

УДК 591.9.599 (477.72)

**МОРФОСИСТЕМАТИЧНІ ОСНОВИ ЕВОЛЮЦІЇ  
РОДУ *VILLANYIA* (ARVICOLIDAE, RODENTIA)****Л. Дема\*, Л. Рековець\*\***

\*Ніжинський педагогічний університет ім. М. Гоголя

вул. Кропив'янського, 2, м. Ніжин, Чернігівська обл., 16602, Україна

\*\*Національний науково-природничий музей

вул. Богдана Хмельницького, 15, м. Київ, 01630, Україна

Виконано детальне морфологічне вивчення ознак корінних зубів представників роду *Villanyia* з пліоценових відкладів Європи. На підставі цих даних виявлено морфологічні паралелізми, які мають регіональну приуроченість. Визначено шість самостійних і паралельних філетичних ліній розвитку роду *Villanyia*, які переважно відповідають підродовим таксонам (*Cseria*, *Villanyia*, *Borsodia*, *Kulundomys*, *Shamaromys*). Доведено, що лише одна з цих ліній (*Cseria prosekii*–*Villanyia hungaricus*–*Prolagurus*) була вихідною для формування сучасних представників триби *Lagurini*, зокрема роду *Lagurus*.

*Ключові слова:* Arvicolidae, *Villanyia*, пліоцен, емаль, Східна Європа, філетичні лінії, таксономія.

В еволюції Arvicolidae рід *Villanyia* посідає досить важливе місце з таких (на наш погляд) причин. По-перше, еволюційно рід є вихідною групою для формування сучасних представників триби *Lagurini* (роди *Lagurus* та *Eolagurus*). По-друге, у фауністичному розумінні рід займає домінуюче положення за таксономічним різноманіттям і кількісними характеристиками в фаунах другої половини пліоцену практично на всій території Палеарктики, чим, власне, і зумовлене його досить суттєве значення під час історико-фауністичного аналізу регіону досліджень, тобто з'ясування послідовності зміни фауністичних асоціацій у часі. По-третє, на відміну від інших груп Arvicolidae, представники роду *Villanyia* є досить показові в характеристиці еволюційно-морфологічних змін ознак і проведенні морфофункціонального аналізу, відповідно, і в разі вивчення адаптаціогенезів. По-четверте, у випадку палеозоогеографічного аналізу рід *Villanyia* є найбільш показовим, оскільки дає змогу простежити шляхи міграційних процесів на рівні окремих таксонів або їхніх груп, особливості сукцесій біоценозів та досконаліше вивчити історію формування ареалів видів – палеоареологію. По-п'яте, рід *Villanyia* є досить важливою стратиграфічною групою для визначення відносного геологічного віку відкладів, які вміщують рештки форм триби *Lagurini*. По-шосте, рід є індикаторною групою в палеоекологічних характеристиках і палеогеографічних реконструкціях.

З огляду на це цілком очевидно, що сьогодні група *Villanyia* є однією з найліпше вивчених груп серед Arvicolidae і водночас однією з найскладніших для вивчення, особливо в розділах таксономії, систематики і реконструкції родинних зв'язків. Тобто у міру вивчення групи коло невирішених проблем збільшується. Опубліковані останніми роками праці [2, 4, 11] хоча і доповнили суттєво знання про еволюцію групи, особливо в розділі таксономічної диференціації, все ж наразі недостатньо схарактеризували родинні стосунки в межах триби *Lagurini*. Така характеристика повинна ґрунтуватись на досить чітких уявленнях про можливі морфологічні перетворення (трансформації) у часі в алохронних популяціях представників роду. Ці завдання і стали основою нашого дослідження.

Одержані експериментальні дані дали фактологічні підстави для таксономічних і систематичних висновків, а також для реконструкції можливих філогенетичних стосунків у межах роду *Villanyia*.

Рід *Villanyia* філогенетично пов'язаний з представниками безцементних коренезубих полівок (нориць) – Arvicolidae групи *Promimomys–Polonomys*. Перехідною групою між ними прийнято вважати види підроду (роду ?) *Cseria*. Одночасно рід *Villanyia* є вихідним для формування наступних у часі й сучасних видів триби *Lagurini* (роди *Lagurodon*, *Prolagurus*, *Eolagurus*, *Lagurus* та ін.).

Систематика роду *Villanyia* сьогодні є темою дискусій [2, 3, 11]. На нашу думку і на відміну від думки деяких дослідників, рід *Villanyia* об'єктивно можна розділити на такі підроди: *Villanyia*, *Cseria*, *Borsodia*, *Kulundomys* і *Shamaromys*. У сумі вони охоплюють близько 40 видів, ревізія яких частково зроблена й опублікована [2]. Крім того, види цих підродів приурочені до певних регіонів Палеарктики. Наприклад, *Shamaromys* відомі для регіонів Монголії, Китаю і Забайкалля, *Kulundomys* і *Cseria* — Європи і Західного Сибіру, *Villanyia* і *Borsodia* представлені в пліоцені Європи.

У цьому випадку їхній розвиток виглядає як паралельні трансформації видів в окремих філетичних лініях. Для *Villanyia* виявлено шість ліній розвитку, в основі яких є представники підроду *Cseria*, які налічують до десяти видів. Доведено, що рід *Cseria* парафілетичний щодо інших підродів та існував у фаунах русцинія (Ruscianian, MN 15). У цих лініях паралельно відбувались морфологічні трансформації видів на різних стратиграфічних рівнях. У кінцевому підсумку це привело до паралельного формування і становлення в Європі видів підродів *Villanyia*, *Borsodia* та частково *Kulundomys* від різних видів підроду *Cseria*. З'ясовано, що *Shamaromys* є самостійним у розвитку для східних регіонів Палеарктики.

Такі трансформації форм ґрунтуються на зміні морфології корінних зубів і нижньої щелепи, а також на виявленні напрямів морфологічних змін ознак у часі. Такими головними ознаками є рівень розвитку коренів і траків (tractus), морфологічні рівні появи і зникнення марки та мімомісної (призматичної) складки, а також особливості будови ультраструктури емалі. На дослідженому матеріалі із місцезнаходжень пліоцену України вдалося простежити характер морфологічних змін головних ознак роду *Villanyia*.

Відомо, що особливості зміни структури емалі є в основі поділу видів на роди *Villanyia* і *Borsodia* [8]. Визначено, що, наприклад, у найпримітивнішого представника роду – *V. exilis* (самостійна гілка в еволюції) – емаль за ультраструктурою складається з добре розвинутого радіального шару, ламелярного шару переважно прогресивного типу і слабо розвинутого тангенціального шару примітивного типу [9]. Емаль диференційована за мімомісним типом. Ці шари емалі розвинуті з різним ступенем досконалості і характерні також для *Borsodia*, однак диференціація емалі у цього підроду, на думку багатьох дослідників, за типом *Microtus*. У підроду *Borsodia* емаль дещо різна в різних філетичних лініях.

Наприклад, у лінії *V. (Cseria) gracialis–V. (Borsodia) petenyii* зберігається досить помітна тенденція закріплення і морфологічного вдосконалення тангенціального й ламелярного шарів емалі. Такої структури емаль зберігається у *V. petenyii laguriformes* із відкладів нижнього біхарія (Biharium, Q 1). Інша філетична лінія підроду *Borsodia–V. (Cseria) gracilis–V. (Borsodia) hungaricus–Prolagurus–Lagurus* відрізняється редукцією в часі тангенціального шару емалі і закріплення в філогенезі найбільш еволюційно досконалого ламелярного шару [7, 11]. За цією ознакою, можливо, виправданим буде

поділ цього підроду на два підроди (з урахуванням інших ознак). Зазначимо, що радіальний шар емалі завжди є у всіх видів *Villanyia*, а зміни стосуються лише ламелярного і тангенціального шарів.

У філетичній лінії розвитку представників роду *Kulundomys*–*V. (Cseria) carnuntina*–*V. (Kulundomys) arankoides*–*Lagurodon* у часі зберігаються і структурно вдосконалюються всі три шари емалі – радіальний, тангенціальний і ламелярний (подібність з групою *V. petenyii*) [10]. Дещо інакша емаль у представників підроду *Shamaromys*. У лінії розвитку *V. (Cseria) antiquus*–*V. (Shamaromys) eleonora*–*V. (Shamaromys) laguriformes* вдосконалюється і закріплюється тангенціальний шар, а ламелярний шар у трансформівних видів має досить примітивну структуру [11].

Отже, окремим філетичним лініям *Villanyia*, які здебільшого відповідають підродовим таксонам, властиві різні типи структурної диференціації емалі.

Вивчення решток *Villanyia* із місцезнаходжень України засвідчило, що практично види мають або мімомісний тип емалі (емаль товстіша на задніх конідах зубів нижньої щелепи), або мікротусний незалежно від філетичних ліній. Тому для підродового і, тим більше, родового поділу видів *Villanyia* особливостей морфології однієї лише (!) емалі (як ознаки) – недостатньо. Необхідно враховувати зміни й інших ознак.

На фактологічних матеріалах доведено тенденції в змінах морфологічних ознак у часі стосовно окремих філетичних ліній. Власне виявлені тенденції змін стали головними критеріями в обґрунтуванні самостійності гілок розвитку в межах роду *Villanyia*. Наприклад, тенденція до редукції марки у часі привела до становлення *V. (Borsodia) petenyii* як самостійної філетичної лінії. Одночасна редукція марки і мімомісної складки формувала іншу філетичну лінію *Borsodia (Prolagurus–Lagurus)* і паралельно – лінію *Shamaromys*. Збереження в еволюції розтягнутої (широкої) мімомісної складки формувало лінію *Lagurodon* від групи “*arankoides–newtoni*”. Збереження примітивних ознак у морфології зубів та емалі привело до становлення лінії підроду *Villanyia* групи “*exilis*”.

Загальна тенденція в еволюції роду *Villanyia* була спрямована на втрату коренів і збільшення траків, а також збільшення довжини діагностичних корінних зубів і ускладнення їхньої жувальної поверхні переважно завдяки параконідному (антероконідному) відділу [5].

Усі ці трансформації супроводжувались корелятивними змінами інших ознак. Наприклад, втрата коренезубості і поява висококоронковості корелює з прогресуючими траками, збільшення розміру зуба M/1 і збільшення значення індексу A/L тісно взаємопов'язане з ускладненням його жувальної поверхні, диференціація й інверсія емалі корелює з ускладненням ультраструктури емалі. Ускладнення ультраструктури відбувається як завдяки утворенню в часі додаткових (ламелярного і тангенціального) шарів емалі, так і внаслідок одночасового ускладнення складових структурних компонентів (тобто шарів) емалі, адже емаль є примітивна і прогресивна, що залежить від геологічного віку й таксона [9].

Зміна положення заднього кореня M/2 щодо різця також тісно пов'язана з розвитком гіпсодонтії зубів. Збільшення в еволюції довжини M/3 сумірно зі ступенем ускладнення його жувальної поверхні. Такі корелятивні зміни ознак і паралелізми в окремих філетичних лініях форм роду *Villanyia* відповідають загальній тенденції в еволюції Arvicolidae в цілому, спрямованої на вдосконалення структури жувального апарату, що в кінцевому підсумку пов'язане з процесом загальної аридизації клімату в передплейстоценовий час (від двох до одного мільйона років) [6].

Морфологічні паралелізми в близькородинних групах *Villanyia* (і Arvicolidae в цілому) підлягають дії закону гомологічних рядів спадкової мінливості [1]. На цій підставі для *Villanyia* території Палеарктики вдалося визначити мінімум шість самостійних і паралельних ліній трансформації в становленні вимерлих та сучасних видів триби Lagurini. Такий паралелізм має чітко виявлену регіональність, що дає змогу диференціювати види Європи, Західного Сибіру, Забайкалля і Китаю. Тобто схожі й паралельні зміни морфоструктур зубів простежуються в регіонально віддалених таксонах роду *Villanyia*, у тім числі предкових формах (*Cseria*), перехідних формах (підроду роду *Villanyia*), і таксонах – нащадках (роди *Prolagurus*, *Lagurodon*, *Lagurus*).

На підставі детального аналізу напрямів зміни морфологічних ознак у часі у видів роду *Villanyia* виявлено п'ять головних філетичних ліній розвитку, які переважно відповідають під родам і є вимерлими в еволюції, тобто вони не були вихідними для наступних форм. Це такі лінії: *V. (Cseria) gracilis–V. petenyii* (підрид *Borsodia*); *V. (Cseria) carnuntina–V. opsia* і *V. exilis* (підрид *Villanyia*); *V. (Cseria) antiquus–V. arankoides* (підрид *Kulundomys*); *V. (Cseria) antiquus–V. laguriformes* (підрид *Shamaromys*). Самостійну лінію формують представники підроду *Cseria*. Підрид *Kulundomys* був предковим для представників вимерлого роду *Lagurodon*. Доведено, що тільки одна лінія розвитку *V. (Cseria) proseki–V. hungaricus* (підрид *Borsodia*) була вихідною для формування родів *Prolagurus* (*P. ternopolitanus–P. pannonicus*) і *Lagurus* (*L. transiens* і *L. lagurus*).

Цілком самостійними і поки що не остаточно обґрунтованими палеонтологічно є лінії розвитку груп *Kalymnomys* і *Eolagurus* [10, 12].

Отже, завдяки вивченню морфології решток видів триби Lagurini із місцезнаходжень пізнього пліоцену Східної Європи виявлено таке: *Cseria* необхідно розглядати в складі роду *Villanyia* як самостійний підрид – вихідний для інших підродів роду *Villanyia*; розвиток видів роду *Villanyia* був паралельним у морфологічних перетвореннях, що відобразилось у шести самостійних філетичних лініях; майже кожна з цих ліній відповідає самостійним під родам: *Cseria*, *Borsodia*, *Villanyia*, *Kulundomys*, *Shamaromys*; у лініях розвитку простежено паралельні зміни морфології ознак корінних зубів, спрямовані на втрату коренів, редукцію марки і мімомісної складки, ускладнення структури емалі; достовірно підтверджено, що лише одна філетична лінія *V. (Cseria) proseki–V. (Borsodia) hungaricus–Prolagurus–Lagurus* була вихідною для формування сучасних видів роду *Lagurus*. Інші лінії – вимерлі в еволюції групи. Філогенетичні корені родів *Kalymnomys* та *Eolagurus* поки що достовірно не визначені.

1. Рековець Л. И. Основные направления морфологических преобразований коренных зубов полевок (Arvicolinae, Rodentia) во времени // Млекопитающие Украины. Киев: Наук. думка, 1993. С. 3–14.
2. Рековець Л. И., Дема Л. П. Надвидовые систематические категории рода *Villanyia* Kretzoi, 1956 (Rodentia, Mammalia) // Вісн. Нац. наук.-природн. музею. К., 2001. С. 106–112.
3. Скорик А. Ф. Корнезубые бесцементные полевки рода *Villanyia* позднеплиоценовых отложений юга УССР // Природная обстановка и фауны прошлого. 1972. Вып. 6. С. 35–50.
4. Тесаков А. С. Биостратиграфия среднего плиоцена – эоплейстоцена юга Восточной Европы (по мелким млекопитающим): Автореф. дисс. ... канд. геол.-мин. наук. М., 2002. 22 с.

5. *Топачевский В. А., Скорик А. Ф.* Грызуны раннетаманской фауны тилигульского разреза. К.: Наук. думка, 1977. 164 с.
6. *Топачевский В. А., Скорик А. Ф., Рековець Л. И.* Грызуны верхнеэоценовых и раннеантропоценовых отложений Хаджибейского лимана. К.: Наук. думка, 1987. 207 с.
7. *Ellwanger D. M., Fejfar O., Koenigswald W. von.* Die biostratigraphische Aussage der Arvicoliden-fauna vom Uhlenberg bei Dinkelscherben und ihre morpho- und lithostratigraphischen Konsequenzen // *Munchner Geowiss. Abh. (A)*. 1994. Vol. 26. S. 173-191.
8. *Janossy D., Vfn Der Meulen.* On *Mimomys* (Rodentia) from Ozstramos 3 North Hungary // *Proceedings of the koenikl.-Nederl. Akad. Van Wetensch. Ser. B*. 1975. Vol. 78. N 5. P. 380-391.
9. *Koenigswald W. von.* Schmelzstrukture und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia) // *Abh. Senckend. Naturforsch. Ges.* 1980. Bd. 539. 129 p.
10. *Koenigswald W. von, Fejfar O., Tchernov E.* Revision einigen alt- und mittelpleistozaner Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem ostlichen Mittelmeergebiet (Ubeidiya, Jerusalem und Kalymnos – Xi) // *N. Jb. Geol. Palaont.* 1992. Abh. 184. Vol. 1. S. 1-23.
11. *Koenigswald W. von, Tesakov A.* The evolution of the schmelzmuster in Lagurini (Arvicolinae, Rodentia) // *Palaeontographica*. 1997. Abt. B. Vol. 245. P. 45-61.
12. *Rekovets L., Nadachowski A.* Pleistocene Voles (Arvicolidae) of the Ukraine // *Paleontologia i Evolucio*. 1995. Num. 28-29. P. 145-245.

#### **MORPHOSYSTEMATICAL FUNDAMENTALS OF EVOLUTION IN THE GENUS *VILLANYIA* (ARVICOLIDAE, RODENTIA)**

**L. Dema\*, L. Rekovets\*\***

\*Nizhyn Pedagogical University

*Kropyvjanski Str., 2, Nizhyn, Chernigiv province, 16602, Ukraine*

\*\*National Museum of Natural History

*Bohdan Khmelnitsky Str., 15, Kyiv, 01630, Ukraine*

The detailed study of attributes of molars in the representatives of a genus *Villanyia* from pliocene deposit of Europe is carried out. Based on these data, the morpho-logical parallelisms are revealed which have regional peculiarities. Six independent and parallel phyletic lines of development of the genus *Villanyia*, which as a whole correspond to subgeneric taxa (*Cseria*, *Villanyia*, *Borsodia*, *Kulundomys*, *Shamaromys*), are established. It is proved, that only one of these lines (*Cseria proseki* – *Villanyia hungaricus* – *Prolagurus*) was target for formation of the modern representatives of the tribe Lagurini, in particular it was genus *Lagurus*.

*Key words:* Arvicolidae, *Villanyia*, pliocene, enamel of teeth, Eastern Europe, phyletic lineages, taxonomy.

Стаття надійшла до редколегії 23.08.2004

Прийнята до друку 08.09.2004