

Л.В. Попова

## АДАПТАЦІЇ ДО ПІЗНЬОПЛЕЙСТОЦЕНОВОГО ПЕРИГЛЯЦІАЛЬНОГО СЕРЕДОВИЩА В БУДОВІ ОКЛЮЗИВНОЇ ПОВЕРХНІ ХОВРАХІВ МІСЦЕЗНАХОДЖЕННЯ НОВГОРОД-СІВЕРСЬКИЙ

L.V. Popova

## THE ADAPTATIONS TO THE LATE PLEISTOCENE PERIGLACIAL ENVIRONMENT IN OCCLUSIVE SURFACE OF THE NOVGOROD-SIVERSKY GROUND SQUIRRELS

Ховрахи *Spermophilus severskensis* Gromov, 1958 пізньоплейстоценового місцезнаходження перигляціальної фауни Новгород-Сіверський володіли різко вираженою спеціалізацією до харчування грубими рослинними кормами. Ця спеціалізація забезпечувалась наявністю самозагострюючихся у процесі зношування ділянок оклюзивної поверхні, а також значною товщиною та диференціацією емалі.

*Ключові слова:* *Spermophilus*, оклюзивна поверхня, пізній плейстоцен.

Суслики *Spermophilus severskensis* Gromov, 1958 позднеплейстоценового местонахождения перигляциальной фауны Новгород-Северский обладали резко выраженной специализацией к питанию грубыми растительными кормами. Эта специализация обеспечивалась наличием самозатачивающихся в ходе изнашивания участков окклюзивной поверхности, а также значительной толщиной и дифференциацией эмали.

*Ключевые слова:* *Spermophilus*, окклюзивная поверхность, поздний плейстоцен.

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.

*Key words:* *Spermophilus*, occlusive surface, Late Pleistocene.

### ВСТУП

Умови існування, особливості структури і функціонування біоти на перигляціальних територіях є одним з найбільш інтригуючих 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 в формуванні сучасних уявлень про перигляціальні угруповання і про адаптації фауни до перигляціальних умов.

Якщо, ґрунтуючись на літературних даних [6], 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 відносної 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: поперше, розміри і пропорції тіла (в даному випадку, для викопної фауни – черепа) взагалі відзначаються порівняно високою мінливістю, зокрема, мінливістю в онтогенезі, а по-друге, легко піддаються модифікації, тоді як для зубів характерна зворотна картина. В онтогенезі зуби негіпсодонтичних гризунів змінюються тільки в одному напрямку – сточуються, модифікації зовсім не піддаються, і два основних чинники швидкої, і головне, жорстко замовленої середовищем еволюції – регуляція онтогенезу 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 премолярі [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 *odessanus*-комплексу [4]. Завдяки люб'язності співробітників відділу палеозоології ННПМ НАН України Л.І. Рековця і Т.В. Крахмальної я отримала 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

P<sup>3</sup>, P<sup>4</sup> – третій та четвертий верхні премоляри; P<sub>4</sub> – четвертий нижній премоляр; M<sup>1</sup>, M<sup>2</sup>, M<sup>3</sup> – перший, другий, третій верхні моляри; M<sub>1</sub>, M<sub>2</sub>, M<sub>3</sub> – відповідно нижні моляри; лофодонтність зубів – злиття вихідної горбкуватої будови в гребені. Вікові стадії (стадії стирання щічних зубів ховрахів): j – ювенільні; a-j –

напівдорослі; a – дорослі; a-s – підстаркувати; 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). Ці рештки мають погадочне походження. Менша, і молодша за віком частина походить з кротовин, які проникають в валунні суглинки із вище-залягаючих лесоподібних 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 в порівнянні з віковою



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

## АДАПТАЦІЇ ДО ПІЗНЬОПЛЕЙСТОЦЕНОВОГО ПЕРИГЛЯЦІАЛЬНОГО...

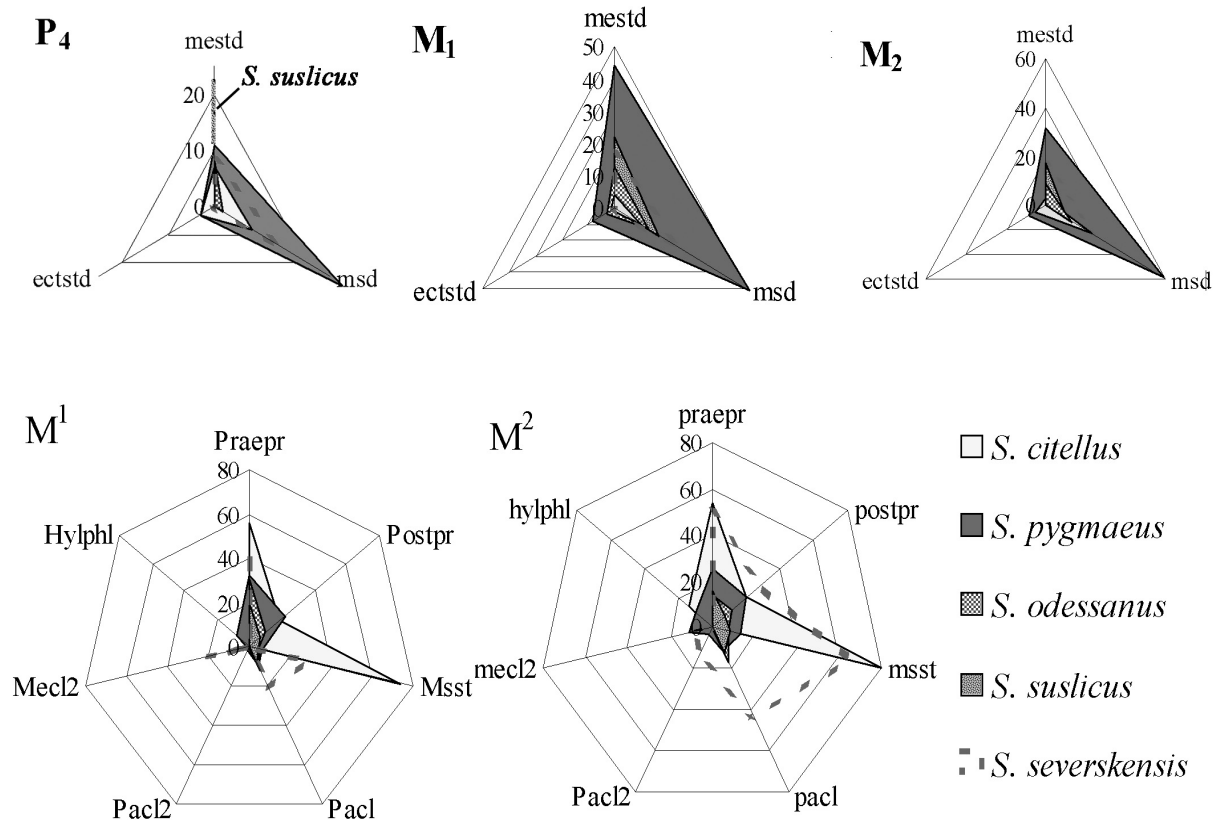


Рис. 2. Частота трапляння дискретних ознак нижньо- і верхньощічних зубів у *S. severskensis* в порівнянні з рецентними ховраками території України

структурою ховрахів місцезнаходження Котовка, яке досить подібне до Новгород-Сіверського за тафономією [5].

Рисунки зроблено автором на рисувальному апараті WILD при зб. 16 і 10. Окрім методів, традиційних при роботі з викопними рештками ссавців, застосовано підрахунок частот трапляння дискретних ознак [4].

### РЕЗУЛЬТАТИ

**Дискретні ознаки.** *Odessanus*-спрямований комплекс ознак на верхньощічних зубах, який мав відповідати зеленоїдності – додаткові горбки основних гребенів – параконуль, подвійний параконуль, подвійний метакоуль – у ховрахів Новгорода-Сіверського, як і слід чекати, розвинутий в повній мірі (рис. 2). Дані по  $P_4$  не наводяться у вигляді пелюсткової діаграми, оскільки в колекції наявні всього два екземпляри, і то не цілі, однак ознаки *odessanus*-комплексу безсумнівно були характерні і для цього зуба (параконуль 2 на одному екземплярі із двох). Однак, спостерігаються і риси подібності з *S. citellus* – висока частота трапляння препротокону і мезостилію при відносно низь-

кій 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, протостиль 2 і гіпостиль 2 на верхніх, ектостилід на нижніх зубах.

**Континуальні ознаки** щічних зубів. Загальний вигляд зубного ряду у *S. severskensis* настільки своєрідний, що звичайний набір методів недостатній для їх опису. Особливо це стосується нижньощічних. Приведені малюнки (рис. 3) далеко не передають того враження надзвичайно потужної напівгвинтоподібної 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 (метакоуль і етнокоуль набагато вищі за протокоуль і гіпокоуль). Скошеність в плані основних гребенів  $P_4$ - $M_3$  забезпечує форму-

вання 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  $30^\circ$ , якщо ж буде збільшуватись далі, то матеріал почне виштовхуватись з-поміж коронок без обробки. У новгород-сіверських *S. severskensis* цей кут на  $M_1^1$ - $M_2^2$  в деяких випадках наближається до  $30^\circ$  (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.

Верхньощічні на перший погляд досить звичайної будови – вони неукорочені (звідси висока частота мезостилу), 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  $P_4$ , метакоуль проміжної будови між таким малою ховраха і крапчастого, також і металоф на  $M^3$ .

## ОБГОВОРЕННЯ

Викладені вище результати включають ряд несподіванок. По-перше, вікова структура

вибірки збагачена сенільними варіантами, порівнюючи з досить близьким як за віком так і за тафономією місцезнаходженням Котовка. Якщо відкинути, як надто екзотичні, припущення, що перигляціальні умови якось благотворно впливали на індивідуальну тривалість 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<sup>1</sup>. 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 нижньощічних, 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 травоядною 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 нижньощічних 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. 3.1а). До певної міри ці ризики компенсувало потовщення емалі. І все-таки самозаточування коронки могло тривати тільки доки вистачало висоти її зовнішнього краю, точно так же, як у інших ховрахів, і взагалі у негіпсоподонтних ссавців, функціонування коронки триває, поки

<sup>1</sup> Серед тих 10 %, якими представлена стадія senex в Новгород-Сіверському все-таки відсутні щічні зуби з практично сплющеною поверхнею, які іноді можна бачити серед рецентного матеріалу.

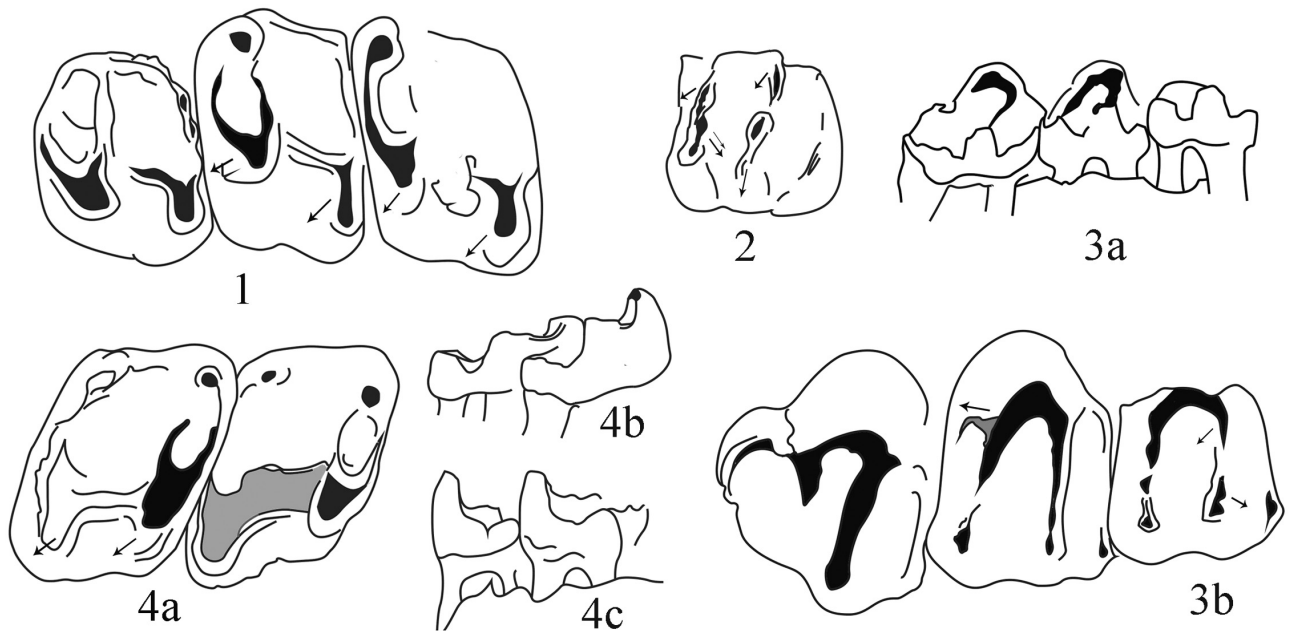


Рис. 3. Щічні зуби *S. severskensis* з Новгород-Сіверського: 1, 2, 4a, 3b – вид з оклюзивної поверхні (зовнішній край знизу); 3a, 4b – вид з зовнішнього боку, 4c – вид з внутрішнього боку. Орієнтація навскісних поверхонь зтирання показана стрілками

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 верхньощічних, 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 – метаконуля 2, параконуля і параконуля 2, але, оскільки вони знаходяться в центральній частині коронки, їх зношування не призводить ні до чого гіршого, ніж просто затуплення зуба.

#### ВИСНОВКИ

Утворення трофічної ніші *S. severskensis*  
відбулося шляхом поділу вихідної широ-

кої ніші з елементами всеїдності (як у *S. rugmaeus*). Останній після цього залишився при своїх широких інтересах і на своїх здавна освоєних південних, досить аридизованих територіях, а *S. severskensis* просунувся на північ, в краще обводнені степи. Рослинного, 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 треба з'їдати ще більше корму, нарощуючи як ефективність його обробки, так і тривалість годівлі<sup>2</sup>; а навантаження на коронку тим часом все ростуть. Таким високим вимогам до ефективності роботи, очевидно,

<sup>2</sup> Л.І. Рековець зазначає, що даний тафоценоз сформований в результаті мисливської діяльності нічних хижих птахів (пугача, білої сови, чий рештки і виявлені в складі фауни), і в зв'язку з цим постає питання, звідки в його складі береться ховрах, тварина з чисто денною активністю [6]? На його думку, ховрах все-таки був здобиччю пугачів, коли продовжував свою активність до сутінок. За цим виключенням, новгород-сіверська фауна являє яскраву картину біологічної вибірковості при формуванні погадочного тафоценозу: другий по порядку доміант серед гризунів – великий тушканчик, нічна тварина, той самий звір, який І. Г. Підоплічку [3] здавався особливо несумісним з суворим кліматом льодовиків'я (див. правило Аллена), і який навряд чи в той час був доміантом в екосистемах.

не могла б задовольнити зубна система сучасних крапчастих ховрахів, хоча і вони достатньо траводітні; 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 невібіркової елімінації тварини в тих суворих умовах була весь час високою, внаслідок чого сумна старість з повністю зношеними зубами *S. severskensis* не погрожувала.

1. Громов И.М., Бибиков Д.И., Калабухов Н.И., Мейер М.Н. Наземные беличьи (Marmotinae). – М.; Л., 1965. – 325 с. – (Фауна СССР. Т.3. Млекопитающие. Вып.2).
2. Пидопличко И.Г. Нахождение «смешанной» – тундровой и степной фауны в четвертичных отложениях Новгорода-Северского // Природа. – 1934. – № 5. – С. 80-82.
3. Пидопличко И.Г. О ледниковом периоде. Вып. 2. Биологические и географические особенности европейских представителей четвертичной фауны. – К.: Изд-во АН УССР, 1951. – 264 с.
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. Микротериофауна деснянско-поднепровского позднего палеолита. – Киев: Наук. думка, 1985. – 166 с.
7. Синицын А.А., Праслов Н.Д. Радиоуглеродная хронология Восточной Европы и Северной Азии. Проблемы и перспективы. – СПб., 1997. – 140 с.
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. – Vol. 60. – P. 555-564.
9. Schmidt-Kitler, N. Feeding specialisation in rodents // Senckenbergiana lethaea. – 2002. – Bd. 82 (1). – P. 141-152.

Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ  
E-mail: popovalv@mail.ru