

УДК 551.79+569.32(470.5)

DOI: 10.31084/2619-0087/2021-2-9

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЕРВЫХ НИЖНИХ КОРЕННЫХ ЗУБОВ (m1) ПОЛЕВОК-ЭКОНОМОК *Microtus oeconomus* Pallas, 1776 ИЗ НЕОПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ЮЖНОГО ПРЕДУРАЛЬЯ

А. Г. Яковлев

*Институт геологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН,
450077, г. Уфа, ул. К. Маркса, 16/2. E-mail: a_jakovlev@mail.ru*

В статье впервые обобщены данные об изменении морфотипического состава m1 полевок-экономок в течение неоплейстоцена на территории Южного Предуралья. Для анализа использован морфологический метод. Изучены ископаемые остатки полевок-экономок (*Microtus* ex gr. *oeconomus* и *Microtus oeconomus*) из четырех разновозрастных местонахождений: Чуй-Атасево (ранний неоплейстоцен), Красный Яр, Климовка (средний неоплейстоцен) и Горнова (поздний неоплейстоцен).

Установлено, что *Microtus* ex gr. *oeconomus* из местонахождения Чуй-Атасево по размерам m1 соответствует мелкой ранне-среднеоплейстоценовой форме полевки-экономки с территории Русской равнины и Западной Сибири. У m1 чуй-атасевских полевок-экономок значительна доля m1 с раттицеподным строением передней петли, что наиболее характерно для раннеоплейстоценовых популяций полевок, близких к полевкам-экономкам.

Первые нижние коренные зубы позднеоплейстоценовых полевок-экономок с территории Южного Предуралья имели размеры, близкие к m1 современных полевок-экономок степных и лесостепных популяций. У позднеоплейстоценовой полевки-экономки из местонахождения Горнова и у современных полевок-экономок преобладают m1 типичного строения (II и III морфотипы), причем m1 III типа строения более многочисленны.

Ключевые слова: ранний неоплейстоцен, средний неоплейстоцен, поздний неоплейстоцен, полевка-экономка, *Microtus oeconomus* Pallas, 1776, Южное Предуралье

MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE FIRST LOWER MOLARS (m1) OF ROOT VOLES *Microtus oeconomus* Pallas, 1776 FROM THE NEOPLEISTOCENE SITES OF THE SOUTHERN FORE-URALS

A. G. Yakovlev

*Institute of Geology, Ufa Federal Research Center of RAS,
16/2, K. Marx St., Ufa, 450077, Russia. E-mail: a_jakovlev@mail.ru*

In this article the data on the change in the morphotype composition m1 of root voles during the Neopleistocene on the territory of the Southern Fore-Urals is summarized for the first time. The morphological method was used for the analysis. The fossil remains of root voles (*Microtus* ex gr. *oeconomus* и *Microtus oeconomus*) from four sites of different ages were studied: Chui-Atasevo (Early Neopleistocene), Krasny Yar, Klimovka (Middle Neopleistocene) and Gornova (Late Neopleistocene).

It was established that m1 *Microtus* ex gr. *oeconomus* from Chui-Atasevo site are related to the size of small Early-Midneopleistocene form of root vole from the territory of Russian plain and Western Siberia. The Chui-Atasevo m1 root voles have a significant proportion of m1 with a rattycypoid structure of the anterior loop, which is most characteristic of Early Pleistocene populations of voles close to root voles.

Для цитирования: Яковлев А.Г. Морфологическая характеристика первых нижних коренных зубов (m1) полевок-экономок *Microtus oeconomus* Pallas, 1776 из неоплейстоценовых местонахождений Южного Предуралья // Геологический вестник. 2021. № 2. С. 122–128. DOI: 10.31084/2619-0087/2021-2-9.

For citation: Yakovlev A.G. Morphological characteristics of the first lower molars (m1) of root voles *Microtus oeconomus* Pallas, 1776 from the Neopleistocene sites of the Southern Fore-Urals. *Geologicheskii vestnik*. No. 2. P. 122–128. DOI: 10.31084/2619-0087/2021-2-9.

© А.Г. Яковлев, 2021.

The first lower molars of Late Neopleistocene root voles from the territory of the Southern Fore-Urals had sizes close to m1 of modern root voles of steppe and forest-steppe populations. The Late Neopleistocene root vole from Gornovo site and modern root vole are dominated by m1 of typical structure (morphotypes II and III), with m1 of type III structure being more numerous.

Keywords: Early Neopleistocene, Middle Neopleistocene, Late Neopleistocene, root vole, *Microtus oeconomus* Pallas; 1776, Southern Fore-Urals

Введение

Полевки-экономки на территории Евразии известны с раннего неоплейстоцена. Идентификация ископаемых представителей этого вида проводится, главным образом, по характерному рисунку жевательной поверхности параконидного отдела m1. Морфотипы m1 выделяются по степени усложнения передней непарной петли. Показателем эволюционного уровня ископаемых популяций полевок-экономок служит соотношение простых и усложненных морфотипов передней непарной петли m1 в выборках из местонахождений разного возраста. Это позволяет использовать полевок-экономок для определения относительного геологического возраста вмещающих отложений.

Материал и методы

На территории Южного Предуралья известно 4 неоплейстоценовых местонахождения (рис. 1) с остатками полевок-экономок: *Microtus* ex gr. *oeconomus* — Чуй-Атасево (ранний неоплейстоцен, вторая половина) [Danukalova et al., 2016a] и Красный Яр (средний неоплейстоцен, первая половина) [Яхимович и др., 1987]; *Microtus oeconomus* — Климовка (средний неоплейстоцен, вторая половина) [Данукалова и др., 2006] и Горнова (поздний неоплейстоцен, первая половина) [Danukalova et al., 2016b]. Морфологическим методом изучено строение передней непарной петли и морфотипический состав m1 полевок-экономок. Из местонахождения Чуй-Атасево проанализировано 41 экз. m1, из Красного Яра — 9 экз. m1, из Климовки — 5 экз. m1, из Горнова — 63 экз. m1. Для сравнения использованы m1 современных полевок-экономок, отловленных А.М. Волковым на территории Башкирского государственного природного заповедника в 1981 г. (Южный Урал) — 21 экз. m1.

Результаты и обсуждение

К *Microtus* ex gr. *oeconomus* Pallas, 1776 отнесены m1 серых полевок, имеющие строение, близкое к m1 полевок-экономок (рис. 2, фиг. 1–9). На жева-

тельной поверхности имеется 6 изолированных дентиновых полей. С буккальной стороны зуба 3, с лингвальной — 4 входящих угла. Параконидный отдел усложнен 1.5 раза, буккальный треугольник в основании параконида изолирован от передней непарной петли. Лингвальная треугольная петля параконида широко слита с головкой параконида. Перечисленные признаки характерны для всех описываемых зубов. Строение головки параконида изменчиво и в пределах имеющегося материала выделены следующие морфотипы: I — головка параконида неправильной округлой формы, с небольшим тупым выступом на лингвальной стороне (рис. 2, фиг. 1, 2); II — буккальная сторона передней петли без выступов, округло-овальная, на лингвальной стороне имеется треугольный выступ — экономусный «носик», в основании этот выступ широкий (рис. 2, фиг. 3, 6); III — экономусный «носик» вытянутый и узкий в основании, первый лингвальный входящий угол глубокий (рис. 2, фиг. 4, 7, 8); IV — на буккальной стороне передней петли есть явный углообразный выступ, первый буккальный входящий угол глубокий, между головкой параконида и лингвальным треугольником образуется дентиновая шейка (рис. 2, фиг. 5, 9). Распределение по морфотипам m1 из Чуй-Атасево показано в таблице 1. 3 экз. m1 из Красного Яра можно отнести к IV морфотипу, 4 экз. m1 — к III и 2 экз. m1 — к II морфотипу.

Первые нижние коренные зубы с I типом строения передней непарной петли иногда относят к *Microtus ratticepoides* Hinton, 1928 [Александрова, 1976]. Наиболее часто такие m1 встречаются в раннеоплейстоценовых фаунах, реже в среднеоплейстоценовых [Маркова, 1980], и в незначительном количестве, как морфотипы отклонения, в позднеоплейстоценовых [Маркова, 1986] и современных фаунах [Малеева, 1971]. II и III морфотипы m1 и их аналоги преобладают среди m1 полевок-экономок в популяциях любого относительного возраста [Малеева, 1971; Рековец, 1985; Маркова, 1986; Смирнов, Большаков, Бородин, 1986]. IV тип строения передней петли тоже можно отнести к морфотипам-отклонениям, которые встречаются также и среди m1 близкого к полевкам-

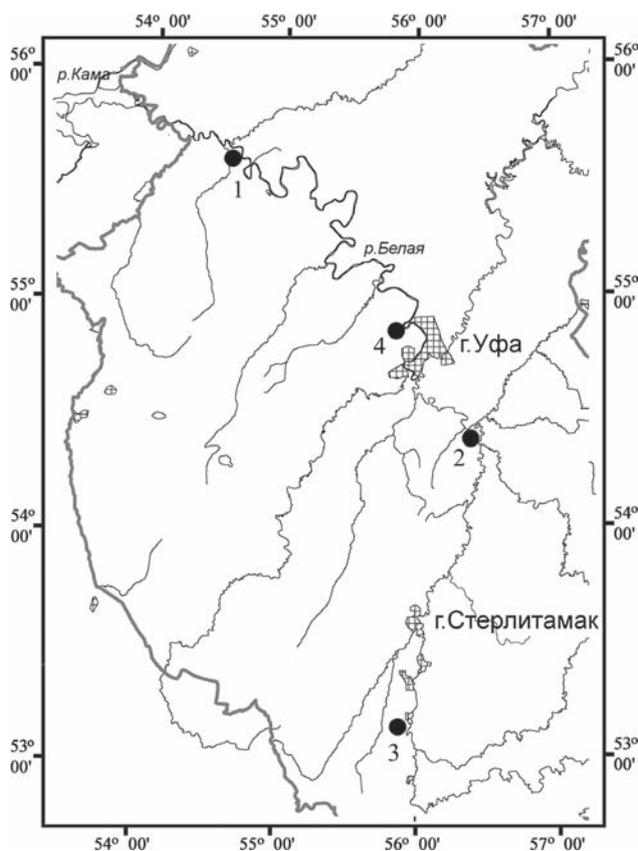


Рис. 1. Расположение неоплейстоценовых местонахождений с остатками полевок-экономок

Примечания: 1 — Чуй-Атасево, 2 — Красный Яр, 3 — Климовка, 4 — Горнова.

Fig. 1. Location of Neopleistocene sites with remains of root voles

Notes: 1 — Chui-Atasevo, 2 — Krasnyi Yar, 3 — Klimovka, 4 — Gornova.

экономкам вида — *Microtus malei* Hinton, 1907 [Ангерманн, 1973]. Доля m1 подобных морфотипов в плейстоценовых популяциях полевок-экономок Восточной Европы и Западной Сибири колеблется от 10 до 25% [Рековец, 1985; Смирнов, Большаков, Бородин, 1986]. Среди современных полевок-экономок этот показатель может быть больше — 24–35% на краях ареала (лесостепь, тундра) и до 12% — в центральных частях ареала, например в Польше [Nadachovski, 1982].

Чуй-атасевские m1 полевок-экономок по размерам соответствуют мелкой ранне-среднеплейстоценовой форме с территории Русской равнины и Западной Сибири (табл. 2) [Малева, 1971; Жажигин, 1980; Маркова, 1980; Агаджанян, 1981; Смирнов, Большаков, Бородин, 1986]. Средние значения длины m1 у последних варьируют в пределах 2.58–2.75 мм. В начале позднего неоплей-

стоцена мелкие размеры m1 еще сохраняются. В первое позднеплейстоценовое межледниковье на Русской равнине средние значения длины m1 полевок-экономок колебались в интервале 2.64–2.95 мм [Маркова, 1986], но уже в конце позднего неоплейстоцена, во время последнего оледенения, размеры m1 увеличиваются. Так, в местонахождении Новгород-Северское m1 полевок-экономок были крупнее — 2.6–2.9–3.2 мм (n=67) [Рековец, 1985]. Крупные m1 в настоящее время характерны для тундровой формы полевок-экономок, а размеры, сходные с плейстоценовыми представителями вида, соотносятся с m1 полевок-экономок из современных лесостепных популяций [Громов, Поляков, 1977].

Таким образом, описанные выше моляры из местонахождения Чуй-Атасево при относительно небольших размерах имеют значительную долю m1 с раттицепоидным строением передней петли, что наиболее характерно для раннеплейстоценовых популяций полевок, близких к полевок-экономкам.

Основные морфологические характеристики m1 *Microtus oeconotus* Pallas, 1776 совпадают с описанными выше для *M. ex gr. oeconotus*, но в имеющемся материале (рис. 2, фиг. 10–14) отсутствуют m1 с раттицепоидным строением передней непарной петли. Выделены три морфотипа m1. II — передняя непарная петля округлая, первый лингвальный выступ относительно короткий и широкий в основании, дентиновое соединение головки параконида и первого лингвального треугольника широкое (рис. 2, фиг. 10, 11). III — передняя непарная петля более узкая и вытянутая, чем у m1, отнесенных ко II морфотипу, первый лингвальный выступ заужен в основании и удлинен, дентиновое соединение между головкой параконида и первым лингвальным треугольником уже, чем у m1 II морфотипа (рис. 2, фиг. 12, 13). IV — входящий буккальный угол в основании головки параконида глубокий, головка почти отделена от лингвального треугольника параконида, на буккальной поверхности головки может формироваться входящая складка эмали (рис. 2, фиг. 14).

Описанные морфотипы передней непарной петли m1 полевок-экономок из местонахождений Горнова и Климовка сопоставляются с выделенными ранее другими исследователями морфотипами неоплейстоценовых полевок-экономок. Разница заключается в выборе признаков и широте их варьирования при выделении того или иного морфотипа. А.В. Бородин [Смирнов, Большаков, Бородин, 1986]

уделил большее внимание развитию дополнительного буккального входящего угла на головке передней непарной петли; А.Г. Малеева [1971] выделила основные, преобладающие типы строения и морфотипы отклонения. Наиболее близки к описанным выше морфотипам группы m1, выделенные А. Надаховским [Nadachowski, 1982] и Л.И. Рековцом [1985].

По литературным данным можно заключить, что в позднеплейстоценовых и современных

популяциях полевков-экономок преобладают m1 типичного строения (II и III морфотипы), причем m1 III типа строения чаще более многочисленны. Первые нижние коренные зубы IV морфотипа относят к резервным или уклоняющимся морфотипам и доля их в ископаемых и современных популяциях полевков-экономок невелика.

Распределение m1 по морфотипам у горновских и современных полевков-экономок с Южного Урала не противоречит вышеприведенным данным

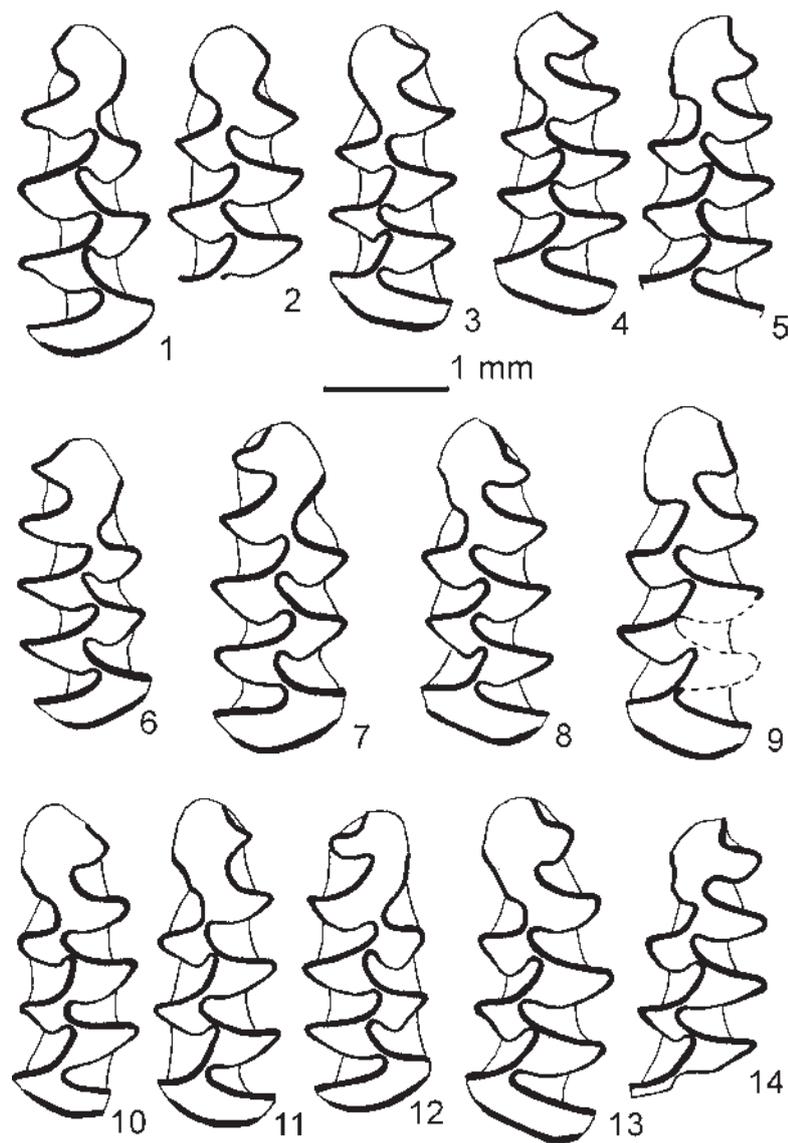


Рис. 2. Первые нижние коренные зубы (m1) полевков-экономок из неоплейстоценовых местонахождений Южного Предуралья

Примечания: 1–5 — Чуй-Атасево; 6–9 — Красный Яр; 10–14 — Горнова. Морфотипы: I — 1, 2; II — 3, 6, 10, 11; III — 4, 7, 8, 12, 13; IV — 5, 9, 14.

Fig. 2. The first lower molars (m1) of root voles from Neopleistocene sites of the Southern Fore-Urals

Notes: 1–5 — Chui-Atasevo; 6–9 — Krasnyi Yar; 10–14 — Gornova. Morphotypes: I — 1, 2; II — 3, 6, 10, 11; III — 4, 7, 8, 12, 13; IV — 5, 9, 14.

Таблица 1. Распределение по морфотипам m1 полевок-экономок из неоплейстоценовых местонахождений Южного Предуралья и современных с территории Южного Урала

Table 1. Distribution by morphotypes m1 root voles from the Neopleistocene sites of the Southern Fore-Urals and recent from the territory of the South Urals

| Местонахождение | Количество m1 | Морфотипы (%) | | | |
|-----------------|---------------|---------------|------|------|------|
| | | I | II | III | IV |
| Чуй-Атасево | 40 | 15 | 52.5 | 17.5 | 15 |
| Красный Яр | 9 | – | 22.2 | 44.5 | 33.3 |
| Горнова | 57 | – | 28.1 | 59.6 | 12.3 |
| Южный Урал | 21 | – | 14.3 | 71.4 | 14.3 |

Таблица 2. Размеры (мм) m1 полевок-экономок из местонахождений Южного Предуралья

Table 2. Dimensions (mm) m1 of root voles from sites of the Southern Fore-Urals

| Местонахождение | Промер | Количество m1 | Среднее значение | Минимальное – максимальное значение |
|-----------------|--------|---------------|------------------|-------------------------------------|
| Чуй-Атасево | Длина | 11 | 2.66 | 2.5–2.9 |
| | Ширина | 11 | 1.05 | 0.95–1.22 |
| Красный Яр | Длина | 6 | 2.81 | 2.45–3.0 |
| | Ширина | 5 | 1.05 | 1.0–1.1 |
| Климовка | Длина | 3 | 2.82; 2.87; 2.9 | |
| | Ширина | 5 | 1.05 | 1.0–1.12 |
| Горнова | Длина | 17 | 2.76 | 2.47–3.15 |
| | Ширина | 17 | 1.03 | 0.9–1.12 |
| Южный Урал | Длина | 21 | 2.71 | 2.45–2.95 |

(табл. 1). Позднелеоплейстоценовые полевки-экономки из местонахождения Новгород-Северский имеют подобное распределение по морфотипам, как и из Горнова [Рековец, 1985]. Более древние полевки-экономки, существовавшие на территории Западной Сибири в среднем – позднем неоплейстоцене, имели большую долю m1 как II, так и III морфотипа [Смирнов, Большаков, Бородин, 1986]. На Южном Урале в позднем неоплейстоцене – голоцене для полевок-экономок характерно некоторое увеличение доли «экономусного» морфотипа (III), но не столь значительное, как в западных частях ареала [Смирнов и др., 1990; Смирнов, 1994].

Если судить по размерам m1, позднеоплейстоценовые полевки-экономки с территории Южного Предуралья имели относительно некрупные размеры (табл. 2) и соответствовали рецентным степным и лесостепным подвидам. Тундровые подвиды полевок-экономок так же, как и поздневалдайский из Новгород-Северска — более крупные. Средняя длина m1 у последнего варьирует от 2.8 до 3.3 мм [Малева, 1971; Громов, Поляков, 1977;

Рековец, 1985]. Первые нижние коренные зубы из Горнова по размерам близки к аналогичным молярам неоплейстоценовых полевок-экономок с Русской равнины и Западной Сибири [Маркова, 1980, 1986; Зажигин, 1980; Смирнов, Большаков, Бородин, 1986]. Но необходимо отметить их несколько более крупные размеры по сравнению с раннеоплейстоценовыми формами вида [Агаджанян, 1981]. Общая тенденция увеличения размеров полевок-экономок на протяжении среднего – позднего неоплейстоцена отмечена для Среднего Зауралья и территории Польши [Малева, 1971; Nadachowski, 1982]. На Южном Урале на фоне общего позднеоплейстоценового похолодания происходило постепенное увеличение размеров m1, причем эта тенденция сохранялась и в голоцене, что Н.Г. Смирнов [1994] объясняет большей связью полевок-экономок в голоцене с околородными биотопами, чем в позднем неоплейстоцене. Разделение на крупные северные и мелкие южные подвиды произошло, видимо, на рубеже неоплейстоцена и голоцена в связи с формированием лесной зоны [Громов, Поляков, 1977].

В настоящее время в Евразии вид имеет обширный ареал, включающий тундровую, лесотундровую, лесную и, частично, лесостепную зоны. В неоплейстоцене полевки-экономки входили в состав степных, смешанных и лемминговых фаун, и границы ареала были расширены в западном и южном направлении. В частности, в Восточной Европе ареал вида простирался до южных пределов современной степной зоны. Происхождение вида связывается с крупными раннеоплейстоценовыми полевыми из группы *M. malei* Hinton [Громов, Поляков, 1977].

Заключение

Полевки-экономки на территории Южного Предуралья появляются с раннего неоплейстоцена (*M. ex gr. oeconotus*; Чуй-Атасево). Они входили в состав полупустынных, степных и лесостепных фаун. В течение среднего и первой половины позднего неоплейстоцена размеры m1 оставались относительно небольшими, соответствующими размерам m1 современных южных подвидов полевок-экономок. С первой половины позднего неоплейстоцена и до современности в Южном Предуралье и на Южном Урале среди m1 полевок-экономок несколько увеличивается доля «экономусных» морфотипов. В настоящее время *M. oeconotus* является обычным, распространенным видом, заселяющим околородные биотопы по всей территории Южноуральского региона [Попов, 1960; Большаков и др., 1986].

Работа выполнена в рамках Госбюджетной темы № 0246-2019-0118.

Список литературы:

- Агаджанян А.К. Местонахождение мелких млекопитающих раннего плейстоцена на р. Иловой // Новые данные по стратиграфии и палеогеографии верхнего плиоцена и плейстоцена центральных районов европейской части СССР. М.: Изд-во МИНГЕО РСФСР, 1981. С. 32–51.
- Александрова Л.П. Грызуны антропогена Европейской части СССР. М., Наука, 1976. 98 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 291).
- Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (*Microtinae*) // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1973. Т. 3. С. 104–119.
- Большаков В.Н., Балахонов В.С., Бененсон И.Е., Бердюгин К.И., Садыков О.Ф., Тюрина Н.А., Хантемиров Р.М. Мелкие млекопитающие Уральских гор (экология млекопитающих Урала). Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1986. 101 с.
- Громов И.М., Поляков И.Я. Полевки (*Microtinae*). Л.: Наука, 1977. 504 с. (Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3, вып. 8).
- Данукалова Г.А., Яковлев А.Г., Алимбекова Л.И., Морозова Е.М. Стратотип климовского горизонта в Южном Предуралье и новые местонахождения в стратотипической местности (Климовка I, II, III) // Геологический сборник № 5 / ИГ УНЦ РАН. Уфа: ДизайнПолиграфСервис, 2006. С. 53–65.
- Зажигин В.С. Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири. М.: Наука, 1980. 154 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 339).
- Малева А.Г. Позднеплейстоценовая полевка-экономка (*Microtus oeconotus* Pall.) из состава «смешанной фауны» юга Тюменской области // Фауна Урала и пути ее реконструкции. Свердловск, 1971. С. 25–35. (Уч. зап. Урал. гос. ун-та. Сер. биол. Т. 115, Вып. 9).
- Маркова А.К. Раннеплейстоценовая микротериофауна бассейна Дона и ее сравнение с мелкими млекопитающими Приднепровья // Возраст и распространение максимального оледенения Восточной Европы. М.: Наука, 1980. С. 107–139.
- Маркова А.К. Морфологические особенности зубов полевок родов *Microtus*, *Lagurus* и *Eolagurus* (Rodentia, Cricetidae) из микулинских местонахождений Русской равнины // Млекопитающие четвертичной фауны СССР. Л., 1986. С. 74–97. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 149).
- Попов В.А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань: Изд-во Казанск. филиала АН СССР, 1960. 468 с.
- Рековец Л.И. Микротериофауна деснянско-поднепровского позднего палеолита. Киев: Наук. думка, 1985. 168 с.
- Смирнов Н.Г. Грызуны Урала и прилегающих территорий в позднем плейстоцене и голоцене: Дис... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 1994. 58 с.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 145 с.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А., Панова Н.К., Коробейников Ю.И., Ольшванг В.Н., Ерохин Н.Г., Быкова Г.В. Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: Изд-во УрО АН СССР, 1990. 245 с.
- Яхимович В.Л., Немкова В.К., Сиднев А.В., Сулейманова Ф.И., Хабибуллина Г.А., Щербакова Т.И., Яковлев А.Г. Плейстоцен Предуралья. М.: Наука, 1987. 112 с.
- Danukalova G., Yakovlev A., Osipova E., Kurmanov R., van Kolfschoten Th. Biostratigraphy of the early Middle Pleistocene of the Southern Fore-Urals // Quaternary International. 2016a. V.420. P. 115–135. DOI: 10.1016/j.quaint.2015.09.087.
- Danukalova G., Kurmanov R., Yakovlev A., Osipova E., Zinovyev E., Arslanov Kh. Palaeoenvironment of the Middle and Upper Neopleistocene at the Gornovo Upper Palaeolithic site (Southern Ural foreland, Russia) // Quaternary International. 2016b. V.420. P. 24–46. DOI: 10.1016/j.quaint.2015.08.049.
- Nadachowski A. Late quaternary rodents Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 1982. 109 p.

References:

Agadzhanyan A.K. (1981) Location of Small Mammals of the Early Pleistocene on the Ilovai River. *Novye dannye po stratigrafii i paleogeografii verkhnego plio-tsena i pleistotsena tsentral'nykh raionov evropeiskoi chasti SSSR* [New data on stratigraphy and paleogeography of the Upper Pliocene and Pleistocene of the central regions of the European part of the USSR]. Moscow, MINGEO RSFSR, P. 32-51. (In Russian).

Aleksandrova L.P. (1976) *Gryzuny antropogena Evropeiskoi chasti SSSR* [Rodents of anthropogenes of the European part of the USSR]. Moscow, Nauka Publ., 98 p. (Proceedings of the GIN AN SSSR; Is. 291). (In Russian).

Angermann R. (1973) Homological variability of molars in voles (Microtinae). *Problemy evolyutsii* [Evolution problems]. Novosibirsk: Nauka Publ, 3, 104-119. (In Russian).

Bol'shakov V.N., Balakhonov V.S., Benenson I.E., Berdyugin K.I., Sadykov O.F., Tyurina N.A., Khantemirov R.M. (1986) *Melkie mlekopitayushchie Ural'skikh gor (ekologiya mlekopitayushchikh Urala)* [Small mammals of the Ural Mountains (ecology of mammals of the Urals)]. Sverdlovsk, UNTs AN SSSR Publ., 101 p. (In Russian).

Danukalova G., Yakovlev A., Osipova E., Kurmanov R., van Kolfshoten Th. (2016 a) Biostratigraphy of the early Middle Pleistocene of the Southern Fore-Urals. *Quaternary International*, 420, 115-135.

Danukalova G., Kurmanov R., Yakovlev A., Osipova E., Zinovyev E., Arslanov Kh. (2016 b) Palaeoenvironment of the Middle and Upper Neopleistocene at the Gornovo Upper Palaeolithic site (Southern Ural foreland, Russia). *Quaternary International*, 420, 24-46.

Danukalova G.A., Yakovlev A.G., Alimbekova L.I., Morozova E.M. (2006) The stratotype of the Klimovsky horizon in the Southern Cis-Urals and new localities in the stratotype area (Klimovka I, II, III). *Geologicheskii sbornik № 5 IG UNTs RAN* [Geological collection No. 5 IG UCTs RAS. Ufa, DesignPoligrafService, 53-65. (In Russian).

Gromov I.M., Polyakov I.Ya. (1977) *Polevki (Microtinae)* [Voles (Microtinae)]. Leningrad, Nauka Publ., 504 p. (Fauna of the USSR. Mammals, Vol. 3, Is. 8). (In Russian).

Maleeva A.G. (1971) Late Pleistocene root vole (*Microtus oeconomus* Pall.) From the "mixed fauna" of the southern Tyumen region. *Fauna Urala i puti ee rekonstruktsii* [Fauna of the Urals and the ways of its reconstruction]. Sverdlovsk, 25-35. (Scientific notes of the Ural State University. Biology series. Vol. 115, Is. 9). (In Russian).

Markova A.K. (1980) Early Pleistocene microtheriofauna of the Don basin and its comparison with small mammals of

the Dnieper region. *Vozrast i rasprostranenie maksimal'nogo oledeniya Vostochnoi Evropy* [Age and distribution of the maximum glaciation in Eastern Europe]. Moscow, Nauka Publ., 107-139. (In Russian).

Markova A.K. (1986) Morphological features of the teeth of voles of the genera *Microtus*, *Lagurus*, and *Eolagurus* (Rodentia, Cricetidae) from the Mikulino localities of the Russian Plain. *Mlekopitayushchie chetvertichnoi fauny SSSR* [Mammals of the Quaternary fauna of the USSR]. Leningrad, 74-97. (Proceedings of the ZIN AN USSR; Vol. 149). (In Russian).

Nadachowski A. (1982) Late quaternary rodents Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. Warszawa, Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, 109 p.

Popov V.A. (1960) *Mlekopitayushchie Volzhsko-Kamskogo kraja* [Mammals of the Volga-Kama region]. Kazan: Publishing house of the Kazan branch of the USSR Academy of Sciences, 468 p. (In Russian).

Rekovets L.I. (1985) *Mikroteriofauna desnyansko-podneprovskogo pozdnego paleolita* [Microtheriofauna of the Desnyansk-Podneprovsky Late Paleolithic]. Kiev, Nauk. Dumka Publ., 168 p. (In Russian).

Smirnov N.G. (1994) *Gryzuny Urala i prilegayushchikh territorii v pozdnem pleistotsene i golotsene*. Dis. d-ra biol. nauk [Rodents of the Urals and adjacent territories in the late Pleistocene and Holocene. Doctor of Biological Sciences Dis.]. Yekaterinburg, 58 p. (In Russian).

Smirnov N.G., Bol'shakov V.N., Borodin A.V. (1986) *Pleistotsenovye gryzuny severa Zapadnoi Sibiri* [Pleistocene rodents of the north of Western Siberia]. Moscow, Nauka Publ., 145 p. (In Russian).

Smirnov N.G., Bol'shakov V.N., Kosintsev P.A., Panova N.K., Korobeinikov Yu.I., Ol'shvang V.N., Erokhin N.G., Bykova G.V. (1990) *Istoricheskaya ekologiya zivotnykh gor Yuzhnogo Urala* [Historical ecology of animals in the mountains of the Southern Urals]. Sverdlovsk, Ural Branch of AS USSR Publ., 245 p. (In Russian).

Yakhimovich V.L., Nemkova V.K., Sidnev A.V., Suleimanova F.I., Khabibullina G.A., Shcherbakova T.I., Yakovlev A.G. (1987) *Pleistotsen Predural'ya* [Pleistocene of the Cis-Urals]. Moscow, Nauka Publ., 112 p. (In Russian).

Zazhigin V.S. (1980) *Gryzuny pozdnego plio-tsena i antropogena yuga Zapadnoi Sibiri* [Rodents of the Late Pliocene and Anthropogen of the South of Western Siberia]. Moscow, Nauka Publ., 154 p. (Proceedings of the GIN AS USSR; Is. 339). (In Russian).

Сведения об авторе:

Яковлев Анатолий Германович, канд. биол. наук, доцент, Институт геологии — обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук (ИГ УФИЦ РАН), г. Уфа. E-mail: a_jakovlev@mail.ru

About the author:

Yakovlev Anatoly Gernanovich, candidate of biological sciences, docent, Institute of Geology — Subdivision of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences (IG UFRC RAS), Ufa. E-mail: a_jakovlev@mail.ru