

**СТРОЕНИЕ ТВЁРДОГО НЁБА ПОЛЁВОЧЬИХ
(RODENTIA: ARVICOLINAE)
С ЗАМЕЧАНИЯМИ ПО
СИСТЕМАТИКЕ И НОМЕНКЛАТУРЕ**

А. А. Поздняков

Институт систематики и экологии животных СО РАН
e-mail: mammal@eco.nsc.ru

**The bony palate morphology in Arvicolinae
(Rodentia: Cricetidae), with comments on
taxonomy and nomenclature**

A. A. Pozdnyakov

Institute of of Animal Systematics and Ecology
Siberian Branch of RAS

Analysis of the palate morphology of muroid rodents indicates that most of the species are characterized by absence of postpalatine and parapterigoid fossae. Derived traits are characterized by different degree of reduction of pterigoid and palatine bones, with formation of postpalatine and parapterigoid fossae. The arvicolines are characterized by two types of the bony palate: “microtoid” и “clethrionomyiod”, which are distinguished by degree of reduction of those bones. A version of arvicoline classification is represented, which takes into account this trait. It is shown that the name *Cseria* Kretzoi, 1959 is to be regard as a junior synonym of *Promimomys* Kretzoi, 1955, and the name *Cromeromys* Zazhigin, 1980 is to be regard as a junior synonym of *Microtomys* Mehely, 1914. Known morphological differential traits are shown to be insufficient for clear-cut description of supergeneric taxa in Arvicolinae, which makes them just fuzzily recognizable. Several classifications differing in some details could be compatible with such a morphological pattern.

A new classification of suprageneric groups is suggested. A new subtribe *Mimomyina* Pozdnyakov, subtrib. nov.

(= Phenacomyini Zagorodnjuk, 1990 = Phenacomyini Martin, 2003, both nomina nuda) is described to include the vole genera with rooted molars with cementum, namely *Mimomys*, *Pusillomimus*, *Pitymimomys*, *Kislangia*, *Microtomys*, *Phenacomys*, *Arborimus*.

Строению поверхности твёрдого нёба полёвочьих часто придается высокий таксономический вес (Miller, 1896; Hinton, 1926; Огнев, 1948; Громов, Поляков, 1977; Зажигин, 1980), однако эта морфологическая структура ещё плохо исследована. Так, С.И. Огнев (1948, с. 385), следуя традиционным взглядам (Miller, 1896; Hinton, 1926), выделил два варианта в строении костного нёба: «Большое значение в систематике Microtinae имеют форма и строение костного нёба. У некоторых родов костное нёбо в его заднем отделе имеет облик поперечно расположенного мостика с глубокой ямкой позади этого мостика (например, у *Clethrionomys*, *Lemmus*, *Prometheomys*). У других от задней стенки костного нёба назад выступает срединный покатый край нёба (*protuberantia marginalis descendens*), к которому снизу же подходит продольное возвышение (*nasale spine*, по терминологии Хинтона), разделяющее задненёбную ямку на две заднебоковые ямки (*postero-lateral pit*, или *postpalatine fossa* английских авторов)».

Однако позже типология строения заднего края твёрдого нёба усложнилась: «1. Тип *Clethrionomys–Alticola*: тонкая горизонтальная пластинка нёбной кости резко нависает над хоанальными отверстиями и задними частями вертикальных пластинок (пирамидальными отростками). 2. Тип *Microtus–Arvicola*: горизонтальная пластинка нёбной кости плавно соединяется с внутренними краями пирамидальных отростков, на которых имеются хорошо выраженные ямки, разделенные продольным возвышением — костным мостом. Однако этот мост выражен в разной степени не только в разных родах (*Arvicola*, *Lagurus*, *Eolagurus*), но и в под родах *Microtus*. 3. Тип *Dinaromys* (*D. bogdanovi* Martino): горизонтальная пластинка нёбной кости толстая, нависает над хоанальными отверстиями не так резко, как у *Clethrionomys* и *Alticola*, но плавного соединения с пирамидальными отростками и костного моста между задненёбными ямками не образует» (Зажигин, 1980, с. 83).

Как видно из приведенной цитаты, различия между третьим и первым типом несущественны по сравнению со вторым и его введением, видимо, понадобилось для того, чтобы вывести первый и второй типы из некоего промежуточного между ними: «Эволюционно

меняется также и форма заднего края твёрдого нёба. Обнаружить зависимость эволюции нёбной кости с увеличением гипсодонтности пока не представляется возможным, так как даже у современных некорнезубых полёвок форма заднего края нёбной кости бывает различной (*Microtus*, *Alticola*). Эволюция твёрдого нёба мимомисных полёвок достаточно подробно не изучена. Однако ясно, что из мимомисного типа сформировался тип твёрдого нёба некорнезубых форм триб *Microtini* и *Lagurini*» (Зажигин, 1980, с. 85). К сожалению, работы, в которых достаточно подробно анализировалась бы данная структура, причём в сравнении с характером строения твёрдого нёба в других группах мышевидных грызунов, практически отсутствуют, поэтому введение промежуточного типа, предполагаемого в качестве исходного для остальных двух, является спорным.

Целью настоящей работы является описание поверхности твёрдого нёба полёвочьих с привлечением литературных данных по строению этого признака у хомякообразных грызунов, оценка его таксономического значения, а также совершенствование классификации полёвочьих с учетом полученных данных.

Строение твёрдого нёба хомякообразных грызунов

Поверхность твёрдого нёба большинства мышевидных грызунов прободена задненёбными отверстиями; у особой некоторых видов выражены нёбные желобки; нёбные ямки отсутствуют, также отсутствуют боковые птеригоидные ямки (рис. 1а). Таким типом поверхности твёрдого нёба характеризуются хомяковые подсемейств *Cricetopinae*, *Calomyscinae* и *Cricetinae*, а также большинство родов хомяковых подсемейства *Sigmodontinae* (Godwin, 1961; Воронцов, 1982; Hinojosa et al., 1987; Anderson, Olds, 1989; Carrasco, Wahlert, 1999; Emmons, 1999; Voss et al., 2002; Bradley et al., 2004; D'Elia, Pardinias, 2004; Pardinias et al., 2005). Но у некоторых неарктических хомяковых, относящихся к трибам *Oryzomyini*, *Phyllotini*, *Sigmodontini* имеются нёбные ямки разной степени развития (Воронцов, 1982; Carleton, Musser, 1989; Voss, 1991; Voss, Carleton, 1993; Musser et al., 1998; Anderson, Yates, 2000; Bonvicino et al., 2003; Gomez-Laverde et al., 2004; Emmons, Patton, 2005), хотя и не достигающие такой дифференциации, как у полёвочьих.

Учитывая, что по различным данным (Chaline, Mein, 1979; Robinson et al., 1997; Martin et al., 2000; Norris et al., 2004; Steppan et al., 2004) полёвочьи наиболее близки к хомяковым подсемейства *Cricetinae*, наиболее правдоподобно утверждение, что для крицетидных

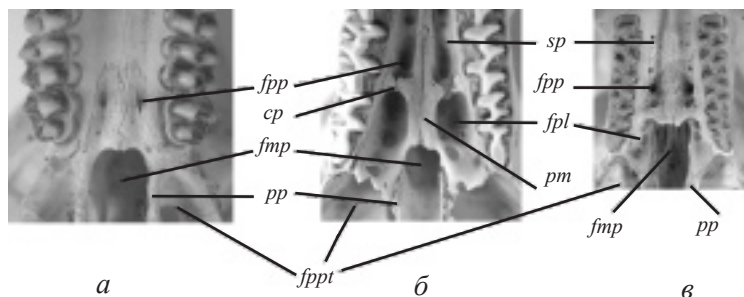


Рис. 1. Строение поверхности твёрдого нёба хомяковых: *а* — *Cricetus cricetus* СЗМ 20778; *б* — *Eolagurus luteus* СЗМ 21205; *в* — *Alticola tuvinicus* СЗМ 30135. Обозначения: *cp* — перемычка между небным желобком и боковой нёбной ямкой; *fmp* — fossa mesopterygoidea; *fpl* — fossa palatina lateralis; *fpp* — foramen palatinum posterior; *fppt* — fossa parapterygoidea; *pm* — protuberantia marginalis descendens; *pp* — processus pterygoideus; *sp* — нёбный желобок.

Fig. 1. Morphology of the cricetid bony palate: *a* — *Cricetus cricetus* СЗМ 20778; *б* — *Eolagurus luteus* СЗМ 21205; *в* — *Alticola tuvinicus* СЗМ 30135. Abbreviations: *cp* — a bridgelet between palate groove and lateral palate fossa; *fmp* — fossa mesopterygoidea; *fpl* — fossa palatina lateralis; *fpp* — foramen palatinum posterior; *fppt* — fossa parapterygoidea; *pm* — protuberantia marginalis descendens; *pp* — processus pterygoideus; *sp* — palate groove.

грызунов примитивной является почти плоская поверхность твёрдого нёба, с плохо выраженными нёбными желобками, начинающимися от задненёбных отверстий, и отсутствующими нёбными и боковыми пteryгоидными ямками. Такое состояние сохранилось также у большинства родов мышеобразных грызунов (Аргиропуло, 1940; Musser, 1981a,b; Musser, Newcomb, 1983; Musser, Heaney, 1992; Lopez-Martinez et al., 1998; Chimimba et al., 1999; Musser et al., 2005; Rickart et al., 2005; Carleton, Goodman, 2007). Производные состояния данного признака обусловлены редукцией пteryгоида и нёбной кости с образованием боковых пteryгоидных и нёбных ямок. Эта редукция наиболее сильно выражена у полёвочьих. С этой же точки зрения для полёвочьих исходным является «микротусный» тип строения нёбной поверхности как наименее редуцированный.

Наиболее сложное строение поверхности твёрдого нёба имеют полёвки родов *Lagurus* Gloger, *Microtus* s. lato, *Arvicola* Lacépède и некоторых других, которое можно обозначить как «микротус-

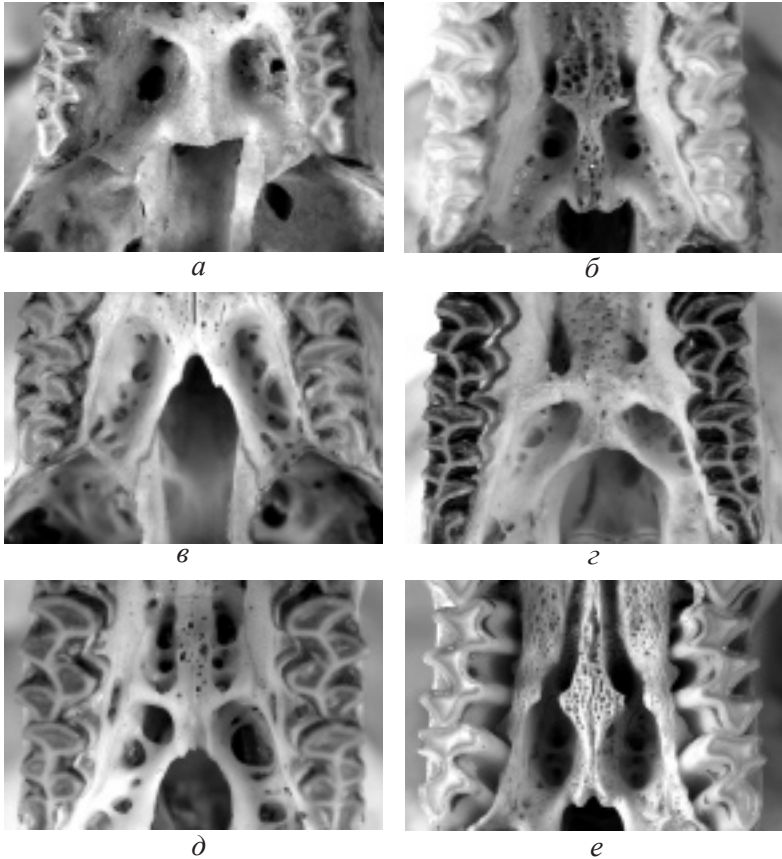


Рис. 2. Строение твёрдого нёба полевок с «микротусным» типом:

Fig 2. Morphology of the vole palate of the «Microtus» type:

а — *Lagurus lagurus* СЗМ 21169, *б* — *Lasiopodomys brandti* СЗМ 50939, *в* — *Microtus maximowiczi* СЗМ 15918, *г* — *Chionomys roberti* СЗМ 51667, *д* — *Arvicola terrestris* СЗМ 37387, *е* — *Afganomys fuscocapillus* СЗМ 42179.

ный» тип. В этом случае можно выделить следующие структуры (рис. 1б): парный нёбный желобок, у большинства полёвок начинающийся от задненёбных отверстий; желобки отделяются перемычкой от боковых нёбных ямок *fossa palatina lateralis*; нёбные ямки спереди соединены между собой срединным выступом *protuberantia marginalis descendens*, а медиально сзади контактируют

с птеригоидным отростком *processus pterygoideus*; птеригоидные отростки разделяют межптеригоидную ямку *fossa mesopterygoidea*, расположенную между ними, от боковых птеригоидных ямок *fossa parapterygoidea* (*fossa pterygoidea lateralis*), расположенных латерально от них.

Наиболее полный вариант исходного состояния этого признака сохранился у лагурин (рис. 1б, 2а). У собственно арвиколин (*Lasiopodomys* Lataste, *Microtus* Schrank, *Chionomys* Miller) срединный выступ имеет разную длину (рис. 2б–г), причём различия в его длине отмечаются в пределах внутривидовой изменчивости. У водяной полёвки *Arvicola* Lacerpede, в сравнении с полёвками родов *Lagurus* Gloger, *Eolagurus* Argypulo, *Lasiopodomys* Lataste, *Microtus* Schrank, редукция срединного выступа выражена ещё сильнее (рис. 2д). Короткий срединный выступ характерен также для болотного лемминга *Synaptomys* Baird (Linzey, 1983). У афганской слепушонки *Afganomys* Topachevski проявляется тенденция к углублению нёбных ямок и их слиянию с нёбными желобками путем редукции костной перемычки (рис. 2е).

У полёвок с «клетриономисным» типом твёрдого нёба срединный выступ редуцирован так, что боковые нёбные ямки медиально открываются в межптеригоидную ямку (рис. 1в), так что фактически образуется одна задненёбная ямка (Огнев, 1948). Однако редукция срединного выступа у большинства родов полёвочьих с «клетриономисным» типом является неполной, т.е. нижняя поверхность заднего края твёрдого нёба заканчивается не прямой линией, а посередине имеется вырост, причём у некоторых видов довольно далеко простирающийся назад (рис. 3а–д). У лесных полёвок *Myodes* Pallas этот вырост ярче выражен в подроде *Craseomys* (рис. 3е), тогда как в номинальном подроде задний край твёрдого нёба более выпрямлен (рис. 3ж). нёбная кость сильно редуцирована у полёвок рода *Protheomys* Satunin (рис. 3з).

Для установления поляризации трансформационной серии данного признака очень желательно привлечение палеонтологических данных. Однако остатки ископаемых полёвок представлены главным образом зубами; костный материал, особенно из более древних отложений, встречается крайне редко. Понятно, что особый интерес представляют остатки полёвок, предположительно ведущих к современным формам.

Большинство европейских «мимомисных» полёвок с сохранившимся черепом характеризуется «микротусным» типом строения

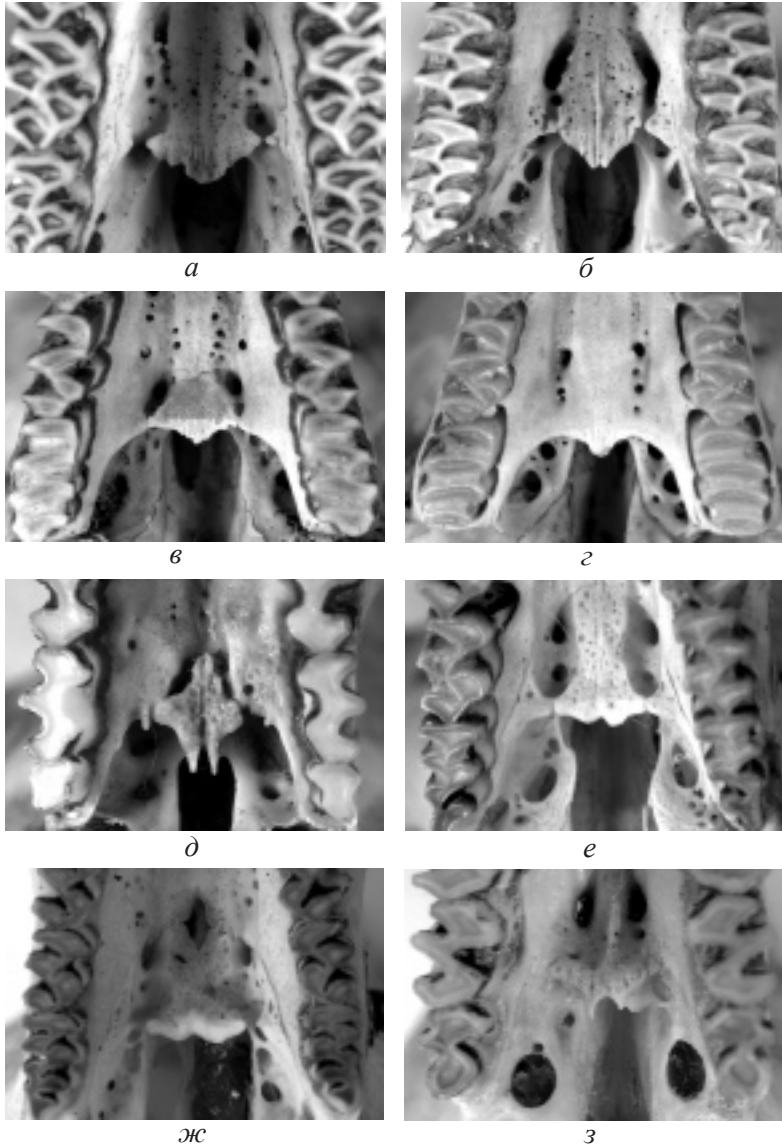


Рис. 3. Строение твёрдого нёба полевок с «клетриономисным» типом:

Fig. 3. Morphology of the vole palate of the «Clethrionomys» type:

a — *Ondatra zibethicus* СЗМ 20975, *б* — *Dicrostonyx torquatus* СЗМ 11091,
в — *Lemmus sibiricus* СЗМ 47806, *г* — *Myopus schisticolor* СЗМ 47298, *д* —

твёрдого нёба. Это касается *Mimomys polonicus* (Kowalski, 1960a, рис. 21, 2), *M. pliocaenicus* F. Major из Беременда (Громов, Поляков, 1977), *M. intermedius* Newton (Hinton, 1926, табл. XIV, рис. 1), рода *Microtomys* (Mehely, 1914; Зажигин, 1980). Но экземпляр с неопределённым таксономическим статусом (*Dolomys hungaricus* Kormos или *Mimomys* cf. *stehlini* Kormos) характеризуется «клетриономисным» типом нёба (Kowalski, 1960b, рис. 63, 2). По современным представлениям его относят к роду *Pliomys* Mehely (Tesakov, 2005).

Азиатские «мимомисные» полёвки гораздо хуже изучены; последняя ревизия была проведена свыше двадцати лет назад (Zheng, Li, 1986). На рисунке полёвки рода «*Villanyia*» из Бетеке (Западная Сибирь) видно, что задний край у этого экземпляра обломан (Зажигин, 1980, рис. 15d), но даже по такому фрагменту выявляется «микротусный» тип нёба, что отмечает сам В.С. Зажигин, который также сближает его по данному признаку с *Eo-lagurus*. Полёвка из местонахождения Шамар, определенная как *Villanyia* ex gr. *chinensis*, характеризуется «клетриономисным» типом (Зажигин, 1980, рис. 15e), однако таксономическое положение этого таксона неясно. Так, по морфологии зубов отмечается большее сходство этого таксона с полёвками рода *Myodes*, чем *Borsodia* (Zhang, 2004). Также с этим таксоном сходна *Alticola simplicidentata* Zheng et Cai из плейстоценовых отложений провинции Хэбэй (Zheng, Cai, 1991). Вполне возможно, что этот таксон представляет собой переходную ступень от рода *Pliomys* к роду *Alticola*. Также экземпляр из местонахождения Шамар (Северная Монголия), определенный как *Mimomys* ex gr. *hintoni-coelodus*, характеризуется скорее «клетриономисным» типом, причём этот признак обнаруживает варибельность (Зажигин, 1980, рис. 15a), однако, как уже говорилось, материал требует ревизии.

Итак, имеющийся палеонтологический материал не позволяет выделить вариант, промежуточный между «микротусным» и «клетриономисным», т.е. «плиомисный» тип. Так как изменчивость данного признака достаточно велика, то при большом желании ряд состояний внутри каждого типа можно разделить ещё на несколько подтипов, например, в первом типе выделить «лагурусный» и «арвикольный». Однако если в качестве основного признака, выделяющего разные

Ellobius talpinus СЗМ 57238, е — *Myodes rufocanus* СЗМ 81258, ж — *M. rutilus* СЗМ 44450, з — *Prometheomys schaposchnikovi* СЗМ 1880.

типы, принять наличие срединного выступа, разделяющего боковые нёбные ямки хотя бы на небольшом участке, то придется согласиться с мнением С.И. Огнева (1948) о наличии всего двух модусов у полёвок: «микротусного» и производного из него «клетриономисного».

Следует также заметить, что производное состояние этого признака возникло независимо как минимум в четырех линиях полёвочьих: в трибах *Prometheomyini* и *Ondatrini*, в трибе *Lemmini* у предка родов *Lemmus* и *Myopus*, а также в роде *Ellobius*. Таким образом, редукция твёрдого нёба приводит к сходным результатам в разных линиях полёвочьих.

В большинстве случаев модусы этого признака дифференцируют таксоны ранга не ниже подтрибы (Громов, Поляков, 1977; Павлинов и др., 1995). Однако в трибе *Lemmini* род *Synaptomys* характеризуется «микротусным» типом строения твёрдого нёба, а роды *Lemmus* и *Myopus* — «клетриономисным». Аналогично, в трибе *Ellobiusini* род *Afganomys* характеризуется «микротусным» типом строения твёрдого нёба, а род *Ellobius* — «клетриономисным». В целом можно сказать, что чем более эволюционно продвинута группа полёвок, тем более высокий таксономический ранг имеет этот признак.

Заметки по систематике и номенклатуре полёвочьих

Более ста лет назад И.С. Поляков (1881) отметил, что полёвки являются «камнем преткновения» для систематиков. Пожалуй, в настоящее время ситуация не изменилась, только фокус проблемы сместился с видового уровня на родовой. В отношении классификации полёвок преобладает тенденция к её дробности (Громов, 1972; Громов, Поляков, 1977; Rabeder, 1981; Загороднюк, 1990; Martin, 2003), что несомненно отражает степень изученности данной группы. Однако выделяемые таксоны нередко плохо диагностируемы, а для некоторых групп различающий диагноз вообще нельзя дать. С учетом данных, приведенных в предыдущем разделе, классификацию полёвочьих можно представить в следующем виде.

Триба *Arvicolini* Gray, 1821

Типовой род *Arvicola* Lacerpede, 1799. Твёрдое нёбо «микротусного» типа; подглазничное отверстие треугольной формы; резцовые отверстия обычных размеров. Отличается от трибы *Ellobiusini* подглазничными отверстиями треугольной формы и резцовыми отверстиями обычных размеров, от триб *Prometheomyini* и *Ondatrini* — «микротусным» типом твёрдого нёба, от трибы *Lemmini* — ти-

пичным рисунком жевательной поверхности коренных зубов. Эта группа, включающая так называемых мимомисных полёвок и давшая начало большинству, если не всем, современным родам полёвочьих, представляет значительные трудности для систематики как на родовом, так и на надродовом уровне.

Подтриба *Promimomyina* Martin, 2002

Типовой род *Promimomys* Kretzoi, 1955. Коренные зубы с корнями и без отложений цемента. Отличается от подтриб *Mimomyina* и *Arvicolina* отсутствием цемента на коренных зубах, от подтрибы *Lagurina* — наличием корней на молярах.

Секция *Promimomyi* s. str.

Типовой род *Promimomys* Kretzoi, 1955. Первый треугольник M^3 изолирован от передней непарной петли. Отличается от секции *Pliorphenacomyi* изолированностью первого треугольника M^3 . В состав секции включают следующие таксоны, различия между которыми не совсем ясны: *Promimomys* Kretzoi, 1955; *Dolomys* Nehring, 1898; *Kilarcola* Kotlia, 1985; *Ogmodontomys* Hibbard, 1941; *Cosomys* Wilson, 1932; *Ophiomys* Hibbard et Zakrewski, 1967; *Nebraskomys* Hibbard, 1957; *Atopomys* Patton, 1965; *Villanyia* Kretzoi, 1956; *Borsodia* Janossy et van der Meulen, 1975.

Вокруг рода *Promimomys* сложилась запутанная номенклатурная ситуация, которая не разрешена до настоящего времени. Этот род описан М. Крецом по единственному сильно стертому M_1 и, строго говоря, это родовое название может быть применено только к этому экземпляру. Позже он описал новый род *Cseria* с типом *Cseria gracilis* Kretzoi, 1959. На основе анализа материала, описанного М. Крецом и другими палеонтологами, И.М. Громов пришел к выводу, что различия между *Promimomys cor*, *Mimomys moldavicus* Kormos, 1932 и *Cseria gracilis* не выходят за рамки возрастной изменчивости и на этом основании объединил роды *Promimomys* и *Cseria* (Громов, Поляков, 1977). Тогда типовая номенклатура рода *Promimomys* Kretzoi, 1955 должна выглядеть так: типовой вид *Promimomys cor* Kretzoi, 1955, старший синоним *Cseria gracilis* Kretzoi, 1959, младший синоним *Mimomys moldavicus* Kormos, 1932. Соответственно, *Cseria* Kretzoi, 1959 является младшим синонимом *Promimomys* Kretzoi, 1955.

В этом роде были выделены две группы полёвок, различающихся размерами: группа *stehlini* (крупные формы) и «черийная» группа (мелкие формы), которым сначала не придавалось так-

сономического ранга (Громов, Поляков, 1977). Эту точку зрения разделял В.С. Зажигин (1980), объединяя все виды данного рода в две группы: *stehlini* и *gracilis*. Однако позже И.М. Громов стал рассматривать эти группы в качестве таксонов подродового ранга: *Promimomys* с видом *P. stehlini* и *Cseria* с формами *P. moldavicus*, *P. antis*, *P. antiquus* (Громов, Баранова, 1981). Эта точка зрения поддержана В.А. Топачевским и В.А. Несиным (1989), которые в подрод *Promimomys* включают *P. stehlini* Kormos, 1931; *P. occitanus* Thaler, 1955 и *P. constantinovaе* Alexandrova, 1966 — виды с длиной M_1 , превышающей 3.0 мм, а в подрод *Cseria* — более мелкие виды: *P. moldavicus* Kormos, 1932; *P. baschkirica* Suchov, 1970; *P. antiquus* Zazhigin, 1980 и *P. praeglacialis* Kretzoi, 1969. В качестве отдельного рода *Cseria* Kretzoi, 1959 рассматривается немногими исследователями (Александрова, 1976; Rabeder, 1981), иногда включается в качестве подрода в род *Villanyia* (Топачевский, Скорик, 1977; Дема, Рековец, 2004). По номенклатурным правилам (статья 23 МКЗН) название *Cseria* Kretzoi, 1959 должно считаться младшим синонимом *Promimomys* Kretzoi, 1955, поэтому оно не может быть действительным в любом случае, тем более предлагаться в качестве названия подрода в рамках рода *Promimomys* или *Villanyia*.

Секция *Pliophenacomys* Repenning, Fejfar et Heinrich, 1990

Типовой род *Pliophenacomys* Hibbard, 1937. Первый треугольник M^3 слит с передней непарной петлёй. Эндемичная американская группа. Отличается от секции *Promimomys* слитостью первого треугольника M^3 и передней непарной петли. В состав секции включают следующие вымершие таксоны: *Protopliophenacomys* L. Martin, 1995; *Pliophenacomys* Hibbard, 1937; *Pliolemmus* Hibbard, 1937; *Guildayomys* Zakrzewski, 1984.

Подтриба *Lagurina* Kretzoi, 1955

Типовой род *Lagurus* Gloger, 1841. Коренные зубы без корней и отложений цемента. Отличается от подтриб *Mimomyina* и *Arvicolina* отсутствием цемента на коренных зубах, от подтрибы *Promimomyina* — отсутствием корней на молярах. Включается в качестве подтрибы в трибу *Prometheomyini* Kretzoi, 1955 (Павлинов и др., 1995), однако эта версия не обосновывается ни диагностическими признаками, ни палеонтологическими данными. Состав: *Lagurus* Gloger, 1841; *Eo-lagurus* Argyropulo, 1946. Приданию родового ранга таким таксонам как *Prolagurus* Kormos, 1938; *Lagurodon* Kretzoi, 1956; *Jordanomys*

Haas, 1966; *Kalymnomys* W. von Koenigswald, Fejfar et Tchernov, 1992 нет оснований.

Подтриба *Mimomyina* Pozdnyakov, subtrib. nov.

(= Phenacomyini Zagorodnjuk, 1990, nomen nudum; = Phenacomyini Martin, 2003 nom. nudum). Типовой род *Mimomys* Forsyth Major, 1902. Коренные зубы с корнями и отложениями цемента. Отличается от подтрибы *Promimomyina* и *Lagurina* наличием цемента на коренных зубах, от подтрибы *Arvicolina* — наличием корней на молярах. В состав подтрибы включают следующие таксоны, причём родовой ранг некоторых из них требует дополнительного обоснования: *Mimomys* Forsyth Major, 1902; *Pusillomimus* Rabeder, 1981; *Pitymimomys* Tesakov, 1998; *Kislangia* Kretzoi, 1954; *Microtomys* von Mehely, 1914; *Phenacomys* Merriam, 1889; *Arborimus* Taylor, 1915.

В.С. Зажигин (1980) описал новый вид мимомисных полёвок из позднего плиоцена юга Западной Сибири и учредил для него новый род *Cromeromys* с типовым видом *Cromeromys irtyszensis* Zazhigin, 1980. В этот род он включил ещё два вида: «*Cromeromys*» *intermedius* (Newton, 1881), являющийся типовым видом рода *Microtomys* Mehely, 1914, и «*Cromeromys*» *newtoni* (Forsyth Major, 1902). В настоящее время выяснено (Тесаков, 2004), что тип вида *Mimomys newtoni* Forsyth Major, 1902 принадлежит роду *Borsodia*, а похожие зубы с отложениями цемента идентифицируются как принадлежащие виду *Mimomys (Tcharinomys) tigliensis* Tesakov, 1988. Помимо описания нового рода В.С. Зажигин также ревизовал род *Mimomys*, разделив его на два подрода, дав «исправленный» диагноз. Для подрода *Mimomys* s. stricto с типовым видом *Mimomys pliocaenicus* F. Major, 1902 дается следующий диагноз: «Горизонтальная пластинка нёбной кости более или менее резко нависает над хоанальным отверстием и пирамидальными отростками и не образует костного моста между задне-боковыми нёбными ямками (мимомисный тип строения заднего края твёрдого нёба)» (Зажигин, 1980, с. 114). В данном случае было проигнорировано однозначное указание И.М. Громова, что *M. pliocaenicus* характеризуется микротусным типом строения твёрдого нёба (Громов, Поляков, 1977, с. 229) и тем самым диагноз является неверным. Для подрода *Microtomys* Mehely, 1914 он приводит новый типовой вид *Microtomys pusillus* Mehely, 1914 и дает следующий диагноз: «Горизонтальная пластинка нёбной кости плавно соединяется с пирамидальными отростками и образует костный мост между задне-боковыми костными ямками (микротусный тип строения заднего края твёрдого нёба)» (Зажигин, 1980, с. 114). В данном случае нарушено

положение статьи 61.1.3 «Международного кодекса...» (2000), запрещающей замену номенклатурного типа, или статьи 61 кодекса прежней редакции (1966), действовавшего до момента публикации работы В.С. Зажигина. Так как остатки костных элементов черепа полёвочных представляют собою исключительную редкость, то диагноз, основанный на особенностях строения нёбной кости, является попросту нерабочим, а для *Mimomys s. stricto* — неверным. В соответствии со статьей 23 «Международного кодекса...» (2000) *Cromeromys Zazhigin, 1980* является младшим синонимом *Microtomys Mehely, 1914*.

Подтриба *Arvicolina s. str.*

Типовой род *Arvicola* Lacépède, 1799. Коренные зубы без корней и с отложениями цемента. Отличается от подтриб *Protimomysina* и *Lagurina* наличием цемента на коренных зубах, от подтрибы *Mimomysina* — отсутствием корней на молярах. Представления о количестве современных родов слишком неустойчивы. Традиционно подтриба включает следующие таксоны: *Arvicola* Lacépède, 1799; *Lasiopodomys* Lataste, 1887 (вкл. *Proedromys* Thomas, 1911); *Microtus* Schrank, 1798 (вкл. *Neodon* Hodgson, 1849; *Phaiomys* Blyth, 1863; *Blanfordimys* Arguotopulo, 1933; *Volemys* Zagorodnyuk, 1990); *Chionomys* Miller; *Lemmiscus* Thomas, 1912.

Единственный экземпляр серой полёвки, коллектированный М.П. Андерсоном в 1910 г. в окрестностях Минчоу (провинция Ганьсу) и описанный под названием *Proedromys bedfordii* Thomas, по мнению Г.М. Аллена является ненормальным индивидом китайской полёвки *Lasiopodomys mandarinus* (Allen, 1940). Плейстоценовые ископаемые остатки из Гонванлина (Шаньси), отнесенные к этому виду (Zheng, Li, 1990), не были сопоставлены с китайской полёвкой. Серия серых полёвок, отловленная в 2003 г. в Национальном природном заповеднике Джиужайгоу (Сычуань) и определенная как *P. bedfordii* Thomas, была сравнена по признакам нижней челюсти с *Microtus oeconomus*, *Volemys musseri* и *Eothenomys chinensis*, но только не с *L. mandarinus* (Liu et al., 2005). При сравнении промеров указанной серии полёвок (Liu et al., 2005) с аналогичными промерами *L. mandarinus mandarinus* (Allen, 1940) оказывается, что по краниометрическим параметрам они не различаются, хотя китайская полёвка имеет менее длинный хвост и уши. Китайская полёвка распространена спорадически (Allen, 1940; Пантелеев, 1998), редка и плохо изучена. В частности, китайская полёвка из Забайкалья (Ковальская, Орлов,

1974) отличается по количеству хромосом от таковой из провинций Шандонг (Wang et al., 2003) и Хенан (Zhu et al., 2003). Вполне возможно, что под названием *Lasiopomys mandarinus* скрывается комплекс видов, поэтому необходима ревизия данного таксона с привлечением как морфологических, так и цитологических и молекулярных данных. Пока не сделано сравнение экземпляров, диагностируемых как *P. bedfordii*, с китайской полёвкой, нет оснований рассматривать первый таксон в качестве отдельного рода.

Триба Ellobiusini Gill, 1872

Типовой род *Ellobius* Fischer, 1814. Подглазничное отверстие овальной формы; резцовые отверстия очень малы; зубы с корнями, без цемента. Отличается от всех остальных триб по первым двум признакам. Состав: *Ungaromys* Kormos, 1932; *Germanomys* Heller, 1936; *Ellobius* Fischer von Waldheim, 1814; *Afganomys* W. Topačevski, 1965. Современные рода хорошо различаются по некоторым краниологическим признакам: характеру строения твёрдого нёба и наличию/отсутствию межтеменной кости. Группа очень хорошо очерченная, хотя относительно её таксономического положения нет однозначного мнения. её относят либо к хомяковым (Repenning, 1968; Громов, Баранова, 1981; Громов, Ербаева, 1995), либо к полёвочьим (Огнев, 1948; Соколов, 1977; Rabeder, 1981; Топачевский, Рековец, 1982). Однако по строению твёрдого нёба и паттерну кариотипической изменчивости слепушонки несомненно относятся к полёвочьим.

Триба Lemmini Gray, 1825

Типовой род *Lemmus* Link, 1795. Подглазничное отверстие треугольной формы; резцовые отверстия обычных размеров; коренные зубы без корней, с обильными отложениями цемента; твёрдое нёбо у *Synaptomys* «микротусного» типа, у остальных таксонов «клетриономисного». Отличается от трибы Ellobiusini подглазничными отверстиями треугольной формы и резцовыми отверстиями обычных размеров, от остальных триб — своеобразным рисунком жевательной поверхности коренных зубов: сильной вытянутостью замкнутых петель в поперечном направлении. Состав: *Synaptomys* Baird, 1858; *Lemmus* Link, 1795; *Myopus* Miller, 1910.

Триба Prometheomyini Kretzoi, 1955

Типовой род *Prometheomys* Satunin, 1901. Нижняя поверхность нёбной кости «клетриономисного» типа; подглазничное отверстие треугольной формы; резцовые отверстия обычных размеров. Отли-

чается от трибы Ellobiusini подглазничными отверстиями треугольной формы и резцовыми отверстиями обычных размеров, от трибы Arvicolini — «клетриономисным» типом твёрдого нёба, от трибы Lemmini — типичным рисунком жевательной поверхности коренных зубов. Структура трибы не совсем ясна. Возможно, в её состав следует включить ондатрин в качестве подтрибы.

Подтриба *Prometheomyina* s. str.

Типовой род *Prometheomys* Satunin, 1901. Коренные зубы без цемента, с корнями; передняя непарная петля M^3 слита с первым наружным треугольником. Отличается от подтрибы *Myodina* и современного рода подтрибы *Pliomyina* отсутствием отложений цемента на коренных зубах, от подтрибы *Dicrostonychina* — наличием корней на молярах. Состав: *Stachomys* Kowalski, 1960; *Prometheomys* Satunin, 1901.

Подтриба *Pliomyina* *Kretzoi*, 1969

Типовой род *Pliomys* von Mehely, 1914. Зубы с корнями; передняя непарная петля M^3 слита с первым наружным треугольником. Современные представители данной подтрибы отличается от полёвок подтрибы *Prometheomyina* наличием цемента на коренных зубах, а от полёвок подтрибы *Dicrostonychina* — наличием корней на молярах. Состав: *Pliomys* Mehely, 1914; *Dinaromys* Kretzoi, 1955. Возможно, в эту подтрибу следует относить род *Shamaromys* Zazhigin, а также роды секции *Alticoli*.

Подтриба *Myodina* *Kretzoi*, 1955

Типовой род *Myodes* Pallas, 1811 (= *Clethrionomys* Tilesius, 1850). Коренные зубы с отложениями цемента. Отличается от подтриб *Prometheomyina* и *Dicrostonychina* указанным признаком.

Секция *Myodi* s. str.

Типовой род *Myodes* Pallas, 1811. Первый треугольник M^3 изолирован от передней непарной петли. Состав: *Myodes* Pallas, 1811; *Aschizomys* Miller, 1899; *Eothenomys* Miller, 1896; *Caryomys* Thomas, 1911.

Секция *Alticoli* *Gromov*, 1977

Типовой род *Alticola* Blandford, 1881. Передняя непарная петля M^3 слита с первым наружным треугольником; коренные зубы без корней. Состав: *Anteliomys* Miller, 1896; *Alticola* Blandford, 1881. Если будет доказано, что *Shamaromys* Zazhigin имеет связи с плиомисами

и скальными полёвками, то роды этой секции следует поместить в подтрибу Pliomyina.

Подтриба *Dicrostonychina* Kretzoi, 1955

Типовой род *Dicrostonyx* Gloger, 1841. Коренные зубы без корней и отложений цемента. Отличается от трибы Prometheomyina отсутствием корней на коренных зубах, от подтриб Pliomyina и Myodina – отсутствием цемента на молярах. Состав: *Praedicrostonyx* Guthrie et Matthews, 1971; *Dicrostonyx* Gloger, 1841.

Триба *Ondatrini* Gray, 1825.

Типовой род *Ondatra* Link, 1795. нёбо «клетриономисного» типа; подглазничное отверстие треугольной формы; резцовые отверстия обычных размеров. Эндемичная американская группа. Продвинутые черты («клетриономисный» тип нёба, наличие цемента на коренных зубах) сформировались параллельно другим группам полёвочьих. Состав: *Pliopotamys* Hibbard, 1938; *Ondatra* Link, 1795; *Proneofiber* Hibbard et Dalquest, 1973; *Neofiber* True, 1884. Иногда включают в трибу Arvicolini в качестве подтрибы (Павлинов и др., 1995; Павлинов, 2006).

Трибы *insertae sedis*

***Hyperacrius* Miller, 1896.** Типовой вид *Arvicola fertilis* True, 1884. Коренные зубы без корней; цемент, видимо, отсутствует; передняя непарная петля M³ слита с первым наружным треугольником. В настоящее время известны два вида, распространенные в Зап. Гималаях. Отнесение к этому роду одного первого коренного зуба из пещерных отложений раннего плейстоцена окрестностей Пекина (Huang, Guan, 1983) явно преждевременно. Если это действительно бесцементная форма, то её включение в подтрибу Myodina лишено оснований. Вполне возможно, что этот таксон следует включать в трибу Ellobiusini (Rabeder, 1981).

***Tobienia* Fejfar et Repenning, 1998.** Типовой вид *Tobienia kretzoi* Fejfar et Repenning, 1998. Ранний плиоцен Германии. Включается в трибу Lemmini, однако отличия от *Mimomys* незначительны.

Обсуждение

Для разграничения надродовых таксонов полёвок в качестве диагностических используется всего несколько признаков: форма подглазничного отверстия, сравнительный размер резцовых отверстий, тип строения твёрдого нёба, отсутствие/наличие цемента во входя-

щих углах коренных зубов, наличие/отсутствие корней на коренных зубах, изолированность/слитость первого наружного треугольника М³ с передней непарной петлёй.

Первые два признака отличают слепушонок от остальных полёвочьих, причём второй признак, видимо, отражает специфику образа жизни. Так, сравнительно небольшими размерами этих отверстий характеризуются грызуны, ведущие подземный образ жизни и относящиеся к семействам Bathyergidae и родственным группам (Bryant, McKenna, 1995; Wang, 2001), Octodontidae (Torres-Mura, Contreras, 1998), Geomyidae и родственным группам (Wahlert, 1978, 1985; Wahlert, Souza, 1988), Spalacidae (Топачевский, 1969; Coşcun, 2003; Sözen et al., 2006). Большинство этих грызунов роет землю при помощи резцов, поэтому небольшую величину резцовых отверстий можно объяснить усилением рostrальной части черепа. Следует также заметить, что у некоторых грызунов, ведущих подземный образ жизни, размеры *foramen incisivum* варьируют от небольших до средних, например, у видов рода *Stenomys* (Anderson et al., 1987; Cook et al., 1990). Правда, некоторые грызуны, ведущие наземный образ жизни, также характеризуются небольшими резцовыми отверстиями. Например, грызуны семейства Dasyproctidae имеют мощный череп с маленькими резцовыми отверстиями (Perez, 1992); грызуны семейства Heteromyidae также характеризуются небольшими размерами этих отверстий (Anderson, Jarrin-V., 2002).

Цемент откладывается цементобластами при скапливании их в глубоких боковых складках коронки (Аверьянов, 1991). Известен род вымерших тушканчиков, особи которого имели во входящих углах коренных зубов цементную выстилку (Топачевский, 1971). Цементные формы полёвок являются производными от бесцементных, причём по имеющимся в настоящее время материалам количество независимых филогенетических линий, в которых появились цементные формы, очень трудно определить. Так, палеонтологическим материалом надёжно документировано появление цемента во входящих углах коренных зубов у поздних форм рода *Dolomys*, в частности, *D. ondatroides* (Несин, 1981). У поздних западноевропейских форм рода *Pliomys* (*P. episcopalis*, *P. simplicior*, *P. hollitzeri*) на заключительных стадиях онтогенеза отмечаются отложения цемента (Rabeder, 1981). Цементные формы рода *Dinaromys* происходят от бесцементных форм рода *Pliomys* (Громов, Поляков, 1977; Chaline et al., 1999). На фоссильном материале выявлено независимое появление цемента в филогенетической линии полёвок рода

Ondatra (Chaline et al., 1999). Так как цемент ондатры имеет совершенно оригинальную структуру, отсутствующую у других форм полёвок (Агаджанян, 1993), то наличие цемента обычного типа у полёвок близкого рода *Neofiber*, говорит о его независимом появлении в филогенезе. Полёвки рода *Myodes* по одной версии происходят от цементных *Mimomys burgondiae* (Chaline et al., 1999), по другой версии — от бесцементных промимомисных форм (Rabeder, 1981). Все ископаемые формы настоящих леммингов имеют цемент во входящих углах коренных зубов, однако их связи с остальными полёвковыми на фосильном материале достоверно не прослежены, поэтому нельзя сказать, от каких форм — цементных или бесцементных — они происходят.

Утрата корней является конечной стадией преобразования брахиодонтных зубов в гипсодонтные. В этом случае зубы характеризуются постоянным ростом, что позволяет противопоставить их ризодонтным зубам с разной степенью гипсодонтности, характеризующимся ограниченным ростом. По палеонтологическим данным (Громов, Поляков, 1977; Chaline, Mein, 1979; Chaline et al., 1999; Тесаков, 2004) некорнезубые формы появляются как минимум в семи филогенетических линиях: роды *Lagurus*, *Eolagurus*, *Microtus* s. lato, *Arvicola*, *Neofiber*, *Dicrostonyx*, а также некорнезубые виды в трибе Lemmini и подтрибе Myodina, связи между которыми на ископаемом материале выяснены очень плохо, хотя молекулярные данные (Cook et al., 2004; Luo et al., 2004; Lebedev et al., 2007) допускают вероятность независимой утраты корней минимум в трёх линиях подтрибы Myodina.

Также для различения таксонов родового ранга привлекают такие признаки, как окраска, общий размер, длина хвоста, длина ушных раковин, длина вибрисс, опушенность подошв, характер дифференциации когтей передних и задних конечностей, особенности строения коренных зубов, особенности строения черепа, в частности, его конфигурацию и размер слуховых барабанов (Allen, 1940; Hall, Kelson, 1959; Громов, Поляков, 1977; Громов, Ербаева, 1995; Павлинов и др., 1995). Перечисленные признаки вполне пригодны в случае попарного различения родов, однако для диагностики таксонов надродового ранга они совершенно непригодны. Таким образом, надежных диагностических признаков для выделения таксонов надродового ранга среди полёвочьих явно недостаточно. Эту ситуацию можно объяснить уменьшением частоты появления новых состояний признаков в филогенезе (Wagner, 2000).

Более того, состояния таких важных признаков как тип строения твёрдого нёба, наличие/отсутствие корней на коренных зубах, наличие цемента во входящих углах моляров демонстрируют высокий уровень гомоплазии. Наличие гомоплазии известно для многих таксонов (Sanchez-Villagra, Williams, 1998) и чаще всего оно обусловлено конструкцией и характером развития самих признаков (Wake, 1991; Donoghue, Ree, 2000; Hall, 2003). Такая ситуация обуславливает нечёткую разграниченность надродовых таксонов полёвочьих и, соответственно, возможность применения нескольких вариантов классификации.

Ниже приведён разработанный автором вариант надродовой классификации полёвочьих, который по сравнению с другими вариантами (Громов, Поляков, 1977; Павлинов и др., 1995; Павлинов, 2006), лучше отражает упорядоченность таксономического разнообразия полёвочьих, а также более обоснован в отношении диагностируемости таксонов:

- Триба **Arvicolini** Gray, 1821
 - Подтриба **Promimomyina** Martin, 2002
 - Секция **Promimomyi** s. stricto
 - Секция **Pliophenacomyi** Repenning, Fejfar et Heinrich, 1990
 - Подтриба **Lagurina** Kretzoi, 1955
 - Подтриба **Mimomyina** Pozdnyakov, subtrib. nov.
 - Подтриба **Arvicolina** s. stricto
- Триба **Ellobiusini** Gill, 1872
- Триба **Lemmini** Gray, 1825
- Триба **Prometheomyini** Kretzoi, 1955
 - Подтриба **Prometheomyina** s. stricto
 - Подтриба **Pliomyina** Kretzoi, 1969
 - Подтриба **Myodina** Kretzoi, 1955
 - Секция **Myodi** s. stricto
 - Секция **Alticoli** Gromov, 1977
 - Подтриба **Dicrostonychina** Kretzoi, 1955
- Триба **Ondatrini** Gray, 1825

Благодарности

Автор приносит искреннюю благодарность А.С. Тесакову за плодотворное обсуждение филогенетических отношений среди полёвочьих, А.К. Агаджаняну за помощь в поиске редкой литературы, Р.Ю. Дудко и Е.В. Чабаненко за помощь при фотографировании черепов.

Список литературы

- Аверьянов А.О. 1991. О некоторых морфогенетических причинах параллелизмов в зубной системе грызунов // Журн. общ. биологии. Т. 52. № 5. С. 722–727.
- Агаджанян А.К. 1993. Происхождение и эволюция ондатры // Под ред. В.Е. Соколова, Н.П. Лаврова / Ондатра. Морфология, систематика, экология. М.: Наука. С. 7–19.
- Александрова Л.П. 1976. Грызуны антропогена европейской части СССР. М.: Наука. 99 с.
- Аргиропуло А.И. 1940. Сем. Muridae — мыши // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 5. М., Л.: АН СССР. 170 с.
- Воронцов Н.Н. 1982. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Часть I. Морфология и экология // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 6. Л.: Наука. 451 с.
- Громов И.М. 1972. Надвидовые систематические категории в подсемействе полёвок (Microtinae) и их вероятные родственные связи // Исследования по фауне Советского Союза. Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 13. С. 8–32.
- Громов И.М., Баранова Г.И. (ред.) 1981. Каталог млекопитающих СССР. Плиоцен—современность. Л.: Наука. 456 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А. 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 522 с.
- Громов И.М., Поляков И.Я. 1977. Полёвки фауны СССР // Млекопитающие. Т. 3. Вып. 8. Л.: Наука. 504 с.
- Дема Л., Рековець Л. 2004. Морфосистематичні основи еволюції роду *Villanyia* (Arvicolidae, Rodentia) // Вісник Львів. ун-ту, сер. біол. Вип. 38. С. 152–156.
- Загороднюк И.В. 1990. Кариотипическая изменчивость и систематика серых полёвок (Rodentia, Arvicolini). Сообщение I. Видовой состав и хромосомные числа // Вестн. зоол. № 2. С. 26–37.
- Зажигин В.С. 1980. Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири. М.: Наука. 156 с.
- Ковальская Ю.М., Орлов В.Н. 1974. Необычные половые хромосомы и внутривидовой хромосомный полиморфизм китайской полёвки // Цитология. Т. 16. № 4. С. 497–503.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры, 1966. 2-е изд. М., Л.: Наука. 100 с.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры, 2000. 4-е изд. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 221 с.

- Несин В.А. 1981. Новый вид полёвки *Dolomys ondatroides* sp. n. (Rodentia, Microtidae) из котловинского местонахождения // Вестн. зоол. № 4. С. 5–7.
- Огнев С.И. 1948. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 6. Грызуны (продолжение). М., Л.: АН СССР. 559 с.
- Павлинов И.Я. 2006. Систематика современных млекопитающих. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ. 297 с.
- Павлинов И.Я., Яхонтов Е.Л., Агаджанян А.К. 1995. Млекопитающие Евразии. Т. 1. Rodentia // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 22. 240 с.
- Пантелеев П.А. 1998. Грызуны палеарктической фауны: состав и ареалы. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. 117 с.
- Поляков И.С. 1881. Систематический обзор полёвок, водящихся в Сибири // Зап. Имп. акад. наук. Т. 39. Прил. № 2. 91 с.
- Соколов В.Е. 1977. Систематика млекопитающих (Отряды: зайцеобразных, грызунов). М.: Высш. школа. 494 с.
- Тесаков А.С. 2004. Биостратиграфия среднего плиоцена—эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим). М.: Наука. 247 с.
- Топачевский В.А. 1969. Слепышовые // Млекопитающие. Т. 3. Вып. 3. Л.: Наука. 248 с.
- Топачевський В.О. 1971. *Pseudoalactaga minuta* gen. et sp. nov. своєрідний п'ятипалий тушканчик (Rodentia, Dipodidae) з пізнього пліоцену півдня України // Доп. АН УРСР, сер. Б. № 2. С. 175–177.
- Топачевский В.А., Несин В.А. 1989. Грызуны молдавского и хяпровского фаунистических комплексов котловинского разреза. Киев: Наук. думка. 136 с.
- Топачевский В.А., Рековец Л.И. 1982. Новые материалы к систематике и эволюции слепушонок номинативного подрода рода *Ellobius* (Rodentia, Cricetidae) // Вестн. зоол. № 5. С. 47–54.
- Топачевский В.А., Скорик А.Ф. 1977. Грызуны раннетаманской фауны тилигульского разреза. Киев: Наукова думка. 252 с.
- Allen G.M. 1940. The mammals of China and Mongolia // Nat. Hist. Centr. Asia. Vol. 11. Pt. 2. P. 621–1350 p.
- Anderson R.P., Jarrin-V. P. 2002. A new species of spiny pocket mouse (Heteromyidae: Heteromys) endemic to Western Ecuador // Amer. Mus. Novit. № 3382. 26 p.
- Anderson S., Olds N. 1989. Notes on Bolivian mammals. 5. Taxonomy and distribution of *Bolomys* (Muridae, Rodentia) // Amer. Mus. Novit. № 2935. 22 p.

- Anderson S., Yates T.L. 2000. A new genus and species of phyllotine rodent from Bolivia // J. Mamm. Vol. 81. № 1. P. 18–36.
- Anderson S., Yates T.L., Cook J.A. 1987. Notes on Bolivian mammals 4. The genus *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae) in the Eastern Lowlands // Amer. Mus. Novit. № 2891. 20 p.
- Bonvicino C.R., Lima J.F.S., Almeida F.C. 2003. A new species of *Calomys* Waterhouse (Rodentia, Sigmodontinae) from the Cerrado of Central Brazil // Rev. Bras. Zool. Vol. 20. № 2. P. 301–307.
- Bradley R.D., Carroll D.S., Haynie M.L., Martinez R.M., Hamilton M.J., Kilpatrick C.W. 2004. A new species of *Peromyscus* from Western Mexico // J. Mammal. Vol. 85. № 6. P. 1184–1193.
- Bryant J.D., McKenna M.C. 1995. Cranial anatomy and phylogenetic position of *Tsaganomys altaicus* (Mammalia, Rodentia) from the Hsanda Gol Formation (Oligocene), Mongolia // Amer. Mus. Novit. № 3156. 42 p.
- Carleton M.D., Goodman S.M. 2007. A new species of the *Eliurus majori* complex (Rodentia: Muroidea: Nesomyidae) from South-central Madagascar, with remarks on emergent species grouping in the genus *Eliurus* // Amer. Mus. Nov. № 3547. 21 p.
- Carleton M.D., Musser G.G. 1989. Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): a synopsis of *Microryzomys* // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 191. 83 p.
- Carrasco M.A., Wahlert J.H. 1999. The cranial anatomy of *Cricetops dormitor* an Oligocene fossil rodent from Mongolia // Amer. Mus. Nov. № 3275. 14 p.
- Chaline J., Brunet-Lecomte P., Montuire S., Viriot L., Courant F. 1999. Anatomy of the arvicoline radiation (Rodentia): palaeogeographical, palaeoecological history and evolutionary data // Ann. zool. Fennici. Vol. 36. P. 239–267.
- Chaline J., Mein P. 1979. Les rongeurs et l'évolution. Paris: Doin. 235 p.
- Chimimba Ch.T., Dippenaar N.J., Robinson T.J. 1999. Morphometric and morphological delineation of southern African species of *Aethomys* (Rodentia: Muridae) // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 67. P. 501–527.
- Cook J.A., Anderson S., Yates T.L. 1990. Notes on Bolivian mammals 6. The genus *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae) in the Highlands // Amer. Mus. Nov. № 2980. 27 p.
- Cook J.A., Runck A.M., Conroy Ch.J. 2004. Historical biogeography at the crossroad of the northern continents: molecular phylogenetics of the red-backed voles (Rodentia, Arvicolinae) // Mol. Phyl. Evol. Vol. 30. P. 767–777.

- Coşçun Y. 2003. A study on the morphology and karyology of *Nannospalax nehringi* (Satunin, 1898) (Rodentia: Spalacidae) from Northeast Anatolia, Turkey // Turk. J. Zool. Vol. 27. P. 171–176.
- D'Elia G., Pardinás U.F.J. 2004. Systematics of Argentinean, Paraguayan and Uruguayan swamp rats of the genus *Scapteromys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) // J. Mamm. Vol. 85. № 5. P. 897–910.
- Donoghue M.J., Ree R.H. 2000. Homoplasy and developmental constraint: a model and an example from plants // Amer. Zool. Vol. 40. P. 759–769.
- Emmons L.H., Patton J.L. 2005. A new species of *Oryzomys* (Rodentia: Muridae) from Eastern Bolivia // Amer. Mus. Nov. № 3478. 26 p.
- Gomez-Laverde M., Anderson R.P., Garcia L.F. 2004. Integrated systematic reevaluation of the Amazonian genus *Scolomys* (Rodentia: Sigmodontinae) // Mamm. Biol. Vol. 69. № 2. P. 119–139.
- Goodwin G.G. 1961. The murine opossums (genus *Marmosa*) of the West Indies, and the description of a new subspecies of *Rhipidomys* from Little Tobago // Amer. Mus. Novit. № 2070. 20 p.
- Hall B.K. 2003. Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution // Biol. Rev. Vol. 78. P. 409–433.
- Hall E.R., Kelson K.R. 1959. The mammals of North America. N.-Y.: The Ronald Press. Vol. 1–2. 1083 p.
- Hinojosa F., Anderson S., Patton J.L. 1987. Two new species of *Oxymycterus* (Rodentia) from Peru and Bolivia // Amer. Mus. Nov. № 2898. 17 p.
- Hinton M.A.C. 1926. Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct. London: Brit. Mus. (Nat. Hist.). 488 p.
- Huang W., Guan J. 1983. Mammalian fossils from Early Pleistocene cave deposits of Yanshan Mountain, Peking Vicinity // Vert. PalAsiat. Vol. 21. № 1. P. 69–76.
- Kowalski K. 1960a. Pliocene insectivores and rodents from Rebielice Krolewskie (Poland) // Acta Zool. Cracov. Vol. 5. № 5. P. 155–202.
- Kowalski K. 1960b. Cricetidae and Microtidae (Rodentia) from the Pliocene of Weze (Poland) // Acta Zool. Cracov. Vol. 5. № 11. P. 447–481.
- Lebedev V.S., Bannikova A.A., Tesakov A.S., Abramson N.I. 2007. Molecular phylogeny of the genus *Alticola* (Cricetidae, Rodentia) as inferred from the sequence of the cytochrome *b* gene // Zool. Scripta. Vol. 36. P. 547–563.
- Linzey A.V. 1983. *Synaptomys cooperi* // Mammalian Species. № 210. 5 p.
- Liu S., Liu Y., Sun Zh., Fu J., Cai Y., Lei K. 2005. Morphological information and taxonomy of Berford's vole // Acta Theriol. Sin. Vol. 25. № 4. P. 373–378.

- Lopez-Martinez N., Michaux J., Hutterer R. 1998. The skull of *Stephanomys* and review of *Malpaisomys* relationships (Rodentia: Muridae): taxonomic incongruence in murids // J. Mamm. Evol. Vol. 5. № 3. P. 185–215.
- Luo J., Yang D., Suzuki H., Wang Y., Chen W.-J., Campbell K.L., Zhang Y. 2004. Molecular phylogeny and biogeography of oriental voles: genus *Eothenomys* (Muridae, Mammalia) // Mol. Phyl. Evol. Vol. 33. P. 349–362.
- Martin R.A. 2003. Biochronology of Latest Miocene through Pleistocene arvicolid rodents from the Central Great Plains of North America // Coloq. Paleont. Vol. Ext. 1. P. 373–383.
- Martin Y., Gerlach G., Christian Schlotterer Ch., Meyer A. 2000. Molecular phylogeny of european murid rodents based on complete cytochrome b sequences // Mol. Phyl. Evol. Vol. 16. № 1. P. 37–47.
- Mehely L. 1914. Fibrinae Hungariae. Die ternären und quaternären wurzelzähnigen Wühlmäuse Ungarns // Ann. Hist. Natur. Mus. Nat. Hung. T. 12. S. 155–243.
- Miller S.S. 1896. Genera and subgenera of voles and lemmings // North Amer. Fauna. № 12. P. 1–85.
- Musser G.G. 1981a. Results of the Archbold expeditions. No 105. Notes on systematics of Indo-Malayan murid rodents, and description of new genera and species from Ceylon, Sulawesi and the Philippines // Bul. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 168. Art. 3. P. 255–334.
- Musser G.G. 1981b. The giant rat of Flores and its relatives East of Borneo and Bali // Bul. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 169. Art. 2. P. 67–176.
- Musser G.G., Carleton M.D., Brothers E.M., Gardner A.L. 1998. Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): diagnoses and distributions of species formerly assigned to *Oryzomys* «capito» // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 236. 376 p.
- Musser G.G., Heaney L.R. 1992. Philippine rodents: definitions of *Tarsomys* and *Limnomys* plus a preliminary assessment of phylogenetic patterns among native Philippine murines (Murinae, Muridae) // Bul. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 211. 138 p.
- Musser G.G., Newcomb C. 1983. Malaysian murids and the giant rat of Sumatra // Bul. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 174. Art. 4. P. 327–598.
- Musser G.G., Smith A.L., Robinson M.F., Lunde D.P. 2005. Description of a new genus and species of rodent (Murinae, Muridae, Rodentia) from the Khammouan Limestone National biodiversity conservation area in Lao PDR // Amer. Mus. Nov. № 3497. 31 p.
- Norris R.W., Zhou K., Zhou C., Yang G., Kilpatrick C.W., Honeycutt R.L.

2004. The phylogenetic position of the zokors (Myospalacinae) and comments on the families of muroids (Rodentia) // *Mol. Phyl. Evol.* Vol. 31. P. 972–978.
- Pardinas U.F.J., D'Elia G., Cirignoli S., Suarez P. 2005. A new species of *Akodon* (Rodentia, Cricetidae) from the northern campos grasslands of Argentina // *J. Mamm.* Vol. 86. № 3. P. 462–474.
- Perez E.M. 1992. *Agouti paca* // *Mammalian species.* № 404. 7 p.
- Rabeder G. 1981. Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich // *Beitr. Paläont. Österr.* Bd 8. S. 1–373.
- Repening C.A. 1968. Mandibular musculature and the origin of the subfamily Arvicolinae (Rodentia) // *Acta Zool. Cracov.* Vol. 13. P. 29–71.
- Rickart E.A., Heaney L.R., Goodman S.M., Jansa Sh. 2005. Review of the Philippine genera *Chrotomys* and *Celaenomys* (Murinae) and description of a new species // *J. Mamm.* Vol. 86. № 2. P. 415–428.
- Robinson M., Catzeflis F., Briolay J., Mouchiroud D. 1997. Molecular phylogeny of rodents, with special emphasis on murids: evidence from nuclear gene LCAT // *Mol. Phyl. Evol.* Vol. 8. № 3. P. 423–434.
- Sanchez-Villagra M.R., Williams B.A. 1998. Levels of homoplasy in the evolution of the mammalian skeleton // *J. Mamm. Evol.* Vol. 5. № 2. P. 113–126.
- Sözen M., Sevindik M., Matur F. 2006. Karyological and some morphological characteristics of *Spalax leucodon* Nordmann, 1840 (Mammalia: Rodentia) superspecies around Kastamonu Province, Turkey // *Turk. J. Zool.* Vol. 30. P. 205–219.
- Steppan S.J., Adkins R.M., Anderson J. 2004. Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes // *Syst. Biol.* Vol. 53. № 4. P. 533–553.
- Tesakov A.S. 2005. Pliocene voles (*Pliomys*, Arvicolinae, Rodentia) from Odessa catacombs // *Russian J. Theriol.* Vol. 4. № 2. P. 123–135.
- Torres-Mura J.C., Contreras L.C. 1998. *Spalacopus cyanus* // *Mammalian Species.* № 594. 5 p.
- Voss R.S. 1991. An introduction to the neotropical muroid rodent genus *Zygodontomys* // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* Vol. 210. 113 p.
- Voss R.S., Carleton M.D. 1993. A new genus for *Hesperomys molitor* Wigne and *Holochilulus magnus* Hershkovitz (Mammalia, Muridae) with an analysis of its phylogenetic relationships // *Amer. Mus. Novit.* № 3085. 39 p.
- Voss R.S., Gomez-Laverde M., Pacheco V. 2002. A new genus for *Aepeomys fuscatus* Allen, 1912, and *Oryzomys intectus* Thomas, 1921: enig-

- matic murid rodents from Andean cloud forests // Amer. Mus. Novit. № 3373. 42 p.
- Wagner P.J. 2000. Exhaustion of morphologic character states among fossil taxa // Evolution. Vol. 54. № 2. P. 365–386.
- Wahlert J.H. 1978. Cranial foramina and relationships of the Eomyoidea (Rodentia, Geomorpha). Skull and upper teeth of *Kansamys* // Amer. Mus. Novit. № 2645. 16 p.
- Wahlert J.H. 1985. Skull morphology and relationships of geomyid rodents // Amer. Mus. Novit. № 2812. 20 p.
- Wahlert J.H., Souza R.A. 1988. Skull morphology of *Gregorymys* and relationships of the Entoptychinae (Rodentia, Geomyidae) // Amer. Mus. Novit. № 2922. 13 p.
- Wake D.B. 1991. Homoplasy: the result of natural selection, or evidence of design limitations? // Amer. Nat. Vol. 138. № 3. P. 543–567.
- Wang B. 2001. On Tsaganomyidae (Rodentia, Mammalia) of Asia // Amer. Mus. Nov. № 3317. 50 p.
- Wang J.X., Zhao X.F., Deng Y., Qi H.Y., Wang Z.J. 2003. Chromosomal polymorphism of mandarin vole, *Microtus mandarinus* (Rodentia) // Hereditas. Vol. 138. P. 47–53.
- Zhang Y. 2004. Morphological variation of molars of *Villanyia* from Renzidong, Fanchang, Anhui // Proc. 9th Ann. Meet. Chinese Soc. Vertebr. Paleont. Beijing: China Ocean Press. P. 93–100.
- Zheng S., Cai B. 1991. Fossil micromammals from the Donggou section of Dongyaozitou, Yuxian County, Hebei Province // Contrib. INQUA XIII. P. 100–131.
- Zheng S., Li C. 1986. A review of *Mimomys* of China // Vert. PalAsiat. Vol. 24. № 2. P. 81–109.
- Zheng S., Li C. 1990. Comments on fossil arvicolids of China // Int. Symp. Evol. Phyl. Biostr. Arvicolids. Praha. P. 431–442.
- Zhu B., Gao H., Wang H., Gao J., Zhang Y., Dong Y., Hou J., Nan X. 2003. The origin of the genetical diversity of *Microtus mandarinus* chromosomes // Hereditas. Vol. 139. P. 90–95.