

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РФ
ФГБОУ ВО «Тувинский государственный университет»
Естественно-географический факультет
Кафедра биологии и экологии

Выпускная квалификационная работа

(бакалаврская работа)

**Структура позвоночных животных разреза миоценового возраста
«Холу»**

Работа допущена к защите Зав. кафедрой биологии и экологии Доржу Ч.М. _____ (подпись) Работа защищена «__» _____ 20__ г. С оценкой <u>отлично</u> Председатель ГЭК _____ (подпись) Члены комиссии _____ _____ _____ (подписи)	Студентки 4 курса 1 группы направления подготовки 06.03.01 «Биология» очной формы обучения <u>Ойбаа Ай-кыс Аликовны</u> ФИО _____ (подпись) «__» _____ 20__ г. Научный руководитель: Ондар С.О., д.б.н., профессор _____ (подпись)
--	--

Кызыл – 2020 г.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРЫ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ.....	7
1.1. История исследований фауны миоценового возраста Центральной Азии.....	7
1.2. Современное состояние исследований в Республике Тыва.....	19
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	24
ГЛАВА 3. АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ РАЗРЕЗА МИОЦЕНОВОГО ВОЗРАСТА «ХОЛУ».....	27
3.1. Географическое положение разреза Холу.....	27
3.2. Геологическое строение разреза Холу.....	28
3.3. Фауна миоцена по данным разреза Холу.....	33
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	60
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	65

ВВЕДЕНИЕ

Неогеновый период является вторым по счету периодом кайнозойской эры. Неоген берет свое начало 23,3 млн. л. н., длится 20 млн. лет, и заканчивается на рубеже текущего четвертичного периода 2,5 млн. л. н. Во время неогенового периода навсегда перестал существовать древний океан Тетис.

В соответствии с решением Международного союза геологических наук от 2016 г принято подразделять неоген на два отдела (см. табл. 1).

Таблица 1. Подразделы неогенового периода

Неогеновый период (неоген)	Отделы	Ярусы
	Миоцен	Аквитанский
		Бурдигальский
		Лангский
		Серравальский
		Тортонский
		Мессинский
	Плиоцен	Занклский
		Пьяченцкий

В течение неогена американские материки еще дальше отошли от формирующегося евразийского континента, в северо-восточной части Африки произошел ряд разломов, в результате чего появились Красное море и Аравийский полуостров. Образовались и приняли современные очертания такие горные цепи и массивы, как Альпийско-Гималайские, Кордильеры и Анды. Двигавшийся все дальше по направлению к нынешней Европе африканский материк стал причиной появления пиренейских, альпийских, крымских и карпатских горных массивов, горных систем Ирана и Турции. Соединившийся еще в Палеогене с ближневосточной частью будущего Евразийского материка дрейфующий континент Индостан продолжал

двигаться в северном направлении, в связи с чем обусловил рост Гималайской горной цепи.

Продолжавший все дальше отдаляться от Африканского континента южноамериканский материк, наконец, в неогене натолкнулся на древнюю океаническую тихоокеанскую плиту Наска, что стало причиной образования нынешней горной цепи Анд. В связи с этим горнопреобразовательные процессы в данных регионах продолжаются и по сей день. Также поныне продолжаются начавшиеся в неогене тектонические процессы в зоне восточноазиатского пояса. Здесь идет попеременное поднятие, опускание и изменение островных дуг, сопровождающееся сильной сейсмической активностью и извержениями вулканов. Идет ускоренный процесс накопления толщ обломочных материалов. Именно в эпоху неогена был сформирован и Байкальский грабен, продолжением изгиба которого является нынешнее озеро Байкал.

В результате дальнейшего продвижения Африканского континента на север древнейший океан Тетис разделился на два огромных морских бассейна. И, если южный бассейн, располагавшийся на территории современного Ближнего Востока, имел связь с основным Мировым океаном, то северный (его принято называть Паратетисом) находился в полной изоляции, вследствие чего соленость его с течением времени все больше повышалась. К концу неогенового периода, в результате начавшихся глобальных горообразовательных процессов, Паратетис распался на ряд еще более мелких бассейнов, в результате которых и образовались будущие Черное и Каспийское моря, а также Средиземное море.

В результате того, что основной котлован Средиземного моря был изолирован от внешних океанов, вследствие отсутствия водных притоков около 5 млн. л. н. данный бассейн бывшего Паратетиса почти полностью испарился. Таким образом, на месте нынешнего Средиземного моря во время неогена существовала пересыхающая гигантская «ванна», то есть

низменность, заполненная водой лишь частично, и опускающаяся на многие сотни метров относительно уровня Мирового океана.

В какой-то промежуток времени в одном из мест Гибралтарский хребет, соединяющий Африку с Европой и отделяющий воды Атлантики от Средиземноморской впадины, был нарушен, вследствие чего средиземноморский бассейн вновь начал заполняться водой и через несколько десятилетий воды Средиземноморья и Атлантики полностью сравнялись.

В позднем миоцене и в плиоцене начали происходить события, приведшие к оформлению современной структуры природных и биологических систем Алтае-Саянской горной системы, в частности Тувинской горной области.

В настоящее время территория Республика Тыва, благодаря расположению в Центре Азии и имея высокий уровень разнообразия природных условий, создаваемое горными и котловинными формами рельефа определяет богатый набор видов животного мира. Здесь происходит стыковка ареалов различных фаун, прохождение границ ряда природно-географических провинций и округов и как следствие этого, многие виды животных представлены в виде локальных изолятов. Таким образом, наш регион является уникальным хранилищем генофонда животного мира и особенно редких и исчезающих видов, что обязывает знать и нести ответственность за их сохранение.

Актуальность темы исследования. Позднемиоценовые местонахождения позвоночных животных на территории Республики Тыва являются большой редкостью и представлены всего несколькими объектами. Один из местонахождений позднемиоценового времени располагается в современной Убсу-Нурской котловине и представлен разрезом Холу.

Результаты исследований местонахождения палеонтологических находок Холу позволяет дополнить историю фаун миоцена России и является крайне важным для обоснования стратиграфической шкалы неогена Южной

Сибири, а также для создания межрегиональных и межконтинентальных корреляций фауны и отложений. Следует также отметить важность исследований для палеозоологического описания позвоночных и построения моделей природных обстановок региона в миоцене.

Объект исследования – позвоночные животные разреза миоценового возраста.

Предмет исследования – структура позвоночных животных разреза миоценового возраста «Холу».

Цель исследования. Анализ изменений фауны и экосистемные перестройки древней территории Тувы без постановки опасных экспериментов над реальными экосистемами и получение сведений о реакции биологических систем на разного рода внешние воздействия.

Задачи исследования:

1. Проведение палеонтологических раскопок в разрезе Холу с целью сбора палеонтологического материала для восстановления структурной организации биологических систем и природной среды в позднем миоцене;
2. Проведение сравнительно-морфологических исследований палеонтологического материала для уточнения таксономического положения и систематического статуса представителей фауны Холу.
3. Филогенетический анализ представителей фауны Холу.
4. Реконструкция условий природной среды с учетом филогенетических связей, особенностей биологии, экологии таксономических единиц, выявленных в разрезе Холу.

Теоретические основы исследования. В работе использованы материалы палеонтологических раскопок, проведенных в разрезе Холу.

ГЛАВА 1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРЫ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

1.1. История исследований фауны миоценового возраста Центральной Азии

Структуру позвоночных животных разрезов миоценового возраста в регионе начали изучать такие ученые как: Е. Д. Шлыгин, один из лучших знатоков геологии Казахстана. Геолог проф. П. Л. Драверт (1879-1945), поистине влюбленный в Сибирь, начиная еще со времен своей дореволюционной ссылки. П. Л. Дравертом на Иртыше были сделаны палеонтологические сборы и найдена интересная неогеновая флора. Она, очевидно, когда-то «кормила» разнообразных неогеновых копытных, на которых охотились их неизменные спутники – хищники.

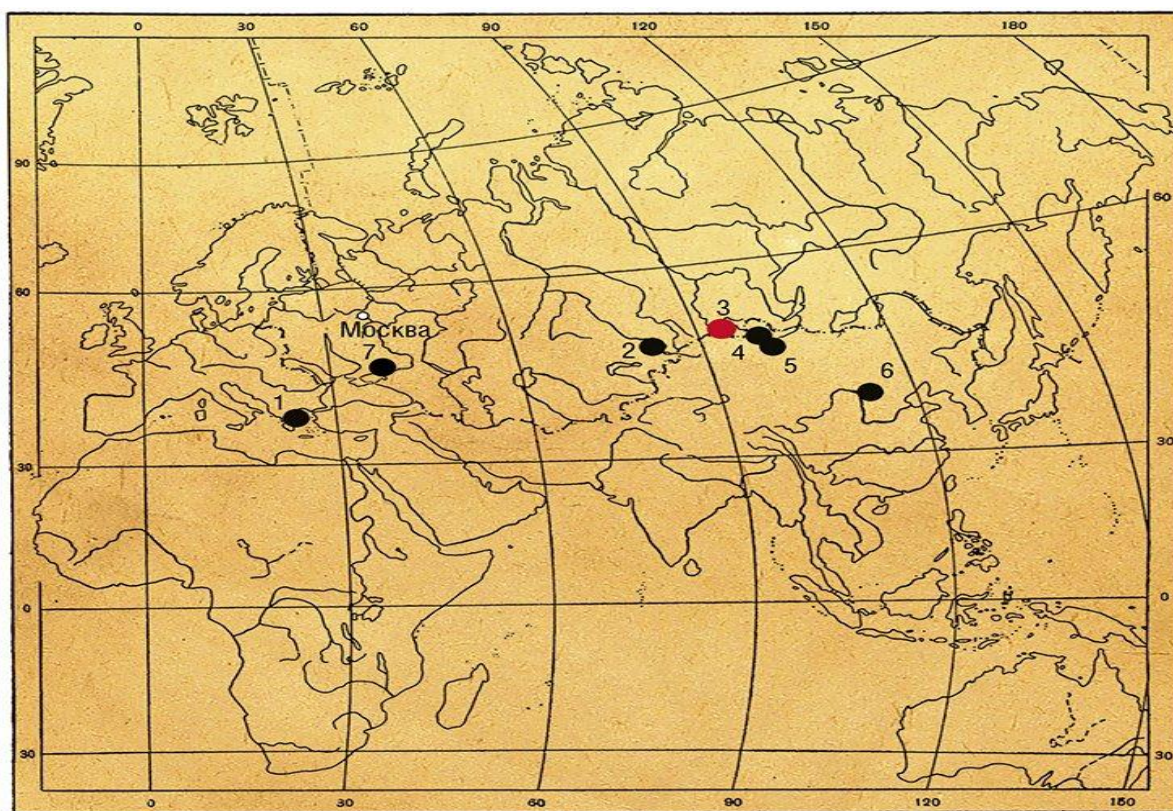


Рис. 2. Схема местонахождений ископаемой фауны млекопитающих позднего миоценового возраста в Северной Евразии: 1 – Пикерми (Греция, о. Эвбея); 2 – Гусиный Перелет (Казахстан, Павлодар); 3 – Таралык-Чер и Холу (Россия, Тува); 4 – Алтан-Тээли (Монголия); 5 – Хиргис-Нур (Монголия); 6 – Баодэ (Китай, Ордос); 7 – Морская (Россия, Таганрог)

П. И. Преображенский и А. А. Борисяков осмотрели берега Иртыша, представляющие до известной степени естественный меридиональный разрез через «третичные» и «четвертичные» отложения Западной Сибири.

Еще издалека с Иртыша, при подходе снизу к Павлодару, бросалось в глаза длинное обнажение желтых, охристых песков и розовых пятнистых глин правого берета. Предположительно им приписывался неогеновый возраст, но они не были охарактеризованы палеонтологически.



Рис. 1. Левый нижний клык жирафы самотерия (*Samotherium* sp.) Павлодар. Палеонтологический институт АН СССР. Увеличение 1,5

Павлодар, в наше время крупный областной центр, в 1928 г. был скромным степным уездным городом. Железная дорога доходила до Иртыша, но железнодорожного моста еще не было.

Геологи на местечке «Гусиный перелет» или «Разгуляй», обнаружили белые куски костей млекопитающих, зубы, среди них вскоре нашел характерную лопатовидную, слегка раздвоенную коронку зуба крупного жвачного. Сомнений быть не могло – это был зуб жирафы (рис. 1).

Диагонально-слоистые слюдистые пески тянутся по берегу Иртыша на несколько километров и обязаны своим отложением скорее всего крупной водной артерии, проходившей здесь в неогене после освобождения от морской воды и превращения в сушу «иртышского залива» палеогенового моря. Сильное течение несло и нагромождало в беспорядке черепа и тяжелые кости (носорогов и других копытных); отложение же налегающих на

диагонально-слоистые пески глинистых слоев, видимо, шло уже в водоеме с илистым дном, быть может типа заводи или старицы. Следовательно, богатое скопление костей павлодарского местонахождения, как и многих других этой фауны, имеет водное происхождение, и образование этого скопления, быть может, шло не один сезон.

Количество захороненного здесь костного материала огромно: подсчет одноименных костей одного и того же вида животных показал, что при вскрытии раскопками Палеонтологического института небольшой части местонахождения, размываемого Иртышом многие годы, были обнаружены остатки не менее 20 особей оленей, 40 жираф, 130 носорогов, более 200 гиппарионов и т. д. Между тем раскопками захвачена лишь незначительная часть этого кладбища, разрушаемого половодьями Иртыша, как выяснилось, многие десятки лет (Верещагин Н.К., Громов И.М., 1953).

Во втором десятилетии нашего века А. А. Борисяк на основании находок, сделанных экспедицией Академии наук в Казахстане, установил новые для Азии и всего Старого Света фауны третичных млекопитающих. Работы А. А. Борисяка вызвали большой интерес, были переведены и опубликованы в Западной Европе и Америке и в значительной степени послужили американским ученым путеводной нитью в поисках ископаемых позвоночных в Монголии в 1921-1930 гг. – в осадочных континентальных отложениях, сходных с казахстанскими. В 1941 г. Комитет Наук Монгольской Народной Республики обратился в Академию Наук СССР с просьбой организовать изучение ископаемых позвоночных в Монголии, но война мешала начать работы. В 1945 г., после вторичного приглашения Комитета Наук МНР, Палеонтологический институт АН СССР составил план экспедиционных работ в Монголии. Большие раскопки в отдаленных, безлюдных и безводных районах Гоби при бездорожье представляли сложное техническое предприятие и требовали серьезной подготовки и опытного руководства. Начальником экспедиции был профессор И. А. Ефремов (Палеонтологический институт АН СССР) (Орлов Ю.А., 1961).

Монгольская палеонтологическая экспедиция была одной из самых крупных и самых значительных по своим открытиям в истории русской палеонтологии. Нэмэгэтинская котловина, в которой экспедиция открыла наиболее интересные местонахождения крупных меловых динозавров и древнейших млекопитающих, оказалась сокровищницей палеонтологических богатств. По масштабам нэмэгэтинская группа местонахождений динозавров и местонахождение плиоценовых млекопитающих Алтан-Тээли в Западной Монголии — безусловно, одни из крупнейших в Старом Свете.

Экспедиция не только собрала громадный материал в количественном отношении (460 ящиков-монолитов, весящих более 120 тонн!), но и богатейший по своему качественному разнообразию и в то же время превосходный по своей сохранности.

Очень большой материал был получен по млекопитающим. Собраны черепа и кости палеогеновых млекопитающих — протэмболотерий, гиенодон, халикотерий, энтелодонт (Эргиль-Обо); продиноцерат (Гашату); млекопитающих индрикотериевой фауны: белутжитерий, грызуны, мелкие хищники, копытные (Татал-Гол) (Пидопличко И.Г., Топачевский В.А., 1962).

В третьей экспедиции (1949 г.) были найдены и собраны млекопитающие поздне третичной гиппарионовой фауны: хилотерии, жирафы, гиппарионы, мастодонты (Бэгэр-Нур, Алтан-Тээли) (Громов И.М., 1955).

Добытые данные побудили И. А. Ефремова (1948, 1950) предложить следующую общую схему истории древней центрально-азиатской суши и жизни на ней в мезозое и кайнозое.

Континентальные мезозойские отложения Монголии начинаются с мощной толщи, вероятно нижней юры, частично размытой и подвергшейся выветриванию на глубине до 60 м. Характер этого выветривания, по мнению И. А. Ефремова, указывает на влажный тропический режим территории в раннемеловую эпоху. Большая мощность следующих выше слоев нижнемелового возраста, очевидно, говорит о длительном опускании страны

в эпоху нижнего мела. В этих отложениях найдены остатки костистых рыб, насекомых, низших ракообразных, двустворчатых пресноводных моллюсков, а также крупные стволы деревьев (Миоценовая эпоха).

По данным И. А. Ефремова, в конце раннемелового времени на территории МНР произошли медленные поднятия земной коры с разломами и подводными излияниями главным образом базальтовых лав. Осадки этой эпохи в южных и северных районах различны по своему характеру; разнородны и местонахождения динозавров и других пресмыкающихся. К этому же времени И. А. Ефремов относит «внутридельтовые» дюнные пески в местонахождении Баин-Дзак, недалеко от Далан-Дзадагада в Южной Гоби.

Наиболее древняя фауна кайнозойских млекопитающих Монголии относится к верхнему палеоцену (местонахождение Гашато, близ Баин-Дзака в Южной Гоби). Отсюда известны архаические копытные, хищники и насекомоядные. Млекопитающие, родственные фауне Гашато, были обнаружены в нижнеэоценовом урочище Наран-Булак, около Нэмэгэту (Дублянский В.Н., Ломаев А.А., 1980).

Нижнеэоценовые отложения в Гоби, по данным экспедиции, залегают в узких речных руслах, главным образом, широтного направления. Они врезаны в отложения мелового периода и идут, по данным Ефремова, поперек русел мелового времени. К нижнему эоцену относится глинисто-песчанистая толпа в Южной Гоби, где экспедиция добыла остатки небольших новых пантодонт – древнейших копытных, еще пятипалых, без типичных копыт, почти когтистых, возможно всеядных. Это археоламба – древнейший пантодонт Азии (Верещагин Н.К., 1961).

По данным К. К. Флерова (1952), этот новый пантодонт должен быть выделен в особое семейство археоламб с полной зубной системой, с зубами почти одинаковой высоты, непосредственно прилегающими друг к другу. Сходство зубов пантодонт с некоторыми рукокрылыми насекомоядного образа жизни указывает, по мнению Флерова, на невозможность отождествления лунчатых V-образных складок на зубах пантодонт ни

морфологически, ни функционально с лунчатыми зубами растительоядных копытных; у пантодонт могли быть только давяще-режущие движения снизу вверх, и незначительно передне-задние (конвергентное сходство с копытными?).

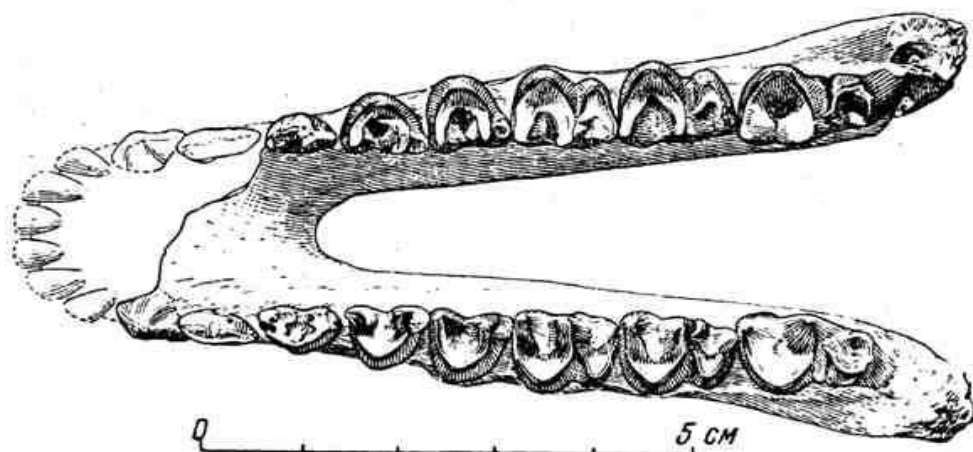


Рис. 51. Археоламбда (*Archaeolambda planicanina* Flerov),
архаическое копытное из амблиод. Нижняя челюсть
Эоцен Наран-Булака, Монголия (К. К. Флеров, 1954)

Археоламбда архаичнее североамериканской среднепалеоценовой пантоламбды, несмотря на свой несколько более поздний геологический возраст.

К. К. Флеров предполагает, что мы встречаемся с случаем, когда форма, продолжавшая существовать в месте своего первичного распространения в мало изменившихся условиях древнеазиатского континента, сохранила много примитивных черт. В то же время американские пантодонты, ушедшие далеко в новые резко отличные ландшафты, претерпели значительные изменения. Возможно, что колыбелью пантодонт была часть палеазиатского материка, длительное время остававшаяся сушей.

Еще своеобразием (найденные здесь же другие архаические пятипалые копытные, новые диноцераты— монголотерии).

Большая коллекция черепов и костей монголотерия позволила установить следующее (К. К. Флеров, 1952): головной мозг монголотерия был незначительных размеров; череп без рогов, очень напоминающий череп

первичных хищников-креодонтов, с очень сильным сагиттальным и затылочным гребнями,, вследствие чего верх затылка нависает над его нижней частью; скуловые дуги широкие; клыки саблеобразные, особенно большие у самцов, ложатся в «полуножны» нижней челюсти; челюсть несет в области массивного симфиза хорошо развитые выступающие вниз лопасти для предохранения клыков; туловище длинное, задние короткие конечности стопоходящие, таз длинный, узкий, выпрямленный; длинный мощный хвост составляет около трети длины всего позвоночника. Монголотерии – потомок палеоценового продиноцераса, но значительно прогрессивнее последнего. Американские и азиатские диноцераты уже с верхнего палеоцена развивались самостоятельно. Диноцераты, возможно, возникли в Азии, а потом расселились в Северную Америку, где, как известно, приняли вид странных огромных массивных животных, с туловищем и ногами слона, с тремя парами костных рогов, с длинными копьевидными верхними клыками.

Монголотерии безроги; другие азиатские миноцераты, гобиатерии, имели низкий череп и большой сводообразный вырост на носу. Гобиатерии достигали величины носорога и, вероятно, вели полуводный образ жизни, подобно бегемотам, с чем связан, быть, может, их причудливой формы очень низкий череп. В отличие от пантодонтов, это были, видимо, растительноядные животные, скорее всего питавшиеся листвой и молодыми побегами кустов и деревьев. Древнейшие копытные нижнего эоцена Монголии были, вероятно, по преимуществу обитателями лесов (Пидопличко И.Г., Топачевский В.А., 1962).

Здесь найдены также древние хищники, типа мезоникса Северной Америки, еще без настоящих «плотоядных» зубов, насекомоядные, черепахи, крупные рыбы типа «панцирных щук» лепидостеусов, а из растений – окаменелая древесина хвойных.

Более молодая, позднеэоценовая фауна собрана в Восточной Гоби в местонахождении Эргиль-Обо. В нее входят крупные, величиной почти со слона, ископаемые непарнопалые – бронтотерии (от греческого бронтэ–

гром), известные также под названием титанотериев и впервые открытые в середине прошлого века в Северной Америке. Они представлены в раннеолигоценовой фауне Эргиль-Обо крупным «протэмболотерием Ефремова» (рис, 54–56) с черепом около 75 см длины, для которого характерны направленные вверх массивные носовые кости с образованием огромного «тарана», суженного в средней части и расширенного у основания и на конце (греческое эмболэ – клин, таран). Боковые части носовых костей завернуты внутрь, к средней линии черепа.

Низкие, но крупные щечные зубы бронтоотериев могли быть приспособлены только для мягкой растительной пищи, низкие относительно слабые резцы и сходные с ними клыки могли быть пригодны для срывания листвы или мягкой растительности. Пищей эмболотериев, вероятно, была сочная прибрежная растительность рек, озер, топей, болот. Круто поднятые вверх носовые кости с их завернутыми внутрь внешними краями могли играть роль не только «оружия», но и служить костной опорой для удлинения носа с высоко поднятыми ноздрями; это могла быть приспособлением к свободному дыханию, когда морда «полупогружена» в воду при добывании из нее растений. Из местонахождения Эргиль-Обо известны также мелкие примитивные носороги – ценолофусы (Вислобокова И. А., 2008).

Следующая по времени ранне олигоценовая фауна обнаружена точно также в Эргиль-Обо и собрана из осадков огромной реки того времени, прорезавшей глинисто-песчанистые отложения более древних эоценовых озер. Характер осадков говорит, по мнению И. А. Ефремова, о том, что они отложились очень, задолго до впадения реки в озеро. Эта фауна представлена в основном админодонтами, включающими несколько родов и видов: кадуркодон, гигантаминодон, гипсаминодон, аминодон. Аминодонты – крупные, с носорога ростом, массивные, неповоротливые непарнопалые очень своеобразного строения. Несмотря на свою непарнопалость в смысле систематического положения и явное, хотя и отдаленное, родство с

носорогами, аминодонты были практически почти «парнопалы» по развитию и способу хождения пальцев; в передних ногах давление распределялось почти равномерно на четыре пальца (II–V). Еще курьезнее у аминодонтов, по данным В. И. Громовой (1954), то, что опора была не на последние фаланги пальцев (у носорогов копытного характера и сильные), а на расширенные нижние концы пястных и плюсневых костей (метакарпальных и метатарзальных), на крупные сесамовидные кости и на нижние поверхности первых и вторых фаланг. Была явно утеряна опорная функция конечных третьих фаланг (которым надлежало бы на первый взгляд нести копыта). Верхние и нижние клыки аминодонтов не перекрещены, как у большинства млекопитающих, а противостоят друг другу, сильно снашиваются и явно представляют приспособление для добывания корма, но не специальное «оружие боя». Взаимное расположение клыков, характер стирания коронок, редукция передних и массивность задних коренных зубов, ряд особенностей строения черепа, шеи и других частей скелета приводят В. И. Громову к предположению о полуводном, «болотном» образе жизни этих странных родичей носорогов. Вероятно, аминодонты были обитателями низменных равнин по берегам больших рек, затоплявших эти равнины, где могли клыками захватывать и извлекать мясистые корневища и клубни водолюбивых растений, камышей, осок, аронниковых и др (Дублянский В.Н., Ломаев А.А., 1980).

Далее в состав этой раннеолигоценовой фауны входили примитивные тапирообразные эргилии, гигантские свинообразные – энтелодоны; своеобразные непарнопалые, пятипалые халикотерии схизотерии с когтями вместо копыт, древние хищники – креодонты (гиенодоны) и мелкие грызуны. Здесь же найдены еще не описанные остатки мелких и больших птиц, сухопутные черепахи, в том числе и крупные.

Представители позднеэоценовой и раннеолигоценовой фауны Эргиль-Обо – бронтотерии, аминодонты, тапирообразные и др.– «были в основном жителями влажных, частью заболоченных лесов. Многие из них предки или

предшественники среднеолигоценовых млекопитающих, широко известных на территории как Монголии, так и Казахстана (Филипович В.Ф., 1969).

Следующая по времени средноолигоценовая фауна, собранная экспедицией в Юго-Западной Гоби в местонахождении Татал-Гол, носит почти такой же характер, как и одновозрастная казахстанская палеогеновая «индрикотериевая», впервые установленная для Азии и описанная в ряде работ А. А. Борисяком (1916-1943).

Из непарнопалых в нее входят гигантские, почти жирафообразные безрогие носороги типа казахстанского индрикотерия, названного так по имени «Индрика – Зверя» древнерусских сказаний, и мелкие носороги – аллацеропсы. Из других непарнопалых – близкие к тапирам, а также халикотерии с большими когтями вместо копыт. Жвачные (миомерикосы) в то время были еще мелкие, некоторые из них близки к предкам оленей и жираф, или же сами были их предками. Из насекомоядных найден близкий к ежам палеоскаптор. Особенно многочисленны ископаемые грызуны Монголии, размерами от суслика до бобра. Их около 20 видов: белкообразные, дикообршоподобные, крупные и мелкие роющие – хомяки, слепыши и др.

Разнообразны хищники: мелкие, в том числе из куниц (общий род Азии и Америки), крупные креодонты до медведя величиной, часто древнего облика, гиенодоны.

Животный мир Казахстана и Монголии в то время был очень сходен, но в Казахстане найдено больше влаголюбивых животных (свиней, лофиомериксов, антракотериев).

Видимо, в Монголии, как и в Казахстане, в то время на более сухих пространствах с разреженными лесами жили носороги, мелкие жвачные, многочисленные роющие грызуны и другие животные. На более влажных участках, где около больших водоемов росли широколиственные породы деревьев, а в заболоченных местах была влаголюбивая растительность, обитали жители болот и влажных лесов – таниры, аминодонты, некоторые

парнокопытные, ежи, грызуны, напоминавшие белок, и др. В среднем олигоцене Монголии, по имеющимся материалам, преобладали все же млекопитающие – жители относительно сухих пространств (Орлов Ю.А., 1961).

По данным И. А. Ефремова, позднее, в верхнем олигоцене и нижнем миоцене, в Монголии озерные бассейны снова сокращаются, что связано отчасти с развитием горных хребтов. На западе Монголии при их появлении образуются предгорные наносные равнины с новыми озерами и реками, в которых постепенно накапливаются многочисленные остатки позднетретичных млекопитающих. В это время на территории Монголии живут хоботные (предположительно выходцы из Африки), уже проникшие в это время и в Северную Америку. Некоторые бегемотообразные носороги того времени, мастодонты и трехпалые лошади, представлены одними и теми же родами в Европе, Азии и Северной Америке. Нижнемиоценовая фауна известна из Улан-Тологая, неподалеку от Татал-Гола. Здесь встречены остатки древних мастодонтов –серридентинов, мелких трехпалых лошадей – анхитериев, полорогих жвачных –гобиоцерасов, более примитивных, чем в Европе и Африке. Возможно, что вся фауна формировалась именно в Центральной Азии. По образу жизни млекопитающие Улан-Тологая были обитателями низин с сочной растительностью.

В конце миоцена и начале плиоцена, с развитием лесостепей и степей, в Азии широко расселилась фауна млекопитающих, для которых характерна трехпалая лошадь – гиппарион. Эту фауну, кроме гиппариона, составляли хоботные, носороги, разнообразные жирафы, олени, антилопы, газели, кошки (мелкие и величиной с тигра), гиены, страусы и другие животные, теперь в общем близкие к типичным для саванн тропической Африки (Дублянский В.Н., Ломаев А.А., 1980).

В то время Сибирь и Китай еще не были разделены горами Алтая, Тянь-Шаня и других крупных хребтов. Огромное местонахождение гиппарионовой фауны, найденное экспедицией в Западной Монголии, содержит, по-

видимому, остатки тех же трехпалых лошадей, носорогов, жираф, крупных антилоп и газелей, которые бесчисленными стадами паслись на просторах нынешней Западной Сибири и Казахстана. Большое местонахождение этой фауны Алтан-Тээли в Западной Монголии является, возможно, результатом массовой гибели животных, вызванной эпизоотией или какой-то катастрофой, вроде наводнения. Здесь в хаотическом беспорядке нагромождены части скелетов, черепа и т. д. Эта фауна с жирафами, гиенами, страусами и другими теплолюбивыми животными рисует нам в общем ландшафт типа современных африканских лесостепей и саванн (Пидопличко И.Г., Топачевский В.А., 1962).

В настоящее время нет возможности проследить подробно историю развития всех упомянутых групп животных, так как мы пока не располагаем достаточно полными данными; более того, отдельные группы пресмыкающихся и млекопитающих, несомненно обитавшие на территории нынешней Тувы, пока еще здесь не открыты, таковы, например, пермские рептилии – несмотря на наличие пермских континентальных осадков; в мезозойских отложениях не встречены стегозавры, поздние цератопсы; не найдены многие архаические палеоценовые млекопитающие, примитивные среднеэоценовые носороги и креодонты и т. д. Все же можно судить об истории позвоночных Центральной Азии; древней суши, где, по-видимому, на протяжении по крайней мере полутора эр, а может быть и более, имелись благоприятные условия для возникновения и развития отдельных групп и для формирования целых фаунистических сообществ с последующим их расселением на другие части материка. Исследования экспедиции и изучение собранных материалов говорят о том, что климат в Монголии развивался в общем от влажного субтропического в сторону менее жаркого и более сухого, но еще теплого в конце неогена.

Таковы в самых общих чертах некоторые моменты истории жизни на Центрально-Азиатской суше в мезозое и кайнозое, как это представляется по

данным экспедиции Академии наук СССР (в отличие от некоторых более ранних данных американских исследователей) (Попов П.А., 2018).

1.2. Современное состояние исследований в Республике Тыва

Впервые остатки юрских наземных позвоночных в Туве обнаружили специалисты Горной экспедиции в 1957 г. Ископаемые кости были извлечены из канавы, заложенной для геологического изучения подпочвенных пород на правом берегу Енисея, в восточной части урочища Калбак-Кыры (в 5 км к северо-западу от г. Кызыла). Информация о находке в то время до палеонтологов не дошла (Пидопличко И.Г., Топачевский В.А., 1962).

В октябре 2000 г. геологи из нескольких научно-исследовательских учреждений Тувы отыскивали забытое местонахождение. На поверхности незадернованного отвала они увидели несколько десятков костных обломков, о чем сообщили в Палеонтологический институт РАН.

Во второй половине августа 2001 г. ученые из Кызыла и Москвы посетили местонахождение Калбак-Кыры. Пробные раскопки позволили пополнить коллекцию ископаемых костей, которые, как оказалось, принадлежат динозаврам. Окаменелости залежали в зеленовато-серых глинистых отложениях, ниже слоя известковисто-песчанистых конкреций. Эти породы относят к верхней части саламской свиты, датируемой обычно средней юрой (бат-келловейский век).

Остатки динозавров из Калбак-Кыры представлены фрагментами позвонков, ребер и костей конечностей. Они имеют темно-коричневый цвет, сильно минерализованы и местами покрыты тонкой известковистой коркой, выраженной и на местах сломов. Благодаря повышенной радиоактивности, достигающей до 100 мкР/ч, для поисков палеонтологических образцов успешно применялся радиометр.

К настоящему времени предварительно установлено, что кости из Калбак-Кыры принадлежат представителям по крайней мере двух групп

птицетазовых динозавров (Ornithischia): гипсилофодонтов (Hypsilophodontia) и стегозавров (Stegosauria). Первая из них определена по телам позвонков, эпифизам бедренных и локтевых костей, а вторая - только по позвонкам.

Гипсилофодонты, которым приписывается двуногое передвижение, открыты практически на всех континентах. Известно, например, что в Северной Америке динозавры этой группы достоверно существовали от поздней юры до конца мелового периода, в Австралии и Европе - в раннем мелу, а в Африке и Азии - в юрское время.

Стегозавры, четвероногие ящеры с двумя рядами продольно ориентированных спинных пластин и острыми хвостовыми шипами, были обычны в поздней юре на Африканском континенте, в Европе, Северной Америке и Азии. В Джунгарской и Турфанской впадинах (северо-запад Китая) они обнаружены в породах раннемелового времени. Довольно полные остатки архаичных среднеюрских стегозавров хуанозавров (Huayangosaurus) происходят из всемирно известного китайского местонахождения Дашанпу (провинция Сычуань). Там выкопано довольно много полных скелетов и их фрагментов, принадлежащих разным группам динозавров. Среди них, например, - завропод шунозавр (Shunosaurus), огромный хищник газозавр (Gasosaurus) и гипсилофодонт яндузавр (Yandusaurus). Эти ящеры жили около 170 млн лет назад, т.е. практически в одно время с тувинскими динозаврами (Алифанов, Курочкин, Забелин, Кудрявцев, 2004).

В 2006—2009 гг. на территории северной части Убсунурской впадины, в неогеновых отложениях местонахождения Таралык-Чер, в окрестностях г. Кызыла (Тува) сотрудниками Тувинского института комплексного освоения природных ресурсов СО РАН В.И. Забелиным, А.И. Кудрявцевой, В.И. Кудрявцевым были обнаружены костные остатки млекопитающих миоценового возраста (Лавров, Забелин, 2007).

История Таралык-Чера началась в 80-х гг. XX в., когда рабочие карьера Улуг-Хемского глиняного месторождения нашли в отложениях красной

глины фрагмент челюсти ископаемого носорога. Находка стала научным достоянием благодаря известному петербургскому геологу Б. А. Борисову, обнаружившему в это время в Туве другое местонахождение древней фауны – Холу, датируемое поздним миоценом. На этом интересные находки в Таралык-Чере в то время закончились, и о нем забыли – вплоть до 2003 г., когда геологи Тувинского института комплексного освоения природных ресурсов СО РАН В. И. Забелин и В. И. Кудрявцев обнаружили на небольшом участке в карьере костеносный слой (Фортуна А.Б., 2017).

Последующие исследования в этом регионе, предпринятые уже лабораторией млекопитающих ПИН РАН (А.В. Лавров), а также работы в 1989 г. Тувинской экспедиции ВСЕГЕИ (Б.А. Борисов) на р. Холу предложили к изучению многочисленные остатки ископаемых копытных, интересных с точки зрения состава, эволюции, филогении и расселения отдельных видов, а также изучения фаунистических сообществ.

В 2005 г. на площади более 20 м² за два месяца палеонтологам удалось собрать представительную коллекцию останков древних млекопитающих – более трехсот образцов. Еще больше находок подарили исследователям полевые сезоны последующих лет.

По составу древней фауны удалось достаточно точно определить ее возраст. По европейской стратиграфической шкале это *туролийская фауна* позднего миоцена (ее более общее название – *гиппарионовая фауна*), существовавшая в период от 11 до 7 млн лет назад. Рубеж миоцена и плейстоцена – переломное время в новейшей геологической истории Земли: туролий был последней спокойной эпохой в развитии нашей планеты.

Отложения миоцена в основном представлены глинами красного или бурого цвета, однако далеко не всегда они содержат ископаемые останки животных и растений. Как и в других регионах, отложения красных глин в Туве образовались на дне древних озер, пресных или солоноватых. Кости либо остатки растений сохраняются в подобных отложениях при поддержании определенных условий среды на протяжении миллионов лет,

прошедших со дня гибели этих организмов. У ископаемых растений лучше всего сохраняются споры (у папоротников, хвощей) и пыльца, оболочка которой по составу близка к винной пробке. Однако в красных глинах пыльцы, как правило, мало: придонная вода древних озер была подобна разбавленной кислоте, поэтому большая часть пыльцы за миллионы лет растворилась. Однако сотрудникам Геологического института РАН (Москва) в результате тщательной многомесячной обработки удалось обнаружить в 2 кг породы из Таралык-Чера около 60 зерен пыльцы и спор.

Минералогический анализ глин показал, что климат той эпохи в Туве был жарким и даже засушливым (не более 500 мм осадков в год). Лето было похоже на современное, а зимой было тепло, как на Средиземном море (не ниже +10 °C). Согласно анализу ископаемой пыльцы, в горах и вдоль русел рек росли густые леса, где обитали бурундуки, а на междуречьях в сухой степи жили тушканчики и хомяки (Князев Ю.П., 2012).

В миоцене фауна Азии была очень похожа на современную африканскую: здесь обитало множество видов антилоп, хоботных, носорогов, страусов, гиен. Начало туроллийской эпохи отмечено также широким распространением оленей, которые прежде были небольшими животными размером от зайца до косули. Так, в Туве были обнаружены зубы и отдельные кости наиболее известного ископаемого азиатского оленя *навлодарии*, вес которого достигал 100 кг. В это время происходило также взрывное увеличение численности видов куниц, среди которых – гигантская куница *эомеллиора*: в Таралык-Чере обнаружен один из пяти известных ископаемых видов этой куницы, которые были размером от россомахи до леопарда.

Оценки возраста по останкам грызунов и копытных (их фауна этого времени хорошо изучена) показали, что слой породы, в котором залегает большинство костей, сформировался в середине позднего миоцена.

В 2005 и 2007 гг. остатки нового вида *Chleuastochocerus* были найдены А.В. Лавровым (ПИН) в местонахождении Таралык-Чер в Туве (Тыва) в 18 км к югу

от г. Кызыла в составе разнообразной фауны млекопитающих. Наряду с *Moschus grandaevus* Schlosser, 1924 (Вислобокова, Лавров, 2009), они подтверждают позднемiocеновый возраст этой фауны.

В 2011 г. сотрудниками ПИН Е.Л. Дмитриевым и Н.В. Сердюк по сборам А.В. Лаврова 2008 г описаны остатки позднемiocеновых позвоночных: лошадиных антилоп из Тувы (Россия): *Tragoreas* sp., *Protoryx tuvaensis* sp.nov. из местонахождения Таралык-Чер, *Quirliqnoia* sp. — из Холу. Материал, отнесенный к полорогим, представлен фрагментами черепов, роговых стержней, верхних и нижних челюстей с зубами и изолированными щечными зубами разной степени сохранности. Все они принадлежат антилопам подсемейства *Hippotraginae*. Наряду с оленями (*Cervidae*) и свинообразными (*Suiformes*) полорогие составляют обширную группу неогеновых копытных юго-восточной Сибири. В местонахождении Таралык-Чер найдены остатки *Tragoreas* sp.: фрагменты черепа с роговыми стержнями, изолированные зубы: верхние, фаланги: ph II и ph (Дмитриева Е. Л., Сердюк Н. В., 2011).

Сотрудники Палеонтологического института им. А. А. Борисяка РАН и Института экологии растений и животных УрО РАН описали останки гигантского куньего из Тувы. Это первый представитель вымершего рода *Eomellivora*, найденный в России. Научная статья опубликована в журнале *Doklady Biological Sciences*, древнейшие кабарги рода *Moschus* (Вислобокова, Лавров, 2009).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Основной материал собран из разреза Холу, расположенного на правобережье р. Холу в северо-западном окончании Убсу-Нурской котловины. Разрез экспонирован в двух естественных оврагах – Заячий и Козьий, расположенных на расстоянии 2 км друг от друга.

Холу – один из наиболее изученных разрезов кайнозоя Тувинской горной области. В 1989 г. Тувинской экспедиции ВСЕГЕИ (Б.А. Борисов) на р. Холу найдены многочисленные останки ископаемых копытных, интересных с точки зрения состава, эволюции, филогении и расселения отдельных видов, а также изучения фаунистических сообществ.

На размытой поверхности туфогенных песчаников и туфобрекчий верхнего неогена здесь залегает многометровая толща разнородных песков и супесей (рис. 2). Эта толща представлена преимущественно аллювиальными накоплениями в основании разреза и субаэральными в его верхней части и может быть расчленена на четыре согласно залегающих пачки (снизу вверх): (1) пачка руслового аллювия, сложенная песками буро-охристыми до черных (за счет высокой степени насыщенности гидроокислами железа и марганца), косо- и волнисто-слоистыми, хорошо сортированными, грубозернистыми, в подошве с тонким прослоем слабоокатанных валунных галечников; (2) пачка старичных осадков – горизонтально-слоистые, илистые, темно-серые, с тонкими линзами суглинок песчаники, переслаивающиеся с охристыми разнозернистыми ожелезненными песками; (3) пачка осадков преимущественно пойменной фаций с горизонтами субаэральных отложений, представленная светло-серыми, горизонтально- и волнисто-слоистыми, среднезернистыми пылеватыми песками с включениями мелкой гальки; (4) лёссовидные супеси и эоловые пески (Князев Ю.П., 2012).



Рис. 2. Вид на местонахождение палеонтологического материала «Холу».
Фото С. Ондар

С целью уточнения состава крупных млекопитающих холунского комплекса были изучены серийные коллекции костных остатков сотрудниками Тувинского государственного университета и Института Земной коры СО РАН (г. Иркутск).

Большинство находок хранятся в палеонтологическом отделе Экологического музея ТувГУ (г. Кызыл).

В общей сложности нами исследовано более 3 тысяч костных остатков. У таксонов, представленных незначительным количеством находок (Carnivora, Hipparion, Stephanorhinus, Elasmotherium, Sus, Libralces, Bovidae), подробно рассматривались все имеющиеся части скелета. При обработке форм, охарактеризованных массовым материалом, особое внимание обращалось на наиболее диагностичные признаки: у слонов — параметры черепа и зубов $M3 / 3$, у лошадей и верблюдов — характеристики черепов, зубов, метаподий, у оленей — черепов и рогов. При рассмотрении костных остатков хищников основное внимание уделялось изучению параметров зубной системы. Использовались методики морфологического и морфометрического анализа, предложенные для Hyaenidae К. Хоуэллом и Г. Петтером (Howell, Petter, 1980), для Felidae — Е. Шмид (Schmid, 1940).

Терминология и промеры зубов остальных ископаемых хищников взяты из работы Н. Шмидт-Китлера (Schmidt-Kittler, 1976) и М. В. Сотниковой (1989). Промеры и характеристики зубной системы слонов выполнены по методикам, разработанным И. А. Дуброво (1960), В. И. Громовой (1964), В. Мальо (Maglio, 1973). Терминология и методика промеров частей скелета Equidae заимствованы у В. И. Громовой (1952), Л. К. Габуня (1959), В. И. Жегалло (1978), В. Айзенманн (Eisenmann, 1979, 1980, 1981). Промеры черепов, зубов и костей скелета, а также терминология зубов носорогов и эласмотериев брались по В. И. Громовой (1959) и К. Герену (Guerin, 1980). Система промеров, индексов и номенклатура зубных структур и костей конечностей парнокопытных приняты по И. И. Соколову (1953), Я. И. Хавесону (1954), Э. Эйнци (Heintz, 1970) и Е. Л. Короткевич (1976).

Для сравнения привлекались коллекции из плио-плейстоценовых местонахождений Южной Сибири и Прибайкалья — Кызыл, Иркутск, Москва и др., хранящихся в Тувинском государственном университете, Института Земной коры СО РАН, Национального музея им. Алдан-Маадыр (Кызыл), а также материал по рецентным видам из коллекций Зоомузея МГУ (Московского государственного университета). В тексте и таблицах приняты сокращения параметров некоторых измерений: L — длина, W — ширина, H — высота. Широко использовалась статистическая обработка материала, а также графическая интерпретация диагностических признаков с использованием программ MS Excel и Statistica (И.М. Хохуткин, М.В. Винарский, М.Е. Гребенников, 2009).

Выражаю огромную благодарность А.М. Клементьеву, научному сотруднику Института Земной коры СО РАН (г. Иркутск), А.Б. Савинецкого (ИПЭЭ РАН, г. Москва) за оказанную помощь в определении принадлежности палеонтологического материала и своему научному руководителю С.О. Ондар за консультации и помощь в сборе и обработке полевого материала.

ГЛАВА 3. АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ РАЗРЕЗА МИОЦЕНОВОГО ВОЗРАСТА «ХОЛУ»

3.1. Географическое положение разреза Холу

Расположен на правобережье р. Холу в северо-западном окончании Убсу-Нурской котловины (рис. 1). Разрез экспонирован в двух естественных оврагах – Заячий и Козьий, расположенных на расстоянии 2 км друг от друга.

Холу – один из наиболее изученных разрезов кайнозоя Тувинской горной области. В 1989 г. Тувинской экспедиции ВСЕГЕИ (Б.А. Борисов) на р. Холу найдены многочисленные останки ископаемых копытных, интересных с точки зрения состава, эволюции, филогении и расселения отдельных видов, а также изучения фаунистических сообществ.

На размытой поверхности туфогенных песчаников и туфобрекчий верхнего неогена здесь залегает многометровая толща разнородных песков и супесей (рис. 2). Эта толща представлена преимущественно аллювиальными накоплениями в основании разреза и субаэральными в его верхней части и может быть расчленена на четыре согласно залегающих пачки (снизу вверх): (1) пачка руслового аллювия, сложенная песками буро-охристыми до черных (за счет высокой степени насыщенности гидроокислами железа и марганца), косо- и волнисто-слоистыми, хорошо сортированными, грубозернистыми, в подошве с тонким прослоем слабоокатанных валунных галечников; (2) пачка старичных осадков – горизонтально-слоистые, илистые, темно-серые, с тонкими линзами суглинок песчаники, переслаивающиеся с охристыми разнозернистыми ожелезненными песками; (3) пачка осадков преимущественно пойменной фаций с горизонтами субаэральных отложений, представленная светло-серыми, горизонтально- и волнисто-слоистыми, среднезернистыми пылеватыми песками с включениями мелкой гальки; (4) лёссовидные супеси и эоловые пески (Попов П.А., 2018).



Рис. 3. ○ – Местонахождение разреза Холу

Берег р. Холу на месте находки останков имеет следующий вид (рис. 4).



Рис. 5. Общий вид на лог с останками миоценовых животных на правом берегу нижнего течения р. Холу

3.2. Геологическое строение разреза Холу

Миоценовые отложения местонахождения Холу (Козий и Заячий овраги по правому борту р. Холу) представлены озерными образованиями хольской серии или свиты (С. М. Попова, 1968 г.). Наиболее мощный (более 130 м), но

не полный её разрез наблюдается на правобережье р. Холу в 2-4 км ниже выхода её из хр. В. Танну-Ола. Здесь эта толща подразделяется (Л. И. Розенберг, 1980 г.) на ряд свит (сверху вниз): глинисто-мергельную убсунурскую (43 м), песчано-алеврито-глинистую деспенскую (21 м) и алеврито-песчаную козовражную (50 м).

1) На нижней части разреза из-под выходящего над уровнем реки белёсого цвета песка (предположительно верхний олигоцен) налегают снизу вверх (рис. 5):



Рис. 5. На фотографии обрушившееся с верхней части крутого обрыва части современного захоронения (череп человека современного типа, части выдолбленного цельного тополя)

Пески средне- и мелкозернистые, горизонтально-слоистые с большим количеством блесток слюды, образующей сплошные прослои мощностью до 31—33 м (рис. 5).



Рис. 6. Суглинистый песок

2. Горизонтально и косослоистый суглинистый песок с блестками слюды и прослоями ракушечников и отдельными позвонками рыб (осетровые, щуки) (до 2,5 м) (рис. 6).



Рис. 7. Глина светло-серая

3. Глина мергелистая, очень плотная, светло-серая с включениями щебня до 8-9 м (рис. 7).



Рис. 8. Глина мергелистая, рыжеватая с голубовато-серыми пятнами

4. Глина мергелистая, рыжеватая с голубовато-серыми пятнами со следами размыва с мощными прослойками ракушечника и позвонками рыб до 2 м.

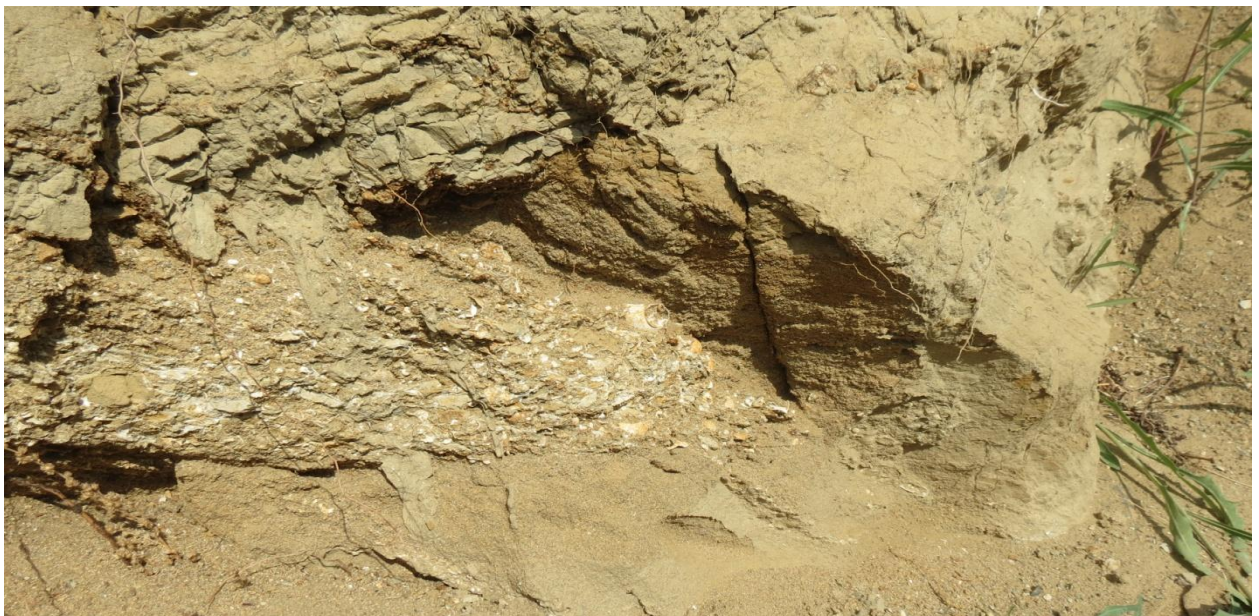


Рис. 9. Супесчаники с косослойным залеганием песчаными прослойками с включениями ракушечников

5. Супесчаники с косослойным и диагонально-слоистым залеганием с включениями мощных ракушечников, останков рыб, фрагментов панцирей черепах. В горизонте редко встречается кости крупных наземных

позвоночных животных, встречающиеся сверху ракушечников на песчаных слоях до 1,5-2 м.

Четвертичные отложения:

6. Пески желтовато-бурые, горизонтально-слоистые, немые от 1 до нескольких метров.

7. Карбонатный горизонт вышележащей погребенной почвы и погребенная почва до 1,5 м.

8. Современные образования (дюны, тонкий слой почвы) до 1 м.

Кости залегают в слоях 2, 3, 4 и 5. Общая вертикальная мощность костеносной толщи достигает 16—17 м, но главная масса костей захоронена в верхней части косо- и горизонтально-слоистых песков (слой № 2, где залегают лучший по сохранности материал), в глинистом песке (слой № 3), и в нижней части мергелистой глины (слои № 4-5). В этом последнем слое имеется огромное количество мелких обломков, местами сплошь заполняющих глину, частично сильно окатанных, а также разрозненных зубов и отдельных костей крупных позвоночных, их фрагментов черепов (рис. 10, 11). Косослоистые слоистые пески тянутся по выровненным платообразным участкам на верхних горизонтах и обязаны своим отложением скорее всего крупной водной артерии и/водно-озерной и болотистой системы, находящейся здесь в неогене (миоцене). Течения несли и нагромождали в беспорядке черепа и другие кости; отложения же налегающих на слоистые пески глинистых слоев, видимо, шло уже в водоеме с илистым дном, быть может типа озера. Следовательно, богатое скопление костей местонахождения Холу, имеет водное происхождение, и образование этого скопления, быть может, шло длительное время (Ридуш Б.Т., Кадебская О.И., 2008).



Рис. 10. Останки костей позвоночных



Рис. 11. Костные останки в глинистом слое

3.3. Фауна миоцена по данным разреза Холу

Количество захороненного здесь костного материала большое: подсчет одноименных костей одного и того же вида раковин и позвонков рыб свидетельствует о высокой плотности их популяций. Между тем раскопками захвачена лишь незначительная часть этого разреза, разрушаемого селями

дождливых сезонов (напр., 2019 года) и весенними половодьями р. Холу многие десятки лет...

История гиппарионовой фауны охватывает поздний миоцен – плиоцен. Её появление и расселение связывают со сменой ландшафтов в пограничной зоне аридного и гумидного поясов, в которой входили Юго-Восточной и Среднец части Европы, Казахстана, южная часть Западной Сибири, Бувы, Монголии и Забайкалья, часть Китая, Северной Индии и Малой Азии. Во второй половине миоцена в связи с возросшей испаряемостью долинные и низинные леса в периферических районах аридной и семиаридной областей из болотных субтропических превращаются в широколиственные. Одновременно в междуречных пространствах редколесье сменяется саванно-степью, вначале луговой, типа прерий, а затем сухой. Ландшафты становятся все более открытыми, с травянистым покровом, что благоприятствовало существованию копытных (Мортилье Г., Мортилье А., 1903).

Таким образом, внешним импульсом, вызвавшим широкое распространение фауны гиппариона, явились климатические изменения (понижение температуры и иссушение). Их воздействие на развитие животного мира осуществлялось главным образом через преобразование ландшафтов.

Основными представителями фауны гиппариона были древние лошади, настоящие носороги, хоботные, антилопы, верблюды, олени, жирафы, быки, бегающие бескилевые птицы (страус и урмиорнис), хищники (саблезубый тигр и гиены), а также грызуны и наземные черепахи. В основном это были хорошо подвижные обитатели открытых и полуоткрытых пространств в период семиаридного климата.

Самым характерным представителем этой фауны был гиппарион — небольшая трехпалая лошадь (размером с осла), остатки которой обычно преобладают над другими ископаемыми. Луговой гиппарион пришел на смену жителю лесов — анхитерии. У него зубы впервые приспособлены для поедания трав. Поверхность зубов покрывается сложными эмалевыми

петлями, препятствовавшими их истиранию при употреблении жесткой пищи. Однако зубы гиппариона все еще имели более низкую коронку, чем у лошади, и, следовательно, были пригодны для истирания не очень жесткого корма (Флеров, 1954.) Строение конечностей гиппариона говорит о том, что они были приспособлены для передвижения по мягким болотным почвам. Ноги гиппариона могли сгибаться под более острым углом, чем у лошади, северного оленя и лося, и, таким образом, при ходьбе и беге поднимались много выше, что позволяло ему легко передвигаться по высокотравью и кочковатым болотам.

В. И. Громова (1955) различает среди гиппарионов два экологических типа, один из которых был приспособлен к обитанию в обстановке более облесенного ландшафта с влажной почвой, мягкой и сочной растительностью (*Hipparion primigenium*, *H. theoboldi*, *H. crassum*), а другой существовал в более ксерофильных условиях (*Hipparion elegans*, *H. longipes*, *H. moldavanicum*, *H. postulum*, *H. proboscideum*, *H. matthew*). Л. К. Габуня (1959) полагает, что эта экологическая дифференциация гиппарионов существовала с момента их появления.

Гиппарионы обитали некоторое время вместе с настоящими лошадьми, приспособленными к быстрому бегу по твердому грунту сухой степи. Очевидно, по мере высыхания заболоченных низин и речных пойм сокращался ареал гиппариона, а затем произошло и его вымирание.

В гиппарионовой фауне весьма разнообразно были представлены антилопы и олени, главным образом газели, трагоцеры, церватиты. Среди носорогов выделялся хилотерий—толстое приземистое коротконогое животное с бочонкообразным, как у бегемота, туловищем (Орлов, 1961).

Хоботные — мастодонт и динотерий — были самыми крупными животными гиппарионовой фауны. Полагают, что редкость их остатков свидетельствует об относительной малочисленности этих животных в сравнении с другими представителями гиппарионовой фауны.

Жирафы — современники гиппариона — обладали умеренно вытянутой шеей и лишь слегка удлинёнными ногами, что придавало им вид, сходный с ныне живущим окапи — обитателем лесов Центральной Африки (Орлов, 1961). Остатки верблюдов найдены в отложениях не древнее среднего плейстоцена. Поскольку верблюды переносят жару и холод и страдают от влажного климата, их появление свидетельствует о наступлении в это время засушливых саванно-степей и пустынь. Широкое распространение верблюдов в составе позднегиппарионовой фауны приблизительно совпало с появлением в Азии однопалой лошади *Стенона*, которую отличали дополнительные складки эмали на поверхности зубов и удлинённый протокон, что связано с питанием ещё более жесткой ксерофильной растительностью.

В гиппарионовой фауне Евразии усматриваются провинциальные различия. Её китайские и западно-европейские местонахождения, попадающие в области более обильного увлажнения, отличаются широким распространением носорогов, большим разнообразием самих гиппарионов, среди которых господствовали лесные формы, и частым присутствием реликта предшествовавшей фауны — анхитерия. В Китае спутниками гиппариона были тапир — житель тропических лесов, и крокодил, обитавший в реках вплоть до Ордоса. Местонахождения остатков гиппарионовой фауны Южной Европы, Закавказья, Индии, Бирмы, Южного Китая, лежащие в тропическом и субтропическом поясах того времени, отличаются присутствием приматов.

Состав гиппарионовой фауны изменялся также и с ходом истории. Во второй половине плейстоцена в ней резко усиливается роль саванно-степных представителей: антилоп, верблюдов, жирафов, страусов, однопалой лошади, роющих грызунов; лесные же формы приближаются к полному исчезновению. Одновременно расширяется географический ареал саванно-степных фаун, продвигающийся на север до низовьев Селенги (многочисленные ископаемые остатки яиц страусов) и на запад до Днестра

(находки остатков верблюда и страуса в районе Одессы) (Фортуна А.Б., 2017).

Гиппарионовую фауну считают предковой для современной фауны африканских саванн.



Рис. 12. Гиппарионы

Различные животные этой фауны представлены в сборах очень неравномерно. Условия образования местонахождения (перенос сильным течением тяжелых черепов и костей крупных животных) не были благоприятны для сохранения в целости хрупких костей мелких газелей, хищников, грызунов, птиц и т. п. Остатки мелких животных частью оказались раздробленными и полностью разрушенными, а частью могли быть отнесены течением дальше и погребены в другом месте. По отдельным фрагментам трубчатых костей идентифицирован лебедь, близкий к монгольскому *Sygnus pristinus*, возможно другой вид.

Грызуны миоценовой фауны Холу в первых сборах совсем отсутствуют; встречаются остатки черепов, но в виде отдельных щитков панциря, нет

никаких следов ящериц и других позвоночных, несомненно входивших в состав фауны в целом.

Самыми крупными животными гиппарионовой фауны были носороги. Однако материал по носорогам, добытый в Холу, пока недостаточен для точного определения. Носороги миоценовой фауны скорее всего был представлен главным образом безрогой формой рода хилотерий.

Хилотерий принадлежит к широко распространенному в миоцене — плиоцене Северной Америки, Азии и Восточной Европы семейству толстых, приземистых носорогов, коротконогих, с боченкообразным, как у бегемот туловищем, с зачаточным рогом на конце носовых костей. Крупные коренные зубы хилотериев сложного строения, хорошо приспособлены для измельчения листвы, молодых побегов деревьев и кустарников, возможно, и мягкой травянистой растительности.

Гиппарион, по числу найденных остатков и особей обычно преобладающий во всех крупных местонахождениях этой фауны, представлен и в сборах из Холу очень обильно (несколькими десятками отдельных зубов и различных останков). Помимо трехпалости гиппариона отличают от лошадей однопалых, доживших до современности, некоторые черты архаичности в строении черепа, менее развитая, чем у лошадей, затылочная связка, поддерживающая череп, относительно большая величина височной впадины; следовательно относительно более сильный височный мускул, чем у лошадей (вероятно, черта примитивности); меньшая редукция клыков присуща животным обоего пола (у современных лошадей обычно имеются только у самцов).

Боковые пальцы гиппариона при беге по твердому субстрату, видимо, не касались земли, но должны были быть полезны при ходьбе по влажному, заболоченному грунту (возможно, и по песчаному), по скользкой тропе и т. п. Для гиппариона характерна способность боковых пальцев широко раздвигаться (что увеличивает площадь опоры стопы), сильная сгибаемость и отведение назад среднего пальца и боковых (Орлов, 1961). Эти особенности

говорят о явной приспособленности гиппариона к влажным степям, широким речным долинам с богатой пойменной и луговой растительностью. Здесь могли быть и прибрежные леса, и участки лесостепи с кустарниками, и отдельные заболоченные места.

Для гиппариона *Hipparion elegans* Gromova, жившего на территории нынешних Западной Сибири и Казахстана большими табунами, характерна очень сильная складчатость эмали коренных зубов, малая разделенность коронки цементными прослойками, следовательно, и большая прочность зубов, и, видимо, прекрасная приспособленность их к перетиранию травянистой растительности.

Другой крупный вид из Холу — длинноногий гиппарион (найлены остатки не менее 2 особей) — был не только крупнее, но и относительно более долгоногим и достигал размеров средней лошади. В нем сочетаются очень высокий для гиппариона рост с относительно длинными и тонкими ногами.

Помимо выше указанных животных фрагменты костей идентифицированы как принадлежащие мелким оленям, медведкунце (*Eumeluvora*), хищному млекопитающему размерного класса красного волка (гиена?), мелкой — размерного класса соболя или кунце, антилопе *Quirliqnorla* sp., крупному, бобру, крупному полороговому (баран) и многочисленным останкам щуки, осетровых рыб, панцирей черепах огромной массе раковин брюхоногих моллюсков.

В фауне Холу довольно многочисленны останки оленей, антилоп *Tragoceros*, не обнаружено никаких следов мелких млекопитающих. Возможно, что причина этого отсутствия кроется в условиях захоронения в Холу, неблагоприятных для хрупких костей животных. Не найдены и свиньи, обычные в гиппарионовой фауне.

Из хищников обычна гиена из рода крокута, по скелету сходная с современной африканской пятнистой гиеной и известная из местонахождений гиппарионовой фауны в том числе и Азии.

Из семейства куниц в фауне Холу с достоверностью найдена медведекуница – *Eumeluvora* и куница.

Большое количество костного материала фауны Холу погибает в течение многих десятков лет при ежегодных разливах, возможно, Праенисея. Как известно, до появления хребта Танну-Ола Праенисей имел южного направления сток. Очевидно, общее количество скелетного материала, когда-то захороненного в неогеновой песчано-глинистой толще Холу, было огромно и, вероятно, соответствует тысячам особей, главным образом копытных, которые, может быть, стали жертвой стихийного бедствия.

Трудно сказать, чем была вызвана эта гибель. Наконец, большие разливы древней реки «пра-пра Енисея», могли время от времени смывать с лугов и побережий реки скелетные остатки жившей по его берегам фауны (Ондар С.О., 2015).

Фауна гиппариона справедливо считается в значительной степени предковой для современной африканской, но ее формирование как комплекса животных разного палеогеографического происхождения не совсем ясно. Некоторыми учеными считалось, что родина этой фауны — Центральная и Южная Азия, где представлены крупные местонахождения (Китай, Монголия, Казахстан, Сибирь, Индия и прилегающие острова). Возможно, что именно на территории Центральной и Южной Азии сформировался этот поразительно характерный и в общем однородный «пра-африканский» комплекс, откуда фауна и расселилась в Европу, Переднюю Азию и Африку. Но пока это все же скорее лишь наполовину обоснованная гипотеза, хотя наибольшее разнообразие ископаемых форм характерно именно для Азии.

Ландшафт, в котором жила фауна гиппариона, в общем должен был носить лесостепной характер; это можно допускать и для Сибири и Северного Казахстана в описываемое время. Широкое распространение фауны, ее «теплолюбивость», казалось бы, скорее всего субтропический в общем характер может говорить не столько об однообразии климата для такой большой территории, сколько о широком распространении сходных

ландшафтов; при этом могло бы идти относительно быстрое расселение разных будущих компонентов фауны из мест возникновения в другие ареалы, и вся, в целом однообразная, фауна могла бы относительно быстро возникнуть на весьма обширной территории «почти одновременно» — в геологических масштабах времени.

Разумеется, это допущение не противоречит разнородности фауны в смысле происхождения отдельных ее представителей. Однако за последние годы накопились данные, говорящие о нескольких исторических этапах фауны гиппариона, от верхов среднего миоцена до конца нижнего плиоцена; позднее сам гиппарион еще встречается, но вся эта «пра-африканская» фауна уцелевает в сильно измененном виде лишь в самой Африке, где ее прямые потомки живут и поныне. Не совсем бесспорно и происхождение гиппариона, обычно считаемого потомком североамериканской трехпалой лошади меригиппус. По мнению же некоторых, гиппарион ведет начало от более древних лошадей Старого Света (возможно, неизвестного еще азиатского меригиппуса).

Все же во времена гиппарионовой фауны можно предполагать для обширной территории Сибири и в целом Центральной Азии довольно мягкий климат и вместе с тем известное разнообразие ландшафта, несмотря на меньшую, чем в настоящее время, расчлененность Азии горными хребтами, ибо многие современные хребты моложе гиппарионовой фауны, так как возникли «в итоге более поздних горообразовательных процессов». Последние могли быть одной из основных причин климатических изменений и смены физико-географических условий, следовательно, и изменения растительности, что должно было в свою очередь неизбежно отразиться на животном мире, вызвать «отступление» гиппарионовой фауны на юг или по крайней мере сокращение огромного ареала его обитания в Азии (Попов П.А., 2013).



Рис. 13. Раковины пресноводных моллюсков из Холу

Проведенные нами исследования разреза неогена Холу озерных отложений, содержащего богатейший материал по ископаемой малакофауне, дают информацию о развитии природной среды территории в позднем миоцене и раннем плиоцене. Имеющаяся у нас коллекция раковин пресноводных брюхоногих моллюсков из озерно-аллювиальных отложений правого берега р. Холу имеют удовлетворительную сохранность, что позволяет определить систематическое положение палеонтологического материала в большинстве случаев с точностью до вида. Раковины, собранные из озерно-аллювиальных отложений и из иловатых суглинков серого цвета в верховьях р. Холу, происходят из отложений позднего миоцена (не позднее 5,4 млн. лет назад). Встреченные здесь раковины мелких и средних размеров гастропод развиты нормально, почти не фоссилизированы и сохранили фрагментарно прижизненную окраску.

Раковины крупного размера принадлежат к *Lymnaea* (*Corvusiana*) *kazakensis* Mozley, 1934

Описание. Раковина средних размеров (до 34мм высотой), довольно стройная, башневидной или башневидно конической формы. Окраска бурая или темно коричневая, иногда матово роговая. Обороты (числом до 7,5–8,0) сильно и равномерно выпуклые (часто почти ступенчатые), нарастают медленно и разделены глубоким слабоскошенным швом. Завиток высокий и стройный, башневидный или широкий в основании, массивный, конической формы. Тангент-линия прямая или слабовыгнутая. Последний оборот несколько расширен в сравнении с завитком, высота последнего оборота составляет около 2/3 высоты раковины. Устье овальное, неширокое, располагается под небольшим углом к оси раковины, его высота приблизительно равна половине высоты завитка. Колумеллярный отворот белого цвета, неширокий, тонкий. Колумеллярная складка выражена слабо, столбик слабо скручен. Скульптура представлена линиями нарастания.

Современное распространение вида связана со степной зоной юга Западной Сибири, Южного Казахстана, Южного Урала и Южного Предуралья (бассейн р. Урала) (Моллюски, 2009).

Экология. По мнению Г.В. Березкиной и Я.И. Старобогатова (1988), вид *Lymnaea kazakensis* является специфическим обитателем иссыхающих степных водоемов, период обводненности которых занимает 2 – 3 весенних месяца.

Наблюдения, выполненные на юге Западной Сибири и Южном Урале [Моллюски, 2009], показывают, что вид приурочен преимущественно к непостоянным или значительно (но не полностью) усыхающим водоемам, но иногда встречается и в крупных непересыхающих озерах (например, оз. Мышайкуль Челябинской обл., Увельский р н). Обычно животные держатся в мелководной прибрежной зоне водоемов и даже на влажном берегу возле уреза воды.

Реконструкция природной среды. Современное распространение вида, размерные параметры, обилие остатков раковин и их высокая плотность позволяют предполагать условия природной среды разреза Холу. Водоем

представлял собой мелководное или обширной мелководной береговой линией озеро с обильной прибрежной растительностью с довольно высокой температурой воды.

Фрагменты костей, собранные и хранящиеся в нашей коллекции, идентифицированы как принадлежащие гиппарионам 2-х видов (*Hipparion elegans Gromova*, *Hipparion longipes Gromova*), олени, медведкунице (*Eomellivora*), хищному млекопитающему размерного класса (определен как древняя гиена – красного волка, мелкой – размерного класса соболя или куницы, не крупному носорогу, антилопе *Quirliqnoria* sp., бобру, крупному древнему барану *Ovis*, монгольскому журавлю (*Cygnus pristinus*) и многочисленные останки рыб.

Проведенные нами исследования разреза неогена Холу озерных отложений, содержащего богатейший материал по ископаемой малакофауне, дают информацию о развитии природной среды территории в позднем миоцене и раннем плиоцене. Имеющаяся у нас коллекция раковин пресноводных брюхоногих моллюсков из озерно-аллювиальных отложений правого берега р. Холу имеют удовлетворительную сохранность, что позволяет определить систематическое положение палеонтологического материала в большинстве случаев с точностью до вида. Раковины, собранные из озерно-аллювиальных отложений и из иловатых суглинков серого цвета в верховьях р. Холу, происходят из отложений позднего миоцена (не позднее 5,4 млн. лет назад). Встреченные здесь раковины мелких и средних размеров гастропод развиты нормально, почти не fossilized и сохранили фрагментарно прижизненную окраску (Ондар С.О., 2015).

Раковины крупного размера принадлежат к *Lymnaea* (*Corvusiana*) *kazakensis* Mozley, 1934

Описание. Раковина средних размеров (до 34мм высотой), довольно стройная, башневидной или башневидно конической формы. Окраска бурая или темно коричневая, иногда матово роговая. Обороты (числом до 7,5–8,0)

сильно и равномерно выпуклые (часто почти ступенчатые), нарастают медленно и разделены глубоким слабоскошенным швом. Завиток высокий и стройный, башневидный или широкий в основании, массивный, конической формы. Тангент-линия прямая или слабовыгнутая. Последний оборот несколько расширен в сравнении с завитком, высота последнего оборота составляет около $2/3$ высоты раковины. Устье овальное, неширокое, располагается под небольшим углом к оси раковины, его высота приблизительно равна половине высоты завитка. Колумеллярный отворот белого цвета, неширокий, тонкий. Колумеллярная складка выражена слабо, столбик слабо скручен. Скульптура представлена линиями нарастания.

Современное распространение вида связана со степной зоной юга Западной Сибири, Южного Казахстана, Южного Урала и Южного Предуралья (бассейн р. Урала) (Моллюски, 2009).

Экология. По мнению Г.В. Березкиной и Я.И. Старобогатова (1988), вид *Lymnaea kazakensis* является специфическим обитателем иссыхающих степных водоемов, период обводненности которых занимает 2 – 3 весенних месяца.

Наблюдения, выполненные на юге Западной Сибири и Южном Урале (Моллюски, 2009), показывают, что вид приурочен преимущественно к непостоянным или значительно (но не полностью) усыхающим водоемам, но иногда встречается и в крупных непересыхающих озерах (например, оз. Мышайкуль Челябинской обл., Увельский р н). Обычно животные держатся в мелководной прибрежной зоне водоемов и даже на влажном берегу возле уреза воды.

Реконструкция природной среды. Современное распространение вида, размерные параметры, обилие остатков раковин и их высокая плотность позволяют предполагать условия природной среды разреза Холу. Водоем представлял собой мелководное или обширной мелководной береговой линией озеро с обильной прибрежной растительностью с довольно высокой температурой воды.



Рис. 14. Фрагменты коллекции костей из Холу. Трубчатые кости крупного бобра и рога антилопы.

Наличие фрагментов костей позволяют дополнить вывод о характеристике природной среды разреза Холу в позднем миоцене (Ондар С.О., 2015).

Впервые бобры появляются в Азии, где их окаменелые останки датируются эоценом. Наиболее известные из вымерших бобров — это гиганты, как например, сибирский *Tragotherium cuvieri*, живший в среднем миоцене - позднем плейстоцене Евразии. Выделено около 3 видов.



Рис. 15. Реконструкция внешнего облика трогонтерия Кювье (*T. cuvieri*). Источник:

<https://ru.wikipedia.org/>

Размеры трогонтерия варьировали от средних до достаточно крупных и был сопоставим по своим параметрам с европейским бобром (*Castor fiber*) — он был несколько больше его линейно, но при этом являлся не столь коренастым. Морфологически трогонтерий отличается от рода *Castor* довольно существенно. Его конечности несколько удлинены и, возможно, не имели плавательных перепон, хвост слабо сжат в спинно-брюшном направлении, т.е. круглый, а не плоский в сечении. Подобное анатомическое строение может свидетельствовать о том, что трогонтерий зависел от водной среды меньше, нежели современный бобр.

Вероятно, трогонтерий вел полуводный образ жизни, однако степень его привязанности к воде является предметом дискуссий. На сегодняшний день считается, что в поисках пищи трогонтерий отходил от водоемов относительно дальше, чем современный бобр. Очевидно, он держался водоемов со слабо проточной или стоячей водой: заболоченных берегов рек, тростниково-рогозовых озер и ольхово-осоковых болот, а также надречных участков с богатой водной и прибрежной растительностью. Населяя перелески умеренного климатического пояса, трогонтерий избегал как сплошных лесов, так и слишком открытой местности.

Трогонтерий питался разнообразным растительным кормом, произраставшим в водоемах и в их непосредственной близости. Целых деревьев он, вероятно, не валил, а ограничивался их корой и молодыми побегами. Основную часть рациона составляли рогоза, тростник, камыш, кувшинки, корневища, вырывающиеся из мягкого прибрежного грунта и т.п. Плотины, подобно современному бобру, трогонтерий скорее всего не строил; жил в норах, вырытых по берегам водоемов. Появление, распространение и вымирание. Видимо, впервые род *Trogontherium* появляется в среднем миоцене (более 10 млн. лет назад) в Азии. На этом континенте он задерживается вплоть до позднего плейстоцена. На территорию Европы трогонтерий проникает в позднем миоцене и обитает здесь до среднего

плейстоцена (около 200 тыс. лет назад). В Евразии ареал трогонтерия простирался от Англии на западе до Северо-Восточной Сибири на востоке и до Кыргызстана, Казахстана и Украины на юге; он охватывал значительную часть Европы (за исключением Средиземноморья). Многочислен он был и на территории России. Трогонтерий является одной из руководящих форм для позднего плиоцена и раннего плейстоцена Европы и Азии. Имеются также некоторые данные о присутствии трогонтерия в среднем миоцене Северной Америки.

За миллионы лет своего существования трогонтерий не претерпел существенных эволюционных изменений. Некоторые исследователи считают, что со временем больше становились резцы, другие указывают, что подобное увеличение укладывается в границы обычной видовой изменчивости (Антоненко А. Животный мир неогенового периода).

Не вполне понятна причина исчезновения трогонтерия. Конечно, он в некоторой степени конкурировал с обыкновенным бобром (*Castor fiber*), но в целом их экологические ниши пересекались не слишком значительно. Вероятно, к вымиранию трогонтерия привел целый комплекс различных факторов.

Таким образом, бобр подтверждает вывод относительно характеристики природной среды разреза Холу о наличии озерной системы с богатой прибрежной растительностью из рогоза, тростника, камыша, кувшинки, корневищ. Характеристика рациона бобра свидетельствует о достаточно тепловодных водах в пределах разреза Холу. Возможно, береговая линия озера была заболочена.

Останки лошадиных антилоп (*Hippotraginae*) Рода *Quirliqnoria* Bohlin, 1937 было описано Дмитриевой Е. Л., Сердюк Н. В. (2011). Гиппотрагины были среднего размера с относительно небольшими почти прямыми, уплощенными, овального сечения с передним килем, расположенным прямо над глазницей роговыми стержнями.

Большое сходство по размерам и сплюснутости роговой стержень с реки Холу проявляет с материалами из Цайдама, верхний миоцен–нижний плиоцен, баодэ (NMU 10–11), определенными Б. Болином как *Quirliqnorina* sp. (Bohlin, 1937). Стержень *Quirliqnorina cheni* кажется несколько большим. Антилопы рода *Quirliqnorina* были широко распространены в туролии в гиппарионовых фаунах Европы (Греция, Молдавия, Украина) и его аналогах в Центральной (Киргизия, Таджикистан, Казахстан, Монголия) и Юго-Восточной Азии (Китай, Индия и Пакистан). Тыва оказалась новой азиатской точкой гиппарионовой фауны на востоке. Скорее всего, экологическая обстановка этого времени в Туве была типично туролийской. Это были участки саванн с кустарниковой и травянистой растительностью, с относительно мягкими грунтами и теплым климатом.



Рис. 16. Фрагмент челюсти гиппариона с зубами и фрагмент берцовой кости антилопы



Рис. 17. Позвонок крупной рыбы (щука?) и фрагменты раковин моллюсков на окаменелой глине с мелким щебнем



Рис. 17. Фрагменты трубчатых костей птицы (крупные фрагменты - монгольского лебедя *Cygnus pristinus*, снизу справа фрагмент кости птицы среднего размера)

Монгольский лебедь жил в конце миоценовой и в начале плиоценовой эпохи (11 – 3 миллиона лет назад), Впервые описан из западной части современной Монголии. Природные условия тогдашней западной Монголии описываются как территория, покрытая густой сетью крупных озер. Озера населяли богатый и разнообразный мир водных и околоводных птиц. Лебедь прошлого был среди них одной из самых обычных и многочисленных птиц. Его многочисленные костные остатки собраны в нескольких местонахождениях того времени. Это был крупный лебедь, сочетающий признаки двух основных групп современных лебедей – кликунов и шипунов,

поэтому его, возможно, можно считать предком всех современных лебедей Северного полушария.

Длина фрагментов костей лебедя, найденного в Холу – от 1 до 5 см.

Фрагмент головки трубчатой кости птицы среднего размера (см. рис. нижний ряд, справа), возможно, принадлежит попугаю. Но требуется проведение дополнительных работ по сбору останков и тщательная работа по определению принадлежности фрагмента из нашей коллекции. На сегодня имеется единственная находка останков попугая с берегов Байкала (Zelenkov, 2016).



Рис. 18. Фрагменты костей древнего барана *Ovis*



Рис. 19. Позвонки крупной рыбы



Рис. 20. Позвонки рыбы среднего размера



Рис. 21. Позвонки рыб мелкого размера



Рис. 22. Фрагменты костных останков рыб из Холу



Рис. 23. Фрагменты костных элементов рыб и панцирей черепах



Рис. 24. Кости рыб. Заметны фрагмент челюсти крупной хищной рыбы

По предварительным оценкам миоценовый фаунистический комплекс рыб представлен видами из семейства осетровых – сибирским осетром *Acipenser baerii* Brandt, 1869 и стерлядью *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758, а также, возможно, видом из семейства окуневых – обыкновенным судаком *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758). Формирование этого комплекса в регионе происходило в юрское время в бассейне моря Тетис на территории современной Центральной Азии. Предки осетра и стерляди проникли в реки Сибири из Понто-Каспийского бассейна. Осетр распространился по всей территории Сибири, а ареал стерляди включает только бассейны Оби и Енисея.

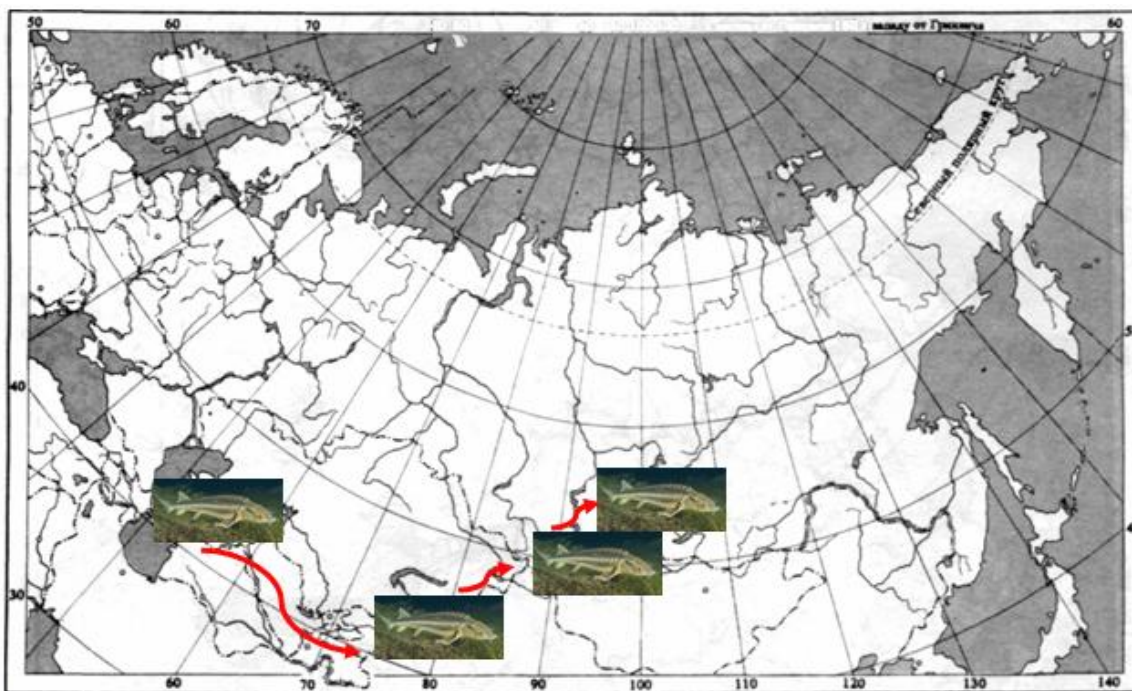


Рис. Схема филогенетических связей миоценовых осетровых Евразии (формирование комплекса ихтиофауны в регионе происходило в юрское время в бассейне моря Тетис на территории современной Центральной Азии. Предки осетра и стерляди проникли в реки Сибири из Понто-Каспийского бассейна)

Судак был распространен в миоцене в северной части Азии от Туркмении до Байкала. В процессе похолодания климата из водоемов Сибири этот представитель семейства окуневых исчез.

Возможно, в состав фауны входила щука, представители лососеобразных.



Рис. 25. Фрагменты костей древних оленей



Рис. 26. Фрагменты панциря черепахи

К сожалению, из-за сложившейся ситуации в стране, нам не удалось произвести запланированные весенние полевые работы на разрезе Холу. Из-за скудости имеющегося материала, не удалось определить таксономическую принадлежность и систематическое положение черепахи.

Единственно, присутствие черепахи в районе исследований свидетельствует о достаточно мягком климате в позднем миоценовое время.



Рис. 27. Очертания фрагмента черепа древнего барана *Ovis* отмечено красной линией

Первые представители подсемейства *Caprinae* появляются в позднем миоцене Евразии; значительно позже, в плейстоцене, некоторые виды расселились в Африку и Америку, в Азии они и сейчас очень разнообразны. В

палеонтологической летописи позднего неогена и начала плейстоцена Северо-Восточной Азии и Северной Америки *Caprinae* крайне редки, их эволюционная история до сих пор не вполне ясна, поэтому любые находки их остатков заслуживают особого внимания. До настоящего времени считалось, что самые ранние остатки горного барана происходят из Китая, где он обитал примерно 2,42 млн лет назад. Новые находки из Западного Забайкалья корректируют эти представления. Они не опровергают гипотезу азиатского происхождения рода *Ovis*, но указывают на более древнее время появления рода в Азии, почти на 2 млн лет, что не противоречит ранее высказанной гипотезе о возникновении этого рода между 3 и 5 млн лет назад (Калмыков Н.П., 2013).

В результате палеонтологических раскопок на южном склоне Хамбинского хребта (Западное Забайкалье) в нижнеплиоценовых отложениях местонахождения Удунга была найдена уникальная фауна млекопитающих. В ее составе представители отрядов *Primates*, *Lagomorpha*, *Rodentia*, *Carnivora*, *Proboscidea*, *Hyracoidea*, *Perissodactyla* и *Artiodactyla*. Среди остатков *Artiodactyla* были выявлены неполный правый роговой стержень взрослой особи и роговые стержни молодой особи горного барана. Стратиграфическое распространение большинства таксонов млекопитающих Удунги указывает на то, что горные бараны обитали в раннем плиоцене (русциний, биозона MN 15) в горах Западного Забайкалья.

Более 4 млн. лет назад Хамбинский хребет, хребты Хамар-Дабан и Малый Хамар-Дабан, обрамляющие оз. Байкал, были покрыты лесами. Об этом свидетельствует спорово-пыльцевой спектр из отложений, содержащих остатки млекопитающих удунгинского комплекса. В раннем плиоцене Азии обширная гольцовая зона, по-видимому, обусловила быструю и широкую радиацию *Caprinae* и появление рода горных или каменных баранов (*Ovis*).

На роговых стержнях из местонахождения Удунга в отличие от *Hemitragus* и *Pseudois* нет ясно выраженного кия на переднем крае, что позволило с уверенностью отнести их к роду *Ovis*. Отсутствие однотипных остатков в местонахождениях зоны III формации Юше (Yushe Formation), Санган-о

(Sangkan-ho) и Сяшагоу (Xiashagou) в провинции Шанси (Shansi) не позволяет отождествлять плиоценового барана из Западного Забайкалья с *Ovis shantungensis*, описанным впервые из раннего плейстоцена Северного Китая. Ископаемого материала из Западного Забайкалья пока недостаточно для корректного сравнения с *O. shantungensis* и выделения нового вида, поэтому в настоящее время он определен как *Ovis* sp. Беспочвенные систематические экзерсисы только могут усложнить таксономическую картину этого рода.

В Европе горные бараны (*Ovis ammon* ssp., *O. a. antiqua*) появляются в позднем виллафранке (биозона MNQ 18). В Северной Америке они известны со второй половины раннего плейстоцена, приблизительно 1,2 млн лет назад, однако эти данные нуждаются в проверке. Позже, 0.6 млн лет назад, здесь обитал *Ovis* sp., его остатки обнаружены в пещере штата Колорадо (США). *O. shantungensis* и *O. zdanskyi* из Северного Китая, считавшиеся до сих пор самыми ранними представителями рода *Ovis*, представляют собой два вида, хронологически замещающих друг друга. Наряду с *O. shantungensis* в местонахождении

Сяшагоу обнаружены остатки млекопитающих почти тех же отрядов, что и в Западном Забайкалье. Присутствие в фауне Сяшагоу *Hipparion sinensis*, *Equus sanmeniensis*, *E. teilhardi*, *Bison pale-osinensis*, *Spirocetus wongi* и *S. peii* свидетельствует о том, что эти животные наряду с другими населяли Северный Китай на рубеже плиоцена и плейстоцена. Фауна из Сяшагоу хронологически близка поздневиллафранкским фаунам Европы, ее возраст примерно 2.2—1.8 млн лет, что подтверждено магнито- и биостратиграфическими исследованиями. Она значительно моложе фауны из местонахождения Удунга, где были найдены остатки *Ovis* sp., который в русцинии (MN 15) вместе с *Parapresbytis*, *Nyctereutes*, *Parailurus*, *Ursus*, *Pachycrocuta*, *Ferienstrix*, *Lynx*, *Homotherium*, *Mammuth*, *Archidiskodon*, *Postschizotherium*, *Hipparion*, *Stephanorhinus*, *Antilocapra* и другими обитал в горах бассейна оз. Байкал. Это обстоятельство позволяло говорить о том, что остатки *Ovis* из Западного Забайкалья являются самыми древними не только в Азии, но и в Голарктике.

В филогенетическом отношении род *Ovis* весьма близок к роду *Capra*, его корни ведут к общему с родом *Capra* предку — роду *Tossannoria* с признаками *Ovis* и *Capra* из позднего миоцена или раннего плиоцена Тибетского плато. Находка рода *Ovis* в раннем плиоцене Забайкалья не нарушает хронологии указанной гипотезы о происхождении этого рода, так как горные бараны по новым данным появляются именно в конце раннего плиоцена. Не исключено, что род *Ovis* мог появиться и раньше.

Ископаемый материал из Удунги позволяет говорить, что отделение ветви горных баранов действительно произошло раньше конца раннего плиоцена. Родственные связи азиатских видов *Capra*, *Hemitragus*, *Pseudois* и современных видов и подвидов *Ovis* являются доказательством азиатского происхождения горных, или каменных, баранов. Гипотеза азиатского происхождения рода *Ovis* подтверждается и результатами молекулярной филогении.

Хронологически диверсификация рода *Ovis* в Евразии в интервале от 3 до 5 млн лет назад и его распространение из центра происхождения подтверждается материалами о миграции других групп млекопитающих из Евразии в Северную Америку. Скорее всего в этот промежуток времени горные бараны мигрировали из Северо-Восточной Азии в Северную Америку.

По молекулярным часам расхождение американских *O. dalli* и *O. canadensis* от *O. nivicola* произошло около 4,2 млн лет назад. Примерно в это же время (4,6 млн лет назад) от *O. ammon* дивергировали другие группы горных баранов Евразии. *O. vignei* и *O. orientalis* разошлись примерно 3,5 млн лет назад, а два американских вида (*O. dalli* и *O. canadensis*) — около 2,6 млн лет назад. Согласно другой точке зрения, основанной на палеонтологической летописи и последовательности митохондриального гена *Cytb*, история горных баранов началась примерно 3,12 млн лет назад. Эти различия связаны с разным массивом палеонтологических и молекулярных данных, которые были использованы для калибровки. В первую очередь они были обусловлены отсутствием ископаемых остатков *Ovis* в связи с неблагоприятными тафономическими условиями в горных районах, где обитали горные бараны. Обнаружение их остатков в горах

Западного Забайкалья восполнило этот пробел и подтверждает предположение, что род *Ovis* появился более 4 млн. лет назад (Калмыков Н. П., 2013).

Находка останков горного барана из Холу может еще более удревнить время появления его в Северной Евразии ближе к 5 млн. Существующие гипотезы о филогении *Caprinae* указывают на необходимость дополнительных палеонтологических исследований в Южной Сибири и Западном Забайкалье и детального их изучения в Евразии и Северной Америке. Большую часть их истории еще предстоит узнать, она была значительно богаче и разнообразнее, чем считалось ранее. Новые находки будут способствовать установлению филогенетических связей между отдельными видами рода *Ovis* и прояснению истории эволюции этой группы.

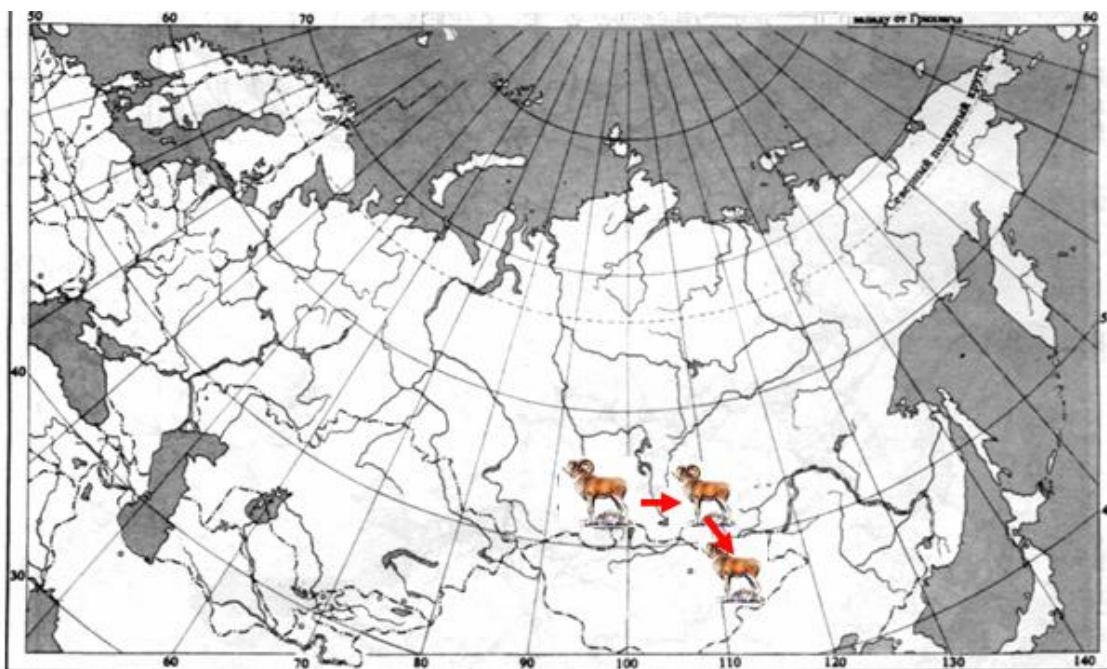


Рис. Схема филогенетических связей позднемиоценового бобра (время появления тувинского барана – поздний миоцен (~5,3 млн. л. н.; байкальского – ранний плиоцен ~ 4,2 млн. л. н.; китайского – 2,42 млн. л. н. – ранний филафранк); останки в Таралык-Чере не отмечены!, найдены в Холу).

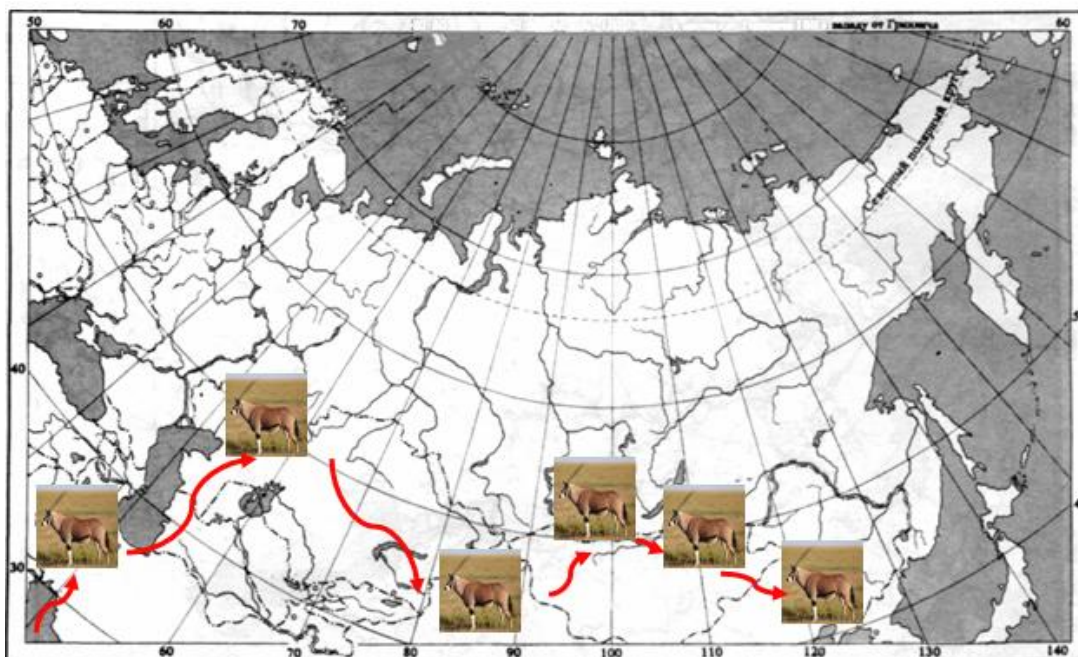


Рис. Схема филогенетических связей миоценовых лошадиных антилоп Евразии

Схемы филогенетических связей представителей фауны Холу может свидетельствовать о доминировании в среднем миоцене (около 7-8 млн. лет назад) доминировании в оформлении ядра миоценовой фауны аллохтонных элементов. Таковыми элементами фауны Холу были лошадиные антилопы. В позднем миоцене, около 5 млн. лет назад появляются автохтонные элементы, как, например, предок горных баранов рода *Ovis*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Крупные преобразования сообществ парнопалых, в общем соответствуют рубежам эпох и веков общей геохронологической шкалы. История парнопалых в интервале от 5.3 до 0.4 млн. л.н. подразделяется на семь основных этапов [Вислобокова, 2008]. Присутствие в фауне халикотерия (*Metaschizotherium*) и носорога (*Dicerorhinus*) указывает на средний и верхний миоцен», а нахождение остатков *Procaprolagus*, предка *Megaloseros* — на среднемиоценовый, *Ovis* — на позднемиоценовый возраст.

В связи с новыми находками окаменелостей птиц и млекопитающих холунскую фауну можно относить то к позднему миоцену.

В плиоцене - начале среднего плейстоцена в Северной Евразии обитали представители трех подотрядов Artiodactyla: мозолоногие (Tylopoda), свинообразные (Suiformes) и жвачные (Ruminantia). Сукцессии сообществ парнопалых демонстрируют изменения на семейственном, родовом и видовом уровнях, постепенное исчезновение миоценовых таксонов и становление плейстоценовых и современных родов и видов.

Доминируют жвачные двух семейств: олени (Cervidae) и полорогие (Bovidae). Среди оленей на смену мунтжадинам (Muntjacinae) и примитивным настоящим оленям (Cervinae) трибы Pliocervini постепенно приходят разнообразные настоящие (триба Cervini) и большерогие олени (триба Megacerini). Среди полорогих разнообразные плиоценовые крупные антилопы (Hippotraginae и др.) постепенно замещаются быками (Bovinae: триба Bovini). Постоянно присутствуют газели (Gazella) и жирафы (Giraffidae: Palaeotraginae). Сокращается разнообразие Suiformes. Миоценовых свиней (Suidae) рода Propotamochoerus в позднем плиоцене сменяет современный род Sus.

Большое количество костного материала фауны Холу свидетельствует о её гибели в течение многих десятков лет при ежегодных разливах, возможно, Праенисея. Как известно, до появления хребта Танну-Ола, Праенисей имел сток южного направления. Очевидно, общее количество скелетного материала, когда-то захороненного в неогеновой песчано-глинистой толще Холу, было огромно и, вероятно, соответствует тысячам особей, главным образом копытных, которые, может быть, стали жертвой стихийного бедствия.

Трудно сказать, чем была вызвана эта гибель. Наконец, большие разливы древней реки «пра-пра Енисея», могли время от времени смывать с лугов и побережий реки скелетные остатки жившей по его берегам фауны.

Фауна гиппариона справедливо считается в значительной степени предковой для современной африканской, но ее формирование как комплекса животных разного палеогеографического происхождения не совсем ясно. Некоторыми учеными считалось, что родина этой фауны — Центральная и

Южная Азия, где представлены крупные местонахождения (Китай, Монголия, Казахстан, Сибирь, Индия и прилегающие острова). Возможно, что именно на территории Центральной и Южной Азии сформировался этот поразительно характерный и в общем однородный «пра-африканский» комплекс, откуда фауна и расселилась в Европу, Переднюю Азию и Африку. Но пока это все же скорее лишь наполовину обоснованная гипотеза, хотя наибольшее разнообразие ископаемых форм характерно именно для Азии.

Ландшафт, в котором жила фауна гиппариона, в общем должен был носить лесостепной характер; это можно допускать и для Сибири и Северного Казахстана в описываемое время. Широкое распространение фауны, ее «теплолюбивость», казалось бы, скорее всего субтропический в общем характер может говорить не столько об однообразии климата для такой большой территории, сколько о широком распространении сходных ландшафтов; при этом могло бы идти относительно быстрое расселение разных будущих компонентов фауны из мест возникновения в другие ареалы, и вся, в целом однообразная, фауна могла бы относительно быстро возникнуть на весьма обширной территории «почти одновременно» — в геологических масштабах времени.

Разумеется, это допущение не противоречит разнородности фауны в смысле происхождения отдельных ее представителей. Однако за последние годы накопились данные, говорящие о нескольких исторических этапах фауны гиппариона, от верхов среднего миоцена до конца нижнего плиоцена; позднее сам гиппарион еще встречается, но вся эта «пра-африканская» фауна уцелевает в сильно измененном виде лишь в самой Африке, где ее прямые потомки живут и поныне. Не совсем бесспорно и происхождение гиппариона, обычно считаемого потомком североамериканской трехпалой лошади меригиппус. По мнению же некоторых, гиппарион ведет начало от более древних лошадей Старого Света (возможно, неизвестного еще азиатского меригиппуса).

Все же во времена гиппарионовой фауны можно предполагать для обширной территории Сибири и в целом Центральной Азии довольно мягкий климат и вместе с тем известное разнообразие ландшафта, несмотря на меньшую, чем в настоящее время, расчлененность Азии горными хребтами, ибо многие современные хребты моложе гиппарионовой фауны, так как возникли «в итоге более поздних горообразовательных процессов». Последние могли быть одной из основных причин климатических изменений и смены физико-географических условий, следовательно, и изменения растительности, что должно было в свою очередь неизбежно отразиться на животном мире, вызвать «отступление» гиппарионовой фауны на юг или по крайней мере сокращение огромного ареала его обитания в Азии.

ВЫВОДЫ:

1) изученные палеонтологический материал и литературные сведения о находках из разреза Холу позволяет свидетельствовать о времени существования фауны в позднемиоценовое – раннеплиоценовое время (5,3 – 4,2 млн. лет назад); убедительным доказательством является нахождение в Холу самого древнего барана. Считалось, что самым древним бараном рода *Ovis* являлся баран из Западного Забайкалья возрастом около 4 млн. лет назад. Находка барана из Холу – свидетельство появления барана в отрезках геологического времени более 5 млн. лет назад.

2) фауна разреза Холу включает представителей обширной водно-болотной экосистемы, являющиеся в миоцене широко распространенными типами экосистем;

3) водно-болотные комплексы позднего миоцена характеризуются высокой биопродукцией, о чем свидетельствует богатая фауна разреза. Комплекс устойчиво функционировал длительное время, типична для миоцена нынешних умеренных широт. Свидетельством является состав фауны, типичной для других местонахождений миоценового времени – от Южной Европы до Забайкалья, Монголии и Китая;

4) факторами, вызвавшими за относительно короткий промежуток времени перестройки биосистем разного ранга явились похолодание и аридизация климата, сопровождаемые активным тектогенезом и горообразовательными процессами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Верещагин Н.К., Громов И.М. Сбор остатков высших позвоночных четвертичного периода.- Москва: Издательство АН СССР, 1953. 38 с.- Текст: непосредственный.
2. Верещагин Н.К. О типологии захоронений остатков наземных позвоночных в четвертичных отложениях // Мат-лы совещ. по изучению четвертичного периода. Т. 1. Москва: Издательство АН СССР, 1961. С. 374–387.- Текст: непосредственный.
3. Вислобокова И. А. Основные этапы эволюции сообществ парнопалых Северной Евразии в плиоцене – начале плейстоцена // Палеонтологический журнал, 2008, № 3, с. 76-91.- Текст: непосредственный.
4. Громов И.М. Об особенностях накопления костных остатков в пещерных местонахождениях // Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода АН СССР. Москва: Издательство АН СССР, 1955. Вып. 20. С. 88–92.- Текст: непосредственный.
5. Дмитриева Е. Л., Сердюк Н. В. HIPPOTRAGINAE (BOVIDAE, ARTIODACTYLA, MAMMALIA) из позднего миоцена Тувы // Палеонтологический журнал, 2011, №6, с. 66-74.- Текст: непосредственный.
6. Дублянский В.Н., Ломаев А.А. Карстовые пещеры Украины. К.: Наукова думка, 1980. 180 с. Ефремов И.А. Тафономия и геологическая летопись. Москва: Издательство АН СССР, 1950. 177 с. (Труды ПИН АН СССР. Т. 24).- Текст: непосредственный.
7. Калмыков Н. П. Самая древняя находка горного барана (MAMMALIA, ARTIODACTYLA: OVIS) в Голарктике (Западное Забайкалье) // Доклады академии наук, 2013, том 448, № 2, с. 239-241.- Текст: непосредственный.
8. Князев Ю.П. Уникальные палеонтологические территории объекты / Ю.П. Князев // Природа. 2012. № 7 (1163). С. 57-63.- Текст: непосредственный.
9. Косинцев П.А., Подопригора И.Г. Находки дикобраза *Hystrix vinogradovi* и гималайского медведя *Ursus thibetanus* в позднем плейстоцене Среднего

- Урала // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологического общества): Мат-лы Междунар. совещ. Москва, 2003. С. 175.- Текст: непосредственный.
10. Мортилье Г., Мортилье А. Доисторическая жизнь: Происхождение и древность человека: Пер. с 3-го французского изд. / Пер. под ред.: Л.Я. Штернберг. Санкт-Петербург: Издательство товарищества «XX век», 1903. 600 с.- Текст : непосредственный.
 11. Моллюски Урала и прилегающих территорий. Семейство Прудовиковые *Lymnaeidae* (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes). Ч.1/ И.М. Хохуткин, М.В. Винарский, М.Е. Гребенников / Под редакцией И.А. Васильевой // Екатеринбург, 2009 — 162 с.- Текст: непосредственный.
 12. Ондар С.О. Экологические перестройки в эволюции экосистемного уровня. Кызыл: РИО ТувГУ, 2015. 318 с.- Текст: непосредственный.
 13. Орлов Ю.А. В мире древних животных/ Ю.А. Орлов. — Москва: Издательство академии наук СССР, 1961.- 191 с.- Текст: непосредственный.
 14. Пидопличко И.Г. Топачевский В.А. Значение остатков млекопитающих для палеонтологического обоснования стратиграфии неогена и антропогена // Труды Комиссии по изучению четвертичного периода АН СССР. № 20. Москва, 1962. С. 98–107.- Текст: непосредственный.
 15. Попов П.А. Анализ состава фаунистических комплексов пресноводных рыб Арктической зоны Западной Сибири // Вестник СВФУ, № 4 (66) 2018. С. 26-37.- Текст: непосредственный.
 16. Ридуш Б.Т., Кадебская О.И. Изучение плейстоценовых отложений пещер Урала // Спелеология и карстология. № 1. Симферополь, 2008. С. 118–119.- Текст: непосредственный.
 17. Ридуш Б.Т. Тафономия пещерных местонахождений ископаемых позвоночных // Спелеология и спелестология. 2013. № 4. С. 55-59.- Текст: непосредственный.

18. Филипович В.Ф. Новые сведения о миоценовых отложениях Подмосковья // Бюллетень М. о-ва исп. природы, отд. геологии. 1969. Т. XLIV (2). С. 88-91.- Текст: непосредственный.
19. Фортуна А.Б. Палинологическая характеристика неогеновых отложений в долине реки Иссык-Ата (Чуйская Владаина, Кыргызстан) // Вестник Института сейсмологии Национальной Академии Наук Кыргызской Республики. 2017. № 2 (10). С. 115-120.- Текст: непосредственный.

Электронные ресурсы

20. Антоненко А. Животный мир неогенового периода. Режим доступа:
<https://www.wwlife.ru/index.php/main/item/1400-2-12-zhivotnyj-mir-neogenovogo-perioda>
21. Миоценовая эпоха. Режим доступа:
http://evolution.powernet.ru/history/Life_14/