

Міністерство освіти і науки України  
Київський національний університет імені Тараса Шевченка

**ГОРОБЕЦЬ ЛЕОНІД ВІКТОРОВИЧ**

**УДК568.2+598.2+551.87**

**ПТАХИ ЯК ІНДИКАТОРИ ПАЛЕОЕКОЛОГІЧНИХ ЗМІН ЕКОСИСТЕМ  
ПІВДНЯ СХІДНОЇ ЄВРОПИ (НА ПРИКЛАДІ ЕОЦЕН-ГОЛОЦЕНОВИХ  
АВІФАУН)**

**03.00.16 – екологія**

**АВТОРЕФЕРАТ**  
**дисертації на здобуття наукового ступеня**  
**доктора біологічних наук**

**Київ – 2018**

Дисертацією є рукопис

Роботу виконано на кафедрі екології та зоології ННЦ "Інститут біології та медицини" Київського національного університету імені Тараса Шевченка.

**Науковий консультант:** доктор біологічних наук, професор  
**Лукашов Дмитро Володимирович,**  
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, завідувач кафедри екології та зоології

**Офіційні опоненти:** доктор біологічних наук, професор  
**Пахомов Олександр Євгенович,**  
Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара, завідувач кафедри зоології та екології;

доктор біологічних наук, професор  
**Наконечний Ігор Володимирович,**  
Національний університет кораблебудування імені адмірала Макарова МОН України, професор кафедри екології та екобезпеки;

доктор габілітований, ад'юнкт  
**Стефаняк Кшиштоф,**  
Вроцлавський університет,  
ад'юнкт кафедри палеозоології

Захист дисертації відбудеться «19» грудня 2018 р. о 11 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.001.24 Київського національного університету імені Тараса Шевченка за адресою: м. Київ, просп. акад. Глушкова, 2, корпус 12, ауд. 434

Поштова адреса: 01601, м. Київ, вул. Володимирська, 64/13, Київський національний університет імені Тараса Шевченка, ННЦ "Інститут біології та медицини", спеціалізована вчена рада Д 26.001.24.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Київського національного університету імені Тараса Шевченка за адресою: м. Київ, вул. Володимирська, 58

Автореферат розісланий "13" листопада 2018 р.

Вчений секретар  
спеціалізованої вченої ради

Н.Г. Ракша

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

**Актуальність теми.** Відтворення палеоекологічних умов кайнозойської ери зазвичай ґрунтується на дослідженні решток організмів, найкраще представлених у палеонтологічному літописі: насінних рослин, ссавців, молюсків та, в меншій мірі, кісткових риб. Однак кожна із зазначених груп має недоліки для такого відтворення (повільні темпи еволюції, обмежена здатність долати географічні бар'єри у випадку зміни умов тощо), завдяки яким глобальні екологічні зміни минулого стають менш помітними для дослідника.

Птахи позбавлені цих недоліків, оскільки більшість видів здатні до польоту і фізичні бар'єри не мають такого значення як для інших організмів. Тому при зміні середовища птахи не затримуються в малопридатних умовах. Впродовж кайнозойської ери вони були чисельними [Brown J. et al., 2008] і на сьогодні цей клас представлений на всіх континентах найбільшою кількістю видів з-поміж наземних хордових [Maug G., 2017]. Важливою характеристикою для палеоекологічних досліджень також є те, що птахам властиві швидкі еволюційні зміни і тому невідомі види, які б існували у незмінному вигляді принаймні 5 млн. років [Зеленков Н.В., 2013].

Відомо, що за основу зоогеографічного районування суходолу А. Уоллес використав дані про поширення птахів. Завдяки нонконформізму більшості видів птахів, це виявилось вдалим рішенням і за понад 150 років схема запропонована Уоллесом не зазнала суттєвих переробок [Фесенко Г.В., Шидловський І.В., 2012]. Якщо птахи були успішно використані при екологічному районуванні різних регіонів, що співіснують у часі, то, цілком ймовірно, вони можуть бути використані при екологічному зонуванні різних етапів природничої історії формування одного регіону.

Основною перепоною для використання птахів у палеоекологічних дослідженнях була їх низька представленість у палеонтологічному літописі. Проте, незважаючи на те, що рештки птахів зберігаються рідше ніж інших хребетних, поступово зростають відомості про їх видове багатство впродовж пізнього мезозою-кайнозою. Так, з 1990 по 2010 було описано втричі більше видів викопних птахів, ніж за попередню 150-річну історію палеорнітології [Курочкин Е.М., 2015] і ця тенденція зберігається надалі. Беручи до уваги до уваги викладене вище, помітно, що дослідження викопних птахів є важливим напрямком палеоекології, який дозволяє отримати нову інформацію про природничу історію наземних екосистем кайнозойської ери.

**Зв'язок роботи з науковими темами.** Робота виконана у відповідності до науково-дослідних тем кафедри екології та зоології Навчально-наукового центру "Інститут біології та медицини" Київського національного університету імені Тараса Шевченка "Збереження біорізноманіття та комплексне дослідження стратегій адаптацій фіто-, зоо- та віробіоти України з використанням біоінформаційних технологій. Підрозділ 1. Дослідження та збереження біорізноманіття тваринного світу України з вивченням адаптацій його

представників до умов глобальних змін" (№ д/р 0111U004649; 2012–2015 рр.) та "Комплексна оцінка стану екосистем, їх складових та адаптацій біосистем до умов навколишнього середовища" (№ д/р 0117U002599; 2015-2019 рр.). Частина роботи виконана у відповідності до науково-господарської теми палеонтологічного відділу Національного науково-природничого музею НАН України "Важливі події в розвитку біорізноманіття у пізньому кайнозої України: еволюція та біостратиграфія" (№ д/р 0106U005749; 2016–2020 рр.).

**Мета і завдання дослідження.** Мета роботи: на основі системного аналізу решток еоцен-голоценових авіфаун та кліматичних змін Півдня Східної Європи встановити послідовність та наслідки палеоекологічних змін у наземних екосистемах.

Для досягнення поставленої мети сформульовано наступні завдання:

1) за результатами дослідження історії авіфаун Півдня Східної Європи, розробити схему палеоекологічних змін наземних екосистем регіону, синхронізовану із періодизацією, наведеною в загальноприйнятій геохронологічній шкалі;

2) визначити видову приналежність решток птахів, знайдених у еоцен-олігоценових місцезнаходженнях Півдня Східної Європи, та провести палеоекологічну реконструкцію наземних екосистем палеогенових місцезнаходжень України;

3) встановити послідовність змін авіфаун упродовж пізнього неогену Півдня Східної Європи, як індикаторів палеоекологічних перебудов;

4) провести реконструкцію палеокліматичних умов пізнього кайнозою Півдня Східної Європи;

5) дослідити роль вимирання та появи нових видів у формуванні авіфаун пізнього кайнозою Півдня Східної Європи;

6) встановити час формування сучасної авіфауни Півдня Східної Європи та виявити основні чинники, що впливали на поширення птахів регіону;

7) провести порівняльний аналіз динаміки чисельності різних видів птахів упродовж голоцену;

8) дослідити поширення впродовж голоцену тетерука та глушця, як індикаторних видів для лісових екосистем різних стадій сукцесійних процесів;

9) проаналізувати послідовність змін екосистем пізнього плейстоцену-голоцену Півдня Східної Європи на відповідність із базовими судженнями різних теорій клімаксу;

10) за результатами ретроспективного аналізу про поширення рецентних видів птахів у минулому розробити рекомендації щодо збереження сучасних популяцій авіфауни України.

**Наукова новизна одержаних результатів.** Проведено системний аналіз палеоекологічних змін Півдня Східної Європи. Вперше доведено індикаторні властивості викопних решток птахів для екологічного зонування природничої історії регіону. Прослідковано послідовність змін авіфаун Півдня Східної Європи впродовж еоцену-голоцену, розроблено періодизацію історії авіфауни регіону.

Вперше представлено палеоекологічну реконструкцію наземних екосистем еоцену України.

Вперше розроблено схему авіфауністичних комплексів пізнього кайнозою Півдня Східної Європи, яку узгоджено із біостратиграфічною шкалою та вже розробленими схемами комплексів прісноводної іхтіофауни та мікротеріофауни. Показано роль аридизації в ротації авіфаун.

Показано спорідненість пізньоміоценової авіфауни Північного Причорномор'я з авіфаунами Західної Європи та Монголії. Цим самими доведено єдність фаун Євразії в пізньому міоцені. Показано подібність авіфаун Євразії з авіфаунами відкритих просторів, що свідчить про однорідність відкритих ландшафтів помірної смуги континенту в пізньому кайнозої.

Вперше для Східної Європи проведено аналіз зооархеологічних матеріалів не в контексті змін археологічних культур, а в контексті кліматичних змін.

**Практичне значення одержаних результатів.** В роботі представлено дані про поширення різних видів сучасних птахів, серед яких чимало є об'єктами полювання (крижень (*Anas platyrhynchos* L., 1758), лиска (*Fulica atra* L., 1758), гуска сіра (*Anser anser* (L., 1758)) та інші) або згадані в законі України "Про мисливське господарство і полювання" і потенційно можуть бути об'єктами полювання (дрохва (*Otis tarda* L., 1758), журавель сірий (*Grus grus* (L., 1758), тетерук (*Tetrao tetrix* L., 1758), глушець (*Tetrao urogallus* L., 1758) та інші). За результатами дослідження виявлено вплив кліматичних змін на поширення цих видів, що має значення для оптимізації заходів по їх збереженню. Зокрема встановлено, що поширення деяких видів (наприклад, лиски, дрохви та інших) скорочується в періоди глобального потепління.

Встановлено, що сучасне поширення баклана великого (*Phalacrocorax carbo* L., 1758) вгору по течії великих річок є не наслідком антропогенної трансформації середовища (побудови водосховищ), а явищем властивим цьому виду в періоди глобального потепління. Ці дані слід враховувати при здійсненні заходів по контролю чисельності баклана великого на річках України.

Встановлено, що в минулому чисельність таких видів як: пелікан кучерявий (*Pelecanus crispus* Bruch, 1832), нерозень (*Anas strepera* (L., 1758)), чернь білоока (*Aythya nyroca* (Güldenstädt, 1770)), чернь червонодзьоба (*Netta rufina* (Pallas, 1773)), гоголь (*Bucephala clangula* (L., 1758)), огар (*Tadorna ferruginea* (Pallas, 1764)), орлан-білохвіст (*Haliaeetus albicilla* (L., 1758)) та журавель сірий була суттєво вищою, ніж в наші дні. Популяції цих видів потребують заходів по охороні та відтворенню.

Отримані наукові дані та узагальнення використовують під час викладання загальних і спеціальних курсів "Екологія", "Зоологія", "Історичний розвиток тваринного світу", "Орнітологія", а також під час проведення навчальної практики з екології та зоології в структурних підрозділах Навчально-наукового центру "Інститут біології та медицини" Київського національного університету імені Тараса Шевченка.

**Особистий внесок здобувача.** Дисертаційна робота є самостійним та оригінальним дослідженням. В рамках польових досліджень проведено експедиційні виїзди на палеонтологічні та археологічні розкопки сумарним терміном 154 дні. З-поміж згаданих у роботі 5950 решток птахів, здобувач самостійно опрацював 5146. Провів таксономічну ревізію матеріалів, палеоекологічний та статистичний аналіз отриманих даних, їх теоретичне узагальнення, а також написав обґрунтовані висновки. Автор висловлює глибоку вдячність співробітникам палеонтологічного відділу Національного науково-природничого музею НАН України (особливо к.б.н. Ковальчуку О.М. та д. геол.-мінерал. н. Комар М.С.), к.б.н. Зелєнкову Н.В., завідувачу кабінетом палеорнітології Палеонтологічного інституту ім. О.О. Борисяка РАН та д-ру Дж. Майру, куратору орнітологічної колекції Зенкенбергського музею за консультативну допомогу в проведенні досліджень. Всі дані, отримані у співавторстві, відображені у спільних публікаціях.

**Апробація результатів дисертації.** Матеріали дисертації були представлені на Всеукраїнській науково-практичній конференції "Комплекс стратиграфічних методів під час розшуків корисних копалин в осадовому чохлі фанерозою України" (Львів, 2012); 8th International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution (Vienna, 2013); Международной конференции памяти Е. Н. Курочкина "Проблемы эволюции птиц: систематика, морфология, экология и поведение" (Москва, 2013); VIII Всероссийском совещании по изучению четвертичного периода "Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления" (Ростов, 2013); XXXV сесії палеонтологічного товариства НАН України "Еволюція органічного світу та етапи геологічного розвитку Землі" (Київ, 2014); IV International Scientific Conference "Natural History Museums: The Role in Education and Science" (Kyiv, 2015); XI Міжнародній науково-практичній конференції Західноукраїнського орнітологічного товариства "Регіональна орнітофауністика: історія, сучасний стан та актуальність", присвяченій 100-річчю з дня народження Михайла Анатолійовича Воїнственського (Кам'янка, 2016).

**Публікації.** За темою дисертаційної роботи опубліковано 30 наукових праць, у тому числі 22 статті у фахових виданнях, що входять до переліку, затвердженого МОН України та в закордонних фахових журналах, з них 10 – у виданнях, що включені в міжнародні наукометричні бази даних Scopus та Web of Science. Результати досліджень представлено у колективній монографії та 7 публікаціях у матеріалах міжнародних і вітчизняних наукових конференцій.

**Структура та обсяг дисертації.** Дисертаційна робота складається з вступу, трьох розділів огляду літератури, матеріалів і методів дослідження, чотирьох розділів результатів власних досліджень та їх обговорення, висновків, списку літератури і додатків. Робота викладена на 312 сторінках друкованого тексту, містить 28 таблиць та 48 рисунків, з яких 15 таблиць представлені у додатках. Список використаних джерел складає 497 найменувань, з яких 181 – латиницею.

## ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

### Огляд літератури

Огляд літератури складається з трьох розділів: "Палеоекологічні умови Півдня Східної Європи впродовж кайнозойської ери", "Палеорнітологічні та археорнітологічні дослідження в Україні та суміжних територіях: історія досліджень та основні здобутки" та "Хорологічні особливості птахів: закономірності поширення та основні причини зміни ареалу".

У першому розділі висвітлено зміну ландшафтів, клімату та зумовлену ними зміну флори і фауни на півдні Східної Європи впродовж останніх 65 млн. років. Показано, що на початку кайнозойської ери територія регіону була представлена суходолом, але на початку еоцену, 56 млн. років тому, мала місце масштабна трансгресія моря. В подальшому, до пізнього міоцену наземні екосистеми існували в умовах численних трансгресійно-регресійних процесів [Velichko A.A. and Nechaev V.P., 2005; Попов С.В. и др., 2009]. Приблизно 11,6 млн. років тому в регіоні сформувались континентальні наземні екосистеми, які до початку плейстоцену зазнали трансформацій від біогеоценозів із субтропічною рослинністю, до відкритих степових і напівпустельних ландшафтів [Сябрай С.В., 1987; Короткевич Е.Л., 1988; Рідуш Б.Т., 2013]. Теплий клімат раннього плейстоцену приблизно 520 тис. років тому змінився чергуванням гляціалів та інтергляціалів, яке завершилось 11,8 тис. років тому формуванням сучасних ландшафтів [Турло С.І., 1986; Tugberg T., 1998; Герасименко Н.П., 2004].

Другий розділ присвячений історії дослідження викопних решток птахів в Україні та суміжних територіях. З 1847 р., часів першої палеорнітологічної роботи по регіону, до 1930-х дослідження в цьому напрямку були спорадичними [Курочкин Е.Н., 2011]. В 1930-1950 рр. було опубліковано ряд важливих статей [Зубарева В.И., 1939; Тугаринов А.Я., 1940; Серебровский П.В., 1942], проте палеорнітологічна школа в Україні була відсутня. Завдяки М.А. Воїнственському та А.С. Уманській палеорнітологічні дослідження в Україні в 1950-1980 рр. набули системного характеру і їх здобутки і досі є актуальними для світової палеонтології [Воинственский М.А., 1967; Уманская А.С., 1978; Уманская А.С., 1980]. В подальшому активізація робіт в даному напрямку припадає на початок 2000-х років і триває досі [Горобець Л.В., 2017].

В третьому розділі показано вплив кліматичних змін на поширення птахів [Соколов Л.В., 2007; Никифоров М.Е., 2008], проведено критичний аналіз гіпотез про зв'язок міграційних шляхів та історії поширення виду. Розглянуто причини і наслідки змін видового різноманіття згідно із концепцією Х'юза [Hughes L., 2000].

### Матеріали та методи досліджень

Межі регіону дослідження – Півдня Східної Європи – окреслено на підставі природних зоогеографічних меж, а саме – пізньоплейстоценових рефугіумів, які відігравали провідну роль у формуванні сучасного видового різноманіття Європи [Никифоров М.Е., 2008]. В Східній Європі такими територіями були: Кримські

гори [Огиенко О.С. и др., 2012], Передкарпаття, Волино-Подільська Ставропольська височини та південна частина Середньоруської височини [Voous K.H., 1962; Никифоров М.Е., 2008].

В роботі враховані результати дослідження по 217-ти палеонтологічних та археологічних місцезнаходжень вказаного регіону (рис. 1), з яких визначено 5950 решток птахів (5146 опрацьовано автором, дані про 804 рештки отримано з наукової літератури).

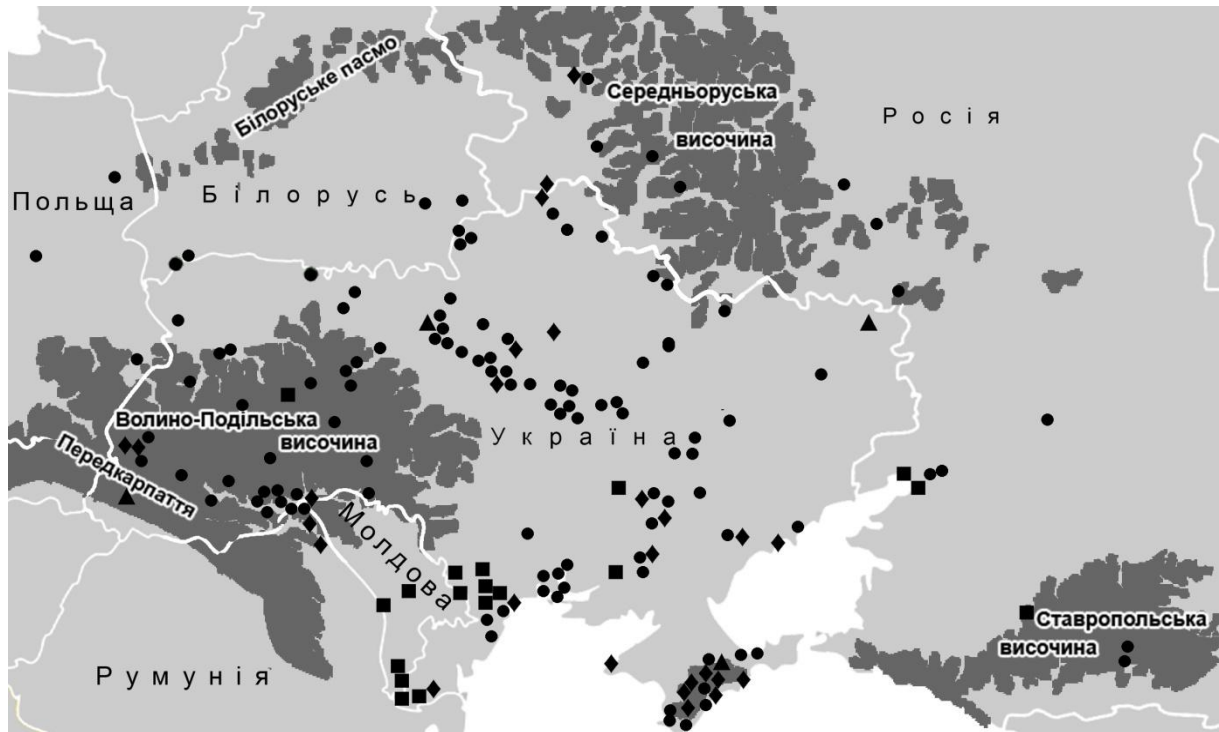


Рис. 1. Розташування основних місцезнаходжень, врахованих у дисертації: ▲ – палеогенові; ■ – неогенові; ◆ – плейстоценові; ● – голоценові. Території пізньоплейстоценових рефугіумів виділено темно-сірим кольором

При періодизації орієнтувались на розчленування пізнього кайнозою на епохи, наведене в геохронологічній шкалі, затвердженій Міжнародним стратиграфічним союзом в 2012 р. При вирішенні окремих завдань, для окремих часових проміжків додатково використовували інші системи періодизації: для палеоекологічних реконструкцій неогенових екосистем (12,3-2,6 млн. років тому) поділ на MN-теріозони (за Vislobokova I., 2003 та Kovalchuk O., 2017); при дослідженні динаміки складу авіфауни голоцену (11,8-0,1 тис. років тому) використано систему Блітта-Сернандера (за Velichko A.A. and Nechaev V.P., 2005) із додатковою періодизацією субатлантичного періоду (2,4-0,1 тис. років тому) на часи Римського кліматичного оптимуму (2,4-1,65 тис. років тому) [Bianchi G.G. et al. 1999], кліматичного песимуму Раннього Середньовіччя (1,65-1,0 тис. років тому) [Büntgen U. et al., 2016], Середньовічного кліматичного оптимуму (1,0-0,7 тис. років тому) [Mann M.E. et al., 2009] та Малий льодовиковий період (0,7-0,1 тис. років тому) [Matthews J.A. and Briffa K.R., 2005]. Дані по антропоцену (0,1

тис. років тому – наші дні) не враховували, оскільки авіфауна та екосистеми цього періоду детально описана в науковій літературі, без використання викопних решток.

Систематика надродового рангу подана за Зеленковим [Зеленков Н.В., 2015], оскільки в ній враховано вимерлі таксони, спірні питання філогенії вирішуються із врахуванням даних палеонтології та остеології.

В роботі використано загальноприйняті методи статистичної обробки: підрахунок індексу кореляції Пірсона, U-критерію Манна-Уїтні, метод кластеризації Варда, індекс видового різноманіття Шеннона. При побудові графіків, діаграм та кладограми використовували програми MS Excel 2010 та Past. Для картографування даних використовували кроссплатформену геоінформаційну систему QGIS ver.2.18.6.

Визначення остеологічного матеріалу здійснювали з використанням остеологічних колекцій Національного науково-природничого музею НАНУ та Зоологічного музею Київського національного університету імені Тараса Шевченка, а також з використанням наукової літератури [Bacher A., 1967; Woelfle E., 1967; Erdersdobler K., 1968; Kraft E., 1972; Fick O.K.W., 1974; Боев З., 1986; Lorch R., 1992; Vochenski Z. and Tomek T., 2000; Wojcik J.D., 2002; Пантелеєв А.В., 2004; Пантелеєв А.В., 2005, Vochenski Z. and Tomek T., 2009].

В роботі використано спеціальні палеоекологічні методи. Для виокремлення авіфауністичних комплексів застосовували індекс ротації фауни [Landini W. and Sorbini C., 2005]. При реконструкції вологості клімату враховували товщину шару яєць страусів, як індикатора вологості клімату [Михайлов К.Е., 1986]. Для палеоекологічних реконструкцій застосовано актуалістичний підхід та методи формальної логіки.

При класифікації типів фауни рецентних видів, використано підхід К. Фоуса [Voous K.H., 1960; Voous K.H., 1963] і зміною назв фаун. Без знайомства із першоджерелами важко сприйняти назви, використані в оригінальній термінології, оскільки в їх основу покладено географічні та зоогеографічні терміни. Наприклад, "голарктичний тип фауни" асоціюється із тваринам, що мешкають в усій Голарктиці. Насправді, як видно при знайомстві із першоджерелами, цей термін є квантором загальності лише для убіквістів Голарктики. Тому, для полегшення сприйняття, запропоновано змінити назви типів фаун на більш екологічні. Суть класифікації при цьому залишено без істотних змін. Зроблено наступні зміни: види "голарктичного типу фауни" замінено на "убіквісти Голарктики"; "палеарктичного типу" на "убіквісти Палеарктики"; "європейського типу" на "види широколистяних лісів"; "сибірського типу" на "види бореальних лісів"; "середземноморського типу" на "види рідколісся"; "туркестанського типу" на "види теплих і помірних ксерофітних ландшафтів"; "монгольського типу" на види "холодних ксерофітних ландшафтів"; "космополіти", "види афро-євразійського", "європейсько-туркестанського" та "середземноморсько-туркестанського типу фаун" об'єднано в групу "убіквісти теплих і помірних широт"; "види арктичного

типу" розділено на дві категорії: "водоплавні та коловодні птахи холодних відкритих ландшафтів" та "наземні птахи холодних відкритих ландшафтів".

### Результати дослідження та їх обговорення

**Вимерлі таксони птахів Півдня Східної Європи.** За результатами визначення, таксономічної ревізії та аналізу наукової літератури, встановлено існування впродовж кайнозойської ери в регіоні дослідження 57 вимерлих таксонів.

Ряд Struthioniformes Latham, 1790: *Struthio brachydactylus* Burchak-Abramovich, 1939 (міоцен); *S. novorossicus* Alexeev, 1915 (міоцен); *S. asiaticus* Milne-Edwards, 1871 (пліоцен); *Struthio* sp. (міоцен); *Struthiolithus chersonensis* Brandt, 1873 (міоцен-пліоцен; паратаксон); *Struthiolithus* sp. (міоцен-пліоцен; паратаксон).

Ряд Odontopterygiformes Spulski, 1910: *Dasornis* sp. (еоцен); *Lutetodontopteryx tethyensis* Mayr et Zvonok, 2012 (еоцен).

Ряд Anseriformes Vigors, 1825: *Cygnus pristinus* Kurochkin, 1971 (міоцен); *Anserobranta tarabukini* Kurochkin et Ganea, 1972 (міоцен); *Proanser major* Umanskaya, 1979 (міоцен); *Mioquerquedula* sp. (міоцен); *Anas ganii* Burchak-Abramovich, Shushpanov et David, 1996 (пліоцен-плейстоцен); *A. kurochkini* Zelenkov et Panteleyev, 2015 (міоцен).

Ряд Galliformes Temminck, 1820: *Pavo archiaci* (Gaudry, 1862) (міоцен-пліоцен); *P. bravardi* Gervais, 1849 (пліоцен); cf. *Phasianus* (міоцен); *Plioperdix pontica* (Tugarinov, 1940) (пліоцен); *Perdix* sp. (пліоцен).

Ряд Podicipediformes Fürbringer, 1888: *Podiceps miocenicus* Kessler, 1984 (міоцен).

Ряд Phaethontiformes Christidis et Boles, 2008/Procellariiformes Fürbringer, 1888: *Kievornis rogovitshi* Averianov, Potapova et Nesson, 1990 (еоцен); *Kievornis* sp. (еоцен).

Ряд Gaviiformes Wetmore et Miller, 1926: *Colymbiculus udovichenkoi* Mayr et Zvonok, 2011 (еоцен); *Gavia moldavica* Kessler, 1984 (міоцен); *Gavia paradoxa* Umanskaja, 1981 (міоцен).

Ряд Pelecaniformes Sharpe, 1891: *Pelecanus odessanus* Widhalm, 1886 (міоцен); *Microcarbo lautus* (Kurochkin et Ganea, 1972) (міоцен); *Phalacrocorax longipes* (Tugarinov, 1940) (міоцен); *Phalacrocorax mongoliensis* Kurochkin, 1971 (міоцен).

Ряд Ardeiformes Wagler, 1831: *Ardeagrandsis arborea* Kurochkin et Ganea, 1972 (міоцен).

Ряд Ciconiiformes Garrod, 1874: *Leptoptilos pliocenicus* Zubareva, 1948 (пліоцен); *Ciconia* sp. (пліоцен); *Ciconia* an sp. n.? (плейстоцен).

Ряд Gruiformes Vigors, 1825: *Urmiornis ukrainus* Kurochkin, 1981 (міоцен); cf. *Itardiornis* (еоцен); *Grus moldavica* (Kurochkin et Ganea, 1972) (міоцен); *Mioporphyrula lungi* (Kurochkin et Ganea, 1972) (міоцен); *Crex* sp. (міоцен); Rallidae gen. indet. (пілоцен).

Ряд Charadriiformes Huxley, 1867: *Gallinago azovica* Zelenkov et Panteleyev, 2015 (міоцен); *Haematopus*, an sp. n.? (міоцен); *Tringa numenioides* Serebrovsky, 1941 (пліоцен); Turnicidae gen. indet. (міоцен).

Ряд Otidiformes Wagler, 1830: *Miootis compactus* Umanskaja, 1979 (міоцен); *Otis khosatzkii* Bocheński et Kurochkin, 1987 (пліоцен); *Gryzaja odessana* Zubareva, 1939 (пліоцен); *Otis* sp., an sp. nov.? (пліоцен).

Ряд Columbiformes Garrod, 1874: Columbiformes gen. indet., an sp. n.? (плейстоцен).

Ряд Strigiformes Wagler, 1830: *Aurorornis taurica* Panteleyev, 2011 (еоцен); *Asio pygmaeus* Serebrovsky, 1941 (пліоцен); *Strix* sp. (міоцен); *Bubo longaevus* Umanskaja, 1979 (міоцен-пліоцен); Strigidae gen. indet. (пліоцен).

Ряд Accipitriformes Savigny, 1809: *Aegyptius tugarinovi* Zelenkov et Manegold, 2014 (пліоцен); *Circaetus* cf. *C. rhodopensis* Bоеv, 2012 (пліоцен); *Haliaeetus* cf. *H. fortis* Kurochkin, 1985 (міоцен); *Buteo sarmathicus* Sobolev, 2011 (міоцен); Accipitrinae indet. (міоцен).

Ряд Falconiformes Sharpe, 1874: *Falco medius* Umanskaja, 1981 (міоцен); *Falco umanskajae* Sobolev, 2003 (пліоцен).

Ряд Passeriformes Linnaeus, 1758: Turdidae gen. indet. (міоцен); *Miopica paradoxa* Kurochkin et Sobolev, 2004 (міоцен).

Ряд Piciformes Meyer et Wolf, 1810: *Picus peregrinabundus* Umanskaja, 1981 (міоцен); *Picus* sp., an sp. nov.? (пліоцен).

Neognathae incertae sedis: Telluraves ordo indet., an gen. nov.? (еоцен); Neognathae ordo indet. 1 (еоцен); Neognathae ordo indet. 2 (олігоцен).

**Найбільш древні авіфауни Півдня Східної Європи та використання їх в палеоекологічних реконструкціях.** Палеогенові місцезнаходження із рештками наземних хребетних в регіоні досліджень нечисельні: еоценові Ікове, Пролом, Цегляний завод Ейсмана та олігоценове Сколе. Загалом в еоценових відкладах знайдено 9 таксонів, із яких жодний вид не виявлено за межами Півдня Східної Європи, що вказує на високий ендемізм еоценової авіфауни регіону. На родовому рівні найбільш близькими до регіону дослідження виявилась авіфауна Оулед Абдон (Мароко), представники якої мешкали в прибережній зоні епіконтинентального моря. Дослідження еоценової авіфауни Півдня Східної Європи дають можливість більш детально відновити палеоекологічні умови. Окрім відомих раніше даних про те, що переважна більшість території була теплим морем, встановлено, що суходіл був представлений островами віддаленими від материка, в наземних екосистемах були відсутні ссавці (рис. 2). Окрім зазначеного ендемізму, наявність островів вказують знахідки решток *Kievornis*, який, після таксономічної ревізії визначено як представник ряду Phaethontiformes, птахів, що гніздяться на островах без наземних ссавців. Ще одним підтвердженням є cf. *Itardiornis*, в якого, при порівнянні з іншими видами родини Messelornithidae, виявлено ознаки гігантизму, властивого птахам островів. Навколо островів існували акваторії із слабкою течією (на це вказують знахідки *Colymbiculus*).



Рис. 2. Реконструкція наземної палеоекосистеми еоцену Півдня Східної Європи (на прикладі ориктоценозу Ікове). 1 – *Dasornis* sp.; 2 – *Lutetodontopteryx tethyensis*; 3 – *Kievornis* sp.; 4 – *Colymbiculus udovichenkoi*; 5 – cf. *Itardiornis*; 6 – *Telluraves* indet.

Завдяки знахідці представника класу *Telluraves* indet. доведено існування деревної рослинності в наземних екосистемах, яка в еоцені була досить однотипова в усій північній півкулі і представлена паратропічними лісами без вираженої сезонності з домінуванням дубів (*Quercus*), лаврів (*Lauraceae*) та пальм (*Arecaceae*) [Axelrod D.I., 1975; Blondel J. and Mourer-Chauviré C., 1998]. На вершині трофічних пірамід знаходились птахи, з різною трофічною спеціалізацією: 1) морські пірнаючі рибоїдні птахи (*Kievornis*); 2) ширяючі птахи, що збирають здобич (ймовірно кальмарів) з поверхні моря (*Lutetodontopteryx* та *Dasornis* sp.); 3) пірнаючі птахи мілководдя (*Colymbiculus*); 4) рибоїдні птахи узбережжя (cf. *Itardiornis*).

При огляді численних матеріалів датованих часовим проміжком пізнього еоцену – середнього міоцену (41,2 – 11,6 млн. років тому), що зберігаються у фондах Національного науково-природничого музею, встановлено, що переважна більшість решток належала водним тваринам. Єдиний знайдений екземпляр кісткових решток (NMNHU-P №Av-2106; місцезнаходження Сколе, олігоцен) належав птаху, таксономічну приналежність якого встановити не можливо. Впродовж зазначеного часового проміжку в регіоні дослідження неодноразово відбувались трансгресійно-регресійні процеси [Velichko A.A. and Nechaev V.P., 2005], які унеможлилювали відносно тривале існування наземних екосистем.

Майже цілковита відсутність решток наземних хребетних підтверджує дане припущення.

**Авіфауни пізнього неогену та їх використання в палеоекологічних реконструкціях.** За результатами підрахунків індексу ротації авіфауни виявлено чотири піки ротації фауни впродовж пізнього неогену – плейстоцену (рис. 3): 1) в часи, що відповідають теріозоні MN 9 (12,3-11,2 млн. років тому); 2) в часи, що відповідають теріозоні MN 12 (8,2-7,1 млн. років тому); 3) в часи, що відповідають теріозоні MN 15 (4,2-3,6 млн. років тому); 4) в часи, що відповідають теріозонам MQR 10-5 (початок: 1,8 млн. років тому).

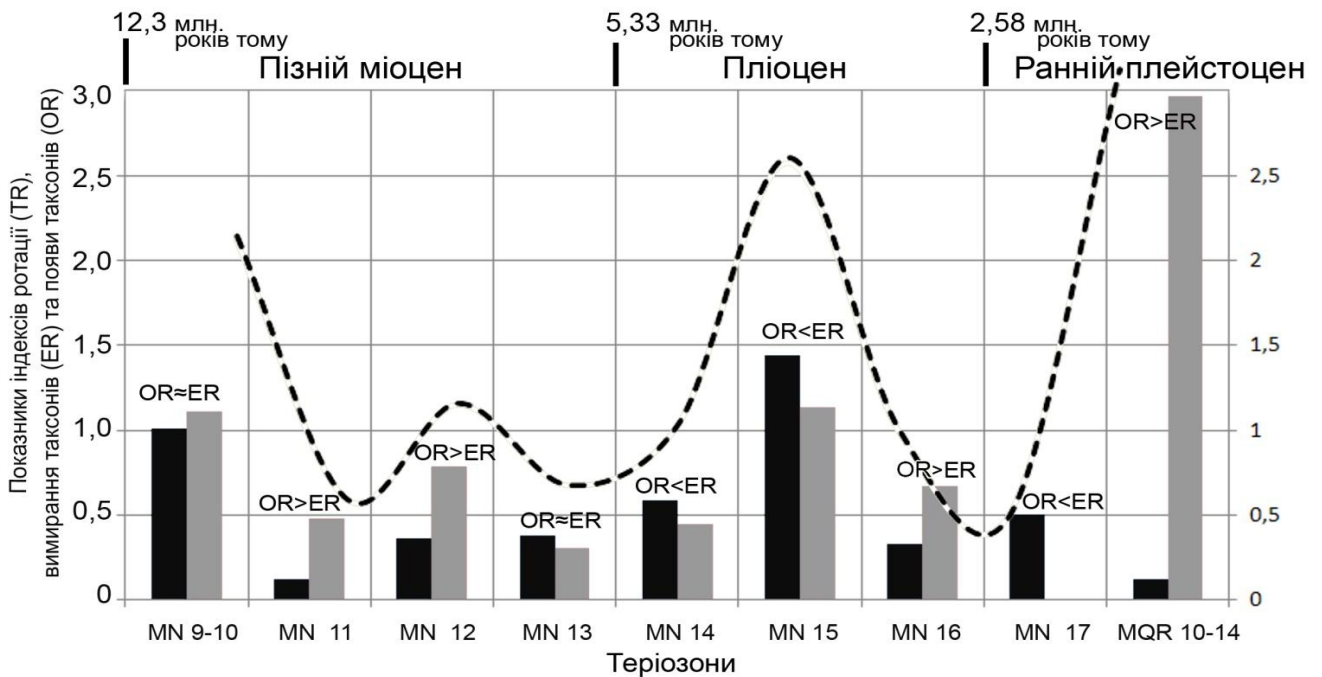


Рис. 3. Динаміка основних показників авіфауністичних комплексів впродовж пізнього кайнозою Півдня Східної Європи. Зміну показників індексу ротації фауни (TR) представлено пунктирною лінією; показники індексу появи таксонів (OR) представлено чорними стовпчиками; показники індексу вимирання таксонів (ER) представлено сірими стовпчиками. Індеси за Landini and Sorbini, 2005

За результатами досліджень було розроблено біостратиграфічну шкалу пізньокайнозойських місцезнаходжень Півдня Східної Європи із узгодженням трьох типів фауністичних комплексів: мікротеріофауни [Nesin V. and Nadachowski A., 2001], прісноводної іхтіофауни [Kovalchuk O., 2017] та авіфауни (дані автора) (табл. 1). Найбільше (десять) фауністичних комплексів виділено для дрібних ссавців. Менше (вісім) для прісноводної іхтіофауни та ще менше (чотири) для авіфауни. Зменшення кількості комплексів корелює із значенням географічних бар'єрів для кожної з груп. Популяції дрібних ссавців мають багато географічних бар'єрів. Навіть відносно короточасне ослаблення впливу бар'єру (наприклад, зменшення рівня річки на декілька десятиліть) призведе до контакту раніше ізольованих видів і ротації фаун. Хоча в геологічних масштабах часу ці

палеоекологічні зміни будуть не суттєві. Популяції прісноводних риб зазвичай менш ізольовані, особливо беручи до уваги, що багато видів спроможні витримувати перебування у солонуватих чи солоних водах. Тому ротація фаун цієї групи відбувається більш повільно, ніж у дрібних ссавців. Для птахів континенту географічних бар'єрів фактично не існує. Їх ротація відбувається найбільш повільно, відповідно до глобальних екологічних змін біосфери. Тому авіфауна є найкращим індикатором таких змін.

Таблиця 1

### Біостратиграфічна схема пізньокайнозойських місцезнаходжень Півдня Східної Європи

Епоха	Ярус	Регіојрус	Вік, млн. років	Теріозона	Фауністичний комплекс			Місцезнаходження (вказані лише ориктоценози із рештками птахів)
					Мікротеріофауна (за Nesin and Nadachowski, 2001)	Прісноводна іхтіофауна (за Kovalchuk, 2017)	Авіфауна (дані автора)	
Пліоцен	Геласій	Акчагил	1,81	17				Котловина 2
	П'яченцій		16	Хапровський	Широкинський		Чишмікіой Крижанівка-2	
	Занклій	Кіммерій	3,60	15			Обухівський	Одеські катакомби Обуховка Пеліней Лучешти Котловина 1 Етулія
			4,20	14	Кучурганський	Кучурганський		Кучурган Армавір
			5,33	13	-	Понтичний		Шкодова гора Морская-2
Верхній міоцен	Мессіній	Понт	7,10		Виноградівський			-
					Фонтанівський			-
					Черевичанський			-
	Тортон	Меотіс	8,20	12	Білкінський	Черевичанський	Черевичанський	Кишінеу Новослизаветівка3 Ільїнка Гребенники Нова Еметівка Сгорівка Черевичне 3 Білка
			8,20	11	Бериславський	Фрунзівський	Бериславський	Морозівка 2 Гребенники Тягинка Кривий Ріг
								Поповський
			9,88	10	Михайлівський	Михайлівський		-
11,0	9	Грицівський	-	Грицівський		Бужори Гриців		

Рештки деяких птахів можуть бути використані для відстеження глобальних змін вологості клімату. Наприклад, знахідки представників родини Turnicidae у відкладах, що відповідають теріозоні MN 12 (7,1-8,2 млн. років тому) свідчить про аридизацію, зменшення чисельності представників родини Coturnicini та зростання чисельності решток водоплавних і коловодних птахів у відкладах теріозони MN 14 (5,3-4,2 млн. років тому) вказує на збільшення вологості. Та найбільш зручним індикатором є дослідження товщини шкаралупи яєць страусів *Strutiolithus* sp.

Рештки шкаралупи яєць страусів досить чисельні у відкладах пізнього міоцену – раннього плейстоцену Європи та легкі у визначенні. При збільшенні вологості клімату товщина шкаралупи зростає, при аридизації навпаки – зменшується [Михайлов К.Е., 1986]. За результатами дослідження 117 решток шкаралупи яєць *Strutiolithus* sp. встановлено, що 8,2-7,1 млн. років тому та 2,6-1,8 млн. років тому клімат в регіоні був найбільш посушливим, приблизно таким як у сучасній саванній Африці (рис. 4).

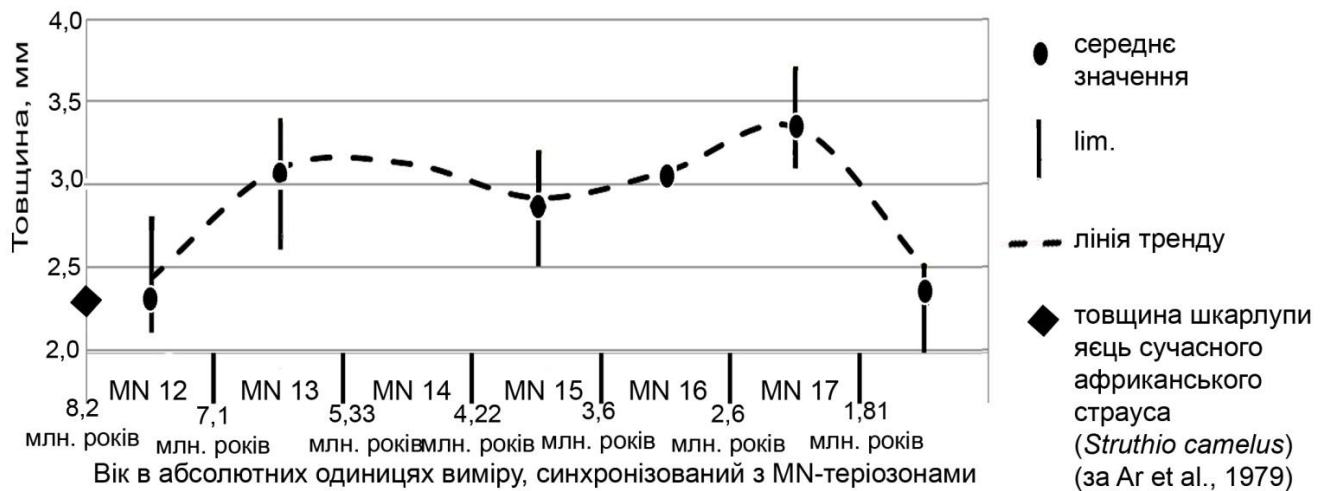


Рис. 4. Товщина шкаралупи яєць страусів *Strutiolithus* sp. в пізньому міоцені-ранньому плейстоцені Півдня Східної Європи.

Також аридизація, але менш інтенсивна, мала місце 4,2-3,6 млн. років тому назад. Отримані дані узгоджуються із результатами дослідження палеоґрунтів, теріофауни та рослинності [Медяник С.И., 1986; Сябрай С.В., 1987; Рідуш Б.Т., 2013]. Зазначені часові межі пониження вологості відповідають наведеним вище періодам початку ротації авіфауни, що вказує на вплив аридизації на процес зміни фауни.

За результатами палеоекологічної реконструкції ландшафтів, встановлено, що палеоекосистемам регіону 11,0-9,8 млн. років тому (Грицівський авіфауністичний комплекс) були притаманні водоплавні, коловодні птахи, птахи відкритих просторів та велике різноманіття денних хижих птахів (рис. 5). Остання особливість вказує, що попри теплий клімат та близькість моря, умови відрізнялись

від сучасної Середземноморської підобласті Голарктики, яка характеризується малою чисельністю хижих птахів.



Рис. 5. Реконструкція палеоекосистем Грицівського авіфауністичного комплексу (11,0-9,8 млн. років тому). 1- *Anserobranta tarabukini*; 2 – *Microcarbo lautus*; 3 – *Ardeagranda arborea*; 4 – *Grus moldavica*; 5 – *Mioporphyrula lungi*; 6 – cf. *Phasianus*; 7 – *Plioperdix* sp.; 8 – *Accipitrinae* indet.; 9 – *Buteo sarmathicus*

Наземні екосистеми даного часового проміжку були представлені як відкритими ландшафтами, так і екосистемами з деревною рослинністю. Поширені внутрішні мілкі водойми (та/або болотиста місцевість), що вказує на досить високу зволоженість, що узгоджується із даними попередніх досліджень [Рідуш Б.Т., 2013].

Наземні екосистеми Півдня Східної Європи 9,8-8,2 млн. років тому (часи Бериславського авіфауністичного комплексу) відрізняються переважанням відкритих ландшафтів, сформованих в умовах аридного клімату (рис. 6). Попри наявність птахів, що тяжіють до середніх і великих річок (орлана *Haliaeetus* cf. *H. fortis* та галагаза *Proanser major*), не виявлено решток птахів мілководдя та морських птахів.

Аналіз поширення видів Грицівського та Бериславського авіфауністичних комплексів (11,0-8,2 млн. років тому) вказує на наявність зв'язку між нею та авіфаунами інших частин Європи та Близького сходу. Виявлено спільні види птахів різної біотопічної приуроченості: водоплавних, коловодних, відкритих просторів та арбореальних ("деревних") видів. Зв'язки із авіфауною Східної Азії не виявлено.

Кліматичні умови 8,2-4,2 млн. років тому (часи Черевичанського авіфауністичного комплексу) більш вологі ніж в часи існування попереднього та

наступного комплексів. Поширені водоплавні та коловодні птахи, що тяжіють до водойм різних глибин. Попри те, що на суходолі продовжують переважати відкриті ландшафти, з'являються екосистеми із деревною рослинністю (рис. 7.).

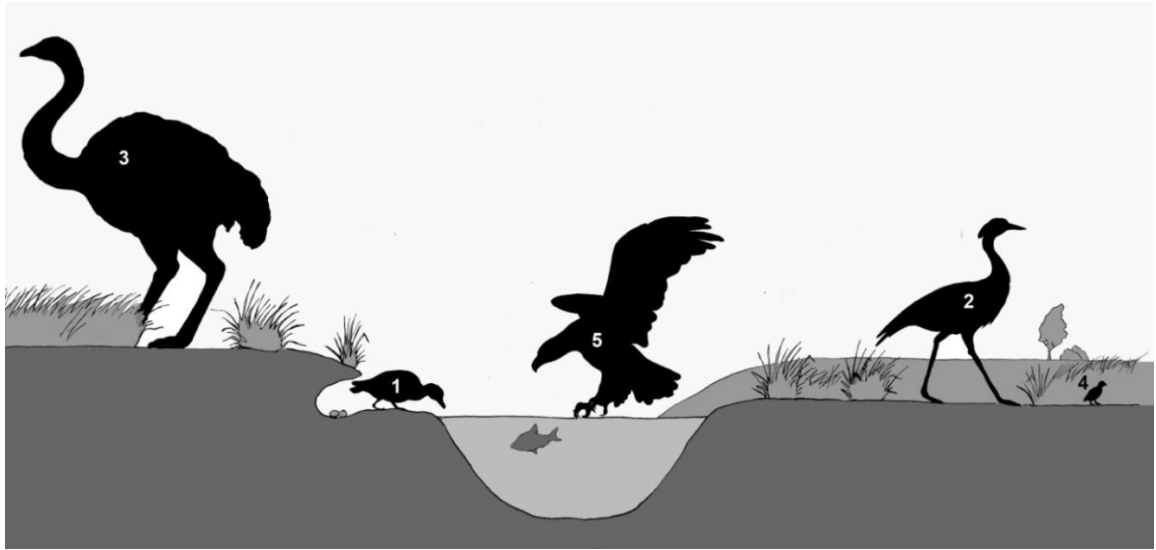


Рис. 6. Реконструкція палеоекосистем Бериславського авіфауністичного комплексу (9,8-8,2 млн. років тому). 1- *Proanser major*; 2 – *Urmiornis ukrainus*; 3 – *Struthio* sp.; 4 – *Plioperdix* sp.; 5 – *Haliaeetus* cf. *H. fortis*



Рис. 7. Реконструкція палеоекосистем Черевичанського авіфауністичного комплексу (8,2-4,2 млн. років тому). 1- *Proanser major*; 2 – *Anas kurochkini*; 3 – *Gavia moldavica*; 4 – *Gavia paradoxa*; 5 – *Podiceps miocenus*; 6 – *Pelecanus odessanus*; 7 – *Phalacrocorax longipes*; 8 – *Phalacrocorax mongolensis*; 9 – *Haematopus* sp.; 10 – *Gallinago azovica*; 11 – *Pavo bravardi*; 12 – *Pavo archiaki*; 13 – *Plioperdix pontica*; 14 – *Turnicidae* gen indet.; 15 – *Urmiornis ukrainus*; 16 – *Otis khosatzkii*; 17 – *Miootis compactus*; 18 – *Struthio* sp.; 19 – *Falco medius*; 20 – *Bubo longaevus*; 21 – *Strigidae* indet; 22 – *Miopica paradoxa*; 23 – *Picus peregrinabundus*

Авіфауна Черевичанського фауністичного комплексу зберігає зв'язок з авіфаунами інших регіонів Європи та Близького Сходу, але також виникає зв'язок з авіфауною Східної Азії. При цьому більшість зв'язків помітно на прикладі видів відкритих просторів, та, в меншій мірі водоплавних та коловодних видів. Для арбореальних видів зв'язків не виявлено.

4,2-1,81 млн. років тому (часи Обухівського кліматичного комплексу) кліматичні умови стають більш аридними. Зменшується різноманіття водоплавних та коловодних птахів (рис. 8). Найбільше різноманіття – у птахів відкритих ландшафтів, різноманіття арбореальних видів незначне. Відповідно, на суходолі домінують відкриті аридні ландшафти. Обухівський фауністичний комплекс (майже весь пліоцен; 4,2-1,81 млн. років тому) зберігає тенденцію, властиву Черевичанському комплексу: наявний зв'язок із авіфаунами східних та західних регіонів Євразії, особливо на прикладі птахів відкритих біотопів, менше на прикладі водоплавних птахів. Зв'язок між авіфаунами по арбореальним видам не виявлено.



Рис. 8. Реконструкція палеоекосистем Обухівського авіфауністичного комплексу. 1- *Anas ganii*; 2 – *Mioquerquedula* sp.; 3 – *Phalacrocorax longipes*; 4 – *Tringa numenoides*; 5 – *Leptoptilos pliocenicus*; 6 – *Pavo bravardi*; 7 – *Pavo archiaki*; 8 – *Perdix perdix*; 9 – *Perdix* sp.; 10 – *Coturnicini* indet.; 11 – *Plioperdix pontica*; 12 – *Otis khosatzkii*; 13 – *Gryzaja odessana*; 14 – *Tetrax paratetrax*; 15 – *Struthio* sp.; 16 – *Aegipus tugarinovi*; 17 – *Circaetus* cf. *C. rhodopensis*; 18 – *Asio pygmaeus*; 19 – *Strigidae* indet.; 20 – *Bubo longaevus*; 21 – *Miopica paradoxa*; 22 – *Falco umanskajae*

Наведені дані вказують на те що, в пізньому міоцені зв'язки авіфауни Півдня Східної Європи обмежувались переважно Європою та Близьким Сходом. З другої половини тортонського віку і до кінця гелазійського віку плейстоцену (8,2-1,8 млн. років тому) в Євразії сформувалось досить однорідне різноманіття птахів відкритих просторів. Водночас зник зв'язок арбореальних видів. Це вказує, що в зазначені часи посушливі відкриті ландшафти простягались вздовж всієї Євразії.

Біогеоценози із деревами займали відносно незначні площі та були ізольовані один від одного.

**Формування сучасної авіфауни Півдня Східної Європи та осциляції ареалів під впливом глобальних кліматичних змін.** На початку плейстоцену у відкладах Півдня Східної Європи починають з'являтися рештки рецентних видів. В часи, що відповідають теріозонам MQR 10-5, мала місце інтенсивна ротація фаун із збільшенням кількості рецентних видів. З часів ліхвінського міжльодовиков'я в регіоні знаходять виключно рецентні види птахів (рис. 9). Авіфауністичний комплекс, що сформувався на зміну Обухівському комплексу, існує до сьогодні.

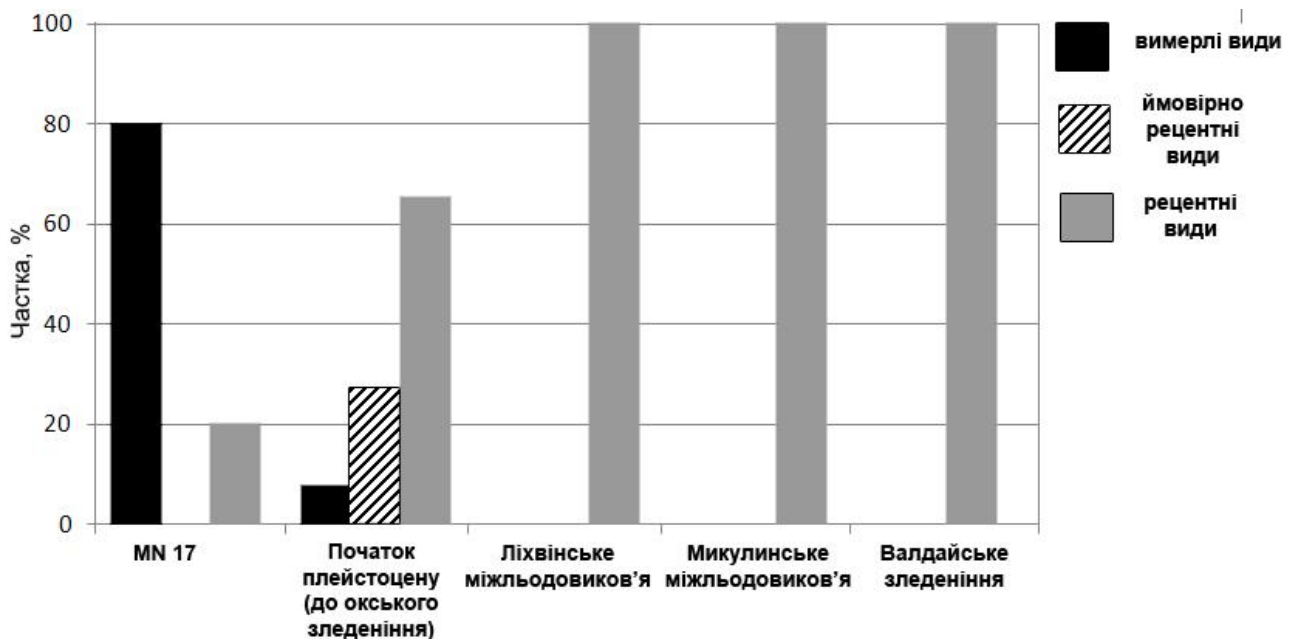


Рис. 9. Частка решток вимерлих та рецентних видів птахів у плейстоценових відкладах Півдня Східної Європи.

На кінець плейстоцену (11,8 тис. років тому) в палеонтологічному літописі території України представлено 107 видів, тобто 25% від сучасної авіфауни держави. Найбільш інтенсивно авіфауна поповнювалась в ранньому голоцені 11,8-8,4 тис. років тому. Індекс появи видів в ці часи сягає показників від 85 до 113 (рис. 10). В атлантичний період (8,4-4,6 тис. років тому) індексу появи видів не досягає 21, тобто зменшується в 4-5 разів у порівнянні із попередніми часовими проміжками голоцену. В подальшому (4,6 тис. років тому – наші дні) індекс появи видів піднімається до 50-59.

Зміни в складі авіфауни були не лише кількісними, але й якісними. Представленість видів різних екологічних груп в пізньому плейстоцені – голоцені (70 тис. років тому – 1850 р. н.е.) суттєво змінювалась (рис. 11.). Серед змін відмітимо зменшення чисельності наземних птахів відкритих холодних ландшафтів: 70-11,8 тис. років тому їх відносна чисельність перевищує 12%,

впродовж голоцену показник зменшується до 1-3%. Також в голоцені зменшилась чисельність птахів рідколісся з 12-13% на початку епохи до 1-6% в другій половині епохи.

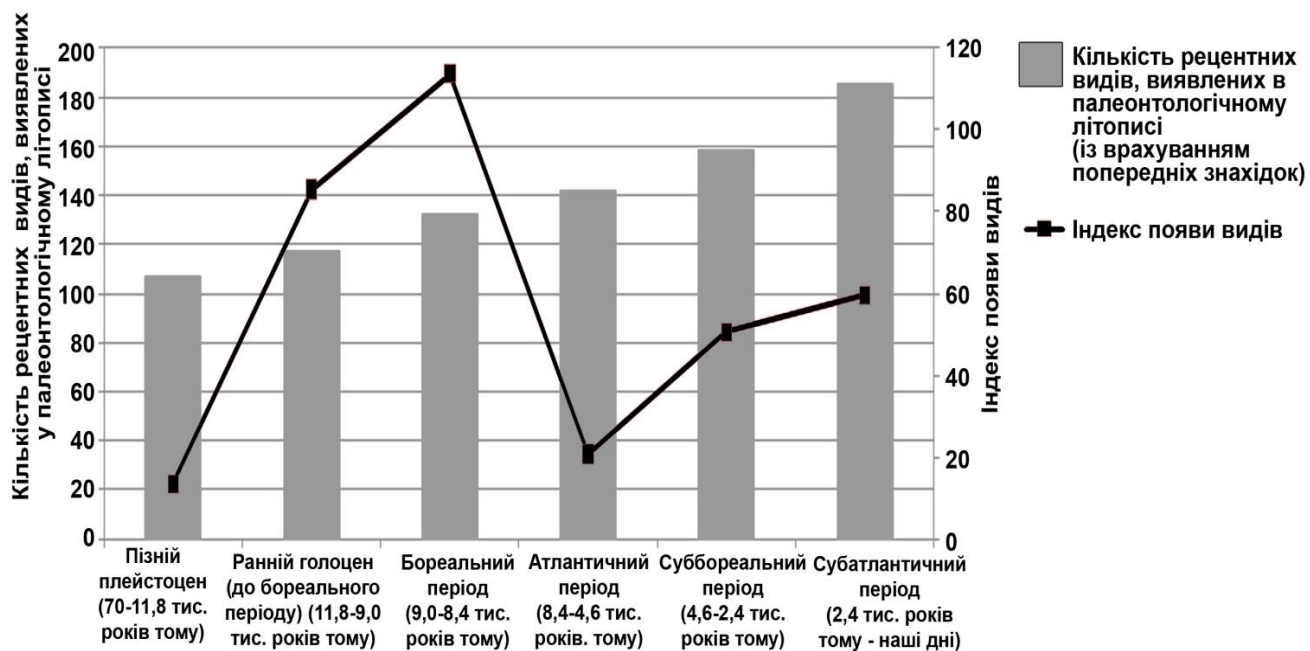


Рис. 10. Формування сучасного авіфауністичного комплексу Півдня Східної Європи

Та найбільш суттєвою зміною є зростання частки убіквістів, починаючи з атлантичного періоду. В пізньому плейстоцені-ранньому голоцені (70-8,4 тис. років тому) убіквісти становлять трохи більше половини (52-58%). В атлантичному періоді їх частка зростає майже до 87%. В подальшому частка убіквістів залишається високою: 83-89%, лише в часи Римського кліматичного оптимуму (3 ст. до н.е.-3 ст. н.е.) зменшуючись до 67%. Одночасно із збільшенням чисельності убіквістів зменшується різноманіття і вирівняність авіфауни регіону, що помітно по зменшенню індексу Шеннона.

Для періодів, коли виявлено пониження індексу Шеннона відмічено збільшення чисельності убіквістів. Ці два результати узгоджуються між собою, оскільки пониження видового різноманіття та вирівняності фауни зазвичай має місце в екосистемах, що перебувають на серіальній стадії сукцесії. Убіквісти, як види пластичні до змін середовища, менш чутливі до сукцесійних перетворень, ніж види адаптовані до певного біотопу. На підставі цього робимо висновок, що впродовж пізнього плейстоцену-голоцену на півдні Східної Європи наземні екосистеми на серіальній стадії сукцесії були найбільш поширені 8,4-2,4 та 1,65-0,7 тис. років тому.

Для перевірки результатів додатково проаналізовано знахідки тетерука і глушця у відкладах пізнього плейстоцену-голоцену. Поширення тетерука приурочене до лісових екосистем, із великою кількістю берези, тоді як поширення глушця пов'язане із площею ялинових лісових екосистем [Потапов Р.Л., 1985].

Береза та ялина чисельні в лісах, що знаходяться на різних стадіях сукцесійних перетворень: береза переважає в біогеоценозах на серіальній стадії сукцесії, ялина – в лісових екосистемах, що перебувають на стадії клімаксу [Восточноевропейские леса..., 2004]. Тому знахідки тетерука і глушця є індикаторами розповсюдження лісових екосистем на зазначених сукцесійних стадіях. Для порівняння поширення тетерука і глушця із сучасним поширенням створено карту сучасних зустрічей. Використано дані про зустріч видів, що наведені в науковій літературі, із періодичних видань для мисливців кінця 19-початку 20 ст., а також дані з форм №2-ТП (мисливство) за 2008-2014 рр.

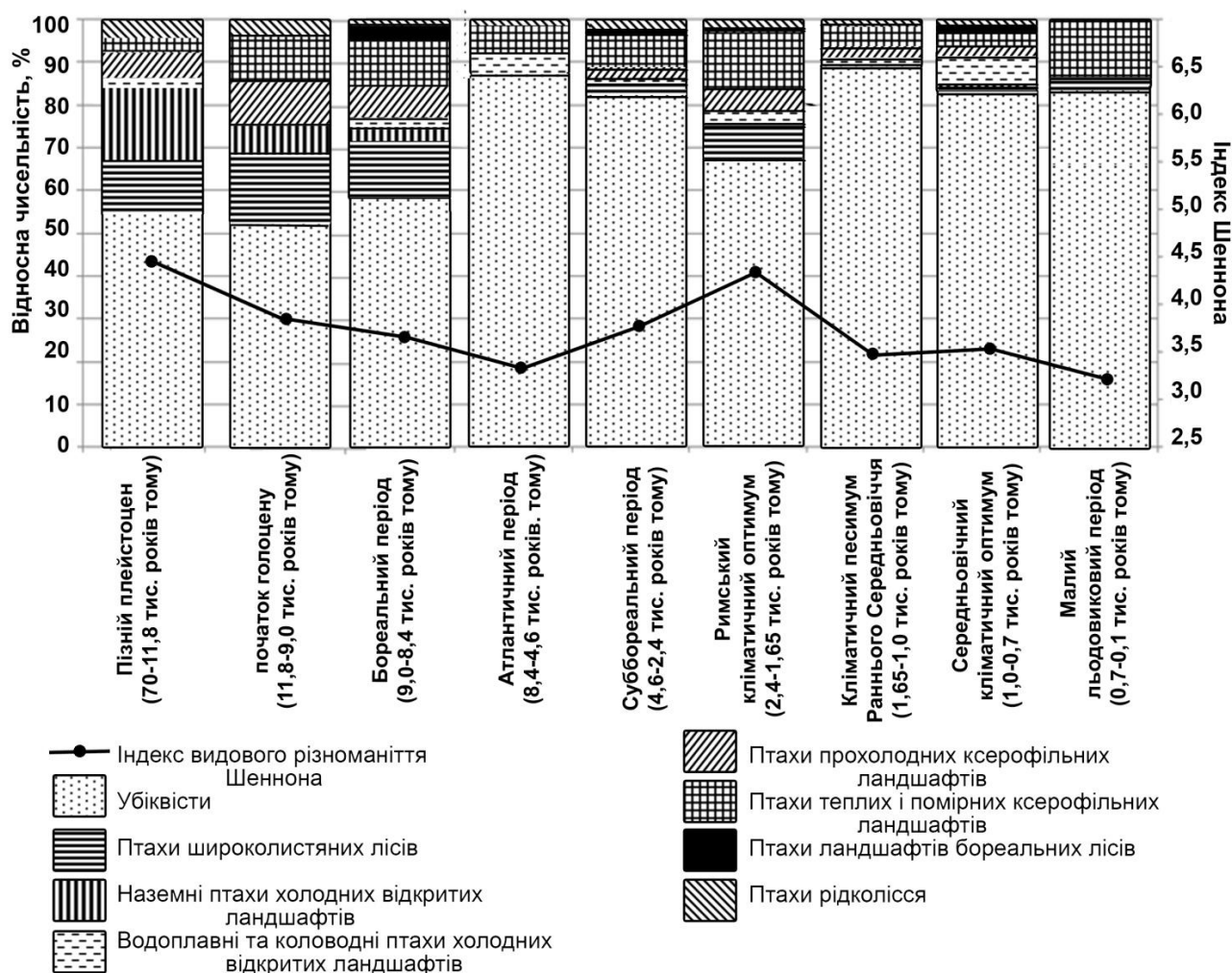


Рис. 11. Представленість видів різних екологічних груп в палеонтологічному літописі пізнього плейстоцену – голоцену Півдня Східної Європи

Встановлено, що тетерук з'являється на півдні Східної Європи в часи валдайського зледеніння, приблизно 30,0 - 11,8 тис. років тому. Місця знахідок (рис. 12) розташовані на далекій відстані один від одного, але неподалік плейстоценових рефугіумів: Карпат, Середньоруської височини та Кримських гір. Це вказує на велику роль рефугіумів у збереженні цього виду і водночас на наявність в них берези.

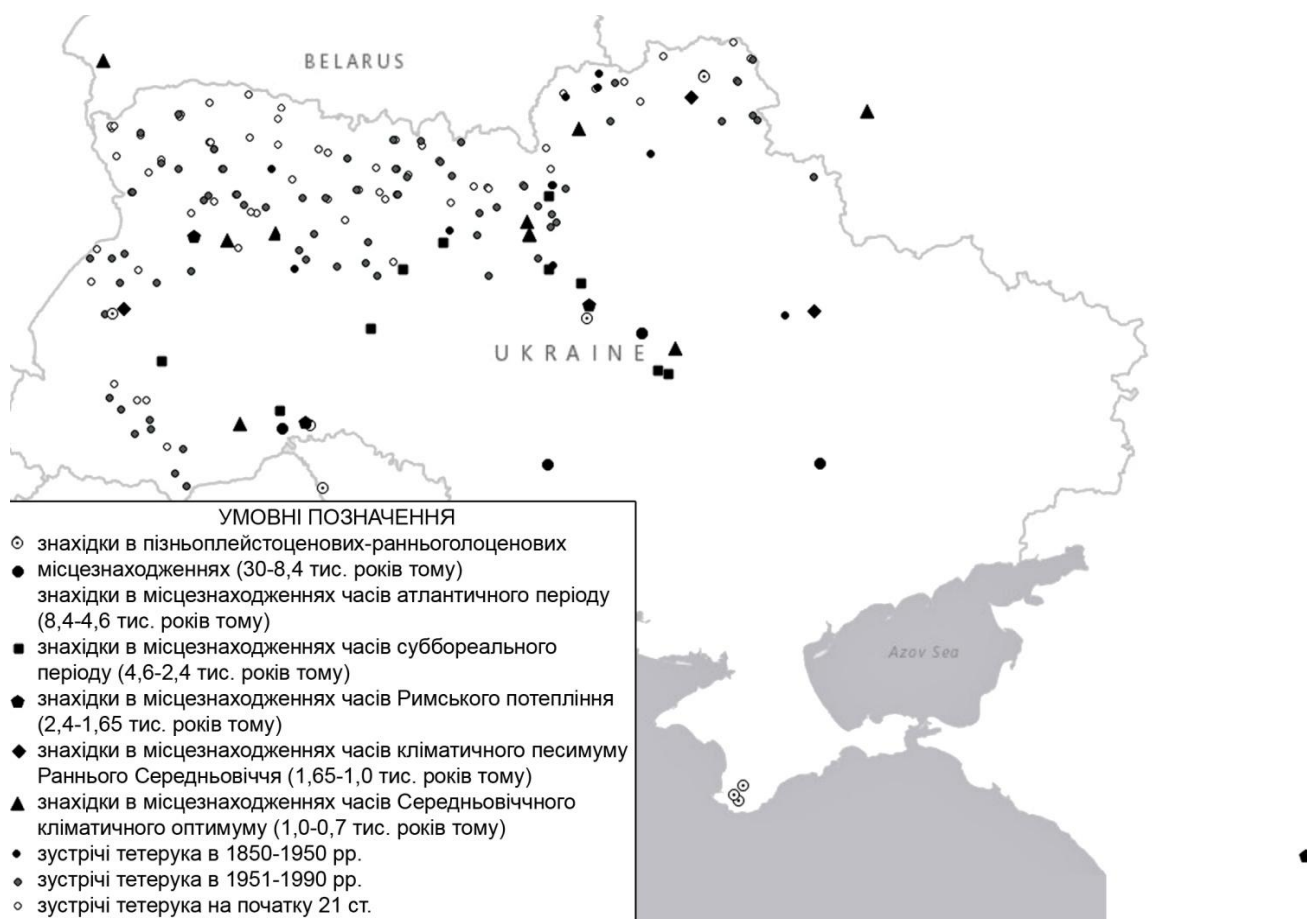


Рис. 12. Знахідки тетерука в пізньому плейстоцені – голоцені у порівнянні із сучасним поширенням

В часи атлантичного періоду, найбільш теплого і волого періоду голоцену, тетерук широко розповсюджений на півдні Східної Європи. Найбільш південні знахідки виявлені на  $48^{\circ}$  пн. ш., що значно нижче його ареалу в 19-21 ст. Збільшення поширення тетерука в часи атлантичного періоду узгоджується із сформульованим раніше припущенням про поширення в цей час біогеоценозів на серіальній стадії сукцесії. В суббореальний період помітне переміщення знахідок тетерука в північному напрямку, навіть вздовж Дніпра найбільш південні знахідки птахів знаходяться на широті  $49^{\circ}$  пн. ш. Тенденція зменшення ареалу продовжується в часи Римського кліматичного оптимуму, вздовж Дніпра найбільш південна точка розташована на широті  $49,75^{\circ}$  пн. ш. На решті території місця знахідок знаходяться в межах сучасного ареалу.

Привертає увагу знахідка тетерука на північному передгір'ї Великого Кавказу. З античних джерел відомо про існування в минулому великого лісу, що розпочинався з дельти Дніпра. Східна межа лісу на сьогодні не встановлена, проте знахідка тетерука в Передкавказзі дає підстави припускати, що територія лісу сягала на схід на сотні кілометрів. В часи кліматичного песимуму Раннього Середньовіччя, на відміну від попередніх періодів, не помітно скорочення ареалу тетерука, що також узгоджується із наведеними вище даними про те що пік

клімаксу припадав на часи Римського потепління. Найбільш південні точки знахідок знаходяться  $49,7^{\circ}$  пн. ш., і наявні навіть на Лівобережній Україні. Слід відмітити, знахідку в місцезнаходженні Кантемирівка. Вона географічно близька до повідомлення про наявність тетерука під Полтавою на межі 19-20 ст. [Гавриленко Н.И., 1929]. Найближчі знахідки та повідомлення про місця зустрічі розташовані на значній віддалі. Ймовірно в регіоні впродовж раннього Середньовіччя – початку 20 ст. існувала острівна популяція тетеруків. В подальшому вид зустрічається приблизно в межах сучасного ареалу, але стає вкрай рідкісним в часи Малого Льодовикового періоду, що також відповідає отриманим раніше результатам про зменшення площі лісових екосистем на серіальній стадії сукцесії 0,7-0,1 тис. років тому.

Дані про знахідки глушця більш рідкісні, тому їх використано лише як допоміжні. Попри їх меншу чисельність, можна стверджувати, що глушець на території Півдня Східної Європи з'являється значно пізніше, ніж тетерук. Найбільш древні знахідки в регіоні датовані суббореальним періодом (4,6-2,4 тис. років тому), тобто на декілька десятків тисячоліть пізніше ніж тетерука. Це узгоджується із твердженням про роль цих видів, як індикаторів лісів на різних стадіях сукцесій. Після тривалої відсутності лісів в часи пізнього плейстоцену [Tyrberg T., 1998] очевидно, що заліснення регіону починається із лісів на стадіях сукцесійних процесів, свідченням чого є поширення тетерука. Значно пізніше, після активної сукцесії в часи атлантичного періоду, лісові екосистеми досягають клімаксу, свідченням чого є поява глушця (рис. 13).

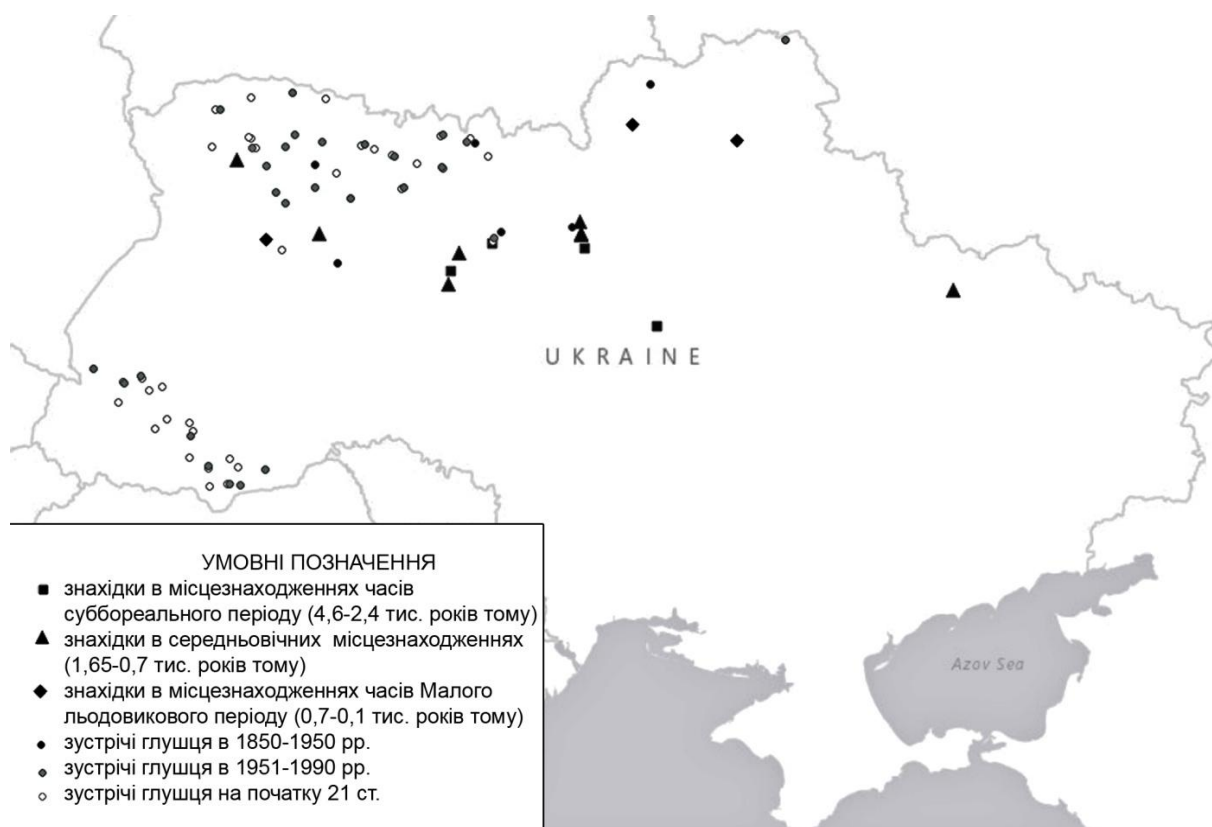


Рис. 13. Знахідки глушця в голоцені у порівнянні із сучасним поширенням

Найбільш ранні місця знахідок виду виходять за межі сучасного ареалу, найбільш південна знахідка розташована на 49,6° пн. ш. До кінця Середньовічного кліматичного оптимуму відбувається поступове скорочення поширення виду до сучасних меж. Виняток становить знахідка 11-12 ст. н.е. в околицях сучасного Харкова. Ймовірно в цей час ялинові ліси, чисельні в пізньому голоцені на території Курської та Белгородської областей [Смирнова О.В., 2004] досягли території Харківської області. Малий Льодовиковий період – єдиний, коли знахідки глушця стають більш чисельними за тетерука. Це узгоджується із наведеним вище твердженням про зменшення площі лісових екосистем на серіальній стадії сукцесії 0,7-0,1 тис. років тому.

Наведені дані узгоджуються із основними положеннями "climax pattern theory" Уїттекера [Whittaker R.H., 1951; Whittaker R.H., 1953] і не можуть бути узгоджені із твердженнями інших теорій клімаксу (моноклімаксу; поліклімаксу; полікліматичного клімаксу та "site climax theory").

Виявлено сильну та середню позитивну кореляцію між динамікою відносної чисельності деяких видів. В усіх випадках позитивна кореляція не обмежується парою видів, а охоплює групи видів, близьких за деякими екологічними характеристиками. Однією з таких груп є "група качок", до якої належать *Mareca penelope* (L., 1758), *Mareca strepera*, *Spatula querquedula* (L., 1758), *Anas crecca* L., 1758, *Anas acuta* L., 1758, *Netta rufina*, *Aythya marila* (L., 1761), *Aythya ferina* (L., 1758), *Vuscophala clangula* (коефіцієнт кореляції за Пірсоном для динаміки відносної чисельності в межах групи від 0,79 до 0,99), екологічна близькість яких очевидна. Інша група - "група птахів островів", до якої належать *Ardea cinerea* L., 1758, *Fulica atra*, *Vanellus vanellus* L., 1758, *Haematopus ostralegus* L., 1758, *Sterna hirundo* L., 1758, *Pelecanus onocrotalus*, *Pelecanus crispus* (коефіцієнт кореляції в межах групи – від 0,55 до 0,94), тобто коловодні і водоплавні види, які при виборі місця гніздування віддають перевагу ділянкам, що не сполучаються з основним масивом суходолу. До "групи рибоїдних видів" належать *Clangula hyemalis* (L., 1758), *Gavia arctica* (L., 1758), *Haliaeetus albicilla* та *Puffinus puffinus* (Brünnich, 1764) (коефіцієнт кореляції в межах групи від 0,7 до 0,99), яких об'єднує близькість в трофічній спеціалізації. До "групи синантропних видів" належать *Ciconia ciconia* (L., 1758), *Falco tinnunculus* L., 1758, *Corvus frugilegus* L., 1758, *Galerida cristata* (L., 1758) (коефіцієнт кореляції в межах групи від 0,48 до 0,88), трофічна спеціалізація яких різниться, проте їх об'єднує висока здатність до синантропізації. Також виявлено сильну кореляцію в межах видів ксерофітних ландшафтів, проте цей результат в значній мірі повторює дані наведені вище (рис. 11). Слід відмітити, що не виявлено жодної пари видів, у яких відмічено сильну або середню негативну кореляцію. Це вказує на те, що міжвидова конкуренція не відіграє суттєвої ролі в поширенні птахів Півдня Східної Європи.

Для кожної із вказаних груп властиві свої особливості динаміки чисельності впродовж голоцену. Так, для "групи качок" помітні піки чисельності в найбільш теплі періоди: атлантичний період та Середньовічний кліматичний оптимум

(рис. 14). Це може бути зумовлене сприятливими умовами під час зимівлі, які вкрай важливі для цих птахів [Пшеничний С.В., 2010].

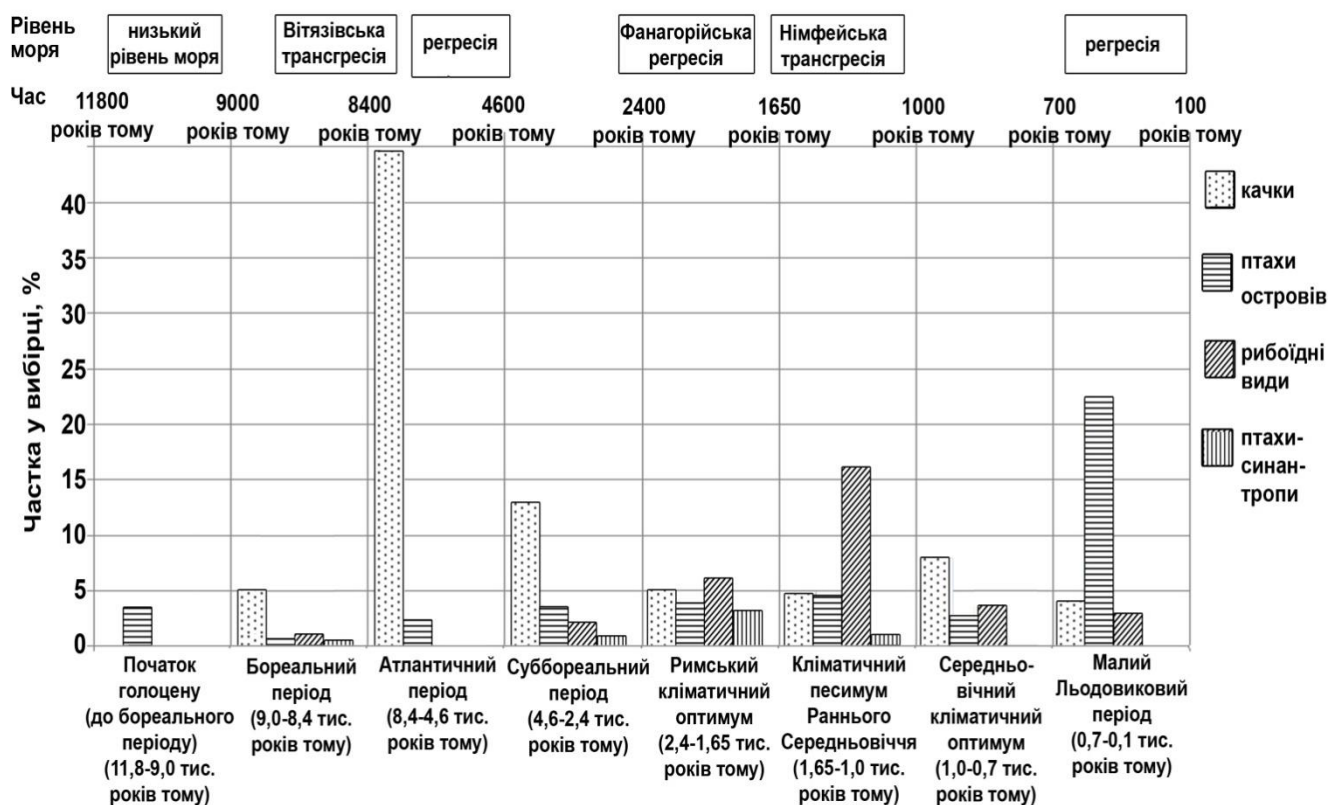


Рис. 14. Динаміка чисельності деяких екологічних груп птахів у голоцені та її синхронізація із трансгресійно-регресійними процесами (коефіцієнт кореляції Пірсона показників динаміки чисельності видів у межах кожної з груп від 0,48 до 0,98)

Для груп "птахів островів" та "рибоїдних видів" динаміка чисельності синхронізована із зміною рівня моря. При цьому чисельність "птахів островів" зростає в періоди низького рівня моря: на початку голоцену, в часи фанагорійської регресії (пік: 8-7 ст. до н.е.) та часи Малеого льодовикового періоду. За пониженого рівня вздовж узбережжя утворюються острови, що сприяє успішності гніздування цих видів. При підвищенні рівня моря чисельність навпаки зменшувалась, що помітно і в наші дні при аналізі впливу побудови водосховищ на чисельність птахів цієї групи [Губкин А.А., 1984; Клестов Н.Л., 1988; Кошелєв А.И., 1989; Грищенко В.М., 2003 та інші].

Чисельність представників "групи рибоїдних птахів" зростає в часи підвищення рівня моря, особливо в часи німфейської трансгресії (пік: 6-7 ст. н.е.), коли рівень моря досягнув максимальних показників за останні 10 тисячоліть. При підвищенні рівня моря, зростає площа мілководдя, що сприяє збільшенню чисельності риби – кормової бази птахів даної групи. Лише для "синантропних видів" виявлено динаміку, що синхронізована не з глобальними змінами довкілля, а людською діяльністю. Чисельність цих птахів максимальна 2,4-1,65 тис. років

тому, тобто в період зростання кількості населених пунктів (як античних колоній вздовж Чорноморського узбережжя, так і поселень племен в материковій частині регіону). Із наукової літератури відомо чимало прикладів сучасного антропогенного впливу на зменшення поширення птахів. Проте в минулому людська діяльність не відіграла помітного значення в скороченні чисельності.

**Ретроспективний аналіз чисельності видів, занесених до Червоної книги України** (далі: ЧКУ). Як було показано вище, впродовж голоцену поширення різних видів змінювалось у значних межах вслід за кліматичними змінами. Цей факт необхідно враховувати при дослідженні рідкісних видів птахів, особливо при плануванні заходів з реінтродукції або збільшення чисельності. Можливо, для деяких видів низька чисельність є природною властивістю, а не наслідком антропогенного впливу. Для аналізу виділено наступні групи видів негоробиних птахів: пелікани (рід *Pelecanus*), баклани (рід *Phalacrocorax*); лебеді (рід *Cygnus*); гуси (роди *Anser* та *Rufibrenta*); галагази (рід *Tadorna*); річкові качки (рід *Anas*); норцеві качки (роди *Netta* та *Aythya*); морські качки (роди *Vicephala*, *Mergus* та *Somateria*); журавлі (роди *Grus* та *Antropoides*); дрохвові (роди *Tetrax* та *Otis*). Вибір зумовлено тим, що ці групи завжди цікавили людей як об'єкти полювання [Serjantson D., 2009] і є відносно крупними, тобто ймовірність збереження решток досить висока. Для ретроспективного аналізу чисельності проведено порівняння відносної чисельності решток видів із ЧКУ із аналогічним показником філогенетично та екологічно близьких видів.

На території України мешкає три види роду *Phalacrocorax*, із яких два (малий баклан (*P. pygmaeus* Pallas, 1773) та чубатий баклан (*P. aristotelis* L., 1761)) занесені до ЧКУ. Проте в остеoarхеологічному матеріалі звичайними є рештки лише великого баклана (*P. carbo*), які у значній кількості знайдені в поселеннях від неоліту до Середньовіччя. При чому, подекуди частка баклана сягає 10% від загальної кількості знахідок всіх диких видів птахів у кухонних рештках. Тоді як знахідки інших видів бакланів вкрай рідкісні: знайдено одну кістку чубатого баклану, малий баклан у викопних рештках не виявлений. На підставі цього припускаємо, що для північного Причорномор'я є природною чисельність малого та чубатого бакланів, яка суттєво нижча за чисельність баклана великого.

Єдиним видом роду *Anser*, включеним до ЧКУ є гуска мала (*Anser erythropus* L., 1758). Рештки цього виду нечисельні: відомо по одній кістці з античних і середньовічних шарів. Водночас гуси є однією із найбільш чисельних груп птахів, добутих на полюванні, їх частка подекуди сягає 30% від загальної кількості решток диких птахів. Рідкісність знахідок гуски малої свідчить, що чисельність цього виду на території України завжди поступалась чисельності інших видів гусей. Червоновола казарка (*Branta ruficollis* Pallas, 1769) до 1950-х була рідкісним залітним видом на території України [Лысенко В.И., 1991], згодом її чисельність суттєво зросла. Зооархеологічні дані вказують, що в минулому цей вид не був рідкісним. Рештки щонайменше п'яти особин виявлено у різновікових шарах голоцену: Римського кліматичного оптимуму та Середньовічного кліматичного оптимуму. Всі піки чисельності (включно із сучасним) припадають на теплі

періоди, отже потепління сприяє підвищенню чисельності цього виду на півдні Східної Європи.

Із представлених у фауні України трьох видів роду *Cygnus* до переліку ЧКУ внесено лебедя малого (*C. bewickii* Yarrell, 1830). Його рештки відсутні в зооархеологічних матеріалах. Рештки двох інших видів (*C. olor* (Gmelin, 1789) та *C. cygnus* (L., 1758)) досить чисельні і виявлені в багатьох місцезнаходженнях. Отже, не лише в наші дні, але і в минулому, чисельність цього виду була суттєво нижчою, ніж інших лебедів.

Рід *Tadorna* в фауні України представлений двома видами: галагазом (*T. tadorna* (L., 1758)) та занесеним до ЧКУ огарем (*T. ferruginea*). Останній є досить рідкісним видом на території нашої держави, його чисельність в наші дні не перевищує 340-360 пар [Червона книга України, 2009]. Тоді як серед археологічних матеріалів частота зустрічі цього виду співставима з багатьма іншими качками, і навіть більш чисельна ніж знахідки галагаза. Рештки огаря виявлено за межами сучасного ареалу, зокрема в поселенні Воїнь (49° 19' пн. ш.) та на території Курзької області. Отже в минулому це був звичайний вид, чисельність та поширення якого впродовж останніх століть суттєво зменшились.

З великого різноманіття річкових качок до ЧКУ занесено лише нерозня (*Mareca strepera*). Частота знахідок нерозня співставима із частотою знахідок інших видів, за виключенням крижня (рис. 15).

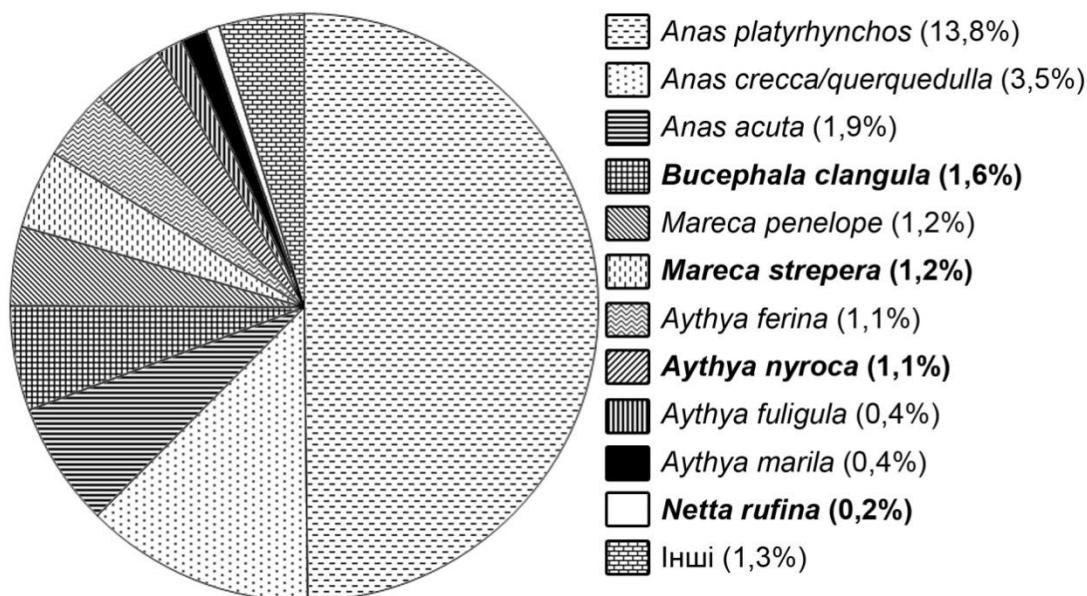


Рис. 15. Відносна чисельність качок у зооархеологічних знахідках голоцену Півдня Східної Європи. Види із списків Червоної книги України (2009) виділено жирним шрифтом. В дужках наведено чисельність від загальної кількості виявлених птахів голоцену

Рештки нерозня наявні не лише в місцезнаходженнях із великою вибіркою, але навіть таких, з яких відомо лише декілька кісток. Отже, протягом голоцену цей

вид був звичайною мисливською здобиччю, частота знахідок якого співставима з більшістю видів інших річкових качок. Відповідно, чисельність нерозня в наші дні суттєво нижча за природну. Із морських качок до списку ЧКУ внесено: гоголя (*Bucephala clangula*), одного із трьох видів роду крех (*Mergus*) – креха середнього (*M. serrator*) та єдиний вид роду *Somateria* в фауні – гагу (*S. mollissima*). Серед археологічних знахідок рештки гоголя, також зустрічаються значно частіше їх виявлено в десятках місцезнаходжень. Рештки креха середнього представлені лише однією особиною, знайденою в Херсонесі, гага в голоцені взагалі не виявлена. Обидва види норцевих качок, що наявні в переліку ЧКУ: чернь білоока (*Aythya nyroca*) та чернь червонодзьоба (*Netta rufina*) в археологічних матеріалах зустрічаються значно рідше, ніж інші птахи цієї групи (*A. fuligula*, *A. ferina* та *A. marila*). Їх чисельність завжди поступалась чисельності близьких видів. Але немає сумніву, що сучасна чисельність популяцій цих видів суттєво нижча, ніж у минулому. Згідно даних, наведених в ЧКУ, сьогодні чисельність гніздової популяції черні червонодзьобої на території України коливається в межах 150-550 пар в приморських регіонах. На тлі такої низької чисельності, знахідки решток в десяти голоценових місцезнаходженнях вказують, що в минулому ці види були більш чисельними і розповсюдженими.

У видових списках фауни України три види журавлів: рідкісний залітний вид журавель білий (*Grus leucogeranus*) та занесені до ЧКУ журавель сірий (*G. grus*) і журавель степовий (*Antropoides virgo*). Журавель сірий чисельний в мисливській здобичі. Починаючи з атлантичного періоду, зростає кількість знахідок журавля серед остеoarхеологічних матеріалів, сягаючи в деяких місцезнаходженнях 12% від загальної кількості решток диких видів птахів. Тому немає сумнівів, що сучасна чисельність даного виду суттєво нижча, за ту що була в минулому. Із степовим журавлем ситуація протилежна. Знайдено рештки лише в декількох античних колоніях Північного Причорномор'я, тому навряд чи цей вид мав високу чисельність або широке розповсюдження.

Рештки дрохви (*Otis tarda*) досить чисельні в зооархеологічних матеріалах, на відміну від іншого представника родини дрохвові – хохітви (*Tetrax tetrax*). Проте частота зустрічі дрохви у місцезнаходженнях різного віку суттєво різниться (рис. 16). Якщо дрохва є звичайною, або навіть масовою серед решток в сухі періоди: бореальний, суббореальний та песимум Раннього Середньовіччя, то в теплі, вологі періоди (атлантик, Римський кліматичний оптимум, Середньовічне потепління) її частка помітно менше. Для Римського кліматичного оптимуму пониження не таке помітне, у зв'язку з тим, що багато місцезнаходжень цього періоду знаходяться в Причорномор'ї – регіоні типовому для дрохви. Але навіть при цьому частка дрохви нижче, ніж в часи песимуму Раннього Середньовіччя, багато місцезнаходжень якого віддалені від степової зони. В часи Середньовічного потепління дрохва стає вкрай рідкісною: знайдено лише рештки двох особин (з 508 врахованих особин птахів), ймовірно 10-13 ст. н.е. були періодом природного спаду чисельності дрохви. Це припущення корелює із даними аналізу мисливської здобичі в інших регіонах. На території Середнього Поволжя, серед решток 10 -

першої половини 13 ст. не виявлено дрохви. Водночас її рештки звичайні серед матеріалів більш пізніх та більш ранніх часів [Аскеев И.В. и др., 2013].

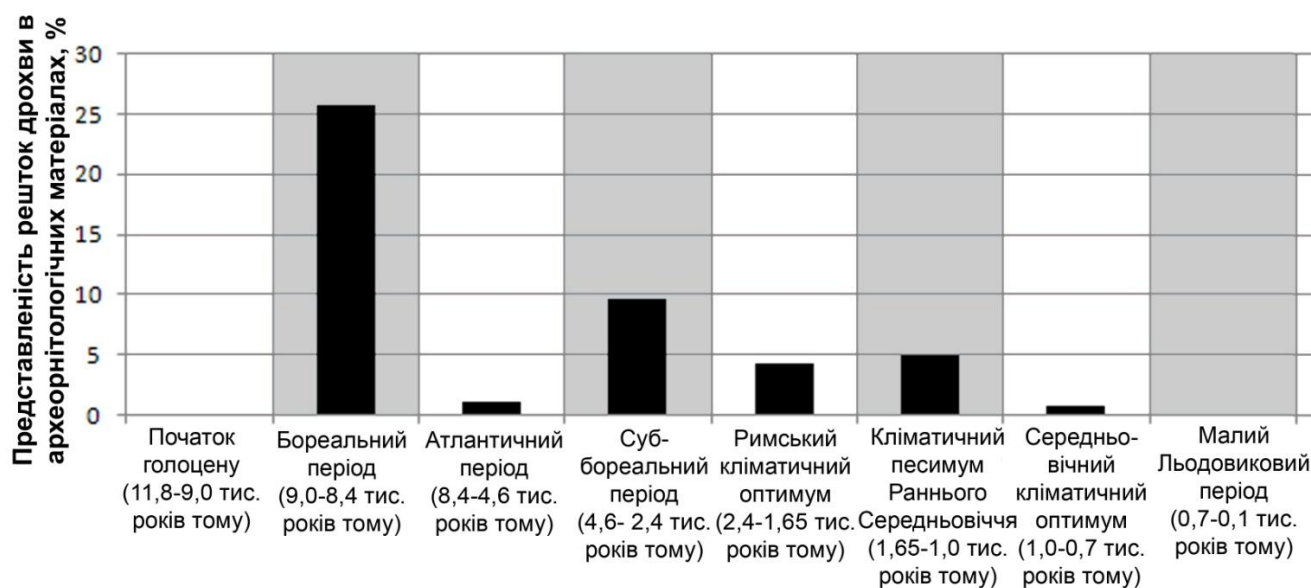


Рис. 16. Чисельність дрохви у відносно теплі (виділені білим) та відносно прохолодні (виділено сірим) періоди голоцену

Рештки хижих птахів відносно рідкісні, оскільки ці птахи не були основними об'єктами полювання. Завдяки цьому ретроспективний аналіз їх поширення на опрацьованих матеріалах не можливий. Виняток становить орлан-білохвіст. Попри те, що цей вид не є мисливським або ловчим видом, його рештки доволі численні і виявлені в 19 голоценових місцезнаходженнях. Відповідно, в минулому чисельність орлана-білохвоста була високою.

**Палеоекологічна шкала еоцену-голоцену Півдня Східної Європи.** За результатами дослідження авіфаун кайнозойської ери Півдня Східної Європи розроблено палеоекологічну шкалу регіону (табл. 2). На відміну від геохронологічної (стратиграфічної) шкали, першочерговим завданням якої є відносне датування геологічних розрізів, палеоекологічна шкала відображає зміни довкілля в геологічному минулому. При розчленуванні використано назви геохронологічних підрозділів: епоха, вік, фаза (послідовність із зменшенням рангу підрозділу). За основу прийнято ранг віку. Цей ранг відповідає часу існування авіфауністичного комплексу. Якщо видовий склад авіфауністичних комплексів двох віків подібний більш ніж 25%, в такому випадку розглядаємо їх в складі однієї епохи. Якщо в межах одного авіфауністичного комплексу виявлено якісні зміни, часові проміжки синхронізовані із змінами розглядаємо як окремі фази одного віку. Назви епох запропоновані за назвами епох геохронологічної шкали. Назви віків запропоновані за назвами типових місцезнаходжень певного комплексу. Назви фаз запропоновані за назвами кліматичних етапів плейстоцену - голоцену.

## Палеоекологічна шкала Півдня Східної Європи

Вік *	Епоха	Вік	Фаза	Палеоекологічні особливості Півдня Східної Європи
47800	Середньо-еоценова	Іківський	-	Наземні палеоекосистеми регіону представлені островами розташованими в епіконтинентальному морі на значній віддалі від материка. Острова порослі деревною рослинністю, наземні ссавці відсутні. На вершині трофічних пірамід птахи.
41200	Пізньюеоценово-ранньоміоценова	Сколівський	-	В регіоні відбуваються постійні трансгресійно-регресійні процеси, які унеможливають існування стійких наземних екосистем.
11000		Грицівський	-	В регіоні сформувались стійкі наземні континентальні екосистеми, які представлені лісовими та болотними ландшафтами. Клімат теплий і вологий, ймовірно, близький до субтропічного.
9800	Пізньюміоценово-пліоценова	Бериславський	-	Від Західної Європи до Близького Сходу переважають сухі, теплі, відкриті ландшафти.
8200		Черевичанський	-	На значній частині Євразії переважають сухі відкриті ландшафти, але рівень зволоженості вище, ніж в попередній вік. Лісові біотопи локалізовані. Поява видів переважає над вимиранням.
4200		Обухівський	-	На початку відбулась аридизація, але в ландшафтах збереглась деревна рослинність. Як в попередній вік переважають відкриті ландшафти. Від попереднього вік відрізняється меншою чисельністю водоплавних птахів та переважанням вимирання над появою видів.
1810	Четвертинна	Ольвійський	Преокська	Умови посушливі, теплі або помірні. Переважають відкриті ландшафти. Наявні ландшафти з деревною рослинністю.
520			Оксько-Валдайська	Умови помірні та холодні. Переважають відкриті ландшафти. Деревна рослинність відносно рідкісна.
11,3			Аллеред-бореальна	Умови помірні, сукцесійні перетворення сповільнені. Під кінець фази зростає площа лісів бореального типу.
8,4			Атлантично-суббореальна	Початок активних сукцесійних перетворень. Збільшується площа лісів, південна межа яких сягає 48° пн. ш. В екосистемах переважають убіквісти.
2,4			Римська	Сукцесійні перетворення сповільнюються. Зменшується кількість острівних екосистем. Вздовж Чорноморсько-Азовського узбережжя простягаються ландшафти з деревною рослинністю. Зменшується чисельність убіквістів. Починає зростати чисельність птахів, які сьогодні є синантропами.
1,55			Середньовічна	Сукцесійні процеси більш інтенсивні, ніж в попередню фазу. Зростає чисельність рибоїдних птахів.
0,7			Малольодовикова	Сповільнення сукцесійних процесів.
0,1				

\* - вік подано в тисячах років тому.

## ВИСНОВКИ

За результатами визначення та таксономічної ревізії понад 5 тис. викопних решток птахів із 217 еоцен-голоценових місцезнаходжень Півдня Східної Європи простежено історію авіфауни регіону впродовж 48 мільйонів років, яка відображає послідовність чотирьох палеоекологічних етапів розвитку екосистем регіону: середньоеоценовий етап (47,8-41,2 млн. років тому), в часи якого наземні екосистеми представлені островами епіконтинентального моря; олігоценно-середньоміоценовий етап (41,2-11,0 млн. років тому) для якого характерні часті трансгресійно-регресійні процеси, що періодично знищували наземні екосистеми; пізньонеогеновий етап (11,0-1,81 млн. років тому) наземні екосистеми якого формувались в умовах теплого аридного та семіаридного клімату; четвертинний етап (1,81 млн. років тому – наші дні) палеоекологічні умови якого, перебуваючи в постійному русі та розвитку, вплинули на формування сучасних біогеоценозів Півдня Східної Європи. За результатами дослідження проведено палеоекологічну реконструкцію наземних екосистем наведених етапів.

1) Встановлено, що розчленування пізнього кайнозою наведене в поточній версії геохронологічної шкали, затвердженої Міжнародним геохронологічним союзом, не відображає реальних палеоекологічних змін на півдні Східної Європи. На прикладі екосистем еоцену-голоцену Півдня Східної Європи розроблено варіант палеоекологічної шкали.

2) За дослідженнями еоцен-олігоценних решток птахів розроблено палеоекологічну реконструкцію наземних екосистем Півдня Східної Європи. Встановлено, що в еоцені суходіл був представлений островами епіконтинентального моря, віддаленими від материка. Клімат був теплий, навколо островів існували акваторії зі слабкою течією. Наземні ссавці були відсутні, вершину трофічних пірамід посідали птахи різної спеціалізації. Авіфауна ендемічна, жодний вид не виявлено за межами регіону, на рівні родин виявлено незначну подібність із авіфаунами південної частини Паратетису. Острови були порослі деревною рослинністю, яка в еоцені Північної півкулі представлена паратропічними лісами без вираженої сезонності. В олігоцені, внаслідок трансгресії моря, наземні екосистеми були затоплені.

3) Встановлено, що в пізньому неогені (11,0-1,81 млн. років тому) на півдні Східної Європи сформувались наземні екосистеми, наземна фауна яких незалежна від попередніх екосистем регіону. Впродовж зазначеного періоду відбулось чотири глобальних зміни палеоекологічних умов, послідовність яких відображена в черговості авіфауністичних комплексів: Грицівського (11,0-9,8 млн. років тому), Бериславського (9,8-8,2 млн. років тому), Черевичанського (8,2-4,2 млн. років тому) та Обухівського (4,2-1,81 млн. років тому).

4) Попередні реконструкції температурного режиму кліматичної системи пізнього кайнозою Півдня Східної Європи доповнені даними про вологість клімату. В проміжки 8,2-7,1 млн. років тому, а також 1,8-0,52 млн. років клімат Півдня Східної Європи був відносно сухий (приблизно відповідав сучасному рівню зволоженості саваної частини Африки). Між зазначеними часовими

проміжками (7,1-1,8 млн. років тому) клімат був більш зволожений із незначним пониженням вологості 4,2-3,6 млн. років тому. В періоди пониження вологості відбувається ротація фаун пізньонеогенової авіфауни Півдня Східної Європи, що свідчить про вплив аридизації на початок ротації фауни.

5) Виявлено, що впродовж пізнього міоцену-раннього пліоцену (11,0-7,8 млн. років тому) поява нових видів птахів у регіоні переважала, над їх вимиранням. В проміжку приблизно 7,1-1,81 млн. років тому, ситуація змінилась і вимирання переважало над появою видів. Починаючи з еоплейстоцену (1,81 млн. років тому) і до сьогодні поява видів знову переважає над вимиранням. Для пізньоплейстоценових-голоценових птахів регіону вимирання не відмічено. Лише декілька видів, представлених з-поміж голоценових решток, в наші дні стали рідкісними в регіоні, але залишились чисельними в Палеарктиці: *Sula bossana*, *Lagopus lagopus*, *Pyrhacorax graculus*. Спрогнозовано зростання чисельності в майбутньому таких видів як *Branta ruficollis*, *Ciconia ciconia*, *Gavia arctica*, *Haliaeetus albicilla*, *Falco tinnunculus*, *Corvus frugilegus*, *Galerida cristata*.

6) Встановлено, що сучасна авіфауна Півдня Східної Європи почала формуватись в ранньому плейстоцені, приблизно 1,81 млн. років тому. Основними чинниками, що впливали на поширення різних представників сучасної авіфауни були: 1) зміни температури і вологості клімату (в більшості видів чисельність зростає із збільшенням температури та вологості; лише для деяких видів (наприклад, *Lagopus lagopus*, *Perdix perdix* та *Otis tarda*) чисельність зростає в часи похолодання); 2) зміна площі моря та басейну його річок. На відміну від впливу температури, вплив змін рівня моря більш амбівалентний. Трансгресія моря зумовлює зростання чисельності рибоїдних птахів та зменшення чисельності птахів, що гніздяться на островах. Регресія моря сприяє протилежним процесам.

7) Виявлено позитивну кореляцію динаміки чисельності впродовж голоцену для п'яти екологічних груп видів, які населяють подібні біотопи: 1) качок; 2) видів ксерофітних холодних і помірних ландшафтів; 3) видів, що гніздяться на островах; 4) рибоїдних видів; 5) синантропних видів. Не виявлено негативної кореляції при порівнянні динаміки чисельності видів, для яких можливі конкурентні відносини. Відповідно, міжвидова конкуренція не має суттєвого впливу на динаміку формування авіфауни Півдня Східної Європи.

8) За результатами дослідження розповсюдження тетерука та глушця як індикаторних видів лісових екосистем різних стадій сукцесії, встановлено, що наприкінці плейстоцену збільшення площі лісових екосистем на серіальній стадії відбувалось у трьох напрямках: з Карпат, з Середньоруської височини та з Кримських гір. 8,4-4,6 тис. років тому екосистеми цього типу поширились у південному напрямку. В подальшому відбувалось скорочення південної межі ареалу лісових екосистем, але вздовж Дніпра вони були наявні впродовж більш ніж 4 000 років. Лісові екосистеми, що в минулому починались від дельти Дніпра, простягались далеко на схід до Передкавказзя. Знахідки решток глушця в голоценових місцезнаходженнях Півдня Східної Європи вказують, що лісові екосистеми на стадії клімаксу на півночі сучасної України поширились 4,6 тис.

років тому. Приблизно 2,4 тис. років тому їх площа скоротилась, проте в подальшому почала зростати і 1,0 – 0,7 тис. років тому екосистеми даного типу були поширені не лише на Правобережній, але й на Лівобережній Україні. 0,7 – 0,1 тис. років тому, в часи Малого Льодовикового періоду лісові екосистеми на стадії клімаксу переважали над лісами на стадії сукцесійних перетворень.

9) На прикладі змін в екосистемах Півдня Східної Європи впродовж кінця плейстоцену-голоцену, показано, що абсолютного клімаксу для регіону не існує, клімакс відображає лише відношення показників угруповання до умов середовища. Навіть за умови відсутності антропогенного впливу, тривалість існування клімаксової екосистеми може бути менше ніж стадії сукцесійних перетворень. Наведені докази підтверджують “climax pattern theory” Р. Уїттекера.

10) Встановлено, що впродовж голоцену чисельність таких видів із списків Червоної книги України була суттєво вищою, ніж в наші дні: пелікан кучерявий (*Pelecanus crispus*), нерозень (*Anas strepera*), чернь білоока (*Aythya nyroca*), чернь червонодзьоба (*Netta rufina*), гоголь (*Bucephala clangula*), огар (*Tadorna ferruginea*), орлан-білохвіст (*Haliaeetus albicilla*) та сірий журавель (*Grus grus*). Популяції цих видів потребують заходів з охорони та відтворенню. Чисельність таких видів як: баклан малий (*Phalacrocorax pygmaeus*), баклан чубатий (*Phalacrocorax aristotelis*), гуска мала (*Anser erythropus*) та журавель степовий (*Anthropoides virgo*) в минулому, як і в наші дні, суттєво поступалась чисельності філогенетично близьких видів. Впродовж голоцену чисельність дрохви (*Otis tarda*) на території Півдня Східної Європи коливалась в значних межах, із зростанням в посушливі періоди (бореальний, суббореальний, песимум Раннього Середньовіччя, Малий льодовиковий період) та депресією в теплі вологі періоди (атлантичний, Римський кліматичний оптимум, Середньовічне потепління). Червоновола казарка (*Branta ruficollis*) навпаки ставала більш чисельною в теплі періоди.

## СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

### Статті у наукових фахових виданнях

1. **Gorobets L**, Kovalchuk O, Rekovets L. Vertebrates from the Mesolithic site Laspi VII (Crimea, Ukraine). Bulletin of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Series: Biology. 2013; 3(65): 57-59. (Особистий внесок: ідея та планування досліджень, визначення та опис решток птахів).

2. **Gorobets LV**, Bondarchuk AA, Zarutskaya VV. Birds from the Old East Slavic settlement Stadnyky 11<sup>th</sup> century. Природа Західного Полісся та прилеглих територій. 2014; 11: 309-315. (Особистий внесок: ідея та планування досліджень, визначення частини решток, написання результатів дослідження).

3. **Gorobets LV**, Matlaev IV. Birds from the Old East Slavic settlement "Igren 8" (12<sup>th</sup>-13<sup>th</sup> century AD; Ukraine). Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology. 2014; 22(1): 66-70. (Особистий внесок: ідея та планування досліджень, визначення частини решток, написання результатів дослідження)

4. Яненко ВО, **Горобець ЛВ**, Кратюк ОЛ. Сучасний стан охорони популяцій перепела (*Coturnix coturnix* L.) у природно-заповідній мережі України. Заповідна справа. 2014; 1(20): 103-107. (*Особистий внесок: участь в зборах та обробці матеріалів*)

5. Zelenkov NV, Volkova NV, **Gorobets LV**. Late Miocene buttonquails (Charadriiformes, Turnicidae) from the temperate zone of Eurasia. Journal of Ornithology. 2016; 157 (1): 85-92. (*Особистий внесок: визначення та опис матеріалів з України*)

6. Zvonok E, Mayr G, **Gorobets L**. New material of the Eocene marine bird *Kievornis Averianov* et al., 1990 and a reassessment of the affinities of this taxon. Vertebrata Palasiatica. 2015; 53 (3): 238-244. (*Особистий внесок: участь в розкопках, порівняння описаного матеріалу із зразками остеологічної колекції*)

7. Kovalchuk O, **Gorobets L**. Fish and Birds in the Trypillya Economy and Culture (5.4–2.7 кya BC): Evidence from Ukraine. International Journal of Osteoarchaeology. 2016; 26 (5): 867-876. (*Особистий внесок: ідея та участь в плануванні досліджень, визначення та опис решток птахів*)

8. **Горобець ЛВ**, Яненко ВО. Рештки негоробиних видів птахів (Nonpasseriformes; Aves) занесених до Червоної книги України в археозоологічних матеріалах. Заповідна справа. 2015; 1(21): 47-54. (*Особистий внесок: ідея та планування досліджень, визначення зооархеологічних матеріалів*)

9. **Gorobets LV**, Kovalchuk OM, Pshenychny YuL. Remains of fish and birds from the Dubno Castle (16<sup>th</sup> century, Rivne Region, Ukraine). Studia Biologica. 2016; 10 (1): 111-122. (*Особистий внесок: ідея та планування досліджень, визначення частини матеріалу та опис решток птахів*)

10. Chubur AA, Gorczyca K, Kovalchuk OM, **Gorobets LV**, Schellner K. Osteological remains from the feudal castle Przewłoka (13–14th centuries AD, Poland). Journal of Archaeological Science: Reports. 2016; 9: 646-653. (*Особистий внесок: визначення та опис решток птахів*)

11. **Горобець ЛВ**, Яненко ВО. Птахи в живленні пугача (*Bubo bubo* L.) Передкавказзя. Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Серія: Біологія. 2016; 1 (71): 27-31. (*Особистий внесок: ідея та планування досліджень, визначення решток*)

12. Zvonok E, **Gorobets L**. A record of a landbird (Telluraves) from the Eocene Іkovo locality (East Ukraine). Acta zoologica cracoviensia. 2016; 59(1): 37-45.. (*Особистий внесок: участь в розкопках, планування досліджень, визначення частини решток, написання частини результатів дослідження*)

13. **Gorobets LV**. The Avian Osteological Collection (Non-Passeriformes) Deposited in the National Museum of Natural History, NAS of Ukraine. Proceedings of the National Museum of Natural History. 2016; 14: 47-54.

14. **Gorobets L**, Kovalchuk O. Birds in the Medieval culture and economy of the East Slavs in the 10-13th cent. AD. Environmental Archaeology: The Journal of Human Palaeoecology. 2017; 22 (2): 147-165. (*Особистий внесок: ідея та планування досліджень, визначення решток, написання частини результатів дослідження*)

15. Kovalchuk O, Gotun I, Gorbanenko S, Sergeyeva M, Ratnikov V, **Gorobets L**, Rekovets L. Paleoenvironment of the medieval settlement Hodosivka-Roslavske (11/12–14th cent. CE, Ukraine): The first comprehensive bioarchaeological investigation of the East Slavic village. *Journal of Archaeological Science: Reports*. 2017; 12: 522-527. (*Особистий внесок: визначення та опис решток птахів, участь в написанні вступу*)

16. **Горобець ЛВ**, Яненко ВО. Птахи в живленні пугача (*Bubo bubo* L.) на території Канівського природного заповідника (Черкаська обл., Україна). *Заповідна справа*. 2016; 1(22): 77-80.

17. **Gorobets LV**, Kovalchuk OM, Pshenichny YuL, Veiber AV. Animals in kitchen waste of Dubno Holy Transfiguration Monastery (Ukraine) from the time of its construction (16th century AD). *Proceedings of the National Museum of Natural History*. 2017; 15: 15-24. (*Особистий внесок: ідея та планування досліджень, визначення та опис решток птахів*)

18. Kovalchuk OM, **Gorobets LV**, Syromyatnikova EV, Danilov IG, Titov VV, Krakhmalnaya TV, et al. Vertebrates from the Pontian of the Shkodova Gora Locality (Northwestern Black Sea Region, Upper Miocene). *Paleontological Journal*. 2017; 51 (4): 414–429. (*Особистий внесок: участь в плануванні досліджень, визначення решток птахів, участь в написанні результатів дослідження*)

19. Тесьолкіна ТС, **Горобець ЛВ**. Горобцеподібні птахи (PASSERIFORMES) Терсько-кумської низовини у часи останнього термального мінімуму (16-18 ст.н.е.). *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Серія: Біологія*. 2017; 1 (73): 37-42. (*Особистий внесок: ідея та планування досліджень, участь в написанні результатів дослідження*).

20. **Горобець ЛВ**. Найбільш ранні знахідки решток рецентних видів птахів фауни України. *Вестник зоологии*. 2017; 35 (отдельный выпуск): 27-33.

21. **Gorobets LV**, Yanenko VO. Late pleistocene birds from Binagada (Azerbaijan) in collection of the National Museum of Natural History (Kyiv, Ukraine). *Vestnik Zoologii*. 2018; 52 (1): 31-36. (*Особистий внесок: ідея та планування досліджень, визначення частини решток, написання результатів дослідження*).

22. Kovalchuk O, **Gorobets L**, Veiber A, Lukashov D, Yanenko V. Animal remains from Neolithic settlements of the Middle Dnieper area (Ukraine). *International Journal of Osteoarchaeology*. 2018; 28 (3): 205-374. (*Особистий внесок: ідея та планування досліджень, визначення частини решток, написання результатів дослідження*).

#### **Колективна монографія**

23. Кравченко ЭА, Горбаненко СА, **Горобець ЛВ**, Кройтор РВ, Разумов СН, Сергеева МС и др. От бронзы к железу: хозяйство жителей Инкерманской долины (по материалам исследований поселений Уч-Баш и Сахарная Головка). Киев: Институт археологии НАН Украины; 2016. 318 с. (*Особистий внесок: аналіз матеріалів, написання розділу монографії*).

### *Тези наукових доповідей*

24. **Горобець Л.В.**, Звонюк Є.О. Нові матеріали птахів із середньоеоценових відкладів місцезнаходження Ікове (Луганська область, Україна. Матеріали Всеукраїнської науково-практичної конференції "Комплекс стратиграфічних методів під час розшуків корисних копалин в осадовому чохлі фанерозою України" – Львів, 2012 – С. 52-54.

25. Mayr G., **Gorobets L.** Zvonok E. The tarsometatarsus of the middle Eocene loon *Colymbiculus udovichenkoi* . Proceedings of the 8th International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution – Vienna, 2013 – P.: 17-22.

26. **Горобець Л.В.** Останки миоценових птахів з острова Ольхон в фондах Національного науково-природоохоронного музею НАН України. Проблеми еволюції птахів: систематика, морфологія, екологія і поведінка: матеріали міжнародної конференції пам'яті Е. Н. Курочкина - Москва, 2013. - С. 68-73.

27. **Горобець Л.В.**, Попова Л.В. Субфосильні рештки *Spermophilus* (Sciuridae, Rodentia): реликты тундро-степной фауны в голоцене (Канев, Украина). Матеріали VIII Всеросійського зібрання по вивченню четвертичного періоду "Фундаментальні проблеми кватеру, результати вивчення і основні напрями" – Ростов, 2013 – С.148-150.

28. **Gorobets L.V.** Addition to pleistocene avifauna (Aves) of Ukraine. Матеріали XXXV сесії палеонтологічного товариства НАН України "Еволюція органічного світу та етапи геологічного розвитку Землі" – Київ, 2014 – С. 115-116.

29. **Gorobets L.** Bird remains from archaeological sites of the North Black Sea region and Crimea in the collection of the National Museum of Natural History of NAS of Ukraine. Proceedings of the IV International Scientific Conference "Natural History Museums: The Role in Education and Science", Part II. – Kyiv, 2015 – P. 104.

30. **Горобець Л.В.** Палеорнітологічні дослідження на території України після М.А. Воїнственського. Матеріали XI міжнародної науково-практичної конференції Західноукраїнського орнітологічного товариства "Регіональна орнітофауністика: історія, сучасний стан та актуальність", присвяченій 100-річчю з дня народження Михайла Анатолійовича Воїнственського. – Кам'янка, 2016. – С. 13-20.

### АНОТАЦІЯ

**Горобець Л.В.** Птахи як індикатори палеоекологічних змін екосистем Півдня Східної Європи (на прикладі еоцен-голоценових авіфаун). – Рукопис.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.16 – екологія. – Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, 2018.

За результатами визначення та таксономічної ревізії викопних решток птахів простежено історію авіфауни Півдня Східної Європи впродовж 48 мільйонів років, яка відображає послідовність чотирьох палеоекологічних етапів: середньоеоценовий етап (47,8-41,2 млн. років тому); олігоценно-середньоміоценовий етап (41,2-11,0 млн. років тому); пізньонеогеновий етап (11,0-1,81 млн. років тому); четвертинний етап (1,81 млн. років тому – наші дні).

Наведено реконструкцію палеоекосистем, виявлено роль аридизації на початок ротації фауни. На прикладі екосистем еоцену-голоцену Півдня Східної Європи, розроблено варіант палеоекологічної шкали.

Встановлено, що сучасна авіфауна Півдня Східної Європи почала формуватись в ранньому плейстоцені, приблизно 1,81 млн. років тому. Основними чинниками, що впливали на поширення різних представників сучасної авіфауни були: 1) зміна температури і вологості клімату; 2) зміна площі моря та басейну його річок. Виявлено позитивну кореляцію динаміки чисельності впродовж голоцену для п'яти груп видів, населяють подібні біотопи: 1) качок; 2) видів ксерофітних холодних і помірних ландшафтів; 3) видів, що гніздяться на островах; 4) рибоїдних видів; 5) синантропних видів. Проаналізовано чисельність деяких видів птахів із списків Червоної книги України впродовж голоцену. Прослідковано динаміку поширення лісових екосистем на стадії активних сукцесійних процесів та на стадії клімаксу впродовж пізнього плейстоцену – голоцену на території Півдня Східної Європи.

**Ключові слова:** палеорнітологія, історія авіфауни, авіфауністичні комплекси, палеоекологічні зміни, кайнозойська ера.

## АННОТАЦИЯ

**Горобець Л.В. Птицы как индикаторы палеоэкологических изменений экосистем юга Восточной Европы (на примере эоцен-голоценовых авифаун). – Рукопись.**

Диссертация на соискание учёной степени доктора биологических наук за специальностью 03.00.16 – экология. – Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Киев, 2018.

По результатам определения и таксономической ревизии остатков ископаемых птиц, прослежено историю авифауны юга Восточной Европы на протяжении 48 миллионов лет, которая отображает последовательность четырёх палеоэкологических этапов: среднеэоценовый этап (47,8-41,2 млн. лет назад); олигоценно-среднемиоценовый этап (41,2-11,0 млн. лет назад); позднеогеновый этап (11,0-1,81 млн. лет назад); четвертичный этап (1,81 млн. лет назад – современность). Представлено реконструкцию палеоэкосистем, обнаружено роль аридизации на начало ротации фауны. На примере экосистем эоцена-голоцена юга Восточной Европы, разработано палеоэкологическую шкалу.

Установлено, что современная авифауна юга Восточной Европы начала формироваться в раннем плейстоцене, приблизительно 1,81 млн. лет назад. Основными факторами, что влияли на распространение современной авифауны были: 1) изменения температуры и влажности климата; 2) изменения площади моря и бассейна рек. Обнаружено позитивную корреляцию динамики численности на протяжении голоцена пяти групп видов, которых внутри каждой из групп объединяет общность экологических особенностей: 1) уток; 2) видов ксерофитных холодных и умеренных ландшафтов; 3) видов, что гнездятся на островах; 4) видов-ихтиофагов; 5) синантропных видов. Проанализировано численность некоторых

видов птиц из списков Красной книги Украины на протяжении голоцена. Прослежено динамику распространения лесных экосистем на стадии активных сукцессионных превращений и на стадии климакса на протяжении позднего плейстоцена – голоцена на территории Юга Восточной Европы.

**Ключевые слова:** палеорнитология, история авифауны, авифаунистические комплексы, палеоэкологические изменения, кайнозойская эра.

## SUMMARY

**Gorobets L.V. Birds as indicators for palaeoecological changes of ecosystems of the South of Eastern Europe (in the case avifaunas of Eocene-Holocene).** - Manuscript.

The thesis submitted for a doctor of biological science degree in speciality 03.00.16 - ecology. – Taras Shevchenko National University of Kyiv, Ministry of Education and Science of Ukraine, Kyiv, 2018.

The history of avifauna of the South of Eastern Europe during the last 48 Ma was traced by the results of determination of fossil bird remains and taxonomic revision. In total, four main paleoecological stages were allocated for the studied region: middle Eocene stage (47,8-41,2 Ma); Oligocene - middle Miocene stage (41,2-11,0 Ma); late Neogene stage (11,0-1,81 Ma); Quaternary stage (1,81 Ma-our time). The version of palaeoecological scale was proposed for the Eocene-Holocene paleoecosystems of the South of Eastern Europe.

It has been observed that during middle Eocene the studied territory consisted of islands in the epicontinental sea. The climate at that time was warm, terrestrial mammals were probably absent, thus top levels of the trophic pyramid was occupied by birds of different ecological specialization. The islands were overgrown with wooden vegetation: paratropical forests without expressed seasonality. During Oligocene, as the result of marine transgression, terrestrial ecosystems were submerged.

Terrestrial ecosystems, whose species diversity is independent of earlier avifaunas, have emerged in the South of Eastern Europe during late Neogene (ca. 11,0 Ma). At least four great subsequent changes of palaeoecological conditions occurred at that time. It was displayed in consistency of avifaunal assemblages: 1) 11,0-9,8 Ma, 2) 9,8-8,2 Ma, 3) 8,2-4,2 Ma and 4) 4,2-1,81 Ma. The climate was dry between 8,2-7,1 Ma, and between 1,8-0,52 Ma. During the period of 7,1-1,8 Ma, the climate was more humid, however it became slightly drier between 4,2-3,6 Ma. The rotation of avifaunas occurred in the periods of decreasing humidity which points to impact of aridification on changes in faunal composition.

It was found that recent avifauna of the South of Eastern Europe had begun to emerge during early Pleistocene, nearly 1,81 Ma. The main factors of this process were: 1) changes in temperature and humidity leading to increase the geographical ranges of birds (except for Willow ptarmigan (*Lagopus lagopus*), Grey partridge (*Perdix perdix*) and Great bustard (*Otis tarda*)); 2) changes in sea level and catchment area of rivers. Impact of changes in sea area are more ambivalent than temperature influence. Marine transgression has contributed to increasing the number of piscivorous birds and

decreasing the number of birds nesting in the islands. Marine regression contributes to opposite process. The influence of inter-species competition on number of bird species was not observed.

The obtained data show positive correlation for the trends in number within five groups of bird species during the Holocene: 1) ducks; 2) species of dry landscape with cool or temperate climate; 3) birds nesting on islands; 4) piscivorous birds; 5) synanthropic species.

Increasing of the area of forest ecosystems at the stage of seral community has taken place at the end of Pleistocene. That happened in three main ways: from Carpathian Mountains, from Central Russian Upland and from Crimean Mountains. Nearly 8,4 – 4,6 Ka forest ecosystems of this type have spread southwards to 49,6° north latitude. Later, the southern edge of these forests has been reduced. Forest ecosystems at the climax stage were distributed on the north part of the modern territory of Ukraine ca. 4,6 Ka. Their area declined nearly 2,4 Ka, however began to increase 1,0 – 0,7 Ka. During the little Ice Age, 0,7 – 0,1 Ka, forest ecosystems at the climax stage have prevailed over those at the stage of seral community. Obtained data are agreed with climax pattern theory after R. H. Whittaker and are contrary with other climax theories.

The study has also found that numbers of certain species recently involving into the Red Data Book of Ukraine were higher during the Holocene than nowadays: Dalmatian pelican (*Pelecanus crispus*), Gadwall (*Anas strepera*), Ferruginous duck (*Aythya nyroca*), Red-crested pochard (*Netta rufina*), Common goldeneye (*Bucephala clangula*), Ruddy shelduck (*Tadorna ferruginea*), White-tailed eagle (*Haliaeetus albicilla*), Common crane (*Grus grus*). The numbers of such species as Pygmy cormorant (*Phalacrocorax pygmaeus*), European shag (*Phalacrocorax aristotelis*), Lesser white-fronted goose (*Anser erythropus*) and Demoiselle crane (*Anthropoides virgo*) was considerably less than numbers of closely related species throughout the Holocene. The numbers of Great bustard (*Otis tarda*) at the territory of the South of Eastern Europe was fluctuating in a wide range: increasing in arid periods and decreasing in warm, humid phase of the Holocene. The numbers of Red-breasted goose (*Branta ruficollis*) was increased in warm phase of the Holocene.

**Keywords:** palaeornithology, history of avifauna, avifaunal assemblage, palaeoecological changes, late Cenozoic.