

УДК 569.73: 415 (551.77)

## **Историческое развитие парнопалых (Artiodactyla) Северной Евразии и этапы эволюции их сообществ в кайнозое**

**И.А. Вислобокова**

Палеонтологический институт РАН, Москва

E-mail: ivisl@paleo.ru

Проанализирована эволюция сообществ парнопалых в кайнозое и выделены основные этапы в интервале от 56 до 0,4 млн. лет назад. Рост разнообразия парнопалых тесно связан с эволюцией и диверсификацией растительного покрова и изменениями климата и ландшафтов. Основные рубежи преобразования сообществ в палеогене синхронны крупнейшим биосферным событиям, а плиоцен-плейстоценовые изменения отражают крупные колебания климата в северном полушарии.

*Ключевые слова:* парнопалые, эволюция, основные этапы, биоразнообразие, кайнозой, Северная Евразия.

Отряд парнопалых (Artiodactyla) — одно из магистральных направлений эволюции плацентарных млекопитающих (Eutheria). Возникнув в мезозое, он доминирует среди крупных млекопитающих планеты наряду с приматами и хищными. Это динамично развивавшаяся группа млекопитающих хорошо представлена в ископаемом состоянии и уникальна для изучения закономерностей макроэволюции и изменения биоразнообразия. История парнопалых тесно связана с эволюцией биосферы и эволюцией растительного покрова Земли и разворачивалась на фоне изменений очертаний материков, состава атмосферы и ее циркуляции, климата и ландшафтов. Хорошие индикаторы последних, эти в основном растительностные млекопитающие с успехом используются при реконструкции природной среды прошлых эпох и в биостратиграфии. Большое разнообразие и хорошая изученность парнопалых позволяют использовать их для познания истории наземных биоценозов кайнозоя и особенностей формирования современных биомов.

В статье анализируются сукцессии комплексов парнопалых, существовавших в Северной Евразии (на территории России, Молдавии, Украины, Грузии, Казахстана, Киргизии, Таджикистана, Монголии и Северного Китая) от эоцена до середины среднего плейстоцена (56–0,4 млн. лет назад).

Данные по парнопалым этой территории интересны в связи с тем, что здесь фиксируются важные этапы и события их исторического развития и становления многих групп, в частности, формирование бореальных и субарктических форм, некоторых современных родов и видов. Кроме того, фауны этой территории были связующим звеном между

фаунами Европы, Северной Америки, Южной Азии и Африки. Здесь проходили важные фаунистические обмены и пролегли многие миграционные пути.

Значительный вклад в изучение парнопалых внесли А.А. Борисьяк, М.В. Павлова Л.И. Алексеева, В.С. Байгушева, М.И. Бурчак-Абрамович, А.К. Векуа, Н.К. Верещагин, А.Я. Година, Е.Л. Дмитриева, Е.Л. Короткевич, А.Н. Лунгу, П.А. Тлеубердина, Б.А. Трофимов, К.К. Флеров и Я.И. Хавесон.

Полученные автором данные по морфологии, эволюции и биоразнообразию палеогеновых, неогеновых и раннеплейстоценовых парнопалых Северной Евразии существенно уточнили и дополнили имевшиеся сведения и позволили пересмотреть многие ключевые вопросы, касающиеся исторического развития парнопалых и их сообществ.

В статье прослеживаются основные моменты исторического развития и возрастания средообразующей роли Artiodactyla в кайнозое Северной Евразии, выделяются основные рубежи и анализируются основные этапы эволюции их сообществ, изменения их биоразнообразия от абиотических и биотических факторов. Последовательные этапы охарактеризованы определенными ассоциациями таксонов и данными по появлению и распространению ряда таксонов.

Исследования проводились в рамках отечественных программ и международных проектов. Историческое развитие парнопалых в олигоцене Азии существенно уточнилось в ходе работ по проекту ЮНЕСКО № 326 «Переход от олигоцена к миоцену в Северном полушарии» и в рамках советско-монгольского сотрудничества и австрийско-монгольского проекта (FWF: P-10505-GEO). Изучение неогеновых и плейстоценовых фаун велось по программе Европейского научного фонда «Обстановка и динамика экосистем неогена Евразии» (EEDEN), в рамках международного проекта «Неоген Старого Света» (NOW), австрийского проекта «Изменения миоценовых экосистем Восточных Альп по позвоночным» (FWF P 15724), международного проекта по сравнительному изучению фаун Европы. Благодаря электронным базам данных, созданным совместно с зарубежными коллегами, проанализированы основные рубежи и события в истории фаун неогена и плейстоцена.

Представленная автором модель эволюции сообществ парнопалых основана на изучении богатейшей коллекции Палеонтологического института РАН, а также материалов крупнейших музеев мира: Американского музея естественной истории, Национального музея естественной истории в Париже, музеев естественной истории в Лондоне, Пекине, университетов Беркли, Канзаса, Лиона, Монпелье и др.

На разных этапах моей научной жизни меня поддерживали такие корифеи палеонтологии, как В.И. Громов, К.К. Флеров, Э. Эйнци, Г.-В. Кальке и Р. Тедфорд, к которым я всегда испытываю глубокую признательность. Особую благодарность за постоянную поддержку я хочу выразить А.Ю. Розанову, замечательному человеку и выдающемуся ученому, которому я посвящаю эту работу.

Статья выполнена по программе Президиума РАН 11 «Научные основы сохранения биоразнообразия России» (проект «Эволюция и средообразующая функция биоразнообразия»), при поддержке РФФИ (проект 05-04-48493б) и Президента России (НШ-6228.2006.4).

### Основные направления эволюции Artiodactyla

**Структура отряда.** Отряд Artiodactyla объединяет три подотряда: верблюдов (Tylopoda), нежвачных, или свинообразных (Suiformes) и жвачных (Ruminantia). В кайнозое Северной Евразии к Suiformes принадлежали шесть семейств ряда архаичных надсемейств (Diacodexidae, Helohyidae, Dichobunidae, Raoellidae, Antracotheriidae,

Entelodontidae) и два семейства надсемейства Suoidea: бегемоты (Hippopotamidae) и свиньи (Suidae). Ruminantia представлены десятью семействами двух инфраотрядов: низшие жвачные, или трагулины (Tragulina) и высшие жвачные (Rocoга). В составе трагулин выделяются два инфраотряда: Traguloidea и Hypertraguloidea. Tragulina представлены четырьмя семействами: Archaeomerycidae, Praetragulidae, Gelocidae и Lophiomerycidae, а высшие жвачные пятью: кабарги (Moschidae), палеомерициды (Palaeomerycidae), жирафы (Giraffidae), олени (Cervidae) и полорогие (Bovidae). В современной фауне Евразии доминируют два последних семейства и присутствуют Suidae и Tragulidae. В современной фауне мира к парнопалым принадлежит около 90 родов и 150 видов, из них жвачным — около 76 родов и 130 видов. Среди крупных млекопитающих по числу видов парнопалые уступают только приматам и хищникам.

Подотряд мозолоногих (Tyloroda), которому иногда придают ранг самостоятельного отряда, представлен семейством верблюдов (Camelidae). Верблюды (род *Paracamelus*) вселяются в Северную Евразию из Америки только в конце позднего миоцена. Архаичные группы мозолоногих (амфимерициды и кайнотерии), характерные для олигоцена Западной Европы, на рассматриваемой территории не встречены.

**Экологическое значение.** Эволюция Artiodactyla связана с освоением растительных ресурсов планеты. Основная масса ископаемых и современных Artiodactyla — растительноядные, лишь Suoidea объединяют группы всеядных. Наряду с другими животными, Artiodactyla активно участвуют в поддержании гомеостаза биосферы, в высвобождении CO<sub>2</sub> из растений и поддержании оптимального для жизни соотношения O<sub>2</sub>/CO<sub>2</sub> в атмосфере, а также круговороте биогенных веществ.

Чрезвычайно высока их роль в поддержании гомеостаза на уровне биоценозов, биомов и местообитаний. Будучи первичными консументами, они играют активную роль в пищевых цепях, обеспечивая перенос энергии от растений к хищникам и человеку. Парнопалые демонстрируют широкий спектр экологических адаптаций. Эта группа относится к пермеантам, пищевые ресурсы которых охватывают разные типы и ярусы растительности. Миграции и видовое разнообразие обеспечивают равномерное использование всего спектра растительности. Наиболее высоко специализированные растительноядные — высшие жвачные (Rocoга) обладают сложным четырехкамерным желудком, хорошо приспособленным для переваривания растительного материала.

Увеличение разнообразия Artiodactyla во времени направлено на поддержание гомеостаза биосферы и устойчивости биоценозов.

**Происхождение.** По всей видимости, появление парнопалых связано с крупнейшей биосферной перестройкой в конце мела (рис. 1). Современные палеонтологические, цитогенетические и молекулярные данные свидетельствуют об очень древнем происхождении отряда Artiodactyla и его раннем разветвлении на основные стволы (Todd, 1975; Prothero et al., 1988; Shimamura et al., 1997; Vislobokova, 1998; Vislobokova, Trofimov, 2002), о которых предполагал еще В.О. Ковалевский (Kowalevsky, 1873-1874, 1875). Согласно калибровке молекулярных часов адаптивная радиация древнейших эутериев, приведшая к появлению отрядов, произошла более 100 млн. лет назад (Shimamura et al., 1997).

Если принять во внимание продолжительность существования последней триады Ruminantia (Cervidae, Giraffidae и Bovidae), которая составляет 34 млн. лет, и предположить, что продолжительность двух предыдущих была примерно такой же, то даже без учета возможного ускорения темпов эволюции, получится дата, близкая к цифре, вычисленной по молекулярным данным. Продолжительность первой триады —

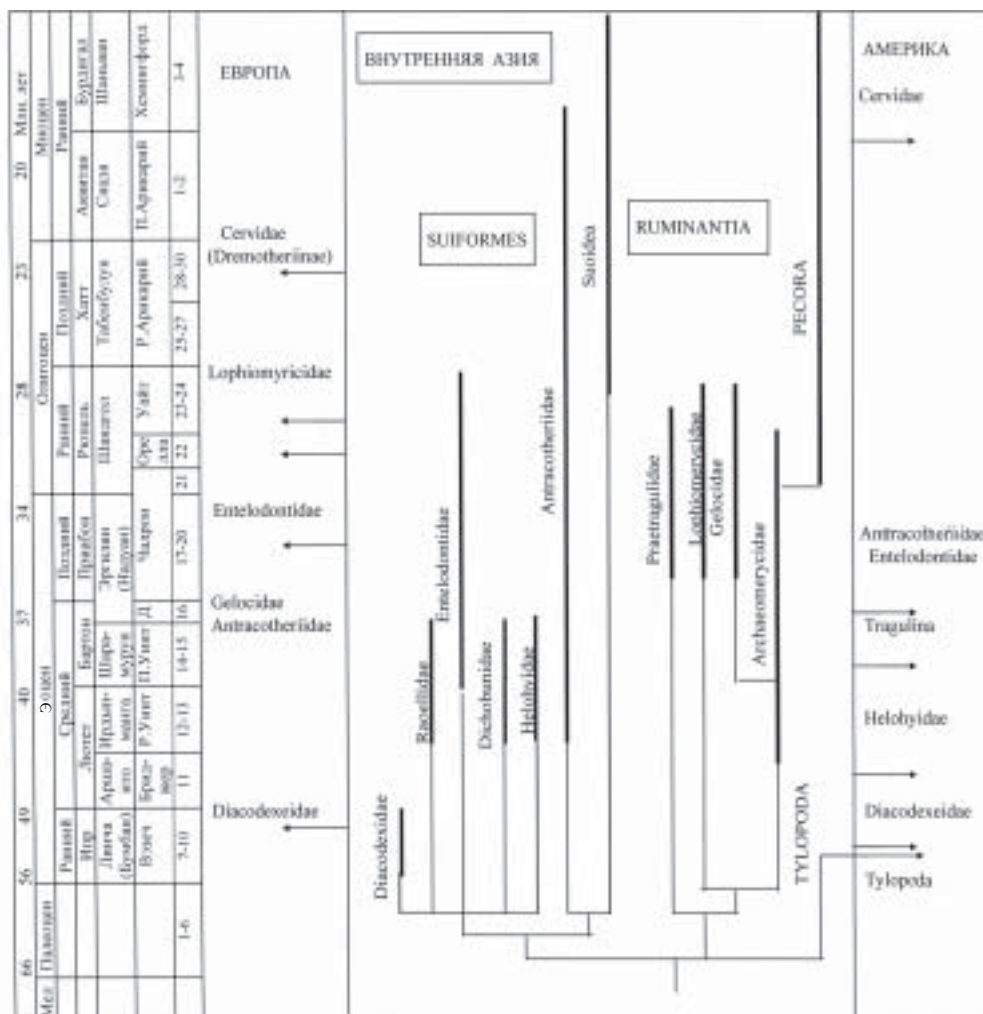


Рис. 1. Схема эволюции Artiodactyla в кайнозое Внутренней Азии. Стрелки показывают направления прохорезов.

предполагаемое время существования базальных групп Tylopoda – Suiformes – Ruminantia, а второй — интервал от радиации базальных трагулин на Archaeomerycidae – Lophomyrtae – Tragulinae до появления Pecora.

К сожалению, самый ранний этап эволюции парноногих, связанный с первичной радиацией и появлением базальных групп подотрядов Tylopoda, Suiformes и Ruminantia, в ископаемой летописи пока не представлен. Хотя благоприятная экологическая обстановка, способствовавшая адаптивной радиации мелких травоядных млекопитающих, существовала уже в палеоцене, древнейшие парноногие известны лишь с эоцена. Судя по очень мелким размерам некоторых эоценовых и олигоценовых парноногих (*Chorlakkia*, *Hypisodus*), которые были не крупнее кроликов, базальная группа парноногих принадлежала к очень мелкому размерному классу. По строению зубной системы эти животные, по-видимому, мало отличались от древнейших представителей других отрядов, в частности, приматов и арктоционид, но в отличие от них обладали близким к

двублоковому астрагалом. Двублоковый астрагал — основа энергетически выгодного типа голеностопного сустава парнопалых. Быстрота передвижения была важна при поиске пищи и помогала быстро скрыться от опасности. Вероятно, остатки доэоценовых парнопалых или не распознаны среди остатков других древнейших эутериив, или выпали из геологической летописи, так как были редки.

Новые данные по сравнительной морфологии древнейших копытных и парнопалых подтверждают предположение о позднемеловом возрасте отряда Artiodactyla. Парнопалые занимают более низкое эволюционное положение по сравнению с древнейшими копытными рода *Protungulatum* из Северной Америки (Protero et al., 1988; Vislobokova, Trofimov, 2002). Позднемеловой возраст этих животных косвенно служит маркером верхнего рубежа появления Artiodactyla.

Пока нельзя точно указать место происхождения Artiodactyla. Но, несомненно, оно находилось где-то во внутренних районах Азиатско-Американского континента. В позднем мелу Азия была огромным материком, соединенным с Северной Америкой на северо-востоке и отделенным от Европы, Африки и Индостана. Там существовали разнообразные ландшафты и были подходящие для появления парнопалых биотопы. Первые парнопалые могли появиться во внутренних районах с относительно сухим климатом и плотными грунтами.

Азиатское происхождение Artiodactyla подтверждают такие факты, как находки там самых примитивных древнейших представителей Suiformes и Ruminantia, приуроченность к нему исторического развития магистральных направлений в развитии этого отряда и их сохранение в современной фауне, основное направление прохорезов в эоцене из Азии в Америку и Европу. Парнопалые Америки представляют собой, по меткому выражению К. Джанис и её соавторов (Janis et al., 1998), смесь эндемиков и иммигрантов из Старого Света. Очень большой эндемизм характерен и для парнопалых эоцена Европы. В раннем эоцене это был архипелаг, на котором в изоляции обитали многие эндемичные группы архаичных парнопалых.

Вполне вероятно, что в мелу очень маленькие парнопалые, размером не крупнее крысы, жили в «тени динозавров» (подобных тарбозавру или тираннозавру) и занимали особую экологическую нишу, не имеющую аналогов в современной фауне. Их остатки, по всей видимости, следует искать в местонахождениях этих гигантов, сосуществовавших в Америке с *Protungulatum*.

Возможно, в позднем мелу какие-то барьеры (биотические или абиотические) не позволили парнопалым распространиться в Америку. По-видимому, подходящие для них биотопы в то время были заняты другими архаичными группами копытных (например, *Protungulatum*).

**Основные направления эволюции.** Эволюция Artiodactyla и их сообществ направляется и лимитируется изменениями факторов окружающей среды. Она осуществляется на фоне климатических колебаний и постепенного понижения температуры Земли (рис. 2). Изменения сообществ парнопалых подчинены определенному ритму в развитии биосферы и хорошо увязываются с крупными глобальными похолоданиями Земли, фиксирующимися по изменениям палеотемператур в морских бассейнах, развитию полярных шапок и оледенений, изменениям уровня Мирового океана и данным смежных дисциплин. Эволюция парнопалых была теснейшим образом связана с эволюцией растительного покрова планеты, а их распространение зависело и от изменений циркуляции воздушных масс в атмосфере, количества осадков, содержания углерода в растениях.

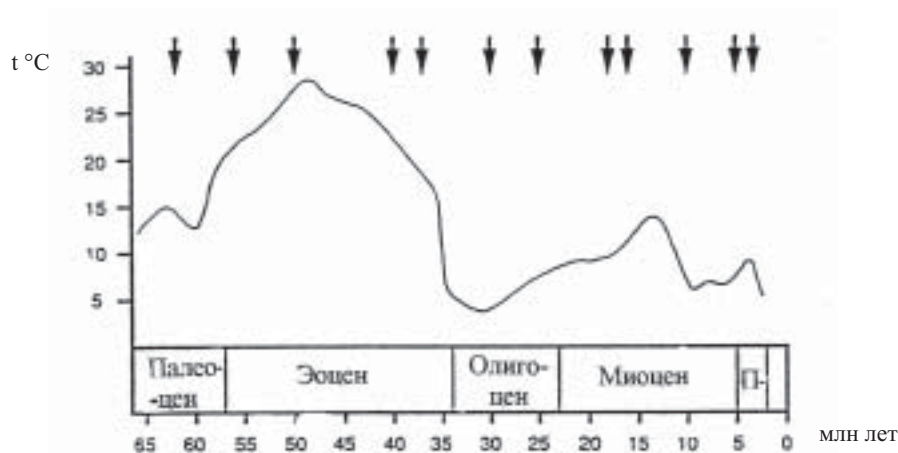


Рис. 2. Изменение температуры в области Северного моря (Janis, 1993). Стрелки показывают основные понижения уровня моря.

Изменения сообществ парнопалых происходят не только за счет эволюционных процессов, но и за счет миграций. Фаунистические обмены между континентами усиливаются при появлении и расширении межконтинентальных мостов, обычных при значительных понижениях уровня Мирового океана в холодные фазы. В эоцене и олигоцене азиатско-американские обмены фаун примерно совпадали с началом эвстатических циклов (Haq et al., 1988; Woodburne, Swisher, 1995).

Древнейшие представители всех трех подотрядов Artiodactyla известны по полным и почти полным скелетам. Это служит хорошей основой для познания особенностей их адаптациогенеза.

Начальные стадии эволюции парнопалых и их дисперсия, по-видимому, были тесно связаны с экспансией покрытосеменных растений. Основные направления адаптациогенеза этой группы определяются приспособлением к питанию растительной пищей, совершенствованию локомоции, дифференциацией по местообитаниям и повышением экономичности бега. Эти адаптации достигли максимального развития у высших жвачных (Ruminantia).

В течение кайнозоя все большая дифференциация растительного покрова, климата и ландшафтов сопровождается повышением уровня и расширением спектра адаптаций парнопалых, усложнением их сообществ и зоогеографической дифференциацией.

Рост разнообразия парнопалых и постепенное увеличение их размеров вызывают аналогичные изменения в сообществах хищных. Зависимость между изменением разнообразия парнопалых и хищных хорошо выражена в неогене (рис. 3).

В эволюции Artiodactyla прослеживаются многочисленные параллелизмы, затрудняющие реконструкцию исторического развития этого отряда. Лучше изучено развитие подотряда Ruminantia. Эта группа обладала эффективной стратегией выживания (жвачностью), которая обеспечила значительное преимущество перед другими копытными, в том числе перед Suiformes. Развитие особой пищеварительной системы, жвачности, разделение моментов сбора и пережевывания пищи и энергетически выгодное упрощение скелета определили эволюционный успех Ruminantia. Историческое развитие Ruminantia более канализировано и лучше структурировано, чем у Suiformes. В нем четко выделяются узловые моменты адаптациогенеза. Для древних Suiformes характерно большое число инадаптивных направлений, и этапы их истории пока прослеживаются хуже.



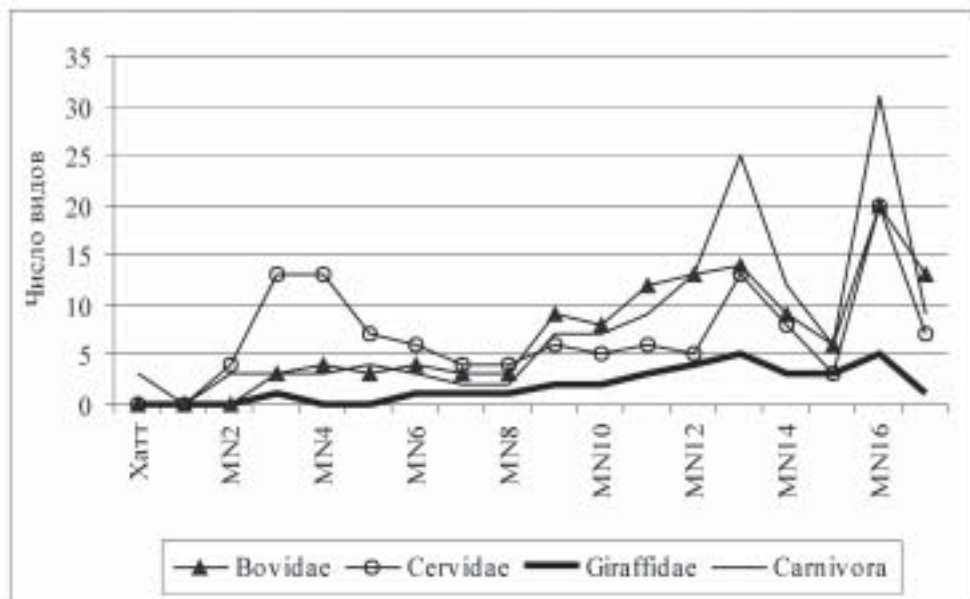


Рис. 3. Изменение биоразнообразия жвачных и хищных в неогене Северной Азии.

Ранне- и среднеэоценовые парнопалые, как правило, смешенноядные. Они употребляют и растительную, и животную пищу (семена, фрукты, листья растений, насекомых). Корни сохранения элементов насекомоядности, по-видимому, уходят в меловой период. Самые древние из парнопалых уже обладают начальными адаптациями к повышению скорости бега.

В среднеэоценовом местонахождении Ула-Усу во Внутренней Монголии найдено более десятка скелетов *Achaemeryx obtatus* Matthew et Granger, 1925, часть из которых была в сочлененном виде и посмертном положении. Прекрасная сохранность материала дала важные сведения для изучения адаптациогенеза Ruminantia и Artiodactyla.

Сравнительно-морфологическое изучение древнейших представителей подотрядов Ruminantia и Suiformes, опровергает устоявшиеся представления о происхождении жвачных от свинообразных (Vislobokova, Trofimov, 2002). Сходство между древнейшими представителями этих подотрядов унаследовано от общих предков и частично приобретено в ходе параллельных адаптаций к сходным условиям среды. Археомерикс, наряду с руминантными и локомоторными преадаптациями, сохранял большое число признаков генерализованного эутериевого типа и начальные адаптации, ведущие к современным Tragulidae, Moschidae и Pecora.

Дивергенция базальной группы инфраотряда Tragulina на Traguloidea и Hypertraguloidea и основные адаптивные радиации Traguloidea происходили в Азии, где они существуют поныне (*Tragulus*). Эволюция гипертрагулоидей протекала, главным образом, в Северной Америке, куда они пришли из Азии и где обитали до раннего миоцена.

Глубокое расхождение ветвей Traguloidea и Hypertraguloidea подтверждается разницей в строении базикрания и направлениях специализации (Vislobokova, 1998, 2001). Эволюционное развитие археомерицид связано с постепенным переходом к питанию растительной пищей и более эффективными начальными адаптациями к бегу. *Archaeomeryx* представлял особый биологический тип, переходный от насекомоядности к

растительнойности и от примитивного рикошетирующего прыжка к бегу. Дорсовентральный изгиб базиподия, слившиеся magnum и trapezoidum, начальные стадии формирования os malleolus и другие прогрессивные признаки этого архетипа переданы Leptomerycidae, Bachitheriidae, Gelocidae и Pecora. Более стремительные экологические адаптации гипертрагулоидей оказались менее экономичны.

На раннем этапе Suiformes разделились на два направления: одно из них, как и у Ruminantia, связано с адаптациями к питанию растительной пищей и смешеннойности, а другое (Suoidea) — с развитием всеядности. К первому относилось большинство групп архаичных нежвачных (Diacodexidae, Dichobunidae, Antracotheriidae, Raoellidae, Entelodontidae и др.), а ко второму — семейства Suidae и Hippopotamidae. Нежвачные демонстрируют самые разные сочетания адаптаций к растительнойности и повышению скорости бега. В развитии отдельных признаков моляров, а иногда и конечностей, они уходят дальше от предковых эутерий, чем древнейшие Ruminantia. Но их адаптациогенез оказывается недостаточно эффективным, чтобы преодолеть биосферный кризис позднего палеогена.

## Основные этапы и рубежи Палеоген

**Доэоценовый этап** (100–56 млн. лет) ископаемыми парнопалыми не представлен. К этому времени, очевидно, приурочены появление и разделение отряда на три основных ствола (Suiformes, Ruminantia и Tylopoda), развитие первичных адаптаций к растительнойности и парнопалости и ранние стадии формирования двублокового астрагала. Не исключено, что к этому же этапу принадлежат радиации базальных групп Suiformes, Ruminantia (Tragulina) и Tylopoda, в частности, дивергенция Tragulina на Traguloidea и Hypertraguloidea.

В палеоцене (66–56 млн. лет назад) климат после позднемиоценового кризиса был относительно стабильным и теплым. В отсутствие резких катаклизмов древнейшие Artiodactyla могли эволюировать сравнительно медленно. В позднем палеоцене существовали фаунистические связи между Европой и Америкой и, возможно, Азией (Woodburne, Swisher, 1995) и не исключено, что именно к этому времени относятся их первые экспансии в северном полушарии.

**Эоцен – олигоцен** (56–23 млн. лет). В эволюции сообществ парнопалых Внутренней Азии прослеживаются три основных этапа и два основных рубежа. Основные преобразования сообществ примерно синхронны крупнейшим биосферным событиям. Палеогеновые события хорошо коррелируются с событиями в Америке (Tedford et al., 1987; Berggren, Prothero, 1992; Stucky, 1992) и Европе (Legendre, Hartenberger, 1992; Vianey-Liaud et al., 1993; Blondel, 1996).

**1. Эоцен** (56–34 млн. лет). В эоцене Внутренней Азии идет становление ряда ключевых древних групп парнопалых. Оно связано с перестройкой наземных экосистем на фоне постепенного усиления континентальности климата, вызванного глобальным похолоданием в начале среднего эоцена. Происходит ступенчатое увеличение изотопа кислорода  $\delta^{18}\text{O}$  примерно на  $1\text{‰}$  на рубежах раннего и среднего, среднего и верхнего эоцена, эоцена и олигоцена (Berggren, Prothero, 1992).

**1.1. Ранний эоцен** (56–49 млн. лет). К этому времени, очевидно, относятся радиация Traguloidea и появление триады семейств Archaeomerycidae, Lophiomerycidae и Tragulidae, радиация гипотетической базальной группы подотряда Suiformes, расширение спектра



растительных адаптаций, появление ряда групп нежвачных и начало становления всеядности у Suoidea.

В северном полушарии ранний и средний эоцен — время адаптивных радиаций нежвачных и древнейших жвачных парнокопытных. Их значительное разнообразие отмечено в Китае, Монголии, Казахстане, Пакистане, Индии, Юго-Восточной Азии (Таиланд, Бирма) и Турции (Matthew, Granger, 1925b; Pilgrim, 1928; Dehm, Oettingen-Spielberg, 1958; Габунья, 1973a; Coombs, Coombs, 1977a,b; Thewissen et al., 1983; Wang, 1992; Holroyd, Ciochon, 1995; Averianov, Erfurt, 1986; Вислобокова, 2004a, б и др.). Повышению разнообразия способствуют климатический оптимум в середине раннего эоцена и теплый климат среднего эоцена, рост разнообразия растений и диверсификация биотопов. Парнокопытные становятся доминирующей группой среди крупных млекопитающих вместе с непарнокопытными. Основная часть ранне- и среднеэоценовых парнокопытных принадлежит Suiformes.

Древнейший представитель Suiformes в Азии — род *Diacodexis* (*D. pakistanensis*) найден в нижнем эоцене Пакистана в местонахождении Барбора-Банда (Thewissen et al., 1983; Leinders et al., 1999). Предполагают, что парнокопытные вселились на северо-запад Индостана около 55 млн. лет назад после его соединения с Азией (Leinders et al., 1999). Возможно, в это же время они пришли в Америку по Берингийской суше, которая в среднем эоцене была затоплена. В раннем эоцене (MP7) парнокопытные проникли в Европу и позже в Африку.

Раннеэоценовые Diacodexidae Внутренней Азии довольно разнообразны. *Aksyiria oligostus* описана из обайлинской свиты Зайсанской котловины (Габунья, 1973б). В Киргизии в Андараке установлены *Diacodexis* sp. и *Eolantianus russelli* Averianov, 1996 (Averianov, 1996; Averianov, Godinot, 1998).

**1.2. Средний эоцен** (49–39 млн. лет назад). В среднем эоцене подотряд Suiformes представлен четырьмя семействами (Helohyidae, Dichobunidae, Raoellidae и Antracotheriidae), а Tragulina — двумя (Archaeomerycidae и Lophiomerycidae).

В Монголии в местонахождении Хайчин-Ула II (MP12) найдены представители семейств Helohyidae (*Gobiohyus reshetovi* и *G. pressidens*), Dichobunidae (*Chorlakkia valerii*) и Raoellidae (*Haqueina haichinensis*) (Вислобокова, 2004a, б). Своеобразное сочетание примитивных и прогрессивных признаков у *Haqueina* свидетельствует о раннем ответвлении Raoellidae от ствола Suiformes. По строению премоляров и моляров Raoellidae похожи на древнейших жвачных. Ассоциация из Хайчин-Ула II близка по составу к известным из Китая и Пакистана (Gingerich et al., 1979; Holroyd, Ciochon, 1995).

Древнейшие Ruminantia в Азии относятся к семейству Archaeomerycidae (Вислобокова, Трофимов, 2000). Род *Archaeomeryx* известен из среднего эоцена (ирдынмангия и шарамуруния, MP12-15) Китая и Монголии и верхнего эоцена Казахстана (Matthew, Granger, 1925a; Tong et al., 1995; Gabounia, 1977; Вислобокова, 1990).

**1.3. Поздний эоцен** (39–34 млн. лет). На границе среднего и позднего эоцена глобальное похолодание, связанное с оледенением Антарктиды, приводит к вымиранию многих архаичных групп Suiformes. Климат Внутренней Азии становится прохладней и суше, и часть теплолюбивых и влаголюбивых видов животных мигрирует на окраины материка: на юг Азии и на запад — в Европу и Африку.

В позднем эоцене на юге Азии обитали Tayassuidae (*Egachoerus jaegeri*, Таиланд) и Tragulidae (*Krabimeryx*, Бирма), а во внутренних районах — Gelocidae (*Gobiomeryx*) и гипертрагулоидеи семейства Praetragulidae (Ducrocq, 1992, 1994; Vislobokova, 2001). В Африку приходят антракотерииды.

Гипертрагулоидеи в Евразии пока известны только из верхнего эоцена — нижнего олигоцена Монголии (Эргилин Дзо, Хоер-Дзан, Татал-Гол) (Vislobokova, 1998; Vislobokova, Daxner-Höck, 2002). Присутствие Hypertragulidae gen. et sp. в среднем эоцене

Хайчин-Ула II (Бадамгарав, Решетов, 1985) не подтверждено (Вислобокова, 2004б). Однако то, что расхождение *Traguloidea* и *Hypertraguloidea* могло произойти не позже среднего эоцена (Vislobokova, 1998, 2001; Vislobokova, Dmitrieva, 2000), делает их находки в отложениях этого возраста вполне вероятными. В позднеуйтское время (MP14/15) первые гипертрагулоидеи (семейство *Praetragulidae*) и потомки археомерицид - лептомерициды (*Leptomerycidae*) приходят в Америку из Азии вместе с *Tylopoda* (Janis et al., 1998; Webb, 1998; Vislobokova, 1998).

На рубеже эоцена и олигоцена происходит переломная биосферная перестройка, связанная с крупнейшим оледенением Антарктиды: переход от теплой (зеленой) биосферы эоцена к более холодной, с более сильно выраженной сезонностью климата (Akhmetiev et al., 2005). Понижение уровня Мирового океана и расширение мостов между континентами способствуют фаунистическим обменам и вместе с ландшафтно-климатическими изменениями — значительным преобразованиям биоты.

Крупнейшая перестройка европейского фауны на рубеже эоцена и олигоцена (*Grande Coupure*) сопровождается вселением азиатских мигрантов. В Европу проникают антракотерииды (MP18), гелоциды (MP19 или 20), энтелодонты и *Suidae* (MP21), а также лофиомерициды (MP22) (Legendre, Hartenberger, 1992; Blondel, 1996). В это время *Ruminantia* могли пройти и в Африку, но их ископаемые остатки известны лишь с нижнего миоцена (Barry et al., 2005). *Antracotheriidae* и *Entelodontidae* проникают в Америку, но там они менее разнообразны, чем в Азии (Janis et al., 1998).

**2. Олигоцен** (34–23 млн. лет). Во Внутренней Азии в олигоцене климат становится прохладней и суше, а сезонные различия резче. В Казахстане и Центральной Азии распространяется листопадная мезофитная флора. Во Внутренней Азии формируется своеобразный саванноподобный комплекс — так называемая индрикотериевая фауна. Среди сообществ парнопалых этой фауны происходит важнейшее событие — появляются высшие жвачные (*Resoga*), которые постепенно начинают замещать остальные группы парнопалых (Флеров, 1938; Трофимов, 1957, 1958; Вислобокова, 1983; Дмитриева, 2002). Растет разнообразие трагулоидей, в частности, семейства *Gelocidae*. По ряду экологических адаптаций олигоценовые гелоциды превосходят многие группы *Tragulina*, приближаясь к *Resoga*.

Становление *Resoga* связано с усилением континентальности и аридизации климата и изменением геоботанических условий. В начале олигоцена происходит радиация этой группы и появляются древнейшие представители (базальные группы) современных семейств оленей (*Cervidae*) и полорогих (*Bovidae*). Даже самые ранние *Bovidae* (*Palaeohypsodontus*) имеют гипсодонтные зубы с относительно сложным строением эмали (Vislobokova, Dmitrieva, 2000).

В олигоцене идет постепенное развитие базальных групп современных семейств *Cervidae*, *Giraffidae* и *Bovidae* и постепенное замещение ими *Suiformes*. К концу олигоцена вымирает большинство их эоценовых групп. Нарастает сходство европейских и азиатских фаун средних широт. Жвачные начинают доминировать над свинообразными. В это время, очевидно, закладываются все три основных направления специализации *Resoga*: *Cervidae* и *Giraffidae* адаптируются к питанию преимущественно лиственной растительности разных ярусов лесов, а *Bovidae* — травами. Однако пока присутствие *Giraffidae* в олигоцене не установлено. По всей видимости, это были безрогие формы, мало отличавшиеся от древних *Cervidae* подсемейства *Dremotheriinae* и прогрессивных представителей *Gelocidae*. По своим адаптациям к базальным формам *Giraffoidea* наиболее близки гелоциды рода *Prodremotherium*. Но принадлежность этого рода к *Giraffoidea* не доказана. По размерам олигоценовые жвачные не превосходят

современную кабаргу. Возможно, древнейшие Giraffoidea (?Palaeomerycidae) присутствовали в фауне Бенары (Габуня, 1964).

В сообществах сохраняются две группы Suiformes: Entelodontidae и Antracotheriidae. Разнообразие энтелодонтид довольно велико: род *Ergilobia* описан из Эргиль-Обо (Монголия), а род *Entelodon* представлен двумя раннеолигоценовыми видами: *E. dirus* (Хульджин, Внутренняя Монголия) и *E. orientalis* (Хоер-Дзан, Монголия) и одним среднеолигоценовым *E. diconodon* (Челкар-Тениз, Казахстан) (Трофимов, 1952, 1958; Dashzeveg, 1965). Антракотерииды рода *Hemimeryx* известны из Челкар-Тениза (Борисяк, 1923). Остатки энтелодонов и антракотериид, по данным Л.К. Габуня (Gaobunia, 1977), присутствуют и в верхнеаксырской свите Зайсанской котловины.

Этапы развития олигоценовых сообществ парноногих и основные рубежи в их развитии хорошо прослеживаются в Монголии (Долина Озер), где имеются калий-аргоновые датировки базальтов (Девяткин, 1981; Вислобокова, 1996; Höck et al., 1999; Vislobokova, Daxner-Höck, 2002). Состав ассоциаций отражает ранние этапы становления семейств Cervidae и Bovidae, изменения разнообразия трагулин, фаунистические обмены и нарастающее сходство центральноазиатских и западноевропейских фаун после перестройки на рубеже эоцена и олигоцена.

**2.1.** Биозона А (>31,5 млн. лет) характеризуется появлением семейства Cervidae, его базального подсемейства Dremotheriinae (*Eumeryx* – *E. culminis*), и присутствием гелюцид (*Pseudogelocus*). *Eumeryx* известен только из Центральной Азии. Род *Pseudogelocus* был распространен и в Европе (MP 22) (Blondel, 1996; Sudre, Blondel, 1996).

**2.2.** В биозоне В (31,5–28 млн. лет) появляются более продвинутый вид *E. imbellis* и гелюцид *Paragelocus scotti* Schlosser, 1902. Последний типичен для раннего олигоцена (MP21-23) Западной Европы (Jehenne, 1985; Blondel, 1996). Появление *P. scotti* в Монголии связано с фаунистическим обменом на границе зон MP21/MP22, когда в Европу из Азии вселился *Lophiomeryx* (Vislobokova, 1997).

**2.3.** Начало биозоны С (~28 млн. лет) совпадает с границей раннего и позднего олигоцена. Характерно появление оленей, сходных с *Dremotherium guthi*, распространенным в зонах MP28-MP30 в Западной Европе, и последнее присутствие трагулин.

В конце позднего олигоцена в биозоне С1 прослеживается увеличение разнообразия Cervidae (*Amphitragulus*) и резкое увеличение разнообразия Bovidae (?*Gobiocerus*, ?*Palaeohypsodontus*, Bovidae gen. 2), отражающие усиление аридизации в регионе (Vislobokova, Daxner-Höck, 2002).

## Неоген

Парноногие неогена широко распространены на территории Северной Евразии, и этапы эволюции их сообществ изучены более детально.

**3. Миоцен.** В миоцене продолжается дальнейшая экспансия жвачных, происходят изменения на уровне семейств и подсемейств, быстро растет разнообразие разных семейств Ruminantia, особенно Cervidae и Bovidae. Рост биоразнообразия высших жвачных отражает расширение спектра адаптаций в связи со значительной дифференциацией растительного покрова и увеличением доли травянистых растений, а затем и изменением химического состава последних. Идет приспособление Ruminantia к различным типам местообитаний и разным ярусам растительности.

**3.1. Ранний миоцен.** В начале раннего миоцена появляются семейства кабарожьих (Moschidae), новые подсемейства оленей (Muntiacinae, Lagomerycinae и, возможно, Dromomericinae), жираф (Palaeotraginae), новые роды палеомерицид (*Orygotherium*),

присутствуют дремотериины (*Amphitragulus*) и антракотерииды (*Brahyodus*), появляются свиньи (Suidae).

Растет сходство комплексов парнопалых Внутренней Азии (Казахстан, юг Восточной Сибири, Монголия) и Европы после регрессии эпиконтинентальных морей и ее слияния с Азией. Формируется Европейско-Сибирская зоогеографическая подобласть.

Muntiacinae представлены мелкими дикроцеринами рода *Stephanocemas* (Беш-Тюбе), а Moschidae — крошечными *Micromeryx* (Наран-Булак, Тагай).

В Казахстане в сообщество парнопалых входили жирафы рода *Praepalaeotragus* (Актау) и свиньи родов *Palaeochoerus* (Джиланчик) и *Xenohyus* (Асказансор).

Наиболее представительное сообщество парнопалых этого возраста известно из тагайской фауны (о. Ольхон на оз. Байкал) (Vislobokova, 1994, 2004).

Для второй половины раннего миоцена Монголии (биозона D1 в Долине Озер и Хиргис-Нур I в Котловине Больших Озер) характерны первые Palaeomegacidae, увеличение разнообразия Cervidae и Palaeomegacidae и присутствие Dromomegacinae (Вислобокова, 1983; Vislobokova, Daxner-Höck, 2002).

Около 22 млн. лет назад дремотериины и дромомерицины мигрируют из Евразии в Северную Америку (Вислобокова, 1990), а гелоциды, трагулиды, лагомерицины, палеомерицины и жирафы — в Африку (Gentry, 1978, 1990). В Сиваликах трагулиды (*Dorcotherium*) появляются ранее 18 млн. лет назад вместе с жирафовыми и мелкими полорогими (?*Eotragus*); заметный рост разнообразия полорогих там отмечается в среднем миоцене (13,8 млн. лет назад) (*Kubanotragus*, *Protragocerus* и др.) (Barry, Flynn, 1990). К этому же времени приурочена вторая волна мигрантов в Африку.

**3.2. Средний миоцен.** Доминируют олени, становятся более разнообразными дикроцерины, которые сменяют дремотериин и дромомерицин. Сообщества парнопалых Монголии (Хиргис-Нур II, свита Ошин и др.) близки по составу к северокитайским, а Северного Кавказа (Беломечетская) — к западноевропейским и содержат эндемиков (Габуня, 1973б; Вислобокова, 1983, 1990).

**3.3. Поздний миоцен.** Парнопалые этого возраста известны из многих местонахождений Северного Причерноморья, Казахстана и Монголии. Для некоторых из них имеются палеомагнитные данные. Основные этапы истории сообществ парнопалых хорошо известны (Pavlow, 1913; Борисьяк, 1914; Дмитриева, 1977; Лунгу, 1984; Короткевич, 1988; Vislobokova et al., 2003). Происходит существенная перестройка, связанная с глобальными изменениями климата, понижением уровня океана и усилением притока мигрантов, дифференциацией ландшафтно-климатических условий.

Понижение температуры Земли около 10 млн. лет назад, разрастание ледникового щита в Антарктике, изменения циркуляции воздушных масс из-за поднятия Гималаев и Тибетского плато приводят к увеличению сезонных различий и большей сухости климата в средних широтах и широкому распространению гиппарионовой фауны. Около 7 млн. лет назад происходит смещение от  $C_3$  содержащих трав к  $C_4$  содержащим (Janis, 1993). В соответствии с изменением условий обитания, в составе гиппарионовой фауны растет число гипсодонтных травоядных (Fortelius et al., 2003).

Появляются новые подсемейства и трибы оленей, в том числе, характерные и для современной фауны Евразии: настоящие олени (Cervinae) и американские олени (Odocoileinae). Настоящие олени представлены родом *Cervavitus* базальной группы (Pliocervini), к которой в конце миоцена добавляются большерогие олени (Megacerini), а американские — косулями рода *Procapreolus* (Capreolini) и позже в Сибири оленями рода *Pavlodaria* (Odocoileini). Odocoileinae пришли из Америки, по-видимому, вместе с гиппарионами около 10 млн. лет назад. Усиливается поток мигрантов на стыке Европы,

Америки и Африки. В начале мэотиса появляются свиньи рода *Microstonyx* (Трофимов, 1954).

Появляются крупные мунтжаки (*Muntiacini*), и резко увеличивается разнообразие полорогих и жираф (*Pavlow*, 1913; Борисяк, 1915; Дмитриева, 1977; Година, 1979; Короткевич, 1988; Вислобокова, 1990). Часть антилоп — выходцы из Греко-Иранской фаунистической провинции — центра возникновения многих форм, приспособленных к обитанию в аридных условиях (Дмитриева, 1977; Gentry, 1990; Koufos, Kostopoulos, 1997). Современные представители *Antilopini*, *Tragelaphini* и *Alcelaphini* в Африке — потомки этих форм.

В валлезии и мэотисе значительно менялся состав гиппарионовой фауны. Она приобретала все более саванный облик, но только в конце позднего миоцена во время «мессинского кризиса», хорошо известного периода усиления похолодания и аридизации, стала более саванноподобной. Из Америки вселяются верблюды рода *Paracamelus* и распространяются до Испании.

**4. Плиоцен-плейстоцен.** Эволюция сообществ парнопалых проходит на фоне дальнейшего похолодания, развития ледникового щита Арктики и континентальных оледенений, возрастания амплитуды и ускорения ритма мелких климатических колебаний. В Северной Евразии становится характерным широтное распространение большинства видов. Крупные перестройки сообществ парнопалых начинаются при значительном тренде в сторону похолодания и предшествуют пикам максимальных похолоданий.

Изменения идут в основном на родовом и видовом уровнях, формируются плейстоценовые и современные роды и виды, постепенно исчезают миоценовые роды, увеличивается разнообразие и расширяются ареалы обитателей открытых пространств, теплолюбивые лесные формы начинают замещаться бореальными, северобореальными и субарктическими. Хорошо выражена зоогеографическая дифференциация. В Европейско-Сибирской подобласти преобладают формы общие с западноевропейскими и присутствуют роды, общие с североамериканскими и азиатскими, а в Средиземноморской подобласти, помимо средиземноморских видов, распространены азиатские формы и эндемики. В Центрально-Азиатской подобласти доминировали роды и виды, близкие к северокитайским.

Среди оленей на смену мунтжакам и примитивным настоящим оленям трибы *Pliocervini* приходят разнообразные настоящие и большерогие олени, лоси и косули, а затем и северные олени. Исчезают гиппопотамы и жирафы. Среди полорогих разнообразные крупные антилопы постепенно замещаются быками, а затем и овцебыками. В конце плиоцена исчезли олени подсемейства мунтжаков. Среди бычьих (*Bovinae*) характерных для миоцена бозеляфин (*Boselaphini*) сменяют разнообразные быки (*Bovini*), коровы (*Alcelaphinae*, *Damalops*) и лесные (*Tragelaphini*) антилопы.

Значительные изменения в составах ассоциаций парнопалых прослеживаются на границах раннего и среднего плиоцена (~ 3,6 млн. лет назад), среднего и позднего плиоцена (~ 2,6 млн. лет), плиоцена и плейстоцена (1,8 млн. лет). Крупные преобразования фауны были в плейстоцене: на границе виллафранка и галерия (1,2 млн. лет) и на границе раннего и среднего плейстоцена (0,8 млн. лет).

Эти же рубежи выявляются и для фаун Европы, Китая и Америки (Azzaroli et al., 1988; Tedford et al., 1991; Gliozzi et al., 1997; Palombo et al., 2006). На юге Европы наиболее крупное преобразование фауны произошло в конце раннего плейстоцена (1,1–0,8 млн. лет назад (Palombo et al., 2006)). Очевидно, влияние глобальных климатических событий на фауну Северного Причерноморья было более сильным, чем на фауну Средиземноморья.



Этапность развития плиоцен-плейстоценовых ассоциаций соответствует фаунистическим комплексам крупных млекопитающих. Интервал от начала плиоцена до середины среднего плейстоцена европейской части России, Молдавии и Украины включает семь последовательных фаунистических комплексов крупных млекопитающих. Из них первый комплекс выделен Е.Л. Короткевич (1988), второй и третий — Л.И. Алексеевой (1977, 1982), а четыре последних — В.И. Громовым (1948). Эти комплексы имеют аналоги в Сибири, Казахстане и Таджикистане.

В плиоценовых фаунах России, Молдавии, Украины, Грузии, Казахстана и Таджикистана присутствуют представители шести семейств: Camelidae, Hippopotamidae, Suidae, Giraffidae, Cervidae и Bovidae. В плейстоцене их число сокращается до четырех. На рубеже плиоцена и плейстоцена территорию покидают жирафы. Последние Hippopotamidae известны из нижнего плейстоцена Кавказа (Ахалкалаки) (Векуа, 1959).

Доминируют олени и полорогие. Их прогрессивная эволюция, постепенное вытеснение миоценовых родов и увеличение разнообразия «гразеров» осуществлялись на фоне понижения температуры, диверсификации лесных биотопов и расширения травянистых пространств (рис. 2, 3).

**4.1. Ранний плиоцен.** Кучурганский комплекс (MN14, 5,3–4,2 млн. лет). В Северном Причерноморье в условиях относительно влажного климата преобладают битатели лесов. Характерны разнообразные мунтжаины, принадлежавшие к миоценовым родам *Eostyloceros*, *Muntiacus* и *Paracervulus*; первое появление мунтжаин рода *Paracervulus*; и первое распространение настоящих оленей рода *Croizetoceros* и плиоцервин рода *Pliocervus*; последнее распространение рода *Eostyloceros* и бычьих трибы Boselaphini (род *Plioportax*), а также присутствие позднего миоценовой свиньи рода *Propotamochoerus* и мелких антилоп рода *Gazella* (Флеров, Шевырева, 1963; Короткевич, 1988; Вангенгейм и др., 1998; Vislobokova et al., 2001).

**4.2. Конец раннего плиоцена.** Молдавский комплекс (MN15, 4,2–3,6 млн. лет). Климат на юге Восточной Европы становится суше. Характерны первые настоящие олени рода *Cervus*, лоси рода *Pseudalces*, бычьи рода *Parabos* и, возможно, *Ioribos*, последнее распространение свиней рода *Propotamochoerus* и косуль рода *Procapreolus*, присутствие сиватерий *Sivatherium* sp., бегемотов *Hippopotamus* sp., верблюдов *Paracamelus*, оленей *Croizetoceros* и мелких антилоп рода *Gazella* (Хоменко 1914, 1915; Хавесон, 1954; Короткевич, 1970; Алексеева, 1977; Габуня, 1986; Вангенгейм и др., 1998). Увеличивается число форм, приспособленных к обитанию в открытых ландшафтах (верблюды, жирафы). Западная граница ареала верблюдов смещается в Восточную Европу. Судя по обилию оленей и присутствию гиппопотамов, в регионе сохранялись и влажные биотопы.

**4.3 Средний плиоцен.** Глобальное похолодание около 3,6 млн. л.н. (точка G12: Shackleton, 1995) было небольшим, но интервал 3,6–3,3 млн. лет отличался заметным усилением variability. Максимум этого похолодания сопровождался расширением открытых пространств (Suc et al., 1995), проникновением азиатских элементов в Европу и появлением первых бореальных элементов. Начинается формирование родов-доминантов современной фауны. Для этого времени характерны плиоценовый пик разнообразия cervid и бовид, появление ряда крупных обитателей открытых лесов (большерогих оленей рода *Orchonoceros* и сложнорогих оленей рода *Eucladoceros*, быков рода *Leptobos*) и травянистых пространств (антилопы), а также бореальных форм (косуль рода *Capreolus* и и баранов рода *Ovis*). В Забайкалье (Удунга) и Казахстан (Есекарткан) вселяются центральноазиатские роды и виды: олени (*Axis*) и антилопы (*Antilospira* и *Gazella sinensis*).

Кроме того, в скордельском комплексе и его аналогах (MN16, 3,6–2,6 млн. лет) прослеживаются появление быков *Ioribos* и, возможно, *Leptobos* и *Bos*; буйволов *Eosyncerus*,



баранов *Ovis*, первое распространение *Oryx* и последнее распространение лосей *Pseudalces*, плиоцвин *Cervavitus*, жираф рода *Samotherium* и свиней *P. provincialis* и присутствие верблюдов *Paracamelus* и косуль *Procapreolus* (Векуа, 1972; Алексеева, 1977, 1982; Тлеубердина, 1982; Vislobokova et al., 1995).

**4.4. Поздний плиоцен.** В Северной и Центральной Евразии наиболее сильным было преобразование фаун млекопитающих на рубеже среднего и позднего плиоцена (MN16/17), около 2,6 млн. лет назад. В значительной мере оно было вызвано глобальным климатическим сдвигом, фиксируемым точкой 100 изотопно-кислородной кривой Шеклтона (Shackleton, 1995), когда содержание изотопа  $\delta^{18}\text{O}$  впервые превысило  $4\text{‰}$ . Начиная с этого времени амплитуда похолоданий заметно увеличилась, хотя в интервале 2,5–1,2 млн. лет она оставалась меньшей, чем в более позднее время. С этим похолоданием связаны крупные изменения: развитие пермафроста на северо-востоке Евразии, сокращение лесов и расширение открытых пространств в Центральной Евразии и Средиземноморье, интенсификация фаунистических обменов. Начинается закладка новых адаптивных трендов на фоне усиления похолодания и аридизации.

В Центральной Евразии появляется большое число крупных парнопалых, приспособленных к обитанию в саванноподобных ландшафтах. В хапровском комплексе (MN17, 2,6–2 млн. лет) и его восточных аналогах отмечают: первое появление лосей *Libralces* (филетическая линия *Libralces* – *Alces*), большерогих оленей рода *Sinomegaceros* и бычьих рода *Leptobos*, крупных винторогих антилоп *Gazellospira*, козлов *Capraoryx*, первое распространение свиней рода *Sus*, разнообразие сложнорогих оленей *Eucladoceros*; последнее распространение жираф *Palaeotragus* и *Sivatherium*, присутствие большерогих оленей рода *Arvernoceros* и верблюдов *Paracamelus* (Громов, 1948; Байгушева, 1971; Алексеева, 1977; Вислобокова, 1988; Титов, 1999; Vislobokova, 1996)

**4.5. Конец плиоцена – начало раннего плейстоцена.** Псекупский комплекс и его аналоги (2–1,2 млн. лет). В это время идет дальнейшее развитие бореальных линий современных родов. Характерны первые лоси рода *Alces*, бычьи рода *Bos* и овцебыки трибы *Ovibovini*, зубры *Bison (Eobison) suchovi*, т.е. линия *B. (Eobison) – B. (Bison)*, последнее распространение *Sus strozzi* и *Arvernoceros*, присутствие оленей *Eucladoceros*, *Pseudodama*, *Capreolus* и верблюдов *Paracamelus* (Громов, 1948; Верещагин, 1959; Алексеева, 1977; Флеров, 1979; Бурчак-Абрамович, Векуа, 1980; Вангенгейм и др., 1990; Gabunia, Vekua, 1995; Фофонова, 2001). Прослеживается усиление восточных миграций. Ряд азиатских ранневилафранкских элементов появляется в Европе.

Наиболее древние овцебыки на рассматриваемой территории найдены в верхнем плиоцене — нижнем плейстоцене Сибири и на Кавказе. *Ovibovini* gen. indet. известны из моховской свиты Бачатского карьера Кузнецкой котловины. Сопутствующая фауна коррелируется с псекупским комплексом и лежит в интервале 1,8–1,2 млн. лет (от Олдувея до Харамильо) (Фофонова, 2001, рис. 12). В Европе в предолдувейское время существовал род *Megalovis*. Первое распространение *Soergelia* отмечено в Дманиси (~1,8 млн. лет). Наиболее древние остатки рода *Praeovibos* происходят из раннего олера (1,4–0,8 млн. лет) Берингиды, где они сосуществовали с зоргелией (Шер, 1971; Вангенгейм, 1977; Sher, 1995, 1997).

**4.6. Конец раннего плейстоцена.** Таманский комплекс (1,2–0,8 млн. лет) и его аналоги. Характерны появление большерогих оленей *Praemegaceros* и *Megaloceros*, оленей из группы благородных *Cervus acoronatus*, косуль *Capreolus* cf. *suessenbornensis*, широколобых лосей *Alces latifrons*, короткорогих бизонов *B. (Bison)* cf. *schoetensacki*, свиней *Sus tamanensis*, первое распространение лесных антилоп *Tragelaphus* и *Pontoceros*, присутствие верблюдов *Paracamelus (P. kujalnensis)* и бегемотов *Hippopotamus georgicus*

(Ахалкалаки) (Громов, 1948; Верещагин, 1957; Векуа, 1959; Алексеева, 1977; Вангенгейм и др., 1991). В Таджикистане (Лухути, верхи Матуямы) отмечены первые *Camelus* cf. *knoblochi*, которые сосуществовали с большерогими оленями *Praemegaceros*.

Становление группы благородных оленей проходило в умеренных широтах Евразии. В Причерноморье выявляются последовательные стадии развития этой линии: *C. perrieri* (MN16-MN17) – *C. abessalomi* (MNQ18) – *C. acoronatus* (ранний – первая половина среднего плейстоцена) – *C. elaphus* (вторая половина среднего плейстоцена – ныне). В Европе *C. acoronatus* (= *Cervus* s. str.) вселяются около 1 млн. лет назад вместе с *Sus scrofa*, *Capreolus* и *Bos* (Agusti et al., 2001; Kahlke, 1997; Van der Made, 1999; Spassov, 2003). Первое распространение *Praemegaceros verticornis* (= *Megacerooides verticornis*), *Megaloceros*, *Bos* и *B. (Bison)* фиксируется в Италии в раннем галерии в фауне Колле Курти (Colle Curti) в основании эпизода Харамильо (Gliozzi et al., 1997; Azzaroli, 2001).

**4.7. Средний плейстоцен.** Крупная перестройка в составе сообществ млекопитающих на границе раннего и среднего плейстоцена (около 0,8 млн. лет, точка 22), связана с похолоданием, амплитуда которого заметно возросла. Содержание изотопа  $\delta^{18}\text{O}$  впервые превысило  $5\text{‰}$ , как при более поздних оледенениях (Shackleton, 1995). Усиливается зональность. Начинает формироваться субарктическая фауна.

Тираспольская фауна (0,8–0,4 млн. лет) юга Восточной Европы существовала в умеренно-прохладном климате в разнообразных ландшафтах, с доминированием лесостепей (Алексеева, 1977), а позднеолерская фауна северо-востока Азии — в довольно холодном климате, близком к современному.

В Берингской провинции в ландшафтах тундрового и лесотундрового типа обитала фауна поздней стадии олерского комплекса (Шер, 1971; Вангенгейм, 1977; Sher, 1995, 1997). В ее составе впервые появляются северные олени рода *Rangifer*, которые сосуществуют с бизонами и широколобыми лосями. Присутствие *Rangifer* отмечено также в низах среднего плейстоцена Кузнецкой котловины (Форонова, 2001). В Западной и Центральной Европе северные олени появились в Англии и Бистонии (Зюссенборн, нижние слои Штайнхайма, Франкенхаузен и др.), в Великобритании они были характерны для холодных стадий (эльстер, заалий) и покидали эту территорию во время интергляциалов (Lister, 1986).

Появление оленей *Cervus acoronatus*, *Praemegaceros verticornis*, *Praedama*, *Alces latifrons* и присутствие бизона *B. sch. lagenocornis* сближают тираспольскую фауну с фауной Зюссенборна (Германия), относимой к эльстеру (минделю) (Кальке, 1971). На границе раннего и среднего плейстоцена (раннего и среднего галерии) волна иммигрантов с востока отмечается на Апеннинском полуострове (Azzaroli et al., 1988; Sardella et al., 1988). Там появляются *Capreolus suessenbornensis*, *Cervus acoronatus*, *Praemegaceros verticornis*, *Megaloceros savini*, *Dama*, *Bos primigenius*, *Ovis ammon* и др. (Caloi et al., 1997; Gliozzi et al., 1997).

С середины среднего плейстоцена (сингильская фауна) в северных и средних широтах Евразии преобладают современные роды и подроды. Смещение границ их ареалов подчинено крупным климатическим колебаниям (чередованию стадиалов и интерстадиалов).

**Динамика.** В неогене доминировали Cervidae и Bovidae (рис. 4, 5). В русцинии в фауне преобладали олени, а в раннем и позднем виллафранке и галерии — полорогие. Среди оленей наиболее разнообразным было подсемейство Cervinae, а среди полорогих — подсемейство Bovinae.

Резкие изменения численности видов прослеживаются на рубежах русцинии и виллафранка (зон MN 15 и 16) и плиоцена и плейстоцена (в позднем виллафранке). Олени были наиболее разнообразны в MN16 и 17. К концу раннего плейстоцена (раннего

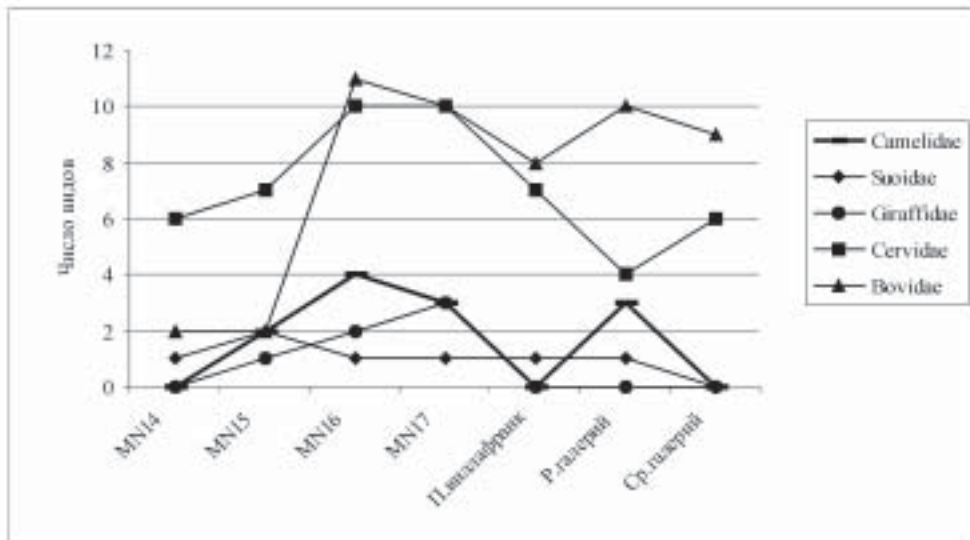


Рис. 4. Изменение биоразнообразия парноногих в плиоцен-плейстоцене Северной Евразии.

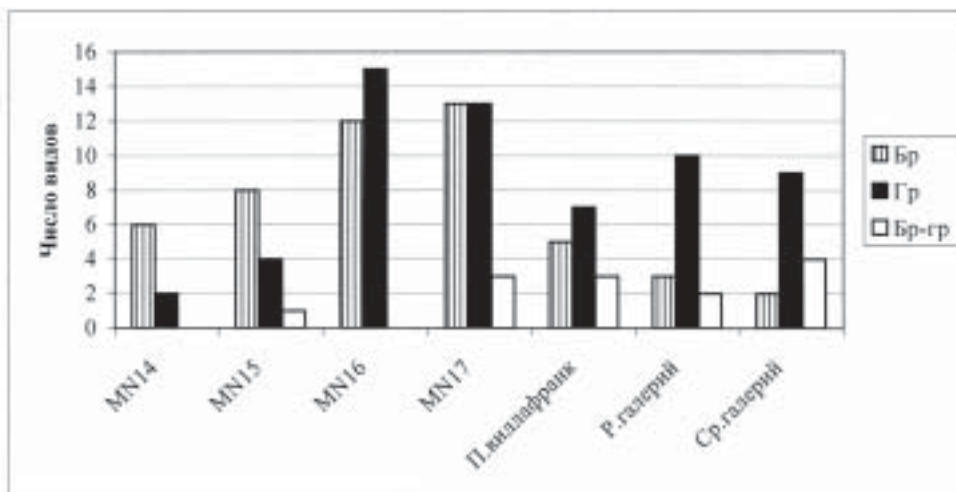


Рис. 5. Изменение пищевых адаптаций у парноногих в плиоцен-плейстоцене Северной Евразии (бр – браузеры, гр – гразеры, бр-гр – браузеры-гразеры).

галерия) их разнообразие уменьшается, а затем растет в начале среднего плейстоцена (среднем галерии), хотя остается ниже средне- и позднелиоценового (ранне- и средне-виллафранкского). Разнообразие полорогих резко увеличивается в MN 16. Второй пик их разнообразия приходится на ранний галерий. Пики разнообразия верблюдов приурочены к раннему виллафранку и раннему галерии. Жирафы были наиболее разнообразны в среднем виллафранке, но позже покидают территорию.

В русции в составе ассоциаций преобладали браузеры. Начиная с MN 16 число травоядных резко возрастает, и гразеры начинают преобладать над браузерами. Лишь в зоне MN17 количественные соотношения браузеров и гразеров примерно равны.

## Литература

- Алексеева Л.И. 1977. Териофауна раннего антропогена Восточной Европы. М.: Наука. 214 с.
- Алексеева Л.И. 1982. Восточноевропейские аналоги нижнего виллафранка // Стратиграфия и палеогеография антропогена. М.: Наука. С. 21–38.
- Бадамгарав Д., Решетов В.Ю. 1985. Палеонтология и стратиграфия палеогена Заалтайской Гоби. М.: Наука. 104 с.
- Байгушева В.С. 1971. Ископаемая териофауна Ливенцовского карьера (северо-восточное Приазовье) // Материалы по фауне антропогена. М.: Наука. С. 5–29.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Векуа А.К. 1980. Палеобиологическая история позднекайнозойских быков Кавказа. Тбилиси: Мецниереба. 92 с.
- Борисяк А.А. 1914-1915. Севастопольская фауна млекопитающих. Вып. 1–2 // Тр. Геол. ком. Нов. сер. 1914. Вып. 87. 154 с. 1915. Вып. 137. 47 с.
- Борисяк А.А. 1923. Об остатках Anthracotheriidae из индрикотериевых слоев // Изв. АН СССР. Сер. 6. Т. 17. № 1–18. С. 103–110.
- Вангенгейм Э.А. 1977. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Евразии (по млекопитающим). М.: Наука. 172 с.
- Вангенгейм Э.А., Векуа М.Л., Жегалло В.И. и др. 1991. Положение таманского фаунистического комплекса в стратиграфической и магнитохронологической шкалах // Бюл. комис. по изуч. четвертич. периода. № 60. С. 41–52.
- Вангенгейм Э.А., Вислобокова И.А., Сотникова М.В. 1998. Крупные млекопитающие русциния на территории бывшего СССР // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 6. № 4. С. 52–66.
- Вангенгейм Э.А., Певзнер М.А., Тесаков А.С. 1990. Магнито- и биостратиграфические исследования в страторегионе псекупского фаунистического комплекса млекопитающих // Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода. № 59. С. 81–93.
- Векуа А.К. 1959. О гиппопотаме из нижнеплейстоценовых отложений Грузии // Сообщ. АН ГрузССР. Т. 23. № 5. С. 561–566.
- Векуа А.К. 1972. Квабебская фауна акчагыльских позвоночных. М.: Наука. 352 с.
- Верещагин Н.К. 1957. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского полуострова // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 22. С. 9–74.
- Верещагин Н.К. 1959. Млекопитающие Кавказа. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 703 с.
- Вислобокова И.А. 1983. Ископаемые олени Монголии. М.: Наука. 80 с.
- Вислобокова И.А. 1988. Семейство Cervidae // Биостратиграфия позднего плейстоцена – раннего плейстоцена Таджикистана. М.: Наука. С. 72–98.
- Вислобокова И.А. 1990. Ископаемые олени Евразии. М.: Наука. 208 с.
- Вислобокова И.А. 1996. О возрасте фауны Шанд-Гол Монголии и эволюции фауны млекопитающих Центральной Азии в олигоцене // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 4. № 2. С. 55–64.
- Вислобокова И.А. 2004а. Парноногие из среднего эоцена местонахождения Хайчин-Ула II, Монголия // Палеонтол. журн. № 1. С. 85–90.
- Вислобокова И.А. 2004б. Новый представитель семейства Raoellidae (Suiformes) из среднего эоцена местонахождения Хайчин-Ула II, Монголия // Палеонтол. журн. № 2. С. 102–107.
- Вислобокова И.А., Дмитриева Е.Л., Трофимов Б.А. 1996. Жвачные на рубеже палеогена и неогена в Монголии // Палеонтол. журн. № 1. С. 99–108.
- Вислобокова И.А., Трофимов Б.А. 2000. Семейство Archaeomegacerycidae (Tragulina): классификация и роль в эволюции Ruminantia // Палеонтол. журн. № 4. С. 92–99.
- Габуния Л.К. 1964. Бенарская фауна олигоценовых позвоночных. Тбилиси: Мецниереба. 266 с.
- Габуния Л.К. 1973а. О присутствии диакодексин (Diacodexinae) в эоцене Азии // Сообщ. АН ГрузССР. Т. 71. № 3. С. 741–744.
- Габуния Л.К. 1973б. Беломечетская фауна ископаемых позвоночных. Тбилиси: Мецниереба. 138 с.
- Габуния Л.К. 1986. Наземные млекопитающие // Неогеновая система. М.: Недра. С. 310–327.
- Година А.Я. 1979. Историческое развитие жирафов. Род *Palaeotragus*. М.: Наука. 116 с.
- Громов В.И. 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии четвертично-

- го периода на территории СССР: (Млекопитающие, палеолит). М.: Изд-во АН СССР. 521 с.
- Девяткин Е.В. 1981. Кайнозой Внутренней Азии. М.: Наука. 196 с.
- Дмитриева Е.Л. 1977. Антилопы неогена Монголии. М.: Наука. 120 с.
- Дмитриева Е.Л. 2002. К вопросу о ранней эволюции полорогих // Палеонтол. журн. № 2. С. 86–88.
- Кальке Г.Д. 1971. Семейство Cervidae Gray, 1821 // Плейстоцен Тирасполя. Кишинев: Штиинца. С. 137–156.
- Короткевич Е.Л. 1970. Позднеэоценовые олени Северного Причерноморья. Киев: Наукова Думка. 196 с.
- Короткевич Е.Л. 1988. История формирования гиппарионовой фауны Восточной Европы. Киев: Наукова Думка. 162 с.
- Лунгу А.Н. 1984. Гиппарионовая фауна среднего сармата Молдавии (копытные млекопитающие). Кишинев: Штиинца. 159 с.
- Титов В.В. 1999. Фауна крупных млекопитающих северо-восточного Приазовья. Автореф. дисс... канд. наук. М.: ПИН РАН. 24с.
- Тлеубердина П.А. 1982. Позднеэоценовая фауна юго-востока Казахстана. Алма-Ата: Наука. 120 с.
- Трофимов Б.А. 1952. Новые энтелодонтиды из Монголии и Казахстана // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 41. С. 145–154.
- Трофимов Б.А. 1954. Ископаемые свиньи рода *Microstonyx* // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 47. С. 61–99.
- Трофимов Б.А. 1958. О перенаименовании энтелодона *Brachyodon* Trofimov, 1952 в *Ergilobia* nov. // Материалы к «Основам палеонтологии». Вып. 2. С. 119.
- Флеров К.К. 1938. Об остатках копытных из Бет-Пак-Далы // Докл. АН СССР. Т. 21. № 1–8. С. 95–96.
- Флеров К.К. 1979. Систематика и эволюция // Зубр. М.: Наука. С. 9–127.
- Флеров К.К., Шевырева Н.С. 1963. *Pseudalces* – плиоценовый олень из Предкавказья // Палеонтол. журн. № 3. С. 130–133.
- Форонова И.В. 2001. Четвертичные млекопитающие юго-востока Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 244 с.
- Хавесон Я.И. 1954. Третьичные верблюды восточного полушария (род *Paracamelus*) // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 47. С. 100–162.
- Хоменко И.П. 1914. Открытие руссильонской фауны и другие результаты наблюдений в Ю. Бессарабии // Труды Бессараб. о-ва естеств. Т. 6. С. 11.
- Хоменко И.П. 1915. Руссильонский ярус в среднем плиоцене Бессарабии и его значение для познания возраста балтских песков и куяльницких отложений // Тр. Бессараб. о-ва естеств. Т. 6. С. 1–28.
- Шер А.В. 1971. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. М.: Наука. 1971. 310 с.
- Agusti J., Cabrera L., Carces M. et al. 2001. A calibrated mammal scale for the Neogene of Western Europe. State of the art // Earth-Sci. Rev. Vol. 52. P. 247–260.
- Akhmetiev M.A., Lopatin A.V., Sytchevskaya E.K., Popov S.V. 2005. Biogeography of the Northern Peri-Tethys from the Late Eocene to the Early Miocene. Part 4. Late Oligocene -Early Miocene: Terrestrial biogeography, conclusions // Palaeontol. Journ. Suppl. Vol. 38. No. 5. S1–S54.
- Averianov A.O. 1996. Artiodactyla from the Early Eocene of Kyrgyzstan // Palaeovertebrata. Vol. 25. No. 2–4. P. 359–369.
- Averianov A.O., Erfurt J. 1996. Artiodactyla from the Early Eocene of southern Kazakhstan // Hall. Jb. Geowiss. Bd. 18. S. 171–178.
- Averianov A., Godinot M. 1998. A report on the Eocene Andarak mammal fauna of Kyrgyzstan // Bull. Carnegie Museum Natur. History. Vol. 34. P. 210–219.
- Azzaroli A. 2001. Middle and Late Villafranchian vertebrates from Tuscany and Umbria. A synopsis // Boll. Soc. Paleontol. Ital. Vol. 40. No. 3. P. 351–356.
- Azzaroli A., de Giulli C., Ficarelli G., Torre D. 1988. Late Pliocene to early mid-Pleistocene mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. Vol. 66. P. 77–100.



- Barry J. C., Cote S., MacLachy L. et al. 2005. Oligocene and early Miocene ruminants (Mammalia, Artiodactyla) from Pakistan and Ungunda // *Palaeontologia Electronica*. No. 8. P. 1–29.
- Barry J. C., Flynn L. 1990. Key biostratigraphic events in the Siwalik sequence // *European Neogene mammal chronology*. N. Y.; L.: Plenum Press. P. 557–572.
- Berggren W.A., Prothero D.R. 1992. Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution: an overview // *Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution*. Princeton: Princeton Univ. Press. P.1–28.
- Blondel C. 1996. Les ongulés a la limite Eocène/Oligocène et au cours de l'Oligocène en Europe occidentale: Analyses faunistiques, morphoanatomiques et biogéochimiques ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ ). Implication sur la reconstitution des paléoenvironnements. Montpellier: Univ. Montpellier II. 119 p.
- Caloi L., Palombo M.R., Sardella R. 1997. Preliminary considerations on the relationships between large carnivores and herbivores in the Plio-Pleistocene mammal faunas of Italy // *Paleontol. Evol.* T. 30–31. P. 235–246.
- Coombs M.C., Coombs P.C. 1977a. Dentition of *Gobiohyus* and a reevaluation of the Helohyidae (Artiodactyla) // *J. Mammalogy*. Vol. 58. No. 3. P. 291–308.
- Coombs M.C., Coombs P.C. 1977b. The origin of anthracotheres // *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.* S. 584–599.
- Dashzeveg D. 1965. *Entelodon orientalis* n. sp. from the Oligocene of the Gobi desert, Mongolia // *Acta Palaeontol. Pol.* Vol. 10. No. 2. P. 281–286.
- Dehm R., Oettingen-Spielberg T. 1958. Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. 2. Die mitteleozänen Säugetiere von Ganda Kas bei Basal in Nordwest-Pakistan // *Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math-natur. Kl.* Bd. 91. S. 1–54.
- Ducrocq S. 1992. Étude biochronologie des bassins continentaux tertiaires du Sud-Est asiatique: contribution des faunes mammifères. Montpellier: Univ. Montpellier II. 245 p.
- Ducrocq S. 1994. An Eocene peccary from Thailand and the biogeographical origins of the artiodactyl family Tayassuidae // *Paleontology*. Vol. 37. Pt. 4. P. 765–779.
- Fortelius M., Eronen J., Liu L. et al. 2003. Continental-scale hypsodonty patterns, climatic paleobiogeography and dispersal of Eurasian Neogene large mammal herbivores // *Deinsea*. Vol. 10. P. 1–11.
- Gabounia L. 1977. Contribution a la connaissance des mammifères paléogènes du Bassin de Zaissan (Kazakhstan Central) // *Geobios. Mem. spec.* No. 1. P. 2937.
- Gabunia L., Vekua A. 1995. A Plio-Pleistocene hominid from Dmanisi, East Georgia, Caucasus // *Nature*. Vol. 373. P. 509–512.
- Gentry A.W. 1990. Evolution and dispersal of African Bovidae // *Horns, pronghorns and antlers*. N.Y.: Springer. P. 195–227.
- Gentry A.W. 1978. Tragulidae and Camelidae // *Evolution of African mammals*. Cambridge: Harvard Univ. Press. P. 536–539.
- Gentry A.W., Hooker J.J. 1988. The phylogeny of the Artiodactyla // *The phylogeny and classification of the tetrapods*. Vol. 2. Mammals. Oxford: Clarendon Press. P. 235–272.
- Gentry A.W., Rossner G.E., Heizmann P.J. 1999. Suborder Ruminantia. Land mammals of Europe. Munchen: F. Pfeil. P. 225–258.
- Gingerich Ph.D., Russel D.E., Sigogneau-Russel D., Hartenberger J.-L. 1979. *Chorlakkia hassani*, a new Middle Eocene dichobunid (Mammalia, Artiodactyla) from the Kulduna Formation of Kohat (Pakistan) // *Contr. Mus. Paleontol. Univ. Michigan*. Vol. 25. No. 6. P. 117–124.
- Gliozzi E., Abbazzi L., Argenti P. et al. 1997. Biochronology of selected mammals, molluscs and ostracods from the Middle Pliocene to the Late Pleistocene in Italy. The state of the Art // *Rev. Ital. Paleontol. Stratigr.* T. 103. No. 3. P. 369–388.
- Haq B.U., Hardenbol J., Vail P.R. 1988. Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea-level change // *Soc. Econom. Paleontol. Mineral. Publ.* Vol. 42. P. 71–108.
- Holroyd P.A., Ciochon R.L. 1995. A new artiodactyl (Mammalia) from the Eocene Pondaung sandstones, Burma // *Ann. Carnegie Mus.* Vol. 64. No. 3. P. 177–183.
- Janis Ch. M. 1993. Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetations and tectonic events // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 24. P. 467–500.
- Janis Ch. M., Effinger J.A., Harrison J.A. et al. 1998. Artiodactyla // *Evolution Tertiary mammals of North America*. Cambr. Univ. Press. P. 337–357.



- Höck V., Daxner-Höck G., Schmid H.P. et al. 1999. Oligocene-Miocene sediments, fossils and basalts from the Valley of Lakes (Central Mongolia) – An integrated study. // Mitt. Österr. Geol. Ges. Bd. 90. P. 83–125.
- Jéhenne Y. 1985. Les ruminants primitifs du Paléogène et du Néogène inférieur de l’Ancien Monde: systématique, phylogénie, biostratigraphie. Poitiers: Univ. Poitiers. 288 p.
- Kahlke H.D. 1990. On the evolution, distribution and taxonomy of fossil elk/moose // Quartärpaläontologie. Bd. 8. S. 83–106
- Kahlke H.-D. 1997. Die Cerviden-Resten aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld // Monogr. Romish-Germanischen Zentralmus. Mainz. Bd. 40. No. 1. S. 181–275.
- Kahlke H.-D. 2001. Neufunde von Cerviden-Resten aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld // Monogr. Romish-Germanischen Zentralmus. Mainz. Bd. 40. No. 2. S. 461–482.
- Koufos G., Kostopoulos D. 1997. Biochronology and succession of the Pliocene-Pleistocene macro-mammalian localities of Greece // Act. Congres Biochrom’97. Mem. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier. Vol. 21. P. 619–634.
- Kowalevsky W.O. 1873–1874. Monographie der Gattung *Anthracotherium* Cuv. und Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen Huftiere // Palaeontographica. Bd. 22. S. 131–346.
- Kowalevsky W.O. 1875. Osteologie of two fossil ungulate species from *Entelodon* and *Gelocus* Aymardi // Proceed. Soc. Natur. Anthropol. Ethnogr. Vol. 16. P. 1–59.
- Legendre S., Hartenberger J.-L. 1992. Evolution of mammalian faunas in Europe during the Eocene and Oligocene // Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution. Princeton: Princeton Univ. Press. P. 516–528.
- Leinders J.M., Arif M., De Bruijn H. et al. 1999. Tertiary continental deposits of northwestern Pakistan and remarks on the collision between the Indian and Asian plates // Deinsea. Vol. 7. P. 203–213.
- Lister A.M. 1986. New Results on deer from Swanscombe and the stratigraphical significance of deer in the Middle and Upper Pleistocene of Europe // J. Archaeol. Sci. Vol. 13. P. 319–338.
- Matthew W.D., Granger W. 1924. New insectivores and ruminants from the territory of Mongolia with remarks on the correlation // Am. Mus. Novitat. No. 105. P. 1–7.
- Matthew W.D., Granger W. 1925a. New mammals from the Irwin Manha Eocene of Mongolia // Amer. Mus. Novitat. No. 21. P. 1–10.
- Matthew W.D., Granger W. 1925b. New ungulates from the Ardyn Obo Formation of Mongolia, with faunal list and remarks on correlation // Mus. Novitat. No. 195. P. 1–12.
- Palombo M.R., Valii A.F.M., Kostopoulos D.S. et al. 2006, in press. Similarity relationships between the Pliocene to Middle Pleistocene large mammal faunas of Southern Europe from Spain to the Balkans and the North Pontic Region // Courier Forschungsinst. Senckenberg.
- Pavlov M. 1913. Mammifères tertiaires de la nouvelle Russie. Moscou: Soc. Kouchneroff et C<sup>ie</sup>. 72 p.
- Pilgrim G.E. 1928. The Artiodactyla of the Eocene of Burma // Palaeontol. indica. N. Ser. Vol. 13. P. 1–39.
- Prothero D. R., Manning E.M., Fischer M. 1988. The phylogeny of the ungulates // The phylogeny and classification of the tetrapods. Oxford: Clarendon Press. Vol. 2. P. 201–234.
- Radulesco C., Samson P. 1995. Review of the Villafranchian faunas of Romania // Quaternario. Vol. 8. P. 377–382.
- Sardella R., Caloi L., Di Stefano G. et al. 1998. Mammal faunal turnover in Italy from the Middle Pliocene to the Holocene // Mededel. Nederlands Inst. voor Toegepaste Geowetensch. No. 60. P. 499–511.
- Shackleton N. J. 1995. New data on the evolution of Pliocene climatic variability // Palaeoclimate and evolution with emphasis on human origin. Yale University Press. P. 242–248.
- Sher A. 1995. Beringida and the Holarctic distribution of ovibovines // Congr. Intern. Paleontol. Humana, Orce, Andalusia. P. 60.
- Sher A. 1997. A brief overview of the Late Cenozoic history of the Western Beringian lowlands // Terrestrial palaeoenvironmental studies in Beringia. Fairbanks: Univ. Alaska Mus. P. 3–6.
- Shimamura M., Yasue H., Ohshima K. et al. 1997. Molecular evidence from retroposons that whales form a clade within even-toed ungulates // Nature. Vol. 388. P. 665–670.
- Spassov N. 2003. The Plio-Pleistocene vertebrate fauna in South-Eastern Europe and the megafaunal migratory waves from the east to Europe // Rev. Paleobiol. Vol. 22. No. 1. P. 197–229.
- Stucky R.K. 1992. Mammalian faunas in North America of Bridgerian to Early Arikarean «ages» (Eocene

- and Oligocene) // Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution. Princeton: Princeton Univ. Press. P. 465–493
- Suc J.-P., Bertini A., Combourieu-Neboutet N. et al. 1995. Structure of the West Mediterranean vegetation and climate since 5.3 Ma // *Acta zool. Cracov.* Vol. 38. No.1. P. 3–16.
- Sudre J., Blondel C. 1996. Sur la presence de petits gelocides (Artiodactyla) dans l'Oligocene inferieur du Quercy (France), considerations sur les genres *Pseudogelocus* Schlosser 1902, *Paragelocus* Schlosser 1902 and *Iberomeryx* Gabunia 1964 // *Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Mh. Bd. 3.* S. 169–182.
- Tedford R.H., Skihher M.F., Fields R.W. et al. 1987. Faunal succession and biochronology of the Arikarieen through Hemphillian interval (Late Oligocene through earliest Pliocene epochs // *Cenozoic mammals of North America: Geochronology and biostratigraphy.* Berkely: University of California Press. P. 153–210.
- Tedford R.N., Flynn L.J., Qiu Z.-X. et al. 1991. Yushe basin, China: Paleomagnetically calibrated mammalian biostratigraphic standard for the Late Neogene of Eastern Asia // *J. Vertebr. Palaeontol.* Vol. 11. No. 4. P. 519–526.
- Thewissen J.G.M., Russel D.E., Gingerich P.D., Hussain S.T. 1983. A new dichobunid artiodactyl (Mammalia) from the Eocene of north-west Pakistan // *Proceed. Kon. Ned. Akad. wetensch. B.* Vol. 86. No. 3. P. 153–180.
- Thewissen J.G.M., Gingerich P.D., Russel D.E. 1987. Artiodactyla and Perissodactyla (Mammalia) from the Early-Middle Eocene Kuldana Formation of Kohat (Pakistan) // *Contr. Mus. Paleontol. Univ. Michigan.* Vol. 27. P. 247–274.
- Trofimov B. A. 1957. Nouvelles donnés sur les Ruminantia les plus anciens d'Asie // *Cursillos y Conferencias Inst. «Lucas Mallada».* No. 4. P. 137–141.
- Trofimov B. A. 1958. New Bovidae from Oligocene of Central Asia // *Vertebr. PalAsiat.* Vol. 2. No. 4. P. 243–247.
- Todd N.B. 1975. Chromosomal mechanisms in the evolution of artiodactyls // *Paleobiol.* Vol. 1. No. 2. P. 175–188.
- Tong Y., Zeng Sh., Qiu Zh. 1995. Cenozoic mammal ages of China // *Vertebr. PalAsiat.* Vol. 33. No. 4. P. 290–314.
- Van der Made J. 1999. Out of Africa: The dispersal of the earliest technical systems reconsidered // *J. Anthropol. Archeol.* Vol. 18. P. 119–136.
- Vianey-Liaud M., de Bonis L., Brunet V., Sudre J. 1993. Biochronologie mammalienne du Paléogène continental d'Europe occidentale // *Paléovox.* No. 2. P. 45–55.
- Vislobokova I. 1994. The Lower Miocene artiodactyls of Tagai bay, Olhon Island, Lake Baikal (Russia) // *Palaeovertebrata.* Vol. 23. No. 1–4. P. 177–197.
- Vislobokova I. 1996. The Pliocene Podpusk-Lebyazh'e mammalian faunas and assemblage, Western Siberia // *Palaeontogr. Ital.* Vol. 83. No. 1–5. P. 1–23.
- Vislobokova I. Eocene-Early Miocene ruminants in Asia // *Mem. Trav. E.P.H.E. Inst. Montpellier.* 1997. T. 21. P. 215–223.
- Vislobokova I. 1998. A new representative of the Hypertraguloidea (Tragulina, Ruminantia) from the Khoer-Dzan locality in Mongolia, with remarks on the relationships of the Hypertragulidae // *Amer. Mus. Novitat.* No. 3225. P. 1–24.
- Vislobokova I.A. 2001. Evolution and classification of Tragulina (Ruminantia, Artiodactyla) // *Paleonol. Journ.* Vol. 35. Suppl. No. 2. P. 69–145.
- Vislobokova I.A. 2004. New species of *Orygotherium* (Palaeomerycidae, Ruminantia) from the Miocene of Eurasia // *Ann. Naturhist. Mus. Wien. A. Bd. 106.* P. 371–385.
- Vislobokova I.A. 2005. The importance of Late Miocene faunal exchanges between Eastern Mediterranean areas and Central Europe // *Ann. Paleontol.* Vol. 91. P. 241–255.
- Vislobokova I., Daxner-Höck G. 2002. Oligocene – Early Miocene Ruminants from the Valley of Lakes (Central Mongolia) // *Ann. Naturhist. Mus. Wien A. Bd.103.* S. 213–235.
- Vislobokova I.A., Dmitrieva E.L. 2000. Changes in enamel ultrastructure at the early stages of ruminant evolution // *Paleontol. Journ.* Vol. 34. Suppl. No.2. P. 242–249.
- Vislobokova I., Dmitrieva E., Kalmykov N. 1995. Artiodactyls from the Late Pliocene of Udunga, Western Trans-Baikal, Russia // *J. Vertebr. Paleontol.* Vol. 15. No. 1. P. 146–159.

- Vislobokova I., Sotnikova M., Dodonov A. 2001. Late Miocene-Pliocene mammalian faunas of Russia and neighbouring countries // *Boll. Soc. Paleontol. Ital.* Vol. 40. No. 2. P. 307–313.
- Vislobokova I., Sotnikova M., Dodonov A. 2003. Bio-events and diversity of the Late Miocene – Pliocene mammal faunas of Russia and adjacent areas // *Deinsea*. Vol. 10. P. 563–574.
- Vislobokova I. A., Trofimov B.A. 2002. *Archaeomeryx* (Archaeomerycidae, Ruminantia): Morphology, Ecology, and Role in the Evolution of the Artiodactyla // *Paleontol. Journ.* Vol. 35. Suppl. No. 5. P. 429–523.
- Wang B. 1992. The Chinese Oligocene: a preliminary review of mammalian localities and local faunas // *Eocene and Oligocene climatic and biotic evolution*. Princeton: Princeton Univ. Press. P. 530–547.
- Webb S. D. 1998. Hornless ruminants // *Evolution of Tertiary mammals of North America*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 463–476
- Woodburne M.O., Swisher C.C. 1995. Land mammal high-resolution geochronology, intercontinental overland dispersals, sea level, climate, and vicariance // *Geochronology, time scales and global stratigraphic correlations*. SEPM. No. 54. P. 335–364.