

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ



INTERNATIONAL PALAEOONTOLOGICAL ASSOCIATION



International  
Palaeontological  
Association

# *Эволюция жизни на Земле*

*Материалы  
IV Международного симпозиума  
10–12 ноября 2010 г.*

Издание вышло в свет при финансовой поддержке  
Администрации Томской области и Фонда содействия развитию  
недропользования на территории Томской области

Томск  
2010

## ДИНАМИКА ФАУНЫ ЧЕТВЕРТИЧНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ КАК ОТРАЖЕНИЕ ОБЩЕГО ИЗМЕНЕНИЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ В БОРЕАЛЬНОЙ ОБЛАСТИ ЕВРАЗИИ

А.В. Шпанский

*Томский государственный университет, г. Томск, Россия*

Поздний кайнозой отличается значительной динамикой природных процессов – дифференциация рельефа в связи с активизацией тектоники, возникновение и исчезновение сухопутных связей между континентами и периодические изменения их очертаний. Эти изменения вызвали изменения климата и ландшафтов, что в свою очередь привело к быстрым изменениям в наземных экосистемах. Наиболее чутко на происходившие изменения реагировали млекопитающие, многие группы за последние 3–4 млн лет испытали адаптивную радиацию, сформировав новые подсемейства с большой родовой и видовой дифференциацией. В отдельных филетических линиях произошли изменения не только на видовом, но и на родовом уровне (мамонтоидные слоны, овцебыки, носороги, лемминги, полевки и др.). При этом необходимо отметить, что сформировавшаяся во второй

половине плиоцена экологическая структура фауны млекопитающих, ориентированная на открытые аридизированные ландшафты, сохранялась вплоть до конца плейстоцена в виде мамонтовой фауны (таблица). Эта структура во многом аналогична современной африканской саванной фауне [1], являющейся во многом преемницей гиппарионовой фауны, распространявшейся циркумполярно во второй половине миоцена и начале плиоцена [4].

Разрушение экологической структуры фауны млекопитающих, просуществовавшей более 4 млн лет, произошло в виде вымирания доминантных форм мамонтовой фауны (мамонта, шерстистого носорога, гигантского оленя, бизона, галльской лошади, пещерных хищников). Вымирания происходили в течение всего плио-плейстоцена, но это было викарирующее видозамещение в пределах примерно одних и тех

Экологические аналоги в трофической пирамиде между млекопитающими современной африканской саванной фауны и фаунами плейстоцена Северной Евразии

Трофические уровни пищевых пирамид	Фауна современных африканских саванн	Мамонтовая фауна	Прииртышский (сингильский) фаунистический комплекс	Вяткинский (тираспольский) фаунистический комплекс	Раздольинский (таманский) фаунистический комплекс
1	2	3	4	5	6
Пятый уровень – потребители падали	Пятнистая ( <i>Crocota crocuta</i> Erxl.) и полосатая ( <i>Hyaena hyaena</i> L.) гиены	Пещерная гиена ( <i>Crocota spelaea</i> Goldf.), палеолитический человек ( <i>Homo sapiens</i> L.)	Пещерная гиена ( <i>Crocota spelaea</i> Goldf.)	Гиена ( <i>Hyaena</i> sp.), пещерная гиена ( <i>Crocota spelaea</i> Goldf.)	Гиена ( <i>Hyaena</i> sp.)
Четвертый уровень – крупные хищники	Африканский лев ( <i>Panthera leo</i> L.)	Пещерный лев ( <i>Panthera spelaea</i> Goldf.)	Пещерный лев ( <i>Panthera spelaea</i> Goldf.)	Пещерный лев ( <i>Panthera spelaea</i> Goldf.)	Гомотериум ( <i>Homotherium</i> aff. <i>ultimus</i> Teilh. de Chard.), <i>Panthera</i> sp.
Третий уровень – потребители копытных и грызунов, активные хищники первого порядка	Горилла ( <i>Ictonyx striatus</i> Perry), ихневмон ( <i>Herpestes ichneumon</i> L.)	Степной холек ( <i>Mustela evermanni</i> Less.), горностай ( <i>M. erminea</i> L.)	–	Куны ( <i>Mustelidae</i> gen?)	Куны ( <i>Mustelidae</i> gen?)
	Чепрачный и полосатый шакалы ( <i>Canis mesomelas</i> Schreb., <i>C. adustus</i> Sundev.), африканская циветта ( <i>Viverra civetta</i> Schreb.)	Песец ( <i>Alopex lagopus</i> L.), лисица ( <i>Vulpes vulpes</i> L.), россомаха ( <i>Gulo gulo</i> L.)	–	Лисица ( <i>Vulpes</i> sp.)	Лисица ( <i>Vulpes</i> sp.)
	Гисновая собака ( <i>Lycaon pictus</i> Temm.), гепард ( <i>Acinonyx jubatus</i> Schreb.)	Волк ( <i>Canis lupus</i> L.), красный волк ( <i>Cuon alpinus</i> Pall.)	Волк ( <i>Canis lupus</i> L.)	Волк ( <i>Canis</i> sp.)	Волки ( <i>Canis tamanensis</i> Verestch., <i>Canis</i> sp.)
Второй уровень – потребители травяного покрова, листьев и вегетативных побегов кустарников и деревьев	Африканский слон ( <i>Loxodonta africana</i> Blum.)	Мамонт ( <i>Mammuthus primigenius</i> Blum.)	Трогонтериевый слон ( <i>Mammuthus trogontherii</i> Pohlig), лесной слон (« <i>Palaeoloxodon antiquus</i> »), Иртышский слон ( <i>Phanagoroloxodon irtyschensis</i> Shpan.)	Трогонтериевый слон ( <i>Mammuthus trogontherii</i> Pohlig), лесной слон (« <i>Palaeoloxodon antiquus</i> »)	Южный слон ( <i>Archidiskodon meridionalis</i> Nesti), фанаторийский слон ( <i>Phanagoroloxodon mammothoides</i> Garutt)
	Белый носорог ( <i>Ceratoterium simum</i> Burch.)	Шерстистый носорог ( <i>Coelodonta antiquitatis</i> Blum.)	Сибирский эламотерий ( <i>Elasmotherium sibiricum</i> Fischer), носорог Мерка ( <i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> Jaeger)	Сибирский эламотерий ( <i>Elasmotherium sibiricum</i> Fischer), носорог Мерка ( <i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> Jaeger)	Носороги ( <i>Coelodonta</i> cf. <i>tologojensis</i> Bel., <i>Stephanorhinus etruscus</i> Falc., <i>Elasmotherium caucasicum</i> Boris.)
	Геренук ( <i>Litocranium walleri</i> Brooke), большой и малый куду ( <i>Tragelaphus strepsiceros</i> Pall., <i>T. imberbis</i> Blyth.)	Сибирская косуля ( <i>Capreolus pygargus</i> Pall.), марал ( <i>Cervus elaphus</i> L.), гигантский олень ( <i>Megaloceros giganteus</i> Blum.), лось ( <i>Alces alces</i> L.)	Марал ( <i>Cervus elaphus</i> L.), гигантский олень ( <i>Megaloceros giganteus</i> Blum.), широколобый лось ( <i>Cervalces latifrons</i> John.)	Лоси ( <i>Cervalces latifrons</i> John., <i>Libralces gallicus</i> Azzaroli), гигантский олень ( <i>Praemegaceros verticornis</i> Dawk.), <i>Praedama</i> cf. <i>stussenbornensis</i> Kahlke	Гигантский олень ( <i>Praemegaceros verticornis</i> Dawk.), лоси ( <i>Tamanalces caucasicum</i> Verestch., <i>Libralces gallicus</i> Azzaroli)
Первый уровень – потребители травянистой растительности	Африканский осел ( <i>Equus asianus</i> L.), зебры ( <i>E. grevyi</i> Oust., <i>E. burchelli</i> Gray)	Евразийские лошади ( <i>Equus gallicus</i> Prat., <i>E. lenensis</i> Russ.), кулан ( <i>E. hemionus</i> Pall.)	Лошади ( <i>Equus</i> ex gr. <i>mosbachensis-germanicus</i> , <i>Equus taubachensis</i> Freud.)	Лошадь ( <i>Equus mosbachensis</i> Reich.), осел ( <i>Equus (Asinus)</i> sp.)	Лошади ( <i>Equus stussenbornensis</i> Wüst, <i>E.</i> aff. <i>simionescui</i> Rad. et Sams., <i>E. (?Allohippus)</i> )
	Газели Гранта и Томсона ( <i>Gazella granti</i> Brooke, <i>G. thomsoni</i> Gunth.)	Сайга ( <i>Saiga borealis</i> Tschcr.), дзерен ( <i>Procapra gutturosa</i> Pall.)	Сайга ( <i>Saiga borealis</i> Tschcr.)		<i>Capreolus</i> sp.
	Голубой гну ( <i>Connochaetes taurinus</i> Burch.), конгоны ( <i>Alcelaphus buselaphus</i> Pall.), топи ( <i>Damaliscus korrigum</i> Ogilby)	Кяхтинский винторог ( <i>Spirocerus kiakhtensis</i> M. Pavl.), забайкальский бубал ( <i>Parabubalis capricornis</i> V. Grom.)	–	Антилопа ( <i>Pontoceros ambiguous</i> Verestch. et all.)	Антилопа ( <i>Pontoceros ambiguous</i> Verestch. et all.)

1	2	3	4	5	6
	Африканский буйвол ( <i>Syncerus caffer</i> Sparrm.), канна ( <i>Taurotragus oryx</i> Pall.)	Бизон ( <i>Bison priscus</i> Voj.), тур и байкальский як ( <i>Bos primigenius</i> Voj., <i>B. baikalensis</i> N. Ver.), овцебык ( <i>Ovibos pallantis</i> H. Smith)	Бизон ( <i>Bison priscus</i> Voj.), тур ( <i>Bos primigenius</i> Voj.)	Бизон ( <i>Bison</i> cf. <i>schotensaki</i> Freud.), овцебык ( <i>Præovibos</i> )	Бизон ( <i>Bison tamanensis</i> Verestch.), <i>Tragelaphus</i> sp.
	Даманы ( <i>Procavia capensis</i> Pall., <i>Heterohyrax brucei</i> Gray)	Пищухи ( <i>Ochotona pusilla</i> Pall., <i>O. alpina</i> Pall.), заяц-беляк ( <i>Lepus timidus</i> L.), грызуны открытых ландшафтов	Грызуны ( <i>Arvicola</i> , <i>Microtus</i> , <i>Apodemus</i> )	Грызуны ( <i>Mimomys pusillus</i> , <i>M. intermedius</i> , <i>Lagurus transiens</i> , <i>Microtus</i> , <i>Myospalax</i> )	Грызуны ( <i>Hypolagus</i> sp., <i>Mimomys pliocaenicus</i> , <i>M. newtoni</i> , <i>Microtus hintoni</i> , <i>Villanyia fejervaryi</i> , <i>Prolagurus pannonicus</i> , <i>Allophaiomys</i> sp.)
Не имеют аналогов	Плодоядные (приматы), бегемот ( <i>Hippopotamus amphibius</i> L.), крупные насекомоядные (панголины, трубкозубы), жираф ( <i>Giraffa camelopardalis</i> L.)	Северный олень ( <i>Rangifer tarandus</i> L.), лемминги ( <i>Dicrostonyx</i> , <i>Lemmus</i> ), бобр ( <i>Castor fiber</i> L.), бурый ( <i>Ursus arctos</i> L.) и пещерные ( <i>U. spelaeus</i> Rosenm. et Hein и <i>U. savini</i> Andrews) медведи, барсук ( <i>Meles meles</i> L.)	Верблюд Кноблоха ( <i>Camelus knoblochi</i> Nehr.), медведь Денингера ( <i>Spelaeoarctos</i> cf. <i>deningeri</i> Reich.)	Медведь Денингера ( <i>Spelaeoarctos deningeri</i> Reich.)	Верблюд ( <i>Paracamelus kujalensis</i> Khomenko), кабан ( <i>Sus tamanensis</i> Verestch.)

же экологических ниш таксонами с близкой экологической валентностью. На границе плейстоцена и голоцена произошло некомпенсированное вымирание и общее сокращение как таксономического, так и экологического разнообразия [3]. Необходимо отметить, что вымирание в целом затронуло специализированные формы, с «обедненным генофондом популяций и биоценозов» [2].

Так как несмотря на отмечаемую многими исследователями циклическую динамику природной среды в плейстоцене (температурные инверсии, динамика растительных ассоциаций и пр.), структура фауны млекопитающих была неизменной, то из выше сказанного следуют два возможных вывода:

1. Динамика абиотических факторов природной среды плейстоцена была не столь значительна, а потому и не оказывала должного влияния на экологическую структуру фауны.

2. Доминантные формы в течение плейстоцена сохраняли значительную экологическую пластичность и могли за счёт значительной толерантности к тем или иным факторам среды легко приспосабливаться к периодически меняющимся условиям обитания. Попробуем проанализировать оба вывода.

Динамика абиотических факторов в течение плейстоцена отражается (фиксируется) в первую очередь в типах фациально-генетических комплексов и видовых соотношениях в растительных ассоциациях спорово-пыльцевых спектров, соответствующим тем или иным климатическим инверсиям. Содержание осадочных комплексов отражает экзогенные процессы и через их преобладание физико-географические обстановки (озерно-аллювиальные или морено-флювиогляциальные комплексы). Преобладание песчано-гравийных или алевритопелитовых отложений во внеледниковой области (самой обширной для Западно-Сибирской равнины) отражает объем водного стока, но не показывает преобладающий тип атмосферных осадков и их распределение в течение года. Температурные инверсии (абсолютные значения и их распределение по сезонам) по осадочным комплексам также достоверно установить невозможно.

Насколько объективную информацию несут палинологические данные. Они отражают два основных параметра, тепло-холодно и сухо-влажно. Насколько динамичными были эти параметры, как распределялись осадки в течение года, в каком виде они выпадали, могли ли накапливаться большие массы снега (как в настоящее время), какова была продолжительность отдельных сезонов (особенно переходных демисезонных периодов) – на эти вопросы спорово-пыльцевые спектры ответить практически не могут. Достоверно они ответить не могут даже на типологию ландшафтов (соотношение площади лесов и степей), так как в подавляющем большинстве случаев они получены из разрезов сформированных в приречных пространствах, где происходит максимальное смешивание споры и пыльцы как по тафономическим, так и по

физико-географическим причинам (здесь всегда будет присутствовать древесная растительность). А перечисленные выше параметры, определяют образ жизни наземных животных, их поведенческую специализацию – стратегию пищевого поиска, необходимость миграций (их дальность и продолжительность), время рождения детенышей, время наиболее интенсивного падежа животных и пр.

Морфологический анализ доминантных видов в составе плейстоценовых комплексов (слонов, копытных, крупных хищных) показывает высокую степень их специализации к физико-географическим условиям в течение всего плейстоцена, всё более усиливавшуюся к концу позднего неоплейстоцена. Специализации у млекопитающих отражаются на морфологии функционально наиболее важных признаков – характере движения (морфологии конечностей) и характере приема пищи, особенно ее захвата и начальной переработки (морфологии жевательного аппарата). Не на одном из стратиграфических уровней не зафиксировано изменение экологической структуры фауны (см. таблицу), наоборот, подчёркивается их значительная пространственная однородность с очень незначительными местными вариациями, обусловленными, как правило, локальными рельефными особенностями, иногда формирующих рефугиумы с отдельными реликтовыми формами.

Таким образом, можно предположить, что возникновение специализации и, как следствие, обеднение генофондов происходило в результате существования относительно однородных физико-географических условий на обширных территориях и в общей направленности природных процессов в течение всего плейстоцена с отсутствием резких колебаний параметров основных абиотических факторов. Именно отсутствие резких колебаний факторов среды и их незначительность (в абсолютном выражении) позволяли сохраняться однородной экологической структуре фауны млекопитающих в течение всего плейстоцена.

Анализ абиотических факторов природной среды позднего неоплейстоцена и голоцена позволяет предполагать, что ведущим лимитирующим фактором, приведшим к вымиранию доминантных (но очень специализированных в стратегии пищевого поиска) видов мамонтовой фауны, является уровень снегового покрова [3]. В результате, голоценовая (современная) фауна, по-прежнему оставаясь мамонтовой фауной, является очень обедненной в экологическом отношении, в ней отсутствуют целые «структурные этажи».

#### Литература

1. Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф. Экологическая структура мамонтовой фауны Евразии // Зоологический журнал. 1983. Т. 62, вып. 8. С. 1245–1251.
2. Рековец Л.И. Происхождение и вымирание форм – альтернатива в едином процессе эволюции (на примере эволюции биоценозов перигляциальной зоны) // Эво-

- люция жизни на Земле: Материалы IV Международного симпозиума. Томск, 2010 (Настоящий сборник).
3. *Шпанский А.В.* Четвертичные млекопитающие Томской области и их значение для оценки среды обитания. Томск: Раушмбх, 2003. 162 с.
  4. *Шпанский А.В.* Особенности развития гиппарионовой фауны Павлодарского Прииртышья // Палеонтологические памятники природы – природное наследие: изучение, перспективы исследований и проблемы сохранения. Павлодар: Кереку, 2008. С. 130–136.