

Эволюция рода *Borsodia* (Arvicolidae) в виллании и раннем бихарии **А. С. Тесаков (1993)**

Borsodia Janossy и Meulen - род корнезубых полёвок из группы *Mimomys*. Этот род был типичным элементом фауны мелких млекопитающих позднего плиоцена и начала раннего плейстоцена (виллания и раннего бихария), в течение примерно 1,5 млн лет. Виды рода *Borsodia* были широко распространены в степном поясе от Северного Китая до Центральной Европы. Одним из самых ярких направлений развития данного рода было увеличение гипсодонтности. Гипсодонтность рода *Borsodia* нарастала неравномерно (в раннем виллании относительно медленно, а в позднем виллании и самом начале бихария относительно быстрее), что объясняют увеличением аридности климата. Поздние виды рода обнаруживают плавный морфологический переход к нескольким современным видам *Lagurini*.

Введение

Несмотря на обширное географическое и хронологическое распространение, род *Borsodia* Janossy и Meulen (1974) остаётся малоизученным. Тем не менее, из-за широкого распространения, чёткой морфологической аутентичности и весьма высокой скорости эволюции зубов, этот род чрезвычайно важен. История рода насчитывает около 1.5 млн лет, от раннего виллания до раннего бихария. Род был распространён от Северного Китая, Монголии и Забайкалья на востоке, до Центральной и Северо-Западной Европы на западе (Рис. 1).



Рис. 1 Места находок представителей рода *Borsodia* из виллания и бихария Евразии.

Ископаемые фауны, в которых виды рода *Borsodia* доминируют среди мелких млекопитающих, распространены на гораздо более малых территориях, практически совпадающих с современным поясом степей. Целью данной публикации являются краткий обзор проблем связанных с изучением рода *Borsodia* и попытка оценки развития гипсодонтности в течение времени его существования.

История изучения и систематика

Род *Borsodia* изучали многие палеонтологи (Майор, 1902; Мехели, 1914; Кормос, 1938; Ербаева, 1970; Basarov et al., 1976; Зажигин, 1980; Rabeder, 1981; Топачевский и Скорик, 1977; Топачевский и др., 1987; Топачевский и Несин, 1989 и др.).

Виды рода *Borsodia* издавна относят то к роду *Mimomys* то к роду *Villanyia*. Только после публикации Janossy and Meulen (1974), новый взгляд постепенно завоёвывает всё новых сторонников. Фактически, *Borsodia* - отдельный род корнезубых полёвок, из группы *Mimomys* (sensu Zazhigin, 1980). Он является сестринской группой по отношению к роду *Mimomys*. Основные

диагностические признаки рода: (1) отсутствие отложений цемента во входящих углах дентиновых призм, (2) отсутствие марки на антерокониде m1 (3) наличие как правило только задней марки на M3. Отличиями *Borsodia* от *Mimomys* являются бесцементность и отсутствие марки на антерокониде m1. От *Promimomys Borsodia* отличается отсутствием марки на антерокониде m1 и первой лабиальной складкой (fold) m3. От *Villanyia Kretzoi* (1956) данный род отличают более крупные размеры, более выраженная гипсодонтия, и как правило более сложное строение моляров (Terzea, 1990).

Систематика рода *Borsodia* весьма запутана. Было описано или упомянуто более 20 таксонов. Многие из описанных видов по-видимому являются синонимичными. Таким образом, систематика рода явно нуждается в ревизии. Выделяются два крупных подрода - *Borsodia* (Janossy and Meulen, 1974) и эндемичный для Центральной Азии *Shamaromys* (Zazhigin, 1989). Здесь обсуждается только первый. Обе этих основных линии выделились в раннем виллании, различаясь между собой морфологией M3 (Zazhigin, 1980, 1989). Подрод *Kulundomys* (Zazhigin, 1980), объединяющий более прогрессивные виды рода *Borsodia*, обнаруживает много черт строения аризодонтных *Lagurini*, и возможно является младшим синонимом *Borsodia s. l.* Хотя выбор *B. hungarica* в качестве типового вида рода *Borsodia* бесспорно правомерен, его нельзя считать очень удачным, поскольку этот вид являет собой весьма продвинутую стадию эволюции, характеризующуюся утратой многих примитивных черт и наличием множества прогрессивных особенностей. Например, дифференциация эмали по толщине, отмеченная в диагнозе рода *Borsodia*, нетипична для большинства видов этого рода, моляры которых имеют недифференцированную эмалевую стенку.

Основные стадии эволюции зубов

Древнейшие и примитивнейшие представители рода *Borsodia* связаны с ранним вилланием, MN 16 (соответствует пьаченцу плиоцена и раннему виллафранку), и фаунами Евросибирской провинции. Среди этих ранних форм можно выделить два валидных вида. Самым примитивным является вид *B. steklovi*, из долины р. Бетекей бассейна р. Ишим на юге Западной Сибири (Zazhigin, 1980). *B. novoasovica* (Topachevsky and Scorik, 1977), более поздний вид из местонахождения Широкино на северном побережье Азовского моря, первоначально рассматривался как подвид '*Villanyia petenyii*' (Topachevsky and Scorik, 1977; Topachevsky et al., 1987).

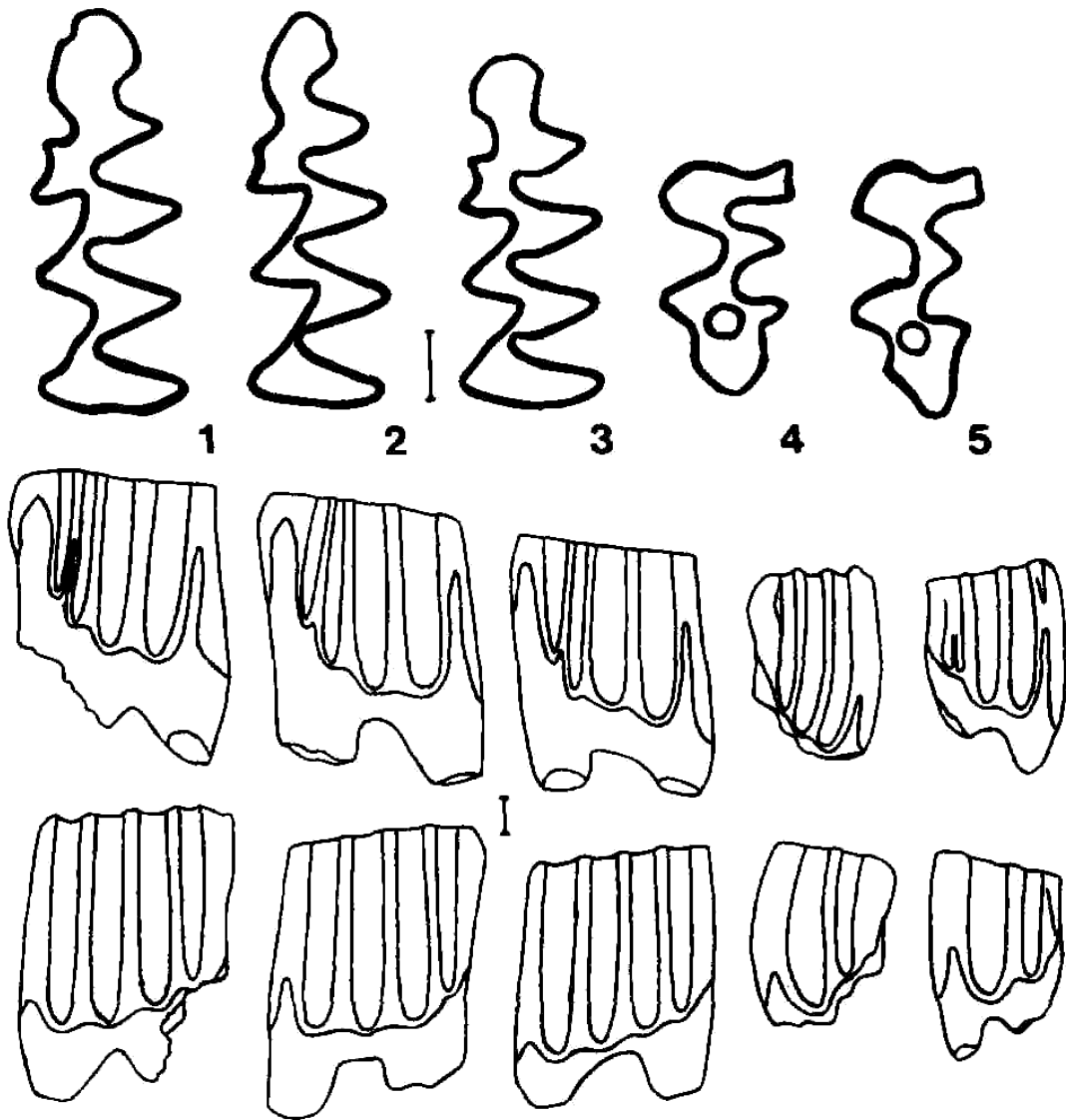


Рис. 2. Ранняя стадия эволюции зубов рода *Borsodia*. 1-2: *Borsodia novoasovica* (Топачевский, Скорик), Широкино. 3: *Borsodia steklovi* (Зажигин), Бетекей, селетинская свита. 4: *B. sp.*, Бетекей, селетинская свита. 5: *B. ex gr. novoasovica* (Топачевский, Скорик), Крыжановка-1. 1-3: m1, 4-5: M3; 2, 5 - в зеркальном изображении. Масштаб 0.5 мм.

Заметной чертой ранних форм рода *Borsodia* является несколько асимметричный антероконид m1 (Fig. 2). Мимомисовая складка (the *Mimomys* ridge) занимает весьма заднее положение, а выемка островка (an islet fold) довольно глубокая. Такой тип строения облегчает понимание того, каким путём шла редукция марки у *Promimomys*, ближайшего предка рода *Borsodia*. По-видимому, эта редукция шла путём постепенного уменьшения глубины островковой выемки. Похожий процесс привёл к появлению протоплиомисной морфологии промимомисных комплексов позднего русциния (MN15, соответствует позднему занклею и низам пьаченца плиоцена) Евросиберской провинции (Zazhigin, 1980; Topachevsky and Nesin, 1989).

M3 несёт очень глубокую заднюю марку, подобная передняя марка встречается лишь спорадически. Но возможно, что передняя марка всё ещё постоянно присутствует у *B. steklovi* (Zazhigin, 1980). Чаще всего у молодых особей передняя доля и первый треугольник разделены, но с износом коронки всё более сливаются между собой (Fig. 2).

Другой важной чертой этой ранней стадии является акроризальное положение (the acrorhizal position) заднего корня m2.

Эмалевая лента либо недифференцирована по толщине, либо немного мимомисного или отрицательного типа (толще на выпуклых стенках дентиновых призм). Гистологически обнаруживается слой тангенциальной эмали на задних кромках (in the trailing edges) зубов.

Дентиновые тракты очень низкие. НН-индекс предложенный Rabeder (1981) очень хорошо отражает степень гипсодонтности m1. Он представляет собой квадратный корень из суммы квадратов высот двух задних дентиновых трактов, и колеблется у примитивных представителей рода *Borsodia* от 1.0 до 2.5.

Вторая стадия эволюции зубов рода *Borsodia* обнаруживается в фаунах первой половины позднего виллания, MN 17 (соответствует гелазию плейстоцена и среднему виллафранку). Распространённая форма этого времени - *B. praehungarica* (Schevtschenko, 1965). Её младшими синонимами вероятно являются *B. parvisinuosa*, *B. aequisinuosa* and *B. altisinuosa* (Rabeder, 1981).

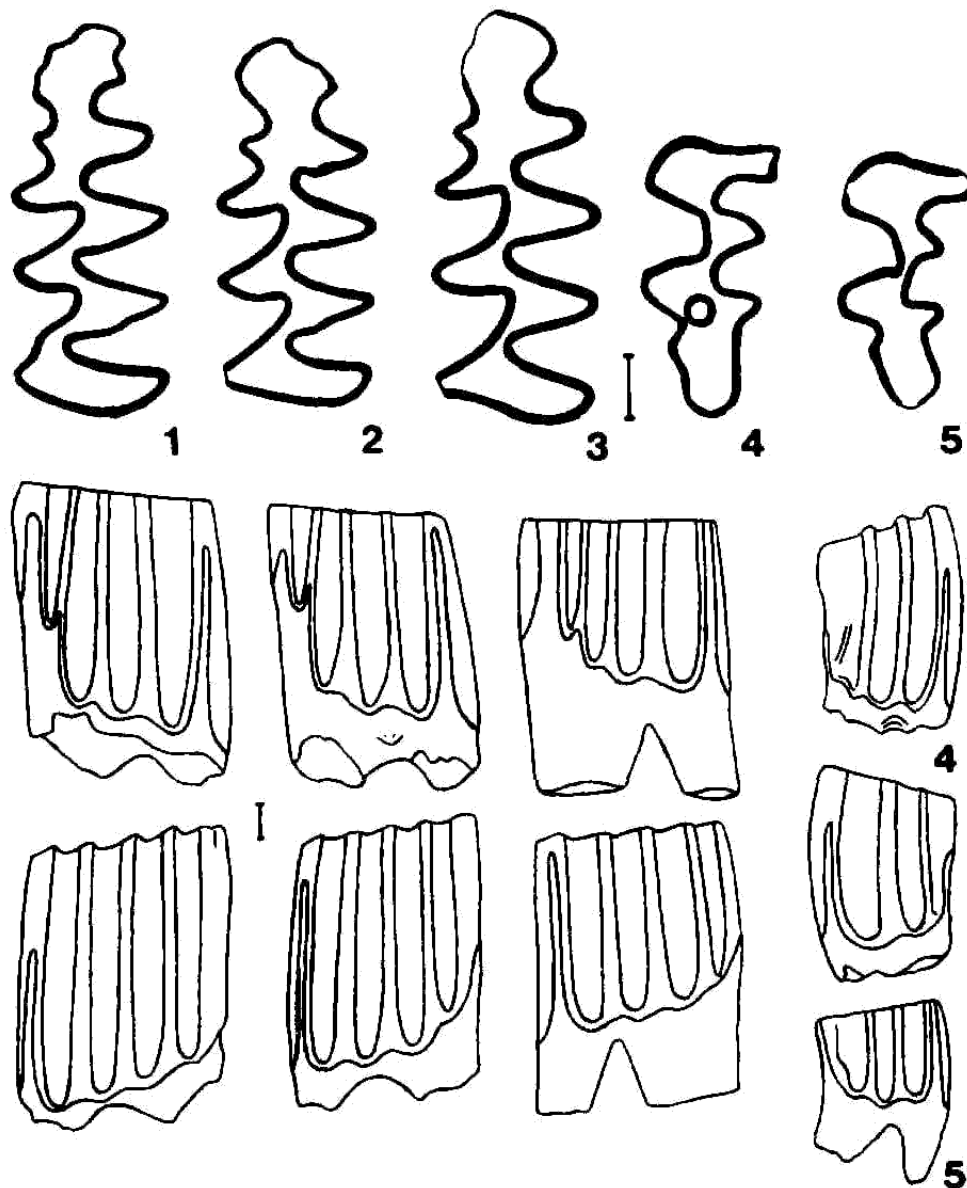


Рис. 3. Промежуточная стадия эволюции зубов рода *Borsodia*. 1-5: *Borsodia praehungarica*(Шевченко), Крыжановка-3. 1-3: m1, 4-5: M3; 3,5 - в зеркальном изображении.

Масштаб 0.5 мм.

Со времён раннего виллания произошёл ряд существенных изменений (Рис. 3). Мимомисная складка сместилась вперёд; глубина BRA 3 уменьшилась; антероконид в целом сделался более интегрированным, более симметричным и более мимомисообразным. МЗ обнаруживают гораздо менее глубокую заднюю марку, глубина которой достигает лишь половины высоты коронки. По мере износа коронки всё ещё наблюдается переднее слияние. Положение заднего корня m2 на данном этапе постепенно меняется с акроризального на полуплевроризальное (the semipleurogryzal), на буккальной стороне верхней поверхности резца. Эмалевая лента в основном остаётся недифференцированной по толщине, лишь немного утончаясь во входящих углах. Слой тангенциальной эмали на задних краях треугольников уменьшен или отсутствует (Rabeder, 1981).

Степень гипсодонтности заметно возросла в сравнении с предшествующим этапом. В последовательных популяциях НН-индекс колеблется от 2.5 до 4.5.

Последнюю фазу прогрессивной эволюции рода *Borsodia* являет собой его дивергенция. Ранее морфологически недифференцированный эволюционный ствол разделился на две ветви - группу *Borsodia arankoides* (Alexandrova, 1976), сохранившую выраженную мимомисную складку, и группу *Borsodia fejervaryi* (Kormos, 1934), демонстрирующую редукцию этой структуры. 'Постдивергентные' фауны относятся ко второй половине позднего виллания.

Систематика этих поздних видов рода *Borsodia* наиболее сложна. Такие виды как *Borsodia newtoni* (Major, 1902), *B. petenyii* Mehely, (1914), *B. hungarica* (Kormos, 1938), *B. lagurodontoides* (Schevtschenko, 1965), *B. tanaitica* (Schevtschenko, 1965) и *B. prolaguroides* (Zazhigin, 1980), следует пересмотреть для получения более ясной картины, и ряд важных шагов в этом направлении уже сделан (Rabeder, 1981; Mayhew and Stuart, 1986).

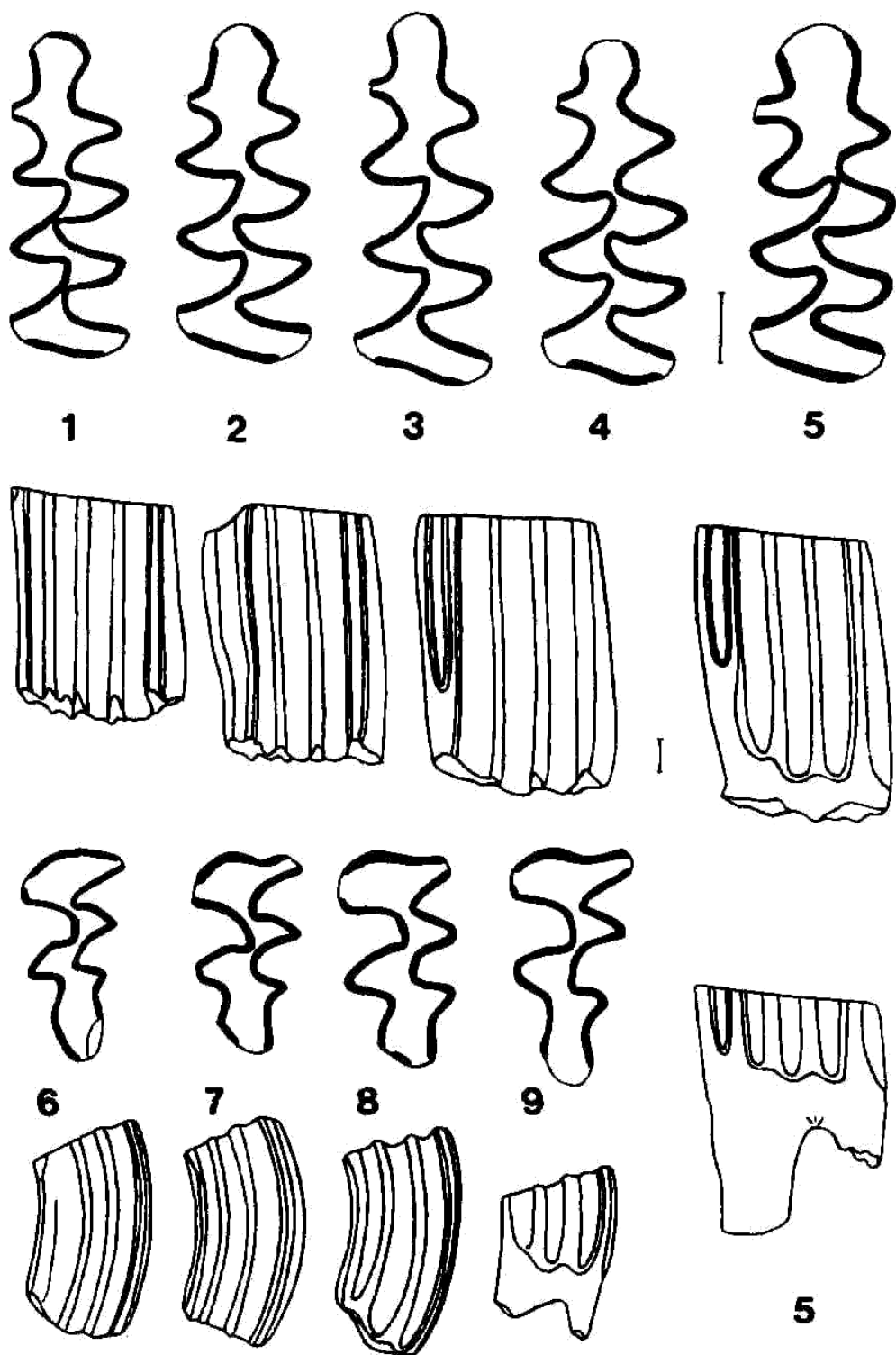


Рис. 4. Продвинутая стадия эволюции зубов рода *Borsodia*. 1-5: *Borsodia arankoides* (Александрова), Крыжановка-4. 6-9: *B. arankoides* или *B. ex gr. fejervaryii-prolaguroides*, Крыжановка-4. 1-5: m1, 6-9: M3; 6, 8, 9 - в зеркальном изображении. Масштаб 0.5 мм.

Весьма прогрессивная форма *Borsodia arankoides*, из фауны местонахождения Крыжановка - 4, (Рис. 4) обнаруживает морфологический переход к аризодонтности. Но даже эти аризодонтные образцы обычно имеют некоторые признаки будущего формирования корней. Хорошо развитый дентиновый тракт мимомисной складки образует отдельный перерыв эмалевой стенки.

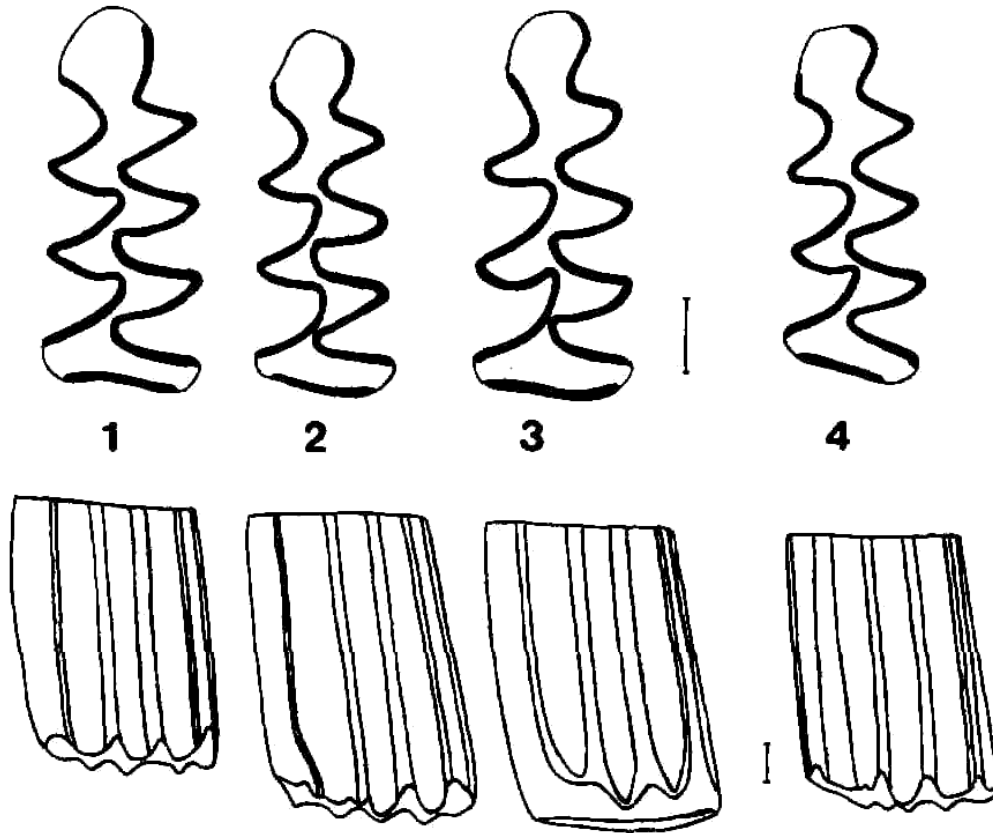


Рис. 5. Продвинутая стадия эволюции зубов рода *Borsodia*. 1-3: *Borsodia* ex gr. *fejervaryii* (Kormos)-*prolaguroides* (Зажигин), Крыжановка-4. 4: *B.* ex gr. *fejervaryii*-*prolaguroides* или *Prolagurus* *ternopolitanos* Topachevsky, Tizdar. 1-4: m 1. Масштаб 0.5 мм.

Borsodia arankoides обычно ассоциирована с другими близкими прогрессивными видами - *Borsodia* ex gr. *fejervaryi* (Рис. 5, 1-3). Передняя призма антероконида округлая, без мимомисной складки. Последняя может присутствовать на зубах очень молодых особей.

МЗ обеих прогрессивных групп рода *Borsodia* весьма сходны (Рис. 4), вследствие чего до сих пор их трудно различить каким-либо метрическим или статистическим методом. Задняя марка обычно отсутствует, обнаруживаясь только на зубах очень молодых животных. Следует заметить, что переднее слияние в онтогенезе зуба совершенно утрачено.

Высокий процент аризодонтных моляров в прогрессивных популяциях рода *Borsodia* первоначально вводил палеонтологов в заблуждение, приводя их к идее появления аризодонтных *Lagurini* в комплексах с родом *Borsodia* вследствие миграции, и сосуществования корнезубых и аризодонтных форм в начале бихария (Schevtschenko, 1965; Topachevsky et al., 1987). Теперь понятно, что множество случаев такого 'сосуществования' можно истолковать в рамках концепции единой популяции, где у молодых особей имела место продлённая аризодонтная фаза развития, а у старых всё ещё формировались корни зубов (Рис. 4). Некоторые образцы, встречающиеся в полностью аризодонтных популяциях настоящих ранних *Lagurini*, иногда несут признаки образования корней, как на моляре из раннего бихария (Рис. 5, 1), из м/н Тиздар на южном побережье Азовского моря.

У прогрессивных видов рода *Borsodia* задний корень m2 имеет полностью плевроризальное

положение, рядом с буккальной стороной резца.

Примером постепенного появления признаков *Lagurini* являются так называемые лагурусные зубцы верхних моляров или 'микроуглы лагурин' (Chaline, 1985), наблюдаемые у продвинутых видов рода *Borsodia*, хотя и в весьма малом проценте случаев. Интересно, что эти структуры имеют только до 50% особей полностью аризодонтных популяций (Tesakov, in press a).

Очень хорошо выражена дифференциация эмали 'положительного' типа, с более толстыми передними стенками дентиновых призм.

Микроструктура эмали остаётся более или менее неизменной, за исключением радиального слоя задних краев треугольников, ставшего более тонким (Rabeder, 1980).

На этом этапе эволюции рода гипсодонтия достигает высшей степени развития. После дивергенции, в обеих группах наблюдается очень схожее и синхронное увеличение высоты коронок моляров. НН-индекс на m1 увеличивается с 4 до 6 и более, после чего высота дентиновых трактов начинает достигать жевательной поверхности в аризодонтной стадии.

Фактически, эти две терминальные группы рода *Borsodia* обнаруживают плавный морфологический переход к настоящим аризодонтным *Lagurini*.

Повышение гипсодонтности рода *Borsodia*

Для оценки такого исторического процесса, как повышение гипсодонтности рода *Borsodia*, необходима точная хронология. Хронология мелких териофаун виллания и нижнего бихария Восточной Европы и Сибири имеющаяся на данный момент (Vangengeim et al., 1990; Vangengeim and Pevzner, 1991; Zykin et al., 1991 and others) не может считаться очень точной. Тем не менее, она позволяет нам сопоставлять ископаемые фауны на геохронологической шкале. На Рис. 6 изображены размах колебаний и среднее значение НН-индекса образцов m1 представителей рода *Borsodia* наложенные на геохронологическую шкалу. Фауны размещены в таблице с точностью отвечающей нынешнему состоянию знаний. Некоторые фауны могут быть размещены несколько иначе. Была использована вся совокупность доступных биостратиграфических и геохронологических данных. Наиболее важны палеомагнитные данные (прямая или обратная полярность), местная стратиграфия и состав каждого фаунистического комплекса. Верхняя временная граница биозоны рода *Borsodia* определяется по появлению аризодонтных *Lagurini* и рода *Allophaiomys*. Новые сведения из местонахождения Tizdar, на юге европейской России, помогли отнести это событие ко времени около 1.9-2.0 млн лет назад (Tesakov, in press a). На образцах из нижнего виллания обнаруживается относительно постепенное увеличение гипсодонтии. Самые примитивные образцы имеют значения НН-индекса близкие к таковым позднерусцинийского рода *Promiomys*. Самые молодые образцы относящиеся к роду *Borsodia* из раннего виллания лишь примерно в два раза более гипсодонтны чем древнейшие (Рис. 6).

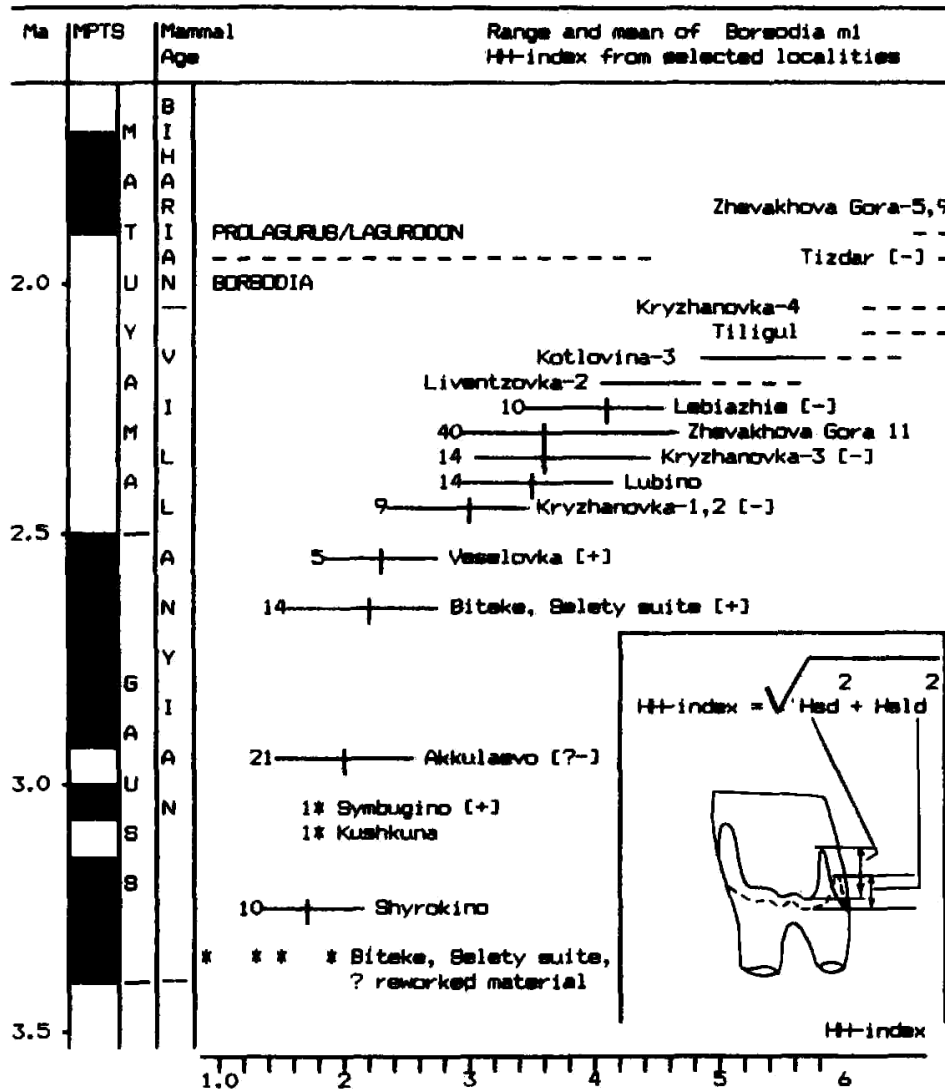


Рис.6. Повышение гипсодонтности в нескольких популяциях рода Borsodia из виллания и раннего бихария Восточной Европы и Западной Сибири. Для каждого образца по возможности показаны размер, размах вариаций, среднее значение и полярность магнитного поля (+/-) в месте обнаружения.

В начале позднего виллания усиление гипсодонтии шло повышенными темпами, вплоть до появления первых аризодонтных Lagurini около 2.0 млн лет назад.

Как следует истолковать эту неравномерность темпов усиления гипсодонтии? Зубы являются лишь одной из частей пищеварительного аппарата. Согласно широко бытующему мнению, развитие гипсодонтии является адаптацией к травоядности. Абразивные свойства зелёной растительности стимулируют развитие у травоядных высококоронковых моляров для компенсации их повышенного износа. С другой стороны, гипсодонтия также обуславливается повышенным потреблением малопитательных кормов.

Таким образом, предположение о том, что усиление аридности климата привело к появлению растительности с повышенными абразивными свойствами, которое, в свою очередь, вызвало повышение темпов развития гипсодонтии у представителей рода Borsodia, кажется резонным.

Некоторые дополнительные доказательства нарастания аридности климата можно увидеть в мелких териофаунах. Именно в это время основная масса современных степных мелких

млекопитающих становится распространённой в комплексах. Так, около 2.0 млн лет назад появляются суслики, а тушканчики становятся разнообразнее и многочисленнее (Topachevsky et al., 1987; Tesakov, in press b).

Заключение

Подводя итог вышесказанному, можно сказать следующее:

(1) Эволюция зубов полёвок рода *Borsodia* протекала очень сходно с таковой других корнезубых полёвок, особенно из рода *Mimomys*.

(2) Одной из самых впечатляющих эволюционных тенденций на протяжении 1.5 млн лет было прогрессивное развитие гипсодонтии.

(3) Развитие гипсодонтии у рода *Borsodia* шло с непостоянной скоростью. В раннем виллании темп развития гипсодонтии был относительно низким а в позднем виллании он был более высоким.

(4) Род *Borsodia* обнаруживает плавный морфологический переход к нескольким аризондонтным видам современных *Lagurini*, в степном поясе простирающемся от Карпат на западе до Байкала на востоке.

Ссылки

Alexandrova, L. P. (1976). Rodents of Anthropogene of the European part of the USSR. Nauka, Moscow, 98 pp.

Bazarov, D. B., Erbaeva, M. A. and Rezanov, I. N. (1976). Geology and Fauna of the Reference Sections of Anthropogene of the Western Transbaikalia. Nauka, Moscow, 147 pp.

Cbaline, J. (1985). Evolutionary data on steppe lemmings (Arvicolidae, Rodentia). In: Luckett, W. P. and Hartenberger, J.-L. (eds), Evolutionary Relationships among Rodents. A Multidisciplinary Analysis, pp. 631-641.

Erbaeva, M. A. (1970). History of Anthropogene Fauna of Lagomorphs and Rodents of the Selenga Upland Region. Nauka, Moscow, 132 pp.

Janossy, D. and van der Meulen, A. J. (1974). On *Mimomys* (Rodentia) from the Ostramos-3. North Hungary. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Ser. B. 78, 381-391.

Kormos, T. (1938). *Mimomys newtoni* F. Major and *Lagurus pannonicus* Kormos, zwei gleichzeitige verwandte Wühlmause von verschiedener phylogenetischer Entwicklung. Anzeiger Ungarns Akademie Wissenschaften, math.-naturw. Klasse, 57, 353-379.

Major, F. (1902). On some jaws and teeth of Pliocene voles. Proceedings of the Zoological Society of London, 1, 182-187.

Mayhew, D. F. and Smart, A. J. (1986). Stratigraphic and taxonomic revision of the fossil vole remains (Rodentia, Microtinae) from the Lower Pleistocene deposits of Eastern England. Philosophical transactions of the Royal Society of London, B 312, 431-485.

Mehely, L. (1914). Fibrinae Hungariae: Der tertiären und quartären Wurzelzahnigen wühlmause Ungarns. Annales Museum National Hungariae, 12, 155-243.

Rabeder, G. (1981). Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. Beiträge Paläontologie Österreich, 8, 1-373.

Schevtschenko, A. I. (1965). Key complexes of small mammals from Pliocene and Lower Anthropogene in the South-Western part of the Russian plain. In: Nikiforova K. V. (ed.), Stratigraphic Importance of Small Mammalian Anthropogene Fauna, pp. 7-57. Nauka, Moscow.

Terzea, E. (1990). Le Genre *Villanyia* Kretzoi dans le Pleistocene inférieur de Bétfia-XIII (Dep. de Bihor, Roumanie). Travaux de l'Institut de Spéologie 'Emile Racovitza', 38, 89-105.

Tesakov, A. S., in press a. Small mammals from the Kujalnik deposits of the Tizdar locality in the Taman peninsula. Byulleten Komissii po Izscheniyu Chetvertichnogo Perioda, 61.

Tesakov, A. S., in press b. Changes of small mammalian complexes of the southern Eastern Europe in the end of the Late Pliocene and the beginning of the Pleistocene. Stratigrafiya i geologicheskaya korrelyatsiya.

Topachevsky, V. A. and Scorik, A. F. (1977). Rodents of the Early Tamanian Fauna of the Tiligul Section. Naukova Dumka, Kiev, 249 pp.

Topachevsky, V. A., Scorik, A. F. and Recovets, L. I. (1987). Rodents of the Upper Neogene and Early Anthropogene Deposits of Khadfibei Estuary. Naukova Dumka, Kiev, 206 pp.

Topachevsky, V. A. and Nesin, V. A. (1989). Rodents of the Moldavian and the Khaprovian Faunistic Complexes of the Kotlovina Section. Naukova Dumka, Kiev, 134 pp.

Vangengeim, E. A., Pevzner, M. A. and Tesakov, A. S. (1990). Magnetoand biostratigraphic studies in the

stratotype region of the mammalian Psekups faunistic complex. Byulleten Komissii po lzucheniyu Chetvertichnogo Perioda, 59, 81-93.

Vangengeim, E. A. and Pevzner, M. A. (1991). The Villafranchian of the USSR: bio- and magnetostratigraphy. In: Vangengeim, E. A. (ed.), Paleogeography and Biostratigraphy of the Pliocene and Anthropogene, pp. 24-145. Geological Institute, USSR Academy of Sciences, Moscow.

Zazhigin, V. S. (1980). Late Pliocene and Anthropogene Rodents of the South of Western Siberia. Naukova Dumka, Moscow, 155 pp.

Zazhigin, V. S. (1989). Upper Pliocene reference sections and their biostratigraphic characteristic (based on mammals). In: Devyatkin, E. V. (ed.), Late Cenozoic of Mongolia (stratigraphy and paleogeography), pp. 10-24. Nauka, Moscow.

Zykin, V. S., Zazhigin, V. S. and Kazansky, A. Y. (1991). Late Neogene of south of the Western-Siberian plain: stratigraphy, paleomagnetism, main climatic events. Geologia i Geofizika, 1, 78-86.

Ссылки

Alexandrova, L. P. (1976). Rodents of Anthropogene of the European part of the USSR. Nauka, Moscow, 98 pp.

Bazarov, D. B., Erbaeva, M. A. and Rezanov, I. N. (1976). Geology and Fauna of the Reference Sections of Anthropogene of the Western Transbaikalia. Nauka, Moscow, 147 pp.

Cbaline, J. (1985). Evolutionary data on steppe lemmings (Arvicolidae, Rodentia). In: Luckett, W. P. and Hartenberger, J.-L. (eds), Evolutionary Relationships among Rodents. A Multidisciplinary Analysis, pp. 631-641.

Erbaeva, M. A. (1970). History of Anthropogene Fauna of Lagomorphs and Rodents of the Selenga Upland Region. Nauka, Moscow, 132 pp.

Janossy, D. and van der Meulen, A. J. (1974). On *Mimomys* (Rodentia) from the Ostramos-3. North Hungary. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Ser. B, 78, 381-391.

Kormos, T. (1938). *Mimomys newtoni* F. Major und *Lagurus pannonicus* Kormos, zwei gleichzeitige verwandte Wühlmause von verschiedener phylogenetischer Entwicklung. Anzeiger Ungarns Akademie Wissenschaften, math.-naturw. Klasse, 57, 353-379.

Major, F. (1902). On some jaws and teeth of Pliocene voles. Proceedings of the Zoological Society of London, 1, 182-187.

Mayhew, D. F. and Smart, A. J. (1986). Stratigraphic and taxonomic revision of the fossil vole remains (Rodentia, Microtinae) from the Lower Pleistocene deposits of Eastern England. Philosophical transactions of the Royal Society of London, B 312, 431-485.

Mehely, L. (1914). Fibrinae Hungariae: Der tertiären und quartären Wurzelzahnigen wühlmause Ungarns. Annales Museum National Hungariae, 12, 155-243.

Rabeder, G. (1981). Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. Beiträge Paläontologie Österreich, 8, 1-373.

Schevtschenko, A. I. (1965). Key complexes of small mammals from Pliocene and Lower Anthropogene in the South-Western part of the Russian plain. In: Nikiforova K. V. (ed.), Stratigraphic Importance of Small Mammalian Anthropogene Fauna, pp. 7-57. Nauka, Moscow.

Terzea, E. (1990). Le Genre *Villanyia* Kretzoi dans le Pleistocène inférieur de Bétfia-XIII (Dép. de Bihor, Roumanie). Travaux de l'Institut de Spéologie 'Emile Racovitza', 38, 89-105.

Tesakov, A. S., in press a. Small mammals from the Kujalnik deposits of the Tizdar locality in the Taman peninsula. Byulleten Komissii po lzucheniyu Chetvertichnogo Perioda, 61.

Tesakov, A. S., in press b. Changes of small mammalian complexes of the southern Eastern Europe in the end of the Late Pliocene and the beginning of the Pleistocene. Stratigrafiya i geologicheskaya korrelyatsiya.

Topachevsky, V. A. and Scorik, A. F. (1977). Rodents of the Early Tamanian Fauna of the Tiligul Section. Naukova Dumka, Kiev, 249 pp.

Topachevsky, V. A., Scorik, A. F. and Recovets, L. I. (1987). Rodents of the Upper Neogene and Early Anthropogene Deposits of Khadfibe Estuary. Naukova Dumka, Kiev, 206 pp.

Topachevsky, V. A. and Nesin, V. A. (1989). Rodents of the Moldavian and the Khaprovian Faunistic Complexes of the Kotlovina Section. Naukova Dumka, Kiev, 134 pp.

Vangengeim, E. A., Pevzner, M. A. and Tesakov, A. S. (1990). Magneto- and biostratigraphic studies in the stratotype region of the mammalian Psekups faunistic complex. Byulleten Komissii po lzucheniyu Chetvertichnogo Perioda, 59, 81-93.

Vangengeim, E. A. and Pevzner, M. A. (1991). The Villafranchian of the USSR: bio- and magneto-

stratigraphy. In: Vangengeim, E. A. (ed.), *Paleogeography and Biostratigraphy of the Pliocene and Anthropogene*, pp. 24-145. Geological Institute, USSR Academy of Sciences, Moscow.

Zazhigin, V. S. (1980). *Late Pliocene and Anthropogene Rodents of the South of Western Siberia*. Naukova Dumka, Moscow, 155 pp.

Zazhigin, V. S. (1989). Upper Pliocene reference sections and their biostratigraphic characteristic (based on mammals). In: Devyatkin, E. V. (ed.), *Late Cenozoic of Mongolia (stratigraphy and paleogeography)*, pp. 10-24. Nauka, Moscow.

Zykin, V. S., Zazhigin, V. S. and Kazansky, A. Y. (1991). Late Neogene of south of the Western-Siberian plain: stratigraphy, paleomagnetism, main climatic events. *Geologia i Geofizika*, 1, 78-86.