



УДК 567.5(477)

О. М. Ковальчук, член-кореспондент НАН України І. Г. Ємельянов

Динаміка різноманіття прісноводної іхтіофауни в пізньому міоцені півдня України

Розглянуто екологічну характеристику угруповань прісноводної іхтіофауни пізнього міоцену півдня України. Проведено аналіз таксономічного багатства і різноманіття іхтіокомплексів пізнього сармату, меотису і понту із 24 кістковмісних горизонтів 20 місцезнаходжень. Оцінено таксономічну складність угруповань костистих риб пізнього міоцену і здійснено порівняння їхнього фауністичного складу з близькими за віком ориктоценозами на території Європи та Азії.

Ключові слова: прісноводна іхтіофауна, таксономічне різноманіття, пізній сармат, меотис, понт, Україна.

В умовах антропогенної трансформації екосистем важливо виявити тенденції розвитку фауни, що потребує проведення аналізу історичних аспектів формування фауністичних комплексів на основі опису викопних решток. Результати таких досліджень є важливими для розуміння процесів, які зумовлюють інтеграцію живих організмів у єдину функціональну систему, виділення вікових трендів і встановлення каузальних зв'язків між компонентами біоценозів.

Біота прісноводних екосистем є чутливою до дії численних факторів довкілля. Течія визначає гідрологічні умови водойм, які, в свою чергу, детермінують різноманіття угруповань іхтіофауни. Рух водних мас впливає на екологічні умови річок у широкому діапазоні просторових і часових масштабів [1]. Видове багатство зазвичай зростає зі збільшенням гетерогенності середовища [2]. Тому аналіз викопних решток прісноводної іхтіофауни дає можливість з'ясувати екологічні особливості водойм і шляхи формування гідромережі палеоландшафтів, у зв'язку з чим їх можна використовувати як індикатори для палеоекологічних і палеогеографічних реконструкцій.

Метою роботи є реконструкція умов існування прісноводної іхтіофауни пізнього міоцену півдня України та її палеоекологічний аналіз. Матеріалом для дослідження служили остеологічні рештки костистих риб із алювіальних відкладів 20 місцезнаходжень пізньосарматського, меотичного і понтичного віку. Загалом опрацьовано 7887 (у тому числі 5408 діагностичних) кісток риб.

© О. М. Ковальчук, І. Г. Ємельянов, 2015

Палеоекологічну характеристику місцезнаходжень здійснено на основі аналізу екологічних преференцій рецентних видів прісноводних риб. Таксономічне багатство визначалося за допомогою функції, яка являє собою суму таксонів різного рангу компонентів угруповання, що існувало на даній території протягом визначеного відрізка геологічного часу [3–5]. Різноманіття (H) є кількісною оцінкою таксономічної структури угруповань з урахуванням характеристики різноманіття видів або систематичних груп вищих рангів. Для його оцінки був використаний індекс Шеннона [6], який розраховувався на видовому, родовому, родинному та ін. рівнях (так зване “ієрархічне” різноманіття [7, 8]). Крім того, був використаний показник таксономічного різноманіття (H_{tax}), обрахунок якого проводиться аналогічно розрахунку індекса Шеннона, але при цьому враховується сума таксонів різного рангу, а як змінні виступають частки таксонів різних рангів [3, 4]. Складність іхтіокомплексів (C) оцінювалася за допомогою мультиплікативної функції з урахуванням таксономічного та “ієрархічного” різноманіття за формулою $C = (H_{\text{tax}} \cdot 1/N \sum H_i)^n$, де H_{tax} — показник таксономічного різноманіття; H_i — показник видової насиченості i -го таксономічного рівня; N — кількість аналізованих рівнів; n — показник степеня ($n = 1/2$) [3, 4]. Палеоекологічний аналіз включав у себе порівняння іхтіокомплексів з одновіковими угрупованнями в межах Східного Паратетису.

Протягом пізнього сармату (11,0–9,88 млн р. т.) на півдні України існувала алловіальна рівнина [9]. Клімат був теплим, посушливим, середньорічна температура трималася на рівні 17–18 °C [10]. Іхтіофауна пізнього сармату включає 36 таксонів риб, у тому числі один вимерлий рід (*Palaeocarassius*) і три вимерлих види (*Scardinius haueri*, *Palaeocarassius* sp., *Sander zaisanicus*). У цей час уперше з’являється більшість сучасних родів прісноводних риб.

Угруповання іхтіофауни пізнього сармату включають численних представників родини Cyprinidae. Інші родини (Siluridae, Esocidae, Percidae, Cobitidae, Moronidae, Sciaenidae, Gobiidae) представлені одиничними видами. Домінантами серед костистих риб є *Rutilus*, *Scardinius*, *Luciobarbus*, *Palaeocarassius* і *Silurus*. Індекс домінування становить у середньому 0,233.

Показники ієрархічного багатства угруповань костистих риб пізнього сармату на різних таксономічних рівнях виявляють тенденцію до зниження зі зменшенням відносного геологічного віку (табл. 1). У другій половині пізнього сармату відбулося зменшення питомої кількості таксонів на всіх ієрархічних рівнях (див. табл. 1). Більшість іхтіокомплексів пізнього сармату характеризуються інваріантністю таксонів вищих рангів: родина–ряд (див. табл. 1, 2).

Близькі за фауністичним складом угруповання костистих риб представлені у місцезнаходженнях Poșești (Молдова), Sandberg, Richardhof (Австрія), Höwenegg (Німеччина), Borský Svätý Jur (Словаччина), Csákvár (Угорщина), Ambareliköy, Kocgasi (Туреччина), Baghmisheh-Marzdaran (Іран) [11].

Протягом меотису (9,88–7,1 млн р. т.) на півдні України існувало опріснене внутрішнє море, вздовж узбережжя якого протягнулася низинна рівнина, прорізана рукавами річок [9]. Клімат меотису був континентальним аридним з вираженою сезонністю: температура січня на рівні +6 °C, температура липня — +23 °C [10].

Меотична іхтіофауна півдня України включає 31 вид 20 родів, 5 родин і 4 рядів риб. У меотисі продовжує існувати *Palaeocarassius*. До відкладів цього віку приурочені перші знахідки решток *Alburnus* і *Gobio*. До складу окремих угруповань входять *Pelecus* і *Cobitis*. Меотичні іхтіокомплекси півдня України порівняно з угрупованнями costi-

стих риб пізнього сармату характеризуються дещо меншим різноманіттям на рівні родин (див. табл. 1).

Ядро угруповань прісноводної іхтіофауни складене коропами і сомовими. В'юнові, щукові та окуневі риби представлені одиничними видами. Домінантами були *Rutilus*, *Scardinius*, *Luciobarbus*, *Tinca*, *Silurus*. Іхтіокомплекси середнього меотису характеризуються значним таксономічним багатством і різноманіттям (див. табл. 1, 2). Схожі ориктоценози відомі на території Греції (Vorio), Туреччини (Nayranlı, Yalova) і Росії (Голу, Морська 2) [11].

У відкладах понту (7,1–5,4 млн р. т.) знайдено пилок рослин помірно континентальної флори [9]. Клімат характеризувався нижчими показниками середньорічних температур порівняно з меотисом [10]. Із відкладів понту відомі рештки 18 видів 11 родів, 4 родин і 4 рядів риб. Домінантами у складі угруповань виступали *Scardinius*, *Luciobarbus*, *Tinca*, *Esox*, *Sander*. Близькі за таксономічним складом іхтіокомплекси описані з Іспанії (Lomas de Casares), Італії (Ciabot Cagna), Греції (Lava 2) і Туреччини (Develiköy) [11].

Дендрограма подібності фауністичних списків (рис. 1) показує розподіл досліджуваних іхтіокомплексів на два кластера: 1) асоціації риб пригирлових ділянок річок і водойм лагуно-лиманного типу; 2) угруповання озерно-річкової іхтіофауни, які існували в середній течії рівнинних річок, озерах і старицях.

Таким чином, періодичні зміни гідрологічного режиму були визначальним фактором впливу на таксономічне багатство, різноманіття і складність угруповань риб прісноводних екосистем. Формування іхтіокомплексів пізнього міоцену півдня України відбувалося паралельно з трансформацією гідрографічної мережі під впливом трансгресій і регресій морських басейнів.

Таблиця 1. Таксономічне багатство угруповань риб пізнього міоцену півдня України

| Місцезнаходження | Геологічний вік | Багатство | | | | Сума таксонів |
|----------------------|-----------------|-----------|-----|-----|-----|---------------|
| | | spe | gen | fam | ord | |
| Виноградівка 1 | Понт | 10 | 8 | 3 | 3 | 24 |
| Лектостратотип понту | | 13 | 10 | 4 | 4 | 31 |
| Крим | | 3 | 3 | 3 | 3 | 12 |
| Оріхівка | Меотис | 6 | 6 | 3 | 3 | 18 |
| Андріївка | | 8 | 8 | 3 | 3 | 22 |
| Новоукраїнка 1 | | 11 | 10 | 3 | 3 | 27 |
| Єгорівка 1 | | 10 | 9 | 3 | 3 | 25 |
| Єгорівка 2 | | 11 | 9 | 4 | 4 | 28 |
| Протопоповка 3 | | 10 | 10 | 4 | 3 | 27 |
| Новоєлизаветівка 3 | | 12 | 12 | 4 | 4 | 32 |
| Верхня Криниця 2 | | 14 | 14 | 4 | 3 | 36 |
| Василівка 1 | | 12 | 12 | 4 | 4 | 32 |
| Третя Круча | | 9 | 8 | 4 | 4 | 25 |
| Новоукраїнка 2 | Пізній сармат | 3 | 3 | 2 | 2 | 10 |
| Черевичне 3 | | 9 | 8 | 4 | 4 | 25 |
| Новоєлизаветівка 2 | | 10 | 9 | 3 | 3 | 25 |
| Кубанка 2 | | 9 | 8 | 3 | 3 | 23 |
| Лиса Гора 2 | | 9 | 7 | 2 | 2 | 20 |
| Отрадово | | 8 | 8 | 2 | 2 | 20 |
| Палієво | | 12 | 11 | 3 | 3 | 29 |
| Фрунзівка 2 | | 14 | 11 | 4 | 3 | 32 |
| Михайлівка на Бузі 2 | | 10 | 10 | 4 | 4 | 28 |
| Попово 3 | | 18 | 16 | 4 | 4 | 42 |
| Михайлівка на Бузі 1 | 13 | 10 | 5 | 3 | 31 | |

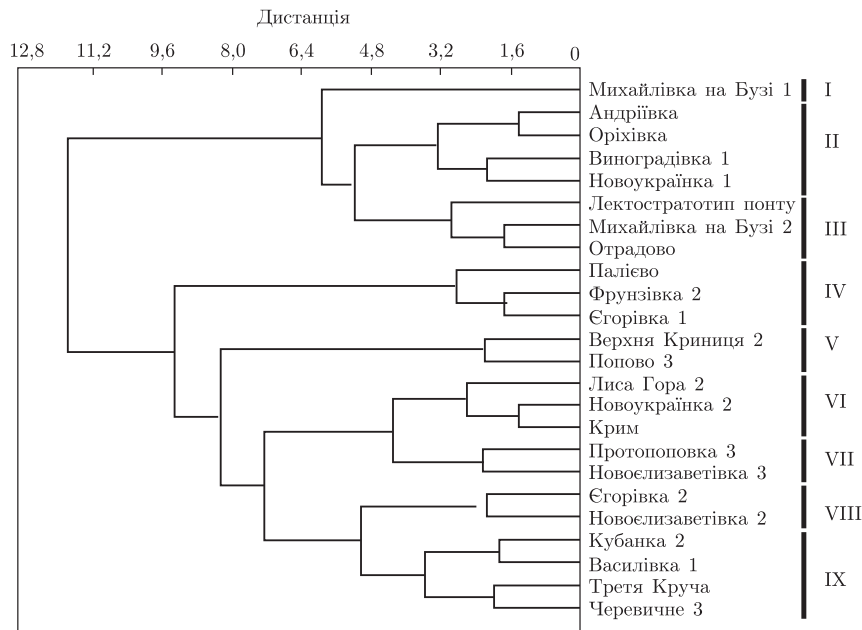


Рис. 1. Дендродіаграма подібності угруповань іхтіофауни пізнього міоцену півдня України (ієрархічний клас-терний аналіз за методом Варда)

Таблиця 2. "Ієрархічне" і таксономічне різноманіття, складність угруповань костистих риб пізнього міоцену півдня України (без урахування кількості решток)

| Місцезнаходження | Геологічний вік | H | | | | H _{tax} | C |
|----------------------|-----------------|--------|--------|--------|--------|------------------|--------|
| | | spe | gen | fam | ord | | |
| Виноградівка 1 | Понт | 3,3219 | 2,9219 | 1,1568 | 1,1568 | 1,8046 | 1,9649 |
| Лектостратотип понту | | 3,7004 | 3,2389 | 1,3520 | 1,3520 | 1,8147 | 2,0916 |
| Крим | Меотис | 1,5850 | 1,5850 | 1,5850 | 1,5850 | 2,0000 | 1,7800 |
| Оріхівка | | 2,5850 | 2,5850 | 1,2516 | 1,2516 | 1,9183 | 1,9183 |
| Андріївка | | 3,0000 | 3,0000 | 1,0613 | 1,0613 | 1,8454 | 1,9358 |
| Новоукраїнка 1 | | 3,4594 | 3,2776 | 0,8659 | 0,8569 | 1,7629 | 1,9299 |
| Єгорівка 1 | | 3,3219 | 3,1219 | 0,9219 | 0,9219 | 1,7935 | 1,9277 |
| Єгорівка 2 | | 3,4594 | 3,0958 | 1,4911 | 1,4911 | 1,8580 | 2,1048 |
| Протопоповка 3 | | 3,3219 | 3,3219 | 1,3568 | 0,9219 | 1,8218 | 2,0159 |
| Новоєлизаветівка 3 | | 3,5850 | 3,5850 | 1,2075 | 1,2075 | 1,8113 | 2,0833 |
| Верхня Криниця 2 | | 3,8074 | 3,8074 | 1,2917 | 1,2917 | 1,7642 | 2,1208 |
| Василівка 1 | | 3,5850 | 3,5850 | 1,4183 | 1,4183 | 1,8113 | 2,1287 |
| Третя Круча | Пізній сармат | 3,1699 | 2,9477 | 1,4466 | 1,4466 | 1,9027 | 2,0703 |
| Новоукраїнка 2 | | 1,5850 | 1,5850 | 0,9183 | 0,9183 | 1,9710 | 1,5707 |
| Черевичне 3 | | 3,1699 | 3,0777 | 1,4466 | 1,4466 | 1,9027 | 2,0852 |
| Новоєлизаветівка 2 | | 3,3219 | 3,3219 | 1,3267 | 1,3267 | 1,7935 | 2,0417 |
| Кубанка 2 | | 3,1699 | 2,9477 | 0,9864 | 0,9864 | 1,8262 | 1,9219 |
| Лиса Гора 2 | | 3,1699 | 2,6416 | 0,5033 | 0,5033 | 1,7129 | 1,7087 |
| Отрадово | | 3,0000 | 3,0000 | 0,5436 | 0,5436 | 1,7219 | 1,7467 |
| Палієво | | 3,5850 | 3,4183 | 1,0409 | 1,0409 | 1,7344 | 1,9848 |
| Фрунзівка 2 | | 3,8074 | 3,3788 | 1,2917 | 0,9464 | 1,7465 | 2,0285 |
| Михайлівка на Бузі 2 | | 3,3219 | 3,3219 | 1,3568 | 1,3568 | 1,8631 | 2,0877 |
| Попово 3 | 4,1699 | 3,9477 | 1,1757 | 1,1757 | 1,7004 | 2,1096 | |
| Михайлівка на Бузі 1 | 3,7004 | 3,0851 | 1,8982 | 1,3206 | 1,8029 | 2,1235 | |

Цитована література

1. Poff N. L., Allan J. D., Bain M. B., Karr J. R., Prestegard K. L., Richter B. D., Sparks R. E., Stromberg J. C. The natural flow regime // *BioScience*. – 1997. – **47**. – P. 769–784.
2. Pusey B. J., Arthington A. H., Read M. G. Species richness and spatial variation in fish assemblage structure in two rivers of the Wet Tropics of Northern Queensland, Australia // *Environmental Biology of Fishes*. – 1995. – **42**. – P. 181–199.
3. Емельянов И. Г., Загороднюк И. В., Хоменко В. Н. Таксономическая структура и сложность биотических сообществ // *Экологія та ноосферологія*. – 1999. – **8**, № 4. – С. 6–18.
4. Топачевский В. А., Емельянов И. Г., Рековец Л. И., Крахмальня Т. В. Экологические аспекты формирования разнообразия сообществ мелких млекопитающих позднего плейстоцена Украины // *Экологія та ноосферологія*. – 2000. – **9**, № 1–2. – С. 25–34.
5. Reyjol Y., Hugueny B., Pont D. Patterns in species richness and endemism of European freshwater fish // *Global Ecology and Biogeography*. – 2007. – **16**. – P. 65–75.
6. Шеннон К. Работы по теории информации и кибернетике. – Москва: Изд-во иностр. лит., 1963. – 830 с.
7. Мэггаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. – Москва: Мир, 1992. – 184 с.
8. Pielou E. C. *Ecological diversity*. – New York: Wiley, 1975. – 166 p.
9. Молявко Г. И. Неоген півдня України. – Київ: Вид-во АН УРСР, 1960. – 208 с.
10. Пасечный Г. В. Палеогеографическая этапность (на примере неогена Украины): Автореф. дис. ... д-ра геол.-минер. наук. – Киев, 1986. – 42 с.
11. Ковальчук А. Н. Карповые рыбы (Cyprinidae) позднего миоцена юга Украины. – Сумы: Университетская книга, 2015. – 156 с.

References

1. Poff N. L., Allan J. D., Bain M. B., Karr J. R., Prestegard K. L., Richter B. D., Sparks R. E., Stromberg J. C. *BioScience*, 1997, **47**: 769–784.
2. Pusey B. J., Arthington A. H., Read M. G. *Environmental Biology of Fishes*, 1995, **42**: 181–199.
3. Emelyanov I. G., Zagorodniuk I. V., Khomenko V. N. *Ecology and noospherology*, 1999, **8**, No 4: 6–18 (in Russian).
4. Topachevsky V. A., Emelyanov I. G., Rekovets L. I., Krakhmalnaya T. V. *Ecology and noospherology*, 2000, **9**, No 1–2: 25–34 (in Russian).
5. Reyjol Y., Hugueny B., Pont D. *Global Ecology and Biogeography*, 2007, **16**: 65–75.
6. Shannon K. *Works on information theory and cybernetics*, Moscow: IL, 1963 (in Russian).
7. Megurran E. *Ecological diversity and its measurement*, Moscow: Mir, 1992 (in Russian).
8. Pielou E. C. *Ecological diversity*, New York: Wiley, 1975.
9. Molyavko G. I. *Neogene of Southern Ukraine*, Kyiv: AN URSR Publishing, 1960 (in Ukrainian).
10. Pasechny G. V. *Palaeogeographical stages (on example of the Neogene of Ukraine): Thesis for obtaining the scientific degree Dr. Geol.-Miner. Sci.*, Kiev, 1986 (in Russian).
11. Kovalchuk A. N. *Late Miocene carp fishes (Cyprinidae) of Southern Ukraine*, Sumy: Universytets'ka knyga, 2015 (in Russian).

Національний науково-природничий
музей НАН України, Київ

Надійшло до редакції 15.01.2015

А. Н. Ковальчук, член-корреспондент НАН Украины И. Г. Емельянов

Динамика разнообразия пресноводной ихтиофауны в позднем миоцене юга Украины

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины, Киев

Рассмотрена экологическая характеристика сообществ пресноводной ихтиофауны позднего миоцена юга Украины. Проведен анализ таксономического богатства и разнообразия ихтиокомплексов позднего сармата, мэотиса и понта из 24 костеносных горизонтов 20 местонахождений. Оценена таксономическая сложность сообществ костистых рыб позднего миоцена и осуществлено сравнение их фаунистического состава с близкими по возрасту ориктоценозами на территории Европы и Азии.

Ключевые слова: пресноводная ихтиофауна, таксономическое разнообразие, поздний сармат, мэотис, понт, Украина.

O. M. Kovalchuk, Corresponding Member of the NAS of Ukraine I. G. Emelyanov

Dynamics of the freshwater ichthyofauna diversity in the Late Miocene of the Southern Ukraine

National Museum of Natural History of the NAS of Ukraine, Kiev

The ecological characteristics of the Late Miocene freshwater fish assemblages of the Southern Ukraine are studied. The taxonomic analysis of the late Sarmatian, Meotian, and Pontian ichthyocomplexes from 24 fossil-bearing strata of 20 localities has been carried out. Taxonomic complexity of the Late Miocene bony fish assemblages is estimated, and the comparison of their faunistic composition with oryctocenoses close by age on the territory of Europe and Asia is presented.

Keywords: freshwater ichthyofauna, taxonomic diversity, late Sarmatian, Meotian, Pontian, Ukraine.