

УДК 56.569 (119)

Л. Попова, наук. співроб.

МОЖЛИВОСТІ КОМПАРАТОРНОГО МЕТОДУ ПРИ ВИВЧЕННІ ВИКОПНИХ SCIURIDAE, РОЗГЛЯНУТІ НА ПРИКЛАДІ СЕРЕДНЬОПЛЕЙСТОЦЕНОВИХ SPERMOPHILUS

Вперше застосовано компараторний метод до викопних решток *Spermophilus*. Показано, що середньоплейстоценовий ховрах з місцезнаходження Меланчин потік займає проміжне положення між *Spermophilus pygmaeus* і *S. odessanus* і виявляє риси пристосування до перигляціальних умов. Дрібні ховрахи Халеп'я, незважаючи на наявність досить архаїчних ознак, можуть вже з певністю бути віднесені до *S. odessanus*. Компараторний метод перспективний при вивченні викопних *Sciuridae* взагалі.

The comparatore method has been applied to the fossil *Spermophilus*. The intermediate position between the *Spermophilus pygmaeus* and *S. odessanus* has been ascertained for the Middle Pleistocene ground squirrel of the Malanchin Potik site. This form shows the pattern of adaptation to the periglacial conditions. The small ground squirrels of Kchalepia site, in spite of their archaic traits, apparently belong to the *S. odessanus*. The comparatore method is promising for the fossil *Sciuridae* as a whole.

Постановка проблеми: *Sciuridae* (вивіркові) відзначаються горбкуватою будовою зубної системи на фоні інших плейстоценових гризунів. Горбкуваті корінні зуби вважаються примітивними для травоядних ссавців взагалі і для гризунів зокрема, так що в плані набуття адаптацій до харчування жорсткою трав'янистою рослинністю *Sciuridae* поступаються навіть такій посправжньому древній групі, як миші. Однак, наземні *Sciuridae*, а саме ховрахи, *Spermophilini*, в суворих умовах плейстоценових тундро-степів складали одну із домінуючих груп, тоді як інші гризуни з дійсно примітивною зубною системою (миші, соні) на більшій частині території України просто зникли. Це парадоксальне явище варте уваги саме по собі (можливі причини його були розглянуті раніше [4]), крім того, численні і широко розповсюджені в тундро-степових біоценозах наземні *Sciuridae* є перспективним об'єктом для розв'язання питань біостратиграфії. Але біостратиграфічному використанню наземних сциурід перешкоджає слабка вивченість цієї групи, викликана тим, що до них неможливо застосувати морфометричні методи саме внаслідок складної і нібито архаїчної горбкуватої будови зубів.

Альтернативою морфометричним методам є вивчення дискретних ознак оклюзивної поверхні зубів [3]. Але оскільки дискретних ознак замало для повного охарактеризування морфології зубної системи *Sciuridae*, доцільним є пристосування до вивчення викопних представників цієї групи так званого компараторного методу, запропонованого Я. Старобогатовим [5] для видового визначення черепашок гастропод. Це є метою даної роботи. Як модельний об'єкт обрано середньоплейстоценових ховрахів території Придніпров'я, оскільки вони відрізняються від рецентних не настільки, щоб результати застосування компараторного методу зовсім не можна було перевірити; однак відміни достатньо значні для того, щоб відчуті слабкі сторони аналізу дискретних ознак, запропонованого раніше [3].

Скорочення і терміни, прийняті в роботі: P^4 та P_4 – відповідно, четвертий верхній та нижній передкорінні (премоляри), M^1 , M^2 , M^3 ; M_1 , M_2 , M_3 – перший, другий, третій верхні (нижні) корінні (моляри); лофодонтний – гребенезубий; ННПМ НАНУ – Національний науково-природничий музей НАН України. Онтогенетичні стадії (і стадії стирання зубів): j – juvenis, j-ad – перехідна стадія juvenis-adultus, ad – adultus, ad-sen – adultus-senex,

sen – senex. Використана в даній роботі номенклатура елементів будови зубів ховрахів описана раніше [3, 4].

Методи. При застосуванні компараторного методу за допомогою рисувального апарата замальовується типова морфологія черепашки даного виду. Кожний новий об'єкт, що вивчається, вміщується на робочий столик того ж рисувального апарата і порівнюється з малюнком [5]. Неоднакові розміри порівнюваних об'єктів в принципі не є перешкодою, а якщо зробити малюнки, наприклад, в програмі Corel Draw, то, перетворивши порівнювані екземпляри на об'єкти з прозорим фоном, їх можна розтягати, обертати, віддзеркалювати, не змінюючи пропорцій, досягаючи максимально можливого співпадіння їх контурів. Але істотним обмеженням методу є його придатність тільки для об'єктів з крайовим (як у черепашки молюсків) або ізометричним ростом. Зуби ссавців не повністю відповідають цій вимозі, але за об'єкт з крайовим ростом успішно може правити та структура, яка створює найбільші проблеми при вивченні зубної системи ховрахів, а саме дентинова поверхня стирання. Її розповзання внаслідок зношування зубів зумовлює високу онтогенетичну мінливість зубної системи, яка сильно ускладнює видове визначення. При застосуванні компараторного методу ця проблема знімається, а структури, утворені основними гребенями (дентинові поверхні стирання), виступають однією із найбільш діагностично значущих ознак.

Малюнки зроблено автором на рисувальному апараті WILD і потім опрацьовано в Corel Draw. Внаслідок складності будови коронки контури порівнюваних об'єктів плутаються, особливо, коли об'єкти вже неможливо рухати. Тому еталонні об'єкти зроблено більш блідими, з заливкою, а досліджувані об'єкти чіткі, з прозорим фоном.

Зуби ховрахів мають набагато складнішу морфологію, ніж черепашки гастропод, і повне співпадіння обрисів двох об'єктів взагалі неможливе. На рис. 1.1–1.3 порівнюються премоляри особин одного віку і однієї популяції *S. pygmaeus*, і схожість між об'єктами можна вважати високою. Схожість в межах виду може бути меншою, якщо досліджувати популяції з різних частин ареалу виду. Якщо ж ці популяції мають і різний геологічний вік, діапазон внутрішньо-видової мінливості відповідно зростає. А найвагомішу складову внутрішньопопуляційної мінливості зубної системи складає онтогенетична мінливість (порівняємо рис. 1.1 і 1.4).

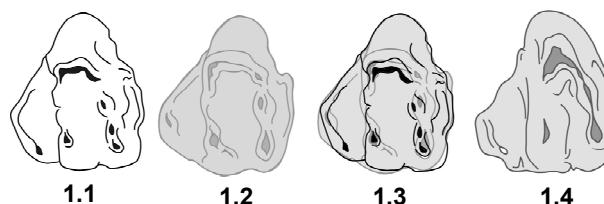


Рис. 1. P^4 рецентних *Spermophilus pygmaeus*, що належать особинам однієї популяції: 1.1 і 1.2 – слабо стерті премоляри, обриси яких в основному співпадають (1.3), 1.4 – премоляр старої особини тієї ж популяції (тут і далі емаль світла, дентин темний)

Щоб врахувати все це, слід створити графічну базу даних для кожного з досліджених видів. В ній мають бути представлені вікові групи j (з молочним премоларом), j -ad (перехідна до дорослої вікової групи, одразу після зміни молочних премоларів постійними), ad (adultus, дорослі), ad-sen (група, перехідна до сенільної морфології) і sen (senex – старі). Оскільки внутрішньовидова мінливість не вичерпується онтогенетичною складовою, бажано мати по декілька екземплярів кожної вікової групи, з різних популяцій (палеопопуляцій). Доцільно досліджувати окремо схожість за формою основи коронки взагалі, за формою цингулюмів і за формою структури, утвореної основними гребенями. Два екземпляри, що належать до одного виду, зовсім не обов'язково співпадуть за всіма трьома групами ознак. Скорочений приклад графічної бази даних для P^4 *S. suslicus* наведено на рис. 2.

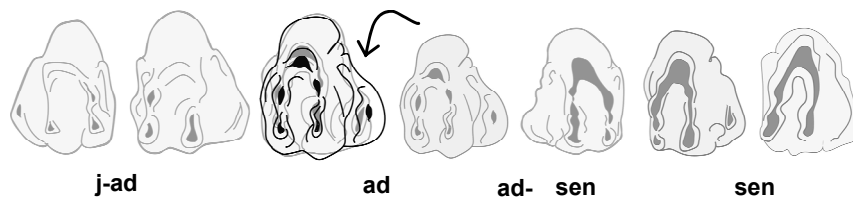


Рис. 2. Графічна база даних морфологічної мінливості *Sperophilus*: дефінітивні P^4 *S. suslicus*

Матеріали: Меланчин потік (Канівський заповідник) – 1 P^4 ; Халеп'я – крупна форма *Sperophilus* cf. (*Colobotis*) sp. – 1 M^3 , 1 P^4 , 6 M_{1-2} , 1 P^4 ; дрібна форма *S. (Citellus)* sp. – 2 M^{1-2} , 1 P^4 , 1 M_{1-2} , 1 M^3 . Рецентний краніологічний матеріал, використаний автором для побудови графічних баз даних, зберігається в колекціях зоологічного музею Київського національного університету імені Тараса Шевченка і зоологічного музею ННПМ НАН України.

Геологічна будова, тафonomie і вік. Відслонення Меланчин потік знаходиться в лівому борті одноступінного яру, в 100 м. нижче греблі, що перерізає його верхів'я. Четвертинні відклади залягають тут з розмивом на глинах бурих юрського віку (келовей), і представлені пісками жовтими і світло-жовтими, в нижній частині озалізненними, з гравієм і галькою, потужністю 0,5 м та алевритами зеленкувато-сірими, в нижній частині неясно шаруватими, потужністю 1,5 м, які поступово переходять у суглинки жовтувато-палеві (лесоподібні) потужністю 0,5 м. Зверху залягає сучасний ґрунт.

Рештки ссавців – 1 P^4 ховраха, і M^2 *Microtus* (скоріше за все, *M. gregalis*) – приурочені до зеленкувато-сірих алевритів. Вони представлені ізольованими зубами з відламанною альвеоларною частиною, повністю фосилізовані, рудувато-жовтого забарвлення і несуть дуже характерні поверхневі тріщинки, що утворилися до фосилізації решток. Очевидно, рештки потрапили в захоплення не відразу, а певний час знаходились в субаеральних (вірогідно, різко континентальних) умовах. Кістковмісні зеленкувато-сірі алеврити утворилися за умов інтенсивного розмиву підстелюючих мезозойських відкладів. Треба зазначити, що юрські відклади, що підстилають четвертинні в даному розрізі, – це частина великого діпаіру, який добре видно в протилежному борті яру. Очевидно, цей діпаір становив собою горб в тогочасному рельєфі, і відклади верхньої крейди, що перекривали юрські глини, інтенсивно розмивалися. Тож згадані зеленкувато-сірі алеврити, крім нечисленних решток дрібних ссавців і численних наземних і прісноводних четвертинних гастропод, містять белемніти, уламки перламутру з черепашок амонітів та іншу мезозойську фауну, а також характеризуються значним вмістом глауконіту. Крім того, в товщу цих алевритів вда-

два премолари, якими представлена на рис. 2 стадія adultus, вдало характеризують розмах позаонтогенетичної внутрішньовидової мінливості: їх контури співпадають дуже незадовільно, але це є наслідком атипової форми цингулюмів у обох цих екземплярів – у більшої форма переднього цингулюма схожа на таку у *S. pygmaeus* (від якого походить *S. suslicus*), менший за будовою цингулюмів схожий на *S. citellus*, з яким *S. suslicus* має риси екологічної схожості. Для кожного з цих крайніх варіантів легко підшукати подібну будову цингулюмів навіть в обмеженому спектрі внутрішньовидової мінливості, представленому на рис. 2 (цингулюми мало змінюються в результаті стирання). Інші ж значущі групи ознак – форма коронки і форма основних гребенів – у двох екземплярів, порівнюваних на рис. 2, задовільно співпадають.

ються язики і луски юрських глин. В пісках, підстелюючих зеленкувато-сірі алеврити, трапляються невеликі, дещо обкатані уламки граніту. Флювіогляціальне походження цих пісків і алевритів та їх зв'язок з дніпровським льодовиком видається досить вірогідним.

Відслонення Халеп'я і фауна з цього місцезнаходження описані раніше [2].

Результати і обговорення

Ховрах з Меланчиного потоку. Застосування компараторного методу (рис. 3) вказує, що досліджений премолар за загальною формою і розмірами коронки подібний до деяких P^4 *S. pygmaeus*, але в переважній більшості випадків відрізняється від цього виду за формою цингулюмів. Також не вдається поєднати основні гребені дослідженого премолару з такими *S. pygmaeus*. Хоча P^4 ховраха з Меланчиного потоку неукорочений, як і у малого ховраха, але відрізняється від *S. pygmaeus* невисоким протоконом, що і змінює малюнок основних гребенів. Характерна неправильно-трикутна форма переднього цингулюма і малюнок, утворений основними гребенями. Це поєднує досліджувану форму з *S. odessanus*, від якого екземпляр з Меланчиного потоку відрізняється неукороченою коронкою, а також у середньому дещо більшими розмірами. Схожість з *S. suslicus*, взагалі досить невисока, має приблизно такий же характер, як з *S. pygmaeus*, тобто серед *S. suslicus* можна підшукати екземпляр, подібний за формою коронки і цингулюмів, але не із схожим розташуванням основних гребенів.

Враховуючи тенденцію до укорочення щічних зубів і зміни горбкуватої будови зубів у гребінчасту в лінії *S. pygmaeus*-*S. odessanus*, можна зробити висновок, що ховрах з Меланчиного потоку займає проміжне положення між двома цими видами. Він характеризується рядом примітивних рис – довга коронка, довгі цингулюми, мезостиль. Але передній цингулюм у нього вже має характерну для *S. odessanus* неправильну форму і низький гребінь, а основні гребені високі, і паралоф має параконуль (дуже діагностично значуща для *S. odessanus* риса), а горбок металофа (метаконуль) з'єднується з відносно низьким протоконом раніше, ніж з метаконном, чого ніколи не буває у малого ховраха.

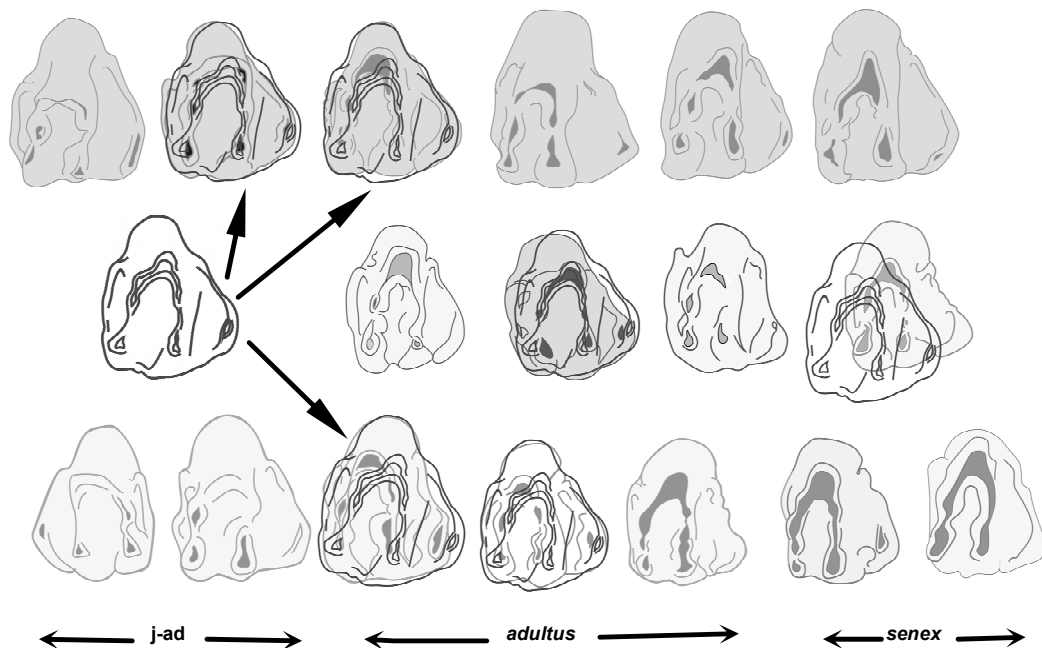


Рис. 3. Застосування компараторного методу до P^4 ховрах з Меланчиного Поток
Екземпляр з Меланчиного Поток показаний незафарбованим прозорим контуром.
Верхній ряд – еталонна серія рецентних *S. pygmaeus*, вікові стадії від j-ad до sen,
другий ряд – те саме, *S. odessanus*, третій – *S. suslicus*

Отже, екземпляр з Меланчиного потоку представляє досить ранню стадію еволюції *S. odessanus*, яка ще зберігає пігмеусну форму коронки, але вже достатньо лофодонтна. Можливо, це середньоплейстоценовий екологічний аналог *S. severkensis* – крупний, лофодонтний, але на відміну від *S. severkensis* зберігає виразно архаїчні риси. Можливо – модифікований перигляціальними умовами дніпровського часу *S. odessanus* (останнє видається менш вірогідним, надто вже форма з Меланчиного потоку примітивна, а цілком впізнані *S. odessanus*, за даними Л. Рековця [1], з'являються значно раніше, в завадівський час). У порівнянні з *S. odessanus* з Халеп'я, що описується нижче, ховрах з Меланчиного потоку більш архаїчний.

Ховрах Халеп'я. *Spermophilus* cf. (*Colobotis*) sp. Крупний молочний P^4 належить, очевидно, *S. (Colobotis)* sp. (видова діагностика молочних премоларів більш складна, ніж дефенитиваних). Мезостилію немає, передній цингулюм широкий, трикутний. M^3 належить напівдорослій особині і за розмірами дещо поступається рецентним *S. fulvus*. За пропорціями цього зубу ховрах з Халеп'я близький до *S. fulvus* і докорінним чином відрізняється від сильно укорочених M^3 *S. (Colobotis) major*. Металоф виразний, але низький, з метастилем. Всі нижньощічні зуби неукорочені, відповідно, додаткові горбки зустрічаються з частотою, зовсім не характерною для *Colobotis*. Крім крупних розмірів, форму з Халеп'я єднає з рецентними представниками підроду нижній премолар квадратної форми з незначним гіпоконідом, та ще *fulvus*-подібні пропорції M^3 . За частотою трапляння додаткових горбків нижньощічних *S. (Colobotis)* sp. Халеп'я далеко залишає за собою всіх рецентних *Colobotis* і більшість *Citellus*.

S. (Citellus) odessanus із Халеп'я має M^{1-2} , P^4 типової для виду будови, але попередньо [2] ця дрібна форма була визначена як близька до малого ховраха – оскільки коронки менш укорочені, ніж це звичайно буває у лофодонтних *S. suslicus-odessanus*. Поєднання компараторного методу і вивчення дискретних ознак за методикою, запропонованою раніше [3], вказує на належність решток дрібного ховраха з Халеп'я до *S. odessanus*, але зі збереженням предкових (пігмеусних) рис в пропорціях коронки передньощічних. Серед матеріалу відсутні найбільш діагностичні в межах роду зуби – M^3 , але їх форму можна приблизно відновити за будовою M_3 . Дрібним укороченим M_3 , виявленим в Халеп'ї, навряд чи будуть відповідати довгі, з потужним металофом верхньощічні M^3 пігмеусного типу.

Автор щиро дякує співробітникам відділу палеозоології ННПМ НАН України В. Несіну та Ю. Семенову, а також співробітникам Зоологічного музею Київського національного університету та Зоологічного музею ННПМ за сприяння в роботі щодо створення графічних баз даних.

1. Поводыренко В.Н., Рековец Л.И. Сравнительная характеристика териофауны местонахождения Меджибож // Теоретичні та прикладні аспекти сучасної біостратиграфії фанерозою України. – К., 2003. – С. 168–170.
2. Попова Л.В. Микротирифауна перигляціального алювію ріки Сквирки: еволюційний рівень і геологічний вік // Вісн. Київ. ун-ту, сер. геол. – 2004. – Вип. 28. – С. 32–34.
3. Попова Л.В. Діагностика ископаемых остатков *Spermophilus* // Проблеми палеонтології та біостратиграфії фанерозою України. – К., 2006. – С. 320–325.
4. Попова Л.В. Стратиграфічне використання плейстоценових *Spermophilini* в світлі особливостей їх еволюції // Вісн. Київ. ун-ту, сер. геол. – 2006. – Вип. 37. – С. 26–28.
5. Старобогатов Я.И., Толстикова Н.В. Моллюски // Общие закономерности возникновения и развития озер. Сер. История озер СССР. – Л., 1986. – С. 156–165.

Надійшла до редколегії 01.10.07