

Appearance of *Microtus agrestis* in the territory of Ukraine in the Middle Pleistocene

Lilia Popova¹, Yevheniia Nezdolii², Olexiy Krokhmal²,
Leonid Rekovets^{3,4}

¹ I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

² Institute of Geological Sciences, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

³ Wrocław University of Environmental and Life Sciences (Wrocław, Poland)

⁴ National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

review article

key words

Pleistocene, arvalis-like voles,
Microtus nivaloides, *M. agrestis*.

correspondence to

L. V. Popova; I. I. Schmalhausen
Institute of Zoology, NAS of
Ukraine; 15 Bogdan Khmelnytsky
St, Kyiv, 01030 Ukraine;
e-mail: liliapopovalilia@gmail.com
orcid: 0000-0001-5008-8715

article info

Submitted: 02.07.2020. Revised:
30.04.2021. Accepted: 30.06.2021

cite as

Popova, L. V., Y. S. Nezdolii,
O. I. Krokhmal, L. I. Rekovets. 2021.
Appearance of *Microtus agrestis*
in the territory of Ukraine in the
Middle Pleistocene. *Geo&Bio*,
20: 102–116. [In Ukrainian, with
English summary]

abstract

Morphometric study of Middle Pleistocene arvalis-like voles from the localities Ozerne 2, Morozivka 2 (Odesa Oblast), and Medzhybizh 1 (Khmelnitsky Oblast) confirms the close phylogenetic relations between *Microtus nivaloides* and *M. agrestis*. The time of the first appearance of *M. agrestis* was different in Central and Eastern Europe, Western Europe, and the Northern Black Sea region. The replacement of *M. nivaloides* with *M. agrestis* corresponds to phyletic speciation with different rates of the process within different parts of the (future) species range. Appearance of *M. agrestis* in Central Europe (Kozi Grzbiet) precedes the appearance of this species in Western Europe. Later, at the beginning of the Zavadvivka stage, the species appears in the northern part of Eastern Europe. Then, in the second part of the Zavadvivka stage of the Middle Pleistocene, the transition occurs in Ukraine (the Middle Southern Bug area). It is possible that the process of the replacement of *M. nivaloides* with *M. agrestis* in the south, in the Northern Black Sea region, was even more impeded. The Azov region was beyond the area of this transition, although it was the part of the range of *M. nivaloides*. An important factor that slowed down the emergence of *M. agrestis* in the south of Ukraine could be the positive correlation between body size and increasing water demand of *M. agrestis* with the increase of temperature. Here, in the southern periphery of the species range, a small form of *M. agrestis* existed during dry climatic stages. Some specimens of *M. agrestis* from Medzhybizh 1 were below the low limit of size variation of any recent population of the species. Further expansion to the south and to the east, towards more arid climatic conditions, could have led to further decrease in size in order to optimise water metabolism, which would conflict with other demands, such as competitive success and thermoregulation, and, respectively, could become non-adaptive. Fossil samples with morphology intermediate between *M. nivaloides* and *M. agrestis* (Morozivka 2) show that the processes of phyletic evolution rather than expansion is the most probable scenario of the appearance of *M. agrestis* in the territory of Ukraine.

© 2021 L. V. Popova, Y. S. Nezdolii, O. I. Krokhmal, L. I. Rekovets; Published by the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine on behalf of GEO&BIO. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-SA 4.0), which permits unrestricted reuse, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Поява *Microtus agrestis* на території України в середньому плейстоцені

Лілія В. Попова¹,
Євгенія С. Нездолій²,
Олексій І. Крохмаль³,
Леонід І. Рековець^{4,5}

¹Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України (Київ, Україна)

²Інститут геологічних наук НАН України (Київ, Україна)

³Інститут геологічних наук НАН України (Київ, Україна)

⁴Природничий університет (Вроцлав, Польща)

⁵Національний науково-природничий музей НАН України (Київ, Україна)

Appearance of *Microtus agrestis* in the territory of Ukraine in the Middle Pleistocene. — L. V. Popova, Y. S. Nezdolii, O. I. Krokhmal, L. I. Rekovets. — Morphometric study of Middle Pleistocene *arvalis*-like voles from the localities Ozerne 2, Morozivka 2 (Odessa Oblast), and Medzhybizh 1 (Khmelnitsky Oblast) confirms the close phylogenetic relations between *Microtus nivaloides* and *M. agrestis*. The time of the first appearance of *M. agrestis* was different in Central and Eastern Europe, Western Europe, and the Northern Black Sea region. The replacement of *M. nivaloides* with *M. agrestis* corresponds to phyletic speciation with different rates of the process within different parts of the (future) species range. Appearance of *M. agrestis* in Central Europe (Kozi Grzbiet) precedes the appearance of this species in Western Europe. Later, at the beginning of the Zavadivka stage, the species appears in the northern part of Eastern Europe. Then, in the second part of the Zavadivka stage of the Middle Pleistocene, the transition occurs in Ukraine (the Middle Southern Bug area). It is possible that the process of the replacement of *M. nivaloides* with *M. agrestis* in the south, in the Northern Black Sea region, was even more impeded. The Azov region was beyond the area of this transition, although it was the part of the range of *M. nivaloides*. An important factor that slowed down the emergence of *M. agrestis* in the south of Ukraine could be the positive correlation between body size and increasing water demand of *M. agrestis* with the increase of temperature. Here, in the southern periphery of the species range, a small form of *M. agrestis* existed during dry climatic stages. Some specimens of *M. agrestis* from Medzhybizh 1 were below the low limit of size variation of any recent population of the species. Further expansion to the south and to the east, towards more arid climatic conditions, could have led to further decrease in size in order to optimise water metabolism, which would conflict with other demands, such as competitive success and thermoregulation, and, respectively, could become non-adaptive. Fossil samples with morphology intermediate between *M. nivaloides* and *M. agrestis* (Morozivka 2) show that the processes of phyletic evolution rather than expansion is the most probable scenario of the appearance of *M. agrestis* in the territory of Ukraine.

Key words: Pleistocene, *arvalis*-like voles, *Microtus nivaloides*, *M. agrestis*.

Вступ

Хід плейстоценової диверсифікації арваліморфних (схожих на *Microtus arvalis*) полівок залишається на сьогодні далеким від з'ясування. Одна з причин — велика морфологічна схожість різних видів. При вивченні сучасних і, останнім часом, пізньоплейстоценових *Microtus* ця проблема долається використанням генетичних методів, але при вивченні викопних форм, як і раніше, доводиться покладатися виключно на морфологію. Тому четвертинна історія роду *Microtus* виглядає двоетапною: (1) бурхливий пізньоплейстоцен-голоценовий етап, з великою кількістю видів, які активно переміщуються в просторі і досить чутливі до палеогеографічних бар'єрів, доступний для сучасних методів систематики, і відповідно, активно ними перетворюваний (Petrova *et al.* 2016; Vasa *et al.* 2019, 2020 та ін.); і (2) спокійний середньо- та ранньоплейстоценовий, з великими видовими ареалами і дуже стабільними видами. Він знаходиться практично в виключному розпорядженні палеогеографів.

Correspondence to: L. V. Popova; I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, NAS of Ukraine; 15 Bogdan Khmelnytsky St, Kyiv, 01030 Ukraine; e-mail: liliapopovalilia@gmail.com; orcid: 0000-0001-5008-8715

Певні перспективи у вивченні раннього етапу еволюції сірих полівок відкриває використання сучасних статистичних методів. Наприклад, дослідження ранніх *Microtus* угорського місцезнаходження Сомссіч (Pazonyi *et al.* 2018), проведене за допомогою геометричної морфометрії, кластерного і дискримінантного аналізу, з використанням достатньої кількості як рецентного, так і викопного порівняльного матеріалу, все одно вказує на присутність тільки одного виду *Microtus* в широкому розумінні (Carleton & Musser 2005) — *M. nivaloides*. Всі раніше описані із Сомссіч види (*M. gregaloides*, *M. arvalidens*, *M. arvalinus*, *M. gregalis* та *M. ratticepoides*) виявилися крайніми варіантами неперервної мінливості *M. nivaloides* (Pazonyi *et al.* 2018).

Що саме стоїть за цією одноманітністю і стабільністю — причини еволюційні, екологічні або інші? Наприклад, неможливість повністю відкрити таксономічну різноманітність групи на матеріалі, що складається виключно з ізольованих молярів, без даних навіть щодо черепа і нижньої щелепи? Відповіді на це питання залежить порогова точність біостратиграфічної, палеогеографічної та історико-фауністичної інтерпретації решток викопних мікротін.

На нашу думку, розробку цього питання доцільно почати з якоїсь певної, чітко зафіксованої події в плейстоценовій диверсифікації *Microtus*. Перші появи чисто плейстоценових, вимерлих видів для цього не підходять, оскільки викопні види можуть бути збірними або штучними. Тому першою придатною подією є виникнення *M. agrestis*. Перша поява *M. agrestis* — це найбільш рання перша поява рецентного виду в межах *Microtus*, якщо не рахувати першої появи *M. ex gr. oeconotus* (Rekovets & Nadachowski 1995; Markova & Puzachenko 2016; та інші), надто дискусійної (див. «Таксономія, використана в роботі»).

А. Надаховський запропонував в 1984 р. для *M. agrestis* метод видової ідентифікації по першому нижньому моляру (Nadachowski 1984), після чого довів присутність цього виду в біхарській фауні Кожі Гжбет (Nadachowski 1985). Крім того, широко відома (наприклад, Громов & Поляков 1977) наявність у *M. agrestis* додаткових петель на M1, M2. При тому, що систематика викопних полівок в основному базується на ознаках m1, меншою мірою M3, таке розширення списку діагностичних структур є істотною перевагою.

Як предкова форма для *M. agrestis*, але не для *M. arvalis*, вказується *M. nivaloides* (Nadachowski 1991). Деякі автори (Maul & Parfitt 2010; Pazonyi *et al.* 2018) схильні виводити від *M. nivaloides* як *M. agrestis* так і *M. arvalis*. Інколи від *M. nivaloides* виводять навіть плейстоценових європейських раттіцепоїдних полівок (тобто, *Alexandromys* або морфологічно подібних до них) (Pazonyi *et al.* 2018); при тому що в Східній Європі, зокрема в Україні, полівки з раттіцепоїдною морфологією молярів з'являються раніше, ніж в Центральній Європі (наприклад, Markova & Puzachenko 2016), що, скоріше, свідчить про експансію зі сходу.

Але найбільш безсумнівним і широко визнаним (Nadachowski 1991; Рековець 1994; Maul & Parfitt 2010; Pazonyi *et al.* 2018) є тісний філогенетичний зв'язок між *M. nivaloides* і *M. agrestis*. На цій події ми і зосередимось. За попередніми даними, вона виглядає як поступове заміщення *M. nivaloides* на *M. agrestis* (табл. 1).

Стратиграфічне і палеогеографічне поширення *M. nivaloides* та *M. agrestis* в середньому плейстоцені показане в таблиці 1 на основі наступних джерел: для ліхвінських відкладів Півночі Східної Європи і більшості західноєвропейських місцезнаходжень за А. К. Марковою (2017); Лазаре С3-С2 (Navarro *et al.* 2018), Тарко та Уппонь 1 (Luzi *et al.* 2019), Сагворс і Торнютон (Kowalski 2001). Стратиграфічна кореляція місцезнаходжень в таблиці 1 показана за схемами А. К. Маркової та А. Ю. Пузаченка (2018); О. І. Крохмалю та Л. І. Рековця (2010).

Заміщення *M. nivaloides* на *M. agrestis*, яке починається в Центральній Європі близько 0,6 млн. р. тому (MIS 16, пізньобіхарські фауни), досить швидко охоплює Західну Європу (особливо стійка присутність *M. agrestis* спостерігається на Британських о-вах); і з істотним запізненням — тільки протягом завадівського = ліхвінського = голштинського міжльодовиків'я = MIS 11) досягає Східної Європи.

Таблиця 1. Стратиграфічний і палеогеографічний контекст появи *M. agrestis* в середньому плейстоцені; кольором виділений стратиграфічний інтервал, якому відповідають вибірки, описані в цій роботі

Table 1. Stratigraphic and palaeogeographic context of the appearance of *M. agrestis* in the Middle Pleistocene. The samples described in this paper correspond to the stratigraphic interval shown with a grey fill

Вік нижньої межі, млн. р.	MIS ¹	Місцезнаходження з <i>M. nivaloides</i> = <i>M. arvalinus</i>				Місцезнаходження, з яких визначені <i>M. agrestis</i>			
		Центральна Європа	Західна Європа	Східна Європа		Центральна Європа	Західна Європа	Східна Європа	
				Північ і Центр	Південь ²			Північ і Центр	Південь
0,19	6					Біснік 13-14,	Лазаре С3-С2		
0,24	7					Уппонь 1, Веймар-Ерінгсдорф I	Маастріхт-Бельведер 3-4		
0,30	8					Біснік 19,	Торн'ютон		
0,33	9					Тарко 1-7	Парфліт		Плавні
0,36	10					Тарко 8-12			Меджибіж1
0,43	11			Райгород, Велика Комишувача	Озерне 2 ³ Морозівка 2, Нагірне 2, Красноселка 2		Барнфілд Піт, Хоксн, Монтгус 4, Сванскомб	Чигирин, Рибна Слобода, Нярявай, Смоленський Брід	Меджибіж2 Узмарі, Озерне 2 ⁴
0,47	12				Більшовик 2-1		Сант-Естейв-Жансон		
0,53	13			Корчево		Мізенхайм 1	Бокстроув		
0,56	14	Мосбах 2			Красноселка 1		Вестбури		
0,62	15	Зюссенборн	Сагворс						
0,66	16	Конепрус С718		Богданівка	Платово 1	Кожі Гжбет			
0,71	17	Фойтштедт	Вест-Рантон	Клепки	Колкотова Балка 3				
0,76	18	Віллань 8			Більшовик 2-3				
0,78	19	Віллань 6-8			Хаджимус 2				

Примітка: ¹ MIS — ізотопно-кисневі стадії: парні відповіді дають холодним, непарні — теплим етапам; ² Південь Східної Європи в даній таблиці не включає Приазов'я, де *M. agrestis* не зустрічалися навіть під час кліматично максимально сприятливої стадії MIS 11; ³ визначено О. І. Крохмалем за його зборами (Крохмаль, 1999); ⁴ визначено А. К. Марковою за її зборами (див. Обговорення).

Так, в фауні України перші надійні свідчення про присутність *M. agrestis* отримано з місцезнаходження Меджибіж, що, за будь-якими оцінками, мінімум на 200 тис. років пізніше за Кожі Гжбет. Крім того, Меджибіж — це сукупність багатошарових пам'яток (Меджибіж 1, 2, 3 і Меджибіж А), які хоча і належать всі до сингільського фауністичного комплексу, але різняться за віком (MIS 11 або MIS 10, табл. 1). Так от, рештки *M. agrestis* присутні в Меджибожі 2, що представляє найдавніші алювіальні відклади в даному комплексі місцезнаходжень, а також в дещо пізніших за віком відкладах нижнього алювіального циклу Меджибожу 1 (MIS 11). В відкладах верхнього алювіального циклу Меджибожу 1 (MIS 10) присутність цього виду залишена під сумнівом (Rekovets *et al.* 2007; Рековець 2017). Більше того, в Меджибожі 1 знайдені і рештки, що визначаються як *M. nivaloides*. В відкладах нижнього алювіального циклу (тобто, за безсумнівної присутності *M. agrestis*) вони нечисленні, а в відкладах верхнього алювіального циклу представлені в помітній кількості (Rekovets *et al.* 2007; Рековець 2017).

Водночас на розташованих північніше територіях Східної Європи (фауни Рибна Слобода, Смоленський Брід, Нярявай-2 (Маркова 2017; Вознячук *et al.* 1984) заміщення *M. nivaloides* на *M. agrestis* під час MIS 11 вже відбулося. Це, звичайно, набагато пізніше, ніж перша поява виду

в Центральній Європі, але раніше, ніж зафіксована перша поява в Україні (табл. 1). Це може означати наявність певних палеогеографічних факторів, що обмежували південне поширення виду; адже і на сьогодні ареал *M. agrestis* не включає Північне Причорномор'я та Приазов'я (Загороднюк 1993). Інше вірогідне пояснення — різна інтенсивність і спрямованість селективних процесів в різних частинах великого ареалу предкового виду.

В даній роботі ми ставили перед собою мету уточнення часу появи *M. agrestis* на території України, а також з'ясування палеобіогеографічного контексту цієї події (вірогідний центр походження, динаміка ареалу, роль природної інтродукції чи навпаки, процесів філетичної еволюції в заселенні даної території). Для цього ми дослідили матеріал, що визначався раніше як *M. arvalinus* (тут — *M. nivaloides*) або *M. agrestis*, з середньоплейстоценових фаун України, наступних (молодших) за віком відносно середньоплейстоценової (пізньобіхарської, MIS 16) фауни Кожі Гжбет, для якої зазначено першу появу *M. agrestis* (Nadachowski 1985). При цьому вдалося відслідкувати в досліджених вибірках морфологічні неоднорідності, не пов'язані з становленням ареалу *M. agrestis*. Ці неоднорідності вказують на криптичне різноманіття в фауні політкових середнього плейстоцену України; але питання криптичного різноманіття в плейстоцені, як і розробка максимально ефективних методів для виявлення цього різноманіття — задачі для наступних досліджень. Вирішення ж палеогеографічних і палеобіогеографічних питань потребує вивчення якомога більшого числа вибірок із різних територій за допомогою одного набору методів. В цьому випадку використання вже достатньо поширеного методу є важливою перевагою.

Методика

Таксономія, використана в роботі

Значні незручності в систематиці викопних полівок, зокрема вимерлих ранньоплейстоценових видів, спричиняє сучасна тенденція надавати родовий рівень (Petrova *et al.* 2016; Lissovsky *et al.* 2018; Vaca *et al.* 2019) безсумнівно існуючим в складі Arvicoliniкладам *Lasiopodomys* та *Alexandromys* (Abramson *et al.* 2009). Коли для вимерлих середньоплейстоценових полівок вживаються назви “*Alexandromys*” *nivalinus* чи “*Lasiopodomys*” *hintony* замість *Microtus nivalinus* та *M. hintony*, це автоматично стверджує і цілком певний сценарій появи цих форм на території Європи: вселення з Східної Азії замість еволюції на місці. Насправді ж сценарій вселення цих форм зі сходу — тільки один із можливих, оскільки слід взяти до уваги і властивий політкам широкий морфологічний поліморфізм і виключно морфологічний, і то дуже обмежений, підхід до систематики ранньо- і середньоплейстоценових полівок. Так, дуже переконливі раттіцепоїдні («економусні») та грегалоїдні морфотипи не є незвичайними навіть у *Chionomys*, тобто, поза межами роду *Microtus* (Nadachowski 1990). Тим більш можливе виокремлення полівок, морфологічно подібних до *Microtus oeconomus* та *M. gregalis* від ранньоплейстоценових європейських *Allophaiomys* з наступним їх витісненням представниками лазіоподомісної та александромісної ліній. Наприклад, зіставлення даних по Західному Сибіру та Європі свідчить про вірогідність двох центрів раттіцепоїдного напрямку диференціації *Allophaiomys* (Rekovets & Nadachowski 1995).

Тому, щоб обійти невирішене на сьогодні питання про центри походження і філогенетичні відношення викопних видів європейських мікротін, нижче ми приймаємо широкий рід *Microtus*, з підродами *Stenocranius*, *Lasiopodomys*, *Alexandromys*, *Terricola* та іншими (Carleton & Musser 2005) як більш прийнятний для опису диверсифікації плейстоценових полівок.

Крім того, згідно з ревізією А. Надаховського (Nadachowski 1990), вживана українськими палеотеріологами назва *M. arvalinus* є молодшим синонімом *M. nivaloides*, чого ми і притримуємося в даній роботі.

Методи

Метод визначення викопних решток *M. agrestis* та *M. arvalis* (Nadachowski 1984), базується на відношенні ступеню асиметрії трикутників T4 і T5 до максимальної лінійної довжини m1 (LT4/LT5&L) (рис. 1, 2). Пізніше з'явилися різні його модифікації (Кочев 1986; Luzi *et al.* 2017; Navarro *et al.* 2018), які мають як сильні, так і слабкі сторони; але тут ми користуємось методом, запропонованим А. Надаховським (Nadachowski 1984), зокрема і тому, що для вирішення питання про появу *M. agrestis* на території України важлива можливість зіставляти матеріал з прилеглих територій, з яким в плейстоцені відбувалися фауністичні обміни; тоді як Е. Лютті з співавторами (Luzi *et al.* 2017) та В. А. Кочев (1986) вивчили плейстоценових полівок з досить віддалених територій — Південно-Західної Європи та Уралу.

Тут слід зазначити наступне: А. Надаховський (Nadachowski 1984) розглядає LT4/LT5&L як діагностичну ознаку для *M. agrestis* та *M. arvalis*. Вид *M. nivaloides* займає проміжне місце між двома цими видами (Pazoni *et al.* 2018). Точніше, в цитованій роботі не повідомляються результати обрахунку LT4/LT5, однак в ній для геометричної морфометрії використовуються ті самі ландмарки, що і для диференціації між *M. agrestis* та *M. arvalis* (Luzi *et al.* 2017). Таким чином, хоча і в неявній формі і в дещо зміненій модифікації методу, співвідношення LT4/LT5&L ввійшло в перелік ознак, за якими *M. nivaloides* займає проміжне місце між *M. agrestis* та *M. arvalis* (Pazoni *et al.* 2018).

В. А. Кочев (1986) розширив використання коефіцієнту асиметрії і на *M. gregalis*. Нашого дослідження це стосується в тій мірі, що можлива помилкова видова ідентифікація решток *M. gregalis* як *M. nivaloides* за рахунок того, що серед *M. nivaloides* зустрічаються асиметричні (подібні до *M. gregalis*) морфотипи антеронодіду. Порівняно висока асиметрія основних трикутників *M. gregalis* (Кочев 1986) може викрити ці помилкові ідентифікації.

Крім цього, В. А. Кочев (1986) вказав характерну для *M. gregalis* форму трикутників (в порівнянні з іншими *Microtus*, вони ближчі до субпрямокутних, з спрямованими вперед «гачками»; вхідні кути також відносно ближчі до субпрямокутних, рис. 1, 4). Хоча у ранніх *M. gregalis* ці ознаки можуть бути проявлені не в повній мірі, вони бувають дуже корисні для видової діагностики.

Нерозмірні діагностичні ознаки основних трикутників запропоновані також для деяких інших видів *Microtus*, зокрема для *M. agrestis* — сплюснені відтягнуті верхівки емалевих трикутників (Кочев 1986) (рис. 1, 3). Ці ознаки помітні у *M. agrestis* з Кожі Гжбет, а також підтверджуються останніми дослідженнями (Navarro *et al.* 2018).

Важливі діагностичні можливості відкриває будова емалі (Rekovets & Kovalchuk 2017), яка в даному випадку важлива для диференціації між представниками лінії *M. nivaloides*–*M. agrestis* та *Terricola*. *M. nivaloides* і ранні *M. agrestis* нерідко мають в тій чи іншій мірі злиті трикутники T4 і T5 на m1 (т.з. пітимісне злиття, або пітимісний ромб (рис. 1, 5), що вважається характерним для решток полівок террікольної лінії). Риса ця взагалі плезіоморфна і виявляється в різних лініях ранніх мікротін (Maul & Parfitt 2010), тобто, не є достатньою, щоб відрізнити *Terricola* від ранніх *Microtus*. Натомість давно відомо, що *Terricola* зберігають на замикаючих краях трикутників архаїчну тангентальну емаль (Koenigswald 1980, див. рис. 1, 6); візуально це сприймається як недиференційована або слабко диференційована емаль, і може бути використане як додаткова (якісна) діагностична ознака для *Terricola* навіть без електронної мікроскопії.

Аналіз морфотипної мінливості m1 полівок (Малеєва 1987; Рековец 1994) взагалі мало-придатний для вибірок, в яких може бути змішано різновидовий матеріал. Тим менш придатний цей метод для арваліморфних полівок, які характеризуються практично ідентичним набором морфотипів. Водночас, морфотип, зображений на рис. 3, 11, загально визнаний як типовий для *M. agrestis* (Nadachowski 1985; Бородин 2009; Luzi *et al.* 2017; Navarro *et al.* 2018). А. Надаховський (1985) ще додає, як характерний для *M. agrestis*, морфотип *extratriangulatus* (рис. 3, 15).

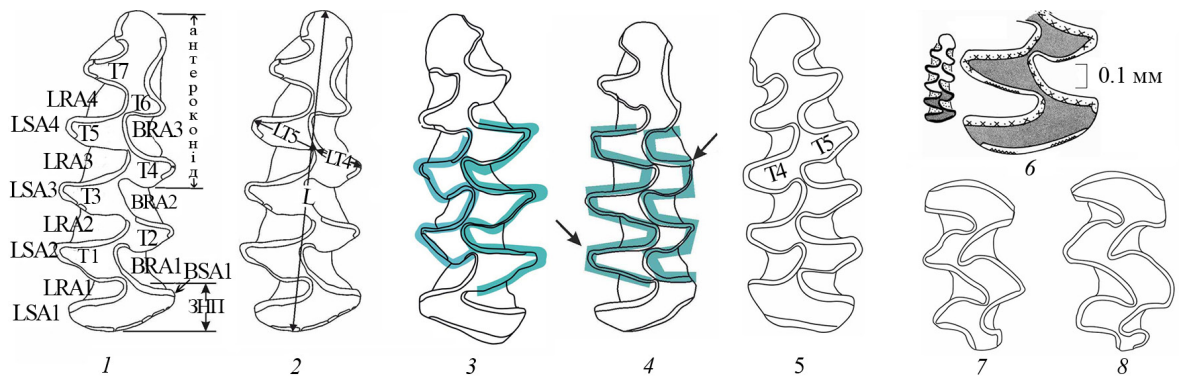


Рис. 1. Ознаки використані в роботі: 1 — позначення основних елементів m1; 2 — схема вимірювань LT4/LT5&L за А. Надаховським (1984); 3, 4 — діагностичні ознаки основних трикутників m1 *M. agrestis* та *M. gregalis* за Кочевим (1986); 5 — «пітимісний ромб» у *M. (Terricola)* sp. (Бородин 2009); 6 — структура емалі, характерна для *Terricola* (Koenigswald 1980); 7, 8 — M2 з додатковою агрестойдною петлею — слабо розвинутою і сильно розвинутою. T1, T2 і т. д. — нумерація трикутників; LSA1, LSA 2 і т. д. — лінгвальні вихідні кути; LRA1, LRA 2 і т. д. — лінгвальні вхідні кути; BSA1, BSA2 і т. д. — букальні вихідні кути; BRA1, BRA2 і т. д. — букальні вхідні кути; LT4 та LT5 — довжина трикутників T4 і T5, L — максимальна довжина m1. Стрілками показані «гачки» на верхівках трикутників (на даному молярі розвинуті слабо, що є звичайним для ранніх *M. gregalis* (Кочев 1986), а широким напівпрозорим контуром — характерні обриси трикутників у *M. agrestis* та *M. gregalis*).

Fig. 1. Characters used in the work: 1 — main elements of m1; 2 — measurement LT4/LT5&L, according to A. Nadachowski (1984); 3, 4 — diagnostic characters of the main triangles of m1 in *M. agrestis* and *M. gregalis*, according to Kochev (1986); 5 — “pitimys rhombus” in *M. (Terricola)* sp. (Borodin 2009); 6 — enamel structure typical for *Terricola* (Koenigswald 1980); 7, 8 — M2 with an additional agrestoid loop, poorly developed and highly developed. T1, T2, etc. — numbering of triangles; LSA1, LSA 2, etc. — lingual salient angle; LRA1, LRA 2, etc. — lingual re-entrant angle; BSA1, BSA2, etc. — buccal salient angle; BRA1, BRA2, etc. — buccal re-entrant angle; LT4 and LT5 — length of triangles T4 and T5, L — maximum length of m1. The pointers shows the “hooks” on the tips of the triangles (they are poorly developed here, which is common for early *M. gregalis* (Kochev 1986); a wide translucent outline is typical for triangles in *M. agrestis* and *M. gregalis*).

Нарешті, широко відома наявність у *M. agrestis* додаткових петель на M1, M2 (рис. 1, 7–8). Однак, можливо, що ця ознака набуває поширення тільки через певний час після появи виду. Так, у *Microtus* sp. з Кожі Гжбет зазначається тільки 6 % M2 з слабо вираженою агрестойдною петлею і тільки два M2 із 427 — з повністю розвинутою (Nadachowski 1985). Із пізнішого за віком місцезнаходження Мізенхайм 1 також відомі M2 з добре розвинутою агрестойдною петлею, що робить визначення *M. agrestis* з фауни Мізенхайм-1 безсумнівним (Kolfschoten & Turner 1996). Хоча з іншого боку, відомі сучасні популяції *M. agrestis*, у яких ця ознака зовсім не зустрічається (Reichstein & Reise 1965).

Всі ці діагностичні критерії в даній роботі використано для того, щоб виокремити морфологічні неоднорідності в рамках вибірок, раніше визначених як *M. nivaloides* = *M. arvalinus*, і таким чином вирішити питання, чи відповідає якась із виокремлених груп діагнозу *M. agrestis* (іншими словами, чи не містять ранніх *M. agrestis* ранньосингільські вибірки, раніше визначені як *M. arvalinus* = *M. nivaloides*).

Матеріал

Вивчалися тільки непошкоджені перші нижні моляри, а саме:

- 13 m1, визначені як *M. arvalinus*, з місцезнаходження Озерне 2 (відслонення четвертої надзлапної тераси в обриві лівого берега оз. Ялпуг, біля с. Озерне, Одеська обл.) (Крохмаль 1999).
- 43 m1 з місцезнаходження Морозівка 2 (лівий берег Хаджибейського лиману, приблизно 1 км північніше с. Морозівка Одеської обл.) (Rekovets & Nadachowski 1995). Озерне 2 і Морозівка 2 представляють собою бабельську асоціацію сингільського фауністичного комплексу (Крохмаль & Рековец 2010), тобто, етап наступний в часі за Кожі Гжбетом, і фінальну фазу розвитку *M. nivaloides*.

• 7 m1 з місцезнаходження Меджибіж 1: 4 моляри з відкладів нижнього алювіального циклу і 3 з відкладів верхнього алювіального циклу, із зборів 2018 р. (Нездолій 2019). Розріз Меджибожу (Хмельницька обл.), біостратиграфічні і палеогеографічні характеристики фауни детально описано раніше (Rekovets *et al.* 2007).

Матеріали з Озерного 2 та Меджибожу зберігаються в Інституті геологічних наук НАН України; матеріали з Морозівки 2 — у відділі палеонтології ННПМ НАН України.

Результати

Досліджені вибірки з Озерного 2 і Морозівки 2, визначені раніше як *M. arvalinus* = *M. nivaloides*, за ознаками LT4/LT5&L (рис. 2) не вписуються в межі мінливості, властиві для рецентних *M. agrestis*. Втім, відрізняються вони і від *M. arvalis*, займаючи очікуване для *M. nivaloides* проміжне положення між обома цими рецентними видами. Також не несподівано, полівки із Озерного 2 (більш давнє за віком місцезнаходження) більше відрізняються від *M. agrestis*, ніж полівки із Морозівки 2.

Обидві вибірки виглядають безсумнівно гетерогенними, про що свідчать як рис. 2, 1-2, так і дані в табл. 2. Достатньо очевидний випадок становлять дрібні сильно асиметричні моляри (обведені пунктирною лінією на рис. 2). Вони безсумнівно належать *M. gregalis*. Як і у *M. agrestis*, m1 *M. gregalis* асиметричні, хоча в середньому і поступаються *M. agrestis* за цією ознакою (Кочев 1986). Крім того, при значній мінливості розмірів m1, *M. gregalis* в кожному із плейстоценових місцезнаходжень України в середньому дрібніші, ніж співіснуючі види *Microtus* з тих же місцезнаходжень (Rekovets & Nadachowski 1995; Крохмаль, 2008). Крім того, на цих m1 спостерігаються і характерні для *M. gregalis* риси основних трикутників (рис. 3, 1).

Безсумнівно не *M. nivaloides* належить також середньорозмірний високо симетричний мольяр з вибірки Озерне 2 (рис. 2, 1, обведений штрих-пунктирною лінією; рис. 3, 2). Він же крім того відрізняється округлими трикутниками, досить широко злитими один з одним. Декілька молярів зі схожою морфологією основних трикутників також наявні в дослідженій вибірці Морозівки 2. Для більшості з них, крім того, характерні крупні розміри і дещо потовщена емаль задніх (закриваючих) країв трикутників (рис. 3, 3-8). Пітимісне злиття у цих екземплярів виражене помірно, слабко, іноді навіть відсутнє (рис. 3, 7); але в деяких випадках спостерігається злиття трикутників T1-T2 — також риса, характерна для *Terricola*.

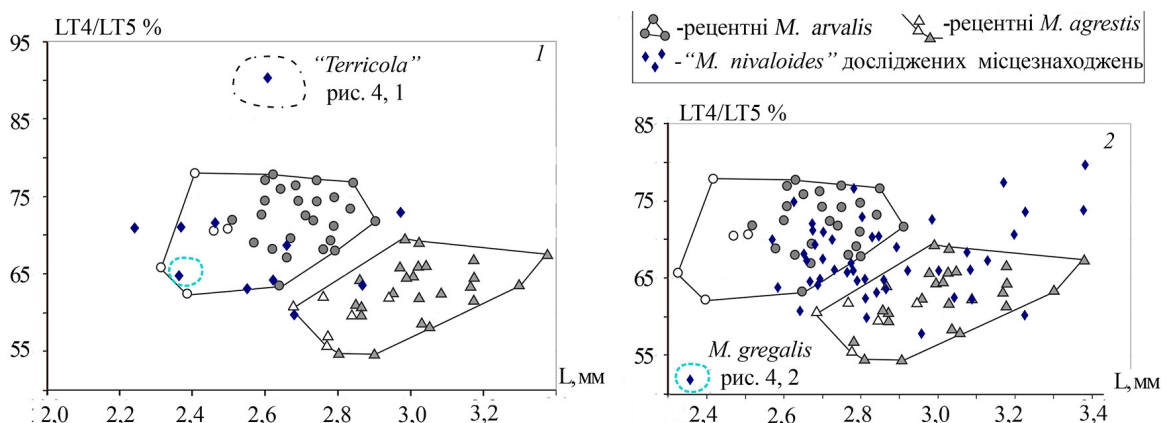


Рис. 2. Розмірні показники m1 у «*Microtus nivaloides*» з українських місцезнаходжень Озерне 2 (1) та Морозівка 2 (2) (вся вибірка, показані ромбами) в порівнянні з рецентними популяціями *M. arvalis* (сірі кола) та *M. agrestis* (сірі трикутники) з території Польщі (Nadachowski, 1984).

Fig. 2. Morphometric characters of m1 of «*Microtus nivaloides*» from the Ukrainian localities Ozerne 2 (1) and Morozivka 2 (2) (full sample shown by rhombi) in comparison with recent populations of *M. arvalis* (grey circles) and *M. agrestis* (grey triangles) from the territory of Poland (Nadachowski, 1984).

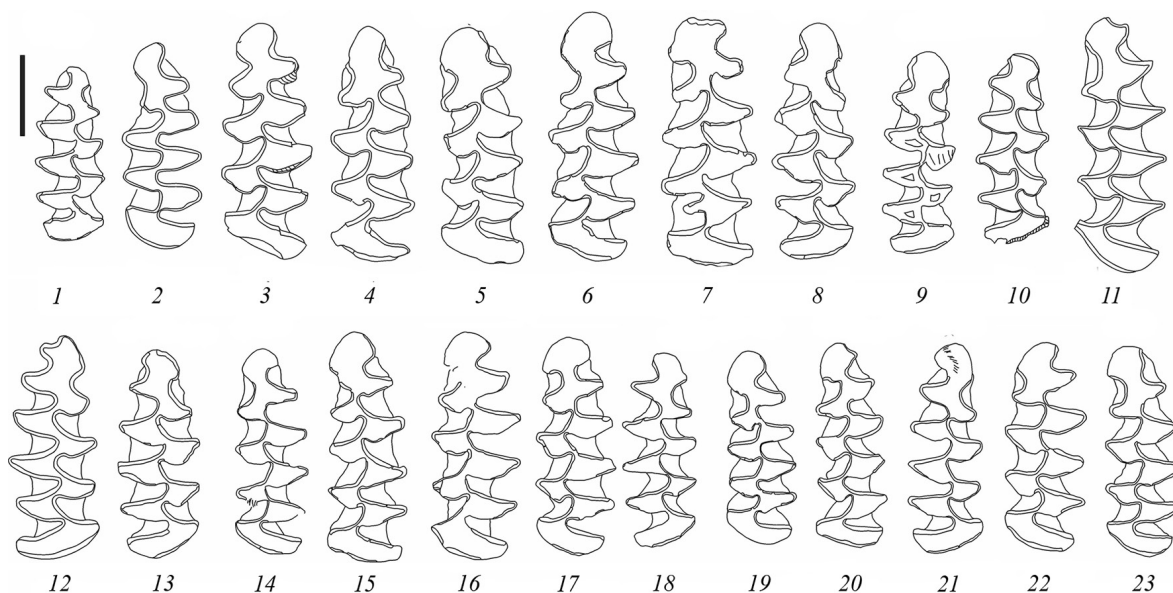


Рис. 3. Морфологія m1 «*Microtus nivaloides*» місцезнаходжень Озерне 2 та Морозівка 2, у порівнянні з сучасними *M. agrestis* та *M. cf. agrestis* з Кожі Гжбет: 1 — *M. gregalis*, Морозівка 2; 2 — «*Terricola*», Озерне 2; 3-8 — великорозмірні *Terricola* із Морозівки 2; 9-10 — дрібні подібні до *Terricola* моляри з Морозівки 2; 11 — *M. agrestis*, типова будова m1 (Бородін, 2009); 12 — *M. cf. agrestis* з Кожі Гжбет (Nadachowski 1985); 13-20 — «*M. cf. agrestis*», Морозівка 2; 21-23 — типова для Морозівки 2 будова *M. nivaloides*. Масштаб 1 мм.

Fig. 3. Morphology of m1 of «*Microtus nivaloides*» from the localities Ozerne 2 and Morozivka 2 compared to recent *M. agrestis* and *M. cf. agrestis* from Kozi Grzbiet: 1 — *M. gregalis*, Morozivka 2; 2 — «*Terricola*», Ozerne 2; 3-8 — large *Terricola* from Morozivka 2; 9-10 — small *Terricola*-like molars from Morozivka 2; *M. cf. agrestis* from Kozi Grzbiet (Nadachowski 1985); 13-20 — «*M. cf. agrestis*», Morozivka 2; 21-23 — typical structure of *M. nivaloides*, Morozivka 2. Scale is 1 mm.

Крім того, в вибірці Морозівки 2 наявні і екземпляри з ознаками *M. agrestis* (крупні розміри, асиметричні трикутники антероконіду, зрідка — морфотип *extratriangulatus*, а також сплюснені відтягнуті верхівки емалевих трикутників). В вибірці Озерне 2 такі екземпляри одиничні, а відповідні ознаки у них набагато менш виразні.

Результати вимірювання LT4/LT5&L для всієї сукупності матеріалу з місцезнаходжень Озерне 2 і Морозівка 2, раніше визначеного як *M. arvalinus* = *M. nivaloides*, наводяться в таблиці 2, а також на рис. 4. Крім того, для більш численної вибірки Морозівки 2, ті ж показники обраховано окремо для: а) крупних екземплярів з ознаками *Terricola*; б) всієї сукупності матеріалу крім крупних m1 з ознаками *Terricola*; в) екземплярів з максимально проявленими ознаками *M. agrestis*, г) всієї сукупності матеріалу, за виключенням підвибірок а) і в) (табл. 2, рис. 4). Одиничний m1 *M. gregalis*, виявлений серед *M. arvalinus* = *M. nivaloides* Морозівки 2 (рис. 3, 1), не включений в таблицю 1 та рис. 4; а *M. cf. gregaloides*, виявлений в Озерному 2, включений, оскільки представляє не настільки безсумнівний випадок — за розмірними показниками він досить тісно примикає до основної вибірки (рис. 2, 1).

Агрестоїдна будова M1-M2 в Морозівці 2 та Озерному 2 не виявлена.

Досліджена вибірка з Меджибожу 1 включає екземпляри, раніше визначені як *M. agrestis* і *M. nivaloides* (Нездолій 2019). При цьому молодші за віком рештки з верхнього алювіального циклу (рис. 6, 5-7) мають всі характерні якісні ознаки *M. agrestis*: відтягнуті верхівки трикутників, різка асиметрія лінгвальних і буккальних трикутників; тоді як древніші рештки з алювію нижнього циклу включають як m1 з агрестоїдною морфологією, так і екземпляри, подібні до *M. nivaloides*. Але низькі значення LT4/LT5 чітко відокремлюють весь досліджений матеріал з Меджибожу від *M. nivaloides* (табл. 2).

Агрестоїдна петля на M1 та M2 з Меджибожу 1 слабо намічена на 1 M1 і 6 M2 (відповідно, в 10 та 25 % випадків).

Обговорення

Матеріал із Озерного 2, визначений раніше як *M. arvalinus*, за LT4/LT5&L істотно відрізняється від вибірки Кожі Гжбет, а до вибірки Сомссіч 2 дуже подібний. Отже, хоча і досить вірогідно, що вибірка Озерного 2 включає іншовидовий матеріал, але в дуже обмеженій кількості, тому ми розглядаємо арваліморфних полівок із Озерного 2 як *M. nivaloides*.

Таблиця 2. Досліджені розмірні показники m1 у сучасних та середньоплейстоценових *M. agrestis* та *M. arvalis* та споріднених і (або) морфологічно подібних форм

Table 2. Studied size characters of m1 in recent and Middle Pleistocene *M. agrestis* and *M. arvalis* and related and (or) morphologically similar forms

Вибірки	L			LT4/LT5		
	Кількість	Min–середнє–Max	Стандартне відхилення	Кількість	Min–середнє–Max	Стандартне відхилення
<i>M. ex gr. agrestis</i> , Кожі Гжбет (Nadachowski 1985)	47	2,6–2,8–3,2	0,1	47	44,9–59,9–73,3	6,2
<i>M. agrestis</i> , сучасні, Лава (Nadachowski 1985)	30	2,6–3–3,2	0,1	30	52,1–61,3–69,1	4,8
<i>M. arvalis</i> , рецентні (Nadachowski 1985)	30	2,5–2,7–2,9	0,1	30	65–71,2–78	3,7
<i>M. nivaloides</i> , Озерне 2	13	2,2–2,6–2,9	0,2	11	59,8–68,8–90,3	8,2
<i>M. nivaloides</i> , Морозівка 2, вся вибірка	48	2,5–2,9–3,4	0,2	46	57,8–67,6–79,7	4,8
крупні екземпляри з ознаками <i>Terricola</i> , Морозівка 2	7	3,1–3,2–3,4	0,1	7	60,2–71,6–79,7	6,7
<i>M. nivaloides</i> Морозівка 2, після видалення крупних екземплярів з ознаками <i>Terricola</i>	40	2,5–2,8–3,1	0,2	38	57,8–67,0–76,6	4,1
<i>M. cf. agrestis</i> , Морозівка 2	6	2,7–2,9–3,1	0,2	6	57,8–63–67,3	3,7
<i>M. nivaloides</i> Морозівка 2, після видалення екземплярів з ознаками <i>Terricola</i> та <i>M. cf. agrestis</i>	34	2,5–2,8–3,1	0,1	32	60,8–67,8–76,6	3,8
<i>M. nivaloides</i> + <i>M. agrestis</i> , Меджибіж 1, нижній алювіальний цикл	3	2,7–2,8–2,9	0,1	4	49,8–56,0–60,7	4,6
<i>M. nivaloides</i> + <i>M. agrestis</i> , Меджибіж 1, верхній алювіальний цикл	3	2,5–2,9–2,7	0,1	3	46,5–49,5–54,9	2,3

Збори А. К. Маркової, також відомі як Озерне 2, очевидно, молодші за віком (в них, зокрема, присутні *M. gregalis* (Михайлеску *et al.* 1991), тоді як в зборах О. І. Крохмалю (1999) наявні більш архаїчні *M. gregaloides*. Те ж саме стосується і решток, визначених А. К. Марковою як *M. agrestis*. Індекс відносної довжини антероконіду, A/L (дуже поширений критерій визначення еволюційного рівня полівкових), обрахований нами на основі опублікованого К. Михайлеску *et al.* (1991) рисунка, дорівнює 56,7 %, що істотно вище, ніж середні значення A/L вивченої нами вибірки (53,7 %) (Крохмаль 2008), а також і вище 55 %, що вважається верхнім пороговим значенням для *M. nivaloides* (Rekovets & Nadachowski 1995).

Матеріал із Морозівки 2, визначений раніше як *M. arvalinus*, в цілому за LT4/LT5&L істотно відрізняється від *M. agrestis* з Кожі Гжбет і близький до *M. nivaloides*. Картину, однак, спотворює присутність в межах цієї вибірки досить численних *Terricola* (рис. 3, 3–8). Це крупні високосиметричні m1, часто — з масивною непарною петлею антероконіда, широко зливою з трикутниками. Вони значно більші за розмірами, ніж визначені раніше із цього ж місцезнаходження *Microtus (Terricola) arvalidens* (Rekovets & Nadachowski 1995). Передня стінка основних трикутників у цих екземплярів набагато сильніше відхиляється від нормалі до довгої осі зуба, а задня непарна петля як правило ширша, коротша, більш симетрична і розташована перпендикулярно до довгої осі зуба.

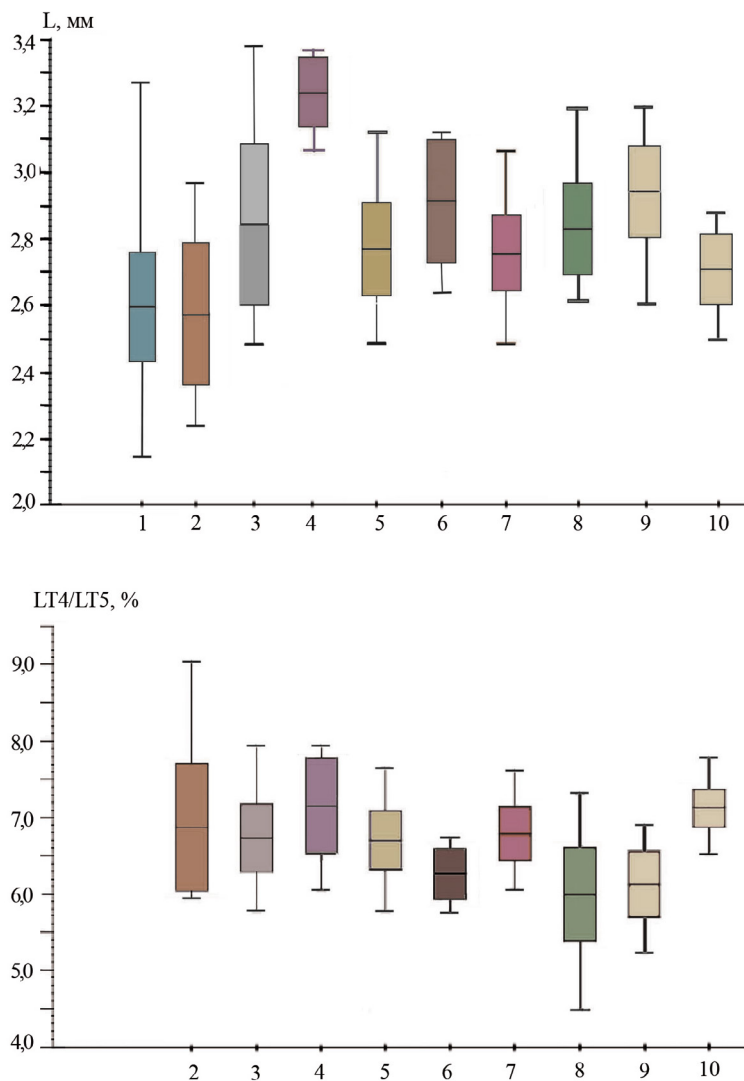


Рис. 4. Довжина (L, мм) та асиметрія трикутників (LT4/LT5) m1 «*M. nivaloides*» місцезнаходжень Озерне 2 та Морозівка 2 в порівнянні з деякими викопними та рецентними спорідненими і (або) морфологічно подібними формами: 1 — *M. nivaloides* Сомссіч 2 (Pazonyi et al. 2018); 2 — «*M. nivaloides*», Озерне 2, 3 — «*M. nivaloides*», Морозівка 2, вся вибірка; 4 — *Terricola* sp. Морозівка 2, раніше визначені як *M. nivaloides*; 5 — «*M. nivaloides*», Морозівка 2, після виключення крупних екземплярів з ознаками *Terricola*; 6 — «*M. cf. agrestis*», Морозівка 2, раніше визначені як *M. nivaloides*; 7 — «*M. nivaloides*», Морозівка 2, після виключення екземплярів з ознаками *Terricola* та «*M. cf. agrestis*»; 8 — *M. cf. agrestis* з Кожі Гжбет (Nadachowski 1985); 9 — *M. agrestis*, рецентні, Польща (Nadachowski 1984); 10 — *M. arvalis*, рецентні, Польща (Nadachowski 1984).

Fig. 4. Length (L, mm) and asymmetry of triangles (LT4/LT5) of m1 of «*M. nivaloides*» from Ozerne 2 and Morozivka 2 in comparison with some fossil and recent related and (or) morphologically similar forms: 1 — *M. nivaloides*, Somssich Hill 2 (Pazonyi et al. 2018); 2 — «*M. nivaloides*», Ozerne 2, 3 — «*M. nivaloides*», Morozivka 2, full sample; 4 — *Terricola* sp. Morozivka 2 (previously identified as *M. nivaloides*); 5 — «*M. nivaloides*», Morozivka 2, after excluding large specimens with characters of *Terricola*; 6 — «*M. cf. agrestis*», Morozivka 2 (previously identified as *M. nivaloides*); 7 — «*M. nivaloides*», Morozivka 2, after excluding specimens with characters of *Terricola* and «*M. cf. agrestis*»; 8 — *M. cf. agrestis* from Кожі Гжбет (Nadachowski, 1985); 9 — *M. agrestis*, recent, Poland (Nadachowski 1984); 10 — *M. arvalis*, recent, Poland (Nadachowski 1984).

loides», Morozivka 2, after excluding large specimens with characters of *Terricola*; 6 — «*M. cf. agrestis*», Morozivka 2 (previously identified as *M. nivaloides*); 7 — «*M. nivaloides*», Morozivka 2, after excluding specimens with characters of *Terricola* and «*M. cf. agrestis*»; 8 — *M. cf. agrestis* from Кожі Гжбет (Nadachowski, 1985); 9 — *M. agrestis*, recent, Poland (Nadachowski 1984); 10 — *M. arvalis*, recent, Poland (Nadachowski 1984).

Важливо, що моляри з подібною ж морфологією виявлені також в складі деяких інших вибірок викопного матеріалу (Nadachowski 1985; Luzi et al. 2019). А. Надаховський відмічає їх «пітимісні» риси, але відносить до *M. cf. agrestis* через розміри, набагато крупніші, ніж у *M. (Terricola) arvalidens* з Кожі Гжбет; а Е. Люці з співавторами, зазначаючи розміри, помітно крупніші, ніж у *M. arvalis* (*M. (T.) arvalidens* на тому етапі уже вимерли), робить акцент на високій симетричності цих молярів, і визначає їх, відповідно, як надзвичайно крупних *M. arvalis* (Luzi et al. 2019). Тут слід зазначити взагалі високу дисперсію LT4/LT5 у *Terricola*. Це відбувається тому, що за наявності «пітимісного злиття» вимірювання LT4/LT5 за А. Надаховським (1984) починає відображати не стільки ступінь симетрії, скільки характер цього злиття і втрачає точність. Для діагностики викопних *Terricola* ступінь асиметрії m1 виглядає перспективною діагностичною ознакою, але для них в подальшому потрібна буде нова схема оцінки цього показника.

Отже, ці крупні *Terricola* були нами вилучені з вибірки *M. nivaloides* Морозівки 2.

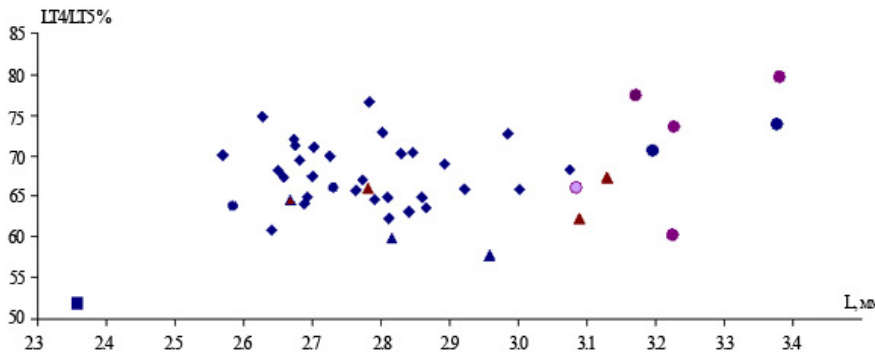


Рис. 5. LT4/LT5&L у «*M. nivaloides*» Морозівки 2 (вся вибірка). Крупними колами позначені крупні *Terricola*, меншими колами — моляри з ознаками *Terricola* із основної частини вибірки, трикутниками — моляри з відносно добре вираженими ознаками *M. agrestis* («*M. cf. agrestis*» в табл. 2

та рис. 3). *M. gregalis* позначений квадратом. Основна частина вибірки позначена ромбами.

Fig. 5. LT4/LT5 plotted against L in “*M. nivaloides*” from Morozivka 2 (full sample). Large circles indicate large *Terricola*, smaller circles — molars with some characters of *Terricola* from the main part of the sample, triangles — molars with relatively well-defined characters of *M. agrestis* (“*M. cf. agrestis*” in Table 2 and Fig. 4). *M. gregalis* is shown by a square. The main part of the sample is shown by rhombi.

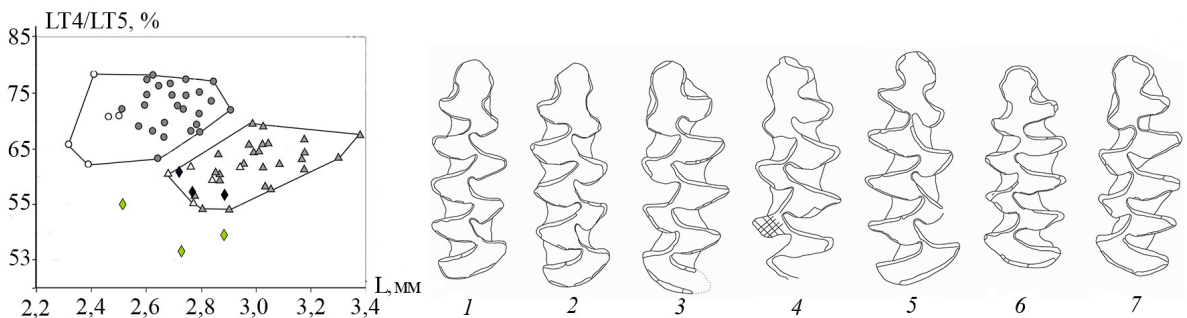


Рис. 6. LT4/LT5&L нових знахідок з Меджибожу 1, визначених раніше як *M. nivaloides* та *M. agrestis*, на фоні даних А. Надаховського (Nadachowski 1984) (1), і морфологія цих m1 (2–8): 2–5 — нижній алювіальний цикл; 6–8 — верхній алювіальний цикл.

Fig. 6. LT4/LT5 plotted against L of new findings previously identified as *M. nivaloides* and *M. agrestis* (Medzhybizh 1) on the background of the data of Nadachowski (1984) (1), and the morphology of these m1 (2–8) — lower alluvial cycle, 6–8 — upper alluvial cycle.

Менш однозначною є ситуація з дрібними молярами з ознаками *Terricola* (див. рис. 3, 9–10). За вивченими розмірними показниками вони лежать всередині основної сукупності *M. nivaloides* Морозівки 2 (рис. 5), вони нечисленні, і їх вилучення практично не впливає на показники вибірки. Остаточо вирішити ситуацію з їх діагностикою могло б вивчення мікроструктури емалі, а тим часом ми розглядаємо ці дрібні моляри в складі *M. nivaloides* (тим більше що і у *M. nivaloides* наявність пітимісного злиття не є чимось незвичайним).

«*M. cf. agrestis*» з Морозівки 2 за дослідженими розмірними показниками в середньому відповідають як рецентним *M. agrestis* так і *M. cf. agrestis* з Кожі Гжбет. Однак у екземплярів «*M. cf. agrestis*» з Морозівки 2 всі характерні для *M. cf. agrestis* Кожі Гжбет риси (високоасиметричні моляри, виразні відтягнуті кінці трикутників, типовий для *M. agrestis* морфотип антероконіду) виражені порівняно слабше або відсутні. Видалення із вибірки *M. nivaloides* Морозівки 2 екземплярів «*M. cf. agrestis*» (рис. 4, 7) практично не впливає на середні значення досліджених ознак, оскільки моляри з агрестідною морфологією становлять в Морозівці 2 незначну частину вибірки, тоді як будова, типова для *M. nivaloides* (як на рис. 3, 21–23) переважає. Крім того, наявна значна частина молярів з проміжною морфологією.

Створюється враження, що в Морозівці ми маємо справу з нівалоїдно-агрестідною палеопопуляцією в процесі становлення *M. agrestis*, але все ж ще приналежною до *M. nivaloides*. З тих

же міркувань віднесені до *M. agrestis* виявлені в Кожі Гжбет нівалоїдні морфотипи (Nadachowski 1985): спостережена ситуація з морфологічними змінами в лінії *M. nivaloides*–*M. agrestis* в часі практично паралельна до описаної А. Г. Малеевою (1987) динаміки частоти трапляння архаїчних/основних/прогресивних морфотипів при філетичному сценарії еволюції. У випадку Кожі Гжбет нівалоїдна будова була рідкісною (архаїчною), в випадку Озерного 2 і Морозівки 2 вона — основна (домінує), тоді як агрестойдна будова, основна в Кожі Гжбет, в Морозівці 2 становить нечисленну «прогресиву» групу.

Меджибіж. Зовсім інша картина спостерігається у вибірці Меджибожу 1 (рис. 6). Древніша її частина, виходячи з зовнішніх (якісних) ознак, включає моляри з морфологією *M. nivaloides* і *M. agrestis* в співвідношенні 1:1; відповідно, так вони і були раніше визначені (Нездолий 2019). Але за ступенем асиметрії $m1$ весь цей матеріал перевершує і Кожі Гжбет і рецентні популяції *M. agrestis*. Тобто, раніше установлена присутність *M. agrestis* у відкладах нижнього алювіального циклу (Rekovets *et al.* 2007; Рековець 2017) повністю підтверджується. Щодо описаних тут нових решток з верхнього алювіального циклу (рис. 6, 6–8), їх приналежність до *M. agrestis* тим більше не викликає сумнівів — у всіх цих екземплярів морфологія максимально типова для даного виду. Однак в розмірних показниках ($LT4/LT5$ і L) спостерігаються особливості, варті уваги.

По-перше, $m1$ *M. agrestis* Меджибожу 1 високо асиметричні (тобто, їх значення $LT4/LT5$ дуже низькі, особливо в відкладах верхнього алювіального циклу — вони навіть більш асиметричні, ніж досліджені А. Надаховським польські рецентні популяції, де нижній ліміт $LT4/LT5$ дорівнює 50,8 %, проти 46,5 в Меджибожі 1). По-друге, вони дрібні, тоді як більшість дослідників сходяться на тому, що в середньому *M. agrestis* крупніші в порівнянні і з *M. nivaloides* і з *M. arvalis*. На нашу думку, ці дві особливості взаємопов'язані.

У *M. agrestis* $LT4/LT5$ позитивно корелює з довжиною $m1$ (Nadachowski 1984), так що зниження розмірів в певній вибірці призведе до зменшення величини $LT4/LT5$, і відповідно, до зростання асиметрії. На всіх графіках, наведених А. Надаховським (1984), зокрема і на тому, що приведений тут на рис. 2 та рис. 6, популяції *M. agrestis* чітко відрізняються в цьому відношенні від *M. arvalis*, у яких подібного кореляційного зв'язку немає. А довжина $m1$ у *M. agrestis*, в свою чергу, знаходяться в тісному зв'язку з доступністю вологи (Luzi *et al.* 2017; 2019), а саме, потреби в воді при збільшенні температури у дрібних екземплярів *M. agrestis* зростають тільки в незначній мірі, а у крупних особин — набагато сильніше. Тобто, аридизація клімату, що відбулася в час між відкладанням алювію нижнього і верхнього циклів Меджибожу 1 (Rekovets *et al.* 2007; Матвіїшина & Кармазиненко 2014; Рековець 2017), спричинила сильний селективний тиск на користь найбільш дрібних особин; одночасно асиметрія $m1$ підвищилася, а значення $LT4/LT5$, відповідно, знизилися.

Висновки

Відповідь на основне питання, поставлене в даній роботі — чи не містять ранньосингільські українські вибірки, раніше визначені як *M. arvalinus* = *M. nivaloides*, ранніх *M. agrestis* — ні, не містять.

Вибірка Озерного 2, раніше визначена як *M. arvalinus* (тут — *M. nivaloides*), вірогідно, включає незначну домішку іншовидових форм, але в цілому відповідає діагнозу *M. nivaloides*.

Матеріал із Морозівки 2 включає крупних, відмінних від *M. (Terricola) arvalidens* представників *Terricola*, таксономічне положення яких ще має бути з'ясовано (7 екз.); *M. gregalis* (1 екз.); *M. nivaloides* (40 екз.). В склад цих *M. nivaloides* ми включили і 6 екз. з агрестойдними ознаками $m1$. Підстави для того, щоб розглядати цих «*M. cf. agrestis*» як частину спектру морфологічної мінливості *M. nivaloides*, наступні: серед $M1-2$ із Морозівки 2 немає жодного екземпляру з агрестойдними додатковими петлями; ці екземпляри за ступенем вираженості агрестойдних ознак (асиметрія $m1$, відтягнуті верхівки основних трикутників, присутність типового для

M. agrestis морфотипу) поступають до полівкам із Кожі Гжбет або сучасним *M. agrestis*; вони не виявляють характерної для *M. agrestis* негативної кореляції між довжиною m1 і посиленням асиметрії цього зуба; а крім того, становлять незначну частину вибірки. Таким чином, в Морозівці 2 ми маємо справу з нівалоїдно-агрестоїдною палеопопуляцією в процесі становлення *M. agrestis*, але все ж ще приналежною до *M. nivaloides*.

Підтвердилася поява *M. agrestis* на території України в завадівський час (MIS 11, Меджибіж 1, нижній і верхній алювіальний цикл). Можливо, на Побужжі процес виокремлення *M. agrestis* відбувався з більшою швидкістю, ніж на південній периферії ареалу виду, в Північному Причорномор'ї (Озерне 2, Морозівка 2).

Загалом спостережена ситуація з морфологічними змінами в лінії *M. nivaloides* — *M. agrestis* в часі практично паралельна до описаної А. Г. Малеевою (1987) динаміки частоти трапляння архаїчних/основних/прогресивних морфотипів при філетичному сценарії еволюції. Єдиною відмінною від сценарію А. Г. Малеевої є те, що процес іде з різною швидкістю в різних частинах ареалу. Так, в Північному Причорномор'ї — з сильним запізненням по відношенню до території Західної Європи (Кожі Гжбет та Мізенхайм 1) і з дещо меншим запізненням по відношенню до територій Східної Європи, розташованих північніше (Рибна Слобода, Смоленський Брід і Нярявай-2). В Приазов'ї даний процес взагалі не відбувся, хоча Приазов'я також становило частину ареалу предкового виду.

Причини спостережених регіональних відмін в швидкості становлення *M. agrestis*, можна пояснити на основі результатів, отриманих Е. Люці з співавторами (Luzi *et al.* 2017, 2019): на відміну від *M. arvalis*, у *M. agrestis* потреби в воді при збільшенні температури набагато сильніше зростають у крупних особин, що спричиняє селективний тиск в бік здрібніння розмірів. Відповідно, в плейстоцені зволоження клімату супроводжується збільшенням розмірів у *M. agrestis*, а посушливі періоди, навпаки, зменшенням (Luzi *et al.* 2017, 2019). Клімат же Східної Європи взагалі і за будь якої фази кліматичного циклу відносно посушливий, особливо ж — на півдні.

Так, хоча в Меджибожі 1 ситуація із зволоженістю була в цілому порівняно сприятлива, при переході до верхнього алювіального циклу, що супроводжувався явним остепнінням території (Rekovets *et al.* 2007; Матвіїшина & Кармазиненко 2014; Рековець 2017), *M. agrestis* зменшуються в розмірах до мінімальних значень. Подібне здрібніння на території Західної Європи зафіксоване тільки при переході до MIS 4 (Luzi *et al.* 2019); а це, в більш поширеній термінології — «вюрм», «валдай» — перехід до останнього великого зледеніння, з суворим, виразно аридним кліматом, значно відмінним від середньоплейстоценового.

Очевидно, що зменшення розмірів з метою оптимізації водного обміну рано чи пізно вступає в конфлікт з іншими потребами організму (конкурентною успішністю, терморегуляцією, тощо) і стає неадаптивним, що і уповільнило становлення *M. agrestis* на півдні. З цих же причин і архаїчні *M. nivaloides* на півдні України зникають набагато пізніше, ніж в Західній та Центральній Європі і на півночі Східної Європи.

Наявність вибірок з морфологією, перехідною від *M. nivaloides* до *M. agrestis* (в нашому випадку це Морозівка 2) свідчить, що більш вірогідний шлях проникнення *M. agrestis* на територію України — процеси філетичної еволюції просто на місці, а не експансія.

Подяки

Ця робота є внеском у виконання проекту INQUA 1606P. Автори щиро дякують співробітникам відділу палеонтології ННПМ НАНУ за сприяння в роботі з фондами відділу. Велика подяка також А. Надаховському та А. К. Марковій за корисні поради і плідне обговорення даної роботи.

Література

- Бородин, А. В. 2009. *Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен-современность)*. УрО РАН, Екатеринбург, 1–100. [Borodin, A. V. 2009. *A diagnostic guide to teeth of Arvicolines of the Urals and Western Siberia (Late Pleistocene-modern time)*. Ural Branch of the Russian Academy of Sciences Publishing, Yekaterinburg, 1–100. (In Russian)]
- Вознячук, Л. Н., О. П. Кондратене, А. Н. Мотузко. 1984. О новых находках фаун лихвинских мелких млекопитающих Прибалтики и сопредельных районов. *Палеогеография и стратиграфия четвертичного периода Прибалтики и сопредельных районов*. Вильнюс, 105–121. [Wozniachuk, L. N., O. P., Kondratene, A. N. Motuzko. 1984. New finds of the fauna of Likhvin small mammals of the Baltic states and adjacent areas. *Paleogeography and stratigraphy of the Quaternary period of the Baltic states and adjacent regions*. Vilnius, 105–121. (In Russian)]
- Громов, И. М., И. Я. Поляков. 1977. *Полевки (Microtinae)*. Наука, Ленинград, 1–504. (Серия: Фауна СССР; Том 8, вып. 3). [Gromov, I. M., I. I. Polyakov. 1977. *Voles (Microtinae)*. Nauka, Leningrad, 1–504. (Series: Fauna of the USSR; Vol. 8, Is. 3). (In Russian)]
- Загороднюк, И. В. 1993. Таксономия и распространение серых полевок (Rodentiformes: Arvicolini) фауны Украины. В кн.: В. А. Топачевский (ред.). *Млекопитающие Украины*. Наукова думка, Киев, 63–76. [Zagorodniuk, I. V. 1993. Taxonomy and distribution of the gray voles (Rodentiformes: Arvicolini) in Ukraine. In: Topachevsky, V. A. (Ed.). *Mammals of Ukraine*. Naukova Dumka. Kyiv, 63–76. (In Russian)]
- Кочев, В. А. 1986. Видовые критерии моляров *M. M. agrestis*, *M. arvalis*, *M. oeconomus*, *M. gregalis*, *M. middendorfi*, *M. hyperboreus*. *Вестник зоологии*, 3: 40–45. [Kochev, V. A. 1986. Species criteria of molars *M. M. agrestis*, *M. arvalis*, *M. oeconomus*, *M. gregalis*, *M. middendorfi*, *M. hyperboreus*. *Vestnik zoologii*, 3: 40–45. (In Russian)]
- Крохмаль, А. И. 1999. Стратиграфия и корреляция древнеэвксинских отложений Северо-Западного Причерноморья по микротериологическим данным. *Геологический журнал*, 1 (287): 81–86. [Krokhmal, A. I. 1999. Stratigraphy and correlation of Ancient Euxin sediments of North-west Black sea region by microtheriological data. *Geologichnyy zhurnal*, 1 (287): 81–86. (In Russian)]
- Крохмаль, О. І. 2008. Морфометричні показники будови перших нижніх кутніх зубів норичь з відкладів раннього та середнього плейстоцену України. *Біостратиграфічні основи побудови стратиграфічних схем фанерозою України*. ІГН НАН України, Київ, 313–319. [Krokhmal, A. I. 2008. Morphometric indicators of the structure of the first lower angular teeth of fistulas from the deposits of the Early and Middle Pleistocene of Ukraine. *Biostratigraphic bases of construction of stratigraphic schemes by the Phanerozoic of Ukraine*. IGS NAS of Ukraine, Kyiv, 313–319. (In Ukrainian)]
- Крохмаль, А. И., Л. И. Рековец. 2010. *Местонахождения мелких млекопитающих плейстоцена Украины и сопредельных территорий*. LAT&K, Киев, 1–330. [Krokhmal, A. I., L. I. Rekovets. 2010. *Locations of Pleistocene small mammals of Ukraine and adjacent territories*. LAT & K, Kyiv, 1–330. (In Russian)]
- Малева, А. Г. 1987. *Мелкие млекопитающие (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia, Carnivora) в фаунах позднего антропогена (палеофаунистические и микро-эволюционные аспекты анализа ископаемых остатков)*: Автореферат дис. ... докт. биол. наук. Институт экологии растений и животных, Свердловск, 1–31. [Maleeva, A. G. 1987. *Small mammals (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia, Carnivora) in the fauna of the late anthropogen (paleofaunistic and micro-evolutionary aspects of the analysis of fossil remains)*. Abstract of the thesis doct. biol. sciences. Institute of Plant and Animal Ecology, Sverdlovsk, 1–31. (In Russian)]
- Маркова, А. К. 2017. Европейские фауны мелких млекопитающих второй половины среднего плейстоцена: видовой состав, распространение, корреляции. *Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода*, 75: 11–33. [Markova, A. K. 2017. European faunas of small mammals in the second half of the Mid-Pleistocene: species spectra, spatial distribution, correlation. *Bulletin of comission for study of the quarternary*, 75: 11–33. (In Russian)]
- Матвіїшина, Ж. М., С. П. Кармазиненко. 2014. Результати палеопедологічних досліджень четвертинних відкладів палеолітичного місцезнаходження Меджибіж. В кн: В. М. Степанчук (ред.). *Місцезнаходження Меджибіж і проблеми вивчення нижнього палеоліту Східноєвропейської рівнини*. Меджибіж, Тернопіль, Київ, 49–69. [Matviishina, J. M., S. P. Karmazinenko. 2014. Results of paleopedological researches of Quaternary deposits of Paleolithic location Medzhybizh. In: V. S. Stepanchuk (Ed). *The location of Medzhybizh and the problems of studying the Lower Paleolithic of the Eastern European Plain*. Medzhybizh, Ternopil, Kyiv, 49–69. (In Ukrainian)]
- Михайлеску, К. Д., А. К. Маркова, А. Л. Чепалыга, Р. Я. Арап, А. Л. Коваленко. 1991. Биостратиграфия опорного разреза (лектостратотипа) древнеэвксинских отложений у с. Озерное. *Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода*, 60: 29–39. [Mihaylescu, K. D., A. K. Markova, A. L. Chepaluga, R. Ya. Arap, A. L. Kovalenko. 1991. Biostratigraphy of the key section (lectostratotype) of ancient euximian deposits near Ozemoye. *Bulletin of Commission for Study of the Quarternary*, 60: 29–39. (In Russian)]
- Рековец, Л. І. 2017. Дрібні ссавці місцезнаходження Меджибіж з плейстоцену України. *Праці Теріологічної школи*, 15: 35–48. [Rekovets, L. I. 2017. Pleistocene small mammals from the Medzhybizh locality in Ukraine. *Proceedings of the Theriological School*, 15: 35–48. (In Ukrainian)]

- Baca, M., D. Popović, K. Baca, A. Lemanik, K. Doan, I. Horáček, E. Crégut-Bonnoure. 2020. Diverse responses of common vole (*Microtus arvalis*) populations to Late Glacial and Early Holocene climate changes — Evidence from ancient DNA. *Quaternary Science Reviews*, **233**: 1–13.
- Baca, M., D. Popović, A. Lemanik, K. Baca, I. Horáček, A. Nadachowski. 2019. Highly divergent lineage of narrow-headed vole from the Late Pleistocene Europe. *Scientific reports*, **9** (1): 1–10.
- Koenigswald, W. van. 1980. Schelzstruktur und Morphologie in den Arvicolidae (Rodentia). *Abh. Sencenb. Naturforsch. Frankfurt am Main*, **146**: 1–129.
- Kolfschoten, T. van, E. Turner. 1996. Early Middle Pleistocene mammalian faunas from Kärlich and Miesenheim I and their biostratigraphical implications. In: C. Turner (red.). *The Early Middle Pleistocene in Europe*. Balkema, Rotterdam, 227–253.
- Kowalski, K., 2001. Pleistocene Rodents of Europe. *Folia Quaternaria*, **72**: 1–389.
- Lissovsy, A. A., A. A. Kadetova, E. V. Obolenskaya. 2018. Morphological identification of the East Asian voles *Alexandromys* species (Rodentia, Cricetidae) of Russia and neighboring territories. *Biology Bulletin*. MAIK Nauka, **45** (8): 872–883.
- Luzi, E., J. M. López-García, R. Blasco, F. Rivals, J. Rosell. 2017. Variations in *Microtus arvalis* and *Microtus agrestis* (Arvicolinae, Rodentia) dental morphologies in an archaeological context: the case of Teixoneres Cave (Late Pleistocene, North-Eastern Iberia). *Journal of Mammalian Evolution*, **24** (4): 495–503.
- Luzi, E., P. Pazonyi, J. M. López-García. 2019. The influence of climate on morphometric traits of fossil populations of *Microtus arvalis* and *M. agrestis* from the Carpathian Basin, northern Hungary. *Lethaia*, **52** (1): 123–132.
- Markova, A. K., T. van Kolfschoten. 2012. Middle Pleistocene small mammal faunas of Eastern and Western Europe: chronology, correlation. *Geography, environment, sustainability*, **5** (4): 17–23.
- Markova, A. K., A. Yu. Puzachenko. 2016. The European small mammal faunas related to the first half of the Middle Pleistocene. *Quaternary International*, **420**: 378–390.
- Markova, A. K., A. Y. Puzachenko. 2018. Middle Pleistocene small mammal faunas of Europe: evolution, biostratigraphy, correlations. *Geography, Environment, Sustainability*, **11** (3): 21–38.
- Maul, L. C., S. A. Parfitt. 2010. Micromammals from the 1995 Mammoth Excavation at West Runton, Norfolk, UK: Morphometric data, biostratigraphy, and taxonomic reappraisal. *Quaternary International*, **228**: 91–115.
- Nadachowski, A. A. 1984. Taxonomic value of anteroconid measurements of m1 in common and field voles. *Acta Theriologica*, **29** (10): 123–127.
- Nadachowski, A. 1985. Bicharian voles (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) from Kozi Grzhibiet (Central Poland). *Acta Zool. Cracow*, **29** (2): 13–28.
- Nadachowski, A. 1990. Comments on variation, evolution and phylogeny of *Chionomys* (Arvicolidae). In: O. Fejfar, W-D. Heinrich, (Eds.). *International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Geological Survey, Prague, 353–368.
- Navarro, N., S. Montuire, R. Laffont, E. Steimetz, C. Onofrei, A. Royer. 2018. Identifying past remains of morphologically similar vole species using molar shapes. *Quaternary*, **1** (3): 1–20.
- Pazonyi, P., A. Virág, J. Podani, J. Pálffy. 2018. *Microtus* (*Microtus*) *nivaloides* from the Somssich Hill 2 site (southern Hungary): An Early Pleistocene forerunner of modern 'true' *Microtus* voles revealed by morphometric analyses. *Quaternary International*, **481**: 1–14.
- Petrova, T. V., A. S. Tesakov, Y. M. Kowalskaya, N. I. Abramson. 2016. Cryptic speciation in the narrow-headed vole *Lasiopodomys* (*Stenocranius*) *gregalis* (Rodentia: Cricetidae). *Zoologica Scripta*, **45** (6): 618–629.
- Rekovets, L., A. Nadachowski. 1995. Pleistocene voles (Arvicolidae) of the Ukraine. *Paleontologia i evoliúció*, **28–29**: 145–246.
- Rekovets, L., A. Chepalyga, V. Povodyrenko. 2007. Geology and mammalian fauna of the Middle Pleistocene site, Medzhybozh, Ukraine. *Quaternary International*, **160** (1): 70–80.
- Rekovets, L. I., O. M. Kovalchuk. 2017. Phenomenon in the evolution of voles (Mammalia, Rodentia, Arvicolidae). *Vestnik zoologii*, **51** (2): 99–110.
- Reichstein, H., D. Reise. 1965. Zur Variabilität des Molaren-Schmelzschlingenmusters der Erdmaus. *Microtus agrestis* (L.). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **30**: 36–47.