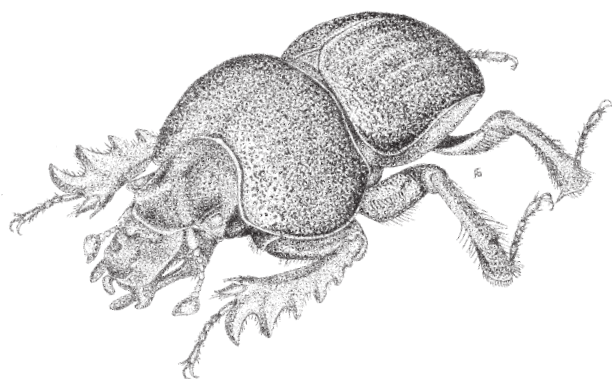


TETHYS
ENTOMOLOGICAL
RESEARCH
1999



Almaty  Kazakstan

Геологическая история и фауногенез Казахстана и сопредельных территорий в эпохи развития млекопитающих и антофильных насекомых

В.Л. Казенас, Б.У. Байшашов

Институт зоологии, Академгородок, Алматы, Казахстан, 480060

Введение

Каждый зоолог, какой бы группой он ни занимался, рано или поздно в своих исследованиях сталкивается с проблемами происхождения, развития и расселения изучаемой группы, с проблемами фауногенеза того или иного региона. Совершенно очевидно, что понять закономерности формирования фауны невозможно без знания общей палеогеографической обстановки на Земле на основных этапах фауногенеза. Знание палеогеографии Евразии в целом и других континентов и особенно динамики связей между ними, а также климатических особенностей и характера растительности в разные геологические периоды позволяют выяснить общие направления фауногенеза. Особенно большое значение для понимания закономерностей формирования современной фауны имеют палеогеографические и палеоклиматические данные, относящиеся к последним геологическим периодам, начиная со второй половины мела. Факты, относящиеся к более ранним периодам, к сожалению, носят фрагментарный характер и могут быть плодотворно использованы лишь для решения проблем генезиса фауны примитивных групп животных.

В мелу – самом продолжительном периоде мезозоя и кайнозоя (70 млн лет) – происходило развитие, угасание и вымирание крупных динозавроподобных рептилий, а также началось развитие млекопитающих. В более ранние периоды, со времени появления живых организмов (более 600 млн лет назад) происходило постепенное развитие беспозвоночных и позвоночных, которые распространились по всей Земле и завоевали всевозможные ландшафты.

Научные знания об истории формирования континентов, поэтапно сменявшейся на них ландшафтно-климатической обстановки и соответствующих фаун и флор, оттачивались веками благодаря работе многих ученых. В основе их трудов лежали различные теории, методы, полевые и лабораторные исследования. Одним из наиболее распространенных методов изучения геологической истории Земли являются исследования органических остатков, сохранившихся в недрах земных пластов до наших времен. Ученые, изучая слой за слоем, как бы листая страницы книги, читают историю нашей планеты. Общепринятым в настоящее время является деление истории Земли на геохронологические подразделения: эоны, эры, периоды, эпохи, века. Это деление для последних этапов истории Земли показано на рис. 1.

Наш очерк геологической истории, построенный на литературных данных, мы начинаем с описания геологических событий нижнего мела. В работе использованы данные, взятые из многочисленных источников. В качестве основных из них можно назвать работы следующих авторов: Н.М.Страхов (1948), Ф.Н.Криштофович (1955), М.Шварцбах (1955), Ф.Л.Тахтаджян (1957), К.К.Марков (1960), В.М.Синицын (1962, 1967), О.Л.Крыжановский (1965), В.С.Корнилова (1966), Е.Д.Шлыгин (1969), В.С.Бажанов и др. (1969), А.Ф.Емельянов (1972), К.К.Флеров и др. (1974), В.В.Жерихин (1978, 1980) и др. Список рекомендуемой литературы приведен в конце работы.

Авторы надеются, что предлагаемый краткий очерк геологической истории относительно небольшого участка, где расположены Казахстан и Средняя Азия, будет интересен для большого круга читателей и особенно будет полезен для студентов, аспирантов и молодых ученых - геологов, палеонтологов, зоологов.

МЕЛОВОЙ ПЕРИОД

Геоморфология

В меловой период все материка южного полушария находились в том или ином соединении друг с другом (рис. 2), хотя еще в юре начался распад единого материка, так называемой Гондваны. К началу мелового периода Гондвана состояла из 2 частей: Западная охватывала Африку и Южную Америку, а Восточная – Индию, Мадагаскар, Австралию и Антарктиду.

Примерно на рубеже юры и мела Индия стала отходить от Антарктиды, в позднем мелу она отделилась и от Мадагаскара и стала продвигаться на север, чтобы войти в состав Азии (рис. 3). Уже в меловой период Бразильское плато не простиралось на юг далее 40 градусов южной широты. На этой широте лежал пролив, отделявший древнюю Антарктиду от Америки. Бразильское плато в этот период находилось в связи с Экваториальной Африкой в виде так называемого Бразильско-Эфиопского материка. В верхнемеловую эпоху в южной части современного

Эон	Эра	Период	Эпоха	Шкала абсолютного времени в млн. лет		
				Начало и конец	Продолжительность	
					периода	эпохи
Фанерозой	Кайнозой	Антропоген	Голоцен	0	1,7	0,2
			Плейстоцен	1,7		1,5
		Неоген	Плиоцен	1,7	21	4
			Миоцен	23		17
		Палеоген	Олигоцен	Эоцен	23	12
				Палеоцен		42
	Палеоцен			65		12
	Мезозой	Мел	Поздняя	65	70	38
			Ранняя	135		32
		Юра	Поздняя	135	60	24
			Средняя			18
			Ранняя			195
		Триас	Поздняя	195	40	24
				Средняя		10
				Ранняя		235

Рис. 1. Геохронологическая таблица позднего фанерозоя

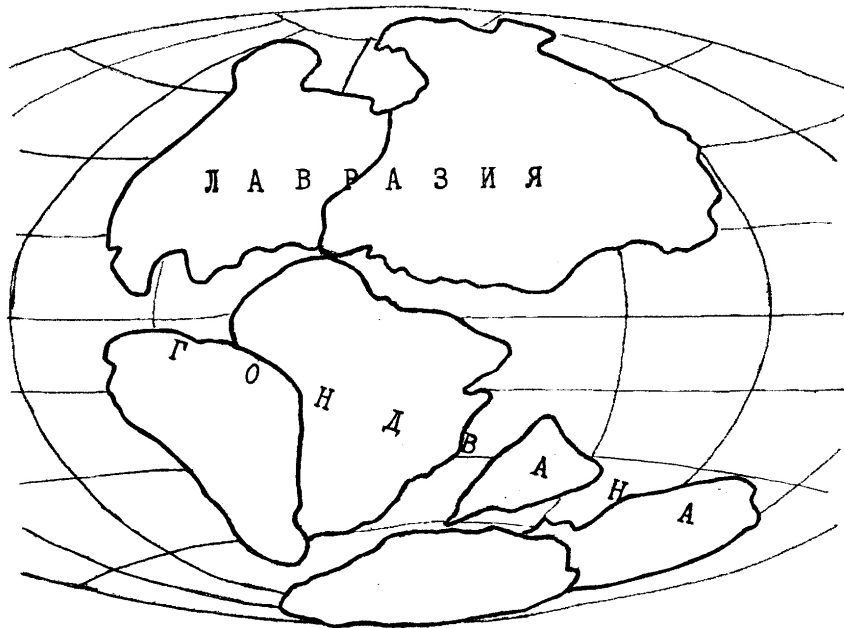


Рис. 2. Взаимное расположение континентов в начале мезозойской эры (по Ю.А.Богданову и др., 1978)

Атлантического океана возник обширный морской бассейн, отделивший большую часть Южной Америки от Африки. По некоторым данным, существовала связь между Китаем и Австралией через материк Сунда, распад которого начался в конце мела. От этой древней связующей материковой суши ныне остались обломки в виде островов Малайского архипелага.

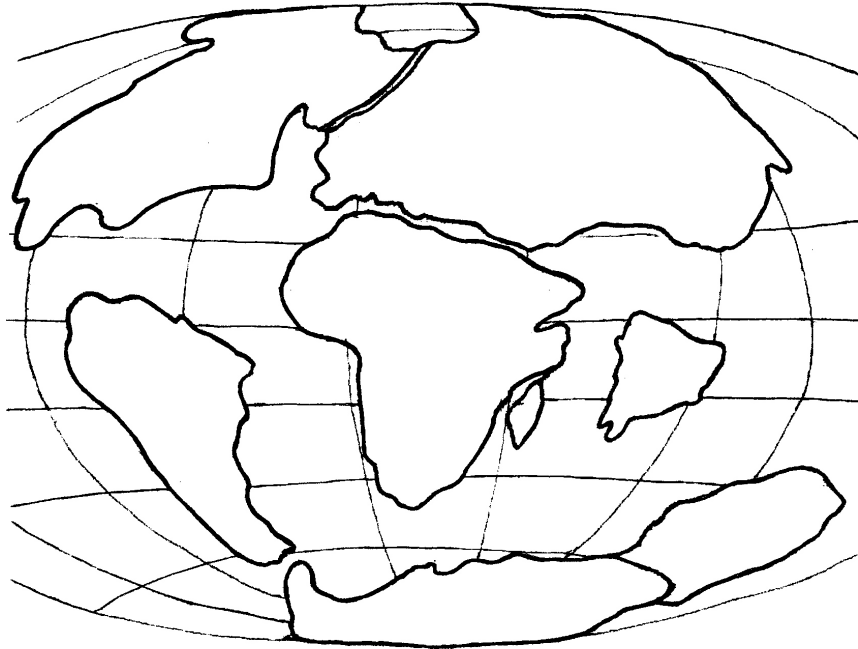


Рис. 3. Взаимное расположение континентов в конце мезозойской эры (по Ю.А.Богданову и др., 1978)

В позднем мелу (около 80 млн лет назад) от Восточной Антарктики, представлявшей собой архипелаг, отделилось плато Кэмпбелла (включая Новую Зеландию). Впрочем, в вопросе о последовательности отделения материков Гондваны еще нет единого мнения среди специалистов, что, безусловно, затрудняет понимание истории формирования биоты разных зоогеографических областей. По всей вероятности, Австралия отделилась тоже в конце мела.

Гигантский южный материк (Гондвана), а позднее его разделившиеся фрагменты были отделены морем (Тетисом) от северного континента – Лавразии. Однако Лавразия уже тогда была разделена на Евразию и Северную Америку. По периферии Тихого океана происходили горообразовательные движения (от Калымы до Сихотэ-Алиня и Японских островов протянулись молодые горные системы). Сибирская платформа, бывшая древним палеозойским образованием, испытывала в позднемеловое время восходящие движения. Вся Восточная Азия была сушей.

В конце позднего мела в северном полушарии существовало 3 крупных материка. Два из них, Азиатский и Северо-Американский, были вытянуты в общем меридионально. Последний намного превышал по площади современную Северную Америку, включая арктические острова и шельфовую область, обрамляющую ее на востоке. На востоке он соединялся с Гренландией. Азиатский материк простирался значительно севернее, чем сейчас, и далеко спускался на юг, соединяясь с материком Сунда. В сантоне-кампане и маастрихте Северная Америка была связана с Европой через острова Гренландию, Исландию и Англию, а Восточная Азия в позднемеловое время – с Северной Америкой через Берингийский “мост”. В самом конце позднего мела произошли разрывы суши на месте современного Баффинского залива и пролива Дэвиса. Море затопило восточную Гренландию. Сухопутная связь Европы с Америкой прекратилась.

Третий континент – Северо-Европейский – включал большую часть Европы, Скандинавский полуостров, Англию и соединялся с небольшим материком Эрия, состоявшим из Исландии, Гренландии и располагавшихся между ними участков суши. Бореальное море занимало территорию севера Западной Европы и южную половину европейской части бывшего СССР. Это

северное море проливами сообщалось с бассейном Тетиса, располагавшимся на территории Южной и Юго-Восточной Европы. Южная Европа и Кавказ представляли собой архипелаг больших и малых островов. Западным берегом Тетиса служила суша, находившаяся на месте Балеарских островов и Испании и присоединявшаяся к берегам Африки в Атласе. (Это мнение разделяют не все ученые. Например, Н.М.Страхов (1948) считает, что Тетис соединялся на западе с водным бассейном, разделявшим Североамериканский и Южноамериканский материк.) На юге воды Тетиса ограничивали берега Северной Африки. На восток он протягивался через Переднюю и Среднюю Азию, Памир и Гималаи на север Индии, в Тибет и Бирму. Таким образом, территория Средней Азии и Казахстана в меловом периоде была залита морем (рис. 4), лишь на востоке находились древние возвышения Тянь-Шаня и Казахского нагорья, в которые море вдавалось многочисленными заливами. На юге нынешней Средней Азии возвышались отдельные острова (в частности, на месте Туркмено-Хорасанских гор и других древних горных сооружений). Туранское плато, Приаралье, юго-западная часть Таджикской депрессии представляли собой ландшафты морского бассейна - приморские равнины с лагунами и обширными дельтами рек. Восточные области Средней Азии и Казахстана имели континентальные ландшафты с довольно высокими горами (Тянь-Шань), массивами денудационных плато (Северный и Восточный Казахстан) и аллювиальными равнинами. Районы современного Алтая, Джунгарского Алатау, Тянь-Шаня были похожи на современный Центральный Казахстан. На месте Тургайского прогиба была низменность с озерно-болотными ландшафтами.

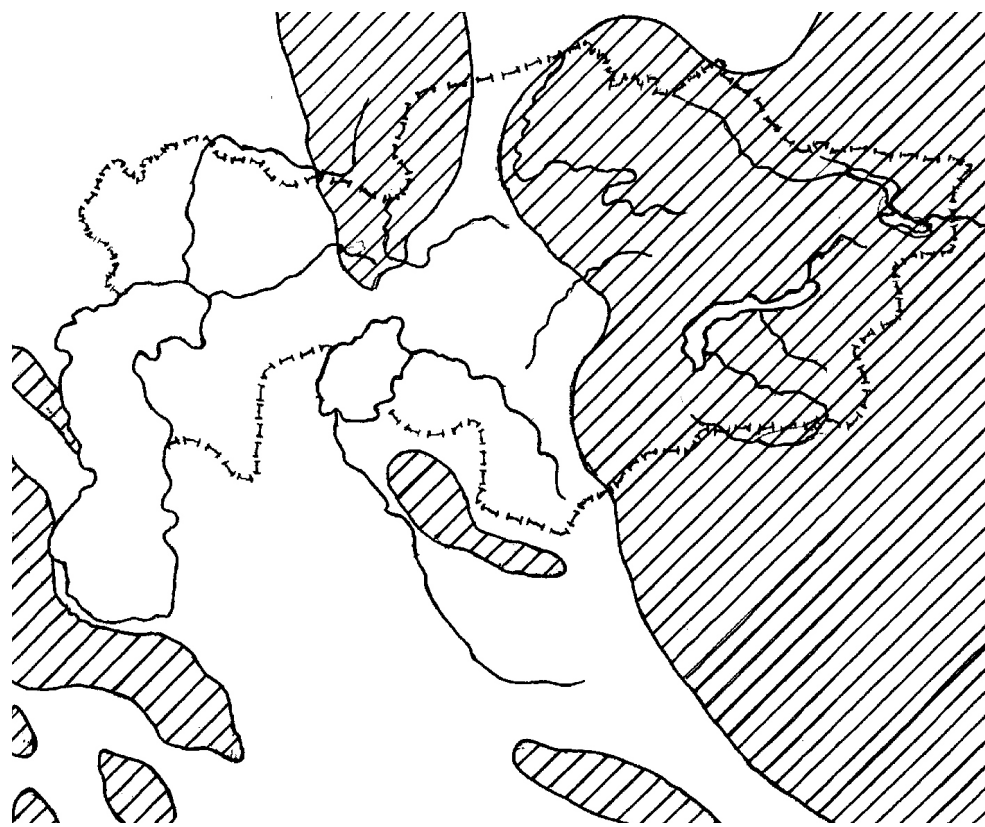


Рис. 4. Положение суши и моря на территории Казахстана и сопредельных стран в конце мелового периода (по К.К.Флерову и др., 1974)

В неокомеапте в Казахстане суша занимала наибольшую площадь, включала Приаралье и Тургайский прогиб. На западе располагались равнины с озерами, болотами и лагунами, на востоке - мелкогорья и пенеплен Центрального Казахстана, а еще восточнее - невысокие массивы Алтая и Тарбагатая и более высокие хребты Тянь-Шаня. Только Кызылкумы и запад Казахстана были под водой. В виде островов возвышались отдельные части хребта Каратау на Мангышлаке. Северный Западносибирский бассейн образовывал заливы, заходящие в Иртышскую, Тенгизскую, Чуйскую и Илийскую впадины.

В поздне меловую эпоху море распространилось по всему равнинному пространству Средней Азии и Казахстана и только Тянь-Шань и Казахское денудационное плато оставались сушей. На месте современного Памира тоже было море, из которого, вероятно, выступали отдельные острова. Мугоджары и южная оконечность Урала также были погружены в море, образуя своими вершинами ряд островов.

В целом территория Казахстана и Средней Азии в тот период входила в состав Восточно-Азиатского материка, который тогда еще, видимо, не имел тесных связей с материками Гондваны. Впрочем, существовавшая связь между Азией и Австралией по материку Сунда, вероятно, делала возможным обмен некоторыми элементами биоты.

Климат

На обширных пространствах земного шара в меловом периоде было тепло и местами влажно, хотя уже тогда существовала климатическая зональность. На севере располагалась умеренная зона, к которой принадлежала также современная полярная область. Обозначались отдельные теплые морские течения (Гольфстрим). Засушливые зоны, вероятно, были расположены так же, как и сейчас. Климатические пояса в Евразии простирались с северо-запада на юго-восток. В.М.Синицын (1965) считает, что конфигурация климатических зон отвечала современной, только они были сдвинуты к северу приблизительно на 20 градусов. Климат в Евразии в целом был сухой и жаркий (летние температуры достигали 30-35 градусов, а зимние – около +10). Климатические условия были океаническими, тропическими и субтропическими на юге и юго-востоке, бореальными, умеренно теплыми на севере и северо-востоке, более сухими, аридными в центральных частях континента. В меловом периоде имела место слабая климатическая дифференциация. Юго-Восточная Азия располагалась в условиях влажного тропического климата. Область субтропического максимума располагалась на юге Сибири, захватывая Амурский бассейн. Границы этой области были подвижны и смещались летом к северу, зимой к югу. Разогретые сухие массы воздуха создавали засушливые условия в летние месяцы, зимние вторжения влажных масс воздуха приносили осадки. Климат напоминал современный средиземноморский. Арктический бассейн в мелу был замкнутым, поэтому его влияние на прилегающую сушу было довольно ограниченным. По его побережьям выявлялась сезонность. Климат был умеренный и влажный. Окружающая Арктический бассейн суша находилась под влиянием умеренных воздушных масс. Это влияние распространялось до Среднего Урала.

В Западной и Восточной Сибири господствовал теплый климат. Вдоль восточных берегов Азии с юга на север, по-видимому, проходило теплое течение, что способствовало развитию умеренно теплого климата в северных широтах. Вдоль Тихоокеанского побережья климат был муссонным, с умеренно жарким летом и прохладной зимой.

В Центральной Азии располагалась аридная зона. Климат здесь был континентальный, с жарким сухим летом, умеренно теплой зимой и значительным дефицитом влаги. Протяжение аридной зоны было восточно-северо-восточным, причем при усилении аридизации эти процессы раньше проявлялись на западе и постепенно распространялись на восток. Площадь, охваченная аридной зоной в верхнемеловое время, включала территорию Заалайского хребта, Таджикистана, Памира, Тянь-Шаня и Центрального Китая.

На территории Евразии в позднем мелу отсутствовали высокие горные хребты, создающие преграды для движения воздушных потоков: широко были распространены сглаженные пенеблизированные поверхности. Значительные площади занимали морские бассейны. Все это способствовало развитию довольно однообразных климатических условий на больших территориях с постепенной сменой климата с севера на юг. Только в самом конце мелового периода ларамийский орогенез, вызвавший почти повсеместное поднятие суши, сокращение эпиконтинентальных морей и возникновение горных хребтов, способствовал изменению воздушных течений и термальных условий.

Большая часть территории Казахстана и вся Средняя Азия в меловое время находилась в засушливой зоне. Климат был сухой, аридный, но, очевидно, с чередованием сухих и влажных периодов. Наибольшей влажностью отличался климат сеномана, турона и нижнего сенона.

Растительный и животный мир

Меловой период характеризуется в целом угасанием юрской полихронной флоры голосеменных и быстрым распространением покрытосеменных. В первой половине мела флора еще имела много общего с флорой юры. Ее основу составляли папоротники и голосеменные

(саговниковые, беннеттиты, гинговые и хвойные). В неокоме появились покрытосеменные, в апте они были еще немногочисленные, но уже с альба приобрели широкое распространение. Толчком для появления покрытосеменных, возможно, послужило возникновение в северном полушарии еще в конце юры засушливого пояса, неблагоприятно отразившееся на влаголюбивой юрской растительности. По А.Л.Тахтаджяну (1957), покрытосеменные возникли в древней Катазии (современном южном Китае). Здесь в горах происходило на различных высотах формирование отдельных форм магнолиевых. Они были приспособлены к различным условиям. В их числе были формы вечнозеленые, листопадные, аридные. Затем они заселили равнины. Такие же переходы, как для магнолиевых, существовали и для представителей семейств буковых, ореховых, березовых и т.д. Уже в начале мела началось расселение меловых флор: умеренных, субтропических, тропических.

Основной особенностью эволюции растительности, начиная с мела, было усиление не только какого-нибудь одного физико-географического режима, а, напротив, одновременное разноместное усиление противоположных режимов, усиление контрастности природы географических зон и провинций, в частности, усиление контрастов в растительном покрове.

В южной умеренной и субтропической зонах Гондваны формировалась голантарктическая флора, которая развивалась параллельно северной голарктической флоре. Согласно данным М.Г.Попова (1927) о развитии пустынных форм покрытосеменных и некоторых голосеменных растений, можно сделать вывод, что Гондванский материк, по-видимому, был, хотя бы в центральных частях, пустынным, а вследствие этого пустынная фауна и флора имели возможность почти свободно расселиться по большей части громадного материка. Во всяком случае, флора цветковых покрытосеменных, общая для Африки и Америки, возникла в меловое время на так называемом Бразильско-Эфиопском материке. Единый аридный пояс, пересекающий Атлантику в то время, вероятно, носил все же не пустынный, а саванново-тропический характер.

На материках Лавразии растительность нижнего мела имела много общего с юрской и состояла в основном из хвойных и папоротников с примесью гинго и хвощей. Но в апте, судя по палеонтологическим находкам на Енисее, Южном Урале и в Казахстане, появились примеси покрытосеменных, которые, начиная со среднего альба, получили уже господствующее положение. Среди первых покрытосеменных преобладали листопадные древесные виды (платаны, каштаны, дубы, ивы), а также магнолии, фикусы, пальмы, лавровые. Зона максимального распространения цикадофитов и теплолюбивых папоротников охватывала южную и среднюю части Евразии от Балтики до Северного Китая и островов Хонсю. В Южной и Юго-Западной Европе на сухих участках встречались ксерофильные редколесья из хвойных и цикадофитов, в Западной Сибири росли папоротники, в более сухих местах – хвойные леса. Восточная Азия имела более богатую и мезофильную флору.

Во второй половине мела в северном полушарии образовались 3 растительные зоны: умеренная (Сибирская), субтропическая (аридная) и тропическая (Кавказско-Европейская). В лесах Сибирской зоны преобладали платановые, таксодиевые (секвойя) и сосновые (сосна, ель, кедр, пихта). Именно здесь формируется центр происхождения шишконосных хвойных (Coniferae). Из покрытосеменных господствовали листопадные (ореховые, буковые, березовые, платановые), а вечнозеленых было мало. В Кавказско-Европейской зоне преобладали вечнозеленые формы, часто узколистные.

Аридная зона (в Центральной Азии) имела полупустыни, степи и саванны. Палеогеоботаники для конца мела выделяют на сушах Европы и Азии две ботанико-географические области – Сибирскую и Индо-Европейскую. Первая обладала мезофильной флорой, вторая – субтропической. В распределении флор Европы и Азии (а также Америки) существовала и меридиональная зональность. Выделяют 3 меридиональные флористические области: Евроамериканскую (восточная часть Северной Америки, Европа и Западная Азия до Тургайского прогиба, до 80 градусов восточной долготы), Сибирскую и Тихоокеанскую (Дальний Восток и западные районы Северной Америки). Здесь следует обратить внимание на то, что Тургайский прогиб в меловую эпоху был серьезной преградой в распространении растительного и животного мира.

На всей территории Северного полушария в конце мелового периода существовал богатый набор семейств и родов растений, который уже в начале третичного периода послужил материалом для развития постепенно географически обособлявшихся третичных флор. В нижнем мелу растительность большей части Казахстана имела ксероморфный облик, по крайней мере на водоразделах. Были распространены юрские папоротники, саговники, гинговые и древние

голосеменные. В конце нижнего мела произошла смена этой растительности на новую, с господством цветковых растений. Эта смена происходила постепенно. В альбе существовала переходная, так называемая “чушкакульская” флора, в составе которой одновременно были древние юрские элементы и мелколистными примитивными цветковыми растениями. В самом конце альба покрытосеменные начинают преобладать, и размеры их листовой пластинки значительно увеличиваются. В это время некоторое увлажнение климата создает более благоприятные условия для так называемой “платановой” флоры, имеющей мезофильный облик.

В верхнемеловое время территория Казахстана в северной части (от 46 градусов) входила в теплоумеренную зону. Здесь были распространены широколиственные, в основном платановые леса, сходные с лесами Дальнего Востока и Европы. Южная часть Казахстана и Средняя Азия с Южной Европой, Передней и Центральной Азией лежали в аридной зоне, где господствовал ландшафт саванн с одиночными оазисами и галерейными лесами. Основу растительного покрова составляли ксеролизованные представители хвойных, лавровых и миртовых.

В конце мела (в датском веке) в связи с некоторым сокращением площади моря и повышением сухости климата аридная область в Казахстане несколько увеличилась и растительность приобрела более ксероморфный характер.

Для наземной фауны нижнего мела, так же как для юры, характерно обилие пресмыкающихся. Вторая половина мелового периода характеризуется вымиранием большинства рептилий и появлением мелких млекопитающих, которые позднее – в третичный период – станут вместе с птицами господствующими группами. В большинстве случаев вымиранием были охвачены родовая и видовая группы и значительно в меньшей степени семейственная. Вымирание, как правило, не было внезапным, этот процесс был достаточно длительным, в разных группах шедший с разной скоростью и выразившийся иногда в реальном уменьшении числа таксонов в группе, иногда же в смене одних таксонов другими при почти неизменной общей численности группы. Весь процесс перестройки мезозойской биосферы на кайнозойскую растянулся с кампана по палеоцен включительно. Считать этот процесс катастрофическим нет никаких оснований. Происходящие явления нельзя объяснить какой-либо одной причиной. Судя по всему, на каждую группу действовал комплекс абиотических и биотических факторов, огромную роль играла взаимосвязь и взаимозависимость групп, единство всей биосферы, каждое сильное нарушение которой вызывало цепную реакцию, приводившую к изменению даже в тех ее компонентах, на которые само изменение непосредственно влиять не могло.

К сожалению, ограниченность и неравномерность фактических сведений по меловым позвоночным Азии и других континентов затрудняют воссоздание полной картины фауны, истории ее развития и эволюционных изменений.

На территории Казахстана и Средней Азии известно около 50 местонахождений (в основном в Южном Казахстане и Зайсанской впадине) с остатками костей динозавров. Все они очень бедны: в лучшем случае содержат отдельные кости посткраниального скелета, зубы, а чаще только обломки костей и яичной скорлупы. Имеются сведения и об остатках (обломках челюстей и отдельных зубах) примитивных представителей млекопитающих (копытных) в верхнемеловых отложениях на территории Казахстана (Кзыл-Ординская область) и Узбекистана (пустыня Кызылкум).

Что касается энтомофауны Евразии, то она в раннем мелу мало отличалась от юрской фауны. Соответственно флористическим областям, вероятно, были и 2 фаунистические области: Индоевропейская и Сибирская. Наиболее значительными событиями в развитии энтомофауны были появление различных групп ос, грибоядных мух, тараканов, лишенных яйцеклада, первых богомол, первых насекомых, связанных с покрытосеменными (Xyelidae, Cephidae, Curculionidae), примитивных блох, москитов, бабочек (в апте), общественных насекомых – муравьев (в сеномане), специализированных фитофагов-галлообразователей и др. (Жерихин, 1978, 1980).

Грандиозные процессы смены растительности, охватившие весь земной шар, оказали сильнейшее действие на насекомых. Исчезновение прежней растительности означало полный развал биоценозов и неизбежное вымирание большинства входивших в них видов животных. Особенно интенсивные процессы деструкции биоценозов приходились, по-видимому, на альб и, возможно, захватывали поздний апт и ранний сеноман. Многие семейства, характерные для мезозоя, обнаруживаются в последний раз, тогда как сколько-нибудь заметного появления новых групп не отмечается.

Складывавшиеся на совершенно новой основе раннекайнофитные сообщества первоначально были несбалансированными и неустойчивыми. Слабая биоценотическая регуляция и обилие незанятых экологических ниш способствовали очень быстрой, эксплозивной эволюции различных групп организмов, и в том числе насекомых.

В альбе-сеномане появляются многие новые группы и впоследствии приблизительно до

эоцена отмечается быстрая эволюция и интенсивная дивергенция насекомых, сопровождающаяся обособлением новых групп весьма высокого таксономического ранга. Для верхнего мела отмечено появление термитов, разных групп высших мух, семейств жуков-ксилофагов, различных новых групп растительноядных равнокрылых и клопов, внутритканевых паразитов растений, жуков-ризофагов, насекомых-опылителей (перепончатокрылых, бабочек, мух и др.), мокрецов, новых групп хищных и паразитических перепончатокрылых и др. (Жерихин, 1978, 1980). Позднемеловые насекомые, по В.В.Жерихину, отличаются от раннемеловых очень резко; по-видимому, эта смена, самая быстрая и резкая в истории насекомых вообще, связана с экспансией покрытосеменных в конце раннего мела.

Становление и ранняя эволюция покрытосеменных были тесно связаны с эволюцией антофильных насекомых, и в вытеснении мезофитной растительности кайнофитной взаимоотношения растений и насекомых сыграли очень важную роль. Быстрая эволюция насекомых в раннем кайнофите, по В.В.Жерихину, в основном шла в направлении интенсивной дивергенции, дробления экологических ниш, прогрессирующей узкой специализации и соответствующего увеличения разнообразия. С сеномана до сегодняшнего дня дожили около 70% семейств, с турона – не менее 80.

Большое сходство палеонтологических остатков Сибири и Северной Америки (в смолах) подтверждают предположение о хорошо выраженных связях материков северного полушария.

Сложившаяся в конце мезозоя на севере фауна проникла в Африку, Австралию и Южную Америку, но не проникла в Новую Зеландию, к тому времени отделившуюся. По всей вероятности, наиболее важную роль в этой миграции фауны сыграла австралийско-азиатская связь (материк Сунда и впоследствии его осколки в виде архипелагов) и, возможно, также западноевропейско-африканская связь, которую для мела некоторые ученые не признают.

ТРЕТИЧНЫЙ ПЕРИОД

ПАЛЕОГЕН

Палеоцен

Геоморфология

В начале третичного периода все континенты южного полушария, бывшие в мезозое частями единого материка Гондваны, уже потеряли связь друг с другом, хотя некоторые авторы считают, что связь северных частей Южной Америки и Африки еще существовала (вплоть до эоцена) через так называемую “Атлантиду”, остатки которой сохранились до настоящего времени в виде Канарских, Азорских, Бермудских островов и Мадейры. Отдельные геологи настаивают также на существовании более южной связи – между Бразилией и Западной Африкой (“Южная Атлантида”), но большинство специалистов эту связь в палеоцене отвергают. Также, как правило, современные геологи отвергают существование в палеоцене материка Лемурии, связывающего Индию, Мадагаскар и Африку. По всей вероятности, их разделение закончилось в мезозое, хотя связь Мадагаскара с Африкой в палеоцене, вероятно, еще существовала. Временами существовала связь Африки с Европой и Юго-Западной Азией.

Что касается континентов Северного полушария, то все они в палеоцене были связаны друг с другом в большей или меньшей степени участками опустившейся позднее под уровень океана суши или поднимавшегося морского дна, так называемыми “мостами”. В одних случаях эти “мосты” временно соединяли континенты, как Тургайский или Пиренейский, в других – на очень длительное время спаивали материки воедино, как Берингийский и Гренландский, или Североатлантический. Возможно, временами возникала также связь между Северной Америкой и Южной, но многие специалисты считают, что в палеоцене такой связи не было.

Значительная часть Средиземноморья в раннем палеогене была занята морем, покрывавшим большую часть Южной Европы. В море возвышались крупные острова на месте южной части Альпийского массива, Средних Карпат, Главного Кавказского хребта и многочисленные более мелкие острова. В западной части Средиземного моря находилась суша с пресноводными бассейнами. Эта суша (Гибралтарская) служила связующим мостом между Европой и Африкой до среднепалеогенового времени. Она была также связана с Мадейрой и Канарскими островами. Корсика, Сардиния и Центральная Италия составляли единую древнюю материковую область (Тиррениду), возможно, соединявшуюся с Северной Африкой (Тунисом). В эпоху регрессии моря Балканский полуостров через Эгейскую сушу (Эгеиду) составлял единое целое с Малой Азией, и с ней через Понтическую сушу (Понтиду) находились в связи также Крым и Кавказ.

По мнению некоторых специалистов, в позднем палеоцене Тетис был отделен от Индийского океана перешейком, соединявшим сушу Передней Азии, Аравии, Северной Африки и, по-видимому, Испанию.

В Восточной Европе в палеоценовое время море в период трансгрессий занимало южную половину региона до Общего Сырта. Оно затопило территорию нижнего течения Днепра, Дона, средней и нижней Волги и проникло в Туранскую низменность. Нижний Урал вдавался в это море полуостровом. Центральная и Южная Европа представляла собой архипелаг Тетиса, с севера ограниченный материком Руссоксандией.

Тургайский мост, соединивший Азию с Североевропейской сушей (Руссоксандией), возник где-то в середине палеоцена и просуществовал до конца палеоцена. Возможно, в раннем палеоцене могло существовать соединение Европы с Азией и на севере, в районе Обской губы.

На обширной территории Азии, бывшей уже тогда наиболее крупным континентом Земного шара, существовал рельеф, не менее разнообразный, чем в настоящее время: широкие долины равнинных рек, обширные по площади озера, огромные пенеппенизированные плато и высокие горы, моря, теплые на юге и умеренные на севере, глубокие межгорные впадины и вулканические районы. С образованием Тургайского сухопутного перешейка Западно-Сибирское море отделилось от Среднеазиатского бассейна Тетиса, который занимал территорию Кызылкумов и Каракумов и доходил до западных отрогов Тянь-Шаня (рис. 5), абсолютные высоты которых были 2-2,5 тыс.м. Ферганская, Зеравшанская, Ангренская, Чуйская, Сурхобская и другие долины были затоплены морем. Нарынская, Иссык-Кульская, Аксайская и Текеская впадины Тянь-Шаня лежали незначительно выше уровня моря. Памир и Тянь-Шань в целом представляли собой пенеппенизированный мелкосопочник или даже просто приподнятую равнину, т.к. после герцинского орогенеза горы успели сильно разрушиться под воздействием континентальных факторов. Сходный ландшафт существовал в северо-восточной части Казахстана (Казахское нагорье, Алтай, Тарбагатай). Холмистую равнину представляла территория Казахстана в области Мугоджар. Мангышлак, Гуаркыр и Балханы были островами.

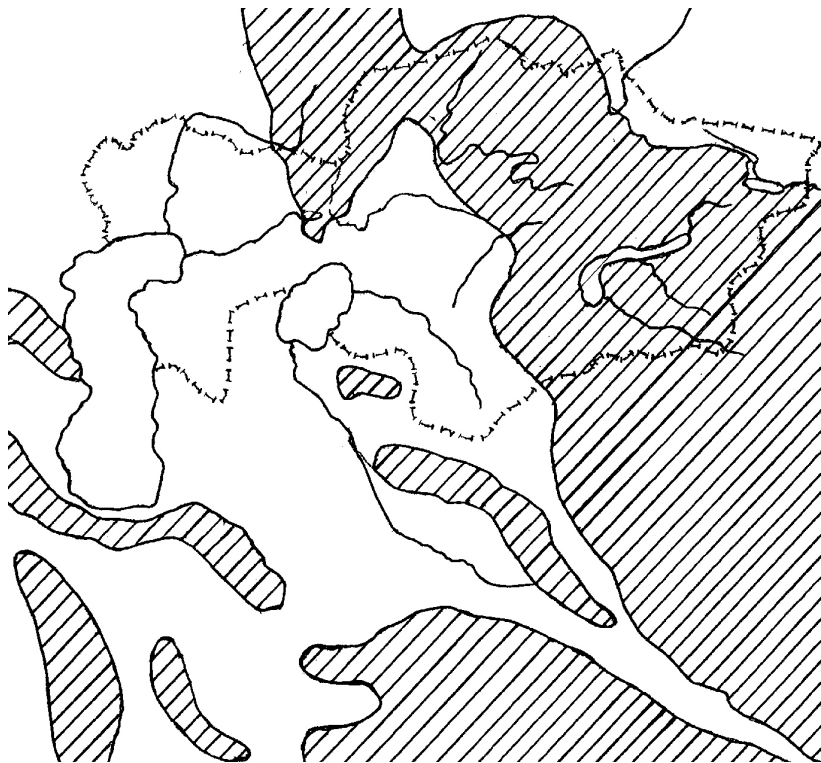


Рис. 5. Положение суши и моря на территории Казахстана и сопредельных стран в палеоцене (по К.К.Флерову и др., 1974)

Горы Центральной Азии (Куньлунь, Восточный Тянь-Шань, Наньшань, Алтай и др.) представляли собой невысокие глыбовые возвышенности с обширными платообразными водоразделами. Массивы Таримский, Джунгарский, Цайдамский и Чан-Тана были

континентальными равнинами. Таримская равнина в раннем палеоцене заливалась морем (из Таджикской и Ферганской депрессий). Море располагалось также в западной части Каракорума-Гиндукуша. В палеоцене началось поднятие Центральной Азии, продолжавшееся в течение всего палеогенового времени и значительно повлиявшее на физико-географическую обстановку этой территории.

На северо-востоке Азии Чукотский полуостров соединялся с Аляской Берингийским “мостом”, располагавшимся на месте Чукотского и Берингова морей, Индия еще была отделена от Азии, материк Сунда существовал уже в виде отдельных островов.

Климат

В палеоцене климатические условия в целом были почти как в конце мела. По сравнению с настоящим климат был значительно более теплым и влажным и более однообразным по всей территории. Тропическая зона была несравненно более широкой, чем в настоящее время, и охватывала, например, большую часть Европы. Основные климатические пояса проходили значительно севернее, чем теперь. Климат в целом был слабо дифференцированным, распределение тепла и влаги на Евразийском континенте было равномернее, чем позже. Климаты с крайними режимами отсутствовали. Большое значение, по В.М.Синицыну (1965), имело то обстоятельство, что в раннем палеоцене было иное, чем в настоящее время, альbedo Земли и распространение тепла. Тогда был гуще слой облаков, гуще растительность, а отсюда и большая рассеянная радиация, что способствовало более равномерному распределению тепла и исключало такие крайние климаты, как пустынный и арктический, и резкую зональную дифференциацию. Даже в Арктике господствовал умеренный, однообразный на всем протяжении морской климат с продолжительным летом и длительным безморозным периодом, с мягкой зимой. Настоящих пустынь (менее 200 мм осадков в год), по-видимому, не было. Засушливый климат с 300-500 мм осадков существовал на территории Аравии, Ирана и Центральной Азии. Аравия находилась в тропическом поясе, Иран и Центральная Азия – в субтропическом. Такой режим увлажнения соответствует опустыненным саваннам. В очаге наибольшей аридизации выпадало 200-300 мм осадков, что соответствует полупустыням, причем осадки преобладали в теплую половину года, как в субтропических саваннах. Зона пустынной саванны в палеоцене охватывала в Центральной Азии Таримскую равнину и Западный Алашань, зона умеренно сухой саванны – Джунгарию, Заалтайскую Гоби, Восточный Алашань, Ганьсу и Цайдам, зона влажной саванны – равнины Западной Монголии, Восточногобйской депрессии, Хэбейскую и Сычуанскую равнины. Границами служили Кунь-Лунь, Восточный Тянь-Шань и Гобийский Алтай. В связи с общим увеличением сухости климата в палеоцене аридная область расширялась от центральноазиатского очага на север и запад.

В целом по климатическим условиям и характеру растительности Евразия делилась на две провинции – Гелинденскую и Гренландскую. Климат Гелинденской провинции был более теплым и, возможно, жарким (по сравнению с Гренландской провинцией), при некотором относительном уменьшении влажности.

В Казахстане теплые воды морского бассейна создавали муссонный климат, достаточно влажный вблизи побережий и, вероятно, несколько более континентальный далее от него, особенно вблизи Западного Китая. Субтропический и тропический характер климата в Мугоджарах и Центральном Казахстане (до Павлодара) в палеоцене подтверждается множеством ископаемых растительных комплексов. В области Тянь-Шаня, по В.М.Синицыну (1962), климат был засушливым и жарким, на пенепленах развивалась ксерофилизованная узколиственная растительность. Континентальность климата увеличивалась при регрессиях моря и понижалась при трансгрессиях.

Растительный и животный мир

Палеоценовая флора, по А.Л.Тахтаджяну, принадлежит к 2 палеофлористическим областям (фитохориям) – северной Ангарской, впоследствии переименованной в Бореальную, и южной, Тетисовой, впоследствии названной Древнесредиземноморской. Северная Бореальная область включала область с господством хвойных мезофильных лесов (особенно троходендровых), а южная Древнесредиземноморская – область развития лесной вечнозеленой субтропической растительности. Граница между ними проходила примерно по 50-му градусу северной широты, на

Дальнем Востоке отклонялась примерно на 10 градусов к югу. На востоке обе области незаметно переходили в древнюю Восточноазиатскую область, которая была прародительницей.

По А.Н.Криштофовичу (1955), в первой половине третичного периода большая часть северной Азии (Сибирь, Казахстан, Манчжурия, Корея, Сахалин, северная часть Японии) была занята так называемой “тургайской” флорой, с преобладанием сначала троходендрона, секвойи, гинкго, а потом широколиственных деревьев и кустарников с опадающей листвой. Эту область А.Н.Криштофович назвал Гренландской (она, в общем, соответствует Бореальной области А.Л.Тахтаджяна). В это же время большая часть Европы, Кавказ и частично Средняя Азия были заняты тропической и субтропической флорой индомалайского типа с пальмами и эвкалиптами, с преобладанием вечнозеленых деревьев (особенно каштанодуба) и кустарников. Эту последнюю флору А.Н.Криштофович назвал “полтавской”, а область ее распространения – Гренландской.

В состав полтавской флоры входили пальмы, папоротники, вечнозеленые дубы, миртовые и лавровые деревья, падубы, а листопадные и хвойные деревья – *Fagus*, *Betula*, *Quercus*, *Populus*, *Fraxinus*, *Taxodium* и др. – были характерны для тургайской флоры. Границу между областями, занятыми полтавской и тургайской флорой, А.Н.Криштофович проводил примерно вдоль 55-й параллели, от Бельгии до Волги (Камышин) и Мугоджар, а далее в Азии постепенно смещая к югу. Аналогичное деление флор было и на Северо-Американском континенте. Ксероморфный вариант полтавской флоры существовал в Средней Азии, где были условия засушливого климата. Важнейшими представителями флоры были *Rhus*, *Myrtus*, *Maytenus*, *Palibinia*. Здесь были редколесья, саванны, заросли жестколистных кустарников типа чаппарала Северной Америки. Травянистых степей еще не было. Севернее, в Казахстане, росли смешанно-лиственные леса аркто-третичного типа, подобные лесам Восточной Азии, хотя на самом юге Казахстана (в бассейне Сыр-Дарьи) на возвышениях растительность имела засушливый облик. В Западном Казахстане (Мугоджары, отчасти область Казахского нагорья) господствовала растительность, состоящая из видов, свойственных полтавской флоре (вечнозеленые дубы, лавры, мирты, пальмы, эвкалипты, секвойи), в Восточном Казахстане преобладали элементы тургайской флоры (листопадные леса с гинкго, буками, грабами, ильмами). В целом, растительность Казахстана имела субтропический характер, на севере – переходный к умеренно-бореальному, на юге – засушливый средиземноморский.

Начало палеогена характеризуется выходом млекопитающих на одно из первых мест в ряду животного населения Земли и их широкого расселения. В палеогене начался “век млекопитающих”, сменивший эпоху пресмыкающихся. В палеогене млекопитающие были наиболее высокоорганизованными животными, занявшими одно из главных мест среди других групп животного царства. Они заселили сушу, море и воздух, поднялись в горы и приспособились к жизни в лесах, степях, а позже в пустынях и полярных областях. Причина “взрывной эволюции” млекопитающих заключалась в том, что они заполняли многочисленные экологические ниши, освободившиеся в результате вымирания многих групп пресмыкающихся в конце мезозойской эры. В палеоцене возникли плацентарные млекопитающие, появились первые хищные (креодонты) и копытные (кондилартры). Многочисленными были сумчатые, полуобезьяны. Черепахи, крокодилы и змеи были процветающими группами.

Находки палеоценовых млекопитающих на территории Казахстана и Средней Азии единичны. (По-видимому, это связано с палеоценовым затоплением большей части территории морем.) В основном они известны из позднепалеоценовых отложений Южного Казахстана и Зайсанской впадины. Такие находки разрозненных костей пока не могут дать достоверную четкую картину этой фауны на данной территории. Обилие костей как позднемезозойских, так и раннекайнозойских позвоночных, в том числе млекопитающих, обнаружено восточнее, на территории Монголии. Во-первых, это связано с благоприятными ландшафтно-климатическими условиями данной области в то время, во-вторых, с подходящими условиями естественной консервации костных остатков животных.

Что касается фауны насекомых, то она в палеоцене приобрела уже основные черты современной фауны. Все основные семейства были уже сформированы и шел процесс освоения новых экологических ниш, связанных с формированием экосистем кайнофита, и эволюция шла по типу адаптивной радиации (Жерихин, 1980).

Эоцен

Геоморфология

Некоторые исследователи предполагают, что только в эоцене произошло разделение северных частей Южной Америки и Африки и отделение Австралии от Антарктики (каждая из которых продвинулась в противоположных направлениях примерно на 15 градусов), в результате чего разорвались фаунистические связи этих материков с другими материками. В Западной части Тихого океана, вероятно, существовала обширная суша (Пацифида), с которой Австралия соединялась “мостом”. В среднем эоцене нарушились материковые контакты между Азией и Северной Америкой. Возможно, существовала связь между Северной и Южной Америкой, но она, если была, существовала очень недолго. Продолжается изоляция Европы от Азии Тургайским проливом и от Африки Альпийским бассейном в области Средиземного моря. Прекратилось существование Пиренейского “моста”. Частично, по-видимому, в эоцене еще оставалась сухопутная связь с Гренландией и Америкой через Исландию (Северо-Атлантический “мост”). Возможно, иногда на некоторое время восстанавливался Тургайский “мост”. В связи с расширением морской трансгрессии Южная Европа имела вид архипелага больших островов: на месте Пиренеев, Альп, Апеннин, Карпат, Кавказа и др.

В среднем и верхнем эоцене связь Европы и Северной Америки отсутствовала. Есть сведения о тесных связях островной Кавказской суши с сушей Малой Азии. Кавказ был “фильтрующим мостом” между Европой и Азией.

Трансгрессия захватила и Африку. Этот материк имел вид трех островов: Западносахарского, Гвинейского и Восточноафриканского.

После полной изоляции, которая имела место в среднем эоцене, в позднем эоцене опять, видимо, появился некоторый, хотя еще очень незначительный обмен фауной между Азией и Северной Африкой, что, возможно, находилось в прямой связи со значительной регрессией моря и установлением контактов между материками. Однако Североатлантический “мост” больше не восстанавливался. К концу эоцена появился контакт между Азией и Африкой через Малую Азию.

С эоцена началась эпоха альпийского орогенеза. Произошли поднятия в области широтной геосинклинали на юге Европы и Азии – от Средиземного моря до Индонезии. Вторая полоса горообразования пролегла вокруг Тихого океана. Произошли поднятия и в областях, которые стали платформенными (Тянь-Шань, хребты Центральной Азии, Алтай, Западные и Восточные Саяны).

Азиатский континент в эоцене по своим очертаниям был почти такой же, как в палеоцене. На юго-западе, в бассейне Тетиса, располагались острова (на месте Кавказа, Эльбурса и др.). На юго-востоке продолжалась связь с сушей Сунды, которая иногда достигала Молуккских островов. Распадение последней началось в среднем палеоцене. В конце среднего палеогена эту часть суши также захватила трансгрессия и затопила приморские равнины. Море занимало Белуджистанский прогиб в Ассаме. Невысокие цепи Гималаев были отделены от Азии (Тибетского плоскогорья) узким проливом, который исчез в конце среднего палеогена (в конце эоцена). Территория Центральной Азии в эоцене испытывала постепенные поднятия с локальными опусканиями. В Северо-Восточной Азии была низменная равнина, уходившая в сторону Аляски и обрамлявшая высокую денудационную равнину на месте Чукотского полуострова. Восточная Сибирь представляла собой совокупность плоскогорий, замкнутых котловин, горных хребтов и широких речных долин. На юго-востоке располагались вулканические хребты Сихотэ-Алинь и Буреинский, на юго-западе – предгорные равнины Алтае-Саянской древней горной области. Сахалин был частью азиатской суши. Западно-Сибирское море испытывало расширение с медленным прогибанием дна. Юго-Восточный Алтай представлял собой почти равнинное плато с небольшими останцово-денудационными горами.

Территория Казахстана и Средней Азии по-прежнему на большей части была залита морем, особенно в период наибольшей трансгрессии Тетиса (в среднем и позднем эоцене), когда существовал широкий Тургайский пролив (рис. 6). Море многочисленными заливами вдавалось в Казахское нагорье и Тянь-Шань. Наиболее крупный залив был в Чу-Сарысульской впадине. В эту эпоху море заливало большую часть Бетпак-Далы, близко подходя к Чу-Балхашскому водоразделу. Воды его покрывали западные отроги Тянь-Шаня. На месте хр.Каратау находился небольшой архипелаг низких островов. Морской режим был в Ферганской, Таджикской и других депрессиях. Алайский бассейн доходил до Северной Кашгарии.

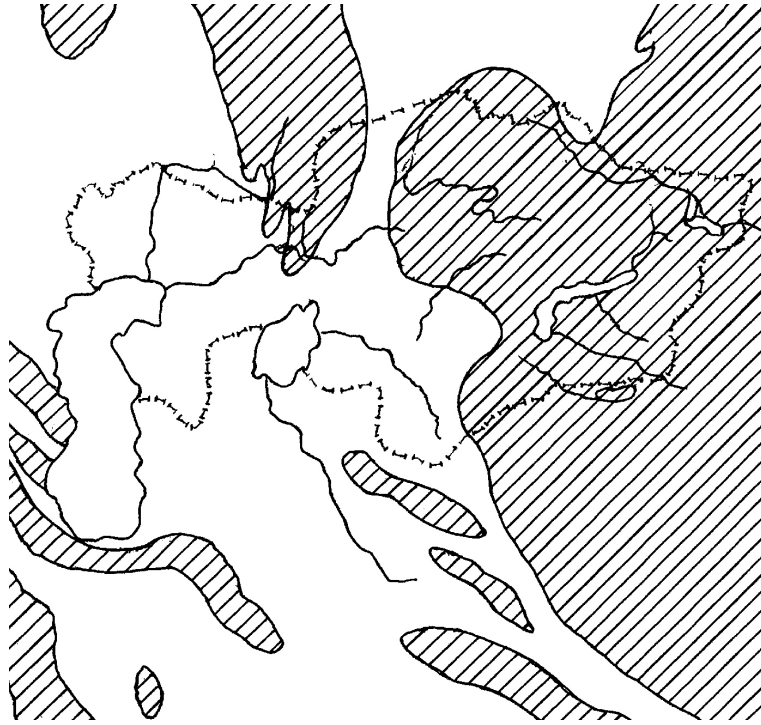


Рис. 6. Положение суши и моря на территории Казахстана и сопредельных стран в эоцене (по К.К.Флерову и др., 1974)

Северной границей Среднеазиатского моря в эоцене был так называемый “материк Киргизия” (Казахское нагорье). На Казахском нагорье континентальный режим был унаследован от палеоэоценового времени. В целом рельеф представлял собой всхолмленную денудационную равнину, усеянную эрозионными впадинами и расчлененную речными долинами. Тянь-Шань представлял собой невысокую сглаженную низкогорную страну, состоящую из отдельных массивов; Джунгарский Алатау – денудационную равнину. Памир на большей части был залит морем, которое соединялось с Таджикским бассейном. Шло расширение в восточном направлении Куьлуньского бассейна. Таримская впадина была под водой, также Восточный Тибет, Гималаи, Афганистан и Белуджистан.

В период максимальной трансгрессии Туркменское море затопило Кюрендаг, Малый Балхан, Восточные Кызылкумы, Каракумы до Устюрта. В виде островов были Большой Балхан, хребет Каратау на Мангышлаке, отдельные хребты и вершины Копетдага. Большой остров был в устье Амударьи, несколько островов выступали в море в районе Кара-Богаз-Гола. Устюрт и Бадхыз представляли собой сушу. В Иране была тоже суша в виде больших островов. Отдельные гряды гор в Эльбурсе и Паропамизе отделяли Среднеазиатское (Туркменское) море от основного бассейна Тетиса. Загрос отделял Иранский бассейн от Месопотамского моря. Основной водоем Тетиса протягивался южнее, в Северную Индию и далее в Бирму. К востоку от этой границы поднимались хребты Гиндукуша, обрамлявшие на юго-востоке Азиатскую сушу.

В позднем эоцене в связи с начавшимся альпийским орогенезом произошло отступление и обмеление моря в некоторых горных областях Памира и Тянь-Шаня. Тургайский пролив в позднем эоцене на некоторое время превратился в сушу, но в конце периода снова восстановился в связи с новой трансгрессией моря, охватившей и другие приморские территории Западносибирского и Среднеазиатского бассейнов.

Климат

Эоценовая эпоха была временем “климатического оптимума”. Тропическая область была сдвинута к северу примерно на 20 градусов и охватывала Переднюю Азию и бассейны Средиземного моря. В Европе господствовал влажный, субтропический средиземноморский климат. На северо-востоке Азии климат был умеренно теплый, без резких колебаний температур, с обильными осадками муссонного типа. Центральная Азия находилась в условиях жаркого

континентального климата. В целом на континентах северного полушария климатические условия были довольно однообразны и не обнаруживали четкой климатической зональности. Различия больше сводились к степени континентальности и были связаны с количеством осадков. В позднем эоцене произошло дальнейшее общее потепление климата.

В пределах суши восточной части Средней Азии и Казахстана с начала эоцена климат вблизи побережий был муссонный, жаркий и влажный, но на удаленных от моря обширных пенеппенизированных поверхностях низкогорий и высоких равнин, примыкающих к Центральноазиатской суше, он становился более континентальным, что связано с общей равнинностью территории, с отсутствием гор, конденсировавших влагу, и с влиянием близких пространств засушливого Азиатского материка. Северная часть Казахского нагорья и суша, примыкавшая к Западносибирскому морю на юго-востоке, находилась в условиях теплого и влажного климата, близкого к субтропическому муссонному.

Аридизация стала усиливаться со второй половины эоцена. Видимо, имели место смена направления ветров, обусловленная поднятием горных хребтов, уменьшение площади, занятой морем, изменение сезонного распределения осадков. В эту эпоху пояс аридизации смещался на север иногда на 20 градусов против его современного положения и захватывал Северо-Атлантический “мост”.

Растительный и животный мир

Если общий облик и видовой состав палеоэоценовой флоры Европы и Азии указывает на ее субтропический или почти тропический характер на большей их территории, то в условиях еще более теплого и влажного климата эоцена растительность была еще более пышной и имела на громадной территории тропический характер. А.Н.Криштофович (1930) выделял 2 ботанико-географические области: Полтавскую и Тургайскую и соответственно им полтавскую и тургайскую флору. В Полтавской области была теплолюбивая, местами более или менее ксерофильная флора; в Тургайской – умеренная, листопадная, сравнительно влаголюбивая. По А.Н.Криштофовичу, тургайской флорой была занята северная часть Азии (большая часть Сибири, север Казахстана, Манчжурия, Корея, Сахалин, северная часть Японии). Здесь преобладали широколиственные деревья и кустарники с опадающей листвой. Зональным типом растительности Сибири были хвойно-широколиственные леса с исключительным разнообразием широколиственных пород. Особенно широко были развиты хвойно-буковые леса. Таксодиевые леса были по заболоченным низменным равнинам, по широким долинам рек.

Область, занятую бореальной флорой, А.Л.Тахтаджян называет Сибирской фитохорией. Изменения в бореальной флоре после палеоэоцена были более глубокие, чем в субтропической и тропической флорах южных широт. На смену палеоэоценовым растениям неизвестного систематического родства приходят роды, близкие к современным; эти роды и ныне составляют умеренную и умеренно-теплую флору северного полушария. Эта флора по составу была сходна с флорой палеоэоцена на возвышенных (гористых) участках суши в более южных широтах, в зоне перехода к субтропическим флорам. В ответ на значительное потепление, этот тип хвойно-широколиственной лесной растительности распространился на север, до океана, заняв различные экологические ниши.

Большая часть Европы, Кавказ и частично Средняя Азия и Казахстан были заняты полтавской флорой индомалайского типа – с преобладанием вечнозеленых деревьев и кустарников.

Субтропическая эоценовая флора, занимавшая территорию к югу от Сибирской фитохории, развивалась автохтонно на основе флоры Древнесредиземноморской фитохории. Ее систематический состав изменился не столь существенно, как в Сибирской фитохории, но заметно увеличилась ее территория (до 55-го градуса северной широты). Отдельные субтропические элементы проникли до 66-го градуса. В состав эоценовой Древнесредиземноморской фитохории входили многочисленные вечнозеленые растения (леса), в горах – листопадные хвойно-широколиственные леса.

С постепенной аридизацией климата в эоцене увеличились площади, занятые флорой ксерофитного облика. В основном она занимала всхолмленные водораздельные равнины и пенеппенизированные низкогорья и территориально охватывала Южный Урал, центральную и южную части Казахского нагорья, предгорья Средней Азии, Алтая, Тянь-Шаня, равнины и предгорья Передней и Центральной Азии. Растительные формации, развитые на этих территориях, по своему типу относились, вероятно, к субтропическим ксерофитным. Пенеппенизированные низкогорья покрывали леса с господством вечнозеленых дубов и каштанодубов. Безусловно, были

развиты кустарниковые формации и, возможно, редколесья. Далее на юг растительность приобретала постепенно все более ксерофитный облик. На юге произрастала растительность, характеризующаяся резко выраженным ксероморфным обликом древесных и кустарниковых пород. В Центральной Азии была ксероморфная узколистная флора. Аридизация повлекла за собой возникновение открытых территорий с разреженной древесной растительностью и кустарниками.

В достаточно равномерном климате эоцена, судя по данным палеоботаники, существовали природные условия, в которых умеренно аридные и гумидные элементы, взаимопроникая, существовали на обширных территориях в виде так называемых жестколистных разреженных лесов – предшественников растительности современного Средиземноморья.

Меридиональные различия флор в южных широтах сказывались значительно сильнее, чем в северных. Эоценовые флоры восточной окраины Азии и Средней Азии отличались не только на видовом, но и на родовом уровне. В позднем эоцене в связи с продолжавшимся общим потеплением климата расширялась территория, занятая ксерофитной флорой, и максимально продвинулись к северу термофильные компоненты.

По В.С.Корниловой (1966), ниже- и среднеэоценовые флоры Казахстана и Средней Азии характеризуются довольно ксерофильным обликом, особенно на востоке. Характерными элементами являются вечнозеленые дубы и каштанодубы. В позднем эоцене в связи с общей аридизацией климата на территории Казахстана для растительности были характерны вечнозеленые растения с узкими листьями. Флористические комплексы слагались в основном видами современных родов, распространенных ныне в субтропических областях земного шара. На Казахском нагорье в позднем эоцене были формации, близкие современному пустынным. В.С.Корнилова (1966) выделила особую Казахстанскую палеофлористическую провинцию Полтавской области, которая на юге граничит с Туркменской провинцией, выделенной Е.П.Коровиным (1935), а на севере – с умеренной мезофильной Тургайской областью. Западная граница проходит по современному междуречью Урала и Волги, а восточная – за пределами Казахстана. На востоке существовала еще особая Палео-Зайсанская подпровинция, носившая архаичный характер.

В Туркмении и Таджикистане (Туркменская провинция) была субтропическая флора с ксероморфным обликом, близкая современной средиземноморской. Вероятно, эта флора была характерна для южного побережья Тетиса, а казахстанские флоры – для северного побережья.

Развитие фауны на различных континентах в эоцене шло изолированно, если не считать небольших связей Европы и Америки по Северо-Атлантическому “мосту”, Европы и Азии по Тургайскому “мосту” и Азии и Америки по Берингийскому “мосту”. Фауна в целом носила смешанный характер и наряду с формами архаичными имела ряд новых. Среди млекопитающих наметилась смена листоядных форм травоядными. Появились новые роды непарнокопытных, тапириобразных, парнокопытных, носорогов, хищников, грызунов, приматов, птиц, змей, ящериц и др. Архаичные формы насекомоядных и копытных к середине эоцена достигли своего расцвета, а к концу периода большинство их вымерли.

На территории Казахстана найдено несколько захоронений эоценовых позвоночных животных, преимущественно в Зайсанской впадине и на р. Шинжалы. Недавно был открыт эоценовый костеносный слой в горах Актау (в 200 км северо-восточнее Алматы), где обнаружены впервые в Казахстане полный скелет бронтоотерия и отдельные кости болотного носорога и тапира. Все это свидетельствует о том, что к середине эоцена различные млекопитающие (бронтоотерий, древние мелкие носорогообразные и тапириобразные, пантодонты, болотные носороги, некоторые парнокопытные, насекомоядные, хищные и грызуны) получили здесь широкое распространение. В основном это были обитатели тропических лесов. Многие из них были близки к североамериканским представителям эоценовой фауны.

Олигоцен

Геоморфология

В этот период все материки были уже обособлены, хотя некоторые из них соединялись друг с другом более или менее длительно существующими “мостами”. В конце среднего олигоцена исчез Тургайский пролив и образовался “мост”, разделивший Чеганское и Западносибирское моря, после чего началась общая регрессия Чеганского моря и Тетиса в целом. На западе Европы, видимо, какой-то период еще существовала временная связь с Северной Америкой по островам разрушившегося материка Эрия. Некоторые авторы не исключают в олигоцене контакт между

Африкой и Южной Америкой. Была, вероятно, связь между Австралией и Южной Азией. Европа в раннеолигоценовое время представляла собой значительно приподнятую сушу на севере и востоке. От Африки она была отделена проливами Тетиса, проходившими по долине Гвадалквивира и через Марокко. Южная часть Средиземного моря была опущена по разломам вдоль северного побережья Африки. В конце раннего олигоцена опустилась под воду Берингийская суша.

К среднему олигоцену наступает время “великой” изоляции материков. Эта изоляция частично начала разрушаться только во второй половине олигоцена, но большинство континентов оставались изолированными вплоть до середины среднего неогена.

В среднем олигоцене на территории Передней Азии создались условия для возникновения сухопутных связей Европейского и Азиатского континентов вдоль южной окраины этих материков.

В олигоцене произошло мощное горообразование. Поднялись Пиренеи, Карпаты, Балханы, наметились восходящие движения в Центральной Азии, в Казахстане, на Урале, на Кавказе, в Гималаях, на Тибете, в горах Юго-Восточной и Восточной Азии.

Присредиземноморская Европа в раннем олигоцене все еще представляла собой архипелаг островов. Сушей оставались Британские острова, Северная Европа, Пиренеи, центральная часть Франции, Бельгия, древние горные массивы Центральной Европы, Карпаты, юго-западная и южная части Европейской России, Балканы. Корсика и Сардиния были соединены с сушей юга Франции. Север Западной Европы и значительная часть Франции были заняты морем. Бореальная раннеолигоценовая трансгрессия захватила Среднюю, Южную и Восточную Европу. Тектонические движения сильно меняли соотношение суши и моря. Создавались новые заливы и проливы. В среднем олигоцене море оставило южную часть Европейской России и сохранилось в виде узкого рукава в Крыму и на Северном Кавказе. Кавказ по-прежнему представлял собой архипелаг островов. Уральский хребет был невысоким и сглаженным.

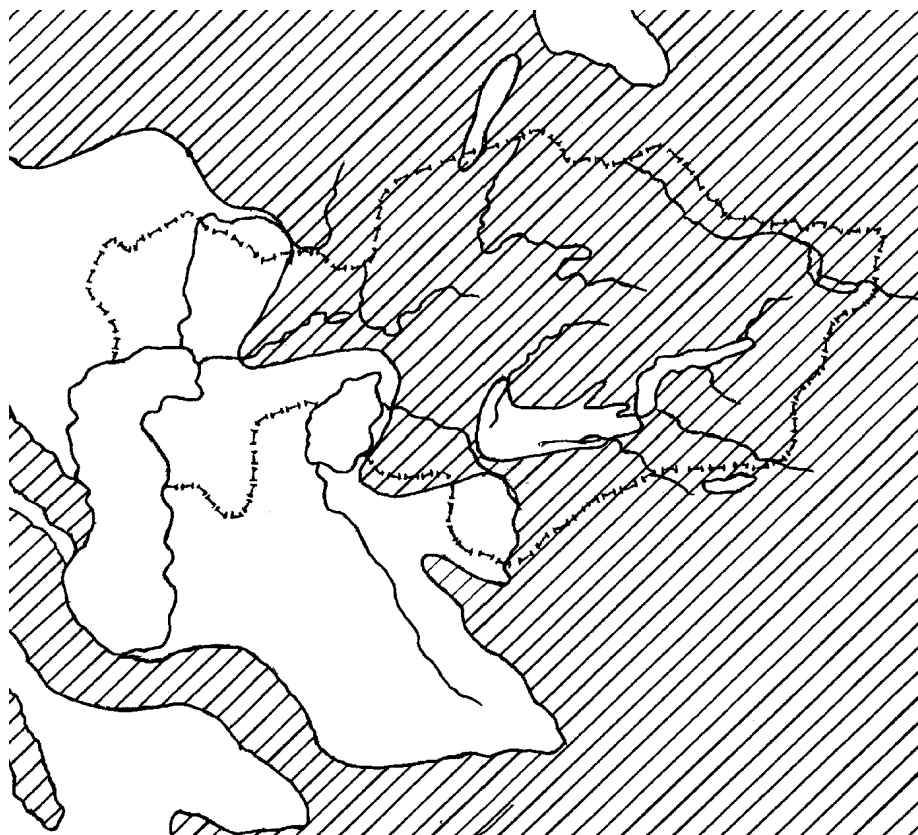


Рис. 7. Положение суши и моря на территории Казахстана и сопредельных стран в олигоцене (по К.К.Флерову и др., 1974)

На юге Азии поднятие Гималаев привело к обмелению Тетиса, осушению вала Раджпутана и окончательному присоединению территории Индостанской суши к Азиатскому матерiku. На

юго-востоке Азии на материке Сунда море затопило большие площади. Здесь протянулся пояс вулканических островов. В бассейне Тетиса увеличилась площадь островов и архипелагов на месте Копетдага, Эльбурса, Понта, Загроса и др.

Поднятие суши в олигоцене способствовало временному восстановлению связей Южной Европы с Африкой по Пиренейскому “мосту” через Гибралтарскую сушу. (В остальное время она была отделена от Европы проливами на месте нынешнего Марокко и Бетической депрессии).

Низменная территория Средней Азии и Казахстана на протяжении большей части олигоцена была занята морем (рис. 7). Море в раннем олигоцене было и в некоторых областях, занятых ныне горами Памиро-Алая. Все межгорные котловины (Ферганская, Таджикская, Кашгарская, Чуйская, Зеравшанская и др.) представляли собой заливы моря. Западный Куньлунь находился под водой. Сушей оставались древние кряжи Тянь-Шаня (с хребтом Каратау и Чу-Илийскими горами), сопочная страна Казахского нагорья, Туркестанский и Гиссарский хребты, отдельные возвышенные места внутри Кызылкумов, Мангышлакские горы, небольшие острова в Туркмении. В середине олигоцена началась регрессия Тетиса. Чеганский бассейн отступил далеко на запад, его береговая линия проходила в районе северо-западного Устюрта и полуострова Мангышлак. Обнажилась обширная суша – аллювиальная низменная равнина. Новые тектонические движения привели к поднятию Урала, Мугуджар и Казахского нагорья над низменной Арало-Тургайской аллювиальной равниной и усилению расчлененности и эрозионной деятельности.

Климат

В.М.Синицын (1962) выделил для олигоцена 3 климатических пояса: 1) бореальный, охватывающий всю северную часть Азиатского континента до линии, проходящей от Южного Урала до северного побережья Балхаша, далее на хребет Хангай – район Пекина; 2) аридный, включавший Анатолию, Иран, Среднюю Азию, южную часть Казахстана, Центральную Азию, Северный Тибет, Китай (этот пояс делился на более влажную северную и более сухую южную полосы, граница между которыми проходила приблизительно от Центрального Казахстана к Южной Джунгарии, Гобийскому Алтаю, северным предгорьям Наньлина, Куньлуна; 3) тропический, в который входили полуострова Индостан и Индокитай.

Изменение очертаний Тетиса и сокращение его площади сказались на все увеличивающемся иссушении как воздушных масс, так и почвенного покрова, на понижении уровня грунтовых вод и уменьшении стока поверхностных вод. Изменились обводненность территории, размеры и форма речных и озерных бассейнов.

На Азиатском материке в олигоцене стало с севера распространяться похолодание. Возрастала контрастность летних и зимних температур, резче проявлялась сезонность. На юге сокращалось количество осадков и усиливалась муссонная деятельность, и только Южная Азия неизменно оставалась в условиях влажного тропического климата. Невысокие Гималаи в раннем олигоцене еще не препятствовали индийскому муссону оказывать влияние на климат Южного Тибета. Восточные окраины Азиатского материка находились в области муссонного климата с умеренно жарким и влажным климатом – субтропическим и умеренно субтропическим на севере и тропическим на юге. Центральная Азия оставалась в условиях сухого континентального климата.

Дальнейшая эволюция климата, связанная с начавшимся похолоданием, привела в олигоцене к усилению зональных контрастов, сужению и отодвиганию на юг переходной субаридной зоны, несмотря на продолжающуюся аридизацию центра континента. На севере Азии появляется и быстро распределяется теплоумеренная зона, в аридной области возникают очаги пустынь. Климат в целом становится более дифференцированным и континентальным (Синицын, 1965).

Изменение очертаний и уменьшение площади морей, окружавших Азию с юга, поднятие горных систем широтного простиранья, нарушившее существовавшую ранее циркуляцию воздушных масс и ограничившее южное тропическое влияние в более северных широтах, привели к изменению климатических условий. Происходила значительная аридизация Центральной Азии, Средней Азии и Казахстана.

В Европе гумидная зона спустилась к югу, до средней Европы и юга Европейской России. Похолодание совпало с усилением орогенеза, что привело к перестройке атмосферных процессов, очертаний морских бассейнов и морских течений. Разломы и погружение отдельных частей материка Эрия способствовали тому, что с конца эоцена и в течение всего олигоцена смещение Гольфстрима приводило к постепенному похолоданию климата в северных широтах. С конца среднего палеогена климат в Центральной Европе становился более умеренным и влажным из-за северных течений.

В северном Казахстане в раннем олигоцене климат в целом был умеренно теплым, близкий к субтропическому. Осадки выпадали равномерно в течение года – примерно 1000 мм, но в Бетпакдале, например, уже были засушливые сезоны. На юге Казахстана был жаркий засушливый климат. Среднее годовое количество осадков было менее 500 мм, а средняя годовая температура колебалась в пределах 15-18 градусов. В течение года чередовались длительные сухой и влажный периоды.

В среднем олигоцене климат в Казахстане продолжал оставаться еще довольно жарким, с недостаточным количеством атмосферных осадков в вегетативный период, в южной части, хотя близость Чеганского бассейна смягчала климат и способствовала сохранению на континенте определенной влажности воздуха.

В позднем олигоцене в связи с тектоническими поднятиями, сужением Тетиса климат в Казахстане стал более засушливым и континентальным, хотя были короткие периоды некоторого восстановления морских условий в Приаралье.

Что касается Средней Азии, то климат здесь на протяжении всего олигодена был засушливым и жарким, с повышением континентальности к концу периода. В аридную область входило также Иранское нагорье.

Растительный и животный мир

Азиатский континент в целом распадался на 2 флористические области (или фитохории), как и раньше. Сибирская олигоденовая фитохория характеризовалась “тургайским” типом растительности, Древнесредиземноморская – “полтавским” типом. В олигоцене произошло дальнейшее увеличение пограничной переходной зоны между этими флористическими областями, ускорился процесс широтной, меридиональной и высотной дифференциации растительного покрова.

Во второй половине олигодена появилась возможность для обмена фауной и флорой между Европой и Азией по Тургайскому “мосту” (хотя, конечно, нельзя говорить о полном объединении биот Азии и Европы). Возможно, была также связь между Северной Африкой и Европой через Малую Азию. Там же по островам осуществлялась 2-я миграционная связь между Азией и Европой.

Одной из важнейших особенностей олигодена является формирование обширных травянистых пространств на основе новых групп травянистых покрытосеменных, прежде всего злаков. В Центральной Азии степи и пустыни сформировались еще раньше. По всей умеренной и субтропической частям Азии и Восточной Европы простиралась область с разреженной лесостепной растительностью на плакорах и галерейными субтропическими лесами по речным долинам. В Средней Азии растительность имела засушливый облик. Остепнение и даже опустынивание отдельных районов происходило и в Казахстане. Этот процесс имел место в олигоцене также и в Монголии и Северном Китае.

В раннем олигоцене на территории Казахстана преобладали полтавские субтропические элементы, в позднем – мезофильные широколиственные и хвойные древесные породы тургайской флоры. Смена, по мнению В.С.Корниловой (1966), происходила автохтонно, путем расширения границ флоры и растительности Тургайской ботанико-географической области, перестройки существующих фитоценозов, вымирания некоторых родов, видов и формирования новых таксонов. Зональным типом растительности в Казахстане были хвойно-широколиственные и широколиственные леса, состоящие из дубов, каштанов, буков, берез, лип, кленов, хвойных с обилием лиан. В позднем олигоцене происходило угасание мезофильной лесной тургайской флоры.

Олигоденовое похолодание имело черты крупного экологического кризиса. По мнению М.И.Будыко (1982), произошло уменьшение “экологической емкости” биосферы для млекопитающих, т.е. числа экологических ниш, которые могли использовать различные группы этих животных.

В первой половине олигодена на территории Казахстана была широко распространена так называемая “индрикотериевая” фауна. В состав ее входили гигантский носорог индрикотерий (в последнее время многие палеонтологи относят его к роду *Paraceratherium*), болотные (кадуркодон) и небольшие степные носорогообразные (аллацеропины, ардыния), тапирообразные (колодон),

халикотерииды (схизотерий), свинообразные (антракотерий, эктолодон, хемимерикс), жвачные (продремотерий, лофиомерикс, трагулиды), также насекомоядные, зайцеобразные и грызуны. Большинство этих животных обнаружены в Зайсанской впадине и на Тургайской равнине.

В основном эти животные обитали в лесостепях саванного типа и на заболоченных, прибрежных участках.

Из позднеолигоценых отложений Центрального и Юго-Восточного Казахстана известны поздние виды гигантских носорогов и мелкие евразийские носорогообразные (протацератерий).

Изменения в мире насекомых в олигоцене были связаны главным образом со становлением травяных сообществ и новых степных и лесостепных экосистем. В.В.Жерихин (1980) для олигодена отмечает появление копрофагов (высшие мухи, жуки-навозники), некрофагов (мухи, жуки), хищных и паразитических копро- и некробионтов (перепончатокрылые, стафилины, карапузики), прогрессивное развитие специализированных опылителей, обеспечившее существование разнотравных ассоциаций с высокой степенью их мозаичности (пчелы, бабочки, сирфиды и другие двукрылые), увеличение числа одиночных пчел, формирование антофилии у высших мух. В травяных сообществах произошла бурная эволюция фитофагов и сопряженная эволюция их хищников и паразитов. Об энтомофауне олигодена содержатся свидетельства в балтийском янтаре (хотя отдельные авторы относят время образования этого янтара к эоцену). Описано более 5000 видов насекомых из янтара. Подавляющее большинство относятся к ныне живущим семействам, а некоторые – даже к современным родам.

НЕОГЕН

Миоцен

Геоморфология

В неогене все континенты приобрели очертания, близкие к современным. На Евразийском континенте усилился орогенез: горы достигали высот 2500-3500 м. Горообразование особенно интенсивно шло в области альпийского пояса (Альпы, Карпаты, горы Малой Азии, Крыма, Кавказа, Закавказья, Ирана, Копетдаг, Гималаи, хребты Бирмы и островов Малайского архипелага) и по периферии Тихого океана. Значительное поднятие испытали хребты Тянь-Шаня, Памира, Куньлуня, Алтая, Саян, хребет Танну-Ола, Верхоянский хребет, горы Прибайкалья, Китая, Америки, юга Африки и Восточной Австралии. Площадь морских бассейнов сильно сократилась. Образовавшаяся в восточной части Древнего Средиземноморья (вследствие регрессии Тетиса) суша соединилась с Индией. Установилась непосредственная связь между Евразией и Африканским материком через Аравию и Малую Азию. Сильно сокращенный Тетис располагался на территории современных Черного, Каспийского и Аральского морей. Значительно увеличился в размерах Кавказский остров (Яфетида).

Северная Америка соединялась с Азией Берингийской сушей. В миоцене прекратилась связь Австралии с Антарктидой.

На территории Казахстана и Средней Азии произошли крупные изменения, связанные с осушением большой территории и новым поднятием горных систем. Море в миоцене располагалось в Прикаспийской низменности и включало Аральское море. Суша представляла собой равнины и низкогорья, на востоке и юго-востоке – среднегорья. Мангышлак, Большой Балхан, Кубадаг, Западный Копетдаг и Туаркыр представляли собой острова Сарматского моря.

Альпийский орогенез коснулся горных систем Джунгарского Алатау, Тянь-Шаня и Алтая. Регрессия моря в Средней Азии привела к осушению Ферганского, Ташкентского и других заливов. Поднятие гор привело к зарождению крупных рек (Палео-Амударья, Палео-Сарысу и др.). Возможно, в конце миоцена в Средней Азии началось лессообразование – геохимический элювиальный процесс, протекающий в умеренно-сухих условиях климата.

В конце миоцена произошла трансгрессия моря, которая привела к некоторому затоплению суши.

Климат

В связи с отступанием Тетиса, осушением Западносибирского моря и поднятием ряда горных систем, особенно Гималаев, Тибета, Тяньшаня и других, произошло значительное увеличение континентальности климата, особенно в центральных частях Евразии. Горы начали играть роль барьеров воздушных масс, приносящих влагу от океанов. В Центральной Азии количество осадков снизилось до 200-300 мм в год, а к концу периода даже менее 200 мм. Продолжалось общее

похолодание, начавшееся в олигоцене. Однако вследствие того, что полярный бассейн был замкнутый или почти замкнутый, он оказывал небольшое охлаждающее влияние. Во всяком случае, в конце миоцена степная засушливая зона располагалась значительно севернее, чем сейчас, а в Сибири был тепло-умеренный климат. Миоцен – это период почти повсеместного увеличения сухости климата. В Средней Азии и Южном Казахстане сформировались пустыни и полупустыни. Очаги пустынь появились на территории Аравии, Ирана и Кашгарии. Центральная Азия превратилась в замкнутую область пустынных ландшафтов. Здесь появились первые очаги песчаных пустынь.

Растительный и животный мир

В миоцене, особенно во второй половине, произошло вытеснение полтавской флоры с большей части территории Европы тургайской флорой. В самом конце миоцена, по-видимому, снижение температурного режима в районах прежнего развития полтавской флоры, включительно до Грузии, привело почти к полному исчезновению вечнозеленых пород, и видовой состав лесов, а вместе с тем и аспект лесных ландшафтов становился все более умеренным и бедным. В Средиземноморье и Средней Азии продолжался процесс ксерофилизации растительности.

Установление связи Евразии с Африканским материком способствовало контакту изолированно развивавшихся ранее фаун и флор. Миоцен – это время, когда гондванская фауна смогла проникнуть на территорию Средней Азии. Условия для миграций здесь были благоприятными для ксерофильных элементов.

Преобразование флоры Сибирской фитоценозы в миоцене в связи с похолоданием шло по пути выпадения наиболее термофильных компонентов из состава тургайской флоры. Растительность слагалась из дубов, буков, кленов, тополей, берез, магнолий, голосеменных, ореха, фикусов, гинкго и других растений. Из нее позже дифференцировались субтропические, листопадные и хвойнолесные флоры Голарктики.

Травяные сообщества, начавшие формироваться в олигоцене на основе новых групп травянистых покрытосеменных (прежде всего злаков), стали занимать огромные пространства.

На территории Центральной Азии, Средней Азии и Казахстана широко господствовали фитоценозы типа прерий. В Тургае и Приаралье ландшафты равнин стали лугово-степными с отдельными лесами; на Казахском нагорье уже господствовали степи и лесостепи. В Центральной Азии саванны сменились степями и полупустынями, появились очаги песчаных пустынь.

В миоцене господствующие позиции в растительном мире захватили покрытосеменные растения. Ландшафтные зоны приобрели облик, близкий к современному. Между лесной и аридной областями получил развитие новый тип растительности – степной. В степи располагался крупный центр видообразования. Здесь формировались ксерофилы, расселявшиеся в сопредельные ландшафты. Степь уже в неогене заняла практически современную территорию.

В миоцене начался процесс дифференциации пустынь на свои варианты (с комплексами специализированных животных) и радиации ксерофильных групп животных.

Убежищем для ряда мезофильных (тургайских) видов в связи с аридизацией климата стал Тянь-Шань, где происходили процессы горообразования и в долинах создавались подходящие условия для влаголюбивой растительности.

На территории Евразии, помимо широтной, проявлялась меридиональная зональность в распределении флоры и растительности. В Казахстане в миоцене в более континентальных условиях (по сравнению с Европой) была распространена флора восточно-средиземноморского типа, заслуживающая выделения в самостоятельную провинцию - Палеотуркестанскую (Корнилова, 1966). Своим происхождением древнесредиземноморская флора обязана как полтавской, так и тургайской флоре, объединяя модернизированные дериваты той и другой. В миоцене в нее проникли также некоторые южноазиатские и африканские ксерофильные элементы. Типично тургайские элементы в миоцене вошли в состав азонных группировок, позднее составивших основу лиственных лесов Тянь-Шаня, Памира, Тарбагатай (Корнилова, 1966).

В миоцене, когда климат стал охлаждаться, на Евразийском континенте из богатой тропической фауны остались только животные, приспособившиеся к холодному климату, остальные вымерли.

Саванно-степные пространства были населены в миоцене характерной фауной. Основу ее составляли лошади, носороги, олени, жирафы, антилопы, быки, верблюды, хоботные, гиены, кошки, страусы. В северных лесах тургайского типа был представлен мастодонтовый комплекс.

Некоторые местонахождения Центрального Казахстана и Северного Приаралья (в частности, Акеспе и Асказансор), отличающиеся своеобразной фауной от типичных олигоценовой и миоценовой, остаются предметом спора среди геологов-стратиграфов и палеонтологов при определении границы палеогена и неогена. В составе фауны местонахождения Акеспе известны самые поздние представители гигантских носорогов (парацератерий Прохорова), появляются новые, миоценовые формы носорогообразных (ацератерий и аprotодон), жвачных (амфитрагулус), грызунов (протолоктага, аргиромис, араломис). Вместе с ними имеются и олигоценые формы жвачных (лофиомерикс, миомерикс, продремотериум). Фауна Асказансора отличается обилием костей халикотериев (филлотилон), здесь отсутствуют гигантские носороги, но имеются приграничные формы носорогообразных, известные в отложениях верхнего олигоцена и нижнего миоцена (протацератерий, дицератерий, аprotодон). Кроме них, обнаружены единичные остатки свинообразных (брахиодус, ценохиус), хищные (амфицион). Сходная фауна без халикотериев найдена на р. Аязоз (Аязуз).

Типично миоценовая фауна делится на 3 фаунистических комплекса: гомфотериевый (нижнемиоценовый), анхитериевый (среднемиоценовый) и мастодонтовый (верхнемиоценовый). Первый обнаружен в местонахождениях Кушук на р. Джиланчик (Центральный Казахстан) и в горах Актау (Юго-Восточный Казахстан). В его состав входят носороги (брахипотерий, ацератерий), мастодонт (гомфотерий), жвачные (лагомерикс, стефаноцемас). Второй, названный по среднемиоценовым анхитериям - древним представителям лошадиных, на территории Казахстана очень слабо изучен. Третий носит промежуточный характер, поскольку в его составе представители анхитериевой фауны начинают сменяться представителями гиппарионовой фауны, которая бурно развивается в плиоцене. Вероятно, эта смена была связана с иссушением климата и значительным распространением степных участков. Этот комплекс известен в основном из северных и юго-восточных районов Казахстана. Он включает мастодонтов (мастодон, зиголофодон), носорогов (хилотерий, дицероринус), жвачных (лагомерикс, дикроцерус) и многочисленные формы зайцеобразных и грызунов.

В травяных сообществах продолжалась начавшаяся в олигоцене бурная эволюция фитофагов-беспозвоночных с сопряженной эволюцией хищников и паразитов. В миоцене произошел расцвет саранчовых и их врагов (Жерихин, 1980).

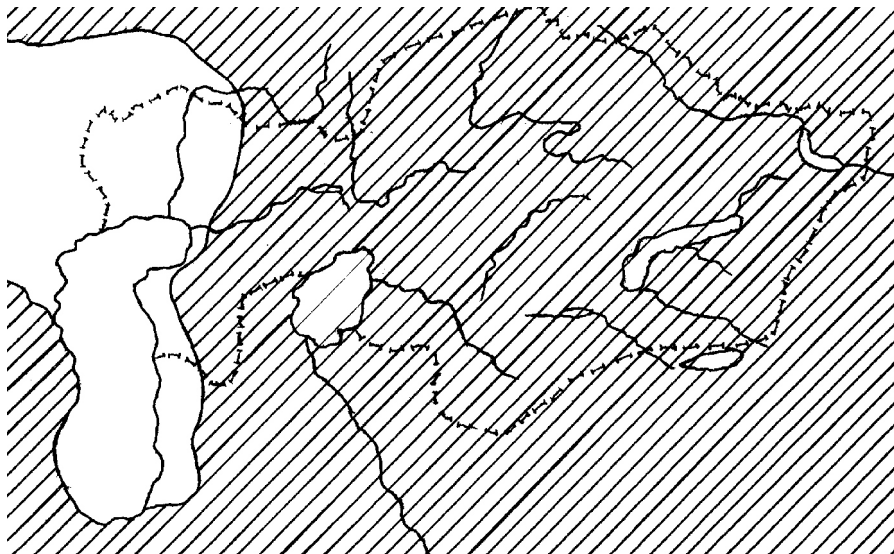


Рис. 8. Положение суши и моря на территории Казахстана и сопредельных стран в позднем плиоцене (по К.К.Флерову и др., 1974)

Плиоцен

Геоморфология

В плиоцене, в особенности в верхнем его отделе, очертания и поверхности материков оказались уже в формах, почти идентичных с современными. Одним из наиболее крупных

геологических событий было установление связи в среднем плиоцене между Южной и Северной Америкой. В то же время Северная Америка потеряла атлантическую связь с Европой. Произошел отрыв Японских островов от материка. В плиоцене порвалась связь Британских островов сначала с Пиренейским полуостровом, потом с Ирландией, затем со Скандинавией и, наконец, с материком. Поскольку Тирренский бассейн Средиземного моря соединялся с Атлантикой не через Гибралтарский пролив, а проливом в районе нынешней долины Гвадалквивира, Пиренейский полуостров был африканским, а не европейским полуостровом. В позднем плиоцене произошла большая трансгрессия Понтического бассейна, связанного с Каспием. От Эгейской суши остались только отдельные острова, от Понтической суши – горный Крым и Месхийский массив в Закавказье. Образовалась впадина Красного моря.

На территории Казахстана и Средней Азии ранне- и среднеплиоценовое время характеризовалось максимальным развитием суши (уровень Каспия был на 200 м ниже современного), но в позднем плиоцене дважды происходило уменьшение поверхности суши – в результате Акчагыльской трансгрессии, когда море распространилось далеко на север и немного на восток от современного Каспия, и Апшеронской трансгрессии, тоже залившей большую площадь севернее и восточнее Каспия (рис. 8).

Горы в плиоцене испытывали интенсивное поднятие. В конце периода появилось первое оледенение на их вершинах (Тянь-Шань и др.). Скорость орогенетических процессов к концу плиоцена достигла наибольшей скорости. На границе неогена и плейстоцена оформились высочайшие горные сооружения Азии, замкнувшие ее центральную часть и отделившие последнюю системой хребтов от Турана, Восточной Сибири, тропической и загималайской ее частей.

Климат

Климат в целом на Евразийском континенте испытывал похолодание. Физико-географическая дифференциация его внутриматериковых пространств начинает приближаться к тем градиентам, которые наблюдаются в настоящее время, а именно: внутриконтинентальные районы Евразии оказываются лежащими в сфере пустынно-степного аридного климата. Поздненеогеновое похолодание привело к оформлению северной подзоны пустынь (северо-турано-гобийской). Современные большие различия в климатической ритмике пустынь Гоби, Северного и Южного Турана обозначились скорее всего в течение плиоцена. Похолодание на континенте сопровождалось сдвиганием на юг ландшафтно-географических зон, сформировавшихся в первой половине неогена, хотя по сравнению с современным их положением они были сдвинуты несколько к северу, особенно в Европе. Однако после нарушения целостности циркумбореальной суши вследствие тектонических причин замкнутые на севере полярные воды (Арктический бассейн) нашли выход на юг в виде меридиональных течений между Европой и Америкой, что вызвало резкое похолодание климата.

В общем, климат на Земле был уже довольно похож на современный, хотя и был несколько теплее. Влажные области повсюду отличались богатством осадков, а аридные – сухостью, причем пояс сухости должен был быть несколько расширен по направлению к полюсам. На Евразийском континенте территория пустынь в плиоцене расширилась в Аравии, Средней и Центральной Азии; в Иране, наоборот, восстановилась полупустыня. Аравия почти целиком и южная половина Ирана лежали в субтропической температурной полосе, Северный Иран, весь Туран и Центральная Азия – в полусубтропической полосе; на полупустыни с севера надвигалась теплоумеренная полоса, которая в конце плиоцена уже охватывала большие территории полупустынь Южного Казахстана и полупустыни и часть пустынь Центральной Азии. В Казахстане плиоцен, в целом, был эпохой сухого субтропического климата, господствовавшего примерно в пределах тех же территорий, что и климат пустынь в современную эпоху, но в позднем плиоцене субтропическая зона сдвинулась далеко на юг. Климат стал более сухим и прохладным. В акчагыльское время в наиболее высоких районах Памира и Тянь-Шаня произошло первое оледенение. В апшероне произошли новая трансгрессия Каспия и новое оледенение в горах. После этого субтропические условия на равнинах навсегда исчезли и начался новый этап умеренного климата.

Растительный и животный мир

Постепенное похолодание и увеличение сухости климата на Евразийском континенте привели к формированию ландшафтов, близких к современным. Флоры и фауны содержали уже

все роды, существующие ныне и отчасти даже современные виды. На территории Евразии видовой состав животных и растений был богаче почти во всех местах, чем теперь, хотя многие теплолюбивые субтропические и тропические формы вымерли или заняли более узкие ареалы, а на их место пришли новые формы, более стойкие в борьбе с похолоданием и континентальностью климата. На севере материка сформировались бореальные хвойные леса, состоящие из лиственницы, ели и пихты с примесью лиственных пород – ивы, орешника, березы и ольхи.

Берингия в конце неогена была занята растительностью бореального (таежного) типа, вследствие чего она выполняла роль фильтра, являясь миграционным путем для видов лесной зоны и преградой для видов из других зон. Во всяком случае, близость бореальной растительности Восточной Сибири и северо-американской тайги подтверждают это предположение. Берингийский аридный обмен, если и имел место, то носил холодный степной характер, не подходящий для более или менее теплолюбивых форм.

Тургайский комплекс флоры в наибольшей полноте сохранился на востоке Азии. Процесс медленного отеснения к югу полтавской флоры происходил до конца плиоцена, когда он был резко оборван явлениями оледенения. В южной Европе из остатков полтавской флоры с ксерофитизированными представителями тургайской образовалась новая форма – средиземноморская, но в горах растительность слагалась в основном из дериватов тургайской флоры. Степная фауна и флора в плиоцене развивалась, в общих чертах, там же, где сформировалась предшествовавшая ей миоценовая. Она имеет некоторые черты циркумбореальности.

Громадное пространство от Северной Африки, Малой Азии и Аравии к востоку от северо-западной Индии, а к северу до южнорусских, центрально-азиатских, каспийских, казахстанских и центрально-азиатских степей представляло страну с господством открытого и частью пустынного ландшафта, имевшую богатую, но весьма однообразную фауну на всем протяжении. Кстати сказать, горы были тогда ниже и почти не препятствовали расселению пустынных и степных растений и животных.

Что касается растительности и животного мира Казахстана и Средней Азии, то в плиоцене (по крайней мере, в верхнем) они были сходными с современными как в отношении зонального распределения, так и родового (отчасти видового) состава.

На начало плиоцена приходится пик развития гиппарионовой фауны, но в конце периода происходит вымирание ее типичных элементов. Этой фауне соответствовало множество форм трехпалых лошадей – гиппарионов, носорогообразные (хилотерий, дицероринус, синотерий), жвачные (олени, газели, жирафы), хищные (гиены, саблезубые тигры), также из мелких млекопитающих зайцы, пищухи, тушканчики и др. Самое крупное местонахождение этой фауны в Казахстане – “Гусиный перелет” у г. Павлодара.

Животный мир в конце плиоцена приобрел современный характер. Вместо гиппариона появляются “настоящие” лошади. Последние представители мастодонтов (ананкус) доживают свой век, появляются слоны (архидискодон) и поздние формы носорогов (дицерорины). В Казахстане животные позднеплиоценовой фауны включаются в Илийский, Чарынский и другие фаунистические комплексы, известные в основном по местонахождениям в юго-восточных районах республики. В состав этих комплексов, кроме хоботных и носорогов, входят лошадь Стенона, газели, олени, быки, верблюды, из зайцеобразных и грызунов - охотоны, мимомис, виллания, аллофайомис и др., из птиц – страусы и др.

В плиоцене уже сложились все основные разности современных пустынь – песчаные, каменистые, солончаковые с населяющими их комплексами специализированных растений и животных. В плиоцене произошло резкое разделение растительности на горную и равнинную (в связи с интенсивным орогенезом). В это время Средняя Азия становится очень сильным центром формирования фауны, что, очевидно, связано с горообразовательными процессами в ее южной и восточной частях и образованием пустынь.

ЧЕТВЕРТИЧНЫЙ ПЕРИОД, ИЛИ АНТРОПОГЕН

Плейстоцен

Геоморфология

Общие очертания материков в плейстоцене оставались в целом такими же, как в плиоцене, хотя детали береговой линии морей и океанов менялись в зависимости от значительных колебаний

уровня мирового океана. В начале плейстоцена суша была сильно развита. Британские острова были соединены с Европой и Гренландией, Италия (Мальта и Сицилия) – с Африкой, Новосибирские, Японские и Большие Зондские острова - с Азией. Существовала широкая Берингийская суша между Северной Америкой и Азией. Крым, вероятно, представлял собой полуостров, соединенный с Балканским полуостровом, впоследствии он отделился от него и превратился в остров, а еще позднее соединился с черноморскими степями.

В конце плиоцена Кипр составлял часть Эгейской суши, простиравшейся между современной Грецией и Малой Азией; распад Эгейской суши на ряд островов произошел в плейстоцене. Британские острова отделились от Европейского континента уже в голоцене.

Рельеф Евразии в целом продолжал повышаться под влиянием тектонических движений и увеличивалась контрастность высот (даже внутри одного горного района). Средняя высота суши увеличилась от 300 до 800 м по отношению к современному уровню океана, а уровень океана понизился (соответственно этапам этого понижения в Средиземноморье различают на суше сицилийскую, милаццкую, тирренскую и монастырскую террасы). В конце периода большие пространства Северной Европы и Сибири были затоплены водой. Расширилось Северное море, образовалось Балтийское море. Возник Берингийский пролив, отделился ряд островов в Северном Ледовитом океане. Значительные колебания площади и уровня испытывает в плейстоцене Каспийский водоем. Соответственно в ранне-, средне- и позднечетвертичном времени происходили Бакинская, Хазарская и Хвалынская трансгрессии. Интенсивный орогенез привел к концу плейстоцена образованию горных систем, имеющих современный вид. В Центральная Азии произошло объединение отдельных поднятий в огромные вспучивания. Плато Гоби поднялось до 1000-1500 м, Тибетское плато – до 4-5 тыс. м, Цайдам – до 3000 м.

В Казахстане и Средней Азии также продолжалось оформление всех современных горных систем. Казахское нагорье испытало неравномерное, в целом небольшое поднятие, в то время как Тянь-Шань, Памир и другие горы на востоке Средней Азии и Казахстана поднялись на 0,8-1 км, что повлекло за собой их сильное эрозионное расчленение и образование предгорного аллювиального шлейфа по периферии.

Равнины стали приобретать облик, близкий к современному. Высота Устюрта, Заунгузских Каракумов, Красноводского плато возросла до 150-200 м. Транзитные реки Прасырдарья и Праамударья поддерживали существование Аральского моря. Реки доставляли на равнины огромное количество продуктов эрозионных процессов. Аллювиальные осадки вследствие частичного переувлажнения образовали песчаные пустыни Каракумы, Кызылкумы и др. Выдуваемый из аллювия пылеватый материал относился антициклональными потоками на южную и юго-восточную периферию пустынь и отлагался по подножьям гор, формируя покров лессовидных суглинков.

Климат

Климат и вся природа в четвертичный период были разнообразны, и разнообразие природы с течением времени усиливалось. В целом в высоких и средних широтах Земли произошло похолодание, связанное с уменьшением солнечной активности и уменьшением угла наклона между осью Земли и вертикалью к земной орбите.

Для четвертичного периода, по М.Шварцбаху (1955), характерны 2 факта: 1) временами климат был значительно холоднее, чем теперь, и значительные пространства земной поверхности были покрыты материковым льдом; 2) климат неоднократно изменялся между такими “ледниковыми” и более теплыми “межледниковыми” эпохами. В “ледниковом периоде” 3-4 раза имело место распространяющееся на весь земной шар понижение температуры приблизительно на 10 и более градусов, что особенно заметно по понижению снеговой линии на 1000 м и более.

Прежде всего Северная Америка и Северная Европа, а также и другие части земного шара покрывались огромными щитами материкового льда. В течение “межледниковых эпох” климат был похож на современный или немного теплее. В послеледниковое время, 5000-6000 лет тому назад, имел место тепловой оптимум, а затем наступило новое небольшое понижение температуры (Шварцбах, 1955).

Для Европы зарегистрировано 4 ледниковых периода: гюнцское, миндельское, рисское и вюрмское (по некоторым источникам, - 5).

Гюнцское оледенение не отличалось ни продолжительностью (45 тысяч лет), ни значительностью ледникового покрова. Климат этого времени был умеренный, но несколько более теплый, чем современный. Центр оледенения находился на Скандинавском полуострове.

Последовавший за гюнцским оледенением межледниковый период продолжался 67 тысяч лет и характеризовался почти таким же климатом, как в конце плиоцена.

Миндельское оледенение, продолжавшееся 49 тысяч лет, занимало обширную площадь в Западной Европе и сравнительно меньшую в Восточной. При таянии миндельского ледника Черное море (Древне-Евксинский бассейн), не имевшее еще связи со Средиземным, широко наполнялось тальми водами и соединялось с Каспийским через Маньчский пролив; со своей стороны Каспийское море Узбойским проливом соединялось с огромным Сарыкамышским бассейном, в состав которого входил и Арал.

Миндель-рисское межледниковье отличалось огромной продолжительностью – значительно большей, чем все остальные фазы ледникового периода, взятые вместе (191 тыс. лет). Континентальные “мосты” через Средиземное море временами восстанавливались. На суше климат миндель-рисса был также умеренным, но несколько более теплым, чем современный. Однако климат рассматриваемой фазы едва ли мог быть одним и тем же, а показывал чередование более сухих и более влажных эпох. Каспий на поступление талых ледниковых вод ответил увеличением размеров и дал начало бакинской трансгрессии.

Рисское оледенение (56 тысяч лет) было очень значительным, особенно в Восточной Европе. Климат на окраине ледника носил вначале арктический характер. Велико было оледенение Западной Сибири. В конце его в связи с таянием масс континентального льда началась огромная хазарская трансгрессия Каспийского моря, достигшего на север Волгограда и опять соединившегося с Черным морем через Маньч.

В Европе оледенение доходило до среднего течения Днепра и Дона. В Западной Сибири ледники покрывали бассейны Таза и Оби к югу от устья Иртыша. В средней Сибири оледенение имело место на Алтае, Саяне, Танну-Ола, затем на Витиме, между Леной и Вилюем и между Леной и Алданом, далее к северо-востоку внутри великой дуги Верхоянского хребта; южнее оледенение было в горах Хингана, в Тянь-Шане, Памире, Куньлуне, в Гималаях и в Тибете. К югу от западносибирского ледника находилось громадное озеро или цепь озер, имеющих сток, возможно, через Тургайский пролив в Арало-Каспийскую впадину.

В рисс-вюрмское межледниковье (64 тыс. лет) климат был несколько теплее современного, но показывал такие же смены влажных и сухих, теплых и прохладных фаз, как это с несомненностью установлено для послеледниковья.

Вюрмский ледник, державшийся 100 тыс. лет, уступая в Европе ледниковым покровам прежних оледенений, по-видимому, покрывал обширную территорию в Западной Сибири. В это время континентальные связи поперек Средиземного моря сомнительны. В самом конце оледенения от Европы отделились Британские острова, вероятно, в это же время нарушились связи Азии с Америкой через Берингову сушу.

Количество оледенений в Сибири, в горах Казахстана, Центральной и Средней Азии точно не установлено (их принимают от 2 до 4) и одновременность их с европейскими подлежит сомнению. Северо-восточная Сибирь не была охвачена сплошным оледенением.

В период максимального оледенения 23% площади Евразии было покрыто льдом (36% территории бывшего СССР). В восточном направлении уменьшались площадь и мощность древнего оледенения, умножалось число центров оледенения, перемещались к северу границы оледенения и увеличивалась на севере материка полоса, не покрывавшаяся льдом; уменьшалось и горное оледенение.

Эпохи оледенений и межледниковые фазы отличались большей сухостью климата, чем плиоценовые. Так называемые плювиальные эпохи в основном отличались не столько сильным увлажнением климата, сколько увеличением водности рек в этапы усиленного таяния ледников.

В Казахстане и Средней Азии на протяжении четвертичного периода также происходили колебания климата, выражавшиеся то в наступании ледниковых периодов в горах, то в смягчении и частичном увлажнении климата. На равнинах, расположенных вдали от районов покровных оледенений Европы и Сибири, колебания климата этих оледенений и межледниковий сказывались в значительно более ослабленном виде и основное распределение природных зон сохранялось близким к современному. Количество оледенений в горах в плейстоцене точно не установлено (разные авторы считают, что их было два-четыре), причем узлы высочайших гор (Хан-Тенгри, Памир) испытали оледенение еще в плиоцене. Понижение снеговой границы по сравнению с современной составляло 600-800 м, а внутри гор – 400-500 м. Ледники спускались до высоты 2100-2500 м. Поднятие высоких хребтов прекратило доступ теплым и влажным ветрам с юга, до сих пор смягчавшим климат.

В климатическом режиме Туранской равнины, носившем засушливый характер, в плиоцене существенных изменений не произошло. Небольшие климатические колебания в сторону некоторого увлажнения климата имели место, но не выходили из рамок аридного климата. Они, вероятно, были связаны с явлениями широкого обводнения Туранской равнины сбросом талых ледниковых вод с горных массивов, следствием чего являлось возникновение озер, но серьезного изменения климата они вызвать не могли. На равнинах Казахстана увлажнение климата и похолодание в периоды горных оледенений сказались отчетливее. Они привели здесь, в частности, к вымиранию граба и липы, хотя дуб еще сохранился, возможно, по долинам рек. Ряд авторов отмечают дифференциацию ландшафтов не только на географические зоны, но и на климатические секторы.

Растительный и животный мир

Общее похолодание климата в плейстоцене привело к исчезновению многих третичных видов животных и растений или отступление границ их ареалов в направлении с северо-востока на юго-запад, а чередование сухих и влажных, холодных и теплых периодов способствовало проникновению бореальных элементов в южные районы и наоборот. Поскольку средиземноморские условия постепенно отеснялись на запад древнего Средиземноморья, а более засушливые, а затем и более холодные формировались на востоке и севере, то и наблюдается смещение на запад, сохранение на крайнем западе мало продвинутых представителей, сосредоточение продвинутых на востоке и на севере в условиях, сформировавшихся позже.

Помимо вымирания целого ряда видов, ледниковый период повлек за собой также разрыв ареалов некогда широко распространенных видов. В результате всех этих изменений как разрушительного, так и созидательного порядка, и сформировалась фауна северных частей Палеарктики, в частности фауна тундры, тайги, степи, в то время как юг Палеарктической области сохранил еще многие черты плейстоценовой, даже миоценовой фауны.

Отступление теплолюбивых форм при наступлении ледников привело не только к их полному вымиранию, но и сохранению в отдельных рефугиумах и формированию разрывов в ареалах (например, европейско-дальневосточный разрыв). Так, отдельные участки лесной третичной растительности сохранились, например, в Колхиде и Талыше. Более древняя флора Русской равнины сохранилась лишь на возвышенных местах, не подвергшихся оледенению (Подольская возвышенность, Донецкий кряж, Приволжская возвышенность и др.). Эти рефугиумы после отступления ледников стали источниками для заселения освободившихся территорий.

Параллельно с оттеснением теплолюбивых форм шло развитие холодолюбивых элементов (особенно на северо-востоке Палеарктики), которые по мере распространения ледников расселялись далеко на юг, где соединялись со спускавшимися горными холодолюбивыми видами. После отступления ледников они продвигались вслед за ними на север и поднимались в горы, в результате чего образовались альпийско-арктические разрывы в ареалах многих холодолюбивых видов.

Ледниковые эпохи способствовали также проникновению лесов в степи и соединению с лесами южных гор (например, северобореальная флора проникла на Кавказ), а также проникновению степных видов в пустыни и южные горы. В межледниковые эпохи происходили аналогичные процессы, но в обратном направлении.

Места вторичных встреч изолированно возникших форм указывают на важнейшие пути и направления перемещений (миграционные пути) различных фаунистических элементов, происходивших в связи с событиями плейстоцена. Это Южное Приуралье, Кавказ, Туркестан, южная часть степей Казахстана, Тарбагатай, Зайсан, Средняя Сибирь, область Берингова моря и юго-восточная Сибирь.

В сухие и теплые межледниковые эпохи некоторые виды проникли из Северной Африки в Сицилию, из Средней Азии – на Кавказ и в Европу, из Балкан – в степную зону, из Восточной Сибири – на запад. Миграции в области Беринговой суши имели в плейстоцене в основном тундровый характер и не носили широкого характера.

Растительный и животный мир пустынь Палеарктики претерпел, по-видимому, наименьшие изменения в плейстоцене по сравнению с биотой других ландшафтных зон, хотя дальнейшая аридизация и континентализация климата в пустынях Центральной Азии привела к значительному обеднению их биоты.

На территории Казахстана в продолжение всего плейстоцена флора, как и основные типы растительности (леса, лесостепи, степи и пустыни), особенно резких изменений не претерпели. Шло только постепенное расширение безлесных пространств и сокращение лесных массивов, обеднение состава древесных пород, особенно на равнинах республики.

В начале плейстоцена были широко развиты лесостепи и степи; были и участки пустынь. Леса, состоящие в основном из дуба, сосны и березы, занимали небольшие площади, главным образом на севере Казахстана (Корнилова, 1966). В раннем плейстоцене обитали животные Кошкурганского фаунистического комплекса, в состав которого входили лошадь мосбахская, носороги Мерка и эласмотерий, слон архидискодон, верблюд-паракамельюс, бизон, олени и др.

В среднем плейстоцене особое развитие получили лесостепи, которые выделились в особый зональный тип растительности. Животный мир характеризовался хазарским фаунистическим комплексом (трогонтериев слон, бизон древний длинноногий, верблюд, олень большерогий, мамонт, слон).

В верхнем плейстоцене в результате интенсивного тектогенеза растительность в горах, особенно в высокогорьях оказалась в новой обстановке. Разнообразие условий в горах вызвало интенсивный формообразовательный процесс. Похолодание на равнинах вызвало вымирание граба и липы (дуб сохранился только по долинам рек). В это время сложился так называемый мамонтовый комплекс (мамонт, шерстистый носорог, тур, мелкий бизон, верблюд, сайга, архар, муфлон, северный олень, марал, кабан, кулан, пещерный медведь, бурый медведь, пещерная гиена, тигролев, волк, лисица, корсак, суслики, сурок).

В Средней Азии в плейстоцене также происходило периодическое смещение ландшафтных зон и горных поясов. В пустынях в больших родах животных и растений шла интенсивная адаптивная радиация, приведшая к возникновению современных видов с их ареалами. Тогда же в пустыни проникли широко распространенные виды тропического происхождения, а среднеазиатские распространились до песков юга европейской части России и юга Сибири.

Ледниковые фазы в горах и плювиальные на равнинах способствовали миграции бореальных видов на юг, а горных – в более низкие пояса; ксеротермические фазы действовали в обратном направлении. Ледниковым временем, несомненно, датируется проникновение в Тянь-Шань многих бореальных, в частности таежных форм, которые потом смогли образовать самостоятельные виды. Тогда же среднеазиатские отдельные горные формы сумели достигнуть Алтая. К этому времени, очевидно, относится проникновение в горные степи Средней Азии многих видов, общих с зональными степями Причерноморья и Казахстана. Плювиальное время могло способствовать также обмену многими видами между фаунами Копет-Дага, с одной стороны, и Западного Тянь-Шаня и Гиссаро-Дарваза, с другой (Крыжановский, 1965, Правдин, Мищенко, 1980).

Голоцен

Геоморфология

В послеледниковый период продолжались процессы, характерные для плейстоцена: опускание суши в одних местах и поднятие в других. В этот период произошло отделение Британских островов от материка (материковое соединение прервалось примерно 7 тыс. лет назад) и отделение Сахалина от материка. Разорвались связи между Северной Америкой и Азией в области Берингова пролива, продолжился рост многих горных систем.

Климат

Для послеледникового периода установлено также чередование влажных и сухих, холодных и теплых климатических фаз. В Европе и на большей части Азии вслед за холодным арктическим климатом пришел менее холодный - субарктический, затем установился субатлантический. Следующая климатическая фаза носит название климатического максимума (теплый влажный климат). Он сменился сухим и жарким климатом (ксеротермическая фаза). По окончании этой климатической фазы, совпадающей с началом человеческой истории, климат стал более влажным и прохладным.

Животный и растительный мир

Существенное значение в формировании фауны и флоры Евразии после отступления ледников имела ксеротермическая фаза, вызвавшая сильное развитие пустынных, полупустынных и степных фаун. В ксеротермическое время происходила миграция многих типично пустынных форм, с одной стороны, на север, а, с другой, - высоко в горы. Степная и полупустынная зоны также сдвинулись на север, на запад и на восток.

Последующее развитие более влажного и прохладного климата вызвало отступление аридных фаун, а в ряде случаев разрыв ареалов пустынных и степных видов и появление отдельных изолированных участков обитания этих видов. Например, так называемые “доисторические степи”

в зоне современной тайги, по всей вероятности, являются реликтами ксеротермической фазы. Оторванные фрагменты ареалов многих пустынных видов имеются на севере Прикаспия, в Восточном Предкавказье и т.д.

Голоценовые изменения климата в Средней Азии и Казахстане также проявились в расширении и перемещении аридных зон на север в ксеротермический период и последующем их сужении и смещении на юг в более влажный и прохладный период. В последние тысячелетия голоцена проявилось влияние человека на природу, особенно в предгорной полосе. Без человека, без искусственного орошения вся эта полоса представляла бы собой лессовую пустыню или полупустыню, человек же превратил ее в широкую, чуть ли не сплошную ленту оазисов. Формирование фауны оазисов и человеческих поселений происходило из разных источников, но основное влияние оказала фауна околородных стадий (тугаев, лугов), низкогорий и пустынных и степных предгорьев.

На территории северного Казахстана в голоцене, особенно в ксеротермический период, наибольшее развитие получили степи. Южнее продолжала развиваться пустынная растительность. Щебнистые и глинистые территории были местами господства ксерофильных кустарничковых и полукустарничковых солянок и полыней. На обширных песчаных пространствах распространилась растительность с преобладанием псаммофильных кустарников и древовидных солянковых – саксаулов, а отчасти представителей дерновидных злаков. Солянковая растительность заняла также засоленные глинистые долины рек, в поймах которых развивались тугайные заросли.

В области гор получила яркое выражение высотная поясность. Ряд мезофилов, приспособленных к использованию краткого периода весеннего увлажнения, продвинулся из гор на предгорья и подгорные равнины. Из этих растений сформировалась весенне-эфемерная растительность пустынь, совершающая годичный цикл развития в течение недолгой весны – за 1,5-2 месяца. При этом часть весенних эфемеров вошла в состав растительности суглинистой лессовой пустыни, часть – в состав растительности песчаной.

В горах сформировалась растительность, в которой сочетаются элементы центральноазиатской, а на западе и переднеазиатской флоры с флорой западных лиственных лесов и таежной флорой Сибири (последние проникли сюда во время ледниковой эпохи). Комплекс альпийских луговых видов произошел путем миграций с севера или с гор Внутренней Азии. В пределах кустарничково-степного пояса и по каньонам рек уцелели остатки третичных тургайских лесов.

В животном мире в плейстоцене произошли большие изменения, связанные с резкими колебаниями климата. К началу голоцена вымерли мамонт, шерстистый носорог, гигантский олень, винтороговая антилопа и др. Для голоцена характерны почти все современные виды. Совсем недавно исчезли в дикой природе тарпан, лошадь Пржевальского, кулан, дикий двугорбый верблюд, северный олень, дзерен, тур и як.

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФАУНОГЕНЕЗА

Факторы формирования фауны региона

Основа фауны Казахстана и Средней Азии, как и всей Палеарктики в целом была заложена в конце мезозоя - начале кайнозоя и затем постепенно менялась под влиянием различных фауногенетических факторов. Для понимания современной структуры фауны региона наибольший интерес представляют изменения в природной обстановке, происходившие здесь в третичный и четвертичный периоды.

Основными направлениями изменения природных условий за кайнозой были похолодание, приходившее с севера (при относительно мало менявшемся положении полюса), и континентализация и иссушение внутренних частей материка Евразии в связи с ростом его размеров и другими причинами. Эти основные направления изменений абиотических условий и должны быть наиболее важными факторами изменения, эволюции биоты. Они определяют и основные направления миграций – с севера на юг и от центра на запад и восток, - и территории наибольших преобразований биоты – северные и внутренние части материка, применительно к пустыням – северные части пустынь, где происходило похолодание.

Увеличение континентальности Азиатского материка, по мнению Е.М.Лавренко (1938), создавало известную направленность селекции (ортоселекцию) в видообразовательном процессе (образование ксерофитных циклов форм).

Огромную роль в формировании фауны и флоры и их миграциях сыграло также поднятие ряда горных систем. А в четвертичном периоде особое значение имело влияние ледниковых периодов. Помимо орогенетических и климатических изменений в формировании биоты Евразии сыграли большую роль изменения в распределении поверхности между сушей и морем, в частности, направленное (хотя в определенной степени и флюктуирующее) сокращение вод Тетиса.

Как пишет М.А.Мензбир (1934), три процесса – миграция, вымирание и эволюция – должны объяснить нам, как развивалась и как складывалась фауна любой страны.

Территория Казахстана и Средней Азии в конце мезозоя входила в состав Восточноазиатского материка (Ангариды) и, следовательно, наиболее древними элементами современной фауны следует считать ангарские реликты. Ангариды, по всей вероятности, имела связь с другими материками, благодаря чему осуществлялся обмен элементами фауны.

В мелу в связи с перестройкой большинства фитоценозов произошли большие эволюционные изменения в мире животных. Многие древние группы вымерли, на смену им пришли новые. Обилие незанятых экологических ниш способствовало очень быстрой эволюции животных.

Увеличению числа экологических ниш способствовали такие процессы, как горообразование, усиление климатической дифференцировки территории и, как уже было сказано, освобождение из-под вод океана новых поверхностей суши. По-видимому, именно в мелу сформировалось большинство родов современной фауны и произошло их расселение по земному шару.

По В.В.Жерихину (1980), эволюция животных в кайнозое шла в направлении интенсивной дивергенции, прогрессирующей узкой специализации и соответствующего увеличения разнообразия.

Большую роль в формировании фауны Евразии сыграли миграционные процессы, связанные с установлением или разрывом связей с другими континентами. Азия соединялась с Северной Америкой на протяжении мела и кайнозоя многократно, длительно и широко в области Берингии. На западе осуществлялись периодически достаточно обширные контакты между Европой и Северной Америкой по Североатлантическому шельфу – Гренландии, Исландии и Англии. Поэтому Европа, которая в палеоцене, эоцене и начале олигоцена была оторвана от Азии, но имела длительный контакт с Северной Америкой, приобрела значительное число американских элементов в течение палеоцена и, может быть, в начале эоцена. По некоторым данным, в раннем палеоцене, раннем и позднем эоцене существовали кратковременные связи между Азией и Европой по периодически возникавшему Тургайскому “мосту”, однако они, видимо, были ограничены и не давали возможности для широкого обмена фауны. Регулярный обмен начался с середины олигоцена, когда окончательно исчез Тургайский пролив, причем влияние Азии на Европу было сильнее, чем наоборот. Несомненно, в мелу и в кайнозое были связи Европы и Азии с южными континентами, которые представляли собой части распавшегося суперконтинента Гондваны. К сожалению, конкретные места этих связей в меловом периоде и раннем кайнозое точно не известны. По одним представлениям, Азия имела связь с Австралией через материк Сунда, по другим, юго-западная Азия была связана с Африкой. Возможно, связь осуществлялась и более сложным путем: через Северную Америку, которая имела связь с Южной Америкой и Северной Африкой. Поскольку основным среди долготных миграционных процессов было движение с севера на юг, можно предположить, что влияние Азии на другие континенты Гондваны было больше, чем наоборот.

Постоянная связь между Евразией и Африкой установилась в миоцене. Крупным источником гондванских элементов в Евразии, вероятно, была Индия, которая претерпела поистине фантастические перемещения из южного полушария в северное и в конце концов в олигоцене соединилась с Юго-Восточной Азией. Наиболее слабыми на протяжении мела и кайнозоя были связи между Евразией и Южной Америкой, которая уже в верхнем мелу отделилась от Антарктиды и Австралии, а в палеоцене – и от Африки. Эти связи осуществлялись лишь косвенно, по-видимому, через Северную Америку (она в палеоцене, возможно, и в олигоцене, имела ограниченные связи с Южной Америкой, и в конце плиоцена или в начале плейстоцена соединилась с ней Панамским перешейком), а также через Африку, которая имела с Южной Америкой постоянную материковую связь в мелу и палеоцене, в олигоцене, возможно, поддерживаемую по системе атлантических архипелагов. Связи Евразии с Австралией тоже были очень слабые и, в основном, относятся к меловому или раннепалеогеновому времени, когда

существовал материк Сунда или сохранялись его осколки в виде архипелагов островов. Связи Евразии и Нового Света через Тихий океан (гипотетическую Пацифиду или систему островов) большинством специалистов отвергаются.

Из геологической истории Азиатского континента известно, что в конце мезозоя и в начале кайнозоя территория Средней Азии и Казахстана на большей части была залита морем, лишь на востоке находились древние возвышения Тянь-Шаня и Казахского нагорья да на юге возвышались отдельные острова. Периодически море отступало, обнажая большие пространства суши, затем вновь наступало, вдаваясь заливами в возвышенные территории.

Формирование фауны и флоры различных регионов Евразии происходило далеко не одинаково. Еще А.Н.Краснов (1888), анализируя происхождение флор различных областей Палеарктики, различал 3 типа флор: реликтовый, миграционный и трансформационный. Реликтовый тип характерен для тех областей, которые за длительный период времени, начиная от конца мела или начала кайнозоя, претерпели лишь незначительные изменения природных условий (например, Канарские острова, Япония). Миграционный тип свойствен областям, подвергшимся быстрому мощному воздействию деструктивных факторов, например, морской трансгрессии или оледенению, после которых освободившиеся от покровных ледников или моря территории заселились мигрантами. Наконец, трансформационный тип характерен для областей, где происходило направленное, достаточно сильное, но не имеющее характера катастрофы, изменение природных условий, что привело к автохтонному преобразованию биоты. К таким областям, например, можно отнести Среднюю Азию.

По мнению В.Г.Гептнера (1939), фауна Евразии в основном сложилась в конце третичного и в четвертичное время. Фауна Палеарктики может быть определена как древняя тропическая фауна Евразии, измененная длительным воздействием плиоценовой засухи и четвертичного оледенения, а потому сильно обедненная и выработавшая ряд своеобразных сухолюбивых и холодолюбивых типов.

Наиболее важным и основным источником фауны Евразии, по-видимому, является древняя фауна Азиатского материка – Ангариды. По А.Н.Криштофовичу (1958), основными исходными флористическими материалами для современной флоры Палеарктики были после вымирания мезозойской флоры цагайская (центральноазиатская) флора с ее наследием – тургайской на востоке и северо-востоке, и верхнемеловая платановая на западе и юго-западе с ее преемницей – полтавской флорой, проникшей на восток до Монголии и Китая. В результате ухудшения климата во 2-й половине третичного периода тургайская умеренная флора постепенно проникла на запад и вытеснила полтавскую флору. Вместе с флорой мигрировала и сопутствующая ей фауна. Таким путем теплолюбивые формы животных, сформировавшиеся на Ангарском материке, проникли в Европу и Среднюю Азию до Гиссарского хребта.

Дальнейшее ухудшение условий в сторону сухости привело к формированию ряда основных элементов современной биоты Средиземноморья в широком смысле слова, включая сюда Среднюю Азию, а также умеренные зоны Европы и Азии. Резкое ухудшение климата в плейстоцене в сторону похолодания уничтожило очень многое из плиоценовой фауны, особенно на севере и в середине Евразии, но в Манчжурии и Уссурийском крае, в Восточном Китае, а также на Пиренейском и Апеннинском полуостровах, отчасти на Балканах, в Закавказье и в горах Средней Азии нашли приют некоторые уцелевшие плиоценовые реликты.

В целом, биоты разных регионов Палеарктики в зависимости от того, насколько сильно сказались на них изменения природной обстановки, особенно климата, могут иметь различный возраст. Они тем моложе, чем севернее находятся. По Е.М.Лавренко (1951), японо-китайская субтропическая область вечнозеленых лесов имеет палеогеновый (олигоценый) возраст, макаронезийская (Канарская) подобласть вечнозеленых лесов Канарско-Средиземноморской субтропической области – позднепалеогеновый возраст, более ксерофильная Средиземноморская подобласть – плиоценовый или позднемиоценовый возраст; Дальневосточная широколиственно-лесная область – палеогеновый возраст; Европейская широколиственно-лесная область – позднемиоценовый или раннеплиоценовый; Евразийская хвойно-лесная область – позднеплиоценовый или плейстоценовый; Северотихоокеанская луговая область – позднеплиоценовый или плейстоценовый; Североатлантическая луговая область – плейстоценовый; Азиатская пустынная область – миоценовый; Степная область – четвертичный. Молодые фауны, сформировавшиеся в областях, недавно освободившихся от четвертичного оледенения, практически не содержат сколько-нибудь значительного количества эндемиков или они достигают лишь подвидового ранга. В то же время фауны, не испытывавшие или почти не

испытывавшие на себе влияние оледенения, содержат в большинстве случаев эндемиков не только видового, но и родового ранга, что свидетельствует о большой длительности в местах их сосредоточения автохтонных процессов формообразования.

Северная часть Евразии в плейстоцене после отступления ледников (видимо, неоднократно) заселялась выходцами из областей, которые лежали вне перигляциальной области и которые поэтому являлись центрами развития всей современной биоты Евразии.

По аналогии с закономерностями, установленными ботаниками (Лавренко, 1938) для процессов становления современной растительности Палеарктики, можно центры развития животного населения тоже разделить на 3 основные экологические группы: гумидную, аридную и аркто-альпийскую. Первая из них характеризуется развитием мезофильных и гигрофильных экотипов в условиях лесных, отчасти болотных и луговых биотопов. Вторая характеризуется развитием ксерофильных экотипов в связи с длительным воздействием сухого климата. Развитие аркто-альпийской группы связано со специфическими условиями высокогорий и арктической обстановки.

Гумидная группа, к которой относятся средневропейский, карпатско-северобалканский, колхидский реликтовый, гирканский, манчжурский и североазиатские бореальные центры, дала материал для лесных, луговых, болотных и отчасти тундровых биоценозов.

Аридная группа, состоящая из восточномедиземноморского (балкано-малоазиатского), переднеазиатского (Армяно-Ирано-Афганского), арало-каспийского (туранского), центральноазиатского (джунгарско-алтайско-монгольского) и понтического (степного) центров, была источником пустынных, полупустынных и степных биоценозов.

Аркто-альпийская группа, содержащая европейско-альпийский, кавказско-альпийский, гималайско-альпийский, алтайско-саянско-альпийский, восточносибирско-альпийский и арктический центры, предоставила материал для альпийских, гольцовых, тундровых и отчасти степных биоценозов.

Рассмотрим более детально закономерности формирования фауны Казахстана и Средней Азии. В целом эта фауна очень пестрая, она состоит из разнообразнейших по экологическим и зоогеографическим свойствам элементов. Разнообразию состава фауны и резкости признаков составляющих ее форм соответствует значительное развитие факторов изоляции и разнообразие экологических условий.

Характеризуя фауну насекомых Средней Азии, С.И.Медведев (1966) пишет, что она, с одной стороны, очень самобытна, поскольку здесь был мощный и относительно древний очаг формообразования, с другой же стороны, она гетерогенна, как и фауны других внетропических территорий северного полушария. Основу среднеазиатской фауны, по утверждению С.И.Медведева, составляет древнесредиземноморская фауна, характеризующаяся общностью родового и отчасти видового состава Среднеазиатской и Средиземноморской подобластей Палеарктики, фауны которых долго развивались самостоятельно, но периодически обменивались своими элементами. Этот же вывод вполне можно отнести и к территории Казахстана, которая на большей части лежит в области Древнего Средиземья (Средиземноморья), хотя, чем дальше к северу, тем фауна становится моложе и ее тип меняется с остаточного или трансформационного на миграционный.

В Средней Азии четвертичный период имел менее катастрофические последствия, чем в Казахстане, хотя энергичная орогенетическая деятельность в области альпийской складчатости и резкие изменения климата, повлекшие за собой смещение ландшафтных зон, по мнению О.Л.Крыжановского (1965), вызвали крупные перестройки в фауне вследствие интенсивной адаптивной радиации в политипических родах (что привело к возникновению большинства современных видов), существенных изменений в ареалах старых видов и составе биоценологических комплексов.

Наиболее важным фауногенетическим фактором на территории Средней Азии и Казахстана была, по-видимому, постепенная аридизация климата, начавшаяся в конце мелового периода, которая привела сначала к образованию огромных пространств саванн, затем степей и наконец полупустынь и пустынь. Преемственное существование аридных условий, начиная с конца мела или с начала палеогена, в течение всего кайнозоя способствовало автохтонным процессам фауногенеза. Альпийский орогенез - другой важный фауногенетический фактор - вызвал интенсивную выработку новых типов фауны и появление массы эндемичных видов и богатых видами родов (Крыжановский, 1965).

В результате орогенетических процессов древняя тропическая фауна (индо-малайского типа)

была постепенно поднята на громадные высоты, при этом часть фауны, по-видимому, мигрировала в равнины, другая часть вымерла, а третья послужила источником формирования многочисленных форм орогенетиков (Семенов-Тянь-Шанский, 1937).

Развитие и формирование фауны Казахстана и Средней Азии происходило на почве двух типов: северного, главным образом, мезофильного и южного, преимущественно ксерофильного, но также гигрофильного.

Первоначальной колыбелью северного типа, по мнению Ф.Н.Правдина и Л.Л.Мищенко (1980), является древнейшая азиатская суша, названная Э.Зюссом Ангарским материком, где давно усматривался центр зарождения фауны и флоры умеренных широт северного полушария. Что касается южного типа, то он представлял собой сочетание зоогеографических элементов Гондваны.

В составе фауны Средней Азии и Казахстана обычно выделяют следующие типы элементов в соответствии с их происхождением и возрастом: средиземноморский, индийский (или палеотропический), европейско-сибирский, европейский и ангарский. Сюда можно добавить также атлантический, эфиопский и арктический элементы. Наиболее древними элементами считаются ангарские.

Основу ангарского элемента составляют транспалеарктические роды, вместе с бореальными арктическими и голарктическими. Ангарские элементы смогли распространиться по Тибету, Гималаям, по Сибири и Европе до Атлантического океана. Некоторые из них распространились в горах Средней Азии и Казахстана и даже смогли преодолеть Средиземное море в районе Пиренейского полуострова, когда там существовала прямая связь, и расселиться в горах Северо-Западной Африки (Правдин, Мищенко, 1980).

Из древних наиболее ксерофильных ангарских элементов на территории Древнего Средиземноморья возникла новая оригинальная фауна степного типа, которая стала основой для всей фауны области Древнего Средиземноморья. Особенно мощным центром, по утверждению Ф.Н.Правдина и Л.Л.Мищенко (1980), был малоазиатский, или анатолийский центр, который, по-видимому, объединял весь Кавказ, Малую Азию и Северо-Западный Иран.

Переднеазиатские (или малоазиатские) элементы в Средней Азии и Казахстане представлены в основном в пустынных низкогорьях или в кустарниковых предгорьях (Формозов, 1969), а также в различных вариантах пустынь с плотными почвами, преимущественно в каменистых и солончаковых пустынях.

Что касается элементов южного типа, к которым относятся палеотропический (индийский), эфиопский и атлантический, то их участие в фауне Средней Азии и Казахстана незначительное. Причина этого состоит в том, что южная фауна долгое время (во всяком случае до конца палеогена) была отрезана от среднеазиатской суши водами Тетиса и не могла проникнуть на ее территорию. Когда же воды Тетиса отступили, южные элементы смогли проникнуть лишь в очень ограниченной степени, т.к. здесь уже сформировалась богатая и устойчивая фауна древнесредиземноморского типа. Кроме того, серьезной помехой стали горные системы.

Атлантический элемент, возникший еще в период так называемого “периода флоры Древнего разлома Земли”, когда существовала материковая связь между Америкой, Европой и Африкой (верхний мел), в основном, состоит из ксерофильных эремобионтов, тогда как палеотропический элемент состоит из гигрофилов, а эфиопский – из форм, производных тропической саванны и тропического леса (Правдин, Мищенко, 1980).

Палеотропический элемент вместе с эфиопским составляли литоральную фауну южного берега Тетиса. В Средней Азии и Казахстане палеотропические виды распространены по водным артериям и в горах, причем в основном на юге – особенно в Таджикистане.

Под влиянием процессов аридизации, аналогичным тем, которые происходили в Средней Азии, в Центральной Азии в середине мела сложились сухие саванны, трансформировавшиеся постепенно в степи, полупустыни и пустыни. Здесь сформировалась своеобразная ксерофильная фауна, которая оказала некоторое влияние на флору Казахстана и Средней Азии (“монгольские” элементы в степях, глинистых и щебнистых пустынях и др.).

Проникновение бореальных - европейских, евросибирских и арктических – элементов, которые в основном являются производными от древних ангарских элементов, на территорию Казахстана и Средней Азии большинство исследователей датируют плейстоценом, когда происходило значительное перемещение ландшафтных зон. Арктические элементы связаны с высокогорной альпийской областью Алтая и Тарбагатай и, видимо, не смогли проникнуть южнее. Европейские элементы представлены в лесах северной и западной частей Казахстана и отчасти в

его степях, сибирские – в лесах северо-восточного Казахстана и Алтая. Европейские и сибирские элементы в небольшом количестве имеются и в более южных горах.

В формировании фауны Средней Азии и Казахстана, в образовании новых фаунистических комплексов большую роль играли внутренние миграционные и адаптационные процессы. Сопоставление горной и равнинной фаун показывает, что они развивались в тесном контакте между собой, обменивались и оказывали взаимное влияние на особенности формирования. Это подтверждается большим количеством общностей родового и видового состава, а также наличием викарных видов (Митяев, 1974).

Важным путем обмена многих фаунистических элементов между различными фаунистическими комплексами следует считать пойменный. Поймы рек служат местами постоянной аккумуляции основных фаунистических элементов, откуда пополняются прилегающие к ним ландшафты.

Таким образом, по своему происхождению фауна Средней Азии и Казахстана является смешанной: трансформационно-миграционной. Четвертичные преобразования климата и ландшафтов сыграли очень важную роль в изменении фауны и ее обогащении мигрантами разного происхождения, но третичное автохтонное ядро продолжает и сейчас занимать в составе фауны очень заметное место.

Рассмотрим теперь более детально особенности формирования фауны отдельных ландшафтно-географических зон и горных районов Средней Азии и Казахстана.

ФОРМИРОВАНИЕ БИОТЫ ЛАНДШАФТНЫХ ЗОН И ГОРНЫХ ПОЯСОВ

Лесная и лесостепная зоны

Лесная тургайская растительность, покрывавшая в третичном периоде большую часть территории Казахстана, в результате похолоданий и оледенений плейстоцена сильно обеднела, а главное – отступила почти со всей территории, которую она раньше занимала (Быков, 1969). Остатки третичных лесов сохранились в Казахстане в виде сосновых лесов на гранитных массивах Кокшетау, Баян-Аул, Каркаралы, Кызылрай и др., а также в виде березовых колков на севере Казахстана и хвойных и лиственных лесов в горах Средней Азии и Казахстана. Ленточные боры – более позднее явление. Сосна проникла в Казахстан по прибрежным дюнам речных долин в ледниковый период. Интересно, что травяной покров в ленточных борах имеет явный степной характер. Дубовые и вязовые рощи и тополевые леса на западе Казахстана (по Уралу) проникли из Предуралья уже в историческое время (Быков, 1969).

Лесная фауна Казахстана состоит в основном из ангарских, более или менее переработанных видов. Фауна горных лесов Средней Азии и Южного Казахстана имеет более сложный состав и включает как древние, так и новые трансформированные ангарские элементы, палеотропические, переднеазиатские, туранские, средиземноморские, центральноазиатские и другие элементы.

Степная зона

Расцвет степной фауны и флоры, как известно, падает на плиоцен, хотя начало их формирования относится к миоцену и даже более ранним периодам, когда на обширных пространствах Азии сформировались саванноподобные редколесья. За основную предковую фауну современных степей, вероятно, можно принять миоценовую фауну. Растительность степей, по мнению А.Н.Криштофовича (1955), сложилась в процессе переработки тургайской (отчасти и полтавской) флоры путем почти полной элиминации древесных и кустарниковых элементов и буйного родо- и видообразования травянистых форм. Поскольку первичный очаг аридизации расширялся в сторону от Центральной Азии, можно предположить, что так же двигались и первичноаридные группы, остановившиеся в своем развитии на данной ранней стадии (Емельянов, 1972). Таким образом, наиболее древние степные формы имеют центральноазиатское происхождение. Вследствие исчезновения в конце олигоцена Тургайского пролива, т.е. начиная с миоценовой эпохи, формирование степной биоты Европы и Азии было единым при наличии в Азии в то время более древних степных элементов, чем в Европе.

Полупустынная зона

Закономерности формирования биоты этой зоны в большей или меньшей степени повторяют закономерности становления фауны и флоры степей и пустынь, поэтому подробно останавливаться на них не имеет особого смысла.

Пустынная зона

Первичные аридные условия начали складываться в Центральной Азии и по берегам Тетиса уже в конце юры. Начало формирования фауны пустынь, очевидно, относится к концу мела - началу палеогена. На освободившихся от моря территориях складывался пустынный режим, причем уже с самого начала заселения освобождающихся от моря участков суши возникли три варианта пустынь: солончаковая, песчаная и каменная. В каждой из них присутствовали исходные палеогеографические элементы, но в разных сочетаниях.

Как известно, на северо-восточных побережьях Тетиса в палеогене существовала отчасти ксерофилизированная "тургайская" флора (по А.Н.Криштофовичу), а на южных берегах и островах Тетиса обитала ксероморфная "туркменская" флора, которую можно считать ксерофильным вариантом "полтавской флоры". По М.Г.Попову, последняя была связана с Гондваной. После усыхания Тетиса на обширных равнинах и низкогорьях происходили расселение и смешение выходцев из этих двух флор и их дальнейшая ксерофилизация. Пустынная растительность постепенно заменила мезофильную листопадную растительность. Соответствующие изменения произошли и в животном мире.

Биота пустынь Центральной Азии, по всей вероятности, не моложе, чем пустынь Средней Азии, хотя и имеет значительно более бедный состав таксонов. Богатство пустынной биоты Средней Азии по сравнению с Центральной Азией, по А.Ф.Емельянову (1972), объясняется более благоприятными условиями ее существования.

Пустынная древнесредиземноморская фауна является основой современного комплекса животных Средней Азии и Казахстана (Крыжановский, 1965, Митяев, 1969, Лопатин, 1980).

В вопросе о роли центральноазиатского пустынного фаунистического центра в формировании пустынной фауны Средней Азии и Казахстана существуют существенные разногласия, однако благодаря исследованиям ряда отечественных авторов в последнее время убедительно доказано, что как Центральная Азия, так и Туран являются древними мощными очагами формообразовательных процессов, на протяжении долгого времени развивались как единый ирано-турано-гобийский (или турано-гобийский) очаг пустынной биоты, но вследствие очень сильных климатических перестроек в Центральной Азии в плиоцене и плейстоцене ее биота значительно обеднела (Емельянов, 1972).

Важнейшим фактором видообразования в пустынях Средней Азии и Казахстана, по-видимому, была экологическая изоляция отдельных участков вследствие усиливающейся дифференциации природных условий. Некоторые виды могли возникнуть из популяций, которые были изолированы на островах, образовавшихся при трансгрессиях, отрезавших отдельные возвышенные участки суши от остальной части ареала исходного вида. Возможно, обособленность отдельных участков одного типа пустынь в течение достаточно длительного времени вследствие мозаичности распределения природных условий, также способствовала возникновению новых форм и их рядов, однотипных по экологической приуроченности (Крыжановский, 1965).

По В.Г.Гептнеру (1945), пустынно-степная фауна развивалась в виде особых очагов, между которыми могли происходить известные миграции. Он различает североафриканский (сахарский), переднеазиатский, ирано-афганский (гаммадный), туранский, казахстанский и монгольский.

Эндемичное ядро в пустынях Средней Азии и Казахстана, по данным многих авторов, играет первостепенную роль в составе фауны, причем среди эндемиков имеется много родов и более высоких таксонов, что говорит о давнем обособлении и самобытном развитии этого ядра.

Другие зоогеографические компоненты пустынной фауны – средиземноморский, переднеазиатский, степной, индомалайский (палеотропический), европейско-сибирский лесной, центральноазиатский, эфиопский и атлантический имеют подчиненное значение, причем гумидные элементы, давно освоившие аридные биотопы, подверглись очень большой переработке. В формировании пустынной фауны, особенно солонцово-солончаковой, довольно существенная роль принадлежит средиземноморскому элементу, сформировавшемуся в менее засушливых условиях, чем пустынные автохтоны (Митяев, 1974). Среди отдельных элементов пустынной фауны прослеживается связь с южноафриканской и ориентальной фаунами.

Четвертичный период резкими изменениями климата и орогенезом оказал на пустынную биоту большое влияние. По О.Л.Крыжановскому (1965), плейстоценом датируются такие события первостепенной важности, как интенсивная адаптивная радиация в политипических родах, приведшая к возникновению большинства ныне живущих видов, формирование их ареалов и современных биоценологических комплексов. В четвертичном периоде произошла миграция многих

пустынных форм на север. Исключительную роль, по О.Л.Крыжановскому (1965), сыграла ксеротермическая эпоха, когда значительное число пустынных видов продвинулось далеко на север и образовало изолированные колонии в песках юга европейской части России, Казахстана и даже юга Сибири. В ряде случаев они образовали там хорошо отличимые подвиды.

Впрочем, существует также мнение, что события ледникового периода были такими быстрыми, что биота успела среагировать преимущественно за счет выборки более выносливых форм из числа уже существовавших (Емельянов, 1972).

Основное направление формообразовательного процесса в пустынях Средней Азии и Казахстана в настоящее время выражается в распадении вида на подвиды в том случае, когда он распространен как в северных, так и в южных пустынях (Правдин, Мищенко, 1980).

Отдельные формы пустынь в регионе, безусловно, имели свои специфические особенности в формировании биоты, которые зависели как от географического положения, близости к тем или иным очагам пустынной биоты, так и от разных абиотических факторов, как-то: характера грунта, ритма выпадения осадков и более глобальных геологических факторов, как, например, горообразование, морские трансгрессии и т.д.

Как уже было сказано, солончаковая, песчаная и каменистая пустыни возникли в самом начале формирования пустынной биоты, хотя распределение территории между ними было иным, чем сейчас.

До плейстоцена среднеазиатские пустыни носили в основном характер гаммад. Благодаря увеличению русел рек, образованию озер и некоторому увлажнению климата в плейстоцене эти каменистые пустыни были размывы и после эоловой переработки приобрели песчаный характер. Их заселение произошло главным образом обитателями песчаных биотопов морской литорали, получившими предварительную "псаммофилизацию" и ксерофилизацию, и обитателями песков речных надлуговых террас, причем как морская литораль, так и речные долины служили удобными миграционными путями. Сходным образом формировалась биота солончаковых пустынь, причем, возможно, имели определенное значение выходы на поверхность по склонам оврагов засоленных пород (Лавренко, 1962).

Песчаные пустыни получили особое развитие в плиоцене и плейстоцене вследствие усилившегося орогенеза и увеличения влажности климата: с высоко поднявшихся гор реки сносили громадные количества песчаных толщ (Быков, 1969). Фауна песчаных пустынь имеет преимущественные связи с фауной Северной Африки, а фауна глинистых и каменистых пустынь – с фауной Центральной Азии. Степень эндемизма песчаных пустынь Средней Азии среди всех типов пустынь самая высокая, что говорит в пользу большой древности песчаных пустынь этого региона (Виноградов, Тугаринов, Чернов, 1948, Крыжановский, 1965). Возможно, туранский центр псаммофильной биоты сыграл важную роль в развитии фауны всей Сахаро-Гобийской пустынной области.

В неогене, когда осушение Тетиса создало возможности широких миграций пустынных видов, через Иран, Афганистан и Аравию туранские виды смогли проникнуть в Африку и Индию. Возможно, тем же путем Средняя Азия получила мигрантов африканского и индийского происхождения.

Особую экологическую группу в фауне пустынной зоны составляют виды, формирующие биоту тугаев. То же можно сказать о видах лугов речных долин, т.е. интразональных биотопов, имеющих повышенную почвенную влажность. К ним примыкают виды оазисов – антропогенных биотопов. История формирования фауны этих биотопов имеет свои особенности.

Формирование тугайной фауны было связано с речными долинами, где развивались тугайные леса, кустарниковые и тростниковые заросли и луга с разнотравной растительностью. Элементы тугайной фауны могут встречаться в пустынях, где они привязаны к пониженным элементам рельефа или берегам озер, и подниматься в нижние пояса гор. Фауна тугаев сложена в основном мезофильными группами. Поскольку речные долины столь же древни, как и горы, с которых стекают реки, среди тугайной фауны есть все основания ожидать значительного числа эндемичных форм разного таксономического ранга. И действительно, среди тугайных видов много эндемиков. Кроме того, в тугаях немало форм, распространенных в тропических областях или имеющих там родственные связи и, наконец, имеются виды, широко распространенные в Палеарктике, а в околоречных формациях находящие для себя убежище в аридном климате (Крыжановский, 1965). При становлении тугайной фауны важнейшую роль играли автохтонные процессы. Материалом для них служили прежде всего древнесредиземноморские группы, которые в процессе отступления

моря (Тетиса) локализовались в речных долинах. Фауна тугаев, по Ф.Н.Правдину и Л.Л.Мищенко (1980), - это мало измененная фауна побережий Тетиса, которая сама сформировалась из более или менее трансформированных элементов ангарского, эфиопского, индомалайского (палеотропического) и атлантического происхождения. Бореальные элементы в основном проникли в тугаи в плейстоцене, когда все ландшафтные зоны Евразии сильно смещались к югу. В становлении тугайной фауны сыграли определенную роль горные лесные элементы, спустившиеся на равнины по долинам рек.

Много сходства с тугаями в формировании имеют луга речных долин. Их фауна также сложилась преимущественно на основе древнесредиземноморских элементов, но имеет и мезофильные бореальные элементы, проникшие сюда в плейстоцене, и спустившиеся на равнины горные элементы разного происхождения. В поймах рек зачастую находят для себя благоприятную экологическую обстановку элементы пустынной и степной фаун. Луговые элементы, проникая в пустыни и степи, в свою очередь обогащают их биоту.

Фауна культурного ландшафта (оазисов), по О.Л.Крыжановскому (1965), представляет наиболее молодой и крайне лабильный фаунистический комплекс, в котором постоянно происходит обогащение новыми компонентами и вытеснение видов, ранее входивших в его состав. Эта лабильность является одной из причин, обуславливающих массовые размножения вредителей. В состав фауны культурного ландшафта входят мезофильные и гигрофильные формы околородных биотопов (лугов и тугаев), выходцы из горных лесов, степей, пустынь, из эфемеровых предгорных ландшафтов, естественные ассенизаторы, синантропы и эвритопные виды (Крыжановский, 1965).

В результате деятельности человека все новые и новые территории безводных степей, полупустынь, пустынь и эфемеровых ландшафтов превращаются в культурные ландшафты. Пути формирования их фауны весьма разнообразны, но имеют и общие закономерности. Выяснение их имеет большое теоретическое и практическое значение.

Горы

Согласно Р.В.Камелину (1973), флора гор Средней Азии сформировалась в миоцене в связи с интенсивным орогенезом. В ее составе объединились элементы пойменного субтропическо-тропического леса палеогенового возраста, "прашибляка" и "чернолесья", сформировавшихся на рубеже олигоцена и миоцена, и различные вторичные автохтонные элементы кустарниковой степи, травянистых группировок и редколесий. Аналогичным образом происходило формирование фауны. Окончательное оформление горных биот завершилось в плейстоцене. Непосредственное влияние оказало оледенение, имевшее место в Тянь-Шане и Памиро-Алае. Также имели значение общие климатические изменения в ледниковые и межледниковые эпохи по всей Палеарктике.

В целом горные фауны имеют гетерогенный состав, свидетельствующий о длительном, неравномерном и сложном пути их становления. В них большое место занимают эндемики и субэндемики, прошедшие длительный путь автохтонного развития. Кроме того, на фауну гор оказали влияние различные мигранты, особенно в последний, ледниковый период развития. Плейстоцен, по О.Л.Крыжановскому (1965), был временем массовой инвазии с севера видов европейско-сибирской лесной фауны, обитателей гор юга Сибири (Алтай, Западные Саяны) и степных форм.

Одновременно с оледенением наступил плювиальный период, который облегчил миграции горных животных между различными хребтами по равнинным участкам. Объяснить "островное" распространение некоторых видов по горам можно, по-видимому, лишь при допущении известных изменений условий существования, хотя бы климата, когда зоны располагались ниже, чем теперь, и на равнинах существовали условия, допускавшие переселение животных из одной горной страны в другую.

Наступивший после конца оледенения ксеротермический период, как считает О.Л.Крыжановский (1965), способствовал изоляции горных фаун в отдельных хребтах и системах и обособлению локализованных эндемиков. Одновременно он облегчил проникновение пустынных группировок высоко в горы; именно с ним, очевидно, связано развитие пустынных ландшафтов, сопровождаемых соответствующими флорой и фауной.

Древнейшие реликтовые элементы гор – обитатели тургайских лесов, сформировавшихся на обширном древнем континенте – Ангариде, хотя не исключено присутствие некоторых элементов полтавской флоры, особенно на юге. Наиболее представительна в горах группа средиземноморского происхождения, хотя численность ее видов и групп постепенно убывает по

мере движения на восток и северо-восток. Обратное наблюдается в отношении лесных европейско-сибирских видов и групп (Крыжановский, 1965).

Роль арктических элементов в Казахстане и Средней Азии ничтожна. Тундровые формы дошли лишь до Тарбагатай. Представители северной тайги из числа холодоустойчивых также дальше Тянь-Шаня не продвинулись. Гораздо дальше распространились на юг по горам представители южной части лесной зоны.

Степные элементы гор в основном происходят из элементов степи и пустыни, связанных в своем происхождении или с Древним Средиземноморьем, или с Ангарским материком. Проникновение степных элементов в южные горы происходило из Южного Алтая по горным районам Джунгарии и Тянь-Шаня (Быков, 1969).

В становлении горной фауны Средней Азии и Казахстана определенную роль сыграли выходцы из других горных систем Палеарктики – Тибета, Гималаев, гор Ирана, Афганистана и Кавказа.

На современном этапе формообразовательный процесс в горах Средней Азии и Казахстана в основном определяется экологическими факторами изоляции и выражается в формировании географических рас на различных горных хребтах или даже на их отдельных, более или менее экологически изолированных отрезках (Правдин, Мищенко, 1980).

Формирование фауны отдельных ландшафтных поясов в горах имело свои специфические особенности. В становлении экофауны горной каменистой пустыни, распространенной на каменисто-щебнистых склонах гор в их нижнем поясе наибольшую роль сыграли автохтонные процессы (Правдин, Мищенко, 1980). Среди иммигрантов здесь преобладают атлантические, переднеазиатские, средиземноморские (в узком смысле слова) и ангарские элементы.

Экофауна эфемеровых предгорных и низкогорных ландшафтов (полусаванн) сложилась под влиянием общего процесса ксерофилизации флоры, при котором эфемеризации подверглись лесные типы третичной растительности. Эта фауна наиболее хорошо развита на юге Средней Азии. Своеобразие ее состава и наличие эндемиков высокого таксономического ранга позволяют рассматривать ее как комплекс, который начал складываться на востоке области Древнего Средиземноморья не позднее плиоцена, в основном из субтропических корней. В течение верхнего плиоцена, плейстоцена и голоцена этот комплекс обогатился также бореальными элементами и ассимилировал ряд форм тропического происхождения, а отдельные группы претерпели процессы адаптивной радиации и формообразования, приведшие к образованию современного обилия форм (Крыжановский, 1965).

Наиболее важную роль в экофауне горных полусаванн, по Ф.Н.Правдину и Л.Л.Мищенко(1980), играют автохтонные элементы, хотя она достаточно велика и у ангарских элементов. В фаунах эфемеровых ландшафтов обнаруживается влияние тех горных областей, к которым они примыкают. Расширение оазисов и хозяйственное освоение предгорных и низкогорных территорий ведет к непрерывному уменьшению ареала экофауны эфемеровых ландшафтов и постепенному обеднению видового состава.

Горные степи Средней Азии сформировались в основном за счет мигрантов, проникших с севера, из евросибирских степей, в плейстоцене, и почти не имеют эндемиков. Некоторую роль играют выходцы из Средиземноморья и Передней Азии (Правдин, Мищенко, 1980). Степные виды, характерные для Евразийской степной зоны возникли за счет тургайской растительности Ангарского материка, начиная с конца мелового периода (Марков,1960).

Горно-лесные виды очень разнообразны по происхождению. По О.Л.Крыжановскому (1965), для лесных ценозов гор Средней Азии особенно характерны две довольно близкие между собой с зоогеографической точки зрения группы – амфипалеарктическая и автохтонная группа горных мезофилов. К амфипалеарктической группе относятся роды и виды, обладающие разорванными ареалами и живущие преимущественно в широколиственных лесах южных районов Палеарктики, Как правило, у таксонов с амфипалеарктическими дизъюнкциями ареалов отдельные части ареала заселены близкими друг к другу или викарными видами, реже – подвидами широко распространенного политипического вида. Биота горных лесов носит более или менее выраженный реликтовый третичный характер. Среди вселенцев большое место занимают европейско-сибирские лесные виды.

Фауна высокогорных лугов (субальпийского и альпийского поясов) носит явный автохтонный характер. Среди иммигрантов преобладают бореальные европейско-сибирские (ангарские) формы, проникшие сюда в эпоху оледенения (Митяев,1970, Правдин, Мищенко, 1980). Фауна высокогорных лугов, по-видимому, в основном возникла из мезофильной фауны тургайских горных лесов. Выходцы из арктической тундры и сибирских гольцов проникли в плейстоцене лишь в горы северо-восточной части Казахстана.

Формирование фауны разных горных систем в зависимости от их географического положения, истории возникновения и орографических свойств, имело свои специфические особенности.

Горы северо-восточной части Казахстана (Алтай, Саур, Тарбагатай) имеют фауну в лесном поясе, близкую по составу к фауне лесной зоны Евразии, в степном поясе – к фауне степной зоны. Они сохранили в биоте много реликтов доледникового времени (Быков, 1969). На альпийских и субальпийских лугах имеются представители тундровой биоты.

Горы, расположенные южнее, постепенно теряют европейско-сибирские бореальные элементы, зато обогащаются южными – средиземноморскими, переднеазиатскими, индомалайскими, тибетскими и гималайскими элементами, а также эндемичными автохтонными формами разного возраста, возникшими на разной основе.

Джунгарский Алатау в фаунистическом отношении близок к Северному Тянь-Шаню, а Северный Тянь-Шань – к Западному Тянь-Шаню и Центральному Тянь-Шаню, а те, в свою очередь, - к Гиссаро-Дарвазу и Памиро-Алаю. Но все они имеют свои характерные черты, выражающиеся в соотношении важнейших фаунистических элементов и их общей численности.

Тянь-Шань по сравнению с другими горами Средней Азии и Южного Казахстана имеет больше бореальных европейско-сибирских форм, а также родов и видов казахстанско-монгольской фауны, зато почти лишен видов и групп, характерных для более южных гор – эндемиков Средней Азии и представителей Средиземноморья, Передней Азии или Южной Азии (Крыжановский, 1965).

Гиссаро-Дарваз, по О.Л.Крыжановскому (1965), - наиболее богатый автохтонами горный регион. Особый колорит придает этой фауне наличие многих видов индо-малайского родства, общих с Гималаями и Индией. Здесь много также средиземноморских элементов. Виды и группы со средиземноморскими ареалами наиболее многочисленны в Копет-Даге. Здесь много также групп и видов, общих с Закавказьем и Передней Азией. Есть представители европейской фауны, которые проникли, очевидно, через лесные районы Кавказа и Северного Ирана, а также ирано-афганские элементы. Альпийские элементы отсутствуют, субальпийские представлены незначительно (Гептнер, 1936, Крыжановский, 1965).

Среди горных систем Казахстана и Средней Азии наибольшей бедностью отличается Памир. Сильная обедненность фауны и большая примесь видов, общих с Тибетом, Куньлунем и другими горными районами Центральной Азии, резко отделяют фауну Памира от фауны других горных районов Средней Азии и заставляют относить ее к центральноазиатской фауне (Крыжановский, 1965). Крайне скудная фауна Памира состоит по большей части из широко распространенных общепалеарктических и горных центральноазиатских видов с добавлением немногих узких эндемиков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение ископаемых органических остатков в виде скелетов, отдельных костей, янтарных включений и отпечатков, извлеченных из недр земли, показывает, как менялись растительный и животный миры вслед за изменениями природных условий среды. Поскольку каждый вид адаптирован к определенным ландшафтно-климатическим условиям, то на основании изучения древних организмов можно воссоздавать общую картину среды обитания тех или иных живых организмов. По характеру состава ископаемых остатков в отложениях можно судить и о бывшем распределении суши и моря в тех или иных областях. Кости древних животных и отпечатки растений, сохранившиеся до настоящего времени, - это мизерная часть исчезнувшего с лица земли бывшего разнообразия организмов, но и они бесценны для науки как документальное подтверждение хода эволюции живой природы.

Как показывают палеонтологические остатки, основа биоты Казахстана и сопредельных территорий была заложена в конце мезозоя-начале кайнозоя и затем постепенно менялась под влиянием различных геоморфологических, климатических и иных факторов. Особенно сильное влияние оказывали трансгрессии и регрессии моря, орогенез, постепенное общее похолодание, континентализация и иссушение климата, межконтинентальные связи. Эти факторы не только влияли на формообразовательные процессы, но и определяли основные направления миграций. Знание всех этих процессов и закономерностей их воздействия на биоту является важным ключом для понимания географических и био-экологических особенностей современной биоты в целом и отдельных групп животных.

Литература

- Бажанов В.С., 1955.** Обзор истории фауны наземных позвоночных Казахстана. В кн.: *Материалы истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата*.
- Бажанов В.С., Корнилова В.С., Соболев Л.Н. и Федорович Б.А., 1969.** Палеогеография кайнозоя и история развития ландшафтов. В кн.: *Казахстан. Природные условия и естественные ресурсы СССР, М.*
- Байшашов Б.У., 1993.** Неогеновые носороги Казахстана. *Алматы.*
- Баранов В.И., 1959.** Этапы развития флоры и растительности в третичном периоде на территории СССР. *М.*
- Бобринский Н.А., 1927.** Зоогеография и эволюция. *М.-Л.*
- Богданов Ю.А., Каплин П.А., Николаев С.Д., 1978.** Происхождение и развитие океана. *М.*
- Борисов А.А., 1975.** Климаты СССР в прошлом, настоящем и будущем. *Л.*
- Борисяк А.А. и Беляева Е.Н., 1948.** Местонахождения третичных наземных млекопитающих на территории СССР. *Тр. Палеонтологич. Ин-та, т. 15, в. 3. С. 13-18.*
- Брукс К., 1952.** Климаты прошлого. *М.*
- Быков Б.А., 1969.** Флора и происхождение растительности. В кн.: *Казахстан. Природные условия и естественные ресурсы СССР. М. С. 222-227.*
- Будыко М.И., 1982.** Изменения окружающей среды и смены последовательных фаун. *Л.*
- Виноградов Б.С., Тугаринов А.Я. и Чернов С.А., 1948.** Формирование современной фауны зоны пустынь. В кн.: *Животный мир СССР, т. 2. М.-Л. С. 321-331.*
- Вульф Е.В., 1944.** Историческая география растений. История флор земного шара. *М.-Л.*
- Гептнер В.Г., 1945.** Пустынно-степная фауна Палеарктики и очаги ее развития. *Бюлл. Моск. Общ-ва испыт. прир., нов. сер., в. 1-2.*
- Герасимов И.П., 1937.** Основные этапы развития современной поверхности Турана. *Тр. Инст. геогр., т. 25. С. 14-25.*
- Герасимов И.П., 1951.** Происхождение природы современных географических зон на территории СССР. *Изв. АН СССР, сер. геогр., в. 2. С. 3-16.*
- Емельянов А.Ф., 1972.** Обзор взглядов на историю формирования биоты центральноазиатских пустынь. В кн.: *Насекомые Монголии, в. 1. Л. С. 11-49.*
- Жерихин В.В., 1978.** Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицерные). *Тр. Палеонтол. Инст. АН СССР, т. 165. С. 1-198.*
- Жерихин В.В., 1980.** Насекомые в экосистемах суши. В кн.: *Историческое развитие класса насекомых. М. С. 189-224.*
- Ильин М.М., 1958.** Флора пустынь Центральной Азии, ее происхождение и этапы развития. *Материалы по истории флоры и растительности СССР, т. 3. М.-Л. С. 129-229.*
- Камелин Р.В., 1973.** Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. *Л.*
- Кассин Н.Г., 1947.** Материалы по палеогеографии Казахстана. *Алма-Ата.*
- Кожамкулова Б.С., Костенко Н.Н., 1984.** Вымершие животные Казахстана. *Алма-Ата.*
- Кожамкулова Б.С., Орловская Э.Р., 1984.** Развитие палеобиологических исследований в Институте зоологии АН КазССР. В кн.: *Животные Казахстана. Алма-Ата. С. 89-100.*
- Корнилова В.С., 1966.** Очерк истории флоры и растительности Казахстана. В кн.: *Растительный покров Казахстана, т. 1. Алма-Ата. С. 37-190.*
- Коровин Е.П., 1935.** Очерки по истории развития растительности Средней Азии. *Бюл. САГУ, т. 20, в. 4. С. 183-218.*
- Криштофович А.Н., 1955.** Развитие ботанико-географических областей северного полушария с начала третичного периода. В кн.: *Вопросы геологии Азии, т. 2. М.-Л.*
- Криштофович А.Н., 1957.** Палеоботаника. *М.-Л.*
- Криштофович А.Н., 1958.** Происхождение флоры Ангарской суши. В сб.: *Материалы по истории флоры и растительности СССР, т. 3. М.-Л. С. 7-41.*
- Крыжановский О.Л., 1965.** Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. *М.-Л.*
- Лавренко Е.М., 1938.** История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. В кн.: *Растительность СССР, т. 1. М.-Л. С. 235-296.*
- Лавров В.В., 1959.** Континентальный палеоген и неоген Арало-Сибирских равнин. *Изв. АН КазССР.*
- Леонов Г.П., 1956.** Историческая геология. *М.*
- Макулбеков Н.М., 1977.** Палеогеновые флоры Западного Казахстана и Нижнего Поволжья. *Алма-Ата.*
- Марков К.К., 1960.** Палеогеография (историческое земледование). *М.*
- Медведев С.И., 1966.** Роль среднеазиатского зоогеографического элемента в энтомофауне Украины. В кн.: *Фауна и зоогеография насекомых Средней Азии. Душанбе. С. 115-130.*
- Мейен С.В., 1981.** Следы трав индийских. *М.*
- Мензбир М.А., 1934.** Очерк истории фауны Европейской части СССР. *М.-Л.*
- Митяев И.Д., 1974.** Зоогеографический обзор фауны цикадовых Южного Казахстана. *Тр. Инст. Зоол. АН КазССР, т. 35. С. 5-19.*

- Наливкин Д.В., 1928.** Палеогеография Средней Азии в кайнозойскую эру. *Изв. Геол. Комит., т. 47, в. 2.*
- Основы палеонтологии, 1962.** Справочник для палеонтологов и геологов СССР. М.
- Попов М.Г., 1927.** Основные черты истории развития флоры Средней Азии. *Бюл. Среднеаз. Гос. Унив-та, в. 15. С. 239-292.*
- Правдин Ф.Н., Мищенко Л.Л., 1980.** Формирование и эволюция экологических фаун насекомых в Средней Азии. М.
- Природные условия и климаты территории СССР в раннем и среднем кайнозое. 1980.**
- Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя.** Мшанки, членистоногие, иглокожие., 1980. М.
- Рухин Л.Б., 1959.** Основы общей палеогеографии. Л.
- Семенов-Тянь-Шанский А.П., 1937.** Основные черты истории развития альпийских фаун. *Изв. АН СССР, отд. мат. и естеств. наук. С. 1211-1222.*
- Серебровский П.В., 1935.** История животного мира СССР. Л.
- Серебровский П.В., 1936.** *Последледниковое формирование современной фауны и воздействие человека на природу. В кн.: Животный мир СССР, т. 1. М.-Л. С. 124-157.*
- Синицын В.М., 1962.** Палеогеография Азии. М.-Л.
- Синицын В.М., 1967.** Введение в палеоклиматологию. Л.
- Страхов Н.М., 1948.** Основы исторической геологии. ч. 1-2. М.-Л.
- Тахтаджян А.Л., 1957.** К вопросу о происхождении умеренной флоры Евразии. *Ботанич. журн., т. 42, в. 11.*
- Тахтаджян А.Л., 1970.** Происхождение и расселение цветковых растений. Л.
- Федорович Б.А., 1946.** Вопросы палеогеографии равнин Средней Азии. *Тр. Инст. Геогр. АН СССР, т. 37. С. 152-174.*
- Флеров К.К., Беляева Е.И., Яновская М.М. и др., 1974.** Зоогеография палеогена Азии. *Тр. Палеонтолог. инст., т. 146. С. 3-302.*
- Чупахин В.М., 1968.** Физическая география Казахстана. *Алма-Ата.*
- Шварцбах М., 1955.** Климаты прошлого. М.
- Шиманский В.Н., Соловьев А.Н., 1982.** Рубеж мезозоя и кайнозоя в развитии органического мира. М.
- Шлыгин Е.Д., 1969.** Геологическая история и палеогеография от протерозоя до кайнозоя. *В кн.: Казахстан. Природные условия и естественные ресурсы СССР. М. С. 20-33.*
- Ясаманов Н.А., 1985.** Популярная палеогеография. М.

Summary

Kazenas V.L., Bayshashov B.U. Geological history and genesis of fauna of Kazakhstan and adjacent territories during epochs of development of mammals and anthophilous insects

Institute of Zoology, Academgorodok, Almaty, Kazakhstan, 480060

For understanding of laws of fauna formation of Kazakhstan and adjacent territories it is very important to know the geomorphological, climatic and ecological conditions at the basic stages of development of fauna. The formation of fauna of mammals and anthophilous insects started in the second half of cretaceous period, therefore the paleoclimatical, geomorphological and paleontological data concerning region of research are shown in this work beginning with this period.

In cretaceous period all continents of a southern hemisphere were in this or that connection with each other in a structure so-called Gondwana, though then its disintegration already began. In northern hemisphere there was an extensive continent Laurasia, which in cretaceous period has also broken up to Eurasia and Northern America. Eurasia, in turn, was divided into the Asian and North-European continents. Northern continents were separated from southern ones by the huge water pool - ocean Tethys. The territory of modern Central Asia and Kazakhstan in cretaceous period was occupied by the sea, only in the east there were ancient eminences Tien-Shan and Kazakh upland, however from time to time the sea shallowed and the dry land occupied large area, including Aral region and Turgay deflection. The large islands were in the south of Central Asia, on Mangyshlak, in the south of Ural and in some other places. The climate in Eurasia as a whole was warm and damp, though there was already a zone division. The climatic conditions were oceanic, tropical and subtropical in the south and in the southeast, boreal, moderately warm in the north and in the northeast, drier in the central parts of the continent. The most part of territory of Kazakhstan and all Central Asia were in a rather droughty zone. The vegetation of cretaceous period is characterized by fading jurassic flora of gymnospermous plants and fast distribution of angiospermous ones. In the second half of cretaceous period 3 vegetative zones were formed in the northern hemisphere: moderate Siberian, subtropical Centralasiatic and tropical Caucasus-European. The southern part of Kazakhstan and Central Asia belonged to arid (warm-moderate) zone, where the landscape of savannas with single oases and gallery woods

dominated. For ground vertebrates fauna of bottom cretaceous, as well as for jurassic, the abundance of reptiles is characteristic. The second half of the cretaceous period is characterized by extinction of the majority of reptiles and appearance of small mammals, which later - in the tertiary period - have become prevailing groups together with birds. As for the fauna of insects in Eurasia, in early cretaceous differed from jurassic fauna a little. The most significant events were appearance and development of phytophagous insects connected with angiospermous plants, and also predatory and parasitic hymenopterous insects - pollinators (Hymenoptera, butterflies, flies, *etc.*). Appearance and the active development at the last has resulted in the blowing of flowering plants, pollinated by insects.

In the beginning of the tertiary period all continents of the southern hemisphere had already lost connection with each other. As to the continents of the northern hemisphere, all of them in the paleocene were connected with each other by sites of a land, so-called "bridges". In some cases these "bridges" temporarily connected the continents, as Turgay or Pireney ones, in the others they united continents together for a very long period of time, as Beringia and Greenland, or North-Atlantic. With formation of Turgay isthmus the West-Siberian sea was separated from the Tethys, which occupied territory of Kysylkum and Karakum and reached low hills of western Tien-Shan. Pamir and Tien-Shan represented low hilly land. The similar hilly landscape existed in the northeast part of Kazakhstan. The climate in paleocene was considerably warmer, damper and more monotonous in comparison with the existing one. Warm waters of the Tethys created monsoonic climate, damp enough by the coasts and a little more continental further from them. The most part of territory of northern Asia was occupied by so-called "turgay", moderate-subtropical flora, only its southern part (in particular, Central Asia) was occupied by tropical and subtropical flora of oriental type such as - "Poltava" flora. The beginning of paleogene is characterized by an output of mammals on one of the first places among an animal population of the Earth and their wide distribution. As to insects fauna, it has already got basic features of modern fauna at a level of families.

In eocene the Asian continent's outlines were almost the same, as in paleocene. After complete isolation in the middle eocene some connection with Northern America and with Europe has appeared. The most part of territory of Kazakhstan and Central Asia still was filled with the sea. It cut into Kazakh upland, Tien-Shan and other mountain systems by numerous gulfs. In late eocene as the Alpine orogenesis has started the retreat and shallowing of the sea in some mountain areas have taken place. Turgay strait periodically turned into land, but then reappeared in connection with new transgressions of the sea. The climate within the limits of Central Asia and Kazakhstan in the vicinity of coasts was monsoonic, hot and damp, but became more continental and droughty on the distant from the sea low mountains lands and hilly plains. Aridisation began to amplify in the second half of eocene. The most part of territory of Central Asia and Kazakhstan was occupied by turgay flora, only in the south of Central Asia there was poltava flora of oriental type. With gradual aridisation of a climate the areas occupied by flora of xerophytous type have increased. As a result of aridisation the open territories with rarefied wood vegetation and bushes appeared. The development of fauna in eocene went on isolated, though the connection with Europe by Turgay bridge and with America by Beringia bridge was established from time to time. Fauna as a whole was composite and alongside with archaic forms had a number of new ones. The change of the foliavorous forms of mammals by the herbivorous ones took place.

In oligocene all continents were already detached, though some of them were connected with each other by "bridges". The low territory of Central Asia and Kazakhstan was occupied by the sea. All intermountain valleys were gulfs of the sea. The ancient ranges of Tien-Shan, hilly country of Kazakh upland, Turkestan's and Hissar's mountain ranges, separate lotly places inside Kyzylkum and Karakum remained dry land. Orogenetic processes have resulted in amplification of partition of territory and erosive activity. Drop in temperature began to distribute from the north on the Asian continent in oligocene, the contrast of summer and winter temperatures grew, aridisation of Central Asia, Middle Asia and Kazakhstan amplified. The climate became more differential and continental. Vast grassy areas have begun to form on the basis of new groups angiospermous plants, first of all of cereals in oligocene. In Kazakhstan there was a change of the poltava subtropical elements by turgay ones, in Central Asia and in the south of Kazakhstan the vegetation of droughty type has appeared. The amount of vertebrates - inhabitants of open spaces has increased. The changes in the world of insects were connected mainly with the settling of grassy communities, in which there was an intense evolution of phytophagous insects as well as their predators and parasites.

In neogene all the continents have already got the outlines close to modern ones. On Eurasian continent orogenesis has amplified, at the same time the area of sea pools was reduced to great extent. On the territory of Kazakhstan and Central Asia the sea disposed in Kaspian lowland and included the Aral sea. In connection with the regression of the Tethys and raising of mountain systems the continental character of a climate has substantially increased. The total drop in temperature and drying went on. In Central Asia and Southern Kazakhstan the deserts and semideserts were formed. In miocene an almost total replacement of the Poltava elements by turgay ones and the development of xerophilous vegetation took place. The establishment of connection between Eurasia and Africa

promoted penetration of xerophilous elements of Gondvana fauna onto the territory of Central Asia. The grassy communities began to occupy huge areas. In miocene angiospermous plants have grasped prevailing positions in flora. The landscape zones began to get shape close to modern one. Mesophilous turgay species retreated to Tien-Shan and other mountain systems in connection with aridisation of the climate. The changes in fauna had similar character.

In pliocene an outline and the surfaces of continents were already almost identical to modern one. On the territory of Kazakhstan and Central Asia the early- and middle pliocene was characterized by the maximal development of dry land, but in late pliocene twice powerful transgression of the sea took place. At the end of the period first glaciers have appeared at the tops of the mountains. The climate as a whole became more cold. Generated in the first half of neogene landscape-geographical zones have moved to the south, though in comparison with their modern localisation they were situated a little to the north. The world of animals and plants was richer, than now, though many tropical and subtropical forms have died out or have occupied narrower areals. In pliocene there were all basic types of modern deserts with complexes of the specialized plants and animals already. In pliocene there was a sharp division of biota on the mountain type and the plain one. Central Asia became the powerful centre of formation of new taxa, that is connected with orogenetic processes and formation of deserts.

In pleistocene general outlines of continents remained the same, as in pliocene as a whole, though the details of a coastal line varied depending on fluctuations of a level of global ocean. In Kazakhstan and Central Asia the formation of all modern mountain systems proceeded. The raising of mountains has caused their strong erosive partition and formation of the foothill alluvial loop. The plains began to get shape close to modern. Alluvial deposits owing to winnowing formed large sandy deserts and loess cover at foothills of the mountains. The climate and the nature as a whole were various and frequently varied, and a variety of the nature amplified with current of time. In Kazakhstan and Central Asia there were fluctuations of a climate sometimes in a form of glacial periods (in mountains) and sometimes in mitigation and partial humidifying of a climate. General drop in temperature led to disappearance of many tertiary species of animals and plants or moving of borders of the areals in a direction from the northeast to the southwest, and the alternation of the dry and damp, cold and warm periods promoted penetration of boreal elements in southern areas and vice versa. In holocene the processes, characteristic for pleistocene proceeded. There was also an alternation of damp and dry, cold and warm climatic phases. Essential role in formation of fauna and flora after deviation of glaciers was played by xerothermic phase which had caused strong development of desert, semidesert and steppe forms. In last milleniums of holocene the influence of the man on nature took place, especially in a foothill strip, which has been transformed gradually by man into a continuous area of oases.

Thus, the basis of the fauna of Kazakhstan and Central Asia has already developed to the end of mesozoic - beginning of cenozoic. The basic directions of changes of natural conditions for cenozoic were drop in temperature, which came from the north, continentalisation and drying of the internal parts of Eurasia. These basic directions of changes of abiotic conditions were the most important factors of formation and evolution of biota. They also defined basic directions of migrations (from the north to the south and from the centre to the west and to the east) and territories of the greatest transformations of biota (northern and internal parts of continent). The directed reduction of the Tethys and raising of a number of mountain systems, and in quaternary period - influence of the glacial periods have also played a huge role in formation of fauna and flora and their migrations. The certain importance had migrational processes connected with an establishment or break of connections with other continents. The most important factor in formation of the fauna of Central Asia and Kazakhstan was, apparently, gradual aridisation of the climate which has begun in the end of the cretaceous period, which has resulted at first in formation of vast areas of savannas, then steppes and at last semideserts and deserts. The successive existence of arid conditions, since the end of cretaceous-beginning paleogene, during all cenozoic promoted to local processes of fauna formation. Alpine orogenesis is the other important factor, that has caused intensive development of new types of fauna and appearance of great amount of endemic species and rich genera.

Thus, the origin of fauna of Central Asia and Kazakhstan is mixed: transformational-migrational. Quaternary transformation of abiotical conditions has played a very important role in the change of fauna and its enrichment with migrants of a different origin, but tertiary nucleus was kept till now and still has a very appreciable place in the structure of fauna.