



УДК 567(477.64)

А.Н. Ковальчук

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: Biologist@ukr.net

КОСТИСТЫЕ РЫБЫ (TELEOSTEI, ACTINOPTERYGII) ПОЗДНЕГО МИОЦЕНА И ПЛИОЦЕНА ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ВЕРХНЯЯ КРИНИЦА (УКРАИНА)

Из двух разновозрастных костеносных аллювиальных толщ определены остатки представителей 20 видов, относящихся к 14 родам, 4 семействам 4 отрядов (Cypriniformes, Siluriformes, Esociformes, Perciformes). На основании показателей таксономического богатства, разнообразия, сложности и сходства сообществ показана их связь с разновозрастными ихтиокомплексами позднего миоцена и плиоцена Украины.

Ключевые слова: костистые рыбы, поздний миоцен, плиоцен, Верхняя Криница, Украина, палеоэкология.

Введение

Многочисленные остатки костистых рыб обнаружены в позднемиоценовых и плиоценовых аллювиальных отложениях Северного Причерноморья. Целью настоящей работы является описание качественного и количественного состава ихтиофауны позднего миоцена и плиоцена из местонахождения Верхняя Криница, а также определение таксономического богатства, разнообразия и сходства их сообществ.

Материал и методы

Местонахождение ископаемой фауны Верхняя Криница было открыто в 2007 г. экспедицией отдела палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (Рековец, Пашков, 2009). Оно расположено в древней широкой балке в окрестностях с. Верхняя Криница Васильевского района Запорожской области (рис. 1). Местонахождение представляет собой старый заброшенный песчаный карьер с мощной толщей перемытых светлых кварцевых песков с включением глины и гравелитистых линз, содержащих ископаемые фаунистические остатки (Ковальчук, 2011). В процессе исследований установлено, что разрез Верхней Криницы включает два разновоз-



Рис. 1. Местонахождение Верхняя Криница на юге Украины.

Fig. 1. Verkhnyaya Krynytsa locality on the south of Ukraine.

растных горизонта с многочисленными остатками костистых рыб, пресмыкающихся и млекопитающих, а также единичными костями амфибий и скорлупой птичьих яиц: Верхняя Криница 2 (поздний миоцен, MN 12) и Верхняя Криница 1 (поздний плиоцен, MN 16). Описание палеотериологического материала и геологическая характеристика местонахождения были представлены ранее (Рековец, Пашков, 2011; Ковальчук, 2011). Материалом для исследования стали остеологические сборы ихтиологического материала, датированного миоценовым и плиоценовым возрастом, из местонахождения Верхняя Криница (Запорожская обл., Украина). Всего обработано 1071 целых и фрагментированных костей рыб, в том числе 1023 из Верхней Криницы 2 и 48 — из Верхней Криницы 1. Отношение количества диагностических остатков ($n = 944$) к их общему числу составляет около 88%. Ихтиологический материал представлен разрозненными элементами скелета — изолированными глоточными зубами и обломками жаберных дуг карповых рыб, а также лучами плавников, обломками рёбер и отдельными позвонками с разрушенными остистыми отростками.

Определение систематической принадлежности ихтиологического материала производилось автором по методике Е.К. Сычевской (Сычевская, 1989) на основании диагностических элементов краниального и посткраниального скелета с использованием сравнительной коллекции отдела палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей (Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины). Ихтиологическая систематика принята по работам Дж. Нельсона (Nelson, 2006) и Ю.В. Мовчана (2011). В статье использована схема промеров изолированных глоточных зубов карповых рыб, приведенная в работе А.Н. Касьянова с соавторами (Касьянов и др., 1981): с помощью штангенциркуля измеряли высоту зуба (НРТ) и ширину основы коронки (WPT). Среднее (M) и крайние (R) значения указанных морфометрических параметров представлены в таблице 2.

Объем стратиграфических подразделений соответствует корреляционной схеме фаунистических ассоциаций позднего неогена Восточного Паратетиса по MN-зонам (Nesin, Nadachowski, 2001). Палеоэкологический анализ сделан на основании нескольких параметров: таксономического богатства (TR), видового разнообразия (H) и сходства фаунистических списков. TR рассчитано на основании суммы таксонов разного уровня, которые являются компонентами биотических

сообществ, населяющих данную территорию на протяжении определённого отрезка геологического времени (Топачевский и др., 2000). Видовое разнообразие определяли с использованием индекса Шеннона-Уивера (Мэгарран, 1992). Для количественной оценки степени сходства фаунистических списков были рассчитаны коэффициент Жаккара (K_j) и коэффициент Сёренсена (S).

Результаты и их обсуждение

Обобщённые данные по качественному и количественному составу костистых рыб из разновозрастных отложений местонахождения Верхняя Криница приведены в таблице 1. В одной из предыдущих публикаций (Ковальчук, 2013) сообщалось о находках чешуи *Aspius* sp., *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 и рыб неопределённого таксономического состава в толще Верхней Криницы 2. Более древняя толща (Верхняя Криница 2) включает довольно широкий таксономический спектр: установлено наличие 15 видов, входящих в состав 13 родов 4 семейств и 4

Таблица 1. Качественный и количественный состав сообществ костистых рыб из местонахождения Верхняя Криница.

Table 1. Qualitative and quantitative composition of the bony fish communities from the Verkhnyaya Krynitsa locality.

Таксон	Верхняя Криница 2	Верхняя Криница 1
<i>Leuciscus</i> sp.	18	–
<i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	12	–
<i>Rutilus frisii</i> (Nordmann, 1840)	27	–
<i>Rutilus</i> cf. <i>frisii</i> (Nordmann, 1840)	–	1
<i>Rutilus</i> sp.	24	1
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758)	275	–
<i>Chondrostoma</i> sp.	1	–
<i>Alburnus</i> sp.	5	–
<i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758)	–	1
<i>Abramis</i> sp.	7	–
<i>Barbus</i> sp.	5	–
<i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758)	–	6
<i>Carassius</i> sp.	7	–
<i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758)	59	–
<i>Tinca</i> cf. <i>tinca</i> (Linnaeus, 1758)	–	3
Cyprinidae gen. et sp. indet.	27	–
<i>Silurus</i> sp.	371	–
<i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758	74	14
<i>Sander</i> cf. <i>zaissanicus</i> (Lebedev, 1959)	32	–
<i>Perca</i> sp.	1	–
Teleostei incertae sedis	78	22
Общее количество остатков	1023	48

отрядов. Карповые рыбы (Cyprinidae) являются доминирующей группой, как по количеству остатков, так и по видовому разнообразию (11 видов, или 78.6%). Другие семейства (Siluridae, Esocidae, Percidae) представлены единичными таксонами. Следует обратить внимание на большое количество костных фрагментов сома *Silurus* sp. (371 кость, в т.ч. 1 cleithrum, 15 dentale, 10 проксимальных и 7 дистальных фрагментов колючих лучей, 1 quadratum, 333 позвонков). Сообщество костистых рыб Верхней Криницы 1 отличается сравнительно бедным видовым составом: определены остатки 6 видов 5 родов, входящих в состав 2 семейств и 2 отрядов (Cypriniformes, Esociformes). Таксономическое богатство является важным индикатором состояния экосистем: соотношение этого показателя для Верхней Криницы 1 и 2 составляет около 1 : 2 (табл. 3). В состав обоих исследуемых ихтиокомплексов входят только современные роды костистых рыб, часть из которых включает вымершие виды.

В процессе работы были сделаны промеры изолированных глоточных зубов карповых рыб (табл. 2). На основании сравнения видов-аналогов, встречающихся в обоих горизонтах, установлено, что особи из Верхней Криницы 2 имеют более крупные размеры, в то время как рыбы из Верхней Криницы 1 значительно мель-

Таблица 2. Промеры изолированных глоточных зубов карповых рыб из местонахождения Верхняя Криница.

Table 2. Measurements of isolated pharyngeal teeth of the carp fishes from the Verkhnyaya Krynitza locality.

Таксон	Колл. №	n	НРТ, мм		WPT, мм	
			R	M	R	M
Верхняя Криница 1						
<i>Rutilus cf. frisii</i>	29 / 3116	1	–	2.20	–	2.80
<i>Rutilus</i> sp.	29 / 3117	1	–	3.10	–	3.80
<i>Carassius carassius</i>	29 / 3122 – 3127	6	1.40 – 2.50	1.95	2.00 – 3.90	2.92
<i>Tinca cf. tinca</i>	29 / 3119 – 3121	3	1.60 – 2.80	2.30	3.30 – 4.50	3.70
Верхняя Криница 2						
<i>Leuciscus</i> sp.	29 / 2655 – 2672	18	2.00 – 7.10	5.00	1.00 – 3.20	2.10
<i>Rutilus rutilus</i>	29 / 2673 – 2685	12	2.30 – 4.10	3.90	2.00 – 6.10	4.70
<i>Rutilus frisii</i>	29 / 2686 – 2712	27	3.80 – 6.20	5.10	5.10 – 10.1	7.65
<i>Rutilus</i> sp.	29 / 2713 – 2736	24	2.80 – 5.70	4.15	5.40 – 8.60	7.05
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	29 / 2737 – 3010	275	3.70 – 12.0	6.80	1.30 – 3.60	2.40
<i>Chondrostoma</i> sp.	29 / 3016	1	–	7.60	–	2.90
<i>Alburnus</i> sp.	29 / 3011 – 3015	5	3.60 – 6.70	5.60	1.20 – 2.10	1.60
<i>Abramis</i> sp.	29 / 3017 – 3020	7	–	3.80	–	1.40
<i>Barbus</i> sp.	29 / 3021 – 3025	5	2.50 – 5.00	3.60	2.40 – 3.00	2.60
<i>Carassius</i> sp.	29 / 3026 – 3032	7	1.30 – 3.20	2.10	2.40 – 4.00	3.40
<i>Tinca tinca</i>	29 / 3033 – 3091	59	2.30 – 6.70	4.20	2.80 – 10.2	6.65

че. Это может свидетельствовать об угнетённом состоянии отдельных видов карповых рыб, населявших позднеплиоценовый водоем, возможно вследствие дефицита кормовых ресурсов.

Разнообразие сообществ костистых рыб на уровне видов, родов, семейств и отрядов рассчитывали с использованием индекса Шеннона (табл. 4). Для получения объективных данных вычисления на качественном и количественном уровне. В первом случае показатели разнообразия были занижены в связи с наличием видов-доминантов, представленных обильным количеством остатков. Во втором анализ осуществлен без учета обилия компонентов сообществ (Топачевский и др., 2000). Как и следовало ожидать, показатели видового разнообразия костистых рыб из Верхней Криницы 2 на всех исследуемых уровнях значительно превышали таковые, рассчитанные для Верхней Криницы 1.

С целью установления локальной палеогеографической обстановки было проведено сравнение ихтиокомплексов Верхней Криницы с близкими по возрасту сообществами, выявленными в этом регионе. В непосредственной близости сконцентрировано большое количество местонахождений, датированных поздним миоценом и плиоценом: Попово 3 (поздний сармат), Васильевка 1 (мэотис), Попово 2, 1, 0 (русильенские и хапровские фауны). Описанию видового состава этих сообществ и его интерпретации посвящены отдельные работы (Ковальчук, 2013; Ковальчук, Апольцев, 2013; Kovalchuk, 2014). Попарное сравнение сообществ между собой позволило получить интересные результаты. Так, наибольшая степень сходства отмечена для Верхней Криницы 2 и Васильевки 1 (87.5%). Менее сходны фауны Верхней Криницы 2 и Попово 3 (65.0%). Сообщества Верхней Кри-

Таблица 3. Таксономическое богатство местонахождения Верхняя Криница.

Table 3. Taxonomic richness of the Verkhnyaya Krynitsa locality.

Местонахождение	Богатство				Сумма таксонов
	spe	gen	fam	ord	
Верхняя Криница 1	6	5	2	2	15
Верхняя Криница 2	15	13	4	4	36

Таблица 4. Видовое разнообразие сообществ костистых рыб из местонахождения Верхняя Криница.

Table 4. Species diversity of the bony fish assemblages from the Verkhnyaya Krynitsa locality.

Местонахождение	Разнообразие (H)			
	spe	gen	fam	ord
Верхняя Криница 1	1,8709*	1,7939	0,9957	0,9957
	2,5849**	2,2516	0,6500	0,6500
Верхняя Криница 2	2,4561	2,3525	1,5021	1,5021
	3,9069	3,5899	1,2367	1,2367

Таблица 5. Степень сходства сообществ из местонахождения Верхняя Криница 1 и одновозрастных ихтиокомплексов Попово. Коэффициент Жаккара (Kj) ниже диагонали, коэффициент Сёренсена (S) выше диагонали.

Table 5. Degree of similarity of the communities from the Verkhnyaya Krynytsa locality and coeval ichthyocomplexes of Popovo. Jaccard index (Kj) is below the diagonal, Sørensen similarity index (S) is above the diagonal.

Местонахождение	Попово 2	Попово 1	Попово 0	Верхняя Криница 1
Попово 2		0,3000	0,5882	0,6154
Попово 1	0,1765		0,3810	0,4444
Попово 0	0,4167	0,2353		0,5333
Верхняя Криница 1	0,5000	0,3077	0,3000	

ницы 1 и 2 имеют лишь около 35% общих таксонов, что позволяет предположить об отсутствии преемственности между ними и формировании отложений, содержащих фаунистические остатки, в водоемах разного типа. На это также указывает фациальная разница: речные фации Верхней Криницы 2 и озерно-лагунные Верхней Криницы 1.

Результаты сравнения фаунистических списков плиоценовых сообществ Верхней Криницы 1, Попово 2, Попово 1 и Попово 0 приведены в табл. 5. Максимальные значения коэффициента Сёренсена и коэффициента Жаккара (соответственно 61.5% и 50.0%) установлены для Верхней Криницы 1 и Попово 2. Это согласуется с ранее опубликованными результатами, полученными на основании изучения палеотериологического материала (Рековец, Пашков, 2009). Минимальное сходство отмечается для Верхней Криницы 1 и Попово 0 (30%). Постепенное уменьшение степени сходства в ряду Верхняя Криница 1→Попово 2→Попово 1→Попово 0 может быть обусловлено увеличением разницы во времени существования соответствующих сообществ костистых рыб.

Выводы

1. В материалах из позднемиоценовых и позднеплиоценовых отложений местонахождения Верхняя Криница на юге Украины установлено наличие 20 видов, 14 родов, 4 семейств и 4 отрядов костистых рыб. Сообщество Верхней Криницы 2 отличается значительным таксономическим богатством и видовым разнообразием. Ихтиокомплекс Верхней Криницы 1 представлен небольшим количеством видов и имеет довольно обеднённый видовой состав.
2. Доминирующее положение по количеству костных остатков и видовому обилию в обоих сообществах занимают карповые рыбы. Другие семейства (Siluridae, Esocidae, Percidae) представлены единичными таксонами. Такое соотношение довольно типично для пресноводных ихтиокомплексов позднего неогена, описанных из регионов, примыкавших к ранее существовавшему Восточному Паратетису.
3. Сообщество костистых рыб Верхней Криницы 2 обнаруживает значительную степень сходства с мезотическим ихтиокомплексом Васильевки 1 (MN 12). Фауна Верхней Криницы 1 наиболее сходна с таковой Попово 2 (MN 16). Полученные выводы согласуются с относительными датировками, полученными на основании изучения сопутствующих ископаемых остатков мелких млекопитающих.

- Касьянов А.Н., Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Жгарева Н.Н., 1981. Изменчивость глоточных зубов плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в зависимости от типа питания // Вопросы ихтиологии. — **21**, вып. 4. — С. 595–599.
- Ковальчук А.Н., 2011. Палеофаунистические исследования новых неогеновых и антропогенных местонахождений Запорожской области (Украина) в 2010 г. 4-е Яншинские чтения, посвященные 100-летию со дня рождения академика А.Л. Яншина : Материалы молодеж. конф. (Москва, 9–11 ноября 2011 г.). — М. : Геос. — С. 73–81.
- Ковальчук А.Н., 2013. Находки чешуи костистых рыб в эоценовых отложениях юга Украины // Систематика организмов. Ее значение для биостратиграфии и палеобиогеографии : Материалы LIX сессии Палеонтологического о-ва при РАН (Санкт-Петербург, 1–5 апреля 2013 г.). — СПб : Палеонтологическое общество при РАН. — С. 63–64.
- Ковальчук А.Н., Апольцев Д.А., 2013. Новое местонахождение фауны позвоночных позднего миоцена на юге Украины // Современная палеонтология: классические и новейшие методы: тез. X Всерос. науч. школы молодых ученых-палеонтологов (Москва, 7–9 октября 2013 г.). — М. : ПИН им. А.А. Борисяка РАН. — С. 22–23.
- Мовчан Ю.В., 2011. Риби України. — К. : Золоті ворота. — 420 с.
- Мэгарран Э., 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. — М. : Мир. — 181 с.
- Сычевская Е.К., 1989. Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии. — М. : Наука. — 157 с. — Тр. Совм. советско-монгольск. экспед., вып. 39.
- Рековец Л.И., Пашков А.В., 2009. Новые местонахождения микротериофауны позднего неогена Украины // Ископаемая флора и фауна Украины: палеоэкологический и стратиграфический аспекты / Сб. научн. трудов Ин-та геол. наук НАН Украины. — Киев : Ин-т геол. наук НАНУ. — С. 354–360.
- Топачевский В.А., Емельянов И.Г., Рековец Л.И., Крахмальная Т.В., 2000. Экологические аспекты формирования разнообразия сообществ мелких млекопитающих позднего плейстоцена Украины // Экологія та ноосферологія. — **9**, № 1–2. — С. 25–34.
- Kovalchuk O.M., 2014. Bony fishes from the Late Miocene and Pliocene strata of Popovo locality (Ukraine): taxonomic changes and their palaeoecological explanation // Vestnik zoologii. — **48**, N 2. — 129–136.
- Nelson J.S., 2006. Fishes of the World. — New York: John Wiley and Sons Inc. — 601 p.
- Nesin V.A., Nadachowski A., 2001. Late Miocene and Pliocene small mammal faunas (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) of Southeastern Europe // Acta zool. cracov. — **44**, N 2. — P. 107–135.

О.М. Ковальчук

КОСТИСТІ РИБИ (TELEOSTEI, ACTINOPTERYGII) ПІЗНЬОГО МІОЦЕНУ І ПЛІОЦЕНУ ІЗ МІСЦЕЗНАХОДЖЕННЯ ВЕРХНЯ КРИНИЦЯ (УКРАЇНА)

З двох різновікових кістковмісних алювіальних товщ визначені рештки представників 20 видів, які належать до 14 родів, 4 родин 4 рядів (Cypriniformes, Siluriformes, Esociformes, Perciformes). На основі показників таксономічного багатства, різноманіття, складності та подібності угруповань показаний їхній зв'язок з одновіковими іхтіокомплексами пізнього міоцену і пліоцену України.

Ключові слова: костисті риби, пізній міоцен, пліоцен, Верхня Криниця, Україна, палеоекологія.

О.М. Kovalchuk

LATE MIOCENE AND PLIOCENE BONY FISHES (TELEOSTEI, ACTINOPTERYGII) FROM THE VERKHNYAYA KRYNITSA LOCALITY (UKRAINE)

Twenty species of the 14 genera, 4 families and 4 orders (Cypriniformes, Siluriformes, Esociformes, Perciformes) were identified from the 2 heterochronous bonyferous alluvial layers. Basing on the taxonomic richness, diversity, complexity and similarity of communities, their relation with other coeval Late Miocene and Pliocene ichthyologic complexes of Ukraine is shown.

Key words: bony fishes, Late Miocene, Pliocene, Verkhnyaya Krynitsa, Ukraine, paleoecology.