

ЗАГАЛЬНА ТА ІСТОРИЧНА ГЕОЛОГІЯ

УДК 56.569 (119)

Л. Попова, канд. геол. наук., наук. співроб.

**ВПЛИВ ПЕРИГЛЯЦІАЛЬНИХ УМОВ НА МОРФОЛОГІЮ ЧЕРЕПА ХОВРАХІВ
*SPERMOPHILUS SEVERSKENSIS***

(Рекомендовано членом редакційної колегії д-ром геол. наук, доц. О.М. Іванік)

Пізноплейстоценові ховрахи Spermophilus severskensis місцезнаходження перигляціальної фауни Новгород-Сіверський характеризувалися виразною спеціалізацією до харчування грубою злаковою рослинністю. Ця спеціалізація забезпечувалася наявністю ділянок оклюзивної поверхні зубів, що самозаточувалася в ході зношування, а також значною товщиною і диференціацією емалі.

The ground squirrels Spermophilus severskensis of the Late Pleistocene Novgorod-Siversky periglacial fauna acquired pronounced specialisation to feeding on tough vegetative food. This specialisation was based on the appearance of the occlusive surface areas which was self-sharpening by wear and on the enamel thickening and differentiating.

Постановка проблеми. Умови існування, особливості структури і функціонування біоти на перигляціальних територіях є одним з найбільш дискусійних питань при реконструкції природного процесу в плейстоцені. Особливі проблеми викликає мікротеріофауна, оскільки місцезнаходження дрібних ссавців, пов'язані з перигляціальною зоною, є рідкісними, і то з цілком об'єктивних причин: генетичні типи відкладів, що сприяють концентрації і збереженню мікротеріологічних решток, для перигляціальних умов як раз не характерні. Тим більшу цінність мають наявні місцезнаходження, серед яких для території України найбагатшим за видовим складом є Новгород-Сіверське. Місцезнаходження вивчалось І.Г. Підоплічком, І.М. Громовим, Л.І. Рековцем, і ці роботи [1; 2; 6] відіграли велику роль у формуванні сучасних уявлень про перигляціальні угруповання і адаптації фауни до перигляціальних умов.

Якщо ґрунтуючись на літературних даних, спробувати оцінити середовище існування новгород-сіверської фауни за морфологією її представників, клімат доводиться визнати холодним, оскільки форми видового і підвидового рівня, описані з Новгорода-Сіверського [1; 6], відповідають екогеографічному правилу Бергмана (розміри порівняно крупні, що оптимізує втрати тепла). Правило Аллена, що описує мінливість відносно довжини кінцівок в залежності від клімату (включаючи в поняття кінцівок також носи, вуха і лицьову частину черепа), на новгород-сіверському матеріалі не спрацьовує, оскільки те, що у гризуна залишається в викопному стані від ознак, мінливість яких описується правилом Аллена – відносна довжина діастеми – в першу чергу контролюється трофічною спеціалізацією тварини та використанням різців при ритті.

Трофічна спеціалізація у гризунів новгород-сіверської фауни також мала бути досить оригінальна. Про неї можуть засвідчити пропорції щелеп (як зазначено вище, вони незручні для інтерпретації через те, що перебувають під впливом принаймні двох груп факторів – кліматичної і трофічної) і зуби. Але специфічні особливості зубної системи спостерігаються у представників новгород-сіверської фауни набагато рідше, ніж особливості розмірів і пропорцій черепа. Це цілком зрозуміло: по-перше, розміри і пропорції тіла (в даному випадку, для викопної фауни – черепа) взагалі відзначаються порівняно високою мінливістю, зокрема, мінливістю в онтогенезі, а по-друге, легко модифікуються, тоді як для зубів характерна зворотна картина. В онтогенезі зуби негіпсодонтних гризунів змінюються тільки в одному напрямку – сточуються, зовсім не модифікуються, і два основних чинника швидкої, і головне, жорстко замовленої середовищем еволюції – регуляція онтоге-

незу і еволюція на основі адаптивних модифікацій – для них неможливі.

Однак, І.М. Громов для *Spermophilus severskensis* Gromov, 1958 вказав в якості видоспецифічної ознаки значний розвиток гіпоконіда на першому нижньому премоллярі [1]. Виходячи з того, що видовження гіпоконіда посилює лофодонтність зуба, це можна представити як адаптацію до харчування відносно жорсткими рослинними кормами. Але якщо *S. severskensis* дійсно мав таку спеціалізацію, слід очікувати у нього розвитку ознак одессапнус-комплексу [4]. Завдяки люб'язності співробітників відділу палеозоології ННПМ НАН України Л.І. Рековця і Т.В. Крахмальної було отримано можливість перевірити це припущення на матеріалі з Новгород-Сіверського місцезнаходження, що зберігається в фондах відділу палеозоології ННПМ НАН України. Метою роботи було з'ясування трофічної спеціалізації *S. severskensis*.

Скорочення і терміни, прийняті в роботі. P³, P⁴ – третій та четвертий верхні премоллярі; P₄ – четвертий нижній премолляр; M¹, M², M³ – перший, другий, третій верхні молярі; M₁, M₂, M₃ – відповідно нижні молярі; лофодонтність зубів – злиття вихідної горбкуватої будови в гребені. Вікові стадії (стадії стирання щічних зубів ховрахів): j – ювенільні; a-j – напівдорослі; a – дорослі; a-s – підстаркуваті; s – старі. Номенклатура елементів будови зубів ховрахів (досліджені в роботі дискретні ознаки) описана раніше [4].

Геологічна будова, тафономія місцезнаходження. Місцезнаходження має складний генезис. Більша частина решток пов'язана з валунним суглинком, що заповнює щілини в бучацьких пісковиках (перевідкладена дніпровська морена) і має погадочне походження. Менша, і молодша за віком частина походить з кротовин, які проникають в валунні суглинки із вищезалегаючих лесесоподібних суглинків [1; 6]. Культурний же шар палеолітичної стоянки Новгород-Сіверський (який не слід плутати з одноіменним місцезнаходженням фауни [6]) пов'язаний з поверхнею моренних суглинків [6]. За радіовуглецевим датуванням вік стоянки – 19.8 ка ВР [7]. Новгород-сіверська фауна вважається близькою за віком [6].

Матеріал і методи. Вибірка *S. severskensis* складається із нижніх і верхніх щелеп, а також ізольованих зубів, по максимальному рахунку, 24 особин. Враховуючи відсутність значного переносу матеріалу, більш реально це число слід скоротити вдвічі. Вікова структура вибірки наведена на рис. 1 порівняно з віковою структурою ховрахів місцезнаходження Котівка, яке досить подібне до Новгород-Сіверського за тафономією [5].

Рисунки зубів зроблено автором на рисувальному апараті WILD при зб. 16 і 10. Окрім методів, традицій-

них при роботі з викопними рештками ссавців, застосовано підрахунок частот трапляння дискретних ознак [4].

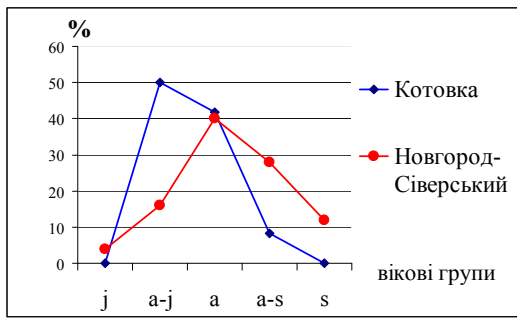


Рис. 1. Вікова структура вибірки ховрахів Новгород-Сіверського місцезнаходження (*S. severskensis*) і ранньоголоценового місцезнаходження Котовка (*S. odessanus*)

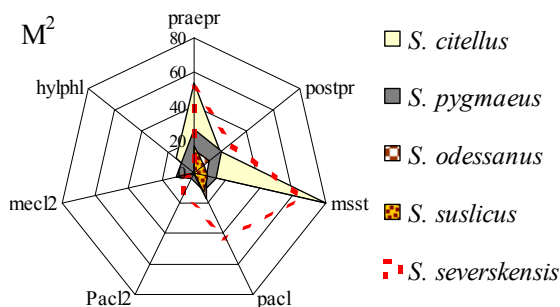


Рис. 2. Частота трапляння дискретних ознак нижньої і верхньої щічних зубів у *S. severskensis* в порівнянні з рецентними видами

Результати. Дискретні ознаки. *Odessanus*-спрямований комплекс ознак [4] на верхньощічних зубах, який мав відповідати зеленоїдності – додаткові горбки основних гребенів – параконуль, подвійний параконуль, подвійний метаконуль – у ховрахів Новгород-Сіверського, як і слід чекати, розвинуті в повній мірі (рис. 2). Однак, спостерігаються і риси подібності з *S. citellus* – висока частота трапляння препротокону і мезостилію при відносно низькій частоті постпротокону. За дискретними ознаками нижньощічних *S. severskensis* займає проміжне положення між рецентними популяціями *S. pygmaeus* і *S. suslicus*. Ще одна особливість властива як верхнім, так і нижнім щічним зубам *S. severskensis* – при загалом високій горбкуватозубості зовсім відсутні додаткові структури біля протокону (протоконіду) – протостиль і гіпостиль, протостиль2 і гіпостиль2 на верхніх, ектостілід на нижніх зубах.

Континуальні ознаки щічних зубів. Загальний вигляд зубного ряду у *S. severskensis* настільки своєрідний, що звичайної термінології недостатньо для їх опису. Особливо це стосується нижньощічних. Наведені малюнки (рис. 3) також далеко не передають того враження надзвичайно потужної напіввинтоподібної структури, яке справляє нижній зубний ряд *S. severskensis*.

Коронки P_4 - M_3 сильно перекошені, як в плані (внутрішній край сильно висунутий вперед відносно зовнішнього), так і по висоті (метаконід і етноконід набагато вищі за протоконід і гіпоконід). Скошеність в плані основних гребенів P_4 - M_3 забезпечує формування кута між гребенями верхніх і нижніх молярів. Така орієнтація у гризунів виникає при потребі розвитку ріжучої функції [9]. Schmidt-Kitler зазначає, що максимально припустимий кут дорівнює 30° , якщо ж буде збільшуватись далі, то матеріал почне виштовхуватись з-поміж коронок без обробки. У новгород-сіверських *S. severskensis* цей кут на M^1 - M^2 в деяких випадках наближається до 30° (взагалі на нижньощічних він зростає

від P_4 до M_3). Різниця висоти зовнішніх і внутрішніх конідів виникала, очевидно, за рахунок неоднакового характеру зношування. Окрім звичайної оклюзивної поверхні, на зовнішньому краї нижньощічних у *S. severskensis* спостерігається ще додаткова, яка розташована під гострим кутом до горизонталі і утворена стертою емаллю лабіального краю протоконіда і гіпоконіда. Внаслідок такого стирання емаль тут виглядає в декілька разів товщою, ніж на інших горбках; і скоріше за все вона і справді потовщена. Характерною рисою M_{1-2} є також щось на зразок переднього цингуліда – він утворює ще одну скошену поверхню стирання в передній стінці цих молярів.

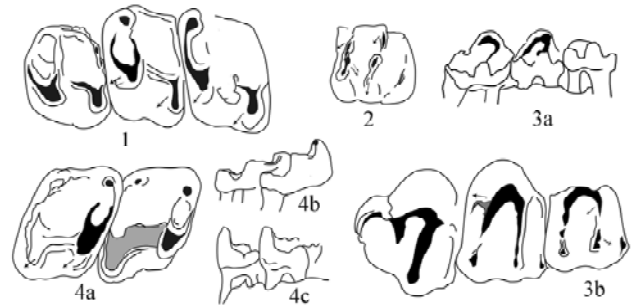


Рис. 3. Щічні зуби *S. severskensis* з Новгорода-Сіверського:

1, 2, 4a, 3b – вид з оклюзивної поверхні (зовнішній край знизу), 3a, 4b – вид з зовнішнього боку, 4c-вид з внутрішнього боку. Орієнтація навкісних поверхонь зтирання показана стрілками

Верхньощічні на перший погляд досить звичайної будови – вони неукорочені (звідси висока частота мезостилію (див. рис. 2), їх цингулюми мають дещо проміжну будову між такими *S. pygmaeus* та *S. suslicus*-*S. odessanus*. Але на пізніх стадіях стирання ця проміжна будова цингулюма дає малюнок, невластивий ні одному із згаданих видів – знову ж таки невеликі скошені поверхні, самі по собі без ріжучого ефекту, вони, очевидно, відповідають якимось скошеним поверхням нижньощічних (зокрема, "переднім цингулідам"). Метаконуль, як і додаткові горбки основних гребенів P^4 - M^{1-2} , також бере участь в утворенні робочих поверхонь, заточених на обидва боки.

Щодо інших континуальних ознак щічних зубів, властивих для *S. severskensis*, то вони названі І.М. Громовим в описі виду [1]. Це сильно розвинутий гіпоконід P_4 , метаконуль проміжної будови між таким малим ховраха і крапчастого, також і металоф на M^3 .

Обговорення. Викладені вище результати включають ряд несподіваних моментів. По-перше, вікова структура вибірки збагачена сенільними варіантами, порівнюючи з досить близьким як за віком, так і за тафономією місцезнаходженням Котовка. Якщо відкинути, припущення, що перигляціальні умови сприяли збільшенню індивідуальної тривалості життя ховрахів або що пугачі, що формували тафоценоз Новгород-Сіверського місцезнаходження, принципово гребували напівдорослими особинами (а саме напівдорослі в більшості типів тафоценозів становлять основний матеріал [8], що підтверджує і приклад Котовки), то в якості пояснення залишаються видоспецифічні для *S. severskensis* особливості оклюзії, які надають вибірці "старечого" вигляду. По-друге, дискретні структури щічних зубів виявляють незвичайну вибірковість розвитку. Так, хоча в цілому ознаки *pygmaeus*-комплексу властиві *S. severskensis* в більшій мірі, ніж *S. suslicus*, однак, не всі. Метастіліди (внутрішні додаткові горбки) проявлені, а ектостіліди (зовнішні) відсутні. По-третє, спостерігається різна висота горбків на зовнішньому і внутрішньому краї ниж-

нощичних, а можливо і різниця в товщині емалі; і додаткова поверхня стирання на зовнішньому (низькому) краї коронки (рис. 3).

Все це можна об'єднати одним поясненням: *S. severskensis* мав щічні зуби з різко вираженою траводібною спеціалізацією, причому спрямованою на споживання дуже грубого в механічному відношенні корма. Але досягнуто це було явно шляхом пожертви стабільністю конструкції на користь її короткочасної високої ефективності. Дві додаткові оклюзивні поверхні на нижньощичних забезпечували самозаточування, по-перше, переднього краю коронки, а по-друге, і найголовніше, її протоконід-гіпоконідного краю, на якому утворювалося при цьому досить гостре, як на ховраха, звивисте лезо (при чому безслідно зникали ектостіліди). Але це мало збільшити і швидкість зношування цього краю коронки, і ризик механічних пошкоджень гострого краю (одне таке видно на протоконіді M_1 на рис. 3.1). До певної міри ці ризики компенсувало потовщення емалі. І все-таки самозаточування коронки могло тривати тільки доки вистачало висоти її зовнішнього краю, як у інших ховрахів, і взагалі у негіподонтних ссавців, у яких функціонування коронки триває, поки вона виступає над десною. Внаслідок нерівномірності сточування поверхні у новгород-сіверського ховраха цей процес відбувався набагато швидше, ніж у інших представників роду. Це, очевидно, і обумовило неконкурентоспроможність *S. severskensis*, коли на початку голоцену він зіткнувся з більш мезофільними видами.

Щодо будови верхньощичних, то вона не несла в собі подібного механізму самознищення, хоча і мала елементи, що загострювались при оклюзії – основні гребені, металоф і паралоф (рис. 3.2, 3.3b). Подібні скошені пригострені площадки на основних гребенях є і у сучасних крапчастих ховрахів, вони утворюються на основі додаткових горбків цих гребенів – метаконуля₂, параконуля і параконуля₂, але, оскільки вони знаходяться в центральній частині коронки, їх зношування не призводить ні до чого гіршого, ніж просто затуплення зубу.

Висновки. Утворення трофічної ніші *S. severskensis* відбулося шляхом поділу вихідної широкої ніші з елементами всеїдності (як у *S. pygmaeus*). Останній після цього залишився на своїх здавна освоєних південних, досить аридизованих територіях, а *S. severskensis* просунувся на північ, в краще обводнені степи. Рослинно-го, і саме злакового корму там було достатньо, але в

механічному відношенні корм цей грубий. Це і спричинило добір на формування оклюзивної поверхні, описаної вище. Подальше її удосконалення відбувалося або в умовах похолодання, або – подальшого розселення на північ. Зелений корм не доводиться розшукувати, проте він низькокалорійний. Отже, *S. severskensis* мав більше часу присвячувати власне їжі, як процесу. Далі; літо коротке, а енергетичні потреби організму під впливом низьких температур тільки зростають. Відповідно, впродовж сезону активності тварині треба з'їдати ще більше корму, нарощуючи як ефективність його обробки, так і тривалість годівлі; а навантаження на коронку тим часом все ростуть. Таким високим вимогам до ефективності роботи, очевидно, не могла б задовольнити зубна система сучасних крапчастих ховрахів, хоча і вони достатньо траводібні; і *S. severskensis* успішно займав своє місце в екосистемах тундростепу доти, поки ці екосистеми існували. А відносно короткий строк служби зубів, що самозагострюються, протягом гляціалів плейстоцену міг зовсім не впливати на успішність виду, оскільки вірогідність невибіркової елімінації тварини в тих суворих умовах була весь час високою, внаслідок чого старість з повністю зношеними зубами *S. severskensis* не погрожувала.

1. Громов И.М., Бибилов Д.И., Калабухов Н.И., Мейер М.Н. Наземные беличьи (Marmotinae). Фауна СССР. Т. 3: Млекопитающие. – М.; Л., 1965. – Вып. 2.
2. Подопличко И.Г. Нахождение "смешанной" – тундровой и степной фауны в четвертичных отложениях Новгорода-Северского // Природа. – 1934. – № 5. – С. 80-82.
3. Подопличко И.Г. О ледниковом периоде. Вып. 2: Биологические и географические особенности европейских представителей четвертичной фауны. – К., 1951.
4. Попова Л.В. Диагностика ископаемых остатков *Spermophilus* // Проблемы палеонтологии та біостратиграфії фанерозою України: Зб. наук. пр. Ін-ту геол. наук НАН України. – К., 2006. – С. 320-325.
5. Попова Л.В. Местонахождение позднеплейстоценовых и голоценовых позвоночных у села Котовка // Біостратиграфічні критерії розчленування та кореляції відкладів фанерозою України: Зб. наук. пр. Ін-ту геол. наук НАН України. – К., 2005. – С. 301-304.
6. Рековец Л.И. Микротеріофауна деснянско-поднепровского позднего палеолита. – К., 1985.
7. Синицын А.А., Праслов Н.Д. Радиоуглеродная хронология Восточной Европы и Северной Азии. Проблемы и перспективы. – СПб., 1997.
8. Kazantseva N.E., Tesakov A.S. Evolution of Plio-Pleistocene voles with the special reference to demographic features of fossil assemblage // Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO. – 1998. – V. 60. – P. 555-564.
9. Schmidt-Kittler N. Feeding specialisation in rodents // Senckenbergiana lethaea. – 2002. – V. 82 (1). – P. 141-152.

Надійшла до редколегії 29.09.12