

УДК 569.32(571.1)“624”

## НАСТОЯЩИЕ ЛЕММИНГИ (LEMMINI, ARVICOLINAE, RODENTIA) ЭОПЛЕЙСТОЦЕНА (КАЛАБРИЯ) СЕВЕРА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2025 Е. А. Маркова<sup>а,\*</sup>, А. В. Бородин<sup>а, б,\*\*</sup>

<sup>а</sup> Институт экологии растений и животных УрО РАН,  
ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия

<sup>б</sup> Уральский федеральный университет, пр-т Ленина, 51, Екатеринбург, 620075 Россия

\* e-mail: emrk@yandex.ru

\*\* e-mail: bor@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 14.07.2024

После доработки 25.11.2024

Принята к публикации 28.11.2024

Сопоставлены морфологические характеристики зубов и нижних челюстей *Lemmus* cf. *sibiricus* скородумского фаунистического комплекса эоплейстоцена Западной Сибири с аналогичными характеристиками современных и ископаемых Lemmini Европы и Азии (по коллекционным и литературным данным) с целью оценки возможности уточнения таксономической принадлежности и определения места рассматриваемой формы в эволюционной истории палеарктических Lemmini. Использованы сравнительно-морфологические подходы, основанные на качественных признаках и линейных промерах щечных зубов и традиционно используемые для таксономической диагностики представителей трибы. Показано, что по сочетанию апоморфных и плезиоморфных признаков лемминги из скородумского фаунистического комплекса эоплейстоцена Западной Сибири занимают промежуточное положение между более древними *L. kowalskii* и современным видом *Lemmus sibiricus*. По такому промежуточному положению между предковой широко распространенной формой и современными региональными таксонами рода *Lemmus* западносибирские эоплейстоценовые лемминги соответствуют восточносибирскому *L. sheri* Abramson, 1992. Отличия эоплейстоценовых форм от *L. kowalskii* прослеживаются отчетливо и отражают эволюционные изменения щечных зубов, связанные с переходом эоплейстоценовых форм на более высокий уровень специализации к бриофагии. В то же время морфологическое сходство западно- и восточносибирских эоплейстоценовых леммингов друг с другом не выше, чем сходство каждой из региональных форм с современными *Lemmus*, обитающими в том же регионе. Поэтому можно предполагать, что в пределах евразийского ареала эоплейстоценовых *Lemmus* могла наблюдаться географическая дифференциация, сопоставимая по уровню межрегиональных различий с дифференциацией в пределах области распространения современного рода *Lemmus*. Сочетание сходства по одним признакам и различий по другим, наиболее вероятно, отражает мозаичные морфологические изменения в масштабах обширного эоплейстоценового ареала одной и той же формы, возможно, политипического таксона, которого по праву приоритета следует обозначать как *Lemmus sheri* Abramson, 1992. Учитывая наличие региональных особенностей, целесообразно обозначать эоплейстоценовых леммингов олерской свиты Восточной Сибири как *L. sheri* sensu stricto, а леммингов из скородумского фаунистического комплекса Западной Сибири — относить к политипическому таксону *L. sheri* sensu lato.

**Ключевые слова:** таксономия, эволюция, четвертичный период, калабрийский ярус

**DOI:** 10.31857/S0044513425020089, **EDN:** ssmmqr

Триба Lemmini Miller, 1896 — одна из сложных в таксономическом отношении групп в подсемействе Arvicolinae, состав и видовую структуру которой трактуют по-разному (Königswald, Martin, 1984; Wilson, Reeder, 2005; Абрамсон, Лисовский, 2012; Kryštufek, Shenbrot, 2022). В составе трибы три

современных рода. Монотипический род *Myopus* с единственным видом *M. schisticolor* распространен в бореальной зоне Евразии, род *Synaptomys* включает два североамериканских вида бореальных и широколиственных лесов и род *Lemmus* распространен циркумполярно и включает, по разным

трактовкам, от двух до шести видов высоких широт Голарктики (Абрамсон, Лисовский, 2012; Kryštufek, Shenbrot, 2022).

Будучи известны в палеонтологической летописи с конца раннего плиоцена (порядка 4 млн лет назад), представители трибы уже на ранних этапах своей эволюции отличаются рядом морфологических особенностей зубов, что позволяет уверенно их идентифицировать даже по фрагментарным остаткам (Fejfar, Repenning, 1998; Fejfar et al., 2011). Морфологическая специфика Lemmini обусловлена уникальным для млекопитающих направлением трофической специализации — приспособлением к питанию зелеными мхами. Настоящие, лесные и болотные лемминги не просто способны питаться мхами, но и зависят от этого типа корма (Rodgers, Lewis, 1986; Eskelinen, 2004; Soinen et al., 2013; Glime, 2018; Baltensperger et al., 2022). Сходство трофической специализации и образа жизни, с одной стороны, обширные ареалы и внутривидовая изменчивость — с другой, обуславливают тот факт, что традиционные морфологические признаки недостаточно эффективны при диагностике не только видов, но и родов трибы. Например, современные *Lemmus* и *Myopus* хорошо различимы по окраске и размерам, но по краниальным и одонтологическим признакам могут быть идентифицированы только при наличии серий, позволяющих соотнести наблюдаемые различия с масштабами внутривидовой изменчивости (Chaline et al., 1988, 1989; Смирнов и др., 1997; Хензыхенова, 2003; Tiunov, Panasenکو, 2010; Arbez et al., 2021).

Как и систематику современных форм, палеонтологическую летопись Lemmini трактуют также не всегда однозначно. Для ранних (плиоценовых) этапов расцвета группы данные по Европе и Сибири единичны (Fejfar, Repenning, 1998; Fejfar et al., 2011; Tesakov, Bondarev, 2021). Для плейстоцена (= эоплейстоцен + неоплейстоцен российской стратиграфической шкалы) севера Евразии известно достаточно много местонахождений с остатками Lemmini, но геологические периоды в разных регионах охарактеризованы неравномерно и детальность описания эволюционной истории, а также используемые морфологические критерии диагностики зачастую различны. Для эоплейстоцена Восточной Сибири описан вид *Lemmus sheri* Abramson, 1992, который рассматривают как промежуточное звено в эволюции от широко распространенного евразийского *L. kowalskii* к современному *L. amurensis* (Abramson, 1992). В Европе для эоплейстоцена пока не выделено отдельной эволюционной стадии, а переход от *L. kowalskii* к современным *Lemmus* реконструируют как постепенный, с возможным существованием переходной формы, например: *P. europeaeus* (чарнотий

(плиоцен)) — *L. kowalskii* (вилланий (палеоплейстоцен)) — *Lemmus* sp. (бихарий (эоплейстоцен и нижний неоплейстоцен)) — современные *Lemmus lemmus* (Carls, Rabeder, 1988). То есть как в Европе, так и в Восточной Сибири *L. kowalskii* рассматривают как раннечетвертичного (палеоплейстоценового) предка современных представителей рода *Lemmus* (Carls, Rabeder, 1988; Abramson, Nadachowski, 2001; Maul, Markova, 2007), отделенного от современного таксона переходной формой. Хронологический интервал распространения этой переходной формы охватывал эоплейстоцен, но был ли это один широко распространенный евразийский вид или несколько аллопатрических таксонов — остается неясным.

В среднем и позднем плейстоцене Европы и Азии были обнаружены также остатки, близкие по морфологии к современному роду *Myopus* — по пропорциям жевательной поверхности щечных зубов (Chaline et al., 1989; Roberts, Parfitt, 1999; Tiunov, Panasenکو, 2010), а также особенностям зубов и черепа (Kowalski, Hasegawa, 1976). Недавно с использованием геометрической морфометрии было показано, что контуры жевательной поверхности *L. kowalskii* из европейских местонахождений также могут демонстрировать сходство с *Myopus*, что позволило авторам усомниться в валидности таксона *L. kowalskii* (Arbez et al., 2024).

Накопившиеся противоречия в интерпретациях ископаемой летописи Lemmini в разных регионах Евразии указывают на необходимость ревизии и межрегионального сопоставления палеонтологических данных с применением единых методик и в масштабах, сопоставимых с широкими ареалами представителей трибы. Первым этапом такого сопоставления может быть выделение ключевых временных интервалов в истории группы, когда ее представители были наиболее широко распространены и многочисленны, что позволило бы использовать максимально возможное разнообразие морфологических критериев идентификации.

В центральной части северной Евразии Lemmini были распространены на протяжении всей своей эволюционной истории (Сухов, 1977; Зажигин, 1980; Смирнов и др., 1986; Круковер, 1992; Borodin, 1996; Tesakov, Bondarev, 2021). Наиболее многочисленными остатки этой группы становятся с эоплейстоцена (вторая половина раннего плейстоцена международной шкалы). В частности, с этого времени Lemmini становятся неотъемлемым компонентом и одной из наиболее многочисленных групп в фаунистических комплексах центральной и северной частей Западной Сибири (Смирнов и др., 1986; Круковер, 1992; Бородин и др., 2019).

Эоплейстоценовая ископаемая летопись Lemmini в Западной Сибири охарактеризована

по материалам из местонахождений, приуроченных к относительно небольшой по площади территории в центральной части равнины. Территориальная приуроченность находок эоплейстоценовых Lemmini в Западной Сибири обусловлена неравномерной сохранностью геологических отложений этого возраста (Зыкин и др., 2000), а также широтным градиентом условий среды того времени с выраженной природной зональностью (Borodin, 1996). Если на юге Западно-Сибирской равнины эоплейстоценовые отложения распространены широко, то в ее центральной части они фрагментарны, а на севере достоверно не известны (Зыкин и др., 2000). В центральной части равнины расположено несколько местонахождений эоплейстоценовой фауны в нижнем течении Иртыша недалеко от населенных пунктов Надцы, Крапива, Скородум, Романово и Усть-Ишим (Смирнов и др., 1986; Круковер, 1992; Borodin, 1996; Бондарев и др., 2018). Описан эоплейстоценовый скородумский фаунистический комплекс (Бородин и др., 2019), который существенно отличается от фаун южной части Западной Сибири (Зажигин, 1980; Krukov, 2007) и Южного Зауралья (Borodin et al., 2019). В составе скородумского комплекса, в отличие от более южных степных фаун, присутствуют лемминги, и доля Lemmini составляет порядка 15%. Их остатки определены по открытой номенклатуре как *Lemmus* cf. *sibiricus*, и высказано предположение, что нижеиртышские настоящие лемминги эоплейстоцена могли принадлежать форме, отличавшейся от *Lemmus sibiricus* как морфологически, так и экологически (Смирнов и др., 1986). Однако сопоставление эоплейстоценовых *Lemmus* cf. *sibiricus* Западной Сибири с синхронными формами Восточной Сибири и Европы до сих пор не было проведено.

В данной работе сопоставлены морфологические характеристики *Lemmus* cf. *sibiricus* скородумского фаунистического комплекса эоплейстоцена Западной Сибири и современных и ископаемых Lemmini Европы и Азии (по коллекционным и литературным данным) с целью оценки возможности уточнения таксономической принадлежности и определения места рассматриваемой формы в эволюционной истории палеарктических Lemmini.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

По материалам коллекций лаборатории филогенетики и биохронологии ИЭРиЖ УрО РАН изучены остатки *Lemmus* cf. *sibiricus* из местонахождений Западной Сибири: Скородум а ( $N = 183$ ), а' ( $N = 36$ ), Скородум с ( $N = 138$ ) и Романово 1с ( $N = 291$ ) (Смирнов и др., 1986). Материал представлен преимущественно изолированными зубами. В местонахождениях Скородум а, с

обнаружены также поврежденные нижние челюсти с зубами. Фрагменты черепов не обнаружены. Остатки происходят из косослоистых линз разнозернистого песка с большим количеством глинистых окатышей и гальки кристаллических пород, залегающих на отложениях туртасской (Скородум) и абросимовской (Романово) свит.

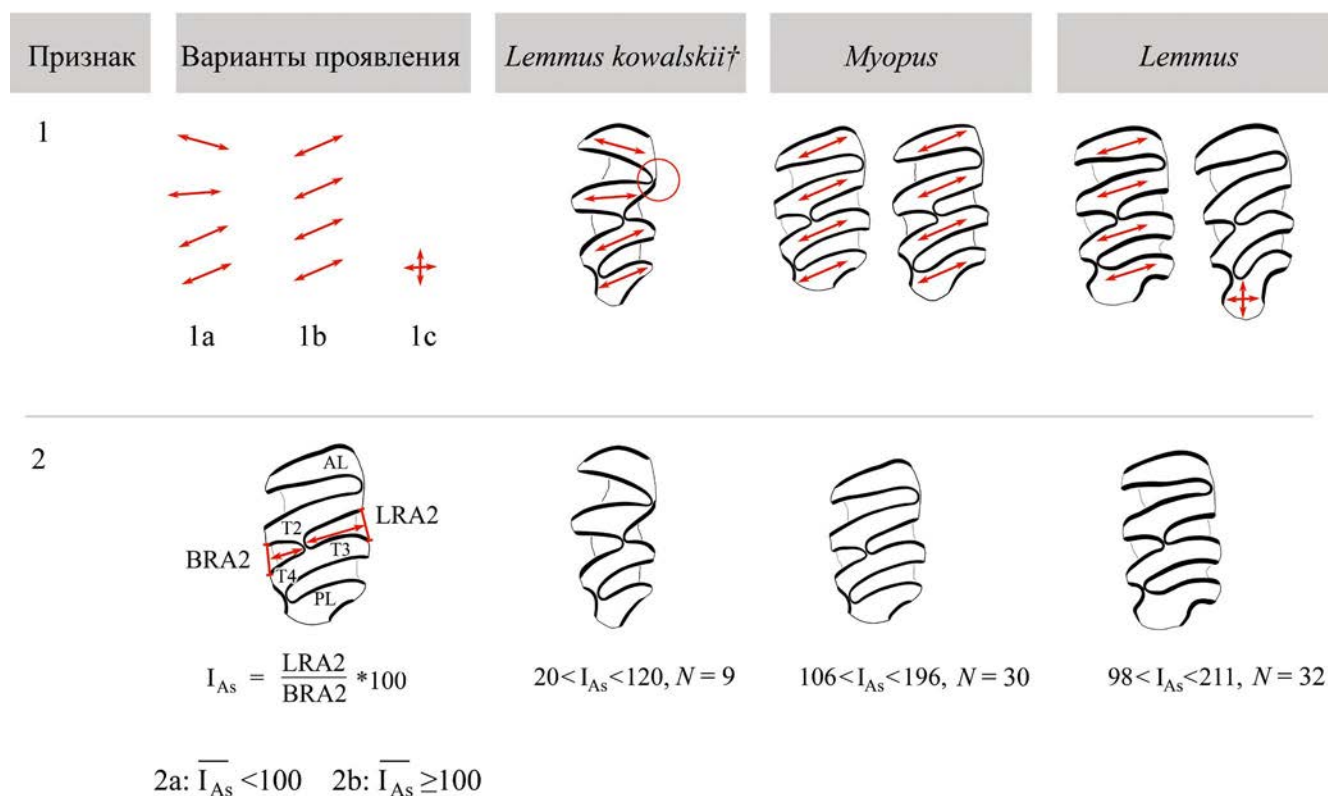
В качестве сравнительного эоплейстоценового материала изучены щечные зубы Lemmini из отложений олерской свиты Колымской низменности (Восточная Сибирь). В анализ включены материалы из двух местонахождений: стратотип свиты на реке Большая Чукочьа, обн. 21, обр. 2–21 (коллекция ГИН РАН № 835) и разрез на реке Крестовка, обн. 6, пробы КЛО-6 – КЛО-11, 613, образец 66 (коллекция ГИН РАН № 1097). При проверке тафономической однородности ископаемых выборок для каждого экземпляра оценено соответствие видовому описанию *Lemmus sheri* Abramson, 1992 и проведено сравнение с видовыми диагнозами и описаниями доэоплейстоценовых Lemmini (Сухов, 1977; Kowalski, 1977; Carls, Rabeder, 1988 и др.).

Сравнительный материал по современным *Myopus shisticolor* и *Lemmus sibiricus* включал остеологические коллекции с территории Северного Предуралья и Западной Сибири, описанные в предыдущей публикации (Маркова и др., 2018) и хранящиеся в Музее ИЭРиЖ УрО РАН. Сравнительный материал по современным представителям рода *Lemmus* с территорий вне области распространения *L. sibiricus* рассматривали по опубликованным данным (Abramson, 1993; Ponomarev et al., 2015).

Морфологию вымерших форм Lemmini доэоплейстоценового возраста рассматривали по опубликованным данным (Сухов, 1977; Kowalski, 1977; Carls, Rabeder, 1988; Harrison et al., 1989; Fejfar, Repenning, 1998; Takken Beijersbergen, 2006; Tesakov, Bondarev, 2021). В анализ включены следующие евразийские таксоны: род *Tobienia* Fejfar et Repenning, 1998, род *Pliotomys* Sukhov, 1976 (= *Praesynaptomys* Kowalski, 1977), *Lemmus kowalskii* Carls et Rabeder, 1988, *Lemmus sheri* Abramson, 1992.

В качестве морфологических критериев диагностики использовали признаки, включенные в видовые диагнозы вымерших форм (Сухов, 1977; Kowalski, 1977; Carls, Rabeder, 1988; Abramson, 1992; Fejfar, Repenning, 1998; Abramson, Nadachowski, 2001; Tesakov, Bondarev, 2021), а также качественные и количественные подходы, позволяющие дифференцировать современные роды *Lemmus*, *Myopus*, *Synaptomys* по морфологическим признакам (Chaline et al., 1988, 1989; Смирнов и др., 1997; Бородин, 2009; Маркова и др., 2018).

Из множества признаков, позволяющих дифференцировать современные и ископаемые формы, были отобраны те, которые позволяют ввести



**Рис. 1.** Схема оценки признаков, дифференцирующих *L. kowalskii* от современных палеарктических *Lemmus* и *Myopus* по строению МЗ. 1 – Варианты ориентации лофов МЗ: 1a – верхние (мезиальные) лофы ориентированы под углом к нижним (дистальным); 1b – лофы условно параллельны, т.е. через них можно провести четыре параллельные линии, и структур, нарушающих лофодонтный план, нет; 1c – лофы условно параллельны и присутствует непарная дистальная призма. Прямые стрелки – лофы, скрещенные стрелки – непарная дистальная призма (= пятка МЗ), круглая рамка – место смыкания AL и T2 (T2 имеет форму треугольника) у *L. kowalskii* при плезиоморфном варианте ориентации лофов 1a. 2 – Асимметрия входящих углов МЗ, оцениваемая по значениям индекса  $I_{As}$ . Стрелками показана схема измерения входящих углов – лингвального LRA2 и буккального BRA2. Варианты проявления признаков: 1a, 2a – плезиоморфные; 1b, 1c, 2b – апоморфные.

разграничительные критерии, применимые на практике. Так, признаки 1 и 2 сформулированы на основании описанных ранее отличий МЗ палеоплейстоценового *L. kowalskii* от современных палеарктических Lemmini (Carls, Rabeder, 1988). Проанализировав изменчивость современных родов *Lemmus* и *Myopus* по признакам, дифференцирующим их от *L. kowalskii*, мы выделили два наиболее наглядных и устойчиво проявляющихся: ориентация лофов МЗ (признак 1) и асимметрия МЗ, определяющаяся по лингвальному vs буккальному положению места соединения средней пары лофов (признак 2). Признаки 1 и 2 позволяют установить плезиоморфные и апоморфные варианты строения МЗ (рис. 1).

**Признак 1** (ориентация лофов МЗ). Оценивали на качественном уровне, отмечая присутствие либо отсутствие у сравниваемых форм одного из трех вариантов – 1a, 1b, 1c. Вариант 1a – лофодонтный МЗ, в котором верхние лофы не параллельны нижним, свойствен *L. kowalskii*. Вариант 1b характерен

для современных *Lemmus* и *Myopus*. При таком варианте через все лофы МЗ можно провести параллельные линии так, как это показано на рисунке (рис. 1, 1b). К варианту 1c относили такие МЗ, на которых помимо субпараллельных лофов имеется также достаточно массивный дистальный элемент – так называемая пятка (рис. 1, 1c). Вариант 1c у *Myopus* не обнаружен, но является обычным у современных *Lemmus*. Следует отметить, что у ювенильных и молодых особей современных *Lemmus* и *Myopus* мезиальный лоф, соответствующий призме AL, может быть не параллелен остальным, и лишь по мере роста зуба его положение становится типичным для современных форм. Важной отличительной чертой плезиоморфного варианта 1a является смыкание эмалевых граней призмы T2 в треугольник (рис. 1, круглая рамка).

**Признак 2** (асимметрия входящих углов МЗ). Признак 2 отражает положение места соединения призм T2 (= паракон) с парой T3–T4

(= гипокон-метакон), которое может быть смещено к лингвальному краю зуба (лингвальная асимметрия) или расположено по центру таким образом, что лингвальный входящий угол LRA2 и буккальный входящий угол BRA2 приблизительно равны (симметричны). Признак оценивали количественно путем измерения соотношения глубин  $LRA2/BRA2 \cdot 100$  (здесь и далее это соотношение обозначается как индекс асимметрии  $I_{As}$ ).

**Признак 3** (относительная ширина M3). Отношение ширины к длине —  $W/L \cdot 100$  (здесь и далее индекс  $I_w$ ) — индекс, который позволяет дифференцировать современных представителей Lemmini до рода с точностью в среднем 88% (Смирнов и др., 1997) и который используется для определения ископаемых остатков (например, Tiunov, Papasenko, 2010). Проверка точности диагностики на современном материале (27 M3 лесного и 48 M3 сибирского леммингов Урала и Западной Сибири) показала, что значения индекса ширины M3 от 54 до 57 являются общими и встречаются у обоих видов, доля ошибочной классификации — не более 12%.

**Признак 4** (линейные измерения m3). Многомерный анализ метрических признаков позволяет дифференцировать современных *Lemmus* и *Myopus* по конфигурации щечных зубов, из которых третий нижний моляр (m3) наиболее информативен и позволяют классифицировать современных *Lemmus lemmus* и *Myopus schisticolor* в 94% случаев (Chaline et al., 1988, 1989). В данной работе мы используем значения дискриминантной функции Y6, вычисленной по семи линейным измерениям m3 (Chaline et al., 1988). Для проверки эффективности дискриминантной функции Y6 нами были проведены измерения десяти молодых, взрослых и старых экземпляров современных *Lemmus sibiricus* и *Myopus schisticolor* Урала и Западной Сибири. Рассчитанные значения дискриминантной функции Y6 для всех тестовых экземпляров m3 современных видов соответствовали их видовой принадлежности (по отношению к пороговому значению: *Myopus* < -7.144 < *Lemmus*).

**Признаки 5a, 5b, 5c** — ранги сложности щечных зубов m3, M3 и m1 (выделение рангов по: Маркова и др., 2018). Сравнение проводили по рангам сложности m1 и M3, поскольку по ним наблюдаются различия современных *L. sibiricus* и *M. schisticolor*. Для сравнения частот рангов сложности наиболее вариабельных зубов — m3 и M3 (признаки 5a и 5b) — использовали критерий Животовского (1979). Для морфологически стабильного m1 учитывали присутствие или отсутствие упрощенных вариаций в пределах ранга -1 (в данной работе обозначается как признак 5c (=m1\_rank-1 sensu Маркова и др., 2018)).

**Признак 6** — абсолютные размеры m1 в миллиметрах. Признак используется для иллюстрации размерных различий ископаемых Lemmini (например, Kowalski, 1977) и позволяет выделять мелкие формы (средняя длина m1 менее 3 мм) и крупные (средняя длина m1 более 3 мм).

**Признак 7** — положение альвеолярной части нижнего резца (Kowalski, Hasegawa, 1976; Kowalski, 1977; Бородин, 2009). Признак применим для идентификации нижних челюстей взрослых и старых особей родов *Lemmus* и *Myopus*. У современных *Myopus* альвеолярная вершина резца не заходит назад дальше конца альвеолы m2 (т.е. его последней петли), вне зависимости от возраста животного. У взрослых и старых особей *Lemmus* альвеолярная вершина резца доходит до альвеолы m3 — ее передней или средней части (Бородин, 2009). Анализ того, как этот признак применяют на практике (Kowalski, Hasegawa, 1976; Abramson, 1992), показывает, что взрослые особи, альвеолярная часть нижнего резца которых 1) заходит дальше начала альвеолы m3, могут быть отнесены к роду *Lemmus*, 2) не доходит до начала альвеолы m3, могут быть отнесены к *Myopus*. Если альвеолярный конец резца расположен на уровне начала альвеолы m3, то родовая диагностика затруднительна.

Метрические признаки оценивали в программе TPSdig по оцифрованным изображениям — фотографиям (для коллекционных материалов) и рисункам неповрежденных экземпляров (для сравнительных данных по вымершим формам Lemmini).

Расчеты проводили в пакете программ Statistica 8.0. Распределения значений признаков проверяли на соответствие нормальному распределению с использованием критерия Колмогорова-Смирнова. Для признаков 3 и 4, распределения значений которых статистически не отличались от нормального, сравнение выборочных средних проводили с использованием параметрического t-критерия Стьюдента, оценку равенства дисперсий — с использованием F-критерия Фишера. В случаях неравенства дисперсий для сравнения значений признаков дополнительно использовали непараметрический U-критерий Манна-Уитни с целью выявления возможного негативного влияния несоблюдения условия гомогенности дисперсий на результаты сравнения параметрическим критерием.

Для обозначения элементов зубов использована терминология ван дер Мейлена (van der Meulen, 1973).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Оценка однородности ископаемых выборок  
эоплейстоценовых леммингов

В образцах из местонахождений Чукочьа, Скородум а, с и Романово 1с не обнаружено экземпляров, соответствующих морфологическим характеристикам доэоплейстоценовых Lemmini. Единичные экземпляры m3 и m1, для которых не прослеживается соответствия эволюционному уровню *L. sheri*, были обнаружены в местонахождении Крестовка. В образцах КЛО-6, КЛО-7, 613. В образце КЛО-6 присутствует № 711, близкий к *S. (P.) mimomiformis* Suchov (Фауна и флора Симбугино, табл. LIII, экземпляр 7). В образце КЛО-7 встречен m1 № 752, который по размерам и общей конфигурации также близок к *S. (P.) mimomiformis* Suchov, но выглядит еще более примитивным за счет того, что лингвальные дентиновые тракты на T1 и T3 не доходят до жевательной поверхности. Возможность отсутствия дентиновых трактов на вершинах внутренних треугольников зуба отмечена также для *P. europaeus* (Kowalski, 1977). Размеры m1 № 752 абсолютно идентичны таковым у *S. mimomiformis* (L = 2.65 мм, W = 1.15 мм) и мельче, чем у *Lemmus sheri* (длина жевательной поверхности этого m1 даже меньше, чем у ювенильного m1 № 753 из того же образца КЛО-7). Перечисленные экземпляры были исключены из анализа как перетолщенные (наиболее вероятно — из более древних слоев кутуях, где обнаружены остатки *Synaptomys* (cf. *Pliotomys*) sp. (Стратиграфия ..., 1982)).

Выборки из местонахождений Романово 1с и Скородум не отличались друг от друга по большинству признаков, доступных для сравнения. Исключение — признак 7, т.к. челюсти с зубами не обнаружены в местонахождении Романово 1с. Распределения метрических признаков в совокупных выборках из этих местонахождений не отличались от нормального. Это подтверждает отмеченную ранее морфологическую однородность настоящих леммингов скородумского фаунистического комплекса (Смирнов и др., 1986). Для удобства визуализации эоплейстоценовые выборки из местонахождений Скородум а, а', с и Романово 1с были объединены.

Сравнение эоплейстоценовых леммингов  
Западной Сибири с современными  
и вымершими Lemmini Палеарктики

**Признак 1.** Вариация 1а в западносибирских эоплейстоценовых выборках (Скородум и Романово) не встречается, хотя у 11% экземпляров дистальная грань AL направлена слегка вверх, что можно считать промежуточным вариантом между 1а и 1b; при этом T2 не замкнут в треугольник ни у одного из экземпляров. Вариация 1b

в выборках из Скородума и Романово составляет более 55%. Экземпляры с массивной пяткой (1с) составляют в западносибирских эоплейстоценовых местонахождениях 28%, в восточносибирских — 29%. У современного сибирского лемминга такие вариации составляют более 50%, у лесного не встречаются.

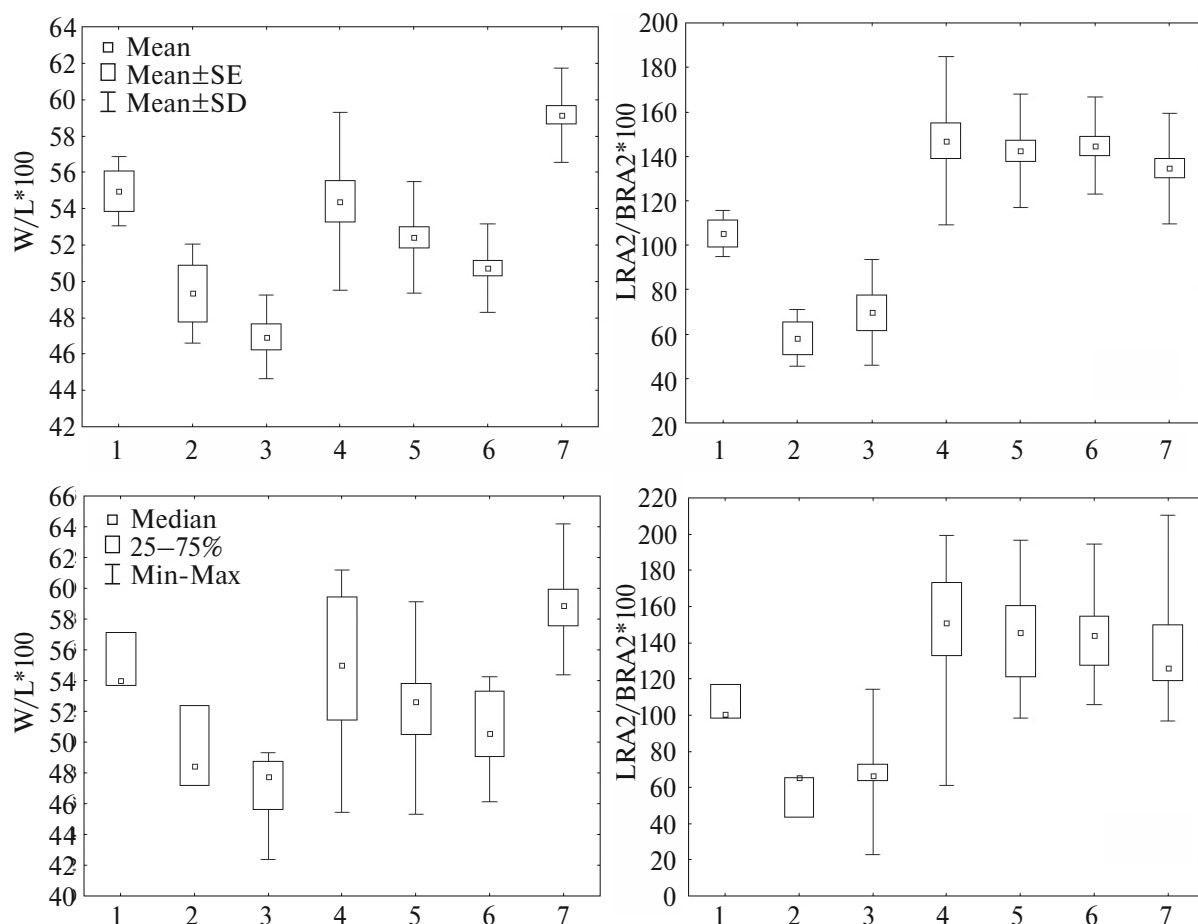
**Признак 2.** По индексу  $I_{As}$  ( $M3\_LRA2/BRA2*100$ ) лемминги из Скородума и Романово не отличаются ни от *L. sheri*, ни от современных родов *Myopus* и *Lemmus*, тогда как отличия от более древних форм выражены отчетливо (рис. 2). Наиболее асимметричны M3 у рода *Pliotomys* и *L. kowalskii*. У лемминга Шера асимметричные варианты M3 встречаются единично, в местонахождениях Скородум и Романово асимметричные M3 отсутствуют.

**Признак 3.** Относительная ширина ( $I_w$ ) позволяет идентифицировать современные роды палеарктических леммингов на сериях зубов: у *Myopus* M3 относительно шире и короче, у *Lemmus* — относительно уже и длиннее (рис. 2–4). Лемминги из местонахождений Скородум и Романово статистически не отличались от лемминга Шера по значениям  $I_w$ , тогда как при всех остальных вариантах сравнений различия по этому индексу статистически значимы (табл. 1).

При сравнении с другими вымершими таксонами (рис. 2) становится очевидно, что пропорции M3 современного рода *Myopus* не характерны для эоплейстоценовых и более древних форм, включенных в анализ. Относительная ширина M3 у *Myopus* максимальна, а минимальные значения — у M3 *L. kowalskii* (рис. 2).

**Признак 4.** Значения дискриминантной функции Y6, вычисленные по семи измерениям m3 для западносибирских эоплейстоценовых леммингов и типовой серии *L. sheri*, показаны на рис. 5. Ископаемые выборки более изменчивы по значениям Y6, чем современные *Lemmus* и *Myopus*, что особенно сильно выражено для лемминга Шера (табл. 1). Лемминг Шера оказался чрезвычайно изменчив по значениям функции Y6: значения функции варьируются в пределах от –17.3 до 7.1, что включает интервалы современных *Lemmus* и *Myopus*. При этом средние значения статистически значимо различаются во всех вариантах сравнений, кроме сравнения выборки из скородумского комплекса Западной Сибири и современных *Lemmus sibiricus* ( $t = 0.12$ ,  $p = 0.904$ ). Один экземпляр из местонахождения Скородум по значениям функции Y6 попадает в размах изменчивости современных *Myopus* (рис. 5, 6).

**Признаки 5а, 5b, 5с.** Сравнение выборок по частотам рангов сложности наиболее переменных зубов — m3 и M3 (признаки 5а и 5b) — показано на рис. 7. Видно, что лемминги из Скородума



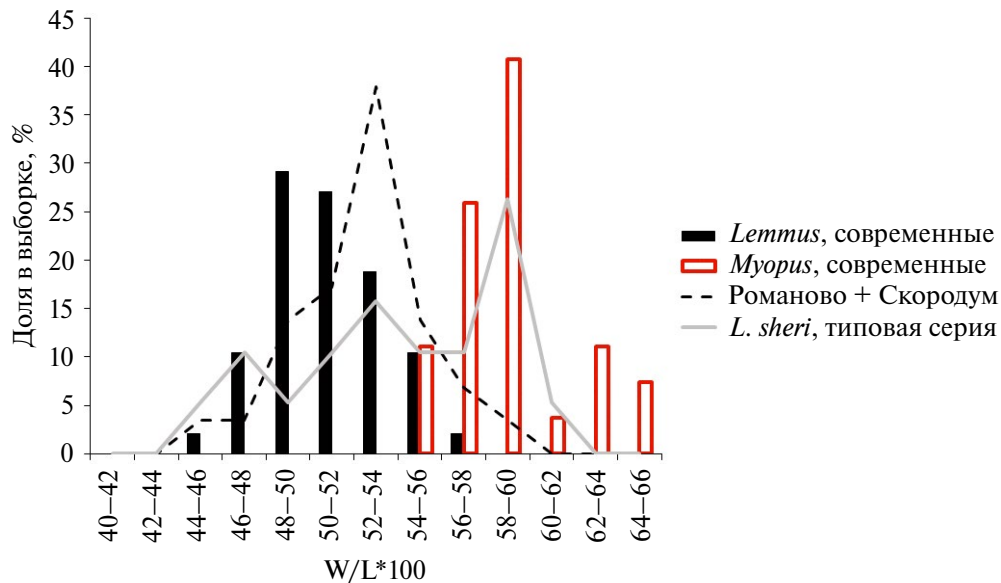
**Рис. 2.** Средние (mean) и медианные значения (median) индексов ширины жевательной поверхности,  $I_w$  ( $W/L \cdot 100$ ) и асимметрии входящих углов,  $I_{As}$  ( $LRA2/BRA2 \cdot 100$ ) третьего верхнего зуба у современных и ископаемых Lemmini Палеарктики (1 – *Tobienia kretzoi*,  $N = 3$  (Fejfar, Repenning, 1998); 2 – *Pliotomys mimomiformis*,  $N = 3$  (Rebielice Królewskie, Kowalski, 1977); 3 – *Lemmus kowalskii*,  $N = 9$  (Sternfeld (Carls, Rabeder, 1988) и Zamkowa Dolna (Kowalski, 1977)); 4 – *Lemmus sheri*, Крестовка,  $N = 21$  (Abramson, 1992); 5 – Скордун и Романово,  $N = 28$ ; 6 – *Lemmus sibiricus*,  $N = 32$  (Западная Сибирь, современные); 7 – *Myopus schisticolor*,  $N = 30$  (Северное Предуралье, современные)).

и Романово по сложности m3 и M3 близки более древнему леммингу Ковальского. Лемминг Шера по этой группе признаков более прогрессивен и по частотам рангов сложности m3 демонстрирует сходство с современным *Myopus schisticolor*, а по M3 – с современным *Lemmus sibiricus*. Вариация m1\_rank-1 (признак 5с) – упрощенный вариант m1 – встречается как у западносибирских (местонахождение Романово 1с), так и у восточносибирских леммингов единично (Крестовка, проба 613). У современных видов Западной Сибири эта вариация присутствует только у *Myopus* в качестве редкого признака. У *Lemmus sibiricus* в природе пока не обнаружена (Маркова и др., 2018).

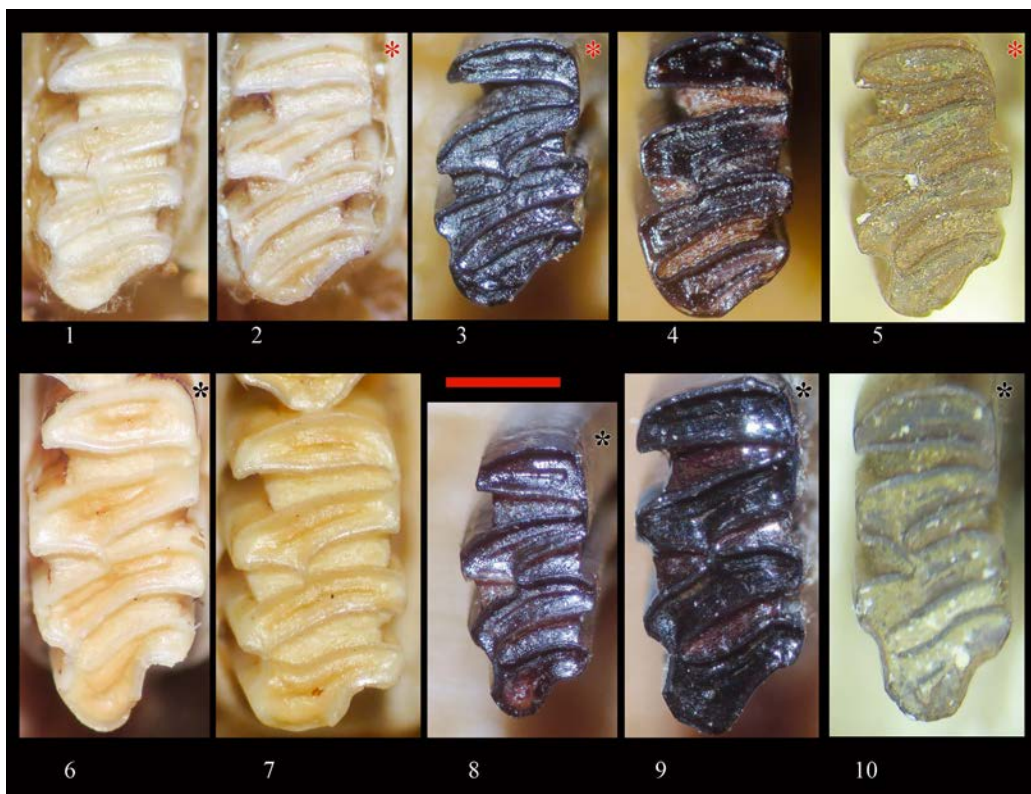
Если рассмотреть изменения сложности зубов во времени, то от предковых форм к современным прослеживается чередование эпизодов усложнения и упрощения жевательной поверхности.

На начальных этапах эволюции происходило упрощение контура зуба. На графике (рис. 7) это прослеживается по сдвигу модальных рангов сложности плиоценового рода *Pliotomys* влево по сравнению с родом *Tobienia*. В плейстоцене начинается усложнение зубов от уровня *L. kowalskii* до *L. sheri*. У современных *Lemmus* и *Myopus* число усложненных вариаций максимально. Однако у *Myopus* повышена также и частота встречаемости упрощенных вариаций. Вероятнее всего, накопление вариаций зубов с минимальными рангами сложности у *Myopus* является результатом вторичного упрощения, поскольку упрощенные варианты формируются иначе, чем это происходило у *Pliotomys*. Так, у *Myopus* в случае вторичного упрощения призма T3 сохраняет свою функцию (действуют обе режущие грани), а T2 имеет тенденцию к редукции. У *Pliotomys* T2 хорошо развита, а вместо





**Рис. 3.** Сравнение выборок из местонахождений Скородум и Романово (данные объединены) с типовой серией лемминга Шера и современными *Lemmus sibiricus* (Западная Сибирь) и *Myopus schisticolor* (Северное Предуралье) по значениям индекса относительной ширины жевательной поверхности МЗ,  $I_w$ .



**Рис. 4.** Примеры МЗ современных и ископаемых Lemmini с разными значениями индекса относительной ширины жевательной поверхности,  $I_w$  ( $W/L \cdot 100$ ): черные звездочки — значения индекса в интервале 46–50 (типично для *Lemmus*), красные звездочки — 58–60 (типично для *Myopus*), не отмечено звездочкой — интервал промежуточных значений индекса (56–58). Современные: 1 — *Myopus schisticolor*, Северное Предуралье, id 1929'17; 2 — *M. schisticolor*, Северное Предуралье, id 1746'17; 6 — *Lemmus sibiricus*, Тюменская обл., ИЭРиЖ 19981; 7 — *Lemmus sibiricus*, Тюменская обл., ИЭРиЖ 24522. Ископаемые: 3, 4, 8 — Романово 1с; 9 — Скородум а; 5, 10 — *L. sheri*, типовая серия, Крестовка, КЛО-6. Масштаб — 1 мм.



**Таблица 1.** Результаты попарных сравнений выборок современных (*M. schisticolor* и *L. sibiricus*) и эоплейстоценовых леммингов из местонахождений Западной (Скородум и Романово) и Восточной Сибири (*L. sheri*, Крестовка) по признакам 3 и 4

Сравниваемый параметр / критерии*	Выборки	<i>M. schisticolor</i>	<i>L. sibiricus</i>	Скородум**	<i>L. sheri</i>
Признак 3. Индекс относительной ширины МЗ, $I_w$					
Значения признака / t(U)	<i>M. schisticolor</i>	—	12.75	8.81	4.27 (123.0)
	<i>L. sibiricus</i>	<0.001	—	2.40	3.54 (158.0)
	Скородум	<0.001	0.020	—	1.71 (205.0)
	<i>L. sheri</i>	<0.001 (0.003)	0.001 (0.007)	n.s (n.s.)	—
Отношение дисперсий / F	<i>M. schisticolor</i>	—	1.13	1.40	3.59
	<i>L. sibiricus</i>	n.s.	—	1.58	4.05
	Скородум	n.s.	n.s.	—	2.56
	<i>L. sheri</i>	0.003	0.001	0.025	—
Признак 4. Линейные измерения m3 (дискриминантная функция Y6 по: Chaline et al., 1988)					
Значения признака / t(U)	<i>M. schisticolor</i>	—	13.08	9.83 (7.0)	4.27 (41.0)
	<i>L. sibiricus</i>	<0.001	—	0.12	3.36 (76.5)
	Скородум	<0.001 (<0.001)	n.s.	—	2.42
	<i>L. sheri</i>	<0.001 (0.002)	0.002 (0.007)	0.024	—
Отношение дисперсий / F	<i>M. schisticolor</i>	—	1.81	2.93	5.55
	<i>L. sibiricus</i>	n.s.	—	1.62	3.07
	Скородум	0.030	n.s.	—	1.89
	<i>L. sheri</i>	0.001	0.017	n.s.	—

Примечания. \* Критерии проверки статистических гипотез: t — критерий Стьюдента, U — критерий Манна–Уитни, F — критерий Фишера. \*\* Объединенная выборка из местонахождений Скородум и Романово 1с (для признака 3) и выборка из местонахождения Скородум (для признака 4). Над диагональю — значение критерия, под диагональю — значение вероятности  $p$  (n.s. —  $p \geq 0.05$ )

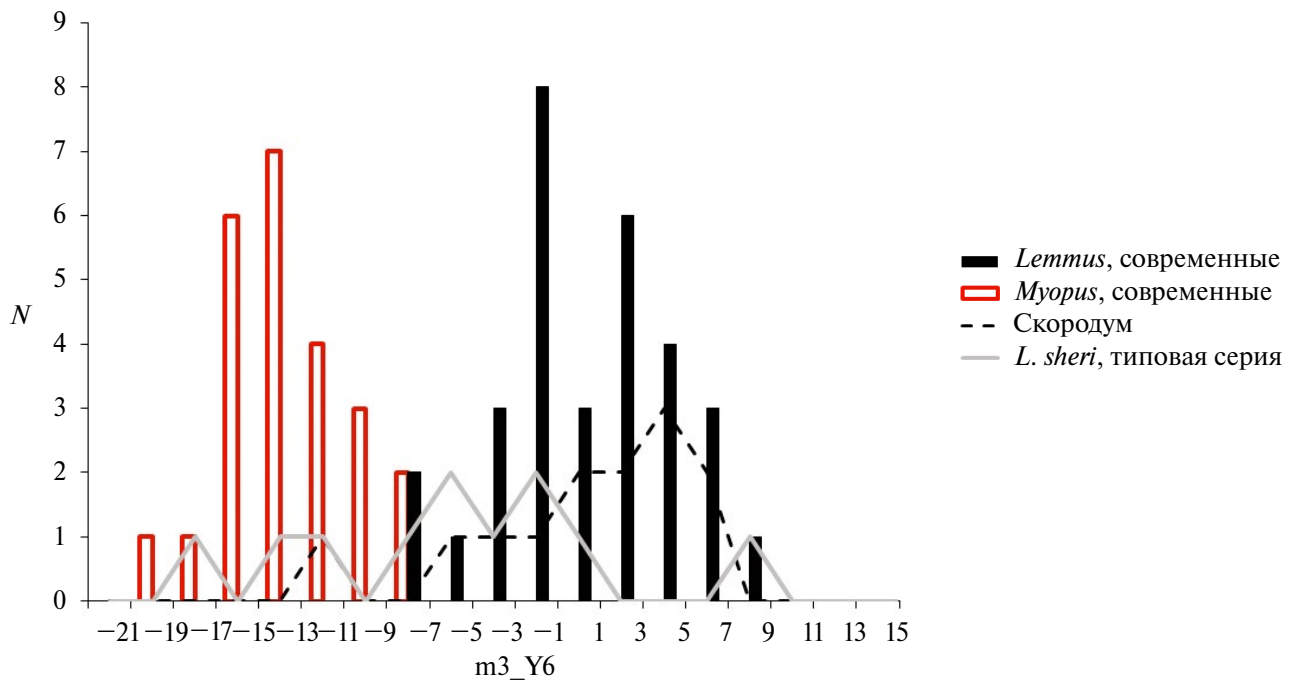
полноценной призмы ТЗ присутствует дентино-эмалевая стенка с одной режущей гранью.

**Признак 6: общие размеры (по m1).** Эоплейстоценовые лемминги, как западно-, так и восточно-сибирские, относятся к относительно крупноразмерным: средняя длина m1 составляет более 3 мм (Смирнов и др., 1986; Abramson, 1992). Это сопоставимо с современными представителями рода *Lemmus*, тогда как зубы *Myopus* мельче (как в среднем, так и по максимальным размерам).

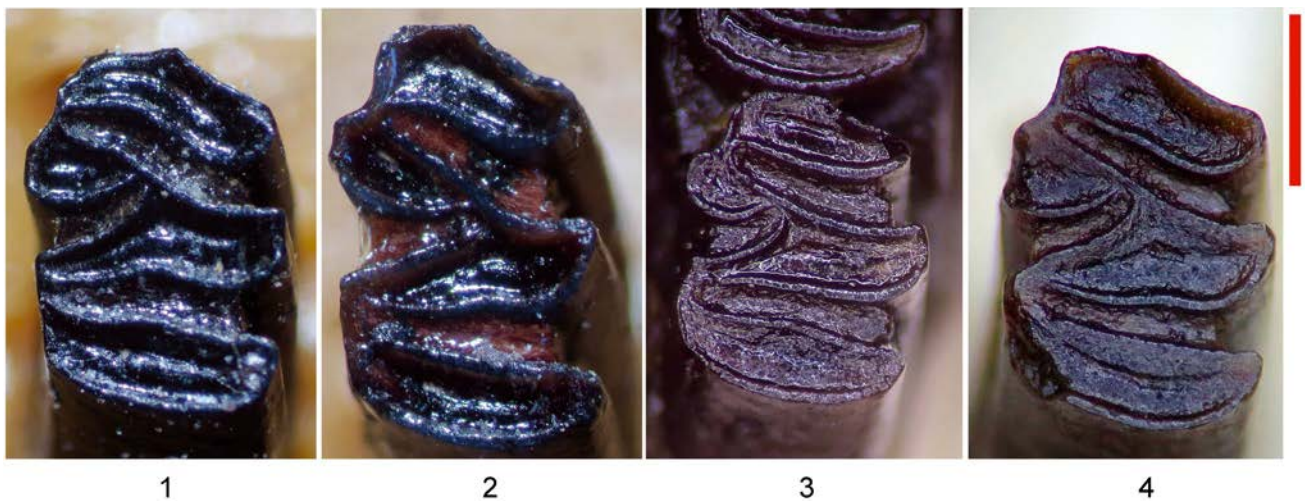
**Признак 7: положение альвеолярной вершины нижнего резца.** Нижние челюсти обнаружены в местонахождении Скородум (Скородум а и с), у трех особей сохранность материала позволяет проследить, что альвеола резца доходит до начала альвеолы m3 (рис. 8). Это положение альвеолярной вершины нижнего резца можно считать промежуточным для современных *Lemmus* и *Myopus*. У эоплейстоценового *L. sheri* альвеолярная вершина нижнего резца может быть расположена также на уровне начала альвеолы m3 либо расположена на уровне второй петли m3, что сближает *L. sheri* с современными *Lemmus* (Abramson, 1992).

### Обобщение результатов сравнения по всем признакам

Результаты сравнения эоплейстоценовых западно-сибирских леммингов (местонахождения Скородум и Романово) с современными и вымершими формами показаны на рис. 9. Максимальное число признаков, по которым наблюдается сходство, установлено для лемминга Шера и современного сибирского лемминга, а также между леммингом Шера и эоплейстоценовыми западносибирскими леммингами — эти выборки при попарных сравнениях оказались схожи по пяти признакам. Эоплейстоценовые западносибирские лемминги имеют также четыре общих признака с современным сибирским леммингом. Это указывает на справедливость отнесения леммингов из Скородума и Романово к роду *Lemmus*. Вместе с тем эоплейстоценовые лемминги Западной и Восточной Сибири сохраняют черты предковой формы — *L. kowalskii* — и наличие плезиоморфных черт отличает их от современных представителей рода *Lemmus*. В выборках из эоплейстоцена Восточной Сибири прослеживаются черты усложнения МЗ, сопоставимые с современным уровнем для *L. sibiricus*, но при этом



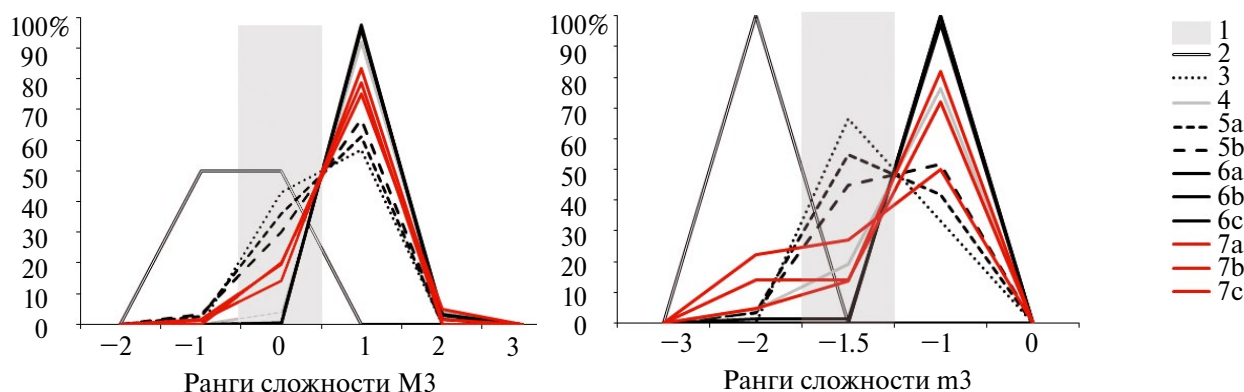
**Рис. 5.** Значения дискриминантной функции  $Y_6$ , вычисленные по семи измерениям  $m_3$  по коллекционным материалам из местонахождения Скородум ( $N = 13$ ) и типовой серии *L. sheri* ( $N=11$ ) в сравнении с современными *Lemmus* и *Myopus* (частоты для современных таксонов по: Chaline et al., 1988).



**Рис. 6.** Примеры  $m_3$  из местонахождения Скородум, для которых вычисленные значения дискриминантной функции  $Y_6$  минимальны (1) и максимальны (2) для изученной выборки (для сравнения —  $m_3$  *L. sheri*, соответствующие пропорциям *Myopus* (3) и *Lemmus* (4)). 1 — id 1, Скородум а,  $Y_6 = -12.6$ ; 2 — Скородум а, id 12,  $Y_6=5.5$ ; 3 — id 700, Крестовка, КЛО-6, голотип *L. sheri*; 4 — Крестовка, КЛО-10, обн. 6. Масштаб 1 мм.

у части экземпляров сохраняется предковая асимметрия входящих углов. В Западной Сибири лемминги этого временного интервала имеют простые моляры, близкие к молярам лемминга Ковальского, но топология коронки уже стабильна и асимметрия входящих углов LRA2 и BRA2 не прослеживается, что является

прогрессивной чертой. Наблюдаемые различия западносибирских и восточносибирских эоплейстоценовых леммингов, наиболее вероятно, отражают мозаичные морфологические изменения в масштабах обширного ареала одной и той же формы, возможно, политипического таксона.



**Рис. 7.** Сравнение плиоценовых, плейстоценовых и современных Lemmini по рангам сложности третьего верхнего и третьего нижнего моляров: 1 – модальный класс распределения рангов сложности базального рода *Tobienia*, плиоцен (по единичной находке: Tesakov, Bondarev, 2021); 2 – *Pliotomys*, плиоцен (Сухов, 1977; Kowalski, 1977); 3 – *Lemmus kowalskii*, палеоплейстоцен = гелязий (Kowalski, 1977; Carls, Rabeder, 1988); 4 – *Lemmus sheri*, эоплейстоцен = калабрий (Abramson, 1992); 5a – Романово I, эоплейстоцен; 5b – Скородум, эоплейстоцен; 6 – современные *Lemmus sibiricus* (Маркова и др., 2018): а – р. Харасавэй, п-ов Ямал, б – Воркута, Полярное Предуралье, с – р. Сеяха, п-ов Ямал); 7 – современные *Myopus schisticolor* (Маркова и др., 2018): а – Северное Предуралье, б – Сорумский заказник, Западная Сибирь, с – Сибирские Увалы, Западная Сибирь).

## ОБСУЖДЕНИЕ

### Таксономическая идентификация

По сочетанию апоморфных и плезиоморфных признаков, лемминги из скородумского фаунистического комплекса эоплейстоцена Западной Сибири занимают промежуточное положение между более древними *L. kowalskii* и современным видом *Lemmus sibiricus*. По такому промежуточному положению между предковой широко распространенной формой и современными региональными таксонами рода *Lemmus*, западносибирские эоплейстоценовые лемминги соответствуют восточносибирскому *L. sheri* (Abramson, 1992) и гипотетической стадии в эволюции рода *Lemmus*, существование которой было предположено для бихарского яруса (Carls, Rabeder, 1988), что соответствует эоплейстоцену и началу раннего неоплейстоцена российской стратиграфической шкалы. Отличия *L. kowalskii* от эоплейстоценовых форм выражены отчетливо и отражают эволюционные изменения, связанные с переходом к более прогрессивному строению щечных зубов. В то же время морфологическое сходство западно- и восточносибирских эоплейстоценовых леммингов друг с другом не выше, чем каждой из региональных форм с современными *Lemmus*, обитающими в том же регионе. Исходя из этого, можно предполагать, что в пределах евразийского ареала эоплейстоценовых *Lemmus* возникла дифференциация, сопоставимая по уровню с современной дивергенцией в роде *Lemmus*. Сочетание сходства по одним признакам и различий по другим, наиболее вероятно,

отражает мозаичные морфологические изменения в масштабах обширного эоплейстоценового ареала одной и той же формы, возможно, политипического таксона, которого по праву приоритета следует обозначать как *Lemmus sheri* Abramson, 1992. Учитывая наличие региональных особенностей, целесообразно обозначать эоплейстоценовых леммингов олерской свиты Восточной Сибири как *L. sheri sensu stricto*, а леммингов из скородумского фаунистического комплекса Западной Сибири – относить к политипическому таксону *L. sheri sensu lato*. Вероятно, этой же стадии могли соответствовать и лемминги из сходных по возрасту пещерных отложений Польши, откуда получены немногочисленные остатки, по морфологии сопоставимые с *L. sheri* (Abramson, Nadachowski, 2001).

Таким образом, мы рассматриваем *L. sheri sensu lato* как хронологическую стадию – эоплейстоценовый этап – в эволюции рода *Lemmus* в Западной и Восточной Сибири. Несмотря на наличие региональных особенностей, присвоение таксономического статуса западносибирским эоплейстоценовым леммингам нецелесообразно, поскольку региональные морфологические различия сопоставимы с таковыми для современных аллопатрических форм в роде *Lemmus* (Abramson, 1993). Большинство этих аллопатрических форм относят в настоящее время к подвидовому уровню в составе *Lemmus lemmus* – *L. l. sibiricus*, *L. l. amurensis*, *L. l. portenkoi* и др. (Абрамсон, Лисовский, 2012; Kryštufek, Shenbrot, 2022). Ранее было предложено считать *L. sheri* промежуточной формой между *L. kowalskii* и восточносибирским *L. amurensis*



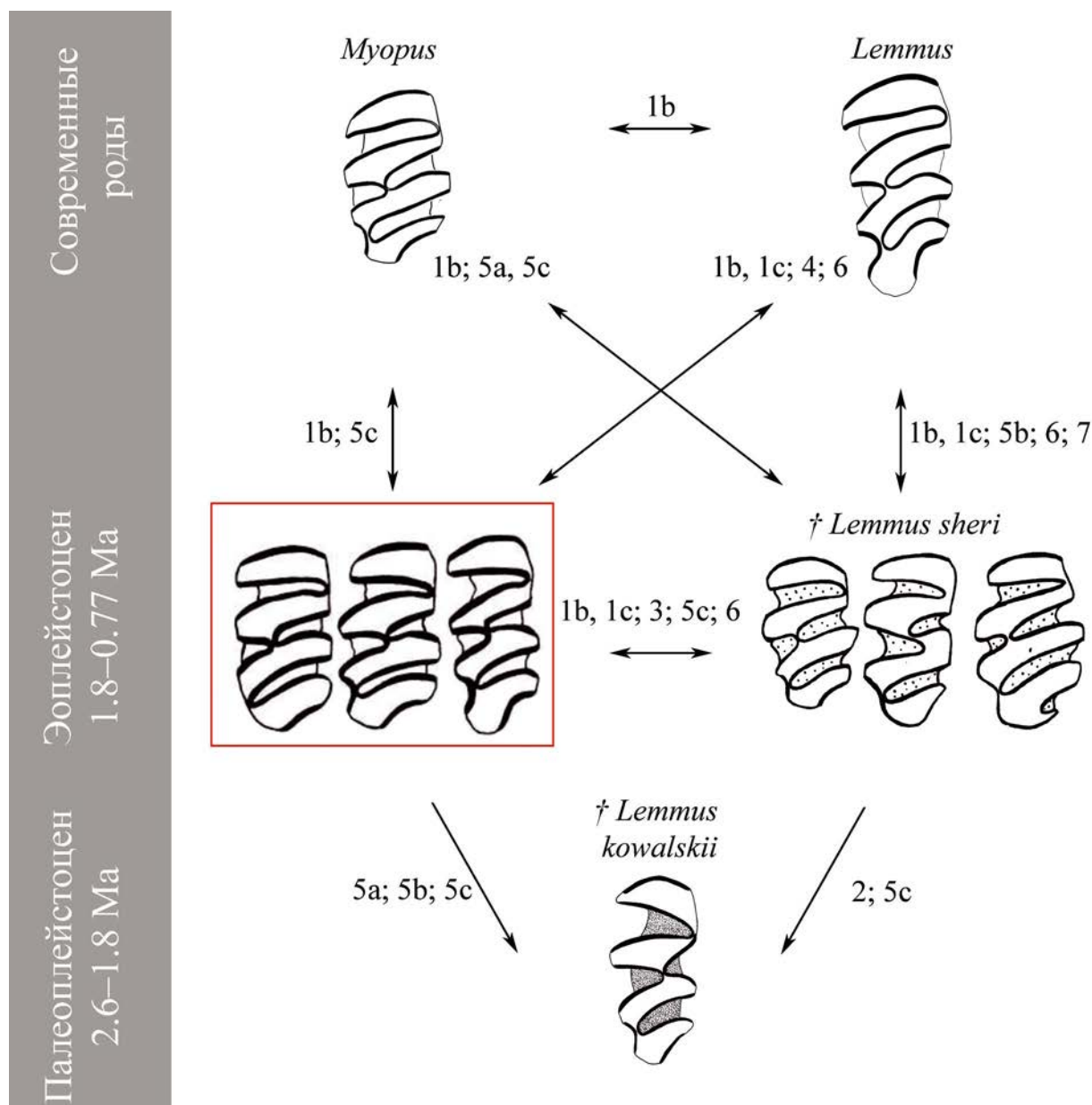
**Рис. 8.** Нижние челюсти леммингов из местонахождения Скородум а: 1–3 – взрослая особь, вид челюсти сверху (1), с лингвальной стороны (2) и с буккальной стороны (3); 4–5 – молодая особь, вид челюсти сверху (4) и с лингвальной стороны (5). Масштаб 5 мм.

(=*L. lemmus amurensis*) (Abramson, 1992). Поскольку мы трактуем лемминга Шера шире, эволюционная последовательность сменяющих друг друга форм выглядит так: *L. kowalskii* (палеоплейстоцен (гелазий)) – *L. sheri* sensu lato (эоплейстоцен (калэбрий)) – представители рода *Lemmus*, близкие к современным (от начала неоплейстоцена (тибаний) до современности).

#### Экология

Ядро скородумского комплекса Западной Сибири, в котором на долю *L. sheri* sensu lato приходится 15%, составляют серые полевки родов *Allophaiomys* (более 50%) и *Mimomys* (до 30%). *Predicrostonyx*, *Prolagurus* и *Clethrionomys* немногочисленны (в совокупности до 5%), но встречаются регулярно





**Рис. 9.** Визуализация сходства морфологических признаков совокупной выборки эоплейстоценовых леммингов из местонахождений Скордум и Романово (красный прямоугольник) с современными родами палеарктических Lemmini (*Lemmus*, *Myopus*) и ископаемыми четвертичными леммингами Евразии – *L. sheri* и *L. kowalskii*. Стрелки – варианты сравнений, цифры – номера признаков, по которым рассматриваемые формы схожи при попарных сравнениях: имеют общие вариации (признаки 1, 5c, 7), не отличаются друг от друга по установленным граничным значениям (признаки 2, 6, 7) или не демонстрируют статистически значимых различий (признаки 3–4, 5a, 5b). Рисунки контуров зубов по: Смирнов и др., 1986; Carls, Rabeder, 1988; Abramson, 1992; Маркова и др., 2018 с сохранением стиля первоисточника. Признаки: 1b – правильный лофодонтный M3 с параллельными лофами без дополнительных призм, 1c – лофодонтный M3 с субпараллельными лофами и массивной пяткой; 2 – минимальные значения индекса  $I_{AS}$  ( $LRA2/BRA2 \cdot 100$ ) менее 80; 3 – значения индекса  $I_W$  ( $W/L \cdot 100$ ) статистически не различаются; 4 – значения дискриминантной функции, вычисленной по 7 промерам m3, статистически не различаются; 5a, 5b – частоты рангов сложности m3 (5a) и M3 (5b) статистически не различаются, 5c – присутствуют упрощенные m1 (m1\_rank-1); 6 – размеры m1 взрослых особей в среднем более 3 мм; 7 – альвеолярная вершина нижнего резца расположена на уровне второй петли m3 хотя бы у некоторых взрослых особей.

(Смирнов и др., 1986). Экологические характеристики мелких млекопитающих, входивших в фаунистический комплекс, свидетельствуют о существовании в это время открытых ландшафтов с высокопродуктивной травянистой растительностью. Относительно недавно в составе комплекса было установлено присутствие североамериканского рода *Phenacomys* – вересковых полевок (Kolfshoten et al., 2018), ранее ошибочно определенных как *Pliomys* sp. (Смирнов и др., 1986). Присутствие *Phenacomys* в местонахождениях Европы, Сибири и Северной Америки может указывать на существование тесных фаунистических связей в пределах Голарктики (Kolfshoten et al., 2018). Однако в Европе остатки *Phenacomys* обнаружены в составе более древнего комплекса, включающего *L. kowalskii* и корнезубых лагурин рода *Borsodia*, которых нет в составе скородумского комплекса.

Синхронные скородумским фауны из олерских отложений Колымской низменности в Восточной Сибири в это время также включали как широко распространенные формы – *Allophaiomys*, *Predicrostonyx*, *Clethrionomys*, так и берингийские элементы – *Citellus* ex gr. *parryi* (Вирина и др., 1984). По палеоботаническим данным для местонахождения Крестовка реконструированы лиственнично-березовые редколесья (в верхней части свиты) и гипоарктические тундры с березово-лиственничными островами и злаково-лебедовые тундростепи в нижней части свиты (Минюк, 2006). То есть ландшафты также были преимущественно открытыми, но условия, очевидно, были более суровыми, что согласуется с различием в географическом положении.

#### Эволюционная история и становление специализированного типа зубной системы палеарктических Lemmini

В эоплейстоцене род *Lemmus* вырабатывает черты максимально выраженной для этого рода специализации к бриофагии в строении зубной системы, что наиболее отчетливо проявляется в строении МЗ. В это время у *Lemmus* завершается формирование правильного тетралофодонтного плана строения МЗ с сонаправленными условно параллельными лофами. Этому способствуют перестройки мест контакта призм, формирующих этот зуб: АЛ и Т2 с одной стороны, а с другой – Т2 и пары призм ТЗ+Т4 (которая в типичном случае слита в единый лоф).

Такие же перестройки должны были происходить и у рода *Myopus*, однако установить, когда это произошло, пока не представляется возможным, так как палеонтологическая летопись этого рода изучена недостаточно. По результатам анализа ископаемых форм, ранее было высказано

предположение, что отделение *M. schisticolor* от *Lemmus* произошло в раннем-среднем плейстоцене и *L. kowalskii* мог быть предком современного рода *Myopus* (Carls, Rabeder, 1988). В поддержку этого – такая общая прогрессивная черта, как центральное положение места контакта призм Т2 и ТЗ+Т4 у *Lemmus* и *Myopus* (в отличие от неарктических *Synaptomys*, выстраивающих лофодонтный план строения на иной морфогенетической основе – с сохранением лингвальной асимметрии). Однако молекулярно-генетические данные указывают на значительно более древнюю дивергенцию, например, около 4 млн лет назад – в плиоцене (Abramson et al., 2021), что соответствует времени появления первых Lemmini в ископаемой летописи. Морфологические данные не позволяют объективно ответить на вопрос о времени отделения *Myopus* от общего с *Lemmus* предка – по крайней мере до тех пор, пока не будет найдена региональная последовательность смены хронологических стадий, которая прольет свет на ранние этапы эволюции лесных леммингов Палеарктики.

Проведенный нами анализ комплекса морфологических признаков не подтверждает сходства *L. kowalskii* с современными *Myopus*, обнаруженного с использованием геометрической морфометрии (Arbez et al., 2021). По большинству использованных в нашей работе признаков, *L. kowalskii* уверенно отличается от современных *Lemmus* и *Myopus*. Характерная черта лемминга Ковальского – это плезиоморфный вариант ориентации лофов МЗ. Различия также прослеживаются по значениями индексов  $I_W$  и  $I_{AS}$ , рангам сложности зубов, размерам m1. Сходство лемминга Ковальского и эоплейстоценовых форм рода *Lemmus* с современными *Myopus* является, на наш взгляд, отражением изменений размаха морфологической изменчивости во времени. У древних форм изменчивость выше, поскольку они находятся на более ранних этапах становления специализированной морфологии. Так, *Lemmus sheri* sensu lato демонстрирует более широкий размах изменчивости и включает варианты, чрезвычайно похожие на современных *Lemmus sibiricus* и *M. schisticolor*, в то же время сочетая признаки современных таксонов с чертами предковой формы – *L. kowalskii*. Вероятно, лофодонтный МЗ с сонаправленными лофами и упрощенный m3 обеспечивают наиболее эффективную режущую функцию эмалевых граней при жевательных движениях по эллипсовидной траектории, описанной для Lemmini в качестве важной черты специализации к бриофагии (Abramson, 1993). Поэтому на любой стадии своей эволюции Lemmini реализуют один и тот же план строения конвергентно, но на разной морфогенетической основе. Например, характерным примером независимого упрощения m3 в разных родах может служить утрата передней эмалевой стенки на m3, происходящая на призме Т2 у современных



**Таблица 2.** Этапы морфологической эволюции палеарктических Lemmini, которые могут быть реконструированы по известным в настоящее время материалам из местонахождений Западной и Восточной Сибири и литературным данным

Таксон	Этап	Морфологическая характеристика
<i>Lemmus</i> + <i>Myopus</i>	IV	Две диверсифицированные формы родового уровня. Одна мелкая, поддерживает тетралофодонтию МЗ и упрощает m3 с формированием лофов ( <i>Myopus</i> ), сохраняя черты специализированного бриофага. Другая крупная, одновременно реализует две тенденции – сохранение черт специализации к бриофагии и усиление зубов ( <i>Lemmus</i> )
<i>Lemmus sheri</i> sensu lato	III b	Постепенное исчезновение вариаций МЗ с лингвальным положением места соединения пары призм AL-T2 с парой T3-T4 и установление центрального положения контакта этих пар призм. Формирование тетралофодонтного МЗ с параллельными лофами как основного варианта этого зуба на протяжении всего евразийского ареала. Начало усложнения МЗ (усиление пятки, спорадически – появление добавочных элементов). Присутствие упрощенных m3 и m1, не типичных для современных <i>Lemmus</i> (спорадически)
<i>Lemmus kowalskii</i>	III a	Совершенствование лофодонтного плана строения МЗ при неустоявшейся топологии контакта пар призм AL-T2 и T3-T4
<i>Pliotomys</i>	II	Приобретение постоянного роста зубов (утрата корней) и становление начальной лофодонтии МЗ (на основе лингвального положения места сочленения лофов). Упрощение жевательной поверхности путем редукции эмалевых стенок в мезиальных отделах нижних зубов и дистальном отделе МЗ
<i>Tobienia</i>	I	Начальная структурная перестройка коронок щечных зубов, увеличение количества цемента во входящих углах, усиление гипсодонтности. Исчезновение первичных элементов сложности m1. От <i>T. kretzoi</i> к <i>T. fejfari</i> – установление типичной для Lemmini топологии пар призм AL-T2 и T3-T4 на МЗ

Примечания. I – род *Tobienia* (по: Fejfar, Repenning, 1998; Tesakov, Bondarev, 2021); II – род *Pliotomys* по: Сухов, 1977; Kowalski, 1977; III a – *Lemmus kowalskii* (Carls, Rabeder, 1988), III b – эоплейстоценовые лемминги Западной и Восточной Сибири (Смирнов и др., 1986; Abramson, 1992), IV – неоплейстоценовые и современные *Lemmus* и *Myopus* (время появления *Myopus* требует уточнения).

*Myopus* (вариации m3\_a, m3\_b на рис. 3 в ранее опубликованной работе (Маркова и др., 2018 и рис. 3)) и на призме T3 у плиотомовых *Pliotomys* (Сухов, 1977, с. 224, изображение 7). У современных *Myopus* отмечено также формирование лофодонтных m3 (m3\_T1T2\_0.5 и m3\_T1T2\_1 на рис. 4 по: Маркова и др., 2018). В совокупности наличие тенденции к упрощению зубов наряду с повышенной (по сравнению с *Lemmus*) частотой лофодонтных МЗ без признаков, нарушающих лофодонтное строение этого зуба, указывают на поддержание высоко специализированного (в отношении бриофагии) плана строения зубов у современного рода *Myopus*. Представители рода *Lemmus* сохраняют относительно большую вариабельность в строении щечных зубов на протяжении всей своей эволюции, что может быть прослежено по одновременному присутствию двух вариантов МЗ – правильных тетралофодонтных, сходных с *Myopus*, и вариантов МЗ с отклонениями от лофодонтии (с массивной пяткой и разделением лофов на изолированные призмы). При этом анализ изменчивости зубов из местонахождений Скородум и Романово указывает на то, что в эоплейстоцене доля правильных лофодонтных МЗ у представителей рода

*Lemmus* была выше, чем у современных представителей этого рода, и близка к доле таких вариантов МЗ у современного рода *Myopus*. Таким образом, эоплейстоцен (калэбрий) можно рассматривать как период, когда для рода *Lemmus* была впервые достигнута максимальная степень специализации зубной системы к бриофагии.

Сопоставление полученных результатов с литературными данными позволяет описать этапы специализации зубной системы настоящих леммингов Евразии в направлении бриофагии (табл. 2).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность В.С. Зажигину (ГИН РАН, Москва) за предоставленную возможность работы с коллекциями ископаемых леммингов, обсуждение результатов и ценные рекомендации, а также А.С. Тесакову (ГИН РАН) за организационную поддержку и обсуждение проблематики работы. Выражаем благодарность Музею ИЭРиЖ УрО РАН, а также В.П. Старикову (Сургутский государственный университет) и А.В. Бобрецову (Печоро-Илычский заповедник) за доступ к коллекциям современных видов.

## ФИНИНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена на базе лаборатории филогенетики и биохронологии ИЭРиЖ УрО РАН при финансовой поддержке РНФ, грант № 22-14-00332.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе использованы музейные коллекции современных и ископаемых леммингов; исследований человека и животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU, не проводилось.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И., Лисовский А.А., 2012. Подсемейство Arvicolinae // Павлинов И.Я., Лисовский А.А. (ред.). Млекопитающие России. Систематико-географический справочник. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 220–276.
- Бондарев А.А., Тесаков А.С., Бородин А.В., 2018. Новые данные по фауне мелких млекопитающих эоплейстоцена Нижнего Прииртышья // Фундаментальная и прикладная палеонтология: Материалы LXIV сессии Палеонтологического общества / Под ред. Богданова Т.Н. и др. СПб.: Картофабрика ВСЕГЕИ. С. 184–185.
- Бородин А.В., 2009. Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен – современность). Екатеринбург: УрО РАН. 100 с.
- Бородин А.В., Маркова Е.А., Струкова Т.В., 2019. Подход к унификации межзональных и межрегиональных корреляций фаунистических комплексов млекопитающих в широтных зонах Северной Евразии (на примере фаун полевок четвертичного периода) // Зоологический журнал. Т. 98. № 10. С. 1137–1147.
- Вирина Е.И., Зажигин В.С., Шер А.В., 1984. Палеомагнитная характеристика типовых местонахождений олерского фаунистического комплекса (Колымская низменность) // Известия АН СССР. Серия Геол. № 11. С. 61–72.
- Животовский Л.А., 1979. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Журнал общей биологии. Т. 40. С. 587–602.
- Зажигин В.С., 1980. Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири. М.: Наука. 156 с.
- Зыкин В.С., Зыкина В.С., Орлова Л.А., 2000. Стратиграфия и основные закономерности изменения природной среды и климата в плейстоцене и голоцене Западной Сибири // Археология, этнография и антропология Евразии. № 1 (1). С. 3–22.
- Круковер А.А., 1992. Четвертичные микротериофауны приледниковой и внеледниковой зон Западной Сибири: автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Новосибирск. 19 с.
- Маркова Е.А., 2013. Оценка сложности щечных зубов полевок (Arvicolinae, Rodentia): ранжированный морфотипический подход // Зоологический журнал. Т. 92. № 8. С. 968–980.
- Маркова Е.А., Бобрецов А.В., Стариков В.П., Чепраков М.И., Бородин А.В., 2018. Унификация критериев выделения морфотипов щечных зубов леммингов (Lemmini, Arvicolinae, Rodentia) // Зоологический журнал. Т. 97. № 5. С. 613–626.
- Минюк П.С., 2006. Граница хронов матуяма – брюнес и ее стратиграфическое значение в отложениях плейстоцена севера Дальнего Востока // Тихоокеанская геология. Т. 25. № 3. С. 29–39.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В., 1986. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. М.: Наука. 145 с.
- Смирнов Н.Г., Головачев И.Б., Бачура О.П., Кузнецова И.А., Чепраков М.И., 1997. Сложные случаи определения зубов грызунов из отложений позднего плейстоцена и голоцена тундровых районов Северной Евразии // Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири / Сост. П.А. Косинцев. Челябинск: Рифей. С. 60–90.
- Стратиграфия СССР. Четвертичная система, 1982. М.: Недра. 443 с.
- Сухов В.П., 1977. Мелкие позвоночные / Горещкий Г.И. (ред.), Фауна и флора Симбугино. М.: Наука. С. 121–139.
- Хензыхенова Ф.И., 2003. Мелкие млекопитающие Байкальского региона в среднем неоплейстоцене – раннем голоцене: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 23 с.
- Abramson N.I., Bodrov S.Y., Bondareva O.V., Genelt-Yanovskiy E.A., Petrova T.V., 2021. A mitochondrial genome phylogeny of voles and lemmings (Rodentia: Arvicolinae): Evolutionary and taxonomic implications // PLoS ONE. V. 1. № 11. e0248198.
- Abramson N.I., 1992. A new species of lemming from the Eopleistocene of North East Siberia (Mammalia: Cricetidae) // Zoosystematica Rossica. № 1 (1). P. 156–160.
- Abramson N.I., 1993. Evolutionary trends in the dentition of true lemmings (Lemmini, Cricetidae, Rodentia): functional-adaptive analysis // Journal of Zoology. V. 230. P. 687–699.
- Abramson N.I., Nadachowski A., 2001. Revision of fossil lemmings (Lemmings) from Poland with special reference to the occurrence of *Synaptomys* in Eurasia // Acta Zool. Cracov. V. 44. № 1. P. 65–77.
- Arbez L., Royer A., Schreve D., Laffont R., David S., Montuire S., 2021. The missing *Myopus*: plugging the gaps in Late Pleistocene small mammal identification

- in western Europe with geometric morphometrics // *Journal of Quaternary Science*. V. 36. № 2. P. 224–238.
- Arbez L., Hadravová T., Royer A., Montuire S., Fejfar O., Horáček I., 2024. Re-investigation of fossil Lemmini specimens from the early and Middle Pleistocene of Western and Central Europe: evolutionary and palaeoenvironmental implications // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 641. 112128. P. 1–15.
- Baltensperger A.P., Hagelin J.C., Schuette P.A., Droghini A., Ott K., 2022. High dietary and habitat diversity indicate generalist behaviors of northern bog lemmings *Synaptomys borealis* in Alaska, USA // *Endangered Species Research*. V. 49. P. 145–158.
- Borodin A.V., 1996. Quaternary faunas of small mammals from the West-Siberian Plain // *Acta Zoologica Cracoviensia*. V. 39. № 1. P. 75–81.
- Borodin A.V., Strukova T.V., Markova E.A., 2019. Calabrian (Eopleistocene) micromammal assemblages from the lacustrine and fluvial deposits of the Southern Trans-Urals and chronological position of some regional stratigraphic units // *Quaternary International*. V. 534. P. 89–102.
- Carls N., Rabeder G., 1988. Arvicolids (Rodentia, Mammalia) from the Earliest Pleistocene of Schernfeld (Bavaria) // *Beiträge zur Paläontologie von Österreich*. V. 14. P. 123–237.
- Chaline J., Brunet-Lecomte P., Brochet G., Martin F., 1989. Les Lemmings Fossiles Du Genre *Lemmus* (Arvicolidae, Rodentia) Dans Le Pleistocene De France // *Géobios*. № 22, fasc. 5. P. 613–623.
- Chaline J., Brunet-Lecomte P., Kaikusalo A., Martin F., Brochet G., 1988. Discrimination de la morphologie dentaire de *Lemmus lemmus* et *Myopus schisticolor* (Arvicolidae, Rodentia) par l'analyse multivariée // *Mammalia*. V. 52. № 2. P. 259–274.
- Eskelinen O., 2004. Studies on the ecology of the wood lemming, *Myopus schisticolor*. Joensuu: University of Joensuu. 74 p.
- Fejfar O., Repenning Ch.A., 1998. The ancestors of lemmings (Lemmini, Arvicolidae, Cricetidae, Rodentia) in the early Pliocene of Wölfersheim near Frankfurt am Main; Germany // *Senckenbergia Lethaea*. V. 77. P. 161–193.
- Fejfar O., Heinrich W.D., Kordos L., Maul L.C., 2011. Microtoid cricetids and the early history of arvicolids (Mammalia, Rodentia) // *Palaeontol. Electron.* 14: 27A:38 p.
- Glime J.M., 2018. Rodents – Muroidea: Muridae. Chapt. 17–1. In: Glime, J.M. Bryophyte Ecology. V. 2. Bryological Interaction. eBook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Last updated 26 January 2018 and available at <https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology2/>
- Harrison D.L., Bates P.J.J., Clayden J.D., 1989. Occurrence of *Lemmus kowalskii* Carls and Rabeder, 1988 (Rodentia: Micortinae: Lemmus) in the Lower Pleistocene of East Anglia // *Acta Theriologica*. V. 34. № 3. P. 55–65.
- Kolfschoten T. van, Tesakov A.S., Bell C.J., 2018. The first record of *Phenacomys* (Mammalia, Rodentia, Cricetidae) in Europe (early Pleistocene, Zuurland, The Netherlands) // *Quaternary Science Reviews*. V. 192. P. 274–281.
- Kowalski K., 1977. Fossil lemmings (Mammalia, Rodentia) from the Pliocene and Early Pleistocene of Poland // *Acta Zoologica Cracoviensia*. V. 22. P. 297–318.
- Kowalski K., Hasegawa Y., 1976. Quaternary Rodents from Japan // *Bulletin of National Science Museum Series*. V. 2. № 1. P. 31–66.
- Königswald W von, Martin L.D., 1984. Revision of the fossil and recent Lemminae (Rodentia, Mammalia) / Mengel R.M. (ed.). Papers in Paleontology Honoring Robert Warren Wilson. Pittsburgh: Carnegie Museum Natural History Special Publication. V. 9. P. 122–137.
- Krukover A., 2007. Quaternary arvicolid faunas of the southern West Siberian Plain // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*. V. 259. P. 93–98.
- Kryštufek B., Shenbrot G.I., 2022. Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region. University of Maribor, University Press, 1<sup>st</sup> edition. 437 p.
- Maul L.C., Markova A.K., 2007. Similarity and regional differences in Quaternary arvicolid evolution in Central and Eastern Europe // *Quaternary International*. V. 160. P. 81–99.
- Ponomarev D., Puzachenko A., Isaychev K., 2015. Morphotypic variability of masticatory surface pattern of molars in the recent and Pleistocene *Lemmus* and *Myopus* (Rodentia, Cricetidae) of Europe and Western Siberia // *Acta Zoologica*. V. 96. P. 14–29.
- Roberts M.B., Parfitt S.A., 1999. Boxgrove. A Middle Pleistocene hominid site at Eartham Quarry, Boxgrove, West Sussex. London: English Heritage. 456 p.
- Rodgers A.R., Lewis M.C., 1986. Diet selection in Arctic lemmings (*Lemmus sibiricus* and *Dicrostonyx groenlandicus*): demography, home range, and habitat use // *Canadian Journal of Zoology*. V. 64. P. 2717–2727.
- Soinen E.M., Zinger L., Gielly L., Ims R.A., 2013. Shedding new light on the diet of Norwegian lemmings: DNA metabarcoding of stomach content // *Polar Biology*. V. 36. № 7. P. 1069–1076.
- Takken Beijersbergen L.M., 2006. The Middle Pleistocene Lemmus (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) in NorthWestern Europe // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*. V. 256. P. 173–192.
- Tesakov A., Bondarev A., 2021. Down to the roots of lemmings: a new species of basal lemming from the upper Pliocene of West Siberia // *Journal of Vertebrate Paleontology*. V. 41. № 5. e2036173. P. 1–16.

- Tiunov M.P., Panasenkov V.E., 2010. The distribution history of the Amur brown lemming (*Lemmus amurensis*) in the Late Pleistocene – Holocene in the southern Far East of Russia // Russian Journal of Theriology. V. 9. № 1. P. 33–37.
- Van der Meulen A.J., 1973. Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Pegalia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia) // Quaternaria. V. 17. P. 1–144.
- Wilson D.E., Reeder D.M., 2005. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3<sup>rd</sup> edition. Baltimore: The John Hopkins University Press. V. 2. 142 p. [http://www.departments.bucknell.edu/biology/resources/msw3/browse.asp?s=y&id=13000176].

## TRUE LEMMINGS (LEMMINI, ARVICOLINAE, RODENTIA) IN THE EOPELISTOCENE (CALABRIAN) OF THE NORTH OF WESTERN SIBERIA

E. A. Markova<sup>1,\*</sup>, A. V. Borodin<sup>1,2,\*\*</sup>

<sup>1</sup> Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,  
st. March 8, 202, Yekaterinburg, 620144 Russia

<sup>2</sup> Ural Federal University, prospect Lenina, 51, Yekaterinburg, 620075 Russia

\* e-mail: emrk@yandex.ru

\*\* e-mail: bor@ipae.uran.ru

Based on zoological collections and published information, morphological characteristics of the teeth and mandibles of *Lemmus* cf. *sibiricus* from the Eopleistocene Skorodumian faunal complex of western Siberia are compared with those of modern and fossil Lemmini from Europe and Asia so as to clarify the taxonomic identity and determine the place of the fossil form under consideration in the evolutionary history of the Palearctic Lemmini. Comparative morphological approaches based on qualitative traits and linear measurements of cheek teeth, traditionally used for taxonomic diagnostics of representatives of the tribe, are used. According to the combination of apomorphic and plesiomorphic features, lemmings from the Skorodumian faunal complex of the Eopleistocene of western Siberia are shown to occupy a position intermediate between the more ancient *L. kowalskii* and the modern species *Lemmus sibiricus*. According to this intermediate position between the ancestral widespread form and the modern regional taxa of the genus *Lemmus*, the West Siberian Eopleistocene lemmings correspond to the East Siberian *Lemmus sheri* Abramson, 1992. The differences between *L. kowalskii* and the Eopleistocene forms are clearly recognizable and reflect the evolutionary changes in the cheek teeth associated with the transition of the Eopleistocene forms to a higher level of specialization in bryophagy. At the same time, the morphological similarity of the western and eastern Siberian Eopleistocene lemmings to each other is no higher than that of each of the regional forms to modern *Lemmus* inhabiting the same regions. Based on this, within the Eurasian range of the Eopleistocene *Lemmus*, differentiation comparable to the intrageneric differentiation within modern *Lemmus* could presumably have been observed. The combination of similarities in some features and differences in others most likely reflects mosaic morphological variations across the Eopleistocene range of one form, possibly a polytypic taxon, which by right of priority should be termed as *Lemmus sheri* Abramson, 1992. Taking into account the presence of regional features, it seems appropriate to consider the Eopleistocene lemmings of the Olerian Formation of eastern Siberia as *L. sheri* sensu stricto, and the lemmings from the Skorodumian faunal complex of western Siberia as the polytypic taxon *L. sheri* sensu lato.

**Keywords:** taxonomy, evolution, Quaternary period, Calabrian stage