

Екологічний і географічний критерії виду у четвертинних ссавців, на прикладі ховрахів підроду *Colobotis* (Sciuridae, Rodentia)

Лілія В. Попова¹, Леонід І. Рековець^{2,3}

¹Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена (Київ)
e-mail: liliapopovalilia@gmail.com; orcid: 0000-0001-5008-8715

²Природничий університет (Вроцлав)

³Національний науково-природничий музей НАН України (Київ)
e-mail: leonid.rekovets@upwr.edu.pl; orcid: 0000-0001-9934-7095

POPOVA, L., REKOVETS, L. Ecological and geographical criteria of species in Quaternary mammals on the example of ground squirrels of the subgenus *Colobotis* (Sciuridae, Rodentia). — Pleistocene small mammals demonstrate two main types of response to climatic changes: elastic (significant changes of species ranges) and resistant (stable ranges). Extinct ground squirrels of the subgenus *Colobotis* belonged to climate-resistant species and formed morphologically distinct subspecies. The dispersal of the Middle Pleistocene *Spermophilus* (*Colobotis*) *superciliosus* both on the left and right bank of the Dnipro corresponds to the absence of any isolating effect of the river under conditions of tectonic stability. In the Late Pleistocene, under the dominance of tectonic uplift and increasing isolating role of rivers, several subspecies were formed: *S. superciliosus palaedensensis* and *S. superciliosus fulvoides* on the left bank and another form on the right bank that was morphologically similar to *S. major*. The *major*-like form disappeared in the Holocene being replaced by *S. s. fulvoides*, which came from the Left-Bank Dnipro area.

Вступ

Географічний і екологічний критерії виду, як відображення біологічної природи об'єкту, є невід'ємними аспектами біологічного (популяційного) виду. Якщо екологічні чинники, що впливають на видовий ареал, можуть бути спрямовані різноманітним чином, то у сукупності біологічних чинників (ріст популяцій, внутрішньовидова та міжвидова конкуренція, в тому числі і за місця для заселення, можливостей для підтримання генетичної різноманітності та інше) завжди зберігається істотна доцентрова складова. В результаті вид, що розселюється, постає як такий, що прирощує свій неперервний ареал. Ізолят же завжди історично вторинний.

Особливої важливості критерій історично неперервного ареалу набувають для розуміння об'єму видів у випадку, коли біологічну природу об'єкту порівняно легко випустити із уваги; зокрема у випадку дослідження викопних решток. В цьому випадку, якщо єдиний ареал був в принципі неможливий, то попри всю морфологічну схожість, ізолят представляє собою інший вид.

Природно, вимоги до того, що вважати за ізолят, різняться залежно від екології та біології конкретного виду; більше того, вони, як буде показано нижче, залежать і від інтенсивності динаміки ландшафтно-кліматичних умов (чим більш інтенсивна ця динаміка, тим важче довести, що конкретна периферична популяція дійсно становила ізолят). Тому тут ми розглядаємо екологічний і географічний критерії виду разом.

Мета даної роботи — зіставити вибірки морфологічно подібних до *Sperthophilus major* ховрахів з території України з типовими *S. major* та *S. superciliosus* і оцінити вірогідність існування плейстоценових чи голоценових *S. major* на території України в світлі географічного і екологічного критеріїв; запропонувати палеобіогеографічний сценарій формування часо-просторової структури морфологічного різноманіття у крупних ховрахів підроду *Colobotis* із плейстоцену і голоцену України.

Особливості впливу географічних ізолюючих факторів на плейстоценових ссавців

Плейстоценові види-мігранти

Відомо, що географічний критерій до видів плейстоценової фауни слід застосовувати з обережністю, через виразну динаміку видових ареалів у відповідь на кліматичні зміни. І чим більш поглиблюються наші уявлення про історію четвертинної фауни, тим мобільнішими, в географічному сенсі, постають види (Vasa *et al.* 2017). Так, територія Гірського Криму традиційно вважається рефугіумом лісових видів протягом гляціалів плейстоцену, зокрема оленя благородного. Але нещодавно палеогенетичні дослідження показали, що викопні рештки *Cervus elaphus* із Криму належать трьом незалежним послідовним у часі лініям, причому дві з них походять із Китаю. Кожна з цих ліній існувала протягом певного кліматичного оптимуму, а потім вимирила (Doan *et al.* 2018). Тобто, у багатьох видів в умовах потужних екологічних змін плейстоцену звичні сталі ареали практично не існують.

Види-опортуністи

З іншого боку, численні приклади екологічного оппортунізму, що проявляється в першу чергу в порівняно високій кількості надзвичайно обширних видових ареалів. Це явище характерне і для дрібної плейстоценової теріофауни, для якої підтримання єдності геному на площі приблизно в третину Європі, здавалося б, становить неабиякий виклик. Надзвичайно великі видові ареали спостерігаються не тільки у вимерлих полівок, таких як *Allophaiomys pliocenicus* чи *Microtus nivaloides* (ці види в кінцевому рахунку можуть виявитися комплексом видів чи напіввидів), але і у плейстоценових представників рецентних видів, щодо об'єму яких немає ніяких сумнівів. Так, присутність сіноставця *Ochotona pusilla* на території Польщі на межі пліоцену і плейстоцену (Fostowicz-Frelik & Frelik 2010) свідчить, що ця морфологічно

добре відособлена моновидова група вже тоді займала більшу частину свого півноплейстоценового ареалу (від Британії до Прибайкалля).

Іншу яскраву ілюстрацію становить полівка вузькочерепна. Її плейстоценовий ареал вважався ще ширшим (практично вся Європа за виключенням півдня, та Сибір), поки недавні палеогенетичні дослідження не показали наявність серед вузькочерепних полівок пізнього плейстоцену двох близькоспоріднених видів — *Microtus anglicus* і власне *M. gregalis* (Vasa *et al.* 2019). Але це саме і означає, що раз проникнувши на територію Західної Європи — а східні корені *Lasiopodomys* безсумнівні (Petrova *et al.* 2015, Vasa *et al.* 2019) — полівки вузькочерепні стійко існували там навіть протягом інтергліacialів плейстоцену, а зовсім не заселявали цю територію повторно.

При цьому навіть у видів, чії ареали зазнавали значних змін під кліматичним впливом, реалізована екологічна ніша, здається, характеризувалася значною розпливчастістю. Наприклад, і *Rangifer tarandus* та *Cervus elaphus* з екосистем мамонтового степу, за даними аналізу мікрозносу та мезозносу зубів, на фоні цілком очікуваних значних регіональних відмін, виявилися ближче до коня, ніж до рецентних представників тих же видів (Rivals *et al.* 2010).

От зокрема через такі речі плейстоценові угруповання і зветься безаналоговими. Створюється враження, що для деяких видів географічний критерій в своєму звичайному розумінні зовсім не працює, а для інших — практично не працює екологічний критерій.

Застосування географічного та екологічного критеріїв виду у четвертинних ховрахів

Тим не менш, ці критерії доводиться застосовувати. Наприклад, ранньоплейстоценові ховрахи із свердловини Zuurland та кар'єру Maasvlakte визначені як *Spermophilus primigenius* (Reumer & van den Hoek Ostende 2003); причому автори зазначають, що за ізольованими молярами (якими представлені вивчені рештки), вони не бачать для свого матеріалу переконливої різниці не тільки з *S. primigenius*, але також і із рецентними *Spermophilus undulatus* (на той час самостійність роду *Urocitellus* ще не була доведена). Однак, присутність в місцезнаходженнях Zuurland та Maasvlakte виду *S. undulatus* маловірогідна: вони відділені від сучасного ареалу *S. undulatus* (Казахстан, Забайкалля, Північна Монголія, Далекий Схід) величезним, не заповненим іншим знахідками розривом (Reumer & van den Hoek Ostende 2003). Для моделі клаптикової ковдри (Порова *et al.* 2019, див. нижче) використано той самий підхід. У випадку перших, найбільш архаїчних європейських ховрахів (колишніх представників підроду *Urocitellus*) цей підхід виправдався, оскільки за краніологічними ознаками ці ховрахи дійсно *Spermophilus*, а не *Urocitellus* (Sinitsa *et al.* 2019).

Аналогічна ситуація, тільки більш драматична, склалася навкруги великих ховрахів підроду *Colobotis*. Рештки *Spermophilus (Colobotis) major* періодично діагностуються в фаунах європейського плейстоцену, при чому існує великий географічний і хронологічний розрив, що відділяє ці знахідки від сучасного

ареалу виду і від того моменту геологічного часу (голоцен), з якого *S. major* безсумнівно присутній в фаунах Східної Європи (Громов *et al.* 1965; Агаджанян 2006; Chemagina *et al.* 2021). І, головне, ці плейстоценові *major*-подібні форми (якщо вони були) мали б бути симпатричні з іншим близькоспорідненим (предковим) видом *S. (Colobotis) superciliosus*.

Пустельно-стенові ховрахи *Colobotis*

Ховрахи групи *Colobotis* протягом середнього-пізнього плейстоцену представлені в Європі єдиним широко розповсюдженим видом *S. (Colobotis) superciliosus* Каур. Цей вид представляє собою найкраще втілення того, що можна назвати «проблема виду в безаналогових угрупованнях». Гігантський ареал, дуже неоднорідний за палеоекологічними умовами (від Британії до Зауралля і від Білорусі до Криму). Неможливість визначитись навіть із найбільш базовими екологічними перевагами *S. superciliosus*.

Наприклад, є достатні підстави вважати вид добре адаптованим до перигляціальних умов. Так, Black & Kowalski (1974) звернули увагу, що у випадку співіснування *S. superciliosus* з одним із дрібніших видів (тобто, представників номінативного підроду — *S. citelloides*, *S. suslicus*) дрібний вид кількісно домінує під час теплих етапів, тоді як частка *S. superciliosus* збільшується з похолоданням; і врешті на крайній північній периферії адаптивної зони ховрахів тільки *S. superciliosus* і залишається. З іншого боку, вид чудово почувався в плейстоцені Криму; не вимер там і в голоцені (Громов *et al.* 1965). Більше того, на території України зберігався ще в історичний час, при чому — в лісостеповій зоні (Ророва 2016b).

В межах такого великого, неоднорідного за екологічними умовами і розділеного географічними бар'єрами ареалу, цілком очікувано, спостерігалася географічна структурованість і були описані підвиди (Громов *et al.*, 1965; Рековец 1979). Це «хороші» підвиди — вони підтверджуються при використанні різного комплексу методів (Ророва 2016b), а діагностичні відміни між ними належать до ознак високої таксономічної ваги, наприклад, *S. s. palaedensensis* відрізняється від інших підвидів будовою лобно-носового шва (Рековец 1979; і див. про значущість лобно-носового шва для діагностики ховрахів, наприклад, Загороднюк (2019), Sinitsa *et al.* (2021). З іншого боку, ні у кого із дослідників не виникає сумнівів, що морфологічно відособлені форми *S. superciliosus* — саме підвиди, а не види.

За такої високої своєрідності не дивно, що урозуміння об'єму і контексту виду *S. superciliosus* далось нелегко. Після опису Каупом в 1839 р. вид був надовго забутий, а крупних викопних ховрахів з плейстоцену Європи визначали як *S. erythrognis* або *S. rufescens* (огляд див.: Громов *et al.* 1965). Перші викопні знахідки крупних ховрахів з території України також були визначені Підоплічком як *S. rufescens* (синонім *S. major*). Коли пізніше було встановлено конспецифічність крупних ховрахів лівобережжя Дніпра з описаним з пізнього плейстоцену Німеччини *S. superciliosus* Каур, можлива присутність ви-

копних (голоценових) *S. major* на території України, з посиланням на роботи Підоплічка, все ще не виключалася (Громов *et al.* 1965).

Проблема присутності *S. major* в плейстоцені цілком вирішувана морфологічними методами, оскільки види підроду *Colobotis* досить упевнено діагностуються на викопному матеріалі (череп, зуби). Навіть *S. major* і *S. fulvus*, генетично дуже близькі (час дивергенції, орієнтовно, голоценовий) досить легко визначаються за морфологічними ознаками. Це ж стосується і предкового для *S. major* і *S. fulvus* вимерлого *S. superciliosus*. Громов *et al.* (1965) визначають *S. superciliosus* як вид, за розмірними показниками подібний до *S. major*, а за будовою зубної системи — до *S. fulvus* (звичайно, з деякими відмінностями — частіше спостерігаються архаїчні ознаки, краще розвинутий гіпоконід р4). Паттерни бунодонтності у видів *Colobotis* також відрізняються: *S. superciliosus*, цілком очікувано, об'єднує в собі паттерни, властиві обома видам-нащадкам (Ророва 2016b) і див. рис. 4.

На фоні безсумнівного домінування *S. superciliosus*, рештки, визначені як *S. major*, указують з ряду місцезнаходжень плейстоцену Європи (Громов *et al.* 1965, та ін.). Щодо деяких з них наголошено необхідність подальшої ревізії, наприклад, щодо місцезнаходження крупних ховрахів в Угорщині (Sebe *et al.* 2021) та знахідок з Білорусі (Мотузко 1985). В кожному конкретному випадку це питання має вирішуватись шляхом перевивчення відповідних викопних решток і їх стратиграфічної та палеогеографічної приуроченості. Викладений нижче аналіз часо-просторового розповсюдження плейстоценових ховрахів підроду *Colobotis* на території України показує, що за такими *major*-подібними знахідками можуть стояти не тільки помилкові визначення.

Матеріал

Матеріал представлений викопними середньоплейстоценовими, пізньоплейстоценовими і голоценовими рештками крупних ховрахів, а саме:

- *Spermophilus superciliosus palaeodesnensis*: Новгород-Сіверський (n = 19, ізольовані зуби),
- *Spermophilus superciliosus fulvoides*: Костянець (череп з Р4-М3 і нижня щелепа з повним зубним рядом від різних особин), Єрки (нижня щелепа з m1-m3), Бородаївка (нижня щелепа з р4, m2-m3), Кара-Коба, пізньопалеолітичні шари (n = 16, із них по одній нижній і верхній щелепі з повним зубним рядом; весь інший матеріал представлений фрагментами верхніх і нижніх щелеп з неповним зубним рядом та ізольованими молярами). Кара-Коба, мезолітичний шар (n = 2).
- Ранні *S. superciliosus*, датовані середнім та початком пізнього плейстоцену: Халеп'я (n = 12), Ржищів (n = 2), Пивиха (n = 2), Матвіївка (n = 2), Маланчин Потік (n = 1), Єриствський кар'єр (n = 2). Представлені тільки ізольованими зубами, крім Єриствського кар'єру, де знайдена також нижня щелепа з повним зубним рядом. Вірогідно, всі рештки цього часового відрізка належать до підвиду *S. superciliosus birulai* Gromov (1965), але через нечисленність і фрагментарність решток цих вибірок, повної упевненості в їх підвидовій приналежності немає.

• *Spermophilus superciliosus* (cf. *major*), морфологічно подібні до *S. major*: Межиріч (n=14, серед них один верхній зубний ряд) та Анетівка-2 (n=5).

Кількість спостережень стану дискретних ознак, на основі яких обчислювалися паттерни бунодонтності, наведена на рис. 4.

Інформацію щодо стратиграфічної приуроченості, тафonomії та фауни більшості досліджених вибором зібрано в роботі Ророва (2016b). Багатошарова археологічна пам'ятка Кара-Коба описана у Колосова (1960), Межиріч — у Рековця з кол. (Rekovets *et al.* 2004), Анетівка-2 — у Рековця й Старкіна (1990), Маланчин Потік — у Попової з кол. (2018), Пивиха — в праці Попової з кол. (Ророва *et al.* 2018).

Геологічна будова розрізу Ржищів описана у Матошка (Matoshko 1999), а мікротеріологічний матеріал звідти зібраний авторами в 300 м південніше відслонення Rzhyshiv-1 із нижньої частини двочленної товщі додніпровського алювію, що залягає під лімногляціальними відкладами, описаними Матошко (1999) і на відкладах київського регіоарусу палеогену.

Рештки *Spermophilus superciliosus* з місцезнаходжень Костянець, Халеп'я, Ржищів, Пивиха, Маланчин Потік, Сристівський кар'єр зберігаються в відділі еволюційної морфології Інституту зоології НАНУ. Інші матеріали зберігаються в відділі палеонтології ННПМ НАН України.

Методи і вихідні положення

Для діагностики викопного матеріалу використовувався комплекс ознак, описаний раніше (Ророва 2016a), а саме, паттерни бунодонтності (рис. 1) в поєднанні з якісними і кількісними ознаками зубної системи ховрахів, використаними при описі українських підвидів *S. superciliosus* (Громов *et al.* 1965; Рековец 1979). Слід наголосити, що паттерни бунодонтності мають діагностичну вагу як комплекси скорельованих ознак.

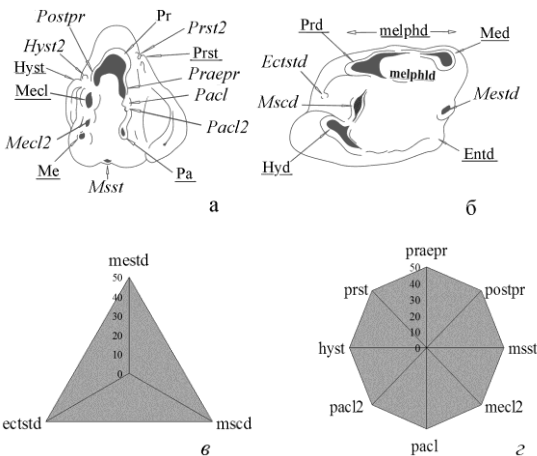


Рис. 1. Ознаки оклюзивної поверхні верхніх (а) та нижніх (б) щічних зубів ховрахів, використані в роботі (за Ророва 2016a) і паттерни бунодонтності нижніх (в) та верхніх (г) молярів уявної вибірки ховрахів, у якій всі досліджені ознаки зустрічаються в добре розвинутому стані в 50 % випадків.

Основні ознаки (постійно присутні горбки) підкреслено, додаткові ознаки (використані для обчислення частот трапляння (паттернів бунодонтності) подано курсивом.

В даному випадку, оскільки матеріал представлений більш чи менш розрізненими рештками і не дозволяє дослідити повний комплекс ознак у особини, паттерни бунодонтності представлені як набір частот трапляння дискретних ознак для кожного типу премоляру чи моляру, що вивчався (р4, m1-2, m3, P4, M1-2). Але більшу діагностичну вагу мають співвідношення між частотами трапляння ознак, а не конкретні частоти трапляння, які, зокрема, виявляють значну внутрішньовидову мінливість в часі. При цьому характерна форма (паттерн) на пелюстковій діаграмі залишається досить стійкою.

Палеобіогеографічний сценарій для пояснення часо-просторової структури морфологічного різноманіття у крупних ховрахів підроду *Colobotis* із плейстоцену і голоцену України запропоновано на основі моделі клаптикової ковдри (Pорова *et al.* 2019), сутність якої викладено нижче.

Модель «клаптикової ковдри»

Особливості ховрахів як життєвої форми зумовлюють заборону сталої в часі симпатрії між близькими видами і істотно обмежують можливості подолання географічних бар'єрів.

В результаті просторова структура всередині адаптивної зони ховрахів (взаєморозташування видових ареалів) схожа на клаптикову ковдру з нерівноцінними субмеридіональними і субпаралельними межами. Субпаралельні межі є кліматично контрольованими і представляють собою або межу існування з сусіднім видом, краще адаптованим до відповідних кліматичних умов, або просто межу адаптивної зони ховрахів (наприклад, південну межу лісової зони). Субмеридіональні межі ареалів зумовлені географічними бар'єрами, неподоланими для ховрахів (гірські хребти, великі ріки, тощо). Вони незалежні від клімату (Pорова *et al.* 2019).

Роль великих рік у формуванні видових ареалів ховрахів залежить від тектонічного режиму території і може переключатися від ізолюючої — за типом сучасного Дніпра (Pорова *et al.* 2019) до, так би мовити, стимулюючої (ізоляція в екологічному масштабі часу, яка підвищує генетичну різноманітність в ареалі виду, але не веде до утворення нового таксону) — за типом сучасного Дунаю (Ćosić *et al.* 2013; Sebe *et al.* 2021).

У випадку Палео-Дніпра, в ранньому і середньому плейстоцені, в зв'язку з тектонічною стабільністю території, неодноразові геологічно миттєві зміни русла (авульсії) підтримували генетичну єдність розділених Палео-Дніпром популяцій. В кінці середнього плейстоцену, під час або після максимального (дніпровського) зледеніння, відбулася зміна тектонічного режиму, і в подальшому переважаючи висхідні рухи забезпечили жорстко ізолюючий вплив Дніпра. Єдине відоме виключення (рис. 2) представляє собою виникнення нині вимерлого ізоляту малого ховраха на Правобережжі (Рековець 1979; Pорова *et al.* 2019) в результаті зрізання Дніпром петлі, що нині зайнята заплавами рр. Ірдинь, Ірдинка, Тясмин. Відбулася ця подія, очевидно, наприкінці пізнього плейстоцену, в після-бузький час (Pорова *et al.* 2019).

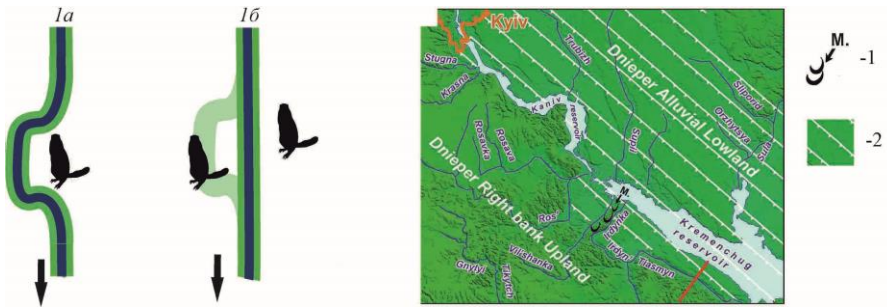


Рис. 2. Авульсія (1) — миттєва, в геологічному масштабі часу, зміна русла ріки, в даному випадку (2), Дніпра, яка відрізає частину території, в даному випадку, правобережжя, з усією наявною на цій території фауною і флорою, внаслідок чого дана територія приєднується до протилежного берега. Відрізняється від зрізання меандру тим, що з одного берега на інший передислокується не частина заплави, а частина корінного берега. Якщо зрізання меандрів стосується в першу чергу фауни заплави, то авульсія — набагато більш потужний механізм фауністичних обмінів; і зустрічається рідше. Для ховрахів же авульсія як механізм розселення винятково важлива, оскільки вони уникають поселятися в затоплюваних місцях і взагалі пониженнях рельєфу (Громов *et al.* 1965) — отже зрізання меандрів на їх розселення не впливає; зимосплячі, отже не можуть долати водні перепони взимку по льоду; здатність до плавання у більшості видів дуже низька, а схильність до подолання великих рік власним ходом — практично нульова. На рис. 1.2: 1 — гляціодислокації т. з. Мошноїрського гребеня; 2 — території з типом рельєфу і геологічного розрізу, характерними для Лівобережжя Дніпра (Porova *et al.* 2019).

Ще слід зазначити, що заборона тривалої в часі симпатрії є вимогою всередині кожного з підвидів (*Colobotis* та *Spermophilus*); тоді як симпатрія між *Colobotis* та *Spermophilus*, навпаки, широко відома і була можлива, очевидно, внаслідок істотної різниці в розмірах у представників цих видів, чим послаблюється міжвидова конкуренція (правило Хатчінсона).

Результати

Ховрахи з місцезнаходжень Межиріч і Анетівка дійсно відрізняються від більшості викопних представників підроду *Colobotis*, відомих з території України, і натомість зближуються з *S. major* за укороченими передніми і задніми елементами зубного ряду, особливо ж р4 та Р3 і М3 (рис. 3).

З іншого боку, Р4 зовсім не укорочений, паттерни бунодонтності (рис. 4) демонструють значну частину особливостей *S. superciliosus* (високу частоту мезостилів і метастилідів, препротокон М1-2 зустрічається набагато частіше, ніж постпротокон, часто розвинуті параконулі). Риси подібності з *S. major* полягають в відсутності ектостилідів m1-2 та протостилів верхньощічних зубів. Однак спостережені відміни не виходять за межі мінливості, характерні для різних підвидів *S. superciliosus* (Porova 2016b), а головне, в цілому ці відміни не створюють паттерн бунодонтності *S. major* (для переконливої подібності з *S. major* решткам з Анетівки і Межиріччя не вистачає постпротоконів М1-2, а частота препротоконів, навпаки, висока; надто висока частота всіх

мезостилів — рис. 4). Це дає підстави тут і далі називати крупних ховрахів з Меджибожу та Анетівки 2 *S. superciliosus* cf. *major*.

Як середньоплейстоценові *S. superciliosus* (гадано, *S. superciliosus birulai*), так і рештки *S. superciliosus fulvoides* знайдені і на лівому і на правому березі Дніпра, тоді як *S. superciliosus* cf. *major* — тільки на Правобережжі (рис. 5). На Правобережжі *S. superciliosus* cf. *major* та *S. superciliosus fulvoides* послідовно змінювали один одного в часі. Варто уваги також те, що вимерлі представники підроду *Colobotis* явно уникають найбільш посушливої частини зони сухих степів Приазов'я і Причорномор'я.

Обговорення

Сценарій становлення часо-просторової структури морфологічного різноманіття у крупних ховрахів підроду *Colobotis*, що впливає з рис. 5, добре вкладається в обмеження, задані палеогеографічними подіями на території України протягом плейстоцену і голоцену.

Поява *S. (C.) superciliosus* в Придніпров'ї відноситься до другої половини середнього плейстоцену (завадівський час), причому відомі знахідки і на Лівобережжі (Матвіївка, Пивиха) і на Правобережжі (Ржищів).

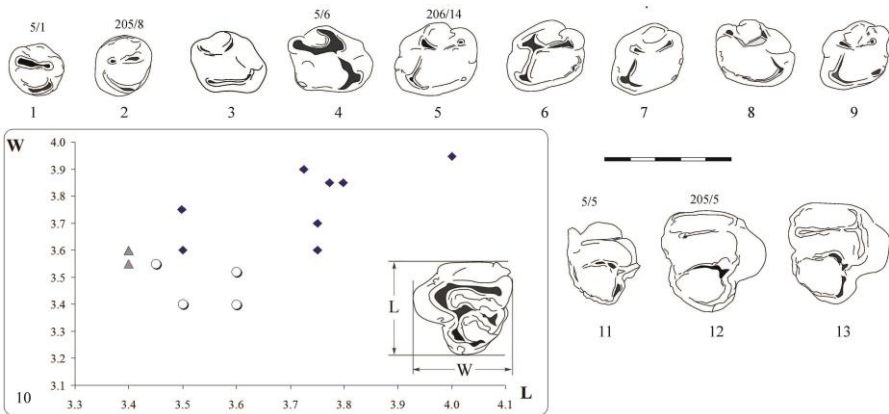


Рис. 3. Найбільш виразні риси схожості крупних ховрахів Межирича і Анетівки з *S. major*, в порівнянні з іншими викопними *S. superciliosus* з території України — укорочені р4 з розвинутим гіпоконідом, також укорочені р3 та М3.

1 — р3, Анетівка; 2 — р3, Кара-Коба, 3 — р4, Межирич, 4 — р4, Анетівка; 5–9 — р4, Кара-Коба, Костянець, Сриствський, Матвіївка, Пивиха, 10 — *major*-подібні ховрахи з Межирича (сірі трикутники) у порівнянні з іншими дослідженими *S. superciliosus* (темні ромби) і рецентними *S. major* (білі кола), за співвідношенням довжини (L) і ширини (W) М3; 11–12 — порівняння *major*-подібного М3 з Анетівки (11) з типовою морфологією цього зуба в вибірці Кара-Коби (12) та Костянця (13) (винести на графік (3.10) цей М3 з Анетівки неможливо, оскільки це уламок, але при безпосередньому порівнянні видно, що він також помітно вкорочений). Лінійка дорівнює 5 мм. Номери над зображеннями зубів — це номери за каталогом ННПМ.

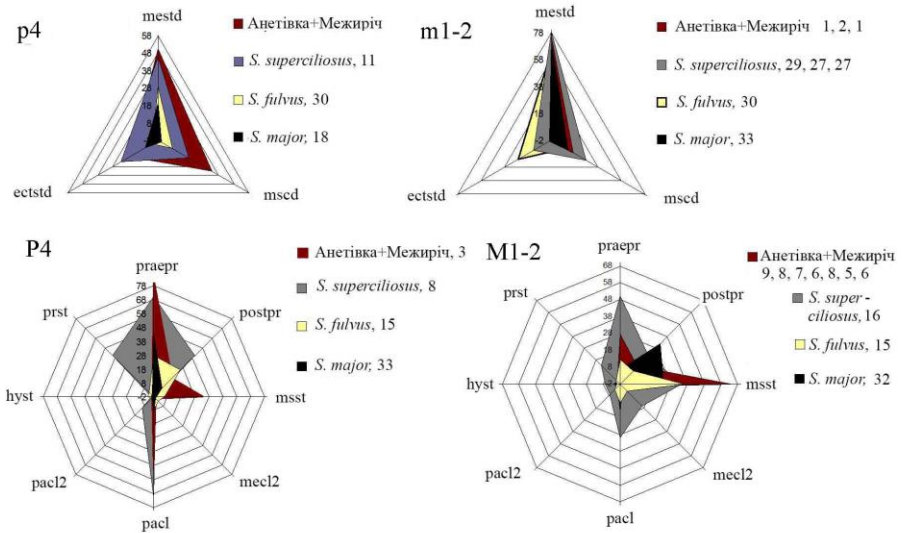


Рис. 4. Патерни бунодонтності. Цифри після назв вибірок в легендах — кількість спостережень дискретних ознак (наприклад, було тільки 3 спостереження ознак p4 в вибірці Анетівка + Межиріч, оскільки там наявні тільки 3 нижні преомолари). Якщо викопний матеріал пошкоджений, то кількість спостережень дискретних ознак в вибірковому патерні може відрізнитись (наприклад, для M1-2 з вибірки Анетівка + Межиріч, дослідити присутність/відсутність ознаки можна було для 9 препротоконів, 8 постпротоконів, 7 мезостилів, 6 метакокулів-2, 7 паракокулів, 8 паракокулів-2, 5 гіпостилів та 6 протостилів).

Вони представлені, очевидно, тільки одним підвидом — *S. superciliosus birulai*. Цей етап в історії крупних ховрахів відповідає відсутності жорсткої ізоляції і «стимулюючій» ролі Дніпра в умовах тектонічної стабільності.

В пізньому плейстоцені на Лівобережжі формуються добре морфологічно відособлені підвиди: *S. superciliosus palaeodesnensis* (Подесення) та *S. superciliosus fulvoides* (лівобережжя Дніпра в середній та нижній течії, Крим). Межа між *S. s. fulvoides* та *S. s. palaeodesnensis*, наскільки можна судити за наявних даних, приблизно співпадає з межею між *S. severkensis* та *S. suslicus* (Ревець 1974).

Ця остання — кліматично контрольована, і, вірогідно, її ізолюючий ефект додатково підсилювався низовинними, можливо, неперіодично затоплюваними територіями в пониззях Десни, в долинах Трубіжу і Сейму (Popova et al. 2019). Очевидно, ті самі фактори діяли і на межі ареалів *S. superciliosus palaeodesnensis* та *S. superciliosus fulvoides*; тільки у випадку підвидів конкуренція між екологічно вікарними таксонами не відігравала такої істотної ролі, і у випадку підвидів *S. superciliosus* «субпаралельні» межі між підвидами не стільки кліматично контрольовані скільки просто кліматичні.

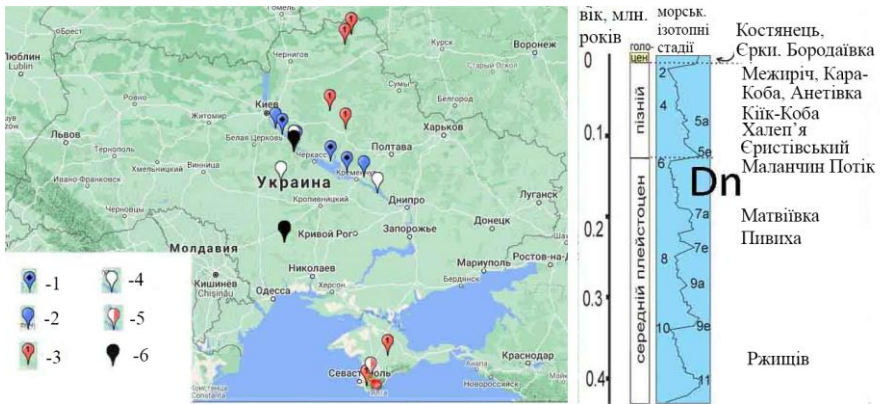


Рис. 5. Знахідки крупних ховрахів *Colobotis* на території України і їх стратиграфічний контекст: 1 — середній плейстоцен, 2 — перша половина пізнього плейстоцену; 3 — друга половина пізнього плейстоцену; 4 — голоцен; 5 — багатощарова стоянка (пізній плейстоцен, голоцен); 6 — *S. superciliosus* cf. *major*, друга половина пізнього плейстоцену. Dn — розвиток покровного (дніпровського) зледеніння. Місцезнаходження, з півночі на південь: Новгород-Сіверський, Мезин, Журавка, Халеп'я, Гінці, Ржищів, Костянець, Маланчин Потік, Межиріч, Костянець, Пивиха, Сристівський кар'єр, Єрки, Бородаївка, Анетівка, Кіік-Коба, Алімовський Навіс, Кара-Коба.

Spermophilus superciliosus з території Криму не виявляє ніяких відмін від *S. superciliosus fulvoides* з Лівобережжя, оскільки Крим у пізньому плейстоцені був переважно широко з'єднаний з територією Лівобережжя внаслідок низького рівня Чорного і Азовського морів.

На Правобережжі в другій половині пізнього плейстоцену з'являються крупні ховрахи з рисами подібності до *S. major* (можливо, окремий підвид *S. superciliosus*). Необхідною умовою появи такої, відмінної від лівобережних *S. s. fulvoides*, форми була географічна ізоляція. В голоцені цей *S. superciliosus* cf. *major* на Правобережжі зникає, і натомість там з'являється типовий *S. s. fulvoides*, в нашому дослідженні представлений рештками з Костянця, Єрків та Бородаївки. *S. s. fulvoides* потрапляють на Правобережжя, очевидно, внаслідок тої ж авульсії, що створила там вище згаданий ізолят *S. pygmaeus* (Porova *et al.* 2019). Як на Правобережжі так і на Лівобережжі Дніпра, *S. s. fulvoides* продовжує існувати до пізнього голоцену.

Можуть бути запропоновані і альтернативні сценарії. Перший із них — вивчені *major*-подібні вибірки з території України — це перші *S. major* — не узгоджується з наявними на сьогодні філогенетичними та палеогеографічними даними, з даними по палеобіогеографії інших видів ховрахів і не знаходить підтвердження палеонтологічними знахідками.¹

¹ За виключенням голоценових *S. major* станиці Цимлянської та Самарської Луки (Громов *et al.* 1965). Ці матеріали потребують ревізії, саме через їх важливість для розуміння ролі географічних бар'єрів в формуванні видових ареалів. Знахідки станиці Цимлянської та Самарської Луки були зроблені в середині XX ст., морфологічний опис їх в літературі відсутній, нових підтверджень

Дійсно, згідно такого сценарію, *S. major* виникає на Правобережжі Дніпра від ранніх *S. superciliosus*, існує там протягом пізнього до свого сучасного ареалу в Заволжі. Для цього можливі два шляхи: 1) авульсія; 2) шлях через верхів'я Дніпра — так І. Г. Підоплічко пояснював поширення *S. superciliosus* (в його розумінні — *S. rufescens*) по обидва боки Дніпра.

Розглянемо спочатку варіант з авульсією. Внаслідок фундаментальних рис геологічної будови і рельєфу платформеної частини України (зчленування Українського щита, з його гранітами, і Дніпровсько-Донецької западини), прирізання лівобережних територій до Правобережжя, хоча і не є рядовою подією, але все ж набагато більш вірогідне, ніж приєднання правобережних ділянок до Лівобережжя. Приклад авульсій першого типу наведено на рис. 2.2; щодо авульсій другого типу ніяких свідчень немає. А шукана подія достатньо пізня — кінець плейстоцену-голоцен — отже мала б залишити сліди в рельєфі. Однак припустимо, що така подія все ж сталася. Тоді перед нами проблема, як розселити новий вид крізь території, вже заселені близькоспорідненим *S. superciliosus*. В таких умовах у сучасних ховрахів спостерігається конкурентне витіснення, дещо ускладнене міжвидовою гібридизацією. Припустимо, що середовище кінця плейстоцену-початку голоцену сприяло новому виду (*S. major*). Тоді *S. superciliosus* на територіях, по яких розселювався новий вид, мав би зникнути; чого, однак, не спостерігається (*S. superciliosus fulvoides* не вимер на Лівобережжі і в голоцені).

Другий шлях — через північні частини плейстоценового ареалу *S. superciliosus* — крім того, що знову ставить нас перед проблемою конкурентного виключення, оскільки і в плейстоцені, і в голоцені (пребореал) Білорусі виявлені *S. superciliosus* (Мотузко 1985; Motuzko & Ivanov 1996), має ще одне обмеження. Територія басейну Верхнього Дніпра була більш-менш відкрита для розселення ховрахів тільки до кінця плейстоцену. З початком голоцену почалося заліснення північних територій, і ця частина адаптивної зони ховрахів досить швидко закривається. В цей час на півночі України зникає *S. severskensis*, в Білорусі також голоценові знахідки ховрахів відсутні після пребореалу.

А крім того, який би шлях розселення на схід наших гіпотетичних Правобережних *S. major* не прийняти — через верхів'я Дніпра чи авульсія — в кінці все одно чекає проблема їх переселення в межі сучасного ареалу, за Волгу.

Другий альтернативний сценарій — плейстоценові *major*-подібні форми є результатом екофенотипної мінливості. За цього сценарію пояснюються дані про присутність «*S. major*» на захід від Волги (Громов *et al.* 1965).

Так, дуже схожі на *S. major* крупні ховрахи місцезнаходження Рибна Слобода (Громов *et al.* 1965). Рибна Слобода — середньоплейстоценове місце-

присутності викопних *S. major* на захід від Волги більше не надходило (тоді як на Уралі є як голоценові, так і пізньоплейстоценові знахідки *S. major* (Chemagina *et al.* 2019). Врешті, сам Громов вважав центром походження *S. major* Заволжя.

знаходження, що відстоїть в часі від ховрахів Анетівки і Межиріча на 300 тис. років, а від ховрахів станиці Цимлянська та Самарської Луки (яких І. М. Громов визначає як *S. major*) ще на 10–20 тис. років. Отже, рештки ховрахів з Рибної Слободи — безсумнівно не *S. major*, оскільки протягом цих наступних 300 тис. років на території Європи є безліч знахідок *S. superciliosus* і ніяких знахідок, схожих на *S. major* — аж до кінця пізнього плейстоцену.

Тобто це виглядає як повторювана поява деяких рис *S. major* в популяціях *S. superciliosus*, можливо, кліматично зумовлена. Рибна Слобода — це ліхвін = гольштиній = завадівка, останнє по-справжньому тепле міжльодовиків'я, з кліматом, м'якшим за сучасний. Те, що в голоцені клімат став теплим і більш зволеним, загальновідомо. Але і умови, в яких існували *S. superciliosus* Правобережжя Дніпра також в цілому більш гумідні, ніж на Лівобережжі (особливо, якщо, відповідно до гіпотези клаптикової ковдри (Popova *et al.* 2019) брати до уваги не конкретно умови, в яких існували фауни Анетівка і Межиріч, а умови цілого палеогеографічного компартменту, в якому обмін генами міг би здійснюватись без істотного впливу географічних бар'єрів). Таким чином, екофенотипна мінливість як причина появи *major*-подібних форм серед *S. superciliosus* не виключена.

Однак, як це описано в основному сценарії, для ховрахів *Colobotis* території України спостерігається чітка кореляція між появою і зникненням морфологічно відмінних форм (підвидів) і станом палеогеографічних бар'єрів; це свідчить на користь того що ці морфологічно відмінні форми — таксони, а не екоморфи.

Крім того, і власне *S. superciliosus*, виходячи з його географічного і стратиграфічного розповсюдження (див. рис. 5) і всупереч визначенню *Colobotis* як пустельно-степових ховрахів (Громов *et al.* 1965), ніякою мірою не є ксерофільним видом. Він може зустрічатися в тафоценозах разом з ксерофільними формами — тушканчиками, жовтими строкатками, сліпушками — але таке спостерігається в складномозаїчному оточенні (Гірський Крим, лесові острови Подесення, тощо). В монотонно аридних біотопах цього виду немає, що характерно не тільки для України, але, очевидно, і для Північного Причорномор'я в цілому (напр., Petculescu 2013). Так що, по-перше, мезофільні умови були для *S. superciliosus* цілком звичними; а по-друге, наприклад, у голоценових екземплярів із Єрків, Бородаївки і Костянця ці умови не призвели до появи *major*-подібної морфології.

Висновки

Вимерлі ховрахи *Spermophilus (Colobotis) superciliosus* (середній плейстоцен-голоцен) відносяться до видів з переважанням резистентної стійкості над пружною, з стійким і надзвичайно обширним ареалом і широкими екологічними уподобаннями. Іншими словами, виникають певні проблеми щодо застосування до них екологічного критерію виду (обмеження для їх існування в межах адаптивної зони ховрахів, становлять, здається, тільки аридні умови); але географічний критерій до них цілком застосований.

Часо-просторова структура морфологічної різноманітності крупних ховрахів підроду *Colobotis* з території України змінюється в три основні етапи, відповідно до ізолюючої ролі Дніпра: середньоплейстоценовий етап з єдиним підвидом *S. superciliosus* — *S. s. birulai* — і слабкою ізоляцією Правобережжя і Лівобережжя; пізньоплейстоценовий етап, що характеризується формуванням добре морфологічно відособлених підвидів, за посилення ролі географічних бар'єрів, в першу чергу Дніпра; голоценовий етап, що почався з проникнення лівобережних форм на територію Правобережжя, а продовжився фрагментацією ареалу в умовах зволоження клімату і вимиранням, що почалося з північної і південної периферії (Білорусь, Крим). Найдовше (очевидно, до історичного часу) *S. superciliosus* протрималися в Середньому Придніпров'ї.

Визнання *S. superciliosus* cf. *major* з місцезнаходжень Анетівка і Межирич за справжніх *S. major* викликає низку проблем при поясненні формування сучасного ареалу *S. major* і плейстоценового поширення *S. superciliosus*. Тому ми схильні розглядати ховрахів Анетівки і Межирича в складі *S. superciliosus* (можливо, як окремі підвиди).

Статус *major*-подібних форм з місцезнаходжень Анетівка і Межирич залежить від статусу інших форм ховрахів *Colobotis* з території України, *S. superciliosus palaeodesnensis* та *S. superciliosus fulvoides*. Вони описані як підвиди (Громов *et al.* 1965; Рековец 1979), але зникнення *S. superciliosus* cf. *major* Правобережжя після проникнення на цю територію *S. superciliosus fulvoides* наприкінці плейстоцену-на початку голоцену виглядає надто схожим на конкурентне витіснення.

Подяки

Автори щиро вдячні І. В. Загороднюку за численні поради, консультації і обговорення динаміки ареалів у ховрахів; Ю. М. Векличу за допомогу в вивченні розрізів і обговорення палеогеографічних механізмів, що впливали на розселення ховрахів; І. А. Чернікову, Є. С. Нездолій, А. В. Вейбер, Т. О. Шевченку за їх участь в польових роботах і співробітникам відділу палеонтології ННПМ НАНУ за доступ до матеріалів і доброзичливу підтримку.

Література

- Агаджанян, А. К. 2006. Этапы эволюции сусликов северной Евразии. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, **111** (5): 4–17.
- Громов, И. М., Д. И. Бибииков, Н. И. Калабухов, М. Н. Мейер. 1965. Наземные белчьи (*Marotinae*). Е. Н. Павловский (ред.) Фауна СССР. Млекопитающие, **3** (2): 1–325.
- Загороднюк, І. 2019. Близькі види немишових гризунів у фауні України: відмінності, біогеографія, екоморфологія. *Theriologia Ukrainica*, **17**: 8–27.
- Колосов, Ю. Г. 1960. Раскопки пещеры Кара-Коба в Крыму. *Краткие сообщения Института Археологии АН УССР*, **10**: 17–22.
- Мотузко, А. Н. 1985. Грызуны антропогена Белоруссии и сопредельных территорий. М. А. Вальчик, М. Ф. Санько (ред.) *Проблемы плейстоцена*, 173–188.
- Попова, Л., В. Присяжнюк, О. Ковальчук, Л. Тустановська. 2018. Діапіроутворення в зоні канівських дислокацій: геологічний вік, чинники, та палеогеографічні умови. *Вісник Київського університету, Серія геологія*, **1** (80): 16–22.

- Рековец, Л. И. 1979. К систематическому положению сусликов из верхнеплейстоценовых отложений Украины. *Вестник зоологии*, 1: 35–42.
- Рековец, Л. И., Л. В. Старкин. 1990. Териофауна позднелепестического местонахождения Анетовка-2 юга Украины. *Вестник зоологии*, 3: 40–44.
- Васа, М., А. Nadachowski, G. Lipecki, P. Mackiewicz, A. Marciszak, D. Popović, P. Socha, K. Stefaniak, P. Wojtal. 2017. Impact of climatic changes in the Late Pleistocene on migrations and extinction of mammals in Europe: four case studies. *Geological Quarterly*, **61** (2): 291–304.
- Васа, М., D. Popović, A. Lemanik, K. Васа, I. Horáček, A. Nadachowski. 2019. Highly divergent lineage of narrow-headed vole from the Late Pleistocene Europe. *Scientific reports*, **9** (1): 1–10.
- Black, C. C., K. Kowalski. 1974. The Pliocene and Pleistocene Scuriidae (Mammalia, Rodentia) from Poland. *Acta Zoologica cracoviensia*, **19** (22): 461–486.
- Chemagina, D., T. Strukova, N. Pogodina, E. Kuzmina, D. Gudova. 2021. Ground squirrels of the genus *Spermophilus* from the Pleistocene and Holocene localities of the Middle and South Urals and Trans-Urals region: the dental features. *Historical Biology*, **33**: 1–14. <https://bit.ly/3a5SWO4>
- Ćosić, N., Š. Ričanová, J. Bryja, A. Penezić, D. Čirović. 2013. Do rivers and human-induced habitat fragmentation affect genetic diversity and population structure of the European ground squirrel at the edge of its Pannonian range? *Conservation Genetics*, **14** (2): 345–354.
- Doan, K., P. Mackiewicz, E. Sandoval-Castellanos, K. Stefaniak, B. Ridush, L. Dalén, A. Stankovic. 2018. The history of Crimean red deer population and *Cervus* phylogeography in Eurasia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **183** (1): 208–225.
- Fostowicz-Frelik, L., G. J. Frelik. 2010. The earliest occurrence of the steppe pika (*Ochotona pusilla*) in Europe near the Pliocene/Pleistocene boundary. *Naturwissenschaften*, **97** (3): 325–329.
- Matoshko A.V., 1999. Sedimentary model of the Staiky loess plateau, Pridniпровs'ka Uplend, Ukraine. *Geological Quarterly*, **43** (2): 219–232.
- Motuzko, A., D. Ivanov. 1996. Holocene micromammal complexes of Belarus: a model of faunal development during Interglacial epochs. *Acta zoologica cracoviensia*, **39** (1): 381–386.
- Petculescu, A. 2013. *Paleoclimatic reconstructions based on small mammals from carst deposits*. Editura AGIR, Bucharest, 1–186.
- Petrova, T. V., E. S. Zakharov, R. Samiya, N. I. Abramson. 2015. Phylogeography of the narrow-headed vole *Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis* (Cricetidae, Rodentia) inferred from mitochondrial cytochrome b sequences: an echo of P leistocene prosperity. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **53** (2): 97–108.
- Popova, L. V. 2015. Small mammal fauna as an evidence of environmental dynamics in the Holocene of Ukrainian area. *Quaternary international*, **357**: 82–92.
- Popova, L. 2016a. Occlusal pattern of cheek teeth in extant *Spermophilus*: A new approach to the identification of species. *Journal of morphology*, **277** (6): 814–825. doi: 10.1002/jmor.20537.
- Popova, L. V. 2016b. Evolutionary lineage of *Spermophilus superciliosus* — *S. fulvus* (Rodentia, Scuriidae) in the Quaternary of the Dnieper Area: an ability of a biostratigraphical implication. *Quaternary International*, **420**: 319–328.
- Popova, L., Yu. Veklych, I. Chernikov. 2018. Middle and Late Quaternary history of the Pyvykha area (Poltava region, Ukraine) on the basis of small mammal findings and development of palaeoincisions. In: *Monitoring of Geological Processes and Ecological Condition of the Environment: Proceedings of XII International Scientific Conference 13–16 November 2018, Kyiv, Ukraine*, 1–8.
- Popova, L. V., L. C. Maul, I. V. Zagorodniuk, Y. M. Veklych, P. S. Shydlovskiy, N. V. Pogodina, T. V. Strukova, S. A. Parfitt. 2019. ‘Good fences make good neighbours’: Concepts and records of range dynamics in ground squirrels and geographical barriers in the Pleistocene of the Circum-Black Sea area. *Quaternary International*, **509**: 103–120.
- Rekovets, L., D. Nowakowski, K. Lech. 2014. Analyse des micromammifères du site épigravettien de Mezhyrich (Ukraine). *L'Anthropologie*, **118** (5): 518–537.
- Reumer, J., L. W. van den Hoek Ostende. 2003. *Petauristidae* and *Scuriidae* (Mammalia, Rodentia) from Tegelen, Zuurland, and the Maasvlakte (the Netherlands). *Deinsea*, **10** (1): 455–468.
- Rivals, F., M. C. Mihlbachler, N. Solounias, D. Mol, G. M. Semperebon, J. de Vos, D. C. Kalthoff. 2010. Palaeoecology of the Mammoth Steppe fauna from the late Pleistocene of the North Sea and Alaska:

- Separating species preferences from geographic influence in paleoecological dental wear analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **286** (1–2): 42–54.
- Sebe, K., G. Csillag, P. Pazonyi, Z. Ruzsiczay-Rüdiger. 2021. Quaternary evolution of the river Danube in the central Pannonian Basin and its possible role as an ecological barrier to the dispersal of ground squirrels. *Historical Biology*, **33**: 1–20. <https://bit.ly/3oP9kGH>
- Sinitsa, M. V., N. V. Pogodina, L. Y. Kryuchkova. 2019. The skull of *Spermophilus nogaici* (Rodentia: Sciuridae: Xerinae) and the affinities of the earliest Old World ground squirrels. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **186** (3): 826–864.
- Sinitsa, M. V., A. Virág, P. Pazonyi, M. Knitlová. 2021. Redescription and phylogenetic relationships of *Spermophilus citelloides* (Rodentia: Sciuridae: Xerinae), a ground squirrel from the Middle Pleistocene-Holocene of Central Europe. *Historical Biology*, **33**: 1–21. <https://bit.ly/3854D4K>

Резюме

ПОПОВА, Л., РЕКОВЕЦЬ, Л. Екологічний і географічний критерії виду у четвертинних ссавців, на прикладі ховрахів підроду *Colobotis* (Sciuridae, Rodentia). — У плейстоценових ссавців спостерігаються два основні типи відповіді на кліматичні зміни плейстоцену — пружна (із значною динамікою ареалу) і резистентна (стійкі ареали). Вимерлі ховрахи підроду *Colobotis* належать до видів з резистентною динамікою, і водночас, формують морфологічно відособлені підвиди. Розселення середньopleйстоценових *Spermophilus* (*S.*) *superciliosus* на обох берегах Дніпра відповідає відсутності жорсткої ізолюючої ролі Дніпра в умовах тектонічної стабільності. В пізньому плейстоцені, за домінування висхідних тектонічних рухів і зростання ізолюючої ролі річок, формуються підвиди: на Лівобережжі, *S. superciliosus palaeodesnensis* та *S. superciliosus fulvoides*; на Правобережжі — форма, морфологічно подібна до *S. major*. В голоцені ця мажор-подібна форма заміщується на *S. s. fulvoides*, що вселяється з Лівобережжя.