покатилов, 2012). Однако приоритет во многих исследованиях ископаемых грызунов отдавался полевым как более перспективной группе для целей биостратиграфии. В большинстве случаев детальное описание дентиновых трактов цокоровых не проводилось, что крайне ограничивает определение эволюционных уровней и сопоставление с китайскими материалами. С другой стороны, без достоверных данных по эволюции цокоровых Северной Азии филогенетические построения на основе китайского материала являются неполными и имеют ряд пробелов в эволюции отдельных линий (Zheng et al., 2024).

Таким образом, сложилась ситуация разрыва в степени изученности эволюции *Myospalacidae* на территории Северной Азии и на территории Китая. 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. Более подробно цели и задачи исследования приводятся ниже.

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 коренных зубов.

Методы исследования. Для изучения внешнего и внутреннего строения 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, включающий в себя ископаемые остатки из 68 позднекайнозойских местонахождений, расположенных на территории России, Казахстана и Монголии. Были применены новые методы, ранее почти не использовавшиеся для изучения моляров цокоровых Северной Азии (морфометрия дентиновых трактов, геометрическая морфометрия, компьютерная томография), что позволило детализировать и конкретизировать морфологическое описание и провести сравнение с данными из Китая. В рамках томографических исследований была разработана классификация внутренних эмалевых структур и протокол для их описания. На основе компьютерных томографий создана и опубликована база 3D-моделей ископаемых и рецентных образцов, включая кибертипы (цифровые копии голотипов) некоторых ключевых новых видов.

2) Установлено видовое разнообразие цокоровых Северной Азии с позднего миоцена до современности. Полученные данные по стратиграфическому и географическому распространению каждого вида существенно дополняют эволюционную историю семейства и позволяют пересмотреть систематику *Myospalacidae*. Обосновывается разделение рецентных видов на три рода (*Myospalax*, *Siphneus* и *Eospalax*) и выделение нового ископаемого рода *Sibirosiphneus*. В рамках филогенетических линий, выявленных на территории Северной Азии, описано девять новых видов. Уточнены диагнозы ранее описанных видов, в том числе рецентных.

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. Определение времени дивергенции рецентных линий *Myospalacidae* по палеонтологическим данным позволяет установить калибровочные точки для молекулярно-генетических исследований. Предложена новая систематика цокоровых, предполагающая разделение современных видов на три рода – *Myospalax*, *Siphneus* и *Eospalax*. На территории России в настоящее время обитают представители *Myospalax* и *Siphneus*, которых ранее объединяли в рамках одного рода *Myospalax*.

Реконструировано палеобиогеографическое распространение *Myospalacidae* Северной Азии, выяснено их значение в палеоклиматических реконструкциях. Ввиду высокой специализации цокоровых, выявленные кратковременные экскурсы некоторых видов на сопредельные территории являются индикаторами палеоклиматических событий. В этом случае географическое распространение цокоровых в прошлом позволяет уточнить границы палеобиогеографических провинций.

Практическая значимость работы

Показано значение цокоровых для стратиграфии неогеновых и четвертичных континентальных отложений Северной Азии. Уточнен возраст ряда местонахождений и соответствующих стратонов. Детализированы региональные биостратиграфические схемы, что может быть в дальнейшем использовано для геологосъемочных работ. Установлены пределы межрегиональных корреляций по остаткам *Myospalacidae*.

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. Автор диссертации обработаны и систематизированы коллекции цокоровых из 68 местонахождений Северной Азии и Предуралья, лежащие в основе всех публикаций диссертанта (Golovanov, Zazhigin, 2023; 2025; Голованов, Зажигин, 2024; Golovanov et al., 2024; 2026; Zazhigin, Golovanov, 2025). Автором проведена фотосъемка и морфометрический анализ образцов в опубликованных работах [Golovanov, Zazhigin, 2023; 2025; Голованов, Зажигин, 2024; Golovanov et al., 2024; 2026; Zazhigin, Golovanov, 2025]. Томографические исследования, позволившие описать внутренние структуры образцов в работах [Golovanov, Zazhigin, 2025; Zazhigin, Golovanov, 2025; Golovanov et al., 2026], были

проведены непосредственно автором. Текст публикаций [Golovanov, Zazhigin, 2023; 2025; Голованов, Зажигин, 2024; Golovanov et al., 2024; 2026; Zazhigin, Golovanov, 2025] был написан лично автором под руководством старшего научного сотрудника ГИН РАН, к.г.-м.н. В.С. Зажигина и заведующего кафедрой палеонтологии геологического факультета МГУ, д.б.н., академика РАН А.В. Лопатина.

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. Помимо фотографий, зарисовок и таблиц промеров опубликованы исходные данные для геометрическо-морфометрического анализа и 25 3D-моделей ископаемых и рецентных образцов (включая цифровые копии голотипов и топотипов), 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.

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. Харитонов, 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.

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ТАКСОНОМИИ И ЭВОЛЮЦИИ ЦОКОРОВЫХ

Первое научное описание цокоров дал Э. Лаксман в 1769 г. (Laxmann, 1769) – он нашел полуразложившиеся остатки цокора в 1764 г. в окрестностях Барнаула и описал их в письме И. Бекману (Laxmann, 1773). Доступ к письму получил И. Шлоссер, который затем опубликовал его в виде отдельной работы под авторством Лаксмана (Laxmann, 1769). Как отмечал Лаксман, местным русским названием цокоров было «земляной медведь» (Laxmann, 1769, 1773). Само слово «цокор», вероятнее всего, было заимствовано из алтайского языка и восходит к прилагательному «сокор» (soqor, слепой), которое характерно для лексики алтайских языков и присутствует в тюркских и монгольских языках (Аникин, 2000). Лаксман описал данных животных под наименованием *Myospalax capite brevi (non rostrato), plantis non calcaneatis* [«*Myospalax* с короткой головой (не заостренной), без пяток на стопах»], которое является краткой характеристикой цокора на латыни (остальное описание в работе 1769 г. приводится на немецком языке). В 1773 г. Лаксман опубликовал более подробное описание вместе с рисунком, где обозначил цокоров как *Mus Myospalax* (видовое название было приведено с большой буквы). Из-за этого возникла некоторая путаница в датах номенклатурных актов. Обычно для рода *Myospalax* год описания указывается как 1769, а год описания вида *Myospalax myospalax* – как 1773 (Огнев, 1947; Zheng et al., 2024). Однако в таком случае получается, что типовой вид рода был описан позднее, чем сам род. При этом в самой работе 1769 г. нет указания на то, что Лаксман имел в виду родовую категорию при описании. В более поздней работе 1773 г. наименование «*Myospalax*» фигурирует как видовой эпитет в биномиальном названии *Mus Myospalax*.

Видимо, Лаксман не считал *Myospalax* отдельным родом, а обозначал этим названием именно видовую категорию. Этому мнения придерживался А. Мильн-Эдвардс (Milne-Edwards, 1868–1874), используя наименование *myospalax* для обозначения вида, а не рода (*Siphneus myospalax*). Однако И. Бекман в редакторских пометках к письму Лаксмана (Laxmann, 1769) обозначал цокоров как *Myospalax Laxmanni* (где слово «Laxmanni» не выделено курсивом и указывает на авторство). И.Ф. Брандт считал, что данная ремарка Бекмана указывает на то, что в 1769 г. был описан именно род *Myospalax* (Brandt, 1855). В этом случае род был описан без включенных видов. Согласно ст. 69.3 Международного кодекса зоологической номенклатуры (2004), если к номинальному роду, установленному без включенных видов, впоследствии был впервые отнесен только один номинальный вид, то этот вид автоматически фиксируется как типовой вид. Таким образом, *Mus myospalax*, который Лаксман описал в 1773 г. и который затем стали включать в род *Myospalax* (Огнев, 1949), является типовым видом для рода *Myospalax*.

Остается вопрос о дате выделения рода. Считать ли за таковую 1769 г. (Laxmann, 1769, с примечанием Бекмана), когда впервые упомянут род как уномен, не включающий виды, или 1773 г. (Laxmann, 1773), когда впервые выделен вид, впоследствии отнесенный к роду *Myospalax*. Похожая ситуация рассматривалась для ископаемого рода бобровых – *Trogontherium* Fischer, 1814 (Bruijn et al., 2024; Лопатин, 2025), который был описан в 1809 г. (Fischer, 1809), а первый для него вид *T. cuvieri* – только в 1814 г. (Fischer, 1814). Долгое время датой выделения рода *Trogontherium* считался 1809 г., пока в Бюллетене Международной комиссии по зоологической номенклатуре не была опубликована заметка (Bruijn et al., 2024), в которой датой выделения был установлен 1814 г., когда впервые был описан *T. cuvieri*. Данная позиция была принята другими исследователями (Лопатин, 2025). По аналогии с ситуацией с *Trogontherium*, в диссертации датой родового названия *Myospalax* принимается 1773 г., когда был описан *Mus myospalax*.

1.1. Первые описания рецентных видов. Проблема родственных связей группы

В XVIII и XIX вв. основное внимание исследователей было направлено на рецентные виды цокоровых. Э. Лаксман (Laxmann, 1769), первым описав алтайских цокоров, отнес их в 1773 г. к роду *Mus*. В работе П.С. Палласа 1778 г. цокоры также были отнесены к этому роду, в который тогда объединяли большинство мышеобразных (Pallas, 1778). Паллас описал изученных им в Даурии цокоров под видовым названием *Mus aspalax*. В дальнейшем Паллас (Pallas, 1811) свел *Mus aspalax* в синонимику к слепушонкам *Spalax talpinus*, которых относил к роду *Spalax*, таким образом, объединяя цокоров, слепушонок и слепышей по схожему образу жизни. С подобным объединением был не согласен А. Брантс (Brants, 1827), который считал, что по своему строению слепыши слишком сильно отличаются от цокоров и выделял последних в отдельный род *Siphneus*, который помещал в семейство Cunicularia. К позиции Палласа также присоединился Ж. Кювье (Cuvier, 1825), сопоставляя цокоров и слепышей на основе морфологии их коренных зубов (моляров). Тем не менее, Ж. Кювье допустил ошибку, описав зубы молодого слепыша как зубы цокора, что впоследствии показал А. Мильн-Эдвардс (Milne-Edwards, 1868–1874; Огнев, 1947). Ошибку Кювье позже повторил П. Жерве (Gervais, 1874).

Г.И. Фишер объединял цокоров, слепышей и слепушонок в отдельную группу *Spalacoïdes*, которая потом получила ранг семейства (Brandt, 1855). Данную классификацию принимал И.Ф. Брандт (Brandt, 1855), но с выделением цокоров и слепушонок в отдельное подсемейство *Arhizodontes* (полевкоподобные слепышовые). В своей работе 1855 г. И.Ф. Брандт писал, что цокоров следует обозначать под родовым названием *Myospalax*,

ссылаясь на работу Э. Лаксмана 1769 г. Стоит отметить, что именно И.Ф. Брандт первым стал формально использовать *Myospalax* как таксономическое наименование родового уровня (см. выше). И.Д. Черский (1873) вслед за Брандтом также использовал родовое название *Myospalax*. Примечательно, что алтайские цокоры в работах Черского 1873 г. и 1891 г. и в работе Брандта 1855 г. обозначены как *Myospalax laxmanni*. То есть, принимая наименования *Myospalax* для рода, они не использовали данное наименование для вида, как это стало делаться позднее. Авторство *Myospalax laxmanni* И.Ф. Брандт приписывал И. Бекману (Brandt, 1855), имея в виду редакторские пометки Бекмана к письму Лаксмана (Laxmann, 1769). Бекман обозначал цокоров как *Myospalax Laxmanni*, где слово «*Myospalax*» прописывалось курсивом, а «*Laxmanni*» без курсива. Бекман явно не использовал «*Laxmanni*» как видовой эпитет, а только обозначил Лаксмана в качестве автора рода *Myospalax*.

А. Демаре (Desmarest, 1820) объединял цокоров и леммингов в род *Lemmus* по схожему строению моляров и по таким признакам как предназначенные для рытья когти и короткий хвост. К относительно похожим выводам позднее пришел А. Мильн-Эдвардс (Milne-Edwards, 1868–1874). Мильн-Эдвардс отвергал объединения цокоров, слепышей, бамбуковых крыс и слепушонок в одну группу, считая, что все морфологические сходства между ними конвергентны ввиду подземного образа жизни. Также Мильн-Эдвардс признавал правомерность выделения цокоров в отдельный род *Siphneus*, при этом считая *Siphneus aspalax* младшим синонимом *Siphneus myospalax* (Milne-Edwards, 1868–1874). В. Лильеборг (Liljeborg, 1866) объединял слепушонок и цокоров (обозначая их как *Myospalax*) в подсемейство *Myospalacinae* в составе семейства *Spalacidae*. Примечательно, что в качестве типового вида для рода *Ellobius* Лильеборг приводил *Ellobius talpinus*, а для рода *Myospalax* – *Myospalax talpinus*, по-видимому, считая *E. talpinus* и *M. talpinus* отдельными видами, а не синонимами одного вида. Мильн-Эдвардс (Milne-Edwards, 1868–1874), не соглашаясь с Лильеборгом, считал цокоров необычной вариацией полевковых (“*Arvicoles anormaux*”). Нужно отметить, что С.И. Огнев, ссылаясь на Мильн-Эдвардса в своей известной монографии (Огнев, 1947), указывает, что последний относил цокоров к мышинным (*Muridae*), считая их специализированными полевковыми. Однако в самой работе Мильн-Эдвардса полевковые отделяются от мышинных, к которым Мильн-Эдвардс относил слепышей, а не цокоров. Далее цитата из монографии Мильн-Эдвардса (Milne-Edwards, 1868–1874): “C'est en me basant non-seulement sur les particularités du système dentaire, mais aussi sur celles de la charpente osseuse et même sur les caractères extérieurs, que je crois devoir séparer les Siphnés des Spalax, et tandis que je regarde ces derniers comme des Murides anormaux, je considère les premiers comme des Arvicoles anormaux” [“Основываясь не только на

особенностях зубной системы, но и на особенностях строения костей и даже внешних признаках, я считаю, что следует отделять *Siphneus* от *Spalax*, и в то время как последних я рассматриваю как аномальных мышинных, первых я считаю аномальными полевыми”].

Вслед за Д. Миллером О. Томас считал, что цокоров нельзя объединять со слепушонками в отдельное семейство или подсемейство, как это делал В. Лильеборг (Thomas, 1896). В их классификации слепушонки относились к Microtinae. При этом в отличие от Миллера Томас выделял цокоров в отдельное подсемейство Siphneinae, которое, как и полевокые, помещалось в состав семейства Muridae (Thomas, 1896). Уже в начале XX в. Д. Миллер и Д. Гидли (Miller, Gidley, 1918) определяли цокоров как подсемейство Myospalacinae в составе семейства Spalacidae. Дискуссии о положении цокоровых в отряде грызунов продолжались весь XX в., однако вместе с этим началось активное изучение ископаемых цокоров, что позволяет выделить следующий этап в изучении группы.

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). В 1834 г. Г.И. Фишером фон Вальдгеймом (Fisher de Waldheim, 1834) было опубликовано описание черепа грызуна из пещеры на юге Западной Сибири, который он отнес к роду *Myoxus* Zimmermann, 1780 (сони-полчки). Позднее, И.Ф. Брандтом (Brandt, 1871) было показано, что данный череп относится к роду *Myospalax*, что делает его, возможно, первой ископаемой находкой цокоровых. И.Д. Черский в своей работе 1873 г. писал о находке черепа цокора в окрестностях Омска. Черский отмечал, что данный череп был выкопан, однако уверенности в том, что современные популяции цокоров встречается в районе Омска – нет. С.И. Огнев (1947) ссылаясь на данную находку как на свидетельство распространения цокоров в этой области в настоящее время. Впоследствии не было получено каких-либо данных, подтверждающих наличие современных популяций цокоровых в данной местности, что свидетельствует в пользу ископаемого происхождения находки И.Д. Черского.

В 1883 г. А. Нерингом (Nehring, 1883) был описан *Siphneus arvicolinus* по материалам, собранным Л. фон Лоци из озерных отложений в районе верховьев р. Хуанхэ. С данной находки начинается история изучения ископаемых цокоровых в Китае, однако масштабные исследования пришлось на первую половину XX в. (Schlosser, 1924; Teilhard de Chardin, Young, 1931; Young, 1934; Pei, 1936). В 1926 г. П. Тейяром де Шарденом был описан род *Prosiphneus* по материалам из отложений красных глин в округе Цинъян провинции Ганьсу. Данный род корнезубых цокоров является первым вымершим родом Myospalacidae. В 1927 г.

Г. Миллер (Miller, 1927) описал род *Myotalpavus*, типовым видом для которого сделал *Siphneus eriksoni* (ныне *Prosiphneus eriksoni*), выделенный М. Шлоссером в 1924 г. (Schlosser, 1924) по материалам из поздненеогенового местонахождения Эртемте (Zheng et al., 2024). В дальнейшем *Myotalpavus* был признан младшим синонимом *Prosiphneus*, а все цокоровые были поделены на роды *Prosiphneus* (ископаемые корнезубые цокоры) и *Siphneus* (некорнезубые цокоры, включая современных) (Teilhard de Chardin, Young, 1931; Young, 1934; Pei, 1936).

В 1938 г. Г. Аллен (Allen, 1938) разделил рецентных цокоров на два рода (*Eospalax* и *Myospalax*) по краниальным признакам. Позднее П. Лерой (Leroy, 1941) и П. Тейяр де Шарден (Teilhard de Chardin, 1942) выделяли три группы цокоров по форме затылочной кости (вогнутой, выгнутой или плоской). Также в 1940 г. Тейяром де Шарденом были описаны два новых вида корнезубых цокоров (*Pr. youngi* и *Pr. pseudarmandi*) и диагностирован третий (*Pr. cf. sinensis*) по материалам из местонахождения Locality 18 в окрестностях Пекина (Teilhard de Chardin, 1940). Ш. Чжен впоследствии оспаривал данные определения, указывая на то, что все три вида являются онтогенетическими стадиями одного вида, сводя *Pr. pseudarmandi* в синонимику к *Pr. youngi* (Zheng, 1994). Тейяр де Шарден также рассматривал возможность того, что *Pr. youngi* и *Pr. pseudarmandi* являются онтогенетическими стадиями одного вида, но отвергал данную гипотезу из-за разницы в уровне закрытия входящих буккальных углов у двух видов (Teilhard de Chardin, 1940). Опираясь на фотографии, сделанные Тейяром де Шарденом, можно утверждать, что различия между *Pr. youngi* и *Pr. pseudarmandi* выходят за рамки онтогенетической изменчивости. У *Pr. pseudarmandi* уровень закрытия первого входящего буккального угла первого нижнего моляра m1 находится в верхней части коронки, тогда как у *Pr. youngi* – в нижней (Teilhard de Chardin 1940). Помимо этого, у *Pr. pseudarmandi* на втором нижнем моляре m2 присутствуют две буккальные эмалевые трубки, тогда как у *Pr. youngi* на аналогичном зубе из Locality 18 – только одна. Таким образом, различия между *Pr. youngi* и *Pr. pseudarmandi* не являются исключительно онтогенетическими и могут быть объяснены внутривидовой изменчивостью или тем, что это два близкородственных вида.

Из ранних исследований ископаемых цокоровых Китая необходимо отметить работы Ч. Яна и В. Пэя, в которых были описаны *Myospalacidae* из неогеновых и плейстоценовых отложений Северного Китая (Young, 1927, 1932, 1934, 1935; Pei, 1930, 1936, 1939). В 1942 г. П. Тейяром де Шарденом были описаны остатки цокоров из серии разрезов в уезде Юйшэ (=Юше, Yushu) провинции Шаньси (Teilhard de Chardin, 1942). Материалы из Юйшэ были крайне важны для реконструкции эволюции цокоровых Китая за счет своего стратиграфического диапазона (от верхнего миоцена до нижнего плейстоцена) и видового

разнообразия (Teilhard de Chardin, 1942; Zheng et al., 2024). Из отложений формации Мазегу Тейяр де Шарден описал вид *Prosiphneus praetingi*, с которым часто сравнивали корнезубых цокоров Северной Азии (Сухов, 1970; Зажигин, 1980; Alexeeva, 2006; Kawamura, Takai, 2009).

Во второй половине XX в. М. Кретцой провел ревизию родового разнообразия цокоровых, выделив три новых рода на основе ископаемого материала из Китая (Kretzoi, 1961). В классификации Кретцой ископаемые корнезубые виды делились на три рода (*Prosiphneus*, *Mesosiphneus* и *Episiphneus*) по уровню развития гипсодонтии. Данное деление, за некоторыми исключениями (Зудин и др., 1977), не получило признания в Советском Союзе и довольно долго советские и российские исследователи продолжали относить всех корнезубых цокоров к роду *Prosiphneus* (Сухов, 1977; Зажигин, 1980; Krukov, 2007; Агаджанян, 2009; Покатилов, 2012). Также Кретцой выделил новый род некорнезубых цокоров *Allosiphneus*, в который включил новый вид *A. teilhardi* и ранее описанный *Siphneus arvicolinus*.

В Советском Союзе активное накопление ископаемых материалов по цокоровым происходило во второй половине XX в. (Адаменко, Зажигин, 1965; Галкина и др., 1969; Ербаева, 1970; Сухов, 1970, 1976, 1977; Зажигин, 1980, 1989; Галкина, Надеев, 1980; Круков, 1992). В.С. Зажигиным в составе различных экспедиций были собраны значительные по количеству образцов и стратиграфическому диапазону материалы из неогеновых и четвертичных отложений России, Казахстана и Монголии (Адаменко, Зажигин, 1965; Зажигин, 1966, 1989; Девяткин и др., 1968; Зыкин и др., 1987, 1991). Л.И. Галкиной были исследованы остатки цокоровых из плейстоценовых местонахождений Приобья и Кузбасса (Галкина и др., 1969; Вдовин, Галкина, 1976; Галкина, Надеев, 1980). Галкина выделяла в эволюции плейстоценовых цокоров Западной Сибири три этапа – корнезубые формы (*Prosiphneus*), цокоры с высокой степенью гипсодонтии (*Mesosiphneus*) и полностью некорнезубые цокоры (*Myospalax*) (Галкина, Надеев, 1980). А.А. Круковым описаны остатки цокоровых из ряда разрезов Приобья, в том числе из слоев, выделенных в качестве педокомплексов, что позволяет привязывать их к лессово-почвенной последовательности Западной Сибири (Круков, 1992; Krukov, 2007). М.А. Ербаевой (1970) были опубликованы остатки цокоровых из забайкальских плио-плейстоценовых местонахождений (Ербаева, 1970). В.П. Суховым были собраны материалы из плейстоценовых местонахождений Аккулаево, Симбутино и Чуй-Атасево в Башкирии (Сухов, 1970, 1976, 1977).

В конце XX в. Ш. Чжен провел масштабную ревизию родового и видового разнообразия ископаемых цокоровых (Zheng, 1994). Основываясь на анализе конфигурации и

высоты дентиновых трактов, Чжен доказал существование нескольких линий *Myospalacidae* (*Siphneidae* в работе Чжена), в которых развитие гипсодонтии происходило независимо (Zheng, 1994). Чжен также считал, что помимо дентиновых трактов линии цокоровых разделяются по морфологии окклюзиальной поверхности и затылочной кости (Zheng, 1994, 2017). Важным следствием данной ревизии стало то, что видовые определения ископаемых цокоровых Северной Азии, сделанные исключительно по высоте коронки, стали нерелевантными. Например, в работах российских палеонтологов виды *P. praetingi* и *P. youngi* (или *P. pseudarmandi*) часто диагностировались по относительной высоте коронки и считались преемственными видами в рамках одной линии (Alexeeva, 2006; Покатилов, 2012). В филогенетической схеме Чжена вид *Prosiphneus praetingi* был отнесен к роду *Mesosiphneus*, который встраивается в линию *Chardina – Mesosiphneus – Yangia*. Вид *Prosiphneus youngi* (= *P. pseudarmandi*), напротив, был отнесен к роду *Episiphneus*, то есть к параллельной по отношению к *Chardina – Mesosiphneus – Yangia* линии. Более того, Чжен показал, что для *Mesosiphneus praetingi* из типовой серии характерен морфотип антероконидного отдела первого нижнего моляра m1, который не встречается у ископаемых цокоровых Северной Азии (Zheng et al., 2024).

В XX в. также продолжилась дискуссия о таксономическом статусе и систематическом положении цокоровых. 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). При этом Огнев (1947) отмечал, что, возможно, цокоровых следует выделять в отдельное семейство, промежуточное между семействами *Muridae* и *Spalacidae*, но для подтверждения этого необходимо более широкое анатомическое обоснование. Выделение цокоровых в отдельное семейство поддерживали М. Кретцой, О. Рейг и Ш. Чжен (Kretzoi, 1961; Reig, 1980; Zheng, 1994). Неопределенное систематическое положение цокоровых также отмечал П.П. Гамбарян (1983). К концу XX в. И.М. Громов уже не относил цокоров к полевковым, но определял их как отдельное подсемейство в составе семейства *Cricetidae* (Громов, Ербаева, 1995). Систематическое положение цокоровых в работах большинства зоологов и палеонтологов XX в. основывалось на сравнительно-анатомическом анализе. Начавшиеся в конце XX в. развитие систематики цокоровых на основе молекулярно-генетического анализа обозначило новый этап в изучении группы.

1.3. Создание филогенетических схем по молекулярно-генетическим данным.

Противоречия результатов и дискуссии о таксономическом ранге цокоровых

Опубликованная в 2001 г. работа по молекулярно-генетическим взаимоотношениям внутри надсемейства *Muroidea* показала более близкое положение цокоровых к хомяковым, чем к слепышовым (Michaux et al., 2001). Цокоры при этом обозначались в ранге подсемейства *Myospalacinae*. В более поздних молекулярно-генетических исследованиях общим мнением стало близкое родство между цокорами, слепышами, бамбуковыми крысами (*Rhizomys* Gray, 1831) и кротовыми крысами (*Tachyoryctes* Rüppell, 1835) (Jansa, Weksler, 2004; Norris et al., 2004). С этого времени начинает доминировать позиция, определяющая цокоровых как подсемейство *Myospalacinae* в составе семейства *Spalacidae* (Fabre et al., 2015; Liu et al., 2022). При этом одни данные показывали большое родство между цокоровыми и слепышовыми (Jansa et al., 2009; Fabre et al., 2015), тогда как другие указывали бамбуковых и кротовых крыс (*Rhizomyidae* Winge, 1887) как наиболее близких к цокоровым (Jansa, Weksler, 2004; Norris et al., 2004). Современные молекулярно-генетические исследования подтверждают большую близость цокоровых к бамбуковым крысам, чем к слепышам (Liu et al., 2022).

Позиции объединения цокоровых, бамбуковых крыс и слепышовых в рамках одного семейства оппонировали некоторые палеонтологи, например, Х. де Брюйн (Bruijn et al., 2015). Основываясь на палеонтологической летописи слепышовых, де Брюйн и соавторы предположили, что слепышовые и бамбуковые крысы могли разделиться уже в раннем олигоцене. Самым древним предковым родом для слепышей является *Vetusspalax* из верхнего олигоцена Балканского полуострова (Bruijn et al., 2015). По некоторым зубным признакам данный род не может быть предковым для цокоров и бамбуковых крыс, соответственно, разделение данных групп должно было произойти раньше появления рода *Vetusspalax*. Согласно молекулярно-генетическому исследованию, проведенному С. Степаном и Д. Шенком, цокоровые отделились от слепышовых в позднем олигоцене, раньше, чем разделились семейства *Muridae* и *Cricetidae* (Steppan, Schenk, 2017). Филогенетические схемы, построенные на основе ядерного генома, показали время разделения между цокорами и слепышами в диапазоне от 25.4 до 33.4 млн л.н. (Liu et al., 2022), что подтверждает предположение де Брюйна и др. (Bruijn et al., 2015). Ввиду такого древнего разделения, подтверждаемого палеонтологическими и молекулярно-генетическими данными, достаточно обосновано выделение цокоровых в рамках отдельного семейства *Myospalacidae*, принятое в настоящей работе.

Таксономические классификации на основе молекулярно-генетических данных внутри группы цокоровых дискуссионные и часто противоречат друг другу (Tsvirka et al.

2011; Павленко и др., 2014; Liu et al., 2022; Zhang et al., 2022). Существуют главные гипотезы: отнесение всех рецентных видов к одному роду *Myospalax* (Tsvirka et al. 2011, Павленко и др., 2014; Butkauskas et al., 2020) и деление рецентных видов на два рода – *Eospalax* и *Myospalax* (He et al., 2020; Liu et al., 2022; Zhang et al., 2022). Вторая гипотеза подтверждается данными по ядерному геному, но в проведенных исследованиях не был изучен материал по *Myospalax myospalax*, который является типовым видом для рода (Liu et al., 2022; Zhang et al., 2022).

Также в филогенетических схемах, построенных на основе молекулярно-генетических данных, различается время разделения маньчжурских цокоров и видов группы *Eospalax* (Liu et al., 2022; Zhang et al., 2022). В некоторых работах (He et al., 2020; Zhang et al., 2022) данное время устанавливается на уровне около 7–10 млн л.н., что противоречит результатам в работе Лю и др. (Liu et al., 2022) и не подтверждается палеонтологическими находками (Zheng et al., 2024). Т. Чжан и соавторы (Zhang et al., 2022) ссылались на работу Ш. Чжена (Zheng, 1994), с помощью которой обосновывали появление рода *Myotalpavus* в позднем миоцене как калибровочную точку для разделение маньчжурских цокоров и рода *Eospalax*. Однако сам Ш. Чжен в своих более поздних работах (Zheng et al., 2024) считает род *Myotalpavus* синонимом *Prosiphneus*. Таким образом, данные в работах Я Хэ и др., Т. Чжана и др. (He et al., 2020; Zhang et al., 2022), скорее всего, являются неточными и показывают слишком большую древность разделения некоторых таксонов.

Современные молекулярно-генетические исследования филогении полевок показали различия в данных, полученных по митохондриальному и ядерному геному (Abramson et al., 2025). Также было показано, что в молекулярно-генетических исследованиях присутствует зависимость определяемого времени дивергенции линий от общего количества анализируемых таксонов и наличия калибровочных точек по ископаемым находкам (Abramson et al., 2025). Анализ филогении цокоровых по ядерному геному, который включал бы в себя все рецентные виды и достаточное количество калибровочных точек, до сих пор не был сделан (Liu et al., 2022; Zhang 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 МЕТОДЫ¹

2.1. Материалы

В диссертационном исследовании были изучены остатки *Myospalacidae* (преимущественно коренные зубы) 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). Материалы были собраны В.С. Зажиным в 1962–2003 гг., Л.И. Галкиной в 1960-е гг., Р.А. Зиновой в 1968 г., В.П. Чичаговым в 1969 г., В.П. Суховым в 1965–1976 гг., Р.С. Адаменко в 1971–1972 гг., В.С. Зыкиным в 1983 г., А.А. Круковым в 1983–1990 гг., Н.П. Калмыковым в 1985 г. и Г.Г. Русановым в 1992–2012 гг.

¹При подготовке данного раздела диссертации использованы следующие публикации, выполненные автором в соавторстве, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

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: EOUUOV. 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%.

Краткая информация по всем местонахождениям приведена в таблицах 1–4. Более подробное стратиграфическое описание дано в соответствующих разделах. Для сравнения с североазиатским материалом были изучены коллекции из китайских местонахождений (43 местонахождения), хранящиеся в Институте палеонтологии позвоночных и палеоантропологии Китайской академии наук (IVPP, Пекин). Также были изучены зоологические коллекции рецентных популяций, хранящиеся в Зоологическом музее Московского государственного университета (Москва) и Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург), и фотографии образцов из Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (Владивосток) и Института зоологии Китайской академии наук (IOZ, Пекин). Всего было изучено более 2000 образцов черепов, челюстей и изолированных коренных зубов. Не учитывая материал из Кузбасса с плохими стратиграфическими привязками, ископаемая выборка составила 1476 образцов, из них 1268 образцов относятся к североазиатским местонахождениям. Изученные зоологические коллекции составили 458 черепов с нижними челюстями.

Таблица 1 – Краткая характеристика западносибирских местонахождений с изученными остатками цокоров

Местонахождение	Коллекционные номера и автор сборов	Регион	Возраст
Кедей	ГИН 951/1003, Р.А. Зинова	Северный Казахстан, р. Кедей	Поздний миоцен (Зыкин, 2009)
Новая Станица 1А	ГИН 948/81–120, В.С. Зажигин, А.А. Стеклов	Омское Прииртышье	Поздний миоцен (Зыкин, Зажигин, 2008)
Новая Станица 1Б	ГИН 948/120–155, В.С. Зажигин	Омское Прииртышье	
Черлак	ГИН 1110/600–630, В.С. Зажигин, В.С. Зыкин	Омское Прииртышье	Поздний миоцен по В.С. Зажигину, поздний миоцен –
Рытовская свита в разрезе Гусиный перелет	ГИН 640/3020–3021, В.С. Зажигин	Северный Казахстан, Павлодарское Прииртышье	ранний плиоцен по В.С. Зыкину
Лежанка 2Б	ГИН 1130/16, В.С. Зажигин, В.С. Зыкин	Омское Прииртышье	(Зыкин, Зажигин, 2008)
Нижняя Ильинка	ГИН 1114/3, В.С. Зажигин, В.С. Зыкин	Омское Прииртышье	Ранний плиоцен, (Zykin et al., 2007)
Исаковка 2А	ГИН 1113/11, В.С. Зажигин, В.С. Зыкин	Омское Прииртышье	
Андреевка 2Б	ГИН 1112/30–31, В.С. Зажигин, В.С. Зыкин	Омское Прииртышье	

Таблица 1 – (Продолжение)

Местонахождение	Коллекционные номера и автор сборов	Регион	Возраст
Селетинская свита в разрезах Бетеке	ГИН 945/320–321, В.С. Зажигин, В.С. Зыкин	Северный Казахстан, р. Бетеке	Поздний плиоцен, (Zykin et al., 2007)
Муккур (селетинская свита)	ГИН 945/325, Р.А. Зинова	Северный Казахстан, Павлодарское Прииртышье	Поздний плиоцен, (Zykin et al., 2007)
Лебяжье	ГИН 950/22–23, В.С. Зажигин, В.С. Зыкин	Северный Казахстан, Павлодарское Прииртышье	Ранний плейстоцен, (Зажигин, 1980)
Кизиха	ГИН 667/711–765, В.С. Зажигин,	Алтайский край	Переотложенный комплекс разновозрастной фауны (Зажигин, 2009)
Карагашская свита в разрезах Бетеке	ГИН 945/322–324, В.С. Зажигин, В.С. Зыкин	Северный Казахстан, р. Бетеке	Ранний плейстоцен, (Zykin et al., 2007)
Камень-на-Оби (Дурной Лог)	ГИН 946/500–512, Л.И. Галкина	Новосибирская область	Ранний плейстоцен, (Вдовин, Галкина, 1976)
Раздолье	ГИН 664/1601–1660, В.С. Зажигин	Алтайский край	Ранний плейстоцен, (Зажигин, 1980)
Маханово	ГИН 664/2083–2097, В.С. Зажигин	Алтайский край	Ранний плейстоцен, (Зажигин, 1980)
Гоньба 1	ГЕОХРОН 2118/71–84, А.А. Круковер	Алтайский край	Ранний плейстоцен, (Krukover, 2007)
Шелаболиха 3	ГЕОХРОН 2118/54–63, А.А. Круковер	Алтайский край	Ранний плейстоцен, (Krukover, 2007)
Малиновка 2	ГЕОХРОН 2118/64–70, А.А. Круковер	Алтайский край	
Белово 2	ГЕОХРОН 2118/1–27, А.А. Круковер	Алтайский край	Средний плейстоцен, (Krukover, 2007)
Вяткино 1	ГИН 946/201–220, В.С. Зажигин	Алтайский край	Средний плейстоцен, (Зажигин, 1980)
Калманка	ГИН 946/392–460, В.С. Зажигин	Алтайский край	

Таблица 1 – (Продолжение)

Местонахождение	Коллекционные номера и автор сборов	Регион	Возраст
Гоньба 2	ГЕОХРОН 2118/49–53, А.А. Круковер	Алтайский край	Средний плейстоцен, (Krukover, 2007)
Гоньба 3	ГЕОХРОН 2118/36–48, А.А. Круковер	Алтайский край	
Малиновка 3	ГЕОХРОН 2118/28–35, А.А. Круковер	Алтайский край	
Бобково	ГИН 666/231–234, В.С. Зажигин	Алтайский край	Средний – поздний плейстоцен, (Зажигин, 1980)
т.н.-62	ПМ ТГУ, Г.Г. Русанов	Предгорья Алтая, граница Алтайского края и Республики Алтай	Поздний плейстоцен – голоцен, (Русанов, Орлова, 2013; Golovanov et al., 2024)
т.н.-182			
т.н.-2054			
т.н.-2065			
т.н.-6517			
т.н.-6595			
т.н.-6601			
т.н.-6602			
т.н.-6611			
т.н.-4029			Поздний плейстоцен – голоцен, (Русанов, Орлова, 2013; Golovanov et al., 2024)
т.н.-4068			
т.н.-4031			Поздний плейстоцен, (Русанов, Орлова, 2013; Golovanov et al., 2024)

Таблица 2 – Краткая характеристика предуральских местонахождений с изученными остатками цокоров

Местонахождение	Коллекционные номера и автор сборов	Регион	Возраст
Симбугино	IGBT.1.1–25, В.П. Сухов	Южное Предуралье	Поздний плиоцен (Тесаков, 2004) или
Аккулаево	IGBT.4.1–38, В.П. Сухов	Южное Предуралье	ранний плейстоцен (Agadjanian, Danukalova, 2002)
Чуй-Атасево	IGBT.5.1–3, 6.1–3, 7.1–7, В.П. Сухов	Южное Предуралье	Средний плейстоцен (В.П. Сухов, 1976)

Таблица 3 – Краткая характеристика монгольских и забайкальских местонахождений с изученными остатками цокоров

Местонахождение	Коллекционные номера и автор сборов	Регион	Возраст
Явор	ГИН 958/34, В.С. Зажигин	Северо-Западная Монголия, Котловина Больших Озер	Поздний миоцен (Певзнер и др., 1982)
Орхон 1А	ГИН 1101/201–261, В.С. Зажигин	Северная Монголия	Ранний плиоцен (Зажигин, 1989;
Идер	ГИН 1102/91–125, В.С. Зажигин	Северная Монголия	Zazhigin, Golovanov, 2025)
Шамар	ГИН 970/1000–1330, В.С. Зажигин, В.П. Чичагов, В.И. Жегалло	Северная Монголия	Поздний плиоцен (Зажигин, 1989)
Орхон 1Б	В.С. Зажигин	Северная Монголия	
Шара-Манхатай	ГИН 1104/1, В.С. Зажигин	Северная Монголия	
Удунга	SSC Udg 468; 536–538; 568; 602–609; 650, Н.П. Калмыков	Забайкалье	Ранний плиоцен (Калмыков, 2017) или поздний плиоцен (Ербаева и др., 2005)
Береговая	ГИН 482/300–320, В.С. Зажигин	Забайкалье	Поздний плиоцен (Ербаева и др., 2005)
Бурал-Обо А	ГИН 1065/11–30, В.С. Зажигин	Северная Монголия	Ранний плейстоцен (Зажигин, 1989)
Бурал-Обо Б	ГИН 1065/31–37, В.С. Зажигин	Северная Монголия	
Орхон 1В	ГИН 1101/1–140, В.С. Зажигин	Северная Монголия	
Орхон 2А	ГИН 1103/1–73, В.С. Зажигин	Северная Монголия	
Орхон 2Б	ГИН 1103/74–125, В.С. Зажигин	Северная Монголия	
Орхон 3	ГИН 1103/126–179, В.С. Зажигин	Северная Монголия	Ранний плейстоцен (Golovanov, Zazhigin, 2025)
Налайха	ГИН 1104/100–115, В.С. Зажигин, В.И. Жегалло	Северная Монголия	Ранний плейстоцен (Жегалло и др., 1982; Голованов, Зажигин, 2024)
Додогол	ГИН 624/25–31, В.С. Зажигин, Э.А. Вангенгейм	Забайкалье	Средний плейстоцен (Вангенгейм и др., 1966; Alexeeva, Erbaeva, 2008)

Таблица 4 – Краткая характеристика прибайкальских местонахождений с изученными остатками цокоров

Местонахождение	Коллекционные номера и автор сборов	Регион	Возраст
Подток	ГИН 482/1048–1049, Р.С. Адаменко	Северное Прибайкалье, верховья р. Лена	Ранний плейстоцен (Адаменко, 1976; Ербаева и др., 2017)
Черем-Хаем	ГИН 482/1062, Р.С. Адаменко		
Малые Голы 1	ГИН 482/1023–1034, Р.С. Адаменко		
Малые Голы 3	ГИН 482/1035–1047, Р.С. Адаменко		
Никилей	ГИН 482/1000–1022, Р.С. Адаменко		
Качуг	ГИН 482/1058–1061, Р.С. Адаменко		
Манзурка	ГИН 482/1050–1057, Р.С. Адаменко		

В работе границы стратиграфических и геохронологических подразделений приведены в соответствие с международной стратиграфической шкалой 2024 г. (Cohen et al., 2024). Также в работе используется европейская неогеновая биохронологическая шкала по млекопитающим (биозоны MN), предложенная П. Мэном (1990). Данная шкала широко используется в биостратиграфических построениях на территории Евразии, однако положение границ отдельных биозон в разных регионах является дискуссионным (Hernández Fernández et al., 2004; Ezquerro et al., 2022). В диссертационном исследовании MN биозоны принимаются согласно Мэну, но с поправкой на стратиграфическое положение фаунистических комплексов Западной Сибири, выделенных В.С. Зажигином (Зажигин, 1980; Zykina et al., 2007; Vasilyan et al., 2017). В соответствие с этим приняты следующие границы биозон: граница между зонами MN13 и MN14 соответствует границе между миоценом и плиоценом (~ 5.3 млн л.н.); граница между MN14 и MN15 проведена по нижней границе бетекейского фаунистического комплекса, внутри магнитохрона C3n.1r (~4.4 млн л.н.); границы биозоны MN16 соответствуют границам позднего плиоцена (~3.6–2.58 млн л.н.).

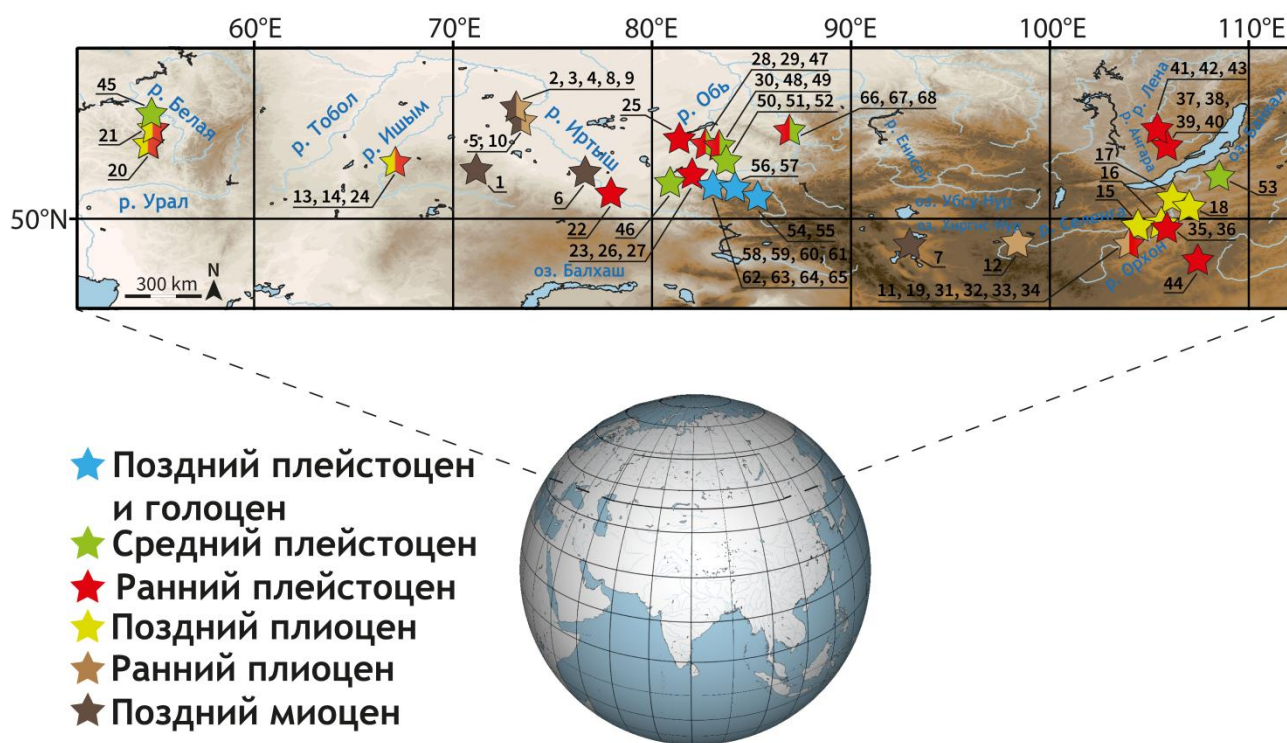


Рисунок 1 – Местонахождения Северной Азии с изученными остатками цокоров: 1 – Кедей; 2 – Новая Станица 1А; 3 – Новая Станица 1Б; 4 – Лежанка 2Б; 5 – Черлак; 6 – Гусиный перелет (рытовская свита); 7 – Явор; 8 – Исааковка 2А; 9 – Нижняя Ильинка; 10 – Андреевка 2Б; 11 – Орхон 1А; 12 – Идер; 13 – Бетеке (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 палеонтологической летописи **Западной Сибири** цокоры начинают присутствовать в фаунистических ассоциациях с конца позднего миоцена (рис. 2). Изученные остатки происходят из следующих неогеновых свит: **верхний миоцен** – кедейская (местонахождение Кедей), новостаничная (местонахождения Новая Станица 1А и Новая Станица 1Б) и рытовская (местонахождения Черлак, Лежанка 2Б и соответствующие слои в разрезе Гусиный перелет (=Павлодар 1В)) свиты; **нижний плиоцен** – исаковская (местонахождение Исаковка 2А), крутогорская (местонахождение Нижняя Ильинка) и бетекейская (местонахождение Андреевка 2Б) свиты; **верхний плиоцен** – селетинская свита (соответствующие слои в разрезах Бетеке и Муккур). Приуроченные к данным свитам

местонахождения расположены на юге Западной Сибири (рис. 1) и ранее уже были изучены (Зажигин, 1966; Зинова, 1972; Зажигин, 1980; Зыкин и др., 1987, 1989а, 1989б, 1991; Гнибиденко, 1989; Storch, Zazhgin, 1996; Зажигин, Лопатин, 2000, 2002; Зажигин и др., 2002; Zazhgin, 2003; Зыкин, Зажигин, 2004, 2008; Zykina et al., 2007; Зыкин, 2009; Vasilyan et al., 2017; Zazhgin, Voita, 2019). Литологический объем свит придерживается по В.С. Зыкину (2009), а стратиграфическая интерпретация дается по В.С. Зажигину (1980, 2004, 2008).

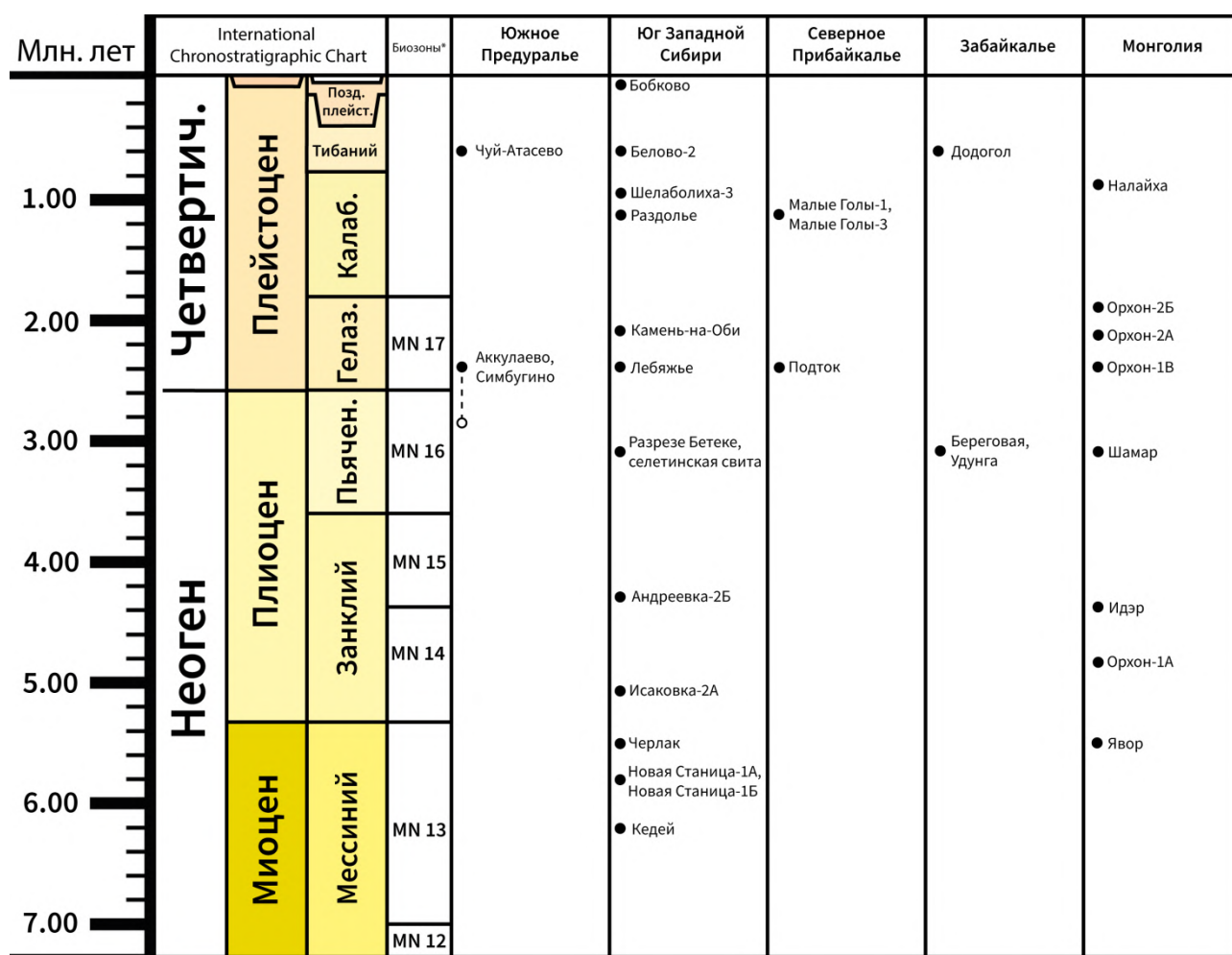


Рисунок 2 – Стратиграфическое положение наиболее значимых местонахождений с изученными остатками цокоров. Сплошными линиями показаны принятые в диссертационной работе датировки местонахождений. Пунктирными линиями показаны альтернативные мнения по возрасту местонахождений. Более подробная информация приведена в разделах 1.2 и 1.3

Местонахождение Кедей находится на р. Кедей (Северный Казахстан, правый приток р. Селеты) и приурочено к зеленоцветным глинистым отложениям **кедейской свиты** (Зинова, 1972, 1982; Зажигин, 2006). Кедейская свита датируется второй половиной позднего миоцена (мессиний) и нижней частью биозоны MN13 по ассоциации *Sibirosmintus seletyensis* Zazhgin et Lopatin, 2002 и *Lophocricetus (Lophocricetus) vinogradovi* Savinov, 1970

(Зажигин, Лопатин, 2002; Vasilyan et al., 2017). Из кедейской свиты происходят одноименные фаунистические комплексы моллюсков и млекопитающих (Зыкин, 2009). В некоторых работах кедейская свита включается в состав павлодарской свиты с сохранением разделения на павлодарский (низы свиты) и кедейский (верхи свиты) фаунистические комплексы (Зыкин, 2009). В магнитостратиграфических построениях кедейская свита (или верхи павлодарской свиты) сопоставляют с верхнемиоценовыми магнитными зонами C3ap (Зыкин, 2009) или C3ag (Гнибиденко, 2004).

Верхнемиоценовая **новостаничная свита**, также датируется в границах биозоны MN13, но считается более молодой по сравнению с кедейской свитой (Зажигин, Лопатин, 2002; Vasilyan et al., 2017). Новостаничный комплекс мелких млекопитающих отличается от кедейского по присутствию *Sibirosmintus latidens* Zazhigin et Lopatin, 2002 (вместо *Sibirosmintus seletyensis*), *Lophocricetus (Paralophocricetus) afanasievi* Savinov, 1970 (вместо *Lophocricetus (Lophocricetus) vinogradovi*) и *Prosomys* Shotwell 1956 (Зажигин, Лопатин, 2002; Зажигин и др., 2002, Zykin et al., 2007). Стратотип новостаничной свиты расположен в обрыве правого склона долины р. Иртыш в 10 км выше по течению от г. Омска (Зыкин и др., 1989а). К нему приурочены местонахождения Новая Станица 1А (слой 9, серые и коричневатые-серые пески) и Новая Станица 1Б (слой 6, зеленоватые-серые глины) (Зыкин и др., 1989а). Состав ископаемой фауны в обоих местонахождениях одинаковый (Zykin et al., 2007). З.Н. Гнибиденко (2004) сопоставлял новостаничную свиту с магнитными верхами зоны C3ap и низами C3r, при этом в других работах (Vasilyan et al., 2017) приводится сопоставление с подзонами внутри зоны C3ap.

Возраст **рытовской свиты** и приуроченного к ней черлакского фаунистического комплекса является предметом дискуссии (Зыкин, Зажигин, 2008; Зыкин, 2009). По мнению В.С. Зажигина рытовская свита датируется терминальным поздним миоценом по присутствию в черлакской фауне *Lophocricetus (Paralophocricetus) sibiricus* Zazhigin, Lopatin et Pokatilov, 2002, *Sibirosmintus irtysheensis* Zazhigin et Lopatin, 2002, *Rhinocerosodon irtysheensis* Zazhigin, 2003 и *Prosomys* (Зыкин, Зажигин, 2008). Данной точки зрения оппонирует В.С. Зыкин (2009), считая, что вблизи нижней границы рытовской свиты фиксируется существенное потепление климата, которое коррелирует с глобальным потеплением на границе миоцена и плиоцена. Также черлакскую микротеридофауну относят к верхам биозоны MN13 (Zazhigin, 2003). Изученные остатки цокоров происходят из трех местонахождений, ассоциированных с черлакским фаунистическим комплексом: Черлак (поселок Черлак, Омская область), Лежанка 2Б (с. Лежанка, Омская область) и рытовские слои в разрезе Гусиный перелет (Павлодар, Павлодарская область). В палеомагнитном отношении рытовская свита характеризуется обратной полярностью, в которой выделяется

горизонт прямой полярности (Гнибиденко, 1990). З.Н. Гнибиденко (1990) относил отложения рытовской свиты к зоне Гильберт без привязки к более дробным зонам. В более поздней работе В.С. Зыкина и др. (Zykin et al., 2007) часть авторов относил рытовскую свиту к верхам магнитной зоны C3r и низам C3n4n, с чем был не согласен В.С. Зажигин.

К **нижнему плиоцену** Западной Сибири относятся три свиты, из которых происходит изученный материал – исаковская (местонахождение Исаковка 2А), крутогорская (местонахождение Нижняя Ильинка) и бетекейская (местонахождение Андреевка 2Б). Из **исаковской свиты** выделен одноименный фаунистический комплекс с характерной для начала раннего плиоцена ассоциацией *Promimomys insuliferus* Kowalski, 1958 и *Paranourosorex gigas* Rzebik-Kowalska, 1975 (Зыкин, Зажигин, 2004). *Promimomys insuliferus* считается самым одним из самых ранних представителей рода *Promimomys* и характеризует низы биозоны MN14 (Agadjanian, Kowalski, 1978; Зыкин, Зажигин, 2004). Стоит упомянуть, что было выдвинуто предположение о различиях европейской и западносибирской форм по строению последнего нижнего коренного зуба – m3 (Тесаков, 2021). Исследователи, которые не согласны с проведением границы миоцена и плиоцена внутри рытовской свиты, определяют данную границу между рытовской и исаковской свитами (Zykin et al., 2007; Зыкин, Зажигин, 2008). Приуроченное к исаковской свите местонахождение Исаковка 2А находится в 0.3 км выше пос. Исаковка.

Фаунистическая ассоциация из **крутогорской свиты** (крутогорский фаунистический комплекс) считается более молодой по сравнению с исаковским комплексом микротериофауны (Зыкин, Зажигин, 2004; Zykin et al., 2007). Руководящей формой для крутогорского фаунистического комплекса является *Promimomys* cf. *davakosi*, что позволяет датировать крутогорскую фауну верхами биозоны MN14 (Зыкин, Зажигин, 2004; Tesakov et al., 2024). Местонахождение Нижняя Ильинка приурочено к стратотипу крутогорской свиты в районе с. Нижняя Ильинка Омского Прииртышья. По мнению В.С. Зажигина, в фаунистической ассоциации из Нижней Ильинки помимо фауны крутогорского комплекса присутствует переотложенный материал из более древних верхнемиоценовых слоев. Внутри крутогорской свиты была выявлена инверсия геомагнитного поля, которую сопоставляют с границей магнитозон C3n4n и C3n3r (Гнибиденко, 2007) или с границей магнитозон C3n.2n и C3n.1r (Зыкин, 2009).

Алгабасский фаунистический комплекс из **бетекейской свиты** датируется второй половиной раннего плиоцена (MN15) по ассоциации *Sibirosmintus betekensis* Zazhigin et Lopatin 2002 и *Promimomys gracilis* (Kretzoi, 1959) (Зыкин и др., 1987; Зажигин, Лопатин, 2002; Зыкин, Зажигин, 2008). Малакофауна бетекейской свиты также позволяет отнести ее к верхам нижнего плиоцена (Зыкин и др., 1987; Zykin et al., 2007). Некоторые

магнитостратиграфические построения помещали границу инверсии Гилберт-Гаусс внутри бетекейской свиты, что позволяло датировать ее поздним плиоценом (Гнибиденко, 1989). Более поздние магнитостратиграфические исследования проводили данную границу уже внутри ливинской свиты, которая датируется как более молодая по отношению к бетекейской (Zykin et al., 2007; Зыкин, 2009). Ассоциированное с бетекейской свитой местонахождение Андреевка 2Б находится в районе Омского Прииртышья возле г. Омск (рис. 1).

К **верхнему плиоцену** Западной Сибири относится **селетинская свита**, которая охарактеризована кызыл-айгирским фаунистическим комплексом (Зыкин и др., 1987; Vasilyan et al., 2017). По наличию в составе селетинской фауны полевок *Mimomys polonicus* Kowalski, 1960 комплекс датируется поздним плиоценом (MN16). Остатки цокоров происходят из разреза в долине р. Бетеке в обрыве правого склона, в 1.5 км ниже устья р. Кызыл-Айгир и из разреза в окрестностях пос. Муккур (Зыкин и др., 1987, 1991; Vasilyan et al., 2017). Большая часть отложений селетинской свиты имеет прямую полярность и только в низах свиты была зафиксирована субзона обратной полярности (Зыкин и др., 1991). С учетом палеонтологических и палеоклиматических данных свита сопоставляется с зоной Гаусс (Зыкин и др., 1991). В некоторых работах дается более детальная привязка к магнитохронам C2An.1r и C2An.1n (Vasilyan et al., 2017).

Остатки цокоров из **нижнего плейстоцена** Западной Сибири были получены из отложений иртышской, карагашской и кочковской свит, а также из местонахождения Камень-на-Оби. Граница между плиоценом и плейстоценом на юге Западной Сибири соответствует границе между аксорской и иртышской свитами (Зыкин, Зажигин, 2008; Зыкин, Зыкина, 2009). **Иртышская свита** охарактеризована подпуск-лебяжынским фаунистическим комплексом, для которого специфична ассоциация *Borsodia petenyi* (Mehely, 1914), *Mimomys* ex gr. *pliocaenicus* Forsyth Major, 1902, *Cromeromys irtyshensis* Zazhigin, 1980 (= *Mimomys* (*Cromeromys*) *irtyshensis*) и *Mimomys reidi* Hinton, 1910 (Зажигин, 2009). В разрезе Лебяжье к иртышской свите относятся два слоя с остатками данной ассоциации видов полевок (Зажигин, 2009). Остатки цокоров известны только из верхнего слоя. Цокоры также присутствуют в местонахождении Камень-на-Оби (иногда обозначается как местонахождение Дурной Лог), фауну из которого традиционно относят к подпуск-лебяжынскому фаунистическому комплексу (Вдовин, Галкина, 1976; Зажигин, 1980, 2009). Отложения иртышской свиты в разрезах Подпуск и Лебяжье охарактеризованы преимущественно обратной магнитной полярностью с субзоной прямой полярности в нижней части разреза, что сопоставляется с верхами зоны Гаусс и низами зоны Матуяма (Зыкин и др., 1991). При этом слой с фауной из местонахождения Камень-на-Оби

характеризуется прямой намагниченностью (Вдовин, Галкина, 1976). По палеонтологическим и палеомагнитным данным иртышская свита датируется началом раннего плейстоцена (гелазием), однако фауна из местонахождения Камень-на-Оби иногда датируется более молодым возрастом, чем фауна из Подпуска и Лебяжья (Vasilyan et al., 2017).

Териокомплекс из муккурской свиты считается более молодым по сравнению с фауной из Подпуска и Лебяжьего, однако часто рассматривается как поздняя стадия подпуск-лебяжьиного комплекса (Архипов и др., 1993; Зажигин, 2009). В отличие от териофауны, малакофаунистический комплекс муккурской свиты обособливается от лебяжьиного комплекса (Зыкин и др., 1991; Зыкин, 2009). В долине р. Бетеке в отложениях муккурской свиты была выявлена обратная намагниченность, которая сопоставляется с магнитной зоной Матуюма (Зыкин и др., 1991). В.С. Зыкин (Зыкин, 2012; Зыкин, Зыкина, 2016) объединял иртышскую, барнаульскую и муккурскую свиты в иртышский горизонт с делением на два климатостратиграфических горизонта – нижний, относительно холодный иртышский и верхний, теплый муккурский. Иртышский подгоризонт сопоставлялся с претиглием, а муккурский – с тиглием (Зыкин и др., 2021). Таким образом, местонахождение Камень-на-Оби, возможно, относится к верхнему подгоризонту.

На муккурской свите в долине р. Бетеке с размывом залегает **карагашская свита**, низы которой имеют прямую намагниченность, а верхи – обратную (Зыкин и др., 1991; Зыкин, Зыкина 2009). В карагашской свите присутствуют две фаунистические ассоциации, приуроченные к низам и верхам свиты (Зажигин, 2009). Для нижнекарагашской фауны характерно наличие таких видов как *Mimomys* ex gr. *coelodus-pusillus* и *Borsodia* (*Kulundomys*) ex gr. *prolaguroides*. С учетом магнитостратиграфических данных нижнекарагашскую фауну можно отнести к эпизоду Олдувей (~1.94–1.78 млн. л.н.) (Zykin et al., 2007; Зажигин, 2009). К нижней части карагашской свиты приурочены изученные в диссертационном исследовании остатки цокоров. Фауна из верхней части карагашской свиты с обратной намагниченностью представлена ассоциацией *Mimomys pusillus* Mehely, 1914, *Borsodia* (*Kulundomys*) *prolaguroides* (Zazhigin, 1980), *Prolagurus pannonicus* (Kormos, 1930) и *Allophaiomys pliocaenicus* Kormos, 1932. По В.С. Зажигину (2009) верхнекарагашская фауна является ранней стадией раздольинского комплекса.

Типовая фауна раздольинского комплекса выделана из местонахождения Раздолье и характеризуется ассоциацией *Prolagurus pannonicus*, *Allophaiomys pliocaenicus* и *Stenocranius hintoni* (Зажигин, 1980). Местонахождение Раздолье относится к **кочковской свите** или к **кочковскому горизонту**, однако объем данных стратонав и их статус дискуссионные (Адаменко, 1971; Зажигин, 1980; Архипов и др., 1997; Волкова и др., 2016). О.М. Адаменко

(1971) отмечал, что пачки озерно-аллювиальных и делювиально-пролювиальных глин и суглинков, которые объединяют в кочковскую свиту, довольно сильно отличаются по составу ископаемой фауны. На юго-западе Приобского плато в кочковской свите выделялись три пачки – нижняя (троицкая), средняя (кизихинская) и верхняя (раздольинская). Позднее В.С. Зажиговым (1980) было показано, что разные слои троицкой пачки содержат разновозрастные териокомплексы. Фауна из слоя 2 стратотипа троицкой пачки была отнесена к бетекейскому комплексу, при этом часть остатков из вышележащего слоя 3 оказалась переотложенной. Фауна из кизихинской пачки изначально выделялась в отдельный териокомплекс, который считался промежуточным между подпуск-лебяжбинским и раздольинским (Зажигин, 1980). Позднее был доказан переотложенный характер фауны в стратотипе кизихинской пачки с содержанием разновозрастных ассоциаций (Унифицированная региональная стратиграфическая..., 2000; Зажигин, 2009). В унифицированной стратиграфической схеме четвертичных отложений Западно-Сибирской равнины (2000) вместо кочковской свиты обозначается кочковский горизонт, в состав которого на территории Приобско-Предалтайского района входят барнаульская свита и кубанские и ерестнинские слои.

В диссертационной работе исследованы остатки цокоров из стратотипа кизихинской пачки (местонахождение Кизиха) и из местонахождений с раздольинской фауной – Раздолье, Маханово, Гоньба 1, Шелаболиха 3, Малиновка 2. Стоит отметить, что А.А. Круковер обозначал фауну из местонахождений Шелаболиха 3 и Малиновка 2 как западносибирский аналог петропавловской и карай-дубинской фауны Восточной Европы (Круковер, 1992; Krukover, 2007). В.С. Зажигин (2009) определял данную фауну в Западной Сибири как позднюю стадию развития раздольинского комплекса. Отличительная особенность данной ассоциации – первое появление некорнезубых цокоров в палеонтологической летописи Западной Сибири (Круковер, 1992; Krukover, 2007). Местонахождения Гоньба 1, Шелаболиха 3 и Малиновка 2 относятся к кротовинам в прослоях ископаемых почв (Круковер, 1992; Архипов и др., 1997). Местонахождение Гоньба 1 относится к кочковской свите, однако вопрос о приуроченности местонахождений Шелаболиха 3 и Малиновка 2 является дискуссионным (Архипов и др., 1997). Слои, относимые к кочковской свите в разрезе Малиновка, имеют обратную намагниченность (Архипов и др., 1997). Данные отложения также были датированы термолюминесцентным методом возрастом >1.3 млн л.н. (Архипов и др., 1997), однако сам метод подвергался критике (Shlukov et al., 1993) и в настоящее время полученные датировки не учитываются (Krukover, 2007).

На кочковской свите в разрезе Малиновка залегают отложения аллювиальных песков со сформированными на них палеопочвами, которые выделяются в малиновский

педокомплекс и к которому приурочено местонахождение Малиновка 2 (Круковер, 1992; Архипов и др., 1997). По мнению В.С. Зыкиной и А.А. Круковера данные слои сопоставляются с терминальной стадией магнитохрона Матуяма после эпизода Харамильо (Архипов и др., 1997), что соответствует низам **краснодубровской свиты** (Кузьмина и др., 2003). С.А. Архипов придерживался иной точки зрения и сопоставлял малиновский аллювий и педокомплекс с магнитохроном Матуяма до эпизода Харамильо и не включал их в состав краснодубровской свиты (Архипов и др., 1997). Таким образом, фауна местонахождений Малиновка 2 и Шелаболиха 3 датируются двумя близкими временными диапазонами в рамках терминального раннего плейстоцена.

Сама краснодубровская свита представлена в ряде разрезов переслаивающимися лессами, почвами и различными аллювиальными отложениями (Круковер, 1992; Архипов и др., 1997; Кузьмина и др., 2003). Изначально к краснодубровской свите относили отложения, залегающие выше кочковской свиты в зоне левобережья Оби (Мартынов, 1957; Круковер, 1992). Впоследствии объем краснодубровской свиты пересматривался, как и граница между кочковской и краснодубровской свитами (Архипов и др., 1997). Часть исследователей определяла краснодубровскую свиту в объеме среднего и позднего плейстоцена (Кузьмина и др., 2003). Другие считали кочковскую и краснодубровскую свиты невалидными стратиграфическими подразделениями и вместо них выделяли володарскую, телеутскую и калманскую свиты (Зудин, 1980). В унифицированной стратиграфической схеме четвертичных отложений Западно-Сибирской равнины (2000) объем краснодубровской свиты соответствует талагайкинскому, шайтанскому, тобольскому, самаровскому, ширтинскому и тазовскому горизонтам Западной Сибири. В пояснительной записке к схеме приводится особое мнение В.С. Зыкина, С.П. Казьмина и Л.А. Магаева с предложением о возведении краснодубровской свиты в ранг серии с расчленением на новые свиты, которые были бы увязаны с лессово-почвенными комплексами.

В виду дискуссионности количества и объема четвертичных свит на юге Западной Сибири, в диссертационной работе сделан упор на корреляцию местонахождений с фаунистическими комплексами и ассоциациями, выделенными В.С. Зажигиным (1980, 2009). В палеонтологической летописи Западной Сибири раздольинский териокомплекс сменяется вяткинским (Зажигин, 1980). Для вяткинского комплекса характерно исчезновение полевок рода *Allophaiomys*, наличие последних представителей родов *Mimomys*, *Cromeromys* и *Prolagurus*, а также первое появление *Lagurus*, приуроченное к поздней стадии развития комплекса (Зажигин, 1980; Krukov, 2007). Стратиграфическое распространение вяткинского комплекса соответствует первой половине среднего плейстоцена и очень короткому промежутку конца раннего плейстоцена (Krukov, 2007). А.А. Круковер разделял

вяткинский комплекс на три стадии по эволюционному уровню полевков (Круковер, 1992; Krukover, 2007). К ранней стадии комплекса относится местонахождение Гоньба 2; к средней – Белово 2 и Малиновка 3; к поздней – Гоньба 3.

Во второй половине среднего плейстоцена в Западной Сибири на смену вяткинскому териокомплексу приходит фауна современного типа, в которой отличия между разновозрастными выборками не достигают родового уровня (Зажигин, 1980). Отдельно стоит отметить местонахождения Татарка и Калманка, по материалу из которых В.С. Зажигин (1980) выделил вид *Arvicola kalmankensis* Zazhigin, 1980 как предковый для *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758) (= *Arvicola amphibius*). Данные местонахождения были датированы второй половиной среднего плейстоцена (Зажигин, 1980). Другое местонахождение с остатками цокоров – Бобково было датировано в диапазоне от второй половины среднего плейстоцена до позднего плейстоцена (Зажигин, 1980). В настоящий момент В.С. Зажигин определяет (устное сообщение) фауну Бобково как позднеплейстоценовую. Поздним плейстоценом и голоценом датированы местонахождения 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 (Русанов, Орлова, 2013; Golovanov et al., 2024). Для местонахождений т.н.-6517, т.н.-6595 и т.н.-6611 были опубликованы радиоуглеродные датировки, установившие голоценовый возраст местонахождений (Русанов, Орлова, 2013).

Отдельно стоит отметить материалы из Бачатского, Моховского и Новосергеевского карьеров на территории Кузбасса. По данным Зудин и др. (1982), в этих карьерах вскрываются отложения разновозрастных плейстоценовых свит из которых происходят остатки цокоров. В настоящее время коллекции из данных карьеров хранятся в ИСиЭЖ СО РАН, однако с момента сбора многие образцы из разновозрастных свит были перемешаны между собой, а у некоторых образцов пропали этикетки. В диссертационной работе образцы из Кузбасса используются для палеобиогеографических реконструкций, но не используются в систематическом описании.

На территории **Предуралья** находятся три местонахождения, материал из которых был изучен в ходе исследования – Аккулаево, Симбугино и Чуй-Атасево. Местонахождение Аккулаево находится в аккулаевском карьере в окрестностях д. Аккулаево в 9 км к югу от г. Давлеканово (Сухов, 1970). Возраст местонахождения является предметом дискуссий (Сухов, 1970; Тесаков, 2004; Danukalova et al., 2019; Yakovlev et al., 2019). Изначально В.П. Сухов (1970) датировал аккулаевскую фауну ранним плейстоценом, сопоставляя ее с хапровским фаунистическим комплексом Восточной Европы. Позднее ассоциация мелких млекопитающих из Аккулаево датировалась как позднеплиоценовым (Тесаков, 2004), так и раннеплейстоценовым возрастом (Agadjanian, Danukalova, 2002). Последние исследования

датировали отложения с аккумуляевской фауной (также обозначаемые как аккумуляевская свита или горизонт) второй половиной среднего акчагыла, что соответствует первой половине раннего плейстоцена (Danukalova et al., 2019).

С фауной из Аккулаево В.П. Сухов (1977) сопоставлял микротериофауну из местонахождения Симбугино, считая ее незначительно примитивнее. Разрез Симбугино находится в 1 км северо-восточнее д. Симбугино рядом с ручьем Баткан (приток р. Кармасан) (Яхимович и др., 1977). С более древним возрастом симбугинской териофауны по сравнению с аккумуляевской соглашались А.С. Тесаков (2004) и А.К. Агаджанян (Agadjanian, Danukalova, 2002), но, как и в случае с местонахождением Аккулаево, датировали ее разным временем. Разные авторы относили основные костеносные слои из разреза Симбугино к кумурлинской свите (Agadjanian, Danukalova, 2002), кумурлинскому горизонту (Плиоцен..., 1981) или к чистопольскому горизонту (Тесаков, 2004). Стоит отметить, что в работе, где местонахождение Симбугино отнесено к кумурлинской свите (Agadjanian, Danukalova, 2002), в стратиграфической колонке Симбугино помещено на уровень, соответствующей зилим-васильевской свите.

На левом берегу р. База ниже д. Чуй-Атасево располагается разрез Чуй-Атасево и приуроченное к нему одноименное местонахождение (Сухов, 1976). Мелкие млекопитающие из местонахождения Чуй-Атасево были отнесены В.П. Суховым (1976) к тираспольскому фаунистическому комплексу, что позволило датировать их первой половиной среднего плейстоцена. Само местонахождение Чуй-Атасево относили к Чуй-Атасевской свите (Яхимович и др., 1987). Позднее в разрезе Чуй-Атасево было выделено несколько слоев с остатками тираспольской фауны, включающие остатки цокоров (Danukalova et al., 2016). В частности род *Myospalax* был отмечен в базавском и атасевском горизонтах (Danukalova et al., 2016). В диссертационном исследовании все слои в разрезе Чуй-Атасево, содержащие тираспольскую фауну и остатки цокоров, обозначаются как местонахождение Чуй-Атасево.

2.3. Восточносибирские и монгольские местонахождения цокоровых

Наиболее древний материал из разрезов Монголии, который был изучен в диссертации, происходит из низов песчаной пачки А хиргис-нурской свиты в разрезе Явор 1 (местонахождение Явор). Данное местонахождение находится в Котловине Больших Озер на северо-западе Монголии в районе тракта Явор рядом с устьем р. Дзабхан севернее пос. Дзабхан (Зажигин, Лопатин, 2001). Из нижней части разреза Явор был выделен ихтиофаунистический комплекс, который Е.К. Сычевская (1989) коррелировала с комплексом из пачки А хиргис-нурской свиты. Возраст хиргис-нурской свиты является дискуссионным (Девяткин, 1981; Сычевская, 1989; Sizov et al., 2024). В настоящее время

мнения о возрасте низов пачки Б варьируют от терминального позднего миоцена (Певзнер и др., 1982; Sizov et al., 2024) до раннего плиоцена (Жегалло, 1978; Девяткин, 1981; Sotnikova, Rook, 2010), что связано с проведением границы миоцена и плиоцена внутри пачки А или внутри пачки Б. Из местонахождения Явор были описаны *Dipus essedum* Zazhigin et Lopatin 2001, *Jaculodipus yavorensis* Zazhigin et Lopatin 2001, *Microtodon* sp. и др. (Девяткин, 1981; Зажигин, Лопатин, 2001). Стоит отметить, что в яворской териофауне отсутствуют представители рода *Aratomys* Zazhigin, 1977, которые характерны для раннеплиоценовых местонахождений Монголии (Девяткин и др., 1984). По мнению В.С. Зажигина (устное сообщение) местонахождение Явор следует датировать терминальным поздним миоценом (верхи биозоны MN13).

К **нижнему плиоцену** Монголии относятся местонахождения Орхон 1А и Идер, материал из которых был изучен в диссертации. Разрез Орхон 1 находится в Северной Монголии на правом берегу р. Орхон в 6.5 км ниже моста у сомона Орхон (Девяткин и др., 1982; Зажигин, 1989). Местонахождение Орхон 1А приурочено к верхам слоя 8 в разрезе Орхон 1 (слой щебнисто-глинистых красновато-бурых пород). Местонахождение содержит множество остатков мелких млекопитающих, которые были выделены в орхонский фаунистический комплекс (Зажигин, 1989). Для данного комплекса характерно наличие таксонов, которые известны из верхов верхнего миоцена и низов нижнего плиоцена. На основе эволюционного уровня мелких млекопитающих В.С. Зажигин (1989) предложил считать неверными ранее полученные радиологические датировки возрастом 3.1 млн л.н. (Девяткин и др., 1982) из подстилающих слой 8 базальтов. При этом установить более точный возраст комплекса (поздний миоцен или ранний плиоцен) на тот момент не представлялось возможным.

Местонахождение Идер, обнаруженное Н.А. Кориной и В.П. Чичаговым, находится на правом берегу р. Идер в аймаке Дзапхан, в 30 км выше по течению от сомона Тосонцэнгэл. Идерская ископаемая фауна более молодая по сравнению с орхонским комплексом и определяется как промежуточная между орхонским и чикойским териокомплексами (Зажигин, 1989). Для этой ассоциации характерно наличие полевок рода *Aratomys*, что позволяет датировать ее ранним плиоценом. По мнению В.С. Зажигина (устное сообщение) представители рода *Aratomys* из Идера более прогрессивные, чем типичный *Aratomys multifidus* из местонахождений, датированных биозонной MN14. Таким образом, В.С. Зажигин считает, что идерская териофауна может датироваться верхами биозоны MN14 или низами MN15. Также из местонахождения Идер был описан вид тушканчиков из подсемейства Dipodinae – *Stylodipus iderensis* Zazhigin et Lopatin, 2001 (Зажигин, Лопатин, 2001).

К **верхнему плиоцену** Монголии относятся местонахождения Шамар, Орхон 1Б и Шара-Манхатай. Разрез Шамар расположен в районе сомона Шамар на левом берегу р. Орхон, на северном склоне останца Их-Буриг, который ранее также обозначался как Их-Бургэ (Лискун, Бадамгарав, 1977). Ископаемая фауна была найдена в слоях 2 (красновато-бурые песчано-алевритистые отложения), 3 (белесые, красновато-бурые и серые пески и песчанистые алевриты), 4 (глыбово-щебнистые отложения) и 6 (щебнистые отложения с преобладанием обломков тальково-хлористых сланцев) (Зажигин, 1989). Вся ископаемая фауна разреза Шамар рассматривалась В.С. Зажиным (1989) как единый фаунистический комплекс в рамках одного местонахождения. При этом В.С. Зажигин отмечал некоторые эволюционные различия между полевыми из слоя 2 и слоя 3. Шамарская фауна сопоставляется с забайкальским чикойским фаунистическим комплексом и на этом основании датируется поздним плиоценом. Для данного комплекса характерно наличие представителей родов *Villanyia* и *Miomys*, эволюционный уровень развития которых В.С. Зажигин (1989) сопоставлял с аналогичными полевыми раннего виллафранка Европы и Западной Сибири. М.В. Сотникова (1980) выделила в фауне Шамара ассоциацию *Meles suillus* Teilhard, 1945 и *Pannonictis pachygnatha* (Teilhard et Piveteau, 1930) (*Eirictis pachygnatha* по Qiu et al., 2004), которую считала стратиграфическим репером для раннего виллафранка Центральной Азии. К чикойскому фаунистическому комплексу также можно отнести фауну из местонахождения Шара-Манхатай, расположенного на левом берегу р. Селенга в окрестностях сомона Шара-Манхатай и местонахождения Орхон 1Б, слой 6 в разрезе Орхон 1 (Зажигин, 1989).

В Забайкалье находятся два верхнеплиоценовых местонахождения с остатками цокоров – Береговая и Удунга. Оба местонахождения относят к тологойской (Ербаева и др., 2005) или чикойской свите (Alexeeva et al., 2001; Калмыков, 2017). М.А. Ербаева выделяла в тологойской свите три последовательно сменяющихся териокомплекса – удунгский (MN16), чикойский (MN16) и итацинский (MN17) (Erbajeva, Alexeeva, 2000; Ербаева и др., 2005). Фауна из местонахождения Береговая является типовой для чикойского фаунистического комплекса (Вангенгейм и др., 1966; Ербаева и др., 2005). Само местонахождение приурочено к выходу красноцветных глин и песков на правом берегу р. Чикой в окрестностях заимки Береговая. Северо-западнее Береговой, в районе оз. Гусиное на левом борту долины р. Темник в окрестностях д. Удунга находится местонахождение Удунга (Erbajeva et al., 2003; Калмыков, 2017). В работах М.А. Ербаевой, Н.В. Алексеевой и Ф.И. Хензыхеновой фауна из местонахождения Удунга определяется как более древняя по отношению к чикойскому комплексу и выделяется в отдельный удунгский териокомплекс, но также в рамках биозоны MN16 (Erbajeva, Alexeeva, 2000; Alexeeva et al., 2001; Erbajeva et al., 2003; Ербаева и др.,

2005). Н.П. Калмыков (2017) датировал удунгскую фауну биозоной MN15, то есть второй половиной раннего плиоцена, по ассоциации *Kowalskia*, *Promimomys* и *Mimomys*, а также наличию остатков *Archidiskodon*. В диссертационной работе удунгская фауна рассматривается в рамках биозоны MN16, как и местонахождение Береговая.

К низам **нижнего плейстоцена** В.С. Зажигин (1989) относил местонахождения Бурал-Обо А, Бурал-Обо Б, Орхон 1В и Орхон 2А, фауну из которых выделял в бурал-обинский фаунистический комплекс. Фауна из данных местонахождений характеризуется близким уровнем развития *Villanyia* (*Shamaromys*) и *Mimomys* ex gr. *hintoni-coelodus*. Местонахождение Орхон 1В приурочено к слою 4 (песок серовато- и буровато-желтый) в разрезе Орхон 1 (Зажигин, 1989), местоположение которого приводится выше в тексте. В 3 км ниже по течению р. Орхон от разреза Орхон 1 находится разрез Орхон 2. Местонахождение Орхон 2А приурочено к слою 9 (песок слабоглинистый, с прослоями щебня). Разрез Бурал-Обо находится на правом берегу р. Орхон несколько выше по течению от разреза Шамар (Зажигин, 1989). Местонахождение Бурал-Обо А относится к слою 6 (алеврит буровато-серый) в разрезе Бурал-Обо, а Бурал-Обо Б – к слою 5 (чередование прослоев красно-бурых алевритов с прослоями песчаных алевритов). М.А. Ербаева и Н.В. Алексеева (Erbajeva, Alexeeva, 2000) сопоставляли бурал-обинский комплекс с итанинским, в то время как В.С. Зажигин (1989) считал бурал-обинский комплекс древнее итанинского. В диссертационной работе бурал-обинский комплекс рассматривается в том же стратиграфическом положении, что и западносибирский подпуск-лебяжинский и восточноевропейский хапровский фаунистические комплексы.

Фауна из местонахождения Орхон 2Б (слой 5, верхняя пачка буроцветных глин и суглинков в разрезе Орхон 2) была отнесена В.С. Зажиным (1989) к булганскому фаунистическому комплексу. По уровню развития видов рода *Villanyia* комплекс считается более молодым, чем бурал-обинский. М.А. Ербаева и Н.В. Алексеева (2000) сопоставляли булганский комплекс с додогольским, то есть датировали его возрастом моложе итанинского. В.С. Зажигин (1989) считал булганский комплекс древнее итанинского, но отмечал, что точное определение возраста данного комплекса затруднено. В диссертационной работе фауна из Орхон 2Б датируется в рамках первой половины раннего плейстоцена (гелазия), но моложе фауны из Бурал-Обо А, Бурал-Обо Б, Орхон 1В и Орхон 2А. Рядом с разрезом Орхон 2 находится овраг, в верхней части которого присутствуют пески и гравийники. К данным отложениям приурочено местонахождение Орхон 3. Согласно определениям В.С. Зажигина (устное сообщение) ископаемая фауна из Орхон 3 сопоставима с фауной из Орхон 2Б.

К верхам нижнего плейстоцена относится местонахождение Налайха, расположенное на левом берегу р. Тола, рядом с сомоном Налайха выше по течению от г. Улан-Батор (Жегалло и др., 1982). Основные находки фауны в разрезе происходят из слоев 6 и 7, остатки цокоров приурочены к слою 7 (серовато-серый и буровато-желтый песок). Фауна из данных слоев обозначалась как единый териокомплекс, который датировался в диапазоне от конца раннего до второй половины среднего плейстоцена (Жегалло и др., 1982; Девяткин и др., 1989). Позднее выдвигались предположения об ограничении возраста налайхской фауны только терминальным ранним плейстоценом (Eisenmann, Kuznetsova, 2004).

В районе северного Прибайкалья (верховья р. Лена) к нижнему плейстоцену относятся местонахождения Никилей, Качуг, Манзурка, Подток, Черем-Хаем, Малые Голы 1 и Малые Голы 3. Р.С. Адаменко (1975, 1976) датировала фауну из данных местонахождений двумя стратиграфическими уровнями: Черем-Хаем, Подток и Малые Голы 1 сопоставлялись с западносибирским подпуск-лебяжинским и восточноевропейским хапровским териокомплексами, а Никилей, Качуг, Манзурка и Малые Голы 3 с западносибирским раздольинским и восточноевропейским таманским териокомплексами. При этом по эволюционному уровню полевок фауна из Малые Голы 1 определялась как аналог позднехапровской и возможно даже псекупской фауны (Адаменко, 1976). Сам разрез Малые Голы находится в карьере у станции Малые Голы и является стратотипическим для ангинской свиты, к которой относятся местонахождения Малые Голы 1 и Малые Голы 3 (Адаменко, 1975). Позднее разрез был переизучен (Ербаева и др., 2017; Тесаков, 2021; Zelenkov et al., 2023). По мнению М.А. Ербаевой и соавторов (2017) остатки мелких млекопитающих в различных фаунистических горизонтах ангинской свиты близки по возрасту и составляют единый фаунистический комплекс, который сопоставляется с подпуск-лебяжинским комплексом Западной Сибири и итанцинским комплексом Забайкалья. Примечательно, что в ходе более поздних исследований разреза (Ербаева и др., 2017) не были обнаружены некорнезубые полевки родов *Lagurodon* и *Allophaiomys*, которые были указаны в работе Р.С. Адаменко (1975) и которые служат важным биостратиграфическим репером. Важно отметить, что в сборах Р.С. Адаменко широко представлены остатки цокоров, в то время как в более поздних работах цокоровые отсутствуют в таксономических списках (Ербаева и др., 2017; Сизов и др., 2017).

Остатки цокоров из **среднего плейстоцена** Забайкалья представлены в диссертационной работе коллекцией из местонахождения Додогол. Разрез расположен на территории Республики Бурятия на правом берегу р. Уда в 0.7–1 км ниже по течению от улуса Додогол (Вангенгейм и др., 1966). По остаткам из слоя 1 (серые пески) В.С. Зажигиным был определен комплекс териофауны, который может быть датирован

первой половиной среднего плейстоцена (Вангенгейм и др., 1966). Именно к этому комплексу относятся изученные в работе остатки цокоров. Позднее, в разрезе Додогол было выделено несколько фаунистических горизонтов (Alexeeva, 2006; Alexeeva, Erbajeva, 2008; Erbajeva et al., 2013). Изначально описанное местонахождение Додогол (Вангенгейм и др., 1966) по фауне сопоставимо с Додогол 3 и Додогол 4 в определении Н.В. Алексеевой и М.А. Ербаевой (Alexeeva, Erbajeva, 2008, 2013).

2.4. Методы

Основной фокус исследования был направлен на изучение внешнего и внутреннего строения моляров цокоров. За счет относительной твердости и небольших размеров коренные зубы хорошо сохраняются и имеют наибольшую выборку среди известных остатков *Myospalacidae*. Также коренные зубы, в особенности первые моляры, имеют ряд признаков, позволяющих диагностировать их до видового и даже подвидового уровня. Среди внешних признаков, наиболее диагностичными являются форма окклюзиальной поверхности и дентиновых трактов, а также соотношение фаз роста на разных сторонах зубов.

Этапы формирования корней, дентиновых или эмалевых стенок можно описать в рамках классификации фаз роста, зубов предложенной В. фон Кенигсвальдом (Koenigswald, 1993, 2011). В данной классификации процесс роста зуба соответствует четырем стадиям: I – формирование бугорчатой окклюзиальной поверхности; II – формирование боковых эмалевых стенок; III – формирование дентиновой стенки; IV – формирование корней. Продолжительность данных фаз относительно общего онтогенеза может отличаться как у разных таксонов, так и у разных зубов одной особи. Более того, даже на одном зубе, продолжительность фаз роста на разных сторонах может различаться (Koenigswald, 2011). Пролонгация в онтогенезе одних фаз роста относительно других приводит к существенной специализации зубной системы. Например, клыки хищных млекопитающих являются результатом пролонгации первой фазы роста, в то время как у многих травоядных животных происходит пролонгация второй и третьей фазы. В эволюции многих групп грызунов, развитие гипсодонтии моляров обусловлено ускорением формирования бугорчатой окклюзиальной поверхности при увеличении продолжительности формирования боковых эмалевых стенок (Koenigswald, 2011). Благодаря этому моляры гипсодонтных грызунов имеют высокую коронку и плоскую окклюзиальную поверхность (бугорки стираются на очень ранних стадиях онтогенеза). Для многих ископаемых позднечетвертичных и раннеплейстоценовых видов цокоровых характерна асимметрия в продолжительности фаз роста на разных сторонах зубов (рис. 3). У большинства ископаемых коренных зубов *m1* преобладает

фаза роста эмалевой стенки, а на буккальной (внешней) – фаза роста дентиновой стенки. Для верхних коренных зубов характерна обратная зависимость.

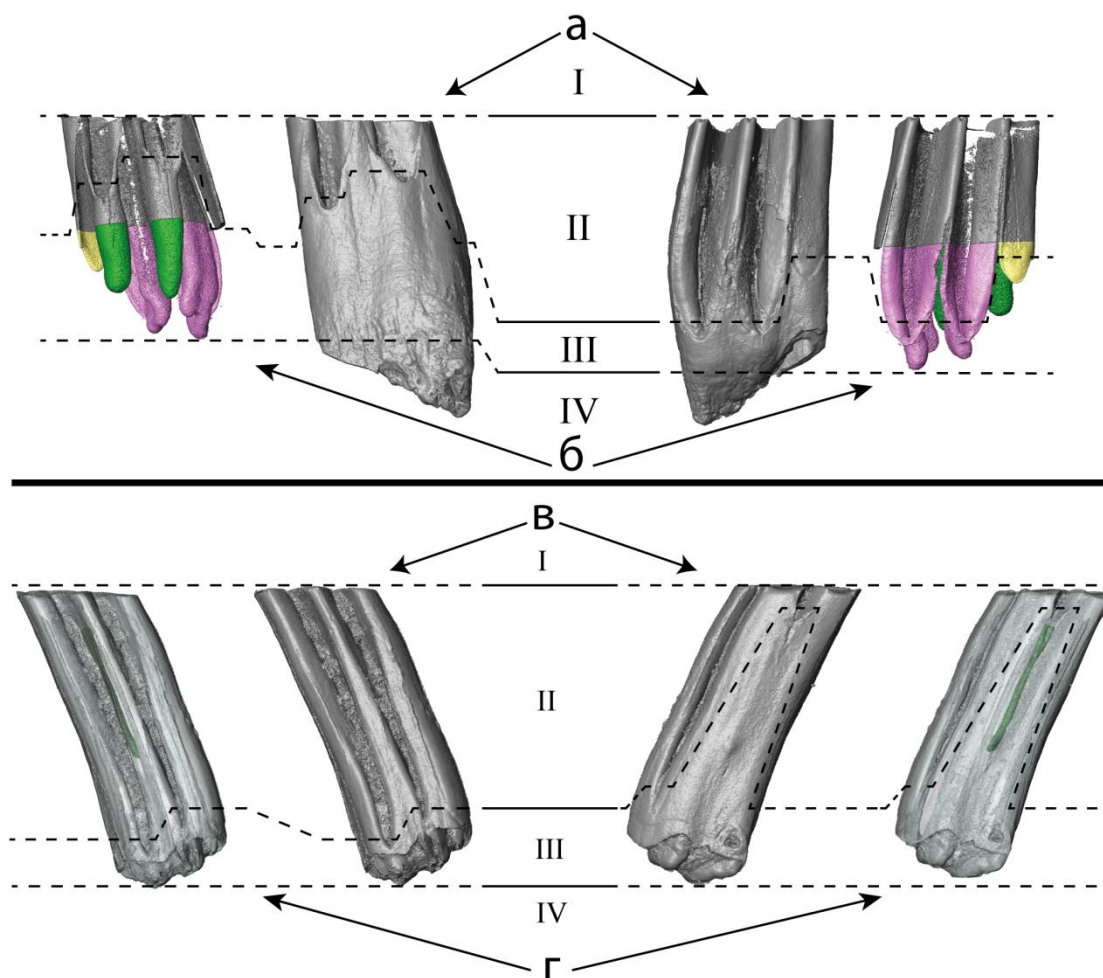


Рисунок 3 – Классификация фаз роста зуба на примере m1 (SSC Udg 603, *Episiphneus pentasolenis*) и M1 (экз. ГИН, № 664/1639, *Sibirosiphneus razdoleanensis*). I – формирование бугорчатой окклюзионной поверхности; II – формирование боковые эмалевых стенок; III – формирование дентиновой стенки; IV – формирование корней. а–б, 3D-модель SSC Udg 603 (m1): а, с дентином; б, без дентина; первые две лингвальные эмалевые трубки обозначены фиолетовым цветом, третья – желтым; две буккальные эмалевые трубки обозначены зеленым цветом. в–г, 3D-модель экз. ГИН, № 664/1639 (M1); в, непрозрачная проекция; г, полупрозрачная проекция. Зеленым цветом обозначено внутреннее пространство второй лингвальной эмалевой трубки

Половая зрелость у цокоров наступает относительно рано, в то время как изменения в структуре моляров могут происходить на протяжении всего онтогенеза (Галкина, Надеев, 1980; Golovanov, Zazhigin, 2025). Дискуссионным является определение точного индивидуального возраста ископаемых *Myospalacidae* по молярам, так как затруднительно установить насколько продолжительность жизни вымерших видов соотносится с таковой у современных форм. Скорее всего, экземпляры корнезубых цокоров с почти полностью стертыми коронками принадлежат самым старым особям, поскольку при полном износе

коронки перетирание пищи становится невозможным. Учитывая всю возможную неточность проведения аналогий с современными видами (Галкина, Надеев, 1980), можно предположить, что возраст особей плиоценовых и раннеплейстоценовых цокоров со стертыми коронками мог достигать 2–3 лет. Примеры возрастных стадий m1 и M1, определяемых по морфологии моляров, представлены в онтогенетических схемах, сделанных на основе выборки из местонахождения Шамар (рис. 4, 5).

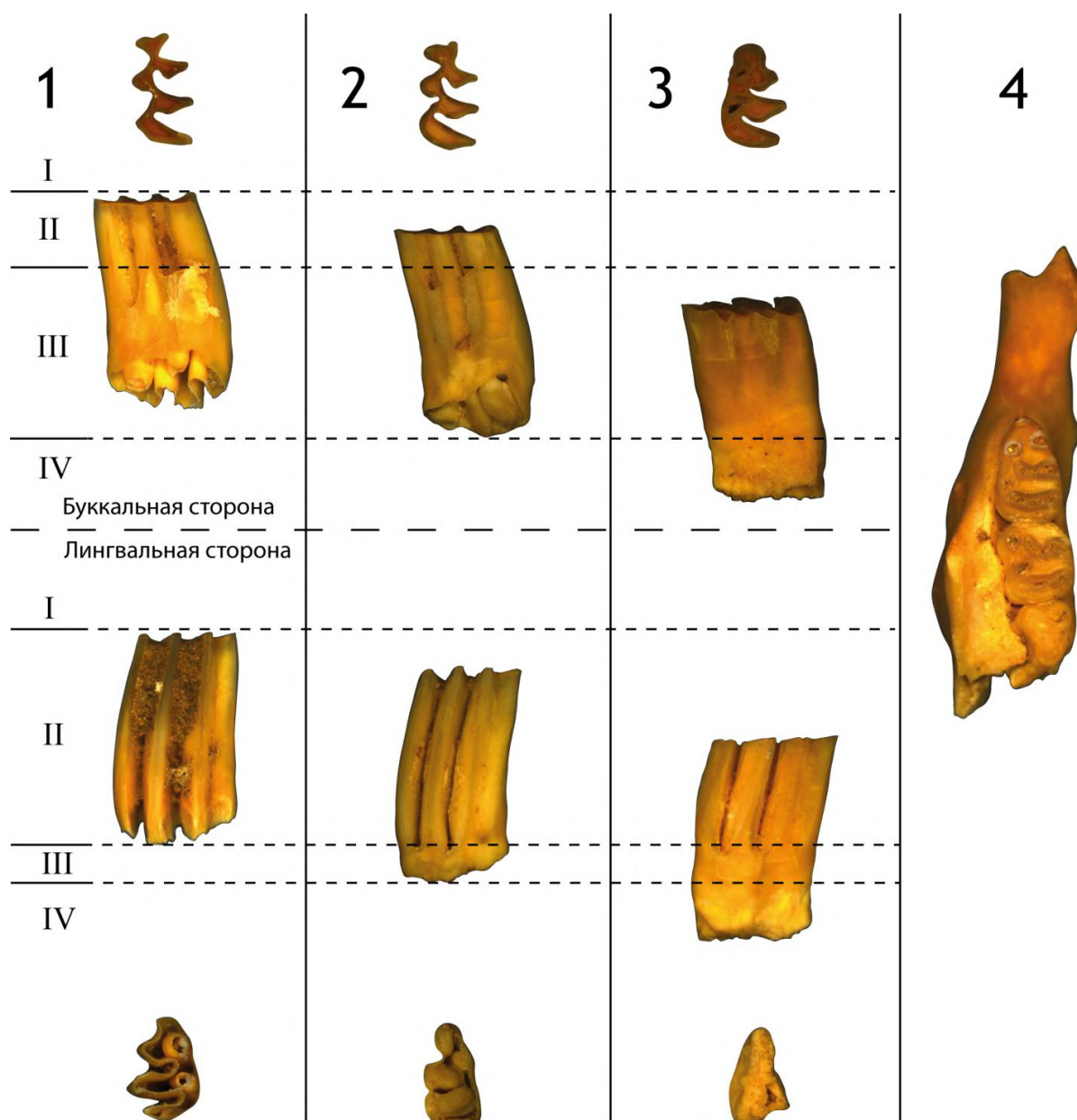


Рисунок 4—Онтогенетическая схема m1 *Episiphneus pentasolenis* из местонахождения Шамар. Арабскими цифрами обозначены выделенные онтогенетические стадии: 1 – зуб с несформированным основанием коронки (экз. ГИН, № 970/1020); 2 – основание коронки сформировано, но входящие углы на окклюзионной поверхности не замкнуты (GIN 970/1021); 3 – корни сформированы, первый буккальный входящий угол закрыт (экз. ГИН, № 970/1022); 4 – зуб с почти стертой коронкой, все входящие углы закрыты (экз. ГИН, № 970/1002). Римскими цифрами обозначены фазы роста зуба. Все образцы усреднены до одного размера

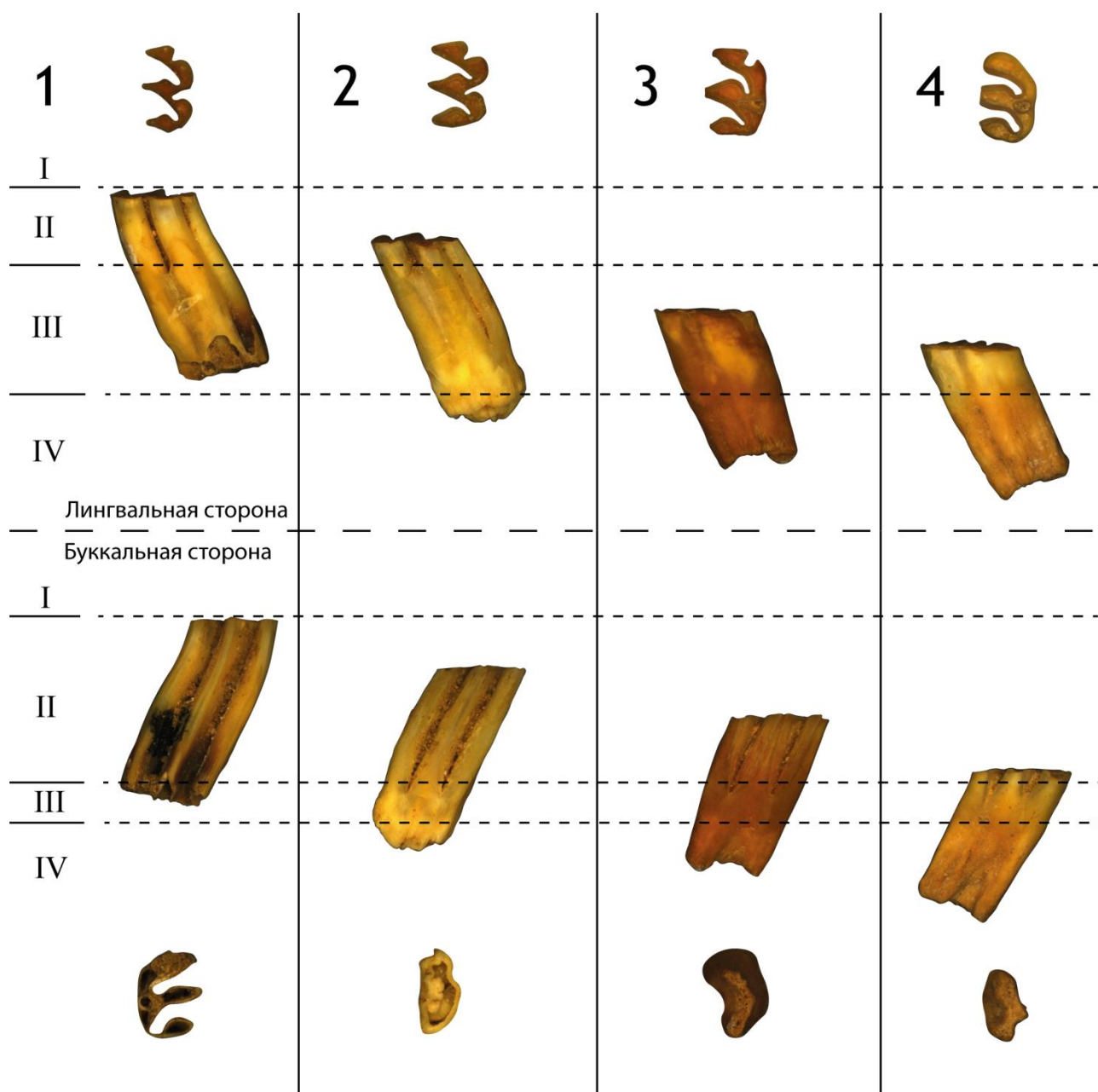


Рисунок 5 – Онтогенетическая схема M1 *Episiphneus pentasolenis* из местонахождения Шамар. Арабскими цифрами обозначены выделенные онтогенетические стадии: 1 – зуб с несформированным основанием коронки (экз. ГИН, № 970/1160); 2 – основание коронки сформировано, но входящие углы на окклюзионной поверхности не замкнуты (экз. ГИН, № 970/1161); 3 – корни сформированы, второй лингвальный входящий угол закрыт (экз. ГИН, № 970/1165); 4 – зуб с почти стертой коронкой (экз. ГИН, № 970/1166). Римскими цифрами обозначены фазы роста зуба. Все образцы усреднены до одного размера

По мере эволюционного развития гипсодонтии моляров в филетических линиях цокоровых продолжительность фаз роста в онтогенезе менялась, что является примером гетерохронии. Из-за этого признаки, которые были использованы для выделения онтогенетических стадий у плиоценовых и гелазийских цокоров, неприменимы для более поздних выборок. В частности, при полной редукции корней пропадает такой важный признак для определения сенильных (старых) особей как полное истирание коронки. Для

ископаемых и современных некорнезубых цокоров в качестве возрастных признаков использовалась морфология окклюзиальной поверхности и морфология эмалевых трубок (для тех таксонов, у которых они присутствуют).

Чтобы оценить направление и степень гетерохронных изменений в линиях цокоровых Северной Азии были созданы гетерохронные схемы для M1. Как и в онтогенетических схемах, все образцы были усреднены до одного размера, чтобы оценить пропорции фаз роста относительно друг друга без учета размерных погрешностей. Для лингвальной стороны нижняя граница фазы II (формирование эмалевой стенки) в этих схемах определялась по уровню закрытия второго входящего лингвального угла, для буккальной – по уровню закрытия первого входящего буккального угла. Нижняя граница фазы III (формирование дентиновой стенки) для обеих сторон определялась по базальной части буккальных эмалевых трубок, так как данный уровень у большинства плиоценовых и гелазийских образцов совпадает с началом формирования корней, то есть верхней границы фазы IV.

Эволюционные изменения в линиях цокоровых также могут быть оценены по высоте дентиновых трактов (Zheng, 1994, 2017). Дентиновые тракты представляют собой участки дентина, тянущиеся от дентиновой стенки и проникающие в эмалевые боковые стенки. Как правило, дентиновые тракты образуют узкие полосы дентина на боковых стенках коронки. Эволюционное развитие дентиновых трактов совпадает с редукцией корней и увеличением высоты коронки, тем самым являясь хорошим индикатором уровня гипсодонтии. Также за счет своей формы дентиновые тракты удобно использовать в морфометрических исследованиях. В некоторых случаях промеры дентиновых трактов на одном образце позволяют определить разницу в высоте передних и боковых эмалевых стенок.

В диссертационной работе для измерения дентиновых трактов была использована схема промеров, предложенная Ш. Чженом (Zheng, 1994, 2017), с дополнениями (рис. 6). В частности, чтобы отобразить разницу в высоте передних и боковых эмалевых стенок M1 и m1, были введены дополнительные промеры передних лингвальных трактов (рис. 6а, 6б). Помимо дентиновых трактов, для некоторых видов использовался промер r1 (рис. 6в), позволяющий оценить расстояние от лингвальной эмалевой стенки m1 до точки разделения корней (Zheng, 2017). Обозначения внешних структурных элементов (входящие углы и дентиновые призмы) даны в соответствии с общепринятой для цокоровых терминологией (Liu et al., 2014; Zheng, 2017). Для M1 рецентных и ископаемых алтайских цокоров (*Myospalax myospalax*) были сделаны дополнительные промеры BRA-1 – LRA-2 (рис. 6г), показывающие степень изолированности дентиновых призм и закрытости угла LRA-2. Большинство фотографий ископаемых образцов было сделано в Палеонтологическом

институте им. А.А. Борисяка РАН с помощью микроскопов Leica M205 A и Leica DMC6200. Все измерения проводились в программах LAS X v5.0.3.24880 и Synercon.

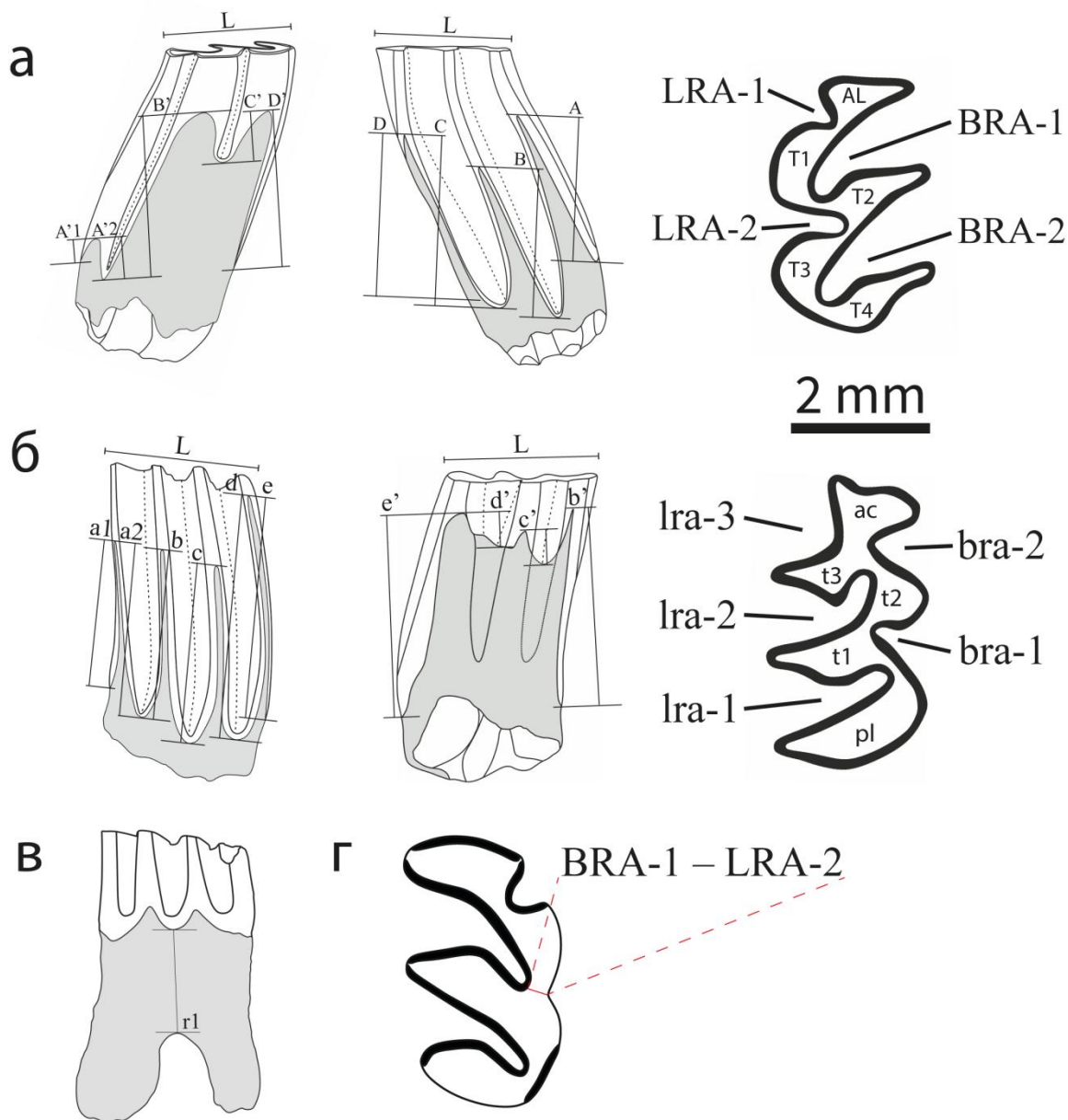


Рисунок 6 – Структура зубов верхних (а) и нижних (б) первых моляров цокоровых; в – промер r1 от лингвальной эмалевой стенки m1 до точки разделения корней; г – промер BRA-1 – LRA-2 для M1. Обозначения: ac, передняя дентиновая призма m1, антероконид; pl, задняя дентиновая призма m1–m3; AL, передняя дентиновая призма M1–M3; T (t), дентиновые призмы; BRA (bra), буккальный (лабиальный, наружный) входящий угол; LRA (lra), лингвальный (внутренний) входящий угол; L, длина; A'1–D' и a1–e, промеры лингвальных трактов; A–D и b'–e', промеры буккальных трактов

Для оценки нормальности распределения промеров в изученных выборках с относительно большим количеством образцов использовался критерий Шапиро-Уилка. Для статистической оценки различий в промерах между разными выборками использовался t-

критерий Стьюдента. Статистический анализ промеров был выполнен в программе Past ver.4.04 (Hammer et al., 2001). Для детального определения изменчивости формы жевательной поверхности передних отделов M1 и m1 применялся метод геометрической морфометрии с использованием скользящих полуметок (25 для M1 и 50 для m1) (рис. 7). Были использованы фотографии правых m1 и M1 и зеркальные фотографии левых m1 и M1. Данный метод позволяет оценить различия в форме образцов без учета размерных характеристик (Rohlf, Marcus, 1993; Loy, 2007; Weber, Bookstein, 2011). Создание TPS файлов проводилось в программе tpsUtil ver.1.82, расстановка полуметок – в программе tpsDig2 ver.2.32 с последующим анализом в программах tpsRelw ver.1.75 и Past ver.4.04 (Hammer et al., 2001; Rohlf, 2015).

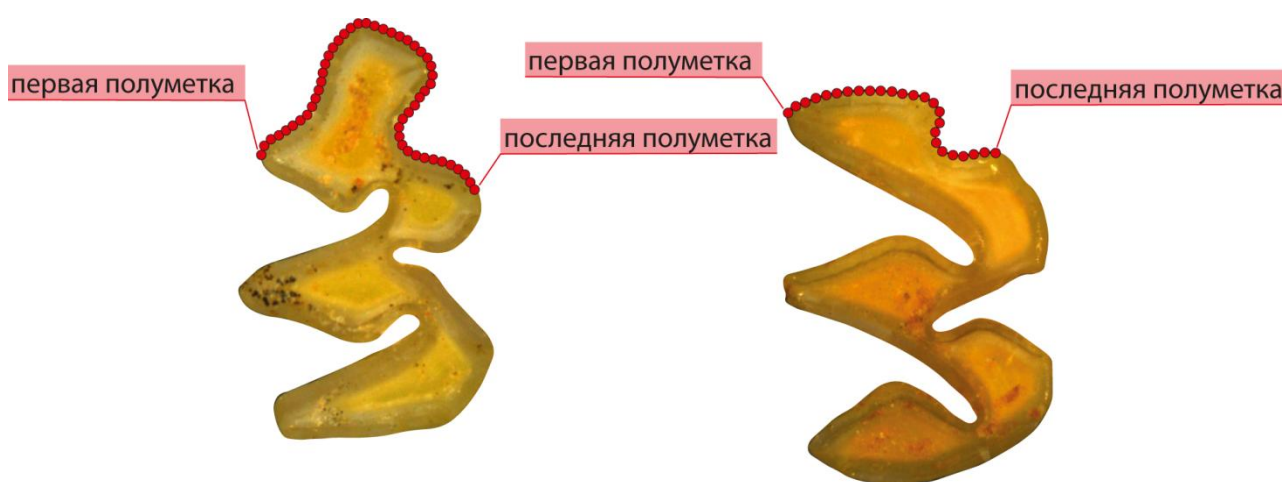


Рисунок 7 – Схема расположения полуметок в геометрическо-морфометрическом анализе на m1 (слева) и M1 (справа)

В геометрической морфометрии большое значение имеет гомологичность используемых меток (Weber, Bookstein, 2011). В случае с полуметками, которые расставляются на равном расстоянии друг от друга по контуру образца, за гомологичность будет отвечать первая и последняя полуметка. На m1 первая полуметка помещалась на переднюю сторону дентинового тракта на призме t3 (рис. 7). Если вершина тракта еще не достигла окклюзиальной поверхности, то полуметка помещалась на точку перегиба на лингвальной стороне призмы t3, которая расположена над вершиной дентинового тракта. Последняя полуметка помещалась по такому же принципу на призму t2. В анализе использовались только те образцы, у которых входящий угол bга-2 еще не успел закрыться. На M1 первая полуметка помещалась на переднюю сторону дентинового тракта на призме AL (рис. 7). Если дентиновый тракт еще не достиг окклюзиальной поверхности, то, как и в случае с m1, полуметка помещалась на точку перегиба на буккальной стороне призмы. По

схожему принципу располагалась последняя полуметка на призме T1. Таким образом, в соответствии с последней классификацией типов меток Ф. Букштейна (Weber, Bookstein 2011), первые и последние полуметки будут относиться к типу 1 (пересечение структурных элементов), если дентинный тракт достиг окклюзионной поверхности или к типу 2 (точка перегиба какой либо структуры) – если нет. Остальные полуметки будут относиться к типу 4 – полуметки, расставленные на кривой.

После того как полуметки были расставлены по контурам образцов они были конвертированы в обычные метки в программе tpsUtil ver.1.82. Согласно стандартному для геометрической морфометрии протоколу (Adams et al., 2004; Loy, 2007) на полученной выборке был использован метод Прокруста, чтобы убрать все вариативности, не относящиеся к форме. Для фиксирования позиции каждой полуметки относительно последующей и предыдущей был использован протокол скользящих полуметок (SSL) (Voyta et al., 2019). Полученные данные были проанализированы по методу принципиальных компонент с построением морфопространства по двум первым компонентам.

Для описания внутреннего строения моляров цокоровых была проведена серия томографических исследований образцов черепов, челюстей и отдельных коренных зубов. Все исследования были проведены в ПИН на рентгеновском микротомографе Neoscan N80 с последующей обработкой исходных данных в программах NeoScan ver. 3.0.2 и DataViewer 1.5.4.0. В зависимости от плотности и размеров образцов использовались фильтры Cu 0.1 или Al 1 мм. Всего данным методом было исследовано 50 образцов, включая шесть черепов рецентных цокоров и два ископаемых черепа. Для анализа и визуализации компьютерных томографий использовалась программа Amira-Avizo ver. 2019.1. В этой же программе часть томографий была переведена в формат 3D-моделей и выложена в открытый доступ на сайте MorphoSource (табл. 5). Цифровые копии голотипов новых видов были обозначены как кибертипы.

Таблица 5 – Опубликованные 3D-модели образцов и кибертипы новых видов

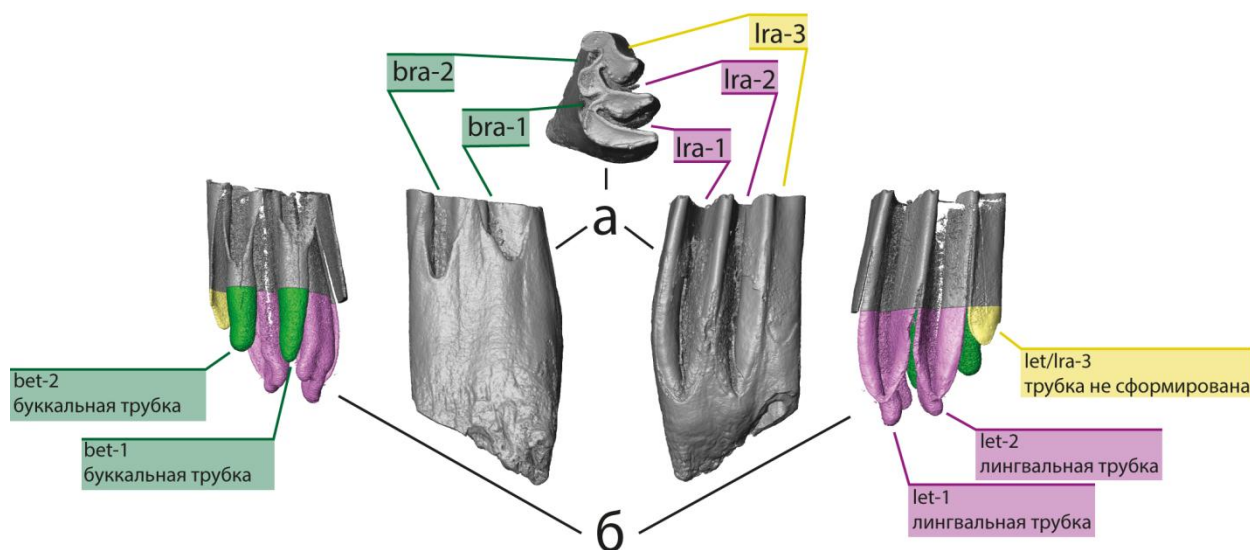
Образец	Вид	Описание	DOI
ГИН 1101/5	<i>Episiphneus orkhonensis</i>	m1 (кибертип)	https://doi.org/10.17602/M2/M670220
ГИН 1103/131	<i>Episiphneus orkhonensis</i>	M1	https://doi.org/10.17602/M2/M670909
ГИН 1103/78	<i>Episiphneus orkhonensis</i>	m1	https://doi.org/10.17602/M2/M670877
ГИН 664/1603	<i>Sibirosiphneus razdoleanensis</i>	m1	https://doi.org/10.17602/M2/M668486
ГИН 664/1639	<i>Sibirosiphneus razdoleanensis</i>	M1	https://doi.org/10.17602/M2/M668514
ГИН 946/501	<i>Sibirosiphneus obensis</i>	m1 (кибертип)	https://doi.org/10.17602/M2/M668373
ГИН 970/1012	<i>Episiphneus pentasolensis</i>	m1 (кибертип)	https://doi.org/10.17602/M2/M668675
ГИН 970/1325	<i>Episiphneus pentasolensis</i>	Фрагмент черепа	https://doi.org/10.17602/M2/M668669
ГИН SSC Udg 532	<i>Episiphneus pentasolensis</i>	M1	https://doi.org/10.17602/M2/M670214
ГИН SSC Udg 603	<i>Episiphneus pentasolensis</i>	m1	https://doi.org/10.17602/M2/M669675

Таблица 5 – (Продолжение)

Образец	Вид	Описание	DOI
IGBT.4.1	<i>Sibirosiphneus sukhovi</i>	m1 (кибертип)	https://doi.org/10.17602/M2/M767090
ГИН 945/320	<i>Sibirosiphneus seletiensis</i>	m1 (кибертип)	https://doi.org/10.17602/M2/M792199
ГИН 1112/30	<i>Sibirosiphneus ingenuus</i>	m1 (кибертип)	https://doi.org/10.17602/M2/M792183
ЗММУ S-136193	<i>Siphneus psilurus epsilanus</i>	Нижняя челюсть	https://doi.org/10.17602/M2/M747850
ЗММУ S-136193	<i>Siphneus psilurus epsilanus</i>	Череп	https://doi.org/10.17602/M2/M747846
ЗММУ S-4775	<i>Myospalax myospalax</i>	Нижняя челюсть	https://doi.org/10.17602/M2/M748006
ЗММУ S-4775	<i>Myospalax myospalax</i>	Череп	https://doi.org/10.17602/M2/M748003
ЗММУ S-63119	<i>Siphneus aspalax armandii</i>	Нижняя челюсть	https://doi.org/10.17602/M2/M747843
ЗММУ S-63119	<i>Siphneus aspalax armandii</i>	Череп	https://doi.org/10.17602/M2/M747840
ЗММУ S-77109	<i>Siphneus psilurus psilurus</i>	Нижняя челюсть	https://doi.org/10.17602/M2/M747856
ЗММУ S-77109	<i>Siphneus psilurus psilurus</i>	Череп	https://doi.org/10.17602/M2/M747853
ЗММУ S-77151	<i>Eospalex fontanieri</i>	Нижняя челюсть	https://doi.org/10.17602/M2/M747862
ЗММУ S-77151	<i>Eospalex fontanieri</i>	Череп	https://doi.org/10.17602/M2/M747859
ЗММУ S-83785	<i>Siphneus aspalax aspalax</i>	Нижняя челюсть	https://doi.org/10.17602/M2/M677317
ЗММУ S-83785	<i>Siphneus aspalax aspalax</i>	Череп	https://doi.org/10.17602/M2/M677176

Для описания внутренних структур моляров были разработаны терминология обозначения эмалевых трубок (рис. 8а, 8б) и протокол расстановки последовательных аксиальных томографических срезов (рис. 8в). Эмалевые трубки корнезубных видов могут формироваться на разных онтогенетических стадиях вследствие закрытия входящих углов. За исключением m1, большинство эмалевых трубок на других молярах можно поделить на две категории по их положению внутри зуба – буккальные и лингвальные (рис 9а). Как правило, морфология лингвальных и буккальных трубок одного моляра будет существенно отличаться. У m1 можно выделить дополнительную третью категорию – эмалевые трубки, образованные при закрытии lra-3. Данные трубки наименее развиты среди всех и в некоторых случаях могут и вовсе не образовываться. В диссертационной работе каждая эмалевая трубка обозначается индексом в соответствие с индексом входящего угла, из которого она была образована (lra-1 – let-1, bra-1 – bet-1 и т.д.). По форме эмалевые трубки могут делиться на округлые, овальные, субпрямые и V-образные (рис 8а, 8б, 9б). Первые два типа характеризуют общую морфологию трубок (рис. 9б), в то время как последние два – морфологию базальной части трубки (рис. 9б). Округлый тип может быть отличен от овального типа по соотношению длины и ширины. Если в средней части трубки соотношение сторон не превышает 1 к 2, то это округлый тип, в обратном случае – овальный. Трубки только с одной вершиной в основании относятся к субпрямому типу, с двумя вершинами – к V-образному (рис. 9б). В качестве диагностических характеристик внутренних структур предлагается учитывать: (1) отдельную высоту каждой эмалевой трубки; (2) соотношение высот между лингвальными и буккальными трубками; (3)

пространственное положение трубок внутри зуба относительно друг друга; (4) форму базальных частей эмалевых трубок.



В

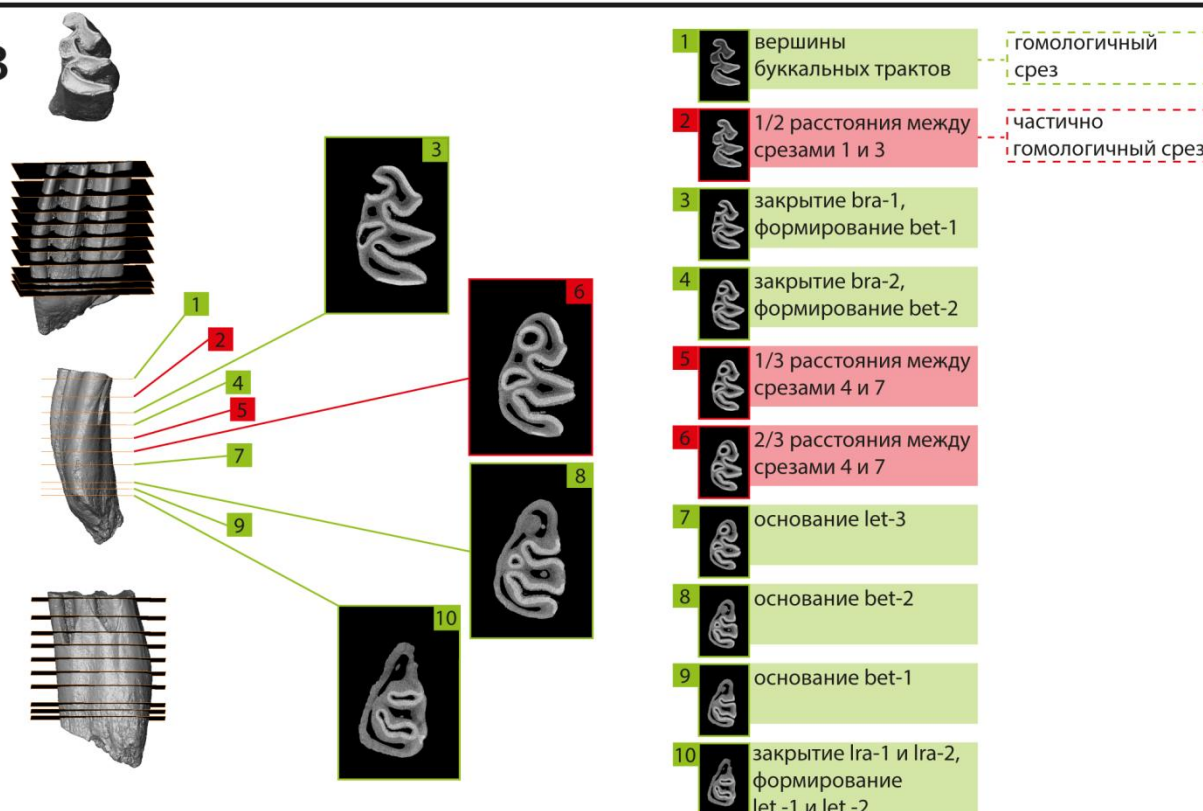


Рисунок 8 – 3D-модель (а), созданная на основе компьютерной томографии образца m1 (SSC Udг 603), и ее сегментированные и подкрашенные эмалевые элементы (б), отделенные от дентина. В нижней части рисунка (в) демонстрируется принцип расстановки последовательных аксиальных томографических срезов. Зеленым цветом обозначены гомологичные срезы, красным – частично гомологичные

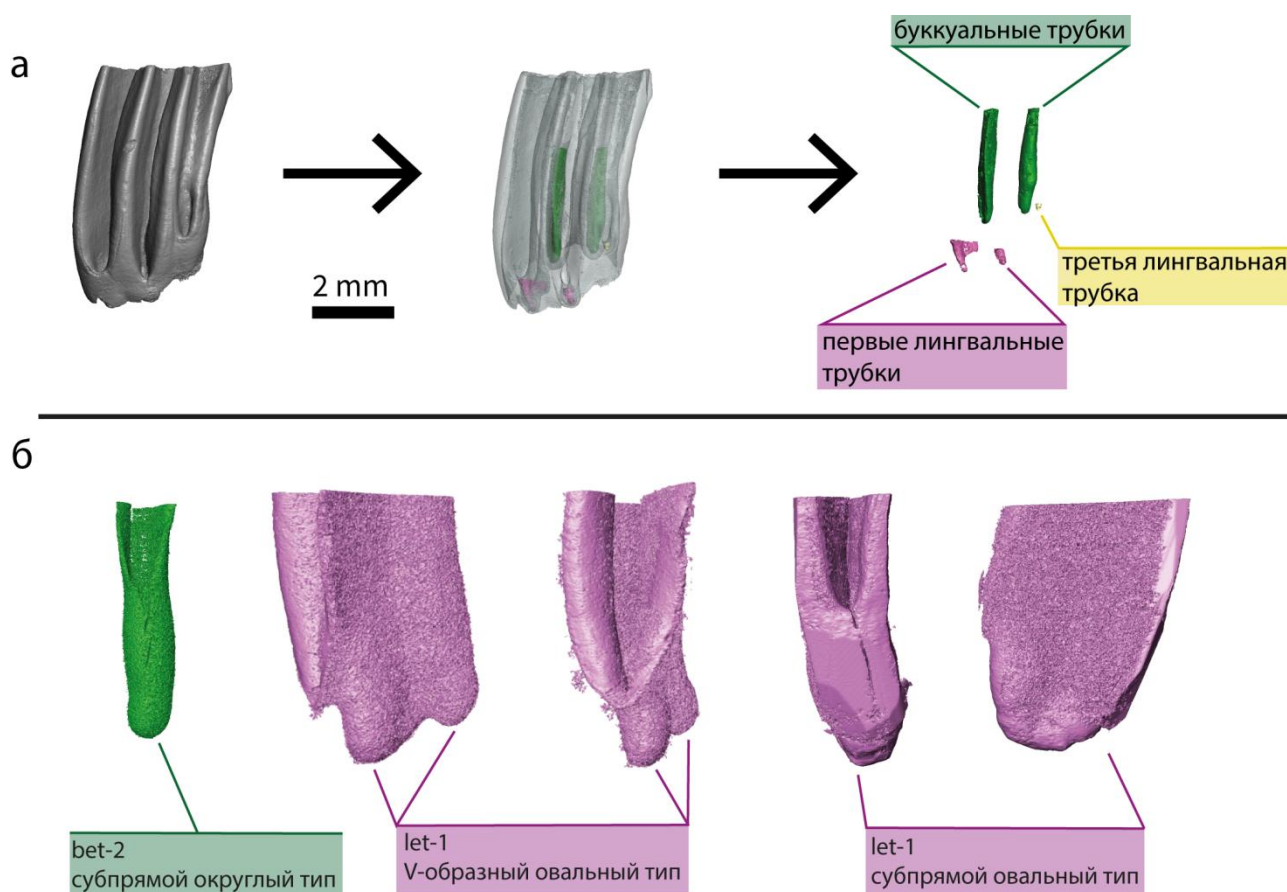


Рисунок 9 – Эмалевые трубки: а – положение эмалевых трубок внутри m1; б – различные типы эмалевых трубок

Помимо сегментации образцов в Amira-Avizo ver. 2019.1, для изучения внутреннего строения моляров использовались последовательные аксиальные томографические срезы (рис. 8в). Данные срезы ориентируются относительно окклюзиальной поверхности зуба и позволяют оценить возрастную изменчивость моляров. У корнезубых форм лучше всего для данной цели подходят образцы со сформированными эмалевыми трубками и относительно нестертой коронкой. Имея хотя бы один такой образец, с помощью данного метода можно оценить возрастную изменчивость вида, даже в условиях ограниченной выборки. Еще одно преимущество аксиальных срезов – это возможность сравнивать гомологичные срезы у разных образцов. Под гомологичными срезами понимаются те срезы, позиция которых приурочена к определенным структурам в зубе. Протокол расстановки последовательных аксиальных томографических срезов, использованный в работе, делит срезы на два типа – гомологичные и частично гомологичные (рис. 8в). Гомологичные срезы привязывались к таким структурным элементам как вершины и основания дентиновых трактов и эмалевых трубок. Частично гомологичные срезы располагались на равном расстоянии между гомологичными срезами в том случае, если между ними возникало слишком большое расстояние. Таким образом, данный метод позволяет описать большинство диагностических

признаков внутренних структур вместе с возрастной изменчивостью, и при этом он более прост в реализации, чем сегментирование отдельных элементов.

Важно также упомянуть проблему патологий и неверных таксономических интерпретаций. В условиях ограниченной ископаемой выборки необходимо разделять эволюционно обусловленные и патологические особенности зубов. Моляры цокоров относятся к типу зубов со сбалансированным истиранием коронки (Koenigswald, 2011). Данный тип предполагает, что рост зуба компенсируется его истиранием противопоставленным зубом. Если данный баланс нарушается вследствие механического или инфекционного воздействия, то патология окклюзионной поверхности образуется не только на поврежденном моляре, но и на противопоставленном ему зубе (рис. 10а). Патологии моляров цокоров схожи с патологиями коренных зубов полевок (Harvey et al., 2009). Среди изученной выборки патологии относятся к двум типам: деформация коронки моляра (рис. 10а) и нарушение положения моляров в зубном ряду (рис. 10б). Данные патологии весьма редки и, как правило, очень четко проявлены. Там, где они присутствуют в ископаемой выборке, это указывается в описании.

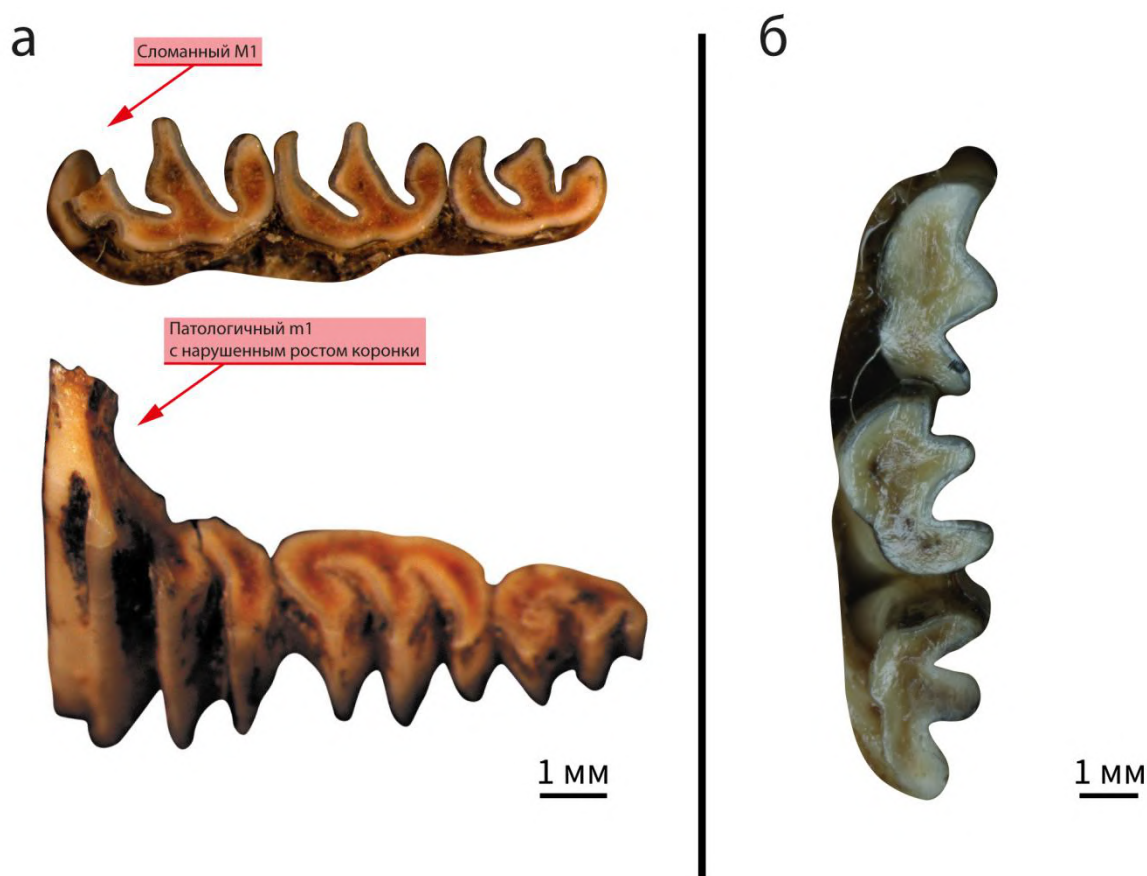


Рисунок 10 – Патологии моляров цокоров: а – патология m1, возникшая при повреждении противопоставленного верхнего зуба; б – патология, возникшая из-за нарушения положения моляров в зубном ряду

ГЛАВА 3. СТРОЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ЦОКОРОВЫХ²

Коренные зубы рецентных видов цокоров обладают рядом схожих признаков. Среди них отсутствие корней, призматичное строение и наличие дентиновых трактов. Наибольшие отличия в строение моляров от других современных видов наблюдаются у алтайских цокоров *Myospalax myospalax*. На ранних стадиях онтогенеза у моляров *M. myospalax* образуются эмалевые трубки при закрытии лингвальных (на M1–M3) или буккальных (на m2–m3) входящих углов (рис. 11). Эмалевые трубки *M. myospalax* относительно быстро истираются, и на их месте образуется дентин. Из-за этого у взрослых особей алтайских цокоров эмаль будет покрывать меньше 2/3 боковых стенок моляров. Исключением является m1, на котором входящие углы не закрываются и эмалевые трубки не образуются. У остальных рецентных видов на всех молярах все входящие углы остаются открытыми, трубки не образуются и эмаль покрывает большую часть боковых стенок. Таким образом, моляры *M. myospalax* (кроме m1) имеют асимметричное распределение фаз роста зуба на боковых стенках, что также прослеживается у большинства ископаемых корнезубых форм цокоровых (Liu et al., 2013; Zheng et al., 2024).

²При подготовке данного раздела диссертации использованы следующие публикации, выполненные автором в соавторстве, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

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. **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%.

4. 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: EFKKY0. Импакт-фактор 1.9 (JIF). 1.50 п.л., личный вклад – 50%.

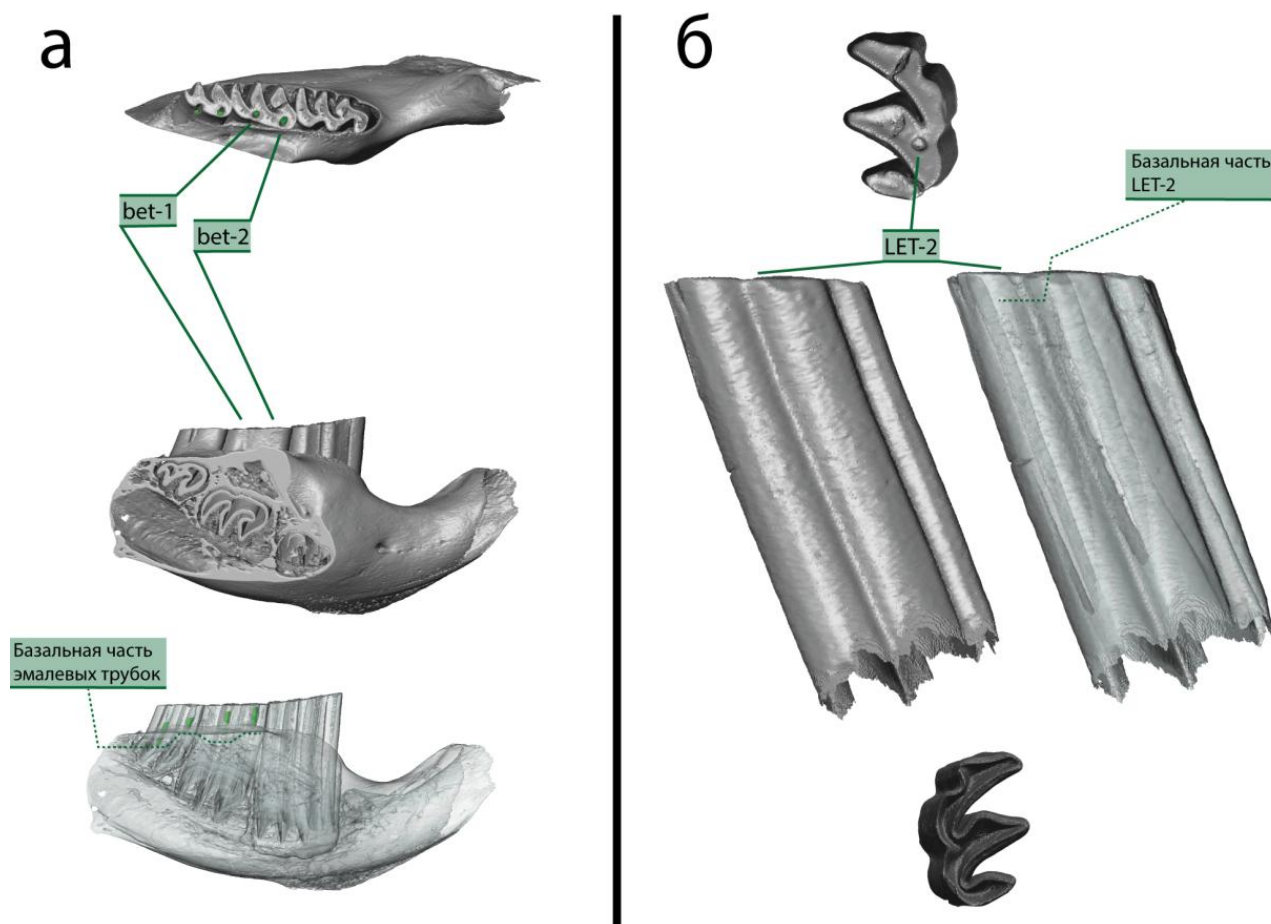


Рисунок 11 – Моляры m1–m3 (а) и M1 (б) *Myospalax myospalax* Laxmann, 1773 с образовавшимися эмалевыми трубками на m2–m3 и на M1 (экз. ЗММУ № S-4775)

Наиболее ранняя ископаемая история Myospalacidae прослежена в Китае по остаткам из отложений среднего и верхнего миоцена (Qui, Li, 2016; Zheng et al., 2024). Моляры среднемиоценового *Prosiphneus qinanensis* Zheng, Zhang et Cui, 2004 обладают ярко выраженными корнями при полном отсутствии дентиновых трактов и симметричном распределении фаз роста на боковых стенках (рис. 12). Похожее распределение фаз роста сохраняется у более молодого вида *Pr. qiui* Zheng, Zhang et Cui, 2004. Асимметрия в строение боковых стенок начинает проявляться только у позднемиоценового *Pr. haoi* Zheng, Zhang et Cui, 2004, у которого на буккальной стороне m1 дентиновая стенка выше, чем на лингвальной стороне (рис. 12). При этом коронка (и соответственно степень гипсодонтии) у *Pr. haoi* выше, чем у *Pr. qinanensis* и *Pr. qiui*. У еще более гипсодонтных *Pr. licenti* и *Pr. murinus* разница в высоте дентиновых стенок на боковых сторонах m1 только увеличивается (рис. 12). Обратное соотношение высот боковых стенок характерно для M1. Отсюда следует, что развитие гипсодонтии на ранних стадиях эволюции Myospalacidae соотносилось с увеличением асимметрии в продолжительности фаз роста на разных сторонах моляров.

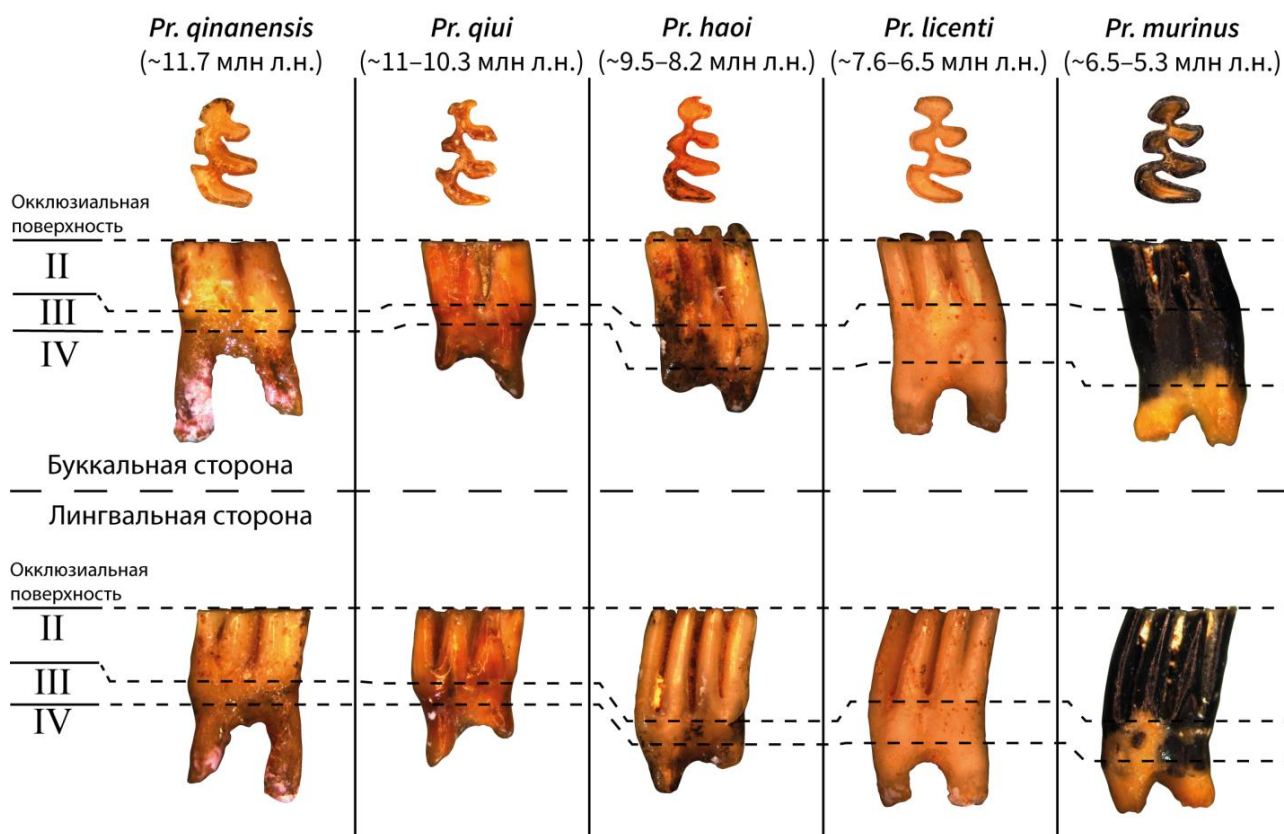


Рисунок 12 – Схема распределения фаз роста (отмечены римскими цифрами) на буккальных и лингвальных сторонах m1 у средне- и позднемiocеновых видов Myospalacidae: *Pr. qinanensis* Zheng, Zhang et Cui, 2004 (IVPP V14043, зеркальное изображение), *Pr. qiui* Zheng, Zhang et Cui, 2004 (IVPP V14046.3), *Pr. haoi* Zheng, Zhang et Cui, 2004 (IVPP 14048.1), *Pr. licenti* Teilhard de Chardin, 1926 (IVPP V14049.1) и *Pr. murinus* Teilhard de Chardin, 1942 (IVPP V11152.3). Все образцы усреднены до одного размера

Асимметрия дентиновых и эмалевых боковых стенок сначала развилась на первых молярах и только потом на вторых и третьих. У *Pr. murinus* довольно четко выражена разница в высоте дентиновых стенок на первых молярах, в меньшей степени на вторых и практически отсутствует на третьих. Эволюционный тренд на увеличение асимметрии боковых сторон по мере увеличения гипсодонтии сохранялся в китайских линиях вплоть до потери корнезубости, когда асимметрия исчезла и на всех сторонах моляров осталась только эмалевая боковая стенка (рис. 13). Данный переход от гипсодонтии к эугипсодонтии и от асимметрии боковых сторон к симметрии произошел сравнительно быстро и носил резкий характер (рис. 13).

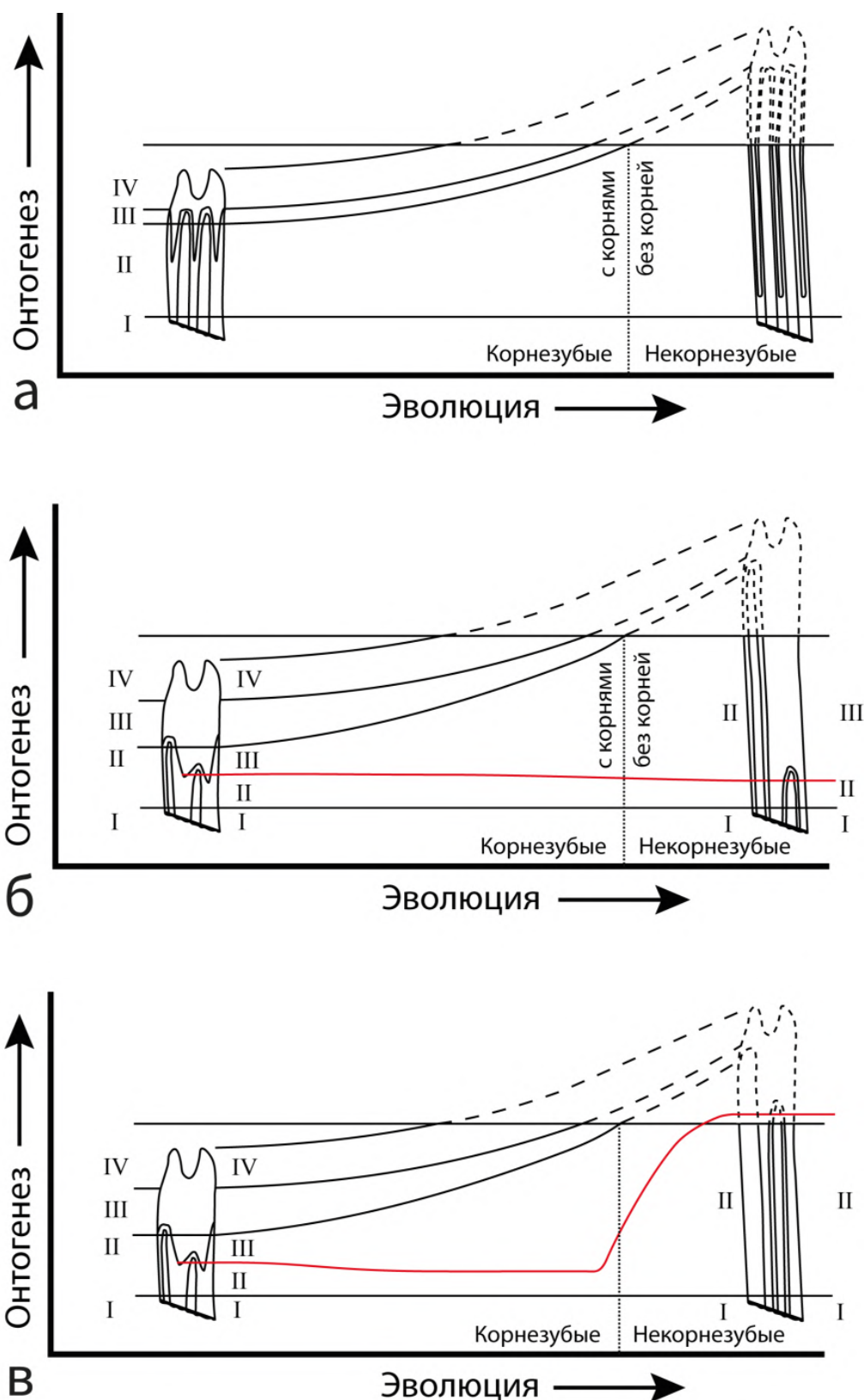


Рисунок 13 – Упрощенная схема различий в гетерохронных процессах на разных сторонах М1 у цокоров: а – изменение в продолжительности фаз роста на буккальной стороне в линиях цокоровых; б – изменение в продолжительности фаз роста на лингвальной стороне в западносибирской линии; в – изменение в продолжительности фаз роста на лингвальной стороне в китайских и монгольской линиях. I–IV – фазы роста зуба по W. von Koenigswald (2011)

Ш. Чженом (Zheng, 2017; Zheng et al., 2024) было показано, что первые некорнезубые цокоры в Китае появились в конце раннего плиоцена, а последние корнезубые виды вымерли в позднем плиоцене. В филогенетических линиях Северной Азии потеря корнезубости произошла только в конце раннего плейстоцена, то есть примерно на 3 млн лет позже чем в соответствующих китайских линиях. При этом материал из Монголии (местонахождение Налайха) показывает общую с китайскими линиями закономерность в переходе от асимметричного к симметричному распределению фаз роста при утрате корней. В Западной Сибири, наоборот, потеря корней у цокоров была связана с увеличением высот дентиновых стенок на буккальных (m2–m3) или лингвальных (M1–M3) сторонах моляров (за исключением m1).

Высота дентиновых стенок у моляров цокоров связана с процессом образования эмалевых трубок. Данный процесс можно описать как сгибание боковой эмалевой стенки в замкнутую цилиндрическую структуру при закрытии входящих углов. У видов с относительно высокими дентиновыми трактами при закрытии входящих углов эмалевая стенка сразу замещается дентиновой стенкой. У примитивных *Pr. qinanensis* и *Pr. qiui* после закрытия входящего угла эмалевая стенка оставалась на боковой стороне зуба. Дентиновая стенка у данных видов крайне невысокая на обеих сторонах моляров по сравнению с более гипсодонтными видами (рис. 12).

По мере увеличения асимметрии дентиновых стенок также наблюдается изменение в морфологии эмалевых трубок. Томографические исследования зубов ископаемых цокоровых из Китая не проводились в диссертационной работе, однако, основываясь на внешних характеристиках, можно утверждать, что у *Pr. qinanensis* и *Pr. qiui* буккальные и лингвальные эмалевые трубки сопоставимы по высоте, форме и пространственному положению в зубе. У всех корнезубых цокоров базальная часть лингвальных эмалевых трубок находится выше уровня разделения корней и маркирует начальный уровень формирования корневого отдела зуба. У *Pr. qinanensis* и *Pr. qiui* уровень базальной части эмалевых трубок можно определить по наклону передней и задней стенок m1 и переходу дентиновой стенки в корневую часть. У *Pr. haoi* входящие буккальные углы на m1 закрываются раньше, чем лингвальные углы (рис. 12). Исходя из этого, буккальные эмалевые трубки m1 *Pr. haoi* либо имели большую высоту, чем лингвальные трубки, либо располагались выше лингвальных трубок. Для *Pr. licenti* и *Pr. murinus* из китайских местонахождений характерны более высокие лингвальные дентиновые стенки, чем у *Pr. qinanensis*, *Pr. qiui* и *Pr. haoi*. Из этого следует, что у *Pr. licenti* и *Pr. murinus* также должны были быть более высокие лингвальные эмалевые трубки.

У образцов m1 из верхнемиоценовой новостаничной свиты Западной Сибири, которые сопоставимы с *Pr. murinus* из Китая, буккальные эмалевые трубки смещены вверх относительно первых двух лингвальных трубок и значительно превышают их по высоте (рис. 14а). Данное соотношение высот первых лингвальных и буккальных эмалевых трубок в разной степени характерно для почти всех плиоценовых корнезубных цокоров. Например, у образцов m1 из раннего плиоцена Западной Сибири (местонахождение Андреевка 2Б) и Монголии (местонахождение Орхон 1А) буккальные трубки также выше, чем лингвальные (рис. 14б, 15). При этом позднемиоценовые и раннеплиоценовые материалы из Северной Азии показывают, что у более гипсодонтных форм, как правило, лингвальные трубки ниже, чем у менее гипсодонтных, а буккальные трубки, наоборот, выше. Таким образом, развитие асимметрии дентиновых стенок частично сопоставляется с развитием асимметрии первых буккальных и лингвальных трубок. Важно отметить, что высота лингвальной дентиновой стенки будет соответствовать высоте первой лингвальной эмалевой трубки, однако высота буккальной дентиновой стенки может превышать высоту буккальных эмалевых трубок (рис. 14, 15). Обратное соотношение высот и расположения эмалевых трубок характерно для верхних моляров.

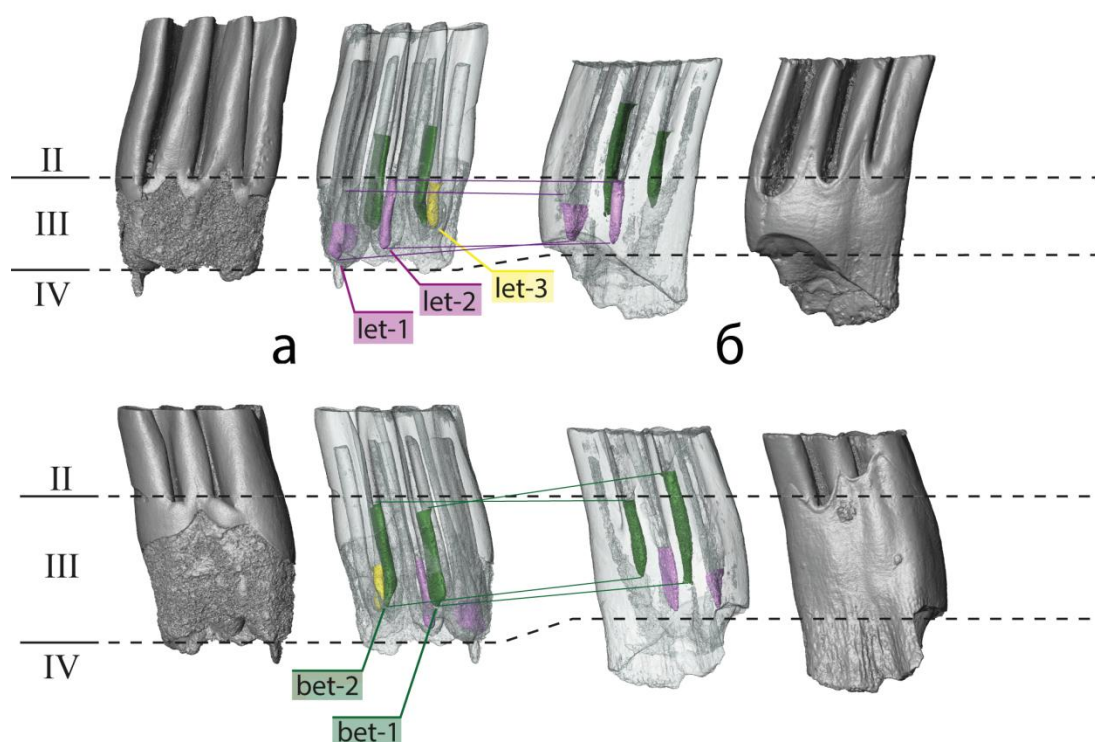


Рисунок 14 – Внутреннее строение m1 цокоров из верхнемиоценовой новостаничной свиты (а, Новая Станица 1А, экз. ГИН № 948/84) и нижнеплиоценовой бетекейской свиты (б, Андреевка 2Б, экз. ГИН № 1112/30) Западной Сибири. 3D-модели образцов показаны в обычной проекции и полупрозрачной. Первые две лингвальные эмалевые трубки обозначены фиолетовым цветом, третья – желтым; две буккальные эмалевые трубки обозначены зеленым цветом. Все образцы усреднены до одного размера

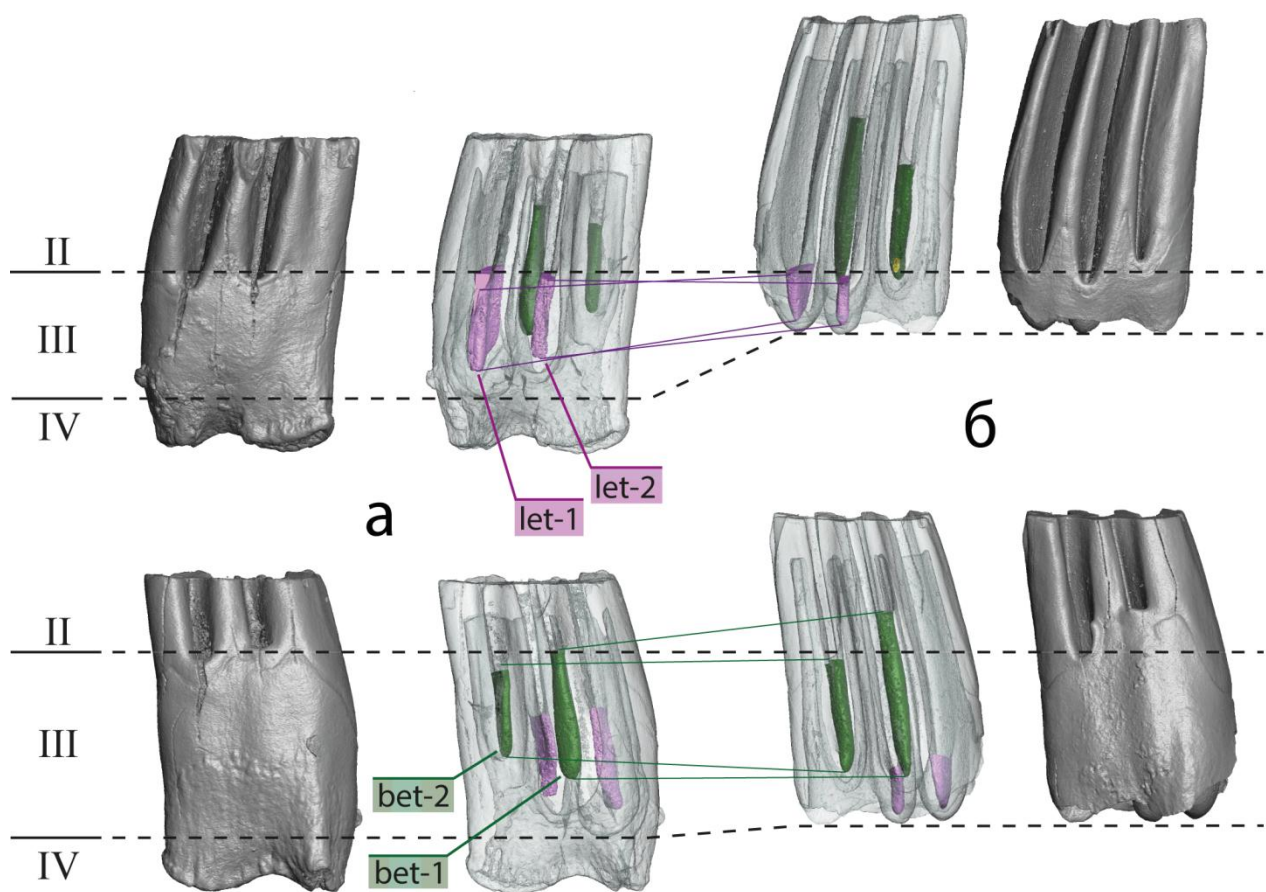


Рисунок 15 – Внутреннее строение m1 цокоров из нижнего плиоцена Монголии (местонахождение Орхон 1А). 3D-модели сделаны на основе экз. ГИН, №№ 1101/215 (а, *Pr. eriksoni* (Schlosser, 1924)) и 1101/218 (б, *Pl. antiquus* Zheng, 2017). 3D-модели образцов показаны в обычной проекции и полупрозрачной. Первые две лингвальные эмалевые трубки обозначены фиолетовым цветом, третья – желтым; две буккальные эмалевые трубки обозначены зеленым цветом. Все образцы усреднены до одного размера

Одним из вариативных признаков у цокоровых Северной Азии является высота второй буккальной эмалевой трубки m1. У позднемiocеновых и плиоценовых образцов высота буккальных трубок почти одинакова. В редких случаях уровень закрытия bra-2 будет ближе к корневой части, чем у bra-1, из-за чего высота bet-2 будет меньше bet-1. В раннем плейстоцене произошло смещение от морфотипов с одинаковыми по высоте буккальными трубками к морфотипам с укороченной bet-2. При этом внутривидовая изменчивость данного признака оставалась широкой и только к концу раннего плейстоцена стал доминировать морфотип с укороченной bet-2. В Западной Сибири в выборке из местонахождения Раздолье (конец раннего плейстоцена) присутствует морфотип m1 (в единичном экземпляре), у которого bra-1 закрывается ближе к корневой части, как и bra-2. У данного морфотипа обе буккальные трубки невысокие и сравнимы по высоте с let-1 и let-2. У первых некорнезубых цокоров из Монголии (местонахождение Налайха) bra-1 закрывается и образует bet-1, а bra-2 остается открытым у всех образцов. Можно утверждать, что морфотип m1 с двумя высокими

буккальными трубками более архаичен по сравнению с морфотипом, у которого bet-1 выше, чем bet-2. Стоит отметить, что даже в выборках с наиболее прогрессивными корнезубными формами Северной Азии могут встречаться единичные экземпляры с архаичным морфотипом буккальных трубок.

У некоторых корнезубных видов вариативность в уровне закрытия bra-2 на m1 влияла на высоту срединного буккального дентинового тракта и соответственно на промер с' (рис. 16). Для лингвальных трактов нижних моляров в меньшей степени характерна сильная внутривидовая изменчивость. Наиболее древний вид цокоров, у которого на m1 присутствуют дентиновые тракты – это позднемиоценовый *Pr. haoi* (Zheng et al., 2024). У *Pr. haoi* и *Pr. licenti* присутствуют два небольших срединных лингвальных тракта и один срединный буккальный тракт. У более прогрессивных *Pr. murinus* и *Pr. eriksoni* на m1 может присутствовать задний лингвальный тракт, который всегда меньше срединных трактов (Zheng, 1994, 2017). В раннем плиоцене цокоры с данной конфигурацией трактов вымерли и им на смену пришли виды, у которых задний лингвальный тракт на m1 сопоставим по высоте со срединными трактами (Западная Сибирь) или существенно выше (Монголия и Китай). При этом в раннем плиоцене в Китае параллельно существовали виды без переднего лингвального тракта на m1 и виды, у которых данный тракт был достаточно развит (Zheng et al., 2024). Ш. Чжен считал отсутствие или наличие переднего лингвального тракта признаком родового уровня (Zheng, 1994; Zheng et al., 2019, 2024). По отсутствию переднего лингвального тракта, в том числе, устанавливается связь между родом *Pliosiphneus* и *Eospalax* (Zheng et al., 2024). У рецентных видов рода *Eospalax* переднюю часть антероконидного отдела m1 занимает один большой дентиновый тракт. У алтайских, даурских и маньчжурских цокоров на передней стороне антероконида присутствует эмаль и два боковых тракта. Подобные различия объясняются тем, что *Eospalax* эволюционировали от форм без переднего лингвального тракта на m1 (Zheng et al., 2024). В Северной Азии формы с передним лингвальным трактом появились только в позднем плиоцене.

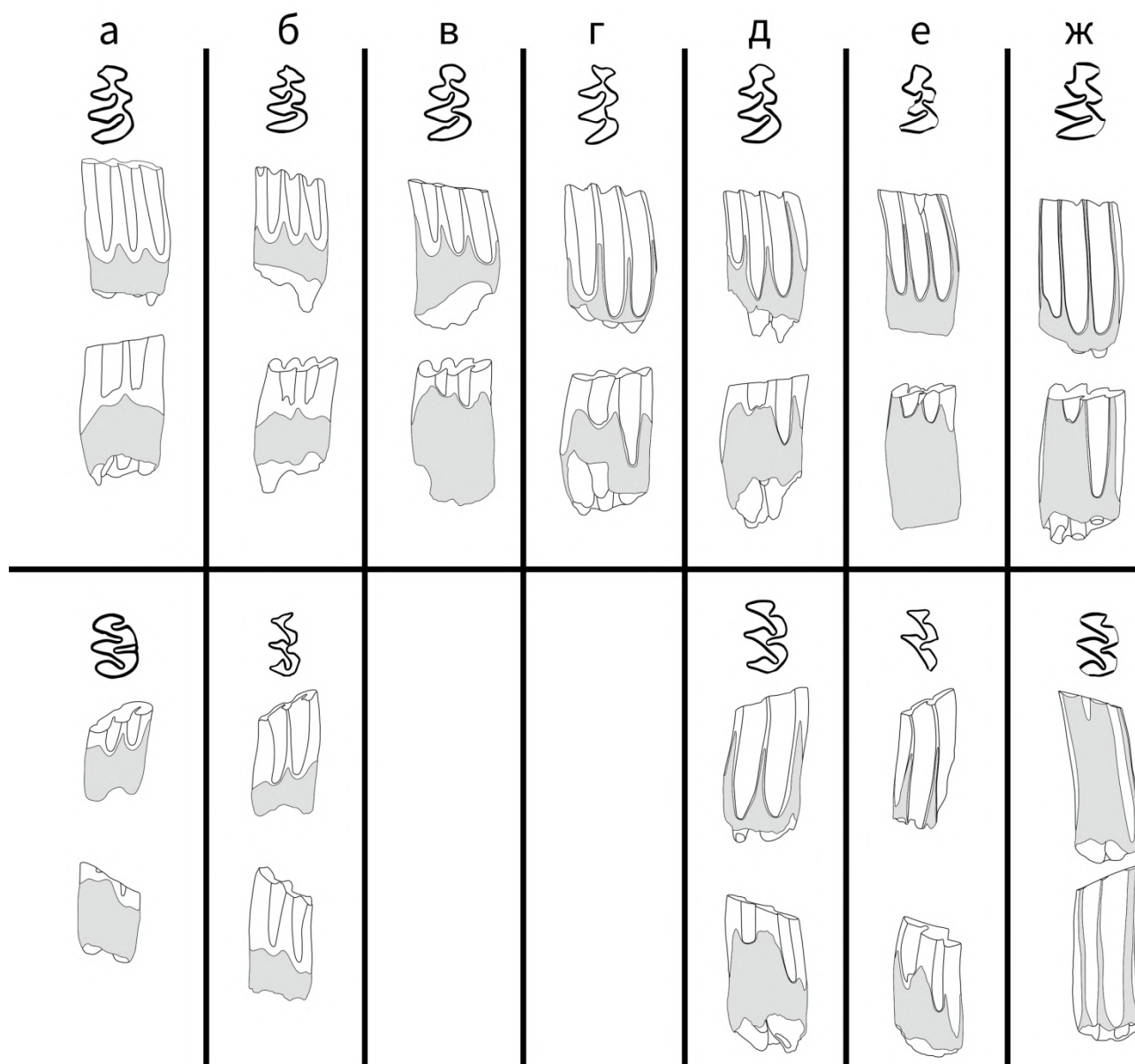


Рисунок 16 – Стратиграфическая последовательность морфотипов m1 (верхний ряд) и M1 (нижний ряд) в Западной Сибири и Предуралья: а, *Prosiphneus murinus* Teilhard de Chardin, 1942 из местонахождения Новая Станица 1А (поздний миоцен); б, *Pr. murinus* из местонахождения Черлак (поздний миоцен); в, *Sibiosiphneus ingenuus* Zazhigin et Golovanov, 2025 из местонахождения Андреевка 2Б (ранний плиоцен); г, *Sib. seletiensis* Zazhigin et Golovanov, 2025 из селетинской свиты в разрезе Бетеке (поздний плиоцен); д, *Sib. sukhovi* Golovanov et al., 2026 из местонахождения Аккулаево (поздний плиоцен или ранний плейстоцен); е, *Sib. obensis* Golovanov et Zazhigin, 2025 из местонахождения Камень-на-Оби (ранний плейстоцен); ж, *Sib. razdoleanensis* Zazhigin et Golovanov, 2023 из местонахождения Раздолье (ранний плейстоцен)

M1 позднемиоценовых и плиоценовых цокоров, также как и m1, демонстрируют постепенное увеличение высоты дентиновых трактов в ходе эволюции (рис. 16, 17). M1 *Pr. haoi* пока не были найдены, но M1 *Pr. licenti* обладают одним срединным буккальным трактом и двумя трактами на лингвальной стороне (задний и срединный тракт). В конце

позднего миоцена у M1 *Pr. murinus* и *Pr. eriksoni* на буккальной стороне появляется задний и передний тракт, а на лингвальной стороне задний и срединный тракты сливаются у части образцов (рис. 16, 17). Морфотип M1 со слитыми лингвальными дентиновыми трактами довольно часто встречается в раннеплиоценовых образцах из Монголии (рис. 17). У позднеплиоценовых и раннеплейстоценовых цокоров Северной Азии данные тракты на M1 отделяются друг от друга. Передний лингвальный тракт на M1 у раннеплиоценовых цокоров из Монголии отсутствует. Невысокий лингвальный передний тракт появляется только у позднеплиоценовых цокоров из Монголии и практически не меняется у раннеплейстоценовых образцов (рис. 17). Однако у некоторых китайских раннеплиоценовых видов данный тракт уже довольно развит. В Западной Сибири передний лингвальный тракт на M1 появляется у цокоров на границе плиоцена и плейстоцена (рис. 16) – сначала как небольшой тракт, который увеличивался по мере развития гипсодонтии и к концу раннего плейстоцена достиг высоты остальных лингвальных трактов. У рецентных *Myospalax myospalax* из Западной Сибири и *Eospalax* из Китая передний лингвальный тракт на M1 присутствует, в то время как у даурских и маньчжурских цокоров данного тракта нет. Нужно отметить, что для дентиновых трактов на вторых и третьих молярах характерно повторение формы задних и срединных трактов на первых молярах, но с меньшей высотой.

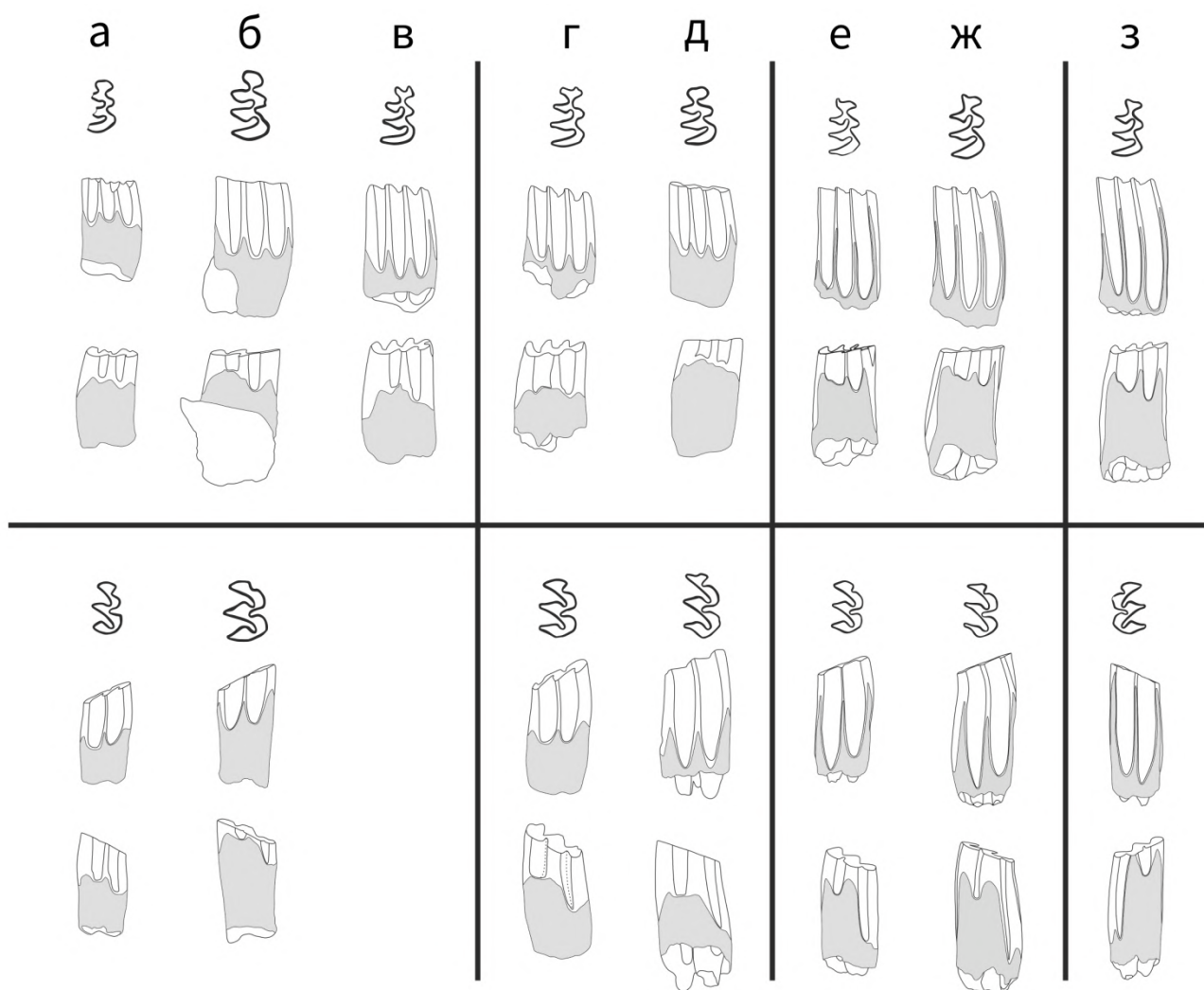


Рисунок 17 – Стратиграфическая последовательность морфотипов m1 (верхний ряд) и M1 (нижний ряд) в Монголии: а, *Prosiphneus eriksoni* (Schlosser, 1924) из местонахождения Орхон 1А (ранний плиоцен); б–в, *Pliosiphneus antiquus* Zheng, 2017 из местонахождения Орхон 1А (ранний плиоцен); г–д, *Pl. antiquus* из местонахождения Идер (ранний плиоцен); е–ж, *Episiphneus pentasolenis* Golovanov et Zazhigin, 2025 из местонахождения Шамар (поздний плиоцен); з, *E. orkhonensis* Golovanov et Zazhigin, 2025 из местонахождения Орхон 2А (поздний плиоцен)

Эволюция структуры окклюзионной поверхности у цокоровых не так вариативна как у полевок (Zheng et al., 2024). Только у рода *Allosiphneus* на m1 появились добавочные призмы. Во всех остальных родах количество призм m1 не менялось, однако менялись их форма, расположение друг относительно друга и степень слияния. Низкотрактовые цокоры из рода *Prosiphneus* обладали широкой изменчивостью данных признаков даже в рамках одного вида. Исключая примитивных *Pr. qinanensis*, для m1 остальных видов *Prosiphneus* можно выделить три главных морфотипа: (1) m1 с закрытым lra-3 и открытым bra-2, (2) m1 с закрытым lra-3 и закрытым bra-2 и (3) m1 с открытым lra-3 и закрытым bra-2. Отдельно стоит упомянуть *Pr. murinus* с широким разнообразием форм антероконидного отдела. В раннем плиоцене в Китае появились роды *Chardina*, *Mesosiphneus*, *Pliosiphneus*, *Yangia* и *Eospalax*

(Zheng, 1994, 2017; Liu et al., 2013; Zheng et al., 2024). Согласно филогенетической концепции Ш. Чжена (Zheng et al., 2024) роды *Chardina* – *Mesosiphneus* – *Yangia* образуют одну линию, а *Pliosiphneus* – *Eospalax* – другую. У раннеплиоценовых представителей линии *Chardina* – *Mesosiphneus* – *Yangia* доминирует морфотип m1 с закрытым lra-3 и открытым bra-2 (рис. 18). Для раннеплиоценовых *Pliosiphneus* из Китая и Монголии характерен морфотип с закрытым lra-3 и закрытым bra-2, а для всех представителей рода *Eospalax* (включая рецентных) – морфотип с открытым lra-3 и закрытым bra-2 (рис. 19).

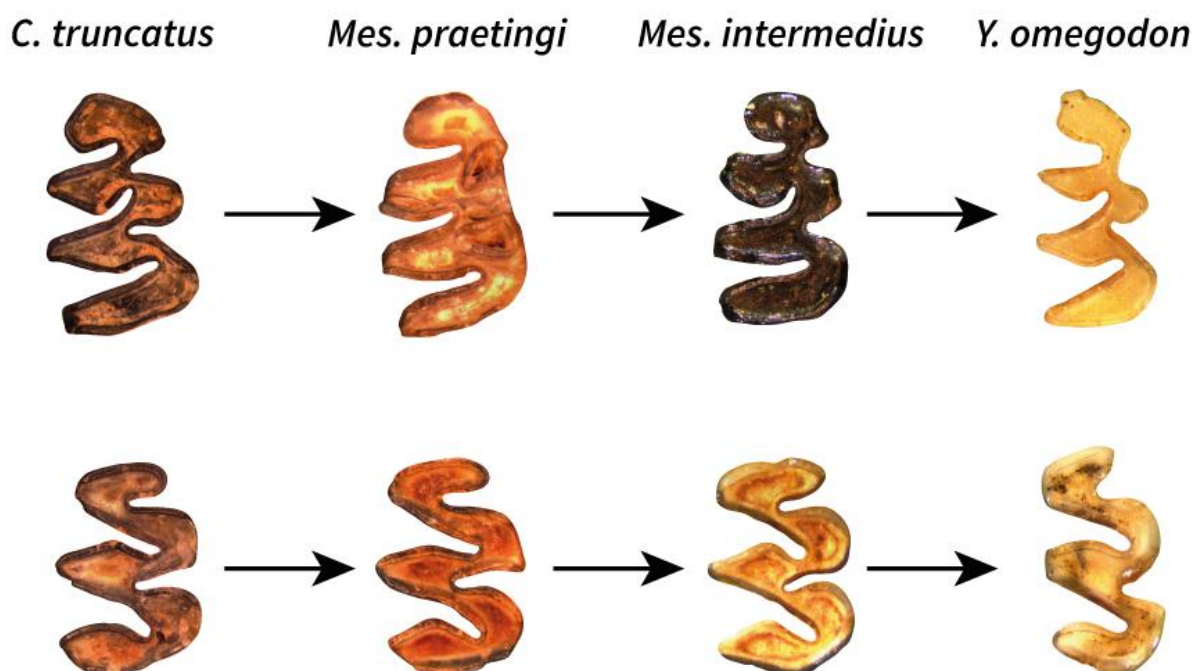


Рисунок 18 – Морфотипы m1 (с закрытым lra-3 и более открытым bra-2) и M1 (с закрытым и удлинненным LRA-1; с закрытым, но не удлинненным LRA-1) раннеплиоценовых видов линии *Chardina* – *Mesosiphneus* – *Yangia*. Номера образцов m1 слева направо: IVPP V756; IVPP V11172 (зеркальное изображение); IVPP V11174; IVPP V18554-3. Номера образцов M1 слева направо: IVPP V758; IVPP V11171 (зеркальное изображение); IVPP V11176 (зеркальное изображение); IVPP V18554-5. Все образцы усреднены до одного размера

Pl. antiquus

Pl. lyratus

Eospalax lingtaiensis

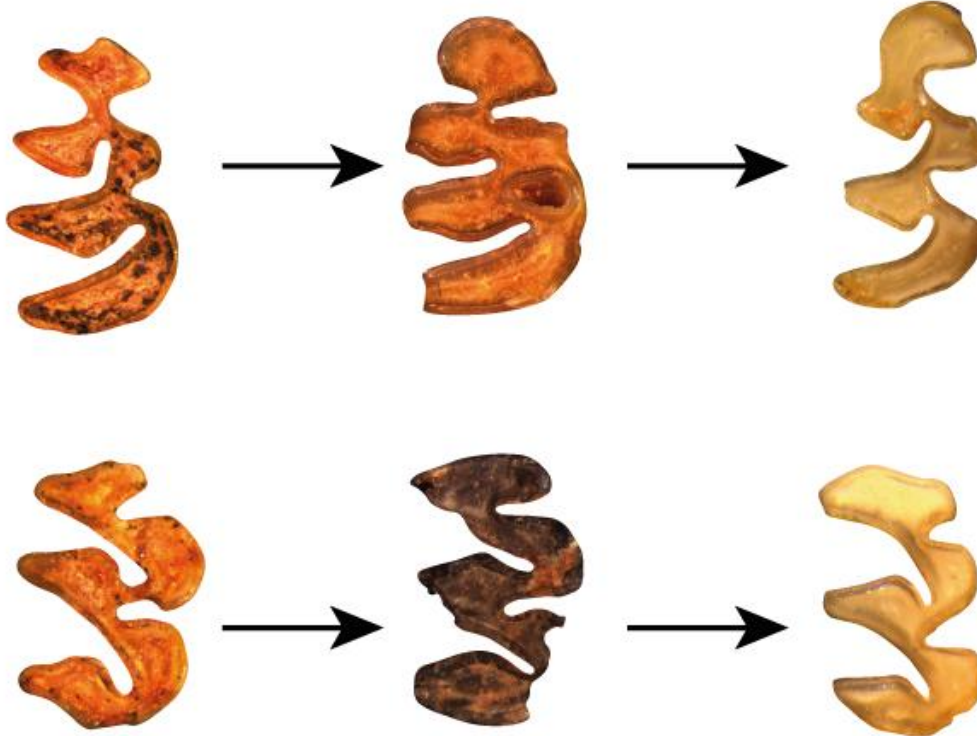


Рисунок 19 – Морфотипы m1 (с закрытым lra-3 и закрытым bra-2; с открытым lra-3 и закрытым bra-2) и M1 (с закрытым и удлинненным LRA-1; с закрытым, но не удлинненным LRA-1) раннеплиоценовых видов линии *Pliosiphneus* – *Eospalax*. Номера образцов m1 слева направо: IVPP V11169-2; IVPP V11163-1; IVPP V18552 (зеркальное изображение,). Номера образцов M1 слева направо: IVPP V11168-1; IVPP V11165-1; IVPP V 18551. Все образцы усреднены до одного размера

В линии *Chardina* – *Mesosiphneus* – *Yangia* до второй половины раннего плейстоцена доминировал морфотип m1 с закрытым lra-3 и более открытым bra-2. Данный морфотип преобладает у некорнезубых *Y. omegodon* и *Y. trassaerti*, что является нехарактерным для других некорнезубых видов цокоров. *Y. chaotseni*, который считается потомком *Y. omegodon* и *Y. trassaerti*, обладает морфотипом m1 с открытым lra-3. При этом в Китае *Y. chaotseni* появились почти одновременно с *Y. trassaerti* и какое-то время существовали единовременно с *Y. omegodon*. Резкий морфологический переход от морфотипа m1 *Y. omegodon* и *Y. trassaerti* к морфотипу *Y. chaotseni* и более поздних видов рода *Yangia* поднимает вопросы об их филогенетических взаимоотношениях.

Между морфотипами передних отделов M1 и m1 прослеживается взаимосвязь. У видов с закрытым lra-3 на m1 чаще встречаются M1 с закрытым LRA-1. У видов с открытым lra-3 форма LRA-1 зависит от формы bra-2. Виды с широкой вариативностью морфотипов m1 демонстрируют подобную вариативность и для M1. Вывод о взаимосвязи морфотипов m1 и M1 подтверждается геометрическим морфометрическим анализом, проведенным на основе

позднеплиоценовых и четвертичных образцов из Монголии (рис. 20). На полученных графиках широкая вариативность морфотипов m1 у позднеплиоценовых и раннеплейстоценовых видов совпадает с широкой вариативностью M1. У рецентных даурских цокоров вариативность первых нижних и верхних моляров проявляется незначительно (рис. 20, 21). На геометрическом морфометрическом графике, построенном на основе анализа M1 рецентных видов и ископаемых образцов из Китая и Монголии (рис. 21), прослеживается еще одна закономерность – взаимосвязь между редукцией LRA-1 на M1 и слиянием переднего отдела m1 с призмами t2 и t3. У современных даурских цокоров дентиновое поле антероконида слито с призмами t2 и t3 в большей степени, чем у остальных современных видов, и при этом также полностью или почти полностью открыт LRA-1.

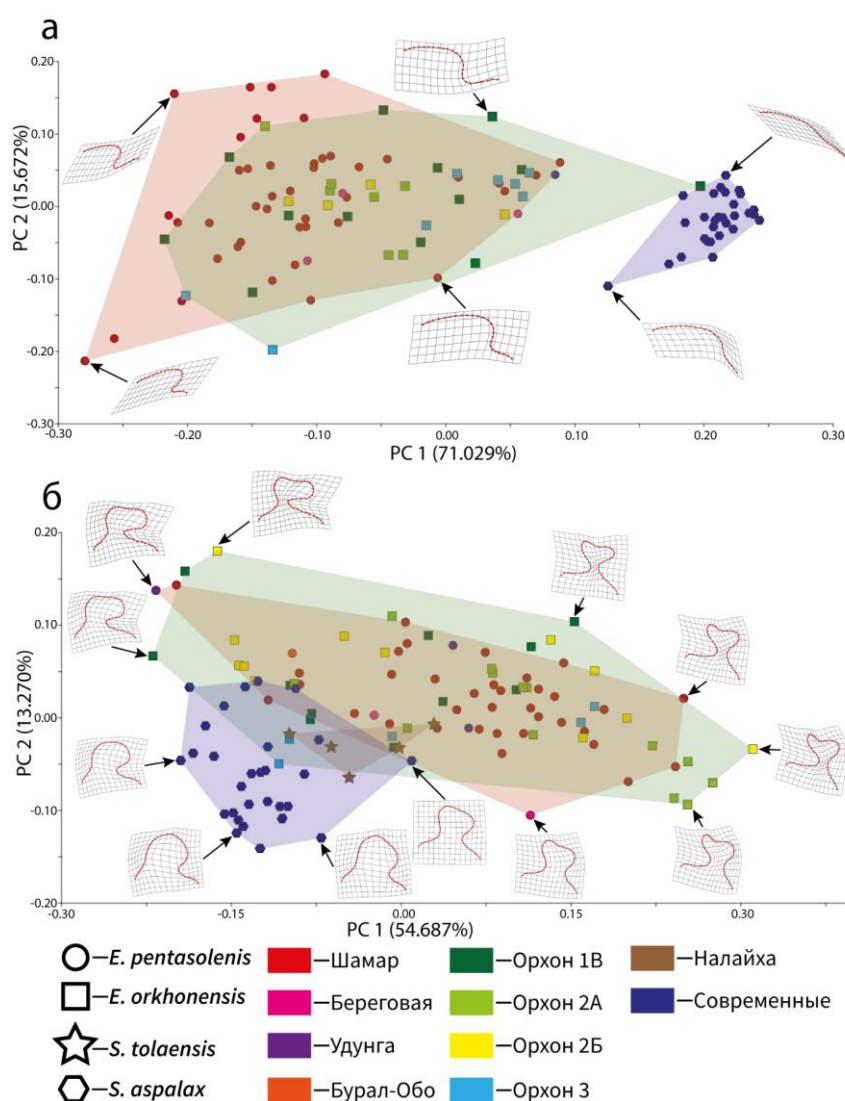


Рисунок 20 – Геометрический морфометрический анализ передних отделов M1 (а) и m1 (б) позднеплиоценовых и четвертичных цокоров из Монголии. Фигурные обозначения указывают на видовую принадлежность образцов, цветовые – на местонахождение. Сокращение PC – главная компонента

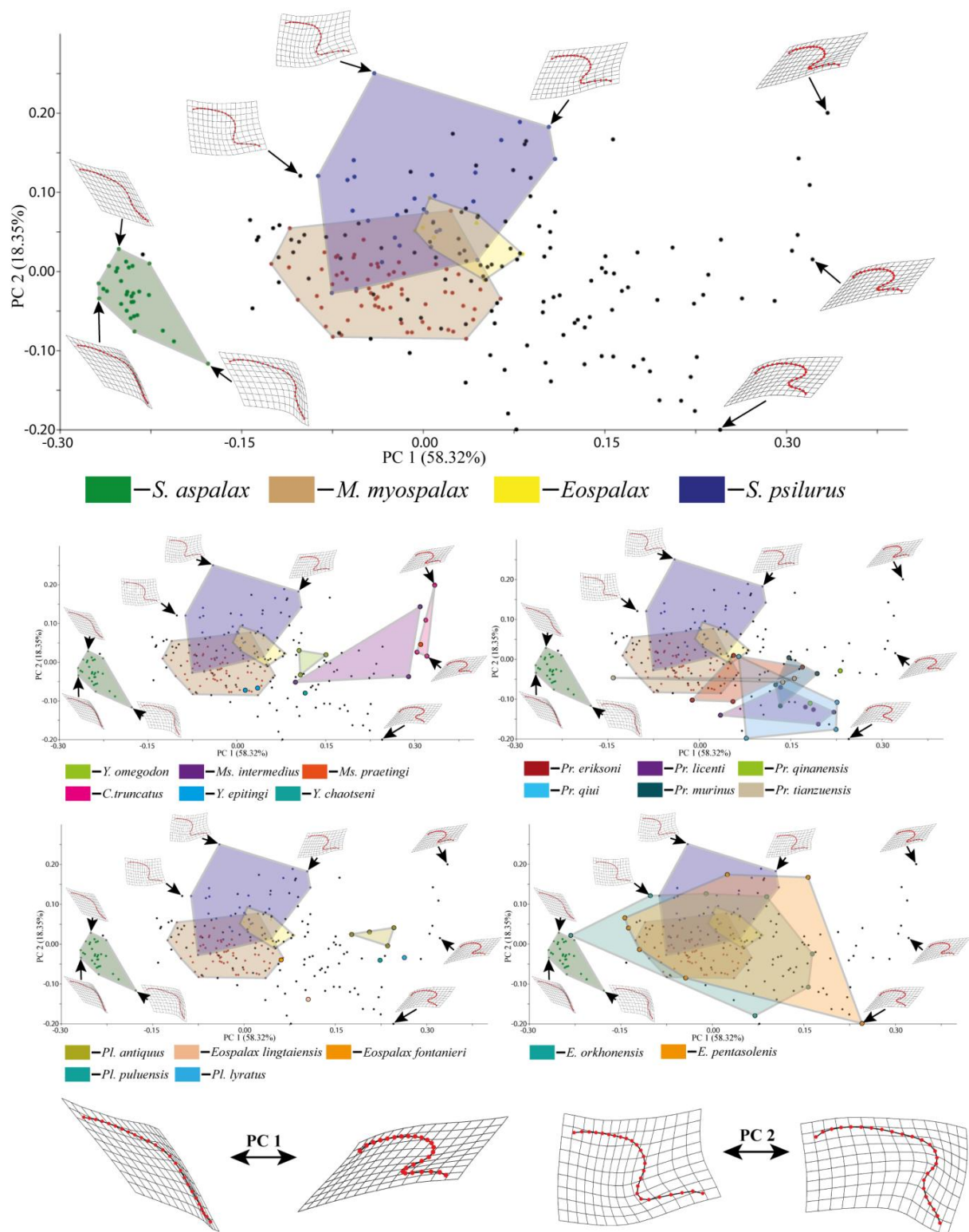


Рисунок 21 – Геометрический морфометрический анализ передних отделов М1 рецентных и ископаемых цокоров из Монголии и Китая. Цветовые обозначения указывают на видовую принадлежность образцов. Позиции образцов/точек на каждом из графиков одинаковы. Сокращение PC – главная компонента

Род *Allosiphneus*, который не участвовал в геометрическом морфометрическом анализе, представляет собой линию некорнезубых цокоров с не совсем ясным

происхождением (Zheng et al., 2024). Представители данного рода не только сохранили lra-3 закрытого типа на m1, но и развили дополнительный лингвальный угол lra-4. В такой конфигурации lra-3 по морфологии идентичен lra-1 и lra-2, что является одной из уникальных черт рода *Allosiphneus* (Kretzoi, 1961). LRA-1 на M1 *A. arvicolinus* имеет закрытую форму и углублен в сторону постеробуккальной части зуба (Kretzoi, 1961; Zheng et al., 2024). Другими уникальными чертами рода *Allosiphneus* являются наибольшие среди семейства *Myospalacidae* размеры и приуроченность известных находок к лессовым отложениям. На основании этого была выдвинута гипотеза о приспособленности *Allosiphneus* к аридным и холодным условиям (Zheng et al., 2024). Ш. Чжен предполагал, что *Allosiphneus* произошел от *Pl. lyratus* (Zheng et al., 2024). С учетом наличия двух дентиновых трактов на антероконидном отделе m1 *A. teilhardi* (у *Pl. lyratus* такой тракт только один и с буккальной стороны) и общей закономерности в развитии морфотипов в разных линиях, более вероятным кажется происхождение рода *Allosiphneus* от линии *Chardina* – *Mesosiphneus* – *Yangia*.

У ископаемых цокоров Западной Сибири прослеживается переход от морфотипа m1 с закрытыми lra-3 и bra-2 к морфотипу с открытым lra-3 и закрытым bra-2 (рис. 16), что подтверждается геометрическим морфометрическим анализом (рис. 22). При этом переход ко второму морфотипу в Западной Сибири произошел в конце раннего плейстоцена. Другой эволюционной тенденцией у цокоров Западной Сибири является изменение формы антероконида от овальной, вытянутой вдоль оси ширины зуба к ромбической, вытянутой вдоль оси длины зуба. LRA-1 на M1 западносибирских видов уменьшался по мере развития гипосодонтии, но в отличие от даурских цокоров никогда не редуцировался полностью. Исключением является образец M1 из местонахождения Шелаболиха 3 (голотип *Myospalax convexus*), у которого данный входящий угол слабо проявлен. Одной из особенностей некорнезубых цокоров Западной Сибири является повторное образование LRA-2, после того как первоначальный LRA-2 закрывается на ранних стадиях онтогенеза образуя эмалевую трубку. У раннеплейстоценовых и среднеплейстоценовых некорнезубых форм повторный угол не образуется или он очень слабо выражен. У современных и позднеплейстоценовых *Myospalax myospalax* после истирания эмалевой трубки данный угол образуется, но без эмали на боковой стенке.

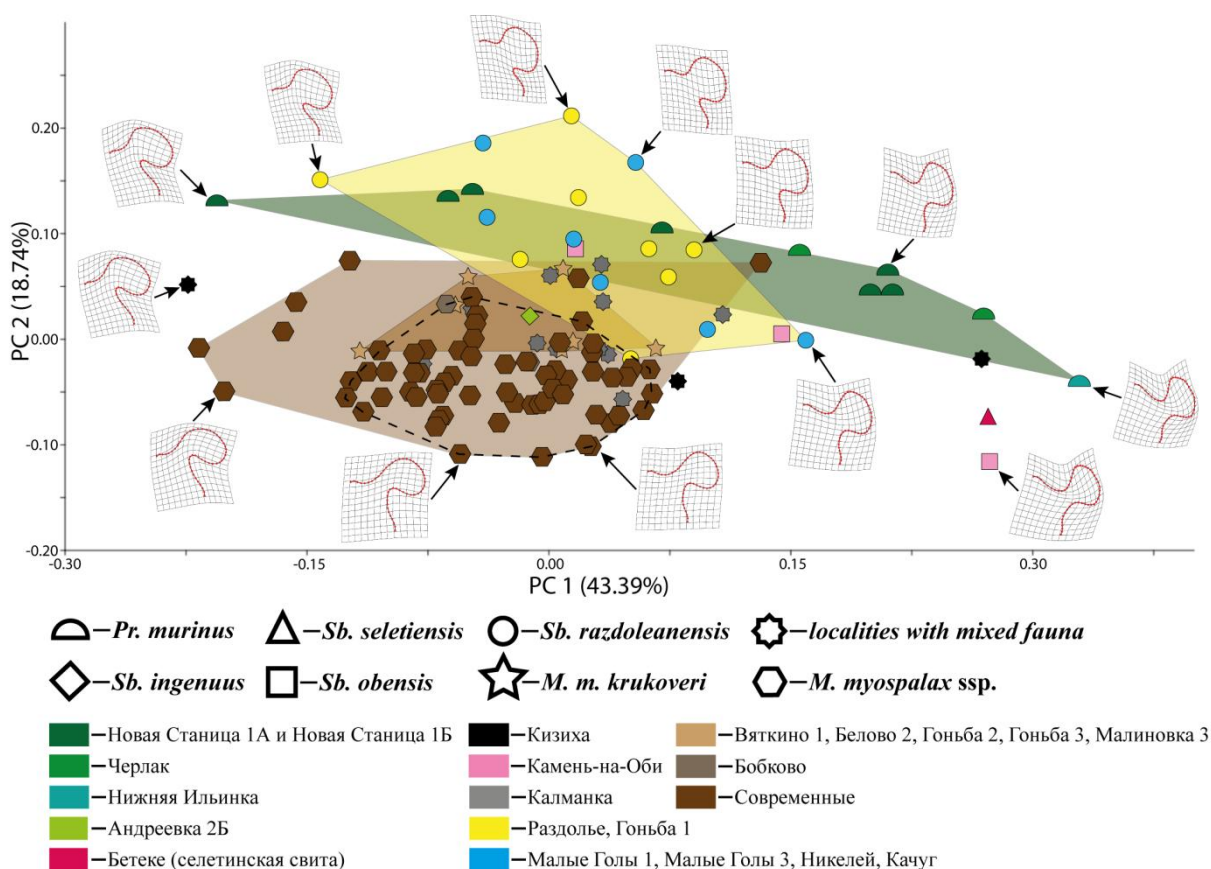


Рисунок 22 – Геометрический морфометрический анализ переднего отдела m1 позднемиоценовых, плиоценовых и четвертичных цокоров Западной Сибири. Фигурные обозначения указывают на видовую принадлежность образцов, цветные – на местонахождение. Сокращение PC – главная компонента

Обобщая эволюцию зубных признаков в линиях цокоров, необходимо отметить, что наиболее пригодными характеристиками для родовой диагностики являются (1) конфигурация дентиновых трактов и (2) соотношение фаз роста зуба в онтогенезе. Морфотипы окклюзиальной поверхности m1 могут использоваться для диагностики рода *Allosiphneus* или раннеплиоценовых представителей линии *Chardina* – *Mesosiphneus* – *Yangia*, но для родов Северной Азии данный признак является второстепенным. Высота дентиновых трактов, степень асимметрии зубов и морфотипы m1 могут быть использованы для выделения последовательных эволюционных стадий (видов) в рамках одной филетической линии.

Ш. Чжен (Zheng et al., 2024) в своих филогенетических построениях, помимо формы зубов, опирался на другие черепные характеристики (форма затылочной кости, форма **лобно-носового шва** и т.д.). Данные признаки вполне применимы для разделения современных видов, однако в ископаемом состоянии целые и недеформированные черепа цокоров попадаются крайне редко. Без большой выборки трудно определить онтогенетическую и внутривидовую изменчивость. Кроме того большинство ископаемых черепов цокоров

найденно на территории Китая, что осложняет их сопоставление с североазиатским зубным и челюстным материалом. Поэтому для филогенетического анализа преимущественно используются зубные характеристики.

ГЛАВА 4. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ³

Отряд Rodentia Bowdich, 1821

Семейство Myospalacidae Lilljeborg, 1866

Род *Prosiphneus* Teilhard de Chardin, 1926

Prosiphneus: Teilhard de Chardin, 1926, с. 51;

Myotalpavus: Miller, 1927, с. 16.

Типовой вид. *Prosiphneus licenti* Teilhard de Chardin, 1926; верхний миоцен Китая.

Диагноз. Моляры с четко дифференцированными корнями (от двух до четырех).

Боковые дентиновые и эмалевые стенки на разных сторонах M1 и m1 одинаковы по высоте, различаются незначительно или отчетливо различаются. На M3 и m3 таких различий практически нет. Дентиновые тракты на коренных зубах отсутствуют или имеют небольшую высоту. У видов с дентиновыми трактами срединный буккальный тракт M1 выше заднего и переднего буккального тракта, но не превышает 1/4 от высоты зуба и в среднем ниже. Срединные лингвальные тракты на m1 выше заднего лингвального тракта, но не превышают 1/4 от высоты зуба и в среднем ниже. Высота заднего лингвального тракта на m1 (если данный тракт присутствует) в среднем ниже 1/6 от высоты зуба. Форма антероконидного отдела m1 варьирует от уплощенно-овальной до ромбовидной или треугольной с дополнительными входящими углами на передней стороне зуба. У большинства видов (за исключением *Pr. eriksoni*) отсутствуют дентиновые тракты на M3 и m3. У тех видов, у которых эти тракты есть, они очень маленькие (ниже 1/6 высоты зуба).

³ При подготовке данного раздела диссертации использованы следующие публикации, выполненные автором в соавторстве, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

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. **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: EOUOUB. Импакт-фактор 0.306 (РИНЦ). 0.87 п.л., личный вклад – 50%.

3. **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%.

4. 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%.

5. **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%.

Видовой состав. *Prosiphneus eriksoni* (Schlosser, 1924), верхи верхнего миоцена Китая, низы нижнего плиоцена Китая, Монголии и, возможно, Прибайкалья; *Pr. licenti* Teilhard de Chardin, 1926, верхний миоцен Китая и, возможно, Прибайкалья; *Pr. murinus* Teilhard de Chardin, 1942, верхний миоцен Китая и Западной Сибири; *Pr. tianzuensis* Zheng et Li, 1982, верхи верхнего миоцена Китая; *Pr. qinanensis* Zheng, Zhang et Cui, 2004, верхи среднего миоцена Китая; *Pr. qiui* Zheng, Zhang et Cui, 2004, низы верхнего миоцена Китая; *Pr. haoi* Zheng, Zhang et Cui, 2004, верхний миоцен Китая.

Сравнение. От прочих корнезубых родов цокоровых (*Chardina* Zheng, 1994; *Pliosiphneus* Zheng, 1994; *Mesosiphneus* Kretzoi, 1961; *Sibirosiphneus* Golovanov et Zazhigin, 2025; *Episiphneus* Kretzoi, 1961) отличается более низкими дентиновыми трактами на молярах или их полным отсутствием. Особенно данное различие проявляется в высоте заднего лингвального тракта m1, который у прогрессивных представителей *Prosiphneus*, как правило, меньше срединных трактов и не превышает 1/5 от высоты зуба (среднем ниже 1/6). Также отличается от *Mesosiphneus*, *Episiphneus* и прогрессивных представителей *Chardina*, *Sibirosiphneus*, и *Pliosiphneus* отсутствием различий в высотах дентиновых стенок на разных сторонах M3 и m3 и отсутствующими или очень низкими трактами на M3 и m3. От некорнезубых родов (*Myospalax* Laxmann, 1773; *Siphneus* Brants, 1827; *Eospalax* Allen, 1938; *Yangia* Zheng, 1997; *Allosiphneus* Kretzoi, 1961), помимо низких дентиновых трактов, отличается наличием корней. От *Myospalax*, *Allosiphneus*, *Siphneus*, *Eospalax* и прогрессивных *Sibirosiphneus* и *Pliosiphneus* отличаются формой антероконидного отдела m1.

Замечания. Есть определенные сходства между наиболее прогрессивными формами *Prosiphneus* и наиболее примитивными формами *Sibirosiphneus*, *Pliosiphneus* и *Chardina*. Так как последние три рода произошли от *Prosiphneus*, возможным является существование переходных форм. Хорошим признаком для проведения границы между *Prosiphneus* и остальными родами можно считать наличие/отсутствие заднего лингвального тракта на m1 выше 1/5 от высоты зуба по промеру d (см. рис. 6). У представителей *Prosiphneus* (кроме единичных экземпляров *Pr. eriksoni*) срединные лингвальные тракты m1 (если они есть) выше заднего лингвального тракта. Дивергенция рода *Prosiphneus* на роды *Chardina*, *Sibirosiphneus* и *Pliosiphneus* соотносится с быстрым развитием заднего лингвального тракта на m1, что делает его высотой ключевым признаком для разделения.

Существуют определенные сходства между первыми и вторыми молярами прогрессивных представителей рода *Plesiodipus* Young, 1927 (*Plesiodipus robustus* Qiu et Li, 2016 и *Plesiodipus progressus* Qiu, 1996) и примитивными *Prosiphneus* (*Pr. qinanensis* и *Pr. qiui*). Существенные различия наблюдаются в строение третьих моляров. У *Plesiodipus*

robustus и *Plesiodipus progressus* задние призмы на МЗ и мЗ редуцированы, из-за чего данные зубы имеют упрощенное строение по сравнению с МЗ и мЗ *Pr. qinanensis* и *Pr. qiui*.

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхи среднего миоцена – низы нижнего плиоцена; Китай, азиатская часть России, Монголия и Казахстан.

Prosiphneus eriksoni (Schlosser, 1924)

Рисунки 15а, 17а, 23

Siphneus eriksoni: Schlosser, 1924, с. 36, таблица III, рисунки 5–11;

Prosiphneus eriksoni: Teilhard de Chardin, Young, 1931, с. 14.

Myotalpavus eriksoni: Miller, 1927, с. 16; Zheng, 1994, с. 62; рисунки 5, 6, 9–12;

Myotalpavus sp.: Zheng, 1994, с. 62, рисунки 10, 12;

Myospalax eriksoni: Lawrence, 1991, с. 261;

Prosiphneus sp.: Qiu et al., 2006, с. 181; Qiu et al., 2013, с. 177;

Prosiphneus cf. *eriksoni*: Li, Wang, 2015, с. 5, рисунок 2.

Лектотип. При описании вида голотип не был выделен (Schlosser, 1924). Типовая серия была собрана А. Гуннаром в 1919–1920 гг. из местонахождения Эртемте во Внутренней Монголии. Ш. Чжен (Zheng et al., 2024) определял в качестве лектотипа ненумерованный образец нижней челюсти, изображенный на рисунках 10а и 11 в оригинальной работе (Schlosser, 1924). Также согласно Ш. Чжену типовая серия хранится в музее Университета Упсалы (Швеция).

Описание. Вид с наиболее высокими дентиновыми трактами среди представителей рода *Prosiphneus*. Срединный буккальный тракт М1 может достигать 1.5 мм (или 1/5 от высоты зуба) по промеру В (в среднем больше 1 мм или 1/6 от высоты зуба). Срединные лингвальные тракты м1 могут достигать 1.7 мм (или 1/4 от высоты зуба) по промерам b и c (в среднем больше 1 мм или 1/6 от высоты зуба). Форма антероконидного отдела м1 у взрослых особей овальная, вытянутая вдоль оси ширины зуба (рис. 23в). Высокие дентиновые стенки м1 с небольшим различием в высоте на буккальной и лингвальной сторонах.

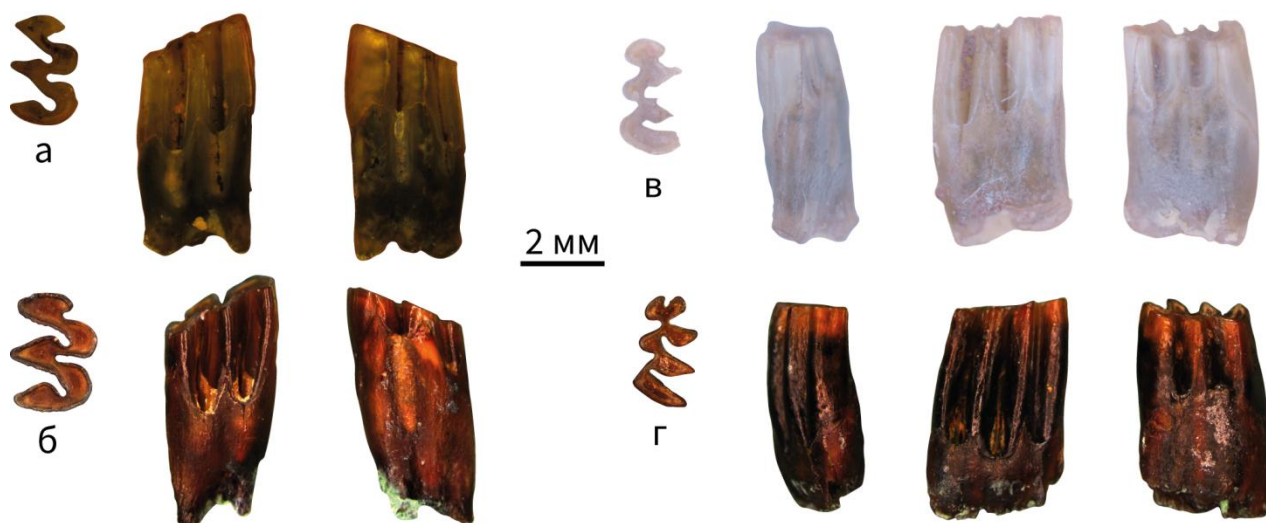


Рисунок 23 – *Prosiphneus eriksoni* (Schlosser, 1924): а–б: M1 с окклюзиальной, буккальной и лингвальной сторон (слева направо): а – экз. ГИН, № 1101/210, правый M1; б – экз. IVPP, № V18032.13, правый M1; в–г: m1 с окклюзиальной, передней, лингвальной и буккальной сторон (слева направо): в – экз. ГИН, № 1101/215, левый m1; г – экз. IVPP, № V18032.3, левый m1; Монголия, аймак Булган: Орхон 1А (а, в), нижний плиоцен; Китай, Тибет: Дзанда (б, г), нижний плиоцен

М1. Количество корней от двух до трех (рис. 23а, 23б). Форма переднего лингвального входящего угла (LRA-1) варьирует от закрытого типа до открытого, при этом LRA-1 всегда менее углублен в буккальную сторону зуба, чем LRA-2. Дентиновое поле переднего отдела (AL) относительно изолировано от дентиновой призмы Т1. Уровень закрытия LRA-1 немного ближе к корневому отделу, чем у LRA-2. На буккальной стороне, как правило, присутствуют три дентиновых тракта, среди которых срединный тракт самый высокий, но не превышает 1.5 мм (1/4 от высоты зуба) по промеру В. Задние и передние буккальные тракты М1 небольшого размера, в основном меньше 1 мм или 1/6 от высоты зуба (промеры А, В и С). Передний лингвальный тракт практически не развит. Задний и срединный лингвальные тракты невысокие и могут быть слиты или разделены. Присутствует разница в распределение фаз роста на буккальной и лингвальной сторонах.

М2. Лингвальный входящий угол углублен в буккальную сторону. Разница в распределение фаз роста на буккальной и лингвальной сторонах проявляется в меньшей степени, чем на М1. Дентиновые тракты присутствуют, но более низкие, чем аналогичные тракты на М1.

М3. На лингвальной стороне может присутствовать от одного до двух входящих углов. У М3 с двумя лингвальными входящими углами задний угол может закрываться как в нижней, так и в верхней части коронки. Во втором случае образуется относительно высокая эмалевая трубка в задней части зуба. Невысокие дентиновые тракты (не выше 1 мм и в

среднем ниже 0.5 мм) могут присутствовать на буккальной стороне, но почти полностью отсутствуют на лингвальной.

m1. Антероконид овальный, с разной степенью вытянутости вдоль оси ширины зуба. Иногда у ювенильных особей на антерокониде присутствует антеромедианный входящий угол (рис. 23г), который закрывается на ранних стадиях онтогенеза, образуя небольшую эмалевую трубку. Входящие передние углы с боковых сторон одинаково закрыты, либо lra-3 более открытый, чем bra-2. Уровни закрытия bra-1 и bra-2 находятся на одной высоте. Присутствует небольшая разница в распределении фаз роста на разных сторонах m1, при этом фаза роста III (дентиновая стенка) на лингвальной стороне относительно высокая (~1 мм в высоту или 1/6 высоты зуба). Буккальная дентиновая стенка еще выше. Две задние лингвальные эмалевые трубки высокие (~1 мм). Всегда присутствуют два срединных лингвальных тракта высотой от 0.2 (в очень редких случаях) до 1.7 мм. Задний и передний лингвальные тракты могут присутствовать, но они менее высокие, чем срединные тракты. Буккальные дентиновые тракты вариативны, могут быть разделены между собой или наоборот слиты. Если буккальные тракты разделены, то они представлены тремя невысоким трактами.

m2. Небольшая разница в распределении фаз роста на боковых сторонах. На лингвальной стороне присутствуют от двух до трех невысоких (до 1.3 мм, в среднем ниже 1 мм) дентиновых трактов. Задний лингвальный тракт может отсутствовать. Буккальные тракты меньше, чем аналогичные тракты на m1, но повторяют те же паттерны.

m3. Разница в распределении фаз роста на сторонах зубов отсутствует. Дентиновые тракты либо полностью отсутствуют, либо низкие (меньше, чем на m2). Задняя призма относительно развита. На буккальной стороне присутствуют два входящих угла.

Размеры. См. таблицу 6.

Таблица 6 – Размеры (мм) лингвальных дентиновых трактов m1 *Prosiphneus eriksoni* (Schlosser, 1924), *Prosiphneus murinus* Teilhard de Chardin, 1942 и *Prosiphneus licenti* Teilhard de Chardin, 1926 из разных местонахождений. Размеры образцов из Формация Махой (Mahui Formation, Yushe Basin) и из соответствующих местонахождений в разрезах Эртемте (Ertemte), Лэйцзяхэ (Leijiahe) и QA-III, Дунвань (QA-III, Dongwan) взяты из работы Ш. Чжена и др. (Zheng et al., 2024). Размеры образцов из местонахождения Дзанда (Zanda Basin) взяты из работы Ц. Ли и С. Вана (Li, Wang, 2015), кроме промера a1, который был седлан автором по собственной фотографии (в таблице отмечен звездочкой)

m1 (мин./макс.)	a1	b	c	d	e	L	Источник
Орхон 1А (<i>Pr. eriksoni</i>)	0	0.92/ 1.34	0.57/ 1.19	0.18/ 0.23	0.08/ 0.42	2.59/ 2.97	Данная работа
Новая Станица 1А/	0/	0.45/	0.37/	0.24/	0/	2.58/	Данная работа
Новая Станица 1Б (<i>Pr. murinus</i>)	0.18	0.99	0.69	0.36	0.16	3.14	
Черлак (<i>Pr. murinus</i>)	0/ 0.13	1.01/ 1.16	0.42/ 0.70	0/ 0.50	0/ 0.22	2.88/ 3.06	Данная работа
Формация Махой, Юше	0/	0.40/	0.20/	0.10/	0/	2.70/	Zheng et al., 2024
(<i>Pr. murinus</i>)	0.10	0.80	1.20	0.40	0.20	3.20	
Эртемте (<i>Pr. eriksoni</i>)	0/ 0.50	0.90/ 1.70	0.70/ 1.50	0.10/ 1.00	0/ 1.00	2.60/ 3.60	Zheng et al., 2024
Лэйцзяхэ (<i>Pr. eriksoni</i>)	0	0.20	0.40	–	–	–	Zheng et al., 2024
QA-III, Дунвань (<i>Pr. eriksoni</i>)	0/ 0.10	0.60/ 1.50	0.60/ 1.00	0/ 1.40	0.10/ 0.90	2.70/ 4.30	Zheng et al., 2024
Дзанда (<i>Pr. eriksoni</i>)	0.13/ 0.20(*)	0.47/ 0.94	0.63/ 0.94	0.38/ 0.58	0/ 0.46	3.41/ 3.92	Li, Wang, 2015
QA-III, Дунвань (<i>Pr. licenti</i>)	0	0.20/ 0.30	0.40/ 0.60	0/ 0.20	0 / 0.20	2.70/ 3.00	Zheng et al., 2024
Уин (<i>Pr. licenti</i>)	0	0.90	0.85	0.50	0	2.86	Zheng et al., 2024

Сравнение. От *Prosiphneus licenti*, *Pr. tianzuensis*, *Pr. qinanensis*, *Pr. qiui* и *Pr. haoi* отличается более высокими дентиновыми трактами и дентиновыми стенками на M1 и m1 и более высокими эмалевыми трубками let-1 и let-2 на m1. От *Pr. murinus* отличается меньшей вариативностью форм антероконидного отдела, немного более высокими лингвальными трактами на m1 и морфологией буккальных дентиновых трактов m1 (у *Pr. murinus* срединный буккальный тракт выше остальных буккальных трактов, у *Pr. eriksoni* буккальные тракты либо слиты, либо одинаково высокие). Стоит отметить, что наиболее близкий по морфологии вид к *Pr. eriksoni* – *Pr. tianzuensis*. Перекрытие диапазонов высот дентиновых

трактов у этих двух видов очень широкое, но средние значения промеров *Pr. tianzuensis* ниже, чем у *Pr. eriksoni* (Zheng et al., 2024).

Замечания. У *Pr. eriksoni* из разных местонахождений есть определенные различия, что ранее было показано на примере образцов из Китая (Li, Wang, 2015; Zheng et al., 2024). У *Pr. eriksoni* из монгольского местонахождения Орхон-1А, тоже есть отличия от *Pr. eriksoni* из некоторых китайских местонахождений. Типовая серия *Pr. eriksoni* происходит из китайского местонахождения Эртемте (Ertemte, MN 13) (Zheng et al., 2024). С образцами из Эртемте сравнимы образцы из разреза QA-III в окрестностях деревни Дунвань, провинции Ганьсу, у которых при этом высота заднего лингвального тракта на m1 выше, чем в типовой серии (QA-III, Dongwan). Однако по палеомагнитным данным возраст слоев с *Pr. eriksoni* в разрезе QA-III значительно древнее местонахождения Эртемте и любого другого известного местонахождения с *Pr. eriksoni* (Zheng et al., 2024). Ш. Чжен ставил под сомнение данные датировки и предлагал не ориентироваться на них (Zheng et al., 2024). Материал из местонахождения Лэйцзяхэ имеет фрагментарную сохранность и очень низкие тракты у m1 (Zheng et al., 2024).

Между *Pr. eriksoni* из разреза QA-III в окрестностях деревни Дунвань и *Sibirosiphneus ingenuus* из местонахождения Андреевка 2Б (верхи нижнего плиоцена, бетекейская свита) есть определенные пересечения в размерах заднего лингвального тракта m1. Однако у m1 *Sib. ingenuus* в отличие от *Pr. eriksoni* довольно высокие буккальные тракты (2.14 мм по промеру e'), относительно большие размеры (L=3.50 мм) и углубленный bra-2. Также у m3 *Sib. ingenuus* дентиновые тракты отсутствуют, а у m3 *Pr. eriksoni* из QA-III по данным Ш. Чжена они есть (Zheng et al., 2024). *Sib. ingenuus* явно отличается от *Pr. eriksoni* из типовой серии и находится в верхней части диапазона изменчивости лингвальных трактов m1 *Pr. eriksoni* из QA-III. Следует провести ревизию материала из разреза QA-III, чтобы точно установить видовую принадлежность данного материала.

Примечательна морфология у m1 *Pr. eriksoni* из местонахождения Дзанда (ZD1001, Zanda Basin). У четырех из шести образцов m1 наблюдается либо антеромедианный входящий угол на антерокониде m1, либо образованная из этого угла эмалевая трубка. Данный признак не отмечен у *Pr. eriksoni* из других местонахождений, хотя иногда проявляется во внутривидовой изменчивости различных видов цокоров. По данным Ц. Ли и С. Вана (Li, Wang, 2015) срединные лингвальные тракты m1 из местонахождения Дзанда меньше, чем у *Pr. eriksoni* из Эртемте и QA-III. Те же авторы указывают, что у m1 из Дзанда отсутствует передний лингвальный тракт (Li, Wang, 2015), хотя у двух образцов данный тракт присутствует (IVPP №№ V18032.13 и V18032.17).

Образцы *Pr. eriksoni* из монгольского местонахождения Орхон 1А имеют в среднем более низкие тракты, чем *Pr. eriksoni* из Этемте и QA-III, но это может быть связано с ограниченностью выборки. В Орхоне 1А только 3 образца m1, в то время как в QA-III их 6, а в Этемте – 16 (Zheng et al., 2024). Ш. Чжен писал, что M1 *Pr. eriksoni* характеризуются только двумя корнями (Zheng et al., 2024). Однако у некоторых образцов могут просматриваться три корня на M1, например, у экз. ГИН, № 1101/210 (местонахождение Орхон 1А) и экз. IVPP, № V18032.3 (местонахождение Дзанда) (рис. 23). Данные корни, хотя и частично слиты, все же могут разделяться в базальной части. Скорее всего, данный признак у *Pr. eriksoni* вариативен.

А.Г. Покатилов описал *Pr. eriksoni* из одонимских слоев сасинской свиты на о. Ольхон (Мац и др., 1982; Покатилов, 2012). В данных работах были приведены зарисовки образцов, но без масштаба. Также А.Г. Покатилов (2012), отметив наличие дентиновых трактов у образцов, не опубликовал их замеры. Без замеров трактов нельзя с полной уверенностью утверждать, что образцы из одонимских слоев сасинской свиты относятся к *Pr. eriksoni*. Основываясь на пропорциях зарисовок, можно полагать, что дентиновые тракты m1 менее высокие, чем у большинства выборок *Pr. eriksoni*. До проведения ревизии материала из сасинской свиты стоит считать распространение *Pr. eriksoni* в Прибайкалье только как возможное.

По существующим различиям образцов *Pr. eriksoni* из разных местонахождений можно предположить, что данный таксон является сборным обозначением наиболее прогрессивных представителей *Prosiphneus* (за исключением *Pr. murinus*, который отличается от *Pr. eriksoni* по ряду признаков). Тем не менее, нельзя исключать и возможную сильную внутривидовую изменчивость.

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхи верхнего миоцена и низы нижнего плиоцена Китая; низы нижнего плиоцена Монголии; возможно дерхи верхнего миоцена Прибайкалья (о. Ольхон).

Материал. Фрагмент нижней челюсти с m1 и изолированные зубы (2 M1, 1 M2, 1 M3, 2 m1, 1 m3) из местонахождения Орхон 1А (Северная Монголия), экз. ГИН, №№ 1101/208–215 (сборы В.С. Зажигина, 1980-е гг.). Изолированные зубы (4 M1, 4 M2, 2 M3, 5 m1, 5 m2, 4 m3) из местонахождения Дзанда (ZD1001, Тибет), экз. IVPP, №№ V18032.1–29 (сборы экспедиции Института палеонтологии позвоночных и палеоантропологии, 2010 г.).

Рисунок 12

Prosiphneus licenti: Teilhard de Chardin, 1926, с. 51;

Myospalax licenti: Lawrence, 1991, с. 261–286.

Голотип – IVPP RV, № 26012, фрагмент черепа, Китай, провинция Ганьсу, окрестности д. Цзяоцзычуань, местонахождение Чжаоцзягоу; Верхний миоцен, красные глины. Сборы Э. Лисана, 1921 г. (Teilhard de Chardin, 1926).

Описание. Дентиновые тракты на M1 и m1 проявлены, но имеют небольшую высоту – до 1 мм. Согласно Ш. Чжену (Zheng et al., 2024) высота срединных дентиновых трактов m1 по промерам b и c составляет от 0 (в редких случаях) до 0.9 мм. Антероконид m1 овальной формы, вытянутый вдоль оси ширины зуба.

M1. Количество корней от трех до четырех. LRA-1 и LRA-2 похожи по форме у взрослых особей и имеют закрытую форму, но LRA-1 углублен в меньшей степени, чем LRA-2. Оба входящих лингвальных угла закрываются почти на одном уровне. Разница в распределении фаз роста на буккальной и лингвальной сторонах незначительная, но имеется. Передний лингвальный дентиновый тракт отсутствует. Два задних лингвальных тракта небольшого размера (~0.5 мм) и разделены. На буккальной стороне три небольших тракта, из которых наиболее высокий срединный тракт размером до 1 мм по промеру B.

M2. Распределение фаз роста на разных сторонах почти одинаково. Дентиновые тракты небольшого размера, повторяют форму аналогичных трактов на M1, но с меньшими высотами. Входящий лингвальный угол удлинен в сторону буккальной стороны и ориентирован параллельно оси ширины зуба.

m1. Антероконид на m1 овальной формы, вытянут вдоль оси ширины зуба. Форма lra-3 варьирует от закрытого до открытого типа. Распределение фаз роста на разных сторонах зуба различается в незначительной степени. На лингвальной стороне почти всегда присутствуют небольшие срединные тракты высотой до 1 мм по промерам b и c. Передние и задние лингвальные тракты у большинства образцов отсутствуют. На буккальной стороне расположен невысокий срединный тракт, задний и передний тракты почти не проявлены. Эмалевые трубки let-1 и let-2 меньше 1 мм.

m2. Разница в распределении фаз роста на разных сторонах зубов слабо проявлена. Буккальные тракты невысокие, почти не выражены. На лингвальной стороне присутствуют два тракта (передний и срединный). Первый буккальный входящий угол ориентирован в сторону антеролингвальной или только лингвальной части зуба, второй буккальный угол – в сторону лингвальной части.

m3. Форма второго буккального входящего угла может варьировать от открытого до закрытого типа. Разница в распределении фаз роста на разных сторонах зуба отсутствует. Дентиновые тракты отсутствуют или проявлены незначительно.

Размеры. Даны по Ш. Чжену (Zheng et al., 2024), см. таблицу 6.

Сравнение. От *Pr. qinanensis*, *Pr. qiui* и *Pr. haoi* отличается наличием проявленных срединных трактов на буккальной (M1) или лингвальной (m1) сторонах. От *Pr. tianzuensis*, *Pr. murinus* и *Pr. eriksoni* отличается меньшим размером буккальных (M1) или лингвальных (m1) дентиновых трактов, но при этом существует определенное перекрытие диапазонов с *Pr. tianzuensis*. Также отличается: от *Pr. eriksoni* меньшими высотами дентиновой лингвальной стенки и let-1 и let-2 на m1; от *Pr. murinus* – меньшей вариативностью морфологии антероконидного отдела; от *Pr. tianzuensis* – меньшими размерами.

Замечания. В Северной Азии *Pr. licenti* известны из сарайских слоев сасинской свиты по данным А.Г. Покатилова (2012). Покатилов писал, что дентиновые тракты у образцов из сарайских слоев развиты хорошо (без приведения размерных характеристик), хотя на опубликованных им зарисовках дентиновые тракты отсутствуют. Возможно, Покатилов принимал за дентиновый тракт дентиновую стенку. В этом случае образцы из сасинской свиты относятся к более примитивным видам, чем *Pr. licenti*. Точно установить видовую принадлежность можно будет после ревизии материала из неогеновых отложений о. Ольхон. Пока предлагается считать распространение *Pr. licenti* в верхнем миоцене Прибайкалья как возможное. Хотя в диссертационной работе образцы *Pr. licenti* изучены только из местонахождений Китая, было решено включить описание *Pr. licenti* в систематическую часть, ввиду его возможного распространения в Прибайкалье.

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхи верхнего миоцена Китая и, возможно, Прибайкалья (о. Ольхон).

Материал. Изолированные зубы (6 M1, 1 M2, 3 m1, 2 m2) из нижней части разреза QA-III (слои 1–3, Ганьсу, Китай), экз. IVPP, №№ V18593.1–12. Изолированные зубы (1 M1, 3 M2, 1 m1, 2 m2, 1 m3) из разреза QA-I (Ганьсу, Китай) экз. IVPP, №№ 14049.1–8.

Prosiphneus murinus Teilhard de Chardin, 1942

Рисунки 12, 14а, 16а, 16б, 24

Prosiphneus murinus: Teilhard de Chardin, 1942, с. 100.

Myospalax murinus: Lawrence, 1991, с. 261-286;

Prosiphneus sp.: Зыкин, Зажигин, 2008, с. 15–21.

Голотип – IVPP RV, № 42008, фрагмент черепа, Китай, провинция Шаньси, Юйшэ; верхний миоцен, формация Махой. Сборы Э. Лисана и М. Трассарта, 1930-е гг. (Teilhard de Chardin, 1942).

Описание. Срединный буккальный тракт М1 высотой до 1 мм по промеру В, остальные буккальные тракты меньше или полностью отсутствуют. На лингвальной стороне m1 присутствуют два срединных дентиновых тракта высотой от 0.2 до 1.2 мм по промерам b и с. Срединный дентиновый тракт на буккальной стороне m1 выше заднего и переднего (если они образуются). Антероконидный отдел m1 массивный, с разнообразной морфологией. Присутствуют морфотипы с небольшими дополнительными входящими углами на передней стороне зуба (1), с овальным антероконидом, вытянутым вдоль оси ширины зуба (2), и с антероконидом треугольной формы (3).

М1. Количество корней от двух до трех в зависимости от степени их слияния (преобладают образцы с двумя корнями). Разница в распределении фаз роста на буккальной и лингвальной сторонах есть, но она незначительна. LRA-1 у взрослых особей имеет закрытую, вытянутую форму и ориентирован параллельно оси ширины зуба. У ювенильных особей LRA-1 имеет более открытую форму, а на задних призмах (Т3 и Т4) могут находиться небольшие и неглубокие эмалевые трубки (рис. 24г–24е). Уровни закрытия LRA-1 и LRA-2 находятся примерно на одной высоте. Буккальные тракты выше лингвальных, с наибольшей высотой у заднего и срединного буккального тракта (до 1 мм). Передний буккальный тракт слабо развит или полностью отсутствует. Передний лингвальный тракт может отсутствовать или иметь небольшую высоту (до 0.3 мм).

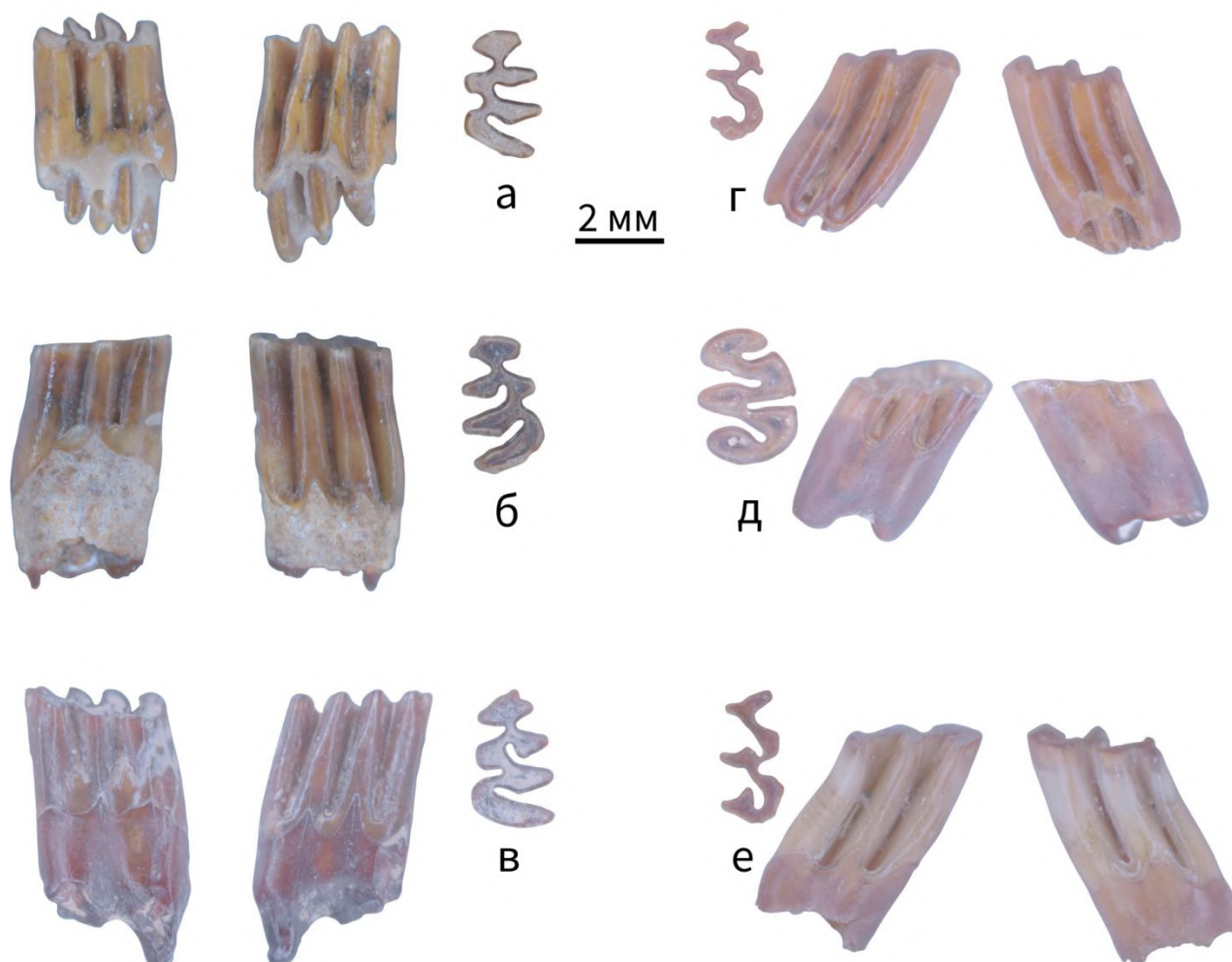


Рисунок 24 – *Prosiphneus murinus* Teilhard de Chardin, 1942: а–в: m1 с буккальной, лингвальной и окклюзиальной сторон (слева направо): а – экз. ГИН, № 948/82, левый m1; б – экз. ГИН, № 948/83, правый m1; в – экз. ГИН, № 1110/601, левый m1; г–е: M1 с окклюзиальной, буккальной и лингвальной сторон (слева направо): г – экз. ГИН, № 948/98, правый M1; д – экз. ГИН, № 948/99, правый M1; е – экз. ГИН, № 1110/615, правый M1; Россия, Омская область: Новая Станица 1А (а, б, г, д), верхний миоцен, новостаничная свита; Черлак (в, е), верхний миоцен, рытовская свита

М2. На буккальной стороне присутствуют два дентиновых тракта, а на лингвальной стороне – один с меньшими значениями промеров, чем у аналогичных трактов на М1. Разница в высоте дентиновых стенок на буккальной и лингвальной сторонах проявлена меньше, чем на М1. Лингвальный входящий угол имеет закрытую форму, вытянут и ориентирован в буккальную сторону с небольшим уклоном в постериальную часть зуба.

М3. Разница в распределении фаз роста на буккальной и лингвальной сторонах отсутствует. На буккальной стороне присутствуют небольшие задний и срединный тракты, остальные тракты отсутствуют. У некоторых образцов буккальные входящие углы закрываются по частям, образуя две эмалевые трубки вместо одной.

m1. Присутствует небольшая разница в распределении фаз роста на буккальной и лингвальной сторонах. Дентиновые стенки на обеих сторонах высокие (≥ 1 мм) как и эмалевые трубки let-1 и let-2 (~ 1 мм). Форма антероконидного отдела вариативна с тремя возможными морфотипами: с небольшими дополнительными входящими углами на передней стороне зуба (1), с овальным антероконидом вытянутым вдоль оси ширины зуба (2) и с антероконидом треугольной формы (3). Входящие углы lga-3 и bga-2 расположены друг напротив друга и имеют закрытую форму. На лингвальной стороне расположены два срединных дентиновых тракта высотой от 0.2 до 1.2 мм по промерам b и c со средними значениями $\sim 0.5\text{--}1.1$ мм (в зависимости от местонахождения). Задний и передний лингвальные тракты часто присутствуют, но имеют меньшие размеры, чем срединные тракты. На буккальной стороне выделяется срединный тракт высотой от 0.35 до 0.82 мм по промеру c' со средним значением $\sim 0.45\text{--}0.75$ мм (в зависимости от местонахождения).

m2. На лингвальной стороне от двух до трех дентиновых трактов в зависимости от наличия заднего тракта. Значения трактов меньше аналогичных на m1. Буккальные тракты развиты слабо, но в среднем повторяют морфологию буккальных трактов на m1. Разница в высоте дентиновых стенок небольшая.

m3. Разница в высоте дентиновых стенок на лингвальной и буккальной стороне отсутствует. На лингвальной стороне только два очень невысоких дентиновых тракта (передний и срединный). Буккальные тракты отсутствуют, хотя нижняя граница эмалевой стенки на этом участке имеет волнообразную форму.

Размеры. См. таблицу 6.

Сравнение. От *Pr. qinanensis*, *Pr. qiui* и *Pr. haoi* отличается наличием проявленных срединных трактов на буккальной (M1) или лингвальной (m1) сторонах. От *Pr. eriksoni* отличается меньшим размером диапазонов и средних значений буккальных (M1) или лингвальных (m1) дентиновых трактов, а также конфигурацией буккальных трактов m1 с доминирующим срединным трактом. Отличается от *Pr. eriksoni*, *Pr. tianzuensis* и *Pr. licenti* массивным антероконидным отделом с вариативной морфологией.

Замечания. Есть небольшие различия в средних значениях дентиновых трактов из разных местонахождений. У образцов из формации Махой (провинция Шаньси) и низов формации Гаочжуан средние значения промеров b и c на m1 составляют 0.57 и 0.51 мм, у образцов из новостаничной свиты – 0.81 и 0.52 мм и у образцов из рытовской свиты – 1.1 и 0.55 мм соответственно. Также у образцов из формации Махой и новостаничной свиты передний и задний буккальные тракты развиты в меньшей степени, чем у образцов из рытовской свиты. Можно предположить, что *Pr. murinus* из рытовской свиты представлен

более прогрессивной формой, чем *Pr. murinus* из других местонахождений. Тем не менее, данных различий недостаточно для выделения отдельного вида.

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхи верхнего миоцена Китая и Западной Сибири.

Материал. Изолированные зубы (4 M1, 3 M2, 4 M3, 8 m1, 2 m2, 4 m3) из местонахождения Новая Станица 1А (Западная Сибирь), экз. ГИН, №№ 948/81–152 (сборы В.С. Зажигина и А.А. Стеклова, 1960–80-е гг.). Нижняя челюсть и изолированные зубы (1 m1, 1 M2) из местонахождения Новая Станица 1Б (Западная Сибирь), экз. ГИН, №№ 948/153–155 (сборы В.С. Зажигина и А.А. Стеклова, 1960–80-е гг.). Изолированные зубы (5 M1, 6 M2, 4 M3, 3 m1, 5 m2, 5 m3) из местонахождения Черлак (Западная Сибирь), экз. ГИН, №№ 1110/600–630 (сборы В.С. Зажигина и В.С. Зыкина, 1980-е гг.). Изолированный зуб (M3) из местонахождения Лежанка 2Б (Западная Сибирь), экз. ГИН, №№ 1130/16 (сборы В.С. Зажигина и В.С. Зыкина, 1980-е гг.). Изолированные зубы (1 m1, 1 m2) из рытовских слоев в разрезе Гусиный перелет (Западная Сибирь), экз. ГИН, №№ 640/3020–3021 (сборы В.С. Зажигина, 1980-е гг.). Изолированный зуб (m2) из местонахождения Кедей (Западная Сибирь), экз. ГИН, №№ 951/1003 (сборы Р.А. Зиновы, 1960-е гг.). Фрагмент черепа с верхними молярами, четыре нижних челюсти и изолированные зубы (5 M1, 3 M2, 1 M3, 6 m1, 5 m2, 3 m3) из формации Махой (Шаньси, Китай), экз. IVPP, №№ V11151–11161.

Род *Episiphneus* Kretzoi, 1961

Episiphneus: Kretzoi, 1961, с. 123–136.

Типовой вид. *Prosiphneus pseudarmandi* Teilhard de Chardin, 1940; верхи нижнего плейстоцена Китая.

Диагноз. Цокоры с гипсодонтными молярами с корнями и высокими дентиновыми трактами. У поздних представителей корни значительно слиты. Высота дентиновой стенки на лингвальной стороне m1 и на буккальной стороне M1 значительно меньше, чем на противоположной стороне зуба. Задний лингвальный тракт на m1 не меньше 1/2 от высоты коронки и, как правило, выше остальных лингвальных трактов. Широкая изменчивость переднего лингвального тракта m1 у первых позднеплиоценовых представителей рода (тракт может отсутствовать или наоборот быть достаточно высоким в рамках одной выборки). У раннеплейстоценовых форм *Episiphneus* передний лингвальный тракт всегда развит. Передний лингвальный тракт на M1 либо отсутствует, либо имеет небольшую высоту по промерам A'1 и A'2 (меньше 2 мм, обычно не превышает 1/2 от промера B'). Промеры A'1 и A'2 или a1 и a2 на одном зубе, как правило, равны между собой. Среди m1 с несформированными до конца корнями преобладает морфотип с треугольным

антероконидом на котором расположен неглубокий антеромедианный входящий угол. Передние входящие углы (lra-3 и bra-2) на m1 расположены друг напротив друга. У известных *Episiphneus* конца раннего плейстоцена для M1 характерен морфотип с редуцированным LRA-1.

Видовой состав. *Episiphneus pseudarmandi* (Teilhard de Chardin, 1940), верхи нижнего плейстоцена Китая и возможно Забайкалья и Прибайкалья; *E. youngi* (Teilhard de Chardin, 1940) (?), верхи нижнего плейстоцена Китая; *E. pentasolenis* Golovanov et Zazhigin, 2025, верхний плиоцен и самые низы нижнего плейстоцена Монголии; *E. orkhonensis* Golovanov et Zazhigin, 2025, низы нижнего плейстоцена Монголии; *E. dalianensis* Qin et al., 2021 (?), верхний плиоцен Китая; *E. selengensis* (Pokatilov, 2012) (?), верхи нижнего плейстоцена Забайкалья.

Сравнение. Отличается от родов *Myospalax*, *Siphneus*, *Eospalax*, *Yangia* и *Allosiphneus* наличием корней. Отличается от *Siphneus*, *Eospalax*, *Yangia*, *Allosiphneus*, *Myospalax* и *Prosiphneus* большей разницей в высоте дентиновых стенок на разных сторонах m1. За исключением *Myospalax*, этот же признак характерен для M1–M3 и m2–m3 перечисленных ранее родов. *Episiphneus* отличается от *Mesosiphneus*, *Myospalax*, *Eospalax*, *Yangia* и от некоторых представителей *Chardina*, *Sibirosiphneus* и *Pliosiphneus* отсутствием высокого переднего лингвального тракта на M1. Отличается от *Prosiphneus* и ранних *Pliosiphneus* (*Pl. antiquus*) значительно более высокими дентиновыми трактами на всех молярах, в особенности более высоким задним лингвальным трактом на m1. От большинства *Pliosiphneus* и ранних *Sibirosiphneus* отличается наличием переднего лингвального тракта на m1 (за исключением некоторых позднеплиоценовых морфотипов) или формой антероконидного отдела (у позднеплиоценовых *Pliosiphneus* есть передний лингвальный тракт на m1, но форма антероконида ромбовидная, несвойственная для *Episiphneus*). По форме антероконидного отдела m1 и расположению lra-3 относительно bra-2 *Episiphneus* отличается от *Chardina* и *Mesosiphneus*. Виды *Episiphneus* отличаются от синхронных видов *Sibirosiphneus* (за исключением *Sib. razdoleanensis*) более высокими дентиновыми трактами и меньшей разницей между промерами A'1 и A'2 на M1 и a1 и a2 на m1. У некоторых поздних представителей *Episiphneus* доминируют морфотипы M1 с частично редуцированным LRA-1, что отличает их от других корнезубых цокоров.

Замечания. В 1940 г. П. Тейяром де Шарденом по остаткам из Locality 18 в окрестностях Пекина были описаны два вида цокоров (*Pr. youngi* и *Pr. pseudarmandi*) и диагностирован третий (*Pr. cf. sinensis*) (Teilhard de Chardin, 1940). Наличие сразу нескольких видов цокоров в одном местонахождение (если это не гетерохронный комплекс фауны) нетипично для данной группы. М. Кретцой выделил род *Episiphneus* с типовым видом

E. pseudarmandi (Kretzoi, 1961). Ш. Чжен впоследствии указывал на то, что все три вида из Locality 18 являются онтогенетическими стадиями одного вида в рамках рода *Episiphneus* (*E. youngi*) (Zheng, 1994). В качестве типового вида для *Episiphneus* Ш. Чжен обозначал *E. youngi* (Zheng et al., 2024). Сам Тейяр де Шарден также рассматривал возможность того, что *Pr. youngi* и *Pr. pseudarmandi* являются онтогенетическими стадиями одного вида, но отвергал данную гипотезу из-за разницы в уровне закрытия входящих буккальных углов m1 у двух видов (Teilhard de Chardin, 1940). Опираясь на фотографии, сделанные Тейяром де Шарденом, можно утверждать, что различия между *Pr. youngi* и *Pr. pseudarmandi* выходят за рамки онтогенетической изменчивости. У *Pr. pseudarmandi* уровень закрытия первого входящего буккального угла m1 находится в верхней части коронки, тогда как у *Pr. youngi* – в нижней (Teilhard de Chardin 1940). Помимо этого, у *Pr. pseudarmandi* на m2 присутствуют две буккальные эмалевые трубки, тогда как у *Pr. youngi* на аналогичном зубе из Locality 18 – только одна. Таким образом, различия между *Pr. youngi* и *Pr. pseudarmandi* не являются исключительно онтогенетическими и могут быть объяснены внутривидовой изменчивостью или тем, что это два близкородственных вида. При имеющихся данных пока предпочтительнее оставить *E. pseudarmandi* в качестве типового вида для *Episiphneus*, как и было в изначальном описании Кретцоя (Kretzoi, 1961).

А.Г. Покатиловым (2012) был выделен вид *Prosiphneus selengensis* по остаткам из разрезов Тологой (средняя толща), Поперечное и Додогол (нижний горизонт). Исходя из описания и зарисовок, приведенных Покатиловым, *Pr. selengensis*, возможно, является младшим синонимом *E. pseudarmandi*. Предположительно, образцы из забайкальских местонахождений обладают немного большей степенью гипсодонтии, чем типовая серия из Locality 18, но для подтверждения этого необходима ревизия забайкальского и китайского материала.

Ч. Цин и соавторы (Qin et al., 2021) описали *E. dalianensis* из верхнеплиоценовых отложений пещеры Цзинюань и предположили, что данный вид является предковым для маньчжурских цокоров (*Siphneus psilurus*). Однако в их работе не была описана морфология дентиновых трактов, без которой невозможно точно установить родовую принадлежность.

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхний плиоцен и нижний плейстоцен Монголии и Забайкалья и возможно части Прибайкалья (о. Ольхон), нижний плейстоцен Северо-Восточного Китая.

Episiphneus pentasolenis Golovanov et Zazhigin, 2025

Рисунки 4, 5, 8, 17е, 17ж, 25–27, 28а

Prosiphneus sp.: Зажигин, 1989, с. 10;

Prosiphneus praetingi: Alexeeva, 2006. с. 1, рисунок 2; Покатилов, 2012, с. 304, рисунок 6.39;

Prosiphneus cf. *praetingi*: Kawamura, Takai, 2009, с. 15, таблица 7, фиг. 1–4;

Mesosiphneus praetingi: Erbaeva et al., 2021, с. 1.

Episiphneus pentasolenis Golovanov, Zazhigin, 2025, с. e70024, рисунок 7в.

Голотип – экз. ГИН, № 970/1012 (рис. 25а), левый m1, Монголия, местонахождение Шамар; верхний плиоцен. Сборы В.С. Зажикина, 1970 г. (Зажигин, 1989; Golovanov, Zazhigin, 2025). Кибертип находится в открытом доступе по следующей ссылке: <https://doi.org/10.17602/M2/M668675>

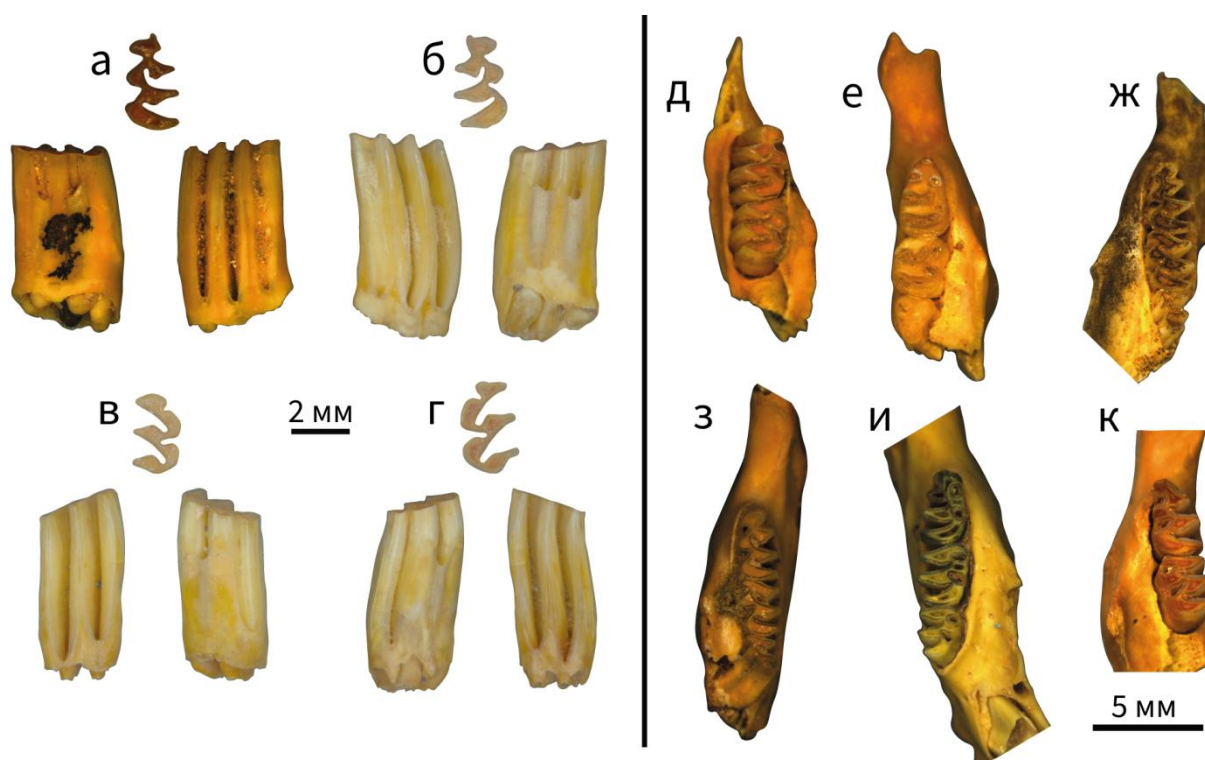


Рисунок 25 – *Episiphneus pentasolenis* Golovanov et Zazhigin, 2025: а–б: m1 с окклюзионной (сверху) и буккальной/лингвальной сторон (снизу): а – голотип ГИН, № 970/1012, левый m1; б – экз. ГИН, № 970/1016, правый m1; в–г: M1 с окклюзионной (сверху) и буккальной/лингвальной сторон (снизу): в – экз. ГИН, № 970/1150, правый M1; г – экз. ГИН, № 970/1151, левый M1; д–к, фрагменты нижних челюстей с окклюзионной стороны: д – экз. ГИН, № 970/1001, правая челюсть; е – экз. ГИН, № 970/1002, правая челюсть; ж – экз. ГИН, № 482/301, левая челюсть; з – экз. ГИН, № 970/1267, левая челюсть; и – экз. SSC Udg, № 468, правая челюсть; к – экз. SSC Udg, № 602, левая челюсть; Монголия, Селенгинский аймак: Шамар (а–г, д, е, з), верхний плиоцен; Россия, Бурятия: Береговая (ж), верхний плиоцен; Удунга (и, к), верхний плиоцен

Описание. Буккальные тракты на M1 относительно высокие, но не превышают 5 мм по промерам А, В, С и D. Среди M1 доминирует морфотип с LRA-1 закрытого типа

(рис. 26б). На лингвальной стороне m1 расположены от трех до четырех дентиновых трактов (рис. 27). Высота переднего тракта варьирует от 0 до 3.75 мм по промеру a1 и от 0 до 4.58 мм по промеру a2. Срединные лингвальные тракты размером ~1–4 мм по промерам b и c. Все входящие углы на m1, как правило, закрываются, образуя пять эмалевых трубок. Среди морфотипов антероконидного отдела m1 доминирует морфотип с одинаково закрытыми lra-3 и bra-2 и неглубоким и открытым антеромедианным входящим углом (рис. 28).

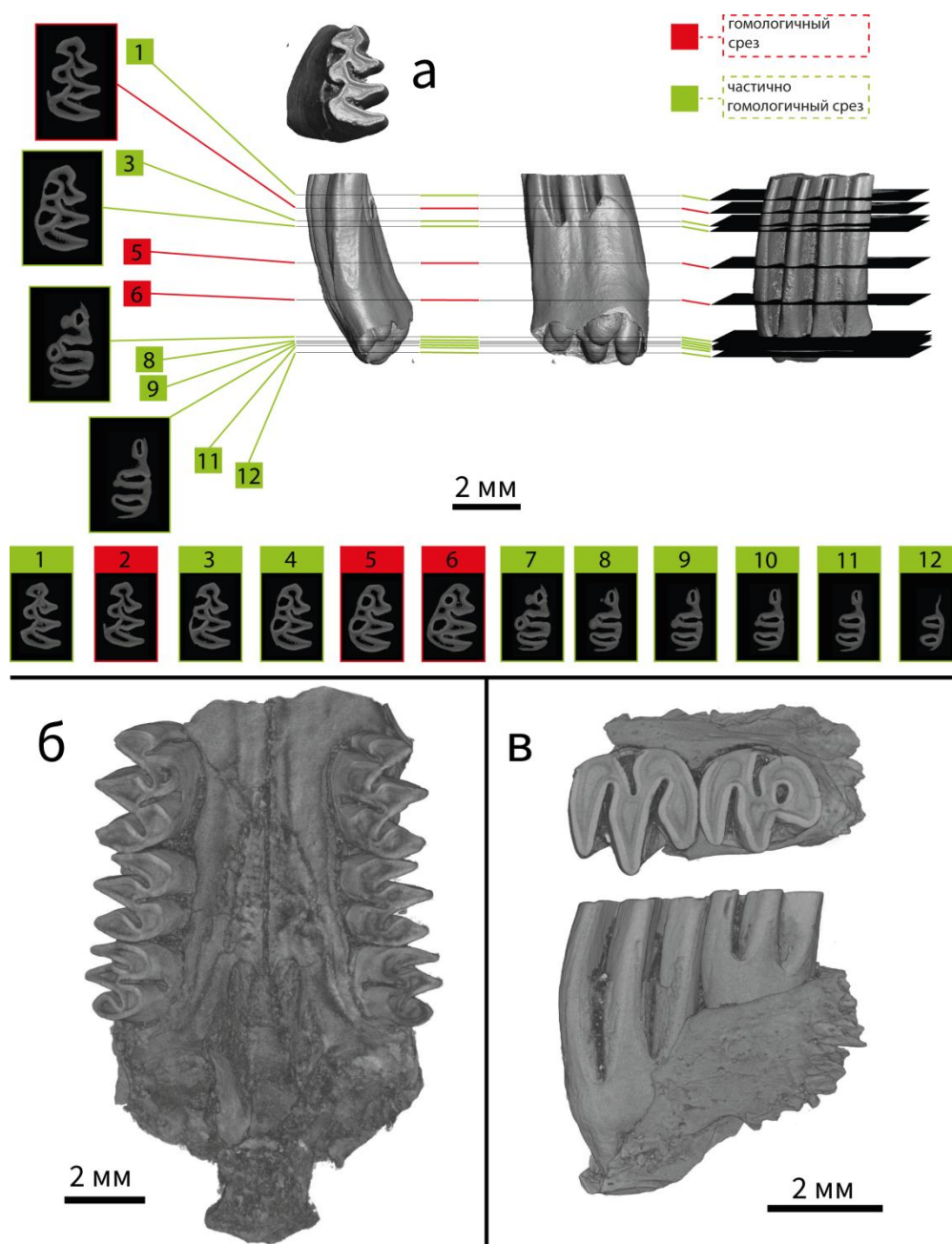


Рисунок 26 – *Episiphneus pentasolenis* Golovanov et Zazhigin, 2025: а – 3D-модель и томографические срезы голотипа ГИН, № 970/1012, левый m1 с окклюзионной (сверху), передней, буккальной и лингвальной сторон (снизу, слева направо); б – 3D-модель экз. ГИН, № 970/1325, фрагмент черепа со стороны неба; в – 3D-модель экз. ГИН, № 970/1170, фрагмент верхней челюсти с окклюзионной (сверху) и буккальной (снизу) сторон. Монголия, Селенгинский аймак: Шамар (а–в), верхний плиоцен

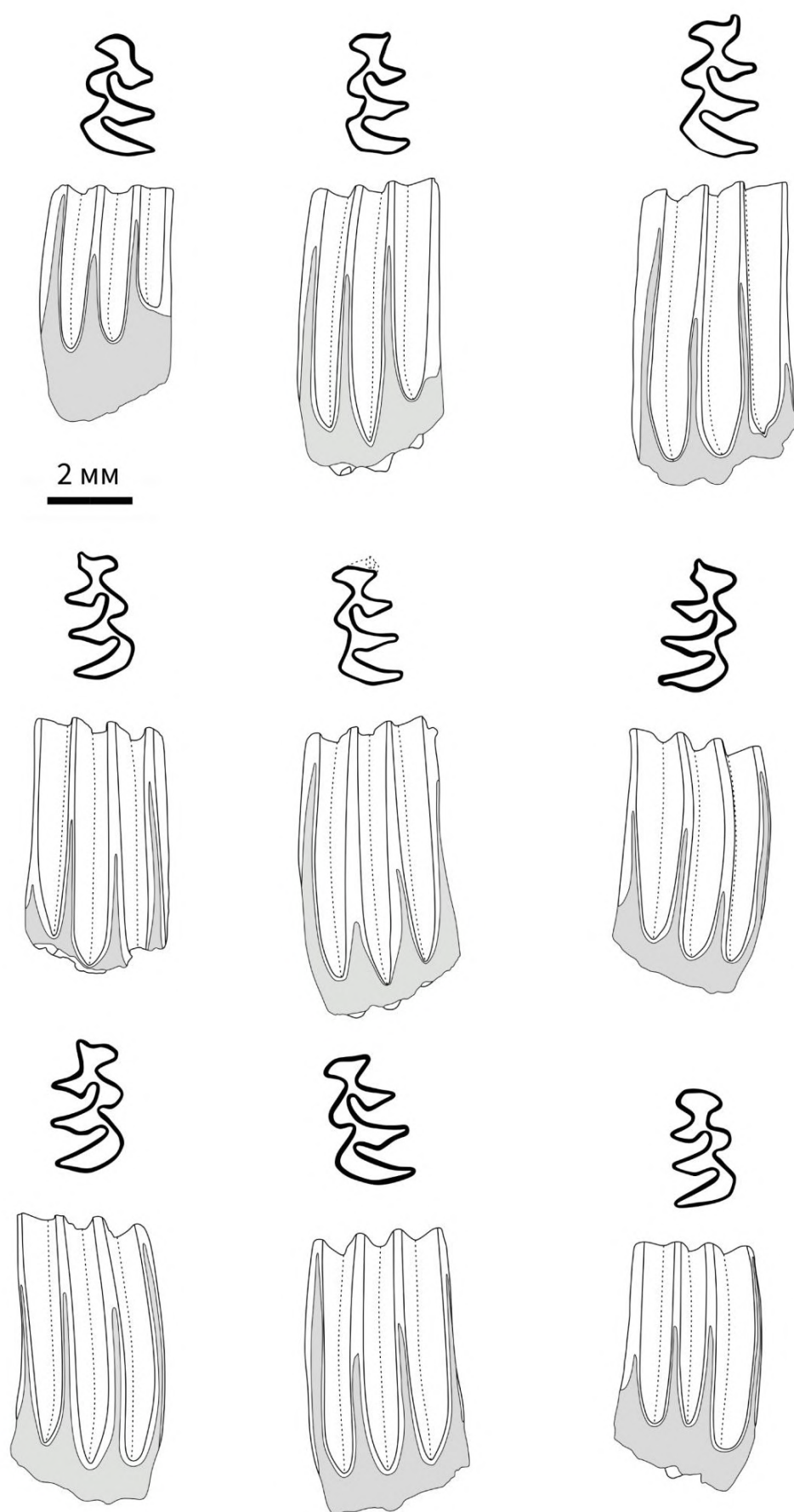
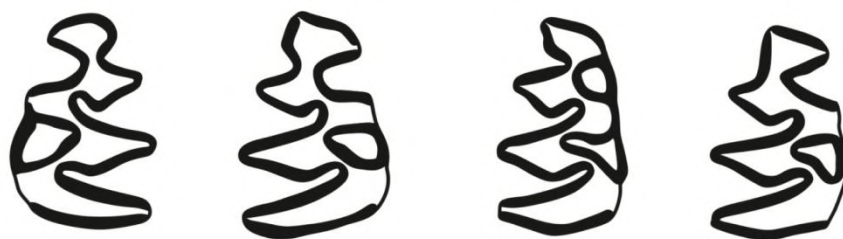
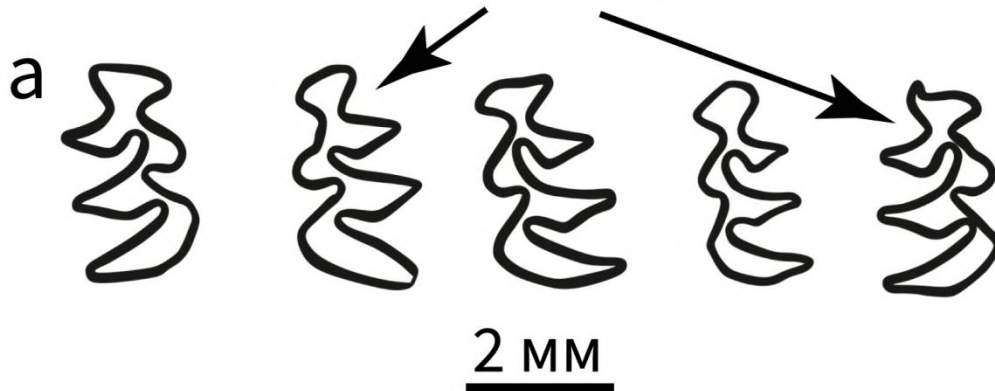


Рисунок 27 – Вариативность высоты лингвальных трактов m1 *Episiphneus pentasolenis* Golovanov et Zazhigin, 2025; Монголия, местонахождение Шамар, верхний плиоцен

Ira-3 имеет закрытую форму, архаичный морфотип



Ira-3 имеет открытую форму, прогрессивный морфотип

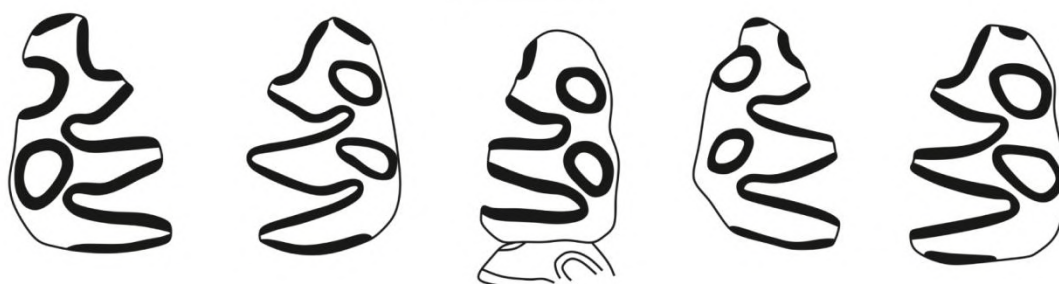
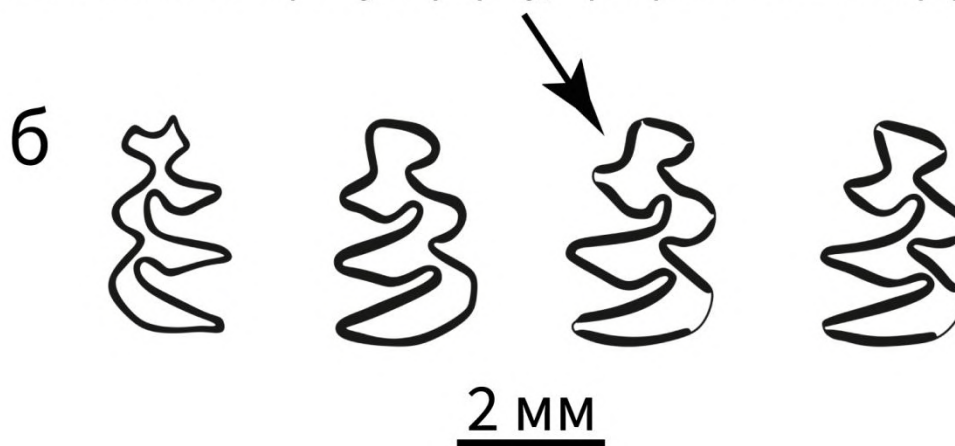


Рисунок 28 – Вариативность морфотипов m1 плиоценовых (а) и раннеплейстоценовых (б) *Episiphneus* Kretzoi, 1961: а – *Episiphneus pentasolenis* Golovanov et Zazhigin, 2025, Монголия, местонахождение Шамар, верхний плиоцен; б – *Episiphneus orkhonensis* Golovanov et Zazhigin, 2025, Монголия, местонахождение Орхон 1В, низы нижнего плейстоцена

М1. Лингвальная дентиновая стенка значительно выше буккальной (более чем в три раза). LRA-1 у большинства образцов имеет закрытую (но не вытянутую) форму, дентиновые призмы AL и T1 частично изолированы друг от друга. У LRA-1 и LRA-2 есть небольшой загиб в сторону задней части зуба. LRA-1 значительно меньше по размерам, чем LRA-2. Эмалевая трубка LET-1 формируется у большинства образцов и обычно отсутствует у образцов с LRA-1 открытого типа. Уровни закрытия LRA-1 и LRA-2 значительно отличаются, LET-1 всегда меньше LET-2. LET-2 имеет овальную форму с базальной частью расположенной над буккальными эмалевыми трубками. Передний лингвальный тракт отсутствует или имеет небольшие размеры (от 0 до 2.19 мм по промерам A'1 и A'2). Остальные лингвальные тракты достаточно высокие и могут достигать 4 мм по промерам B' и D'. Размеры буккальных трактов колеблются в диапазоне от 2.28 до 4.81 мм по промерам A, B, C и D.

М2. Разница между высотами дентиновых стенок на разных сторонах М2 такая же как и у М1. Дентиновые тракты высокие, но меньше, чем на М1. Лингвальный входящий угол ориентирован в сторону постеробуккальной части зуба. Уровень закрытия лингвального входящего угла выше, чем у буккальных.

М3. Высокая морфологическая вариативность. Лингвальный входящий угол может быть ориентирован в буккальную или постеробуккальную сторону зуба. У единичных образцов лингвальный угол ориентирован в антеробуккальную сторону зуба. Задняя буккальная дентиновая призма, как правило, развита, имеет овальную или ромбовидную форму и не уступает в размере другим буккальным дентиновым призмам. У некоторых образцов на задней части зуба может находиться эмалевая трубка, образовавшаяся до закрытия буккальных и лингвальных входящих углов. Возникновение данной трубки может происходить вследствие частичного закрытия заднего буккального входящего угла на ранних стадиях онтогенеза.

m1. Сильная разница в высоте дентиновых стенок на буккальной и лингвальной сторонах. Задний и срединный лингвальные тракты высокие. Диапазон промеров b и c составляет ~1–4 мм, промеров d и e – ~2–5.5 мм. Передний лингвальный тракт может быть высоким (сопоставимым по высоте с другими трактами) или полностью отсутствовать. Диапазон высоты переднего лингвального тракта варьирует от 0 до 3.75 мм по промеру a1 и от 0 до 4.58 мм по промеру a2. Буккальные тракты менее высокие, чем лингвальные и часто зависят от уровня закрытия bra-2, который может находиться в верхней или нижней части коронки. Передние входящие боковые углы расположены друг напротив друга. В выборках доминирует морфотип антероконидного отдела с одинаково закрытыми lra-3 и bra-2 и неглубоким и открытым антеромедианным входящим углом. При этом у небольшой части

образцов lra-3 открыт. Задние входящие лингвальные углы (lra-1 и lra-2) имеют небольшой загиб в сторону передней части зуба. Морфология первых двух лингвальных эмалевых трубок (let-1 и let-2) варьирует от овальной V-образной до овальной субпрямой. По высоте let-1 и let-2 значительно меньше буккальных эмалевых трубок и располагаются ближе к корневой части зуба. Передняя лингвальная эмалевая (let-3) трубка если образуется, то может иметь округлую или овальную форму. Образование let-3 в большей степени наблюдается у зубов с закрытым lra-3.

m2. Повторяет основные характеристики m1 (за исключением переднего отдела), но с меньшими диапазонами дентиновых трактов. Как и на m1, проявлена существенная разница в высоте боковых дентиновых стенок. На ранних стадиях онтогенеза передняя эмалевая стенка имеет вогнутую форму, на поздних стадиях – выгнутую.

m3. Задняя лингвальная призма всегда присутствует, но развита в меньшей степени, чем остальные лингвальные призмы. На буккальной стороне есть два небольших входящих угла. Дентиновые тракты и разница в высоте эмалевых стенок меньше, чем на m2.

Размеры. См. таблицы 7–10.

Таблица 7 – Размеры (мм) лингвальных трактов m1 *Episiphneus* Kretzoi, 1961 из местонахождений Северной Азии

m1 (мин./макс.)	a1	a2	b	c	d	e	L
Шамар (<i>E. pentasolenis</i>)	0/	0/	1.33/	1.38/	2.65/	2.96/	2.80/
	3.75	4.58	4.03	4.19	5.48	5.26	3.52
Береговая (<i>E. pentasolenis</i>)	0.65/	3.02/	2.28/	1.55/	>3.90	>3.76	2.97/
	2.87	3.22	2.77	2.05			3.66
Удунга (<i>E. pentasolenis</i>)	0/	0.58/	2.38/	2.19/	3.33	1.73/	3.16/
	>2.87	3.19	2.81	2.58		3.17	3.48
Бурал-Обо А и Бурал-Обо Б (<i>E. ex gr. pentasolenis–orkhonensis</i>)	2.27	3.23	3.62	3.56	>5.21	>4.53	3.16/ 3.48
Орхон 1В (<i>E. orkhonensis</i>)	0.49/	1.24/	3.31/	2.70/	3.79/	3.30/	2.98/
	3.79	4.56	4.59	4.23	5.19	4.70	3.54
Орхон 2А (<i>E. orkhonensis</i>)	0.20/	1.66/	3.46/	2.63/	3.23/	3.07/	2.66/
	3.63	4.38	4.49	3.90	5.27	4.90	3.46
Орхон 2Б (<i>E. orkhonensis</i>)	3.07/	4.22/	4.45/	3.92/5.	4.38/	4.31/	2.73/
	>4.72	>5.40	>5.33	30	5.25	5.15	3.32
Орхон 3 (<i>E. orkhonensis</i>)	2.51/	4.17/	>4.34	3.99/	>4.54	>4.46	2.85/
	>4.21	>4.27		4.27			3.31

Таблица 8 – Размеры (мм) буккальных трактов m1 *Episiphneus* Kretzoi, 1961 из местонахождений Северной Азии

m1 (мин./макс.)	b'	c'	d'	e'	L
Шамар (<i>E. pentasolenis</i>)	2.68/ 4.37	0.43/ 1.44	0.64/ 1.13	3.00/ 4.47	2.80/ 3.52
Береговая (<i>E. pentasolenis</i>)	2.71	1.19	–	–	2.97/ 3.66
Удунга (<i>E. pentasolenis</i>)	2.46/ 3.45	1.27/ >2.78	1.90	>2.95	3.16/ 3.48
Бурал-Обо А и Бурал-Обо Б (<i>E. ex gr. pentasolenis–orkhonensis</i>)	3.32/ 3.55	0.43/ 2.49	1.49	4.16	3.16/ 3.48
Орхон 1В (<i>E. orkhonensis</i>)	2.24/ 4.28	0.92/ 1.68	1.02/ 1.71	3.98/ 4.77	2.98/ 3.54
Орхон 2А (<i>E. orkhonensis</i>)	3.18/ 3.94	0.51/ 1.79	1.01/ 1.73	3.72/ 4.45	2.66/ 3.46
Орхон 2Б (<i>E. orkhonensis</i>)	2.18/ >4.74	1.09/ >3.39	1.16/ 1.79	4.81/ >5.19	2.73/ 3.32
Орхон 3 (<i>E. orkhonensis</i>)	3.67	1.79	1.26	3.72/ >3.81	2.85/ 3.31

Таблица 9 – Размеры (мм) буккальных трактов M1 *Episiphneus* Kretzoi, 1961 из местонахождений Северной Азии

M1 (мин./макс.)	A	B	C	D	L
Шамар (<i>E. pentasolenis</i>)	2.87/ >3.70	3.06/ 4.01	3.51/ 4.81	2.28/ 4.13	2.58/ 3.38
Береговая (<i>E. pentasolenis</i>)	3.68/ 4.25	3.52/ 3.57	3.53/ >4.27	4.63	2.99/ 3.05
Удунга (<i>E. pentasolenis</i>)	>2.32	3.35	4.11	–	3.44
Бурал-Обо А и Бурал-Обо Б (<i>E. ex gr. pentasolenis–orkhonensis</i>)	3.00	4.81	>5.23	>2.43	2.99/ 3.16
Орхон 1В (<i>E. orkhonensis</i>)	4.32/ 4.67	3.96/ 4.94	5.11/ >5.81	3.42/ 5.00	2.80/ 3.15
Орхон 2А (<i>E. orkhonensis</i>)	3.93/ 4.26	4.34/ 4.49	5.31/ 5.52	3.96/ 4.96	2.99/ 3.01
Орхон 2Б (<i>E. orkhonensis</i>)	4.53/ 4.95	5.03/ 5.66	5.24/ 5.72	4.70/ 5.18	2.80/ 2.92
Орхон 3 (<i>E. orkhonensis</i>)	>4.44	>4.95	>5.11	>4.64	2.66/ 3.25

Таблица 10 – Размеры (мм) лингвальных трактов M1 *Episiphneus* Kretzoi, 1961 из местонахождений Северной Азии

M1 (мин./макс.)	A'1	A'2	B'	C'	D'	L
Шамар (<i>E. pentasolenis</i>)	0/	0/	2.81/	0.73/	2.06/	2.58/
	1.98	2.19	4.10	1.30	3.45	3.38
Береговая (<i>E. pentasolenis</i>)	0/	0/	>3.77	>0.74	>4.27	2.99/
	0.32	0.09				3.05
Удунга (<i>E. pentasolenis</i>)	0.72	1.17	>2.43	–	–	3.44
Бурал-Обо А и Бурал-Обо Б (<i>E. ex gr. pentasolenis</i> – <i>orkhonensis</i>)	0	0	>2.96	–	–	2.99/
						3.16
Орхон 1В (<i>E. orkhonensis</i>)	0.64/	0.13/	3.99/	1.33/	3.83/	2.80/
	1.32	0.96	>4.22	2.09	4.69	3.15
Орхон 2А (<i>E. orkhonensis</i>)	0.41/	0.11/	4.43/	1.44/	4.20/	2.99/
	0.56	0.16	>4.53	>1.58	>4.92	3.01
Орхон 2Б (<i>E. orkhonensis</i>)	0.83/	0.44/	>4.39	1.24/	4.58/	2.80/
	1.14	0.67		>1.67	4.83	2.92
Орхон 3 (<i>E. orkhonensis</i>)	0.88/	0.30/	>3.68	–	–	2.66/
	1.58	0.93				3.25

Сравнение. От остальных видов рода *Episiphneus* отличается меньшими дентиновыми трактами, доминированием морфотипа m1 с закрытым lra-3 и пятью эмалевыми трубками. Также от поздних представителей *Episiphneus* (*E. pseudarmandi* и *E. youngi*, если считать их разными видами) отличается доминированием морфотипов M1 с закрытым LRA-1. От *E. dalianensis* (если относить данный вид к *Episiphneus*) отличается небольшим загибом lra-1 и lra-2 на m1 в сторону передней части зуба.

Замечания. Диапазон высоты и средние значения дентиновых трактов моляров в местонахождениях Удунга и Береговая несколько ниже, чем в местонахождение Шамар, но между всеми выборками сохраняется широкое перекрытие. Возможно образцы из Удунги и Береговой древнее, чем из Шамара, однако существующие различия между выборками находятся в пределах внутривидовой изменчивости.

“*Prosiphneus praetingi*”, ранее описанный из прибайкальских местонахождений Харалдай и Сарайское (Покатилов, 2012) и забайкальских местонахождений Удунга, Береговая, Тологой и Хоринск (Erbajeva et al., 2003; Alexeeva, 2006; Покатилов, 2012) с большой долей вероятности является *E. pentasolenis*. Исследованные в работе материалы из местонахождений Удунга и Береговая это подтверждают. Тем не менее, для точного

видового определения в местонахождениях Харалдай, Сарайское, Тологой и Хоринск необходима ревизия материала с учетом анализа дентиновых трактов.

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхний плиоцен и самые низы нижнего плейстоцена Монголии и Забайкалья и возможно части Прибайкалья (о. Ольхон).

Материал. Фрагмент черепа с верхними молярами, пять фрагментов верхних челюстей и 24 нижних с молярами, изолированные зубы (54 M1, 46 M2, 42 M3, 55 m1, 54 m2, 50 m3) из местонахождения Шамар (Северная Монголия), экз. ГИН, №№ 970/1000–1330 (сборы В.С. Зажигина, В.П. Чичагова и В.И. Жегалло, 1969–1975 гг.). Три фрагменты нижних челюстей с молярами и изолированные зубы (1 M1, 1 M2, 5 m1, 2 m2, 1 m3) из местонахождения Удунга (Забайкалье), экз. SSC Udg, №№ 468, 536–538, 568, 602–609, 650 (сборы Н.П. Калмыкова, 1985 г.). Один фрагмент нижней челюсти с молярами и изолированные зубы (4 M1, 3 M2, 3 m1, 6 m2, 3 m3) из местонахождения Береговая (Забайкалье), экз. ГИН, №№ 482/300–320 (сборы В.С. Зажигина, 1962 г.).

Episiphneus orkhonensis Golovanov et Zazhigin, 2025

Рисунки 17з, 29, 30

Prosiphneus sp.: Зажигин, 1989, с. 10;

Episiphneus orkhonensis Golovanov, Zazhigin, 2025, e70024, рисунок 9а.

Голотип – экз. ГИН, № 1101/5 (рис. 29а), правый m1, Монголия, местонахождение Орхон 1В; низы нижнего плейстоцена. Сборы В.С. Зажигина, 1979 г. (Зажигин, 1989; Golovanov, Zazhigin, 2025). Кибертип находится в открытом доступе по следующей ссылке: <https://doi.org/10.17602/M2/M670220>

Описание. Буккальные дентиновые тракты на M1 высокие, могут превышать 5 мм по промерам А, В, С и D, но не превышают 6 мм. Среди M1 доминирует морфотип с LRA-1 открытого типа. Передний лингвальный тракт на m1 всегда присутствует с колебаниями высоты от 0.2 до 4.72 мм по промеру a1 и от 1.24 до 5.04 мм по промеру a2. Значения срединных лингвальных трактов колеблются от 3.31 до 5.33 мм по промеру b и от 2.63 до 5.30 мм по промеру c. Для антероконидного отдела характерно наличие относительно выраженного антеромедианного угла на ранних онтогенетических стадиях и вариативность в степени закрытости Iga-3 (рис. 28–30). Число боковых эмалевых трубок m1 может варьировать от 4 до 5.

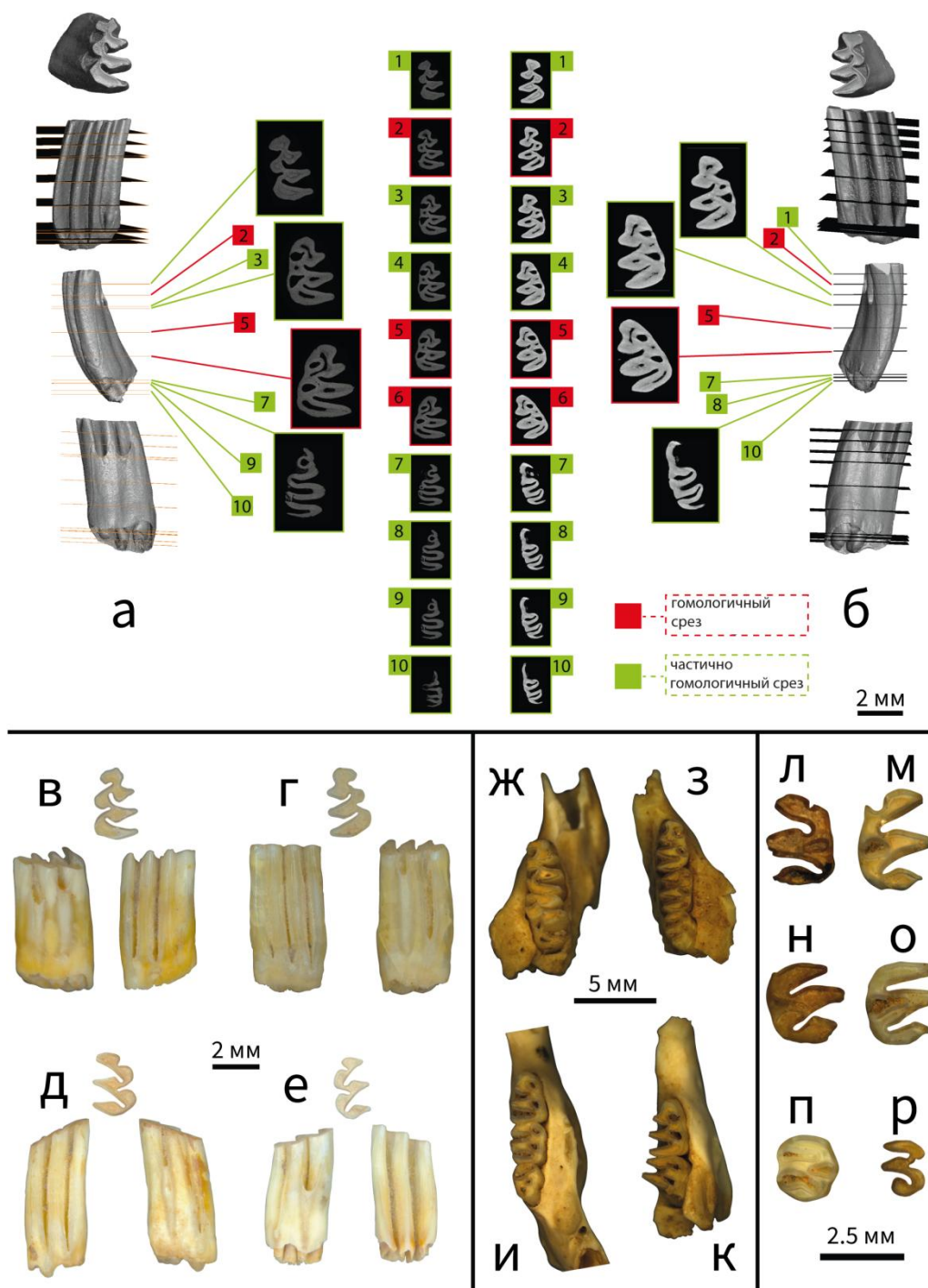


Рисунок 29 – *Episiphneus orkhonensis* Golovanov et Zazhigin, 2025: а-б: 3D-модели (с окклюзионной, лингвальной, передней и буккальной сторон) и томографические срезы m1: а – голотип ГИН, № 1101/5, левый m1; б – экз. ГИН, № 1101/6, правый m1; в-г: m1 с окклюзионной (сверху) и буккальной/лингвальной сторон (снизу): в – экз. ГИН, № 1101/8, левый m1; г – экз. ГИН, № 1101/9, правый m1; д-е: M1 с окклюзионной (сверху) и буккальной/лингвальной сторон (снизу): д – экз. ГИН, № 1101/51, правый M1; е – экз. ГИН, № 1101/51, левый M1; ж-к: фрагменты нижних челюстей с окклюзионной стороны: ж – экз. ГИН, № 1101/2, левая челюсть; з – экз. ГИН, № 1101/3, правая челюсть; и – экз. ГИН, № 1101/104, правая челюсть; к – экз. ГИН, № 1101/1, правая челюсть; л-р: верхние моляры из Орхон 1В с окклюзионной стороны: л – экз. ГИН, № 1101/120, правый M1; м – экз. ГИН, № 1101/118, левый M1; н – экз. ГИН, № 1101/138, левый M2; о – экз. ГИН, № 1101/128, левый M2; п – экз. ГИН, № 1101/129, правый M3; р – экз. ГИН, № 1101/130, правый M3. Монголия, аймак Булган: Орхон 1В (а-р), низы нижнего плейстоцена

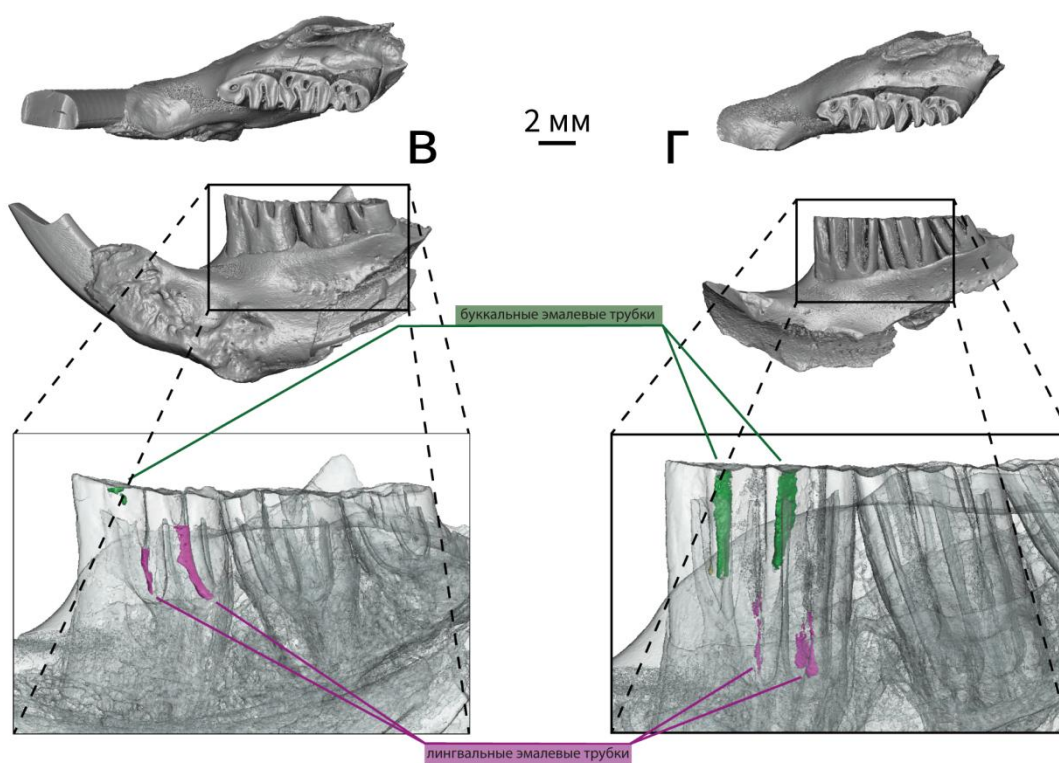
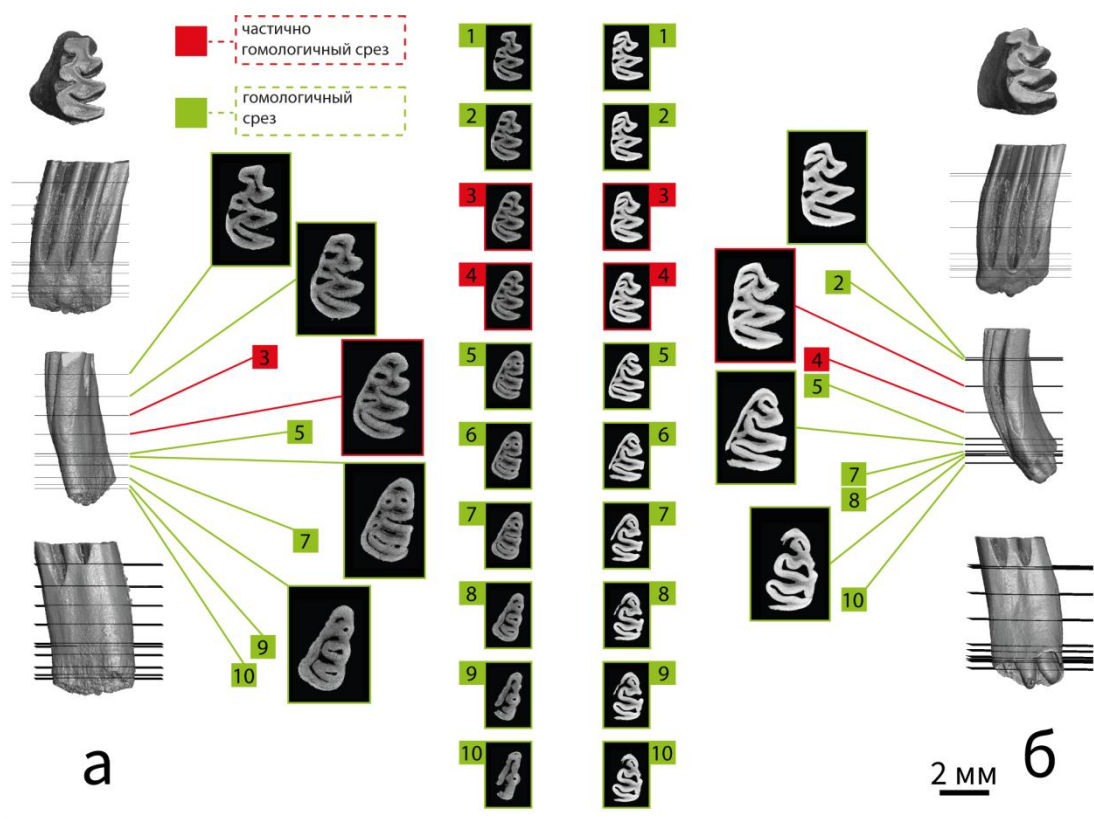


Рисунок 30 – Нижние моляры *Episiphneus orkhonensis* Golovanov et Zazhigin, 2025: а–б: 3D-модели (с окклюзиальной, лингвальной, передней и буккальной сторон) и томографические срезы m1: а – экз. ГИН. № 1103/5, левый m1; б – экз. ГИН. № 1103/78, левый m1; в–г, 3D-модели нижних челюстей с окклюзиальной (сверху) и лингвальной (снизу) сторон, в нижней части рисунка показаны полупрозрачные проекции с подкрашенными внутренними полостями лингвальных (фиолетовый) и буккальных (зеленый) эмалевых трубок: в – экз. ГИН, № 1103/74, правая челюсть; г – экз. ГИН, № 1103/127, правая челюсть; Монголия, аймак Булган: Орхон 2А (а), Орхон 2Б (б–в) и Орхон 3 (г), низы нижнего плейстоцена

M1. У большинства образцов LRA-1 имеет относительно открытую форму. Призма AL сливается с T1 в большей степени, чем остальные дентиновые призмы между собой. Уровень закрытия LRA-1 значительно ближе к корневому отделу, чем у LRA-2 и примерно на одном уровне с буккальными входящими углами. У части образцов LRA-1 не образует эмалевую трубку при закрытии. Эмалевая трубка LET-2 достаточно высокая, может достигать 5 мм. Передний лингвальный тракт отсутствует или имеет небольшую высоту (меньше 2 мм). Высота буккальных трактов по параметрам A, B, C и D варьирует от 3.42 до 5.81 мм.

M2. За исключением переднего отдела морфологически похожи на M1. Лингвальные и буккальные дентиновые тракты высокие, но меньше, чем на M1.

M3. BRA-2 в разной степени имеет загиб в сторону задней части зуба. В зависимости от степени загиба задние дентиновые призмы могут быть изолированными друг от друга или, наоборот, частично слитыми. Дентиновые тракты достаточно высокие на обеих сторонах зуба.

m1. На зубе формируется от четырех до пяти эмалевых трубок, в зависимости от того насколько открытую форму имеет lga-3. Задние лингвальные эмалевые трубки имеют овальную субпрямую форму и могут достигать высоты до 2 мм. Значительная разница в высоте дентиновых стенок на боковых сторонах зубов. На антероконидном отделе у ювенильных особей может присутствовать выраженный антеромедианный входящий угол, который довольно быстро истирается. Можно выделить три морфотипа антероконидного отдела: (1) антероконид ромбовидной формы с открытым lga-3 и закрытым bga-2, (2) антероконид треугольной формы с одинаково закрытыми lga-3 и bga-2 и (3) антероконид треугольной формы с закрытым lga-3 и немного более открытым bga-2. Последний морфотип характерен для ювенильных зубов. Первые два морфотипа распределены равномерно в выборках. У первого морфотипа антероконид имеет отклонение в сторону буккальной части зуба. Буккальные углы закрываются на одной высоте в верхней части коронки или bga-2 закрывается ближе к корневому отделу. Задний буккальный входящий угол ориентирован в сторону антерио-буккальной части зуба. На лингвальной стороне всегда представлены четыре дентиновых тракта. Высота переднего лингвального тракта может колебаться в диапазонах от 0.2 до 4.72 мм по промеру a1 и от 1.24 до 5.04 мм по промеру a2. Значения срединных лингвальных трактов варьируют от 3.31 до 5.33 мм по промеру b и от 2.63 до 5.30 мм по промеру c.

m2. Форма лингвальных входящих углов такая же, как у аналогичных входящих углов на m1. Буккальные входящие углы, как правило, имеет немного более закрытую форму, чем на m1. У большинства образцов буккальные входящие углы закрываются на одном уровне в

верхней части коронки. Буккальные эмалевые трубки имеют более вытянутую овальную форму, чем на m1.

m3. Задняя лингвальная призма присутствует, но она меньше остальных лингвальных дентиновых призм. Буккальные входящие углы слабо развиты, в отличие от лингвальных, которые имеют закрытую форму. При этом lra-1 может иметь немного более открытую форму, чем lra-2. Разница в высоте дентиновых стенок на разных сторонах зуба существенна, но меньше, чем m1 и m2. Дентиновые тракты относительно высокие.

Размеры. См. таблицы 7–10.

Сравнение. Отличается от *E. pentasolenis* более высокими дентиновыми трактами. Также отличается от *E. pentasolenis* большей долей M1 с открытым LRA-1 и m1 с открытым lra-3 относительно общей выборки. Отличается от *E. pseudarmandi* and *E. youngi* (если разделять данные виды) менее высокими дентиновыми трактами, присутствием в выборках морфотипов M1 с закрытым LRA-1 и m1 с закрытым lra-3. От *E. dalianensis* (если относить данный вид к *Episiphneus*) отличается небольшим загибом lra-1 и lra-2 на m1 в сторону передней части зуба.

Замечания. В выборках из местонахождений Орхон 1В и Орхон 2А диапазон высоты дентиновых трактов и средние значения ниже, чем в выборках из местонахождений Орхон 2Б и Орхон 3, что соответствует стратиграфическому положению данных местонахождений (Зажигин, 1989). Тем не менее, существующие различия недостаточны для выделения разных видов.

Предположительно “*Prosiphneus youngi*”, описанный из забайкальских местонахождений Тологой 2.2, Кудун, Засухино 2, 3, Додогол 1, 2 и Усть-Обор (Alexeeva, 2006) и позднее обозначенный как “*Episiphneus youngi*” (Erabajeva et al., 2021), является *E. orkhonensis*. Для подтверждения этого необходимо описание дентиновых трактов соответствующих образцов из забайкальских местонахождений. Также неопределенным является распространение *E. orkhonensis* в Прибайкалье, так как в фаунистических ассоциациях соответствующего возраста указывается “*Prosiphneus* sp.”, но без детального описания (Покатилов, 2012).

Стратиграфическое и географическое распространение. Низы нижнего плейстоцена Монголии и возможно Забайкалья и части Прибайкалья (о. Ольхон).

Материал. Фрагмент верхней челюсти и четыре фрагмента нижних челюстей с молярами и изолированные зубы (26 M1, 22 M2, 24 M3, 22 m1, 18 m2, 23 m3) из местонахождения Орхон 1В (Северная Монголия), экз. ГИН, №№ 1101/1–140 (сборы В.С. Зажигина, 1978–1981 гг.). Три фрагмента нижних челюстей с молярами и изолированные зубы (14 M1, 5 M2, 6 M3, 20 m1, 6 m2, 7 m3) из местонахождения Орхон 2А (Северная

Монголия), экз. ГИН, №№ 1103/1-73 (сборы В.С. Зажигина, 1978–1983 гг.). Два фрагмента нижних челюстей с молярами и изолированные зубы (4 M1, 4 M2, 6 M3, 12 m1, 8 m2, 6 m3) из местонахождения Орхон 2Б (Северная Монголия), экз. ГИН, №№ 1103/74-125 (сборы В.С. Зажигина, 1978–1983 гг.). Два фрагмента нижних челюстей с молярами и изолированные зубы (8 M1, 6 M2, 3 M3, 9 m1, 2 m2, 2 m3) из местонахождения Орхон 3 (Северная Монголия), экз. ГИН, №№ 1103/126-179 (сборы В.С. Зажигина, 1978–1983 гг.).

Род *Pliosiphneus* Zheng, 1994

Pliosiphneus: Zheng, 1994, с. 57.

Типовой вид. *Prosiphneus lyratus* Teilhard de Chardin, 1942; нижний плиоцен Китая.

Диагноз. Моляры с двумя или одним корнями в зависимости от степени слияния (различается у разных видов). Высоты эмалевых стенок на разных сторонах первых молярах всегда отличается (зубы асимметричны). Передний лингвальный тракт на M1 отсутствует у раннеплиоценовых форм или имеет маленькую высоту, при этом у позднеплиоценовых форм данный тракт довольно высокий (выше 1/2 высоты коронки). LRA-1 на M1 имеет вытянутую, закрытую форму. У большинства видов на m1 отсутствует передний лингвальный тракт (или он меньше 1/5 высоты коронки). Данный тракт развит только у прогрессивных позднеплиоценовых форм. Также на m1 присутствует высокий задний лингвальный тракт (промеры могут отличаться у разных видов), который, как правило, выше срединных трактов. Форма антероконидного отдела m1 овальная, вытянутая вдоль оси ширины зуба или ромбовидная, но тоже вытянутая вдоль оси ширины зуба. Передние входящие углы m1 (lra-3 и bra-2) расположены напротив друг друга.

Видовой состав. *Pliosiphneus lyratus* (Teilhard de Chardin, 1942), плиоцен Китая; *Pl. antiquus* Zheng, 2017, нижний плиоцен Китая, Монголии и возможно Прибайкалья; *Pl. daodiensis* Zheng, Zhang et Cui, 2019, верхний плиоцен Китая; *Pl. puluensis* Zheng, Zhang et Cui, 2019, верхний плиоцен Китая.

Сравнение. Отличается от родов *Myospalax*, *Siphneus*, *Eospalax*, *Yangia* и *Allosiphneus* наличием корней. Отличается от *Siphneus*, *Eospalax*, *Yangia*, *Allosiphneus*, *Myospalax* и ранних представителей *Prosiphneus* наличием разницы в высоте дентиновых стенок на разных сторонах m1. Раннеплиоценовые и часть позднеплиоценовых *Pliosiphneus* отличаются от *Episiphneus* отсутствием переднего лингвального дентинового тракта на m1. Позднеплиоценовые *Pliosiphneus* отличаются от *Episiphneus* наличием высокого переднего лингвального дентинового тракта на M1 и формой антероконидного отдела m1. Отличается от *Chardina* и *Mesosiphneus* расположением lra-3 напротив bra-2, при этом оба входящих угла сопоставимы по своей форме. От всех видов *Prosiphneus* и раннеплиоценовых *Sibirosiphneus*

отличается наличием высокого заднего лингвального тракта на m1, который при этом в среднем выше срединных лингвальных трактов. Также у некоторых ранних *Pliosiphneus* (*Pl. antiquus*, ранний плиоцен) буккальные тракты на m1 могут сливаться между собой в отличие от плиоценовых *Sibirosiphneus*. Позднеплиоценовые *Pliosiphneus* (*Pl. puluensis*, *Pl. daodiensis*) отличаются от позднеплиоценовых *Sibirosiphneus* (*Sib. seletiensis*) более высокими дентиновыми трактами на m1 (в особенности буккальными), более высокой разницей в высоте дентиновых стенок на m1 и возможно наличием высокого переднего лингвального тракта на M1 (M1 позднеплиоценовых *Sibirosiphneus* неизвестны, однако у первых раннеплейстоценовых *Sibirosiphneus* данный тракт невысокий). У позднеплиоценовых *Pliosiphneus* (*Pl. puluensis*, *Pl. daodiensis*) буккальные тракты на m1 выше, даже чем у гелазийских *Sibirosiphneus* (*Sib. sukhovi*, *Sib. obensis*).

Замечания. Существует определенное сходство между раннеплиоценовыми *Sibirosiphneus* (*Sib. ingenuus*) и некоторыми раннеплиоценовыми *Pliosiphneus* (*Pl. antiquus*). Можно выделить два признака отличающие *Pl. antiquus* от *Sib. ingenuus*: 1 – у *Pl. antiquus* задний лингвальный тракт на m1 выше срединных (у *Sib. ingenuus* задний лингвальный тракт сопоставим по высоте со срединными); 2 – у *Pl. antiquus* буккальные дентиновые тракты на m1 могут сливаться между собой в один тракт (у всех видов *Sibirosiphneus* данные тракты не сливаются). При этом *Sib. ingenuus* очень хорошо отличается от раннеплиоценового *Pl. lyratus*, у которого намного более высокие дентиновые тракты на m1.

Не совсем понятными остаются филогенетические связи между *Pl. antiquus* и *Pl. lyratus*. Позднемиоценовые находки *Pl. lyratus* из разреза QA-III в окрестностях деревни Дунвань, провинции Ганьсу (QA-III, Dongwan), скорее всего, являются результатом неправильной интерпретации палеомагнитных данных и должны датироваться раннеплиоценовым возрастом (Zheng et al., 2024). Даже в таком случае *Pl. antiquus* и *Pl. lyratus* практически одновременно возникают в палеонтологической летописи Китая и Монголии, хотя по показателям уровня гипсодонтии *Pl. antiquus* является предком *Pl. lyratus*. Ш. Чжен считал, что у *Pl. antiquus* в отличие от *Pl. lyratus*, надглазничные гребни сливаются в единый сагиттальный гребень и поэтому *Pl. antiquus* не может быть предком для *Pl. lyratus* (Zheng, 2017). Здесь стоит отметить, что на данный момент известен только один фрагмент черепа *Pl. antiquus* (IVPP V № 11166), который при этом сильно деформирован. Тем не менее, распространение *Pl. antiquus* и *Pl. lyratus* в одном стратиграфическом диапазоне служит аргументом в пользу гипотезы Чжена.

Ш. Чжен в диагнозе рода *Pliosiphneus* делал упор на черепные характеристики (Zheng et al., 2024). В использование этих характеристик есть определенная проблема, так как относительно целый череп был найден только для *Pl. lyratus*. Для видов *Pl. daodiensis* и *Pl.*

puluensis находки черепов неизвестны, даже фрагментарной сохранности. Соответственно, при использовании черепных характеристик в диагнозе рода происходит экстраполяция признаков *Pl. lyratus* на другие виды. При этом *Pl. daodiensis* и *Pl. puluensis* были отнесены к роду *Pliosiphneus* на основе зубных характеристик. В отсутствие черепного материала для всех видов *Pliosiphneus* пока целесообразнее использовать именно зубные признаки для родовой и видовой диагностики.

Стратиграфическое и географическое распространение. Плиоцен Китая, нижний плиоцен Монголии и возможно части Прибайкалья (о. Ольхон).

Pliosiphneus antiquus Zheng, 2017

Рисунки 176, 17в, 31

Prosiphneus eriksoni: Flynn et al., 1991, с. 251, рисунок 4;

Prosiphneus ex gr. *eriksoni*: Зажигин, 1989, с. 10–22;

?*Prosiphneus olchonicus*: Покатилов, 2012, с. 304, таблица XIII, фиг. 1–7; таблица XIV, фиг. 1–9;

?*Prosiphneus chuzhirica*: Покатилов, 2012, с. 304, таблица XV, фиг. 1–8;

Pliosiphneus antiquus: Zheng, 2017, с. 89–121, рисунок 9.6;

Pliosiphneus ex gr. *antiquus*: Zazhigin, Golovanov, 2025, с. e2607416, рисунки 7с, 7f.

Голотип – экз. IVPP, № V11166, фрагмент черепа, Китай, провинция Шаньси, Юйшэ; предположительно верхи формации Гаочжуан, но точная дата, автор находки и положение находки в разрезе неизвестны (Zheng, 2017).

Описание. Дентинные тракты выше, чем у наиболее прогрессивных *Prosiphneus*, но ниже, чем у остальных видов *Pliosiphneus*. Высота буккальных трактов на M1 по промерам A, B, C и D варьирует от 0.30 до 2.64 мм. Высота заднего и срединных лингвальных трактов на m1 по промерам b, c и d варьирует от 0.50 до 3.80 мм. В типовой серии из формации Гаочжуан (Юйшэ, Шаньси) средние значения для b, c и d (n=3) составляют 0.73, 1.07 и 1.55 мм соответственно. Для североазиатских местонахождений (Орхон 1А и Идер) средние значения b, c и d (n=13) будут – 0.96, 1.01 и 1.98 мм. Задний лингвальный тракт m1, как правило, выше срединных трактов, но встречаются исключения.

M1. LRA-1 и LRA-2 имеют закрытую форму и могут быть ориентированы в сторону буккальной или постеробуккальной стороны зуба (рис. 31г–31е). Уровни закрытия LRA-1 и LRA-2 отличаются, но незначительно (примерно на 1–2 мм). Призмы AL и T1 частично изолированы друг от друга даже у сенильных особей. Задний лингвальный тракт отсутствует или имеет небольшую высоту. Передний и срединный лингвальные тракты могут быть слиты или, наоборот, обособлены друг от друга. Буккальные тракты не превышают ~2.7 мм по промерам A, B, C и D.

М2. Входящий лингвальный угол ориентирован в сторону постеробуккальной части зуба. Дентиновые тракты с меньшими значениями высоты повторяют форму аналогичных трактов на М1. Лингвальные тракты могут быть слиты или отделены друг от друга, а на буккальной стороне всегда присутствуют три тракта.

М3. У ювенильных особей на задней стороне зуба расположена неглубокая эмалевая трубка. Лингвальный входящий угол ориентирован в сторону буккальной или антерио-буккальной части зуба. Буккальные дентиновые тракты невысокие (~0.5–1 мм), лингвальные дентиновые тракты могут полностью отсутствовать.

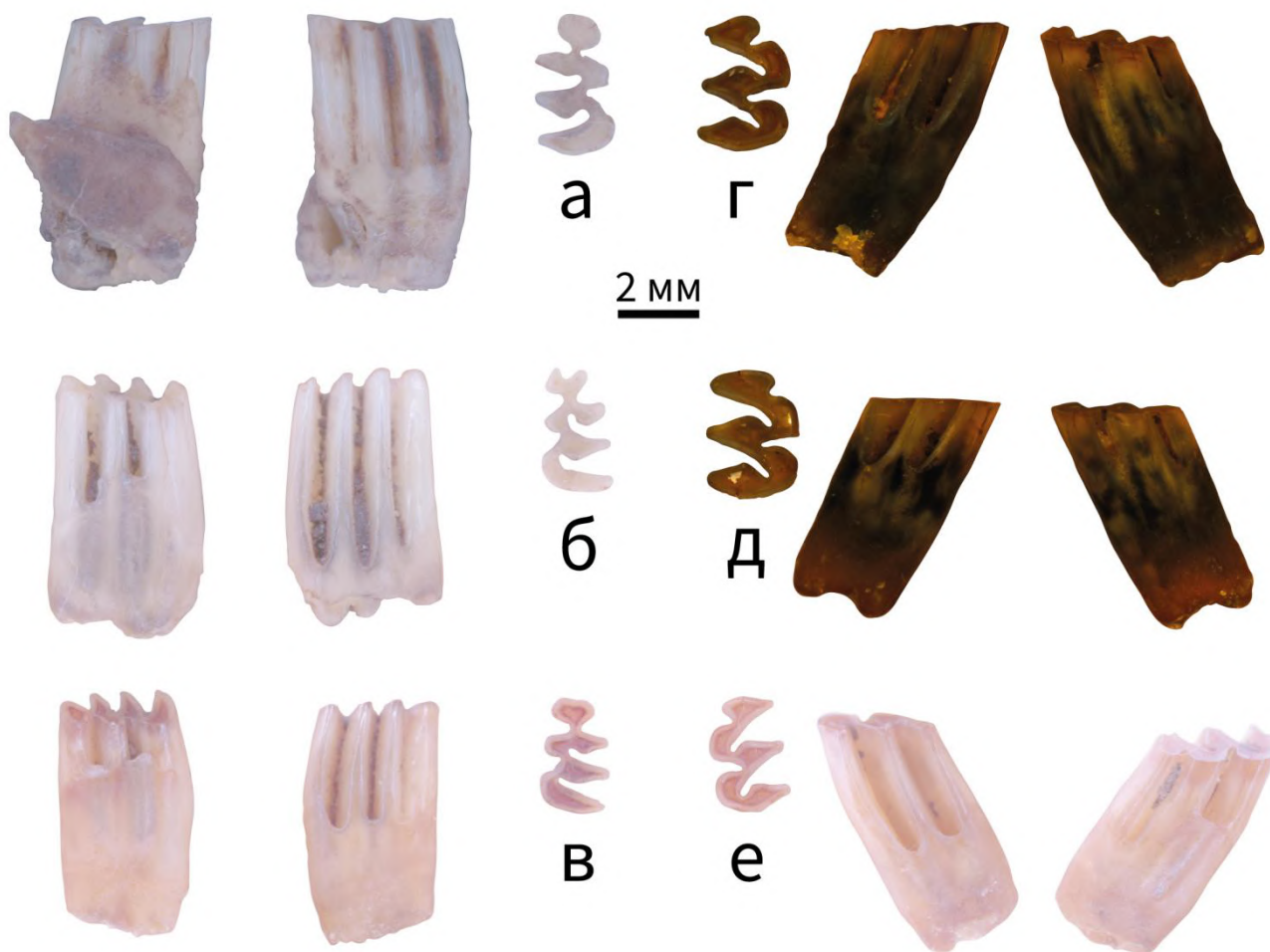


Рисунок 31 – *Pliosiphneus antiquus* Zheng, 2017: а–в: m1 с буккальной, лингвальной и окклюзиальной сторон (слева направо): а – экз. ГИН, № 1101/217, правый m1; б – экз. ГИН, № 1101/218, левый m1; в – экз. ГИН, № 1102/94, левый m1; г–е: M1 с окклюзиальной, буккальной и лингвальной сторон (слева направо): г – экз. ГИН, № 1101/235, правый M1; д – экз. ГИН, № 1101/236, правый M1; е – экз. ГИН, № 1102/115, левый M1. Монголия, аймак Булган: Орхон 1А (а–б, г–д), нижний плиоцен; Монголия, аймак Завхан: Идер (в, е), нижний плиоцен

m1. На зубе формируется пять эмалевых трубок, что обусловлено закрытой формой Ira-3. Эмалевые трубки let-1 и let-2 не очень высокие (~1 мм), в отличие от буккальных трубок (~2–3 мм). Высота дентиновых стенок на разных сторонах зуба отличается примерно

в два раза (буккальная > лингвальная). Передние входящие углы (lra-3 и bra-2) расположены друг напротив друга и имеют одинаково закрытую форму. Буккальные входящие углы закрываются на одном уровне в верхней части коронки. Задний буккальный угол (bra-1) имеет более закрытую вытянутую форму, чем передний (bra-2). Также bra-1 ориентирован в сторону антерио-буккальной части зуба, а bra-2 в сторону буккальной. Антероконид массивный и имеет овальную форму, вытянутую вдоль оси ширины зуба. У ювенильных особей может встречаться антеромедианный входящий угол на передней стороне зуба. Передний лингвальный тракт отсутствует или имеет очень низкие значения по промеру a1. Задний лингвальный тракт, как правило, выше срединных трактов и имеет диапазон высоты от 1.03 до 3.80 мм по промеру d. Высота срединных буккальных трактов по промерам b и c варьирует от 0.50 до 3.20 мм. Буккальные тракты имеют очень небольшие высоты по промерам c' и d' или слиты между собой.

m2. Лингвальные дентиновые тракты проявлены, но имеют меньшую высоту, чем аналогичные тракты на m1. Буккальные тракты слиты между собой. Форма буккальных входящих углов повторяет форму аналогичных углов на m1 с тем отличием, что bra-2 в большей степени имеет закрытую форму.

m3. Задняя призма развита и не уступает в размерах другим лингвальным призмам. Буккальные дентиновые тракты не проявлены, но присутствует разница в высоте дентиновой стенки на буккальной и лингвальной сторонах. Лингвальные тракты небольшие, до 0.5–1 мм.

Размеры. См. таблицы 11–12.

Таблица 11 – Размеры (мм) лингвальных трактов m1 *Pliosiphneus antiquus* Zheng, 2017 из местонахождений Северной Азии

m1 (мин./макс.)	a1	a2	b	c	d	e	L
Орхон 1А (<i>Pl.antiquus</i>)	0/	0/	0.78/	0.88/	1.29/	0.38/	3.00/
	0.37	1.95	1.32	2.17	3.02	1.63	3.60
Идер (<i>Pl.antiquus</i>)	0/	0/	0.63/	0.55/	1.03/	0.45/	2.98/
	0.08	1.33	1.06	1.12	2.29	1.66	3.47

Таблица 12 – Размеры (мм) буккальных трактов m1 *Pliosiphneus antiquus* Zheng, 2017 из местонахождений Северной Азии

m1 (мин./макс.)	b'	c'	d'	e'	L
Орхон 1А (<i>Pl.antiquus</i>)	0/	0.64/	0/	0/	3.00/
	0.98	1.22	0.84	1.47	3.60
Идер (<i>Pl.antiquus</i>)	0/	0.29/	0/	0/	2.98/
	1.52	1.06	0.25	1.85	3.47

Сравнение. От всех других видов *Pliosiphneus* отличается меньшими высотами дентиновых трактов и меньшей разницей в высоте дентиновых стенок на разных сторонах

моляров. У наиболее близкого к *Pl. antiquus* вида – *Pl. lyratus*, высота заднего лингвального тракта по промеру d будет варьировать от 1.60 до 5.50 мм со средними значениями 2.72–3.80 мм в зависимости от местонахождения.

Замечания. По данным Ш. Чжена (Zheng et al., 2024, табл. 24) у m3 из местонахождения в уезде Циньань в провинции Ганьсу (Qin'an, Gansu, более точное обозначение не указано) высота заднего лингвального тракта может достигать 3.7 мм (остальные лингвальные тракты тоже довольно высокие). Данная информация вызывает сомнения, так как во всех остальных местонахождениях лингвальные тракты на m3 меньше 1 мм. При этом лингвальные тракты m1 из того же местонахождения в уезде Циньань имеют меньшие значения, чем у m3, что не характерно ни для одного вида цокоров. Возможно в таблице с размерами, которую приводит Ш. Чжен, присутствует опечатка.

В местонахождении Орхон 1А *Pl. antiquus* встречается совместно с *Pr. eriksoni*, но заметно отличается от последнего по целому набору признаков (большие размеры, более высокие дентиновые тракты, менее высокие let-1 и let-2 и т.д.). Ранее в местонахождениях Орхон 1А и Идер совместно с *Pl. antiquus* была выделена форма *Pl. ex gr. antiquus*, которая по высоте трактов отличается от типовой серии из Юйшэ, но ближе к *Pl. antiquus*, чем к *Pl. lyratus* (Zazhigin, Golovanov, 2025). В диссертационном исследовании образцы из Орхон 1А и Идер, соответствующие *Pl. ex gr. antiquus* (по Zazhigin, Golovanov, 2025), определяются как крайняя форма изменчивости *Pl. antiquus*.

Стратиграфическое и географическое распространение. Нижний плиоцен Китая и Монголии.

Материал. Семь фрагментов нижних челюстей с молярами и изолированные зубы (7 M1, 8 M2, 6 M3, 11 m1, 8 m2, 7 m3) из местонахождения Орхон 1А (Северная Монголия), экз. ГИН, №№ 1101/201–207, 216–261 (сборы В.С. Зажигина, 1980-е гг.). Четыре фрагмента нижних челюстей с молярами и изолированные зубы (6 M1, 2 M2, 1 M3, 6 m1, 4 m2, 4 m3) из местонахождения Идер (Северная Монголия), экз. ГИН, №№ 1102/91–125 (сборы В.С. Зажигина, 1977–1983 гг.). Фрагмент черепа, фрагмент нижней челюсти с молярами и изолированные зубы (2 M1, 2 M2, 2 m1, 2 m2, 1 m3) из верхов формации Гаочжуан (Шаньси, Китай), экз. IVPP, №№ V11166–11170.

Род *Sibirosiphneus* Golovanov et Zazhigin, 2025

Sibirosiphneus: Golovanov, Zazhigin, 2025, c. e70024.

Типовой вид. *Prosiphneus razdoleanensis* Zazhigin et Golovanov 2023; верхи нижнего плейстоцена Западной Сибири.

Диагноз. Моляры гипсодонтные с корнями (от одного до двух). Высота дентиновых стенок на разных сторонах зубов первых моляров почти всегда различается, что обусловлено разным уровнем закрытия LRA-1–LRA-2/lra-1–lra-2 и BRA-1/bra-1. LRA-1 на M1 менее углублен в сторону буккальной части зуба, чем LRA-2. Третий входящий лингвальный угол на m1 (lra-3) более открыт, чем первые два (lra-1 и lra-2). Лингвальные дентиновые тракты на m1 присутствуют в количестве от трех до четырех, в зависимости от наличия переднего лингвального тракта. Задний лингвальный тракт m1 у плиоценовых видов не сильно превышает по высоте срединные тракты, но при этом выше 1 мм промеру d. У самых примитивных представителей рода на m3 отсутствуют дентиновые тракты. У раннеплейстоценовых представителей рода на передней лингвальной стороне первых моляров присутствует дентиновый тракт. Передняя эмалевая стенка на m1, как правило, ниже лингвальной (промеры $a_1 < a_2$). Для M1 характерна обратная тенденция. LET-2 на M1 у раннеплейстоценовых форм достаточно высокая (3–5 мм).

Видовой состав. *Sibirosiphneus razdoleanensis* (Zazhigin et Golovanov, 2023), верхи нижнего плейстоцена Западной Сибири и Северного Прибайкалья; *Sibirosiphneus obensis* Golovanov et Zazhigin, 2025, нижний плейстоцен Западной Сибири; *Sibirosiphneus sukhovi* Golovanov et Zazhigin, 2026, низы нижнего плейстоцена Западной Сибири и Предуралья; *Sibirosiphneus ingenuus* Zazhigin et Golovanov, 2025, верхи нижнего плиоцена Западной Сибири; *Sibirosiphneus seletiensis* Zazhigin et Golovanov, 2025, верхний плиоцен Западной Сибири.

Сравнение и замечания. Отличается от *Myospalax*, *Siphneus*, *Eospalax*, *Yangia* and *Allosiphneus* наличием корней на молярах. От *Prosiphneus* отличается наличием относительно высокого заднего лингвального тракта на m1 (выше 1 мм по промеру d, см. схему промеров трактов на рис. 6). Уровень гипсодонтии у плиоценовых видов *Sibirosiphneus* выше, чем у *Prosiphneus*, но ниже, чем у синхронных плиоценовых видов *Episiphneus*, *Pliosiphneus*, *Chardina* и *Mesosiphneus*. Наиболее примитивный вид *Sibirosiphneus* (*Sib. ingenuus*) в большей степени имеет ряд общих признаков с *Prosiphneus eriksoni*, чем первые представители *Episiphneus*, *Pliosiphneus*, *Chardina* и *Mesosiphneus*. Раннеплиоценовые *Sibirosiphneus* отличаются от раннеплиоценовых *Pliosiphneus*, *Chardina* и *Mesosiphneus* тем, что срединные лингвальные тракты на m1 равны по высоте заднему лингвальному тракту. *Sibirosiphneus* отличается от *Chardina* и *Mesosiphneus* тем, что lra-3/LRA-1 на m1/M1 имеют

более открытую форму, чем lra-1–lra-2/LRA-2. Позднеплиоценовые *Sibirosiphneus* (*Sib. seletiensis*) отличаются от большинства позднеплиоценовых представителей *Episiphneus*, *Pliosiphneus*, *Chardina* и *Mesosiphneus* менее высокими лингвальными дентиновыми трактами на m1 (промеры b, c и d < 4 мм, см. схему промеров трактов на рис. 6) и меньшей разницей в высоте дентиновых стенок на разных сторонах m1. *Sibirosiphneus* позднего плиоцена и начала раннего плейстоцена (*Sib. seletiensis*, *Sib. sukhovi*, *Sib. obensis*) отличаются от *Episiphneus* меньшей разницей в уровне закрытия лингвальных входящих углов на M1. У *Sibirosiphneus* первой половины раннего плейстоцена (*Sib. sukhovi*, *Sib. obensis*) дентиновые тракты на буккальной стороне M1 и лингвальной стороне m1 меньше чем, у аналогичных по возрасту *Episiphneus*. Помимо этого передние эмалевые стенки m1 у *Sibirosiphneus* первой половины раннего плейстоцена ниже лингвальных, что отличает их от *Episiphneus*. *Sibirosiphneus* второй половины раннего плейстоцена (*Sib. razdoleanensis*) отличаются от *Episiphneus* наличием развитого переднего лингвального тракта на M1.

Плиоценовый материал по роду *Sibirosiphneus* представлен единичными образцами, среди которых отсутствуют M1. Однако если ориентироваться на соотношения в уровне развития между первыми молярами внутри одних выборок и различиями в строение m1 между *Sibirosiphneus* и остальными родами корнезубых цокоров (кроме *Prosiphneus*), то M1 *Sibirosiphneus*, как и m1, обладали меньшим уровнем гипсодонтии по сравнению с синхронными видами *Episiphneus*, *Pliosiphneus*, *Chardina* и *Mesosiphneus*. Развитие гипсодонтии и асимметрии моляров у *Sibirosiphneus* происходило медленнее, чем в остальных линиях, но при переходе к некорнезубым формам асимметрия зубов *Sibirosiphneus* не исчезла, а наоборот увеличилась (за исключением m1).

Вопрос о времени распространение *Sibirosiphneus* в Предуралье связан с возрастом местонахождений Аккулаево и Симбугино, которые датировалась как позднеплиоценовым (Тесаков, 2004), так и раннеплейстоценовым возрастом (Agadjanian, Danukalova, 2002). Последние исследования датировали данные местонахождения второй половиной среднего акчагыла, что соответствует первой половине раннего плейстоцена (Danukalova et al., 2019). Эволюционный уровень *Sibirosiphneus* из данных местонахождений в большей степени соответствует началу раннего плейстоцена, но полностью не исключается и позднеплиоценовый возраст находок.

Sibirosiphneus из раннеплейстоценовых местонахождений Северного Прибайкалья делятся на два эволюционных уровня по степени развития гипсодонтии: *Sibirosiphneus* sp. из местонахождения Подток и *Sib. razdoleanensis* из местонахождений Никилей, Качуг, Манзурка, Черем-Хаем, Малые Голы 1 и Малые Голы 3. Материал из местонахождения ограничен и не позволяет сделать точное видовое определение. По высоте дентиновых

трактов и уровню закрытия буккальных и лингвальных входящих углов на М2 и М3, образцы из Подтока в большей степени соответствуют раннеплейстоценовым *Sibirosiphneus*, чем раннеплейстоценовым *Episiphneus*. Скорее всего, их можно отнести к *Sib. obensis*, однако для подтверждения этого необходимо изучить первые моляры, которые пока неизвестны из данного местонахождения.

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхи нижнего плиоцена, верхний плиоцен и нижний плейстоцен Западной Сибири, нижний плейстоцен (или возможно верхний плиоцен) Южного Предуралья и нижний плейстоцен Северного Прибайкалья.

Sibirosiphneus razdoleanensis (Zazhigin et Golovanov, 2023)

Рисунки 16ж, 32–36

Prosiphneus sp: Зажигин, 1980, с. 56; Крюковер, 1992, с. 102; Зудин и др., 1982, с. 133;

Prosiphneus razdoleanensis: Golovanov, Zazhigin, 2023, с. 1140, рисунки 5.1–5.4;

Sibirosiphneus razdoleanensis: Golovanov, Zazhigin, 2025, с. e70024.

Голотип – экз. ГИН, № 664/1637 (рис. 32а), левый М1, Западная Сибирь, местонахождение Раздолье; верхи нижнего плейстоцена. Сборы В.С. Зажигина, 1963–1965 гг. (Зажигин, 1980).

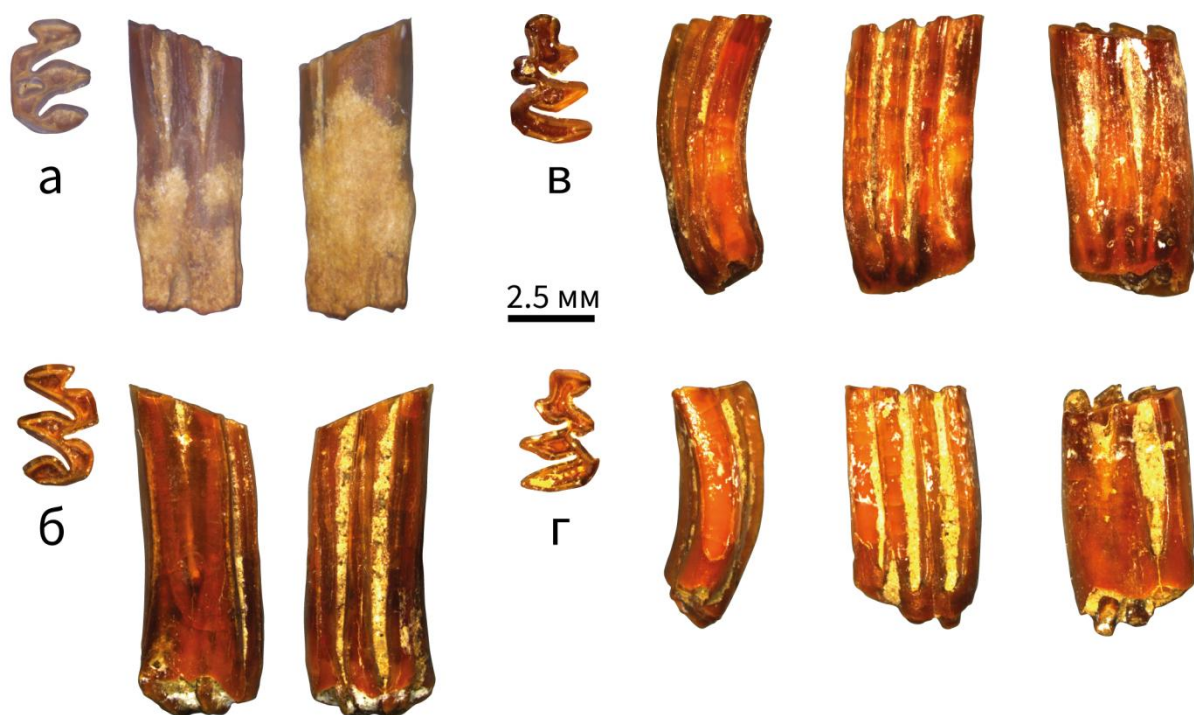


Рисунок 32 – Первые моляры *Sibirosiphneus razdoleanensis* (Zazhigin et Golovanov, 2023) с окклюзиальной, буккальной и лингвальной сторон (слева направо, М1) или с окклюзиальной, передней, лингвальной и буккальной сторон (слева направо, m1): а – голотип ГИН, № 664/1637, левый М1; б – экз. ГИН. № 664/1639, правый М1; в – экз. ГИН, № 664/1605, левый m1; г, экз. ГИН, № 664/1606, правый m1. Западная Сибирь, местонахождение Раздолье, верхи нижнего плейстоцена

Описание. Моляры с высокой степенью гипсодонтии (высокие дентиновые тракты). Большинство дентиновых трактов достигает окклюзиальной поверхности до формирования корней, а сами корни при этом частично слиты. Передние лингвальные тракты на M1 и m1 по высоте могут соответствовать наиболее высоким трактам на зубе по промерам A'1 или a2 (при этом промеры A'2 или a1 могут быть меньше). Промеры A'1 и a2 на m1 выше 4 мм. Форма антероконидного отдела m1 ромбовидная, вытянутая вдоль оси длины зуба с отклонением в буккальную сторону и открытым lga-3. Между LRA-1 и LRA-2 присутствует значительная разница в уровне закрытия входящих углов. Высота дентиновых стенок на разных сторонах M1–M3 и m2–m3 (и в некоторых случаях m1) сильно отличается.

M1. LRA-1 хорошо проявлен (рис. 33; 34) и закрывается в нижней части коронки образуя субпрямую округлую эмалевую трубку (LET-1). LRA-2 закрывается в верхней части коронки образуя субпрямую овальную трубку (LET-2). После формирования LET-2 лингвальная сторона имеет выпуклую форму (рис. 34а). Базальная часть LET-1 находится ближе к корневому отделу, чем базальная часть LET-2. Лингвальные входящие углы ориентированы в сторону постерио-буккальной части зуба. Лингвальная дентиновая стенка значительно (более чем в пять раз) выше буккальной дентиновой стенки. На передней лингвальной стороне расположен дентиновый тракт, который по высоте сопоставим с буккальными трактами. Дентиновые тракты достигают окклюзиальной поверхности до того как происходит закрытие буккальных входящих углов. У образцов со сформированными корнями дентиновые призмы AL, T2 и T4 имеют выпуклую форму.

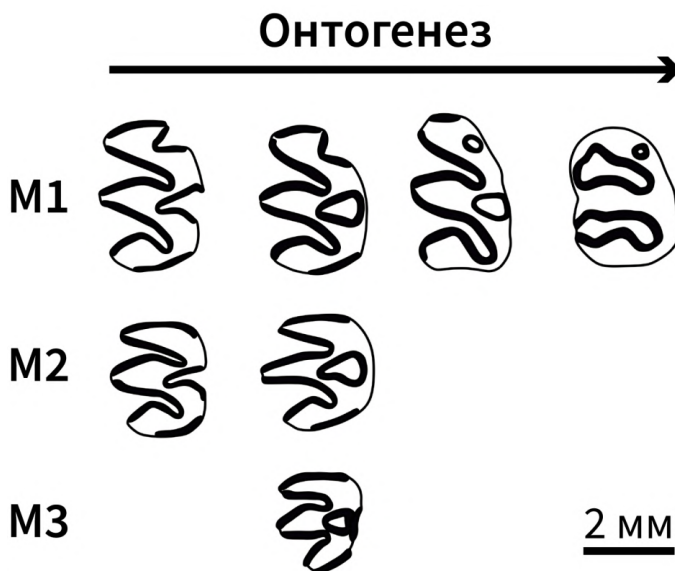


Рисунок 33 – Онтогенетическая изменчивость окклюзиальной поверхности M1–M3 *Sibirosiphneus razdoleanensis* (Zazhigin et Golovanov, 2023); Западная Сибирь, местонахождения Раздолье и Гоньба 1, верхи нижнего плейстоцена

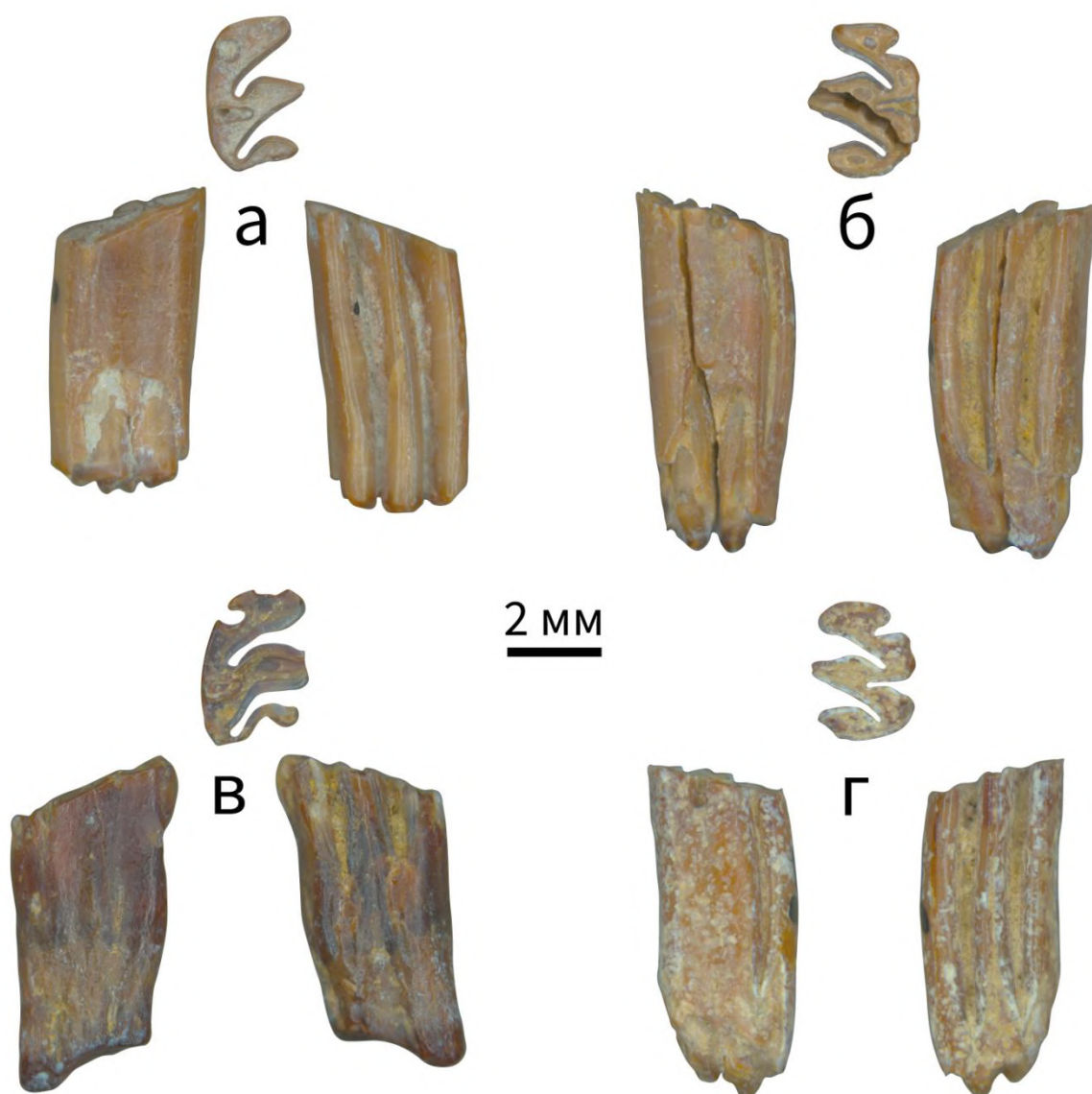


Рисунок 34 – M1 *Sibirosiphneus razdoleanensis* (Zazhigin et Golovanov, 2023) с окклюзиальной (сверху), лингвальной и буккальной (снизу, слева направо) сторон: а – экз. ГИН, № 482/1023, левый M1, местонахождение Малые Голы 1; б – экз. ГИН, № 482/1035, правый M1, местонахождение Малые Голы 3; в – экз. ГИН, № 482/1012, левый M1, местонахождение Никилей; г – экз. ГИН, № 482/1050, правый M1, местонахождение Манзурка. Северное Прибайкалье, верхи нижнего плейстоцена

M2. До закрытия лингвального входящего угла дентинные поля почти изолированы друг от друга. Лингвальный входящий угол закрывается в верхней части коронки. Также лингвальный входящий угол имеет более закрытую форму, чем LRA-2 на M1. Срединная буккальная дентиновая призма больше, чем задняя или передняя. Дентиновые тракты высокие и достигают окклюзиальной поверхности до формирования корней. Базальная часть эмалевой лингвальной трубки находится сильно выше базальных частей буккальных трубок.

М3. Задняя лингвальная призма менее развита, чем срединная, которая в свою очередь меньше передней. Лингвальная эмалевая трубка имеет более округлую форму, чем аналогичная трубка на М2. Остальные характеристики соответствуют М1 и М2.

m1. Дентиновые тракты высокие и, как правило, достигают окклюзиальной поверхности до момента закрытия входящих лингвальных углов. На лингвальной стороне находятся четыре высоких дентиновых тракта. Передний лингвальный тракт может иметь определенную вариативность по промеру a1 (у большинства образцов выше 3 мм). Из-за этой вариативности у некоторых образцов со стертой передней лингвальной стенкой передние буккальный и лингвальный тракты сливаются в один дентиновый тракт. Передний входящий буккальный угол (bra-2) имеет более открытую форму, чем задний (bra-1). Доминирует морфотип с уровнем закрытия bra-1 в верхней части коронки, а bra-2 в нижней. Редко встречаются образцы, у которых оба буккальных входящих угла закрываются в верхней части коронки или в нижней (крайние формы внутривидовой изменчивости) (рис. 35). В зависимости от уровня закрытия буккальных углов высота дентиновых стенок на разных сторонах зуба может отличаться или быть одинаковой. Буккальные эмалевые трубки имеют округлую форму в средней части (верхняя часть трубок имеет овальную форму). Передний входящий лингвальный угол имеет открытую форму в отличие от bra-2. Антероконидный отдел широко слит с призмой t3.

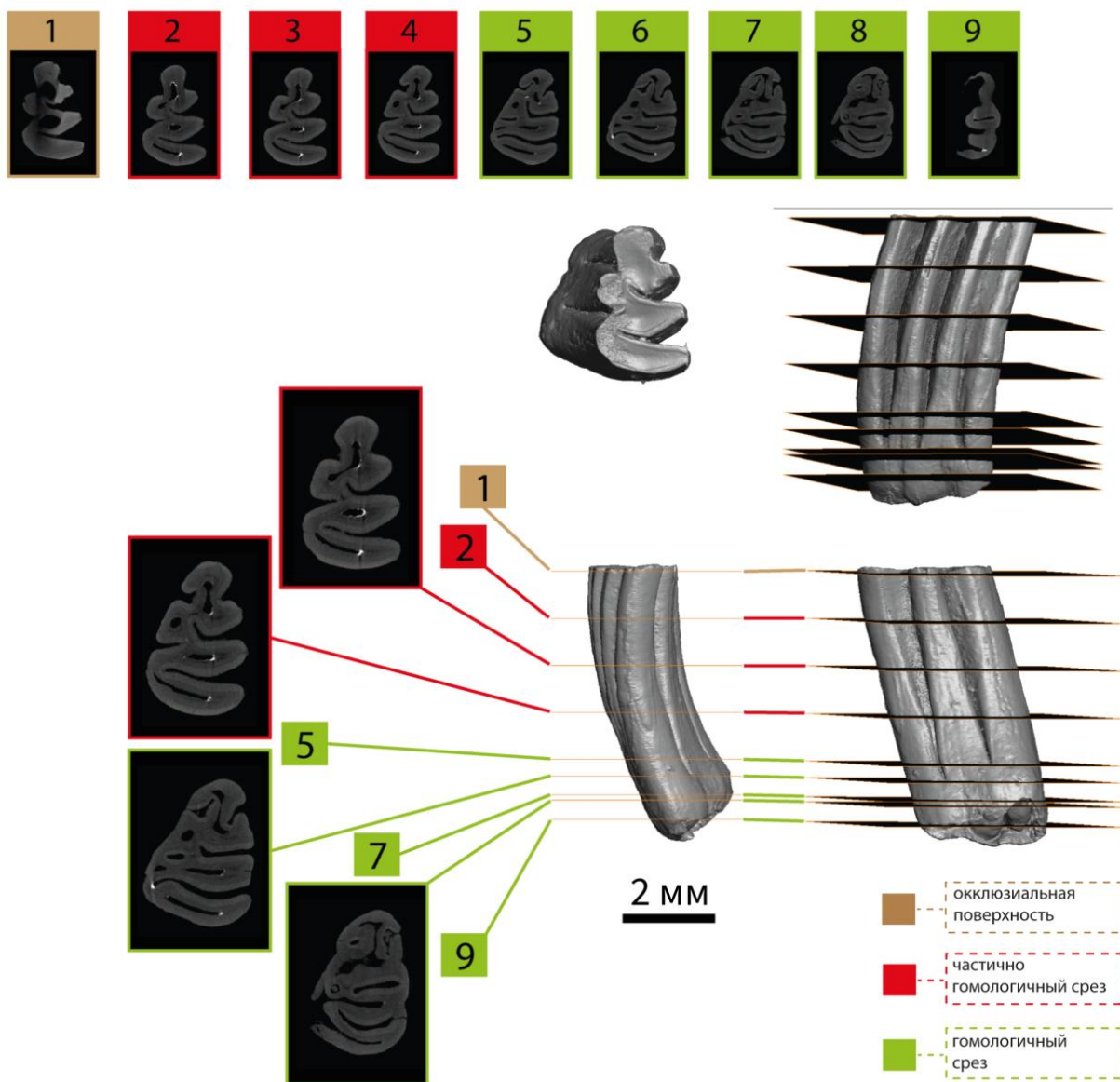


Рисунок 35 – Томографические срезы m1 (экз. ГИН, № 664/1605) *Sibirosiphneus razdoleanensis* (Zazhigin et Golovanov, 2023). 3D-модель с окклюзиальной, лингвальной (сверху, слева-направо), передней и буккальной (снизу, слева-направо) сторон. Западная Сибирь, местонахождение Раздолье, верхи нижнего плейстоцена

m2. Дентиновые тракты такие же высокие, как и на m1. Входящие буккальные углы закрываются в верхней части коронки, но на некоторых образцах задний входящий угол может закрываться ближе к корневой части, чем передний. Данная тенденция прямо противоположна характеристикам входящих буккальных углов на m1. Базальные части буккальных эмалевых трубок находятся значительно выше лингвальных. До момента истирания буккальных эмалевых трубок дентиновые призмы частично изолированы друг от друга.

m3. Задняя дентиновая призма развита, но немного меньше срединной и передней (рис. 36). Задний входящий лингвальный угол имеет более открытую форму, чем передний. Остальные характеристики такие же, как у m2.

Sib. razdoleanensis

M. m. krukoveri

M. myospalax ssp.

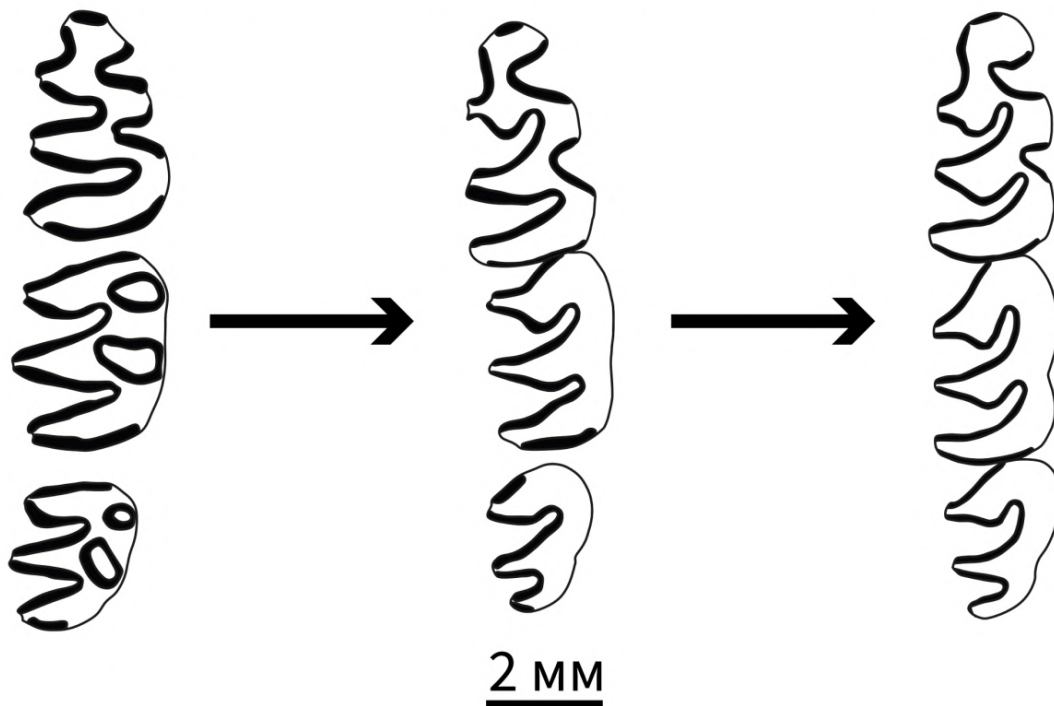


Рисунок 36 – Преемственность морфотипов нижних моляров в западносибирской линии с конца раннего плейстоцена до современности

Размеры. См. таблицу 13.

Таблица 13 – Промеры (мм) *Sibirosiphneus razdoleanensis* (Zazhigin et Golovanov, 2023) из западносибирских местонахождений Раздолье, Маханово и Гоньба 1. L – длина; s.d. – стандартное отклонение

<i>Sib. razdoleanensis</i> (L)	мин.	сред.	макс.	s.d.
M1	3.57	3.81	4.21	0.26
M2	2.81	3.06	3.41	0.26
M3	2.57	2.57	2.58	0.01
m1	3.79	4.07	4.29	0.17
m2	2.76	3.31	3.69	0.30
m3	2.39	2.56	2.62	0.08

Сравнение. От всех остальных видов *Sibirosiphneus* отличается высокими дентиновыми трактами на всех молярах, которые, как правило, достигают окклюзиальной поверхности до формирования корней. Также для *Sib. razdoleanensis* характерен морфотип антероконидного отдела m1 с открытым lra-3, которые реже встречается у других видов *Sibirosiphneus*.

Замечания. В типовой серии из местонахождения Раздолье помимо стандартного морфотипа m1 с bга-1, закрывающимся в верхней части коронки, присутствует морфотип с bга-1, который вместе с bга-2 закрывается в нижней части коронки. Данный морфотип по видимому является крайней формой изменчивости и не встречается в других местонахождениях. В местонахождение Малые Голы 3 встречается другой вариант крайней изменчивости m1 *Sib. razdoleanensis*, у которого оба буккальных угла закрываются в верхней части коронки. Данный морфотип можно обозначить как архаичный, так как он чаще встречается у более низкотрактовых видов *Sibirosiphneus*.

Существуют определенные дискуссии относительно датировок местонахождений Малые Голы 1 и Малые Голы 3 (Адаменко, 1976; Ербаева и др., 2017; Тесаков, 2021; Зеленков и др., 2023). Изученные в диссертации остатки цокоров собранные Р.С. Адаменко из данных местонахождений имеют очень высокие тракты, что вместе с другими признаками позволяет с уверенностью диагностировать *Sib. razdoleanensis*. В Западной Сибири *Sib. razdoleanensis* появляются только в конце раннего плейстоцена, что позволяет датировать Малые Голы 1 и Малые Голы 3 данным возрастом. Все изученные образцы из западносибирских местонахождений более древнего возраста имеют меньшие по размерам дентиновые тракты. Оснований считать, что в местонахождениях Малые Голы 1 и Малые Голы 3 может быть представлена отличная от Западной Сибири линия цокоров, на данный момент нет.

Особый интерес представляет образец M1 (экз. ГИН, № 482/1023) из местонахождения Малые Голы 1. У данного образца полностью закрылись лингвальные входящие углы и образовались LET-1 и LET-2, но при этом буккальные входящие углы не закрылись. Высота дентиновых трактов и уровни закрытия входящих углов позволяют определить данный морфотип как промежуточный между *Sib. razdoleanensis* из типовой серии и некорнезубым *Myospalax convexus* (рис. 34а). Однако основываясь на базальной части образца, можно предположить, что если бы зуб продолжил расти, то у него в итоге образовались бы корни, так как буккальные входящие углы проявляют тенденцию к замыканию. На основе признака корнезубости данный образец стоит считать прогрессивным морфотипом M1 *Sib. razdoleanensis*.

Наиболее примитивные морфотипы *Sib. razdoleanensis* обнаружены среди материала из Бачатского карьера в Кузбассе. У части образцов из данного карьера высота переднего лингвального тракта отличается от типовой серии в Раздолье и больше походит на *Sib. obensis*, однако остальные лингвальные тракты достаточно высокие, чтобы отнести их к *Sib. razdoleanensis*. С учетом того, что материал из Бачатского карьера является смешанным фаунистическим комплексом, различие в эволюционном уровне *Sib. razdoleanensis* из

Кузбасса может объясняться как стратиграфическим положением, так и широкой внутривидовой изменчивостью.

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхи нижнего плейстоцена Западной Сибири и Северного Прибайкалья.

Материал. Один фрагмент нижней челюсти с молярами и изолированные зубы (9 М1, 6 М2, 3 М3, 8 m1, 7 m2, 7 m3) из местонахождения Раздолье (Западная Сибирь), экз. ГИН, №№ 664/1601–1660 (сборы В.С. Зажигина, 1963–1965 гг.). Изолированные зубы (1 М1, 3 М2, 2 М3) из местонахождения Маханово (Западная Сибирь), экз. ГИН, №№ 664/2083–2097 (сборы В.С. Зажигина, 1963–1965 гг.). Два фрагмента нижних челюстей с молярами и изолированные зубы (2 М1, 1 М3, 1 m1, 1 m2) из местонахождения Гоньба 1, экз. ГЕОХРОН, №№ 2118/71–84, (сборы А.А. Крукова, 1980-е гг.). Изолированный зуб (М2) из местонахождения Черем-Хаем (Северное Прибайкалье), экз. №№ ГИН 482/1062 (сборы Р.С. Адаменко, 1971–1972 гг.). Изолированные зубы (1 М1, 2 М2, 2 М3, 2 m1, 2 m2, 3 m3) из местонахождения Малые Голы 1 (Северное Прибайкалье), экз. №№ ГИН 482/1023–1034 (сборы Р.С. Адаменко, 1971–1972 гг.). Изолированные зубы (2 М1, 3 М2, 3 М3, 3 m1, 3 m2, 2 m3) из местонахождения Малые Голы 3 (Северное Прибайкалье), экз. №№ ГИН 482/1035–1047 (сборы Р.С. Адаменко, 1971–1972 гг.). Один фрагмент нижней челюсти с молярами и изолированные зубы (1 М2, 1 m1) из местонахождения Качуг (Северное Прибайкалье), экз. №№ ГИН 482/1058–1061 (сборы Р.С. Адаменко, 1971–1972 гг.). Изолированные зубы (2 М1, 3 М2, 2 М3, 1 m3) из местонахождения Манзурка (Северное Прибайкалье), экз. №№ ГИН 482/1050–1057 (сборы Р.С. Адаменко, 1972 г.). Один фрагмент нижней челюсти с молярами и изолированные зубы (3 М1, 4 М2, 3 М3, 2 m1, 6 m2, 2 m3) из местонахождения Никилей (Северное Прибайкалье), экз. №№ ГИН 482/1050–1057 (сборы Р.С. Адаменко, 1971–1972 гг.).

Sibirosiphneus obensis Golovanov et Zazhigin, 2025

Рисунки 16е, 37

Prosiphneus sp.: Вдовин, Галкина, 1977, с. 138;

Sibirosiphneus obensis Golovanov, Zazhigin, 2025, e70024, рисунок 11А.

Голотип – экз. ГИН, № 946/501 (рис. 37а), левый m1, Западная Сибирь, местонахождение Камень-на-Оби; низы нижнего плейстоцена. Сборы Л.И. Галкиной, 1975 г. (Вдовин, Галкина, 1976). Кибертип находится в открытом доступе по следующей ссылке: <https://doi.org/10.17602/M2/M668373>

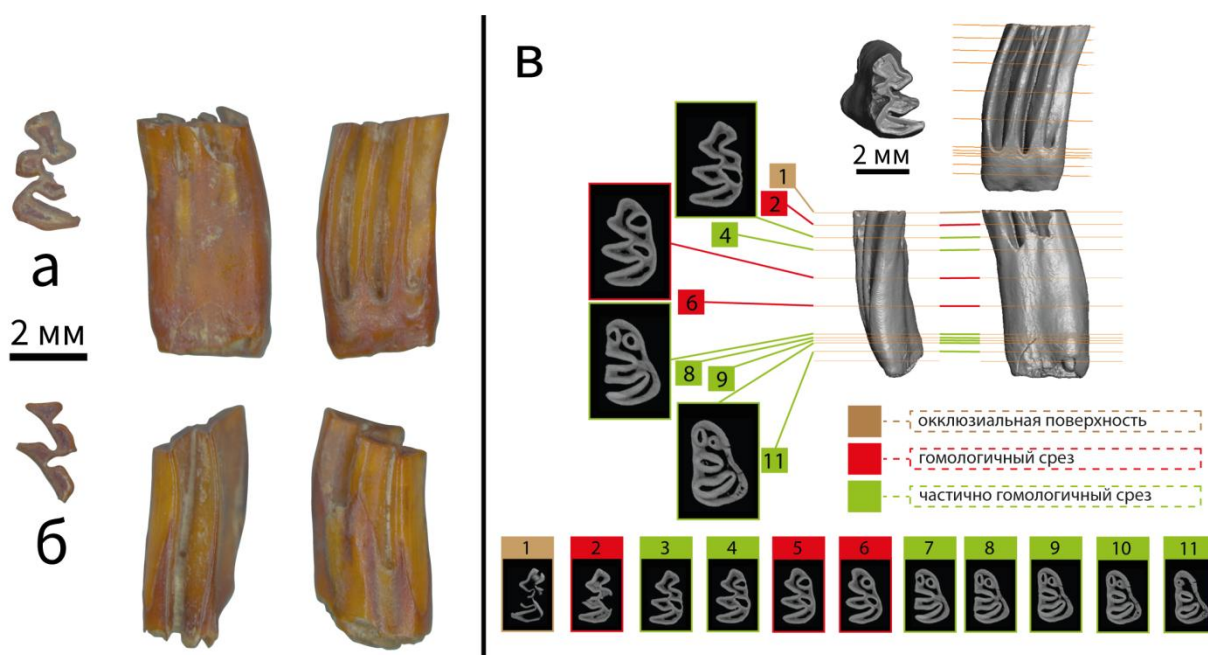


Рисунок 37 – Первые моляры *Sibirosiphneus obensis* Golovanov et Zazhigin, 2025 с окклюзиальной и боковых сторон: а – голотип ГИН, № 946/501, левый m1; б – экз. ГИН, № 946/510, правый M1; в – томографические срезы и 3D-модель голотипа ГИН, № 946/501, левый m1. Западная Сибирь, местонахождение Камень-на-Оби, низы нижнего плейстоцена

Описание. Моляры гипсодонтные с относительно высокими дентиновыми трактами (до 5 мм). Передний и срединные лингвальные тракты на m1 и буккальные тракты на M1 не достигают окклюзиальной поверхности до формирования корней. Передний лингвальный тракт на M1 относительно высокий ($A'1 > 1.5$ мм). Соотношение промеров передних лингвальных трактов на m1 и M1 следующее: $a1 < a2$ и $A'1 > A'2$ соответственно. Уровень закрытия LRA-1 и LRA-2 отличается, но не сильно (< 3 мм). Разница в высоте LET-1 и LET-2 есть, но она незначительна. Присутствует существенная разница в высоте дентиновых стенок на разных сторонах моляров (более чем в три раза). Форма антероконидного отдела m1 варьирует от морфотипа с закрытыми lra-3 и bra-2 до морфотипа с открытым lra-3 и закрытым bra-2.

M1. LRA-1 хорошо проявлен, но меньше LRA-2 и имеет более открытую форму. Разница в уровне закрытия LRA-1 и LRA-2 (а также высот LET-1 и LET-2) не превышает 3 мм. LET-1 имеет субпрямую округлую форму. LET-2 имеет овальную форму. Форма передней призмы AL варьирует от треугольной у ювенильных образцов до овальной у взрослых особей. На передней лингвальной стороне имеется проявленный дентиновый тракт ($A'1 > 1.5$ мм), который меньше буккальных трактов. Передняя эмалевая стенка выше лингвальной, что выражено в соотношении промеров $A'1 > A'2$. Буккальные тракты выше 2 мм.

М2. Высота буккальных трактов от 1 до 3 мм. Лингвальный входящий угол имеет закрытую вытянутую форму. Срединная буккальная дентиновая призма больше, чем передняя. Базальная часть эмалевой лингвальной трубки находится близко к базальным частям буккальных трубок.

м1. Первый и второй входящие лингвальные углы имеют загиб (который у lra-2 выражен сильнее, чем у lra-1) в сторону антероконидного отдела. Буккальные входящие углы закрываются либо на одном уровне в верхней части коронки либо bra-2 закрывается немного ниже, чем bra-1. Размеры буккальных трактов небольшие, у голотипа они составляют 1.43, 1.11, >1.02 и >3.18 мм по промерам b', c', d' и e' при общих размерах зуба L=2.98, W=1.83 и H=6.34 мм. Задний лингвальный тракт, в отличие от остальных лингвальных трактов, может достигать окклюзионной поверхности до момента формирования корней. У голотипа высота лингвальных трактов имеет следующие значения в мм: a1=1.25, a2=3.62, b=3.21, c=3.22, d>4.74, e>3.11. В типовой серии значения промера a1 варьируют от 0.20 до 2.10 мм, но в местонахождение Кизиха (смешанный тип фауны) встречаются образцы *Sib. obensis* с более высокими трактами. Эмалевые стенки на передней и задней стороне зуба меньше, чем на лингвальной стороне. Форма антероконидного отдела варьирует от морфотипа с закрытыми lra-3 и bra-2, треугольной или ромбовидной формы и частично изолированного от других дентиновых призм до морфотипа ромбовидной формы, вытянутого вдоль оси длины зуба, слитого с другими дентиновыми призмами и с открытым lra-3 и закрытым bra-2. Передняя буккальная эмалевая трубка (bet-2), как правило, менее высокая, чем задняя (bet-1).

м2. Входящие углы имеют небольшой загиб в сторону передней части зуба. Буккальные входящие углы имеют закрытую и удлиненную форму. Буккальные эмалевые трубки имеют субпрямую овальную форму. Дентиновые тракты относительно высокие, но меньше, чем на м1.

м3. В структуре зуба четко выражены два входящих угла, как с буккальной, так и с лингвальной стороны. Передний буккальный входящий угол ориентирован перпендикулярно к оси длины зуба, в то время, как задний – с небольшим уклоном в сторону передней части. Соответствующую ориентировку имеют буккальные эмалевые трубки, образованные из данных входящих углов. Передняя лингвальная призма больше срединной, а та в свою очередь больше задней.

Размеры. См. таблицу 14.

Таблица 14 – Размеры (мм) лингвальных и буккальных трактов m1 и M1 *Sibirosiphneus obensis* Golovanov et Zazhigin, 2025 из местонахождения Камень-на-Оби

m1 (мин./макс.)	a1	a2	b	c	d	e	L
	0.14/ >2.10	1.23/ >4.51	2.71/ 3.21	2.62/ 3.22	>4.74	>3.11	2.98
m1 (мин./макс.)	b'	c'	d'	e'	–	–	L
	1.43/ >2.5	1.11/ 1.28	>1.02	>3.18			2.98
M1 (мин./макс.)	A	B	C	D	–	–	L
	2.43	–	–	–	–	–	–
M1 (мин./макс.)	A'1	A'2	B'	C'	D'	–	L
	2.02	0.83	1.53	1.04	1.75	–	–

Сравнение. От *Sib. razdoleanensis* отличается меньшей высотой буккальных и лингвальных трактов на всех молярах и, как правило, меньшей разницей в уровне закрытия буккальных входящих углов на m1 и лингвальных на M1. Также у *Sib. obensis* передние и задние эмалевые стенки на m1 менее высокие, чем у большинства *Sib. razdoleanensis*. От *Sib. sukhovi* отличается в среднем более высокими дентиновыми трактами, в особенности передним лингвальным на M1 и передним и задним на m1. От *Sib. ingenuus* и *Sib. seletiensis* отличается наличием переднего лингвального тракта на m1 и более высокими значениями для остальных дентиновых трактов.

Замечания. В типовой серии из местонахождения Камень-на-Оби и материале из карагашской свиты в разрезе Бетеке образец M3 отсутствует, что не позволяет охарактеризовать данный моляр. Материал из местонахождения Кизиха, в котором встречается *Sib. obensis*, представляет собой смешанный фаунистический комплекс и поэтому использовался только для сравнения с эталонными образцами.

Наиболее продвинутые морфотипы *Sib. obensis* встречены в местонахождении Кихзиха, в котором также присутствует морфотип m1 *Sib. sukhovi*. Наиболее примитивный морфотип m1 *Sib. obensis* представлен фрагментом ювенильного m1 из типовой серии. Форма переднего лингвального дентинового тракта данного образца в большей степени соответствует *Sib. sukhovi* из местонахождений Аккулаево и Симбугино. Тем не менее,

голотип и другие m1 из типовой серии заметно отличаются от образцов из Аккулаево и Симбугино, представляющих собой отдельный вид *Sib. sukhovi*.

В первоописание *Sib. obensis* в таблице с промерами m1 были указаны неточные промеры для некоторых лингвальных трактов m1 (Zazhigin, Golovanov, 2025). В таблице 14 в данной работе приводятся актуальные промеры дентиновых трактов m1 по материалам из Камня-на-Оби.

Стратиграфическое и географическое распространение. Нижний плейстоцен Западной Сибири.

Материал. Изолированные зубы (1 M1, 1 M2, 4 m1, 2 m2, 1 m3) из местонахождения Камень-на-Оби (также известное как Дурной Лог, Западная Сибирь), экз. ГИН, №№ 946/500–512 (сборы Л.И. Галкиной, 1975 г.). Изолированные зубы (1 M2, 1 m2, 1 m3) из карагашской свиты в разрезе Бетеке (Западная Сибирь), экз. ГИН, №№ 945/322–324 (сборы В.С. Зажигина и В.С. Зыкина, 1970–80-е гг.).

Sibirosiphneus sukhovi Golovanov, Yakovlev et Lopatin 2026

Рисунки 16д, 38–40

Prosiphneus ex gr. *praetingi*: Сухов, 1970, с. 75, таблицы XVI–XX; Сухов, 1977, с. 122, таблица LIV;

Sibirosiphneus sukhovi: Golovanov et al., 2026, с. 5, рисунки 4, 5.

Голотип – экз. IGBT.4.1 (рис. 38д), левый m1, Башкортостан, местонахождение Симбугино; низы нижнего плейстоцена. Сборы В.П. Сухова, 1971–1976 гг. (Сухов, 1977). Кибертип находится в открытом доступе по следующей ссылке: <https://doi.org/10.17602/M2/M767090>

Описание. Передний лингвальный тракт m1 почти всегда проявлен, но слабо выражен (рис. 38), асимметричен относительно своих сторон и редко превышает 1 мм по промеру a1 и 2 мм по промеру a2 (в среднем оба значения в два раза ниже). Положение данного тракта находится в средней части коронки. Задний лингвальный тракт на m1 выше 2 мм. Передний лингвальный тракт на M1 также слаборазвит, по промеру A'1 ниже 1 мм, по промеру A'2 – ниже 0.5 мм. У единичных образцов передний лингвальный тракт на M1 и m1 отсутствует. Уровень закрытия LRA-1 на M1 значительно ближе к LRA-2, чем к BRA-1 и BRA-2. На m1 bra-2 закрывается на одном уровне с bra-1 или немного ниже.

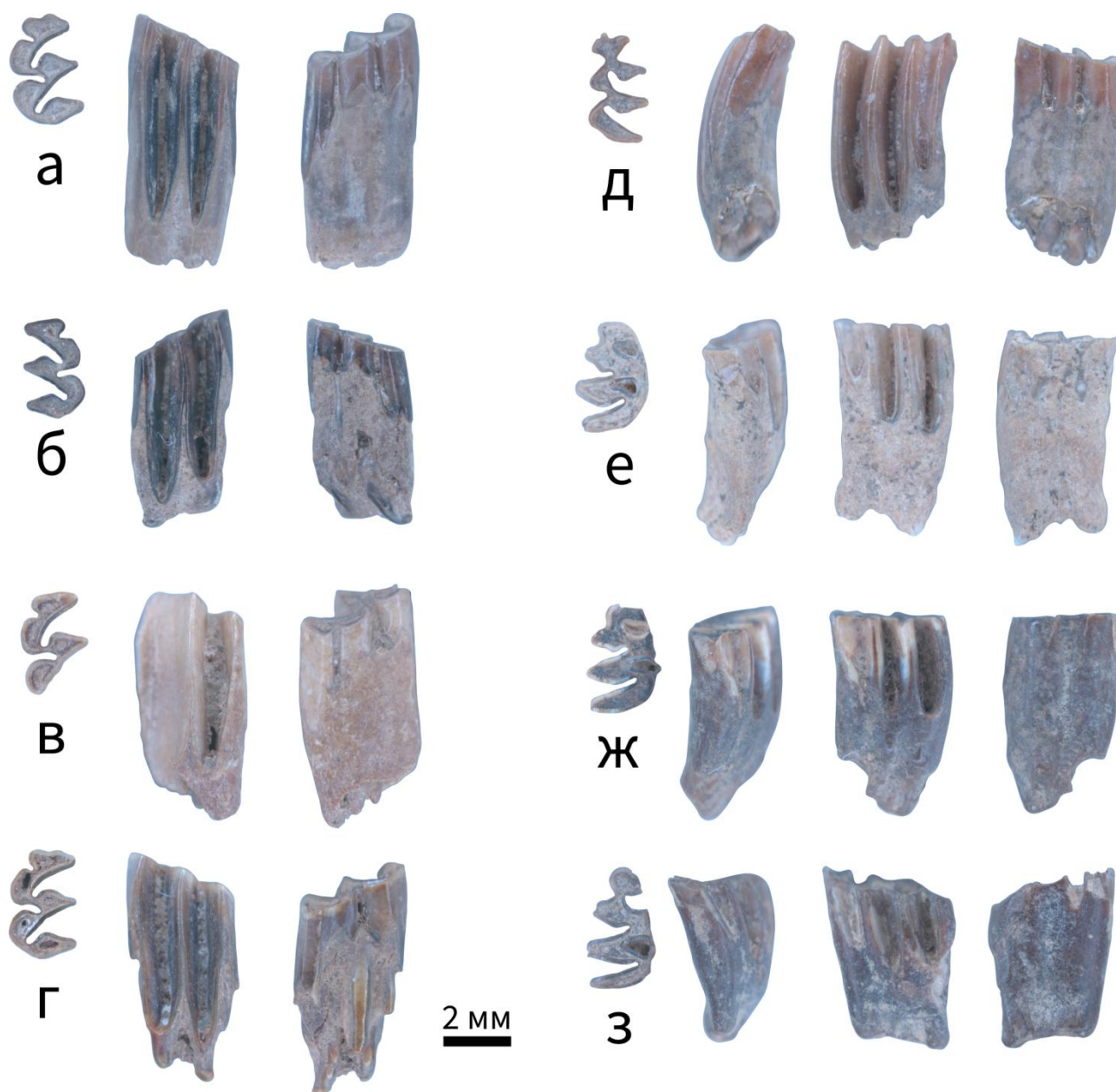


Рисунок 38 – Первые моляры *Sibirosiphneus sukhovi* Golovanov, Yakovlev et Lopatin, 2026 с окклюзиальной, буккальной и лингвальной сторон (слева направо, M1) или с окклюзиальной, передней, лингвальной и буккальной сторон (слева направо, m1): а – экз. IGBT.4.11, левый M1; б – экз. IGBT.4.12, правый M1; в – экз. IGBT.4.13, левый M1; г – экз. IGBT.4.14, левый M1; д – голотип IGBT.4.1, левый m1; е – экз. IGBT.4.2, правый m1; ж – экз. IGBT.4.3, правый m1; з – экз. IGBT.4.4, правый m1. Башкортостан, местонахождение Симбугино, низы нижнего плейстоцена или возможно верхи верхнего плиоцена

M1. Буккальные входящие углы углублены больше чем лингвальные и имеют загиб в сторону задней части зуба. LRA-2 углублен в буккальную сторону и имеет более закрытую форму, чем LRA-1. У LRA-2 обе стороны входящего угла ориентированы перпендикулярно к оси длины зуба, в то время как у LRA-1 передняя сторона наклонена к оси длины, а задняя ориентирована перпендикулярно. LRA-1 закрывается ниже чем LRA-2, но значительно выше уровней закрытия BRA-1 и BRA-2. LET-2 глубокая, достигает нижних частей BET-1 и BET-

2. Дентиновое поле AL по размерам сопоставимо или больше чем T1 (рис. 38, 39). Буккальные дентиновые тракты проявлены и достигают 2–3 мм по промерам А, В и D и 2.5–4 мм по промеру С при высоте зубов $\approx$ 5–7 мм. Лингвальные тракты сравнительно невысокие в особенности передний лингвальный. По промерам А'1 данный тракт имеет размеры от 0 до 1.42 мм, по промеру А'2 от 0 до 0.99 мм. Высота эмали стенки на передней стороне зуба меньше, чем на буккальной.

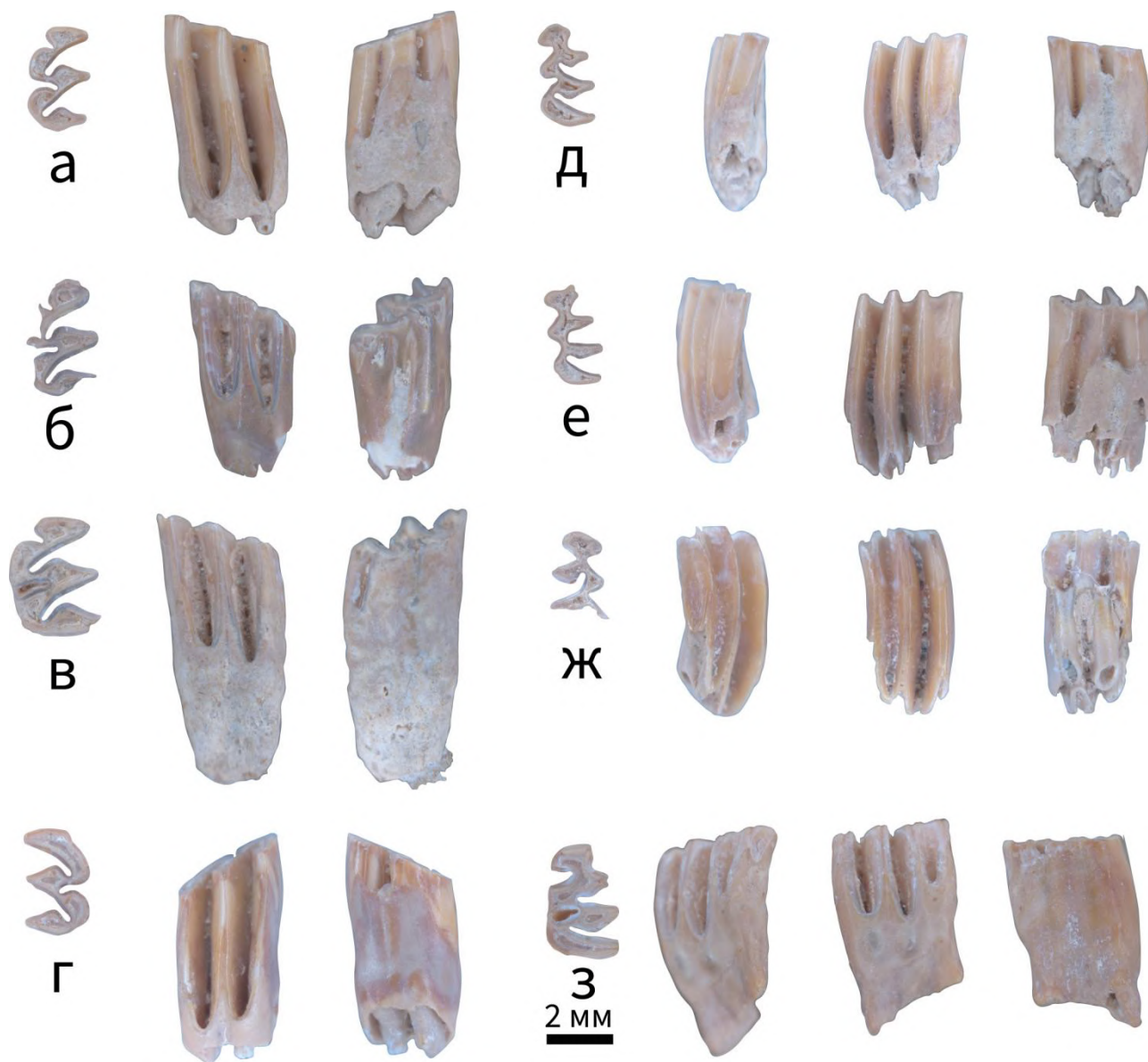


Рисунок 39 – Первые моляры *Sibirosiphneus sukhovi* Golovanov, Yakovlev et Lopatin 2026 с окклюзиальной, буккальной и лингвальной сторон (слева направо, M1) или с окклюзиальной, передней, лингвальной и буккальной сторон (слева направо, m1): а – экз. IGBT.1.7, левый M1; б – экз. IGBT.1.8, левый M1; в – экз. IGBT.1.9, левый M1; г – экз. IGBT.1.10, правый M1; д – экз. IGBT.1.1, левый m1; е – экз. IGBT.1.2, левый m1; ж – экз. IGBT.1.3, правый m1; з – экз. IGBT.1.4, левый m1. Аккулаево, местонахождение Симбугино, низы нижнего плейстоцена или возможно верхи верхнего плиоцена

М2. Высота буккальных трактов меньше, чем на М1. Лингвальные тракты частично слиты между собой. Лингвальный входящий угол глубокий и более закрытый, чем LRA-2 на М1. Базальная часть эмалевой лингвальной трубки находится близко к базальным частям буккальных трубок.

М3. Задний буккальный входящий угол имеет в большей степени открытую форму, чем передний. Присутствует небольшая разница в уровне закрытия входящих лингвального и буккальных углов. Буккальные тракты менее высокие, чем на М2. Лингвальные тракты слабо проявлены и частично слиты.

м1. У ювенильных образцов может присутствовать от одного до двух слабовыраженных антеромедианных входящих углов на передней стороне антероконида. У взрослых особей антероконид принимает сначала овальную форму (вытянутую вдоль оси ширины зуба) переходящую в прямоугольную по мере закрытия bra-2 (рис. 40). Форма антероконидного отдела различается по степени открытости lga-3 и bra-2, однако доминантным морфотипом является антероконидный отдел с одинаково закрытыми lga-3 и bra-2. Передний лингвальный тракт почти всегда проявлен, но слаборазвит по сравнению с другими лингвальными трактами. Промеры a1 и a2 изменяются в диапазонах 0.06–1.22 мм и 1.14–2.80 мм соответственно. Разница в значениях между a1 и a2 обусловлена разницей в высоте между передней эмалевой стенкой и лингвальной, из-за чего дентиновый тракт имеет асимметричную форму. Срединные лингвальные тракты, как правило, меньше заднего и имеют значения промеров b и c от 1 до 3 мм. В изученной выборке присутствуют два образца, показывающие крайние формы изменчивости. У образца IGBT.4.4 (рис. 38з) передний лингвальный тракт слаборазвит и имеет значения a1 – 0.06 мм и a2 – 1.31 мм, в то время как промеры a1 и a2 IGBT.1.3 (рис. 39ж) составляют 1.22 мм и 2.80 мм соответственно.

м2. Дентиновые тракты и разница в высоте дентиновых стенок меньше, чем на м1. Форма входящих углов соответствует аналогичным углам на м1.

м3. По два входящих угла с буккальной и с лингвальной стороны. Передняя лингвальная призма больше срединной, а та в свою очередь больше задней. Дентиновые тракты меньше, чем на м2. Разница в высоте дентиновых стенок незначительная.

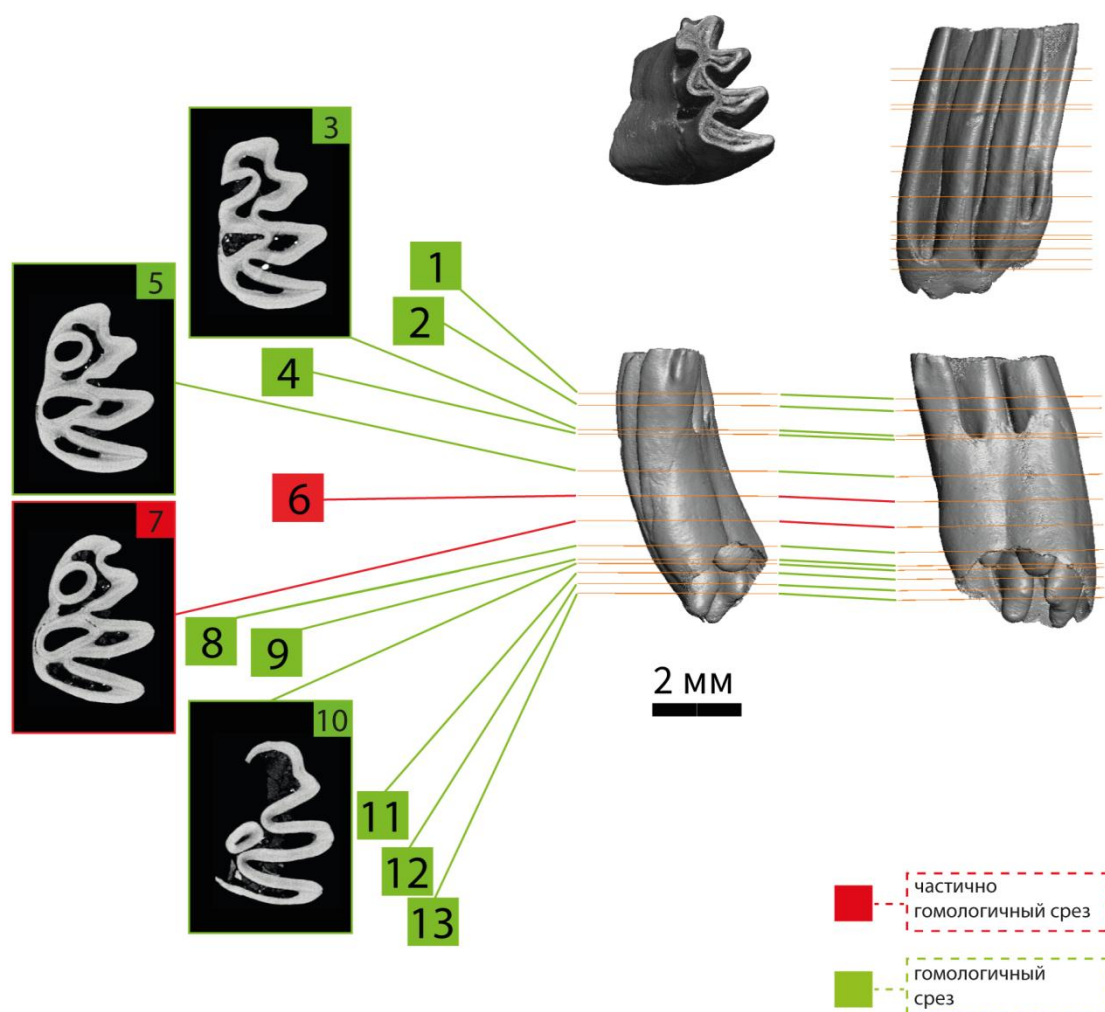


Рисунок. 40. Томографические срезы и 3D-модель голотипа IGBT.4.1 *Sibirosiphneus sukhovi* Golovanov, Yakovlev et Lopatin, 2026 с окклюзиальной, лингвальной (сверху, слева-направо), передней и буккальной (снизу, слева-направо) сторон. Башкортостан, местонахождение Симбугино, низы нижнего плейстоцена.

Размеры. См. таблицы 15–16.

Таблица 15 – Размеры (мм) лингвальных трактов m1 *Sibirosiphneus sukhovi* Golovanov, Yakovlev et Lopatin, 2026 из местонахождений Предуралья

m1 (мин./макс.)	a1	a2	b	c	d	e	L
Симбугино (<i>Sib. sukhovi</i>)	0.06/ 0.87	1.14/ 1.70	1.73/ 2.11	1.93/ 2.73	3.57	2.53	3.04/ 3.72
Аккулаево (<i>Sib. sukhovi</i>)	0.14/ 1.22	1.16/ 2.80	1.19/ 2.00	2.09	3.66	2.52	2.85/ 3.27

Таблица 16 – Размеры (мм) буккальных трактов m1 *Sibirosiphneus sukhovi* Golovanov, Yakovlev et Lopatin, 2026 из местонахождений Предуралья

m1 (мин./макс.)	b'	c'	d'	e'	L
Симбугино (<i>Sib. sukhovi</i>)	1.05/ 2.89	0.48	0.37	3.72	3.04/ 3.72
Аккулаево (<i>Sib. sukhovi</i>)	1.13/ 2.17	1.67/ 1.90	0.38/ 0.63	1.98/ 2.17	2.85/ 3.27

Сравнение. От *Sib. razdoleanensis* и *Sib. obensis* отличается меньшей высотой переднего лингвального тракта на M1 и переднего и заднего лингвального тракта на m1. *Sib. sukhovi* отличается от *Sib. seletiensis* стабильным наличием переднего лингвального тракта на m1 в выборках и более высоким задним лингвальным трактом на m1. От *Sib. ingenuus* отличается более высокими лингвальными трактами m1, менее массивным антероконидным отделом m1 и большей разницей в высоте дентиновых стенок на разных сторонах m1.

Замечания. Диапазон высоты переднего лингвального тракта *Sib. sukhovi* из местонахождения Симбугино ниже, чем у *Sib. sukhovi* из местонахождения Аккулаево. Обратная тенденция характерна для M1. Данные различия признаются как внутривидовая изменчивость.

Вопрос о времени распространения *Sib. sukhovi* связан с датировками местонахождений Аккулаево и Симбугино. По эволюционному уровню m1, образцы из Симбугино и Аккулаево более прогрессивны по сравнению с m1 *Sib. seletiensis* из верхнеплиоценовой селетинской свиты в разрезе Бетеке в Западной Сибири. По уровню развития M1 предуральские образцы сопоставимы с M1 из раннеплейстоценового западносибирского местонахождения Лебяжье. На основании этого, диапазон стратиграфического распространения *Sib. sukhovi* рассматривается как низы нижнего плейстоцена, однако полностью исключать возможное распространение в верхах верхнего плиоцена тоже нельзя.

Стратиграфическое и географическое распространение. Низы нижнего плейстоцена (и возможно верхний плиоцен) Предуралья, низы нижнего плейстоцена Западной Сибири.

Материал. Изолированные зубы (включая 4 M1 и 6 m1) из местонахождения Аккулаево (Южное Предуралье), экз. IGBT.1/1–25 (сборы В.П. Сухова, 1965–1966 гг.). Изолированные зубы (включая 4 M1 и 10 m1) из местонахождения Симбугино (Южное Предуралье), экз. IGBT.4/1–38 (сборы В.П. Сухова, 1971–1976 гг.). Изолированные зубы (1

M1, 1 M3) из местонахождения Лебяжье (Западная Сибирь), экз. ГИН, №№ 950/22–23 (сборы В.С. Зажигина и В.С. Зыкина, 1980-е гг.).

Sibirosiphneus seletiensis Zazhigin et Golovanov, 2025

Рисунки 16г, 41б

Sibirosiphneus seletiensis Zazhigin, Golovanov, 2025, e2607416-2, рисунки 3в.

Голотип – экз. ГИН, № 945/320 (рис. 41б), левый m1, Западная Сибирь, селетинская свита в разрезе Бетеке; верхний плиоцен. Сборы В.С. Зажигина, 1970 г. (Зыкин и др., 1987).

Кибертип находится в открытом доступе по следующей ссылке: <https://doi.org/10.17602/M2/M792199>

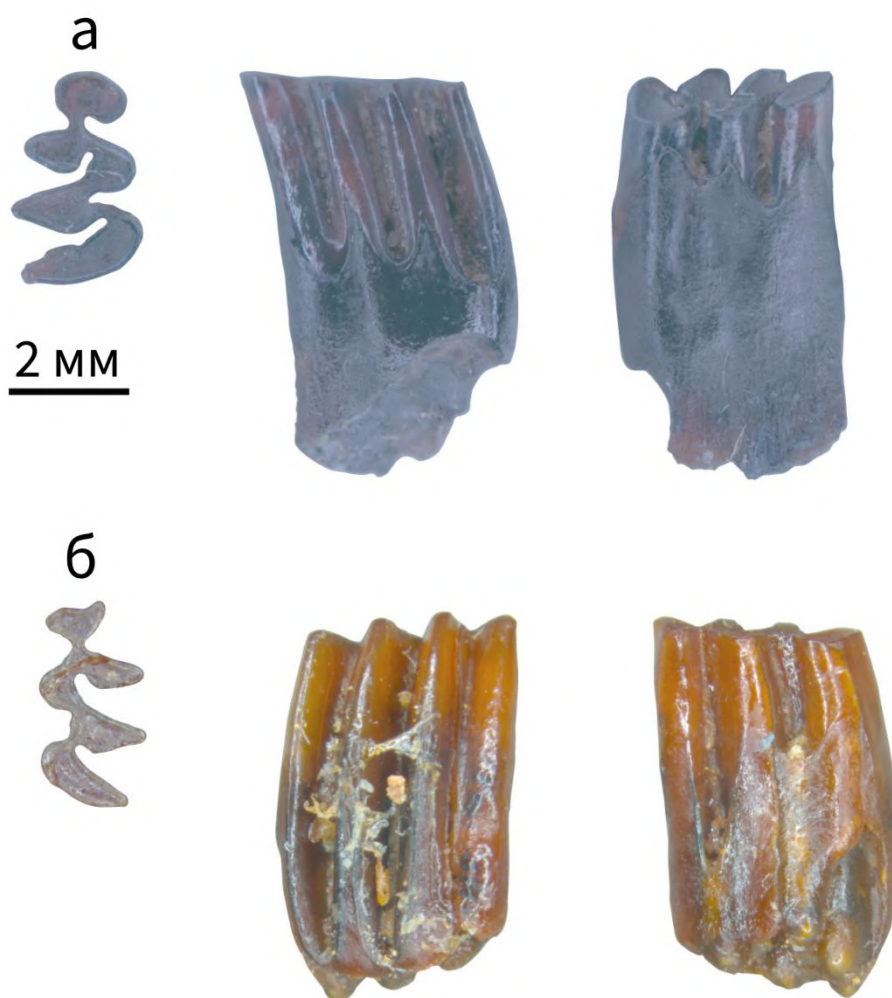


Рисунок 41 – Голотипы *Sibirosiphneus ingenuus* Zazhigin et Golovanov, 2025 (а) и *Sibirosiphneus seletiensis* Zazhigin et Golovanov, 2025 (б) с окклюзиальной, лингвальной и буккальной (слева направо) сторон: а – голотип ГИН. № 1112/30, правый m1, Западная Сибирь, местонахождение Андреевка 2Б, верхи нижнего плиоцена, бетекейская свита; б – голотип ГИН. № 945/320, левый m1, Западная Сибирь, селетинская свита в разрезе Бетеке, верхний плиоцен

Описание. Передний лингвальный тракт на m1 отсутствует или имеет очень низкие значения (промер a1~0). Вместо данного тракта может присутствовать небольшой эмалевый выступ в средней части коронки (промер a2–2.09 мм). Относительно невысокая задняя эмалевая стенка (промеров e от 1 до 2 мм). Входящий угол lga-3 расположен напротив bra-2 и имеет такую же закрытую форму. Антероконидный отдел немного смещен буккально относительно продольной оси зуба и варьирует от треугольной до овальной формы.

M2. На зубе присутствуют три относительно высоких (>2 мм) лингвальных тракта и два невысоких буккальных тракта. Буккальный и лингвальный входящие углы имеют загиб в сторону задней стороны зуба. Срединная буккальная дентиновая призма больше, чем передняя и задняя.

m1. Форма антероконида может варьировать от треугольной до овальной, вытянутой вдоль оси ширины зуба с отклонением в сторону буккальной стороны. Задняя дентиновая призма (pl) также имеет отклонение в сторону буккальной стороны зуба. На лингвальной стороне присутствуют три относительно высоких лингвальных тракта, выше 3 мм по промерам b, c и d (у голотипа данные промеры будут b–3.22 мм, c–3.30 мм, d–3.29 мм и e–1.5 мм). Буккальные тракты хорошо проявлены и отделены друг от друга (у голотипа следующие промеры: b'–1.65 мм, c'–2.29 мм, d'–0.77 мм и e'–2.08 мм). Передний лингвальный тракт отсутствует или очень слабо проявлен. Вместо данного дентинового тракта может присутствовать выступ в передней эмалевой стенке, в средней части коронки. Положение данного выступа можно определить по промеру a2 (у голотипа – 2.09 мм). Задний буккальный угол (bra-1) может иметь необычную для цокоров трапецивидную форму. Передние входящие углы (bra-2 и lga-3) расположены друг напротив друга и имеют одинаково закрытую форму. Лингвальная эмалевая трубка let-3 может не образовываться. Буккальные входящие углы могут закрываться на разных, но близких уровнях коронки.

Размеры. См. таблицы 17–18.

Таблица 17 – Размеры (мм) лингвальных трактов m1 *Sibirosiphneus ingenuus* Zazhigin et Golovanov 2025 из местонахождения Андреевка 2Б и *Sibirosiphneus seletiensis* Zazhigin et Golovanov 2025 из селетинской свиты в разрезе Бетеке

m1 (мин./макс.)	a1	a2	b	c	d	e	L
Андреевка 2Б (<i>Sib. ingenuus</i>)	0	0	1.35	1.04	1.27	0.41	3.50
Селетинская свита в разрезе Бетеке (<i>Sib. seletiensis</i>)	0	2.09	3.22	3.30	3.29	1.50	3.25

Таблица 18 – Размеры (мм) буккальных трактов m1 *Sibirosiphneus ingenuus* Zazhigin et Golovanov 2025 из местонахождения Андреевка 2Б и *Sibirosiphneus seletiensis* Zazhigin et Golovanov 2025 из селетинской свиты в разрезе Бетеке

m1 (мин./макс.)	b'	c'	d'	e'	L
Андреевка 2Б (<i>Sib. ingenuus</i>)	0	0.95	0.73	2.14	3.50
Селетинская свита в разрезе Бетеке (<i>Sib. seletiensis</i>)	1.65	2.29	0.77	2.08	3.25

Сравнение. *Sib. seletiensis* имеет более высокие лингвальные тракты на m1, чем *Sib. ingenuus*, но менее высокие чем у *Sib. obensis* и *Sib. razdoleanensis*. От *Sib. sukhovi* отличается отсутствием переднего лингвального тракта на m1 (или его очень слабовыраженным проявлением) и менее высоким задним лингвальным трактом m1.

Замечания. Между *Sib. seletiensis* и *Sib. sukhovi* есть сильное перекрытие в промерах срединных дентиновых трактов (промеры b и c), но в изученных выборках данные виды хорошо отличаются по высоте переднего и заднего лингвальных трактов.

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхний плиоцен Западной Сибири.

Материал. Изолированные зубы (1 M2, 1 m1) из селетинской свиты в разрезе Бетеке (Западная Сибирь), экз. ГИН, №№ 950/320–321 (сборы В.С. Зажигина и В.С. Зыкина, 1970–80-е гг.).

Sibirosiphneus ingenuus Zazhigin et Golovanov, 2025

Рисунки 14б, 16в, 41а

Sibirosiphneus ingenuus Zazhigin, Golovanov, 2025, e2607416-2, рисунок 3а.

Голотип – экз. ГИН, № 1112/30 (рис. 41а), правый m1, Западная Сибирь, местонахождение Андреевка 2Б; верхи нижнего плиоцена, бетекейская свита. Сборы В.С. Зажигина и В.С. Зыкина, 1987 г. (Zykin et al., 2007). Кибертип находится в открытом доступе по следующей ссылке: <https://doi.org/10.17602/M2/M792183>

Описание. Передний лингвальный тракт на m1 отсутствует. Задний лингвальный тракт хорошо проявлен (промер d – 1.27 мм; промер e – 0.41 мм), но по высоте не превышает два срединных лингвальных тракта (промер b – 1.35 мм; промер c – 1.04 мм). Задняя эмалевая стенка по высоте меньше, чем лингвальная (промеры d>e). На буккальной стороне m1 три небольших тракта. Входящие углы lra-3 и bra-2 расположены друг напротив друга и почти в равной степени закрыты. Дентиновые тракты на m3 отсутствуют.

m1. Форма антероконида овальная, массивная и без дополнительных входящих углов на передней стороне (относится к образцу с уже сформированными корнями). Входящий угол lra-3 расположен напротив bra-2, но имеет немного более открытую форму и отличается по ориентировке. Входящий угол lra-3 ориентирован вдоль оси ширины зуба с загибом в сторону задней стороны, bra-2 – с загибом в сторону передней части m1. Антероконид вытянут вдоль оси ширины зуба и немного смещен буккально относительно продольной оси зуба. Лингвальные углы lra-1 и lra-2 ориентированы поперечно, в буккальной части загнуты вперед. Передний лингвальный дентиновый тракт отсутствует (промер a1 и a2 – 0). Остальные лингвальные тракты проявлены, сопоставимы между собой по высоте, но сравнительно небольшие (промеры b–1.35 мм, c–1.04 мм, d–1.27 мм и e–0.41 мм). Высота эмалевых стенок на передней, буккальной и задней сторонах зуба, меньше чем на лингвальной стороне. На буккальной стороне три проявленных дентиновых тракта (промеры c'–0.95 мм, d'–0.73 мм и e'–2.14 мм). Так как корни частично отломаны, сделать промер r1 проблематично, но можно предположить, что он находится в диапазоне между 2.50–3.00 мм.

m3. Дентиновые тракты отсутствуют, но нижняя часть эмалевой стенки имеет волнообразную форму. На буккальной стороне присутствуют два входящих угла с открытой формой. С лингвальной стороны также находятся два входящих угла, но они имеют закрытую форму и lra-2 загнут в сторону передней части зуба. Задняя лингвальная призма частично изолирована от срединной лингвальной призмы и меньше по размерам.

Размеры. См. таблицы 17–18.

Сравнение. Отличается от *Sib. seletiensis*, *Sib. sukhovi*, *Sib. obensis* и *Sib. razdoleanensis* меньшими размерами лингвальных трактов m1, меньшей разницей в высоте боковых дентиновых стенок и отсутствием дентиновых трактов на m3.

Замечания. *Sib. ingenuus* имеет пересечение по промерам лингвальных дентиновых трактов с часть образцов *Pr. eriksoni* из разреза QA-III в окрестностях деревни Дунвань, провинции Ганьсу (QA-III, Dongwan) (Zheng et al., 2024). Ключевой характеристикой для рода *Prosiphneus* является отсутствие относительно высокого (>1 мм) заднего лингвального тракта на m1. По этому признаку *Sib. ingenuus* явно отличается от *Pr. eriksoni* из типового для вида местонахождения Эртемте. *Sib. ingenuus* отличается от *Pr. eriksoni* из монгольского местонахождения Орхон 1А и тибетского местонахождения Дзанда более высокими трактами и наличием массивного антероконида на m1. Как уже отмечалось в замечаниях к описанию *Pr. eriksoni*, возможно данный вид представляет собой сборный таксон, под которым следует подразумевать наиболее прогрессивных *Prosiphneus* из разных линий (за исключением *Pr. murinus*). Антероконидный отдел образцов из QA-III детально не описан, в среднем лингвальные тракты у данных образцов ниже, чем у *Sib. ingenuus* и поэтому следует

отделять *Sib. ingenuus* от *Pr. eriksoni*. При этом нужно учитывать, что *Sib. ingenuus* является первым и наиболее примитивным видом *Sibirosiphneus*. Некоторые пересечения между *Sib. ingenuus* и наиболее прогрессивными *Prosiphneus* возможно.

Еще одним вопросом является происхождение *Sib. ingenuus* от *Pr. murinus* или *Pr. eriksoni*. В пользу происхождения от *Pr. murinus* свидетельствует распространение обоих видов в Западной Сибири и наличие массивного антероконида m1. В пользу происхождения от *Pr. eriksoni* свидетельствуют большие пересечения в размерах дентиновых трактов. Более вероятным видится происхождение *Sib. ingenuus* от *Pr. murinus*, так как форма антероконида у монгольских и тибетских *Pr. eriksoni* заметно отличается, а высота трактов могла увеличиваться параллельно в нескольких линиях. В изученных коллекциях отсутствовали m1 из нижнего плиоцена Западной Сибири, поэтому возможное переходное состояние признаков m1 *Pr. murinus* и *Sib. ingenuus* пока неизвестно.

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхи нижнего плиоцена Западной Сибири.

Материал. Изолированные зубы (1 m1, 1 m3) из местонахождения Андреевка 2Б (Западная Сибирь), экз. ГИН, №№ 1112/30–31 (сборы В.С. Зажигина и В.С. Зыкина, 1987 г.).

Род *Myospalax* Laxmann, 1773

Mus (partim): Laxmann, 1773, с. 125;

Myospalax: Brandt, 1855, с. 208.

Типовой вид. *Mus myospalax* Laxmann, 1773; Западная Сибирь, Алтайский край.

Диагноз. Моляры эугипсодонтного типа, корни не образуются. У M1–M3 и m2–m3 на ранних онтогенетических стадиях из входящих углов на лингвальной (M1–M3) или буккальной (m2–m3) сторонах образуются эмалевые трубки, которые потом истираются. На M1 на передней лингвальной стороне расположен высокий дентиновый тракт. На m1 с лингвальной стороны присутствуют четыре дентиновых тракта, а на буккальной – три. На поздних онтогенетических стадиях передняя эмалевая стенка на m1 может истираться, из-за чего передние дентиновые тракты антероконидного отдела сливаются в один тракт. Передние входящие углы на m1 расположены друг напротив друга и lga-3 более открыт, чем bra-2.

Видовой состав. *Myospalax myospalax* Laxmann, 1773, низы среднего плейстоцена Предуралья, верхи нижнего плейстоцена – современность Западной Сибири; *M. convexus* Golovanov et Zazhigin, 2023, верхи нижнего плейстоцена Западной Сибири.

Сравнение. От *Prosiphneus*, *Sibirosiphneus*, *Episiphneus*, *Pliosiphneus*, *Chardina* и *Mesosiphneus* отличается отсутствием корней у моляров. От *Siphneus*, *Eospalax*, *Yangia* and

Allosiphneus отличается наличием эмалевых трубок на молярах (за исключением m1) ювенильных особей. Данные трубки истираются и на их месте образуется дентиновая стенка, которая покрывает больше 1/3 зуба, что не обнаруживается у других родов некорнезубых цокоров. Помимо этого *Myospalax* отличается от *Eospalax* наличием четырех лингвальных трактов на m1 у ювенильных особей, от *Allosiphneus* меньшими размерами и отсутствием lra-4 на m1, от *Siphneus* наличием переднего лингвального тракта на M1, от первых представителей *Yangia* – открытым lra-3 на m1.

Замечания. Точная дата первого описания рода *Myospalax* дискуссионна. Впервые родовое название упоминается в работе Э. Лаксман 1769 г. (Laxmann, 1769), но без какого-либо вида отнесенного к данному роду. В работе 1773 г. (Laxmann, 1773) Лаксман уже обозначил цокоров как *Mus Myospalax* (видовое название было приведено с большой буквы). Из-за этого возникла некоторая путаница в датах номенклатурных актов. Обычно для рода *Myospalax* год описания указывается как 1769 г., однако в таком случае получается, что типовой вид рода был описан позднее, чем сам род. Аналогичная ситуация рассматривалась для ископаемого рода бобровых – *Trogontherium* Fischer, 1814 (Bruijn et al., 2024; Лопатин, 2025). В итоге в Бюллетене Международной комиссии по зоологической номенклатуре была опубликована заметка (Bruijn et al., 2024), в которой датой выделения рода считалась дата, когда был описан первый для него вид. По аналогии с данным решением, в диссертации датой родового названия *Myospalax* принимается 1773 г., когда был описан *Mus myospalax*.

В род *Myospalax* в разное время включали всех некорнезубых цокоров (Огнев, 1947; Li, 2000) или все виды цокоровых (Lawrence, 1991). В последние десятилетия наиболее распространенной точкой зрения стало отнесение современных алтайских, даурских и маньчжурских цокоров к роду *Myospalax*, а часть китайских видов – к роду *Eospalax* (Wilson, Reeder, 2005; Puzachenko et al., 2013; Zheng et al., 2024). В настоящей работе на основании зубных признаков и палеонтологических данных к роду *Myospalax* относятся только алтайские цокоры.

Ш. Чжен в своих последних работах (Zheng et al., 2024) использовал черепные характеристики для родовых диагнозов. Как уже отмечалось ранее, данные признаки вполне применимы для разделения современных видов, однако в ископаемом состоянии целые и недеформированные черепа цокоров попадаются крайне редко, поэтому характеристики черепов не были включены в родовые диагнозы. У современных *Eospalax* затылочная кость имеет выпуклую форму (в отличие от *Myospalax* и *Siphneus*), а *Myospalax* отличается от *Eospalax* и *Siphneus* по форме скуловых дуг (рис. 42). С.И. Огнев (1947) отмечал определенную онтогенетическую изменчивость у черепов цокоров, например, в

строение затылочной кости. Однако данная изменчивость в рамках отдельных видов не столь значительна как между представителями разных родов.

M. myospalax

E. fontanieri

S. aspalax

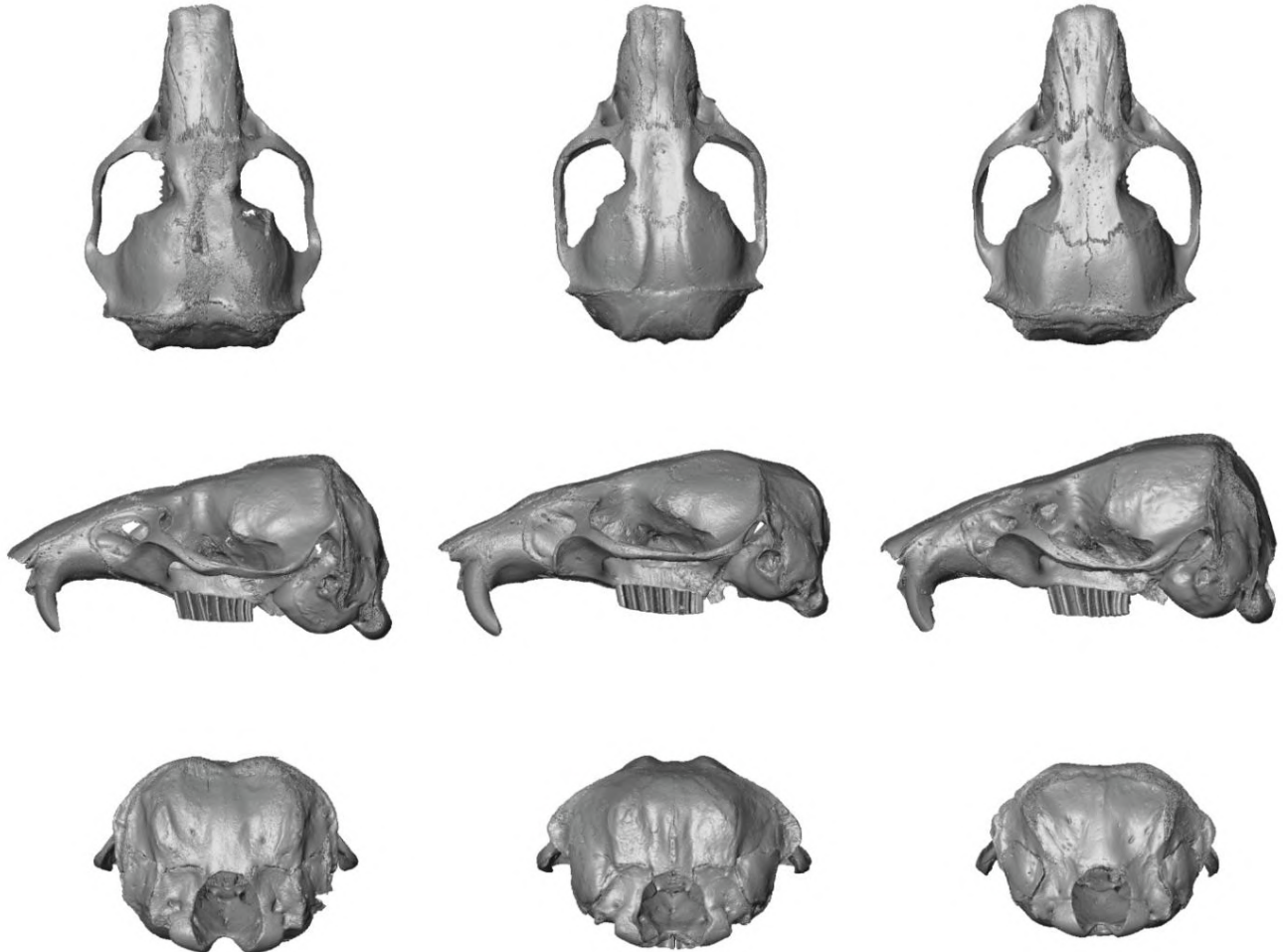


Рисунок 42 – Сравнение черепов некоторых современных видов цокоровых из разных родов в коронарной, латеральной и задней (сверху вниз) проекциях. Слева направо представлены 3D-модели следующих образцов: экз. ЗММУ, № S-4775 (*Myospalax myospalax* Laxmann, 1773), экз. ЗММУ, № S-77151 (*Eospalax fontanieri* (Milne-Edwards, 1867)), экз. ЗММУ, № S-83785 (*Siphneus aspalax* (Pallas, 1776)). Все образцы усреднены до одной длины

Myospalax myospalax Laxmann, 1773

Рисунки 10, 11, 36, 42–44, 45б–45г, 46

Mus myospalax: Laxmann, 1773, с. 126, таблица XIV;

Spalax talpinus: Pallas, 1811, с. 159;

Myospalax laxmanni: Brandt, 1855, с. 208; Черский, 1873, с. 432;

Myospalax talpinus: Liljeborg, 1866, с. 26;

Siphneus myospalax: Milne-Edwards, 1868–1874, с. 120;

Myospalax myospalax: Allen, 1938, с. 14;

Myospalax sp.: Сухов, 1976, с. 40, таблица 8, фиг. 132, 133; Круковер, 1992, с. 125.

Неотип – экз. ЗИН, № 66657, череп, Северо-Восточный Казахстан, д. Медведевка. Сборы А. Мартыновой, 1972 г. (Golovanov, Zazhigin, 2023). Место хранения типовой серии неизвестно.

Подвидовой состав. *Myospalax myospalax krukoveri* Golovanov et Zazhigin, 2023, верхний нижнего плейстоцена Предуралья и Западной Сибири; *Myospalax myospalax myospalax* Laxmann, 1773, современность, Западная Сибирь; *Myospalax myospalax tarbagataicus* Ognev, 1936, современность, Западная Сибирь; *Myospalax myospalax incertus* Ognev, 1936, современность, Западная Сибирь.

Описание. На M1–M3 и m2–m3 на ранних онтогенетических стадиях образуются эмалевые трубки из лингвальных (M1–M3) или буккальных (m2–m3) входящих углов. Данные трубки также истираются у ювенильных особей, после чего на их месте остается дентиновая стенка, не покрытая эмалью, но с повторно сформированным входящим углом, который менее выражен, чем изначальный входящий угол. На m2–m3 вместо двух изначальных входящих углов формируется один менее выраженный входящий угол (рис. 36, 43). Степень выраженности повторно образованных входящих углов будет варьировать у разных хроноподвидов. У среднеплейстоценового *M. m. krukoveri* Golovanov et Zazhigin, 2023 повторно образованные входящие углы, как правило, почти не развиты или слабо развиты. У позднеплейстоценовых и современных *M. myospalax* ssp. повторно образованные входящие углы всегда присутствуют у взрослых особей (рис. 44). Данное различие на M1 между *M. myospalax* первой половины среднего плейстоцена и более поздними выборками может быть выражено через промер BRA-1–LRA-2 (см. схему промеров на рис. 6г). У *M. m. krukoveri* данное значение будет варьировать от 0.50 до 0.85 мм, а у *M. myospalax* ssp. – от 0.25 до 0.70 мм.

Myospalax myospalax ssp.

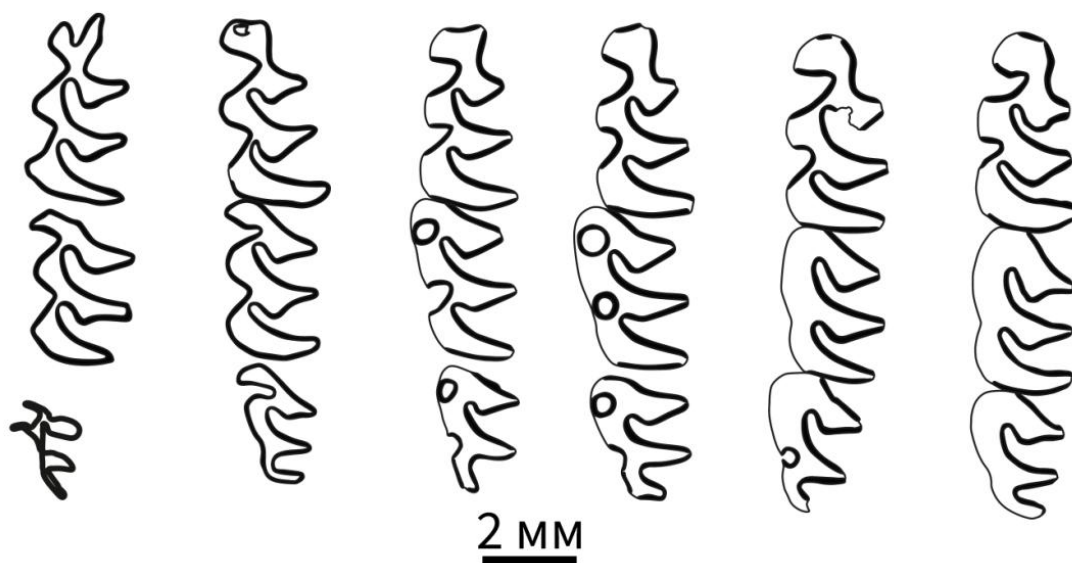


Рисунок 43 – Онтогенетический ряд окклюзиальной поверхности нижних моляров *Myospalax myospalax* Laxmann, 1773 позднего плейстоцена и современности

Myospalax myospalax ssp.

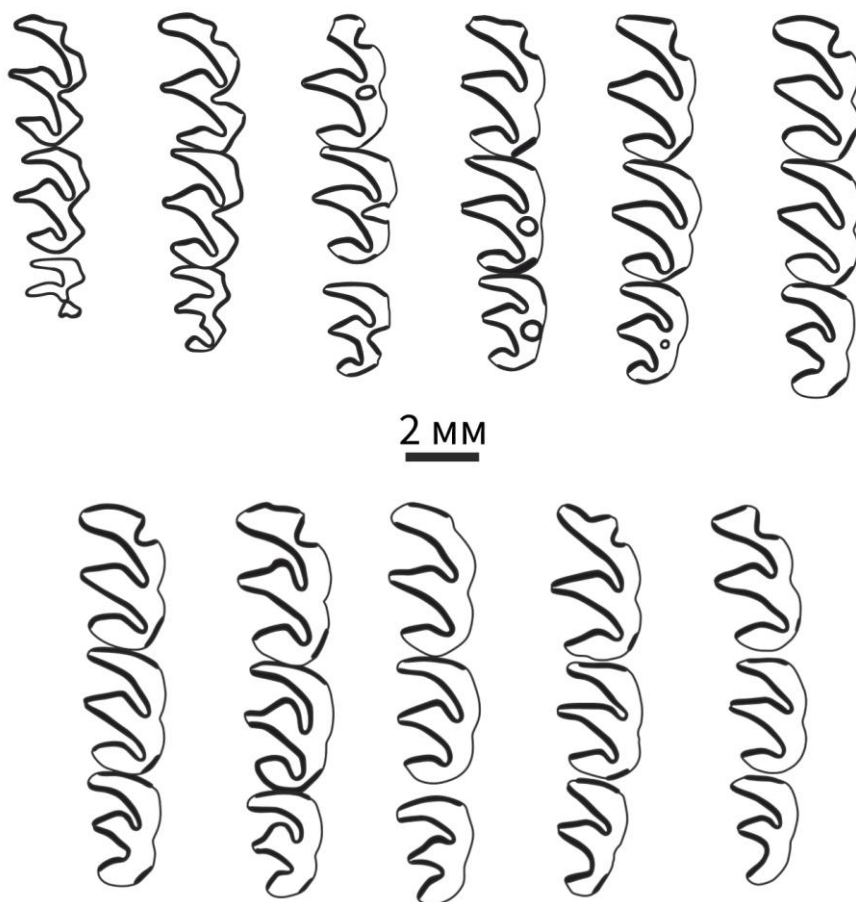


Рисунок 44 – Онтогенетическая (сверху) и внутривидовая (снизу) изменчивость верхних моляров позднелейстоценовых и современных *Myospalax myospalax* Laxmann, 1773

М1. LRA-1 остается открытым на протяжении всего онтогенеза (рис. 45б–45г). LRA-2 закрывается у ювенильных особей и образует эмалевую трубку, которая истирается, после чего LRA-2 образуется повторно, но в менее выраженном виде (степень выраженности зависит от хроноподвида). У единичных образцов на передней стороне может образовываться антеромедианный входящий угол. Форма дентиновой призмы AL варьирует от треугольной до овальной (рис. 44). Задняя сторона дентиновой призмы T2 вогнутая. У единичных образцов на передней стороне T2 может присутствовать дополнительная точка перегиба.

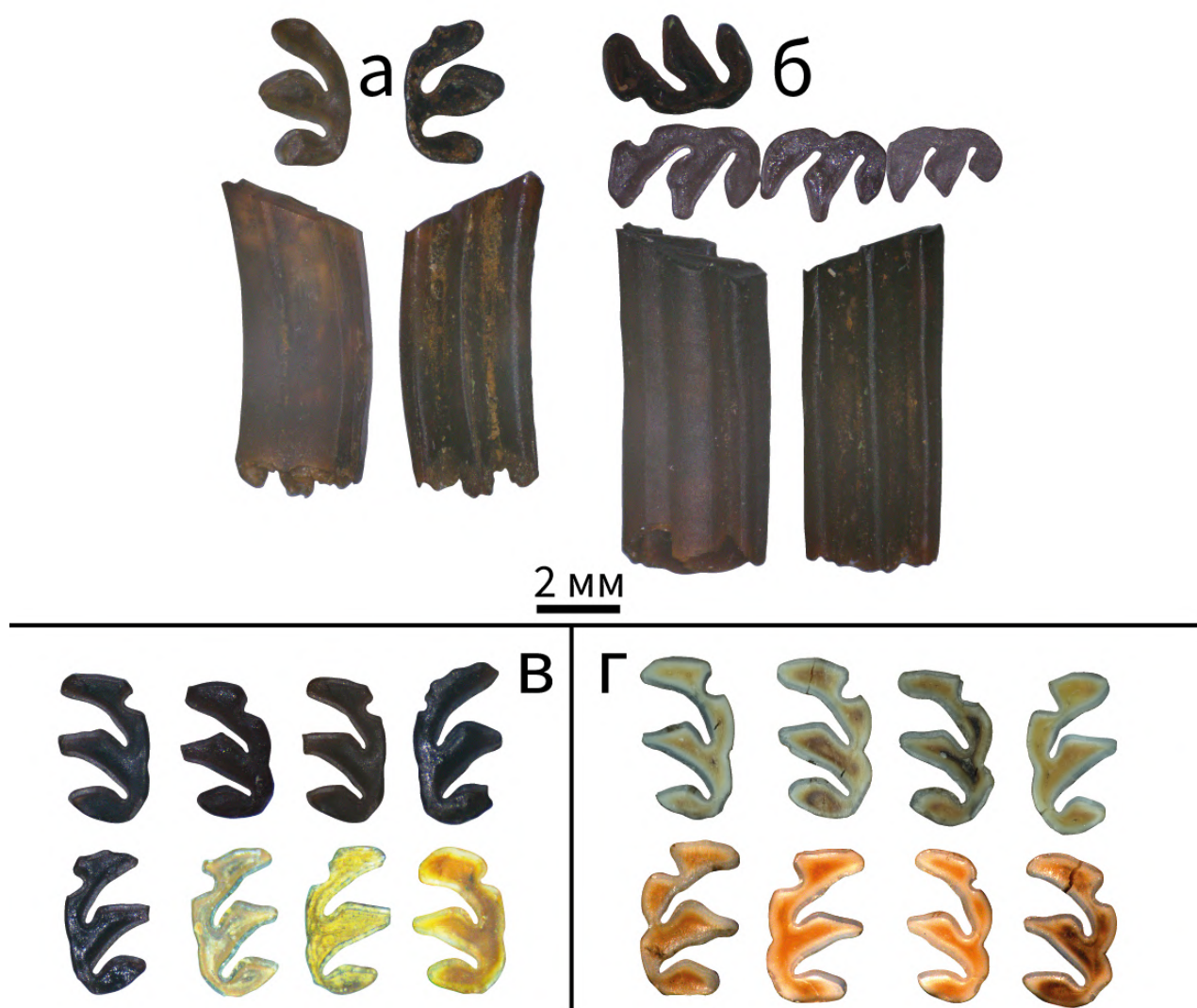


Рисунок 45 – М1 *Myospalax convexus* Golovanov et Zazhigin, 2023 (а), *M. myospalax krukoveri* Golovanov et Zazhigin, 2023 (б–в) и *M. myospalax* ssp. (г) с окклюзиальной, альвеолярной и боковых сторон (а–б) или только с окклюзиальной (в–г): а – голотип ГЕОХРОН, № 2118-54, правый М1, Западная Сибирь, местонахождение Шелаболиха 3, верхи нижнего плейстоцена; б – голотип ГЕОХРОН, № 2118-1, правые М1–М3, Западная Сибирь, местонахождение Белово 2, низы среднего плейстоцена; в – М1 из низов среднего плейстоцена Западной Сибири; г – современные М1, Западная Сибирь

M2. За исключением переднего отдела повторяет основные характеристики M1. Срединная буккальная дентиновая призма больше, чем задняя и передняя.

M3. Задняя буккальная призма меньше, чем остальные буккальные призмы и у *M. myospalax* ssp может быть частично редуцирована (рис. 44). У *M. m. krukoveri* данная призма, наоборот, может быть хорошо проявлена (рис. 45б).

m1. Входящие углы остаются закрытыми на протяжении всего онтогенеза. У единичных образцов буккальные входящие углы закрываются, образуя эмалевые трубки, что можно рассматривать как аномалию (рис. 46б). У ювенильных и взрослых особей на лингвальной стороне четыре дентиновых тракта. На поздних онтогенетических стадиях передняя эмалевая стенка может истираться, из-за чего происходит слияние передних буккального и лингвального дентиновых трактов. У всех выборок преобладает морфотип с открытым Ira-3. Форма антероконидного отдела варьирует от округлой до ромбовидной, вытянутой вдоль оси длины зуба.

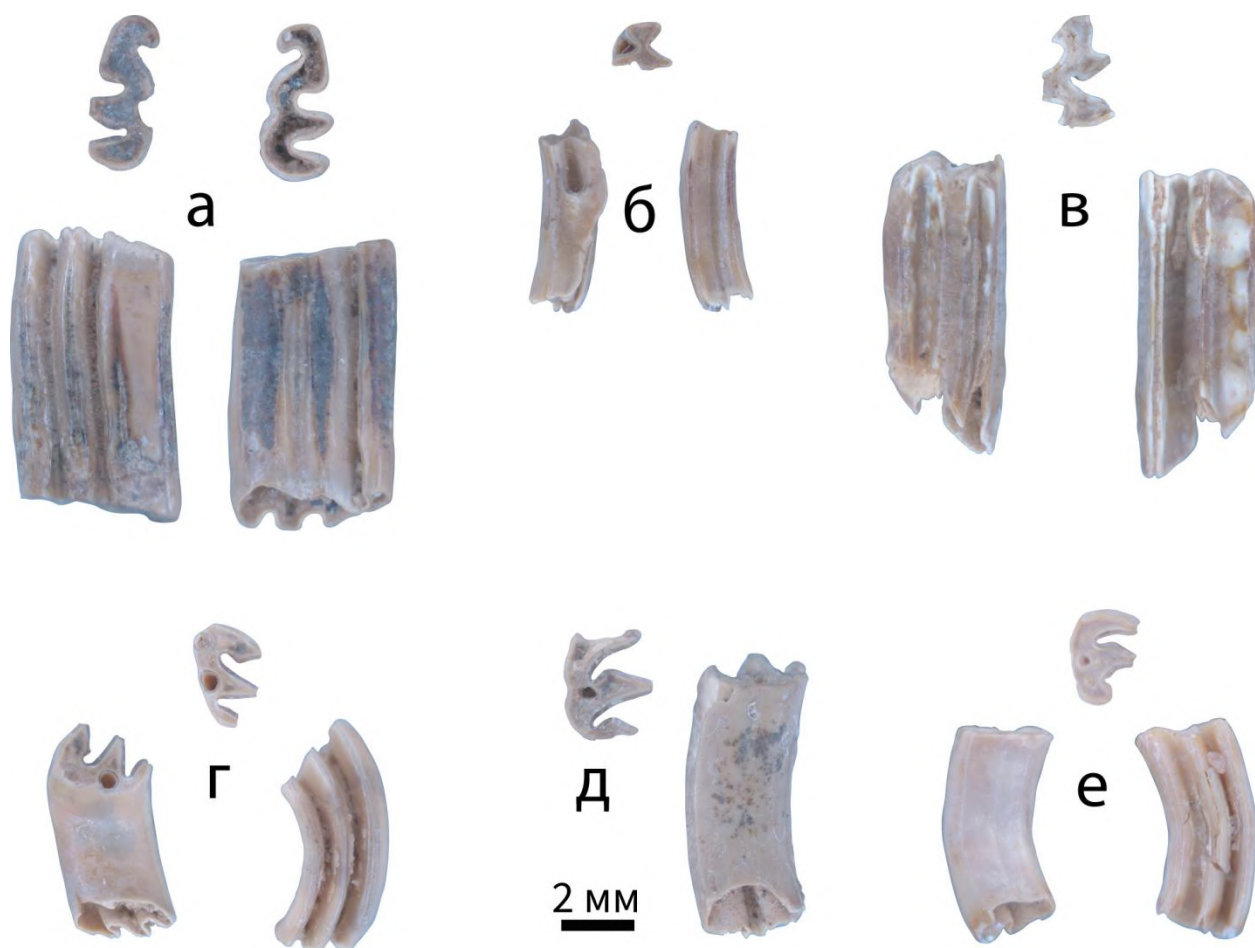


Рисунок 46 – Моляры *Myospalax myospalax krukoveri* Golovanov et Zazhigin, 2023 с окклюзионной, альвеолярной (вверху) и боковых сторон (внизу): а – экз. IGBT.5.1, правый m1; б – экз. IGBT.7.1, левый m1; в – экз. IGBT.7.2, левый m1; г – экз. IGBT.7.3, левый m3; д – экз. IGBT.5.2, правый M2; е – экз. IGBT.7.4, правый M3. Южное Предуралье, местонахождение Чуй-Атасево, низы среднего плейстоцена

m2. В отличие от m1 буккальные входящие углы закрываются на ранних стадиях онтогенеза. Образованные эмалевые трубки быстро истираются, а на буккальной стороне остается дентиновая стенка с одним повторно образованным входящим углом (рис. 43).

m3. Процесс закрытия входящих углов и образования эмалевых трубок такой же, как и на m2. Задняя лингвальная призма проявлена, но значительно меньше остальных лингвальных призм. У единичных образцов данная призма может быть редуцирована.

Размеры. См. таблицу 19.

Таблица 19 – Промеры M1 (в мм) *Myospalax myospalax* ssp. и *Myospalax myospalax krukoveri* Golovanov et Zazhigin, 2023. L, длина; BRA-1–LRA-2, см. рис. 6 г

<i>M. myospalax</i> ssp.	L	W	BRA-1–LRA-2
M1	3.57/4.21	1.97/2.47	0.28/0.68
<i>M. m. krukoveri</i>			
M1	3.49/4.25	2.08/2.65	0.55/0.82

Сравнение. От *Myospalax convexus* отличается отсутствием выпуклой боковой стенки моляра на месте истирания эмалевой трубки.

Замечания. С.И. Огнев (1947) выделял три подвида современных алтайских цокоров по цвету меха и различным черепным характеристикам: строение подглазничного отверстия, приподнятость затылочной кости (задне-черепного щита) и т.д. Позднее данное выделение и количество подвидов оспаривалось (Галкина, Надеев, 1980; Butkauskas et al., 2020). По строению моляров современные популяции *Myospalax myospalax* не имеют значительных отличий, а выделенные Огневом подвиды не могут быть определены по ископаемому материалу. В диссертационной работе все современные, а также позднплейстоценовые алтайские цокоры обозначаются как *M. myospalax* ssp. От них отличаются по строению зубов алтайские цокоры из нижнего среднего плейстоцена, которые были выделены как хроноподвид *Myospalax myospalax krukoveri* Golovanov et Zazhigin, 2023. Данные различия просматриваются на относительно больших выборках, что не позволяет приписать *M. m. krukoveri* статус отдельного вида.

Стратиграфическое и географическое распространение. В Западной Сибири известен с верхов нижнего плейстоцена до современности. В Предуралье известен из низов среднего плейстоцена.

Материал. Четыре фрагмента верхних и нижних челюстей с молярами и изолированные зубы (7 M1, 1 M2, 1 M3, 1 m3) из местонахождения Белово 2 (Западная Сибирь), экз. ГЕОХРОН, №№ 2118/1–27, (сборы А.А. Крукова, 1980-е гг.). Три фрагмента верхних и нижних челюстей с молярами из местонахождения Гоньба 2 (Западная Сибирь), экз. ГЕОХРОН, №№ 2118/36–38 (сборы А.А. Крукова, 1980-е гг.). Два фрагмента верхней

и нижней челюстей с молярами и изолированные зубы (1 M2, 1 M3, 1 m1, 2 m2, 1 m3) из местонахождения Гоньба 3 (Западная Сибирь), экз. ГЕОХРОН, №№ 2118/39–53 (сборы А.А. Крукова, 1980-е гг.). Два фрагмента нижних челюстей с молярами и изолированные зубы (3 M1, 5 M3) из местонахождения Вяткино 1 (Западная Сибирь), экз. ГИН, №№ 946/201–220 (сборы В.С. Зажигина, 1964 г.). Фрагмент нижней челюсти и изолированные зубы (включая 1 m1) из местонахождения Бобково (Западная Сибирь), экз. ГИН, №№ 666/231–234 (сборы В.С. Зажигина, 1960-е гг.). Семь фрагментов черепов и два фрагмента нижних челюстей с молярами и изолированные зубы (5 M1, 2 M2, 1 M3, 1 m1) из местонахождений 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 (Западная Сибирь, сборы Г.Г. Русанова, 1992–2012 гг.). Изолированные зубы (3 M2, 4 M3, 3 m1, 3 m3) из местонахождения Чуй-Атасево (Южное Предуралье), экз. IGBT, №№ 5/1–3, 6/1–3, 7/1–7 (сборы В.П. Сухова, 1970-е гг.). Черепа и нижние челюсти современных цокоров, хранящиеся в ЗИН РАН и ЗММУ.

Myospalax convexus Golovanov et Zazhigin, 2023

Рисунок 45а

Myospalax sp.: Круков, 1992, с. 135; Krukover, 2007, с. 96;

Myospalax convexus: Golovanov, Zazhigin, 2023, с. 1138, рисунок 5.5–5.8.

Голотип – экз. ГЕОХРОН, № 2118/54 (рис. 45а), правый M1, Западная Сибирь, местонахождение Шелаболиха 3; верхи нижнего плейстоцена. Сборы А.А. Крукова, 1980-е гг. (Круков, 1992; Krukover, 2007).

Описание. На верхних молярах формировались эмалевые трубки. После истирания эмалевых трубок лингвальная боковая стенка имеет выпуклую форму. Повторный входящий угол не образуется. Срединные буккальные дентиновые призмы на M1–M3 имеют выпуклую форму, как с задней, так и с передней стороны. Эмалевые трубки имеют вытянутую овальную форму.

M1. LRA-1 на M1 может присутствовать или быть почти полностью открытым (рис. 47). LRA-2 закрывается образуя эмалевую трубку с вытянутой формой ориентированной вдоль оси ширины зуба. После истирания эмалевой трубки лингвальная сторона имеет выпуклую форму. Задняя сторона срединной буккальной призмы (T2) на ранних онтогенетических стадиях имеет вогнутую форму, а на поздних – выпуклую.

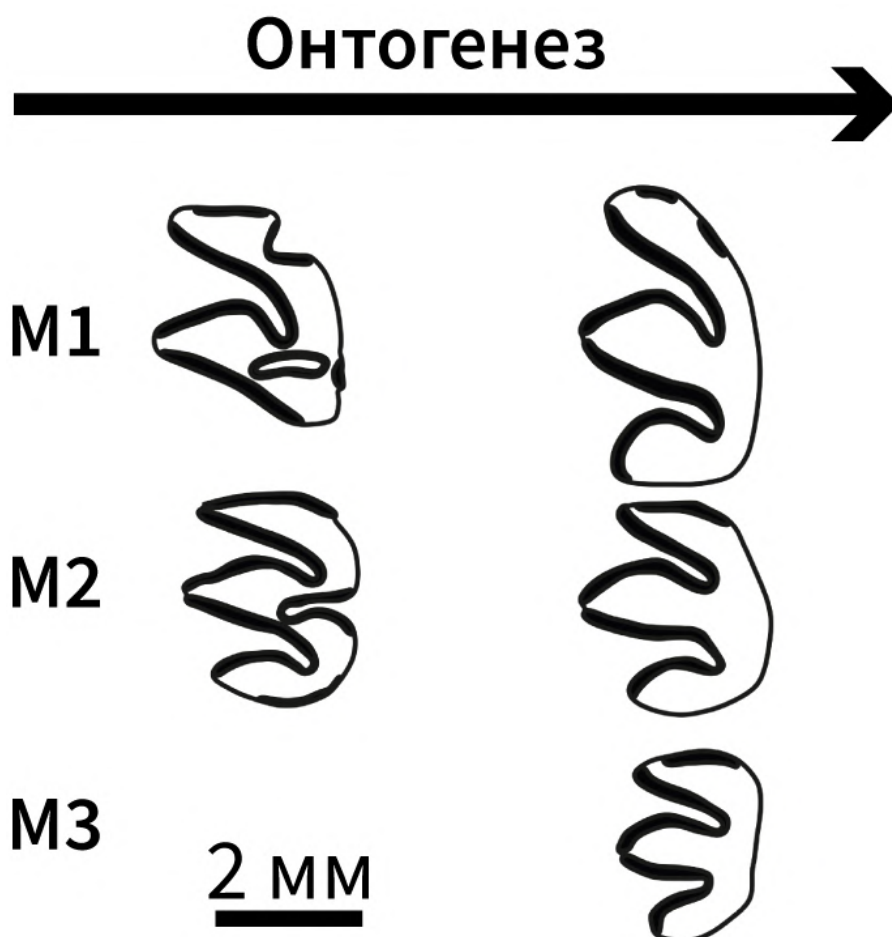


Рисунок 47 – Оклюзиальная поверхность М1–М3 *Myospalax convexus* Golovanov et Zazhigin, 2023. Западная Сибирь, местонахождения Шелаболиха 3 и Малиновка 2, верхи нижнего плейстоцена

М2. За исключением переднего отдела основные характеристики соответствуют таковым на М1. LRA-2 образует вытянутую овальную эмалевую трубку LET-2. После истирания LET-2, лингвальная сторона зуба выпуклая.

М3. Задняя буккальная призма может быть меньше остальных буккальных призм. Остальные характеристики соответствуют таковым на М2.

Размеры. Длина М1 варьирует от 3.74 до 3.95 мм (n – 2, среднее знач. – 3.84), М2 – от 2.33 до 2.75 мм (n – 6, среднее знач. – 2.61), М3 – от 2.27 до 2.34 мм (n – 2, среднее знач. – 2.30).

Сравнение. Отличается от *Myospalax myospalax* наличием выпуклой боковой дентиновой стенки после истирания эмалевой трубки. Также в отличие от *M. myospalax* у *M. convexus* срединные буккальные призмы на М1–М3 могут иметь выпуклую форму с задней стороны зуба.

Замечания. В коллекциях из местонахождений с определенным стратиграфическим положением (Шелаболиха 3 и Малиновка 2) отсутствуют нижние моляры. Однако в кузбасских местонахождениях со смешанными фаунистическими комплексами (Бачатский, Новосергиевский и Моховской карьеры) встречаются морфотипы М1–М3, которые соответствуют *M. convexus* и морфотипы m2–m3 у которых нет корней, но буккальная дентиновая стенка имеет выпуклую форму, что предположительно позволяет отнести их к *M. convexus*. Так как все изученные коллекции из Кузбасса состоят из разновозрастных ассоциаций, было принято решение не приводить описание m1–m3 для *M. convexus* на основе данного материала.

Согласно опубликованным данным первые некорнезубые *M. convexus* могли какое-то время сосуществовать с последними корнезубыми *Sib. razdoleanensis* в Приобье (Галкина, Надеев, 1980) и Кузбассе (Зудин и др., 1982). Данное сосуществование вполне можно предполагать, однако подтверждения ему в изученных коллекциях найдено не было. Материал из Кузбасса нельзя считать доказательством, так как помимо *Sib. razdoleanensis* и *M. convexus*, в ассоциациях также присутствуют прогрессивные морфотипы *M. myospalax*, что явно указывает на смешанный фаунистический комплекс.

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхи нижнего плейстоцена Западной Сибири.

Материал. Изолированные зубы (4 М2, 3 М3) из местонахождения Малиновка 2 (Западная Сибирь), экз. ГЕОХРОН, №№ 2118/64–70 (сборы А.А. Крукова, 1980-е гг.). Фрагмент верхней челюсти с М2 и изолированные зубы (3 М1, 4 М2, 3 М3) из местонахождения Шелаболиха 3 (Западная Сибирь), экз. ГЕОХРОН, №№ 2118/54–63 (сборы А.А. Крукова, 1980-е гг.).

Род *Siphneus* Brants, 1827

Siphneus: Brants, 1827, с. 19;

Myospalax (partim): Огнев, с. 672.

Типовой вид. *Mus aspalax* Pallas, 1776; Восточная Сибирь, Забайкальский край.

Диагноз. Моляры эугипсодонтные, без корней. У современных видов входящие углы остаются открытыми на протяжении всего онтогенеза (рис. 48), у ископаемых *Siphneus tolaensis* входящие углы закрывались на поздних онтогенетических стадиях, образуя эмалевые трубки. Дентиновый тракт на передней лингвальной стороне М1 отсутствует. На М3 присутствует только один входящий лингвальный угол. Задняя буккальная призма М3 меньше остальных буккальных призм или полностью редуцирована. На m1 четыре лингвальных и три буккальных дентиновых тракта. Задняя лингвальная призма m3 частично

или полностью редуцирована. Входящие лингвальные углы m3 слабо развиты или полностью отсутствуют.

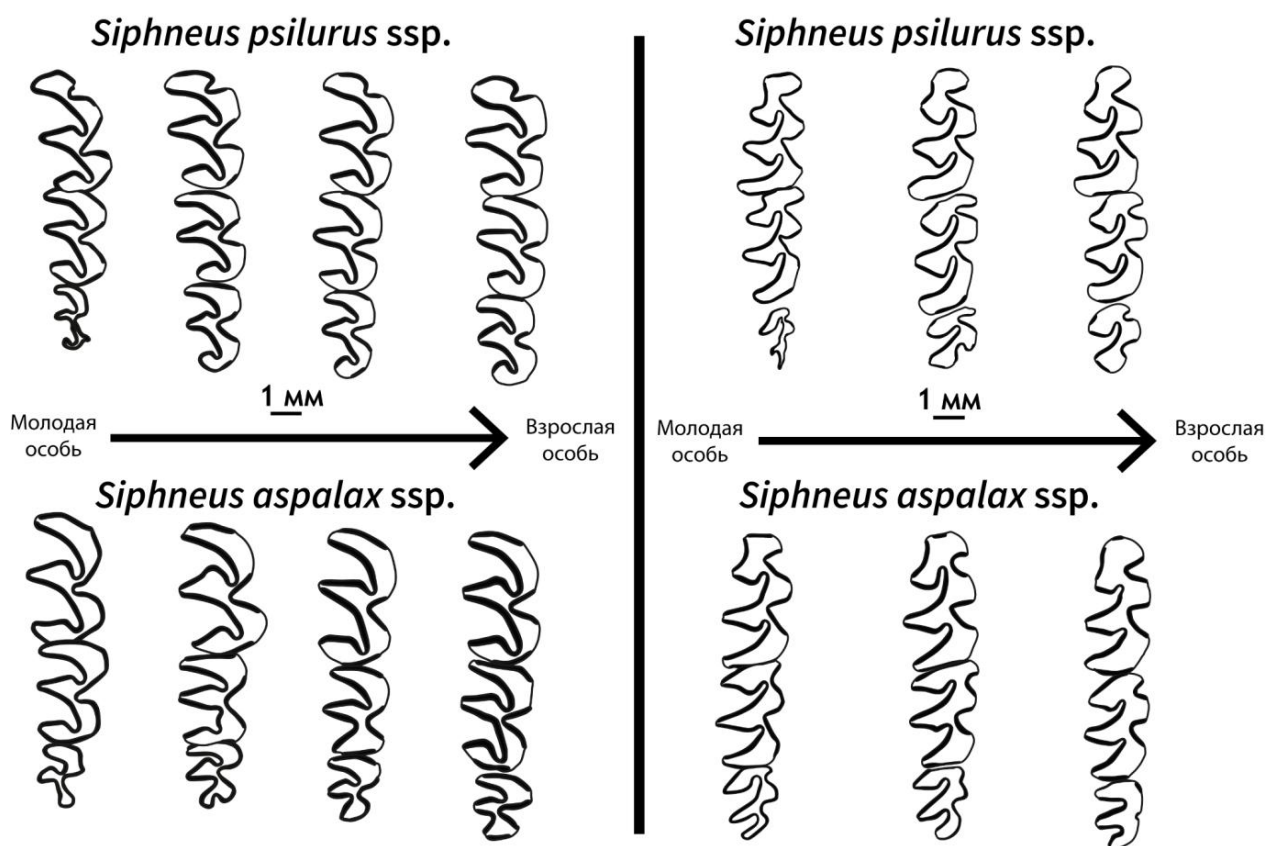


Рисунок 48 – Онтогенетический ряд окклюзиальной поверхности верхних (слева) и нижних (справа) моляров *Siphneus aspalax* ssp. и *Siphneus psilurus* ssp.

Видовой состав. От четырех до шести видов (в зависимости от взглядов на систематику современных видов). *Siphneus aspalax* (Pallas, 1776), средний плейстоцен Прибайкалья, средний плейстоцен – современность Забайкалья и Китая, современность Монголии; *S. psilurus* Milne-Edwards, 1874, средний плейстоцен – современность Китая, поздний плейстоцен – современность Дальнего Востока, современность Забайкалья; *S. propsilurus* (Wang et Jin, 1992), нижний плейстоцен Китая; *S. tolaensis* Golovanov et Zazgihin 2024, верхи нижнего плейстоцена Монголии. Частью современных систематиков также признаются *S. armandii* Milne-Edwards, 1874 и *S. epsilonus* (Thomas, 1912).

Сравнение. От *Prosiphneus*, *Sibirosiphneus*, *Episiphneus*, *Pliosiphneus*, *Chardina* и *Mesosiphneus* отличается отсутствием корней у моляров. От *Myospalax*, *Eospalax*, *Allosiphneus* и *Yangia* отличается отсутствием переднего лингвального тракта на M1. Также отличается от *Myospalax* отсутствием эмалевых трубок на M1–M3 и m2–m3 у ювенильных особей (у ископаемых *Siphneus tolaensis* эмалевые трубки могли образовываться на сенильных зубах) и

тем, что большую часть боковой поверхности моляров покрывает эмаль. От *Eospalax* отличается наличием четырех лингвальных трактов на m1 у ювенильных и взрослых особей, степенью редукции задних призм на третьих молярах и также количеством и развитостью входящих углов на них. От *Allosiphneus* отличается меньшими размерами и отсутствием lra-4 на m1.

Замечания. В настоящее время идет дискуссия о количестве видов, на которые подразделяются современные даурские и маньчжурские цокоры (Пузаченко и др., 2009; Puzachenko et al., 2013; Павленко и др., 2014; Liu et al., 2022). Традиционно даурских цокоров обозначают как *Siphneus aspalax*, а маньчжурских – *S. psilurus*. Последние исследования российских ученых выдвинули ряд аргументов в пользу разделения даурских цокоров на *S. aspalax* и *S. armandii*, а маньчжурских цокоров на *S. psilurus* и *S. epsilonus* (Пузаченко и др., 2009; Puzachenko et al., 2013; Павленко и др., 2014; Bazhenov, Pavlenko, 2020). Китайские исследователи не приняли данную точку зрения, но и не выдвинули контраргументов (Zhang et al., 2022; Liu et al., 2022). По морфологии моляров *S. aspalax* слабо отличается от *S. armandii*, как и *S. psilurus* от *S. epsilonus*, что не позволяет идентифицировать *S. armandii* и *S. epsilonus* в ископаемой летописи. В настоящей работе все даурские цокоры с типом строения моляров характерным для современных популяций обозначаются как *S. aspalax* ssp. Также все маньчжурские цокоры с типом строения моляров характерным для современных популяций обозначаются как *S. psilurus* ssp.

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхи нижнего плейстоцена Монголии и сворменность, средний плейстоцен Прибайкалья (о. Ольхон), в Забайкалье и Китае со среднего плейстоцена до современности.

Siphneus aspalax (Pallas, 1776)

Рисунки 48, 49

Mus aspalax: Pallas, 1776, с. 165;

Siphneus armandii: Radde, 1862, с. 204; Грумм-Гржимайло, 1894, с. 326;

Siphneus armandii: Milne-Edwards, 1868-1874, с. 120;

Myospalax dubowskii: Черский, 1873, с. 430;

Myotalpa dybowski: Кузнецов, 1929, с. 73;

Myospalax wongi: Young, 1934, с. 106, рисунок 44а; Alexeeva, 2006, с. 2, рисунок 3; Zheng et al., 2024, с. 249, рисунок 151;

Myospalax aspalax: Zheng, 1994, с. 57; Gromov, Erbajeva, 1995, с. 378.

Голотип – не указан, место хранения типовой серии неизвестно.

Описание. Входящие углы остаются открытыми на протяжении всего онтогенеза (рис. 48). У M1 передний лингвальный входящий угол отсутствует или очень слабо развит

(рис. 49). Задние дентиновые призмы на третьих молярах полностью или частично редуцированы. Входящие буккальные углы на m3 очень слабо развиты или полностью отсутствуют (рис. 49).

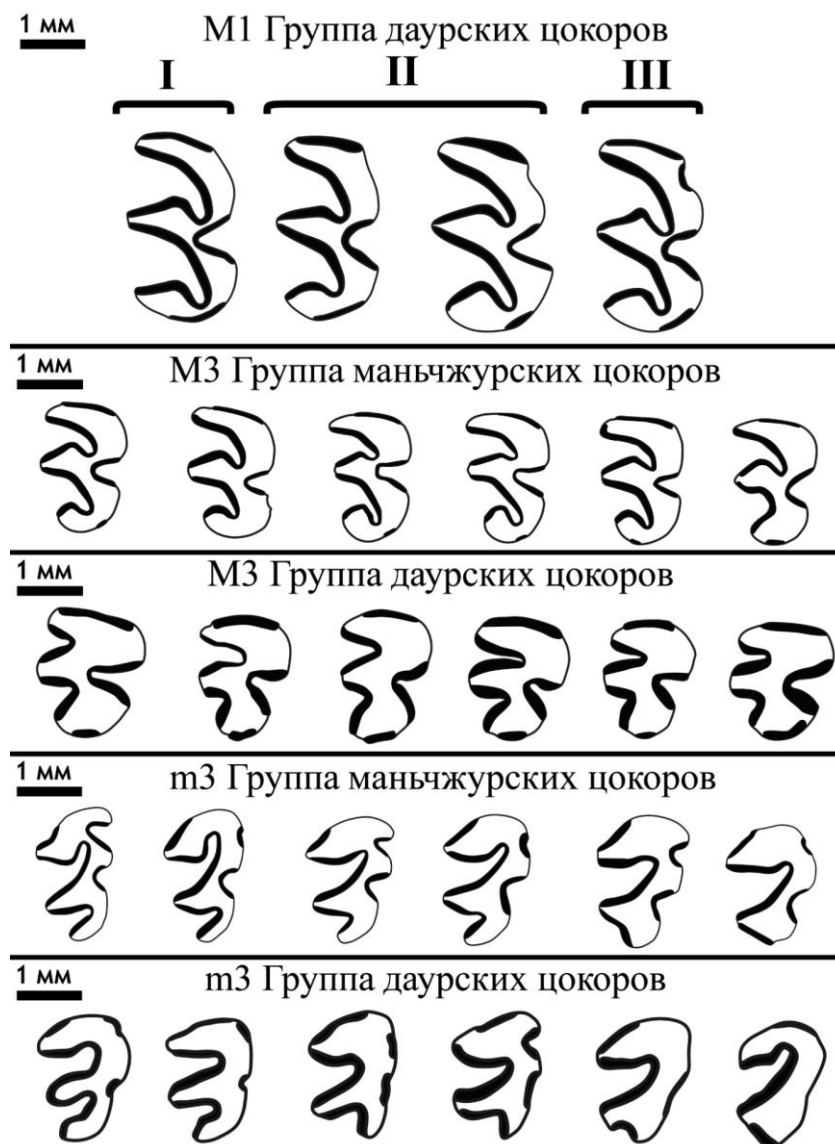


Рисунок 49 – Внутривидовая изменчивость окклюзиальной поверхности M1 даурских цокоров (*Siphneus aspalax* ssp.) и M3/m3 даурских и маньчжурских (*Siphneus psilurus* ssp.) цокоров с типом строения моляров характерным для современных популяций

M1. Среди морфотипов (рис. 49) присутствуют следующие: с полной редукцией переднего лингвального входящего угла (LRA-1, морфотип I), с частично редуцированным LRA-1 без эмали (морфотип II) и M1 с частично редуцированным LRA-1 с эмалью (морфотип III). Последний представлен у единичных экземпляров и может считаться аномалией.

М2. Степень редукции задней буккальной дентиновой призмы варьирует. У большинства образцов она хорошо выражена, однако встречаются морфотипы с открым задним буккальным входящим углом и слабо развитой задней призмой.

М3. Задняя буккальная призма редуцирована или слабо развита и слита с задней лингвальной призмой. Буккальные и лингвальные входящие углы имеют ориентировку вдоль оси ширины моляра без сильной загнутой в направлении задней стороны зуба.

м1. На протяжении большей части онтогенеза на лингвальной стороне присутствуют четыре дентиновых тракта. На поздних онтогенетических стадиях передняя эмалевая стенка может истираться, из-за чего передние буккальный и лингвальный тракты сливаются в один большой тракт покрывающий переднюю сторону антероконида. Передний лингвальный входящий угол (lga-3) слабо выражен и открыт у большинства экземпляров. Антероконидный отдел широко слит с призмой t3. Антероконид имеет овальную или ромбовидную форму.

м2. Передняя сторона зуба имеет выпуклую форму. Буккальные входящие углы у взрослых особей проявлены, но не углублены.

м3. Задняя лингвальная призма может быть проявлена (в меньшем размере, чем остальные лингвальные призмы) или полностью редуцирована. Второй вариант встречается преимущественно среди современных популяций. Буккальные входящие углы почти не выражены и обычно маркируются только по участкам эмали или полностью отсутствуют.

Размеры. Длина тела 166–188 мм по С.И. Огневу (1947).

Сравнение. От большинства видов цокоров отличается сильной редукцией переднего лингвального входящего угла на М1. Помимо этого от *S. psilurus* и *S. propsilurus*, как правило, отличается более редуцированной призмой на М3 и отсутствием буккальных входящих углов на м3. От *S. tolaensis* отличается тем, что все входящие углы на молярах остаются открытыми на протяжении всего онтогенеза.

Замечания. У современных даурских цокоров, которых некоторые исследователи относят к *S. arandii* (*S. aspalax arandii*, если считать данный таксон подвидом *S. aspalax*), морфотип II М1 распространен в большей степени, чем у остальных *S. aspalax*. Однако между двумя выборками присутствует сильное перекрытие, что не позволяет провести четко дифференцировать виды. Если исходить только из морфологии коренных зубов, то *S. arandii* следует считать подвидом *S. aspalax*.

В качестве среднеплейстоценового хроноподвида *S. aspalax* может быть определен *S. aspalax wongi* Young, 1934. Вид *S. wongi* был описан из среднего плейстоцена Китая (Young, 1934). В качестве диагностических признаков для данного вида определялась меньшая редукция задних призм на нижних и верхних третьих молярах (Young, 1934; Pei, 1936). В обоснование выделения данного вида высказывались определенные сомнения (Вангенгейм и

др., 1966). Позднее было показано, что ключевые признаки *S. wongi* входят во внутривидовую изменчивость современных *S. aspalax* (Голованов, Зажигин, 2024; Zheng et al., 2024).

Стратиграфическое и географическое распространение. Средний плейстоцен Прибайкалья, средний плейстоцен – современность Забайкалья и Китая, современность Монголии

Материал. Фрагмент черепа с молярами, фрагмент верхней челюсти с молярами и изолированные зубы (2 M1, 1 M3) из местонахождения Додогол (Забайкалье), экз. ГИН, №№ 624/25–31 (сборы В.С. Зажигина и Э.А. Вангенгейм, 1960-е гг.). Черепа и нижние челюсти современных цокоров, хранящиеся в ЗИН РАН и ЗММУ.

Siphneus psilurus Milne-Edwards, 1874

Рисунки 48, 49

Siphneus psilurus: Milne-Edwards, 1868-1874, с. 126;

Myospalax epsilanus: Thomas, 1912, с. 94;

Siphneus epsilanus: Tokunaga, Naora, 1934, с. 55; Teilhard de Chardin, Leroy, 1942, с. 29;

Myospalax psilurus: Zheng, 1994, с. 57; Gromov, Erbajeva, 1995, с. 378; Puzachenko et al., 2013, с. 28;

Голотип – не указан, место хранения типовой серии неизвестно.

Описание. Входящие углы остаются открытыми на протяжении всего онтогенеза (рис. 48). У M1 передний лингвальный всегда проявлен, но менее развит, чем LRA-2 (рис. 48). Дентиновый тракт на передней лингвальной стороне M1 отсутствует. Задние дентиновые призмы на M3 почти всегда проявлены, а на m3 могут быть полностью или частично редуцированы. Входящие буккальные углы на m3 слабо развиты (рис. 49).

M1. Дентиновая призма AL овальной или ромбовидной формы, частично изолирована от T1. LRA-1 хорошо развит и ориентирован постеробуккально. LRA-2 более развит, чем LRA-1 и ориентирован буккально. Дентиновый тракт на передней лингвальной стороне зуба отсутствует.

M2. За исключением переднего отдела основные характеристики соответствуют M1. Лингвальный входящий угол хорошо развит и ориентирован буккально.

M3. Задняя буккальная дентиновая призма хорошо проявлена и редуцирована только у единичных образцов (рис. 49). При этом задняя буккальная дентиновая призма меньше по размерам, чем другие буккальные призмы. Остальные характеристики соответствуют M1–M2.

m1. На лингвальной стороне присутствуют четыре дентиновых тракта. На поздних онтогенетических стадиях передняя эмалевая стенка может истираться, из-за чего передние

буккальный и лингвальный тракты сливаются в один большой тракт, покрывающий переднюю сторону антероконида. Передний лингвальный входящий угол (lra-3) слабо выражен и открыт у большинства образцов. Антероконидный отдел частично, но не полностью, слит с призмой t3. Второй буккальный входящий угол (bra-2) немного углублен в лингвальную сторону зуба. Антероконид имеет овальную или округлую форму.

m2. Передняя сторона зуба имеет вогнутую форму. Буккальные входящие углы менее углублены, чем на m1.

m3. Задняя лингвальная призма может быть проявлена (в меньшем размере, чем остальные лингвальные призмы) или полностью редуцирована. Буккальные входящие углы практически проявлены у большинства образцов. Антерио-лингвальная сторона зуба часто имеет вогнутую форму.

Размеры. Длина тела 198–223 мм по С.И. Огневу (1947).

Сравнение. От *S. aspalax* отличается наличием хорошо выраженного LRA-1 на M1. Помимо этого *S. psilurus* отличается от *S. aspalax* менее редуцированной призмой на M3 и наличием буккальных входящих углов на m3. От *S. tolaensis* отличается тем, что все входящие углы на молярах остаются открытыми на протяжении всего онтогенеза. От *S. propsilurus* отличается меньшими размерами моляров.

Замечания. Ш. Чжен (Zheng et al., 2024) в качестве отличительного признака *S. propsilurus* от *S. psilurus* указывал меньшее значение индекса отношения длины m3 к длине m2. Однако стоит отметить, что данный признак может быть не очень надежным, так как большинство ископаемых образцов представлено изолированными зубами, а для цокоров характерна внутривидовая изменчивость в размере зубов. Соответственно, возникает вероятность сравнения m3 и m2 от особей разного размера, что даст ложное соотношение длины зубов для вида в целом.

Стратиграфическое и географическое распространение. Средний плейстоцен – современность Китая, позний плейстоцен – современность Дальнего Востока, современность Забайкалья.

Материал. Череп и нижние челюсти современных цокоров, хранящиеся в ЗИН РАН и ЗММУ.

Prosiphneus sp.: Жегалло и др., 1982, с. 136;

Siphneus tolaensis: Голованов, Зажигин, 2024, с. 119, рисунок 5.

Голотип – экз. ГИН, № 1104/107 (рис. 50а, 51з), левый m2, Монголия, местонахождения Налайха; верхи нижнего плейстоцена. Сборы В.С. Зажигина и В.И. Жегалло, 1980-е гг. (Жегалло и др., 1982).

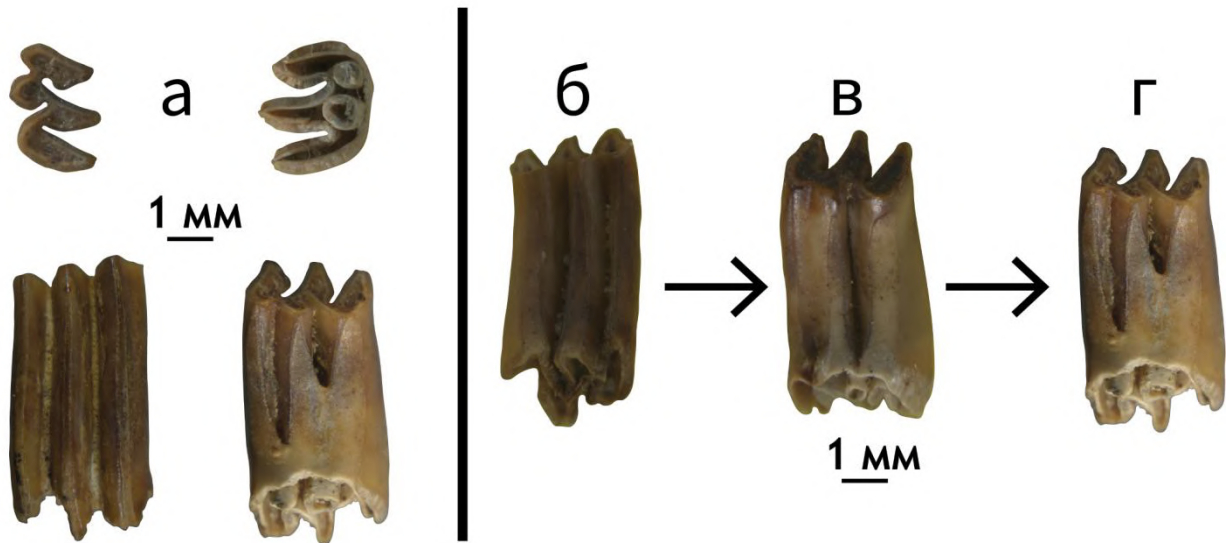


Рисунок 50 – Вторые моляры (m2) *Siphneus tolaensis* Golovanov et Zazhigin, 2024 с окклюзионной, альвеолярной сверху, слева-направо) лингвальной и буккальной (снизу, слева-направо) сторон (А) или только с буккальной стороны (Б–Г): А – голотип ГИН, № 1104/107, левый m2; Б – экз. ГИН, № 1104/105, правый m2; В – экз. ГИН, № 1104/109, левый m2; Г – экз. ГИН, № 1104/107, левый m2. Монголия, местонахождения Налайха, верхи нижнего плейстоцена

Описание. Цокоры с эугипсодонтными молярами, у которых на поздних стадиях онтогенеза присутствует стадия закрытия буккальных (m1–m3) или лингвальных (M1–M3) входящих углов. Данная стадия прослеживается только у взрослых особей, у которых в базальной части моляров начинают формироваться эмалевые трубки. У ювенильных особей все входящие углы коренных зубов полностью открыты, а на окклюзионной поверхности присутствует сплошной эмалевый контур, который пререзается дентиновыми трактами на более поздних стадиях онтогенеза (вместе с образованием эмалевых трубок).

M1. С лингвальной стороны присутствует один хорошо выраженный входящий угол (LRA1), который ориентирован в сторону буккальной стороны с небольшой изогнутостью в сторону задней части зуба (рис. 51н). Данный входящий угол закрывается в базальной части моляра на поздних стадиях онтогенеза и образует эмалевую трубку. С буккальной стороны

присутствуют два развитых входящих угла (BRA-1, BRA-2), ориентированных на противоположную (лингвальную) сторону зуба с небольшой изогнутостью в сторону задней части зуба. Дентиновые поля призм T1, T2, T3 и T4 частично изолированы друг от друга. Дентиновые поля передней призмы и T1 полностью слиты между собой. T4 имеет ромбовидную форму, у которой передняя и задняя стороны являются выпуклыми. Передняя призма и T2 имеют вогнутую заднюю сторону и выпуклую переднюю.

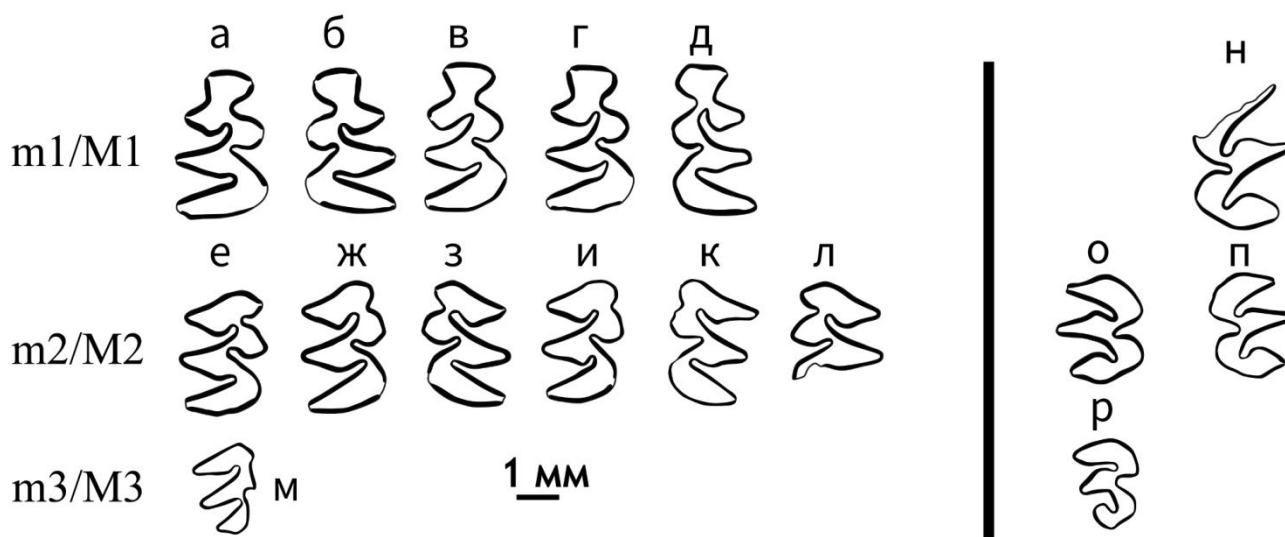


Рисунок 51 – Моляры *Siphneus tolaensis* Golovanov et Zazhigin, 2024 с окклюзиальной стороны: а – экз. ГИН, № 1104/100, правый m1; б – экз. ГИН, № 1104/101, левый m1; в – экз. ГИН, № 1104/102, правый m1; г – экз. ГИН, № 1104/103, правый m1; д – экз. ГИН, № 1104/104, левый m1; е – экз. ГИН, № 1104/105, правый m2; ж – экз. ГИН, № 1104/106, правый m2; з – экз. ГИН, № 1104/107, левый m2; и – экз. ГИН, № 1104/108, правый m2; к – экз. ГИН, № 1104/109, левый m2; л – экз. ГИН, № 1104/110, левый m2; м – экз. ГИН, № 1104/111, левый m3; н – экз. ГИН, № 1104/112, левый M1; о – экз. ГИН, № 1104/113, правый M2; п – экз. ГИН, № 1104/114, левый M2; р – экз. ГИН, № 1104/115, правый M3. Монголия, местонахождения Налайха, верхи нижнего плейстоцена

M2. За исключением переднего отдела основные характеристики соответствуют M1. Лингвальный входящий угол хорошо развит и ориентирован буккально.

M3. Задняя буккальная дентиновая призма проявлена, но меньше остальных буккальных призм. Лингвальный входящий угол проявлен.

m1. Передний лингвальный входящий угол слабо развит и имеет форму открытого угла. Буккальные входящие углы (bra-1 и bra-2) хорошо проявлены, в особенности bra-1. На поздних онтогенетических стадиях буккальные углы закрываются образуя эмалевые трубки. Дентиновые призмы pl и t1 имеют выпуклую форму с задней стороны и вогнутую (t1) или субпрямую (pl) с передней. Антероконид имеет треугольную или овальную форму. Дентиновое поле антероконидного отдела полностью или частично слито с t3. На лингвальной стороне зуба расположены четыре дентиновых тракта.

m2. Как и на m1, на поздних онтогенетических стадиях буккальные входящие углы закрываются, образуя эмалевые трубки. За исключением переднего отдела, характеристики дентиновых призм и входящих углов соответствуют таковым на m1.

m3. Лингвальные входящие углы (lra-1 и lra-2) хорошо развиты, но при этом lra-2 развит в большей степени, чем lra-1. С буккальной стороны присутствуют два слабо выраженных входящих угла (bra-1 и bra-2). На образце экз. ГИН, № 1104/111 bra-1 слабо проявлен на окклюзиальной поверхности и практически отсутствует в базальной части зуба, а bra-2 выражен только в форме небольшого изгиба внешнего контура. Задняя лингвальная призма меньше по сравнению с другими лингвальными призмами и при этом имеет треугольную форму.

Размеры. См. таблицу 20.

Таблица 20. – Длина моляров (мм) *Siphneus tolaensis* Golovanov et Zazhigin 2024; Монголия, местонахождение Налайха, верхи нижнего плейстоцена

<i>S. tolaensis</i>	мин.	сред.	макс.
M2	2.51	2.51	2.51
M3	2.11	2.11	2.11
m1	3.30	3.37	3.52
m2	2.85	2.94	3.03
m3	2.11	2.11	2.11

Сравнение. От остальных видов рода *Siphneus* отличается наличием буккальных эмалевых трубок на одной из боковых сторон зуба на поздних онтогенетических стадиях. Также отличается от *S. aspalax*, *S. propsilurus* и *S. psilurus* по форме буккальных входящих углов на m2. У *S. tolaensis* bra-1 на m2 развит в большей степени, чем bra-2 и имеет удлиненную вытянутую форму, сходную с входящими углами на лингвальной стороне. У других видов рода *Siphneus* bra-1 почти не отличается по форме от bra-2. Подобные различия между *S. tolaensis* и остальными видами рода *Siphneus* в меньшей степени характерны для входящих буккальных углов на m1.

Замечания. Единственный изученный M1 *S. tolaensis* имеет плохую сохранность (отсутствует передний отдел), что не позволяет полностью охарактеризовать его строение. Судя по морфологии третьих моляров, а также по географическому положению, скорее всего, *S. tolaensis* является предком *S. aspalax*.

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхи нижнего плейстоцена, возможно низы среднего плейстоцена Северной Монголии.

Материал. Изолированные зубы (1 M1, 2 M2, 1 M3, 5 m1, 6 m2, 1 m3) из местонахождения Налайха (Северная Монголия), экз. ГИН, №№ 1104/100–115 (сборы В.С. Зажигина и В.И. Жегалло, 1980-е гг.)

ГЛАВА 5. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ MYOSPALACIDAE ПОЗДНЕГО КАЙНОЗОЯ СЕВЕРНОЙ АЗИИ⁴

Систематика цокоровых на основе конфигурации дентиновых трактов и краниальных признаков широко используется в Китае (Zheng, 1994; Liu et al., 2014; Qui, Li, 2016; Zheng et al., 2024). Для ископаемых находок Myospalacidae Северной Азии дентиновые тракты были слабо охарактеризованы, а большинство видов было определено по высоте коронки (Alexeeva, 2001; Kawamura, Takai, 2009; Покатилов, 2012; Alexeeva, Erbajeva, 2021). Ревизия родового и видового разнообразия ископаемых цокоровых Китая, проведенная Ш. Чженем (Zheng, 1994; Zheng et al., 2024), показала наличие нескольких филогенетических линий цокоровых, в которых увеличение высоты коронки происходило независимо асинхронно. Таким образом, таксономические определения, сделанные исключительно на основе высоты коронки, вызывают сомнения и не могут быть использованы в биостратиграфических и палеобиогеографических построениях.

⁴При подготовке данного раздела диссертации использованы следующие публикации, выполненные автором в соавторстве, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

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: EOUOUB. 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%.

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. 52). Данная схема также включает в себя Южное Предуралье. Для северокайского 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.

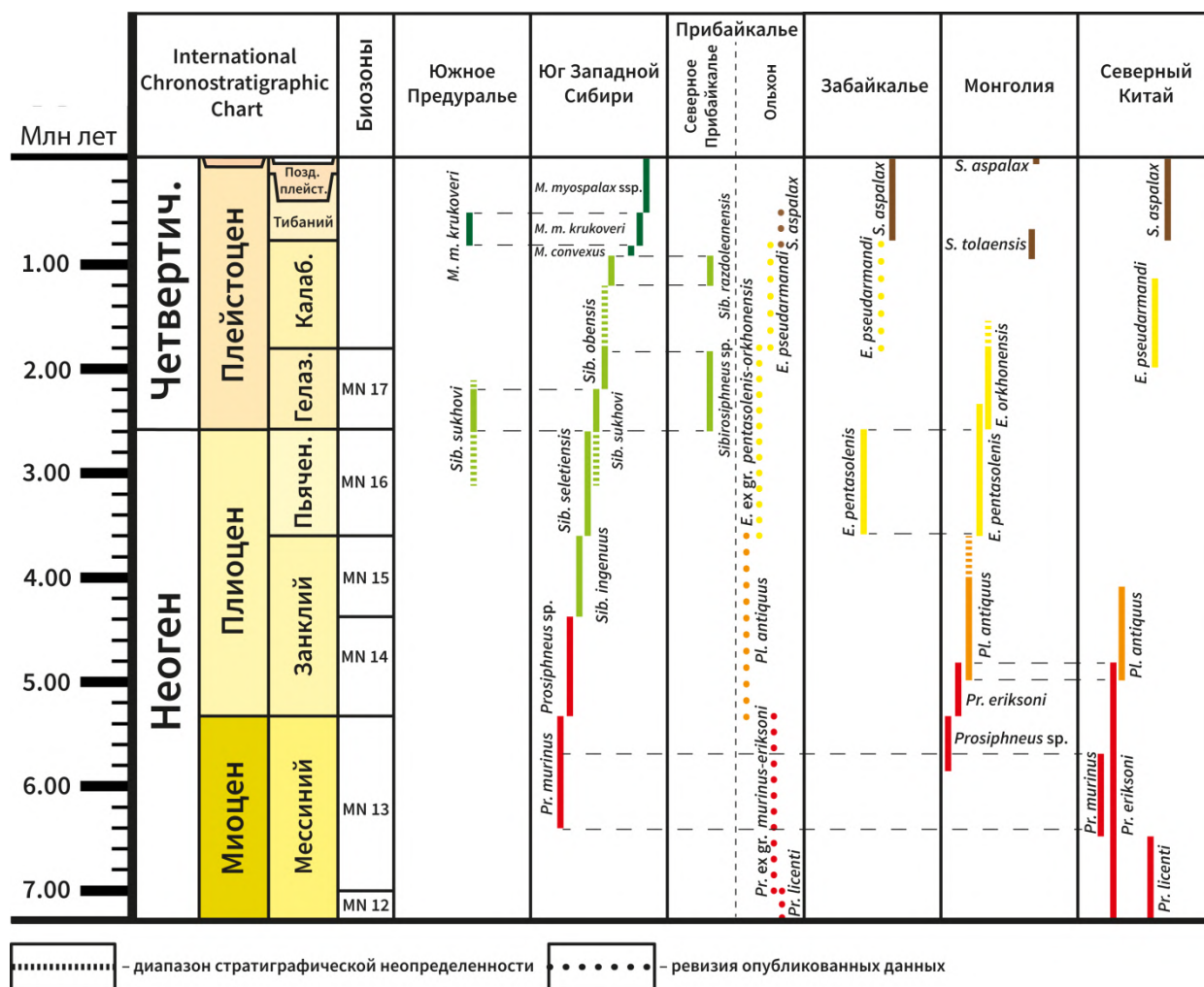


Рисунок 52 – Схема географического и стратиграфического распространения *Myospalacidae* Северной Азии. Для Северного Китая отмечены виды, которые встречаются в российских, казахстанских и монгольских местонахождениях. Пунктирными линиями отмечены дискуссионные данные по распространению некоторых таксонов, которые возникают из-за различий в датировках местонахождений. Данные по цокорам Прибайкалья из местонахождений на о. Ольхон и по распространению *Episiphneus pseudarmandi* в Забайкалье (отмечены точками) являются интерпретацией данных А.Г. Показилова (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

Остатки цокоровых из новостаничной и рытовской свит верхнего миоцена Западной Сибири можно уверенно диагностировать как *Prosiphneus murinus*, что является первыми находками данного вида вне китайского региона. Экземпляр m2 из более древней кедейской свиты (рис. 53б), хоть и с меньшей уверенностью, тоже можно отнести к *Pr. murinus* (наиболее диагностичными для *Pr. murinus* являются m1). Аргументом в пользу данного определения служит наличие невысоких лингвальных дентиновых трактов на экз. ГИН, № 951/1003, аналогичным таковым у m2 из новостаничной свиты (рис. 53а). Похожие тракты могут встречаться и у *Pr. eriksoni* (рис. 53г), однако у m2 из кедейской свиты отсутствует передний буккальный тракт, что более характерно для *Pr. murinus*, чем для *Pr. eriksoni*. Это, а также отсутствие находок *Pr. eriksoni* в Западной Сибири, позволяют определять диапазон стратиграфического распространения *Pr. murinus* от кедейской до рытовской свит. Фауна из кедейской свиты относится к низам биозоны MN13, а из новостаничной и рытовской свит – к верхам MN13 (Зажигин, Лопатин, 2002; Зыкин, 2009; Vasilyan et al., 2017).

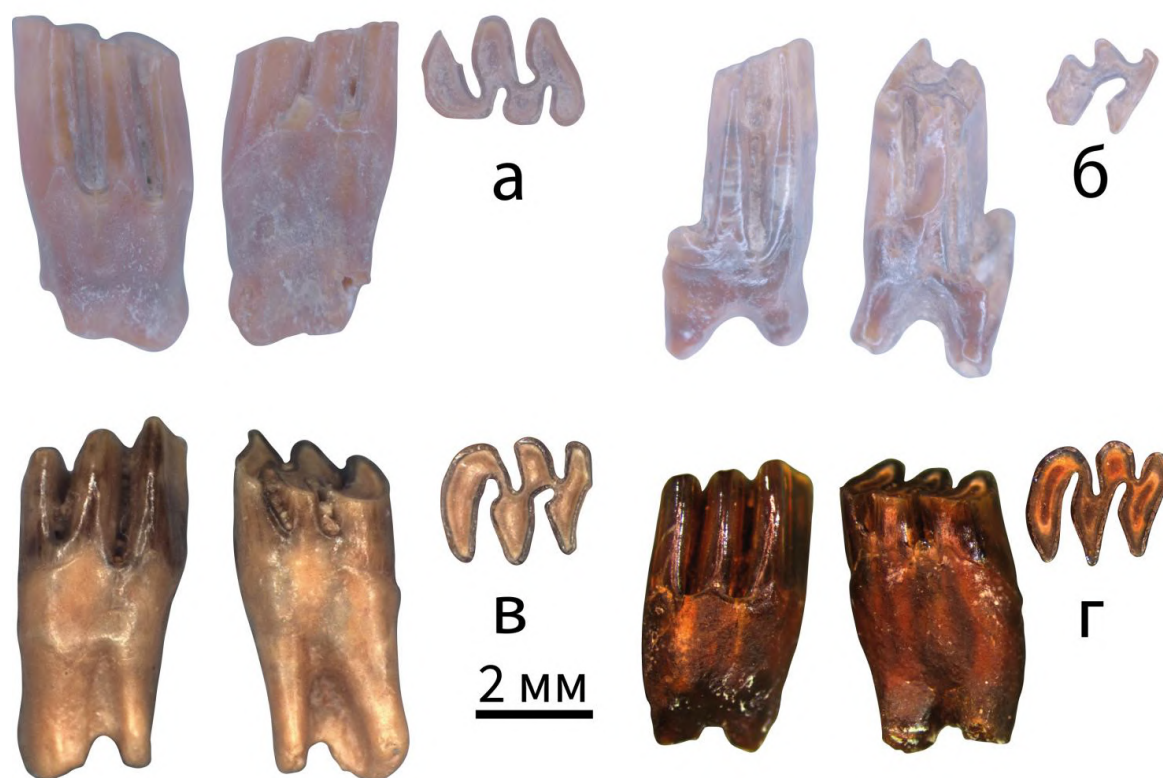


Рисунок 53 – Вторые нижние моляры (m2) с лингвальной, буккальной и окклюзиальной сторон (слева направо): а, б – *Prosiphneus murinus* Teilhard de Chardin, 1942: а – экз. ГИН, № 948/94, правый m2, Россия, Омская область, Новая Станица 1А, верхний миоцен, новостаничная свита; б – экз. ГИН, № 951/1003, левый m2, Казахстан, Акмолинская область, Кедей, верхний миоцен, кедейская свита. в – *Prosiphneus* sp., экз. ГИН, № 958/34, левый m2, Монголия, Убсунурский аймак: Явор, верхний миоцен, низы песчаной пачки А хиргис-нурской свиты. г – *Prosiphneus eriksoni* (Schlosser, 1924), экз. IVPP, №V18032.21, левый m2, Китай, Тибет, Дзанда, верхний миоцен

Изначально *Pr. murinus* был описан из формации Махой и низов формации Гаочжуан в провинции Шаньси на севере Китая (Teilhard de Chardin, 1942; Zheng, 2017). Фауна из формации Махой датируется биозоной MN13 и на основе интерпретации палеомагнитных данных определяется в границах ~6.5–5.7 млн лет (Deng, 2006; Flynn, Wu, 2017). В зависимости от разных возрастных оценок в данный интервал не попадает либо кедейская свита (Vasilyan et al., 2017), либо рытовская (Зыкин, 2009). Тем не менее, принадлежность фаунистических комплексов, содержащих *Pr. murinus*, к биозоне MN13 не оспаривается (Zykin et al., 2007; Li, Wang, 2015; Vasilyan et al., 2017).

По имеющемуся левому m2 (рис. 53в) из Северо-Западной Монголии (местонахождение Явор) сделать видовое определение затруднительно. Сохранность данного образца лучше, чем у m2 из кедейской свиты, однако морфология буккальных трактов попадает во внутривидовую изменчивость как *Pr. murinus*, так и *Pr. eriksoni*. С учетом отсутствия других находок цокоров в Северо-Западной Монголии данный образец следует определять как *Prosiphneus* sp. Несмотря на отсутствие видового определения сам факт присутствия цокоров в позднем миоцене на данной территории важен для палеобиогеографии группы.

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. В описании *Pr. licenti* из сарайских слоев указано, что дентиновые тракты на M1 хорошо развиты, однако на опубликованных рисунках дентиновые тракты отсутствуют (Мац и др., 1982; Покатилов, 2012). Возможно, Покатилов принимал за дентиновый тракт дентиновую стенку. В этом случае образцы из сасинской свиты относятся к более примитивным видам, чем *Pr. licenti*. В описание *Pr. eriksoni* из одонимских слоев отсутствуют промеры дентиновых трактов (Покатилов, 2012). Были приведены рисунки образцов, но без масштаба (Мац и др., 1982; Покатилов, 2012). Без размерных характеристик трактов необходимо рассматривать распространение *Pr. eriksoni* в Прибайкалье только как вероятное, обозначая данные находки как *Pr. ex gr. murinus-eriksoni*.

5.2. Плиоцен

В начале раннего плиоцена на территории Китая, Монголии и России продолжали существовать последние представители рода *Prosiphneus*. В Китае остатки *Pr. eriksoni* известны из отложений нижнего плиоцена в Ганьсу, Внутренней Монголии и Тибете (Li, Wang, 2015; Zheng et al., 2024). В Западной Сибири встречаются единичные находки *Prosiphneus* из отложений исаковской (Исаковка 2А) и крутогорской (Нижняя Ильинка) свит

(рис. 54). На экземпляре МЗ *Prosiphneus* sp. из исаковской свиты (рис. 54а) отсутствуют дентиновые тракты, но базальная часть эмалевых стенок имеет волнистую форму, характерную для прогрессивных *Prosiphneus*. Обломок m1 из крутогорской свиты (рис. 54б) соответствует *Pr. murinus*, но его наличие в свите, вероятно, является результатом переотложения из более древних слоев, которое обнаруживается также по другим группам грызунов. Фауна из исаковской и крутогорской свит датируется биозоной MN14 (Зыкин, Зажигин, 2004; Zykin et al., 2007). Из верхов нижнего плиоцена Западной Сибири (бетекейская свита, MN15) известен первый представитель рода *Sibiosiphneus* – *Sib. ingenuus* (рис. 41а). Данная находка фиксирует смену рода *Prosiphneus* на *Sibiosiphneus* 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* или промежуточные формы между двумя видами, однако для подтверждения этого нужны дополнительные данные по Западной Сибири.

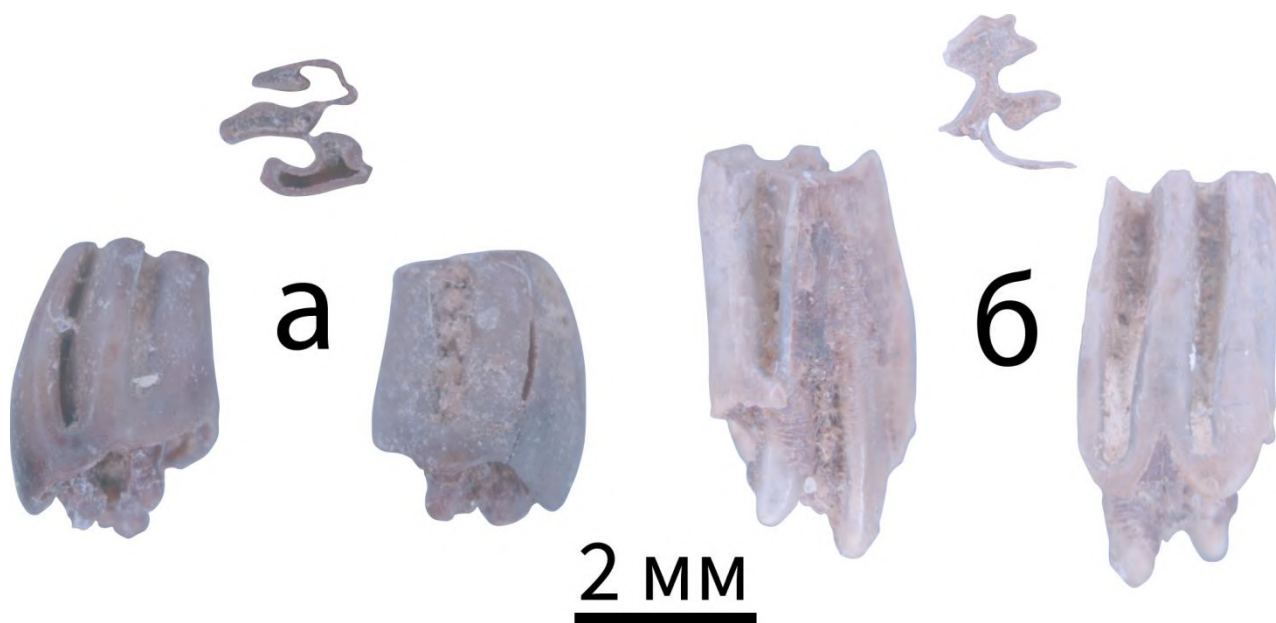


Рисунок 54 – Моляры цокоров из низов нижнего плиоцена Западной Сибири (Россия, Омская область) с окклюзиальной (сверху), буккальной и лингвальной (снизу слева направо) сторон: а – *Prosiphneus* sp., экз. ГИН, № 1113/11, правый МЗ, Исаковка (а), нижний плиоцен, исаковская свита; б – *Prosiphneus murinus* Teilhard de Chardin, 1942, экз. ГИН № 1114/3, левый m1, Нижняя Ильинка нижний плиоцен, крутогорская свита

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 Китае данные виды встречаются совместно только в одном

местонахождении в провинции Ганьсу (Zheng et al., 2024). В большинстве раннеплиоценовых фаунистических ассоциаций Китая либо присутствует *Pr. eriksoni*, либо его замещает *Pl. antiquus* (Zheng et al., 2024). Наличие двух видов в Орхоне 1А показывает, что становление рода *Pliosiphneus* происходило не только на территории Китая, но и в Монголии. В более молодом местонахождении Идер (MN14/MN15) уже присутствует только *Pl. antiquus*; можно предполагать, что род *Prosiphneus* на данной территории в это время уже вымер. Таким образом, диапазоны стратиграфического распространения *Pl. antiquus* в Китае и в Монголии почти совпадают (возможно, в Монголии *Pl. antiquus* просуществовал дольше, чем в Китае – до конца зоны MN15, а не до ее середины).

Из верхнего плиоцена Монголии и Забайкалья (местонахождения Шамар, Удунга и Береговая) был определен *Episiphneus pentasolenis*. Данный вид является наиболее древним представителем рода *Episiphneus*. Несмотря на некоторые сходства с позднеплиоценовыми видами *Pliosiphneus* из Китая, *E. pentasolenis* имеет ряд явных отличий от них. Исходя из данных по китайскому региону (Zheng, 2017; Zheng et al., 2019, 2024; Qin et al., 2021) и новых полученных данных, в позднем плиоцене представители рода *Episiphneus* занимали территорию Монголии, Забайкалья и возможно Маньчжурии. Остатки позднеплиоценовых *Pliosiphneus* известны из местонахождений в провинциях Хэбэй и Ганьсу (Zheng et al., 2019, 2024). Ни в одном известном местонахождении *Episiphneus* не встречается совместно с *Pliosiphneus*, что может указывать на то, что области распространения данных родов в позднем плиоцене не пересекались.

Прибайкальский раннеплиоценовый материал с о. Ольхон из ольхонских слоев сасинской свиты (MN 14), опубликованный в работе А.Г. Покатилова (2012) как *Prosiphneus olchonicus* Pokatilov, 2012, скорее всего, относится к роду *Pliosiphneus* и сопоставим с видом *Pl. antiquus*. Основываясь на рисунках Покатилова (2012), можно предположить, что *Prosiphneus chuzhirica* Pokatilov, 2012 из хужирских слоев сасинской свиты (MN15) тоже относится к *Pl. antiquus*. Покатилов (2012) отмечал, что у *Pr. chuzhirica* дентиновые тракты выше, чем у *Pr. olchonicus*, но не приводил размерные характеристики. Рисунки дентиновых трактов *Pr. olchonicus* и *Pr. chuzhirica* по своим пропорциям соответствуют внутривидовой изменчивости *Pl. antiquus*. В этом случае *Pl. antiquus*, описанный в 2017 г. (Zheng, 2017), является младшим синонимом *Pr. olchonicus* или *Pr. chuzhirica*, которые следует помещать в род *Pliosiphneus*. Однако в отсутствие ревизии материала с о. Ольхон и промеров трактов *Pr. olchonicus* и *Pr. chuzhirica* пока следует сохранить название *Pl. antiquus* в качестве валидного и считать распространение данного таксона в Прибайкалье только как предположительное.

Позднеплиоценовых цокоровых из прибайкальской харанцинской свиты на о. Ольхон Покатилов (2012) определял как *Prosiphneus praetingi*. Исходя из приведенных рисунков, данные образцы не имеют отношения к *Mesosiphneus praetingi* в современном понимании данного таксона (Zheng et al., 2024). Скорее всего, в позднем плиоцене на о. Ольхон, также как в Забайкалье и Монголии, был распространен *E. pentasolenis*. До ревизии материала с о. Ольхон следует считать распространение *E. pentasolenis* в Прибайкалье как возможное.

5.3. Четвертичный период

В раннем плейстоцене в Западной Сибири происходила последовательная смена видов рода *Sibiosiphneus*. Для низов нижнего плейстоцена (местонахождение Лебяжье) характерен вид *Sib. sukhovi*. Потомок *Sib. sukhovi* – *Sib. obensis* описан из местонахождения Камень-на-Оби. Фауна из обоих местонахождений относится к разным стадиям подпуск-лебяжинского фаунистического комплекса, что позволяет датировать их первой половиной раннего плейстоцена (Вдовин, Галкина, 1976; Зажигин, 1980; Golovanov, Zazhigin, 2025). В верхах нижнего плейстоцена Западной Сибири (местонахождения Раздолье, Маханово и Гоньба 1) появляется *Sib. razdoleanensis*. Данный вид является наиболее гипсодонтным видом *Sibiosiphneus*; вероятно, от него произошли некорнезубые цокоры рода *Myospalax*. Промежуточные формы между *Sib. obensis* и *Sib. razdoleanensis* обнаруживаются в смешанных фаунистических комплексах из местонахождений Кизиха и кузбасских карьеров. Однако, не имея четкой стратиграфической привязки, установить точные диапазоны стратиграфического распространения данных форм проблематично.

В терминальном раннем плейстоцене появились первые некорнезубые цокоры в Западной Сибири. У данных цокоров на молярах отсутствовали корни, но сохранились определенные архаичные черты в строение окклюзиальной поверхности, что позволило описать их как отдельный вид – *M. convexus*. Сравнительно быстро произошло замещение *M. convexus* на рецентный вид *M. myospalax*. Данная смена видов совпадает с границей стратиграфического распространения раздольинского и вяткинского фаунистических комплексов. На больших выборках можно найти морфологические различия между *M. myospalax* первой половины среднего плейстоцена (*M. m. krukoveri*) и *M. myospalax* современного типа (*M. myospalax* ssp.). В смешанных фаунистических комплексах Кузбасса встречаются все три выделенные формы *Myospalax* – *M. convexus*, *M. m. krukoveri* и *M. myospalax* ssp.

Ископаемые остатки *M. myospalax* присутствуют далеко за пределами современного ареала алтайских цокоров (Golovanov et al., 2024). Помимо Кузбасса, где цокоры в настоящее время отсутствуют, ископаемые находки известны из Красноярского края и правобережья

Катуни (Галкина и др., 1969; Галкина, Надеев, 1980; Andrenko et al., 1999; Оводов, Мартынович, 2001; Маликов, Голованов, 2022). Миграция цокоров в эти регионы, скорее всего, происходила по горным долинам. Цокоры, как специализированные землерои, которые не впадают в спячку, чувствительны к изменениям климата (Nikol'skii, 2008; Zhou et al., 2022). Плейстоцен характеризуется сменой ледниковых и межледниковых эпох, что должно было влиять на распространение алтайских цокоров. В межледниковые эпохи *M. tyospalax* мог распространяться на равнинную часть Западной Сибири, где для него были благоприятные условия. На фоне похолодания и аридизации климата в ледниковые эпохи цокоры, возможно, мигрировали в южные горные районы Алтае-Саянского региона, которые характеризуются высоким биотопическим разнообразием (Пузаченко, Маркова, 2020). Подтверждением подобных пульсаций ареала *M. tyospalax* служит то, что субэаральные местонахождения цокоров на территории Предалтайской равнины приурочены к палеопочвенным горизонтам, соответствующим межледниковым эпохам, а не к лёссовым горизонтам, которые соотносятся с эпохами оледенений (Круковер, 1992; Зыкина, Зыкин, 2012).

Некоторые западносибирские виды были определены из местонахождений Южного Предуралья (местонахождения Симбугино, Аккулаево и Чуй-Атасево). В местонахождениях Симбугино и Аккулаево, как и в западносибирском Лебяжье, присутствует *Sib. sukhovi*. Дискуссионный возраст ископаемой фауны из Симбугино и Аккулаево (Сухов, 1970; Тесаков, 2004; Danukalova et al., 2019) не позволяет с полной уверенностью установить нижнюю стратиграфическую границу распространения *Sib. sukhovi*. Предок *Sib. sukhovi* – *Sib. seletiensis*, как отмечалось ранее, характерен для верхнего плиоцена Западной Сибири. Соответственно, более вероятным можно считать распространение *Sib. sukhovi* в самом начале раннего плейстоцена, однако полностью исключать распространение *Sib. sukhovi* в конце позднего плиоцена на данный момент нельзя.

Остатки из предуральского среднеплейстоценового местонахождения Чуй-Атасево были определены как *M. m. krukoveri*, что соответствует стратиграфическому распространению данного хроноподвида в Западной Сибири. Эпизодическое присутствие цокоров в палеонтологической летописи Предуралья, скорее всего, являлось результатом кратковременных экскурсов западносибирских видов. При благоприятных климатических условиях цокоры Западной Сибири проникали в европейскую часть России, но впоследствии не могли закрепиться на данной территории. По ископаемым остаткам можно зафиксировать, как минимум, два подобных экскурса. Естественными барьерами для миграции цокоров из Западной Сибири в Предуралье могли выступать р. Иртыш и гидроморфные и полугидроморфные почвенные комплексы в Барабинской низменности. В таком случае

данная миграция могла проходить в районе 48°–50°N (рис. 55). В настоящее время данная территория слишком засушлива для цокоров. Однако палеоклиматические реконструкции показывают, что в отдельные временные интервалы экологические обстановки в районе 48°–50°N могли быть более благоприятны для цокоров (Arkhipov et al., 2005).

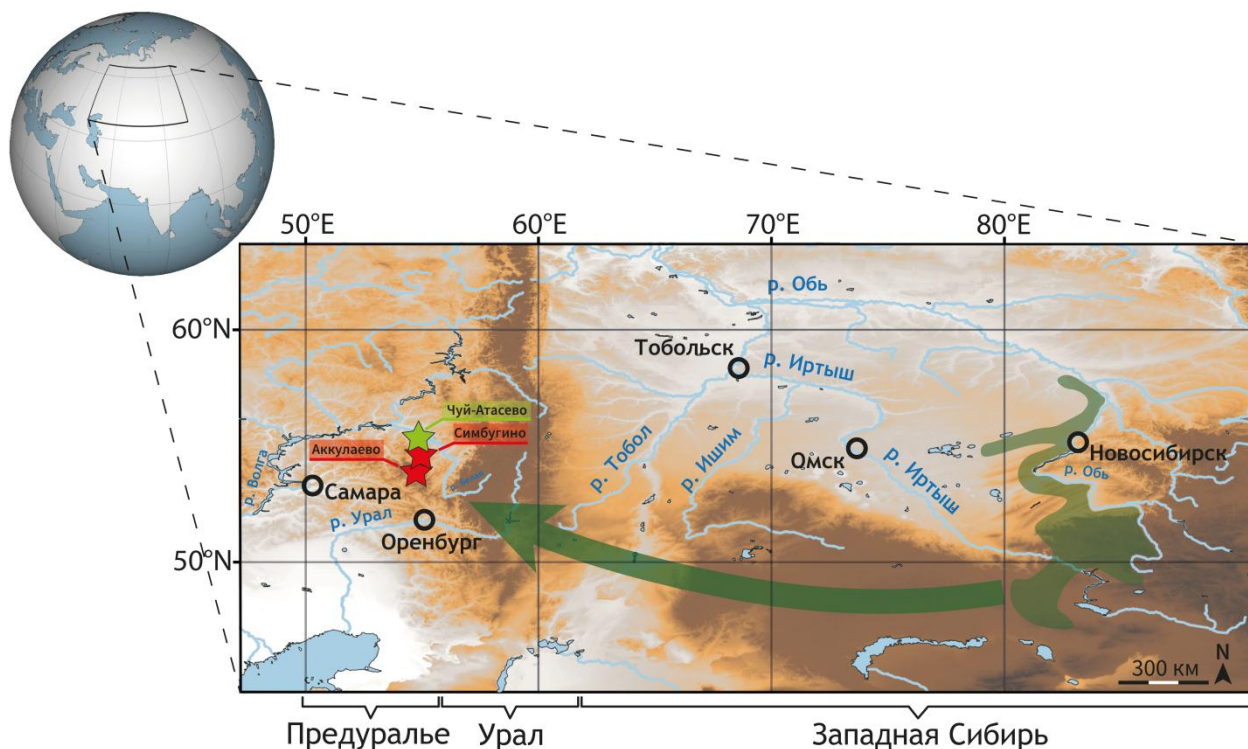


Рисунок 55 – Предуральские местонахождения с остатками цокоров, датированные ранним (красный цвет) и средним (желто-зеленый цвет) плейстоценом. Зеленая область обозначает максимальное распространение *M. myospalax* в историческое время (по Golovanov et al., 2024). Зеленая стрелка обозначает возможный путь миграции цокоров из Западной Сибири в Предуралье

На территории Северного Прибайкалья (верховья р. Лена) в раннем плейстоцене также были распространены западносибирские виды. Остатки из местонахождений Никилей, Качуг, Манзурка, Черем-Хаем, Малые Голы 1 и Малые Голы 3 относятся к *Sib. razdoleanensis*, а остатки из местонахождения Подток к более примитивной форме – *Sibirosiphneus* sp., которую невозможно определить до вида из-за ограниченности материала. Прибайкальские находки показывают, что расширение палеоареалов западносибирских видов происходило не только на Запад, но и на Восток.

Эволюционная история раннеплейстоценовых цокоров Монголии известна по остаткам из местонахождений Бурал-Обо А, Бурал-Обо Б, Орхон 1В, Орхон 2А, Орхон 2Б, Орхон 3 и Налайха. Для низов нижнего плейстоцена Монголии характерно распространение *E. orkhonensis*, который постепенно заместил *E. pentasolenis*. При этом промежуточные формы между *E. pentasolenis* и *E. orkhonensis* встречаются в местонахождениях Бурал-Обо А,

Бурал-Обо Б, Орхон 1В и Орхон-2А (рис. 56). Из-за этого на стратиграфической схеме (рис. 52) между диапазонами распространения *E. pentasolenis* и *E. orkhonensis* есть некоторые пересечения.

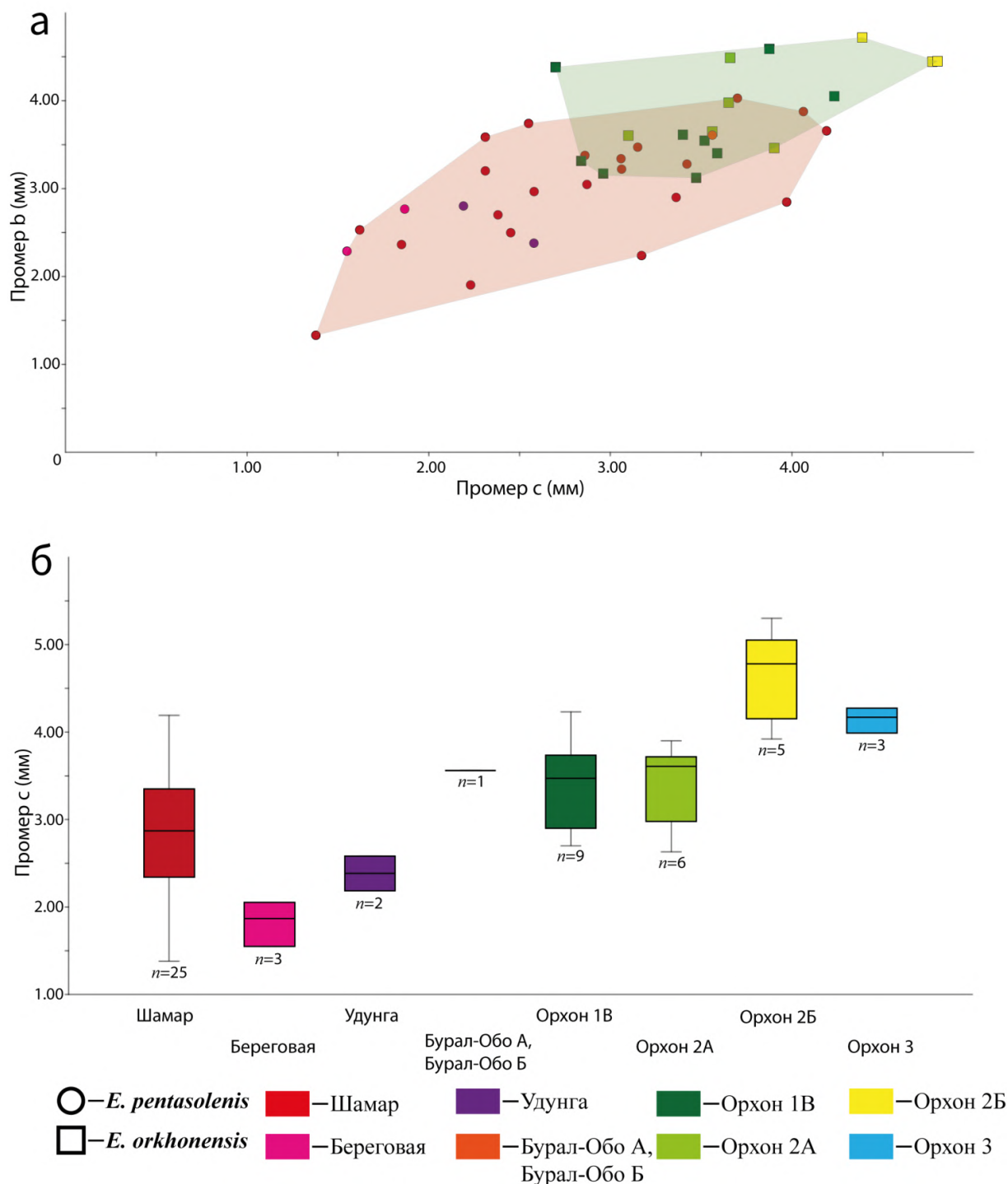


Рисунок 56 – Промеры высот срединных дентиновых трактов m1 (b – передне-срединный тракт; c – задне-срединный тракт) *Episiphneus pentasolenis* Golovanov et Zazhigin, 2025 и *E. orkhonensis* Golovanov et Zazhigin, 2025 из Монгольских и Забайкальских местонахождений: а – соотношение промеров b и c; б – диапазон промера b в зависимости от местонахождения

Не совсем ясна верхняя граница стратиграфического распространения *E. orkhonensis* (Golovanov, Zazhigin, 2025). Наиболее прогрессивные морфотипы данного вида встречаются в местонахождениях Орхон 2Б и Орхон 3. Потомком *E. orkhonensis* является *E. pseudarmandi*, который был описан из верхов нижнего плейстоцена Китая (Teilhard de Chardin, 1940). В Северной Монголии местонахождения, которые соответствовали бы данному стратиграфическому диапазону, отсутствуют. В местонахождение Налайха, которое датируется терминальным ранним плейстоценом или самым началом среднего плейстоцена, уже встречается некорнезубый *Siphneus tolaensis* – предполагаемый потомок *E. pseudarmandi*. Таким образом, установить точное присутствие *E. pseudarmandi* на территории Монголии в настоящее время невозможно. Однако можно предположить, что с высокой долей вероятности данный вид в конце раннего плейстоцена на территории Монголии присутствовал, так как большинство этапов эволюции линии *E. pentasolenis* – *E. orkhonensis* – *E. pseudarmandi* – *Siphneus tolaensis* известно по остаткам из монгольских местонахождений. Отдельно стоит отметить, что находки *E. pseudarmandi* в верхах среднего плейстоцена Китая (Cai et al., 2013), вероятно являются результатом смешивания фауны из разновозрастных слоев на стадии промывки материала (Zheng et al., 2024).

В части опубликованных работ по раннеплейстоценовым корнезубым цокорам из нижнего плейстоцена Забайкалья отсутствуют описания или рисунки дентиновых трактов, что не позволяет их надежно использовать в стратиграфических построениях (Ербаева, 1970; Alexeeva, 2006; Erbaeva et al., 2013). Некоторые рисунки дентиновых трактов забайкальских раннеплейстоценовых цокоров представлены в работе А.Г. Покатилова (2012). Судя по этим рисункам, *Prosiphneus selengensis*, описанный Покатиловым из местонахождений Тологой (средняя толща), Поперечное и Додогол (нижний горизонт), является младшим синонимом *E. pseudarmandi*. Распространение *E. pseudarmandi* в верхах нижнего плейстоцена Забайкалья и Китая служит еще одним аргументом в пользу того, что данный вид, возможно, был распространен на территории Монголии. А.Г. Покатиловым (2012) также был описан “*Prosiphneus pseudormandi*” (вероятно была допущена опечатка в слове “*pseudarmandi*”) из верхов нижнего плейстоцена о. Ольхон. Основываясь на приведенных зарисовках (Покатилов, 2012), можно согласиться с видовым определением (но не родовой принадлежностью) и отметить предположительное распространение *E. pseudarmandi* в верхах нижнего плейстоцена части Прибайкалья (за исключением Северного Прибайкалья, где был распространен *Sib. razdoleanensis*).

В Забайкалье в низах среднего плейстоцена отмечен рецентный некорнезубый вид – *S. aspalax*. В Китае данный вид также известен, начиная со среднего плейстоцена (Zheng et al., 2024). А.Г. Покатилов (2012) описал *S. aspalax* из среднего плейстоцена о. Ольхон. В

Монголии ископаемые остатки *S. aspalax* на данный момент не обнаружены, что связано с отсутствием соответствующих по возрасту местонахождений. С учетом географического распространения *S. aspalax* в Китае и Забайкалье, в Монголии данный вид тоже должен был присутствовать. В опубликованных данных по верхнему плейстоцену Дальнего Востока (Панасенко, Тиунов, 2010) отмечено появление *S. psilurus*, который в Китае появляется в среднем плейстоцене (Zheng et al., 2024). Предок *S. psilurus* – *S. propsilurus* известен из верхов нижнего плейстоцена Китая (Qin et al., 2021; Zheng et al., 2024). Таким образом, предки современных даурских цокоров (*S. aspalax*) проникли на территорию Китая из Северной Азии, а маньчжурские цокоры наоборот, распространились в Северную Азию из Китая.

ГЛАВА 6. ФИЛОГЕНИЯ ЦОКОРОВЫХ НА ОСНОВЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ. СРАВНЕНИЕ С МОЛЕКУЛЯРНОЙ ФИЛОГЕНИЕЙ⁵

Палеонтологические данные из Китая показывают, что в среднем миоцене от рода *Plesiopdipus* отделился род *Prosiphneus* (Qiu, 1996). Ранние представители *Prosiphneus*, вероятно, являются далекими предками всех современных цокоровых. Свидетельств существования параллельных линий цокоров в верхах среднего миоцена и значительной части верхнего миоцена не обнаружено (Zheng et al., 2024). В линии *Pr. qinanensis* – *Pr. qiui* – *Pr. haoi* – *Pr. licenti* виды характеризуются рядом преемственных друг к другу признаков (рис. 12). Данные виды также не встречаются на одних стратиграфических уровнях. В конце позднего миоцена в ископаемой летописи Северной Азии и Китая появились три вида *Prosiphneus* (*Pr. murinus*, *Pr. tianzuensis* и *Pr. eriksoni*), которые были близки по своим характеристикам и при этом имели пересечения в диапазонах своего стратиграфического распространения (Zheng et al., 2024). *Pr. tianzuensis* считался потомком *Pr. licenti* и предком *Pr. eriksoni* (Liu et al., 2013). Находки *Pr. tianzuensis* известны из разреза QA-III в Ганьсу, где они находились на более низком стратиграфическом уровне, чем слои с *Pr. eriksoni* (Zheng et al., 2024). В контексте материала из разреза QA-III можно отметить преемственность между характеристиками *Pr. tianzuensis* и *Pr. eriksoni*, однако родство *Pr. tianzuensis* с *Pr. eriksoni* из других местонахождений не столь очевидно. Как отмечалось в Систематическом описании (Глава 4), представители *Pr. eriksoni* из разных местонахождений имеют ряд незначительных различий, которые могут быть результатом широкой внутривидовой изменчивости. Однако также можно предположить, что *Pr. eriksoni* является сборным таксоном, который объединяет прогрессивных *Prosiphneus*, не относящихся к *Pr. murinus*.

⁵ При подготовке данного раздела диссертации использованы следующие публикации, выполненные автором в соавторстве, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

1. **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%.

2. 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: EFKKY0. Импакт-фактор 1.9 (JIF). 1.50 п.л., личный вклад – 50%.

Pr. murinus имеет ряд характеристик, которые позволяют довольно точно отличать данный вид от *Pr. eriksoni*. В своих работах Ш. Чжен писал о *Pr. murinus* как предке для *Pr. tianzuensis* и *Pr. eriksoni* (Zheng et al., 2004, 2024). Различия в строении антероконидного отдела и частичное перекрытие диапазонов стратиграфического распространения не позволяют согласиться с данной гипотезой. Скорее всего, наличие в конце позднего миоцена *Pr. murinus* и *Pr. eriksoni* показывает существование как минимум двух параллельных линий цокоровых для этого времени. Если считать, что *Pr. eriksoni* объединяет схожие по морфологии виды, то таких линий могло быть еще больше. Таким образом, 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 *Pr. murinus*, а *Pliosiphneus* и *Chardina* – потомками *Pr. eriksoni*. На это указывают как преемственность некоторых признаков, так и географическое распространение таксонов.

Ключевым видом, показывающим связь между *Prosiphneus* и *Sibirosiphneus*, является *Sib. ingenuus*. Данный вид появился в Западной Сибири в конце раннего плиоцена. Антероконидный отдел m1 *Sib. ingenuus* – такой же массивный, как у *Pr. murinus*, но без дополнительных входящих углов на передней стороне. Дополнительным аргументом в пользу родства *Pr. murinus* и *Sib. ingenuus* является то, что у *Pr. murinus* дентиновые тракты m1 в среднем ниже, чем у *Pr. eriksoni*, а у *Sib. ingenuus* тракты ниже, чем у синхронных видов (которые предположительно произошли от *Pr. eriksoni*) из китайских и монгольских местонахождений. У позднеплиоценового *Sib. seletiensis* и раннеплейстоценового *Sib. sukhovi* дентиновые тракты m1 также ниже, чем у синхронных видов из монгольских и китайских линий. В этом случае линия *Pr. murinus* – *Sib. ingenuus* – *Sib. seletiensis* – *Sib. sukhovi* характеризуется более медленным развитием дентиновых трактов по сравнению с линиями цокоровых, предком для которых является *Pr. eriksoni*.

Плиоценовые и плейстоценовые виды рода *Sibirosiphneus* демонстрируют последовательное развитие гипсодонтии моляров в рамках одной линии. Находок, которые указывали бы на существование параллельных линий в рамках рода *Sibirosiphneus*, не обнаружено. Наиболее прогрессивный вид *Sibirosiphneus* (*Sib. razdoleanensis*) и наиболее примитивный вид рода *Myospalax* (*M. convexus*) различаются соответственно наличием и отсутствием корней, но имеют ряд сходных признаков, которые показывают преемственность между ними. Преемственность между *Sib. razdoleanensis* и *M. convexus* согласуется с их стратиграфическим положением. 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. Кратковременные экскурсы представителей данной линии прослеживаются в соседних регионах (рис. 52).

По данным с территории Китая (Zheng, 2017; Zheng et al., 2024) от *Pr. eriksoni* ведут свое происхождение линии *Pliosiphneus* и *Chardina* – *Mesosiphneus* – *Yangia*. Новые материалы из нижнего плиоцена Монголии подтверждают, что незначительное время последние *Pr. eriksoni* существовали с первыми *Pliosiphneus*. 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, 2024). Данные из Монголии и Забайкалья указывают на то, что помимо *Eospalax*, от *Pliosiphneus* также отделился род *Episiphneus* (рис. 57).

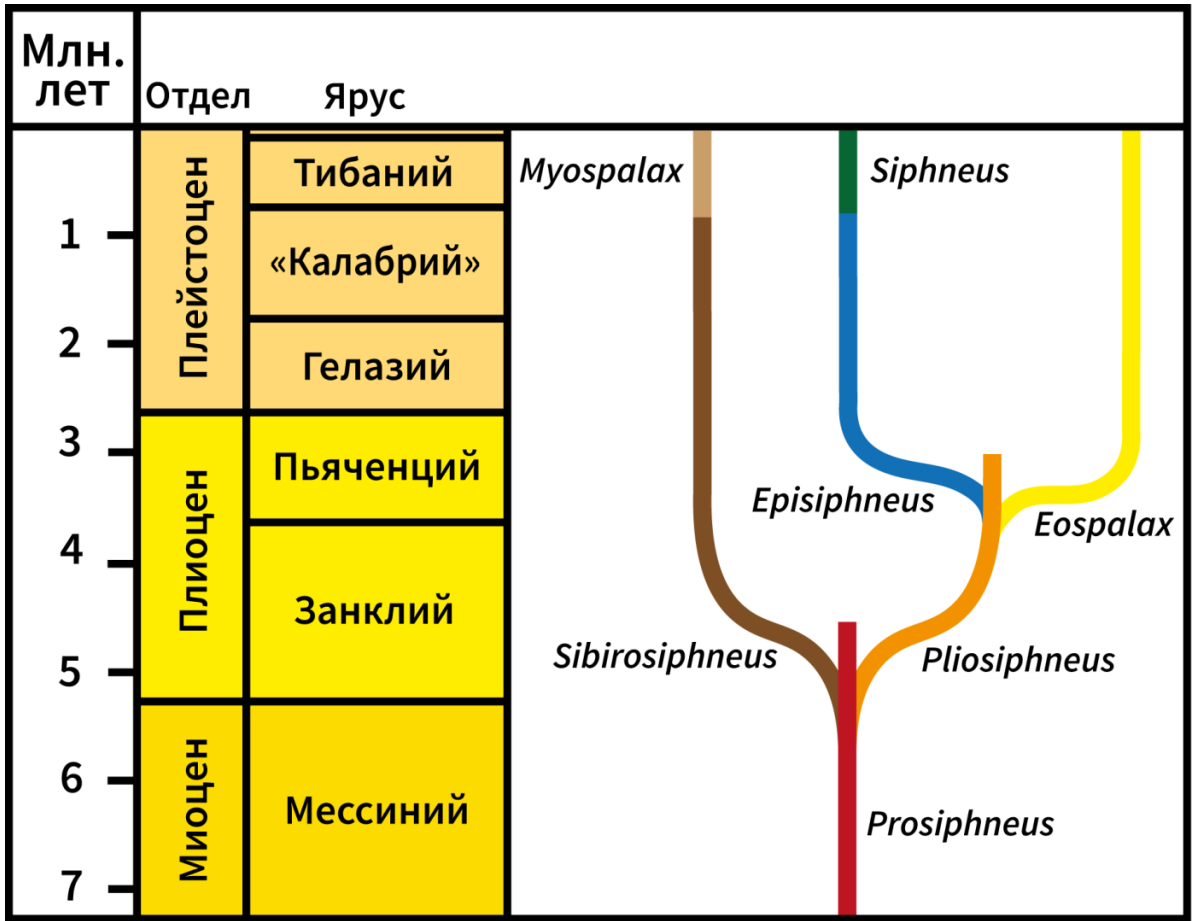


Рисунок 57 – Филогенетическая схема линий Myospalacidae, у которых есть современные представители, построенная на основе палеонтологических данных из Северной Азии и Китая. Данные по стратиграфическому распространению рода *Eospalax* и частично по распространению *Prosiphneus* и *Pliosiphneus* приведены по Zheng et al. (2024)

Ранее плиоценовые представители *Episiphneus* не были известны (если не относить к таковым слабо охарактеризованный *E. dalianensis*) и предполагалось, что *Episiphneus* мог отделиться напрямую от *Prosiphneus* (Zheng et al., 2024). Однако у позднеплиоценового *Episiphneus pentasolenis* есть ряд переходных признаков между раннеплиоценовыми *Pliosiphneus* (*Pl. antiquus*) и раннеплейстоценовыми *Episiphneus* (*E. orkhonensis*). Таким образом, предположительно в раннем плиоцене произошло разделение *Pliosiphneus* на три линии: (1) *Pliosiphneus*, (2) *Episiphneus* и (3) *Eospalax*. В позднем плиоцене степень развития гипсодонтии в первых двух линиях была сопоставима, в то время как третья линия характеризовалась эугипсодонтными молярами (без корней). Настолько значительная разница в скорости развития гипсодонтии может указывать на то, что представители *Eospalax* отделились от *Pliosiphneus* раньше, чем это сделали представители *Episiphneus*.

Представителей *Episiphneus* можно считать вероятными предками рецентных *Siphneus aspalax* и *Siphneus psilurus*. При этом наиболее прогрессивный вид *Episiphneus* – *E. pseudarmandi* из-за частичной редукции первого лингвального входящего угла (LRA-1) на M1 может быть предком только для *S. aspalax*, так как у *S. psilurus* данный входящий угол хорошо развит. Результаты геометрической морфометрии показали, что выборка M1 *E. orkhonensis* более близка к морфотипу *S. aspalax*, чем *E. pentasolenis*. Таким образом, разделение линий даурских (*S. aspalax*) и маньчжурских (*S. psilurus*) цокоров могло произойти на границе плиоцена и плейстоцена. В этом случае последним общим предком для обоих рецентных видов (или групп видов, понимаемых под даурскими и маньчжурскими цокорами) может быть *E. pentasolenis*. Из монгольского местонахождения Налайха, которое датируется терминальным ранним плейстоценом, был описан *S. tolaensis*, вероятный потомок *E. pseudarmandi* и предок *S. aspalax*. Вероятный предок *S. psilurus* – *S. propsilurus*; он также появился в конце раннего плейстоцена, но на территории Китая (Qin et al., 2021; Zheng et al., 2024).

Наиболее продолжительные этапы развития линии *E. pentasolenis* – *E. orkhonensis* – *E. pseudarmandi* – *S. tolaensis* – *S. aspalax* (далее просто “монгольская линия”) регистрируются в Монголии и Забайкалье. Вероятно, на рубеже плиоцена и плейстоцена от данной линии отделилась линия, потомками которой являются *S. propsilurus* и *S. psilurus*. В конце раннего плейстоцена представители монгольской линии распространились на территорию Китая. Предположительно, виды монгольской линии также присутствовали на о. Ольхон с позднего плиоцена по средний плейстоцен (рис. 52).

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*.

Сравнивая молекулярно-генетические и палеонтологические филогенетические реконструкции нужно учитывать, что между различными линиями сначала происходит генетическая дивергенция, а уже затем начинают проявляться морфологические различия. Из-за этого время разделения линий в реконструкциях на основе разных методов может различаться. Помимо этого на примере полевковых было показано, что предположительное время разделения между видами в молекулярно-генетических исследованиях зависит от наличия калибровочных точек по ископаемым находкам и общего количества анализируемых таксонов (Abramson et al., 2025). Также филогенетические построения на основе митохондриального и полноядерного генома могут различаться между собой (Abramson et al., 2025).

Филогенетические построения для цокоровых по митохондриальному геному дают различные результаты (рис. 58) и только частично согласуются с палеонтологическими данными (Tsvirka et al., 2011; Павленко и др., 2014; Butkauskas et al., 2020). В работе М.В. Цвирка и др. (Tsvirka et al., 2011) *Siphneus psilurus* на филогенетической схеме занимал более близкое положение к *Eospalax smithii*, чем к *S. aspalax*, а *Myospalax myospalax* занимал наиболее удаленное положение от остальных видов цокоров. В работе Павленко и др. (2014) *M. myospalax* занимал более близкое положение к *S. aspalax* и *S. psilurus*, чем к *E. smithii*. Другой результат был получен в работе Д. Буткаускас и др. (Butkauskas et al., 2020), где *M. myospalax* на филогенетической схеме занял более близкое положение к видам рода *Eospalax*, чем к видам рода *Siphneus*.

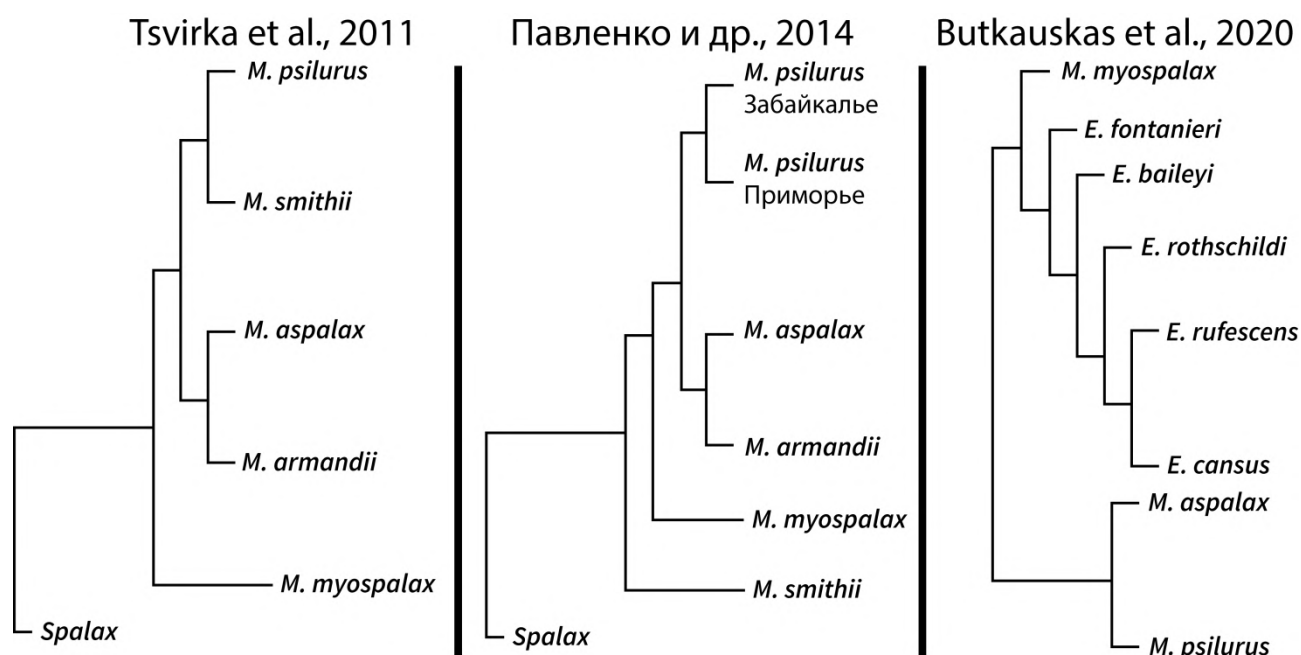


Рисунок 58 – Филогенетические схемы для современных видов цокоровых от разных авторов, построенные на основе митохондриального генома

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). При этом установленное время дивергенции рецентных видов заметно различалось. Так, например, в работе К. Лю и др. (Liu et al., 2022) время первой дивергенции между видами рода *Eospalax* в среднем составило 3.22 млн л.н., а в работах Т. Чжан и др. (Zhang et al., 2022) и И. Лю и др. (Liu et al., 2025) это же значение составило 4.74 млн л.н. В работе Лю и др. (Liu et al., 2022) напрямую не указывается дата отделения *S. aspalax* и *S. psilurus* от видов рода *Eospalax*, но приводится ссылка на палеонтологические находки, показывающие, что данное разделение произошло более 4 млн л.н. В работах Чжан и др. (Zhang et al., 2022) и Лю и др. (Liu et al., 2025) среднее время разделения между *Siphneus* и *Eospalax* устанавливается на уровне 8.75 млн л.н. При этом в качестве калибровочной точки использовалось появление рода *Myotalpavus*, который включал *Pr. eriksoni* – предположительного далекого предка *Eospalax*. Использование данной калибровочной точки ошибочно по двум причинам: (1) род *Myotalpavus* был сведен в синонимику к роду *Prosiphneus* (Zheng et al., 2004, 2024; Liu et al., 2013); (2) новые данные из Северной Азии показывают, что *Pr. eriksoni* является возможным предком не только для *Eospalax*, но и для *Siphneus*.

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. (рис. 59). В свою очередь дивергенция между рецентными видами рода *Siphneus* (*S. aspalax* и *S. psilurus*) должна была произойти в позднем плиоцене ~3.6–2.6 млн л.н. (рис. 59). 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 (рис. 60). Наиболее четкий критерий, показывающий отделение *Myospalax* от *Siphneus* и *Eospalax* – это появление в раннем плиоцене *Sib. ingeniuss* в Западной Сибири и *Pl. antiquus* в Монголии и Китае. Таким образом, разделение между западносибирской линией и остальными линиями цокоров могло произойти в конце позднего миоцена или начале раннего плиоцена.

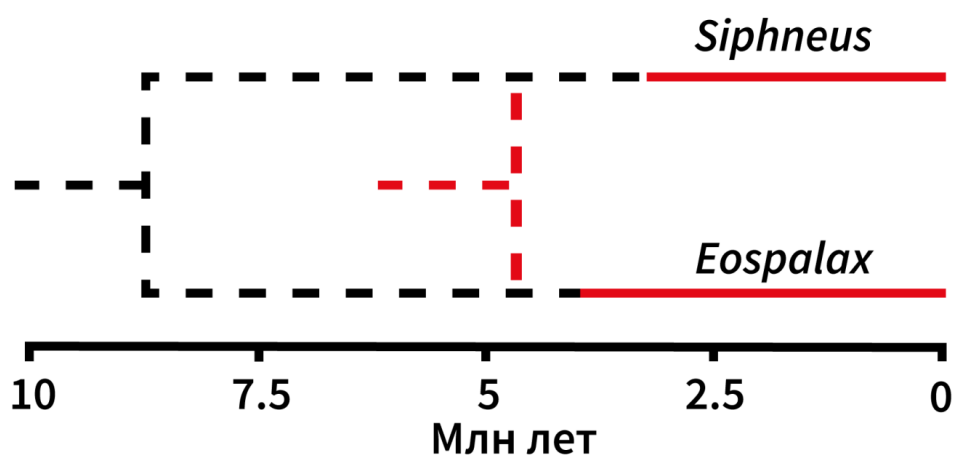


Рисунок 59 – Время дивергенции *Eospalax* и *Siphneus*, установленное по молекулярно-генетическим данным (черным пунктиром) из работы И. Лю и др. (Liu et al., 2025) и по палеонтологическим данным (красным пунктиром). Сплошной красной линией отмечено стратиграфическое распространение *Episiphneus* – *Siphneus* и *Eospalax*

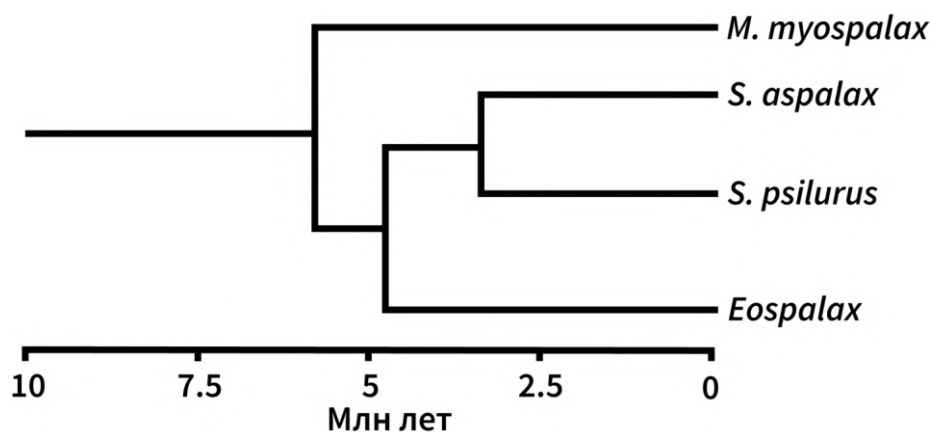


Рисунок 60 – Предположительное время дивергенции рецентных родов и видов цокоровых, установленное по палеонтологическим данным

ГЛАВА 7. ЗНАЧЕНИЕ ЦОКОРОВЫХ ДЛЯ СТРАТИГРАФИИ НЕОГЕН-ЧЕТВЕРТИЧНЫХ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРНОЙ АЗИИ⁶

Широкое географическое распространение и узкий стратиграфический интервал некоторых видов цокоровых позволяет использовать их для межрегиональных корреляций. Находки *Prosiphneus murinus* из верхнего миоцена Западной Сибири показывают, что данный вид был распространен на значительной части Северной Азии и Китая. *Pr. murinus* имеет специфичное строение антероконидного отдела m1, что вместе с морфологией дентинных трактов позволяет довольно точно его идентифицировать. В Западной Сибири остатки *Pr. murinus* происходят из кедейской, новостаничной и рытовской свит. При этом *Pr. murinus* был найден непосредственно в стратотипах новостаничной и рытовской свит, краткое описание которых приводится ниже в соответствии с работами В.С. Зыкина (1979) и В.С. Зыкина и др. (1999).

⁶При подготовке данного раздела диссертации использованы следующие публикации, выполненные автором в соавторстве, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

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: EOUUOB. 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%.

Краткое описание сверху вниз разреза Новая Станица (стратотип новостаничной свиты) в обрыве правого склона долины р. Иртыш в 10 км выше по течению от г. Омска по В.С. Зыкину и др. (1999):

- 1) Почвенно-растительный слой, 0.6 м (в литологической колонке на рис. 61 не отмечен);
- 2) Глина темно-серая с карбонатными конкрециями, 6.5 м;
- 3) Суглинок светло-коричневый с зернами крупнозернистого глиняного песка, 1.3–1.6 м;
- 4) Глина темно-серая с коричневатым оттенком и с серыми карбонатными конкрециями, 1–1.3 м;
- 5) Глина темно-серая с зеленоватым оттенком и плотными карбонатными конкрециями до 2 см, 1.5–1.9 м;
- 6) Глина зеленовато-серая, алевритистая, местами переходящая в рыхлый ракушняк, 0.5 м;
- 7) Алеврит светло-серый, глинистый с горизонтальной, неравномерной слоистостью, 0.4–1.9 м;
- 8) Суглинок (ископаемая почва) темно серый, 0.4–1.5 м;
- 9) Песок серый или коричневатого-серый с неравномерной слоистостью ряби волнения, горизонтальной или пологонаклоненной, 1.9–4.6 м;
- 10) Глина (ископаемая почва) темно-серая, 0.6 м;
- 11) Алеврит светло-серый, 1.4 м;
- 12) Суглинок (ископаемая почва) темно-серый;
- 13) Песок светло-серый, тонко- или мелкозернистый с неравномерной неотчетливой горизонтальной слоистостью или слоистостью ряби волнения, 6.2 м;
- 14) Суглинок (ископаемая почва) темно-серый с зеленоватым оттенком, 0.9 м;
- 15) Суглинок светло-серый с зеленоватым оттенком, 1.5 м.

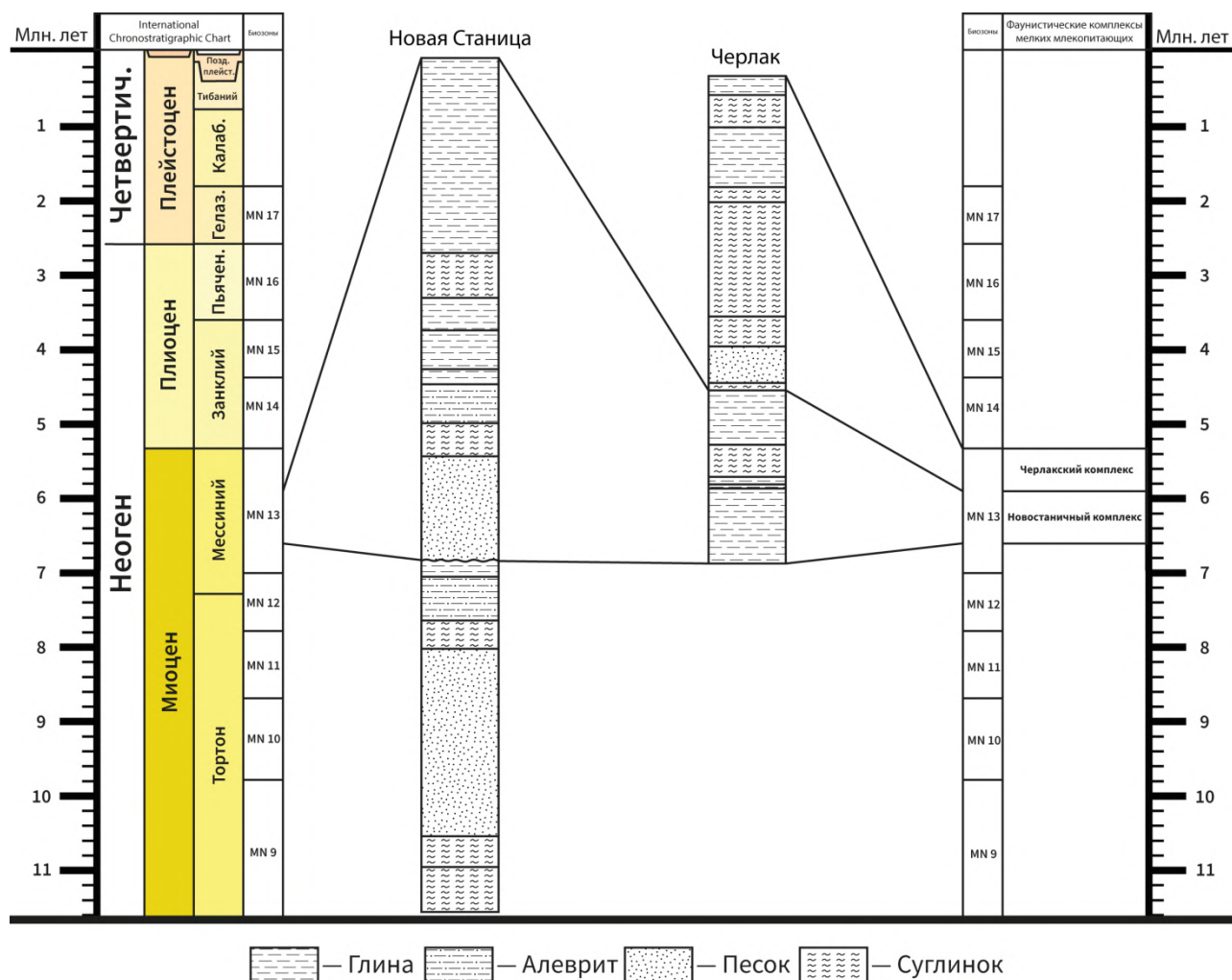


Рисунок 61 – Разрезы Новая Станица (по Зыкин и др., 1989а) и Черлак (по Зыкин, 1979). Составы фаунистических комплексов приведены по В.С. Зажигину (2006), В.С. Зыкину и др. (Zykin et al., 2007) и В.С. Зыкину, В.С. Зажигину (2008), с изменениями

Слои 10–15 были отнесены В.С. Зыкином к ишимской свите, для которой характерна фауна петропавловского типа (MN10) (Зыкин и др., 1989а). Однако в опубликованных работах данные слои в разрезе Новая Станица фаунистически не охарактеризованы и поэтому их корреляция с ишимской свитой вызывает сомнения. Слои 2–9 относятся к новостаничной свите, которая с несогласием залегает на ишимской свите и характеризуется новостаничным фаунистическим комплексом (MN13) (Зыкин и др., 1989а; Vasilyan et al., 2017). Ископаемая фауна приурочена к слою 9 (Новая Станица 1А) и слою 6 (Новая Станица 1Б).

Краткое описание сверху вниз разреза Черлак (стратотип рытовской свиты) на правом берегу р. Иртыш в 3 км выше по течению от п. Черлак (по Зыкин, 1979):

- 1) Современная почва, 0.4 м (в литологической колонке на рис. 61 не отмечена);
- 2) Глина (ископаемая почва) темная, зеленовато-серая с редкими конкрециями мергеля и выветрелой галькой мергеля, 0.6 м;

- 3) Суглинок темный, зеленовато-серый с охристыми пятнами, 1.1 м;
- 4) Глина темная, буровато-зеленовато-серая с охристыми пятнами, 2.1 м;
- 5) Суглинок (ископаемая почва) темный, буровато-серый, 0.4 м;
- 6) Суглинок буровато-желтый с тонкими прослоями песка, 3.7 м;
- 7) Суглинок серый с охристыми пятнами, 0.7 м;
- 8) Песок буровато-серый с горизонтальными прослоями и линзами гравия мергеля и глины, 1.2 м;
- 9) Суглинок серый с большим количеством окатышей глины, мелкой гальки и гравия мергеля, 0.2 м;
- 10) Глина темная, зеленовато-буровато-серая, алевроитистая, 1.8 м;
- 11) Суглинок буровато-зеленовато-серый, 1.1 м;
- 12) Глина темная, зеленовато-буровато-серая, алевроитистая, 0.2 м;
- 13) Глина черная, алевроитистая, 0.1 м;
- 14) Глина зеленовато-серая в верхней части и черная в нижней, 2.5 м.

Слои 10–14 относятся к новостаничной свите, а 2–9 – к рытовской (Зыкин, 1979). Ископаемая фауна приурочена к основанию рытовской свиты (слой 9) и обозначается как черлакский фаунистический комплекс, который датируется в рамках биозоны MN13, но считается более молодым, чем новостаничная фауна (Зыкин и др., 1991; Зыкин, Зажигин, 2008).

В Китае *Prosiphneus murinus* известен из формации Махой и низов формации Гаочжуан, которые датируются биозоной MN13 (Zheng, 2017; Flynn, Wu, 2017). Последние работы устанавливают время распространения *Pr. murinus* в Китае в диапазоне 6.5–5.7 млн лет (Flynn, Wu, 2017; Zheng et al., 2024). Понимание стратиграфического распространения *Pr. murinus* в Западной Сибири колеблется в зависимости от датировок рытовской и кедейской свит (Зажигин, 2006; Zykina et al., 2007; Зыкин, Зажигин, 2008; Зыкин, 2009). Если принимать позицию В.С. Зыкина (Зыкин, Зажигин, 2008; Зыкин, 2009), то черлакская фауна относится к началу раннего плиоцена, что значительно поднимает верхнюю границу стратиграфического распространения *Pr. murinus* в Западной Сибири относительно Китая. Согласно позиции В.С. Зажигина (Зыкин, Зажигин, 2008), рытовская фауна датируется терминальным поздним миоценом, что в большей степени соответствует данным из Китая (Flynn, Wu, 2017).

Фауна из кедейской свиты датировалась в диапазоне ~6.8–6.5 млн лет (Зажигин, 2006; Vasilyan et al., 2017) или ~6.3–6 млн лет (Зыкин, 2009). Оба диапазона соответствуют биозоне MN13, но вторая датировка в большей степени соответствует времени распространения *Pr.*

murinus в Китае (Flynn, Wu, 2017). Однако следует учитывать, что материал из кедейской свиты представлен единичным m2, что снижает достоверность определения в данном случае.

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. Данное сопоставление имеет некоторые расхождения с последними стратиграфическими построениями от разных авторов. Так, в работе Д. Василяна и др. (Vasilyan et al., 2017) кедейская свита датирована более древним возрастом, чем формация Махой, при этом возраст новостаничной свиты соответствует низам формации Махой, а возраст рытовской свиты – верхам. В докторской диссертации В.С. Зыкина (Зыкин, 2009) стратиграфическое положение кедейского фаунистического комплекса (который помещен в верхи павлодарской свиты) соответствует стратиграфическому положению низов и средней части формации Махой, а низы новостаничной свиты соответствуют верхам формации Махой и низам формации Гаочжуан.

Находки *Pr. murinus* в Западной Сибири и Китае показывают, что данный вид является надежным индикатором биозоны MN13. Также *Pr. murinus* имеет наибольший корреляционный потенциал среди мелких млекопитающих терминального миоцена Западной Сибири и Китая. Полевковые, тушканчиковые, мышинные, зайцеобразные и др. либо различаются в зависимости от региона, либо имеют более широкий диапазон стратиграфического распространения, чем *Pr. murinus* (Зажигин, 2006; Зыкин, Зажигин, 2008; Flynn, Wu, 2017). Однако существующая дискуссия относительно возраста западносибирских свит не позволяет более точные корреляции, чем в рамках биозоны MN13. Тем не менее, диапазон распространения *Pr. murinus* в Китае является аргументом в пользу датирования рытовской свиты терминальным миоценом, а не началом раннего плиоцена.

Находки *Prosiphneus* sp. из западносибирской нижнеплиоценовой исаковской свиты неопределимы до видового уровня, что ограничивает их биостратиграфическое применение. *Pr. murinus* из крутогорской свиты (местонахождение Нижняя Ильинка) с большой вероятностью является результатом переотложения из более древних слоев и не может быть использован в биостратиграфических построениях. *Sibirosiphneus ingenuus* из бетекейской свиты (местонахождение Андреевка 2Б) является хорошим биостратиграфическим индикатором для второй половины раннего плиоцена (MN15). Данный вид отличается как от *Prosiphneus* первой половины раннего плиоцена (MN14), так и от позднеплиоценового *Sib. seletiensis* из селетинской свиты (MN16). На данный момент *Sib. ingenuus* и *Sib. seletiensis* известны только из Западной Сибири, что не позволяет использовать данные виды в межрегиональных корреляциях.

К *Sib. sukhovi* были отнесены остатки из раннеплейстоценовых местонахождений Западной Сибири (местонахождение Лебяжье) и Предуралья (местонахождения Симбугино и Аккулаево). Возраст предуральских местонахождений разными авторами определяется как поздний плиоцен (Тесаков, 2004) или первая половина раннего плейстоцена (Сухов, 1970; Danukalova et al., 2019). Присутствие *Sib. sukhovi* в западносибирском местонахождении Лебяжье и предуральских местонахождениях Симбугино и Аккулаево скорее является аргументом в пользу раннеплейстоценовых датировок. Однако полностью исключать возможное распространение *Sib. sukhovi* во второй половине позднего плиоцена в Западной Сибири и Предуралье пока нельзя.

Sib. obensis из западносибирского местонахождения Камень-на-Оби является более прогрессивным видом, чем *Sib. sukhovi* из местонахождения Лебяжье. Фауна из обоих местонахождений относится к подпуск-лебяжьиному фаунистическому комплексу, характерному для низов нижнего плейстоцена Западной Сибири. Смена видов *Sib. sukhovi* – *Sib. obensis* позволяет выделить разные стадии внутри данного комплекса. Предположительно, *Sibirostiphneus* sp. из прибайкальского местонахождения Подток относится к *Sib. obensis*, однако из-за ограниченности материала из Подтока точно установить это и провести межрегиональную корреляцию затруднительно.

Для западносибирских местонахождений, датированных концом раннего плейстоцена (раздольинский фаунистический комплекс), характерны *Sib. razdoleanensis* или *Myospalax convexus*. Смена этих двух видов позволяет выделить две стадии внутри раздольинского комплекса. *Sib. razdoleanensis* также был определен из прибайкальских местонахождений Никилей, Качуг, Манзурка, Черем-Хаем, Малые Голы 1 и Малые Голы 3, что позволяет сопоставить их с западносибирскими местонахождениями и датировать концом раннего плейстоцена. Данная датировка противоречит некоторым другим работам, в которых фауна из разреза Малые Голы датирована первой половиной раннего плейстоцена (Ербаева и др., 2017; Тесаков, 2021; Зеленков и др., 2023). Следует отметить, что использованный в диссертационном исследовании материал из прибайкальских местонахождений был получен в 1970-х гг. (Адаменко, 1975, 1976). Переизучение данных разрезов было проведено значительно позже (Ербаева и др., 2017; Тесаков, 2021) и в обозначенных таксономических списках отсутствуют цокоровые и некоторые другие важные для биостратиграфии таксоны, которые были упомянуты в работах Р.С. Адаменко (Адаменко, 1975, 1976). Причина имеющихся противоречий на данный момент не вполне понятна, однако степень гипсодонтии моляров цокоров из местонахождений Малые Голы 1 и Малые Голы 3 не позволяет датировать их возрастом древнее второй половины раннего плейстоцена.

Myospalax myospalax krukoveri из западносибирских местонахождений с вяткинским фаунистическим комплексом (первая половина среднего плейстоцена) отличается от *M. convexus* конца раннего плейстоцена (поздняя стадия раздольинского комплекса) и *M. myospalax* ssp. позднего плейстоцена и современности. Остатки *M. m. krukoveri* были определены в предуральском местонахождении Чуй-Атасево, которое также датируется первой половиной среднего плейстоцена, что позволяет использовать *M. m. krukoveri* для межрегиональных корреляций.

Единичный m2 из монгольского позднемиоценового местонахождения Явор (низы песчаной пачки А хиргис-нурской свиты) можно определить только до рода – как *Prosiphneus* sp. Высота дентиновых трактов характерна для *Prosiphneus* конца позднего миоцена или начала раннего плиоцена. Осуществить межрегиональную корреляцию по данному материалу не представляется возможным.

Местонахождение Орхон 1А приурочено к верхам слоя 8 в разрезе Орхон 1 в Северной Монголии. Данное местонахождение является типовым для орхонского фаунистического комплекса (Зажигин, 1989). Ранее определение точного возраста комплекса представляло проблему из-за отсутствия в нем полевок (Зажигин, 1989). По результатам изучения цокоров из Орхона 1А была определена ассоциация из двух видов: *Prosiphneus eriksoni* и *Pliosiphneus antiquus*. Подобная ассоциация крайне редка, но не уникальна. В Китае данная ассоциация встречается в слое L7-2 в разрезе Loc. 72074(4) в Ганьсу (Zheng et al., 2024). Ниже данного слоя были найдены остатки *Pr. eriksoni*, а выше – *Pliosiphneus antiquus*. По палеомагнитным данным слой L7-2 был коррелирован с субхроном СЗп.Зп и датирован на уровне ~4.83 млн л.н. (Zheng, Zhang, 2001; Zheng et al., 2024). Наличие редкой ассоциации *Pr. eriksoni* – *Pl. antiquus* в Орхоне 1А позволяет датировать слой 8 в разрезе Орхон 1 низами биозоны MN14, а корреляция с разрезом Loc. 72074(4) сужает данный возраст до субхрона СЗп.Зп (~4.9–4.8 млн лет). Ниже приводится описание и корреляция (с некоторыми изменениями) разрезов Орхон 1 и Орхон 2 по Зажигину (1989).

Краткое описание сверху вниз разреза Орхон 1 в Северной Монголии на правом берегу р. Орхон в 6.5 км ниже моста у сомона Орхон по Зажигину (1989):

- 1) Современная почва, 0.5 м (в литологической колонке на рис. 62 не отмечена);
- 2) Суглинок палево-серый лессовидного типа, 0.5–2 м;
- 3) Погребенная почва темно-серая, 0.3–0.5 м;
- 4) Песок серовато- и буровато-желтый, мелко- и среднезернистый с прослоями глин, 3–4 м;
- 5) Щебень базальтов, заключенный в плотном разномзернистом песке, 0.6 м;

- 6) Галечник средне- и слабоокатанный со светло-бурыми суглинками в качестве заполнителя, 3–5 м;
- 7) Суглинок темно-бурый с редкой выветрелой щебенкой, 1 м;
- 8) Пачка щебнисто-глинистых (в верхней части) красновато-бурых пород и щебнисто-глыбового материала с суглинистым заполнителем (в нижней части слоя), 12–15 м;
- 9) Глыбовый горизонт, до 2.5 м;
- 10) Пачка бурого и серовато-бурого щебнисто-глыбового материала с суглинистым заполнителем, с гравийно-песчаными и дресвяно-суглинистыми линзами, до 6 м (видимая мощность);
- 11) Песок желтовато-серый, мелкозернистый, алевритистый, до 3 м;
- 12) Галечник крупный, хорошо окатанный, с валунами (до 0.5 м) и с желтовато-серым мелкозернистым песком в качестве заполнителя, 3–4 м.

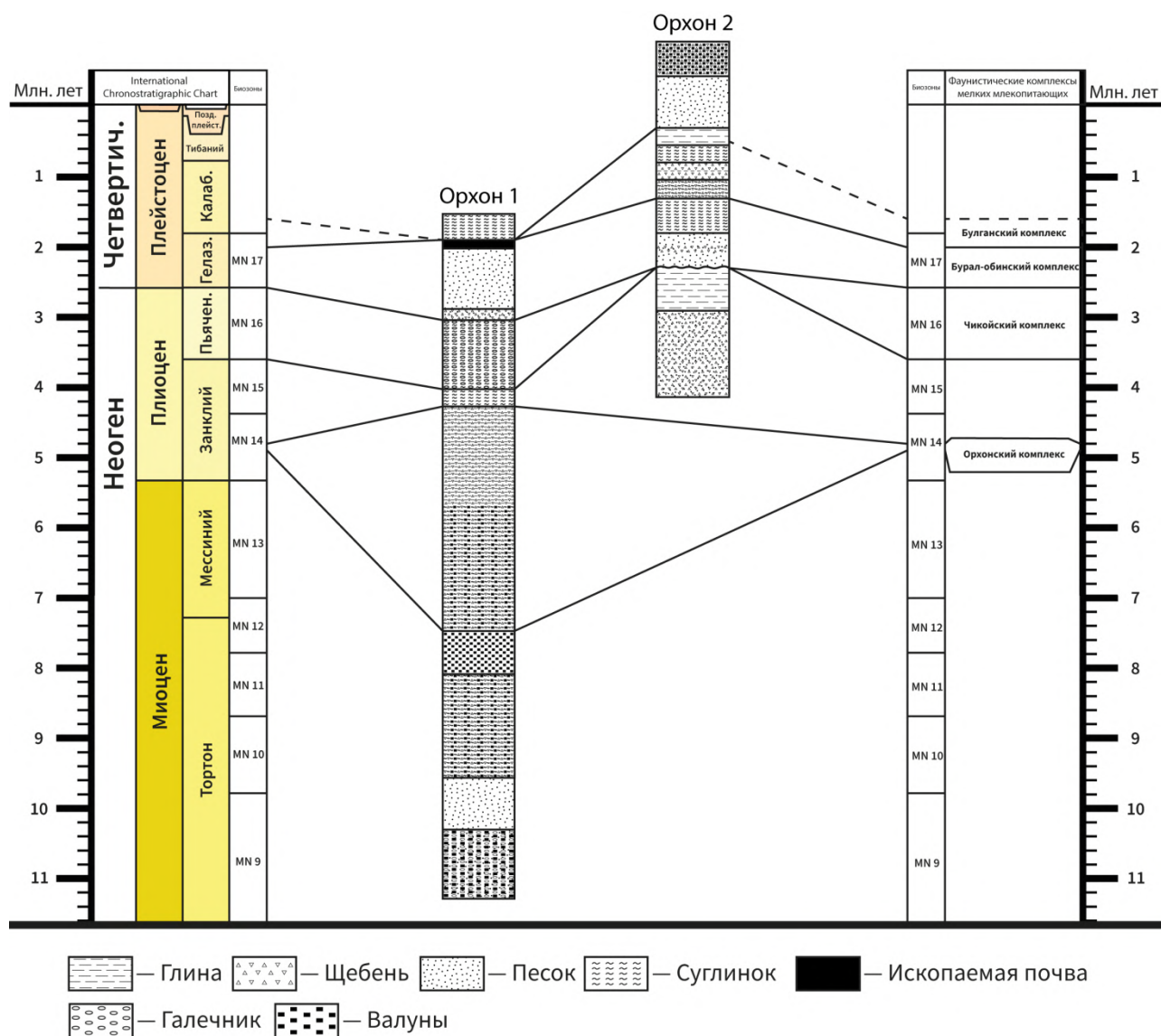


Рисунок 62 – Разрезы Орхон 1 и Орхон 2 по В.С. Зажигину (1989). Корреляция между разрезами и состав фаунистических комплексов приведены по Зажигину (1989), с изменениями

Краткое описание сверху вниз разреза Орхон 2 в Северной Монголии в 3 км ниже по течению р. Орхон от разреза Орхон 1 по Зажигину (1989):

- 1) Почвенно-растительный слой, 0.3 м (в литологической колонке на рис. 62 не отмечен);
- 2) Щебнисто-глыбовый белесый горизонт, 1–2 м;
- 3) Песок горизонтально- и наклонно-слоистый с прослоями мелкого гравия, светло-бурый, вверху более светлой, а внизу темной окраски, до 3 м;
- 4) Глина и суглинок бурые, неслоистые, с мелкой неокатанной щебенкой, 0.8–1 м;
- 5) Суглинок бурый, неслоистый, 0.5–1.5 м;
- 6) Щебнистый горизонт, горизонтально-слоистый, с прослоями глин, до 1 м;
- 7) Щебень неокатанный, с бурым суглинком в заполнителе, с неясной слоистостью, 1–1.2 м;
- 8) Суглинок темно-бурый, неслоистый, с мелким выветрелым щебнем, 2 м;
- 9) Песок слабглинистый, с прослоями щебня, до 2 м;
- 10) Глина темно-бурая, неслоистая, с мелкой сильновыветрелой щебенкой, до 2.5;
- 11) Песок с щебнем неясно-наклонно-слоистый, до 5 м (видимая мощность).

Ископаемая фауна из монгольского раннеплиоценового местонахождения Идер ранее определялась как более молодая по сравнению с фауной из Орхон 1А, но древнее биозоны MN16 (Зажигин, 1989). В.С. Зажигин (устное сообщение) определяет возраст идерской фауны по эволюционному уровню полевок как верхи биозоны MN14 или низы биозоны MN15. По результатам диссертационного исследования в местонахождении Идер фиксируется *Pl. antiquus*. Наличие данного вида и отсутствие *Pr. eriksoni* позволяет датировать идерскую фауну верхами биозоны MN14 или биозоной MN15, что подтверждает предположительную датировку по полевок. *Pl. antiquus* (без ассоциации с *Pr. eriksoni*) известен из нескольких разрезов в Китае, в частности из верхов формации Гаочжуан в Шаньси и ряда разрезов в Ганьсу (Zheng, Zhang, 2001; Zheng et al., 2024). Наличие *Pl. antiquus* в монгольских и китайских местонахождениях позволяет использовать данный вид в межрегиональных корреляциях.

Цокоры из местонахождений Шамар (Монголия), Удунга и Береговая (Забайкалье) были описаны как *Episiphneus pentasolenis*. Ранее В.С. Зажигин датировал фауну из местонахождений Шамар и Береговая поздним плиоценом (Зажигин, 1989). М.А. Ербаева и Н.В. Алексеева (Erbajeva, Alexeeva, 2000) определяли фауну из местонахождения Удунга как более древнюю по отношению к фауне из местонахождения Береговая. Н.П. Калмыков (2017) датировал удунгскую фауну биозоной MN15. Эволюционный уровень *E. pentasolenis* из местонахождений Удунга и Береговая одинаковый, что противоречит их разновозрастности, а явные различия между *Pl. antiquus* и *E. pentasolenis* не согласуются с

датированием местонахождения Удунга биозоной MN15. При этом в местонахождение Шамар среди общей выборки встречаются более прогрессивные морфотипы *E. pentasolenis*, чем в местонахождениях Удунга и Береговая. Широкая изменчивость дентиновых трактов *E. pentasolenis* в местонахождение Шамар, возможно, свидетельствует о смешении двух или более близкородственных эволюционных уровней. Не смотря на то, что все местонахождения можно датировать биозоной MN16 (Зажигин, 1989), единичные образцы с морфотипом *E. pentasolenis* встречаются в коллекциях из раннеплейстоценовых монгольских местонахождений, где преобладает морфотип *E. orkhonensis*. С учетом изменчивости раннеплейстоценовых цокоров, следует использовать *E. pentasolenis* как индикатор биозоны MN16 и самых низов биозоны MN17.

Материал из местонахождения Орхон 1Б (слой 6 в разрезе Орхон 1) ограничен (m3 и один обломок моляра). Высота дентинового тракта на обломке ювенильного моляра (предположительно m1) позволяет отнести его к роду *Episiphneus*. Высота дентиновых трактов на m3 достаточно низкая, ниже, чем в среднем у *E. pentasolenis*. Скорее всего, образцы из Орхон 1Б относятся к *E. pentasolenis*, однако до получения новых данных, следует определять их как *Episiphneus* sp.

Эволюционный уровень *E. orkhonensis* из местонахождений Орхон 1В (слой 4 в разрезе Орхон 1) и Орхон 2А (слой 9 в разрезе Орхон 2) позволяют датировать соответствующие слои первой половиной раннего плейстоцена, что согласуется с ранее приведенными датировками (Зажигин, 1989). В выборке *E. orkhonensis* из местонахождений Орхон 2Б (слой 5 в разрезе Орхон 2) и Орхон 3 представлены более прогрессивные морфотипы, чем в местонахождениях Орхон 1В и Орхон 2А. Такое различие согласуется со стратиграфическим положением бурал-обинского (Орхон 1В и Орхон 2А) и булганского (Орхон 2Б и Орхон 3) фаунистических комплексов. Неопределенная верхняя стратиграфическая граница булганского комплекса (Зажигин, 1989) несколько осложняет использование *E. orkhonensis* в биостратиграфии. Тем не менее, *E. orkhonensis* явно отличается от *E. pseudarmandi*, который появился во второй половине раннего плейстоцена на территории Китая и Забайкалья. На данный момент следует использовать *E. orkhonensis* как индикатор низов (биозона MN17, гелазий) и, возможно, нижней части верхов нижнего плейстоцена.

Siphneus tolaensis из местонахождения Налайха (Северная Монголия) имеет различия с *E. pseudarmandi* из верхов нижнего плейстоцена Забайкалья и Китая и с *S. aspalax* из низов среднего плейстоцена Забайкалья (местонахождение Додогол). Фауна из Налайхи ранее датировалась в диапазоне от конца раннего до второй половины среднего плейстоцена (Жегалло и др., 1982; Девяткин и др., 1989). Позднее выдвигались предположения об

ограничении возраста налайхской фауны только терминальным ранним плейстоценом (Eisenmann, Kuznetsova, 2004). Эволюционный уровень *S. tolaensis* является еще одним аргументом в сторону датирования местонахождения Налайха терминальным ранним плейстоценом.

На примере внутривидовой изменчивости современных *S. aspalax* было показано, что вид *S. wongi* является одним из редких вариантов изменчивости *S. aspalax*. Ранее стратиграфический диапазон *S. wongi* ограничивался средним плейстоценом, что определяло его использование в биостратиграфии (Erbajeva, Alexeeva, 2000; Alexeeva, 2006; Zheng et al., 2024). Скорее всего, как и в случае с западносибирскими *M. m. krukoveri* и *M. myospalax* ssp., различия между *S. aspalax* среднего плейстоцена и позднего плейстоцена – голоцена проявляются на больших выборках. В отсутствие таковых выборок использование морфотипа “*wongi*” в биостратиграфических построениях следует ограничить и не обозначать его как отдельный вид, а только как подвид *S. aspalax*.

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. Получены следующие результаты:

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 соотношении 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.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агаджанян А.К. Мелкие млекопитающие плиоцен – плейстоцена Русской равнины. Москва: Наука, 2009. 674 с.
2. Адаменко О.М. Расчленение эоплейстоценовых отложений Предалтайской равнины в связи с проблемой нижней границы четвертичной системы // Геология и геофизика. 1971. № 8. С. 82–87.
3. Адаменко О.М., Зажигин В.С. Фауна мелких млекопитающих и геологический возраст кочковской свиты Южной Кулунды // Стратиграфическое значение антропогеновой фауны мелких млекопитающих. Москва: наука, 1965. С. 162–172.
4. Адаменко Р.С. Позднеплиоценовые мелкие млекопитающие из новых местонахождений в верховьях Лены // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. 1975. № 43. С. 136–145.
5. Адаменко Р.С. Остатки мелких млекопитающих из верхнеплиоценовых отложений ангинской свиты Прибайкалья // Геология и геофизика. 1976. № 11. С. 68–72.
6. Архипов С.А., Волков В.С., Зыкин В.С. Календарь биотических и абиотических событий позднего кайнозоя Западной Сибири // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1993. Т. 1. № 6. С. 53–58.
7. Архипов С.А., Зыкина В.С., Круковер А.А., Гнибиденко З.Н., Шелкопляс В.Н. Стратиграфия и палеомагнетизм ледниковых и лессово-почвенных отложений Западно-Сибирской равнины // Геология и геофизика. 1997. № 6. С. 1027–1048.
8. Вангенгейм Э.А., Беляева Е.И., Гарутт В.Е., Дмитриева Е.Л., Зажигин В.С. Млекопитающие эоплейстоце на Западного Забайкалья. Москва: Наука, 1966. 164 с.
9. Вдовин В.В., Галкина Л.И. Элементы тираспольского и ханжонского фаунистических комплексов антропогена в г. Камне-на-Оби (Западная Сибирь) // Проблемы геоморфологии и четвертичной геологии Северной Азии. Новосибирск: Наука. 1976. С. 135–142.
10. Виноградов Б.С., Громов И.М. Грызуны фауны СССР. Москва: АН СССР. 1952. 298 с.
11. Волкова В.С., Кузьмина О.Б., Гнибиденко З.Н. К вопросу о положении нижней границы четвертичной системы в Западной Сибири (палеоботанические и палеомагнитные данные) // Геология и геофизика. 2016. Т. 57. № 9. С. 1671–1681. DOI: 10.15372/GiG20160906
12. Галкина Л.И., Маркина А.Б., Телетин В.И. Современное и прошлое распространение цокора в Западно-Сибирской низменности // Тезисы к II всесоюзному совещанию по

- млекопитающим. Новосибирск: Институт цитологии и генетики СО АН СССР, 1969. С. 124–126.
13. Галкина Л.И., Надеев И.В. Некоторые вопросы морфологии, распространения и истории цокоров (Rodentia, Myospalacinae) Западной Сибири // Труды Биологического института СО АН СССР. 1980. № 44. С. 162–176.
 14. Гамбарян П.П. Надсемейственные группировки отряда грызунов // Грызуны. Материалы шестого Всесоюзного совещания. Ленинград: Наука, Ленинградское отделение, 1983. С. 74–76.
 15. Гнибиденко З.Н. Магнитобиостратиграфический разрез и палеомагнитная характеристика плиоценовых отложений юга ЗападноСибирской равнины // Кайнозой Сибири и Северо-Востока СССР. Новосибирск: Наука, 1989. С. 18–26.
 16. Гнибиденко З.Н. Палеомагнетизм позднего кайнозоя Западно-Сибирской плиты // Геология и геофизика. 2007. Т. 48. № 4. С. 431–445.
 17. Голованов С.Е. Филогенетическая линия *Prosiphneus* sp. – *Myospalax myospalax* как биостратиграфический индикатор на юге Западной Сибири // Геология: Материалы 60-й Международной научной студенческой конференции. Новосибирск: ИПЦ НГУ, 2022. С. 24.
 18. Голованов С.Е., Маликов Д.Г. Эволюционные тенденции в развитии молярных зубов плейстоценовых цокоров линии *Prosiphneus* sp. – *Myospalax myospalax laxmanni*, 1773 // Современные проблемы биологической эволюции: материалы IV Международной конференции к 875-летию Москвы и 115-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея. Москва: ГДМ, 2022. С. 268–270.
 19. Голованов С.Е., Маликов Д.Г. Распространение и эволюция Mospalacinae в плейстоцене Западной Сибири // Материалы XVIII Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов. Москва: ПИН РАН, 2022. С. 15–16.
 20. Голованов С.Е., Зажигин В.С. Онтогенетическая изменчивость коренных зубов современных и плейстоценовых цокоров // Био- и геособытия в истории Земли. Этапность эволюции и стратиграфическая корреляция. Материалы LXIX сессии Палеонтологического общества при РАН. Санкт-Петербург.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2023. С. 207–208.
 21. Голованов С.Е., Зажигин В.С. Цокоровые (Myospalacidae, Rodentia) плио–плейстоцена Северной Азии: биостратиграфические перспективы // Закономерности эволюции и биостратиграфия. Материалы LXX сессии Палеонтологического общества при РАН. Санкт-Петербург.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2024. С. 214–215.

22. Голованов С.Е., Зажигин В.С. Эволюция и распространение забайкальских некорнезубых цокоров (Mammalia, Rodentia, Spalacidae, Myospalacinae) в плейстоцене // Материалы XIX Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов. Москва: ПИН РАН, 2023. С. 15–16.
23. 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%.
24. Громов В.И., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 1995. 522 с.
25. Девяткин Е.В. Кайнозой Внутренней Монголии (стратиграфия, геохронология, корреляция). Москва: Наука, 1981. 196 с.
26. Девяткин Е.В., Зажигин В.С., Зыкин В.С. Малаева Е.М., Сычевская Е.К. Новые местонахождения неогеновых фаун Северо-Западной Монголии // Известия АН СССР. Серия геологическая. 1984. № 3. С. 79–90.
27. Девяткин Е.В., Зажигин В.С., Малаева Е.М. Новые местонахождения позднеплиоценовой фауны мелких млекопитающих Северной Монголии // Стратиграфия и палеогеография антропогена. Москва: Наука, 1982. С. 100–114.
28. Девяткин Е.В., Зажигин В.С., Лискун И.Г. Первые находки мелких млекопитающих в плиоцене Тувы и Западной Монголии // Доклады Академии наук СССР. 1968. Т. 183. № 2. С. 404–407.
29. Ербаева М.А. История антропоценовой фауны зайцеобразных и грызунов Селенгинского среднегорья. Москва: Наука, 1970. 132 с.
30. Ербаева М.А., Карасева В.В., Н.В. Алексеева. Новые данные по стратиграфии плиоцен-плейстоценовых отложений Забайкалья // Геология и геофизика. 2005. Т. 46. № 4. С. 414–423.
31. Ербаева М.А., Щетников А.А., Филинов И.А., Крайнов М.А., Маликов Д.Г., Нечаев И.О. Новые данные по геологии и палеонтологической характеристике плейстоценового местонахождения Малые Голы (Предбайкалье) // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел геологический. 2017. Т. 92. № 4. С. 27–33.
32. Жегалло В.И. Гиппарионы Центральной Азии. Москва: Наука, 1978. 155 с.
33. Жегалло В.И., Зажигин В.С., Колосова Г.Н., Малаева Е.М., Мурзаева В.Э., Сотникова М.В., Вислобокова И.А., Дмитриева Е.Д., Дуброво И.А. Налайха –

- опорный разрез нижнего плейстоцена Монголии // Стратиграфия и палеогеография антропогена. Москва: Наука, 1982. С. 124–142.
34. Зажигин В.С. Стратиграфическое значение фауны мелких млекопитающих эоплейстоцена Западной Сибири // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. 1966. № 32. Р. 46–50.
35. Зажигин В.С. Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири. Москва: Наука, 1980. 156 с.
36. Зажигин В.С. Опорные разрезы верхнего плиоцена и их биостратиграфическая характеристика // Поздний кайнозой Монголии. Москва: Наука, 1989. С. 10–24.
37. Зажигин В.С. О фауне мелких млекопитающих аридной зоны юга Западной Сибири в позднем миоцене // Позднекайнозойская геологическая история севера аридной зоны. Материалы международного симпозиума Ростов-на-Дону/Азов. Ростов-на-Дону: Южный научный центр РАН, 2006. С. 198–201.
38. Зажигин В.С. Комплексы мелких млекопитающих позднего плиоцена – раннего плейстоцена юга Западной Сибири // Фундаментальные проблемы квартера: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований: Материалы VI Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Новосибирск: Издательство СО РАН, 2009. С. 218–220.
39. Зажигин В.С., Голованов С.Е. Этапы эволюции цокоровых (Myospalacidae, Rodentia) на территории Западной Сибири в позднем миоцене – раннем плейстоцене // Фундаментальные основы палеонтологии: теория и практика. Материалы LXXI сессии Палеонтологического общества при РАН. Санкт-Петербург: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2025. С. 220–221.
40. Зажигин В.С., Голованов С.Е. Дивергенция Myospalacidae Северной Азии в позднем миоцене и раннем плиоцене // Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XII Съезд Териологического общества им. академика В.Е. Соколова при РАН). Материалы конференции с международным участием. Москва: Тов-во научных изданий КМК, 2026. С. 471.
41. Зажигин В.С., Лопатин А.В. История Dipodoidea (Rodentia, Mammalia) в миоцене Азии. 1. *Heterosminthus (Lophocricetinae)* // Палеонтологический журнал. 2000. № 3. С. 90–102.
42. Зажигин В.С., Лопатин А.В. История Dipodoidea (Rodentia, Mammalia) в миоцене Азии. 4. *Dipodinae* на рубеже миоцена и плиоцена // Палеонтологический журнал. 2001. № 1. Р. 61–75.

43. Зажигин В.С., Лопатин А.В. История Dipodoidea (Rodentia, Mammalia) в миоцене Азии. 6. Лофодонтные Lophocricetinae // Палеонтологический журнал. 2002. № 4. С. 62–71.
44. Зажигин В.С., Лопатин А.В., Покатилов А.Г. История Dipodoidea (Rodentia, Mammalia) в миоцене Азии. 5. *Lophocricetus* (Lophocricetinae) // Палеонтологический журнал. 2002. № 2. С. 62–75.
45. Зинова Р.А. Эоплейстоцен севера Центрального Казахстана и нижняя граница антропогена // Автореферат диссертации канд. геол-мин. наук. Москва: 1972. 26 с.
46. Зинова Р.А. Плиоцен севера центрального Центрального Казахстана. Минск: Наука и техника, 1982. 150 с.
47. Зудин А.Н., Вотах М.Р., Галкина Л.И., Липагина В.Я. Стратиграфия плиоцен-четвертичных толщ Приобского плато. Новосибирск: Наука, 1977. 100 с.
48. Зудин А.Н., Николаев С.В., Галкина Л.И., Буткеева О.Ю., Ефимова Л.И., Панычев В.А., Пономарева Е.А. Обоснование стратиграфической схемы неогеновых и четвертичных отложений Кузнецкой котловина // Проблемы стратиграфии и палеобиогеографии плейстоцена Сибирию. К IX Конгрессу INQUA в СССР. Новосибирск: Наука, 1982. С. 133–148.
49. Зыкин В.С. Верхний кайнозой юга Западной Сибири (стратиграфия, эволюция природной среды и климата). Автореферат диссертации докт. геол-мин. наук. Новосибирск: 2009. 32 с.
50. Зыкин В.С. Стратиграфия и униониды плиоцена юга Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука, 1979. 135 с.
51. Зыкин В.С. Стратиграфия и эволюция природной среды и климата в позднем кайнозое юга Западной Сибири. Новосибирск: Гео, 2012. 487 с.
52. Зыкин В.С., Зажигин В.С. Новый биостратиграфический уровень плиоцена Западной Сибири и возраст стратотипа ниже-среднемиоценового бещеульского горизонта // Доклады Академии Наук. 2004. Т. 398. № 2. С. 214–217.
53. Зыкин В.С., Зажигин В.С. К стратиграфии неогена Павлодарского Прииртышья // Материалы международной научно-практической конференции «Палеонтологические памятники природы – природное наследие: изучение, перспективы исследований и проблемы сохранения». Павлодар: Кереку, 2008. С. 15–21.
54. Зыкин В.С., Зажигин В.С., Присяжнюк В.А. Стратиграфия плиоценовых и эоплейстоценовых отложений в долине р. Битеке (Северный Казахстан) // Геология и геофизика. 1987. № 3. С. 12–19.

55. Зыкин В.С., Зажигин В.С., Присяжнюк В.А. Статус новостаничной свиты и нижняя граница плиоцена на юге Западно-Сибирской равнины // Геология и геофизика. 1989а. № 8. С. 18–24.
56. Зыкин В.С., Зажигин В.С., Присяжнюк В.А. Стратиграфия плиоцена юга Западно-Сибирской равнины // Кайнозой Сибири и Северо-Востока СССР. Новосибирск: Наука, 1989б. С. 9–18.
57. Зыкин В.С., Зажигин В.С., Казанский А.Ю. Поздний неоген юга Западной-Сибирской равнины: стратиграфия, палеомагнетизм, основные климатические события // Геология и геофизика. 1991. № 1. С. 78–86.
58. Зыкин В.С., Зыкина В.С. Проблемы расчленения и корреляции четвертичных отложений юга Западной Сибири // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. 2009. № 69. С. 71–84.
59. Зыкин В.С., Зыкина В.С. Дискуссионные вопросы общей стратиграфической шкалы верхнего кайнозоя и особенности построения стратиграфической схемы континентальных отложений Западной Сибири // Общая стратиграфическая шкала и методические проблемы разработки региональных стратиграфических шкал России. Материалы Межведомственного рабочего совещания. Санкт-Петербург: ВСЕГЕИ, 2016. С. 76–78.
60. Зыкин В.С., Зыкина В.С., Маликов Д.Г., Смолянинова Л.Г., Кузьмина О.Б. Новые данные по стратиграфии нижнего и среднего плейстоцена юга Западно-Сибирской равнины // Геология и геофизика. 2021. Т. 62. № 12. С. 1654–1671.
61. Зыкина В.С., Зыкин В.С. Лессово-почвенная последовательность и эволюция природной среды и климата Западной Сибири в плейстоцене. Новосибирск: Гео. 2012. 477 с.
62. Калмыков Н.П. Местонахождение Удунга (Западное Забайкалье, Россия): геология и фауна млекопитающих раннего плиоцена // Отечественная геология. 2017. № 2. С. 76–82.
63. Круковер А.А. Четвертичные микротериофауны приледниковой и внеледниковой зон Западной Сибири. Диссертация канд. геол.-мин. наук. Новосибирск: 1992. 379 с.
64. Кузьмина О.Б., Волкова В.С., Гнибиденко З.Н., Лебедева Н.К. Микрофоссилии и магнитостратиграфия верхнемеловых и кайнозойских отложений юго-восточной части Западно-Сибирской равнины // Геология и геофизика. 2003. Т. 44. № 4. С. 348–363.
65. Лискун И.Г., Бадамгарав Д. Литология кайнозоя Монголии. Москва: Наука, 1977.

66. Лопатин А.В. Бобр *Trogotherium cuvieri* (Castoridae, Rodentia) из плейстоцена Центральной Якутии // Доклады Российской академии наук. Науки о Земле. 2025. Т. 522. № 1. С. 69–73. DOI: 10.31857/S2686739725050085
67. Маликов Д.Г., Голованов С.Е. Млекопитающие позднего неоплейстоцена Предалтайской равнины по материалам разреза Новосуртаевка // Геология и минерально-сырьевые ресурсы Сибири. 2022. №4. С. 14–21. DOI: 10.20403/2078-0575-2022-4-14-21
68. Мартынов В.А. Стратиграфическая схема четвертичных отложений южной части Западно-Сибирской низменности // Труды Межведомственного совещания по стратиграфии Сибири. Ленинград: Гостоптехиздат, 1957. С. 471–484.
69. Мац В.Д., Покатилов А.Г., Попова С.М., Кравчинский А.Я., Кулагина Н.В., Шимараева М.К. Плиоцен и плейстоцен Среднего Байкала. Новосибирск: Наука, 1982. 193 с.
70. Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание четвертое. Принят Международным союзом биологических наук: Пер. с англ. и фр. Второе, исправленное издание русского перевода. Москва: Тов-во научных изданий КМК, 2004. 223 с.
71. Оводов Н.Д., Мартынович Н.В. Цокор (*Myospalax myospalax* Laxm.) в средней Азии // Материалы VII научно–практической и методической конференции, посвященной 100–летию Красноярского отдела РГО. Красноярск: Красноярский государственный педагогический университет им. В. П. Астафьева, 2001. С. 154–156.
72. Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 5. Москва: Издательство АН СССР, 1947. 812 с.
73. Павленко М.В., Кораблев В.П., Цвирка М.В. Генетическая дифференциация и систематика цокоров востока России: сравнение периферических популяций маньчжурского цокора (*Myospalax psilurus*, Rodentia, Spalacidae) // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 7. С. 906–916. DOI: 10.7868/S0044513414070137
74. Панасенко В.Е., Тиунов М.П. Население мелких млекопитающих (Mammalia: Eulipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) на южном Сихотэ-Алине в позднем плейстоцене и голоцене // Вестник ДВО РАН. 2010. № 6. Р. 60–66.
75. Певзнер М.А., Вангенгейм Э.А., Жегалло В.И., Зажигин В.С., Лискун И.Г. Корреляция отложений позднего неогена Центральной Азии и Европы по палеомагнитным и биостратиграфическим данным // Известия Академии наук СССР, серия геологическая. 1982. № 6. С. 5–16.
76. Плиоцен и плейстоцен Волго-Уральской области. Москва: Наука, 1981. 176 с.

77. Покатилов А.Г. Стратиграфия кайнозоя Евразии (палеонтологическое обоснование). Иркутск: ИрГТУ, 2012. 304 с.
78. Пузаченко А.Ю., Маркова А.К. Эволюция разнообразия млекопитающих в позднем плейстоцене – среднем голоцене горных регионов Северной Евразии: между двумя межледниковьями // Известия РАН. Серия Биологическая. 2020. №2. С. 158–176.
79. Пузаченко А.Ю., Павленко М.В., Кораблев В.П. Морфометрическая изменчивость черепа цокоров (Rodentia, Myospalacinae) // Зоологический журнал. 2009. №1. С. 92–112.
80. Русанов Г.Г., Орлова Л.А. Радиоуглеродные датировки (СОАН) Горного Алтая и Предалтайской равнины. Бийск: ФБГОУ ВПО “АГАО”, 2013. 291 с.
81. Сизов А.В., Клементьев А.М., Фролов П.Д., Тесаков А.С., Зеленков Н.В., Сыромятникова Е.В., Никулина Е.Д., Бурова В.В.// Фундаментальные проблемы квартера: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы X Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Москва: ГЕОС, 2017. С. 383–384.
82. Сотникова М.В. Позднеплиоценовые Mustelidae из местонахождения Шамар (МНР) // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. 1980. № 50. С. 138–145.
83. Сухов В.П. Мелкие млекопитающие тираспольского фаунистического комплекса низовья р. Белой (по разрезу Чуй-Атасево) // Вопросы стратиграфии и корреляции плиоценовых и плейстоценовых отложений северной и южной частей Предуралья. Уфа: Академия наук СССР, Башкирский филиал, 1976. С. 4–40.
84. Сухов В.П. Мелкие позвоночные // Фауна и флора Симбугино (опорный разрез акчагыла и апшерона Башкирии). Москва: Наука, 1977. С. 121–139.
85. Сухов В.П. Позднеплиоценовые мелкие млекопитающие Аккулаевского местонахождения в Башкирии. Москва: Наука, 1970. 94 с.
86. Сычевская Е.К. Пресноводная ихтиофауны неогене Монголии. Москва: Наука, 1989. 144 с.
87. Тесаков А.С. Биостратиграфия среднего плиоцена – эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим). Москва: Наука, 2004. 247 с.
88. Тесаков А.С. Эволюция фаун мелких млекопитающих и континентальная биостратиграфия позднего кайнозоя юга Восточной Европы и Западной Азии. Диссертация канд. геол-мин. наук. Москва: 2021. 167 с.
89. Унифицированная региональная стратиграфическая схема четвертичных отложений Западно-Сибирской равнины: Объяснительная записка. Новосибирск: СНИИГГиМС, 2000. 64 с.

90. Цвирка М.В., Павленко М.В., Кораблев В.П. Генетическое разнообразие и дифференциация периферических популяций цокоров Востока России // Конференция с международным участием «Регионы нового освоения: теоретические и практические вопросы изучения и сохранения биологического и ландшафтного разнообразия». Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 2012. С. 177–182.
91. Черский И.Д. Даурский *Myospalax* Laxm. (*Siphneus* Brants) как самостоятельный вид: *Myospalax dybowskii* // Bulletin de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou. 1873. Т. 46. С. 430–443.
92. Черский И.Д. Описание коллекции послетретичных млекопитающих животных, собранных Ново-Сибирскою экспедициею 1885–86 г. Санкт–Петербург: Императорская Академия Наук, 1891. 712 с.
93. Яхимович В.Л., Немкова В.К. Стратиграфия // Фауна и флора Симбугино (опорный разрез акчагыла и апшерона Башкирии). Москва: Наука, 1977. С. 4–34.
94. Яхимович В.Л., Немкова В.К., Сиднев А.В., Сулейманова Г.А., Хабибуллина Г.А., Щербакова Т.И., Яковлев А.Г. Плейстоцен Предуралья. Москва: Наука, 1987. 113 с.
95. Abramson N., Skalon E., Bondareva O., Bodrov S., Petrova T., Dvoyashov I. Resolving rapid radiation of voles and lemmings (Arvicolinae: Cricetinae, Rodentia) with QuaddRAD Sequencing and Transcriptome Analysis // Diversity. 2025. V. 17. № 1. P. 1–21. DOI: 10.3390/d17010061
96. Adams D.C., Rohlf R.J., Slice D.E. Geometric morphometrics: ten years of progress following the ‘revolution’ // The Italian Journal of Zoology 2004. vol. 71. pp. 5–16.
97. Andrenko O.V., Ovodov N.D., Zazhigin V.S., Chekha V.P. Quaternary rodents of the NE part of the Altai–Sayan mountain region // Quaternary of Siberia: quaternary geology, palaeontology and palaeolithic archaeology. Prague: Czech Geological Survey, 1999. pp. 117–118.
98. Agadjanian A. Danukalova G. (2002). Small mammals from the Middle Pliocene of the southern Fore-Urals // Volume of Abstracts of the INQUA SEQS – 2002 Conferense. Ufa: Institute of Geology Ufimian Scientific Centre RAS, 2002. pp. 12–13.
99. Allen G.M. The mammals of China and Mongolia // Natural History of Central Asia. 1938. vol 11. № 1. pp. 1–620.
100. Alexeeva N.V. Overview of Myospalacids (Cricetidae, Myospalacinae) from Transbaikalia // Beiträge zur Paläontologie. 2006. № 30. pp. 1–4.
101. Alexeeva N.V., Erbajeva M.A., Sen S. Geology and fauna, and preliminary correlation of sediments of the main Late Cenozoic sites or the Transbaikal area // Quaternary International. 2001. vol. 80. pp. 93–100.

102. Alexeeva N.V., Erbajeva M.A. Diversity of Late Neogene – Pleistocene small mammals of the Baikalian region and implications for paleoenvironment and biostratigraphy: An overview // *Quaternary International*. 2008. vol. 179. pp. 190–195. DOI:10.1016/j.quaint.2007.10.011
103. Arkhipov S.A., Volkova V.S., Zolnikov I.D., Zykina V.S., Krukover A.A., Kul'kova L.A. Chapter 4: West Siberia // *Cenozoic Climatic and Environmental Changes in Russia* (V. 382). Washington: Geological Society of America, 2005. pp. 67–88. DOI: 10.1130/0-8137-2382-5.67
104. Bazhenova Yu.A., Pavlenko M.V. Distribution of Zokors (*Myospalax*, Rodentia) in Transbaikalia // *Biology Bulletin*. 2020. vol. 47. № 9. pp. 1235–1244. DOI: 10.1134/S1062359020090034
105. Brandt J.F. Beiträge zur nähern Kenntniss der Säugethiere Russland's. St. Pétersbourg: Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg, 1855. pp. 365.
106. Brandt J.F. Nouvelles recherches sur les restes de mammifères trouvés dans des cavernes dans l'Altai // *Bulletin de L'Academie Imperiale des Sciences de St.- Pétersbourg*. 1871. vol. 15. pp. 147–202.
107. Bruijn H. de, Bosma A.A., Wessels W. Are the Rhizomyinae and the Spalacinae closely related? Contradistinctive conclusions between genetics and palaeontology // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. 2015 vol. 95. pp. 257–269. DOI: 10.1007/s12549-015-0195-y
108. Bruijn P. de, Langeveld B.W., Bruijn I.A.W. de, Berg R. van den, Lister A.M. *Trogontherium cuvieri* Fischer, 1814 is the valid name for the Eurasian giant beaver // *Bulletin of Zoological Nomenclature*. 2024. vol. 81. pp. 172–178.
109. Butkauskas D., Starodubaitė M., Potapov M., Potapova O., Abramov S., Litvinov Y. Phylogenetic relationships between zokors *Myospalax* (Mammalia, Rodentia) determined on the basis of morphometric and molecular analyses // *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences*. 2020. vol. 74. № 1. pp. 25–34. DOI: 10.2478/prolas-2020-0005
110. Cai B.Q., Zheng S.-H., Liddicoat J.C., Li Q. Review of the litho-, bio-, and chronostratigraphy in the Nihewan Basin, Hebei, China // *Fossil Mammals of Asia-Neogene Biostratigraphy and Chronology*. New York: Columbia University Press, 2013. P. 218–242.
111. Cohen K.M., Finney S.C., Gibbard P.L., Fan J.-X. The ICS International Chronostratigraphic Chart (2013; updated)// *Episodes*. 2024. vol. 36. pp. 199–204.
112. Cuvier M.F. Des dents des mammifères considérées comme caractères zoologiques. Paris: F. G. Levrault, 1825. P. 258.

113. Danukalova G., Osipova E., Yakovlev A., Kurmanov R. Biostratigraphy of the Early Pleistocene (Palaeopleistocene) deposits of the Southern Fore-Urals, Russia // *Quaternary International*. 2019. vol. 534. pp. 73–88. DOI: 10.1016/j.quaint.2018.11.026
114. Danukalova G., Yakovlev A., Osipova E., Kurmanov R., van Kolfschoten T. Biostratigraphy of the early Middle Pleistocene of the Southern Fore-Urals. *Quaternary International*. 2016. vol. 420. pp. 115–135. DOI: 10.1016/j.quaint.2015.09.087
115. Desmarest M.A.G. *Mammalogie ou description des espèces de mammalifères*. Paris: Chez Mme Veuve Agasse, Imprimeur-Libraire, 1820. P. 556.
116. Deng T. Chinese Neogene mammal biochronology // *Vertebrata Palasiatica*. 2006. vol. 44. pp. 143–163.
117. Gervais P. *Histoire naturelle des mammifères, avec l'indication de leurs moeurs, et de leurs rapports avec les arts, le commerce et l'agriculture*. Paris: L. Curmer, 1874. P. 420.
118. **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 (SJР). 1.25 п.л., личный вклад – 80%.
119. **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%.
120. **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%.
121. **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%.
122. Erbajeva M.A., Alexeeva N.V. Pliocene and Pleistocene biostratigraphic succession of Transbaikalia with emphasis on small mammals // *Quaternary International*. 2000. vol. 68. pp. 67–75.
123. Erbajeva M., Alexeeva N., Khenzykhenova F. Pliocene Small mammals from the Udunga site of the Trans baikal area // *Coloquios de Paleontología*. 2003. vol. 1. pp. 133–145.

124. Erbajeva M.A., Khenzykhenova F.I., Alexeeva N.V. Aridization of the Transbaikalia in the context of global events during the Pleistocene and its effect on the evolution of small mammals // Quaternary International. 2013. vol. 284. pp. 45–52. DOI: 10.1016/j.quaint.2011.12.024
125. Eisenmann V., Kuznetsova T. Early Pleistocene equids (Mammalia, Perissodactyla) of Nalaikha, Mongolia, and the emergence of modern *Equus* Linnaeus, 1758 // Geodiversitas. 2004. vol. 26. № 3. pp. 535–561.
126. Ezquerro L., Luzón A., Simón J.L., Liesa, C.L.. A review of the European Neogene Mammal zones from integration of litho-, bio- and magnetostratigraphy in the Teruel Basin // Earth-Science Reviews. 2022. vol. 234. P. 104223. DOI: 10.1016/j.earscirev.2022.104223
127. Fabre P.-H., Hautier L., Douzery E. A synopsis of rodent molecular phylogenetics, systematics, and biogeography // Evolution of the Rodents Advances in Phylogeny, Functional Morphology and Development. Cambridge: Cambridge University Press, 2015. pp. 19–69 DOI: 10.1017/CBO9781107360150.003
128. Fischer G. Lettre à Son Excellence Monsieur le Comte Alexandre de Stroganoff, sur le *Trogontherium*, animal fossile et inconnu, de son cabinet. Moscow: Imprimerie de l'Université Impériale, 1809. P. 11.
129. Fischer G. Zoognosia tabulis synopticis illustrata. Quadrupedum reliquorum, Cetorum et Monotrymatum descriptionem continens. Volumen tertium. Moscow: Typis Nicolai Sergeidis Vsevolozsky, 1814. P. 734.
130. Fisher de Waldheim G.I. Recherches sur les ossemens fossils de la Russie // Nouveaux memoires de la societe imperiale des naturalists de Moscou. 1834. vol.3. pp. 281–298.
131. Flynn L.J., Wu W.-Y. Dynamic Small Mammal Assemblages of Yushe Basin // Late Cenozoic Yushe Basin, Shanxi Province, China: Geology and fossil mammals. vol. 2: Small mammal fossils of Yushe Basin. New York and London: Springer Dordrecht Heidelberg, 2017. pp. 205–215.
132. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. vol. 4. № 1. pp. 4–9.
133. He Y., Hu S., Ge D., Yang Q., Connor T., Zhou C. Evolutionary history of Spalacidae inferred from fossil occurrences and molecular phylogeny // Mammal Review. 2020. vol. 50. pp. 11–24. DOI: 10.1111/mam.12170
134. Hernandez Fernandez M., Azanza B., Alvarez Sierra M.A. Iberian Plio-Pleistocene biochronology: micromammalian evidence for MNs and ELMA's calibration in southwestern Europe // Journal of quaternary science. 2004. vol. 19 pp. 605–616. DOI: 10.1002/jqs.862

135. Jansa S.A., Weksler M. Phylogeny of muroid rodents: Relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2004. vol. 31. pp. 256–276.
136. Jansa S.A., Giarla T.C., Lim B.K. The phylogenetic position of the rodent genus *Typhlomys* and the geographic origin of Muroidea // *Journal of Mammalogy*. 2009. vol. 90. № 5. pp. 1083–1094. DOI: 10.1644/08-MAMM-A-318.1
137. Kawamura Y., Takai M. Pliocene lagomorphs and rodents from Udunga, Transbaikalia, eastern Russia // *Asian Paleoprimateology*. 2009. vol. 5. pp. 15–44.
138. Koenigswald W. von. Heterochronies in morphology and schmelzmuster of hypsodont molars in the Muroidea (Rodentia) // *Quaternary International*. 1993. vol. 19. pp. 57–61.
139. Koenigswald, W. von. Diversity of hypsodont teeth in mammalian dentitions: construction and classification // *Palaeontographica A*. 2011. vol. 294. pp. 63–94.
140. Kretzoi M. Zwei Myospalaciden aus Nordchina // *Vertebrata Hungarica*. 1961. vol. 3. pp 123–137.
141. Krukover A. Quaternary arvicolid faunas of the southern West Siberian Plain // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*. 2007. № 259. pp. 93–98.
142. Lawrence M.A. A fossil *Myospalax* cranium (Muridae, Rodentia) from Shanxi, China, with observations on Zokor relationships // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1991. vol. 206. pp. 261–286.
143. Laxmann E. Sibirische briefe, herausgegeben von August Ludwig Schlozer. Gottingen: J. C. Dieterich, 1769. P. 106.
144. Laxmann E. Beschreibung des Thicres: *Mus Myospalax*, palmis maximis, cauda brevi, oculis admodum parvis // *Schwedischen Akademie der Wissenschaften Abhandlungen aus der Naturlehre, Haushaltungskunst und Mechanik*. 1773. vol. 35. pp. 126–130.
145. Leroy P. Observations on living Chinese mole-rats // *Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biology*. 1941. vol. 10. pp. 167–193.
146. Li H. *Myospalacinae* // *Fauna Sinica, Mammalia*, V. 6 Rodentia, Part III: Cricetidae. Beijing: Science Press, 2000. pp. 148–178.
147. Li Q., Wang X. Into Tibet: An Early Pliocene dispersal of fossil zokor (Rodentia: Spalacidae) from Mongolian Plateau to the hinterland of Tibetan Plateau // *PLoS ONE*. 2015. vol. 10. № 12. P. e0144993 DOI: 10.1371/journal.pone.0144993
148. Lilljeborg, W.. *Systematisk Öfversigt af de Gnagande Däggdjuren, Glires*. Uppsala: Kongliga Akademiska Boktryckeriet, 1866. P. 59.

149. Liu X., Zhang S., Cai Z., Kuang Z., Wan N., Wang Y., Mao L., An X., Li F., Feng T., Liang X., Qiao Z., Nevo E., Li K. Genomic insights into zokors' phylogeny and speciation in China // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2022. vol. 119. № 19. P. e2121819119. DOI: 10.1073/pnas.2121819119
150. Liu Y., Zhang T., He Y., Wang X., Pan X., Xu R., Liao R., Peng B., Zhou C., Liu S., Re-interpreting the origin and diversification of the rodent genus *Eospalax* (Spalacidae, Rodentia) with description of a new species // Zoological Journal of the Linnean Society. 2025. vol. 205. № 3. P. zlaf136. DOI: 10.1093/zoolinlean/zlaf136
151. Liu L.P., Zheng S.-H., Cui N., Wang L.-H. Myospalacines (Cricetidae, Rodentia) from the Miocene-Pliocene red clay section near Dongwan Village, Qin'an, Gansu, China and the classification of Myospalacinae // Vertebrata PalAsiatica. 2013. vol. 51. № 3. pp. 211–241.
152. Liu L.P., Zheng S.-H., Cui N., Wang L.-H. Rootless myospalacines from Upper Pliocene to Lower Pleistocene of Wenwanggou section, Lingtai, Gansu // Vertebrata PalAsiatica. 2014. vol. 52. № 4. pp. 440–466.
153. Loy A. Morphometrics and theriology. Homage to Marco Corti // Hystrix. 2007. vol. 18. pp. 115–136.
154. Mein P. Updating of MN Zones // European Neogene Mammal Chronology. NATO ASI Series, V. 180. Boston: Springer, 1990. pp. 73–90. DOI: 10.1007/978-1-4899-2513-8_6
155. Michaux J., Reyes A., Catzeflis F. Evolutionary history of the most speciose mammals: molecular phylogeny of muroid rodents // Molecular Biology and Evolution. 2001. vol. 18. pp. 2017–2031.
156. Miller G.S. Revised determinations of some Tertiary mammals from Mongolia // Palaeontologia Sinica, Series C. 1927. vol. 5. № 2. pp. 1–20.
157. Miller G. S., Gidley J. W. Synopsis of the supergeneric groups of Rodents // Journal of the Washington Academy of Sciences. 1918. vol. 8. № 13. pp. 431–448.
158. Milne-Edwards A. Recherches pour servir a l'histoire naturelle des mammiferes. Paris: Libraire de L'académie de médecine, 1868–1874. P. 394.
159. Nehring A. 1883. Über eine fossile *Siphneus*-Art (*Siphneus arvicolinus* n. sp.) aus lacustrinen Ablagerungen am oberen Hoangho // Sitzungs-Berichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin. 1883. vol. 2. pp. 19–24.
160. Nikol'skii A.A. Temperature Niche of the Altai Zokor *Myospalax myospalax* Laxmann (1773) // Russian Journal of Ecology. 2008. vol. 7. № 39. pp. 530–536.
161. Norris R.W., Zhou K.Y., Zhou C.Q., Yang G., William Kilpatrick C., Honeycutt R.L. The phylogenetic position of the zokors (Myospalacinae) and comments on the families

- of muroids (Rodentia) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2004. vol. 31. № 3. pp. 972–978.
162. Pallas P.S. *Novae species quadrupedum e glirum ordine cum illustratio nibus variis complurium ex hoc ordine animalium*. Erlangen: W. Waltheri, 1778. P. 388.
 163. Pallas P.S. *Zoographia Rosso-Asiatica, sistens omnium animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentibus maribus observatorum recensionem, domicilia, mores et descriptiones, anatomen atque icones plurimorum. Volumen primum*. Petropoli: Academia scientiarum impress, 1811. P. 646.
 164. Puzachenko A.Y., Pavlenko M.V., Korablev V.P., Tsvirka M.V. Karyotype, genetic and morphological variability in north China zokor, *Myospalax psilurus* (Rodentia, Spalacidae, Myospalacinae) // *Russian Journal of Theriology*. 2013. vol. 13. pp. 27–46.
 165. Pei W.C. On a collection of mammalian fossils from Chiachiashan near Tangshan // *Bulletin of the Geological Society of China*. 1930. vol. 9. № 4. pp. 371–377.
 166. Pei W.C. On the mammalian remains from Locality 3 at Choukoutien // *Palaeontologia Sinica, Series C*. 1936. vol. 7. № 5. pp. 1–120.
 167. Pei W.C. New fossil material and artifacts collected from the Choukoutien region during the years 1937 to 1939 // *Bulletin of the Geological Society of China*. 1939. vol. 19. № 3. pp. 207–234.
 168. Qiu Z.D. *Middle Miocene micromammalian fauna from Tunggur, Nei Mongol*. Beijing: Science Press, 1996. P. 216.
 169. Qin C., Wang Y., Liu S., Song Y., Jin C. First discovery of fossil *Episiphneus* (Myospalacinae, Rodentia) from Northeast China // *Quaternary International*. 2021. vol. 591. № 2. pp. 59–69. DOI: 10.1016/j.quaint.2020.05.040
 170. Qiu Z.D., Li Q. *Neogene rodents from central Nei Mongol*. Beijing: Science Press, 2016. P. 682.
 171. Reig O.A. A new fossil genus of South American cricetid rodents allied to *Wiedomys*, with an assessment of the Sigmodontinae // *Journal of Zoology*. 1980. vol. 192. pp. 257–281. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1980.tb04233.x
 172. Rohlf F.J. The tps series of software // *Hystrix*. 2015. vol. 26. pp. 9–12. DOI: 10.4404/hystrix-26.1-11264
 173. Rohlf F.J., Marcus L.F. A revolution in morphometrics // *Trends in Ecology and Evolution*. 1993. vol. 8. pp. 129–132.
 174. Schlosser M. Tertiary vertebrates from Mongolia // *Palaeontologia Sinica, Series C*. 1924. vol. 1. № 1. pp. 1–119.

175. Shlukov A.I., Shakhovets S.A., Voskovskaya L.T., Iyashenko M.G. A criticism of standard TL dating technology // *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research Section B: Beam Interactions with Materials and Atoms*. 1993. vol. 73. pp. 373–381.
176. Sizov A.V., Sotnikova M.V., Sokolov S.A., Yakimova A.A., Tesakov A.S., Vislobokova I.A., Zelenkov N.V., Simakova A.N., Yushin K.I., Batsaikhan Ts. A New Perspective on the Age and Geological Structure of the Neogene Vertebrate Locality Khyargas Nuur 2 (Northwestern Mongolia) // *Geodynamics and Tectonophysics*. 2024. vol. 15. № 6. pp. 0791. DOI:10.5800/GT-2024-15-6-0791
177. Sotnikova M., Rook L. Dispersal of the Canini (Mammalia, Canidae: Caninae) across Eurasia during the Late Miocene to Early Pleistocene // *Quaternary International*. 2010. vol. 212. pp. 86–97.
178. Stepan S.J., Schenk J.J. Muroid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates // *PLoS One*. 2017. vol. 12. P. e0183070. DOI: 10.1371/journal.pone.0183070
179. Storch G., Zazhigin V.S. Taxonomy and phylogeny of the *Paranousorex* lineage, Neogene of Eurasia (Mammalia: Soricidae: Anousoricini). *Paläontologische Zeitschrift*. 1996. vol. 70. pp. 257–268. DOI: 10.1007/BF02988282
180. Teilhard de Chardin P. Description de mammifères tertiaires de Chine et de Mongolie // *Annales de Paleontologie*. 1926. vol. 15. pp. 1–51.
181. Teilhard de Chardin P. The fossils from Locality 18 near Peking // *Palaeontologia Sinica*, New Ser C. 1940. vol. 9. pp. 1–100.
182. Teilhard de Chardin P. New rodents of the Pliocene and lower Pleistocene of North China // *Publication de l'Institut de Geo-Biologie, Pekin*. 1942. vol. 9. pp. 1–100.
183. Teilhard de Chardin P., Young C.C. Fossil mammals from the late Cenozoic of Northern China // *Palaeontologia Sinica*, Series C. 1931. vol. 9. № 1. pp. 1–88.
184. Thomas O. On the genera of Rodents. An attempt to bring up to date the arrangement of the order // *Proceedings of the Zoology Society of London*. 1896. pp. 1012–1028.
185. Tsvirka M.V., Pavlenko M.V., Korablev V.P. Genetic diversity and phylogenetic relationships in the zokor subfamily *Myospalacinae* (Rodentia, Muridae) inferred from RAPD-PCR // *Russian Journal of Genetics*. 2011. vol. 47, No 2. pp. 205–215. DOI: 10.1134/S1022795411010169
186. Tesakov A.S., Ivanova A.V., Bondarev A.A., Sizov A.V., Yakimova A.A., Trofimova S.S., Frolov P.D., Kurshakov S.V., Dorogov A.L., Sorokin A.D. Early Pliocene biotic locality Novaya Livenka in south of Western Siberia (Russia): Palynology, plant

- macrofossils, molluscs, small mammals, and biochronology // Fossil Imprint. 2024. vol. 80. № 2. pp. 239–257. DOI: 10.37520/fi.2024.019
187. Vasilyan D., Zazhigin V.S., Böhme M. Neogene amphibians and reptiles (Caudata, Anura, Gekkota, Lacertilia, and Testudines) from the south of Western Siberia, Russia, and Northeastern Kazakhstan // PeerJ. 2017. vol. 5. P. e3025. DOI: 10.7717/peerj.3025
 188. Voyta L.L., Golenishchev F.N., Tiunov M. Far Eastern grey voles *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) from Medvezhyi Klyk cave Late Pleistocene–Holocene deposits, Primorskii Kray, Russia // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2019. vol. 323. pp. 313–346. DOI: 10.31610/trudyzin/2019.323.3.313
 189. Weber G.W., Bookstein F.L. Virtual anthropology: A guide to a new interdisciplinary field. Vienna: Springer, 2011. P. 423.
 190. Wilson D.E., Reeder D.M. Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference. (3rd edition.). Maryland: Johns Hopkins University Press, 2005. P. 2142.
 191. Yakovlev A., Danukalova G., Kurmanov R., Osipova E. Biostratigraphy of the late Early Pleistocene (Eopleistocene) of the Southern Fore-Urals region (Russia). Quaternary International. 2019. vol. 513. P. 124–140. DOI: 10.1016/j.quaint.2018.12.024
 192. Young C.C. Fossile Nagetiere aus Nord-China // Palaeontologia Sinica, Series C. 1927. vol. 5. № 3. pp. 1–82.
 193. Young C.C. On the fossil vertebrate remains from Localities 2, 7 and 8 at Choukoutien // Palaeontologia Sinica, Series C. 1932. vol. 7. № 3. pp. 1–24.
 194. Young C.C. On the Insectivora, Chiroptera, Rodentia and Primates other than Sinanthropus from Locality 1 in Choukoutien // Palaeontologia Sinica, Series C. 1934. vol. 8. № 3. pp. 1–160.
 195. Young C.C. Miscellaneous mammalian fossils from Shansi and Honan // Palaeontologia Sinica, Series C. 1935. vol. 9. № 2. pp. 1–56.
 196. Zazhigin V.S. New genus of Cricetodontinae (Rodentia: Cricetidae) from the Late Miocene of Kazakhstan // Russian Journal of Theriology. 2003. vol. 2, № 2. pp. 65–69.
 197. 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. Импа́кт-фа́ктор 1.9 (JIF). 1.50 п.л., личный вклад – 50%.
 198. Zazhigin V.S., Voyta L.L. Northern Asian Pliocene–Pleistocene *beremendiin* shrews (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae): a description of material from Russia (Siberia), Kazakhstan, and Mongolia and the paleobiology of *Beremendia* // Journal of Paleontology. 2019. vol. 93. № 6. pp. 1234–1257. DOI:10.1017/jpa.2019.51

199. Zelenkov N., Palastrova E., Martynovich N., Klementiev A., Sizov A., Volkova N. A tiny duck (*Sibirionetta formozovi* sp. nov.), a giant grey partridge (*Titanoperdix felixi* gen. et sp. nov.), a new rail (*Porzana payevskyi* sp. nov.), and other birds from the Early Pleistocene of Baikalian Siberia // Biological Communications. 2023. vol. 68. № 4. pp. 261–272. DOI: 10.21638/spbu03.2023.406
200. Zhang T., Lei M.-L., Zhou H., Chen Z.-Z., Shi P. Phylogenetic relationships of the zokor genus *Eospalax* (Mammalia, Rodentia, Spalacidae) inferred from whole-genome analyses, with description of a new species endemic to Hengduan Mountains // Zoological Research. 2022. vol. 43. № 3. pp. 331–342. DOI: 10.24272/j.issn.2095-8137.2022.045
201. Zheng S.-H. 1994. Classification and evolution of the Siphneidae // Rodent and Lagomorph Families of Asian Origins and Diversification. Kyoto: National Science Museum Monographs, 1994. № 8. pp. 57–76.
202. Zheng S.-H. Evolution of the Mesosiphneinae (Siphneidae, Rodentia) and environmental change // Evidence for evolution-essays in honor of prof. Chungchien Young on the hundredth anniversary of his birth. Beijing: China Ocean Press, 1997. pp. 137–150.
203. Zheng S. The zokors of Yushe Basin // Late Cenozoic Yushe Basin, Shanxi Province, China: Geology and fossil mammals. vol. 2: Small mammal fossils of Yushe Basin. New York and London: Springer Dordrecht Heidelberg, 2017. pp. 89–121.
204. Zheng S.-H., Zhang Z.Q., Cui N. On some species of *Prosiphneus* (Siphneidae, Rodentia) and the origin of Siphneidae. *Vertebrata Palasiatica*. 2004. vol. 42. № 4. pp. 297–315.
205. Zheng S.-H., Zhang Y.-Q., Cui N. Fossil Arvicolinae and Myospalacinae of China. Beijing: Science Press, 2024. P. 476.
206. Zheng S.-H., Zhang Z.-Q. Late Miocene – Early Pleistocene micromammals from Wenwanggou of Lingtai, Gansu, China // *Vertebrata Palasiatica*. 2000. vol. 38. № 1. pp. 58–71.
207. Zheng S.-H., Zhang Z.-Q. Late Miocene – Early Pleistocene biostratigraphy of the Leijiahe area, Lingtai, Gansu // *Vertebrata Palasiatica*. 2001. vol. 39. № 3. pp. 215–228.
208. Zykina V.S., Zykina V.S., Zazhigin V.S. Issues in separating and correlating Pliocene and Quaternary sediments of Southwestern Siberia // *Archaeology, Ethnology and Anthropology of Eurasia*. 2007. vol. 30. pp. 24–40.