

УДК 56.569 (119)

Л. Попова, канд. геол. наук

СТРАТИГРАФІЧНЕ ВИКОРИСТАННЯ ПЛЕЙСТОЦЕНОВИХ *SPERMOPHILINI* У СВІТЛІ ОСОБЛИВОСТЕЙ ЇХ ЕВОЛЮЦІЇ

На основі просторово-каріотипової моделі реконструйовано основні етапи еволюції плейстоценових представників роду *Spermophilus*. Обґрунтовано можливість стратиграфічного використання їх викопних решток.

The main evolutionary steps of the Pleistocene *Spermophilus* have been reconstructed on the base of the spatial-karyotypic model. Potentialities of stratigraphical using of their fossil remains have been grounded.

Постановка проблеми. Ховрахи (*Spermophilini*), подібно до полівок, складали основу угруповань дрібних ссавців плейстоцену, але виявились у край невдячним об'єктом щодо біостратиграфічного використання внаслідок збереження ряду неспеціалізованих рис. Їх зубна система буно-лофодонтна (горбо-ребенебезуба), і хоча І. Громов [1] стверджував, що магістральна лінія розвитку в ховрахів – від бунодонтних зубів до лофодонтних і гіпсодонтних (висококоронкових), вони, очевидно, недостатньо твердо її дотримувались – справжня гіпсодонтія в них ніколи не формувалася.

При цьому *Spermophilini* бурхливо еволюціонують, про що свідчить наявність "хромосомних" видів, випадки міжвидової гібридизації та висока видова різноманітність ховрахів протягом плейстоцену. Незвичайне для гризунів поєднання архаїчної зубної системи та біологічної прогресивності пов'язано у *Spermophilini* з їх особливостями як життєвої форми, у першу чергу, із у край низькою кормовою спеціалізацією. Вони здатні вживати тваринну їжу (із сучасних видів особливо – арктичний ховрах). Гіпсодонтія, пристосування до жорстких злакових кормів, виключила б це факультативне хижацтво, яке було важливою підставою існування представників триби в умовах плейстоценових гляціалів.

Оскільки збереження неспеціалізованих рис було життєвою необхідністю, то показники еволюційного рівня з надтаксонною біостратиграфічною значущістю (подібні до тих, що характеризують еволюційний шлях полівок) у ховрахів навряд чи будуть виявлені. Якщо вже слід якось визначити магістральний шлях їх еволюції, то це буде не що інше, як крок вперед – два назад. Однак, природно, це зовсім не виключає видоутворення.

І. Загороднюк [2] запропонував модель видоутворення на основі просторово-каріотипової диференціації (інтеграція каріотипу є прогресивною еволюційною тенденцією, видоутворення відбувається у процесі розселення філуму із центру його походження). Ця модель описує еволюцію як *Microtini*, так і *Spermophilini* [2; 3], однак для ховрахів, крім того, виявилось можливим перевірити, чи відповідає отримана реконструкція даним про морфологічну диференціацію зубної системи. Справа в тому, що зубна система полівок – результат спрямованої еволюції, і в той же час механізм наскільки ефективний, настільки і простий. Як наслідок він може бути зміненим певною обмеженою кількістю способів, тому результатом мікроеволюції у *Microtini* є морфологічно дуже подібні види. У ховрахів же складна будова оклюзивної поверхні робить результати видоутворення наочнішими. Інша відміна ховрахів від полівок – для сучасних *Spermophilini* характерні алопатричні ареали, внаслідок чого кроки на еволюційному шляху триби нині закарбовано в географії її розповсюдження. На перерахованих особливостях ховрахів як життєвої форми ґрунтується реконструкція основних етапів їх еволюційного розвитку, що і є метою даної роботи.

Скорочення, прийняті в роботі: n – обсяг вибірки, P^4 – четвертий верхній передкорінний (премоляр), M^1 , M^2 , M^3 –

перший, другий, третій верхні корінні (моляри), min, max – мінімальне й максимальне значення кількісної ознаки.

Зауваження щодо номенклатури. У роботі приймається поділ *S. suslicus* s.l. (крапчастий ховрах) на *S. suslicus* s.str. і *S. odessanus*, як пропонує І. Загороднюк [3].

Методи. У проведеній роботі можна виділити дві частини: дослідження ознак з дискретною мінливістю типу "є – немає" і дослідження неперервно варіюючих ознак. Останні, крім розмірних показників, включають структури, що розвинені у досліджених видів завжди, але в різному ступені.

Морфологічні відміни між рецентними представниками роду *Spermophilus*, поширеними на території України, вивчалися в основному шляхом підрахунку частот трапляння дискретних ознак – основних і додаткових горбків оклюзивної поверхні передкорінних і корінних. Використана нами номенклатура цих структур наведена на рис. 1, а.

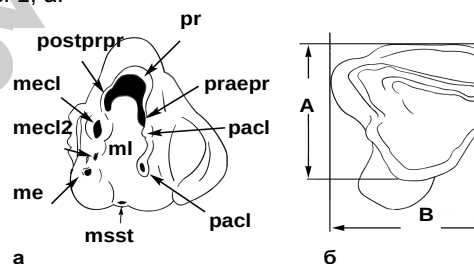


Рис. 1. Ознаки з дискретним (а) і неперервним (б) характером мінливості, що вивчалися:
а – структури оклюзивної поверхні P^4 - M^{1-2} у ховрахів, на основі роботи Дж. Гукера [5], зі змінами, pr – протокон, pa – паракон, me – метакон, ml – металоф, praep – препротокон, postpr – постпротокон, mecl – метаконкуль, mecl 2 – метаконкуль 2, pacl – параконкуль, msstl – мезостиль, А – довжина зуба, В – ширина б – оригінальна схема вимірів M^3

Морфометричні дослідження виявились відносно малоінформативними внаслідок дуже складної, тривимірної будови оклюзивної поверхні зубів *Spermophilini* (див. рис. 1, а), яка до того ж підпадає значно більшій, порівняно з полівками, мінливості, залежно від індивідуального віку тварин. Єдиним винятком є розміри та пропорції M^3 . Вимірювання M^3 виконано нами за схемою, наведеною на рис. 1, б.

Матеріали: черепи рецентних представників видів європейського (*S. citellus*), крапчастого (*S. suslicus*), подільського (*S. odessanus*) і малого (*S. pygmaeus*) ховрахів із колекцій зоологічного музею Київського національного університету імені Тараса Шевченка та Національного науково-природничого музею (ННПМ) НАН України, із фондів відділу палеозоології ННПМ НАН України. Рештки плейстоценових крапчастих ховрахів (збори автора) зберігаються на кафедрі загальної та історичної геології геологічного факультету Київського національного університету. Кількість дослідженого матеріалу наведено в табл. 1, 2.

Результати дослідження дискретних ознак (табл. 1). *S. citellus* за частотою прояву досліджених ознак виглядає найбільш відособленим (табл. 1), що обумовлено архаїчними особливостями його зубної системи. Він характеризується високою частотою трапляння мезостилію на всіх верхніх зубах. У *S. pygmaeus*, *S. suslicus* і *S. odessanus* ця ознака спостерігається набагато рідше. У *S. suslicus* і *S. odessanus* відсутність мезостилію пояс-

нюється зменшенням довжини молярів за рахунок проміжку між основними гребенями, у якому і міститься мезостиль (це один із проявів тенденції до набуття лоподонтої будови зубів). Складніше пояснити низьку частоту мезостилію в малого ховраха, у якого моляри не вкорочені. Однак, без сумніву, низька частота мезостилію – прогресивна ознака, отже вказує на спорідненість між "крапчастими" ховрахами й *S. pygmaeus*.

Таблиця 1. Частота трапляння досліджених дискретних ознак на P^4 - M^{1-2} у рецентних видів

зуб вид	P^4								M^1								M^2							
	<i>S. citellus</i>		<i>S. odessanus</i>		<i>S. suslicus</i>		<i>S. pygmaeus</i>		<i>S. citellus</i>		<i>S. odessanus</i>		<i>S. suslicus</i>		<i>S. pygmaeus</i>		<i>S. citellus</i>		<i>S. odessanus</i>		<i>S. suslicus</i>		<i>S. pygmaeus</i>	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
препротокон	54	22	101	17	43	16	59	42	59	56	99	31	44	19	68	34	57	54	93	14	44	16	68	26
постпротокон	53	10	97	10	43	13	59	36	56	19	97	10	44	7	67	23	59	20	92	11	43	7	66	20
мезостиль	50	39	140	3	43	0	59	3	55	74	143	4	43	5	66	4	57	80	137	7	43	8	66	13
параконуль	55	0	106	21	45	27	54	15	55	0	107	12	43	8	55	10	55	0	102	17	43	13	60	12
параконуль 2	55	0	109	0	44	9	53	4	55	0	109	1	44	0	53	0	55	0	109	1	44	0	53	0
метаконуль 2	55	0	97	19	42	5	60	5	55	0	100	7	44	1	62	2	55	2	95	8	43	3	62	15

Далі, у *S. citellus* відсутність додаткових горбків параконуля й метаконуля 2, як не парадоксально, також наслідок горбкуватої будови зубів, яка для гризунів є ознакою незначного еволюційного поступу розвинення (унаслідок відсутності додаткових горбків на гребенях, параконі метакон у *S. citellus* відносно відособлені). А підвищену частоту трапляння параконуля й подвійного метаконуля на основних гребенях у *S. suslicus* і *S. odessanus* віднести до архаїчних ознак неможливо. Параконуль і метаконуль 2 у цих видів є не стільки горбками, скільки похиленими вперед або назад площинками на відповідних гребенях. Їх піднесений край являє собою різке лезо. Тобто, у даному випадку розвиток додаткових горбків є ознакою лоподонтизації. Малий ховрах у цьому відношенні відрізняється і від європейського і від крапчастих. У цілому на P^4 - M^{1-2} додаткові горбки розвинені у нього з тією ж частотою, що у *S. suslicus* і *S. odessanus*, але це не площинки, а справжні горбки. Наявність таких горбків є умовою для посилення основних гребенів – паралофу та металофу, яке і відбувається у крапчастого й подільського ховрахів.

Відносно висока частота препротокону та постпротокону поєднує *S. citellus* із *S. pygmaeus*, але *S. pygmaeus* відрізняється відносно вищою частотою трапляння згаданих ознак саме на премоларі, що для інших досліджених видів не характерно.

Таким чином, дослідження ознак, що варіюють дискретно, показує відокремлене положення *S. citellus*, причому він ближче до географічно максимально віддаленого малого ховраха ніж, наприклад, до подільського ховраха, з яким утворює зону парapatрії. Між *S. suslicus* і *S. odessanus* спостерігається найбільша подібність, що не є несподіваним, враховуючи, що до недавня їх включали в єдиний вид.

Дослідження ознак з континуальним характером мінливості. Зовсім інша картина виявляється при дослідженні континуально варіюючих ознак P^4 - M^3 – *S.*

odessanus, *S. suslicus* і *S. citellus* виявляють значну схожість, а *S. pygmaeus* діагностується з легкістю, причому найбільш чітко відрізняються від *S. citellus*.

Ознака, що забезпечує таке групування за P^4 - M^2 , – положення метаконуля відносно протокону. У малого ховраха метаконуль великий, заокруглений, добре відокремлений, тісніше пов'язаний з метаконом, ніж з паракон. У інших видів метаконуль лінзоподібний, у ході стирання зливається спочатку з протоконом, потім з метакон. Це один із найнадійніших критеріїв видової діагностики ховрахів, його відмічав І. Громов [1].

Той же результат маємо і при дослідженні розмірів і пропорцій M^3 (табл. 2). Наявне перекривання видових меж мінливості може вважатися незначним, і за репрезентативності вибірки не перешкоджає видовій діагностиці. Малий ховрах має абсолютно й відносно найбільш видовжений M^3 ; найбільш укорочений моляр у європейського ховраха. Крапчастий і подільський ховрахів займають проміжне положення, причому особливо важливими в таксономічному плані є два факти.

1. *S. pygmaeus* і *S. odessanus*, чий ареали розділяє Дніпро, більше схожі між собою, ніж *S. pygmaeus* і *S. suslicus*, ареали яких контактують. Те ж саме спостерігається при порівнянні *S. citellus* з обома видами "крапчастих" ховрахів – ареали *S. citellus* і *S. suslicus* відособлені, однак схожість між ними більша, ніж між *S. citellus* і *S. odessanus*, ареали яких контактують.

2. Морфологічна відстань між *S. suslicus* і *S. odessanus* не менша, ніж між кожним із цих видів та *S. citellus*.

На нашу думку, перший факт не узгоджується з уявленнями про творчу роль міжвидової гібридизації в еволюції ховрахів, яку припускає І. Загороднюк [3], а другий – підтверджує самотійний видовий статус *S. odessanus*, а також спрощує діагностику викопних решток, оскільки ареали *S. pygmaeus* і *S. odessanus* було розділено і протягом плейстоцену.

Таблиця 2. Розміри та пропорції M^3 у сучасних представників роду *Spermophilus* з території України, мм

	<i>S. citellus</i>		<i>S. suslicus</i>		<i>S. odessanus</i>		<i>S. pygmaeus</i>	
	n	Min – середнє – max	n	Min – середнє – max	n	Min – середнє – max	n	Min – середнє – max
A	22	2,25–2,46–2,65	51	2,28–2,48–2,73	98	2,3–2,6–2,95	44	2,5–2,81–3,1
B	22	2,3–2,78–3	51	2,48–2,76–3,13	96	2,5–2,8–3,05	46	2,6–2,81–3,15
A/B	19	84,2–88,8–100	51	80,7–89,7–102,9	96	83,1–93,6–103,6	44	84,7–100,2–111,5

Висновки. Із чотирьох сучасних українських видів ховрахів два – *S. citellus* і *S. pygmaeus* – найбільш західний і найбільш східний – "примітивні", але не споріднені, і ще два – *S. odessanus* і *S. suslicus* – "прогресивні" та споріднені між собою. Але горбкувато-зубого *S. pygmaeus* неможливо вивести від *S. citellus*, також горбкувато-зубого, але з переважним розвитком інших додаткових структур. За тих самих причин неможливий і зворотний шлях, від *S. pygmaeus* до *S. citellus*. Походження *S. odessanus* і *S. suslicus* від *S. pygmaeus*, виходячи з особливостей будови P^4-M^{1-2} , уявляється більш реальним, ніж походження цих самих видів від *S. citellus*. Цілком неможливо вивести від *S. citellus* будь-який зі згаданих видів також і на основі будови M^3 . У європейського ховраха цей моляр укорочений з редукованим металофом, у інших досліджених видів – довгий і завжди (*S. pygmaeus*), або як правило (*S. odessanus* і *S. suslicus*) із розвиненим металофом, що ближче до вихідної будови.

Отже можна запропонувати для ховрахів України такий еволюційний сценарій. На Правобережжі вже в ранньому неоплейстоцені поширюється *S. pygmaeus*. Наприкінці середнього неоплейстоцену на Лівобережжі фіксується *S. Odessanus* – дериват *S. pygmaeus* (місцезнаходження Халеп'я, неопубліковані матеріали автора). У пізньому неоплейстоцені на півночі Правобережжя розвиток перигляціальних умов приводить до походження від *S. pygmaeus* спеціалізованого крупного виду *S. severkensis*. Останній являє собою той самий напрямок розвитку, що і крапчасті ховрахи. Надмірна харчова спеціалізація цього виду можливо і призвела його до вимирання. На зміну йому приходить *S. suslicus* (за І. Загороднюком [3], найбільш низько хромосомний і відповідно прогресивний).

Усе це стосувалося лінії, що поширювалась з південного Причорномор'я через Кавказ. Родоначальником виду для всієї лінії вважається *S. xanthoprymnus*

[3]. Інший нащадок того ж *S. xanthoprymnus*, *S. citellus* не має ні рослиноїдних адаптацій крапчастих ховрахів, ні всеїдних рис малого ховраха. Із ховрахів України *S. citellus* є найбільш високохромосомним, що і дало підстави І. Загороднюку розглядати цей вид як вихідний для всіх інших. Однак аналіз морфології зубної системи *S. citellus*, хоча і підтверджує його примітивність, водночас виявляє морфологічні заборони, що роблять неможливим його предковий статус. Палеонтологічні дані також цього не підтверджують [1; 4]. Цілком непристосований до суворих кліматичних умов тундро-степу, *S. citellus* дістається з Південного Причорномор'я в Північне дуже пізно (за І. Громовим [1], уже в голоцені) і незалежно від інших видів ховрахів, західним шляхом.

Розроблена нами методика діагностики викопних решток *Spermophilini* робить можливим їх біостратиграфічне використання за класичною моделлю (поява – зникнення таксонів), а алопатричність їх ареалів – використання їх як показника тафономічної змішаності фаун.

Можливість проведення цієї роботи автор отримав за підтримки співробітників Київського національного університету та ННПМ НАН України Ж. Розори, Л. Шевченко та Л. Рековця, співробітників відділу палеозоології ННПМ В. Несина та Ю. Семенова.

1. Громов И.М., Бибииков Д.И., Калабухов Н.И., Мейер М.Н. Наземные беличьи (Marmotinae): Фауна СССР. – Т. 3: Млекопитающие. – М.; Л., 1965.
2. Загороднюк И.В. Пространственно-каротипическая дифференциация серых полевок (Arvicolini, Rodentia) // Зоол. журн. – 1991. – Т. 70, Вып. 1.
3. Загороднюк И.В. Транзитивные таксономические системы и их структура у сусликов (*Spermophilus*) // Доп. НАН України. – 2002. – № 9. – С. 185–191.
4. Рековец Л.И. К систематическому положению сусликов из верхнеплейстоценовых отложений Украины // Вестн. зоологии. – 1979. – № 1. – С. 35–41.
5. Hooker J.J. Mammals from the Bartonian (middle/late Eocene) of the Hampshire Basin, southern England // Bulletin of the British Museum (Natural History). Geology series. – 1986. – Vol. 39. – № 4. – P. 191–478.

Надійшла до редколегії 26.09.05

УДК 549(477)

О. Зінченко, канд. геол.-мінералог. наук,
О. Митрохин, канд. геол. наук,
С. Савенок, асист.,
А. Пічугін, асп.

ПРОЦЕСИ ПРЕНІТИЗАЦІЇ В БАЗИТАХ КОРОСТЕНСЬКОГО ПЛУТОНУ

Охарактеризовано мінеральний склад продуктів зміни плагіоклазів у базитах Коростенського плутону за даними їхнього рентгенометричного та рентген-флуоресцентного дослідження.

The mineral composition of plagioclase alteration products in Korosten Pluton basic rocks have been characterized on the base of X-ray diffraction and X-ray fluorescence analyses.

Постановка проблеми. Серед основних порід Коростенського плутону (КП) здавна відомі [1] світлі (білі, ясно-сірі, ясно-зеленувато-сірі, салатіві, бузкуваті і т. д.) відміни, які утворюють різні за розміром тіла (від перших кілометрів у поперечнику до фрагментів кристалічних зерен у п мм), рідше навролоотріщинні та приконтактні ореоли, які чітко виділяються на тлі звичайно темнозабарвлених базитів за умови їх сумісного знаходження у природних і штучних відслоненнях. Кольорова палітра гірських порід у останньому випадку залежить від структурно-текстурних особливостей темної матриці

та величини, форми й характеру розподілу в ній яснозабарвлених включень. Останні представлені, головним чином, плагіоклазами – окремими ідіоморфними кристалами, їх зростками чи фрагментами, або ж дрібними ксенолітами анортозитів різної зернистості. Деякі різновиди таких плямистозабарвлених порід дуже ефектно виглядають у приполюрованому вигляді і ще в глибокому середньовіччі використовувались як сировина (наприклад, діабазові порфіри – "волинити") для виготовлення різноманітних кам'яних виробів.