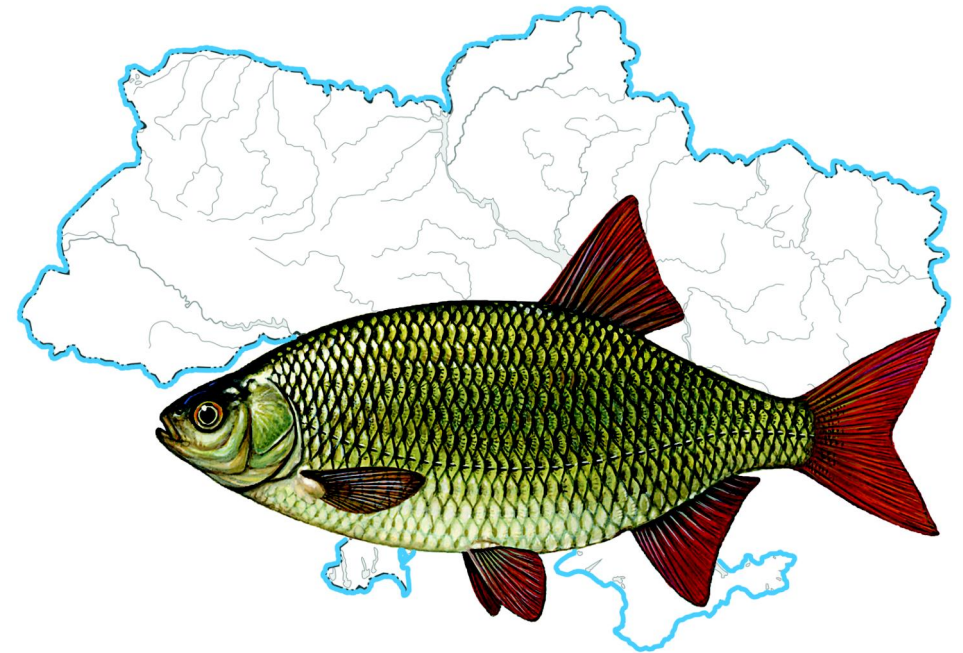


**А.Н. Ковальчук**

# **КАРПОВЫЕ РЫБЫ (CYPRINIDAE) ПОЗДНЕГО МИОЦЕНА ЮГА УКРАИНЫ**

**Монография**



**Ковальчук Александр Николаевич** – палеонтолог, хранитель фондов отдела палеозоологии позвоночных и палеонтологического музея (Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины), специалист в области палеоихтиологии. Сфера научных интересов: морфология, таксономия, историческая фаунистика и палеоэкология пресноводных рыб неогена и антропогена юга Восточной Европы. Автор около 80 научных трудов, посвященных изучению неогеновых и антропогеновых позвоночных Украины и Молдовы.



ISBN 978-966-680-731-4



9 789666 807314



НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ  
НАЦИОНАЛЬНЫЙ НАУЧНО-ПРИРОДОВЕДЧЕСКИЙ МУЗЕЙ

---

**А. Н. Ковальчук**

**КАРПОВЫЕ РЫБЫ (CYPRINIDAE)  
ПОЗДНЕГО МИОЦЕНА  
ЮГА УКРАИНЫ**

Монография



Сумы  
Университетская книга  
2015

УДК 567.5(477)“6235”  
ББК 28.1  
К 56

Рецензенты:

**Е. К. Сычевская**, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории палеоихтиологии (Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка РАН, Москва, Российская Федерация);

**Л. И. Рековец**, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой экологии позвоночных и палеонтологии (Uniwersytet Przyrodniczy, Вроцлав, Польша)

**Ковальчук А. Н.**

К 56 Карповые рыбы (Сургинidae) позднего миоцена юга Украины : монография / А. Н. Ковальчук. — Сумы : Университетская книга, 2015. — 156 с.

ISBN 978-966-680-731-4

Монография посвящена изучению фауны карповых рыб позднего миоцена (11,0–5,4 млн л. н.) юга Украины. Из 24 аллювиальных костеносных горизонтов двадцати местонахождений, датированных поздним сарматом, меотисом и понтом, определены ископаемые остатки 26 видов 16 родов рыб семейства Сургинidae. Приводится экологическая характеристика сообществ костистых рыб позднего миоцена юга Украины, а также их сравнение с близкими по фаунистическому составу ассоциациями на территории Европы и Азии.

Для палеонтологов, ихтиологов, палеогеографов и геологов.

Монографія присвячена вивченню фауни коропових риб пізнього міоцену (11,0–5,4 млн. р.т.) півдня України. Із 24 алювіальних кістковмісних горизонтів двадцяти місцезнаходжень, датованих пізнім сарматом, меотисом і понтом, визначені викопні рештки 26 видів 16 родів риб родини Сургинidae. Наводиться екологічна характеристика угруповань костистих риб пізнього міоцену півдня України, а також їхнє порівняння з близькими за фауністичним складом асоціаціями на території Європи та Азії.

Для палеонтологів, іхтіологів, палеогеографів і геологів.

УДК 567.5(477)“6235”  
ББК 28.1

ISBN 978-966-680-731-4

© Ковальчук А.Н., 2015

© ООО «ИТД “Университетская книга”»,  
2015

# ОГЛАВЛЕНИЕ

Список сокращений.....	5
Введение.....	6
Глава 1. История изучения ископаемых остатков карповых рыб на территории Украины.....	8
Глава 2. Материал и методы исследования.....	16
Глава 3. Обзор местонахождений фауны позднего миоцена юга Украины с остатками карповых рыб.....	22
Глава 4. Систематика и морфология.....	39
4.1. Подсемейство Leuciscinae Bonaparte, 1837.....	39
4.2. Подсемейство Pelecinae Bogutskaya, 1990.....	66
4.3. Подсемейство Gobioninae Jordan et Fowler, 1903.....	67
4.4. Подсемейство Varbinae Bleeker, 1859.....	68
4.5. Подсемейство Cyprininae Bonaparte, 1831.....	73
4.6. Подсемейство Tincinae Kryzhanovsky, 1947.....	77
Глава 5. Экологическая характеристика сообществ костистых рыб позднего миоцена юга Украины.....	80
5.1. Поздний сармат (11,0-9,88 млн. л.н.).....	84
5.2. Мэотис (9,88-7,1 млн. л.н.).....	91
5.3. Понт (7,1-5,4 млн. л.н.).....	97
Заключение.....	105
Литература.....	106
Палеонтологические таблицы.....	127

# CONTENTS

Abbreviation list .....	5
Introduction .....	6
Chapter 1. History of studying of the fossil carp fish remnants on the territory of Ukraine .....	8
Chapter 2. Material and methods .....	16
Chapter 3. An overview of the Late Miocene localities of Southern Ukraine with carp fish remnants .....	22
Chapter 4. Systematics and morphology .....	39
4.1. Subfamily Leuciscinae Bonaparte, 1837 .....	39
4.2. Subfamily Pelecinae Bogutskaya, 1990 .....	66
4.3. Subfamily Gobioninae Jordan et Fowler, 1903 .....	67
4.4. Subfamily Barbinae Bleeker, 1859 .....	68
4.5. Subfamily Cyprininae Bonaparte, 1831 .....	73
4.6. Subfamily Tincinae Kryzhanovsky, 1947 .....	77
Chapter 5. Ecological characteristics of the Late Miocene bony fish communities on the south of Ukraine .....	80
5.1. Late Sarmatian (11,0-9,88 Ma) .....	84
5.2. Maeotian (9,88-7,1 Ma) .....	91
5.3. Pontian (7,1-5,4 Ma) .....	97
Conclusions .....	105
References .....	106
Paleontological plates .....	127

## СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ГМ КНУ – Геологический музей Киевского национального университета имени Тараса Шевченко

ГПМ ПГУ – Геологический и палеонтологический музей Приднестровского государственного университета (Республика Молдова)

ННПМ НАНУ – Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины

ai – angulus inferior

ap – angulus posterior

crbh – ceratobranchiale (V жаберная дуга)

dn – dentale (зубная кость)

DPA – длина processus articularis

DPC – диаметр rocus canalis

dph – dentis pharyngialis (изолированный глоточный зуб)

DV – диаметр позвонка

far – facet articularis (суставная фасетка)

H crbh – высота ceratobranchiale

HPT – высота коронки глоточного зуба

L crbh – длина ceratobranchiale

LDS – длина озубленно поверхности

prar – processus articularis

prau – processus auricularis

prop – processus opercularis

qua – quadratum (квадратная кость)

sqi – squama (чешуя)

v – vertebra (позвонок)

W crbh – ширина ceratobranchiale

WPT – ширина коронки глоточного зуба

## ВВЕДЕНИЕ

В условиях антропогенной трансформации экосистем принципиально важным является понимание истории и тенденций будущего развития фауны, что невозможно без изучения ископаемых остатков живых организмов. Исторический подход к описанию животного мира является базовым для понимания связей, объединяющих живой мир в единую функционирующую систему. Исследуя современное состояние биосферы, нельзя глубоко проследить тренды биоценозов и выявить исторические причинно-следственные связи между их отдельными компонентами.

Фауна пресноводных рыб Европы начала формироваться во второй половине палеогена (38-23 млн. л.н.). Этот процесс продолжался в миоцене, сопровождаясь масштабной перестройкой экосистем. Уже в конце олигоцена карповые рыбы занимают доминирующее положение в пресноводных сообществах рыб Европы и Азии, достигая значительного разнообразия в миоцене. На сегодня Cyprinidae является наиболее многочисленным семейством преимущественно пресноводных рыб, распространенных в водах Евразии, Африки и Северной Америки [214, 215, 259]. В современной мировой фауне насчитывается около 2420 видов 220 родов карповых рыб (9% от общего количества видов костистых рыб и 3% - от Chordata).

Фауны позднего миоцена юга Украины (11,0-5,4 млн. л.н.) достаточно полно охарактеризованы в палеотериологическом отношении [92]. В то же время остатки костистых рыб практически не изучены. Исследования палеоихтиофауны Украины сегодня находятся на уровне выяснения количественного и качественного состава, требующих уточнения и ревизии.

Актуальность исследования обусловлена общей направленностью современных палеонтологических работ на комплексное освещение состояния и динамики фауны позвоночных прошлых геологических эпох в морфосистематическом и палеоэкологическом отношениях. Значительный по объему остеологический материал по карповым рыбам из отложений позднего миоцена юга Украины, представленный остатками разной степени сохранности, требует детального изучения и глубокого анализа.

Целью данной работы является комплексная морфосистематическая и таксономическая характеристика карповых рыб из континентальных отложений позднего миоцена юга Украины; палеоэкологический анализ и реконструкция палеогеографических условий существования фауны.

В процессе исследований использованы общепринятые методы морфосистематического анализа, статистической обработки результатов, моделирование палеоэкологических и создание палеобиогеографических реконструкций на основании концепции актуализма.

Впервые проведен историко-фаунистический анализ пресноводной ихтиофауны позднего миоцена юга Украины. Установлено наличие 44 видов 24 родов 8 семейств и 4 отрядов костистых рыб, в том числе 26 видов 16 родов, принадлежащих к семейству Cyprinidae. Впервые указаны для

исследуемого региона представители родов *Luciobarbus* и *Palaeocarassius*. Описаны 2 новых для науки вымерших вида (*Rutilus robustus*, *Scardinius ponticus*). Проведен детальный анализ таксономического состава и экологической структуры сообществ ихтиофауны позднего миоцена. Впервые костные остатки костистых рыб использованы для реконструкции палеогеографических условий на территории юга Украины в течение позднего сармата, меотиса и понта, а также для установления связей между ихтиокомплексами позднего миоцена в пределах Восточного Паратетиса.

На основании полученных данных возможно уточнение таксономического состава и систематического положения пресноводных костистых рыб позднего миоцена Восточной Европы. Полученные результаты могут быть использованы для обоснования и уточнения биостратиграфических схем, разработанных на основе изучения других групп позвоночных животных позднего миоцена, для проведения корреляций с фаунами, известными на территории Молдовы, Российской Федерации и их сопоставления с одновозрастными ихтиокомплексами в пределах Паратетиса. Детальное изучение ископаемых остатков костистых рыб позднего миоцена юга Украины способствует более глубокому познанию истории фаун позвоночных исследуемого региона, а также выяснению особенностей формирования их современного разнообразия.

На протяжении 2009-2014 гг. автором в составе экспедиций палеонтологического музея (Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины) проводились полевые исследования континентальных отложений позднего миоцена юга Украины с целью поиска ископаемых остатков костистых рыб. Также были проработаны палеоихтиологические сборы предыдущих лет, находящихся на хранении в ННПМ НАНУ.

Автор выражает искреннюю благодарность д.б.н., проф. Л. И. Рековцу за поддержку на всех этапах выполнения работы, Е. Швидницкой и А. Надаховскому (Вроцлав, Польша) за предоставленную возможность обработки фондовых коллекций отдела палеоихтиологии Зоологического института Вроцлавского университета, М. Беме и Д. Василян (Тюбинген, Германия), Р. Арай (Токио, Япония), Ж. Годану, Ф. Гоберу (Париж, Франция), Н. Г. Богущкой, А. М. Насеке (Санкт-Петербург, Российская Федерация), В. В. Титову (Ростов-на-Дону, Российская Федерация), А. Я. Щербухе, Ю. В. Мовчану (Киев) за консультативную помощь и предоставленные копии публикаций, Е. К. Сычевской (Москва, Российская Федерация), В. А. Присяжнюку, И. И. Дзеверину, Е. Ю. Яниш, Ю. К. Куцоконь, И. Г. Емельянову, М. С. Комар, В. А. Несину, Л. В. Горобцу, М. В. Синице, Т. В. Крахмальной, Ю. А. Семенову, Д. В. Иванову, С. В. Неофитному, Д. А. Апольцеву (Киев), А. В. Братишко (Луганск) за участие в обсуждении отдельных положений и ценные советы, а также В. М. Федоровой за постоянную поддержку во время выполнения работы.



# ГЛАВА 1

## ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ ОСТАТКОВ КАРПОВЫХ РЫБ НА ТЕРРИТОРИИ УКРАИНЫ

В современной мировой фауне насчитывается около 2420 видов карповых рыб, относящихся к 220 родам [215]. Cyprinidae Fleming, 1822 является крупнейшим семейством среди позвоночных животных. Современная фауна костистых рыб (Teleostei) Украины включает около 58 видов 31 рода карповых [65]. На сегодня ископаемые остатки представителей семейства Cyprinidae известны с территории Украины в возрастном диапазоне от позднего миоцена до голоцена (рис. 1.1) [31, 43, 191].

Исторические документы, сохранившиеся до нашего времени, свидетельствуют о том, что палеонтологические исследования в Украине начались еще в XVIII веке [76, 92]. Конечно, они не были регулярными, проводились спорадически и основывались на случайных находках.

Сведения о нахождении ископаемых рыб с территории Украины впервые появляются во второй половине XIX века в трудах А. С. Роговича [94, 95]. В 1886 г. И. Д. Вильдгальм в статье “Die fossilen Vogelknochen der Odessaer-Steppen-Kalksteinbrüche an der Neuen Slobodka bei Odessa” приводит список видов рыб, остатки которых были найдены в понтических известняках вблизи Одессы. Среди них фигурируют елец *Leuciscus* sp., красноперка *Scardinius nordmanni* Wildh., чехонь *Pelecus* sp., линь *Tinca* sp. [256].

Начиная с конца XIX века, палеозоологические исследования на территории Украины приобретают систематический характер, география их значительно расширяется. В 1904 г. Н. А. Соколов обнаружил местонахождение ископаемых остатков позвоночных животных в аллювиальных отложениях позднеплиоценового возраста вблизи Ногайска (ныне – г. Приморск) Запорожской области. Исследование этого местонахождения проводилось с перерывами в течение 1930-1960-х гг. В результате установлен видовой состав ногайской фауны, которая включает около 25 видов млекопитающих, 6 видов птиц, 3 – пресмыкающихся, 3 – земноводных и 10 видов рыб [106].

В 1914 г. был опубликован труд Д. Е. Белинга [3], в котором впервые были обобщены сведения об ископаемой ихтиофауне раннеантропогенных отложений Днепра, а также сделан акцент на ее существенном сходстве с составом рецентного ихтиокомплекса. Несколько позже, в 1928-1929 гг., М. Тихий опубликовал результаты обработки остатков пресноводных рыб из позднепалеолитической стоянки Сюрень на территории Крымского полуострова. В частности, в его статье говорится о нахождении костей причерноморского вырезуба *Rutilus frisii* (Nordm., 1840) и европейского голавля *Squalius cephalus* (L., 1758) [108, 253].

Значительное количество ископаемого остеологического материала удалось получить в результате работы многочисленных археологических

экспедиций, которые действовали на территории Украины в первой половине XX века. Во время раскопок позднепалеолитической стоянки Мурзак-Коба (АР Крым) под руководством С. Н. Бибикова собраны 156 костных фрагментов, принадлежавших пресноводным рыбам (в том числе карповым): *Rutilus frisii*, рыбец *Vimba vimba* [54, 56].

В течение 1939-1947 гг. проводились археологические раскопки Новгород-Северской палеолитической стоянки (Черниговская обл.) под руководством М. В. Воеводского [53, 56]. Г. В. Никольский определил 146 костей рыб из этого местонахождения, в том числе *Leuciscus* sp., плотвы *Rutilus rutilus* (L., 1758) и леща *Abramis brama* (L., 1758) [70, 71]. Археологами также были обследованы разновозрастные поселения в пределах Новгород-Северского района Черниговской области: юхновские поселения (III-II вв. до н.э.) – *Leuciscus* sp., *Idus idus*, *Rutilus frisii*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Abramis brama*, сазан *Cyprinus carpio* L., 1758, *Tinca tinca*; Песчаный Ров (II-IV вв. н.э.) – *Squalius cephalus*, *Idus idus*, *Rutilus rutilus*, *R. frisii*, *Abramis brama*, жерех *Aspius aspius* (L., 1758), *Cyprinus carpio*, карась *Carassius carassius* (L., 1758), *Tinca tinca*; Майдан (VI-VIII вв. н.э.) – *Leuciscus* sp., *Squalius cephalus*, *Rutilus frisii*, подуст *Chondrostoma nasus* (L., 1758), *Cyprinus carpio*; Быстринское (VIII-IX вв. н.э.) – *Rutilus rutilus*, *R. frisii*, *Carassius* sp.

Остатки *Rutilus rutilus*, *Abramis brama*, *Cyprinus carpio* найдены во время раскопок Пантикапея (II в. до н.э.) на территории Керченского района АР Крым в 1945-1946 гг. под руководством В. Д. Блаватского. И. И. Ляпушкин проводил раскопки славянского поселения VIII-XIII вв. н.э. на территории Полтавы, в ходе которых были найдены и идентифицированы остатки *Leuciscus* sp., *Idus idus*, *Rutilus rutilus*, *Chondrostoma nasus*, *Abramis brama*, *Cyprinus carpio*, *Carassius carassius*, *Tinca tinca* [56].

Отдельные кости *Cyprinus carpio* и *Rutilus frisii* фигурируют в материалах раскопок раннеолитической стоянки возле с. Игрень Днепропетровского района Днепропетровской области (1947 г., экспедиция А. В. Бодянского), славянского поселения VII-VIII вв. н.э. в окрестностях с. Волянцево Путивльского района Сумской области (1948 г., раскопки В. И. Довженко) [5] и неолитического некрополя на территории Солонянского района Днепропетровской области (1949, 1952) [125]. В конце 1940-х гг. изолированные глоточные зубы *Cyprinus carpio*, датированные ранним антропогеном, были найдены на правом склоне балки Арабка возле с. Тихоновка Мелитопольского района Запорожской области [106].

Цикл работ Г. В. Никольского посвящен изучению ископаемой антропогеновой фауны пресноводных рыб на остеологических материалах с палеолитических стоянок, в том числе обнаруженных на территории Украины [70, 71]. В 1949 г. результаты обработки палеоихтиологических сборов с песчаных отмелей Днепра опубликованы Г. И. Шпетом [124]. Им были найдены кости карповых рыб в плейстоценовых отложениях среднего и верхнего Днепра (елец *Leuciscus leuciscus* (L., 1758), *Squalius cephalus*, *Idus idus*, верховодка *Alburnus alburnus* (L., 1758), *Alburnus* sp., *Rutilus rutilus*, *R.*

*frisii*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Chondrostoma nasus*, густера *Blicca bjoerkna* (L., 1758), *Abramis brama*, *Vimba vimba*, *Aspius aspius*, чехонь *Pelecus cultratus* (L., 1758) усач *Barbus barbatus* (L., 1758), *Cyprinus carpio*, *Carassius carassius*). В фондах Музея природы Каневского природного заповедника (Черкасская обл.) находятся недиагностичные остатки рыб семейства Cyprinidae [37].

Во второй половине XX века количество публикаций, в которых упоминаются ископаемые остатки пресноводных рыб с территории Украины, значительно возрастает. В 1953 г. В. Д. Лебедев пишет кандидатскую диссертацию, посвященную пресноводной четвертичной (антропогеновой) ихтиофауне Европейской части СССР. В ней он, в частности, подчеркивает важность изучения ископаемых остатков пресноводных рыб для установления закономерностей изменения ихтиокомплексов во времени. Результаты обработки ихтиоостеологических материалов можно использовать для палеоклиматических и палеоландшафтных реконструкций, воспроизведения гидрографической сетки, гидрологического режима, а также для уточнения стратиграфии антропогеновых отложений [55].

В работе В. Д. Лебедева приводится ценная информация относительно распространения пресноводных рыб, в том числе карповых, в материалах из разновозрастных поселений человека в бассейнах Черного и Азовского морей. В целом для исследуемой территории ученый называет 30 современных видов семейства Cyprinidae, из которых 4 известны из плиоцена Европейской части СССР. В плейстоцене общее количество видов карповых возрастает до 15, в то время как из более поздних (голоценовых) отложений уже известны 22 вида. Важной частью работы В. Д. Лебедева является определение длины тела, возраста рыб, темпов их роста и изменений численности по имеющимся остеологическим материалам. Исследователь также отмечает существенное сходство плейстоценовой и современной ихтиофауны, предполагает возможность формирования последней в результате взаимодействия древних циркумбореальной и циркумполярной фаун. Ценно также мнение, что всю гидрографическую сетку Европейской части СССР с точки зрения возможностей для расселения рыб можно рассматривать как единую водную систему, которая изменялась за счет взаимодействия отдельных водных бассейнов [55]. В 1960 результаты исследования В. Д. Лебедева были оформлены в виде монографии [56].

Заслуживают внимания капитальные сводки И. Г. Пидопличко [80, 81], И. А. Дуброво и К. В. Капелист [13]. В них приводятся сведения о нахождении ископаемых позвоночных животных, в т.ч. пресноводных рыб, в регионах Украины. В. В. Богачев в 1958 г. описал новый вид леща *Abramis ponticus*, морфологически сходного с *Ballerus sapa* (Pall., 1804) и *B. ballerus* (L., 1758), из отложений нижнего понта около с. Наумовка (АР Крым) [8].

Остатки представителей позднеплиоценовой (хапровской) фауны найдены во время раскопок вблизи с. Безьянское Донецкой области в 1959 г., в частности, *Rutilus* sp. и кости крупной моллюсковидной рыбы. В. И. Тарашук [106] считает, что эти остатки могли принадлежать черному амурю

*Mylopharyngodon piceus* (Rich., 1846), однако, по нашему мнению, такое предположение весьма сомнительно, учитывая небольшое количество и плохую сохранность костного материала из местонахождения, а также отсутствие этого и близких к нему видов в плиоцене Украины. Черный амур был интродуцирован в водоемах страны лишь в начале 1950-х гг. [65].

В 1960-х гг. вблизи с. Каменское Васильевского района Запорожской области было найдено местонахождение остатков фауны пресноводных рыб, из которых В. И. Тарашуком [105] идентифицированы *Leuciscus (leuciscus?)*, *Rutilus frisii*, *Rutilus* sp., *Scardinius erythrophthalmus*, *Abramis* sp., *Carassius carassius*, Cyprinidae gen. На сегодня насыщенность этого костеносного горизонта незначительная [22].

Плиоценовые отложения местонахождения Кучурган (Одесская обл.) насыщены большим количеством остатков мелких млекопитающих и характеризуются очень бедной фауной рыб (зуб *Rutilus* sp.). Из позднеплиоценового местонахождения Каиры (Херсонская обл.) известны кости *Rutilus* sp. и *Cyprinus carpio* [106].

Ценная информация о нахождении остатков карповых рыб в материалах разновозрастных археологических памятников Украины содержится в статье В. И. Бибиковой, опубликованной в 1963 г. [5]. Ею были обобщены результаты работы многочисленных экспедиций, действовавших в разных регионах страны в течение первой половины XX века. Так, в 1950-1954 гг. во время раскопок раннетрипольского поселения вблизи с. Ленковцы под руководством Е. К. Черныша, а также курганов эпохи бронзы в окрестностях с. Берново Кельменецкого района Черновицкой области (руководитель – Т.С. Пассек) найдены кости *Rutilus frisii* [5]. В 1960-1961 гг. Д. Я. Телегин раскапывал поселения эпохи бронзы у с. Деревивка Онуфриевского района Кировоградской области. Отсюда идентифицированы остатки *Rutilus rutilus*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Aspius aspius*, *Cyprinus carpio*.

Без сомнения, наиболее выдающейся специальной работой, в которой впервые было осуществлено детальное аналитическое обобщение сведений о нахождении ископаемых остатков пресноводных рыб в миоценовых, плиоценовых, плейстоценовых и голоценовых отложениях различных регионов Украины, является статья В. И. Тарашука, опубликованная в 1962 г. [106]. Автор представляет исчерпывающий перечень палеоихтиологичних материалов, известных к началу 1960-х гг. Сведения о нахождении ископаемых остатков пресноводных рыб приводятся в стратиграфическом порядке. Описание местонахождений сопровождается географической привязкой, характеристикой геологического разреза с указанием костеносных горизонтов. Ценны также данные морфологического анализа отдельных элементов скелета рыб. На основании сравнения одновозрастных фаунистических комплексов и определения процентного соотношения видов в различных ассоциациях В. И. Тарашук делает важные палеогеографические и палеоэкологические обобщения.

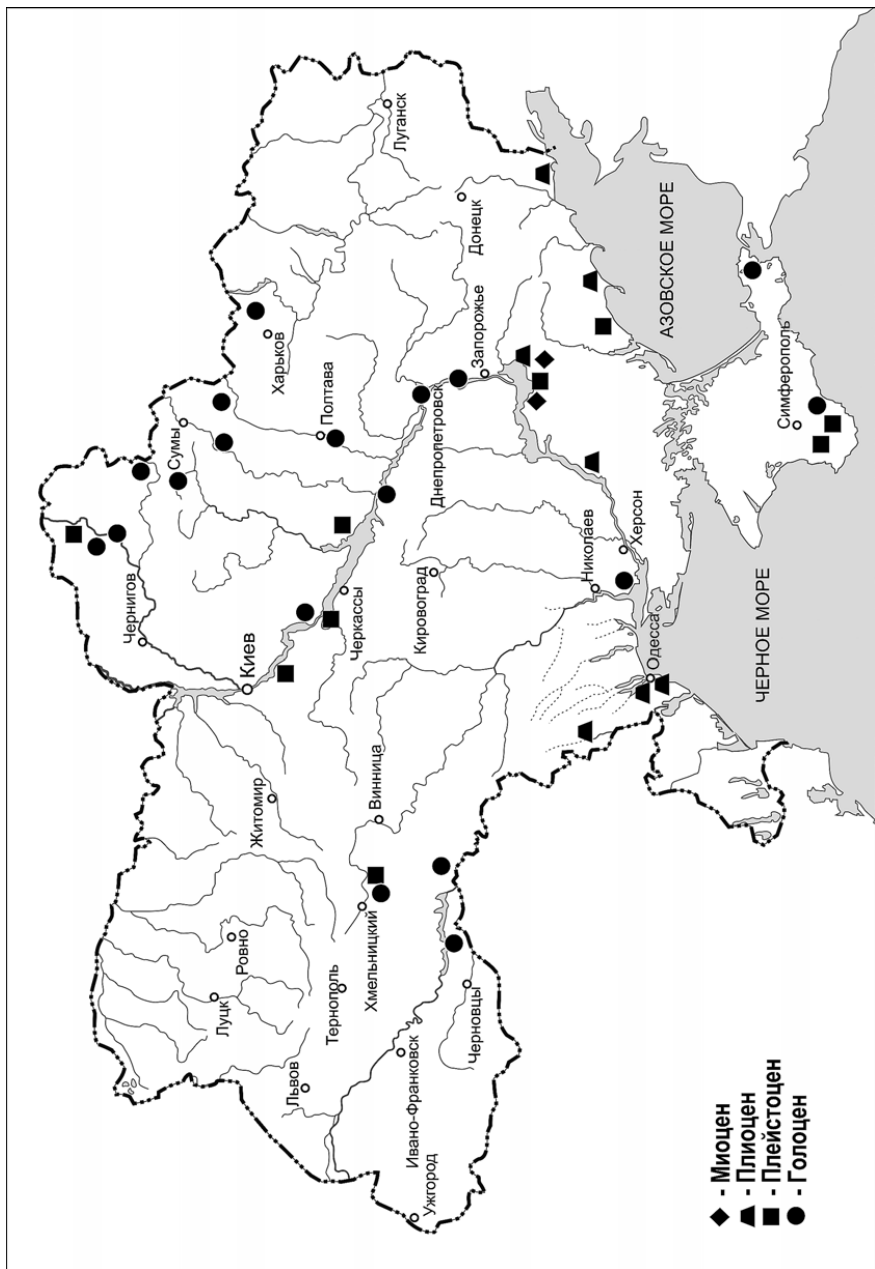


Рис. 1.1. Места находок ископаемых остатков карповых рыб на территории Украины

Л. Д. Житенева в 1967-1968 гг. опубликовала ряд статей, посвященных результатам изучения остатков рыб из палеолитических стоянок Замиль-Коба [16], Новгород-Северской [17], античной Ольвии (VII-VII вв. до н.э. – III в. н.э.) [15]. В 1960-1980-х гг. опубликованы обобщающие труды И. Г. Пидопличко [77, 78], Г. И. Молявко [67], В. А. Топачевского [109, 110], в которых подводились итоги палеозоологических исследований на территории Украины и сопредельных регионов. Основное внимание в этих работах сосредоточено на достижениях в области палеотериологии, в то время как сведения о нахождении остатков рыб крайне ограничены.

Аналізу палеоихтиологического материала (*Rutilus frisii*, *Barbus barbatus*, *Cyprinus carpio*) из раннетрипольского поселения Лука-Врублевцевка (VI-III вв. до н.э.) Каменец-Подольского района Хмельницкой области посвящена статья Г. И. Шпета: [125]. В 1970-х гг. в материалах раннеславянского Донецкого городища (Харьковская обл.) обнаружены кости *Abramis brama* и *Cyprinus carpio* [103]. А. В. Петраускас [75] сообщает о нахождении остатков карповых рыб (*Rutilus rutilus*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Aspius aspius*, *Cyprinus carpio*, *Carassius carassius*, *Tinca tinca*) в Среднем Поднепровье.

Изучению фауны рыб из Ольвии (VI в. н.э. – IV в. н.э.) и Белозерского поселения (IV в. до н.э. – III ст. н.э.) на территории Очаковского района Николаевской области посвящена серия публикаций Е. Ю. Яниш [127, 128, 129], В. П. Былковой [6]. Ими были идентифицированы остатки *Squalius cephalus*, *Rutilus rutilus*, *R. frisii*, *Alburnus alburnus*, *Abramis brama*, *Aspius aspius*, *Cyprinus carpio*, карась *Carassius auratus* (L., 1758).

В 2003-2006 гг. проводились раскопки позднесредневекового замка Ракочи (Летичевский р-н, Хмельницкая обл.). Среди пищевых остатков обнаружены кости карповых рыб: *Rutilus frisii*, *Rutilus* sp., *Cyprinus carpio* [21]. В 2010 г. были найдены кости *Cyprinus carpio* (IV-II тыс. до н.э.) на Пекарской косе вблизи г. Канев Черкасской области [37, 43, 46], а также остатки *Carassius carassius* в заполнении полуземлянки XVIII в. на территории г. Белополье (Сумская обл.) [26]. Находки костей карповых рыб позднеголоценового возраста известны из поселений Новотроицкое и Ницаха (Сумская обл.) [103].

В течение длительного времени ископаемые остатки костистых рыб не были известны из миоценовых отложений Украины. В сарматском известняке Запорожской области был найден только один кальцинированный позвонок сома (*Silurus* sp.), а также жучки осетровых (*Acipenser* sp.) в позднесарматских отложениях Одесской области [106]. В 2008-2011 гг., во время полевых исследований палеонтологической экспедиции отдела палеозоологии ННПМ НАНУ были открыты новые местонахождения ископаемой фауны позвоночных животных, датированные миоценовым и плиоценовым возрастом (Подгорное, Попово, Верхняя Криница, Лобково, Лысая Гора) вблизи г. Васильевка Запорожской области [90, 91]. В процессе дальнейших исследований идентифицированы остатки млекопитающих, птиц, рыб, а также отдельные кости земноводных и пресмыкающихся.

Таблиця 1.1. Представленість ископаємих решток карпових риб на території України (по регіонам і родам)

Область	<i>Leuciscus</i>	<i>Squalius</i>	<i>Idus</i>	<i>Rutilus</i>	<i>Scardinius</i>	<i>Chondrostoma</i>	<i>Alburnus</i>	<i>Chalcalburnus</i>	<i>Vimba</i>	<i>Blicca</i>	<i>Abramis</i>	<i>Ballerus</i>	<i>Aspius</i>	<i>Pelecus</i>	<i>Barbus</i>	<i>Cyprinus</i>	<i>Carassius</i>	<i>Tinca</i>	Σ
АР Крим	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	5
Черкаська	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1
Чернігівська	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	11
Чернівецька	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1
Дніпропетровська	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2
Донецька	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1
Харківська	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1
Херсонська	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2
Хмельницька	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	13
Кіровоградська	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	4
Кіївська	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6
Миколаївська	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	7
Одеська	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	5
Полтавська	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	14
Сумська	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	2
Запорізька	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	9

Палеоихтиологический материал из местонахождения Лысая Гора 2 был обработан автором в 2012 г. : *Leuciscus* sp., *Rutilus rutilus*, *Rutilus* cf. *frisii*, *Rutilus* sp., *Scardinius erythrophthalmus*, *Scardinius* sp., *Chondrostoma* sp., *Cyprinus* cf. *carpio*, *Carassius carassius*, *Carassius* sp., *Tinca* sp. и виды других групп Teleostei [23, 30, 45]. Видовой список карповых рыб с местонахождения Лысая Гора 1 (Лихвинский возраст, Гольштейн, MQR 3, OIS 11), по результатам определения, выглядит следующим образом: *Leuciscus* sp., *Rutilus* cf. *frisii*, *Rutilus* sp., *Scardinius erythrophthalmus*, *Scardinius* sp., *Chondrostoma* cf. *nasus*, *Chondrostoma* sp., *Cyprinus* cf. *carpio*, *Cyprinus* sp., *Carassius carassius*, *Carassius* sp., *Tinca* sp. [23, 45]. Автором обработан палеоихтиологический материал из палеолитической стоянки Меджибож. Это известное местонахождение ископаемых остатков позвоночных животных и артефактов на правом берегу р. Южный Буг (Летичевский р-н, Хмельницкая обл.) [89]. В частности, были определены *Leuciscus leuciscus*, *Rutilus rutilus*, *R. frisii*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Chondrostoma nasus*, *Alburnus alburnus*, *Vimba vimba*, *Blicca bjoerkna*, *Abramis brama*, синец *Ballerus ballerus* (L., 1758), *Barbus barbus*, *Cyprinus carpio*, *Carassius carassius*, *Tinca tinca* [29].

Таким образом, на основе анализа литературы можно утверждать о наличии на территории Украины ископаемых остатков 21 вида 19 родов карповых рыб, относящихся к 5 подсемействам (*Leuciscinae*, *Pelecinae*, *Varbinae*, *Cyprininae*, *Tincinae*). Неравномерность пространственного распределения их остатков (табл. 1.1) вызвана неодинаковой изученностью отдельных регионов и тафономическими особенностями [2].

Дальнейшие палеоихтиологические исследования неогеновых местонахождений на территории Украины являются перспективными и имеют значительную научную ценность. Значительный по объему и многообразию остеологический материал, накопленный в последнее время из континентальных отложений позднего миоцена юга Украины, представленный остатками пресноводных рыб различной сохранности, требует основательного морфосистематического анализа с применением новейших палеонтологических методик. На основании изучения палеоихтиологического материала возможно существенное дополнение представлений о палеоклиматических условиях на территории Украины на протяжении позднего миоцена и об истории формирования современной пресноводной ихтиофауны [25].



## ГЛАВА 2

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования стали остеологические сборы из аллювиальных отложений местонахождений позднего миоцена (Попово, Верхняя Криница, Лысая Гора) в пределах Васильевского района Запорожской области, накопленные в течение шести полевых экспедиционных сезонов (2006-2007, 2009-2011, 2013) экспедициями отдела палеонтологического музея ННПМ НАНУ при участии автора (табл. 2.1).

Значительная часть остатков карповых рыб, которые фигурируют в работе, получена М. В. Синицей на местонахождениях Палиево, Отрадово, Кубанка 2, Третья Круча, Егоровка (Одесская область) в 2007-2011 гг. В 2012 г. проводился сбор палеонтологического материала позднемиоценового возраста из местонахождений Третья Круча, Палиево, Егоровка с участием автора. Отдельные кости рыб из АР Крым, датированные понтическим возрастом, находятся на хранении в Геологическом музее Киевского национального университета им. Тараса Шевченко.

Остатки карповых рыб, которые послужили материалом для настоящего исследования, происходят из 20 местонахождений, а с учетом многослойности некоторых из них – из 24 костеносных горизонтов позднесарматского, мэотического и понтического возраста (табл. 2.1). Все местонахождения, информация о которых приводится в работе, обнаружены сотрудниками отдела палеозоологии позвоночных ННПМ НАНУ на протяжении II половины XX и начала XXI века. Локализация их установлена по существующим привязкам и уточнена с помощью GPS-навигатора.

В процессе исследования обработаны 7887 костей пресноводных костистых рыб из отложений позднего миоцена юга Украины (O\*), из которых 5408 диагностичных (D\*\*) позволяют установить систематическую принадлежность до родового или видового уровня. Среди них 3163 принадлежат карповым рыбам (K\*\*\*) (табл. 2.1). Доля последних составляет 58,5% от количества диагностичных остатков и 40,1% от общей выборки.

Геологическая характеристика местонахождений и определение возраста ископаемых остатков представлены в работе на основании общепринятого палеонтологического метода. Тафономические особенности описаны с использованием работ Г. А. Бачинского [1, 2], Р. Л. Элдера и Г. Р. Смита [162], П. Шпака [250], а также И. Зохар с соавторами [260]. Последовательность и объем стратиграфических подразделений приведены согласно региональной биостратиграфической схеме позднего неогена юга Восточной Европы (с дополнениями) [115, 217].

Сбор палеостеологического материала осуществлялся по общепринятой методике [122, 182, 206]: отбор породы, ее промывка на мелкоячеистых ситах ( $d = 1,0$  мм), просушка концентрата, фракционирование и экстракция костных остатков. Кости карповых рыб отбирались отдельно.

Таблица 2.1. Распределение обработанного остеологического материала по местонахождениям и геологическому возрасту

Местонахождение	Горизонт	Геологический возраст	Корреляция с MN-зонами	Область	Количество остатков	
					О*	Д** К***
Виноградовка	Виноградовка 1	Понг	MN 13	Одесская	141	78
Лекостратопит понта	Лекостратопит понта			Одесская	376	164
Крым	Крым	Мэотис	MN 12	АР Крым	20	16
Ореховка	Ореховка			Одесская	48	18
Андреевка	Андреевка	Поздний сармат	MN 11	Николаевская	35	21
Новоукраинка	Новоукраинка 1			Одесская	176	117
Егоровка	Егоровка 1	MN 10	MN 10	Одесская	227	127
	Егоровка 2			Одесская	832	405
Протопоповка	Протопоповка 3	MN 11	MN 11	Одесская	52	30
Новоселизаветовка	Новоселизаветовка 3			Одесская	60	43
Верхняя Криница	Верхняя Криница 2	MN 12	MN 12	Запорожская	995	917
Васильевка	Васильевка 1			Запорожская	350	350
Третья Круча	Третья Круча	MN 13	MN 13	Одесская	161	19
Новоукраинка	Новоукраинка 2			Одесская	15	6
Черевичное	Черевичное 3	MN 14	MN 14	Одесская	333	99
Новоселизаветовка	Новоселизаветовка 2			Одесская	96	71
Кубанка	Кубанка 2	MN 15	MN 15	Одесская	592	96
Лысая Гора	Лысая Гора 2			Одесская	211	145
Отрадово	Отрадово	MN 16	MN 16	Запорожская	199	41
Палиево	Палиево			Одесская	176	87
Фрунзовка	Фрунзовка 2	MN 17	MN 17	Одесская	93	93
Михайловка на Буге	Михайловка на Буге 2			Николаевская	535	425
Полово	Полово 3	MN 18	MN 18	Запорожская	1757	1644
Михайловка на Буге	Михайловка на Буге 1			Николаевская	407	396

Полученный материал, представленный разрозненными элементами скелета (чешуей, костями черепа, фрагментами жаберных дуг, изолированными глоточными зубами, лучами плавников и отдельными позвонками с разрушенными остистыми отростками), обработан с помощью стандартных методик морфосистематического и морфофункционального анализа [18, 82]. Определение систематической принадлежности ископаемых остатков проводилось с использованием сравнительных ихтиологических коллекций ННПМ НАН Украины, Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины и собственных сборов рецентного остеологического материала. Количество остатков определенного вида в ориктоценозе подсчитывали по целым костям и/или их диагностичным фрагментам. Морфология отдельных элементов скелета карповых рыб описана с использованием соответствующей специальной литературы [12, 197, 228]. Наименования элементов V жаберной дуги и глоточных зубов приведены по Е. К. Сычевский [83, 84] (рис. 2.1, 2.3), морфометрические параметры – по Э. Рутте [238] и А. Н. Касьянову с соавторами [20] (рис. 2.2).

Для количественных характеристик морфологии глоточных зубов использованы признаки, выделенные А. Н. Касьяновым с соавторами [20]. Описание отдельных костей краниального скелета основывается на работах Г. Миранды и М.К. Эскалы (рис. 2.4) [210, 212].

Для установления размеров рыбы по методике В. Д. Лебедева [56] составлялась пропорция, куда подставлялись размерные параметры идентичных костей исследуемой и рецентной формы из сравнительной коллекции с известными зоологической и ихтиологической длиной [252]. Изучение темпов роста по чешуе проводилось с использованием методики В. Л. Брюзгина [11], изменение глоточных зубов – по А. Я Белогурову [4], Дж. Т. Истмену и Дж. К. Андерхиллу [161], М. Беме [146].

Все измерения сделаны с помощью окуляр-микрометра с точностью до 0,01 мм, в отдельных случаях – с использованием штангенциркуля (до 0,1 мм). Рисунки выполнены автором с применением рисовального аппарата “Wild TYP 308700” к стереомикроскопу “Wild M3C”.

Номенклатура таксонов видого и родового рангов согласована с работами Ю. В. Мовчана [62-65], Ю. К. Куцоконь и Ю. Квача [52], надродовая систематика – с каталогом Н. Г. Богущкой и А. М. Насеки [10]. Описание новых таксонов проводилось в соответствии с требованиями действующего издания Международного кодекса зоологической номенклатуры [59].

Палеоэкологическая характеристика местонахождений осуществлена на основании анализа экологических предпочтений рецентных видов пресноводных рыб, которые являются аналогами тех, чьи остатки были найдены и идентифицированы в процессе исследования [60, 61, 137, 249]. Для детализации палеоэкологических и палеогеографических выводов использованы опубликованные результаты микропалеотериологического, палинологического и фациального анализов.

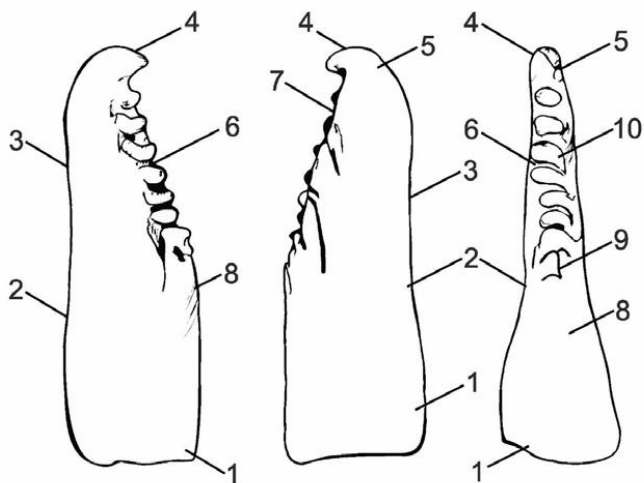


Рис. 2.1. Схема строения глоточных зубов карповых рыб:

1 – ножка зуба; 2 – шейка; 3 – спинка; 4 – крючок; 5 – шейка крючка; 6 – жевательная поверхность; 7 – жевательный край; 8 – брюшко; 9 – киль; 10 – угол крючка.

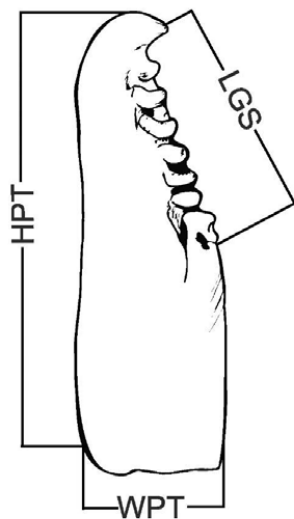


Рис. 2.2. Схема промеров изолированных глоточных зубов карповых рыб:

HPT – высота зуба; WPT – ширина основания коронки зуба; LGS – длина жевательной поверхности.

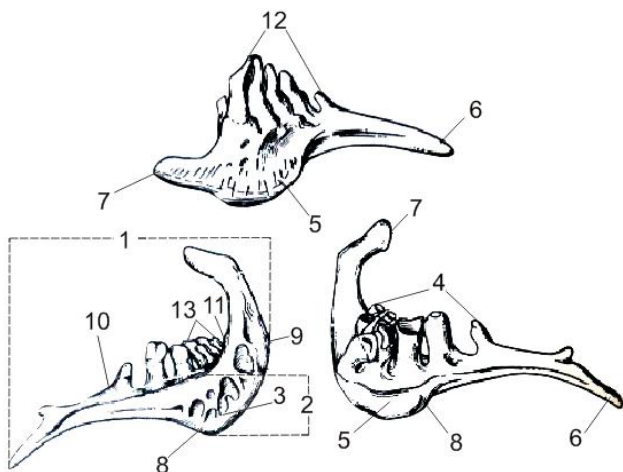


Рис. 2.3. Схема строения и основные меристические признаки глоточных костей (ceratobranchiale) карповых рыб [84]: 1 – длина глоточной кости; 2 – ширина; 3 – кавернозная поверхность; 4 – озубленная поверхность; 5 – вентральная поверхность; 6 – передняя ветвь; 7 – задняя ветвь; 8 – передний угол; 9 – задний угол; 6, 10 – передний отросток; 7, 11 – задний отросток; 12 – главный зубной ряд; 13 – дополнительные зубные ряды.

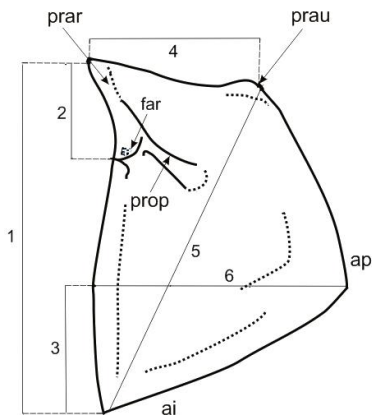


Рис. 2.4. Схема строения и основные меристические признаки жаберной крышки (operculum) карповых рыб [212]: 1 – высота суставной оси; 2 – длина суставного отростка; 3 – высота заднего угла; 4 – расстояние между передним углом и суставной осью; 5 – наибольшая высота; 6 – наибольшая длина; prar – processus articularis; prau – processus auricularis; far – facet articularis; prop – processus opercularis; ap – angulus posterior; ai – angulus inferior.

В процессе выполнения работы был проведен количественный анализ таксономического богатства и разнообразия ихтиокомплексов гетерохронных экологических группировок позднего миоцена юга Украины.

Таксономическое богатство определяется с помощью функции, которая представляет собой сумму таксонов разного ранга (на уровне видов, родов, семейств и рядов) компонентов сообщества, существовавшего на данной территории в течение определенного отрезка геологического времени [14, 117, 233]. Относительное доминирование вида в однородном комплексе было рассчитано по индексу Паляя-Ковнатского [123]: более 10% – доминант, 1-10% – эусубдоминант, 0,1-1% – субдоминант, >0,1% – маргинальный вид.

Видовое разнообразие (H) является количественной оценкой таксономической структуры биотических сообществ с учетом характеристики разнообразия видов или систематических групп высших рангов. Для его оценки был использован индекс Шеннона-Уивера [246]. Аналогично были вычислены показатели таксономического разнообразия (Htax), которые позволяют установить таксономическую структуру биотических сообществ [117, 234]. Сложность комплексов (C) оценивалась с помощью мультипликативной функции с учетом Htax и удельного показателя “иерархического” многообразия [58, 117]. Уровень таксономического сходства ценозов определяли с использованием индекса Жаккара (K<sub>j</sub>), расчет степени биоценотического сходства местонахождений разного возраста – с помощью индекса Чекановского-Сьеренсена (S) [72]. Палеоэкологический анализ включал в себя сравнение ихтиокомплексов позднего миоцена юга Украины с одновозрастными сообществами в пределах Паратетиса.

Все исходные данные были сведены в электронные таблицы и обработаны в рамках стандартного подхода к определению выборочных параметров с использованием пакетов программ MS Excel 2007 и PAST v. 1.93. Статистическая обработка материалов проведена по стандартным методикам, адаптированным к биологической проблематике [74, 203].

# ГЛАВА 3

## ОБЗОР МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ

### ФАУНЫ ПОЗДНЕГО МИОЦЕНА ЮГА УКРАИНЫ

#### С ОСТАТКАМИ КАРПОВЫХ РЫБ

Отложения неогена сплошным чехлом покрывают всю территорию южных степей Украины. В северной части Причерноморья неогеновые породы выходят на дневную поверхность в речных долинах, бортах оврагов и балок, а в южной – погружены на значительную глубину [66], ниже уровня речной эрозии [96]. Позднемиоценовые отложения повсеместно распространены в Причерноморской впадине. Они трансгрессивно залегают на среднемиоценовых, а на периферии – на олигоценых породах и продуктах коры выветривания Украинского щита [102]. В пределах Северного Причерноморья отложения позднего миоцена покрыты плиоценовыми породами и антропогенными образованиями различных генетических типов. К отложениям позднего миоцена приурочена серия местонахождений фауны, характеристика которых приведена ниже.

#### Михайловка на Буге

Местонахождение открыто в 1991 г. в карьере вблизи с. Михайловка Новоодесского района Николаевской области (левый берег р. Южный Буг) [68, 112, 217]. Полное описание разреза, характеристика фауны моллюсков, остракод, наннопланктона и споро-пыльцевых комплексов приведены в статье В.А. Присяжнюка с соавторами [87]. Г.В. Сливинская представила результаты палеомагнитных исследований отложений Михайловского карьера [101]. На ракушняках среднего сармата залегают толща глин и алевроитов с прослоями известняков и песков общей мощностью около 35 м: выделено 43 слоя и 7 ритмов седиментогенеза, каждый из которых начинается морскими отложениями и заканчивается глинами со следами почвообразования [87]. Палеоихтиологический материал происходит из двух разновозрастных костеносных горизонтов (Михайловка на Буге 1 и 2), стратиграфически приуроченных к пестрой по литологическому составу пачке озерно-лиманских отложений общей мощностью до 3 м, которые выклиниваются в южном направлении (рис. 3.1) [87]. Геологический возраст нижней толщи с костями рыб (Михайловка на Буге 1) – верхняя часть среднего сармата, MN 10 [216]. Верхний костеносный горизонт (Михайловка на Буге 2) датирован поздним сарматом, MN 11 [69].

Фаунистический список костистых рыб Михайловки 1 выглядит следующим образом: *Rutilus cf. frisii*, *Scardinius haueri* (Münster, 1842), *Aspius* sp., *Luciobarbus* sp., *Palaeocarassius* sp., *Tinca* sp., *Silurus* sp., *Morone nobilis* (Koken, 1891), *Genyonemus* sp., *Gobius dorsorostralis* Weinfurter, 1954, *Gobius* sp. 1, *Gobius* sp. 2, *Gobius* sp. 3. Ихтиофауна Михайловки 2 имеет несколько

иной состав: *Leuciscus* sp. 1, *Rutilus* cf. *frisii*, *Scardinius haueri*, *Chondrostoma* sp., *Luciobarbus* sp., *Palaeocarassius* sp., *Tinca* sp., *Silurus* sp., *Esox* sp.

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, палеонтологический музей, коллекция № 33/537-1456; ЛНУ им. Т.Г. Шевченко, УМІК 1/001-024.

### Попово 3

Овраг, в котором находится местонахождение, представляет собой врезку в склон древней балки на южной окраине с. Верхняя Криница Васильевского района Запорожской области (рис. 3.1). Комплекс седиментов Попово можно рассматривать как единый ритм озерно-лагунных отложений, что согласуется с его локализацией на поднятом тектоническом блоке водораздела между р. Днепр и р. Молочная. Его разделяют на 3-4 подритма седиментогенеза, являющиеся отражением локального осложнения процесса осадконакопления [22]. Местонахождение было открыто Л.И. Рековцом и А.В. Пашковым в 2007 г. Разрез включает 4 разновозрастных горизонта позднего миоцена и плиоцена с многочисленными остатками рыб, пресмыкающихся и мелких млекопитающих [91]. Фауна толщи Попово 3 соответствует зоне MN 11 (херсонской стадии позднего сармата) [191]:

#### Cyprinidae

<i>Leuciscus</i> sp. 3 .....	2
<i>Squalius</i> cf. <i>cephalus</i> .....	43
<i>Rutilus frisii</i> .....	100
<i>Rutilus</i> cf. <i>frisii</i> .....	33
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> .....	384
<i>Scardinius</i> sp. ....	4
<i>Chondrostoma</i> sp. ....	3
<i>Aspius</i> sp. ....	5
<i>Abramis</i> sp. ....	4
<i>Blicca</i> sp. ....	5
<i>Luciobarbus</i> sp. ....	42
Barbinae gen. indet. ....	17
<i>Palaeocarassius</i> sp. ....	25
<i>Carassius</i> sp. ....	19
<i>Tinca</i> sp. ....	121

#### Non-Cyprinidae

<i>Silurus</i> sp. ....	757
<i>Esox</i> sp. ....	33
<i>Sander</i> cf. <i>zaissanicus</i> (Lebedev, 1959) .....	42
<i>Perca</i> sp. ....	5

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, отдел палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей, № 29/1678-2509, 3092-3898.



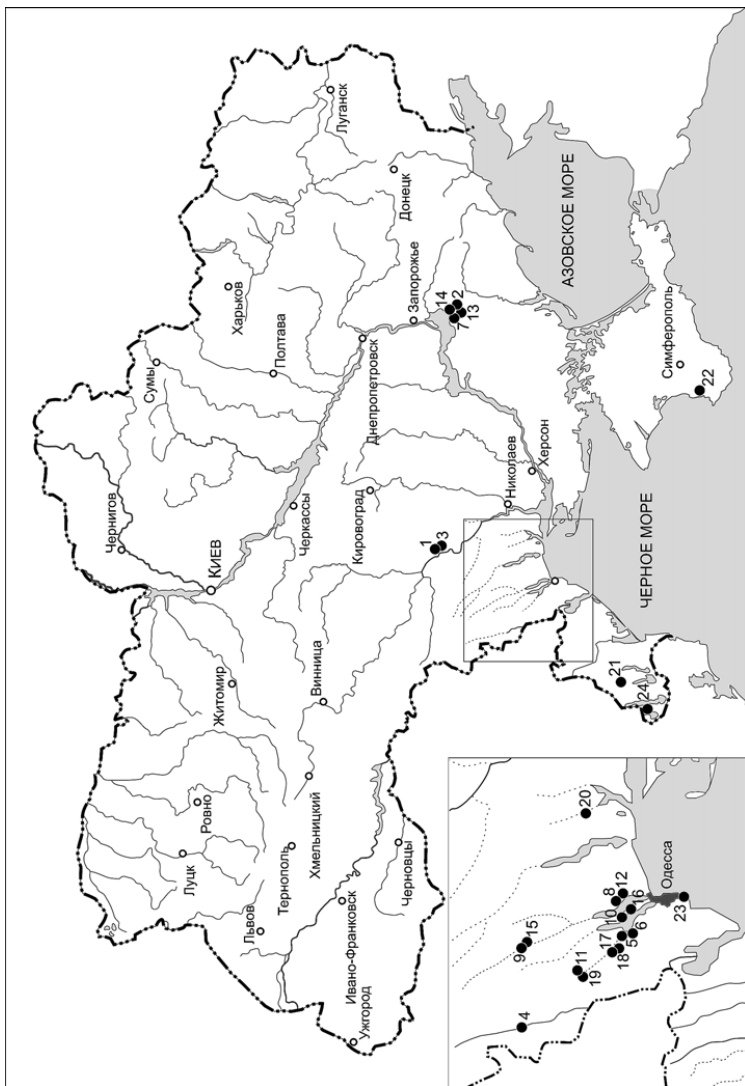


Рис. 3.1. Местонахождения остатков карповых рыб позднего миоцена:

1 – Михайловка на Буге 1; 2 – Полово 3; 3 – Михайловка на Буге 2; 4 – Фрунзовка 2; 5 – Палиево; 6 – Отрадово; 7 – Лысяя Гора 2; 8 – Кубанка 2; 9 – Новоелизаветовка 2; 10 – Черевичное 3; 11 – Новоукраинка 2; 12 – Третья Круча; 13 – Васильевка 1; 14 – Верхняя Криница 2; 15 – Новоелизаветовка 3; 16 – Протопоповка 3; 17 – Егоровка 2; 18 – Егоровка 1; 19 – Новоукраинка 1; 20 – Андреевка; 21 – Ореховка; 22 – Крым; 23 – Лектостратотип понта; 24 – Виноградовка 1.

## Фрунзовка 2

Местонахождение Фрунзовка 2 расположено на юго-западной окраине с. Фрунзовка Фрунзенского района Одесской области, в овражной системе правого борта долины р. Кучурган (рис. 3.1) [113]. Ископаемые остатки костистых рыб, амфибий и мелких млекопитающих найдены в отложениях древней террасы, сложенной песками, гравелитами, алевролитами и глинами. Ранее фаунистический комплекс Фрунзовки 2 рассматривался в составе понтического региояруса [113-115], однако позже его геологический возраст был пересмотрен [163, 216] и сейчас соответствует позднему сармату, терминальной фазе раннего туролия [217]. В коллекции из местонахождения представлены 183 кости рыб, из которых 94 являются диагностичными. Сохранность остатков позволяет предположить, что имел место частичный размыв костеносного горизонта с последующим переносом остеологического материала на небольшое расстояние. Фаунистический список рыб из местонахождения Фрунзовка 2 выглядит следующим образом [35]:

### Cyprinidae

<i>Leuciscus</i> sp. 2 .....	1
<i>Leuciscus</i> sp. 3 .....	4
<i>Squalius</i> cf. <i>cephalus</i> .....	1
<i>Rutilus</i> sp. ....	5
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> .....	16
<i>Scardinius</i> sp. ....	2
<i>Pelecus</i> sp. ....	5
<i>Luciobarbus</i> sp. ....	11
Barbinae gen. indet. ....	3
<i>Carassius</i> sp. ....	1
<i>Tinca</i> sp. ....	7

### Non-Cyprinidae

<i>Cobitis</i> sp. ....	1
<i>Silurus</i> sp. ....	17
<i>Silurus</i> sp. (мелкая форма) .....	17
<i>Esox</i> sp. ....	2

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, отдел палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей, коллекция № 41/2881-3065.

### Палиево

Местонахождение приурочено к маломощной толще русловых аллювиальных отложений Хаджибейского лимана между селами Палиевка Беляевского и Отрадово Раздельнянского районов Одесской области (рис. 3.1). Костеносный горизонт имеет четкую привязку к классическим ярусным подразделениям позднего сармата [100]. Кости позвоночных залегают в толще зеленовато-желтых глин с прослойками песков и линзами гравелитов [248]. Геологический возраст – поздний сармат, MN 11 [28, 100].

<u>Cyprinidae</u>	
<i>Leuciscus</i> sp. 2 .....	2
<i>Squalius</i> cf. <i>cephalus</i> .....	7
<i>Rutilus rutilus</i> .....	2
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> .....	33
<i>Chondrostoma</i> sp. ....	4
<i>Abramis</i> sp. ....	4
<i>Luciobarbus</i> sp. ....	9
<i>Carassius</i> sp. ....	5
<i>Tinca</i> sp. ....	5

<u>Non-Cyprinidae</u>	
<i>Silurus</i> sp. ....	9
<i>Silurus</i> sp. (мелкая форма).....	5
<i>Esox</i> cf. <i>lucius</i> .....	2
Teleostei incertae sedis .....	89

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, отдел палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей, № 41/3459-3562, 4945-4946.

### Отрадово

Местонахождение расположено в 2 км севернее с. Палиевка (рис. 3.1). Остатки позвоночных животных найдены в слоях гравелитов, залегающих непосредственно под слоем оолитового позднесарматского известняка [100]. На основании изучения палеотериологического материала установлено, что его геологический возраст младше по сравнению с костеносным горизонтом Палиево и соответствует раннему туролиу (MN 11) [28, 100].

<u>Cyprinidae</u>	
<i>Leuciscus</i> sp. 2 .....	1
<i>Rutilus</i> cf. <i>frisii</i> .....	3
<i>Scardinius haueri</i> .....	22
<i>Chondrostoma</i> sp. ....	2
<i>Abramis</i> sp. ....	3
<i>Luciobarbus</i> sp. ....	4
Barbinae gen. indet. ....	1
<i>Tinca</i> sp. ....	1

<u>Non-Cyprinidae</u>	
<i>Silurus</i> sp. ....	4
Teleostei incertae sedis .....	158

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, отдел палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей, коллекция № 41/3563-3730, 4947.

## Лысяя Гора 2

Местонахождение Лысяя Гора открыто в 2009 г. в окрестностях г. Васильевка Васильевского района Запорожской области. Оно представляет собой естественное обнажение миоценовых и плейстоценовых отложений на левом берегу р. Днепр в месте впадения р. Карачекрак в Каховское водохранилище (рис. 3.1). Среди отложений глин, известняков, лессов и ископаемых почв выделены два горизонта песков и гравелитов с ископаемыми остатками разного возраста: Лысяя Гора 1 – начало среднего неоплейстоцена и Лысяя Гора 2 – поздний миоцен (сармат, MN 11) [30]. Лысяя Гора 2 представлена толщей мелкозернистых светлых кварцевых песков с включением вязких темно-зеленых глин и друз гипса, залегающей непосредственно на карбонатизированной породе сармата. Насыщенность этого горизонта фауной небольшая [45]. Фаунистический список рыб Лысой Горы 2 выглядит следующим образом [232]:

### Cyprinidae

<i>Leuciscus</i> sp. 3 .....	5
<i>Rutilus</i> cf. <i>rutilus</i> .....	6
<i>Rutilus</i> cf. <i>frisii</i> .....	11
<i>Rutilus</i> sp. ....	8
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> .....	87
<i>Abramis</i> sp. ....	1
Barbinae gen. indet. ....	1
<i>Palaeocarassius</i> sp. ....	8
<i>Carassius</i> sp. ....	9

### Non-Cyprinidae

<i>Silurus</i> sp. ....	9
Teleostei incertae sedis .....	66

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, отдел палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей, коллекция № 29/415-625.

## Кубанка 2

Местонахождение расположено на левом берегу Куяльницкого лимана в 400 м восточнее с. Кубанка Коминтерновского района Одесской области (рис. 3.1). Вмещающим субстратом для многочисленных костных остатков являются зеленовато-серые ожелезненные супеси с глинистыми стяжениями, видимой мощностью до 2,5 м [73]. Из костеносного горизонта описаны остатки пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Установлено, что ориктоценоз парагенетически связан с прибрежной зоной позднесарматского водного бассейна [73]. Геологический возраст местонахождения – поздний сармат, средний туроллий, MN 11 [28, 100].

### Cyprinidae

<i>Leuciscus</i> sp. 2 .....	7
<i>Squalius</i> cf. <i>cephalus</i> .....	4

<i>Scardinius erythrophthalmus</i> .....	10
<i>Scardinius</i> sp. ....	7
<i>Chondrostoma</i> sp. ....	4
<i>Luciobarbus</i> sp. ....	8
<i>Palaeocarassius</i> sp. ....	8
<i>Tinca tinca</i> .....	8

### Non-Cyprinidae

<i>Silurus</i> sp. ....	10
<i>Perca</i> sp. ....	3
Percidae gen. indet. ....	40
Teleostei incertae sedis .....	496

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, отдел палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей, коллекция № 41/3731-4281.

### Новоелизаветовка 2

Новоелизаветовский разрез расположен на северной окраине одноименного села Ширяевского района Одесской области (рис. 3.1). Он представлен толщей мезотических отложений общей мощностью до 30 м, которые открываются в овражной системе, в подошве которых залегают мактровые пески верхнего сармата, а сверху перекрыты известняками понтического возраста [69]. Разновозрастные отложения местонахождения Новоелизаветовка имеют аллювиально-лиманный генезис и составлены слоями разного фациального состава [116]. Местонахождение Новоелизаветовка 2 обнаружено в слое гравелитов общей мощностью около 0,5 м и содержит остатки млекопитающих, пресмыкающихся и пресноводных рыб. Возраст ориктоценоза – поздний сармат, MN 11 [217]. Рыбы из Новоелизаветовки 2 представлены следующими видами [28]:

### Cyprinidae

<i>Idus</i> aff. <i>idus</i> .....	2
<i>Rutilus frisii</i> .....	4
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> .....	19
<i>Aspius</i> sp. ....	2
<i>Abramis</i> sp. ....	6
<i>Luciobarbus</i> sp. ....	3
<i>Palaeocarassius</i> sp. ....	7

### Non-Cyprinidae

<i>Silurus</i> cf. <i>glanis</i> .....	20
<i>Silurus</i> sp. (мелкая форма) .....	2
<i>Esox</i> sp. ....	6
Teleostei incertae sedis .....	25

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, отдел палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей, коллекция № 41/3412-3458, 4948-4953, 5364-5375, 5380-5404.

### Черевичное 3

Многослойное местонахождение Черевичное (Черевичный) подробно описано ранее [111, 113]. Кости млекопитающих, а также сопутствующие остатки пресноводных рыб залегают в толще аллювиальных песков и гравелитов выше зоны контакта с сарматскими известняками в береговом уступе восточного берега Хаджибейского лимана, в 3 км к северу от с. Черевичное и в 20 км севернее Одессы [118] (рис. 3.1). Возраст нижнего костеносного горизонта (Черевичное 3) установлен по фауне мелких млекопитающих и отвечает низам зоны MN 12 [217]. Ниже представлен список видов костистых рыб из местонахождения (по материалам сборов 1966, 1971-1973, 1977-1980, 1987, 1989 г.) [31]:

#### Cyprinidae

<i>Rutilus cf. frisii</i> .....	13
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> .....	15
<i>Scardinius cf. erythrophthalmus</i> .....	7
<i>Alburnus cf. alburnus</i> .....	1
<i>Abramis</i> sp. ....	3
<i>Palaeocarassius</i> sp. ....	6

#### Non-Cyprinidae

<i>Silurus cf. glanis</i> .....	28
<i>Esox</i> sp. ....	8
Percidae gen. indet. ....	18
Teleostei incertae sedis .....	234

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, отдел палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей, коллекция № 45/5615-5950.

### Новоукраинка

Местонахождение Новоукраинка открыто в 1958 г. западнее одноименного села Раздельнянского района Одесской области (рис. 3.1). Оно локализовано на прорезанном оврагом правом склоне долины небольшой пересыхающей реки, впадающей в Хаджибейский лиман [48, 49]. В составе местонахождения представлены два ориктоценоза, приуроченных к разновозрастным горизонтам меотической толщи [113]. Более древний (Новоукраинка 2), составленный остатками крупных млекопитающих гиппарионовой фауны в зеленых суглинках с прослойками углистых включений и плотной пластинчатой зелено-серой глины общей мощностью до 1,5 м, датируется ранним меотисом (MN 12). Это захоронения речного типа имеет прибрежно-континентальное происхождение [50]. Ориктоценоз

образовался в результате сноса и дальнейшей транспортировки останков животных водным потоком на небольшое расстояние. Кости размещены неравномерно, не имеют следов погрызов хищниками [47]. Остатки рыб, полученные из костеносной толщи Новоукраинки 2 в 1976, 1979 и 1981, является немногочисленными, а фаунистический список – довольно беден [31]. Вероятно, костеносный слой был ранее размыв с частичным переотложением остеологического материала, учитывая сохранность и многообразие остатков костистых рыб в ориктоценозе:

#### Cyprinidae

<i>Rutilus</i> cf. <i>rutilus</i> .....	2
<i>Luciobarbus</i> sp. ....	1
Barbinae gen. indet. ....	1

#### Non-Cyprinidae

<i>Silurus</i> sp. ....	2
Teleostei incertae sedis .....	9

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, отдел палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей, коллекция № 38/2048-2062.

Гипсометрически выше, под понтическими известняками, залегает толща песков аллювиального происхождения с многочисленными остатками мелких млекопитающих и рыб, датированная поздним мэотисом – Новоукраинка 1 [38, 113]:

#### Cyprinidae

<i>Idus</i> aff. <i>idus</i> .....	9
<i>Rutilus</i> <i>frisii</i> .....	1
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> .....	21
<i>Scardinius</i> sp. ....	8
<i>Chondrostoma</i> sp. ....	4
<i>Pelecus</i> sp. ....	1
<i>Luciobarbus</i> sp. ....	8
Barbinae gen. indet. ....	2
<i>Carassius</i> sp. ....	4
<i>Tinca</i> sp. ....	23

#### Non-Cyprinidae

<i>Silurus</i> sp. ....	11
<i>Esox lucius</i> .....	25
Teleostei incertae sedis .....	59

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, отдел палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей, коллекция № 38/1869-2047.

### Третья Круча

Местонахождение Третья Круча, содержащее кости позвоночных животных, датированных началом среднего мзотиса (MN 12), было открыто М. В. Синецей в 2002 г. в береговом склоне Куяльницкого лимана (рис. 3.1), между селами Красноселка и Кубанка (Коминтерновский р-н, Одесская обл.) [97]. Остатки пресноводных рыб, амфибий, пресмыкающихся, птиц и многочисленных млекопитающих собраны в аллювиальной толще гравелитов общей мощностью до 2 м, залегающих на супесях с *Maetra* sp. [97]. Исходя из состояния сохранности костных остатков, можно предположить, что они транспортировались водным потоком на небольшое расстояние и откладывались неподалеку от места гибели животных [31].

#### Cyprinidae

<i>Leuciscus</i> sp. 1 .....	1
<i>Leuciscus</i> sp. 2 .....	1
<i>Squalius</i> cf. <i>cephalus</i> .....	2
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> .....	4
<i>Abramis</i> sp. ....	1
<i>Luciobarbus</i> sp. ....	2

#### Non-Cyprinidae

<i>Silurus</i> sp. (мелкая форма) .....	1
<i>Esox</i> sp. ....	1
<i>Perca</i> sp. ....	2
Percidae gen. indet. ....	4
Teleostei incertae sedis .....	142

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, отдел палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей, коллекция № 41/3066-3224.

### Васильевка 1

Местонахождение открыто сотрудниками отдела палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей ННПМ НАНУ в 2013 г. Оно расположено в пределах одноименного населенного пункта Васильевского района Запорожской области (рис. 3.1). Местонахождение представляет собой естественное обнажение отложений миоценового и плейстоценового возраста (высотой до 6 м) на правом берегу р. Карачекрак. Предварительно нами были выделены три костеносных горизонта с ископаемыми остатками позвоночных животных (сверху вниз): Васильевка 1 – ожелезненные пески с раковинами моллюсков, прослойками глин и гравелитов (до 0,5 м); Васильевка 2 – глины и супеси, переходящие в гравелиты (до 1,2 м); Васильевка 3 – светлые сыпучие пески дюнного типа с небольшими линзами гравелитов (видимая мощность – до 1 м). Из аллювия Васильевки 1 получены многочисленные остатки пресноводных костистых рыб [41]:



### Cyprinidae

<i>Leuciscus</i> sp. 2 .....	1
<i>Squalius</i> cf. <i>cephalus</i> .....	4
<i>Rutilus</i> cf. <i>frisii</i> .....	10
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> .....	30
<i>Abramis</i> sp. ....	2
<i>Luciobarbus</i> sp. ....	8
Barbinae gen. indet. ....	15
<i>Palaeocarassius</i> sp. ....	22
<i>Tinca</i> sp. ....	53

### Non-Cyprinidae

<i>Silurus</i> sp. ....	174
<i>Esox</i> sp. ....	1
<i>Sander zaisanicus</i> .....	26
<i>Perca</i> sp. ....	4

Видовой состав ориктоценоза сходен с таковым Верхней Криницы 2 (мэотис, MN 12) и их можно рассматривать в качестве возрастных аналогов.

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, отдел палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей, кол. № 29/1221-1421, 2510-2654.

### Верхняя Криница 2

Местонахождение расположено на правом склоне балки в окрестностях с. Верхняя Криница Васильевского района Запорожской области (рис. 3.1). Оно представляет собой старый заброшенный песчаный карьер с мощной толщей перемытых светлых кварцевых песков и гравелитистых линз, содержащих фауну. В ходе предыдущих исследований местонахождения в 2007 г. было установлено наличие двух разновозрастных палеофаунистических комплексов, приуроченных к отложениям различных циклов аллювиогенеза – Верхняя Криница 1 (поздний плиоцен) и Верхняя Криница 2 (поздний миоцен) [22, 34, 91, 93]. Мэотическое сообщество (Верхняя Криница 2) приурочено к слоям гравелитов, зажатых между двумя толщами сизых глин в одной из стенок карьера. Таксономический список остатков пресноводных рыб костеносного горизонта выглядит следующим образом [32]:

### Cyprinidae

<i>Squalius</i> cf. <i>cephalus</i> .....	18
<i>Rutilus</i> cf. <i>frisii</i> .....	64
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> .....	279
<i>Chondrostoma</i> sp. ....	1
<i>Aspius</i> sp. ....	1

<i>Abramis</i> sp. ....	4
<i>Gobio</i> sp. ....	1
<i>Luciobarbus</i> sp. ....	5
<i>Palaeocarassius</i> sp. ....	59
<i>Carassius</i> sp. ....	7

### Non-Cyprinidae

<i>Silurus</i> sp. ....	371
<i>Esox lucius</i> .....	74
<i>Sander</i> cf. <i>zaissanicus</i> .....	32
<i>Perca</i> sp. ....	1
Teleostei incertae sedis .....	78

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, отдел палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей, коллекция № 29/662-1220, 2655-3091, 3899.

### Новоелизаветовка 3

Костеносный горизонт приурочен к двум слоям гравелитов общей мощностью до 2 м, которые обнажаются в разрезе песков и глинистых песков на 8-10 м выше местонахождения Новоелизаветовка 1 [113, 115, 116]. Кроме остатков пресноводных рыб (сборы 1976, 1979 и 1981 г.), ориктоценоз содержит кости мелких млекопитающих, пресмыкающихся, а также фрагменты раковин пресноводных моллюсков (*Unionidae*) [69]. Систематический и количественный состав группировки костистых рыб Новоелизаветовка 3 представлен следующими таксонами [36]:

### Cyprinidae

<i>Leuciscus</i> sp. 1 .....	4
<i>Idus</i> aff. <i>idus</i> .....	1
<i>Rutilus</i> sp. ....	4
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> .....	7
<i>Chondrostoma</i> sp. ....	2
<i>Abramis</i> sp. ....	4
<i>Palaeocarassius</i> sp. ....	1
<i>Carassius</i> sp. ....	2
<i>Tinca</i> sp. ....	3

### Non-Cyprinidae

<i>Silurus</i> sp. ....	8
<i>Esox</i> sp. ....	3
<i>Perca</i> (? <i>Sander</i> ) sp. ....	4

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, отдел палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей, коллекция № 41/3352-3411, 5376-5379, 5405.

### Протопоповка 3

Многослойное местонахождение Протопоповка находится на левом берегу Хаджибейского лимана на южной окраине одноименного села Беляевского района Одесской области (рис. 3.1) [51, 88]. В процессе исследований были выделены три костеносных горизонта с остатками фауны позвоночных разного возраста, расположенных на разных гипсометрических уровнях: Протопоповка 1, 2 (ранний неоплейстоцен), Протопоповка 3 (поздний миоцен). Из слоя сизых глин с прослойками и линзами глинистого гравелита (Протопоповка 3) получены кости животных, в т.ч. костистых рыб, датироваемых средним мэотисом (MN 12) [33].

#### Cyprinidae

<i>Idus</i> aff. <i>idus</i> .....	1
<i>Rutilus</i> cf. <i>rutilus</i> .....	1
<i>Scardinius</i> cf. <i>erythrophthalmus</i> .....	4
<i>Chondrostoma</i> sp. ....	5
<i>Abramis</i> sp. ....	2
<i>Luciobarbus</i> sp. ....	4
<i>Tinca</i> sp. ....	3

#### Non-Cyprinidae

<i>Cobitis</i> sp. ....	1
<i>Silurus</i> sp. ....	6
Percidae gen. indet. ....	3

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, отдел палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей, кол. № 41/3225-3254, 3275-3323.

### Егоровка

Многослойное местонахождение ископаемых остатков позвоночных животных было открыто М. В. Синецей в 2007 г. в окрестностях с. Егоровка Раздельнянского района Одесской области (рис. 3.1). Геологический разрез и фауна мелких млекопитающих позднемиоценового возраста описаны ранее [98]. Нижний костеносный горизонт (Егоровка 1, поздний миоцен, поздний мэотис) сложен светло-серой глиной и суглинками озерного генезиса, верхний (Егоровка 2, поздний миоцен, поздний мэотис) представляет собой маломощную толщу глинистого гравелита с линзами серого гравелитистого суглинка [99]. Кости пресноводных рыб происходят из двух костеносных горизонтов озерных отложений и имеют мэотический возраст, что было установлено на основании изучения остатков мелких млекопитающих [99].

Результаты определения ихтиологического материала из местонахождения Егоровка представлены в таблице 3.1 [24].

Таблица 3.1

Остатки костистых рыб из разновозрастных горизонтов  
местонахождения Егоровка

Вид	Егоровка 1	Егоровка 2
<b>Cyprinidae</b>		
<i>Leuciscus</i> sp. 1	5	–
<i>Leuciscus</i> sp. 2	24	–
<i>Squalius</i> cf. <i>cephalus</i>	18	–
<i>Rutilus</i> <i>frisii</i>	–	5
<i>Rutilus</i> cf. <i>frisii</i>	–	9
<i>Rutilus</i> sp.	1	–
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	10	–
<i>Scardinius</i> cf. <i>erythrophthalmus</i>	–	205
<i>Aspius</i> sp.	–	17
<i>Abramis</i> sp.	–	12
<i>Luciobarbus</i> sp.	2	–
Barbinae gen. indet.	4	12
<i>Palaeocarassius</i> sp.	–	45
<i>Carassius</i> sp.	10	–
<i>Tinca</i> sp.	7	–
<b>Non-Cyprinidae</b>		
<i>Silurus</i> sp.	41	66
<i>Esox</i> cf. <i>lucius</i>	–	4
<i>Esox</i> sp.	5	27
<i>Sander</i> cf. <i>lucioperca</i>	–	3
Teleostei incertae sedis	100	427

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, отдел палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей, коллекция № 41 / 4282-4322, 4327-4431, 4954-5000 (Егоровка 1), № 41/4323-4326, 4432-4944, 5001-5363 (Егоровка 2).

**Андреевка**

Местонахождение Андреевка расположено в окрестностях одноименного села Березанского района Николаевской области, в овражной системе левого борта долины Березанского лимана (рис. 3.1). Кости мелких млекопитающих и рыб приурочены к толще гравелитов, датированных поздним мэотисом (MN 13) [38, 69, 113].

Cyprinidae

<i>Rutilus</i> cf. <i>frisii</i> .....	2
<i>Scardinius</i> cf. <i>erythrophthalmus</i> .....	2

<i>Aspius</i> sp. ....	1
<i>Luciobarbus</i> sp. ....	1
Barbinae gen. indet. ....	1
<i>Carassius</i> sp. ....	1
<i>Tinca</i> sp. ....	4

#### Non-Cyprinidae

<i>Silurus</i> sp. ....	2
<i>Esox lucius</i> .....	9
Teleostei incertae sedis .....	14

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, отдел палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей, коллекция № 33/499-536.

#### Ореховка

В окрестностях с. Ореховка Болградского района Одесской области известно местонахождение ископаемых остатков позвоночных животных, датированное поздним мэотисом. Оно представляет собой серию отложений в карьере восточнее села в средней части склона борта долины р. Катлабух (рис. 3.1). Костеносный горизонт Ореховки составлен пачкой глинистых крупнозернистых серых косослоистых песков и гравелитов [120]. Возраст местонахождения – терминальная фаза развития мэотических фаун, начальная стадия MN 13 [38, 217].

#### Cyprinidae

<i>Scardinius</i> cf. <i>erythrophthalmus</i> .....	2
<i>Abramis</i> sp. ....	2
<i>Luciobarbus</i> sp. ....	2
Barbinae gen. indet. ....	2
<i>Tinca</i> sp. ....	2

#### Non-Cyprinidae

<i>Silurus</i> sp. ....	4
<i>Esox lucius</i> .....	4
Teleostei incertae sedis .....	30

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, отдел палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей, коллекция № 41 / 2832-2880.

#### Крым

Остеологические сборы ихтиологического материала, датированные понтическим возрастом (MN 13), известны из отложений Крыма (рис. 3.1). Сведения о точной географической привязке местонахождения и сопутствующем палеонтологическом материале не сохранились [44].

Систематический состав костистых рыб из местонахождения представлен следующими таксонами:

Cyprinidae

*Abramis* sp. .... 3

Non-Cyprinidae

*Silurus* cf. *glanis* ..... 1

*Sander lucioperca* ..... 12

Teleostei incertae sedis ..... 4

**Место хранения материалов:** ГМ КНУ им. Т.Г. Шевченко, палеонтологический отдел, коллекция № 13п/50-53.

**Лектостратотип понта (= 16 Станция Большого фонтана Одессы)**

Местонахождение является лектостратотипом понтического яруса и расположено в пределах г. Одесса, в береговом уступе Черного моря (рис. 3.1). Ориктоценоз приурочен к базальной части нижнего понта, представленного толщей зеленовато-серых глин, на которых залегает прослойка ожелезненных гравелитов (около 0,15 м) с песчано-суглинистым заполнением. В этом слое найдены многочисленные остатки пресноводных рыб и наземных позвоночных. Толща глин и суглинков перекрывается известняками и ракушечника с фауной моллюсков понтического возраста [69]. Детальное описание геологического разреза и его палеофаунистическая характеристика приведены в работах В.А. Топачевского с соавторами [119], Б. Ржебик-Ковальской [241], В.А. Несина [69]. Ниже представлен список видов костистых рыб, остатки которых обнаружены на местонахождении [40, 192]:

Cyprinidae

*Rutilus* cf. *frisii* ..... 15

*Rutilus robustus* ..... 1

*Scardinius ponticus* ..... 52

*Scardinius* sp. .... 7

*Chondrostoma* sp. .... 3

*Abramis* sp. .... 3

*Blicca* sp. .... 7

*Luciobarbus* sp. .... 29

Barbinae gen. indet. .... 2

*Tinca* sp. .... 23

Non-Cyprinidae

*Silurus* sp. .... 6

*Silurus* sp. (мелкая форма) ..... 5

*Esox lucius* ..... 10

*Sander aff. lucioperca* ..... 1

Teleostei incertae sedis ..... 212

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, отдел палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей, кол. № 41/2314-2685, 2830-2831.

### Виноградовка 1

Местонахождение расположено непосредственно в с. Виноградовка Болградского района Одесской области (рис. 3.1). В центре села в разветвленной овражной системе на правом берегу ручья, впадающего в о. Ялпуг, на поверхность выходят отложения понтического возраста, в нижней части которых в конце 1980 гг. был обнаружен ориктоценоз мелких млекопитающих [69, 85, 217]. Мощный разрез речных, лагунных и озерных отложений нижнего понта делится на три пачки. Нижняя (5,5 м) сложена песками, гравелитами и глинами, средняя (около 10 м) представлена серией песков и глин речного и озерно-лагунного происхождения. Верхняя часть разреза общей мощностью до 7 м представляет собой толщу песчаников, известняков с отпечатками морских моллюсков и зеленоватых глин с карбонатными конкрециями [86]. Остатки пресноводных рыб приурочены к средней пачке отложений. По результатам определения, ихтиокомплекс Виноградовки 1 представлен следующими видами [40, 192]:

#### Cyprinidae

<i>Idus</i> aff. <i>idus</i> .....	1
<i>Rutilus frisii</i> .....	6
<i>Rutilus</i> cf. <i>frisii</i> .....	3
<i>Scardinius</i> cf. <i>erythrophthalmus</i> .....	11
<i>Blicca</i> sp. ....	4
<i>Luciobarbus</i> sp. ....	2
<i>Tinca</i> sp. ....	17

#### Non-Cyprinidae

<i>Silurus</i> sp. ....	8
<i>Silurus</i> sp. (мелкая форма).....	3
<i>Esox lucius</i> .....	23
Teleostei incertae sedis .....	63

**Место хранения материалов:** ННПМ НАНУ, отдел палеозоологии позвоночных и палеонтологический музей, коллекция № 41/2686-2829.

## ГЛАВА 4 СИСТЕМАТИКА И МОРФОЛОГИЯ

Класс лучеперые рыбы – Actinopterygii Klein, 1885  
Отряд карпообразные – Cypriniformes Goodrich, 1909  
Семейство Карповые – Cyprinidae Fleming, 1822

### 4.1. Подсемейство *Leuciscinae* Bonaparte, 1837

*Leuciscinae* является наиболее многочисленным и разнообразным подсемейством в пределах *Cyprinidae*, насчитывая около 70 родов, распространенных в Евразии и Северной Америке [185]. Современные его представители четко разделяются на две группы – *Leuciscinae sensu lato* (*Leuciscini* + *Alburnini* + *Abramidini*) и *Pseudaspini* [10, 165]. Это дихотомическое распределение подтверждается морфологическими [9] и генетическими данными [152, 178, 179, 201]. Согласно современным представлениям, *Leuciscinae* является монофилетической группой, имеющей европейское происхождение [178, 185]. Древнейшие ископаемые остатки его представителей датированы поздним олигоценом – ранним миоценом и происходят из отложений Турции [173, 195, 224], Франции, Германии, Испании, Чехии и Словакии [130, 150, 198, 245]. Отделение *Leuciscinae* от других групп карповых рыб произошло около 35 млн. л.н., сопровождаясь быстрым видообразованием, значительными темпами диверсификации и колонизацией средиземноморского региона в миоцене [224].

Из континентальных отложений позднего миоцена юга Украины идентифицированы ископаемые остатки 20 видов 10 родов, входящих в состав триб *Leuciscini*, *Alburnini* и *Abramidini* подсемейства *Leuciscinae*.

#### Триба *Leuciscini* Bonaparte, 1846

Родовой состав. 8 рецентных родов: *Leuciscus* Cuvier, 1816; *Petroleuciscus* Bogutskaya, 2002; *Squalius* Bonaparte, 1837; *Idus* Heckel, 1843; *Rutilus* Rafinesque, 1820; *Scardinius* Bonaparte, 1837; *Chondrostoma* Agassiz, 1832; *Aspius* Agassiz, 1832 [10]. Представители семи из них известны в ископаемом состоянии из отложений позднего миоцена Украины.

#### **Род Елец – *Leuciscus* Cuvier, 1816**

Типовой вид: *Cyprinus leuciscus* Linnaeus, 1758.

В современной мировой фауне насчитывается около 18 видов, принадлежащих к роду *Leuciscus* [164], в том числе 2 вида, распространенных на территории Украины [65]. Древнейшие остатки ельцов происходят из отложений раннего миоцена Португалии (*Leuciscus antunesi* Gaudant, 1977) [166], Российской Федерации [121], Казахстана [153] и Монголии [83, 84]. В настоящее время описано ряд вымерших видов рода *Leuciscus*, в частности



*L. irtyshensis* Scthylo, 1934 (поздний миоцен – ранний-средний плиоцен, Западная Сибирь) [126], *L. devjatkini* (Sytchevskaya et Lebedev, 1971) – плиоцен Тувы, Западной Монголии, Горного Алтая [104], *L. khirgishnurensis* Sytchevskaya, 1989 (ранний-средний плиоцен, Западная Монголия) [84], *L. tschangi* Liu & Su, 1962 (плиоцен, Китай) [200]. Значительное количество остатков ельцов из отложений миоцена и плиоцена Европы и Азии описаны в открытой номенклатуре по причине плохой сохранности остатков [153].

Для позднего миоцена юга Украины нами выделены 3 морфотипа глоточных зубов, которые принадлежат представителям рода *Leuciscus* и, вероятно, составляют самостоятельные виды. Учитывая фрагментарность остеологического материала, остатки предварительно описаны как *Leuciscus* sp. 1, *Leuciscus* sp. 2 и *Leuciscus* sp. 3.

*Leuciscus* sp. 1

Табл. I, рис. 1-4

*Alburnus* sp.: Ковальчук 2011, с. 131.

*Squalius* sp.: Ковальчук, 2013, с. 133.

*Leuciscus* sp.: Ковальчук, 2013, с. 154.

Местонахождение и материал. Михайловка на Буге 2: 7 dph (№ 33/1197-1203); Третья Круча: 1 dph (№ 41/3066); Новоелизаветовка 3: 4 dph (№ 41/3352-3355); Егоровка 1: 5 dph (№ 41/4975-4979).

Геологический возраст. Поздний миоцен, сармат – мэотис.

Описание. Коронки высокие, зубы стройные, с длинной цилиндрической ножкой и выпуклым килеватым брюшком. Спинка прямая, крючок большой (его основа составляет около половины ширины коронки, острие направлено вверх). Жевательный край косо срезанный, жевательная поверхность узкая, несет небольшие зубцы.

Сравнение. Коронки глоточных зубов *Leuciscus* sp. 1 из разных местонахождений позднего миоцена юга Украины имеют сходные размеры, за исключением несколько меньших в сборах из Новоелизаветовки 3 (табл. 4.1). Глоточные зубы сходны с таковыми у *Leuciscus* sp. (морфотип 2) из местонахождения Голубые пески в Казахстане [84] размерами коронок и одинаково развитым крючком. В то же время они отличаются менее развитым килем на жевательной поверхности, менее уплощенным брюшком и нечетким пережимом в области шейки. Глоточные зубы отличаются от таковых у *Leuciscus* sp. из местонахождения Покшешты (Республика Молдова) [194] большими размерами, хорошо развитым крючком и более длинной ножкой. Зубы *Leuciscus* sp. из позднего миоцена – раннего плиоцена формации Yalakdere (Турция) [236, 237] имеют меньшие коронки, *Leuciscus* sp. 2 и sp. 3 отличаются меньшим крючком и изогнутой спинкой.

Промеры изолированных глоточных зубов рыб рода *Leuciscus*  
из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	НРТ, мм			WPT, мм		
		min	M	max	min	M	max
<i>Leuciscus</i> sp. 1							
Михайловка на Буге 2	7	3,6	4,6	6,9	1,5	1,9	2,4
Третья Круча	1	–	4,6	–	–	1,6	–
Новоелизаветовка 3	4	2,4	3,5	4,0	1,3	1,8	2,8
Егоровка 1	5	3,0	4,1	5,2	1,2	2,1	3,0
<i>Leuciscus</i> sp. 2							
Фрунзовка 2	1	–	3,2	–	–	1,8	–
Палиево	2	2,5	–	2,7	0,8	–	1,1
Отрадово	1	–	3,5	–	–	1,3	–
Кубанка 2	2	3,3	–	4,0	1,0	–	1,1
Третья Круча	1	–	3,9	–	–	1,4	–
Васильевка 1	1	–	4,7	–	–	2,2	–
Егоровка 2	24	4,2	4,7	5,2	1,5	2,3	3,1
<i>Leuciscus</i> sp. 3							
Попово 3	2	6,0	–	6,1	1,5	–	1,7
Фрунзовка 2	4	3,3	3,8	4,7	1,2	1,4	1,7
Лысая Гора 2	5	3,4	4,8	5,9	1,0	1,5	2,0

Распространение. Глоточные зубы *Leuciscus* sp. обнаружены в материалах из позднемиоценовых местонахождений Vösendorf-Brunn в Австрии [142], Hammerschmiede 3 в Германии [143, 153], Baghmisheh-Marzdağan в Иране [231]. Этот вид также отмечается для разновозрастных миоценовых отложений Сарыбулак в Казахстане [84], Морская 2 [107] и Туерык 1 в Российской Федерации [84], а также из местонахождения Покшешты (Республика Молдова) [194] и Catakbagyaka, Kocgazi ASK, Sofca (123-6) – V 719 в Турции [153, 239, 247].

*Leuciscus* sp. 2  
Табл. I, рис. 5-11

*Chondrostoma* sp.: Ковальчук 2011, с. 131.

*Alburnus alburnus*: Ковальчук, 2012, с. 120.

*Rhodeus* sp.: Ковальчук, 2013, с. 61 (pars).

? *Leuciscus* sp.: Ковальчук, Апольцев 2013, с. 22.

*Leuciscus* sp.: Ковальчук, 2012, с. 120; Ковальчук, 2013, с. 154.

Местонахождение и материал. Фрунзовка 2: 1 dph (№ 41/2888); Палиево: 2 dph (№ 41/4945-4946); Отрадово: 1 dph (№ 41/4947); Кубанка 2: 2 dph (№ 41/1970-1971); Третья Круча: 1 dph (№ 41/1963); Васильевка 1: 1 dph (№ 29/2510); Егоровка 2: 24 dph (№ 41/5238-5261).

Геологический возраст. Поздний миоцен, сармат – мэотис.

Описание. Коронки высокие, ножка округлая в поперечном сечении. Спинка прямая или изогнутая небольшой дугой. Пережим у шейки нечеткий. На вершине коронки имеется слабый тупой крючок с закругленным острием. Жевательная поверхность узкая, выемчатая, косо спускается к килеватому брюшку. На ее переднем крае есть небольшие зазубрины.

Сравнение. Коронки глоточных зубов *Leuciscus* sp. 2 можно объединить в две размерных группы (табл. 4.1): 1) небольшие зубы из отложений позднего сармата; 2) глоточные зубы со сравнительно крупными коронками, полученные из местонахождений мэотического возраста (Васильевка 1, Егоровка 2). Глоточные зубы *Leuciscus* sp. 2 отличаются от *Leuciscus* sp. 1 укороченной ножкой, небольшим крючком и выемчатой жевательной поверхностью, от *Leuciscus* sp. 3 – прямой спинкой, длинной жевательной поверхностью и наличием кия на брюшке.

### *Leuciscus* sp. 3

Табл. I, рис. 12-14

*Squalius* sp.: Ковальчук, 2013, с. 61.

*Leuciscus* sp. : Ковальчук, Рековец 2012, с. 110; Ковальчук, 2013, с. 61; Kovalchuk, 2014, p. 389.

Местонахождение и материал. Попово 3: 2 dph (№ 29/3092-3093); Фрунзовка 2: 4 dph (№ 41/3055-3058); Лысая Гора 2: 5 dph (№ 29/415-418).

Геологический возраст. Поздний миоцен, поздний сармат.

Описание. Зубы стройные, коронки высокие, ножки длинные, округлые или цилиндрические (табл. 4.1). Спинка дугообразно поднимается до закругленной вершины, вытянутой в виде небольшого слабого крючка с широким основанием. Короткая жевательная поверхность скульптурирована небольшими зубчиками. Округлое брюшко, лишенное кия, отвесно обрывается к ножке. Коронки глоточных зубов *Leuciscus* sp. 3 из гетерохронных местонахождений юга Украины близки по размерам (табл. 4.1) с тенденцией к увеличению при сравнении древнейших и геологически более молодых образцов (как и в случае с *Leuciscus* sp. 2).

Сравнение. Глоточные зубы сходны с таковыми у рецентного *Leuciscus leuciscus* и ископаемого *Leuciscus* sp. 1 при наличии длинной ножки и зубчиков на жевательном крае. От двух других выделенных морфотипов из отложений позднего миоцена юга Украины они отличаются дугообразной спинкой, короткой жевательной поверхностью и отсутствием кия.

## Род Голоавль – *Squalius Bonaparte, 1837*

Типовой вид: *Cyprinus cephalus* Linnaeus, 1758.

Монофилетический род *Squalius* Bonaparte, 1837 включает 47 видов, распространенных в водоемах Европы и Азии [164], причем наибольшее его видовое разнообразие установлено для средиземноморского региона [158]. В Украине он представлен одним видом – *Squalius cephalus* (Linnaeus, 1758) [65]. Ранее *Squalius* рассматривали в составе рода *Leuciscus* в качестве подрода [132], позже – как надвидовую группу без формального таксономического статуса [138, 139]. Применение генетических методов в таксономии повлекло за собой пересмотр статуса групп видов, в результате чего был восстановлен род *Squalius* [156]. Учитывая результаты молекулярно-генетических исследований [242], подкрепленных палеонтологическими данными [259], первые представители рода *Squalius* появились в Европе на рубеже среднего и позднего миоцена (около 11,5 млн. л.н.). Дальнейшее их распространение в водоемах Центральной и Западной Европы в течение плиоцена происходило на фоне глобальных изменений гидрографической сети, сопровождаясь интенсивным видообразованием [159].

*Squalius cf. cephalus* (Linnaeus, 1758)

Табл. II, рис. 1-9

*Squalius* sp.: Ковальчук 2011, с. 129; Ковальчук, 2012, с. 120; Ковальчук, 2013, с. 115; Ковальчук, 2013, с. 61; Ковальчук, Апольцев 2013, с. 22; Kovalchuk, 2014, p. 389.

Местонахождение и материал. Попово 3: 43 dph (№ 29/3094-3136); Фрунзовка 2: 1 dph (№ 41/3053); Палиево 7 dph (№ 41/1913-1919); Кубанка 2: 4 dph (№ 41/1978-1981); Третья Круча 2 dph (№ 41/3067-3068); Васильевка 1: 4 dph (№ 29/2519-2522); Верхняя Криница 2: 18 dph (№ 29/2655-2672); Егоровка 2: 18 dph (№ 41/5001-5018).

Геологический возраст. Поздний миоцен, сармат – мэотис.

Описание. Коронки высокие, пережатия у шейки нет. Спинка прямая, под небольшим углом поднимается к вершине, вытянутой в виде небольшого тупого округлого крючка, основа которого составляет около 1/3 ширины коронки. Жевательная поверхность короткая, широкая, скульптурирована 1-3 закругленными зубчиками. Брюшко, лишенное кия, отвесно опускается к короткой широкой ножке.

Сравнение. Коронки глоточных зубов *Squalius cf. cephalus* из большинства местонахождений позднего миоцена юга Украины сопоставимы по размерам и по этому признаку, будучи достаточно мелкими, существенно уступают выборкам крупных образцов, полученных из Попово 3 и Верхней Криницы 2 (табл. 4.2). Глоточные зубы сходны с таковыми у *Squalius cephalus* (Linnaeus, 1758) по форме и размеру, но отличаются отсутствием пережатия

в области шейки, большим крючком на вершине, а также количеством зубчиков на жевательной поверхности.

Таблица 4.2

Промеры изолированных глоточных зубов *Squalius cf. cephalus*  
из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	НРТ, мм			WPT, мм		
		min	M	max	min	M	max
Попово 3	43	3,4	6,6	10,2	1,5	2,4	3,1
Фрунзовка 2	1	–	4,4	–	–	1,5	–
Палиево	7	1,7	2,8	3,8	0,6	1,3	2,2
Кубанка 2	4	2,2	2,8	4,1	1,0	1,3	1,7
Третья Круча	2	4,1	–	4,2	1,5	–	1,9
Васильевка 1	4	3,0	3,9	5,1	1,6	2,0	2,4
Верхняя Криница 2	18	2,0	5,0	7,1	1,0	2,1	3,2
Егоровка 2	18	1,7	3,5	4,8	0,9	1,7	2,2

Распространение. Остатки *Squalius aff. cephalus* известны из отложений позднего миоцена Греции (местонахождение Lava 2) [153]. Наличие изолированных глоточных зубов *Leuciscus/Squalius* sp. установлено для позднего миоцена – раннего плиоцена Испании (Villastar, Paralejos E, La Gloria 4) [153].

### Род Язь – *Idus* Heckel, 1843

Типовой вид: *Cyprinus idus* Linnaeus, 1758.

В современной мировой фауне насчитывается 2 вида рода *Idus* [65], в водоемах Украины распространен один вид – *Idus idus* (Linnaeus, 1758). Как и в случае со *Squalius* Bonaparte, 1837, представителей рода *Idus* в течение длительного времени рассматривали в качестве подрода *Leuciscus*. В связи с этим сведения о нахождении ископаемых остатков яззей крайне ограничены, поскольку существует вероятность того, что их описали в открытой номенклатуре под общим родовым названием – *Leuciscus* Cuvier, 1816. Выделение *Idus* в самостоятельный род пока остается дискуссионным и требует пересмотра [10].

*Idus aff. idus* (Linnaeus, 1758)

Табл. II, рис. 10-13

*Squalius* sp.: Ковальчук, 2013, с. 162.

*Idus idus*: Ковальчук, 2012, с. 120; Ковальчук, 2013, с. 53; Ковальчук, 2013, с. 133.

Местонахождение и материал. Новоелизоветка 2: 2 dph (№ 41/4948-4949); Новоелизоветка 3: 1 dph (№ 41/5405); Протопоповка 3: 1 dph (№ 41/3225); Новоукраинка 1: 1 crbh, 8 dph (№ 38/1909-1917); Виноградовка 1: 1 dph (№ 41/2686).

Геологический возраст. Поздний миоцен, сармат – понт.

Описание. Коронки невысокие, вытянутые в высоту. Спинка зуба прямая, вершина вытянута, округлая. Жевательная поверхность короткая, отвесно обрывается к выпуклому брюшку, которое без пережатия в области шейки переходит в короткую широкую ножку. Жевательный край не скульптурирован, киль на брюшке отсутствует.

Таблица 4.3

Промеры изолированных глоточных зубов *Idus aff. idus* из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	НРТ, мм			WPT, мм		
		min	M	max	min	M	max
Новоелизоветка 2	2	3,5	–	4,3	1,8	–	1,9
Новоелизоветка 3	1	–	2,9	–	–	1,2	–
Протопоповка 3	1	–	4,3	–	–	2,0	–
Новоукраинка 1	8	1,5	3,3	4,7	0,8	1,6	2,1
Виноградовка 1	1	–	3,0	–	–	1,7	–

Сравнение. Средние размеры коронок глоточных зубов *Idus aff. idus* из разновозрастных местонахождений близки за исключением несколько более крупного экземпляра в сборах из Протопоповки 3 (табл. 4.3). Глоточные зубы морфологически сходны с таковыми у рецентных *Idus idus* (Linnaeus, 1758) и *Idus cf. idus* из плиоцена Украины, от которых отличаются меньшими размерами коронок, укороченной жевательной поверхностью и меньшим развитием крючка на вершине.

Распространение. Изолированные глоточные зубы *Leuciscus aff. idus* описаны из местонахождения позднего миоцена Lomas de Casares 3 в Испании. Из плиоценовых отложений Каменского (Украина) известны остатки *Idus cf. idus* [19, 106].

### Род Плотва – *Rutilus Rafinesque, 1820*

Типовой вид: *Cyprinus rutilus* Linnaeus, 1758.

Род включает 17 рецентных видов [164], 3 из которых встречаются в водоемах Украины [65]. Древнейшие представители рода *Rutilus* известны из олигоцена Монголии (*Rutilus* sp. – Ардын Обо, Юго-Восточная Гоби) [84] и Испании (*Rutilus antiquus* Cabrera & Gaudant, 1985 – Huesca y Zaragoza) [148]. Согласно молекулярно-генетическим данным, колонизация ими водоемов Европы началась около 35 млн. л.н. [188]. Из гетерохронных отложений

миоцена и плиоцена Европы и Азии описаны *Rutilus pachecri* Gaudant, 1984 (местонахождение Teruel в Испании) [169], *Rutilus tungurukensis* Sytchevskaya, 1989 (Тунгурук сор в Приаралье, Зайсанская котловина в Восточном Казахстане, левый берег р. Чуя на Горном Алтае) [84], *Rutilus oswaldi* Bogatchov, 1938 (Dzoraghbyur, Kotayk в Армении) [7], а также остатки *Rutilus cf. rutilus*, *Rutilus cf. frisii*, *Rutilus sp.* и т.д. [153]. В позднемиоценовых отложениях юга Украины установлено наличие 5 видов рода *Rutilus*.

*Rutilus cf. rutilus* (Linnaeus, 1758)

Табл. III, рис. 1-3

*Chondrostoma sp.*: Ковальчук, 2013, с. 154.

*Rutilus sp.*: Ковальчук, Рековец, 2012, с. 110; Ковальчук, 2013, с. 53.

Местонахождение и материал. Лысая Гора 2: 6 dph (№ 29/435-437, 439, 441, 442); Новоукраинка 2: 2 dph (№ 38/2048-2049); Протопоповка 3: 1 dph (№ 41/3226).

Геологический возраст. Поздний миоцен, сармат – мэотис.

Описание. Коронки зубов вздутые, латерально сжаты. Спинка полого поднимается к вершине. Жевательная поверхность узкая, выемчатая, слабо скошена. Брюшко выпуклое, килеватое, нависает над шейкой. Жевательный край выпуклый, валикообразный.

Таблица 4.4

Промеры изолированных глоточных зубов *Rutilus cf. rutilus*  
из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	HPT, мм			WPT, мм		
		min	med	max	min	med	max
Лысая Гора 2	6	1,1	1,9	2,4	2,7	3,3	4,2
Новоукраинка 2	2	2,2	–	2,4	1,0	–	1,2
Протопоповка 3	1	–	2,7	–	–	3,8	–

Сравнение. Коронки глоточных зубов *Rutilus cf. rutilus* имеют меньшие размеры для сборов из местонахождений позднего сармата – раннего мэотиса, и являются крупными в материалах из Протопоповки 3 (табл. 4.4). Представленные глоточные зубы сходны с таковыми у *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), однако отличаются большей массивностью и меньшими размерами коронок. По сравнению с *Rutilus tungurukensis* Sytchevskaya, 1989 они имеют менее скошенную жевательную поверхность и более развитый валикообразный край.

Распространение. Остатки *Rutilus cf. rutilus* найдены в отложениях позднего миоцена Германии (Willershausen) [172] и Казахстана (Зайсанская котловина) [19], однако более многочисленны находки изолированных

глочных зубов этого вида, датированные плиоценом, на территории Европы и Азии [153].

*Rutilus frisii* (Nordmann, 1840)

Табл. III, рис. 4-9

*Rutilus* sp.: Ковальчук 2011, с. 131; Ковальчук, 2013, с. 165.

*Rutilus rutilus*: Ковальчук, 2012, с. 120.

*Rutilus frisii*: Ковальчук, 2012, с. 120; Kovalchuk, 2014, p. 389.

Местонахождение и материал. Попово 3: 100 dph (№ 29/ 3137-3236); Палиево: 2 dph (№ 41/1905-1906); Новоелизаветовка 2: 4 dph (№ 41/4950-4953); Егоровка 2: 5 dph (№ 41/ 5028-5032); Новоукраинка 1: 1 dph (№ 38/1874); Виноградовка 1: 6 dph (№ 41/ 2697-2702).

Геологический возраст. Поздний миоцен, сармат – понт.

Описание. Коронки широкие, массивные, с четко выраженным пережимом в области шейки. Спинка под небольшим углом поднимается к вершине, лишенной крючка. Жевательная поверхность гладкая, выпуклая, скошена. Брюшко выпуклое, без кия.

Таблица 4.5

Промеры изолированных глоточных зубов *Rutilus frisii* из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	HPT, мм			WPT, мм		
		min	med	max	min	med	max
Попово 3	100	3,2	4,9	6,2	4,3	7,0	9,7
Палиево	2	2,0	–	3,6	4,6	–	4,7
Новоелизаветовка 2	4	2,9	3,6	5,1	3,3	5,1	6,4
Егоровка 2	5	1,5	2,5	4,6	2,9	3,6	4,3
Новоукраинка 1	1	–	2,8	–	–	5,0	–
Виноградовка 1	6	0,6	1,4	2,4	2,3	3,5	5,1

Сравнение. Средние размеры коронок глоточных зубов *Rutilus frisii* являются более крупными для выборки из Попово 3 и несколько меньше – для остальных местонахождений позднего миоцена юга Украины (табл. 4.5). Изолированные глоточные зубы идентичны таковым у вымерших и рецентных представителей вида *Rutilus frisii*, отличаясь от них лишь меньшими размерами коронок.

Распространение. Из отложений позднего миоцена Европы известны находки остатков рыб, близких к *Rutilus frisii*, однако обычно их описывают с использованием открытой номенклатуры. Исключением является глоточная кость и отдельные зубы *Rutilus frisii* с позднего сармата местонахождения Покшешты (Молдова) [194]. Как и в случае с *Rutilus rutilus*,



основная масса остатков вырезуба происходит из плиоценовых отложений Европы [153].

*Rutilus cf. frisii* (Nordmann, 1840)

Табл. IV, рис. 1-12

*Rutilus* sp.: Ковальчук, Рековець, 2012, с. 110 (pars); Ковальчук, 2013, с. 154; Ковальчук, 2013, с. 162; Ковальчук, Апольцев 2013, с. 22; Ковальчук, 2013, с. 219-220; Ковальчук, Братишко, 2014, с. 108.

*Rutilus rutilus*: Ковальчук, 2011, с. 129-130; Ковальчук, Рековець, 2012, с. 110 (pars); Ковальчук, 2013, с. 154; Ковальчук, Апольцев 2013, с. 22.

*Rutilus frisii*: Ковальчук, 2011, с. 130; Ковальчук, 2012, с. 120; Ковальчук, 2013, с. 154; Ковальчук, Братишко, 2014, с. 108.

*Rutilus cf. frisii*: Ковальчук, Рековець, 2012, с. 110; Ковальчук, 2013, с. 165; Ковальчук, Апольцев 2013, с. 22; Kovalchuk, 2014, p. 389.

Местонахождение и материал. Михайловка на Буге 1: 51 dph (№ 33/859-909); Попово 3: 33 dph (№ 29/3237-3269); Михайловка на Буге 2: 35 dph (№ 33/1204-1225, 1240-1252); Отрадово 3 dph (№ 41/1859-1861); Лысая Гора 2: 11 dph (№ 29/419 422 430-434, 438-439, 444-445); Черевичное 3: 13 dph (45/5623-5635); Васильевка 1: 10 dph (№ 29/2529-2531, 2558-2564); Верхняя Криница 2: 64 dph (№ 29/2673-2736); Егоровка 2: 9 dph (№ 41/5019-5027); Андреевка: 2 dph (№ 33/499-500); Лектостратотип понта: 15 dph (№ 41/2343-2357); Виноградовка 1: 3 dph (№ 41/2694-2696).

Геологический возраст. Поздний миоцен, сармат – понт.

Описание. Коронки массивные, раздутые, грибовидные, отделены от ножки четко выраженной шейкой (табл. 4.6). Спинка отвесно поднимается к вершине, крючок отсутствует. Жевательная поверхность гладкая, выпуклая, без складок и борозд, наклонно и плавно спускается к округлому брюшку. Часть коронок стерты, ножки зубов разрушены. Эмаль покрывает значительную поверхности зуба.

Сравнение. Средние размеры коронок глоточных зубов *Rutilus cf. frisii* на основании анализа выборок из гетерохронных местонахождений позднего миоцена юга Украины являются крупнейшими для Михайловки на Буге 2, наименьшими – для Егоровки 2 и Андреевки (табл. 4.6). Остальных можно разделить, по крайней мере, на две размерных группы, в первую из которых (небольшие коронки) входят выборки из понтических местонахождений (Лектостратотип понта, Виноградовка 1) и позднего сармата Лысой Горы 2, причем экземпляры из Виноградовки 1 отличаются от всех наименьшим средним значением ширины коронки (табл. 4.6). Ко второй размерной группе (крупные коронки) входят выборки, полученные из отложений, датированных поздним сарматом (Михайловка на Буге 1, Попово 3, Отрадово) и мэотисом (Черевичное 3, Васильевка 1, Верхняя Криница 2).

Промеры изолированных глоточных зубов *Rutilus cf. frisii*  
из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	НРТ, мм			WPT, мм		
		min	M	max	min	M	max
Михайловка на Буге 1	51	3,2	4,2	5,7	3,2	4,5	6,0
Попово 3	33	2,8	4,1	5,7	2,8	6,3	8,9
Михайловка на Буге 2	35	3,4	5,3	7,1	5,2	8,0	11,4
Отрадово	3	3,0	4,1	5,3	5,4	6,5	8,3
Лысяя Гора 2	11	1,5	2,5	3,5	2,4	4,5	6,3
Черевичное 3	13	2,7	3,8	5,3	2,8	6,6	11,6
Васильевка 1	10	2,7	3,6	4,6	2,7	5,3	7,3
Верхняя Криница 2	64	2,3	4,2	6,2	2,0	6,3	10,1
Егоровка 2	9	1,1	1,9	2,9	2,1	3,4	4,6
Андреевка	2	1,0	–	2,8	4,5	–	5,0
Лектостратотип понта	15	1,6	2,6	4,9	2,9	4,8	6,4
Виноградовка 1	3	2,5	2,9	3,3	2,2	2,5	2,8

Представленные глоточные зубы морфологически сходны с таковыми *Rutilus frisii*. По степени скошенности жевательной поверхности они могут быть сближены с *Rutilus cf. frisii* из отложений жамангоринской свиты Зайсанский котловины (Вымпел, Голубые пески, Муратхан), сарибулакской свиты Жаман Арганты, позднего миоцена Жаман горы [84], от которых отличаются менее выраженным пережимом шейки.

Распространение. Остатки *Rutilus cf. frisii* довольно часто находят в отложениях позднего миоцена – раннего плиоцена на территории Европы и Азии [153]. В частности, изолированные глоточные зубы этого вида известны из местонахождений Кучурган в Украине [106], Туерык 1 в Российской Федерации [84], Заезд, Шаман гора, Сарыбулак, Муратхан, Калмакпай, Голубые пески, Зайсанская котловина в Казахстане [84].

*Rutilus robustus* Kovalchuk, 2014

Табл. V, рис. 1-4

*Rutilus* sp.: Ковальчук, 2013, с. 219-220.

Этимология. Видовое название происходит от лат. *robustus* – массивный (указание на диагностический критерий – массивность глоточной кости).

Голотип. Правая глоточная кость (*ceratobranchiale dext.*), № Prz 10-1/12 (табл. V, рис 1-2). Место хранения – ГПМ ПДУ (Республика Молдова).

Паратип. Фрагмент правой *scratobranchiale*, № 41/2342 (табл. V, рис. 3-4), Лектостратотип понта. Место хранения – ННПМ НАНУ.

Типовое местонахождение. Приозерное, Слободзейский район, Приднестровье (Республика Молдова).

Геологический возраст. Поздний миоцен – ранний плиоцен.

Диагноз. Вид характеризуется массивной высокой *scratobranchiale* с крупными уплощенными глоточными зубами, длинным передним неозубленным отростком и утолщенными перегородками между септами кавернозной поверхности.

Описание. Глоточная кость массивная, широкая. Передний латерально отогнутый неозубленный отросток относительно короткий, его длина ненамного превышает высоту коронки переднего зуба. Вентральный край прямой до переднего угла, величина которого составляет около 95°. На уровне переднего угла вентральный край образует уплощенный округлый выступ, от которого задний край *scratobranchiale* плавной дугой поднимается до четко выраженного заднего угла (140°). Длина глоточной кости из местонахождения Приозерное составляет 62,0 мм, восстановленная *L crbh* для фрагмента из Лектостратотипа понта – около 50 мм (табл. 4.7).

Таблица 4.7

Сравнительная морфометрическая характеристика V жаберной дуги *Rutilus robustus* и близких видов рода *Rutilus*

n	L crbh, мм		W crbh, мм		H crbh, мм		LDS, мм	
	R	M	R	M	R	M	R	M
<i>Rutilus robustus</i> Kovalchuk, 2014 (Приозерное), голотип								
1	–	<b>62,0</b>	–	<b>21,7</b>	–	<b>12,0</b>	–	<b>34,1</b>
<i>Rutilus robustus</i> Kovalchuk, 2014 (Лектостратотип понта)								
1	–	59,2	~49,4	20,1	13,5	~32,7*	–	<b>32,7</b>
<i>Rutilus frisii</i> (Виноградный Сад), субфоссильный								
12	41,2–45,1	49,1	14,3–17,0	15,7	7,4–10,5	8,5	21,4–30,7	29,6
<i>Rutilus frisii</i> (Соколыцы), субфоссильный								
3	43,2–49,8	45,8	13,4–15,3	14,2	7,4–8,7	8,0	26,4–29,9	27,7
<i>Rutilus frisii</i> , рецентный								
3	36,3–43,6	40,5	13,0–16,6	14,2	5,6–9,8	7,6	21,8–25,1	23,7
<i>Rutilus rutilus</i> , рецентный								
10	10,6–20,6	16,3	2,9–14,4	5,1	1,3–8,2	2,8	5,3–18,8	9,2

От уровня заднего угла дорзальная неозубленная ветвь изгибается антеродорзально и медиально. Озубленная поверхность по протяженности несколько уступает длине заднего неозубленного отростка ( $LDS = \sim 32,7\text{-}34,1$  мм), который почти втрое дольше, чем передний. Зубной ряд состоит ориентировочно из 5 зубов, один из которых сохранился. Кавернозная поверхность широкая, состоит из трех крупных и одной небольшой септ

(каверн) с утолщенными перегородками между ними. Глоточный зуб массивный, латерально сжатый, на широкой уплощенной ножке, с четким пережимом в области шейки. Дугообразная спинка плавно поднимается к вершине, лишенной крючка. Жевательная поверхность гладкая, выпуклая, вытянута в длину, слабо скошена к округлому брюшку. НРТ составляет 7,3 мм, WPT – 10,2 мм. При основании глоточного зуба четко выделяется rocus canalis. Восстановленная длина тела рыбы составляет около 60 см.

Сравнение. *Rutilus robustus* по сравнению с другими видами рода характеризуется массивной ceratobranchiale с большим передним углом вентрального края, большей длиной озубленной поверхности, большим диаметром rocus canalis и утолщенными перегородками между септами кавернозной поверхности.

Распространение. Поздний миоцен юга Украины, плиоцен Республики Молдова.

*Rutilus* sp.

Табл. V, рис. 5-8

*Cyprinus* cf. *carpio*: Ковальчук, Рековець, 2012, с. 110.

*Chondrostoma* sp.: Ковальчук, Рековець, 2012, с. 110 (pars).

*Rutilus rutilus*: Ковальчук, Рековець 2012, с. 110 (pars).

*Rutilus* sp.: Ковальчук 2011, с. 131; Ковальчук, Рековець, 2012, с. 110 (pars); Ковальчук, 2013, с. 61; Ковальчук, 2013, с. 133.

Местонахождение и материал. Фрунзовка 2: 5 dph (№ 41/3045-3049); Лысая Гора 2: 8 dph (№ 29/425, 427-429, 443, 532-533, 535); Новоелизаветовка 3: 4 dph (№ 41/ 3356-3359); Егоровка 1: 1 dph (№ 41/4962).

Геологический возраст. Поздний миоцен, поздний сармат.

Описание. Коронки зубов удлинненно-яйцевидные. Прямая спинка прямо поднимается к вершине, крючка нет. Жевательная поверхность гладкая, выпуклая, плавной дугой опускается до закругленного брюшка. Пережим на шейке нечеткий. Ножки зубов средней высоты, овальные в поперечном сечении.

Таблица 4.8

Промеры изолированных глоточных зубов *Rutilus* sp. из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	НРТ, мм			WPT, мм		
		min	M	max	min	M	max
Фрунзовка 2	5	1,6	2,0	2,5	2,8	3,2	3,8
Лысая Гора 2	8	1,4	1,8	2,2	2,1	3,0	3,6
Новоелизаветовка 3	4	1,5	1,9	2,4	2,5	3,1	3,7
Егоровка 1	1	–	1,5	–	–	2,9	–

В отложениях позднего сармата местонахождения Попово 3 найден один экземпляр циклоидной чешуи с четко выраженными кольцами нарастания и базальной вырезкой [34]. Чешуя средней величины ( $L = 7,7$  мм;  $W = 6,2$  мм), слабоизогнутая, с гладкой поверхностью. По морфологическим параметрам и размерам чешуя сходна с таковой у *Rutilus* и может быть определена как *Rutilus* sp.

Сравнение. Средние значения размеров коронок глоточных зубов *Rutilus* sp. являются крупнейшими для выборки из Фрунзовки 2, для остальных местонахождений – достаточно близкие (табл. 4.8). Представленные глоточные зубы морфологически сходны с таковыми у *Rutilus frisii* и *Rutilus robustus*, однако отличаются от них меньшими размерами и значительной скошенностью жевательной поверхности.

Распространение. Остатки *Rutilus* sp. описаны из отложений позднего миоцена Австрии (Götzendorf [142, 171], Schernham b. Haag [153]), Германии (Höwenegg [254, 257], München-Aufmeister [255]), Турции (Çalikli 132 [209]) и Российской Федерации (пещера Ая [121], Кызыл-Чин [84], Морская 2 [107]).

### Род Красноперка – *Scardinius Bonaparte, 1837*

Типовой вид: *Leuciscus scardafa* Bonaparte, 1837.

В состав рода *Scardinius* входят 10 рецентных видов [164, 187], в том числе 1 вид из территории Украины [65]. Остатки представителей рода впервые появляются в палеонтологической летописи на границе среднего и позднего миоцена: *Scardinius tchuensis* Sytchevskaya, 1989 (местонахождение Туерык, Российская Федерация) [84], *Scardinius* sp. (Baghmisheh-Marzdaran, Иран) [231], *Scardinius* cf. sp. (Unggeried, Германия; Mataschen, Steiermark, Австрия) [143, 244]. Кроме *Scardinius tshuensis*, описаны три вымерших вида этого рода: *Scardinius haueri* (Münster, 1842) [213], *Scardinius prolixus* Schtylko, 1934 [126] и *Scardinius longipinnus* Sytchevskaya, 1989 [84]. Из отложений позднего миоцена Европы и Азии идентифицированы остатки 9 видов рода *Scardinius* [153].

*Scardinius haueri* (Münster, 1842)

Табл. VI, рис. 1-3

*Squalius* sp.: Ковальчук, 2012, с. 120 (pars).

*Scardinius erythrophthalmus*: Ковальчук, 2012, с. 120 (pars).

*Scardinius haueri*: Ковальчук, Братишко, 2014, с. 108.

Местонахождение и материал. Михайловка на Буге 1: 48 dph (№ 33/918-965); Михайловка на Буге 2: 34 dph (№33/1253-1286); Отрадово: 22 dph (№ 41/1874-1895).

Геологический возраст. Поздний миоцен, поздний сармат.

Описание. Глоточные зубы представлены двумя морфотипами: 1) удлинённые с высокой коронкой, цилиндрической ножкой и четким пережимом в области шейки. Спинка дугообразная, с массивным тупым крючком на вершине. Жевательная поверхность узкая, ее внешний край скульптурирован 3-5 зубцами, внутренний край морщинистый. Жевательный край слегка нависает над выпуклым брюшком (табл. VI, рис. 1-2); 2) невысокие зубы с вытянутой коронкой, округлой ножкой и неявным утончением в области шейки. Коронка латерально сжата, сужается к вершине, которая заканчивается тупым широким крючком. Спинка зуба прямая, на выпуклом брюшке есть 4-6 глубоких морщин (табл. VI, рис. 3).

Таблица 4.9

Промеры изолированных глоточных зубов *Scardinius haueri* из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	НРТ, мм			WPT, мм		
		min	M	max	min	M	max
Михайловка на Буге 1	48	2,4	4,1	5,9	1,2	1,9	2,8
Михайловка на Буге 2	34	2,6	4,4	6,2	1,7	2,2	3,4
Отрадово	22	2,2	3,4	5,7	1,1	1,4	2,2

Сравнение. Коронки глоточных зубов *Scardinius haueri* в выборках из разновозрастных толщ Михайловки на Буге имеют большие размеры по сравнению с серией зубов, полученных из отложений позднего сармата местонахождения Отрадово (табл. 4.9). Глоточные зубы полностью аналогичны таковым у *Scardinius haueri* из местонахождения Götzendorf в Австрии [142] за исключением более массивного крючка и узкой коронки. Зубы похожи на таковые у *Scardinius* sp. из отложений позднего миоцена – раннего плиоцена Yalakdere в Турции, но имеют более широкую коронку и более скошенную жевательную поверхность. Представленные глоточные зубы сопоставимы по размерам коронок со *Scardinius* sp. из местонахождения Покшешты (Молдова) [194], но отличаются от них большим количеством зазубрин на жевательной поверхности, дугообразной спинкой и узкой ножкой. Описываемые остатки морфологически близки также к *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758) из миоценовых и плиоценовых отложений Европы, но имеют менее массивный крючок на вершине коронки.

Распространение. Остатки *Scardinius haueri* описаны из местонахождений позднего миоцена Götzendorf [142, 171] и Vösendorf-Brunn в Австрии [223], а также Borský Svätý Jur в Словакии [143].

*Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758)

Табл. VI, рис. 4-16

*Scardinius* sp.: Ковальчук, Рековець, 2012, с. 110; Ковальчук, 2013, с. 120; Ковальчук, 2013, с. 61.

*Scardinius erythrophthalmus*: Ковальчук, 2011, с. 131; Ковальчук, Рековець, 2012, с. 110; Ковальчук, 2012, с. 120; Ковальчук, 2013, с. 154; Ковальчук, Апольцев 2013, с. 22; Ковальчук, 2013, с. 165; Ковальчук, 2013, с. 133; Kovalchuk, 2014, p. 389.

Местонахождение и материал. Попово 3: 384 dph (№ 29/3270-3653); Фрунзовка 2: 16 dph (№ 41/3021-3036); Палиевой: 33 dph (№ 41/1928-1960); Лысая Гора 2: 87 dph (№ 29/446-532); Кубанка 2: 10 dph (№ 41/1990-1999); Новоелизаветовка 2: 19 dph (№ 41/5386-5404); Черевичное 3: 15 dph (№ 45/5636-5650); Третья Круча: 4 dph (№ 41/3069-3072); Васильевка 1: 30 dph (№ 29/2515-2518, 2532-2557); Верхняя Криница 2: 279 dph (№ 29/2737-3015); Новоелизаветовка 3: 7 dph (№ 41/3360-3366); Егоровка 1: 10 dph (№ 41/4963-4972); Новоукраинка 1: 21 dph (№ 38/1875-1895).

Геологический возраст. Поздний миоцен, сармат – эоцис.

Описание. Коронки глоточных зубов высокие, стройные (табл. 4.10). Спинка почти прямая, поднимается к вершине, вытянутой в виде тупого массивного крючка. Жевательная поверхность длинная, рельефная, скульптирована 5-7 округлыми зубчиками (зубцы валикообразные, массивные, одинарные, редко – раздвоенные).

Таблица 4.10

Промеры изолированных глоточных зубов *Scardinius erythrophthalmus* из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	НРТ, мм			WPT, мм		
		min	M	max	min	M	max
Попово 3	384	2,4	3,3	5,8	1,2	1,5	2,1
Фрунзовка 2	16	2,9	4,2	7,6	0,8	1,5	2,6
Палиево	33	2,1	3,2	4,4	0,8	1,4	2,0
Лысая Гора 2	87	2,4	4,8	8,2	1,2	2,3	3,6
Кубанка 2	10	2,4	3,5	4,2	1,4	1,5	1,6
Новоелизаветовка 2	19	2,8	3,6	4,6	1,2	1,6	2,0
Черевичное 3	15	2,5	3,6	5,8	1,1	1,5	2,6
Третья Круча	4	2,6	3,3	4,2	1,1	1,4	1,6
Васильевка 1	30	3,1	4,7	7,8	1,5	2,1	2,9
Верхняя Криница 2	279	3,7	6,9	12,0	1,5	2,4	3,6
Новоелизаветовка 3	7	2,0	3,1	4,2	0,9	1,3	1,7
Егоровка 1	10	2,9	4,0	6,2	1,1	2,0	2,8
Новоукраинка 1	21	2,8	3,9	6,1	1,0	1,9	2,7

Брюшко резко обрывается, переходя с нечетким пережимом в шейку. Коронки латерально сжаты, ножки зубов цилиндрические. В сборах представлены различные морфотипы: 1) зубы с крупными округлыми зубцами на жевательной поверхности; 2) глоточные зубы с небольшими зубцами и менее массивным крючком (табл. VI, рис. 5, 9-10, 13-14).

Сравнение. Средние размеры коронок глоточных зубов *Scardinius erythrophthalmus* из разновозрастных местонахождений близки за исключением выборки крупных экземпляров, полученных из Верхней Криницы 2 (табл. 4.10). Глоточные зубы морфологически идентичны таковым у *Scardinius erythrophthalmus* и вкладываются в пределы их модификационной изменчивости по размерам коронок.

Распространение. Изолированные глоточные зубы *Scardinius erythrophthalmus* известны из отложений позднего миоцена Казахстана (местонахождение Павлодар 1) [84] и достаточно многочисленны в остеологических сборах с территории Европы, датированных плиоценовым возрастом [153].

*Scardinius cf. erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758)

Табл. VII, рис. 1-6

*Squalius cf. cephalus*: Ковальчук, 2013, с. 154.

*Scardinius* sp.: Ковальчук, 2013, с. 165 (pars).

*Scardinius erythrophthalmus*: Ковальчук, 2011, с. 131; Ковальчук, 2013, с. 53.

*Scardinius cf. erythrophthalmus*: Ковальчук, 2013, с. 165.

Местонахождение и материал. Черевичное 3: 7 dph (№ 45/5615-5621); Протопоповка 3: 4 dph (№ 41/3227-3230); Егоровка 2: 203 dph, 2 crbh (№ 41/5033-5237); Андреевка: 2 dph (№ 33/501-502); Ореховка: 2 dph (№ 41/2832-2833); Виноградовка 1: 11 dph (№ 41/2687-2693, 2703-2706).

Геологический возраст. Поздний миоцен, мэотис – понт.

Таблица 4.11

Промеры изолированных глоточных зубов *Scardinius cf. erythrophthalmus* из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	НРТ, мм			WPT, мм		
		min	M	max	min	M	max
Черевичное 3	7	1,6	3,0	4,6	1,2	1,7	2,4
Протопоповка 3	4	2,6	3,6	4,0	1,2	1,3	1,5
Егоровка 2	203	2,9	4,0	5,2	1,1	2,0	2,8
Андреевка	2	2,6	–	4,4	1,0	–	2,1
Ореховка	2	2,4	–	3,8	0,8	–	1,4
Виноградовка 1	11	2,7	3,3	3,6	1,0	1,2	1,3



Описание. Зубы имеют вытянутые в высоту коронки и широкие округлые ножки (табл. 4.11). Пережим в области шейки четкий, спинка под небольшим углом поднимается к вершине, на которой находится тупой короткий крючок. Жевательная поверхность скульптирована 4-6 небольшими зубчиками, нависает над выпуклым брюшком, лишенным кила.

Сравнение. Коронки глоточных зубов *Scardinius* cf. *erythrophthalmus* из большинства местонахождений позднего миоцена юга Украины сопоставимы по размерам, уступая выборке крупных образцов, полученных из Егоровки 2 (табл. 4.11). Глоточные зубы близки по форме и размерам к таковым у *Scardinius erythrophthalmus*, от которых отличаются меньшей скошенностью жевательной поверхности, менее массивным крючком и четким пережимом у шейки.

Распространение. Остатки *Scardinius* cf. *erythrophthalmus* найдены в отложениях позднего миоцена Российской Федерации [126], а также в раннем плиоцене Греции (Vorio 1, Vorio 2B) [153].

*Scardinius ponticus* Kovalchuk, 2014

Табл. VII, рис. 7-8

Этимология. Видовое название происходит от наименования стратиграфического подразделения – понт.

Голотип. Правый глоточный зуб, № 41/2358 (табл. VII, рис. 7). Место хранения – ННПМ НАНУ.

Паратип. Изолированный глоточный зуб, № 41/2359 (табл. VII, рис. 8). Место хранения – ННПМ НАНУ.

Дополнительный материал. 50 изолированных глоточных зубов, № 41/2360-2409.

Типовое местонахождение. Лектостратотип понта (= 16 Станция Большого фонтана Одессы), Одесская область, Украина.

Геологический возраст. Поздний миоцен, понт.

Диагноз. Вид характеризуется крупными глоточными зубами со слабым крючком на вершине, увеличенным количеством зубцов на переднем жевательной края и пояскообразным пережимом в области шейки.

Описание. Глоточные зубы имеют высокие латерально сжатые коронки. В области шейки есть четкий пережим в виде широкого пояса. Спинка зуба дугообразная, поднимается к вершине, вытянутой в виде слабого выпуклого крючка, отделенного от жевательного края четко выраженной бороздой. Жевательная поверхность относительно длинная, сильно скошенная, почти параллельна спинке. Передний жевательный край скульптирован 7-8 одинарными выпуклыми валикообразными зубцами, задний – морщинистый, с косой штриховкой. Килеватое брюшко латерально сжато, подогнуто к шейке. Ножка зуба широкая, цилиндрическая, суженная к основанию коронки.

**Размеры.** Высота коронок глоточных зубов составляет 11,4-15,0 мм (в среднем 13,1 мм), ширина коронок – от 5,1 до 6,3 мм (в среднем 5,6 мм). Восстановленная стандартная длина тела рыбы составляет около 65-70 см.

**Сравнение.** Этот вид по сравнению с другими представителями рода *Scardinius*, характеризуется значительно более крупными размерами глоточных зубов и наличием пояскообразного пережатия в области шейки. Они сопоставимы по размерам с глоточными зубами *Scardinius tshuensis*, однако имеют более длинные коронки и меньшее количество зубцов на переднем жевательной края. Описанные глоточные зубы отличаются от таковых у *Scardinius erythrophthalmus* наличием 8 зубцов на жевательном крае и развитой штриховкой задней жевательной пластинки. Глоточные зубы *Scardinius ponticus* сходны с таковыми у *Scardinius* cf. *erythrophthalmus* из отложений позднего миоцена юга Украины наличием слабо развитого крючка, однако имеют более скошенную жевательную поверхность. По сравнению со *Scardinius haueri*, представители вида характеризуются широкой ножкой и менее развитым килем на брюшке.

**Распространение.** Сведения о географическом распространении *Scardinius ponticus* ограничены находкой типовой серии глоточных зубов в сборах из местонахождения Лектостратотип понта (Одесская обл.). Учитывая значительное сходство фаунистических списков пресноводных костистых рыб, вполне вероятно возможность обнаружения остатков этого вида в изохронных отложениях на территории Республики Молдова.

#### *Scardinius* sp.

Табл. VII, рис. 9-14

*Leuciscus* sp.: Ковальчук, 2012, с. 120 (pars); Kovalchuk, 2014, p. 389.

*Squalius* sp.: Ковальчук, 2013, с. 61 (pars).

*Chondrostoma* sp.: Ковальчук, Рековець, 2011, с. 110 (pars).

*Scardinius* sp.: Ковальчук, 2013, с. 165.

**Местонахождение и материал.** Попово 3: 4 dph (№ 29/3654-3657); Фрунзовка 2: 2 dph (№ 41/3052, 3054); Лысая Гора 2: 1 dph (№ 29/532); Кубанка 2: 7 dph (№ 41/1964-1966, 1978-1981); Новоукраинка 1: 8 dph (№ 38/1896-1903); Лектостратотип понта: 7 dph (№ 41/2314-2320).

**Геологический возраст.** Поздний миоцен, сармат – понт.

**Описание.** Коронки глоточных зубов удлиненные, латерально сжаты, сужаются к вершине, лишенной крючка (табл. 4.12). Ножка широкая, округлая в поперечном сечении. Спинка почти прямая или дугообразная. Жевательная поверхность узкая, скульптурирована несколькими тупыми зубчиками. Жевательный край под большим углом спускается к выпуклому брюшку. Пережим у шейки выражен на всех зубах.

В сборах из местонахождения Верхняя Криница 2 представлена одна чешуйчатая пластинка с невыраженными кольцами нарастания и глубокой

штриховкой на поверхности ее дистальной части [34]. Длина чешуи составляет 7,0 мм, ширина – 6,9 мм. Фрагмент чешуи установлен нами как принадлежащий *Scardinius* sp.

Таблица 4.12

Промеры изолированных глоточных зубов *Scardinius* sp.  
из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	HPT, мм			WPT, мм		
		min	M	max	min	M	max
Попово 3	4	3,8	4,8	6,8	1,7	1,9	2,2
Фрунзовка 2	2	3,7	–	5,3	1,3	–	2,2
Кубанка 2	7	3,3	3,9	4,4	1,2	1,3	1,5
Новоукраинка 1	8	2,2	3,6	4,6	0,6	1,2	1,6
Лектостратотип понта	7	3,3	3,8	4,2	1,5	1,8	2,2

**Сравнение.** Выборки изолированных глоточных зубов *Scardinius* sp. из отложений позднего миоцена юга Украины являются гомогенными по размерам коронок (табл. 4.12). Представленные глоточные зубы сходны у ископаемых и рецентных представителей рода *Scardinius*, за исключением слабого крючка на вершине коронки и небольшого кия на брюшке.

**Распространение.** Изолированные глоточные зубы *Scardinius* sp. известны из местонахождений, датированных миоценовым и плиоценовым возрастом, в частности Mataschen и Schernham b. Haag в Австрии [153, 244], München-Aufmeister, München-Fröttmanning, Unggenried в Германии [153, 255], La Gloria 4 в Испании [153]. Остатки красноперок описаны также из отложений позднего миоцена Российской Федерации (Кызыл-Чин, Морская 2) [84, 107] и Ирана (Baghmisheh-Marzdaran) [231].

### Род Подуст – *Chondrostoma* Agassiz, 1832

Типовой вид: *Cyprinus nasus* Linnaeus, 1758.

Род *Chondrostoma* включает 20 рецентных видов [164], 2 из которых – *Chondrostoma nasus* (Linnaeus, 1758) и *Chondrostoma variabile* Jakovlev, 1870 – встречаются в водоемах Украины [65]. Древнейшие представители рода, отнесенные к *Chondrostoma* sp., описаны Е. К. Сычевский из отложений среднего миоцена Монголии [84]. По данным молекулярно-генетических исследований, разделение *Chondrostoma* на отдельные линии состоялось в конце среднего миоцена, а наиболее интенсивная диверсификация и видообразование – в плиоцене [154, 157, 160]. Сейчас известен один вымерший вид рода – *Chondrostoma mongoliense* Sytchevskaya, 1989 [84]. Для позднего миоцена Европы и Азии отмечают два вида подустов – *Chondrostoma mongoliense* и *Chondrostoma* sp. [153, 208].

*Chondrostoma* sp.  
Табл. VIII, рис. 1-9

*Chondrostoma nasus*: Ковальчук, 2013, с. 166.

*Chondrostoma* sp.: Ковальчук, 2012, с. 120; Ковальчук, 2013, с. 166; Ковальчук, 2013, с. 53; Ковальчук, 2013, с. 133; Kovalchuk, 2014, p. 389; Ковальчук, Братишко, 2014, с. 108.

Местонахождение и материал. Попово 3: 3 dph (№ 29/3658-3660); Михайловка на Буге 2: 2 dph (№ 33/1287-1288); Палиево: 4 dph (№ 41/1908-1911); Отрадово: 2 dph (№ 41/1862-1863); Кубанка 2: 4 dph (№ 41/1974-1977); Верхняя Криница 2: 1 dph (№ 29/3016); Новоелизаветовка 3: 2 dph (№ 41/3371-3372); Протопоповка 3: 5 dph (№ 41/3233-3237); Новоукраинка 1: 4 dph (№ 38/1904-1907); Лектостратотип понта: 3 dph (№ 41/2410-2412).

Геологический возраст. Поздний миоцен, сармат – понт.

Описание. Глоточные зубы имеют удлиненные, латерально сжатые ножевидные коронки. Ножка зуба достаточно длинная, широкая, шейка слабо выражена. Спинка плавной дугой поднимается до заостренной вершины зуба, лишенной крючка. Жевательная поверхность узкая, длинная, скошенная, с продольной канавкой на жевательном крае, под большим углом спускается к округлому килеватому брюшку.

Таблица 4.13

Промеры изолированных глоточных зубов *Chondrostoma* sp.  
из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	НРТ, мм			WPT, мм		
		min	M	max	min	M	max
Попово 3	3	5,5	6,2	7,3	1,5	2,1	2,4
Михайловка на Буге 2	2	5,0	–	5,2	2,2	–	2,4
Палиево	4	1,8	3,1	4,5	1,1	1,5	2,3
Отрадово	2	2,8	–	3,4	1,5	–	2,0
Кубанка 2	4	2,9	3,2	3,6	0,9	1,1	1,3
Верхняя Криница 2	1	–	7,6	–	–	2,9	–
Новоелизаветовка 3	2	2,3	–	3,2	1,2	–	1,3
Протопоповка 3	5	2,8	3,4	4,7	1,1	1,6	2,4
Новоукраинка 1	4	3,5	4,0	4,8	1,1	1,5	1,9
Лектостратотип понта	3	4,7	6,4	8,8	2,1	2,7	3,2

Сравнение. Средние значения размеров коронок *Chondrostoma* sp. из отложений позднего миоцена юга Украины варьируют в широких пределах (табл. 4.13). Крупнейшими являются глоточные зубы, представленные в

выборках из местонахождений Попово 3, Верхняя Криница 2 и Лектостратотип понта, остальные – мелче и сопоставимы по размерам. Зубы сходны с таковыми у *Chondrostoma* sp. из отложений среднего и позднего миоцена Жаман горы и Заезд в Казахстане и Шаргаин Гоби в Монголии [84], от которых отличаются меньшими размерами, более широкими коронками, наличием прямой жевательной пластинки и узким жевательным краем.

Распространение. Изолированные глоточные зубы и другие костные фрагменты *Chondrostoma* sp. описаны из миоценовых отложений Испании (местонахождение Tolosa) [208], Греции (Ptolemais 1, Vorio 1, Vorio 2B) [153], Казахстана (Калмакпай, Жаман-гора, Заезд) [84], Армении (Маисян) [79] и Монголии (Ich-Berch Tologoi) [84].

### Род Жерех – *Aspius Agassiz, 1832*

Типовой вид: *Cyprinus aspius* Linnaeus, 1758.

В составе рода состоят 2 рецентных вида [164, 184], один из которых распространен в водоемах Украины [65]. Древнейшие остатки *Aspius* известны из отложений раннего и среднего миоцена Чехии и принадлежат вымершему виду *Aspius laubei* Obrhelová, 1967 [220]. Для позднего миоцена отмечают наличие *Aspius* sp. [84, 153].

*Aspius* sp.

Табл. VIII, рис. 10-14

*Chondrostoma* sp.: Ковальчук, 2012, с. 120 (pars); Ковальчук, 2013, с. 166.

*Alburnus* sp.: Ковальчук 2011, с. 131 (pars); Kovalchuk, 2014, p. 389.

*Pelecus* sp.: Kovalchuk, 2014, p. 389.

Местонахождение и материал. Михайловка на Буге 1: 8 dph (№ 33/910-917); Попово 3: 5 dph (№ 29/3661-3665); Новоелизаветовка 2: 2 dph (№ 41/5364-5365); Верхняя Криница 1 squ (№ 29/1218); Егоровка 2: 17 dph (№ 41/5262-5278); Андреевка: 1 dph (№ 33/503).

Геологический возраст. Поздний миоцен, сармат – мэотис.

Описание. Коронки глоточных зубов сжаты, удлинены и вытянуты на вершине в узкий заостренный крючок, острие которого ориентировано в направлении заднего края зуба. Брюшко выпуклое, лишенное кия, спинка прямая. Жевательная поверхность удлиненная, гребнеобразная, с небольшими косыми морщинами на жевательном крае. Шейка слабо выражена, ножка широкая, цилиндрическая.

В сборах из мэотических отложений местонахождения Верхняя Криница 2 найдена одна чешуйчатая пластинка, которая, вероятно, принадлежит *Aspius* sp. Ее длина составляет 7,0 мм, ширина – 6,9 мм [34]. На поверхности чешуйчатой пластинки выделяются достаточно широкие радиально расположенные апикальные лучи.

Промеры изолированных глоточных зубов *Aspius* sp.  
из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	НРТ, мм			WPT, мм		
		min	M	max	min	M	max
Михайлівка на Буге 1	8	4,6	5,2	5,8	1,1	1,6	2,1
Попово 3	5	4,1	5,4	7,3	1,2	1,7	2,3
Новоелизаветовка 2	2	3,0	–	4,7	1,2	–	3,0
Егоровка 2	17	3,0	4,1	5,2	1,2	2,1	3,0
Андреевка	1	–	4,7	–	–	2,3	–

Сравнение. Описанные глоточные зубы идентичны таковым у *Aspius* sp. из раннемиоценовых отложений местонахождения Голубые пески в Казахстане [84], и отличаются от них лишь более массивным крючком и менее морщинистой жевательной поверхностью. При сравнении выборок из гетерохронных миоценовых толщ юга Украины проявляется четкая тенденция к уменьшению высоты и увеличению ширины коронок (табл. 4.14). Этот морфологический тренд, вероятнее всего, можно объяснить изменениями, произошедшими в рационе рыб.

Распространение. Глоточные зубы *Aspius* sp. известны в составе сборов из местонахождений Ptolemais i Vorio 1 в Греции [153], а также Голубые пески и Жаман Аргант в Казахстане [84].

#### Триба *Alburnini* Girard, 1859

Родовой состав. 3 рецентных рода: *Alburnus* Rafinesque, 1820; *Alburnoides* Jetteles 1861; *Leucaspius* Heckel et Kner, 1858 [10], представители одного из которых известны в ископаемом состоянии из отложений позднего миоцена Украины.

#### **Род Верховодка – *Alburnus* Rafinesque, 1820**

Типовой вид: *Cyprinus alburnus* Linnaeus, 1758.

В состав рода входят 42 рецентных вида [164], в том числе 4 распространены в Украине [65]. Сведения о нахождении ископаемых остатков верховодок достаточно ограничены. Древнейшие находки представителей рода *Alburnus* из местонахождений на территории Германии и Российской Федерации датируют второй половиной среднего миоцена [83, 84, 167]. Из отложений позднего миоцена описаны 2 вымерших вида верховодок – *Alburnus pseudorhodeus* Schtylko, 1934 [126], *Alburnus orientalis* Sytchevskaya, 1989 [84], а также несколько таксонов в открытой номенклатуре [153].

? *Gobio* sp.: Ковальчук, 2013, с. 154.

Местонахождение и материал. Черевичное 3: 1 crbh (№ 45/5664).

Геологический возраст. Поздний миоцен, мэотис.

Описание. Глоточная кость узкая, сжатая с боков. Латерально отогнутый передний неозубленный отросток довольно длинный. Вентральный край полностью прямой до переднего угла, составляющего около 130°. На уровне переднего угла вентральный край образует удлинненный выступ, который сужается к тупоконечной вершине. От него задний край кости, изгибаясь плавной дугой, поднимается до слабо выраженного заднего угла, который составляет 150°. От уровня заднего угла дорзальная неозубленная ветвь *scgatabranchiale* полого отгибается антеродорсально и медиально. Общая длина кости (L crbh) составляет 4,2 мм, ширина (W crbh) – 1,4 мм. Озубленная поверхность по протяженности примерно равна длине заднего неозубленного отростка, который несколько короче переднего. Кавернозная поверхность широкая, состоит из двух крупных каверн и редуцированной третьей, расположенной в верхней половине кавернозной плоскости. Главный зубной ряд, вероятно, состоял из 4-5 зубов, от которых остались основания ножек. Глоточные зубы двухрядные, зубная формула – 4 (5) / 2.

Сравнение. Глоточная кость сходна с таковыми у вымерших и рецентных представителей рода *Alburnus*. По строению crbh вид из Черевичного 3 может быть предварительно сближен с *Alburnus alburnus*, за исключением короткого переднего неозубленного отростка и менее выраженного заднего угла.

Распространение. Изолированные глоточные зубы *Alburnus miocaenicus* Kinkelin, 1883-1884, датированные миоценовым возрастом, описаны из ряда местонахождений Германии [189]. Остатки *Alburnus* sp. вместе с костями других пресноводных рыб были найдены в миоценовых отложениях Германии (Oehningen) [167] и Казахстана (Жаман-Аргант, Пирамида) [84].

#### Триба Abramidini Dybowski, 1862

Родовой состав. 3 рецентных рода: *Abramis* Cuvier, 1816; *Ballerus* Heckel, 1843; *Blicca* Heckel, 1843 [10]. Два из них известны в ископаемом состоянии из отложений позднего миоцена юга Украины.

#### **Род Лещ – *Abramis* Cuvier, 1816**

Типовой вид: *Cyprinus brama* Linnaeus, 1758.

Род *Abramis* включает 1 рецентный [159] и 3 вымерших вида – *Abramis bjoerkna* Linnaeus, 1758 [153], *Abramis bliccooides* Schtylko, 1934 [126], *Abramis ponticus* Bogatchov, 1958 [8]. Остатки лещей впервые появляются в палеонтологической летописи около 17 млн. л.н. (Illerkirchberg, Германия) [219, 226]. Для позднего миоцена Европы и Азии, кроме указанных видов, отмечают также *Abramis* sp. [153].

*Abramis* sp.

Табл. IX, рис. 2-15

*Tinca* sp.: Ковальчук, Рековець, 2012, с. 110 (pars).

*Abramis* cf. *brama*: Ковальчук, 2011, с. 131-132; Ковальчук, 2012, с. 120; Ковальчук, 2013, с. 154; Ковальчук, 2013, с. 53; Ковальчук, 2013, с. 133.

*Abramis* sp.: Ковальчук, 2012, с. 120; Ковальчук, 2013, с. 166; Ковальчук, Апольцев 2013, с. 22; Kovalchuk, 2014, p. 389.

Местонахождение и материал. Попово 3: 3 crbh (№ 29/3666-3668), 1 dph (№ 29/3669); Палиево: 4 dph (№ 41/1896-1899); Отрадово 3 dph (№ 41/1856-1858); Лысая Гора 2: 1 dph (№ 29/547); Новоелизаветовка 2: 6 dph (№ 41/5380-5385); Черевичное 3: 3 dph (№ 45/ 5651-5653); Третья Круча: 1 dph (№ 41/3073); Васильевка 1: 2 dph (№ 29/2511-2512); Верхняя Криница 2: 2 crbh (№ 29/3017-3018), 2 dph (№ 29/3019-3020); Новоелизаветовка 3: 4 dph (№ 41/5376-5379); Протопоповка 3: 2 dph (№ 41/3231-3232); Егоровка 2: 1 crbh (№ 41/5279), 11 dph (№ 41/5280-5290); Ореховка: 2 dph (№ 41/2834-2835); Лектостратотип понта: 3 dph (№ 41/2420-2422); Крым: qua (№ 13п50/01); 2 v (№ 13п50/02-03).

Геологический возраст. Поздний миоцен, сармат – понт.

Таблица 4.15

Сравнительная морфометрическая характеристика V жаберной дуги *Abramis* sp. из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	L crbh	W crbh	H crbh	LDS
Попово 3	3	12,1–19,1	3,2–4,7	1,8–3,4	3,9–5,8
Верхняя Криница 2	2	8,8–11,9	2,5–3,1	1,9–2,5	5,7–6,3
Егоровка 2	1	~5,5	~1,5	~1,5	~2,8

Описание. Глоточная кость узкая, дорсовентрально уплощенная. Передний неозубленный отросток достаточно длинный, латерально отогнутый. Вентральный край ceratobranchiale дугообразно изогнутый, поднимается до переднего угла (100-105°), на уровне которого находится широкий, заостренный на вершине выступ. Задний край глоточной кости поднимается дугой к заднему углу, величина которого примерно равна значению, полученному для переднего угла. Дорсальная неозубленная ветвь



довольно широкая, короче переднего неозубленного отростка. Кавернозная поверхность треугольной формы, широкая, включает две крупных и одну небольшую септы (каверны). Глоточные кости *Abramis* sp. из местонахождений позднего миоцена юга Украины значительно уступают по размерам рецентным представителям этого рода (табл. 4.15).

Зубной ряд состоит из 4-5 зубов. Глоточные зубы имеют молярообразные, латерально сжатые коронки. Прямая спинка поднимается к вершине, вытянутой в виде небольшого крючка. На относительно короткой жевательной поверхности имеется характерная продольная складка, которая формирует вздутие в ее медиальной части. Жевательный край узкий, скошен к округлому брюшку, которое переходит в широкую ножку с нечетким пережимом в области шейки.

Таблица 4.16

Промеры изолированных глоточных зубов *Abramis* sp. из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	НРТ, мм			WPT, мм		
		min	M	max	min	M	max
Попово 3	1	–	3,9	–	–	2,2	–
Палиево	4	2,1	2,5	3,4	1,0	1,3	1,8
Отрадово	3	2,4	2,8	3,1	1,2	1,6	2,1
Лысая Гора 2	1	–	2,7	–	–	1,6	–
Новоелизаветовка 2	6	2,7	3,3	4,7	1,4	1,7	2,2
Черевичное 3	3	2,6	3,2	3,7	1,5	1,8	2,2
Третья Круча	1	–	1,9	–	–	1,2	–
Васильевка 1	2	3,1	–	3,5	1,5	–	1,6
Верхняя Криница 2	2	3,6	–	3,8	1,4	–	1,5
Новоелизаветовка 3	4	1,7	2,1	2,5	1,1	1,4	1,5
Протопоповка 3	2	2,1	–	2,1	1,1	–	1,2
Егоровка 2	11	2,9	3,8	4,7	2,0	2,8	3,6
Ореховка	2	2,8	–	4,6	1,6	–	3,7
Лектостратотип понта	3	2,9	4,0	4,7	1,5	1,6	1,7

Фрагмент квадратной кости представлен артикулярной частью, значительная часть quadratum отсутствует. Длина кости составляет 14,5 мм, DPA = 8,8 мм. В коллекции имеются также 2 предхвостовых позвонка с разрушенными остистыми отростками, сохранившимися парапофизами и хорошо развитым невральным каналом. DV = 9,0 – 9,6 мм, высота тела позвонков – 10,2 мм.

Сравнение. Средние значения размеров коронок *Abramis* sp. из отложений позднего миоцена юга Украины варьируют в широких пределах (табл. 4.16). Крупнейшими являются глоточные зубы, представленные в

выборках из местонахождений Попово 3, Егоровка 2, Ореховка и Лектостратотип понта, наименьшими – экземпляры из Третьей Кручи. *Ceratobranchiale* и отдельные зубы морфологически сходны с таковыми у *Abramis brama*, от которых отличаются значительно меньшими размерами и более короткой жевательной поверхностью. Квадратная кость по морфологии и размерам также сопоставима с таковой у рецентного леща.

Распространение. Изолированные глоточные зубы и другие костные фрагменты *Abramis* sp. описаны из миоценовых отложений миоцена Германии (Illerkirchberg) [230] и Российской Федерации (Морская 2) [107].

### Род Густера – *Blicca* Heckel, 1843

Типовой вид: *Cyprinus blicca* Bloch, 1758.

В состав рода входят 1 рецентный [164], распространенный в том числе в Украине [65], и два вымерших вида (*Blicca pliocenica* Sytchevskaya et Lebedev, 1971, *Blicca cisbaikalica* Sytchevskaya, 1989) [84, 104]. Древнейшие находки представителей рода из местонахождений на территории Российской Федерации датируют средним миоценом [83, 84, 167]. Из отложений позднего миоцена описан один вид – *Blicca pliocenica* [84, 121].

*Blicca* sp.

Табл. X, рис. 1-3

*Blicca* sp.: Kovalchuk, 2014, p. 389.

Местонахождение и материал. Попово 3: 5 dph (№ 29/3670-3674); Лектостратотип понта: 7 dph (№ 41/2413-2419); Виноградовка 1: 4 dph (№ 41/2707-2710).

Геологический возраст. Поздний миоцен, сармат – понт.

Описание. Молярообразные глоточные зубы имеют массивные, латерально сжатые, расширенные коронки, широкую округлую или цилиндрическую ножку и четко выраженную шейку. Спинка плавной дугой поднимается к вершине, лишенной крючка. Жевательная поверхность прямая, сильно скошенная, с узким жевательным краем, опускается до массивного выпуклого килеватого брюшка.

Таблица 4.17

Примеры изолированных глоточных зубов *Blicca* sp. из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	НРТ, мм			WPT, мм		
		min	M	max	min	M	max
Попово 3	5	3,3	4,2	4,5	2,5	3,1	3,2
Лектостратотип понта	7	2,7	4,1	5,2	1,8	2,4	3,2
Виноградовка 1	4	2,4	3,6	6,3	2,0	2,7	3,7

Сравнение. Выборки глоточных зубов *Blicca* sp. достаточно гомогенны по средним размерам коронок (табл. 4.17). Наблюдается тенденция к уменьшению их высоты и ширины. Представленные зубы морфологически сходны с таковыми у *Blicca bjoerkna*, от которых отличаются более широкой короной, четким пережимом шейки и узкой жевательной поверхностью.

Распространение. Остатки *Blicca* sp. известны из отложений среднего миоцена местонахождения пещеры Ая (Российская Федерация) [121]. Находки *Blicca pliocenica* и *Blicca cisbaikalica* более многочисленны в миоцене России и Монголии [84], однако эти виды, вероятно, были эндемиками.

## 4.2. Подсемейство *Pelecinae* Bogutskaya, 1990

Ранее чехоневых рассматривали в качестве трибы *Pelecini* в составе подсемейства *Leuciscinae*. Позже статус этой группы на основании молекулярно-генетических данных был повышен Н.Г. Богуцкой в ранг самостоятельного подсемейства [10, 141]. *Pelecinae* являются наименее многочисленной группой в пределах семейства *Cyprinidae*: в ее состав входит 1 рецентный род (*Pelecus*) с одним видом, распространенным в водоемах Евразии [164, 229]. Достоверные палеонтологические сведения об истории подсемейства пока отсутствуют. Вероятно, ее представители отделились от близких групп карповых рыб в среднем-позднем миоцене.

В отложениях позднего миоцена юга Украины обнаружены останки, предположительно принадлежащие чехони. Изолированные глоточные зубы предварительно описаны с использованием открытой номенклатуры.

### Род Чехонь – *Pelecus* Agassiz, 1835

Типовой вид: *Cyprinus cultratus* Linnaeus, 1758.

Род *Pelecus* включает один рецентный вид – *Pelecus cultratus* Linnaeus, 1758, представители которого встречаются в водоемах Украины [65].

*Pelecus* sp.

Табл. X, рис. 4-5

*Pelecus* sp.: Ковальчук, 2013, с. 61; Ковальчук, 2013, с. 166.

Местонахождение и материал. Фрунзовка 2: 5 dph (№ 41/3062-3066); Новоукраинка 1: 1 dph (№ 38/1908).

Геологический возраст. Поздний миоцен, сармат – мэотис.

Описание. Глоточные зубы имеют тонкие удлинённые коронки. Дугообразная спинка, изгибаясь, поднимается к вершине, вытянутой в виде узкого, тупого, оттянутого назад крючка. Жевательная поверхность достаточно широкая, с рельефным жевательным краем, вооруженным

закругленными зубцами. Брюшко зуба округлое, слабовыпуклое, без пережата переходит в высокую цилиндрическую ножку.

Таблица 4.18

Промеры изолированных глоточных зубов *Pelecus* sp.  
из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	НРТ, мм			WPT, мм		
		min	M	max	min	M	max
Фрунзовка 2	5	2,4	4,0	5,7	0,8	1,1	1,7
Новоукраинка 1	1	–	5,5	–	–	1,1	–

Сравнение. Глоточные зубы *Pelecus* sp. из отложений позднего сармата и позднего мэотиса юга Украины характеризуются близкими средними значениями высоты коронок и одинаковы по ширине (табл. 4.18). Представленные экземпляры морфологически наиболее сходны с таковыми у рецентных *Pelecus cultratus*, от которых отличаются меньшими размерами коронок, слабо выраженным пережимом шейки и меньшим количеством зубцов на жевательном крае.

### 4.3. Подсемейство Gobioninae Jordan et Fowler, 1903

Подсемейство Gobioninae включает около 30 родов и 205 видов [164], распространенных в Палеарктике [251]. Из них в водоемах Европы представлены 2 нативных (*Gobio*, *Romanogobio*) и один инвазивный род (*Pseudorasbora*) [183, 218]. Gobioninae – монофилетическая группа, филогенетически близкая к Leuciscinae и Cyprininae [258]. Gobioninae является одной из наиболее таксономически стабильных групп в пределах семейства Cyprinidae [251]. Согласно результатам молекулярно-генетических исследований, отделение пескарей от общего ствола карповых рыб произошло около  $27,2 \pm 0,9$  млн. л.н. [259]. В то же время можно утверждать, что Gobioninae появились в палеонтологической летописи значительно раньше. Древнейшие известные остатки представителей подсемейства (Gobioninae gen. indet.) описаны из эоценовых отложений Пакистана (местонахождение Chorlakkī) [176]. Остатки вымерших родов пескарей (*Gnathopogon*, *Notogobio*, *Palaeogobio*, *Paraleucogobio*, *Protothymallus*, *Varhostichthys*, *Zaisanogobio*) идентифицированы в отложениях олигоцена Болгарии (Breshani) [175], Чехии (Hlinná, Kničci, Kundratice, Lbin/Welbine, Markvartice) [144, 174], Франции (Champbarrot) [168], Германии (Seifhennersdorf) [144, 174] и Вьетнама (Cao Bang) [147]. Количество находок ископаемых остатков представителей подсемейства существенно возрастает в местонахождениях на территории Европы и Азии, датированных миоценовых и плиоценовым возрастом [153].

Из континентальных отложений позднего миоцена юга Украины идентифицированы остатки одного вида, входящего в состав рода *Gobio*.

### Род Пескарь – *Gobio* Cuvier, 1816

Типовой вид: *Cyprinus gobio* Linnaeus, 1758.

В состав полиморфного рода *Gobio* входят 34 рецентных вида [164], около 7 из которых встречаются в водоемах Украины [65]. Объем рода был уменьшен за счет повышения статуса подрода *Romanogobio* Bănărescu, 1961 до родового ранга [10]. Пока описан один вымерший вид – *Gobio declinis* Sytchevskaya, 1989 из миоценовых и плиоценовых отложений Монголии [84]. Древнейшие находки *Gobio* sp. на территории Российской Федерации датируют поздним миоценом [84].

*Gobio* sp.

Табл. X, рис. 6

*Gobio* sp.: Ковальчук, 2013, с. 63.

Местонахождение и материал. Верхняя Криница 2: 1 squ (№ 29/3899).

Геологический возраст. Поздний миоцен, мэотис.

Описание. Фрагмент удлинённой чешуйчатой пластинки имеет щитовидную форму и закругленные края. Чешуя довольно тонкая, на ее поверхности отчетливо выделяются два глубоких радиальных луча. Апикальная часть чешуйчатых пластинки вогнутая, несет следы продольной штриховки в виде дугообразных линий. Длина фрагмента чешуи – 6,2 мм, ширина – 5,1 мм [34].

Сравнение. Чешуйчатая пластинка морфологически сходна с таковыми у представителей рода *Gobio*, однако имеет большие размеры, четко выраженный рельеф в виде продольных лучей и слабо выраженную поперечную штриховку. Учитывая фрагментарность и единичный характер остатков, сближение с известными вымершими и рецентных видами пескарей пока невозможно, что обусловило использование открытой номенклатуры.

Распространение. Кроме юга Украины, сведения о нахождении остатков *Gobio* позднемиоценового возраста получены из местонахождения Голу (Российская Федерация) [84].

## 4.4. Подсемейство *Varbinae* Bleeker, 1859

Представители подсемейства составляют одну из наиболее многочисленных групп среди карповых рыб: при сравнительно небольшом количестве родов (25) *Varbinae* включают около 700 видов, половина из которых принадлежит к роду *Barbus* Cuvier, 1816 [164]. *Varbinae* представляют собой гетерогенную группу карповых рыб, распространенных в

водоемах Европы, Азии и Северной Африки [164, 210]. Центром происхождения усачей большинство исследователей называют Южную Азию [140]. Древнейшие останки представителей подсемейства (*Parabarbus* sp.) найдены в олигоценовых отложениях Казахстана [83]. Многочисленны находки ископаемых костей усачей в олигоцене Таиланда (местонахождение Krabi, Wai Lek) [136], Вьетнама (Cao Bang, Na Duong) [147] и Китая (Quaidam Basin) [151]. Недавно остатки *Barbus* sp. олигоценового возраста были найдены на территории Аравийского полуострова [222]. Оттуда *Varbinae* попали в Паратетис, постепенно заселив в раннем миоцене водоемы Восточной, Центральной и Западной Европы [140]. В конце миоцена – начале плиоцена усачи появились на Пиренейском полуострове и на Балканах [139].

Остатки представителей родов *Barbus* и *Luciobarbus* являются достаточно многочисленными в миоценовых и плиоценовых отложениях Европы и Азии [153]. В остеологических местонахождениях юга Украины нами идентифицированы кости рыб рода *Luciobarbus*, представлены одним видом.

### **Род Щуковидный усач – *Luciobarbus* Heckel, 1843**

Типовой вид: *Luciobarbus xanthopterus* Heckel, 1843.

В состав рода *Luciobarbus* входит 21 рецентный вид карповых рыб, распространенных в водоемах Европы и Азии [164]. Ранее представителей этого рода рассматривали в качестве подрода *Bertinius* Fang, 1943 [10]. Позже название этой таксономической группы было заменено на *Bertinichthys* Whitley, 1953 во избежание синонимии и с целью соблюдения правил Международного кодекса зоологической номенклатуры [198], и далее – на *Luciobarbus* Heckel, 1843. Этот подрод выделяли на основании многочисленных морфологических и генетических данных [133, 134, 204, 205]. *Barbus sensu stricto* и *Luciobarbus* четко отличаются по пластическим признакам костей черепа [57], морфологией глоточной кости [155] и размещенных на ней глоточных зубов [142]. Это стало основанием для дальнейшего повышения статуса *Luciobarbus* до уровня самостоятельного рода [155]. Окончательное разделение усачей на две эволюционные линии произошло около  $8,1 \pm 0,4$  млн. л.н. [259].

На данный момент описаны 5 вымерших видов рода: *Luciobarbus subtruncatus* (Münster, 1842), *Luciobarbus vindobonensis* (Böhme, 2002), *Luciobarbus xanthopterus* (Heckel, 1843), *Luciobarbus* sp. 1 и *Luciobarbus* sp. 2 [153]. Древнейшие останки представителей рода найдены в отложениях среднего миоцена Турции [135, 239].

*Idus idus*: Ковальчук, 2012, с. 120 (pars).

*Rutilus rutilus*: Ковальчук, Рековець, 2012, с. 110 (pars).

*Rutilus frisii*: Ковальчук, 2013, с. 61.

*Rutilus cf. frisii*: Ковальчук, 2013, с. 165 (pars).

*Rutilus* sp.: Ковальчук, 2012, с. 120.

*Chondrostoma* sp.: Ковальчук 2011, с. 131 (pars).

*Cyprinus* sp.: Ковальчук, 2013, с. 154.

cf. *Cyprinus* sp.: Ковальчук, 2013, с. 154.

*Cyprinus* sp. (vel ? *Barbus* sp.): Ковальчук, 2013, с. 166.

*Carassius carassius*: Ковальчук, 2011, с. 132; Ковальчук, 2012, с. 120 (pars); Ковальчук, 2013, с. 154; Ковальчук, Апольцев, 2013, с. 22 (pars).

*Carassius* sp.: Ковальчук 2011, с. 132; Ковальчук, 2013, с. 154.

*Tinca tinca*: Ковальчук, 2012, с. 120 (pars).

*Tinca* sp.: Ковальчук, 2013, с. 53; Ковальчук, 2013, с. 155.

*Barbus* sp.: Ковальчук, 2012, с. 120; Ковальчук, 2013, с. 61; Ковальчук, 2013, с. 53; Ковальчук, Апольцев, 2013, с. 22; Kovalchuk, 2014, p. 389.

*Barbus* (“*Bertinius*”) *vindobonensis*: Ковальчук, Братишко, 2014, с. 108 (pars).

Местонахождение и материал. Михайловка на Буге 1 102 dph (№ 33/833-858, 1070-1145); Попово 3: 42 dph (№ 29/3675-3716); Михайловка на Буге 2: 81 dph (№ 33/1226-1239, 1289-1348, 1397-1403); Фрунзовка 2: 11 dph (№ 41/3037-3044, 3059-3061); Палиево: 9 dph (№ 41/1907, 1920-1927); Отрадово: 4 dph (№ 41/1855, 1870-1873); Кубанка 2: 8 dph (№ 41/1964-1969, 1973); Новоелизаветовка 2: 3 dph (№ 41/5373-5375); Черевичное 3: 6 dph (№ 45/5655-5660); Новоукраинка 2: 1 dph (№ 38/2050); Третья Круча 2 dph (№ 41/1961-1962); Васильевка 1: 8 dph (№ 29/2513-2514, 2523-2528); Верхняя Криница 2: 5 dph (№ 29/3021-3025); Протопоповка 3: 4 dph (№ 41/3238-3239, 3243-3244); Егоровка 1: 2 dph (№ 41/4973-4974); Новоукраинка 1: 8 dph (№ 38/1872-1873, 1918-1919, 1924-1927); Андреевка: 1 dph (№ 33/504); Ореховка: 2 dph (№ 41/2836-2837); Лектостратотип понта: 29 dph (№ 41/2321-2341, 2423-2430); Виноградовка 1: 2 dph (№ 41/2711-2712).

Геологический возраст. Поздний миоцен, сармат – понт.

Описание. Представители родов *Barbus* и *Luciobarbus* характеризуются значительной степенью гетеродонтии [142]. Для их глоточных зубов присущи различные формы и размеры. Это позволяет выделить несколько морфотипов, которые будут описаны отдельно.

Морфотип 1. Небольшие молярообразные зубы со сферическими коронками и короткой широкой цилиндрической ножкой. Пережим в области шейки нечеткий. Выпуклая спинка поднимается до округлой вершины.

Жевательная поверхность широкая, лишенная скульптуры. Брюшко выпуклое, слегка нависает над шейкой.

Таблица 4.19

Промеры изолированных глоточных зубов *Luciobarbus* sp.  
из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	НРТ, мм			WPT, мм		
		min	M	max	min	M	max
Михайловка на Буге 1	102	2,4	3,3	4,1	1,6	3,4	5,7
Попово 3	42	2,7	3,5	4,2	2,1	3,5	4,9
Михайловка на Буге 2	81	2,5	3,4	4,4	2,5	3,7	6,1
Фрунзовка 2	11	2,2	3,4	5,9	1,7	2,7	3,0
Палиево	9	1,2	3,3	5,3	1,4	4,0	6,1
Отрадово	4	1,2	2,7	5,4	2,0	3,2	4,8
Кубанка 2	3	2,5	3,1	3,6	2,8	3,6	4,1
Новоелизаветовка 2	3	1,5	3,5	4,8	1,6	2,9	4,1
Черевичное 3	6	1,2	3,6	5,8	1,7	3,3	4,8
Новоукраинка 2	1	–	1,9	–	–	2,0	–
Третья Круча	2	3,1	–	4,2	3,8	–	4,2
Васильевка 1	8	1,4	2,4	3,0	2,7	3,5	3,7
Верхняя Криница 2	5	2,5	4,0	3,6	2,4	2,6	3,0
Протопоповка 3	4	3,0	3,4	3,8	2,2	2,7	3,5
Егоровка 1	2	2,4	–	3,5	2,2	–	3,2
Новоукраинка 1	8	1,0	3,0	6,2	2,0	3,3	5,3
Андреевка	1	–	4,3	–	–	3,0	–
Ореховка	2	1,2	–	1,5	2,3	–	2,4
Лектостратотип понта	29	0,9	2,8	5,8	1,4	3,3	4,7
Виноградовка 1	2	1,3	–	6,3	2,6	–	4,7

Морфотип 2. Лопатообразные глоточные зубы с латерально сжатой короной, которая расширяется к вершине. Спинка прямая, длинная, поднимается к вершине, вооруженной округлым массивным крючком. Жевательная поверхность начинается у основания крючка глубокой складкой с валикообразными краями. Жевательный край широкий, скошенный к брюшку, которое с нечетким пережимом переходит в широкую сплюснутую ножку. На переднем крае зуба хорошо развита скульптура в виде поперечных борозд и неглубоких складок.

Морфотип 3. Глоточные зубы с достаточно высокими цилиндрическими коронами. Спинка прямая, почти параллельная брюшку. На вершине зуба выделяется сильный округлый крючок с широким основанием и направленным назад острием. Жевательная поверхность короткая, широкая,



выпуклая. Валикообразный жевательный край под углом обрывается к округлому брюшку. Пережатия в области шейки нет.

Морфотип 4. Сосцевидные глоточные зубы с низкими раздутыми коронками. Дугообразная спинка плавно поднимается до округлой вершины, вытянутой в виде небольшого тупого крючка, расположенного в центре. Жевательная поверхность широкая и короткая. Ножка зуба цилиндрическая в поперечном сечении.

Сравнение. Выборки изолированных глоточных зубов *Luciobarbus* sp. из отложений позднего миоцена юга Украины являются гомогенными по размерам коронок (табл. 4.19). Большинство из них имеют сопоставимые размеры, при этом выделяются серии крупных глоточных зубов из местонахождений Палиево и Третья Круча. Наименьшие коронки представлены в выборках из Ореховки и Новоукраинки 2. Представленные глоточные зубы сходны с таковыми у ископаемых и рецентных представителей рода *Luciobarbus*. В частности, экземпляры из отложений позднего сармата юга Украины могут быть предварительно сближены с *Luciobarbus vindobonensis* (за исключением меньшего размера коронок), сборы из местонахождений мэотического и понтического возраста – с *Luciobarbus* sp. *Luciobarbus* sp. (морфотип 2) сходны по размеру и форме с *Barbus* sp. из плиоценовых отложений Турции, от которых отличаются широкой жевательной поверхностью и расширенной коронкой. Глоточные зубы проявляют сходство с таковыми у *Squaliobarbus manracus* Sytchevskaya, 1989 из позднего миоцена Казахстана, но имеют менее развитый крючок, более уплощенную коронку и менее выраженный пережим в области шейки.

Распространение. Изолированные глоточные зубы и другие костные фрагменты *Luciobarbus* sp. являются достаточно многочисленными и описаны из многих местонахождений на территории Европы, Азии и Африки, датированных миоценовым возрастом: Lomas de Casares 2 [153] и Tolosa (Испания) [208], Ciabot Cagna (Италия) [149], Lava 2, Ptolemais 3, 4 и Vorio 1, 2B, 3 (Греция) [153], Mataschen M6-10 [244], Sandberg (Австрия) [142], Borský Svätý Jur (Словакия) [153], Ambareli, Belenyenice, Develiköy, Küçükçekmece, Pasalar Sand i Terdag [239], Hayranli 1 i Süleimanli 2 (Турция) [153], а также As Sahabi (Ливия) [170].

Barbinae gen. indet.

Табл. XIII, рис. 1-12

Cyprinidae gen. et sp. indet.: Ковальчук 2011, с. 132 (pars); Ковальчук, Рековець, 2012, с. 110; Ковальчук, 2012, с. 120; Ковальчук, 2013, с. 154; Ковальчук, 2013, с. 61; Ковальчук, 2013, с. 167-168; Ковальчук, Апольцев, 2013, с. 22; Kovalchuk, 2014, p. 389.

Местонахождение и материал. Фрагменты лучей плавников: Попово 3 – 17 (№ 29/3717-3733); Фрунзовка 2 – 3 (№ 41/2889-2891);

Отрадово – 1 (№ 41/1864); Лысяя Гора 2 – 1 (№ 29/550); Новоукраинка 2 – 1 (№ 38/2051); Васильевка 1 – 15 (№ 29/2640-2654); Егоровка 2 – 12 (№ 41/5352-5363); Егоровка 1 – 4 (№ 41/4997-5000); Новоукраинка 1 – 2 (№ 38/1951-1952); Андреевка – 1 (№ 33/510); Ореховка – 2 (№ 41/2840-2841); Лектостратотип понта – 2 (№ 412830-2831).

Геологический возраст. Поздний миоцен, сармат – понт.

Описание. В сборах из гетерохронных местонахождений позднего миоцена представлены фрагменты колючих лучей (*ceratotrichium*) спинного и/или анального плавников. Большинство из них представляют собой дистальные части лучей, проксимальные (артикулярные) фрагменты найдены во Фрунзовке 2 и Андреевке. Лучи плавников средней ширины (1-3 мм), сжатые с боков, с хорошо развитым озубленным краем. Зубчики имеют различную форму и размеры: крупные, треугольные, пильчатые; трапециевидные, расширенные; небольшие, округлые, сглаженные. На некоторых лучах они сливаются основаниями, формируя волнистый край. Поверхность лучей выражено рельефная, с продольными бороздами.

Сравнение. Сохранившиеся фрагменты лучей плавников морфологически сходны с таковыми у подсемейства *Barbinae* [181]. Учитывая то, что в каждом из описываемых местонахождений найдены изолированные глоточные зубы *Luciobarbus*, вполне вероятно, что лучи принадлежат представителям именно этого рода. Однако, учитывая плохую сохранность и небольшое количество остеологического материала, эти кости предварительно описаны нами как *Barbinae gen. indet.* Для уточнения их систематической принадлежности необходимо провести дополнительные сборы.

## 4.5. Подсемейство *Cyprininae* Bonaparte, 1831

Подсемейство объединяет 6 рецентных родов (*Barboides*, *Barbonymus*, *Carassoides*, *Carassius*, *Cyprinus*, *Gymnocypris*) и около 48 видов, распространенных в водоемах Европы и Азии [164]. Ранее объем подсемейства был значительно больше, поскольку к нему относили *Barbinae* и *Stenopharyngodontinae*, ранг которых сейчас повышен до отдельных подсемейств [10]. *Cyprininae* считают монофилетической группой, одной из двух больших клад *Cyprinidae*, окончательно разделившихся  $27,7 \pm 0,9$  млн. л.н. [154]. Подтверждением этому, кроме данных молекулярно-генетических исследований, являются находки ископаемых остатков его представителей, в частности рода *Tarsichthys* Troschel 1854, в отложениях олигоцена Франции (местонахождение St. Donat, Aix-en-Provence) [153] и Германии (Grafenmühle 2, Oberleichterbach, Orsberg, Rott, Stösschen) [143, 145, 153]. Центром происхождения *Cyprininae* является Юго-Восточная Азия [185]. Древнейшие остатки рыб рода *Cyprinus* Linnaeus, 1758 описаны из отложений раннего олигоцена местонахождения Maoming в Китае [199].

## Род Палеокарась – *Palaeocarassius* Obrhelová, 1970

Типовой вид: *Palaeocarassius mydlovarensis* Obrhelová, 1970.

Вымерший род *Palaeocarassius*, кроме типового вида, включает также *Palaeocarassius priscus* Meyer, 1852, остатки которого известны из отложений раннего и среднего миоцена Германии [153]. Кроме этих двух видов, найдены многочисленные костные фрагменты, принадлежащие палеокарасям и описанные с использованием открытой номенклатуры.

*Palaeocarassius* sp.

Табл. XII, рис. 6-15

*Barbus* (“*Bertinius*”) *vindobonensis*: Ковальчук, Братишко, 2014, с. 108 (pars).

*Tinca tinca*: Ковальчук, 2011, с. 132; Ковальчук, 2012, с. 120; Ковальчук, Апольцев, 2013, с. 22.

*Tinca* sp.: Ковальчук, 2013, с. 133.

*Palaeocarassius* sp.: Kovalchuk, 2014, p. 389.

Местонахождение и материал. Михайловка на Буге 1: 104 dph (№ 33/966-1069); Попово 3: 25 dph (№ 29/3734-3758); Михайловка на Буге 2: 48 dph (№ 33/1349-1396); Лысая Гора 2: 8 dph (№ 29/420-421, 423-424, 426, 545-546, 548); Кубанка 2: 8 dph (№ 41/1982-1989); Новоелизаветовка 2: 7 dph (№ 41/5366-5372); Васильевка 1: 22 dph (№ 29/2565-2586); Верхняя Криница 2: 59 dph (№ 29/3033-3091); Новоелизаветовка 3: 1 dph (№ 41/3379); Егоровка 2: 45 dph (№ 41/5303-5347).

Геологический возраст. Поздний миоцен, сармат – эоцис.

Описание. Коронки глоточных зубов уплощенные, долотообразные. Ножки широкие, округлые. Спинка зуба прямая или закругленная. В области шейки, над которой нависает коронка, есть четкий пережим. Вершина зуба вытянута в виде слабого, направленного острием назад крючка. Передние стенки коронок выпуклые, задние – уплощены и медиально сдавлены. Жевательная поверхность узкая, с глубокой дугообразной бороздой, которая берет свое начало у основания крючка. Нижний край жевательной борозды в виде узкого кия спускается на заднюю поверхность коронки. Жевательный край зуба скошен в направлении выпуклого брюшка.

Сравнение. Наиболее крупные коронки имеют глоточные зубы из местонахождения Попово 3, маленькие – из Новоелизаветовки 3 (табл. 4.20). Выборка зубов *Palaeocarassius* sp. из Верхней Криницы 2 характеризуется наибольшим значением ширины коронок. Экземпляры из местонахождений Кубанка 2 и Новоелизаветовка 2 имеют узкие коронки. Глоточные зубы из отложений позднего миоцена юга Украины сходны с таковыми у *Palaeocarassius mydlovarensis* из сармата Чехии, однако отличаются короткой жевательной поверхностью и медиальной сдавленностью задней поверхности коронки. Они могут быть сближены с *Palaeocarassius* sp. из миоценовых

местонахождений Казахстана и Монголии [84] за исключением больших размеров и наличия крупного крючка на вершине коронки.

Таблица 4.20

Промеры изолированных глоточных зубов *Palaeocarassius* sp.  
из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	НРТ, мм			WPT, мм		
		min	M	max	min	M	max
Михайловка на Буге 1	104	1,2	4,0	5,2	2,0	3,7	5,3
Попово 3	25	2,3	4,3	6,4	3,7	4,8	6,6
Михайловка на Буге 2	48	2,3	3,8	5,0	2,2	3,7	5,1
Лысая Гора 2	8	1,4	2,4	3,7	3,1	4,0	5,5
Кубанка 2	8	1,3	2,3	3,8	1,6	2,4	4,0
Новоелизаветовка 2	7	1,5	3,6	4,8	1,6	2,5	3,4
Васильевка 1	22	1,7	3,8	6,5	2,8	4,6	6,1
Верхняя Криница 2	59	2,3	4,2	6,7	2,8	6,7	10,2
Новоелизаветовка 3	1	–	2,1	–	–	2,9	–
Егоровка 2	45	1,1	2,5	4,1	2,1	3,4	6,1

Распространение. Изолированные глоточные зубы *Palaeocarassius* sp. описаны из позднемиоценовых отложений Австрии (Götzendorf) [142, 171], Германии (Hillenloh) [153], Казахстана (Калмакпай, Жаман-гора, Заезд) [84], Монголии (Ich-Berch Tologoi) и Российской Федерации (Туерык 1) [84].

### Род Карась – *Carassius Jarocki*, 1822

Типовой вид: *Cyprinus carassius* Linnaeus, 1758.

В современной мировой фауне насчитывается 5 видов рода *Carassius* [164, 240], в том числе 3 вида, встречающихся в водоемах Украины [65]. Представители рода распространены по всей территории Евразии, от Португалии до Японии и от Сибири до Южного Китая и Вьетнама [239]. На данный момент известны 3 вымерших вида карасей – *Carassius intermedius* Sytchevskaya, 1989 [84], *Carassius* sp. и *Carassius* sp. 1 [153]. Древнейшие остатки настоящих карасей (*Carassius* sp.) найдены в отложениях позднего миоцена Турции [235, 239].

*Carassius* sp.

Табл. XIV, рис. 1-9

*Carassius carassius*: Ковальчук, 2011, с. 132; Ковальчук, 2013, с. 167; Ковальчук, 2013, с. 133.

*Carassius* sp.: Ковальчук 2011, с. 132; Ковальчук, Рековець, 2012, с. 110; Ковальчук, 2013, с. 61; Kovalchuk, 2014, p. 389.

Местонахождение и материал. Попово 3: 19 dph (№ 29/759-3777); Фрунзовка 2: 1 dph (№ 41/304); Палиевой 5 dph (№ 41/900-1904); Лысяя Гора 2: 9 dph (№ 29/536-544); Верхняя Криница 2: 7 dph (№ 29/3026-3032); Новоелизаветовка 3: 2 dph (№ 41/3374-3375); Егоровка 1: 10 dph (№ 41/4980-4989); Новоукраинка 1: 4 dph (№ 38/1920-1923); Андреевка: 1 dph (№ 33/505).

Геологический возраст. Поздний миоцен, сармат – эоцис.

Описание. Глоточные зубы имеют низкие, латерально сжатые широкие коронки. Выпуклая дугообразная спинка поднимается к вершине, лишенной крючка. Жевательная поверхность длинная, изогнутая, с узким жевательным краем. Округлое, сжатое с боков брюшко нависает над четко выраженной шейкой.

Таблица 4.21

Промеры изолированных глоточных зубов *Carassius* sp. из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	НРТ, мм			WPT, мм		
		min	M	max	min	M	max
Попово 3	19	1,2	1,9	2,7	2,7	3,3	3,7
Фрунзовка 2	1	–	1,7	–	–	3,3	–
Палиево	5	1,2	1,4	1,5	1,2	1,6	2,1
Лысяя Гора 2	9	1,4	1,8	2,3	1,3	2,0	3,1
Верхняя Криница 2	7	1,3	2,1	3,2	2,4	3,5	4,2
Новоелизаветовка 3	2	0,8	–	1,8	1,9	–	2,3
Егоровка 1	10	1,3	1,5	1,9	2,2	2,7	3,2
Новоукраинка 1	4	1,2	1,4	1,8	2,0	2,6	3,5
Андреевка	1	–	1,4	–	–	2,6	–

Сравнение. Глоточные зубы *Carassius* sp. из Верхней Криницы 2, Попово 3 и Фрунзовки 2 имеют широкие коронки, высота которых в среднем больше по сравнению с выборками, полученными из других местонахождений (табл. 4.21). Самые низкие коронки характерны для глоточных зубов из ориктоценозов Палиево и Лысяя Гора 2. В сборах из местонахождения Новоелизаветовка 3 представлены маленькие зубы *Carassius* sp. Описанные глоточные зубы сходны с таковыми у *Carassius carassius*, однако отличаются от них низкими и узкими коронками, более изогнутой жевательной поверхностью и узким жевательным краем.

Распространение. Остатки *Carassius* sp. описаны из местонахождений позднего миоцена Греции (Ptolemais, Vorio) [153], Турции (Ambareliköy, Yalova) [236, 237] и Китая (Ertemte 2) [200]. Близкие виды рыб этого рода известны в сборах из миоценовых и плиоценовых отложений Германии [172] и Монголии [84].

## 4.6. Подсемейство *Tincinae* Kryzhanovsky, 1947

Подсемейство *Tincinae*, подобно *Pelecinae*, является немногочисленным: в его состав входит лишь 1 рецентный род (*Tinca*) [164]. Согласно данным палеонтологической летописи, первые представители подсемейства (линии рода *Palaeotinca* Obrhelová, 1969) появились около 30 млн. л.н. Их остатки найдены в олигоценовых отложениях Германии (местонахождение Wolfsheim) [245]. Вымершие линии были достаточно многочисленными в раннем и среднем миоцене Чехии [153, 221], Франции (Aix-en-Provence) [153], Швейцарии (Mauensee) [186], Германии (Stubersheim 3, Göllsheim / Dachsberg) [143] и Казахстана [84]. Наиболее интенсивное видообразование в пределах подсемейства *Tincinae* происходило в конце миоцена – начале плиоцена [259]. Одним из результатов этого процесса является появление современной морфологически специализированной формы – *Tinca tinca*.

### Род Линь – *Tinca* Cuvier, 1816

Типовой вид: *Cyprinus tinca* Linnaeus, 1758.

Род включает один рецентный [164] и 4 вымерших вида: *Tinca furcata* Agassiz, 1833-1843 (местонахождение Oehningen, Германия), *Tinca micropygoptera* (Agassiz, 1844) (Steinheim a. Albuch, Германия) [130], *Tinca pliocaenica* Gaudant, 1997 (Willershhausen, Германия) [172], *Tinca sayanica* Sytchevskaya, 1989 (Горный Алтай, Росийская Федерация) [84]. Древнейшие остатки представителей рода (*Tinca* sp.) из Mauvieres, Marcilly-sur-Maulne, Indre-et-Loire на территории Франции датируют ранним миоценом [180]. Из отложений позднего миоцена Европы и Азии описаны также находки *Tinca sayanica* и *Tinca* sp. [153].

*Tinca* sp.

Табл. XV, рис. 1-13

*Tinca tinca*: Ковальчук, 2011, с. 132; Ковальчук, 2012, с. 120; Ковальчук, 2013, с. 53; Ковальчук, 2013, с. 167; Ковальчук, Апольцев, 2013, с. 22 (pars); Ковальчук, 2013, с. 133.

*Tinca* cf. *tinca*: Ковальчук, 2013, с. 167.

*Tinca* sp. : Ковальчук, 2013, с. 154; Ковальчук, 2013, с. 61; Kovalchuk, 2014, p. 389.

Местонахождение и материал. Михайловка на Буге 1: 51 dph (№ 33/1146-1196); Попово 3: 121 dph (№ 29/3778-3898); Михайловка на Буге 2: 49 dph (№ 33/1404-1452); Фрунзовка 2: 7 dph (№ 41/2881-2887); Отрадово: 5 dph (№ 41/1865-1869); Черевичное 3: 1 dph (№ 45/5661); Васильевка 1: 53 dph (№ 29/2587-2639); Новоелизаветовка 3: 3 dph (№ 41/3376-3378); Протопоповка 3: 3 dph (№ 41/3240-3242); Егоровка 1: 7 dph (№ 41/4990-4996); Новоукраинка 1: 23 dph (№ 38/1928-1950); Андреевка: 4 dph (№ 33/506-509);

Ореховка: 2 dph (№ 41/2838-2839); Лектостратотип понта: 23 dph (№ 41/2431-2453); Виноградовка 1: 17 dph (№ 41/2713-2729).

Геологический возраст. Поздний миоцен, сармат – понт.

Описание. Молярообразные глоточные зубы имеют низкие, латерально сжатые, вздутые коронки. Шейка с четким пережимом переходит в дугообразную спинку, которая поднимается к вершине, вооруженной слабым тупым крючком с направленным вперед острием. Жевательная поверхность широкая, отделена от крючка глубокой продольной складкой. Валикообразный жевательный край скульптурирован многочисленными бороздами, косо скошенный в направлении выпуклого килеватого брюшка. Ножка зуба относительно короткая, округлая, латерально сжатая.

Таблица 4.22

Промеры изолированных глоточных зубов *Tinca* sp.  
из местонахождений позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	n	НРТ, мм			WPT, мм		
		min	M	max	min	M	max
Михайловка на Буге 1	51	2,4	4,5	6,4	2,2	5,9	9,5
Попово 3	121	2,8	4,0	6,0	3,7	6,3	7,3
Михайловка на Буге 2	49	2,2	2,5	3,2	2,6	3,9	5,1
Фрунзовка 2	7	2,2	2,6	3,1	2,6	4,0	6,2
Отрадово	5	1,6	2,2	2,7	1,6	2,8	4,1
Черевичное 3	1	–	2,2	–	–	1,7	–
Васильевка 1	53	2,7	4,4	6,1	2,7	6,3	10,4
Новоелизаветовка 3	3	1,0	1,3	1,6	2,3	2,5	2,7
Протопоповка 3	3	1,8	2,4	2,9	2,4	4,0	5,1
Егоровка 1	7	1,1	2,5	4,1	2,1	3,4	6,1
Новоукраинка 1	23	0,9	2,3	3,9	2,0	3,3	6,0
Андреевка	4	1,6	2,3	2,9	2,4	4,1	5,8
Ореховка	2	1,8	–	2,5	2,2	–	3,5
Лектостратотип понта	23	1,2	2,4	4,1	2,2	3,6	5,6
Виноградовка 1	17	0,8	2,2	5,6	1,9	3,2	5,6

Сравнение. Глоточные зубы, представленные в материалах из многочисленных местонахождений позднего миоцена юга Украины, сопоставимы по размерам коронок, демонстрируя значительную степень гомогенности выборок. Крупные коронки имеют экземпляры из Михайловки на Буге 1, Попово 3, Васильевки 1, маленькие – из Новоелизаветовки 3 (табл. 4.22). Глоточные зубы по ряду параметров сходны с таковыми у представителей *Tinca tinca*, от которых отличаются морфологией внутреннего края жевательной поверхности. Низкие коронки с приподнятыми краями и наличие крючка позволяют приблизить их к *Tinca sayanica*, однако последний

характеризуется вздутыми коронками с сильным крючком, узкой жевательной поверхностью и отсутствием кия. Глоточные зубы отличаются от таковых у *Tinca* sp. из позднего миоцена Турции менее широкой жевательной поверхностью и небольшим крючком на вершине. Они сопоставимы по размерам с остатками линей, описанных из позднемиоценовых отложений Покшешт (Республика Молдова), но имеют более широкие коронки. Четко выраженная широкая складка на жевательной поверхности и общие черты строения сближают описываемые глоточные зубы с таковыми у *Tinca* sp. из местонахождения Sandberg (Австрия).

Распространение. Остатки *Tinca* sp. являются довольно многочисленными в сборах из миоценовых местонахождений на территории Австрии (Götzendorf [171], Kohfidisch [143], Richardhof-Golfplatz, Schernham b. Haag [153]), Германии (Hammerschmiede 1 i 3, Höwenegg, Mörgen, München-Fröttmanning, Willershausen [143]), Словакии (Borský Svätý Jur) и Российской Федерации (Гола, Туерик 1 [84], Морская 2 [107]).



## ГЛАВА 5

# ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СООБЩЕСТВ КОСТИСТЫХ РЫБ ПОЗДНЕГО МИОЦЕНА ЮГА УКРАИНЫ

Пресноводные экосистемы, по сравнению с наземными, более чувствительны к динамике биоразнообразия в связи с многочисленными взаимодействующими факторами. К ним, прежде всего, относятся изменения направления потока, разрушение и деградация местообитаний, экспансия чужеродных видов и т.д. Движение воды является основным фактором, определяющим физическую среду водоемов и водотоков, которые, в свою очередь, детерминируют биотический состав сообществ ихтиофауны. Движение воды непосредственно влияет на экологию рек в широком диапазоне пространственных и временных масштабов [225]. Многие виды рыб предпочитают определенные экотопы в водоемах различного типа [131, 226]. Таксономическое богатство возрастает с увеличением сложности среды обитания [227, 243]. Структура сообществ рыб (таксономический состав и насыщенность видами) тесно связана со структурой среды обитания [207].

Пресноводная ихтиофауна позволяет выяснить особенности экологии водоемов и пути формирования гидросети. В связи с этим, ископаемые остатки костистых рыб, являющихся компонентом и индикатором палеоландшафтов, можно успешно использовать для палеоэкологических и палеогеографических реконструкций.

По остеологическим материалам, полученным из позднемиоценовых отложений различного генезиса юга Украины, идентифицированы 44 вида 24 родов костистых рыб, относящихся к 8 семействам 4 отрядов (Cypriniformes, Siluriformes, Esociformes, Perciformes). Сводный фаунистический список рыб выглядит следующим образом:

**Cyprinidae:** *Leuciscus* sp. 1, *Leuciscus* sp. 2, *Leuciscus* sp. 3, *Squalius* cf. *cephalus*, *Idus* aff. *idus*, *Rutilus* cf. *rutilus*, *Rutilus* *frisii*, *Rutilus* cf. *frisii*, *Rutilus* *robustus*, *Rutilus* sp., *Scardinius* *haueri*, *Scardinius* *erythrophthalmus*, *Scardinius* cf. *erythrophthalmus*, *Scardinius* *ponticus*, *Scardinius* sp., *Chondrostoma* sp., *Aspius* sp., *Alburnus* cf. *alburnus*, *Abramis* sp., *Blicca* sp., *Pelecus* sp., *Gobio* sp., *Luciobarbus* sp., *Barbinae* indet., *Palaeocarassius* sp., *Carassius* sp., *Tinca* sp.

**Cobitidae:** *Cobitis* sp.

**Siluridae:** *Silurus* cf. *glanis*, *Silurus* sp. 1, *Silurus* sp. 2.

**Esocidae:** *Esox* *lucius*, *Esox* cf. *lucius*, *Esox* sp.

**Percidae:** *Sander* *lucioperca*, *Sander* cf. *lucioperca*, *Sander* cf. *zaissanicus*, *Perca* sp., *Percidae* gen. indet.

**Moronidae:** *Morone* *nobilis*.

**Sciaenidae:** ? *Genyonemus* sp.

**Gobiidae:** *Gobius* *dorsorostralis*, *Gobius* sp. 1, *Gobius* sp. 2, *Gobius* sp. 3.

Таблица 5.1. Биостратиграфическая схема сообществ ихтиофауны позднего миоцена юга Украины

Местонахождение	Геол. возраст	<i>Leuciscus</i>	<i>Squalus</i>	<i>Idus</i>	<i>Rutilus</i>	<i>Scardinius</i>	<i>Chondrostoma</i>	<i>Aspius</i>	<i>Alburnus</i>	<i>Abramis</i>	<i>Blicca</i>	<i>Pelecus</i>	<i>Gobio</i>	<i>Lucioabarus</i>	<i>Palaeocarassius</i>	<i>Carassius</i>	<i>Tinca</i>	<i>Cobitis</i>	<i>Silurus</i>	<i>Esox</i>	<i>Sander</i>	<i>Perca</i>	<i>Morone</i>	<i>? Genyemus</i>	<i>Gobius</i>		
Виноградка 1	Понт																										
Лектостратип понта																											
Крым																											
Ореховка	Мэотис																										
Андреевка																											
Новоукраинка 1																											
Егоровка 1																											
Егоровка 2																											
Протопоповка 3																											
Новоелизаветовка 3																											
Верхняя Криница 2																											
Васьильевка 1																											
Третья Круча																											
Новоукраинка 2																											
Черевичное 3																											
Новоелизаветовка 2	Поздний сармат																										
Кубанка 2																											
Лысяя Гора 2																											
Отрадово																											
Палиево																											
Фрунзовка 2																											
Михайловка на Буге 2																											
Погово 3																											
Михайловка на Буге 1																											

Таблица 5.1 представляет собой обобщенную биостратиграфическую схему сообществ ихтиофауны позднего миоцена юга Украины, составленную на уровне родов. Для того чтобы выделить возможные экотопы, присущие пресноводным рыбам, распространенным в водоемах различного типа на юге Украины в позднем миоцене, следует выяснить и выделить набор экологических предпочтений их рецентных аналогов. Учитывая сходство экопических предпочтений на уровне видов одного рода, ограничимся обзором экологии родов пресноводных костистых рыб, представленных в палеонтологической летописи позднего миоцена юга Украины.

Елец (*Leuciscus*) является пресноводной придонной рыбой чистых, хорошо аэрированных водотоков, предпочитает прибрежные участки с песчаным или песчано-илистым дном. Взрослые особи питаются беспозвоночными животными, частично – подводной растительностью [65]. Голавль (*Squalius*) – речная жила рыба, которая держится у дна. Житель коренного русла и дополнительной системы равнинных рек, стоячих и пойменных озер. Взрослые особи всеядны, с выраженной склонностью к хищничеству. Язь (*Idus*) также является речной рыбой, которая держится в толще воды, на глубоких местах рек с небольшим течением и песчано-илистым дном. Достигая зрелости, язи становятся почти всеядными [60].

Представители рода *Rutilus* несколько различаются между собой по экологическим предпочтениям. Так, плотва – это пресноводная озерно-речная рыба, которая держится на участках с песчано-илистым дном и развитой подводной растительностью. Для этого вида характерна трофическая специализация – особи до 13 см длиной являются преимущественно растительноядными, крупные (более 15 см) предпочитают питание беспозвоночными животными [65]. Вырезуб является полупроходной придонной рыбой, живет в лиманах, заходя на нерест в низовья рек. Держится участков с быстрым течением, чистой водой и галечным или каменистым дном. В питании взрослых особей преобладают моллюски [60].

Красноперка (*Scardinius*) – пресноводная, преимущественно озерная растительноядная рыба, населяющая прибрежную зону рек, озер, участки со слабопроточной или стоячей водой и песчано-илистым дном [65]. Подуст (*Chondrostoma*) является придонной рыбой, которая держится в местах с чистой проточной водой, на быстрине и порожистых участках коренного русла с песчано-илистым или каменистым дном. Взрослые особи всеядны, питаются продуктами подводных обрастаний [60]. Представители рода *Alburnus* – пелагические озерно-речные рыбы с широким диапазоном экопических предпочтений. Верховодки всеядны, избегают заросших участков русла [61]. Густера (*Blicca*) является пресноводной речной рыбой слабопроточных водоемов, встречается на участках с быстрым течением, галечным или каменистым дном. Питается организмами бентоса [65].

Леци (*Abramis*) – озерно-речные жилые и полупроходные рыбы, живут в низовьях рек, в устье. Как и густера, предпочитают питание водными беспозвоночными животными [61]. Представители рода *Aspius* являются

хищными рыбами больших равнинных рек и крупных озер, избегают заросших и стоячих водоемов [60]. Чехонь (*Pelecus*) – пелагическая придонная речная жила рыба, сходная по экопическим предпочтениям с лещом: предпочитает водотоки с умеренно-быстрым течением, чистой, аэрированной водой и держится на участках с песчаным дном, избегая непроточных мест. Взрослые особи питаются организмами бентоса [65]. Пескари (*Gobio*) также являются речными рыбами, чувствительными к загрязнению воды. Они живут на мелководьях коренного русла и дополнительной системы рек, изредка – в озерах. Предпочитают участки с чистой водой, часто встречаются возле перекатов, мест с песчано-илистым дном. Пескари потребляют в пищу организмов бентоса [60].

Представители родов *Barbus* и *Luciobarbus* – типичные реофилы, населяют чистые, хорошо насыщенные кислородом воды русловых частей рек с быстрым течением и каменистым дном. Усачи очень чувствительны к загрязнению воды, избегают непроточных водоемов. Взрослые особи всеядны, однако питаются преимущественно водными беспозвоночными животными [65]. Карась (*Carassius*) является озерно-речной жилой рыбой, устойчивой к дефициту растворенного в воде кислорода и колебаний температуры окружающей среды. Представители рода населяют водоемы с развитой растительностью, предпочитают участки со слабым течением и илистым дном, избегая открытых пространств [61]. Лини (*Tinca*) – озерно-речные теплолюбивые рыбы, неприхотливы к содержанию кислорода. Живут в озерах и слабопроточных водоемах с песчано-илистым дном, избегают коренного русла, питаются беспозвоночными и водной растительностью [60].

Кроме выяснения экологических особенностей отдельных родов карповых рыб, важным для детализации палеогеографической характеристики палеоводоемов является выделение экопических предпочтений других групп костистых рыб, которые вместе с ними входят в состав пресноводных экосистем. Щиповка (*Cobitis*) является речной придонной рыбой, которая живет в местах с проточной чистой водой, умеренным течением и песчаным дном, преимущественно в дополнительной системе рек, питается водорослями и организмами бентоса [65]. Представители рода *Silurus* населяют прохладные, чистые и глубокие участки озер и рек с песчаным или галечным дном, избегают мелководий и заросших растительностью мест, выдерживают значительную соленость воды (до 21‰). Сомы питаются преимущественно мелкими позвоночными и крупными беспозвоночными животными [65]. Щука (*Esox*) – типичный хищник – живет в коренных и пойменных озерах, реках, иногда – в опресненных участках лиманов. Предпочитает участки с медленным течением и развитой водной растительностью [65]. Судак (*Sander*) и окунь (*Perca*) являются придонными хищными рыбами, населяющими чистые, насыщенные кислородом воды рек и озер с песчаным или песчано-галечным дном. Судак избегает зарослей водной растительности, в то время как окунь может жить в заросших местах [65]. Комплекс типично морских рыб в группировках ихтиофауны позднего

миоцена представлен лавраком (*Morone*), горбылем (*Genyonemus*) и несколькими видами бычков (*Gobius*). Рецентные представители этих родов живут в прибрежной зоне, заходят в низовья рек, предпочитая участкам с каменистым дном, потребляют в пищу беспозвоночных и мелких рыб [65].

### 5.1. Поздний сармат (11,0-9,88 млн. л.н.)

Гидрографическая сеть юга Украины начала формироваться на границе палеогена и неогена. Уже в то время существовали палео-Днестр, палео-Южный Буг, палео-Ингул, палео-Ингулец, палео-Конка, палео-Молочная, а также палеореки, берущие свое начало на северном склоне Крымского антиклинория [74]. Палео-Днепр в среднем и нижнем течении в течение неогена не имел постоянной долины и постепенно вырабатывал новые ее отрезки [66]. Переслаивание отложений различного генезиса, датированных поздним сарматом, объясняется флуктуациями гидрологического режима морских бассейнов и постоянным перемещением береговой линии моря.

На юге Украины в это время существовала обширная аллювиальная равнина, по которой протекали крупные реки с многочисленными притоками, а также небольшие реки без постоянных водостоков [66]. Климат позднего сармата был теплым, засушливым, среднегодовая температура держалась на уровне +17-18°C [74]. Об этом свидетельствуют находки пыльцы теплолюбивых растений (магнолиевых, лавровых, банановых и др.) [66]. В конце позднего сармата произошло небольшое похолодание, которое, однако, существенно не отразилось на характере ихтиофауны юга Украины.

Всего на территории Запорожской, Николаевской и Одесской областей известны и описаны 9 сообществ костистых рыб позднего сармата: Михайловка на Буге 1, Попово 3, Михайловка на Буге 2, Фрунзовка 2, Палиево, Отрадово, Лысая Гора 2, Кубанка 2, Новоелизаветовка 2. В состав этих ассоциаций входили озерно-речные жилие, лагуно-лиманские (полупроходные) и типично морские рыбы. Ихтиофауна позднего сармата юга Украины включает 36 таксонов костистых рыб, в т.ч. один вымерший род (*Palaeocarassius*) и три вымерших вида (*Scardinius haueri*, *Palaeocarassius* sp., *Sander zaisanicus*). В диапазоне 11,0-9,88 млн. л.н. на исследуемой территории впервые появляется большинство современных родов пресноводных рыб (за исключением *Gobio* и *Alburnus*), которые продолжают существовать в водоемах мэотического и понтического возраста (табл. 5.1).

Все сообщества ихтиофауны позднего сармата юга Украины включают представителей Cyprinidae и Siluridae, причем доля карповых рыб колеблется от 44,8% (Кубанка 2) до 93,8% (Лысая Гора 2) по количеству остатков, и от 46,1% (Михайловка на Буге 1) до 89,0% (Лысая Гора 2) – по количеству таксонов видового ранга (табл. 5.2). Доля сомовых варьирует в диапазоне 0,5-46,0% по количеству остатков и 5,6-20,0% – по количеству видов.

Таблица 5.2. Распределение семейств костистых рыб по представленности в сообществах ихтиофауны позднего сармата юга Украины

Местонахождение	MN-зона	Количество остатков, n (%) / Количество видов, N (%)									
		Syringidae	Cobitidae	Siluridae	Esocidae	Percidae	Moronidae	Sciaenidae	Gobiidae		
Михайловка на Буге 1	MN 10	364 (91,9%) / 6 (46,1%)	–	2 (0,5%) / 1 (7,7%)	–	–	3 (0,8%) / 1 (7,7%)	1 (0,2%) / 1 (7,7%)	26 (6,6%) / 4 (30,8%)	–	–
Попово 3		807 (49,0%) / 14 (77,8%)	–	757 (46,0%) / 1 (5,6%)	33 (2,0%) / 1 (5,6%)	47 (3,0%) / 2 (11,0%)	–	–	–	–	–
Михайловка на Буге 2		256 (60,2%) / 7 (70,0%)	–	153 (36,0%) / 1 (10,0%)	11 (2,6%) / 1 (10,0%)	5 (1,2%) / 1 (10,0%)	–	–	–	–	–
Фрунзовка 2		56 (60,2%) / 10 (71,4%)	1 (1,1%) / 1 (7,1%)	34 (36,5%) / 2 (14,3%)	2 (2,2%) / 1 (7,2%)	–	–	–	–	–	–
Паливе		71 (81,6%) / 9 (75,0%)	–	14 (16,1%) / 2 (17,0%)	2 (2,3%) / 1 (8,0%)	–	–	–	–	–	–
Отрадово	MN 11	37 (90,0%) / 7 (87,5%)	–	4 (10,0%) / 1 (12,5%)	–	–	–	–	–	–	–
Лысая Гора 2		136 (93,8%) / 8 (89,0%)	–	9 (6,2%) / 1 (11,0%)	–	–	–	–	–	–	–
Кубанка 2		43 (44,8%) / 6 (66,7%)	–	10 (10,4%) / 1 (11,1%)	–	43 (44,8%) / 2 (22,2%)	–	–	–	–	–
Новоелизаветовка 2		43 (60,6%) / 7 (70,0%)	–	22 (31,0%) / 2 (20,0%)	6 (8,4%) / 1 (10,0%)	–	–	–	–	–	–

Остальные семейства костистых рыб представлены немногочисленными остатками и единичными таксонами (табл. 5.2). Среди них более распространены представители Esocidae и Percidae, тогда как остатки выюновых (Cobitidae) идентифицированы в составе ориктоценоза Фрунзовки 2, а лавраковые (Moronidae), горбылевые (Sciaenidae) и бычковые (Gobiidae) описаны лишь по находкам отолитов в отложениях Михайловки на Буге 1.

Доминантами среди костистых рыб позднего сармата юга Украины (доля идентифицированных остатков вида составляет более 10% от общего их количества) являются представители родов *Rutilus*, *Scardinius*, *Luciobarbus*, *Palaeocarassius* и *Silurus*, эусубдоминантами – *Leuciscus*, *Squalius*, *Idus*, *Chondrostoma*, *Abramis*, *Pelecus*, *Carassius*, *Esox*, *Perca* и *Gobius* (табл. 5.3). Индекс доминирования ( $I_D$ ) описываемых ихтиокомплексов колеблется от 0,126 (Фрунзовка 2) до 0,383 (Лысяя Гора 2) и составляет в среднем 0,233.

Таксономическое богатство является важным индикатором состояния экосистем и выступает одним из основных параметров полноценности биоценозов. Показатели иерархического богатства сообществ костистых рыб позднего сармата на разных таксономических уровнях проявляют тенденцию к снижению с уменьшением относительного геологического возраста исследуемых ориктоценозов (рис. 5.1). Так, в течение первой половины позднего сармата количество видов колеблется от 10 (Михайловка на Буге 2) до 18 (Попово 3), родов – от 10 до 16, семейств – в пределах 3-5, рядов – 3-4. Во второй половине позднего сармата четко выраженным является обеднение фаунистического состава сообществ, проявляющееся в уменьшении удельного количества таксонов на всех иерархических уровнях (рис. 5.1).

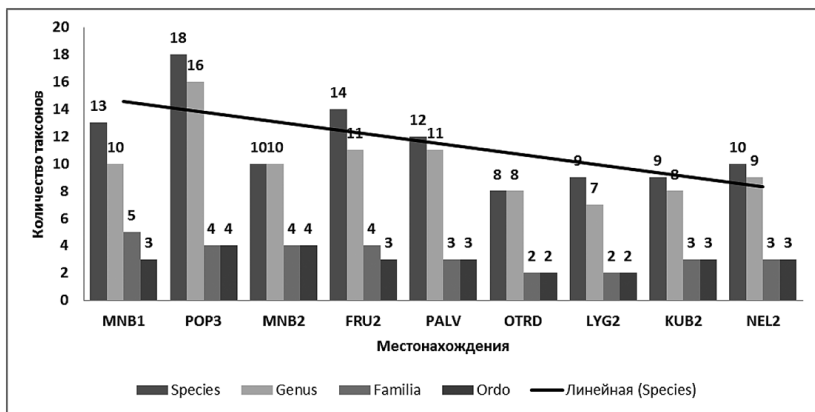


Рис. 5.1. Иерархическое и таксономическое богатство сообществ ихтиофауны позднего сармата юга Украины: MNB1 – Михайловка на Буге 1; POP3 – Попово 3; MNB2 – Михайловка на Буге 2; FRU2 – Фрунзовка 2; PALV – Палиево; OTRD – Отрадово; LYG2 – Лысяя Гора 2; KUB2 – Кубанка 2; NEL2 – Новоелизаветовка 2.

Таблица 5.3. Распределение видов костистых рыб по представленности в сообществах ихтиофауны позднего сармата юга Украины

Статус Горизонт	Доминанты (≥10%)	Еусубдоминанты (1–10%)	Субдоминанты (0,1–1%)
Михайловка на Буге 1	<i>Rutilus cf. frisii</i> , <i>Scardinius haueri</i> , <i>Luciobarbus sp.</i> , <i>Palaeocarassius sp.</i> , <i>Tinca sp.</i>	<i>Aspius sp.</i> , <i>Gobius dorsostrostralis</i> , <i>Gobius sp.1</i> , <i>Gobius sp.2</i>	<i>Silurus sp.1</i> , <i>Morone nobilis</i> , <i>? Genyonemus sp.</i>
Попово 3	<i>Scardinius erythrophthalmus</i> , <i>Silurus sp.1</i>	<i>Squalius cf. cephalus</i> , <i>Rutilus frisii</i> , <i>Rutilus cf. frisii</i> , <i>Luciobarbus sp.</i> , <i>Palaeocarassius sp.</i> , <i>Carassius sp.</i> , <i>Tinca sp.</i> , <i>Esox sp.</i> , <i>Sander sp.4</i>	<i>Leuciscus sp.3</i> , <i>Scardinius sp.</i> , <i>Chondrostoma sp.</i> , <i>Aspius sp.</i> , <i>Abramis sp.</i> , <i>Blicca sp.</i> , <i>Perca sp.</i>
Михайловка на Буге 2	<i>Luciobarbus sp.</i> , <i>Palaeocarassius sp.</i> , <i>Tinca sp.</i> , <i>Silurus sp.1</i>	<i>Leuciscus sp.1</i> , <i>Rutilus cf. frisii</i> , <i>Scardinius haueri</i> , <i>Esox sp.</i> , <i>Sander sp.2</i>	<i>Chondrostoma sp.</i>
Фрунзовка 2	<i>Scardinius erythrophthalmus</i> , <i>Luciobarbus sp.</i> , <i>Silurus sp.1</i> , <i>Silurus sp.2</i>	<i>Leuciscus sp.2</i> , <i>Leuciscus sp.3</i> , <i>Rutilus sp.</i> , <i>Scardinius sp.</i> , <i>Pelecus sp.</i> , <i>Carassius sp.</i> , <i>Esox sp.</i>	<i>Squalius cf. cephalus</i> , <i>Palaeocarassius sp.</i> , <i>Cobitis sp.</i>
Паллево	<i>Scardinius erythrophthalmus</i> , <i>Luciobarbus sp.</i> , <i>Silurus sp.1</i>	<i>Leuciscus sp.2</i> , <i>Squalius cf. cephalus</i> , <i>Rutilus frisii</i> , <i>Chondrostoma sp.</i> , <i>Abramis sp.</i> , <i>Carassius sp.</i> , <i>Tinca sp.</i> , <i>Silurus sp.2</i> , <i>Esox cf. lucius</i>	–
Отрадово	<i>Scardinius haueri</i> , <i>Luciobarbus sp.</i> , <i>Silurus sp.1</i>	<i>Leuciscus sp.2</i> , <i>Rutilus cf. frisii</i> , <i>Chondrostoma sp.</i> , <i>Abramis sp.</i> , <i>Tinca sp.</i>	–
Лысая Гора 2	<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	<i>Leuciscus sp.3</i> , <i>Rutilus cf. rutilus</i> , <i>Rutilus cf. frisii</i> , <i>Rutilus sp.</i> , <i>Palaeocarassius sp.</i> , <i>Carassius sp.</i> , <i>Silurus sp.1</i>	<i>Abramis sp.</i>
Кубанка 2	<i>Scardinius erythrophthalmus</i> , <i>Silurus sp.1</i>	<i>Leuciscus sp.2</i> , <i>Squalius cf. cephalus</i> , <i>Scardinius sp.</i> , <i>Luciobarbus sp.</i> , <i>Palaeocarassius sp.</i> , <i>Perca sp.</i>	–
Новоелизаветовка 2	<i>Scardinius erythrophthalmus</i> , <i>Palaeocarassius sp.</i> , <i>Silurus sp.1</i>	<i>Idus aff. idus</i> , <i>Rutilus frisii</i> , <i>Aspius sp.</i> , <i>Abramis sp.</i> , <i>Luciobarbus sp.</i> , <i>Silurus sp.2</i> , <i>Esox sp.</i>	–



Снижение показателей таксономического богатства сообществ ихтиофауны на протяжении позднего сармата, вероятно, можно объяснить изменением гидрологического режима водоемов юга Украины, вызванным трансформацией гидрографической сети вследствие регрессии Сарматского моря. С таксономическим богатством непосредственно связаны показатели таксономического разнообразия и сложности сообществ. Вычисление разнообразия ихтиокомплексов позднего сармата производилось с использованием индекса Шеннона. Для получения объективных данных расчеты сделаны на количественном и качественном уровнях. В первом случае (табл. 5.4) показатели иерархического и таксономического разнообразия были занижены в связи с наличием видов-доминантов, представленных большим количеством остатков. Во втором анализ произведен без учета обильности компонентов сообщества [117]. Большинство ихтиокомплексов позднего сармата юга Украины (за исключением Михайловки на Буге 1 и Фрунзовки 2) характеризуются инвариантностью таксонов высших рангов, поэтому их иерархические схемы минимизированы (уровни, представленные 1 таксоном, не учитывались) [14].

Таблица 5.4

Показатели таксономического разнообразия и сложности сообществ костистых рыб позднего сармата Украины (с учетом количества остатков)

Местонахождение	H				H tax	C
	spe	gen	fam	ord		
Михайловка на Буге 1	2,7454	2,6267	0,4834	0,4323	1,8029	1,6835
Попово 3	2,4862	2,4003	1,2815	–	1,7004	1,8697
Михайловка на Буге 2	2,6350	2,6350	1,1830	–	1,8631	2,0018
Фрунзовка 2	3,2041	2,6856	1,1746	0,6364	1,7465	1,8337
Палиево	2,9946	2,8433	0,7885	–	1,7344	1,9572
Отрадово	2,1815	2,1815	0,4690	–	1,7219	1,6653
Лысая Гора 2	2,0952	1,8276	0,3373	–	1,7129	1,5595
Кубанка 2	2,5795	2,3550	0,8074	–	1,8262	1,8696
Новоелизаветовка 2	2,8177	2,6815	1,2632	–	1,7935	2,0106

Максимальные показатели видового и родового разнообразия (4,1699 и 3,9477, соответственно) получены для сообщества Попово 3 (табл. 5.5), самые низкие – для ориктоценозов Отрадово (H spe = 3,0000) и Лысая Гора 2 (H gen = 2,6416). Сообщество Михайловки на Буге 1 характеризуется наибольшим разнообразием на уровне семейств (H fam = 1,8982) и отрядов (H ord = 1.3206). При оценке таксономического разнообразия в качестве переменных выступают доли таксонов разного ранга без учета их обилия [117]. Максимальное значение этого показателя получено для Михайловки на Буге 2, минимальное – для Попово 3 (табл. 5.5). Сложность (C) одновременно учитывает структуру таксономических отношений и их долевую

представленность на разных таксономических уровнях, поэтому ее можно рассматривать как интегральный показатель для объективной оценки многообразия биотических сообществ [14]. Ихтиокомплекс Попово 3 характеризуется наибольшим значением таксономической сложности (2,2950), что свидетельствует о благоприятной экологической обстановке и наличии достаточного количества ресурсов для существования богатого и разнообразного сообщества ихтиофауны. Ориктоценоз Лысая Гора 2 отличается наименьшим значением сложности ( $C = 1,8987$ ), представляя собой подавленный палеобиоценоз.

Таблица 5.5

Показатели таксономического разнообразия и сложности сообществ костистых рыб позднего сармата Украины (без учета количества остатков)

Местонахождение	H				H tax	C
	spe	gen	fam	ord		
Михайловка на Буге 1	3,7004	3,0851	1,8982	1,3206	1,8029	2,1239
Попово 3	4,1699	3,9477	1,1757	–	1,7004	2,2950
Михайловка на Буге 2	3,3219	3,3219	1,3568	–	1,8631	2,2289
Фрунзовка 2	3,8074	3,3788	1,2917	0,9464	1,7465	2,0285
Палиево	3,5850	3,4183	1,0409	–	1,7344	2,1564
Отрадово	3,0000	3,0000	0,5436	–	1,7219	1,9379
Лысая Гора 2	3,1699	2,6416	0,5033	–	1,7129	1,8987
Кубанка 2	3,1699	2,9477	0,9864	–	1,8262	2,0794
Новоелизаветовка 2	3,3219	3,3219	1,3267	–	1,7935	2,1828

С целью установления локальной палеогеографической обстановки проведено попарное сравнение фаунистических списков изохронных и гетерохронных ихтиокомплексив позднего миоцена юга Украины с использованием индексов Жаккара ( $K_J$ ) и Чекановского-Серенсена ( $S$ ). Наивысшая степень сходства в пределах позднего сармата установлена для сообществ Михайловка на Буге 2 и Отрадово ( $K_J = 0,50$ , или 50%,  $S = 0,67$ , или 67%), Фрунзовка 2 и Палиево ( $K_J = 0,44$ ;  $S = 0,62$ ). Менее сходными между собой являются сообщества Палиево и Отрадово ( $K_J = 0,43$ ,  $S = 0,60$ ), Кубанка 2 и Палиево ( $K_J = 0,40$ ,  $S = 0,57$ ). Отрадово и Новоелизаветовка 2 наименее сходны по таксономическому составу ( $K_J = 0,13$ ,  $S = 0,22$ ), что позволяет предположить о формировании отложений в водоемах разного типа. В позднем миоцене юга Украины (при сравнении гетерохронных ихтиокомплексив) высокие показатели фаунистического сходства получены для пар Попово 3-Верхняя Криница 2, Фрунзовка 2-Егоровка 1 ( $K_J = 0,60$ ,  $S = 0,75$ ), Попово 3-Васильевка 1, Кубанка 2-Васильевка 1 ( $K_J = 0,50$ ,  $S = 0,67$ ). Наименьшее количество общих таксонов установлено для сообществ Михайловка на Буге 1-Черевичное 3 ( $K_J = 0,10$ ,  $S = 0,18$ ), Михайловка на

Буге 1-Третья Круча ( $K_J = 0,05$ ,  $S = 0,09$ ), Фрунзовка 2-Егоровка 2 ( $K_J = 0,09$ ,  $S = 0,17$ ), а также Фрунзовка 2-Крым ( $K_J = 0,06$ ,  $S = 0,12$ ).

Близкие по фаунистическому составу и таксономическому разнообразию сообщества костистых рыб представлены в изохронных местонахождениях Европы и Азии: Poșești (Республика Молдова), Sandberg, Schernham b. Haag, Richardhof-Golfplatz (Австрия), Hammerschmiede, Höwenegg, Mörge, München-Aufmeister, München-Fröttmannig, Ungerried (Германия), Borský Svätý Jur (Словакия), Csákvár (Венгрия), Ambareliköy 78-79, Kocgasi ASK, Sofca (Турция), Baghmisheh-Marzdaran (Иран). Сообщества костистых рыб сармата можно охарактеризовать как теплолюбивую лимнофильную фауну средиземноморского типа.

Ихтиокомплекс Михайловки на Буге 1, учитывая эктопические предпочтения его компонентов, существовал в пределах широкой дельты крупной реки с умеренным течением (вероятно, пра-Южного Буга), которая впадала в Сарматское море. На это указывают смешанность фаун (совместное нахождение морских и пресноводных элементов), наличие полупроходных и проходных рыб, толерантных к засолению воды. Присутствие *Scardinius*, *Palaecarassius* и *Tinca* свидетельствует о том, что эта река имела разветвленную систему небольших притоков со слабопроточной теплой водой, илистым дном и зарослями подводной растительности. Таким образом, устье Южного Буга в позднем сармате находилось значительно севернее, как и береговая линия моря, что подтверждается большим массивом палеонтологических данных [87]. Сообщество Михайловки на Буге 2 можно считать следующим этапом развития комплекса ихтиофауны, который существовал в низовьях пра-Южного Буга на определенном расстоянии от морского бассейна. Его фаунистический состав позволяет предположить наличие нескольких экотопов, приемлемых для существования различных экологических групп рыб. В частности, в нижнем течении реки выделялись перекаты с быстрым течением и холодной водой (*Chondrostoma*, *Luciobarbus*), места с медленным течением (*Esox*), заросшие слабопроточные прогретые участки (*Palaecarassius*, *Tinca*), глубокие воронки и заводи (*Silurus*).

Ихтиокомплекс Попово 3 существовал в коренном русле крупной реки (пра-Днепра), которая имела многочисленные притоки и отличалась значительным эктопическим разнообразием. Типично речными являются сообщества костистых рыб Фрунзовки 2, Палиево, Отрадово и Кубанки 2. Ориктоценозы Лысая Гора 2 и Новоелизаветовка 2 представляют собой ассоциации озерных рыб, причем в первом случае это могло быть большое непроточное озеро с песчано-илистым дном и развитой подводной растительностью (обедненный ихтиофаунистический состав свидетельствует о значительной степени эвтрофикации водоема). Озеро, которое населяли рыбы Новоелизаветовки 2, имело постоянную связь с рекой, на что указывают наличие реофилов, показатели таксономического разнообразия и сложности сообщества.

## 5.2. Мэотис (9,88-7,1 млн. л.н.)

На протяжении мэотиса на юге Украины существовало опресненное внутреннее море (мега-озеро). Вдоль его западного побережья протянулась низменная аллювиальная равнина, прорезанная многочисленными рукавами рек [66]. В отложениях этого возраста найдена пыльца растений тургайской флоры умеренно-листопадного типа (*Salix varians*, *Salix macrophylla*, *Carpinus grandis*, *Betula prisca*, *Alnus kefersteini*, *Ulmus braunii*, *Pinus* sp., *Abies* sp., *Acer* sp., *Liriodendron tubipifera*, *Morus* cf. *alba*, *Prunus* sp., *Sambucus* sp., *Vitis* sp., *Ranunculus* sp., *Euphorbia* sp., *Viola* sp., *Aralia* sp., *Solanaceae* gen.) [66]. Находки остатков водно-болотной растительности в мэотических отложениях окрестностей Одессы подтверждает мнению о значительной заболоченности территории Северо-Западного Причерноморья в связи с передвижением береговой линии моря в северном направлении. Климат мэотиса можно охарактеризовать как континентальный аридный с выраженной сезонностью: t° января на уровне +6°C, t° июля – 23°C [74].

Отложения мэотиса юга Украины достаточно хорошо охарактеризованы в ихтиофаунистическом отношении: на сегодня известны 12 сообществ пресноводных костистых рыб мэотического возраста (Черевичное 3, Новоукраинка 2, Третья Круча, Васильевка 1, Верхняя Криница 2, Новоелизаветовка 3, Протопоповка 3, Егоровка 2, Егоровка 1, Новоукраинка 1, Андреевка, Ореховка). Мэотическая ихтиофауна юга Украины включает 31 вид озерно-речных рыб, относящихся к 20 родам, 5 семействам и 4 отрядам. В мэотисе продолжают существовать отдельные таксоны, впоследствии вымершие (*Palaeocarassius* sp., *Sander zaissanicus*, *Sander* cf. *zaissanicus*).

К отложениям этого возраста приурочены первые находки остатков *Alburnus* и *Gobio* (табл. 5.1). В состав отдельных группировок позднего мэотиса входят представители родов *Pelecus* и *Cobitis*.

Мэотические ихтиокомплексы юга Украины характеризуются меньшим разнообразием на уровне семейств по сравнению с таковыми позднего сармата (табл. 5.6). Ядро сообществ сложено карповыми и сомовыми рыбами, а также, в меньшей степени, – представителями семейств Esocidae и Percidae. Доля Cyprinidae по количеству остатков колеблется от 41,4% (Васильевка 1) до 75,3% (Егоровка 2), по количеству видов – от 60,0% (Егоровка 2) до 81,8% (Новоукраинка 1). Siluridae в каждом из ориктоценозов представлены одним таксоном видового ранга (7,1% для Верхней Криницы 2 – 33,3% для Новоукраинки 2). Остатки щукообразных рыб отсутствуют в составе сообществ Новоукраинка 2 и Протопоповка 3. Представители семейства Percidae, имеющиеся в ихтиокомплексах раннего и среднего мэотиса (кроме Новоукраинки 2), не найдены в позднемэотических отложениях (табл. 5.6). Находки выюнових ограничены одним надглазничным шипом *Cobitis* sp. из костеносной толщи местонахождения Протопоповка 3.

Таблица 5.6. Распределение семейств костистых рыб по представленности в сообществах ихтиофауны мезотиса юга Украины

Местонахождение	MN-зона	Cyrprinidae		Cobitidae		Siluridae		Esocidae		Percidae	
		Количество остатков, n (%)	Количество видов, N (%)	Количество остатков, n (%)	Количество видов, N (%)	Количество остатков, n (%)	Количество видов, N (%)	Количество остатков, n (%)	Количество видов, N (%)	Количество остатков, n (%)	Количество видов, N (%)
Червичное 3		45 (45,4%) / 6 (66,7%)	–	28 (28,3%) / 1 (11,1%)	8 (8,1%) / 1 (11,1%)	–	–	18 (18,2%) / 1 (11,1%)	–	–	–
Новоукраинка 2		4 (66,7%) / 2 (66,7%)	–	2 (33,3%) / 1 (33,3%)	–	–	–	–	–	–	–
Третья Круча		11 (57,9%) / 6 (66,7%)	–	1 (5,3%) / 1 (11,1%)	–	–	–	6 (31,5%) / 1 (11,1%)	–	–	–
Васильевка 1		145 (41,4%) / 8 (66,7%)	–	174 (49,7%) / 1 (8,3%)	–	–	–	1 (0,3%) / 1 (8,3%)	–	–	–
Верхняя Криница 2	MN 12	439 (47,9%) / 10 (71,5%)	–	371 (40,4%) / 1 (7,1%)	–	–	–	74 (8,1%) / 1 (7,1%)	–	–	–
Новоелizabethовка 3		28 (65,1%) / 9 (76,0%)	–	8 (18,6%) / 1 (8,0%)	–	–	–	3 (7,0%) / 1 (8,0%)	–	–	–
Протопоповка 3		20 (66,7%) / 7 (70,0%)	1 (3,3%) / 1 (10,0%)	6 (20,0%) / 1 (10,0%)	–	–	–	–	–	–	–
Егоровка 2		305 (75,3%) / 6 (60,0%)	–	66 (16,3%) / 1 (10,0%)	–	–	–	31 (7,7%) / 2 (20,0%)	–	–	–
Егоровка 1		81 (63,8%) / 8 (80,0%)	–	41 (32,3%) / 1 (10,0%)	–	–	–	5 (3,9%) / 1 (10,0%)	–	–	–
Новоукраинка 1		81 (69,2%) / 9 (81,8%)	–	11 (9,4%) / 1 (9,1%)	–	–	–	2,5 (21,4%) / 1 (9,1%)	–	–	–
Андреевка	MN 13	10 (47,6%) / 6 (75,0%)	–	2 (9,5%) / 1 (12,5%)	–	–	–	9 (42,9%) / 1 (12,5%)	–	–	–
Ореховка		10 (55,6%) / 4 (66,6%)	–	4 (22,2%) / 1 (16,7%)	–	–	–	4 (22,2%) / 1 (16,7%)	–	–	–

Доминантами сообществ мзотиса юга Украины являются представители родов *Rutilus*, *Scardinius*, *Luciobarbus*, *Tinca*, *Silurus*, а также *Leuciscus*, *Squalius* и *Chondrostoma* (табл. 5.7). Перечень эусубдоминантов включает отдельные виды родов *Abramis*, *Aspius*, *Palaeocarassius*, *Carassius*, *Esox* и *Perca*. Субдоминанты представлены преимущественно родами *Alburnus*, *Pelecus* и *Sander* (табл. 5.7). Показатели индекса доминирования для сообществ ихтиофауны мзотиса колеблются от 0,111 (Новоелизаветовка 3) до 0,304 (Егоровка 2). Среднее значение  $I_D$  (0,199) ниже по сравнению с полученным для позднего сармата.

Показатели иерархического и таксономического богатства являются самыми высокими для ихтиокомплексов среднего мзотиса (рис. 5.2). Линейный тренд, построенный по полученным данным, демонстрирует определенную выравненность исследуемых сообществ пресноводной ихтиофауны, однако обеднение их таксономического состава проявляется на всех таксономических уровнях в начале и в конце эпохи, что вызвано, скорее всего, коренными изменениями гидрологического режима водоемов.

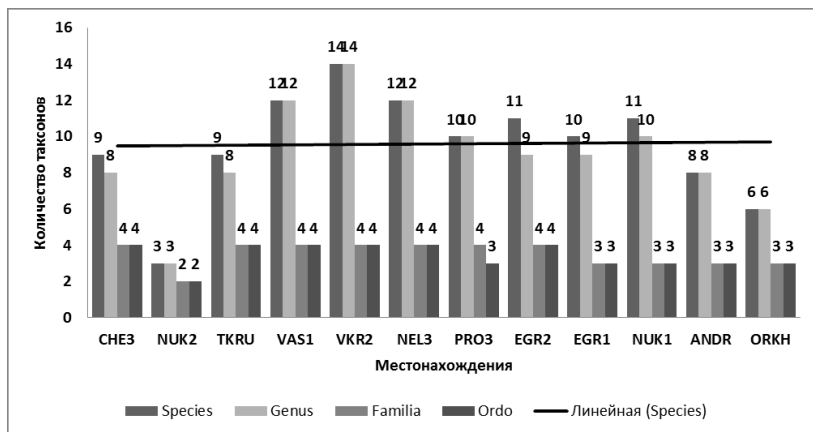


Рис. 5.2. Иерархическое и таксономическое богатство сообществ ихтиофауны мзотиса юга Украины: CHE3 – Черевичное 3; NUK2 – Новоукраинка 2; TKRU – Третья Круча; VAS1 – Васильевка 1; VKR2 – Верхняя Криница 2; NEL3 – Новоелизаветовка 3; PRO3 – Протопоповка 3; EGR2 – Егоровка 2; EGR1 – Егоровка 1; NUK1 – Новоукраинка 1; ANDR – Андреевка; ORKH – Ореховка.

Ихтиокомплексы Черевичное 3, Новоукраинка 2, Третья Круча, Андреевка, Ореховка характеризуются обедненным таксономическим составом и могут быть сопоставлены по показателям иерархического и таксономического богатства с сообществами костистых рыб второй половины позднего сармата.

Таблица 5.7. Распределение видов костистых рыб по представленности в сообществах ихтиофауны мзотиса юга Украины

Статус Горизонт	Доминанты (>10%)	Евусубдоминанты (1–10%)	Субдоминанты (0,1–1%)
Черевичное 3	<i>Rutilus cf. frisii</i> , <i>Scardinius erythrophthalmus</i> , <i>Silurus</i> sp.1	<i>Scardinius cf. erythrophthalmus</i> , <i>Abramis</i> sp., <i>Luciotobarbus</i> sp., <i>Esox</i> sp.	<i>Alburnus cf. alburnus</i>
Новоукраинка 2	<i>Rutilus cf. rutilus</i> , <i>Luciotobarbus</i> sp., <i>Silurus</i> sp.1	–	–
Третья Круча	<i>Squalius cf. cephalus</i> , <i>Scardinius erythrophthalmus</i> , <i>Luciotobarbus</i> sp., <i>Perca</i> sp.	<i>Leuciscus</i> sp.1, <i>Leuciscus</i> sp.2, <i>Abramis</i> sp., <i>Silurus</i> sp.2, <i>Esox</i> sp.	–
Васильевка 1	<i>Tinca</i> sp., <i>Silurus</i> sp.1	<i>Rutilus cf. frisii</i> , <i>Scardinius erythrophthalmus</i> , <i>Abramis</i> sp., <i>Luciotobarbus</i> sp., <i>Palaeocarassius</i> sp., <i>Sander</i> sp.3	<i>Leuciscus</i> sp.2, <i>Squalius cf. cephalus</i> , <i>Perca</i> sp.
Верхняя Криница 2	<i>Scardinius erythrophthalmus</i> , <i>Silurus</i> sp.1	<i>Squalius cf. cephalus</i> , <i>Rutilus cf. frisii</i> , <i>Palaeocarassius</i> sp., <i>Esox lucius</i> , <i>Perca</i> sp.	<i>Carassius</i> sp.
Новоелizabethовка 3	<i>Scardinius erythrophthalmus</i> , <i>Silurus</i> sp.1	<i>Leuciscus</i> sp.1, <i>Idus</i> aff. <i>idus</i> , <i>Rutilus</i> sp., <i>Chondrostoma</i> sp., <i>Abramis</i> sp., <i>Palaeocarassius</i> sp., <i>Carassius</i> sp., <i>Tinca</i> sp., <i>Esox</i> sp., <i>Perca</i> sp.	–
Протопоповка 3	<i>Scardinius cf. erythrophthalmus</i> , <i>Chondrostoma</i> sp., <i>Luciotobarbus</i> sp., <i>Tinca</i> sp., <i>Silurus</i> sp.1	<i>Idus</i> aff. <i>idus</i> , <i>Rutilus cf. rutilus</i> , <i>Abramis</i> sp., <i>Cobitis</i> sp.	–
Егоровка 2	<i>Scardinius cf. erythrophthalmus</i> , <i>Palaeocarassius</i> sp., <i>Silurus</i> sp.1	<i>Rutilus cf. frisii</i> , <i>Aspius</i> sp., <i>Abramis</i> sp., <i>Luciotobarbus</i> sp., <i>Esox</i> sp.	<i>Rutilus frisii</i> , <i>Esox cf. lucius</i> , <i>Sander</i> sp.2
Егоровка 1	<i>Leuciscus</i> sp.2, <i>Squalius cf. cephalus</i> , <i>Silurus</i> sp.1	<i>Leuciscus</i> sp.1, <i>Scardinius erythrophthalmus</i> , <i>Luciotobarbus</i> sp., <i>Palaeocarassius</i> sp., <i>Carassius</i> sp., <i>Esox</i> sp.	<i>Rutilus</i> sp.
Новоукраинка 1	<i>Scardinius erythrophthalmus</i> , <i>Tinca</i> sp., <i>Esox lucius</i>	<i>Idus</i> aff. <i>idus</i> , <i>Scardinius</i> sp., <i>Chondrostoma</i> sp., <i>Luciotobarbus</i> sp., <i>Carassius</i> sp., <i>Silurus</i> sp.1	<i>Rutilus frisii</i> , <i>Pelecus</i> sp.
Андреевка	<i>Rutilus cf. frisii</i> , <i>Scardinius erythrophthalmus</i> , <i>Tinca</i> sp., <i>Silurus</i> sp.1, <i>Esox lucius</i>	<i>Aspius</i> sp., <i>Barbus</i> sp., <i>Carassius</i> sp.	–
Ореховка	<i>Scardinius cf. erythrophthalmus</i> , <i>Abramis</i> sp., <i>Luciotobarbus</i> sp., <i>Tinca</i> sp., <i>Silurus</i> sp.1, <i>Esox lucius</i>	–	–

Таблица 5.8

Показатели таксономического разнообразия и сложности сообществ костистых рыб мзотиса юга Украины (с учетом количества остатков)

Местонахождение	H				H tax	C
	spe	gen	fam	ord		
Черевичне 3	2,7881	2,5875	1,7728	–	1,9027	2,1292
Новоукраїнка 2	1,5219	1,5219	0,9710	–	1,9710	1,6240
Третя Круча	2,9736	2,8402	1,1095	–	1,9027	2,0954
Василівка 1	2,2943	2,2943	1,3576	–	1,8113	1,8947
Верхня Криниця 2	2,3183	2,3183	1,5026	–	1,7642	1,8999
Новоселизаветівка 3	3,3528	3,3528	1,4411	–	1,8113	2,2177
Протопоповка 3	3,0859	3,0859	1,3501	1,1568	1,8218	1,9881
Єгорівка 2	2,3478	2,2728	1,0708	–	1,8580	1,8774
Єгорівка 1	2,7790	2,6187	1,1311	–	1,7935	1,9755
Новоукраїнка 1	2,9937	2,7794	1,1746	–	1,7629	2,0205
Андріївка	2,5263	2,5263	1,3420	–	1,8454	1,9832
Оріхівка	2,5000	2,5000	1,5000	–	1,9183	2,0386

Таблица 5.9

Показатели таксономического разнообразия и сложности сообществ костистых рыб мзотиса юга Украины (без учета количества остатков)

Местонахождение	H				H tax	C
	spe	gen	fam	ord		
Черевичне 3	3,1699	3,0777	1,4466	–	1,9027	2,2089
Новоукраїнка 2	1,5850	1,5850	0,9183	–	1,9710	1,6388
Третя Круча	3,1699	2,9477	1,4466	–	1,9027	2,1902
Василівка 1	3,5850	3,5850	1,4183	–	1,8113	2,2770
Верхня Криниця 2	3,8074	3,8074	1,2917	–	1,7642	2,2885
Новоселизаветівка 3	3,5850	3,5850	1,2075	–	1,8113	2,2489
Протопоповка 3	3,3219	3,3219	1,3568	0,9219	1,8218	2,0159
Єгорівка 2	3,4594	3,0958	1,4911	–	1,8580	2,2322
Єгорівка 1	3,3219	3,1219	0,9219	–	1,7935	2,0983
Новоукраїнка 1	3,4594	3,2776	0,8659	–	1,7629	2,1136
Андріївка	3,0000	3,0000	1,0613	–	1,8454	2,0840
Оріхівка	2,5850	2,5850	1,2516	–	1,9183	2,0263

В таблицах 5.8-5.9 представлены результаты вычисления таксономического разнообразия и сложности ихтиокомплексов мзотиса юга Украины с учетом и без учета количества остатков их компонентов. Большое разнообразие на уровне видов и родов (табл. 5.9) установлено для сообщества Верхней Криницы 2 (3,8074), на уровне семейств – для Егоровки 2 (1,4911). Минимальные значения  $H_{spe}$  и  $H_{gen}$  (1,5850) получены для ихтиокомплекса Новоукраинки 2, что может быть вызвано тафономическими особенностями



(переотложение остатков) или избирательностью во время сбора остеологического материала. Минимальное разнообразие семейств зафиксировано для Новоукраинки 1 (табл. 5.9). Н tax сообществ костистых рыб мзотиса юга Украины колеблется в диапазоне 1,7629 (Новоукраинка 1) – 1,9710 (Новоукраинка 2). Практически все мзотические ихтиокомплексы, за исключением Протопоповки 3 ( $H_{ord} = 0,9219$ ), является монотипичными на уровне таксонов высокого ранга. Максимальное значение сложности получено для сообщества Верхней Криницы 2 (2,2885), минимальное – для ихтиокомплекса Новоукраинки 2 (1,6388).

Попарное сравнение фаунистических списков сообществ костистых рыб мзотиса юга Украины позволяет утверждать, что наиболее сходными по этому параметру являются комплексы Андреевка-Ореховка ( $K_J = 0,56$ ,  $S = 0,71$ ), Третья Круча-Васильевка 1 ( $K_J = 0,50$ ;  $S = 0,67$ ), Васильевка 1-Егоровка 1, Новоелизаветовка 3-Егоровка 1 ( $K_J = 0,47$ ,  $S = 0,64$ ). Наименьшая степень фаунистического сходства установлена для пар сообществ Новоукраинка 2-Новоелизаветовка 3 ( $K_J = 0,07$ ,  $S = 0,13$ ) и Третья Круча-Андреевка ( $K_J = 0,06$ ,  $S = 0,12$ ). Пресноводные ихтиокомплексы мзотиса юга Украины сходные по своей таксономической структуре и фаунистическому составу с ассоциациями, известными на территории Греции (Vorio), Турции (Nauranlı, Yalova) и Российской Федерации (Гола, Морская 2).

Сообщество костистых рыб Черевичного 3, скорее всего, существовало в условиях крупного пойменного озера в низовьях реки, причем между этим водоемом и водотоком существовала периодическая (сезонная) связь. Обедненный ихтиокомплекс Новоукраинки 2 включает речные виды рыб, населявших старицу небольшой реки. Типично речными являются ассоциации костистых рыб Третьей Кручи и Новоукраинки 1. Сообщества пресноводных рыб Васильевки 1 и Верхней Криницы 2, учитывая сходство их фаунистического состава и географическую близость, существовали на разных участках коренного русла пра-Днепра, являясь, таким образом, родственными ихтиокомплексу Попово 3, который существовал в этом водоеме в течение первой половины позднего сармата.

Отдельные мзотические ориктоценозы юга Украины (Новоелизаветовка 3, Ореховка) сформировались в крупных озерах. В то же время ихтиокомплекс Протопоповка 3 включает виды речной ихтиофауны. В сообществе практически отсутствуют хищники, за исключением *Silurus*.

На основании изучения ископаемых остатков из местонахождения Егоровка можно утверждать о наличии генетической связи сообществ костистых рыб гетерохронных слоев и их преемственность во времени и пространстве. На это указывают сходство фаунистических списков, относительно небольшая разница в возрасте ориктоценозов, а также близость тафономических условий. Вероятно, выделенные костеносные горизонты (Егоровка 2 и 1) отражают последовательные фазы развития одного водоема озерно-лагунного типа в течение второй половины среднего туролия (MN 12). На определенном этапе связь озера с рекой прервалась (возможно, вследствие

изменения последней своего русла). Этот разрыв сопровождался постепенным угасанием (деградацией) сформированного сообщества пресноводных рыб, что проявилось в обеднении его видового состава и снижении показателя таксономической сложности. В частности, исчезли типичные реофилы, уменьшилось количество хищных рыб, сократилась общая численность раньше обычных (фоновых) видов. Аналогичная тенденция прослеживается в изменении линейных размеров тела рыб: практически все формы Егоровки 1 мельче по сравнению со своими аналогами из ориктоценоза Егоровки 2.

Сообщество костистых рыб Андреевки содержит как речные, так и озерные виды, поэтому могло сформироваться в условиях большой равнинной реки с умеренным течением или крупного озера, которое имело постоянную связь с водотоком.

### 5.3. Понт (7,1-5,4 млн. л.н.)

На протяжении понта на юге Украины продолжала существовать аллювиальная равнина, по которой протекали крупные реки, которые принимали ряд небольших рек из кристаллического щита. В понтических отложениях найдена пыльца растений умеренно-континентальной флоры (*Pinus* sp., *Abies* sp., *Taxaceae* gen., *Cupressaceae* gen., *Juglans* sp., *Alnus* sp., *Gramineae* gen.) [66]. Лесные массивы росли вдоль речных долин и балок понтической суши, которая представляла собой степную равнину, покрытую злаками [74]. О значительной заболоченности территории Причерноморья свидетельствуют многочисленные растительные остатки (в частности, телорез, роголистник, альдрованда) [66]. Климат понта в общих чертах был сходен с мэотическим, однако характеризовался низкими показателями среднегодовых температур и более выраженной сезонностью [74]. Температура Понтического моря, а вместе с ней и температура воды в реках и озерах того времени приближались к современным [66].

Из отложений понта юга Украины известны три ориктоценоза с остатками костистых рыб: Крым (АР Крым), Лектостратотип понта, Виноградовка 1 (Одесская обл.). В состав пресноводной понтической ихтиофауны входили только рецентные роды, некоторые из которых включали вымершие, возможно эндемичные, виды (*Rutilus robustus*, *Scardinus ponticus*). Всего из отложений понта юга Украины идентифицированы остатки 18 видов, относящихся к 11 родам, 4 семействам и 4 отрядам. В составе понтической ихтиофауны отсутствуют представители родов, которые были обычными в ихтиокомплексах позднего сармата и мэотиса: *Leuciscus*, *Squalius*, *Aspius*, *Carassius*, *Perca*. Не найдены также остатки *Alburnus*, *Pelecus*, *Gobio* и *Cobitis*. На рубеже среднего и позднего мэотиса исчезает род *Palaeocarassius* (табл. 5.1).

Таблица 5.10. Распределение семейств костистых рыб по представленности в сообществах ихтиофауны понта юга Украины

Местонахождение	MN-зона	Сурпиниidae			Силуриidae			Есоциidae			Перциidae		
		Количество остатков, n	(%)	Количество видов, N	(%)	Количество остатков, n	(%)	Количество видов, N	(%)	Количество остатков, n	(%)	Количество видов, N	(%)
Крым	MN 13	3	(18,8%)	1	(6,2%)	1	(33,3%)	—	—	—	—	—	—
Лектостратотип понта		142	(86,6%)	9	(69,2%)	11	(6,7%)	2	(15,4%)	10	(6,1%)	1	(7,7%)
Виноградовка I		44	(56,4%)	7	(70,0%)	11	(14,1%)	2	(20,0%)	23	(29,5%)	1	(10%)

Таблица 5.11. Распределение видов костистых рыб по представленности в сообществах ихтиофауны понта юга Украины

Горизонт	Статус	Доминанты (>10%)		Еусубдоминанты (1–10%)		Субдоминанты (0,1–1%)	
		Количество	Виды	Количество	Виды	Количество	Виды
Крым	Лектостратотип понта	Abramis sp., Sander sp.1	Silurus sp.1	Rutilus cf. frisii, Scardinius sp., Chondrostoma sp., Abramis sp., Blicca sp., Silurus sp.1, Silurus sp.2, Esox lucius	—	—	—
		Scardinius cf. erythrophthalmus, Tinca sp., Silurus sp.1, Esox lucius	Rutilus cf. frisii, Tinca sp.	Rutilus cf. frisii, Tinca sp., Blicca sp., Esox lucius	Rutilus cf. frisii, Tinca sp., Esox lucius	Rutilus robustus, Sander sp.2	—
Виноградовка I	Виноградовка I	—	—	—	—	—	—

Понтические ихтиокомплексы юга Украины характеризуются дальнейшим сокращением разнообразия на уровне семейств (табл. 5.10). По-прежнему основными их компонентами являются представители Cyprinidae, Siluridae, Esocidae i Percidae. Карповые рыбы является фоновой группой в сообществах Лектостратотипа понта (86,6% по количеству остатков и 69,2% по количеству видов) и Виноградовка 1 (соответственно, 56,4% и 70,0%). В то же время в ихтиокомплексе Крыма Cyprinidae уступают по указанным показателям окуневым рыбам, доля которых по количеству остатков составляет 75,0%, по количеству таксонов видового ранга – 33,3% (табл. 5.10). Siluridae i Esocidae в составе сообществ понтической ихтиофауны представлены единичными таксонами, причем доля первых по количеству остатков колеблется от 6,2% (Крым) до 14,1% (Виноградовка 1). Щуковые и окуневые одновременно встречаются в ихтиокомплексе Лектостратотипа понта, а в двух других представлена одна из этих групп (табл. 5.10).

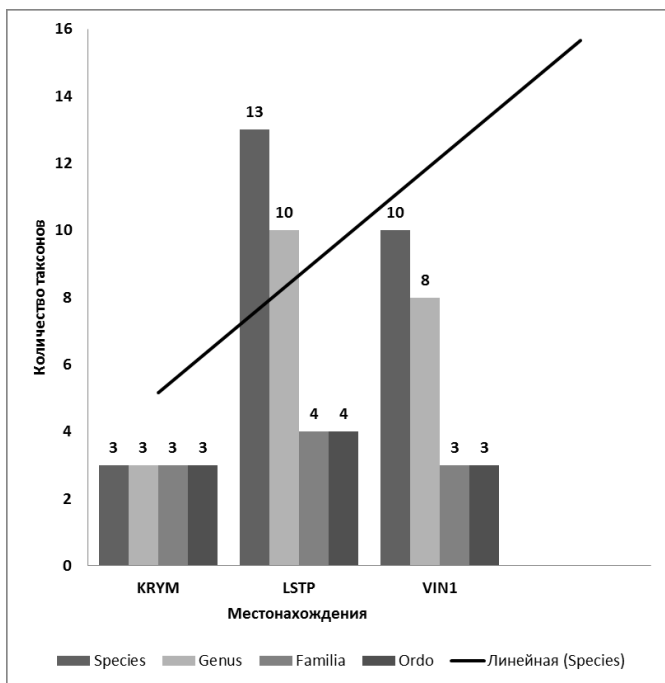


Рис. 5.3. Иерархическое и таксономическое богатство сообществ ихтиофауны понта юга Украины: KRYM – Крым; LSTP – Лектостратотип понта; VIN1 – Виноградовка 1.

Доминантами в составе сообществ ихтиофауны понта юга Украины являются представители родов *Scardinius*, *Abramis*, *Luciobarbus*, *Tinca*, *Esox*,

*Sander*, эусубдоминантами – *Rutilus*, *Chondrostoma*, *Blicca*, *Silurus* (табл. 5.11). Самый высокий показатель индекса доминирования рассчитан для ихтиокомплекса Крыма (0,602), самый низкий – для Лектостратотипа понта (0,170). При этом среднее значение  $I_D$  сообществ костистых рыб понта (0,316) значительно превышает показатели, полученные для позднесарматских и мэотических ихтиокомплексов.

На рис. 5.3 представлены результаты расчета иерархического и таксономического богатства ассоциаций пресноводной понтической ихтиофауны. Минимальные показатели получены для ориктоценоза Крыма, максимальные – для Лектостратотипа понта. Линейный тренд, основанием которого является видовое богатство, демонстрирует значительное увеличение этого показателя с уменьшением относительного геологического возраста местонахождений (рис. 5.3).

Результаты определения таксономического разнообразия и сложности группировок костистых рыб понта юга Украины с учетом и без учета количества остатков их компонентов представлены в табл. 5.12 и 5.13.

Таблица 5.12

Показатели таксономического разнообразия и сложности сообществ костистых рыб понта юга Украины (с учетом количества остатков)

Местонахождение	H				H tax	C
	spe	gen	fam	ord		
Крым	1,0141	–	–	–	2,0000	1,4240
Лектостратотип понту	2,9627	2,6705	0,7388	–	1,8147	1,9632
Виноградівка 1	2,8161	2,5910	1,3840	–	1,8046	2,0211

Таблица 5.13

Показатели таксономического разнообразия и сложности сообществ костистых рыб понта юга Украины (без учета количества остатков)

Местонахождение	H				H tax	C
	spe	gen	fam	ord		
Крым	1,5850	–	–	–	2,0000	1,7800
Лектостратотип понту	3,7004	3,2389	1,3520	–	1,8147	2,2394
Виноградівка 1	3,3219	2,9219	1,1568	–	1,8046	2,1098

Максимальные значения H spe (3,7004), H gen (3,2839) и H fam (1,3520) получены для ихтиокомплекса Лектостратотип понта (табл. 5.13). Группировка костистых рыб Крыма характеризуется наибольшей степенью вырожденности и является монотипичной по совокупности таксонов высшего ранга. В то же время для этого ихтиокомплекса установлен самый высокий из вычисленных показателей H tax (2,0000). Как и в случае с Новоукраинкой 2, это может быть вызвано переотложением остатков и/или избирательностью во время сбора остеологического материала на местонахождении. В любом

случае, полученные результаты позволяют усомниться в репрезентативности выборки из этого ориктоценоза.

Учитывая небольшое количество ихтиокомплексов понтического возраста, было осуществлено их попарное сравнение с гетерохронными сообществами костистых рыб позднего миоцена юга Украины. В пределах понта наиболее сходными по таксономическому составу являются Лектостратотип понта и Виноградовка 1 ( $K_J = 0,44$ ,  $S = 0,61$ ), наименее сходными – Крым и Виноградовка 1 ( $K_J = 0,08$ ,  $S = 0,15$ ). Установлена значительная степень сходства фаунистических списков в парах местонахождений Лектостратотип понта-Отрадово, Виноградовка 1-Новоукраинка 1 ( $K_J = 0,40$ ,  $S = 0,57$ ), а также Виноградовка 1-Андреевка ( $K_J = 0,50$ ,  $S = 0,67$ ), Виноградовка 1-Ореховка ( $K_J = 0,45$ ,  $S = 0,63$ ). Сообщество костистых рыб из местонахождения Крым является наименее сходным с ориктоценозами позднего миоцена Украины ( $K_J = 0,07-0,33$ ,  $S = 0,12-0,44$ ). Близкие по составу ихтиокомплексы описаны в изохронных отложениях на территории Испании (Lomas de Casares 2, Tolosa), Италии (Ciabot Cagna), Греции (Lava 2, Ptolemais 96'1A) и Турции (Develiköy 111/112).

Сообщество костистых рыб Крыма могло существовать в условиях старицы или небольшого участка русла реки с умеренным течением, песчано-галечным или каменистым дном и слабо развитой подводной растительностью. Местонахождение Лектостратотип понта сформировалось в дельте крупной реки, в то же время в ориктоценозе Виноградовка 1 представлено меньшее количество типичных реофилов, что указывает на возможность существования этого палеосообщества в низовьях равнинной реки, на определенном отдалении от морского бассейна.

Для установления связи между показателями состояния палеобиоценозов нами были рассчитаны коэффициенты корреляции ( $r$ ) между этими параметрами (табл. 5.14).

Таблица 5.14

Показатели коэффициентов корреляции параметров состояния ихтиокомплексов позднего миоцена юга Украины

Пара показателей	$r$
Сложность (количественная) – сложность (качественная)	0,685
Видовое богатство – таксономическое богатство	0,977
Таксономическое богатство – сложность (качественная)	0,840
Таксономическое богатство – сложность (количественная)	0,419
Таксономическое богатство – индекс доминирования	0,393
Сложность (количественная) – индекс доминирования	-0,811
Сложность (качественная) – индекс доминирования	-0,450
Видовое разнообразие (качественное) – сложность (качественная)	0,828
Видовое разнообразие (количественное) – сложность (количеств.)	0,793
Таксономическое разнообразие – сложность (количественная)	-0,068
Таксономическое разнообразие – сложность (качественная)	-0,381

Максимальная прямая (положительная) корреляция (+0,977 или +97,7%) характеризует отношение между видовым и таксономическим богатством. Максимальное значение обратной (отрицательной) корреляции (-0,811, или -81,1%) получено для пары “сложность (количественная) – индекс доминирования”. Установлено наличие значительной положительной корреляции между таксономическим богатством и качественной сложностью (+0,840), качественным  $H_{spe}$  и качественной сложностью (+0,828), количественным  $H_{spe}$  и количественной сложностью (+0,793), между показателями сложности с учетом и без учета количества остатков (+0,685).

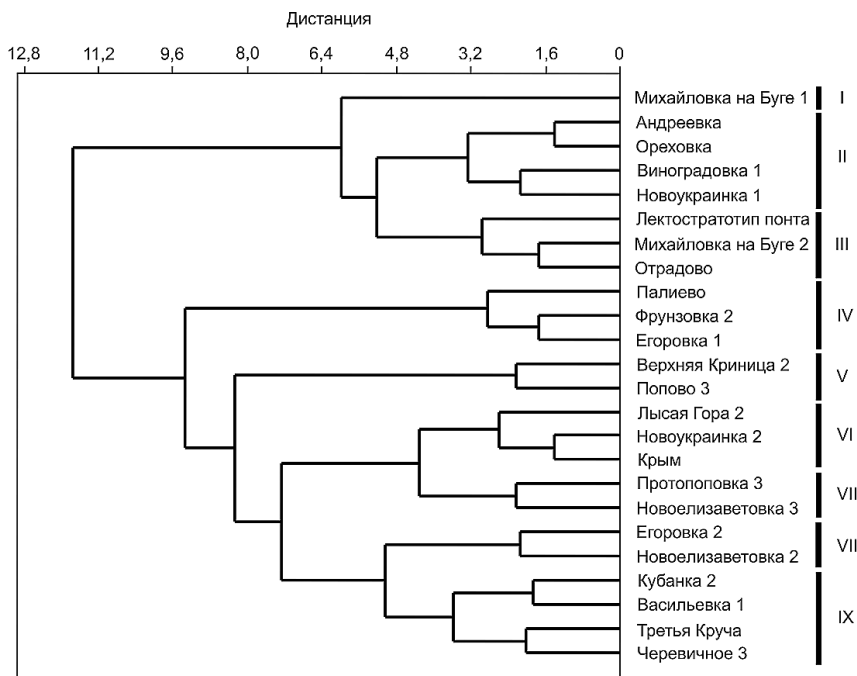


Рис. 5.4. Дендрограмма сходства сообществ ихтиофауны позднего миоцена юга Украины (иерархический кластерный анализ по методу Варда): I-IX – кластерные группы ориктоценозов, сформировавшихся в однотипных водоемах

Дендрограмма сходства фаунистических списков построена на основании иерархического кластерного анализа по методу Варда (рис. 5.4) исследуемых сообществ позднемioценовой ихтиофауны на две большие группы, каждая из которых включает гетерохронные ихтиокомплексы. В первую входят ассоциации костистых рыб, тяготеющие к дельтовым участкам рек или водоемов лиманного типа с повышенной соленостью воды.

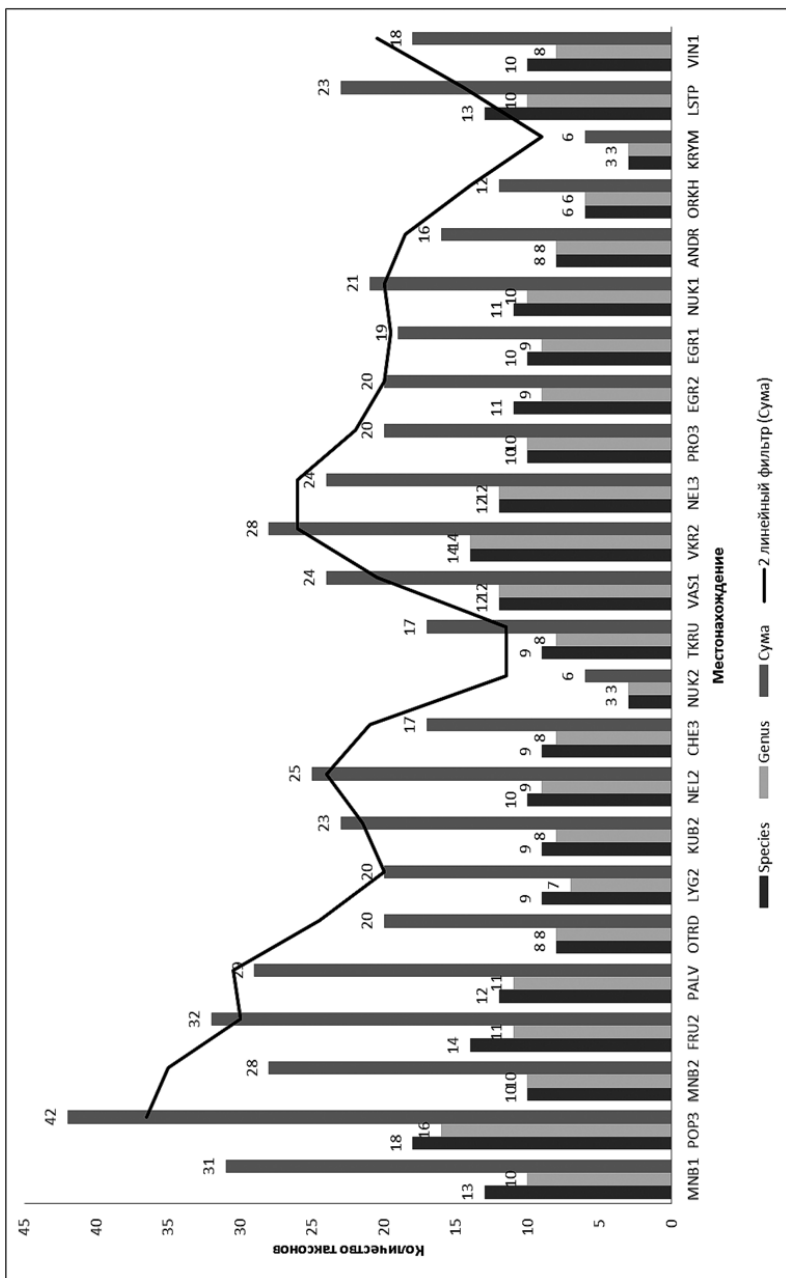


Рис. 5.5. Динамика таксономического богатства ихтиофауны в позднем миоцене юга Украины



Вторая группа является более многочисленной и объединяет сообщества озерно-речной ихтиофауны, в том числе существовавшие в среднем течении равнинных рек, крупных проточных и безпроточных озерах, старицах и небольших водотоках со слабым течением. Меньшие кластеры (I-IX) отражают особенности биотопов и представляют группы ориктоценозов, сформировавшихся в однотипных водоемах.

На основании результатов изучения ископаемых остатков карповых и других групп костистых рыб, с учетом имеющихся палеонтологических и литологических данных, возможно воспроизведение палеогеографической обстановки на юге Украины в позднем миоцене. В конце позднего сармата состоялась регрессия морского бассейна, за счет чего все Причерноморье становится сушей. На юге Украины в это время существовала аллювиальная равнина, по которой протекали крупные реки, формирующие свои долины и образующие разветвленную гидрографическую сеть, в состав которой входили небольшие равнинные реки, крупные озера, опресненные лиманы и приустьевые участки русел с повышенной соленостью воды. Уменьшение Сарматского бассейна могло быть вызвано поднятием Причерноморья или оттоком вод во впадины, образовавшиеся в предгорных областях [66].

В раннем мэотисе морской бассейн достигал современных размеров Черного и Азовского морей. Пресноводные экосистемы этого времени характеризуются обедненным таксономическим составом, причем такие изменения установлены как для группировок костистых рыб (рис. 5.5), так и для моллюсков, остракод и других компонентов этих палеобиоценозов. Прорыв вод с нормальной соленостью в среднем мэотисе вызвал повышение уровня Мэотического моря. В результате затопленными оказались низменные участки рек, существенно увеличилась площадь водоемов лагуно-лиманного типа, заселенных фауной, толерантной к повышению солености воды. Конец мэотической эпохи ознаменовался очередным сокращением морского бассейна и его опреснением за счет увеличения поверхностного стока.

В начале понта состоялась очередная трансгрессия, в результате чего Понтическое море затопило часть долин рек, впадающих в него с водораздельной равнины. Колебательные движения земной поверхности в конце понтической эпохи вызвали отток морских вод на юг, падение уровня моря и коренную перестройку гидрографической сети юга Украины.

Таким образом, периодические изменения гидрологического режима являются определяющим фактором влияния на таксономическое богатство, многообразие и сложность пресноводных экосистем. Подтверждение этому мы находим в процессе морфосистематического и палеоэкологического анализа ископаемых остатков карповых рыб. Формирование пресноводных ихтиокомплексов юга Украины происходило параллельно с трансформацией гидрографической сети под непосредственным влиянием трансгрессий и регрессий морских бассейнов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Местонахождения остатков карповых рыб позднего миоцена юга Украины связаны с речными и авандельтовыми отложениями. Они сформировались путем аллювиального тафогенеза. Часть этих местонахождений связана с русловой фацией, остальные представляют собой комплекс озерных и старичных фаций. Прибрежно-морские местонахождения имеют лиманно-морскую природу. Из 24 исследованных костеносных аллювиальных горизонтов, датированных сарматом, мэотисом и понтом, определены 26 видов и 16 родов рыб семейства Cyprinidae. Описаны два вымерших вида – *Rutilus robustus* и *Scardinius ponticus*, распространение которых ограничено местонахождениями на территории Украины и Молдовы, что может свидетельствовать об их эндемическом статусе.

Впервые для исследуемой территории идентифицированы остатки родов *Luciobarbus* и *Palaecarassius*, что является новым с точки зрения детализации представлений о формировании их ареалов. Щуковидные усачи (*Luciobarbus*) отсутствуют в составе современной ихтиофауны Украины, зато дизъюнктивный ареал рода *Luciobarbus* сейчас охватывает Центральную Азию, Северную Африку и Пиренейский полуостров. Род *Palaecarassius* исчезает в Центральной Европе на рубеже среднего и позднего миоцена, однако продолжал существовать в позднем миоцене Украины. Вероятно, его представители населяли водоемы Восточной Европы и Центральной Азии в плиоцене, т.е. произошло сокращение ареала рода в восточном направлении.

Впервые для территории Украины сделан историко-фаунистический анализ сообществ костистых рыб и проведено их сравнение с подобными по составу и таксономическому разнообразию ассоциациями в изохронных местонахождениях Австрии, Греции, Испании, Италии, Германии, Молдовы, России, Словакии, Турции и Венгрии. Пресноводные ихтиокомплексы позднего миоцена юга Украины могут быть охарактеризованы как компоненты теплолюбивой лимнофильной фауны средиземноморского типа.

Гетерохронные ихтиокомплексы позднего миоцена юга Украины могут быть объединены в две группы. В состав первой входят ассоциации костистых рыб, тяготеющие к дельтовым участкам рек или водоемов лагуно-лиманного типа с повышенной соленостью воды. Вторая группа объединяет сообщества озерно-речной ихтиофауны, существовавшие в среднем течении рек, озерах, старицах и водотоках со слабым течением.

Существенные изменения палеоихтиокомплексов происходили на границе сармат-мэотис и мэотис-понт и были обусловлены динамикой гидрологического режима как определяющего фактора влияния на таксономическое богатство, разнообразие и сложность сообществ костистых рыб. Формирование ихтиокомплексов происходило параллельно с трансформацией гидрографической сети под непосредственным влиянием трансгрессий и регрессий Восточного Паратетиса.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Бачинский Г. А. Тафономические особенности важнейших местонахождений неогеновых и антропогеновых позвоночных Украины в связи с седиментацией отложений: Автореф. дисс... канд. биол. наук / Г. А. Бачинский. – К., 1963. – 19 с.
2. Бачинський Г. О. Тафonomia антропогенових і неогенових місцезнаходжень наземних хребетних України / Г. О. Бачинський. – К.: Наук. думка, 1967. – 132 с.
3. Белинг Д. Е. Очерки по ихтиофауне Днепра / Д. Е. Белинг // Труды Днепровской биологической станции. – 1914. – № 1. – С. 53-110.
4. Белогуров А. Я. Смена глоточных зубов у сазана, воibly и леща / А. Я. Белогуров. – В кн.: Морфологические особенности, определяющие питание леща воibly и сазана на всех стадиях развития. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – С. 144-181.
5. Бибикина В. И. Из истории голоценовой фауны позвоночных в Восточной Европе / В. И. Бибикина // Природная обстановка и фауны прошлого. – К.: Изд-во АН УССР, 1963. – Вып. 1. – С. 119-146.
6. Билкова В. П. Борисфен найбільш корисний людям: іхтіологічні дані з Білозерського поселення / В. П. Билкова, С. Ю. Яніш // Археологія. – 2010. – № 3. – С. 75-81.
7. Богачев В. В. Фауна диатомовых плиоценовых отложений в Закавказье / В. В. Богачев // Труды Азербайджанской филии АН СССР. – 1938. – № 9. – С. 61-65.
8. Богачев В. В. Рыбы Понтического моря / В. В. Богачев // Доклады АН СССР. – 1958. – Т. 122, № 4. – С. 727-729.
9. Богуцкая Н. Г. Сравнительно-морфологические основы системы карповых рыб подсемейства ельцовых (Leuciscinae, Cyprinidae): Автореф. дисс... канд. биол. наук / Н. Г. Богуцкая. – Л., 1988. – 16 с.
10. Богуцкая Н. Г. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями / Н. Г. Богуцкая, А. М. Насека. – М.: ТНИ КМК, 2004. – 389 с.
11. Брюзгин В. Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам / В. Л. Брюзгин. – К.: Наук. думка, 1969. – 188 с.
12. Галкин Г. Г. Атлас чешуи пресноводных костистых рыб / Г. Г. Галкин. – В кн.: Известия всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства. – 1958. – Т. 46. – 105 с.
13. Дуброво И. А. Каталог местонахождений третичных позвоночных УССР / И. А. Дуброво, К. В. Капелист. – М.: Наука, 1979. – 160 с.
14. Емельянов И. Г. Таксономическая структура и сложность биотических сообществ / И. Г. Емельянов, И. В. Загороднюк, В. Н. Хоменко // Экологія та ноосферологія. – 1999. – Т. 8, № 4. – С. 6-18.

15. Житенева Л. Д. Промысловые рыбы и рыболовство в древней Ольвии (VII-VII вв. до н.э. – III в. н.э.) / Л. Д. Житенева // Зоологический журнал. – 1967. – Т. 46, вып. 1. – С. 98-104.
16. Житенева Л. Д. Рыбы из раннепалеолитической стоянки Замиль-Коба № 2 (Крым) / Л. Д. Житенева // Вопросы ихтиологии. – 1967. – Т. 7, вып. 4. – С. 704-705.
17. Житенева Л. Д. Рыбы из Новгород-Северской верхнепалеолитической стоянки / Л. Д. Житенева // Вопросы ихтиологии. – 1968. – № 8. – С. 282-283.
18. Зиновьев Е. А. Методы исследования пресноводных рыб: Учеб. пособие по спецкурсу / Е. А. Зиновьев, С. А. Мандрица. – Пермь: Пемский университет, 2003. – 113 с.
19. Ископаемые костистые рыбы СССР / Отв. ред. Л. И. Новицкая. – М.: Наука, 1980. – 210 с. (Труды ПИН АН СССР, т. 178).
20. Касьянов А. Н. Изменчивость глоточных зубов плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в зависимости от типа питания / А. Н. Касьянов, В. Н. Яковлев, Ю. Г. Изюмов, Н. Н. Жгарева // Вопросы ихтиологии. – 1981. – Т. 21, вып. 4. – С. 595-599.
21. Ковальчук О. М. Рештки прісноводних риб у матеріалах археологічних розкопок пізньосередньовічного замку Ракочі (Хмельницька обл., Україна) / О. М. Ковальчук // Біологія: від молекули до біосфери: мат-ли V Міжнародн. конф. молодих науковців (22-25 листопада 2010 р.). – Харків: Оперативна поліграфія, 2010. – С. 353-355.
22. Ковальчук А. Н. Палеофаунистические исследования новых неогеновых и антропогенных местонахождений Запорожской области (Украина) в 2010 г. / А. Н. Ковальчук // 4-е Яншинские чтения, посвященные 100-летию со дня рождения академика А.Л. Яншина: мат-лы молодежн. конф. – М.: Геос, 2011. – С. 73-81.
23. Ковальчук А. Н. Предварительные замечания об ихтиофауне миоценовых отложений Запорожской области (Украина) / А. Н. Ковальчук // Современная палеонтология: классические и новейшие методы: тезисы VIII Всерос. научн. школы молодых ученых-палеонтологов (3-5 октября 2011 г., ПИН им. А.А. Борисяка РАН). – М., 2011а. – С. 25-26.
24. Ковальчук А. Н. Сообщество пресноводных рыб в озерных отложениях позднемиоценового местонахождения Егоровка (Одесская область) / А. Н. Ковальчук // Збірник праць Зоологічного музею. – 2011б. – № 42. – С. 128-136.
25. Ковальчук О. М. Про необхідність вивчення палеоіхтіофауністичного матеріалу з неогенових місцезнаходжень півдня України / О. М. Ковальчук // Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології: тези IV Міжнародн. іхтіологічн. наук.-практичн. конф. (Одеса, 7-11 вересня 2011 р.). – Одеса: Фенікс, 2011в. – С. 131-133.

26. Ковальчук О. М. Регіональний кадастр місцезнаходжень викопних решток хребетних тварин плейстоцену та голоцену (Сумська обл.) / О. М. Ковальчук. – Суми: ПП Кочубей Н. В., 2011г. – 124 с.
27. Ковальчук А. Н. Карповые рыбы (Cyprinidae) в палеонтологической летописи Украины / А. Н. Ковальчук // Современная палеонтология: классические и новейшие методы: тезисы IX Всерос. научн. школы молодых ученых-палеонтологов (1-3 октября 2012 г., ПИН им. А. А. Борисяка РАН). – М., 2012. – С. 25.
28. Ковальчук А. Н. Позднесарматские костистые рыбы (Teleostei: Ostariophysii) юга Украины / А. Н. Ковальчук // Збірник праць Зоологічного музею. – 2012а. – № 43. – С. 117-123.
29. Ковальчук О. М. Анотований список видів прісноводних риб (Teleostei) із плейстоценового місцезнаходження Меджибіж (Хмельницька обл.) / О. М. Ковальчук // Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології: тези V Міжнародн. іхтіологічн. наук.-практичн. конф., присвяченої пам'яті І.Д. Шнаревича (Чернівці, 13-16 вересня 2012 р.). – Чернівці: Книги XXI, 2012б. – С. 107-110.
30. Ковальчук О. М. Коропові риби (Cyprinidae) міоценового та плейстоценового віку з місцезнаходження Лиса Гора півдня України / О. М. Ковальчук // Зоологічний кур'єр. – 2012в. – № 6. – С. 14-15.
31. Ковальчук А. Н. Карповые рыбы в составе мезотических ориктоценозов Северного Причерноморья / А. Н. Ковальчук // Современные проблемы геологических наук: сб. научн. трудов, посвященный 155-летию со дня рождения академика П. А. Тутковского. – Киев, 2013. – С. 153-156.
32. Ковальчук А. Н. Костистые рыбы позднего миоцена и плиоцена из местонахождения Верхняя Криница (Украина) / А. Н. Ковальчук // Збірник праць Зоологічного музею. – 2013а. – № 44. – В печати.
33. Ковальчук А. Н. Миоценовая и плейстоценовая ихтиофауна многослойного местонахождения Протопоповка (Одесская область, Украина) / А. Н. Ковальчук // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Серия Биология, химия. – 2013б. – Т. 26, № 2. – С. 52-58.
34. Ковальчук А. Н. Находки чешуи костистых рыб в мезотических отложениях юга Украины / А. Н. Ковальчук // Систематика организмов. Ее значение для биостратиграфии и палеобиогеографии: мат-лы LIX сессии Палеонтологического о-ва при РАН (1-5 апреля 2013 г., Санкт-Петербург). – СПб., 2013в. – С. 63-64.
35. Ковальчук А. Н. Пресноводная ихтиофауна раннего туролия из местонахождения Фрунзовка 2 (Одесская обл.) / А. Н. Ковальчук // Вісник Одеського національного університету ім. І.І. Мечнікова. Серія Біологія. – 2013г. – Т. 17, вип. 1(30). – С. 60-64.
36. Ковальчук А. Н. Фаунистический состав сообщества костистых рыб (Teleostei) из местонахождения позднего миоцена Новоелизаветовка 3

- юга України / А. Н. Ковальчук // Природничий альманах. Біологічні науки. – 2013д. – Вип. 19. – С. 131-137.
37. Ковальчук О. М. Вивчення викопних решток коропових риб України в історичній ретроспективі / О. М. Ковальчук // Актуальні проблеми дослідження довкілля: зб. наук. праць (за матеріалами V Міжнародн. наук. конф. для молодих учених, 23-25 травня 2013 р., м. Суми). – Суми: СумДПУ ім. А.С.Макаренка, 2013е. – Т. 1. – С. 179-186.
38. Ковальчук О. М. Фауна костистих риб пізнього меотису Північно-Західного Причорномор'я / О. М. Ковальчук // Біологічні студії. – 2013ж. – Т. 7, № 2. – С. 150-172.
39. Ковальчук А. Н. Темпы эволюции карповых рыб (Teleostei: Cyprinidae) в свете палеонтологических данных / А. Н. Ковальчук // Современные проблемы биологической эволюции: мат-лы II Международн. конф. (11-14 марта 2014, г. Москва). – М.: ГДМ, 2014. – С. 285-286.
40. Ковальчук О. М. Прісноводна понтична іхтіофауна півдня України / О. М. Ковальчук // Природничі науки: зб. наук. праць. – Суми: СумДПУ ім. А.С.Макаренка, 2014а. – С. 73-78.
41. Ковальчук А. Н. Новое местонахождение фауны позвоночных позднего миоцена на юге Украины / А. Н. Ковальчук, Д. А. Апольцев // Современная палеонтология: классические и новейшие методы: тезисы X Всерос. научн. школы молодых ученых-палеонтологов (7-9 октября 2013 г., ПИН им. А.А.Борисяка РАН). – М., 2013. – С. 22-23.
42. Ковальчук А. Н. Фауна костистых рыб сармата из местонахождения Михайловка на Буге (Николаевская обл., Украина) / А. Н. Ковальчук, А. В. Братишко // Еволюція органічного світу та етапи геологічного розвитку Землі: мат-ли XXXV сесії Палеонтологічного товариства НАН України (Львів, 19-22 травня 2014 р.). – К., 2014. – С. 111-113.
43. Ковальчук А. Н. Некоторые результаты археозоологических исследований в окрестностях Каневского природного заповедника в 2010 г. / А. Н. Ковальчук, С. Н. Рыжов // Археология: спадок віків: мат-ли Міжнародн. наук. конф. студентів, аспірантів та молодих вчених (Біла Церква, 7-8 квітня 2011 р.). – К., 2011. – С. 193-197.
44. Ковальчук О. М. Рештки костистих риб із понтичних відкладів Криму в колекції Геологічного музею КНУ ім. Т. Шевченка / О. М. Ковальчук, В. А. Нестеровський // Наукові записки Державного природознавчого музею. – 2013. – Вип. 29. – С. 214-218.
45. Ковальчук О. М. Рештки прісноводних риб (Teleostei) з міоценових та плейстоценових відкладів місцезнаходження Лиса Гора (Запорізька обл.) / О. М. Ковальчук, Л. І. Рековець // Природничі науки: зб. наук. праць. – Суми: СумДПУ ім. А.С.Макаренка, 2012. – С. 108-113.
46. Ковальчук О. М. Попередні підсумки вивчення викопних решток хребетних тварин із котловану Канівської ГЕС у фондовій колекції Канівського природного заповідника (Черкаська обл., Україна) /

- О. М. Ковальчук, С. М. Рижов, О. Д. Полішко, О. Д. Петриченко // Заповідна справа в Україні. – 2011. – Т. 17, вип. 1-2. – С. 97-99.
47. Короткевич О. Л. До вивчення гіпаріонової фауни долини р. Куяльника / О. Л. Короткевич // Збірник праць Зоологічного музею АН УРСР. – 1961. – № 30. – С. 122-128.
  48. Короткевич Е. Л. Важнейшие местонахождения гиппарионовой фауны на территории УССР / Е. Л. Короткевич // Вестник зоологии. – 1976. – № 6. – С. 65-72.
  49. Короткевич Е. Л. Позднеэоценовые газели Северного Причерноморья / Е. Л. Короткевич. – Киев: Наук. думка, 1976. – 252 с.
  50. Короткевич Е. Л. История формирования гиппарионовой фауны Восточной Европы / Е. Л. Короткевич. – К.: Наук. думка, 1988. – 164 с.
  51. Крохмаль А. И. Местонахождения мелких млекопитающих плейстоцена Украины и сопредельных территорий / А. И. Крохмаль, Л. И. Рековец. – К.: Изд-во LAT&K, 2010. – 330 с.
  52. Куцоконь Ю. Українські назви міног і риб фауни України для наукового вжитку / Ю. Куцоконь, Ю. Квач // Біологічні студії. – 2012. – Т. 6, № 2. – С. 199-220.
  53. Лебедев В. Д. К вопросу об изменении ихтиофауны реки Десны в период от последней межледниковой до современной эпохи / В. Д. Лебедев // Зоологический журнал. – 1944. – Т. 23, № 5. – С. 240-249.
  54. Лебедев В. Д. Рыбы из позднепалеолитической стоянки Мурзак-Коба в Крыму / В. Д. Лебедев // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1952. – Т. 57, вып. 6. – С. 46-51.
  55. Лебедев В. Д. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР: Автореф. дисс... канд. биол. наук / В. Д. Лебедев. – М., 1953. – 16 с.
  56. Лебедев В. Д. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР / В. Д. Лебедев. – М.: Изд-во Московск. ун-та, 1960. – 404 с.
  57. Левин Б. А. Морфоэкологическая диверсификация усачей рода *Barbus sensu stricto* и храмуль рода *Capoeta*: Автореф. дисс... канд. биол. наук / Б. А. Левин. – М., 2005. – 24 с.
  58. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран. – М.: Мир, 1992. – 181 с.
  59. Міжнародний кодекс зоологічної номенклатури. Ухвалений Міжнародним союзом біол. наук. – К.: Бібліотека офіційних видань, 2003. – Вид. 4. – XLIII+175 с.
  60. Мовчан Ю. В. Риби: Коропові. Ч. 1. Плітка, ялець, голянь, краснопірка, амур, білізна, верховка, лин, чебачок амурський, підуст, пічкур, марена / Ю. В. Мовчан, А. І. Смірнов. – К.: Наук. думка, 1981. – 428 с. (Фауна України. Т. 8, вип. 2).

61. Мовчан Ю. В. Риби: Коропові. Ч. 2. Шемая, верховодка, бистрянка, плоскирка, абраміс, рибець, чехонь, гірчак, карась, короп, гіпофтальміхтіс, аристіхтіс / Ю. В. Мовчан, А. І. Смірнов. – К.: Наук. думка, 1983. – 360 с. (Фауна України. Т. 8, вип. 2).
62. Мовчан Ю. В. До характеристики різноманіття іхтіофауни прісноводних водойм України (таксономічний склад, розподіл по річковим басейнам, сучасний стан) / Ю. В. Мовчан // Збірник праць Зоологічного музею. – 2005. – № 37. – С. 70-82.
63. Мовчан Ю. В. Зауваження до складу іхтіофауни України (нечисленні, рідкісні, зниклі і нові види) та сучасні зміни в номенклатурі її таксонів / Ю. В. Мовчан // Збірник праць Зоологічного музею. – 2006. – № 38. – С. 34-43.
64. Мовчан Ю. В. Риби України (таксономія, номенклатура, зауваження) / Ю. В. Мовчан // Збірник праць Зоологічного музею. – 2008-2009. – № 40. – С. 47-86.
65. Мовчан Ю. В. Риби України (визначник-довідник) / Ю. В. Мовчан. – К., 2011. – 444 с.
66. Молявко Г. І. Неоген півдня України / Г. І. Молявко. – К.: Вид-во АН УРСР, 1960. – 208 с.
67. Молявко Г. І. Палеозоологическая наука на Украине за 50 лет Советской власти / Г. И. Молявко, И. Г. Пидопличко // Палеонтологический сборник. – 1967. – Вып. 1, № 4. – С. 3-15.
68. Несин В. А. Наиболее древняя находка мыши рода *Progonomys* (Rodentia, Muridae) из позднего миоцена Украины / В. А. Несин // Вестник зоологии. – 2000. – № 4-5. – С. 129-132.
69. Несин В. А. Неогеновые Murinae (Rodentia, Muridae) Украины / В. А. Несин. – Сумы: Университетская книга, 2013. – 176 с.
70. Никольский Г. В. Краткий обзор ископаемой четвертичной фауны пресноводных рыб СССР / Г. В. Никольский // Известия Всесоюзного географического общества. – 1945. – Т. 77, вып. 5. – С. 288-292.
71. Нікольський Г. В. Риби Новгород-Сіверської пізньочетвертинної фауни / Г. В. Нікольський // Збірник праць Зоологічного музею АН УРСР. – 1952. – № 25. – С. 94-95.
72. Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – Пер. с англ. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
73. Орлов Н. А. О расположении гиппарионовой фауны в окрестностях Одессы / Н. А. Орлов // Известия музейного фонда им. А.А. Браунера. – 2005. – № 4. – С. 18-20.
74. Пасечный Г. В. Палеогеографическая этапность (на примере неогена Украины): Автореф. дисс... докт. геол.-минер. наук / Г. В. Пасечный. – К., 1986. – 42 с.
75. Петраускас А. В. Ремесла та промисли Середнього Подніпров'я в ІХ-ХІІІ ст. / А. В. Петраускас. – К.: КНТ, 2006. – 287 с.



76. Пидопличко И. Г. Развитие палеонтологии на Украине / И. Г. Пидопличко // Труды Одесского государственного университета им. И. И. Мечникова. – 1954. – С. 121-130.
77. Пидопличко И. Г. Развитие зоологических исследований на Украине за годы Советской власти / И. Г. Пидопличко // Вестник зоологии. – 1967. – № 5. – С. 3-14.
78. Пидопличко И. Г. История палеозоологической науки на Украине / И. Г. Пидопличко, Г. И. Молявко // Сессия, посвященная 100-летию со дня рождения академика А. А. Браунера. – М., 1972. – С. 49-50.
79. Пипоян С. Х. Ископаемые рыбы Армении / С. Х. Пипоян, Д. З. Василян, И. Г. Габриелян // Биологический журнал Армении. – 2011. – Т. 1 (63). – С. 56-61.
80. Підоплічко І. Г. Матеріали до вивчення минулих фаун УРСР / І. Г. Підоплічко. – К.: Вид-во АН УРСР, 1938. – Вип. 1. – 176 с.
81. Підоплічко І. Г. Матеріали до вивчення минулих фаун УРСР / І. Г. Підоплічко. – К.: Вид-во АН УРСР, 1956. – Вип. 2. – 236 с.
82. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб / И. Ф. Правдин. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1939. – 245 с.
83. Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии / Е. К. Сычевская. – М.: Наука, 1986. – 158 с. (Тр. Совм. советско-монгольск. экспед., палеонтол., вып. 29).
84. Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии / Е. К. Сычевская. – М.: Наука, 1989. – 144 с. (Тр. Совм. советско-монгольск. экспед., палеонтол., вып. 39).
85. Присяжнюк В. А. Точка прямой корреляции морских и континентальных нижнепонтических образований / В. А. Присяжнюк, А. И. Шевченко // Доклады АН УССР, сер. Б. Геол., хим. и биол. науки. – 1987. – № 6. – С. 23-25.
86. Присяжнюк В. А. Палеонтолого-геофизическая характеристика понтических отложений в эталонном разрезе с. Виноградовки (Северо-Причерноморье) / В. А. Присяжнюк, С. А. Люльева, Г. В. Сливинская, С. В. Сябряй // Доклады АН Украины. – 1994. – № 7. – С. 99-103.
87. Присяжнюк В. А. Разрез сарматских отложений в Михайловском карьере – уникальная точка прямой корреляции морских и континентальных отложений / В. А. Присяжнюк, В. А. Коваленко, С. А. Люльева, С. В. Сябряй // Геологический журнал. – 2006. – № 1. – С. 64-75.
88. Рековец Л. И. Мелкие млекопитающие антропогена юга Восточной Европы / Л. И. Рековец. – К.: Наук. думка, 1994. – 370 с.
89. Рековец Л. И. Меджибож – местонахождение териофауны и многослойная палеолитическая стоянка человека в Украине / Л. И. Рековец // Вестник зоологии. – 2001. – № 6. – С. 39-44.
90. Рековец Л. И. Предварительные данные о геологии и фауне нового местонахождения позднего миоцена Пидгирне на юге Украины /

- Л. И. Рековец, В. Н. Логвиненко // Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий: мат-лы Международн. конф. (18-20 мая 2005 г., Ростов-на-Дону, Азов). – Ростов-на-Дону, 2005. – С. 77-78.
91. Рековец Л. И. Новые местонахождения микротерииофауны позднего неогена Украины / Л. И. Рековец, А. В. Пашков // Викопа фауна і флора України: палеоекологічних та стратиграфічний аспекти: зб. наук. праць ІГН НАНУ / Відп. ред. П. Ф. Гожик. – К., 2009. – С. 354-360.
  92. Рековець Л. І. Історія та стан палеотеріологічних досліджень в Україні / Л. І. Рековець // Історія палеонтолого-стратиграфічних досліджень в Україні: зб. наук. праць ІГН НАНУ / Відп. ред. П. Ф. Гожик. – К.: ІГН НАНУ, 2007. – С. 431-437.
  93. Рековець Л. І. Геологія і фауна місцезнаходження пізнього міоцену Верхня Криниця на півдні України / Л. І. Рековець, О. М. Ковальчук, Л. П. Дема // Еволюція органічного світу та етапи геологічного розвитку Землі: мат-ли XXXV сесії Палеонтологічного товариства НАН України (Львів, 19-22 травня 2014 р.). – К., 2014. – С. 108-109.
  94. Рогович А. С. Об ископаемых рыбах губерний Киевского Учебного округа. I. Рыбы широкочешуйчатые и блестящечешуйчатые / А. С. Рогович. – В кн.: Естественная история губерний Киевского учебного округа. – 1860. – Т. 4. – 87 с.
  95. Рогович А. С. Ископаемые костистые рыбы Киевского третичного бассейна и прилежащих к нему формаций / А. С. Рогович. – В кн.: Тр. 2-го съезда русских естествоиспытателей в Москве в 1869 году. – М., 1871. – С. 19-59.
  96. Рошка В. Х. Мэотис северо-западного Причерноморья (стратиграфия, палеогеография и фауна моллюсков): Автореф. дисс... канд. геол.-минерал. наук / В. Х. Рошка. – К., 1973. – 32 с.
  97. Сينيца М. В. Фауна мелких млекопитающих (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) мэотических отложений долины Куяльницкого лимана / М. В. Сينيца // Известия музейного фонда им. А. А. Браунера. – 2005. – № 4. – С. 11-17.
  98. Сينيца М. В. Микротеріофауна мэотических отложений местонахождения Егоровка / М. В. Сينيца // Біостратиграфічні основи побудови стратиграфічних схем фанерозою України: зб. наук. праць ІГН НАНУ / Відп. ред. П. Ф. Гожик. – К.: Нора-принт, 2008. – С. 285-289.
  99. Сينيца М. В. Хомякообразные (Rodentia, Mammalia) из верхнемиоценового местонахождения Егоровка / М. В. Сينيца // Вестник зоологии. – 2010. – № 3. – С. 209-225.
  100. Сينيца М. В. Новые местонахождения позднемииоценовых млекопитающих на юге Украины / М. В. Сينيца // Современная палеонтология: классические и новейшие методы: тезисы VIII Всерос. научн. школы молодых ученых-палеонтологов (3-5 октября 2011 г., ПИН им. А. А. Борисяка РАН). – М., 2011. – С. 41.

101. Сливинская Г. В. Результаты палеомагнитных исследований разреза сарматских отложений в Михайловском карьере / Г. В. Сливинская // Геоинформатика. – 2009. – № 4. – С. 87-92.
102. Стратиграфія УРСР. В 11 т.: Т. 10. Неоген / Відп. ред. В. Я. Дідковський, В. Г. Куличенко. – Київ: Наук. думка, 1975. – 272 с.
103. Сухобоков О. В. Славяне Днепровского Левобережья (роменская культура и её предшественники) / О. В. Сухобоков. – К.: Наук. думка, 1975. – 168 с.
104. Сычевская Е. К. Пресноводная неогеновая ихтиофауна Котловины Больших Озер / Е. К. Сычевская, В. Д. Лебедев. – В кн.: Фауна мезозоя и кайнозоя Западной Монголии. – М.: Наука, 1971. – С. 49-57.
105. Тарашук В. И. Холоднокровные позвоночные из плиоценовых отложений Запорожской области / В. И. Тарашук // Природная обстановка и фауны прошлого. – К.: Наук. думка, 1965. – Вып. 2. – С. 74-101.
106. Тарашук В. І. Матеріали до вивчення прісноводних риб з неогенових та антропогенових відкладів України / В. І. Тарашук // Збірник праць Зоологічного музею АН УРСР. – 1962. – № 31. – С. 3-27.
107. Титов В. В. Первая представительная фауна позвоночных позднего миоцена на юге Европейской России / В. В. Титов, А. С. Тесаков, И. Г. Данилов, Г. А. Данукалова, Е. Н. Машченко, А. В. Пантелеев, М. В. Сотникова, Е. К. Сычевская // Доклады Академии наук. – 2006. – Т. 411, № 5. – С. 716-717.
108. Тихий М. Рыбы из палеолита Крыма / М. Тихий // Природа. – 1928. – № 11. – С. 1007.
109. Топачевский В. А. Итоги, состояние и перспективы изучения ископаемых позвоночных на Украине / В. А. Топачевский // Вестник зоологии. – 1979. – № 2. – С. 3-8.
110. Топачевский В. А. Исследования по палеозоологии позвоночных / В. А. Топачевский // Развитие биологии на Украине: сб. научн. трудов. – К.: Наук. думка, 1985. – Т. 3. – С. 129-135.
111. Топачевский В. А. Грызуны верхнеогеновых и раннеантропогеновых отложений Хаджибейского лимана / В. А. Топачевский, А. Ф. Скорик, Л. И. Рековец. – Киев: Наук. думка, 1987. – 208 с.
112. Топачевский В. А. Верхнесарматская микротерииофауна (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) из отложений Южного Побужья / В. А. Топачевский, В. А. Несин, В. А. Присяжнюк, В. А. Коваленко, А. В. Пашков // Доклады АН Украины. – 1992. – № 9. – С. 165-167.
113. Топачевский В. А. Неогеновые и плейстоценовые низшие хомякообразные юга Восточной Европы / В. А. Топачевский, А. Ф. Скорик. – Киев: Наук. думка, 1992. – 243 с.
114. Топачевский В. А. Очерк истории микротерииофаун (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) Украины в отрезке времени средний сармат-

- акчагыл / В. А. Топачевский, В. А. Несин, И. В. Топачевский // Вестник зоологии. – 1997. – № 5-6. – С. 3-14.
115. Топачевский В. А. Биозональная микротериологическая схема (стратиграфическое распределение мелких млекопитающих – Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) неогена северной части Восточного Паратетиса / В. А. Топачевский, В. А. Несин, И. В. Топачевский // Вестник зоологии. – 1998. – № 1-2. – С. 76-87.
116. Топачевский В. А. Биостратиграфическое распределение местонахождений остатков млекопитающих (Mammalia) в мэотисе и верхнем сармате новоелизаветовского разреза / В. А. Топачевский, В. А. Несин, А. Л. Чепальга, И. В. Топачевский // Доповіді НАН України. – 2000. – № 11. – С. 213-217.
117. Топачевский В. А. Экологические аспекты формирования разнообразия сообществ мелких млекопитающих позднего плейстоцена Украины / В. А. Топачевский, И. Г. Емельянов, Л. И. Рековец, Т. В. Крахмальная // Екологія та ноосферологія. – 2000. – Т. 9, № 1-2. – С. 25-34.
118. Топачевский В. А. Ориктоценозы млекопитающих (Mammalia) в мэотисе червычанского разреза / В. А. Топачевский, В. А. Несин, И. В. Топачевский // Доповіді НАН України. – 2000. – № 10. – С. 192-195.
119. Топачевский В. О. Микротеріофауна (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) лектостратотипу понту / В. О. Топачевський, А. Л. Чепалига, В. А. Несін, Л. І. Рековець, І. В. Топачевський // Доклады АН УРСР. – 1988, сер. Б. – № 4. – С. 73-76.
120. Топачевський В. О. Своєрідне угруповання дрібних ссавців перехідної до понту зони меотісу південного заходу УРСР / В. О. Топачевський, В. А. Несін, В. А. Присяжнюк // Доповіді АН УРСР. – 1988, сер. Б. – № 4. – С. 73-76.
121. Филиппов А. Г. Миоценовые отложения в пещере Ая на Байкале / А. Г. Филиппов, М. А. Ербаева, Е. К. Сычевская // Геология и геофизика. – 2000. – Т. 41, №5. – С. 755-764.
122. Шевченко А. І. Промивка і просіювання, як метод збору кісткових решток з кайнозойських відкладів / А. І. Шевченко // Геологічний журнал. – 1962. – Т. 22, вип. 3. – С. 66-74.
123. Шитиков В. К. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации / В. К. Шитиков, Г. С. Розенберг, Т. Д. Зинченко. – Тольятти: ИЕВБ РАН, 2003. – 463 с.
124. Шпет Г. И. Ископаемые остатки рыб Среднего Днепра / Г. И. Шпет // Труды НИИ прудового и озерно-речного хозяйства. – 1949. – № 6. – С. 43-57.
125. Шпет Г. И. Остатки сазана (карпа) в поселениях древнего человека на Украине / Г. И. Шпет // Вестник зоологии. – 1972. – № 5. – С. 84-85.

126. Штылько Б. А. Неогеновая фауна пресноводных рыб Западной Сибири / Б. А. Штылько // Труды Геолого-разведочного объединения НКТП СССР. – Л., 1934. – Вып. 359. – С. 1-93.
127. Яниш Е. Ю. Ихтиофауна низовий Южного Буга в III-IV вв. н. э. / Е. Ю. Яниш, Н. В. Каминская // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения. – Пенза. – 2008. – Ч. 2. – С. 177.
128. Яниш Е. Ю. Ихтиофауна низовий Южного Буга и Днепро-Бугского лимана в IV в. до н. э. – III в. н.э. на основании анализа остеологических материалов, полученных в ходе археологических раскопок / Е. Ю. Яниш // 200 лет отечественной палеонтологии: мат-лы Всерос. совещания. – М., 2009. – С. 142-143.
129. Яниш Е. Ю. Ихтиофауна Дніпро-Бузького лиману у IV ст. до н. е. – III ст. н.е. на підставі аналізу остеологічних матеріалів / Е. Ю. Яниш // Зоологічний кур'єр. – 2010. – № 4. – С. 62.
130. Anđelković J. S. Tertiary fishes of Yugoslavia: a stratigraphic-paleontologic-paleoecological study / J. S. Anđelković // Palaeontologia Jugoslavica. – Zagreb, 1989. – Sv. 38. – P. 1-121.
131. Angermeier P. L. Spatiotemporal variation in habitat selection by fishes in a small Illinois stream / P. L. Angermeier. – In: D. C. Matthews and W. J. Heins (eds.). Community Ecology of North American Stream Fishes. – Norman: University of Oklahoma Press, 1987. – P. 52-60.
132. Bănărescu P. Fauna Republicii Populare Romine. Pisces – Osteichthyes (Pescii ganoizi si ososii) / P. Bănărescu. – București, 1964. – 962 p. (Faune RPR, Vol. 13. Acad. Rep. Pop. Romine).
133. Bănărescu P. Vicariant patterns and dispersal in European freshwater fishes / P. Bănărescu // Spixiana. – 1989. – Vol. 12, No. 1. – P. 91-103.
134. Bănărescu P. *Barbus* / P. Bănărescu, N. G. Bogutskaya. – In: Bănărescu P. M., Bogutskaya N. G. (eds.). The Freshwater Fishes of Europe. – Wiebelsheim: AULA-Verlag, 2003. – Vol. 5/II. – P. 1-10.
135. Becker-Platen J. D. Litho- und biostratigraphische Deutung radiometrischer Alterbestimmungen aus dem Jungtertiär der Türkei / J. D. Becker-Platen, L. Benda, P. Steffens // Geologisches Jahrbuch Reiche B. – 1977. – Heft 25. – S. 139-167.
136. Benammi M. Eocene Krabi Basin (southern Thailand): Paleontology and magnetostratigraphy // M. Benammi, Y. Chaimanee, J. J. Jager, V. Suteethorn, S. Ducrocq // Bulletin of the Geological Society of America. – 2001. – Vol. 113, No. 2. – P. 265-273.
137. Berra T. M. Freshwater fish distribution / T. M. Berra. – Chicago and London: The University Chicago Press, 2007. – 606 p.
138. Bianco P. G. The Leuciscinae of the *Squalius* species complex in Italy (Pisces, Cyprinidae) / P. G. Bianco, F. Recchia // Bolletino di Zoologia. – 1983. – Vol. 50. – P. 15-19.

139. Bianco P. G. The *Leuciscus cephalus* complex (Pisces, Cyprinidae) in the western Balcanic area / P. G. Bianco, B. Knežević // Proceedings of the V Congress of European Ichthyologists. – Stockholm, 1985. – P. 49-55.
140. Bianco P. G. Diversity of Barbinae fishes in southern Europe with description of a new genus and a new species / P. G. Bianco // Italian Journal of Zoology. – 1998. – Vol. 65, No. 1. – P. 125-136.
141. Bogutskaya N. G. Freshwater fishes of Russia: preliminary results of the fauna revision / N. G. Bogutskaya, A. M. Naseka, A. M. Komlev // Proceedings of Zoological Institute RAS. – 2001. – Vol. 289. – P. 39-50.
142. Böhme M. Freshwater fishes from the Pannonian of the Vienna Basin with special reference to the locality Sandberg near Götzendorf, Lower Austria / M. Böhme // Courier Forschungsinstitut Senckenberg. – 2002. – Vol. 237. – P. 151-173.
143. Böhme M. The Miocene Climatic Optimum: evidence from ectothermic vertebrates of Central Europe / M. Böhme // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2003. – Vol. 195. – P. 389-401.
144. Böhme M. Revision of the cyprinids from the Early Oligocene of the České Středohoří Mountains, and the phylogenetic relationships of Protothymallus Laube, 1901 (Teleostei, Cyprinidae, Gobioninae) / M. Böhme // Acta Musei Nationalis Pragae. Series B Historia Naturalis. – 2007. – Vol. 63, No. 2-4. – P. 177-196.
145. Böhme M. Ectothermic vertebrates (Teleostei, Allocaudata, Urodela, Anura, Testudines, Choristodera, Crocodylia, Squamata) from the Upper Oligocene of Oberleichterbach (Northern Bavaria, Germany) / M. Böhme // Courier Forschungsinstitut Senckenberg. – 2008. – Vol. 260. – P. 161-183.
146. Böhme M. Ectothermic vertebrates (Actinopterygii, Allocaudata, Urodela, Anura, Crocodylia, Squamata) from the Miocene of Sandelzhausen (Germany, Bavaria) and their implications for environment reconstruction and palaeoclimate / M. Böhme // Paläontologische Zeitschrift. – 2010. – Vol. 84, No. 1. – P. 3-41.
147. Böhme M. The Cenozoic on-shore basins of Northern Vietnam: Biostratigraphy, vertebrate and invertebrate faunas / M. Böhme, J. Prieto, S. Schneider, N. V. Hung, D. D. Quang, D. N. Tran // Journal of Asian Earth Sciences. – 2011. – Vol. 40, No. 2. – P. 672-687.
148. Cabrera L. Los Cyprinidos (Pisces) del sistema lacustre Oligoceno-Mioceno de los Monegros (sector SE de la Cuenca del Ebro, provincias de Lleida, Torrañona, Huesca y Zaragoza) / L. Cabrera, J. Gaudant // Acta geologica Hispanica. – 1985. – Vol. 20, Is. 3-4. – P. 219-226.
149. Cavallo O. Vertébrés messiniens du faciès à congeries de Ciabot Cagna, Corneliano d'Alba (Piémont, Italie) / O. Cavallo, Ş. Şen, J. C. Rage, J. Gaudant // Rivista Piemontese di Storia Naturale. – 1993. – Vol. 14. – P. 3-22.

150. Cavender T. M. The fossil record of the Cyprinidae / T. M. Cavender. – In: J. Winfield and J. S. Nelson (eds.). *Cyprinid fishes: systematics, biology and exploitation*. – London: Chapman and Hill, 1991. – P. 34-54.
151. Chen G. J. First fossil barbin (Cyprinidae, Teleostei) from Oligocene of Quaidam Basin in northern Tibet Plateau / G. J. Chen, J. Liu // *Vertebrata Palasiatica*. – 2007. – Vol. 45, No. 4. – P. 330-341.
152. Cunha C. Phylogenetic relationships of Eurasian and American cyprinids using cytochrome b sequences / C. Cunha, N. Mesquita, T. E. Dowling, A. Gilles, M. M. Coelho // *Journal of Fish Biology*. – 2002. – Vol. 61. – P. 929-944.
153. Database of Vertebrates: fossil Fishes, Amphibians, Reptiles and Birds (fosFARbase) localities and taxa from the Triassic to the Neogene [Интернет-ресурс]. – Режим доступа: [www.wahre-staerke.com](http://www.wahre-staerke.com).
154. De la Peña A. Los Peces terciarios de las cuencas continentales ibéricas: Marco histórico y registro fósil conocido / A. de la Peña // *Coloquios de Paleontología*. – Madrid, 1995. – Vol. 47. – P. 25-46.
155. Doadrio I. Phylogenetic relationships and classification of western palaeartic species of the genus *Barbus* (Osteichthyes, Cyprinidae) / I. Doadrio // *Aquatic living resources*. – 1990. – Vol. 3. – P. 265-282.
156. Doadrio I. Atlas y libro pojo de los peces continentales de España / I. Doadrio. – Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales, 2001. – 364 p.
157. Doadrio I. Phylogenetic relationships and biogeography of the genus *Chondrostoma* inferred from mitochondrial DNA sequences / I. Doadrio, J. A. Carmona // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2004. – Vol. 33. – P. 802-815.
158. Doadrio I. Phylogenetic overview of the genus *Squalius* (Actinopterygii, Cyprinidae) in the Iberian Peninsula with description of two new species / I. Doadrio, J. A. Carmona // *Cybium*. – 2006. – Vol. 30, Is. 3. – P. 199-214.
159. Durand J. D. Origin, radiation, dispersion and allopatric hybridization in the chub *Leuciscus cephalus* / J. D. Durand, E. Ünlu, I. Doadrio, S. Pipoyan, A. R. Templeton // *Proceedings of the Royal Society of London B*. – 2000. – Vol. 267. – P. 1687-1697.
160. Durand J.-D. Insight into the Origin and Endemic Mediterranean Ichthyofauna: Phylogeography of *Chondrostoma* Genus (Teleostei, Cyprinidae) / J.-D. Durand, P. G. Bianco, J. Laroche, A. Gilles // *Journal of Heredity*. – 2003. – Vol. 94, No. 4. – P. 315-328.
161. Eastman J. T. Intraspecific Variation in the Pharyngeal Tooth Formulae of Some Cyprinid Fishes / J. T. Eastman, J. C. Underhill // *Copeia*. – 1973. – No. 1. – P. 45-53.
162. Elder R. L. Fish taphonomy and environmental inference in paleolimnology / R. L. Elder, G. R. Smith // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 1988. – Vol. 62. – P. 577-592.
163. Fejfar O. Late Cenozoic sequences of mammalian sites in Eurasia: an updated correlation / O. Fejfar, W. D. Heinrich, M. A. Pevzner, E. A. Vangenheim //

- Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 1997. – Vol. 133. – P. 259-288.
164. Froese R., Pauly D. (eds.). FishBase 2014 [Интернет-ресурс]. – Режим доступа: [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org).
  165. Gaubert P. Genus-level supertree of Cyprinidae (Actinopterygii: Cypriniformes), partitioned qualitative clade support and test of macroevolutionary scenarios / P. Gaubert, G. Denys, T. Obendorff // *Biological Reviews*. – 2009. – Vol. 84. – P. 653-689.
  166. Gaudant J. Contributions à la paleontology du miocène moyen continental du bassin du tage II observations sur les dents pharyngiennes de poissons cyprinides – Povoia de Santarem / J. Gaudant // *Ciências da Terra (UNL)*. – 1977. – Vol. 3. – P. 129-141.
  167. Gaudant J. Mise au point sur l'ichthyofaune miocene d'Öhningen (Baden, Allemagne) / J. Gaudant // *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, Serie D*. – 1980. – Vol. 291. – P. 1033-1036.
  168. Gaudant J. Nouvelles recherches sur les Cyprinidae (Poisson téléostéens) oligocènes des Limagnes / J. Gaudant // *Geobios*. – 1984. – No. 17, fasc. 6. – P. 659-666.
  169. Gaudant J. Sur les poissons fossils (Téléosteens, Cyprinidae) des gypses Turoliens du Fosse de Teruel: essai d'approche paleoécologique / J. Gaudant // *Estudios Geológicos. Bulletin de l'Académie Serbe des Sciences et des Arts*. – 1984. – Vol. 40. – P. 463-472.
  170. Gaudant J. A preliminary report on the Osteichthyan fish fauna from the Neogene Neogene of Sahabi, Libya / J. Gaudant. – In: Boaz N.T. (eds.). *Neogene Paleontology and Geology of Sahabi*. – New York: Alan R. Liss Inc., 1986. – P. 91-99.
  171. Gaudant J. Die Fischfauna aus dem Ober-Pannonien von Götzendorf an der Leitha, Niederösterreich / J. Gaudant // *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. – 1994. – Bd. 96A. – S. 117-131.
  172. Gaudant J. L'ichthyofaune pliocene de Willershäusen am Harz (Basse Saxe, Allemagne) – un reexamen / J. Gaudant // *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B*. – 1997. – No. 257. – 51 s.
  173. Gaudant J. The Miocene non-marine fish fauna of Central Europe: A review / J. Gaudant // *Bulletin de l'Académie Serbe des Sciences et des Arts*. – 2002. – Vol. 125. – P. 65-74.
  174. Gaudant J. Note complémentaire sur l'ichthyofaune oligocène de Seifhennersdorf (Saxe, Allemagne) et de Varnsdorf, Kundratice, Lbin, Skalice, Knežecí, etc. (Bohême, République tchèque) / J. Gaudant // *Annalen des Naturhistorischen Museums Wien*. – 2009. – Vol. 111 A. – P. 281-312.
  175. Gaudant J. Nouvelles découvertes paléo-ichthyologiques dans l'Oligo-Miocène lacustre du Sud-Oest de la Bulgarie / J. Gaudant, M. Vátev // *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, Serie D*. – 1997. – Vol. 324. – P. 855-862.



176. Gayet M. Lower vertebrates from the Early Middle Eocene Kuldana-Formation of Kohat (Pakistan): Holostei and Teleostei / M. Gayet // Contributions of the Museum of Paleontology, University Michigan. – 1987. – Vol. 27, No. 7. – P. 151-168.
177. Georgiana P. Structure and ecological assessment of fish communities from predeltaic Danube sector, between Siret River and Prut River mouth / P. Georgiana, C. Saudu, L. Oprea, G. Gheorghe, N. Patriche // Lucrări Științifice. Seria Zootehnie. – 2013. – Vol. 59. – P. 235-241.
178. Gilles A. Mitochondrial Phylogeny of the European Cyprinids: Implications for Their Systematics, Reticulate Evolution and Colonization Time / A. Gilles, G. Lecointre, E. Faure, R. Chappaz, G. Brun // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 1998. – Vol. 10, No. 1. – P. 132-143.
179. Gilles A. Partial Combination Applied to Phylogeny of European Cyprinids Using the Mitochondrial Control Region / A. Gilles, G. Lecointre, A. Miquelis, M. Loerstcher, R. Chappaz, G. Brun // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2001. – Vol. 19, No. 1. – P. 22-33.
180. Ginsburg L. Les vertebres des sables continentaux d'ages orleanien inferior (MN 3) de Mauvières à Marcilly-sir-Maulne (Indres-et-Loire), La Brosse à Meigne-le-Vicompte (Maine-et-Loire) et Chitanay (Loir-et-Cher) / L. Ginsburg, J. Cheneval, P. Janvier, D. Pouit, S. Sen // Geodiversitas. – 2000. – Vol. 22, No. 4. – P. 597-631.
181. Gosline W.A. Unbranched dorsal-fin rays and subfamily classification in the fish family Cyprinidae / W. A. Gosline // Occasional papers of the Museum of Zoology University of Michigan. – 1978. – No. 684. – P. 1-21.
182. Hibbard C. W. Techniques of collecting microvertebrate fossils / C. W. Hibbard // Contributions of the Museum of Paleontology University of Michigan. – 1949. – Vol. 8, No. 2. – P. 7-19.
183. Hosoya K. Interrelationships of the Gobioninae (Cyprinidae) / K. Hosoya. – In: T. Uyeno, R. Arai, T. Taminchi, K. Matsuura (eds.). Indo-Pacific Fish Biology. Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes. – Tokyo: Ichthyological Society of Japan, 1986. – P. 484-501.
184. Howes G. Phyletics and biogeography of the aspinine cyprinid fishes / G. Howes // Bulletin of the British Museum of Natural History. Zoology series. – 1984. – Vol. 47, No. 5. – P. 283-303.
185. Imoto J. M. Phylogeny and biogeography of highly diverged freshwater fish species (Leuciscinae, Cyprinidae, Teleostei) inferred from mitochondrial genome analysis / J. M. Imoto, K. Saitoh, T. Sasaki, T. Yonezawa, J. Adachi, Y. P. Kartavtsev, M. Miya, M. Nishida, N. Hanzawa // Gene. – 2013. – Vol. 514. – P. 112-124.
186. Jost J. Late Early Miocene lake deposits near Mauensee, central Switzerland: Fish fauna (otoliths, teeth), accompanying biota and palaeoecology / J. Jost, D. Kälin, T. Schulz-Mirbach, B. Reichenbacher // Eclogae Geologicae Helvetiae. – 2006. – Vol. 99, No. 3. – P. 309-326.

187. Ketmaier V. Molecular phylogeny of two lineages of Leuciscinae cyprinids (*Telestes* and *Scardinius*) from the peri-Mediterranean area based on cytochrome b data / V. Ketmaier, P. G. Bianco, M. Cobolli, M. Krivokapic, R. Caniglia, E. De Matthaeis // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2004. – Vol. 32. – P. 1061-1071.
188. Ketmaier V. Molecular phylogenetics, phylogeny and biogeography of roaches (*Rutilus*, Teleostei, Cyprinidae) / V. Ketmaier, P. G. Bianco, J.-D. Durand // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2008. – Vol. 49. – P. 362-367.
189. Kinkelin F. Die Schleusenkammer von Frankfurt-Niederrat und ihr Fauna / F. Kinkelin // *Bericht über die Senckenbergergische naturforschende Gesellschaft in Frankfurt am Main*. – 1883-1884. – S. 219-257.
190. Kovalchuk O.M. History of the fossil carp fishes (Teleostei, Cyprinidae) in Ukraine / O. M. Kovalchuk // *Acta zoologica cracoviensia*. – 2013. – Vol. 56, No. 1. – P. 41-51.
191. Kovalchuk O. M. Bony fishes from the Late Miocene and Pliocene strata of Popovo locality (Ukraine): taxonomic changes and their palaeoecological explanation / O. M. Kovalchuk // *Vestnik Zoologii*. – 2014. – Vol. 48, No. 2. – P. 387-393.
192. Kovalchuk O. M. Freshwater Pontian Ichthyofauna of Southern Ukraine / O. M. Kovalchuk // *Paläontologische Zeitschrift*. – 2015. – In press.
193. Kovalchuk O. M. Fish assemblage from the Sarmatian strata of Mikhailovka on Bug (Ukraine): new data on distribution and paleoecology of bony fishes in the Late Miocene of Eastern Europe / O. M. Kovalchuk, A. V. Bratishko, B. Reichenbacher // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abh.* – 2015. – In press.
194. Kovalchuk O. M. Late Miocene bony fishes from Poçești (Republic of Moldova) / O. M. Kovalchuk, V. A. Maraeskul, T. F. Obadă // *Studia Biologica*. – 2014. – Vol. 8, No. 2. – P. 149-156.
195. Krijgsman W. Magnetic polarity stratigraphy of the late Oligocene to middle Miocene mammal-bearing continental deposits in Central Anatolia (Turkey) / W. Krijgsman, C. E. Duermeijer, C. G. Langereis, H. de Bruijn, G. Saraç, P. A. M. Andriessen // *Newsletters on Stratigraphy*. – 1996. – Vol. 34, No. 1. – P. 13-30.
196. Krupp F. Rehabilitation of *Barbus lorteti* Sauvage, 1882, and comments on the validity of the generic names *Bertinius* Fang, 1943, and *Bertinichthys* Whitley, 1953 (Pisces, Cyprinidae) / F. Krupp // *Hydrobiologia*. – 1985. – Vol. 120. – P. 63-68.
197. Lepiksaar J. Introduction to osteology of fishes for paleozoologists / J. Lepiksaar. – Göteborg, 1994. – 96 p.
198. Levi A. Historical biogeography of European leuciscins (Cyprinidae): evaluating the Lago Mare dispersal hypothesis / A. Levi, I. Doadrio, V. C. Almada // *Journal of Biogeography*. – 2009. – Vol. 36. – P. 55-65.

199. Liu H. A new fossil cyprinid fish from Maoming, Kwangdong / H. Liu // *Vertebrata Palasiatica*. – 1957. – Vol. 1. – P. 151-153.
200. Liu H. Pliocene fishes from the Yunshe Basin, Shansi / H. Liu, T. Su // *Vertebrata Palasiatica*. – 1962. – Vol. 3. – P. 1-25.
201. Liu H. Sequence variations in the mitochondrial DNA control region and their implications for the phylogeny of the Cypriniformes / H. Liu, Ch. Sh. Tzeng, H. Y. Teng // *Canadian Journal of Zoology*. – 2002. – Vol. 80. – P. 569-581.
202. Logez M. A continental-scale analysis of fish assemblage functional structure in European rivers / M. Logez, P. Bady, A. Melcher, A. Pont // *Ecography*. – 2013. – Vol. 36. – P. 80-91.
203. Lyman L. R. *Quantitative Paleozoology* / R. L. Lyman. – Cambridge: University Press, 2008. – 348 p.
204. Machordom A. Evidence of a Cenozoic Betic-Kabilian connection based on freshwater fish phylogeography (*Luciobarbus*, Cyprinidae) / A. Machordom, I. Doadrio // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2001. – Vol. 18, No. 2. – P. 252-263.
205. Machordom A. Evolutionary history and speciation modes in the cyprinid genus *Barbus* / A. Machordom, I. Doadrio // *Proceedings of the Royal Society of London*. – 2001. – Vol. 268. – P. 1297-1306.
206. McKenna M. C. Collecting small fossils by washing and screening / M. C. McKenna // *Curator*. – 1962. – Vol. 5, No. 3. – P. 221-235.
207. Meffe G. K. The influence of habitat structure on fish assemblage composition in southeastern blackwater streams / G. K. Meffe, A. L. Sheldon // *The American Midland Naturalist*. – 1988. – Vol. 120. – P. 225-240.
208. Mein P. Les Formations continentales de Neogene superieur des Valles du Jucar et du Cabriel au ne d'Albacete (Espagne) / P. Mein, E. Moissenet, G. Truc // *Biostratigraphie et environnement. Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*. – 1978. – Vol. 72. – P. 99-148.
209. Menzel H. Otolithen aus dem Tertiär der Türkei (Känozoikum und Braunkohle der Türkei) / H. Menzel, J. D. Becker-Platen // *Geologisches Jahrbuch*. – 1981. – Bd. 42. – S. 5-91.
210. Meyer H. v. Fossile Fische aus dem Tertiärthon von von Unter-Kirchberg an der Iller / H. v. Meyer // *Palaeontographica*. – 1852. – Bd. 213. – S. 85-113.
211. Miranda R. Guia de identificacion de restos oseos ciprinidos / R. Miranda, C. Escala // *Publicaciones Biologia de la Universidad de Navarra. Serie Zoologica*. – 2002. – Vol. 28. – P. 211-240.
212. Miranda R. Morphometrical comparison of cleithra, opercular and pharyngeal bones of autochthonous Leuciscinae (Cyprinidae) of Spain / R. Miranda, C. Escala // *Folia Zoologica*. – 2005. – Vol. 54, No. 1-2. – P. 173-188.
213. Münster G. Beschreibung eininger fossilen Fischzähne aus dem Tertiär-Becken von Wien / G. Münster // *Beiträge zur Petrefaktenkunde*. – 1842. – Bd. 5. – S. 65-69.

214. Myers G. S. Trends in the evolution of teleostean fishes / G.S. Myers // *Stanford Ichthyological Bulletin*. – 1958. – Vol. 7, No. 3. – P. 27-30.
215. Nelson J.S. *Fishes of the World* / J. S. Nelson. – New York: John Wiley and Sons Inc., 2006. – 601 p.
216. Nesin V. A. Lower Pliocene rodents of Ukraine and problems of Pontian biostratigraphy / V. A. Nesin // *Acta zoologica cracoviensia*. – 1995. – Vol. 39, No. 1. – P. 395-399.
217. Nesin V. A. Late Miocene and Pliocene small mammal faunas (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) of Southeastern Europe / V. A. Nesin, A. Nadachowski // *Acta zoologica cracoviensia*. – 2001. – Vol. 44, No. 2. – P. 107-135.
218. Nowak M. Review of the current status of systematics of gudgeons (Gobioninae, Cyprinidae) / M. Nowak, J. Koščo, W. Popek // *AACL Bioflux*. – 2008. – No. 1. – P. 27-38.
219. Obrhelová N. Cyprinoidei (Pisces) aus dem Hangenden des miozänen Braunkohleflözes Nordböhmens / N. Obrhelová // *Palaeontographica*. – 1967. – Bd. 126 A. – S. 141-179.
220. Obrhelová N. Die Karpfenfische im tschechoslowakischen Süßwassertertiär / N. Obrhelová // *Časopis pro mineralogii a geologii*. – 1968. – Vol. 14, No. 1. – P. 39-52.
221. Obrhelová N. Süßwasser-Ichthyofauna im Tertiär der ČSSR / N. Obrhelová // *Časopis pro mineralogii a geologii*. – 1979. – Vol. 24, No. 2. – P. 135-145.
222. Otero O. The oldest-known cyprinid fish of the Afro-Arabic plate, and its paleobiogeographical implications / O. Otero // *Journal of Vertebrate Paleontology*. – 2001. – Vol. 21, No. 2. – P. 386-388.
223. Papp A. Vösendorf, ein Lebensbild aus dem Pannon des Wiener Beckens / A. Papp, E. Thenius // *Mitteilungen der Geologischen Gesellschaft Wien*. – 1954. – Bd. 46. – 109 s.
224. Perea S. Phylogenetic relationships and biogeographical patterns in Circum-Mediterranean subfamily Leuciscinae (Teleostei, Cyprinidae) / S. Perea, M. Böhme, P. Zupančič, J. Freyhof, R. Šanda, M. Özuluğ, A. Abdoli, I. Doadrio // *BMC Evolutionary Biology*. – 2010. – Vol. 10, Is. 265. – P. 1-27.
225. Poff N. L. The natural flow regime / N. L. Poff, J. D. Allan, M. B. Bain, J. R. Karr, K. L. Prestegard, B. D. Richter, R. E. Sparks, J. C. Stromberg // *BioScience*. – 1997. – Vol. 47. – P. 769-784.
226. Pusey B. J. Spatial and temporal variation in fish assemblage structure in the Mary River, south-east Queensland: the influence of habitat structure / B. J. Pusey, A. H. Arthington, M. G. Read // *Environmental Biology of Fishes*. – 1993. – Vol. 37. – P. 355-380.
227. Pusey B. J. Species richness and spatial variation in fish assemblage structure in two rivers of the Wet Tropics of Northern Queensland, Australia / B. J. Pusey, A. H. Arthington, M. G. Read // *Environmental Biology of Fishes*. – 1995. – Vol. 42. – P. 181-199.

228. Radu V. Atlas for the identification of bony fish bones from archaeological sites / V. Radu. – București: Contrast, 2005. – 80 p.
229. Rainboth W. J. Cyprinids of South-East Asia / W. J. Rainboth. – In: I. J. Winfield, J. S. Nelson (eds.). *Cyprinid fishes: systematics, biology and exploitation*. – London: Chapman and Hill, 1991. – P. 156-211.
230. Reichenbacher B. Die Fischfauna der Kirchberger Schichten (Unter-Miozän) an der Typlokalität Illerkirchberg bei Ulm / B. Reichenbacher // *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B*. – 1988. – No. 139. – 53 s.
231. Reichenbacher B. Late Miocene stratigraphy, palaeoecology and palaeogeography of the Tabriz Basin (NW Iran, Eastern Paratethys) / B. Reichenbacher, H. Alimohammadian, J. Sabouri, E. Haghfarshi, M. Faridi, S. Abbasi, R. Matzke-Karasz, M. G. Fellin, G. Carnevale, W. Schiller, D. Vasilyan, S. Scharrer // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2011. – Vol. 311. – P. 1-18.
232. Rekovets L. Vertebrates from the Middle Pleistocene locality Lysa Gora in Ukraine / L. Rekovets, S. Čermák, O. Kovalchuk, V. Prisyazhniuk, D. Nowakowski // *Quaternary International*. – 2014. – Vol. 326-327. – P. 481-491.
233. Reyjol Y. Patterns in species richness and endemism of European freshwater fish / Y. Reyjol, B. Hugueny, D. Pont, P.G. Bianco, U. Beier, N. Caiola, F. Cassals, I. Cowx, A. Economou, T. Ferreira, G. Haidvogel, R. Noble, A. de Sostoa, Th. Vigneron, T. Virbickas // *Global Ecology and Biogeography*. – 2007. – Vol. 16. – P. 65-75.
234. Reymont R. A. Introduction to quantitative paleoecology / R. A. Reymont. – Amsterdam, London, New York: Elsevier Publishing Company, 1971. – 226 p.
235. Rückert-Ülkümen N. Die Fossilführung des kontinentalen Neogens (Ober-Miozän / Unter-Pliozän) von Develiköy (Manisa, Türkei) / N. Rückert-Ülkümen, M. Böhme, B. Reichenbacher, K. Heissig, W. Witt, B. Bassler // *Mitteilungen Bayerische Staatssammlung Paläontologie historische Geologie*. – 2002. – Vol. 42. – P. 51-74.
236. Rückert-Ülkümen N. Biostratigraphy of the Paratethyan Neogene at Yalova (Izmit-Province, NW-Turkey) / N. Rückert-Ülkümen, Th. Kowalke, R. Matzke-Karasz, W. Witt, E. Yiğitbaş // *Newsletters on Stratigraphy*. – 2006. – Vol. 42, No. 1. – P. 43-68.
237. Rückert-Ülkümen N. Pharyngeal teeth, Lateral Ethmoids, and Jaw Teeth of Fishes and Additional Fossils From the Late Miocene (Late Khersonian / Early Maeotian) of Eastern Paratethys (Yalova, Near Istanbul, Turkey) / N. Rückert-Ülkümen, E. Yiğitbaş // *Turkish Journal of Earth Sciences*. – 2007. – Vol. 16. – P. 211-224.
238. Rutte E. Schlundzähne von Süßwasserfischen / E. Rutte // *Palaeontographica*. – 1968. – Bd. 120, H. 4-6. – S. 165-212.

239. Rutte E. Cypriniden Schlundzähne (Pisces) aus dem Känozoikum der Türkei / E. Rutte, D. Becker-Platen // *Newsletters on Stratigraphy*. – 1980. – Vol. 8, No. 3. – P. 191-222.
240. Rylkova K. Phylogeny and biogeographic history of the cyprinid fish genus *Carassius* (Teleostei: Cyprinidae) with focus on natural and anthropogenic arrivals in Europe / K. Rylkova, L. Kalous, J. Bohlen, D. K. Lamatsch, M. Petrtyl // *Aquaculture*. – 2013. – Vol. 380-383. – P. 13-20.
241. Rzebik-Kowalska B. Erinaceomorpha and Soricomorpha (Insectivora, Mammalia) from the Late Miocene of Ukraine / B. Rzebik-Kowalska, V. A. Nesin. – Kraków, 2010. – 61 p.
242. Sanjur O. I. Evolutionary and biogeographical patterns within Iberian populations of the genus *Squalius* inferred from molecular data / O. I. Sanjur, I. A. Carmona, I. Doadrio // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2003. – Vol. 29. – P. 20-30.
243. Schlosser I. J. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream / I. J. Schlosser // *Ecological Monographs*. – 1982. – Vol. 52. – P. 395-414.
244. Schultz O. Fish remains from the Lower Pannonian (Upper Miocene) of Mataschen, Styria (Austria) / O. Schultz // *Joannea Geologie und Paläontologie*. – 2004. – Vol. 5. – P. 231-256.
245. Schulz-Mirbach T. Reconstruction of Oligocene and Neogene freshwater fish faunas – an actualistic study on cypriniform otoliths / T. Schulz-Mirbach, B. Reichenbacher // *Acta Palaeontologica Polonica*. – 2006. – Vol. 51, No. 2. – P. 283-304.
246. Shannon C. E. The mathematical theory of communication / C. E. Shannon, W. Weaver. – Urbana: University Illinois press, 1949. – 117 p.
247. Sickenberg O. Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogen-Stratigraphie / O. Sickenberg // *Geologisches Jahrbuch Reihe B*. – 1975. – Vol. 15. – P. 1-167.
248. Sinitza M. V. A new small mammal fauna from the Lower Turolian (MN 11) of the Southern Ukraine / M.V. Sinitza // *Materialele simpozionului jubiliar internațional “Mediul și dezvoltarea durabilă”*. – Chișinău: Labirint, 2008. – P. 181-182.
249. Sterba G. Süßwasserfische aus aller Welt / G. Sterba. – Leipzig: Urania-Verlag, 1971. – 350 s.
250. Szpak P. Fish Bone Chemistry and Ultrastructure: Implications for Taphonomy and Stable Isotope Analysis / P. Szpak // *Journal of Archaeological Science*. – 2011. – doi: 10.016/j.jas.2011.07.022.
251. Tang K.L. Phylogeny of gudgeons (Teleostei: Cyprinidae: Gobioninae) / K. L. Tang, M. K. Agnew, W.-J. Chen, M. V. Hirt, M. E. Raley, T. Sado, L. M. Schneider, L. Yang, H. L. Bart, S. He, H. Liu, M. Miya, K. Saitoh, A. M. Simons, R. M. Wood, R. L. Mayden // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2011. – Vol. 61. – P. 103-124.

252. Tarkan A. S. Use of bone and otolith measures for size-estimation of fish in predator-prey studies / A. S. Tarkan, Ç. G. Gaygusuz, Ö. Gaygusuz, H. Acipinar // *Folia Zoologica*. – 2007. – Vol. 56, No. 3. – P. 328-336.
253. Tichij M. Fische aus dem Paläolithikum um der Krim / M. Tichij // *Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода*. – 1929. – № 1. – С. 43-48.
254. Tobien H. Die jungtertiäre Fossilgrabungsstätte Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland). Ein Statusbericht / H. Tobien // *Carolina*. – 1986. – Bd. 44. – S. 9-34.
255. Weiler W. Pisces / W. Weiler. – In: Stromer E. Wirbeltiere im Obermiozänen Flinz Münchens // *Abhandlungen der Bayerische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*. – 1928. – Bd. 32, No. 1. – S. 48-53.
256. Wildhalm J. Die fossilen Vogelknochen der Odessaer-Steppen-Kalksteinbrüche an der Neuen Slobodka bei Odessa / J. Wildhalm // *Записки Новороссийского общества естествоиспытателей*. – 1886. – Т. 10. – С. 3-9.
257. Woodburne M. O. Advances in the Geology and Stratigraphy at Höwenegg, Southwestern Germany. – In: Bernor R. L., Fahlbusch V., Mittmann H. W. *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas* / M. O. Woodburne, G. Theobald, R. L. Bernor, C. C. Swisher, H. König, H. Tobien. – 1996. – P. 106-123.
258. Yang J. The phylogenetic relationships of the Gobioninae (Teleostei: Cyprinidae) inferred from mitochondrial cytochrome b gene sequences / J. Yang, J. Freyhof, K. Witte, H. Liu // *Hydrobiologia*. – 2006. – Vol. 553. – P. 255-266.
259. Zardoya R. Molecular Evidence on the Evolutionary and Biogeographical Patterns of European Cyprinids / R. Zardoya, I. Doadrio // *Journal of Molecular Evolution*. – 1999. – Vol. 49. – P. 227-237.
260. Zohar I. The living and dead: How do taphonomic processes modify relative abundance and skeletal completeness of freshwater fishes / I. Zohar, M. Belmaker, D. Nadel, S. Gafny, M. Goren, I. Hershkovitz, T. Dayan // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2008. – Vol. 258. – P. 292-316.

# ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ТАБЛИЦЫ

## Таблица I

### *Leuciscus* sp. 1

Рис. 1 – Изолированный глоточный зуб, № 33/1197, Михайловка на Буге 2.

Рис. 2 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3066, Третья Круча.

Рис. 3 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3352, Новоелизаветовка 3.

Рис. 4 – Изолированный глоточный зуб, № 41/4975, Егоровка 1.

### *Leuciscus* sp. 2

Рис. 5 – Изолированный глоточный зуб, № 41/2888, Фрунзовка 2.

Рис. 6 – Изолированный глоточный зуб, № 41/4945, Палиево.

Рис. 7 – Изолированный глоточный зуб, № 41/4947, Отрадово.

Рис. 8 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1970, Кубанка 2.

Рис. 9 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1963, Третья Круча.

Рис. 10 – Изолированный глоточный зуб, № 29/2510, Васильевка 1.

Рис. 11 – Изолированный глоточный зуб, № 41/5238, Егоровка 2.

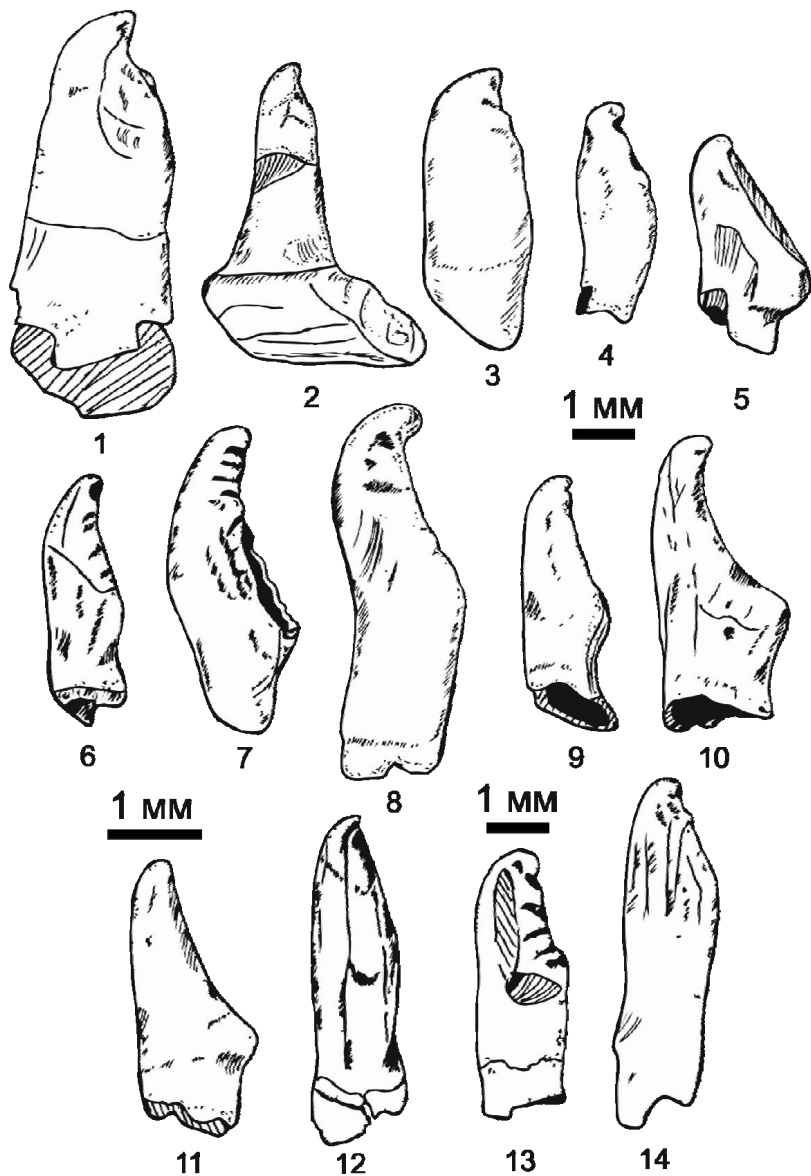
### *Leuciscus* sp. 3

Рис. 12 – Изолированный глоточный зуб, № 29/3092, Попово 3.

Рис. 13 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3055, Фрунзовка 2.

Рис. 14 – Изолированный глоточный зуб, № 29/415, Лысая Гора 2.





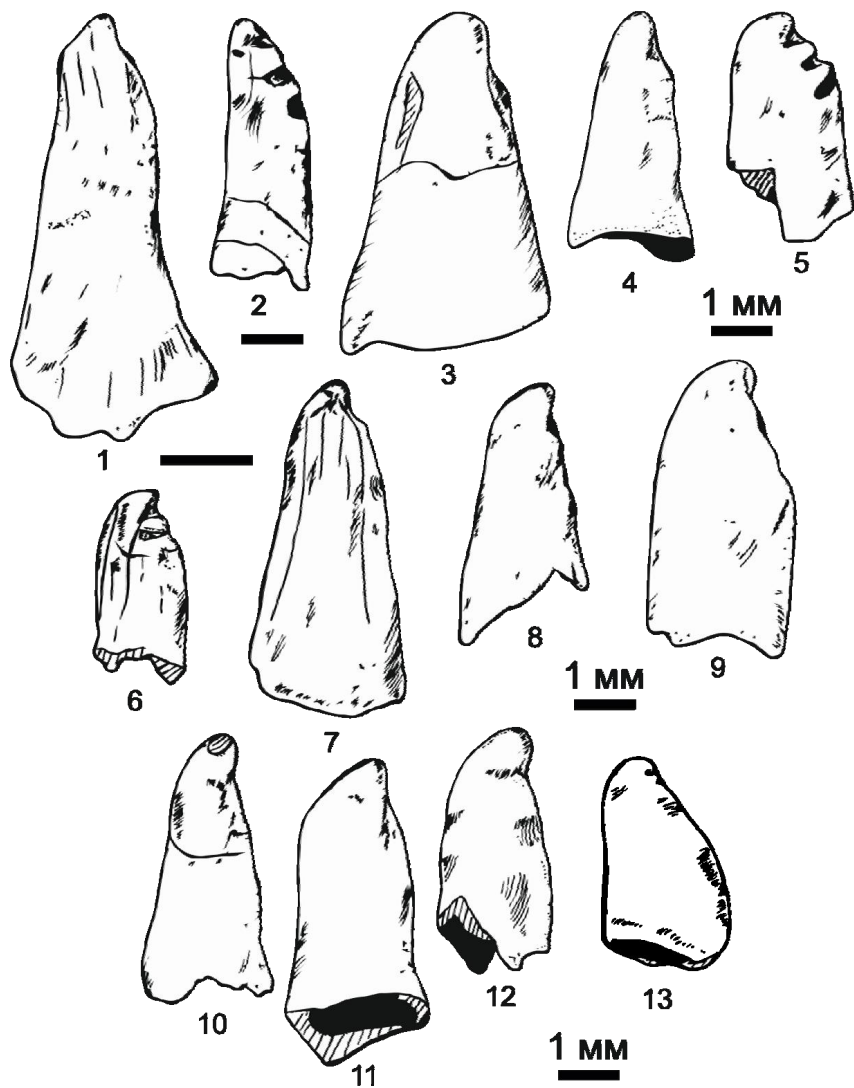
## Таблица II

### *Squalius cf. cephalus* (Linnaeus, 1758)

- Рис. 1 – Изолированный глоточный зуб, № 29/3094, Попово 3.  
Рис. 2 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3053, Фрунзовка 2.  
Рис. 3 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1913, Палиево.  
Рис. 4 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1978, Кубанка 2.  
Рис. 5 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3067, Третья Круча.  
Рис. 6 – Изолированный глоточный зуб, № 29/2519, Васильевка 1.  
Рис. 7 – Изолированный глоточный зуб, № 29/2655, Верхняя Криница 2.  
Рис. 8 – Изолированный глоточный зуб, № 41/5000, Егоровка 2.  
Рис. 9 – Изолированный глоточный зуб, № 41/4954, Егоровка 1.

### *Idus aff. idus* (Linnaeus, 1758)

- Рис. 10 – Изолированный глоточный зуб, экз. № 41/4948, Новоелизаветовка 2.  
Рис. 11 – Изолированный глоточный зуб, № 41/5405, Новоелизаветовка 3.  
Рис. 12 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3225, Протопоповка 3.  
Рис. 13 – Изолированный глоточный зуб, № 41/2686, Виноградовка 1.



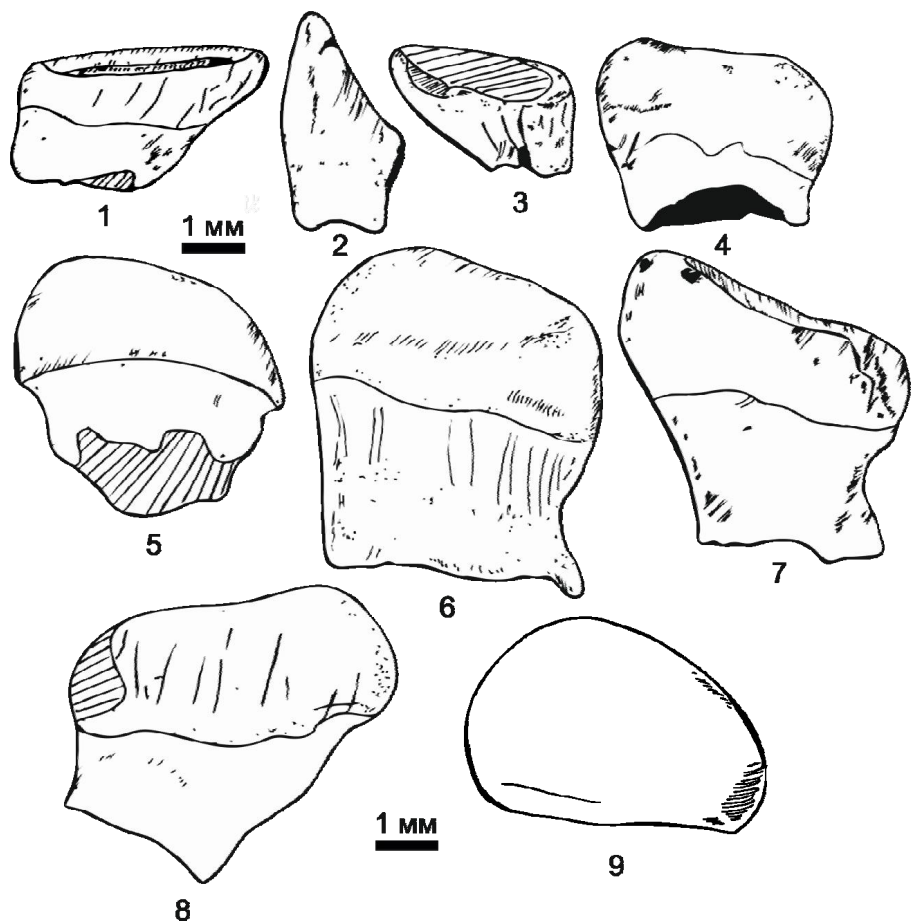
### Таблица III

#### *Rutilus cf. rutilus* (Linnaeus, 1758)

- Рис. 1 – Изолований глотковый зуб, экз. № 29/441, Лысая Гора 2.  
Рис. 2 – Изолований глотковый зуб, экз. № 38/2048, Новоукраинка 2.  
Рис. 3 – Изолований глотковый зуб, экз. № 41/3226, Протопоповка 3.

#### *Rutilus frisii* (Nordmann, 1840)

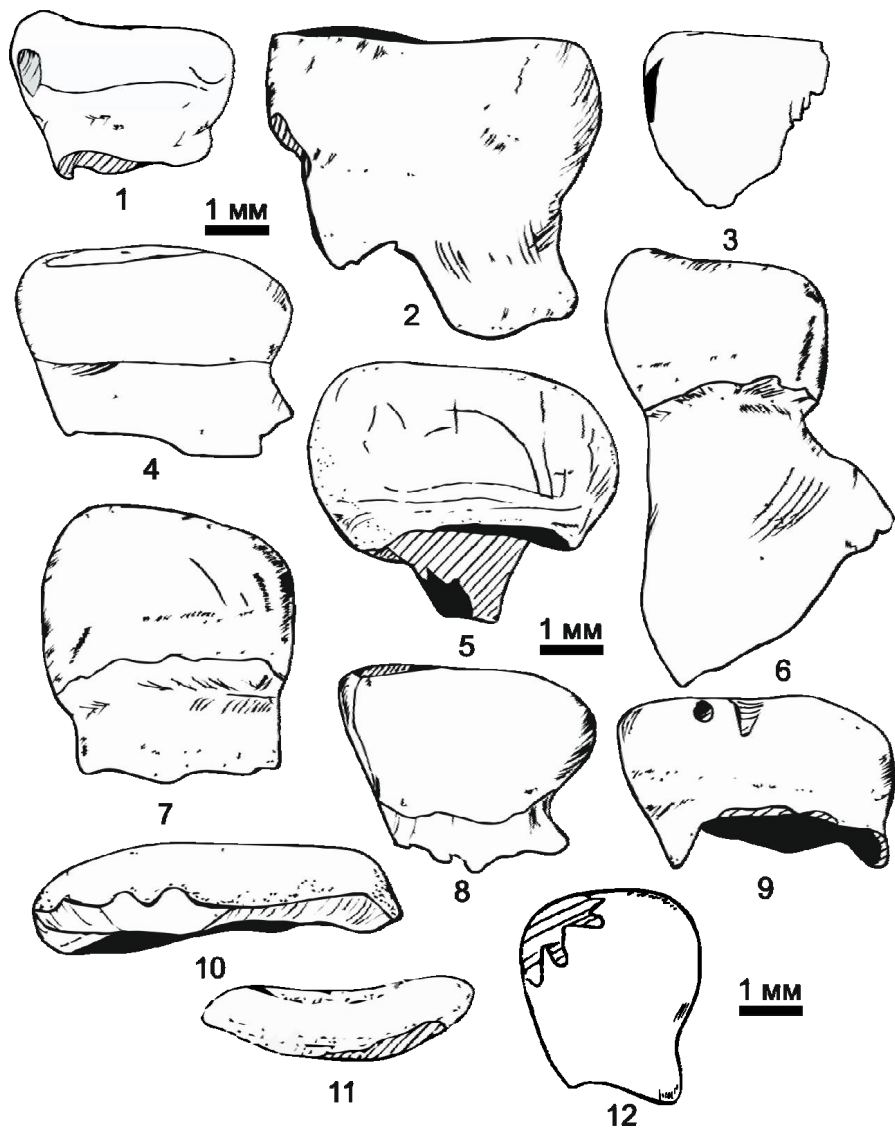
- Рис. 4 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3137, Попово 3.  
Рис. 5 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1905, Палиево.  
Рис. 6 – Изолированный глоточный зуб, № 41/4950, Новоелизаветовка 2.  
Рис. 7 – Изолированный глоточный зуб, № 41/5028, Егоровка 2.  
Рис. 8 – Изолированный глоточный зуб, № 38/1874, Новоукраинка 1.  
Рис. 9 – Изолированный глоточный зуб, № 41/2697, Виноградовка 1.



#### Таблица IV

##### *Rutilus cf. frisii* (Nordmann, 1840)

- Рис. 1 – Изолированный глоточный зуб, № 33/859, Михайловка на Буге 1.  
Рис. 2 – Изолированный глоточный зуб, № 29/3237, Попово 3.  
Рис. 3 – Изолированный глоточный зуб, № 33/1204, Михайловка на Буге 2.  
Рис. 4 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1861, Отрадово.  
Рис. 5 – Изолированный глоточный зуб, № 29/431, Лысая Гора 2.  
Рис. 6 – Изолированный глоточный зуб, № 45/5623, Черевичное 3.  
Рис. 7 – Изолированный глоточный зуб, № 29/2529, Васильевка 1.  
Рис. 8 – Изолированный глоточный зуб, № 29/2686, Верхняя Криница 2.  
Рис. 9 – Изолированный глоточный зуб, № 41/5019, Егоровка 2.  
Рис. 10 – Изолированный глоточный зуб, № 33/499, Андреевка.  
Рис. 11 – Изолированный глоточный зуб, № 41/2343, Лектостратотип понта.  
Рис. 12 – Изолированный глоточный зуб, № 41/2694, Виноградовка 1.



## Таблица V

### *Rutilus robustus* Kovalchuk, 2014

Рис. 1 – Голотип, правая V жаберная дуга (ceratobranchiale dext.), № Prz 10-1/12, Приозерное (Республика Молдова).

Рис. 2 – Голотип, V жаберная дуга (ceratobranchiale dext.), № Prz 10-1/12, Приозерное (Республика Молдова).

Рис. 3 – Паратип, фрагмент V жаберной дуги (ceratobranchiale dext.), № 41/2342, Лектостратотип понта.

Рис. 4 – Паратип, фрагмент V жаберной дуги (ceratobranchiale dext.), № 41/2342, Лектостратотип понта.

### *Rutilus* sp.

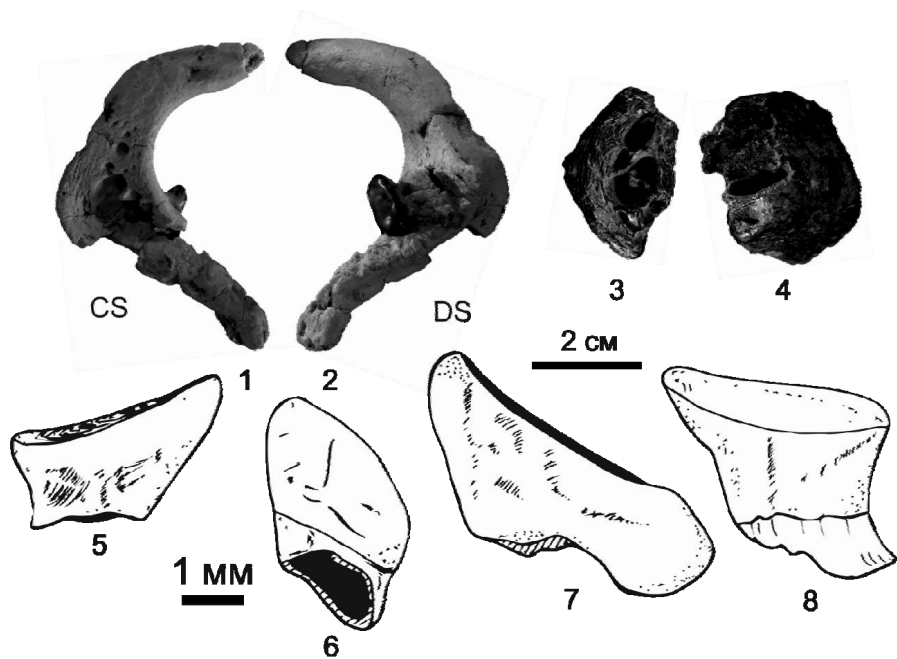
Рис. 5 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3045, Фрунзовка 2.

Рис. 6 – Изолированный глоточный зуб, № 29/533, Лысая Гора 2.

Рис. 7 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3356, Новоелизаветовка 3.

Рис. 8 – Изолированный глоточный зуб, № 41/4962, Егоровка 1.





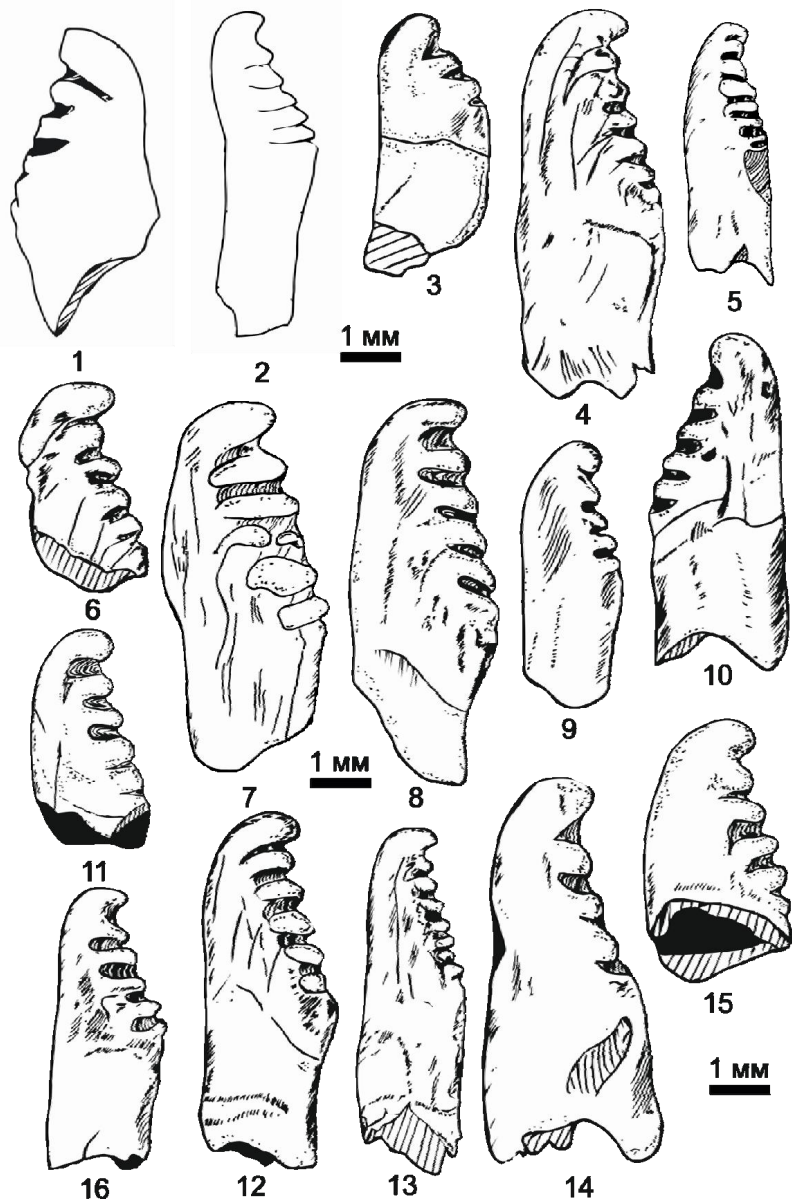
## Таблица VI

### *Scardinius haueri* (Münster, 1842)

- Рис. 1 – Изолированный глоточный зуб, № 33/918, Михайловка на Буге 1.  
Рис. 2 – Изолированный глоточный зуб, № 33/1253, Михайловка на Буге 2.  
Рис. 3 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1874, Отрадово.

### *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758)

- Рис. 4 – Изолированный глоточный зуб, № 29/3270, Попово 3.  
Рис. 5 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3021, Фрунзовка 2.  
Рис. 6 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1928, Палиево.  
Рис. 7 – Изолированный глоточный зуб, № 29/446, Лысая Гора 2.  
Рис. 8 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1990, Кубанка 2.  
Рис. 9 – Изолированный глоточный зуб, № 41/5386, Новоелизаветовка 2.  
Рис. 10 – Изолированный глоточный зуб, № 45/5636, Черевичное 3.  
Рис. 11 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3069, Третья Круча.  
Рис. 12 – Изолированный глоточный зуб, № 29/2532, Васильевка 1.  
Рис. 13 – Изолированный глоточный зуб, № 29/2737, Верхняя Криница 2.  
Рис. 14 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3356, Новоелизаветовка 3.  
Рис. 15 – Изолированный глоточный зуб, № 41/4954, Егоровка 1.  
Рис. 16 – Изолированный глоточный зуб, № 38/1875, Новоукраинка 1.



## Таблица VII

### *Scardinius cf. erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758)

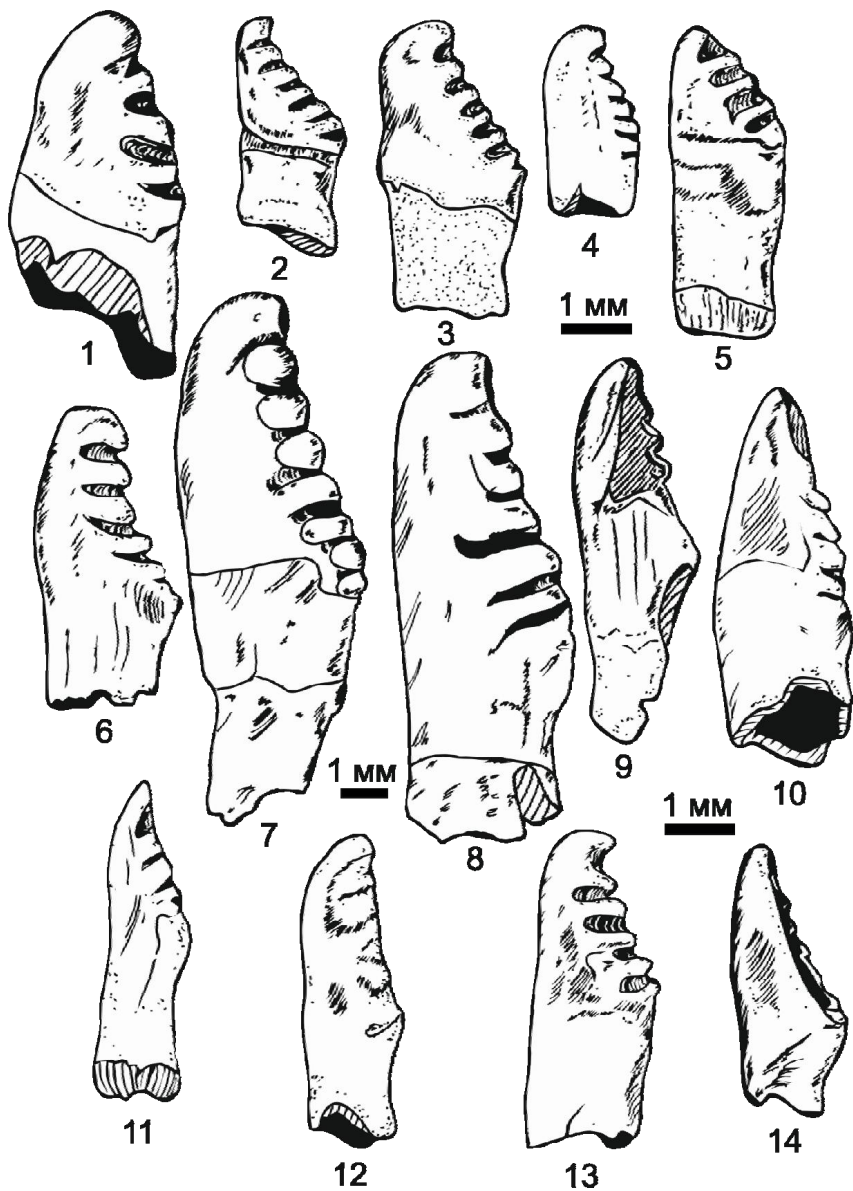
- Рис. 1 – Изолированный глоточный зуб, № 45/5615, Черевичное 3.  
Рис. 2 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3227, Протопоповка 3.  
Рис. 3 – Изолированный глоточный зуб, № 41/5033, Егоровка 2.  
Рис. 4 – Изолированный глоточный зуб, № 33/501, Андреевка.  
Рис. 5 – Изолированный глоточный зуб, № 41/2832, Ореховка.  
Рис. 6 – Изолированный глоточный зуб, № 41/2703, Виноградовка 1.

### *Scardinius ponticus* Kovalchuk, 2014

- Рис. 7 – Голотип, правый глоточный зуб, № 41/2358, Лектостратотип понта.  
Рис. 8 – Паратип, глоточный зуб, № 41/2359, Лектостратотип понта.

### *Scardinius* sp.

- Рис. 9 – Изолированный глоточный зуб, № 29/3654, Попово 3.  
Рис. 10 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3052, Фрунзовка 2.  
Рис. 11 – Изолированный глоточный зуб, № 29/532, Лысая Гора 2.  
Рис. 12 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1966, Кубанка 2.  
Рис. 13 – Изолированный глоточный зуб, № 38/1896, Новоукраинка 1.  
Рис. 14 – Изолированный глоточный зуб, № 41/2314, Лектостратотип понта.



## Таблица VIII

### *Chondrostoma* sp.

Рис. 1 – Изолированный глоточный зуб, № 29/3658, Попово 3.

Рис. 2 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1908, Палиево.

Рис. 3 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1862, Отрадово.

Рис. 4 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1974, Кубанка 2.

Рис. 5 – Изолированный глоточный зуб, № 29/3016, Верхняя Криница 2.

Рис. 6 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3371, Новоелизаветовка 3.

Рис. 7 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3233, Протопоповка 3.

Рис. 8 – Изолированный глоточный зуб, № 38/1904, Новоукраинка 1.

Рис. 9 – Изолированный глоточный зуб, № 41/2410, Лектостратотип понта.

### *Aspius* sp.

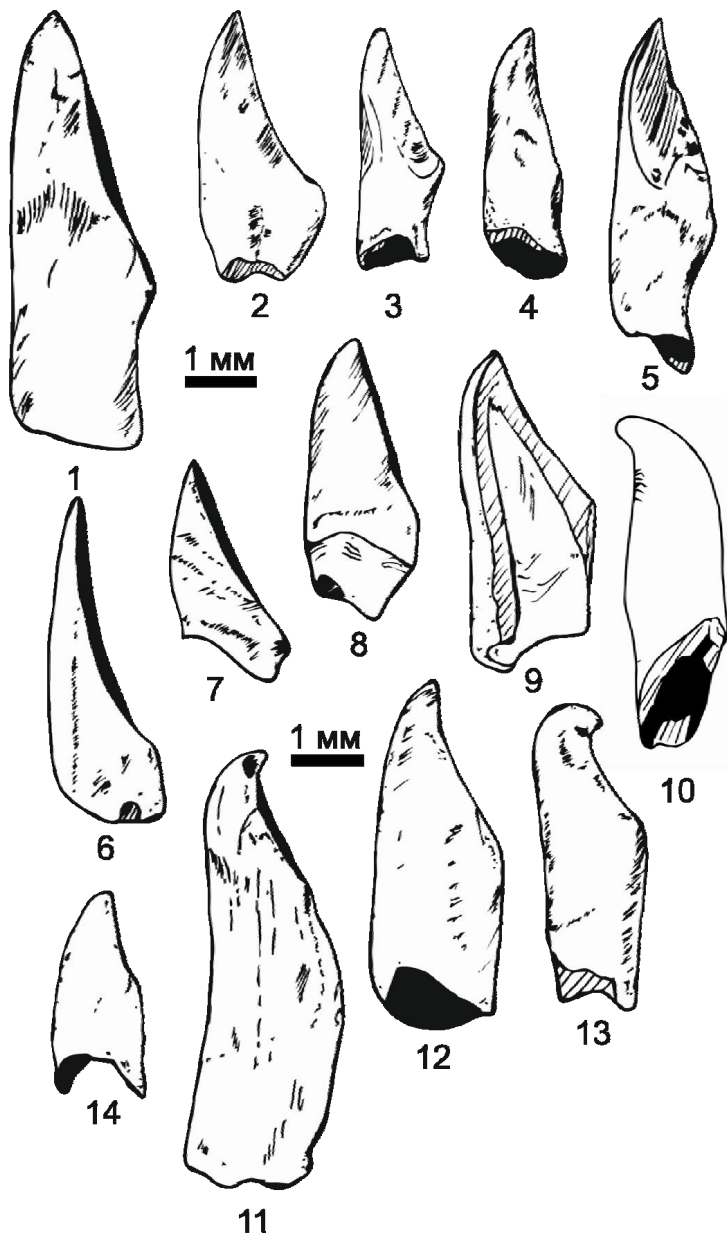
Рис. 10 – Изолированный глоточный зуб, № 33/910, Михайловка на Буге 1.

Рис. 11 – Изолированный глоточный зуб, № 29/3661, Попово 3.

Рис. 12 – Изолированный глоточный зуб, № 41/5364, Новоелизаветовка 2.

Рис. 13 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1753, Егоровка 2.

Рис. 14 – Изолированный глоточный зуб, № 33/503, Андреевка.



## Таблица IX

### *Alburnus cf. alburnus* (Linnaeus, 1758)

Рис. 1 – Глоточная кость, № 45/5664, Черевичное 3.

### *Abramis* sp.

Рис. 2 – Глоточная кость, № 29/3666, Попово 3.

Рис. 3 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1896, Палиево.

Рис. 4 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1856, Отрадово

Рис. 5 – Изолированный глоточный зуб, № 29/547, Лысая Гора 2.

Рис. 6 – Изолированный глоточный зуб, № 41/5380, Новоелизаветовка 2.

Рис. 7 – Изолированный глоточный зуб, № 45/5651, Черевичное 3.

Рис. 8 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3073, Третья Круча.

Рис. 9 – Изолированный глоточный зуб, № 29/2511, Васильевка 1.

Рис. 10 – Изолированный глоточный зуб, № 29/3017, Верхняя Криница 2.

Рис. 11 – Изолированный глоточный зуб, № 41/5376, Новоелизаветовка 3.

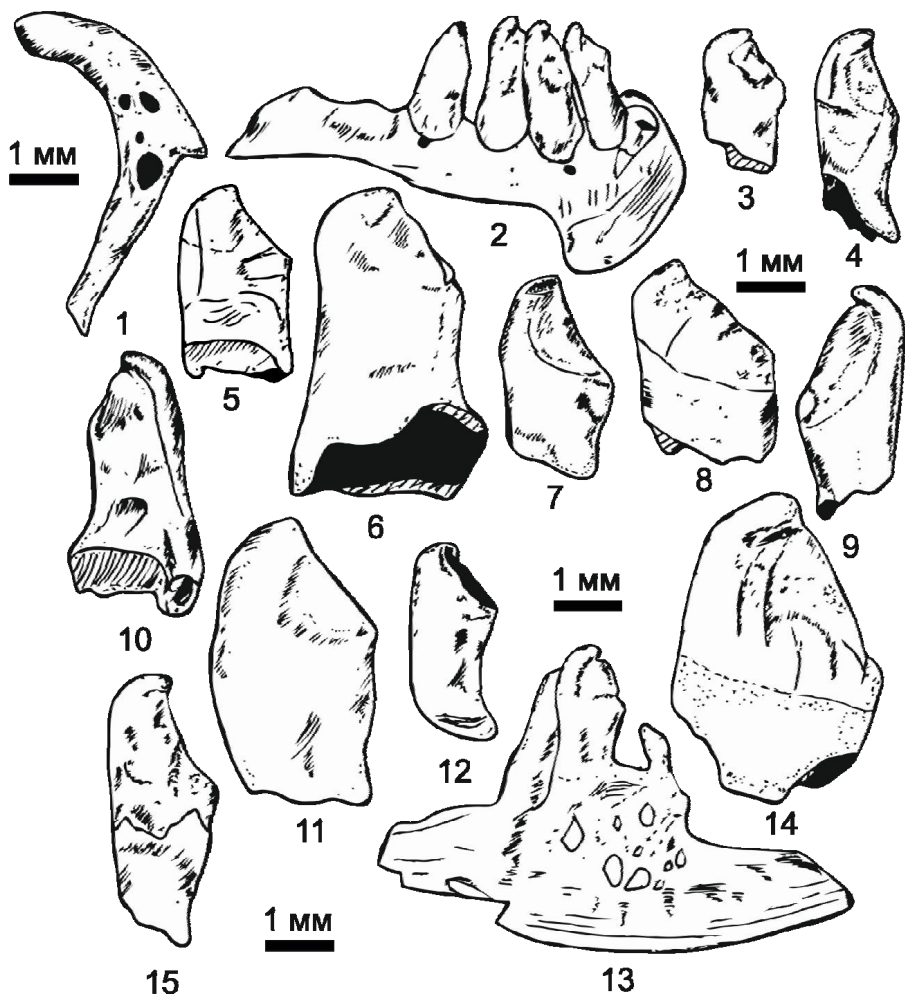
Рис. 12 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3231, Протопоповка 3.

Рис. 13 – Фрагмент глоточной кости, № 41/1770, Егоровка 2.

Рис. 14 – Изолированный глоточный зуб, № 41/2834, Ореховка.

Рис. 15 – Изолированный глоточный зуб, № 41/2420, Лектостратотип понта.





## Таблица X

### *Blicca* sp.

Рис. 1 – Изолированный глоточный зуб, № 29/3670, Попово 3.

Рис. 2 – Изолированный глоточный зуб, № 41/2413, Лектостратотип понта.

Рис. 3 – Изолированный глоточный зуб, № 41/2707, Виноградовка 1.

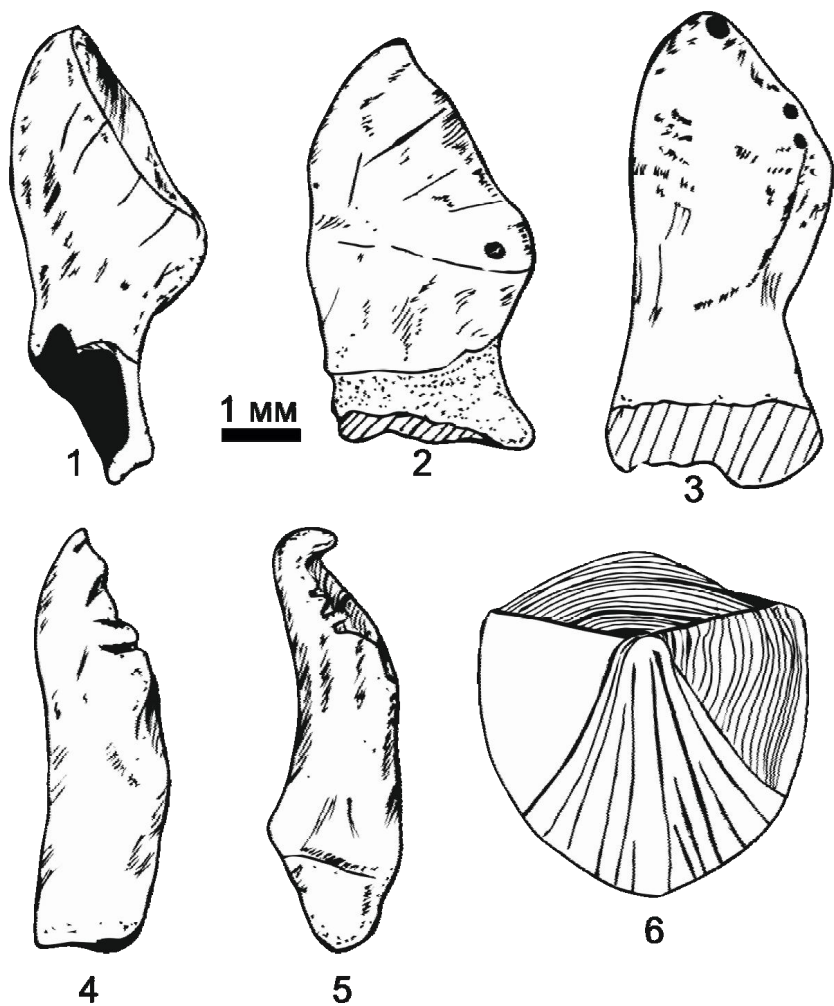
### *Pelecus* sp.

Рис. 4 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3062, Фрунзовка 2.

Рис. 5 – Изолированный глоточный зуб, № 38/1908, Новоукраинка 1.

### *Gobio* sp.

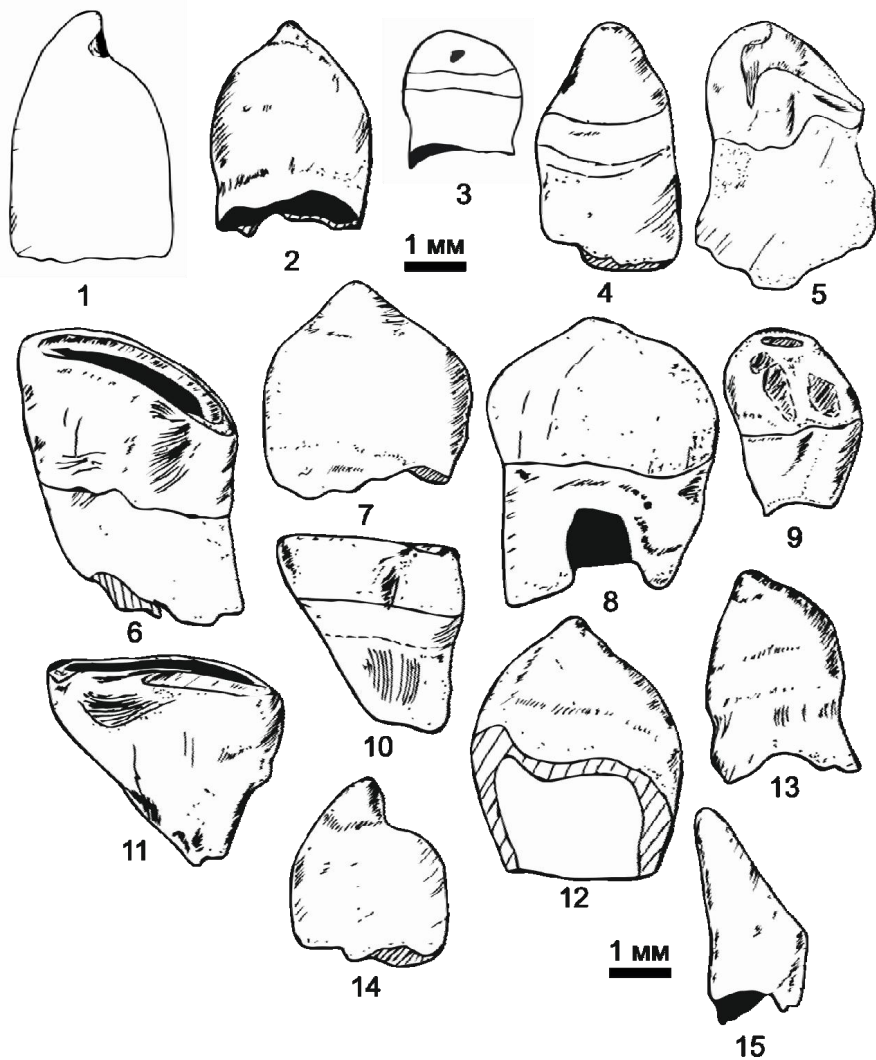
Рис. 6 – Фрагмент чешуйной пластинки, № 29/2656, Верхняя Криница 2.



## Таблица XI

### *Luciobarbus* sp.

- Рис. 1 – Изолированный глоточный зуб, № 33/1070, Михайловка на Буге 1.  
Рис. 2 – Изолированный глоточный зуб, № 29/3675, Попово 3.  
Рис. 3 – Изолированный глоточный зуб, № 33/1397, Михайловка на Буге 2.  
Рис. 4 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3061, Фрунзовка 2.  
Рис. 5 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1920, Палиево.  
Рис. 6 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1873, Отрадово.  
Рис. 7 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1973, Кубанка 2.  
Рис. 8 – Изолированный глоточный зуб, № 41/5373, Новоелизаветовка 2.  
Рис. 9 – Изолированный глоточный зуб, № 45/5656, Черевичное 3.  
Рис. 10 – Изолированный глоточный зуб, № 38/2050, Новоукраинка 2.  
Рис. 11 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1961, Третья Круча.  
Рис. 12 – Изолированный глоточный зуб, № 29/2513, Васильевка 1.  
Рис. 13 – Изолированный глоточный зуб, № 29/3021, Верхняя Криница 2.  
Рис. 14 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3238, Протопоповка 3.  
Рис. 15 – Изолированный глоточный зуб, № 41/4964, Егоровка 1.



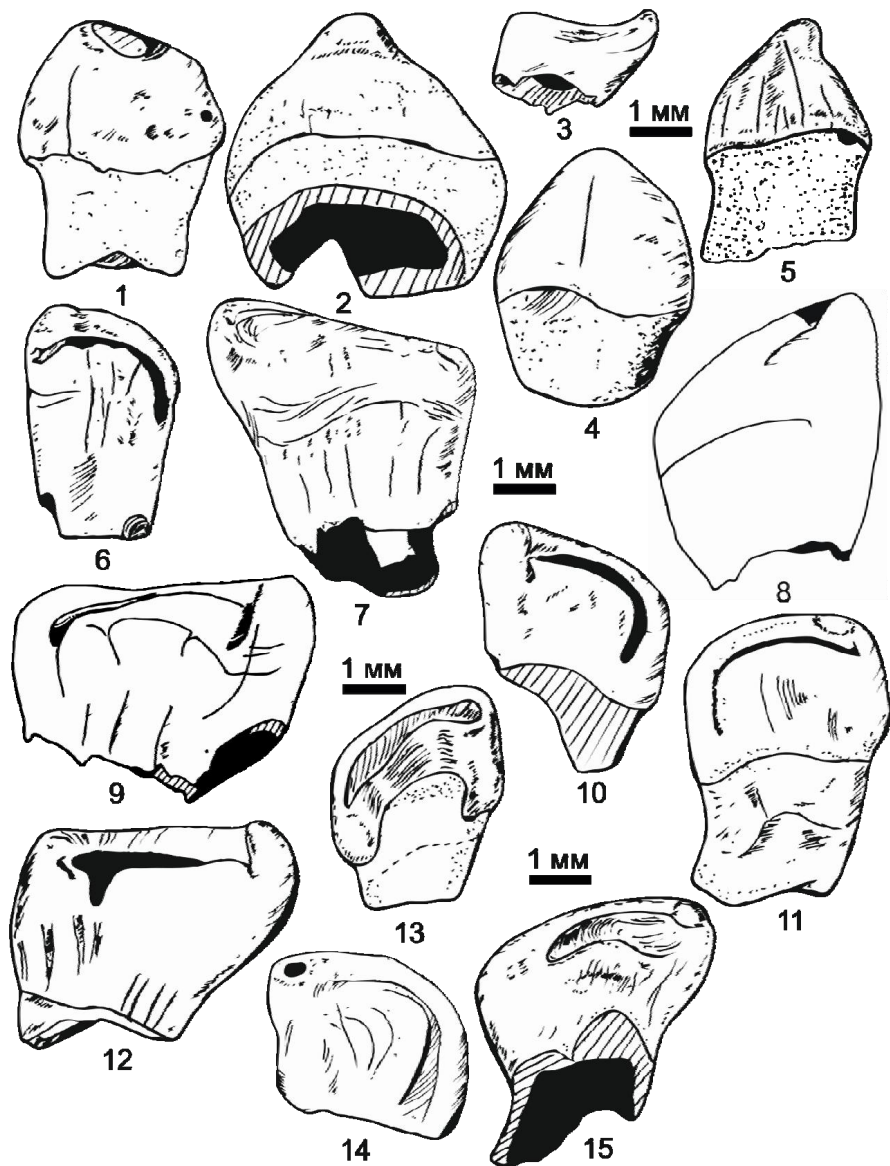
## Таблица XII

### *Luciobarbus* sp. (продолжение)

- Рис. 1 – Изолированный глоточный зуб, № 38/1918, Новоукраинка 1.  
Рис. 2 – Изолированный глоточный зуб, № 33/504, Андреевка.  
Рис. 3 – Изолированный глоточный зуб, № 41/2836, Ореховка.  
Рис. 4 – Изолированный глоточный зуб, № 41/2423, Лектостратотип понта.  
Рис. 5 – Изолированный глоточный зуб, № 41/2711, Виноградовка 1.

### *Palaeocarassius* sp.

- Рис. 6 – Изолированный глоточный зуб, № 33/966, Михайловка на Буге 1.  
Рис. 7 – Изолированный глоточный зуб, № 29/3734, Попово 3.  
Рис. 8 – Изолированный глоточный зуб, № 33/1349, Михайловка на Буге 2.  
Рис. 9 – Изолированный глоточный зуб, № 29/545, Лысая Гора 2.  
Рис. 10 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1982, Кубанка 2.  
Рис. 11 – Изолированный глоточный зуб, № 41/5366, Новоелизаветовка 2.  
Рис. 12 – Изолированный глоточный зуб, № 29/2565, Васильевка 1.  
Рис. 13 – Изолированный глоточный зуб, № 29/3033, Верхняя Криница 2.  
Рис. 14 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3379, Новоелизаветовка 3.  
Рис. 15 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1794, Егоровка 2.

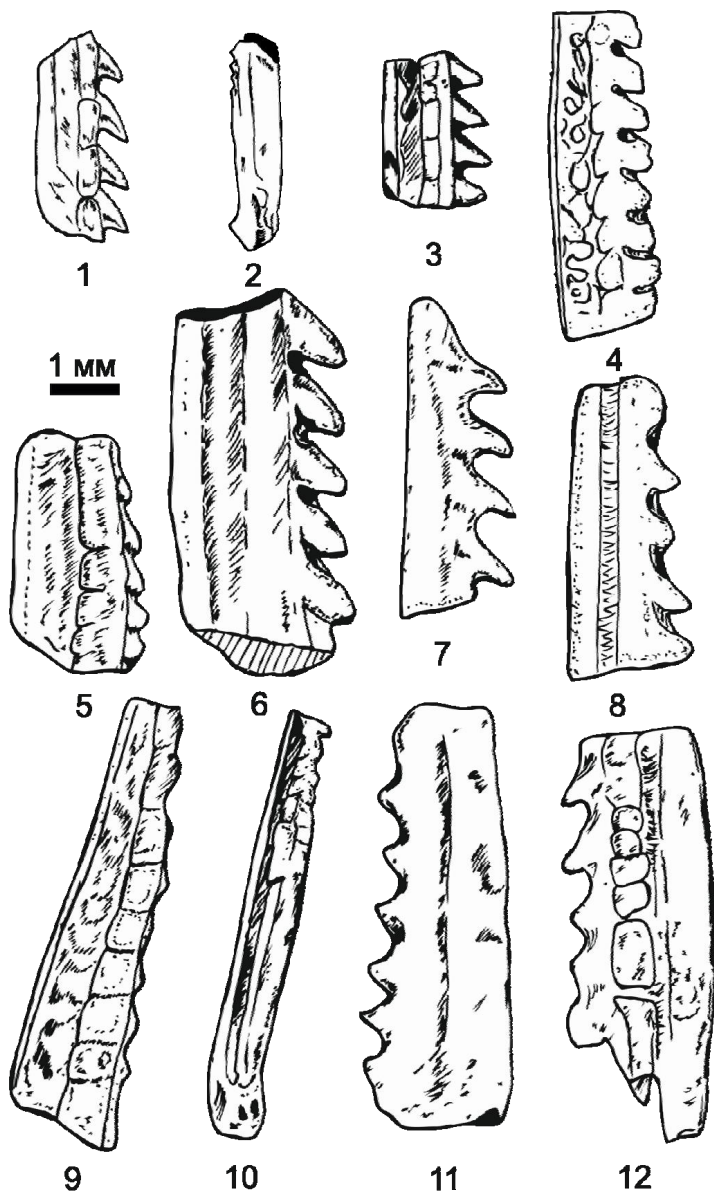


### Таблица XIII

*Barbinae* gen. indet.

- Рис. 1 – Фрагмент луча плавника, № 29/3717, Попово 3.  
Рис. 2 – Фрагмент луча плавника, № 41/2889, Фрунзовка 2.  
Рис. 3 – Фрагмент луча плавника, № 41/1864, Отрадово.  
Рис. 4 – Фрагмент луча плавника, № 29/550, Лысая Гора 2.  
Рис. 5 – Фрагмент луча плавника, № 38/2051, Новоукраинка 2.  
Рис. 6 – Фрагмент луча плавника, № 29/2640, Васильевка 1.  
Рис. 7 – Фрагмент луча плавника, № 41/5352, Егоровка 2.  
Рис. 8 – Фрагмент луча плавника, № 41/4997, Егоровка 1.  
Рис. 9 – Фрагмент луча плавника, № 38/1951, Новоукраинка 1.  
Рис. 10 – Фрагмент луча плавника, № 33/510, Андреевка.  
Рис. 11 – Фрагмент луча плавника, № 41/2841, Ореховка.  
Рис. 12 – Фрагмент луча плавника, № 41/2830, Лектостратотип понта.





## Таблица XIV

### *Carassius* sp.

Рис. 1 – Изолированный глоточный зуб, № 29/3759, Попово 3.

Рис. 2 – Изолированный глоточный зуб, № 41/304, Фрунзовка 2.

Рис. 3 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1900, Палиево.

Рис. 4 – Изолированный глоточный зуб, № 29/536, Лысая Гора 2.

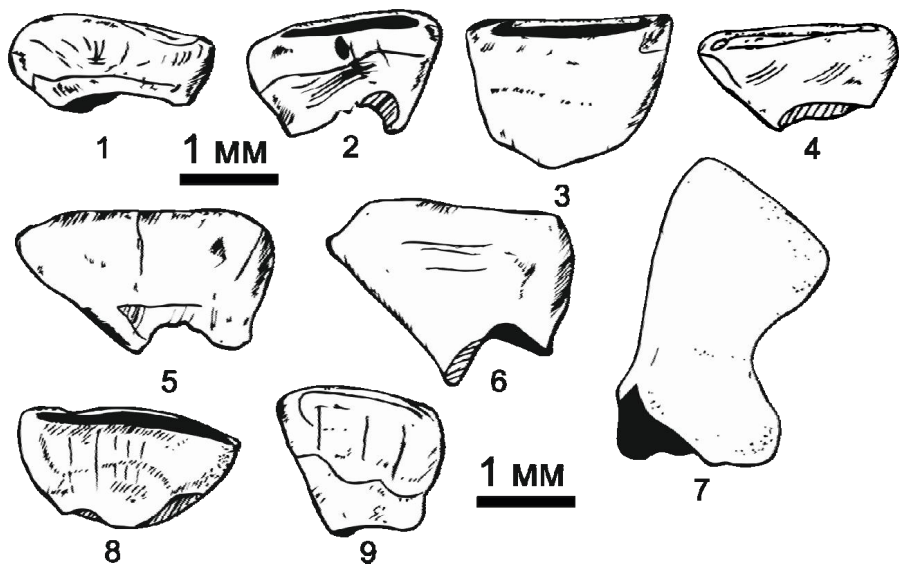
Рис. 5 – Изолированный глоточный зуб, № 29/3026, Верхняя Криница 2.

Рис. 6 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3373, Новоелизаветовка 3.

Рис. 7 – Изолированный глоточный зуб, № 41/4979, Егоровка 1.

Рис. 8 – Изолированный глоточный зуб, № 38/1920, Новоукраинка 1.

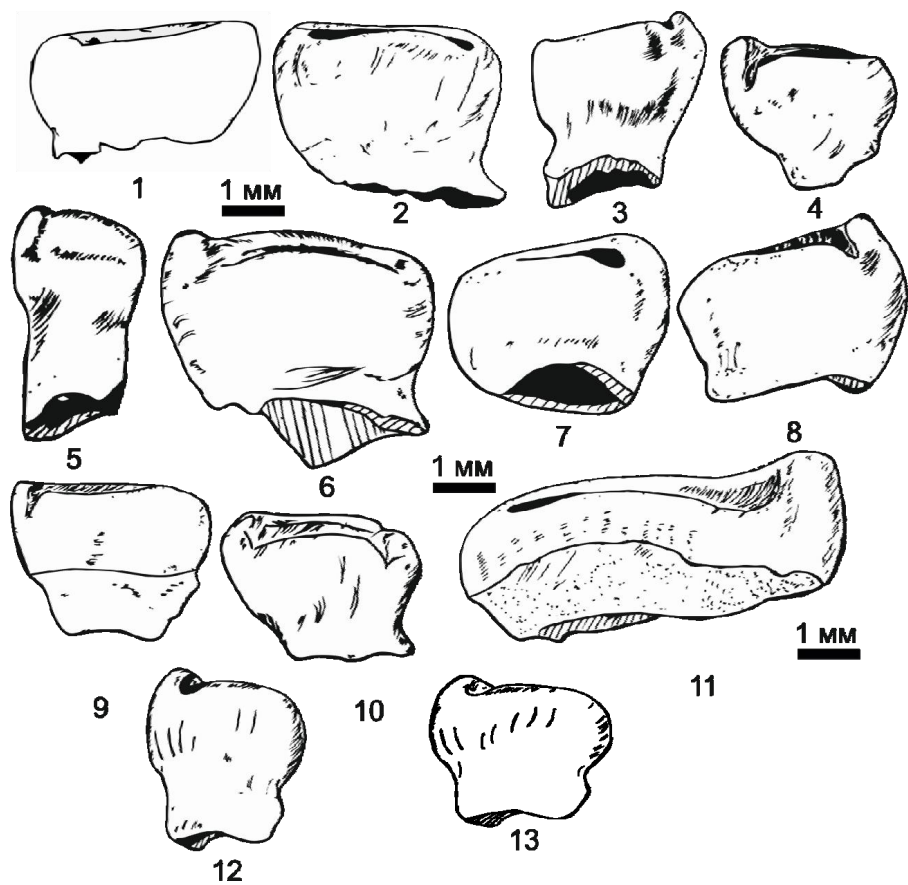
Рис. 9 – Изолированный глоточный зуб, № 33/505, Андреевка.



## Таблица XV

### *Tinca* sp.

- Рис. 1 – Изолированный глоточный зуб, № 33/1146, Михайловка на Буге 1.  
Рис. 2 – Изолированный глоточный зуб, № 29/3778, Попово 3.  
Рис. 3 – Изолированный глоточный зуб, № 41/2881, Фрунзовка 2.  
Рис. 4 – Изолированный глоточный зуб, № 41/1865, Отрадово.  
Рис. 5 – Изолированный глоточный зуб, № 45/5661, Черевичное 3.  
Рис. 6 – Изолированный глоточный зуб, № 29/2587, Васильевка 1.  
Рис. 7 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3376, Новоелизаветовка 3.  
Рис. 8 – Изолированный глоточный зуб, № 41/3240, Протопоповка 3.  
Рис. 9 – Изолированный глоточный зуб, № 41/4981, Егоровка 1.  
Рис. 10 – Изолированный глоточный зуб, № 38/1928, Новоукраинка 1.  
Рис. 11 – Изолированный глоточный зуб, № 33/506, Андреевка.  
Рис. 12 – Изолированный глоточный зуб, № 41/2431, Лектостратотип понта.  
Рис. 13 – Изолированный глоточный зуб, № 41/2713, Виноградовка 1.



Наукове видання

**Ковальчук Олександр Миколайович**

**Коропові риби (Cyrprinidae) пізнього міоцену півдня України**

(російською мовою)

Монографія

(в авторській редакції)

Головний редактор В.І. Кочубей  
Дизайн обкладинки О.М. Ковальчук  
Технолог Литвиненко А.О.

Підписано до друку 12.01.2015  
Формат 60x84 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Папір офсетний. Гарнітура Ньютон.  
Друк ризограф. Ум. друк. арк. 9,2. Обл.-вид. арк. 11,3.  
Тираж 300 прим. Замовлення № Д15-01/15

Відділ реалізації  
Тел./факс: (0542) 78-83-57  
E-mail: info@book.sumy.ua

ТОВ «ВТД «Університетська книга»  
40009, м. Суми, вул. Комсомольська, 27  
E-mail: publish@book.sumy.ua  
www.book.sumy.ua

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи  
ДК № 489 від 18.06.2001

Надруковано на обладнанні ВТД «Університетська книга»  
вул. Комсомольська, 27, м. Суми, 40009, Україна  
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 489 від 18.06.2001

The monograph is devoted to the study of the carp fish fauna from the Late Miocene (11,0–5,4 Ma) of Southern Ukraine. Fossil remnants of the 26 species and 16 genera of the family Cyprinidae were identified from the 24 bone-bearing alluvial strata of twenty localities dating by the late Sarmatian, Maeotian and Pontian. Ecological characteristics of the Late Miocene bony fish communities on the south of Ukraine, as well as their comparison with similar associations in Europe and Asia, are provided.

For paleontologists, ichthyologists, paleogeographers and geologists.