

УДК [569.72(118.21)](177.7)

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ПОЗДНЕМИОЦЕНОВОЙ ФАУНЫ КОПЫТНЫХ И ХОБОТНЫХ СЕВЕРНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

Е. Л. Короткевич

(Институт зоологии АН УССР)

Сведения о палеогеографических изменениях, происходивших в позднем неогене в Северном Причерноморье и прилегающих к нему областях, и о стратиграфии континентальных неогеновых отложений этого региона можно получить, изучая гиппарионовую фауну. Состав гиппарионовой фауны изменялся в связи с изменениями условий среды обитания основных ее представителей. Анализируя видовой состав животных (в основном копытных и хоботных), время существования этой фауны, начиная с появления характерных ее представителей — гиппарионов и до смены их новыми, обычно более специализированными формами, можно разбить на несколько этапов.

Первый этап, наиболее древний, отражают среднесарматские местонахождения юга Украины и Молдавии. Для этого этапа характерно развитие таких типичных представителей гиппарионовой фауны, как роды: динотерий (*Deinotherium*), шеролофодон (*Choerolophodon*), гиппарион (*Hipparion*), ацератерий (*Aceratherium*), дицероринус (*Dicerorhinus*), палеотрагус (*Palaeotragus*, подрод ахтиария — *Achtiaria*), и отсутствие газелей (*Gazella*, *Procapra*), безрогих носорогов-хилотериев (*Chilotherium*), жираф-самотериев (*Samotherium*), а также наличие реликтов среднемиоценовой фауны — анхитерия (*Anchitherium*) из местонахождения с. Желтокаменки Днепропетровской обл., лагомерикса (*Lagomeryx*) из Севастополя и Молдавии, дикроцеруса (*Dicrocerus*), шизохеруса — *Schizochoeus* (средний сармат Молдавии). Как известно, анхитериевая фауна развивалась во влажных лесистых биотопах и названные ее представители сохранились до среднего сармата, вероятно, лишь в отдельных, благоприятных для их обитания, районах. Находки в с. Желтокаменке (Підоплічко, 1956), Севастополе (Борисяк, 1914), селах Калфе и Варнице (Лунгу, 1968) отражают различные экологические группировки позвоночных животных первого этапа развития фауны. Так, в с. Желтокаменке, с. Калфе и среднесарматских местонахождениях нижнего стратиграфического уровня (по Лунгу, 1968а) преобладают остатки обитателей увлажненных лесных биотопов; а в Севастополе и Молдавии — Варница и другие местонахождения верхнего стратиграфического уровня среднего сармата заметное место занимают остатки обитателей лесостепных (саванных) биотопов.

Для второго этапа развития фауны характерны в основном животные позднесарматских фаун, остатки которых найдены в местонахождениях Эльдара, г. Берислава, сел Великой Михайловки, Юрьевки и Старой Кубанки (Борисяк и Беляева, 1948; Підоплічко, 1956; Підоплічко, 1970; Короткевич, 1970). В это время продолжают развиваться типичные представители гиппарионовой фауны, но полностью исчезают архаические формы (анхитерий, лагомерикс, дикроцерус, шизохерус). Появляются новые роды: тетраллофодон (*Tetralophodon*), микростоникс (*Microstonyx*), хилотерий, самотерий, прокапреолус (*Procapreolus*), газель (*Gasella*), прокапра (*Procapra*). Антилопы-трагоцерусы представлены

двумя формами. Жирафы-палеотрагусы и появившиеся в позднем сармате газели и хилотерии отличаются примитивными особенностями строения черепа и конечностей. Основными компонентами этой фауны были обитатели влажных залесенных, возможно, приречных (типа плавней) биотопов: хилотерии, мастодонты, микростониксы. Учитывая преобладание хилотериев, фауны г. Берислава и с. Старой Кубанки скорее можно было бы назвать хилотериевыми, чем гиппарионовыми. Однако появление в то же время газелей и самотериев свидетельствует о становлении лесостепных (саванных) группировок (с. Тягинка, с. Юрьевка). Ко второму этапу, вероятно, следует отнести фауну с. Гребеников, геологический возраст которой до последнего времени определялся ранним мэотисом, и с. Новоукраинки. Л. К. Габуния (1959), изучая гиппарионов юга СССР, относит костеносные слои гребениковского местонахождения к самым низам мэотиса, причем не исключает возможности того, что они относятся к еще более древнему позднесарматскому возрасту. Руководящими видами этой фауны были *Hipparion giganteum* Gromova (Громова, 1952) и *H. gromovae* Gabunia (Габуния, 1959). Формы, очень близкие к названным видам гиппарионов, обнаружены нами в новом местонахождении гиппарионовой фауны у с. Новоукраинки Одесской обл. (Короткевич, 1961). Сходство фаун с. Гребеников и с. Новоукраинки подтверждает и систематическая принадлежность трагоцеруса (*Tragocerus*), газелей, хилотерия и других животных, что дает основание считать эти фауны одновозрастными. Захоронения их связаны с широко развитыми в южных областях СССР зеленовато-сизыми суглинками прибрежно-континентального характера, геологический возраст которых до последнего времени определялся мэотисом. Изучение кубанской фауны позволяет уточнить геологический возраст указанных фаун. Захоронение у с. Старая Кубанка (Одесская обл.) прибрежно-морского характера, кости животных здесь залегают в плотных метаморфизированных известняках, включающих мелкие мактры, по размерам отличающиеся от позднесарматских *Maestra caspia*, *M. bulgarica*. Г. И. Молякко (устное сообщение) определяет возраст захоронения концом позднего сармата. По видовому составу все три фауны очень близки, если не тождественны, что дает основание считать их и одновозрастными. В состав этих фаун входят роды, общие с типичными позднесарматскими — хилотерии, гиппарионы, газели, прокапы, но представлены они другими видами — *Chilotherium schlosseri*, *Gasella schlosseri*, *Procapra deperdita*, *Hipparion giganteum*, *H. gromovae* и промежуточные формы палеотрагин. Среди бугорчатозубых мастодонтов тетралофодон преобладает над шеролофодонами. Близки по видовому составу трагоцерусы, протрагеляфусы (*Protragelaphus*), палеориксы (*Palaeoryx*).

Однако и в начале этого этапа, и на последних стадиях его развития в составе фаун преобладают обитатели увлажненных приречных залесенных биотопов (Короткевич, 1972). Об этом свидетельствует изучение местонахождений Гребеников, Новоукраинки, Старой Кубанки, тафономические особенности которых в определенной степени отражают естественные биоценозы того времени. Выводы основывались на соотношении остатков растительноядных животных в отмеченных местонахождениях. Подсчет проводили по одноименным костям скелета, преобладающим в захоронении.

Третий этап отражают мэотические местонахождения. Тафоценозы мэотической фауны в районе Северного Причерноморья довольно обычны и многочисленны. Они связаны в основном с прибрежно-континентальными литологически сходными, возможно, разновозрастными отложениями, до последнего времени палеонтологически слабо изученными.

Биостратиграфическое расчленение толщ прибрежно-континентальных отложений данного района можно провести на основании результатов исследования гиппарионовой фауны юга СССР, проведенных в последнее десятилетие.

Особенность третьего этапа развития гиппарионовой фауны исследуемой территории — отсутствие или крайняя малочисленность в ее составе представителей родов: шеролофодон, хилотерий, газель, анкилотерий (*Ancylotherium*), обычных в позднем сармате и обитавших (за исключением газели) в более влажных залесенных биотопах. В это время многочисленны и, вероятно, достигают расцвета гиппарионы, ацератерии, палеотрагусы, самотерии, олени-цервавитусы (*Cervavitus*), газели-прокапры. Некоторые из них достигли определенной, довольно высокой степени специализации и хорошо приспособились к обитанию в лесостепных (саванных) биотопах, например *Palaeotragus roueni*. Характерной особенностью белкинского трагоцеруса было появление слоя цемента на коренных зубах, свидетельствующее об усилении приспособлений к питанию более грубой, травянистой растительностью. К этому времени относится и *Hipparion moldavicum* и близкие к нему формы, обнаруженные в составе фаун с. Новоелизаветовки (Алексеев, 1915), сел Белки и Старокондакова (Короткевич, 1971), с. Тараклии и ряда других мезотических местонахождений юга Украины и Молдавии (Борисяк, Беляева, 1948). Возможно, что указанные захоронения после детального изучения видового состава придется разделить по геологическому возрасту на две группы.

Таким образом, в мэотисе заметно уменьшается количество видов и численность животных лесистых биотопов, дальнейшее развитие получают, даже достигают расцвета, обитатели лесостепных (саванных) и степных ландшафтов. И по количеству видов, и по численности эти животные превосходят обитателей лесных биотопов. В конце мэотиса в составе гиппарионовой фауны намечаются определенные изменения. В захоронениях этого времени не найдены остатки жираф, оленей-цервавитусов, малочисленны находки мастодонтов. Одновременно с появившимися новыми видами носорогов, газелей, ископаемых косуль существуют микроstonиксы, некоторые мастодонты, трагоцерусы.

К захоронениям этого времени следует отнести местонахождения у с. Тудорова (правый берег р. Днестра) и у хут. Черевичного (левый берег Хаджибейского лимана). Исходя из приуроченности костеносного горизонта Тудорова к верхам мэотиса, некоторых особенностей видового состава животных, отличия условий их захоронения от таковых других местонахождений, Л. К. Габуния (1959) определяет геологический возраст позвоночных Тудорова, как позднемэотический, допуская возможность еще более молодого возраста. Он описывает из Тудорова новый вид гиппариона — *Hipparion tudorovense* сравнительно небольших размеров, имеющий довольно широкие копыта и строение зубов, свидетельствующее о приспособленности его к обитанию в засушливой обстановке. Кроме того, он здесь нашел крупную форму гиппариона *Hipparion* sp., отличавшегося от *H. tudorovense* мелкой удлиненой предглазничной впадиной и рядом других признаков, и высказал предположение о принадлежности ее к нижнему костеносному горизонту. Идентичные виды гиппарионов обнаружены нами у хут. Черевичного, что позволило уточнить геологический возраст этого местонахождения, установить одновозрастность отмеченных видов. Мы уточнили также видовые признаки *Hipparion* sp. и готовим его описание в качестве нового вида.

Кроме того, в Тудорове и Черевичном найдены гиена — *Hyaena eximia*, мастодонт — *Mastodon* sp., ацератерий — *Aceratherium incisivum*.

A. simplex (последний описан В. И. Крокосом, 1916 как новый вид), гигантская свинья — *Microstonyx major*, и палеорикс — *Palaeoryx majori*. *Tragocerus amaltheus*, указанный для Тудорова, в Черевичном пока не обнаружен. Газель из Черевичного отличается от видов, известных из Северного Причерноморья, заметно более длинными рогами и рядом особенностей строения черепа и зубов. Из Тудорова описаны *Gazella deperdita*, *G. deperdita* var. *caprina*.

Таким образом, общее направление изменений климатических и ландшафтных условий — возрастание сухости климата, распространение полуоткрытых лесостепных (саванных), а позже и открытых степных пространств — четко прослеживается по этапам развития гиппарионовой фауны юга СССР от среднего сармата до позднего мэотиса и плиоцена. Отмеченная выше экологическая разнородность позвоночных из тафоценозов различного возраста в основном отражает палеобиоценотические и ландшафтные особенности позднего миоцена.

Те же изменения ландшафтно-климатических условий Северного Причерноморья можно проследить и по фаунистическим и эволюционным изменениям отдельных групп копытных (гиппарионы, газели). Так, наряду с другими особенностями фауны среднего сармата можно указать на отсутствие в ее составе газелей. В позднем же сармате и раннем мэотисе в Северном Причерноморье были благоприятные условия для обитания двух родов газелей, возможно, даже приуроченных к различным биоценозам — *Gazella schlosseri*, *Procapra deperdita*. Развитие в среднем мэотисе более открытых саванных или даже полустепных, а затем, предположительно, и мозаичных степных пространств, вероятно, послужило причиной исчезновения *Gazella schlosseri*. Она оказалась менее приспособленной к изменившейся природной обстановке, чем представители рода *Procapra*, и, не выдержав конкуренции с ними, была вытеснена из данного района. Газели рода *Procapra* в позднем миоцене (конец мэотиса) достигли расцвета, они были широко распространены и преобладали над другими парнопылыми. Ареал их не был ограничен отдельными областями Восточной и Центральной Азии, как у современных его представителей рода, а простирался далеко на запад, включая южные районы Европы. Следует сказать, что встречающиеся в Монголии дзерен (*Procapra gutturosa*) и джейран (*Gasella subgutturosa*) являются в определенной степени конкурирующими видами, хотя ареалы их почти не перекрываются. Как пишет А. Г. Банников (1954), в Монголии все равнинные степи на востоке заняты дзереном — типичным обитателем зональных степей. Джейран обитает в более опустыненных районах, которых избегает дзерен, и наиболее обычен в зоне пустыни, где дзерен совсем отсутствует. В то же время в Туркестане (Северцов, 1953) дзерена нет, а джейран занимает не только горные, пустынные, но и степные станции. Вероятно, подобные конкурентные отношения были и между ископаемыми представителями газелей родов *Procapra* и *Gazella* в позднем миоцене. Но в отличие от современных неогеновые прокапры, по-видимому, были приспособлены к обитанию в более сухих остепненных биотопах по сравнению с таковыми заселенными газелями.

Отметим, что сопоставлять гиппарионовую фауну Северного Причерноморья и сопредельных территорий Европы и Азии по видовому составу газелей сложно, т. к. газели из большинства позднемиоценовых отложений определены в основном по фрагментарным остаткам, видовая принадлежность которых или не установлена, или они отнесены к видам, описанным из классических местонахождений гиппарионовой фауны Греции (Пикерми) и Франции (Монт-Леберон).

Большого внимания заслуживают также плиоценовые позвоночные Северного Причерноморья. Однако палеонтологические данные, касающиеся раннего плиоцена Северного Причерноморья, очень скудны.

Из понтических отложений г. Одессы в настоящее время известны (не считая сравнительно многочисленных находок костей рыб и черепях) единичные остатки птиц и млекопитающих. Из последних интересны гиппарион, видовая принадлежность которого еще не установлена, и верблюд, близкий к американским гигантокамелусам — *Gigantocamelus* (Свистун, 1971). Верблюды являются хорошим индикатором природной обстановки. Появление этой группы мозолоногих в начале плиоцена и дальнейшее развитие их свидетельствует об определенной аридизации климата, появлении мозаичных пустынных ландшафтов. В среднем плиоцене в отдельных районах юга УССР были благоприятные условия и для обитания тапиров (*Tapirus arvernensis*), мунтжаков *Cervulinae* гребнезубых мастодонтов (*Zygalophodon*), свиньи-пропотамохеруса (*Pro-*

Основные этапы развития гиппарионовой фауны на территории Северного Причерноморья и их эколого-фаунистическая характеристика

Геологический возраст	Этап	Местонахождение	Фаунистический комплекс	Фаунистическая характеристика	Экологическая характеристика
Средний сармат	I	с. Желтокаменка, с. Калфа и др., г. Севастополь, с. Варница и др.	Желтокаменский	Имеются реликтовые формы: <i>Anchitherium</i> , <i>Schizochocerus</i> , <i>Lagomeryx</i> , <i>Dicrocerus</i> . Развиваются типичные роды гиппарионовой фауны: <i>Choerolophodon</i> , <i>Deinotherium</i> , <i>Dicerorhinus</i> , <i>Aceratherium</i> , <i>Hipparion</i> , <i>Palaeotragus</i> (<i>Achtiaria</i>).	На ранних стадиях развития фауны преобладают обитатели влажных лесных биотопов, на поздних — намечается развитие обитателей более сухих лесостепных (саванных).
		г. Берислав, с. Тягинка, с. Юрьевка, с. Старая Кубанка, с. Новоукраинка, с. Гребеники	Бериславский	Реликтовых форм нет. Появляются новые роды: <i>Tetralophodon</i> , <i>Ancylotherium</i> , <i>Microstonyx</i> , <i>Samootherium</i> , <i>Procacpreolus</i> , <i>Gazella</i> , <i>Procacpra</i> , <i>Protragelaphus</i> , <i>Palaeoryx</i> . На поздних стадиях этапа появляются новые виды: <i>Chilotherium schlosseri</i> , <i>Hipparion gromovae</i> , <i>H. giganteum</i> , <i>Gazella schlosseri</i> , <i>Procacpra perdita</i> .	В большинстве фаун этого комплекса преобладают обитатели увлажненных биотопов, возможно, типа плавней. Хилотерий составляют свыше 30%, а вместе с мастодонтами анкилотерием, микростониксами ахтириями — свыше 50—60% всех растительноядных млекопитающих.
Мэотис	III	с. Новоелизаветовка, с. Тараклия, с. Белка, с. Старокондаково, с. Тудорово, хут. Черевичный и др.	Хаджибейский	Исчезают или крайне малочисленны <i>Choerolophodon</i> , <i>Chilotherium</i> , <i>Ancylotherium</i> , <i>Gazella</i> . Преобладают <i>Hipparion</i> , <i>Procacpra</i> . Появляются новые роды <i>Procobus</i> , <i>Criotherium</i> , <i>Tragoreas</i> .	В составе фаун преобладают представители лесостепных (саванных) биотопов, а на поздних стадиях, возможно, степных. Гиппарионы и прокапры составляют более 50% всех растительноядных млекопитающих в большинстве фаун комплекса. На поздних стадиях исчезают или крайне малочисленны мастодонты, жирафы, трагоцерусы.

potamochoerus) и других животных — представителей увлажненных залесенных, возможно, приречных биотопов. Об этом свидетельствует фауна крупных позвоночных долины р. Кучургана, плиоценовые аллювиальные отложения которой аккумуляировали в основном обитателей приречных биотопов (Беляева, Підоплічко, 1960). Кучурганский гиппарион со сравнительно удлиненными средними метаподиями был приспособлен к обитанию в более открытых биотопах; находки остатков газели в долине р. Кучургана единичны (Короткевич, 1969). Фаунистические комплексы мелких млекопитающих состоят в основном из обитателей более сухих, кустарниковых, ксерофильных биотопов (Топачевский, 1962, 1969). Значительное место в кучурганской фауне занимают элементы южноазиатской фауны. Обильный материал получен из Одесских катакомб, однако, изучен он до последнего времени еще не достаточно полно.

В заключение следует отметить, что процесс формирования фауны позвоночных позднего неогена Северного Причерноморья был довольно сложным и проходил под воздействием ряда факторов. Довольно большие равнинные пространства, образовавшиеся в данном районе в конце неогена, заселялись позвоночными — как обитателями близлежащих территорий так и (в результате прохореза) отдельными видами и группами животных из довольно удаленных регионов. Это подтверждается наличием в составе некоторых фаун элементов азиатского и, возможно (в начале миоцена), североамериканского происхождения.

Как видим, в своем развитии гиппарионовая фауна прошла ряд этапов, что связано с изменениями палеографической обстановки на данной территории. Особенности видового состава и экологической приуроченности отдельных фаун зависят не только от времени их существования, но и от места и характера тафогенеза, времени года гибели животных и ряда других факторов. Эти особенности отражают палеобиоценотические и ландшафтные условия определенных районов.

Проведенное исследование позволяет несколько уточнить геологический возраст мезоценовых захоронений данного региона.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев А. К. 1915. Фауна позвоночных д. Ново-Елизаветовки. Одесса.
- Банников А. Г. 1954. Млекопитающие Монгольской Народной Республики. Тр. монгол. комиссии, в. 53.
- Беляева Е. И., Підоплічко І. Г. 1960. Нові знахідки решток анхітерія на Україні. ДАН УРСР, № 7.
- Борисяк А. А. 1914. Севастопольская фауна млекопитающих. В. I. Тр. геол. комиссии, в. 87.
- Его же. 1915. Севастопольская фауна млекопитающих. В. II. Там же, в. 137.
- Борисяк А. А. и Беляева Е. И. 1948. Местонахождения третичных млекопитающих на территории СССР. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, № 15.
- Габунія Л. К. 1959. К истории гиппарионов. М.
- Громова В. И. 1952. Гиппарионы. М.
- Лунгу А. Н. 1968. Условия обитания и особенности систематического состава гиппарионовой фауны среднего сармата Молдавии. Изв. АН МССР, сер. биол., № 3.
- Его же. 1968 а. Гиппарионовая фауна среднего сармата Молдавии. Автореф. канд. дисс. Тбилиси.
- Короткевич О. Л. 1961. До вивчення гіпаріонової фауни долини р. Куяльника. Зб. праць зоол. музею. № 30. К.
- Её же. 1969. Крупный представитель кошачьих из плиоцена юга Украины. Вестн. зоол., № 4.
- Её же. 1970. Млекопитающие бериславской позднесарматской гиппарионовой фауны. В сб.: «Природная обстановка и фауны прошлого», в. 5. К.
- Её же. 1971. До питання про видову належність старокондаківського гіпаріона. Зб. праць зоол. музею, № 34. К.
- Её же. 1972. Экологическая характеристика гиппарионовых фаун юга СССР. В сб.: «Позвоночные неогена и плейстоцена Молдавии». Кишинев.

- К р о к о с В. И. 1916. *Aceratherium simplex* n. sp. из меотических отложений с. Тудорова Бессарабской губ. Аккерманского уезда. Зап. Новорос. об-ва естествоиспыт., в. 41.
- П і д о п л і ч к о І. Г. 1956. Матеріали до вивчення минулих фаун УРСР, в. 2. К.
- Е г о ж е. 1970. Раскопки бериславской позднесарматской гиппарионовой фауны. В кн.: «Природная обстановка и фауны прошлого», в. 5. К.
- С в и с т у н В. И. 1971. Новые находки верблюдов (*Tyloroda*, *Camelidae*) в отложениях понта Европейской части СССР. Вестн. зоол., № 1.
- С е в е р ц о в Н. А. 1953. Вертикальное и горизонтальное распределение Туркестанских животных. М.
- Т о п а ч е в с ь к и й В. О. 1962. Викопні вихухолі роду *Desmana* з неогенових та антропогенових відкладів Європейської частини СРСР. В сб.: «Викопні фауни України і суміжних територій», в. 1. К.
- Е г о ж е. 1969. Слепышовые (*Spalacidae*). Фауна СССР. Млекопитающие, т. 3, в. 3. Л.
- Поступила 5.VI 1970 г.

**MAIN STAGES IN DEVELOPMENT OF THE LATE MIOCENE
FAUNA OF UNGULATA AND PROBOSCIDEA IN THE NORTHERN
BLACK SEA AREA**

E. L. Korotkevich

(Institute of Zoology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR)

S u m m a r y

Locations of the *Hipparion* genus fauna in the territory of the Ukrainian SSR south are sufficiently ordinary and numerous. On the basis of studying the species composition of the Late Miocene vertebrates one can outline definite stages in development of the North Black Sea area Hipparion fauna, specify geological age of the Meotic burials of the given region and biostratigraphic division of continental facies of these deposits.