

Երկրաբանության ժողովրդական համալսարանի
ճարտարապետական, խոշորագույն ճեպարան

ՀՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԶԳԱՅԻՆ ԱԿԱԴԵՄԻԱ
ԿԵՆՏՐԱԼ ԱԲԱՆՈՒԹՅԱՆ ԵՎ ՀԻՂՐՈՒԿՈՒՈՒԳԻՒՅՑԻ ԳԻՏԱԿԱՆ ԿԵՆՏՐՈՆ

ՎԱՍԻԼՅԱՆ ԴԱՎԻԹ ԶՈՀՐԱԲԻ

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ՈՒՇ ՊԱԼԵՈԳԵՆՅԱՆ ԵՎ ՆԵՈԳԵՆՅԱՆ ՍՏՈՐԱԿԱՐԳ
ՈՂՆԱՇԱՐԱՎՈՐՆԵՐԸ

Գ.00.08 – «Կենդանաբանություն» մասնագիտությամբ
կենսաբանական գիտությունների թեկնածուի գիտական
աստիճանի հայցման ատենախոսության

Ս Ե Ղ Մ Ա Գ Ի Դ

ԵՐԵՎԱՆ – 2009

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК РЕСПУБЛИКИ АРМЕНИЯ
НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ЗООЛОГИИ И ГИДРОЭКОЛОГИИ

ВАСИЛЯН ДАВИД ЗОГРАБОВИЧ

НИЗШИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ ПОЗДНЕГО ПАЛЕОГЕНА И НЕОГЕНА АРМЕНИИ

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук
по специальности 03.00.08 – "Зоология"

ЕРЕВАН – 2009

*Ատենայտության թեման հաստատվել է ՀՀ ԳԱԱ Կենդանաբանության և հիդրոէկոլոգիայի
գիտական կենտրոնի Կենդանաբանության ինստիտուտում*

Գիտական ղեկավար՝

կենսաբանական գիտությունների թեկնածու
Ս.Խ. Պիպոյան

Պաշտոնական ընդդիմախոսներ՝

կենսաբանական գիտությունների դոկտոր
Ն.Հ. Մանասերյան
կենսաբանական գիտությունների թեկնածու
Հ.Ռ. Ռուբենյան

Առաջատար կազմակերպություն՝ Երևանի պետական համալսարան

Պաշտպանությունը կայանալու է՝ «12» հունիսի 2009թ. ժամը 15:00

ՀՀ ԳԱԱ Կենդանաբանության և հիդրոէկոլոգիայի գիտական կենտրոնում գործող ԲՈՀ-ի 036 մասնագիտական խորհրդի նիստում:

Հասցեն՝ 0014, Երևան, Պ. Սևակի 7, e-mail: zoohec@sci.am

Ատենայտությանը կարելի է ծանոթանալ ՀՀ ԳԱԱ Կենդանաբանության և հիդրոէկոլոգիայի գիտական կենտրոնի Կենդանաբանության ինստիտուտի գրադարանում:

Սեղմագիրն առաքված է՝ «12» մայիսի 2009թ.

Մասնագիտական խորհրդի գիտքարտուղար,
կենսաբանական գիտությունների թեկնածու

Հ. Գ. ԽԱՉԱՏՐՅԱՆ

*Тема диссертации утверждена в Институте зоологии Научного центра зоологии и гидроэкологии
НАН РА*

Научный руководитель:

кандидат биологических наук
С.Х. Пипоян

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
Н.У. Манасерян
кандидат биологических наук
А. Р. Рубенян

Ведущая организация: Ереванский государственный университет

Защита состоится «12» июня 2009 г. в 15:00 часов

на заседании специализированного совета 036 ВАК-а при Научном центре зоологии и гидроэкологии НАН РА

по адресу: 0014, Ереван, ул. П. Севака 7, e-mail: zoohec@sci.am

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института зоологии Научного центра зоологии и гидроэкологии НАН РА

Автореферат разослан «12» мая 2009г.

Ученый секретарь специализированного совета,
кандидат биологических наук

А. Г. ХАЧАТРЯН

современное распространение живых организмов является результатом эволюции их предковых форм во времени и в пространстве (Сычевская 1986, 1989; Bănărescu, 1989). Изучение ископаемых остатков рыб и амфибий из позднепалеогеновых и неогеновых отложений Армении позволит установить предковые формы и проследить историю развития современной фауны низших позвоночных. На основании этих исследований можно также реконструировать как палеосреду и палеоэкологию их местообитаний, так и вероятное развитие ландшафтов. Исследования ископаемых остатков низших позвоночных имеют также большое значение для решения вопросов биостратиграфии и палеоклиматологии (Uyeno, Miller, 1962).

Цели и задачи исследований. Целью настоящей работы явилось исследование ископаемых низших позвоночных животных олигоценовых – плейстоценовых местонахождений Армении для выяснения путей формирования и становления современной фауны рыб и амфибий Армении и восстановления их палеосреды и биогеографии. Для выполнения этой цели были поставлены следующие задачи:

- изучить видовой состав рыб и амфибий позднепалеогеновых и неогеновых отложений Армении,
- провести сравнительный анализ видового состава ископаемых низших позвоночных Армении с таковыми других местонахождений сопредельных территорий республики,
- описать палеосреду обитания ископаемых животных,
- выявить пути формирования и становления современной фауны рыб и амфибий Армении.

Научная новизна. Описаны 18 таксонов рыб и 1 таксон амфибий из олигоценоплейстоценовых отложений Армении, которые представлены 14-ю пресноводными и 4-я морскими-солонатоводными видами рыб и одним видом настоящих лягушек. Впервые в палеонтологической летописи описывается рецентный род *Garra*, а ископаемый род *Enoplophthalmus* впервые отмечается из отложений Восточного Паратетиса. Впервые для палеоихтиофауны Армении описываются представители как вышеперечисленных родов, так и родов *Alosa*, *Aphanius*, *Chondrostoma*, *Pseudophoxinus* и/или *Delminichthys*, отряда Perciformes (семейства Gobiidae и Percidae). Обнаружены и описаны самые древние кумжа *Salmo cf. trutta*, а представители рода *Chondrostoma* – из Западной Палеарктики.

Показано, что современная фауна рыб и амфибий Армении начала формироваться с позднего миоцена, что было обусловлено началом терестриального развития современной территории страны. Установлено также, что вероятное проникновение предковых форм низших позвоночных современной фауны на территорию Армении произошло из южных и юго-восточных частей сопредельных территорий.

Теоретическое и практическое значение работы. Полученные новые данные существенно восполняют пробелы в изучении палеофауны низших позвоночных позднепалеогеновых и неогеновых отложений Армении, выявляют общую картину

формирования и развития как ископаемой, так и современной фауны. В дальнейшем, эти данные могут быть использованы для реконструкции полной картины развития и формирования рецентной фауны как бассейна рр. Кура и Аракс, так и сопредельных территорий. Полученные данные могут быть привлечены в качестве дополнительной информации для подробного описания и восстановления палеосреды, палеоклимата и биогеографии животных, обитающих на территории Армении, а также Малого Кавказа и Анатолии.

На основании описанных представителей ископаемых фаун можно провести биостратиграфическую корреляцию отложений, вмещающих ископаемые остатки, создать базу данных по фауне ископаемых низших позвоночных, а также музейных экспозиций в научно-образовательных целях.

Основные положения работы, выносимые на защиту.

1. Видовой состав ископаемых низших позвоночных животных олигоценых – плейстоценовых отложений Армении.
2. Реконструкция палеоэкологии и местообитаний рыб и амфибий олигоцена – плейстоцена.
3. Пути формирования и становления современной фауны рыб и амфибий Армении.

Место выполнения работы. Институт зоологии Научного центра зоологии и гидроэкологии НАН РА (Ереван, Армения), Ludwig-Maximilians-Universität München, секция палеонтологии (Мюнхен, Германия), Баварская государственная коллекция палеонтологии и исторической геологии (Мюнхен, Германия), Goldfuß-Museum института палеонтологии, Боннского Университета (Бонн, Германия).

Апробация работы. Результаты работы были представлены на региональной научной конференции, посвященной 60-летию Института зоологии НАН РА (Ереван, 2003), международной научной конференции Международной Академии Образования (Ереван, 2008), международной научной конференции к 100-летию Б. Пиотровского (Ереван, 2008), международной студенческой биологической конференции, посвященной 90-летию Ереванского государственного университета и 75-летию факультета биологии (Ереван, 2009).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 5 работ.

Структура работы. Диссертация изложена на 131 страницах компьютерного набора, состоит из введения, 5-и глав, выводов, списка литературы, включающего 159 работ отечественных и зарубежных авторов. Работа содержит 7 таблиц и 50 рисунков, включающих карты, фотографии обнажений исследованных местонахождений, собственные (микро)фотографии ископаемых остатков и схематические рисунки ископаемых костей животных.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История изучения палеофауны низших позвоночных Армении

Приводятся сведения об ископаемых низших позвоночных, найденных на территории Армении из отложений от триаса до плейстоцена.

Глава 2. Геологический обзор позднепалеогеновых и неогеновых отложений Армении

Глава состоит из двух разделов, где приводится общий геологический обзор от олигоценовых до голоценовых отложений Армении с подробным описанием изученных нами местонахождений.

Глава 3. Материал и методы исследования

3.1. Материал. Материалом для наших исследований послужили ископаемые остатки рыб и амфибий, собранные нами при проведении экспедиционных и стационарных полевых работ с 2006 по 2009 гг., так и сотрудниками Института геологических наук НАН РА и Института ботаники НАН РА в период 1940-2005 гг. из отложений олигоценно-плейстоценовых местонахождений Армении. Образцы собраны из обнажений или обвалов диатомитов, глин и песчаников. Исследованы также остатки рыб из kernового материала буровых скважин Армавирского марза. В целом исследовано около 250 образцов ископаемых рыб и амфибий из 8 местонахождений 8 марзов Армении (табл. 1, рис. 1).

Таблица 1.

Сводные данные об ископаемом материале, использованном в работе.

| Марз | Местонахождение | Возраст | Кол.-во исслед. образцов | Автор(ы), год сборов |
|----------------|-----------------|---|--------------------------|---|
| Тавушский | Дулижан | средний – нижний олигоцен | 14 | И. Габриелян, С. Пипоян, 1993, 1998, 2008, 2009; наши сборы 2008, 2009 |
| Армавирский | Октемберян | нижний, средний миоцен | 8 | Л. Манукян, 1963-1970 |
| Котайкский | Раздан | сармат s. I/середина среднего – середина верхнего миоцена | 13 | Н. Гохтун, 1966 |
| Ширакский | Мансян | мэотис (понт?)/середина – конец верхнего миоцена | 31 | Н. Гохтун, 1970 |
| Вайоц Дзорский | Котурван | средний плиоцен | 2 | Н. Гохтун, 1959 |
| Аракатский | Гелайсор | верхний плиоцен | 75 | Р. Рухкян, 1986-1987; И. Габриелян, С. Пипоян, 2006-2008 и наши сборы |
| Сюникский | Сисиан | верхний плейстоцен | 98 | А. Тахтаджян, Н. Гохтун, И. Габриелян, С. Пипоян, Р. Роіоп и др., 1940, 1980, 1990-91, 2001-02, 2004-08 |
| Гегаркуникский | Севан-1 | средний плейстоцен | 1 | 2002, И. Габриелян |

Для сравнительно-osteологического анализа остатков ископаемых рыб нами изготовлены osteологические препараты современных 6-и видов рыб и 1-го вида амфибий фауны Армении, а также использовались osteологические препараты и ископаемые образцы из коллекционных фондов Баварского государственного музея палеонтологии и геологии (BSPG), Goldfuß-Museum института палеонтологии



Рис. 1. Карта локалитетов исследованных местонахождений.

Боннского университета (GMIPB), Института палеоанатомии, исследований доместикации и истории ветеринарии, Университета Мюнхена (IPDFGT), Национального музея естественных наук (MNCNM). Для сравнительного анализа использовали также опубликованные описания отдельных видов (Obrhelová, 1971; Böhme G., 1977; Сычевская, 1986; Holčík et al., 1989; Cavender, Coburn, 1992; Sanchiz, 1998; Salmanov, Dorofeyeva, 2001; Böhme M., 2007 и др.).

Изученный палеонтологический и остеологический материал хранится в коллекциях Института зоологии Научного центра зоологии и гидроэкологии ИАН РА, Палеонтологического музея Института ботаники ИАН РА и Всероссийского научно-исследовательского геологического института Федерального агентства по недропользованию РФ.

3.2. Методы исследования. Обработка и регистрация материала выполнены общепринятыми методами палеозоологии и палеоботаники (Müller, 1992). В лабораторных условиях материал обрабатывался препаративными иглами и пинцетами под бинокулярным микроскопом на специальных алюминиевых дощечках. Для отделения ископаемых остатков от осадочных пород их промывали водой ситами разных размеров (диаметр ячеек 0.5, 1 и 2 мм) (Müller, 1992).

При изучении морфометрических признаков (меристических и пластических) рыб использована система промеров J. Holčík et al. (1989). Последние 2 ветвистых луча спинного и анального плавников принимали как один.

Описание скелетных элементов рыб приводится по терминологии, предложенной N. Obrhelová (1961) и W. Harder (1964), а амфибий – по G. Böhme (1977) и B. Sanchiz et al. (1993). При описании чешуи, глоточных костей и зубов придерживались терминологии, предложенной Е. Сычевской (1986) и Е. Rutte (1962). На ископаемых остатках костей черепа рыб подсчитывалось количество пор и каналов сейсмочувствительной системы головы, при их описании использовалась терминология, предложенная N. Bogutskaya и M. Collares-Pereira (1997).

При построении порядка таксонов рыб учитывали классификацию, предложенную J. Nelson (2006), а для амфибий – G. Mickoleit (2004) и B. Sanchiz (1998).

Изучение и фотографирование остатков проводилось под стереомикроскопом LEICA M125, с фотоаппаратом Leica DFC300, при увеличении 60x; бинокулярными микроскопами – Leitz 10, при увеличении до 60x и C. Zeiss Stemi DV4, с фотоаппаратом Olympus FE290, при увеличении до 32x. Микрообъекты фотографировались под

сканирующим электронным микроскопом Leitz AMR 1200 при увеличении до 420x, на фотопленке AGFA PAN 400.

Схематические изображения остатков ископаемых животных рисовались с помощью бинокулярного микроскопа Leica 10, рисовальной насадкой с системой зеркал Leica.

Обработка рисунков и фотографий проводилась компьютерными программами Adobe Photoshop CS и Adobe Illustrator CS.

Глава 4. Описание ископаемого материала

Приводится подробное описание изученных нами 18 таксонов рыб и 1 таксона амфибий из отложений олигоцена – плейстоцена Армении. В табл. 2 приводится список описанных нами таксонов, согласно их местонахождению.

Таблица 2.

Список описанных таксонов по их местонахождению.

| Местонахождение | Таксоны |
|-----------------|--|
| Дилижан | <i>Palaeoleuciscus macrocephalus</i> , Perciformes gen. et sp. indet., <i>Enoplophthalmus</i> cf. <i>alsaticus</i> |
| Октемберян | <i>Chondrostoma</i> sp. (Okt), Percidae gen. et sp. indet., Gobiidae gen. et sp. indet. |
| Раздан-1 | <i>Alosa</i> sp., <i>Aphanius</i> sp. |
| Маисян | <i>Chondrostoma</i> sp. (Mays), <i>Pseudophoxinus</i> vel <i>Delminichthys</i> sp., Leuciscinae gen. et sp. indet. (Mays) |
| Гелайсор | <i>Leuciscus</i> cf. <i>souffia</i> , <i>Leuciscus</i> sp., <i>Capoeta</i> sp. (Gelays), <i>Garra</i> cf. <i>rufa</i> , <i>Pelophylax</i> cf. <i>ridibundus</i> (Gelays) |
| Котурван | Leuciscinae gen. et sp. indet. (Kot) |
| Сисиан | <i>Salmo</i> cf. <i>trutta</i> , <i>Pelophylax</i> cf. <i>ridibundus</i> (Sisian) |
| Севан-1 | <i>Capoeta</i> sp. (Sev) |

Глава 5. Анализ и характеристика палеофауны низших позвоночных Армении (олигоцен – плейстоцен)

5.1. Палеоихтиофауна олигоцена Армении

Согласно литературным (Богачев, 1962; Пипоян, Габриелян И., 1998, 2003) и нашим данным, палеоихтиофауна олигоцена Армении представлена 4-я таксонами рыб пресноводного озера Дилижанской свиты – *Palaeoleuciscus macrocephalus*, Perciformes gen. et sp. indet., *Enoplophthalmus* cf. *alsaticus* и *Prolebias armeniacus*. Из этих отложений отмечены еще два таксона рыб *Lepidocottus* sp. (Cottidae) и *Clupea* sp., которые приводятся без какого-либо описания и иллюстраций (Габриелян А. и др., 1958). Мы предполагаем, что автором было сделано ошибочное определение рыб *Lepidocottus* sp. и *Clupea* sp. и, вероятно, их следует рассматривать как Perciformes gen. et sp. indet. и *Enoplophthalmus* cf. *alsaticus* соответственно. Нами впервые выявлены вымерший род *Enoplophthalmus* в Восточном Паратетисе и окунеобразный Perciformes gen. et sp. indet. в олигоцене Армении.

Палеоэкология. В глинистых сланцах Дилижанской свиты нами обнаружены остатки как крупных (взрослые), так и мелких (? неполовозрелые) особей *Enoplophthalmus* cf. *alsaticus*, что может свидетельствовать о вероятном наличии как жилых (взрослые + неполовозрелые), так и проходных (только взрослые) форм *E.* cf.

alsaticus в палеоводоеме. Таким образом, озеро являлось местом не только для размножения этих рыб, что отмечено для большинства видов этого рода (Gaudant, Reichenbacher, 1999), но и для их обитания.

Наличие остатков *Palaeoleuciscus macrocephalus* в этих отложениях предполагает существование в прибрежной зоне озера мелководья с богатым зоопланктоном.

В нижней подсвите Дилижанской свиты можно выделить два отличающихся друг от друга по видовому составу рыб горизонта. Первый горизонт представлен *Palaeoleuciscus macrocephalus* и *E. cf. alsaticus*, а второй – *E. cf. alsaticus*, *Prolebias armeniacus*, Perciformes gen. et sp. indet. Исходя из экологических и биологических особенностей рыб, можно предположить, что в нижней подсвите Дилижанской свиты пресноводный режим палеозера сменялся солоноватым (соленым?), что могло произойти только при наличии сообщения между палеозером и Майкопским морским бассейном Куринской депрессии.

Палеобиогеография. Ископаемый род *Enoplophthalmus* известен из отложений пресных и солоноватых вод Тетиса и Паратетиса олигоцена и верхнего миоцена Центральной, Западной и Южной Европы, где представлен 7-ю таксонами (Gaudant, Reichenbacher, 1999; Martini, Reichenbacher, 2007). Находка *E. cf. alsaticus* из отложений пресноводного озера олигоцена Армении показывает, что этот род был распространен до юго-восточных берегов Паратетиса, включая выпадающие в него пресные воды.

Вымерший род *Prolebias* был широко распространен в водоемах с меняющейся соленостью, а также в лагунах олигоцена – среднего миоцена Франции и Испании, Западного Паратетиса и Верхнего Рейнграбена (всего 10 видов) (Reichenbacher et al., 2004), а также в олигоценовых и миоценовых отложениях Восточного Паратетиса (4 вида) (Богачев, 1962). Таким образом, виды рода *Prolebias* были распространены не только в Западном, но и в Восточном Паратетисе, подтверждая предположение М. Akhmetiev et al. (2004), что карпозубообразные расселились из Азии в Европу через Балкано-Анатолийско-Иранский «архипелаг», частью которого была территория Армении.

Мелкие карповые рыбы рода *Palaeoleuciscus* были распространены как в пресноводных водоемах олигоцена Центральной и Восточной Европы, так и раннего миоцена Западной Азии (Böhme M., 1996, 1997; Akhmetiev et al., 2005). Возможно, что этот род произошел в Южной Азии в преолигоценовую эпоху, а его заселение в Европу происходило двумя миграционными волнами через Балкано-Анатолийско-Иранский «архипелаг»: первая волна миграции произошла на рубеже эоцена-олигоцена, а вторая – во второй половине нижнего миоцена (Böhme, 1996). Доказательством этих миграций являются находки *P. macrocephalus* (первая волна) из олигоцена Армении и *P. etilius* (вторая волна) из нижнего-среднего миоцена Анатолии.

Сообщество рыб палеозера Дилижанской свиты, включающее представителей карповых, карпозубых, окунеобразных и корюшковых, обнаруживает большое сходство с

таковыми, заселяющими водоемы Западной Европы (Германия, Франция, Испания), где ихтиофауна континентальных водоемов и прибрежных зон морей (солончатые воды) была представлена родами *Palaeoleuciscus*, *Gobius*, *Dapalis*, *Prolebias* и *Enoplophthalmus* (Böhme M., 1996). Такой состав ихтиофауны показывает, что первичная фауна континентальных водоемов как Западной Европы, так и Армении, была представлена анадромными и солонатоводными рыбами, а пополнение ихтиофауны пресноводными формами произошло позже, за счет расселения пресноводных рыб из Западной Азии через Балкано-Анатолийско-Иранский «архипелаг» в Европу.

Обобщая вышесказанное, можно заключить, что в олигоцене пути расселения пресноводной фауны из Азии в Европу шли по территории Армении.

5.2. Палеоихтиофауна миоцена Армении

5.2.1. Палеоихтиофауна Октемберянской свиты. Из отложений опресненного бассейна, существовавшего в раннем и среднем миоцене на юго-западе Армении, нами обнаружены остатки рыб *Chondrostoma* sp. (Okt), Percidae gen. et sp. indet. и Gobiidae gen. et sp. indet. Впервые описываются самые древние представители рода *Chondrostoma* для Западной Палеарктики и первые ископаемые бычковые с территории Армении.

Палеоэкология. Обнаружение глоточных костей и изолированных зубов разных размеров *Chondrostoma* sp. (Okt)¹, а также чешуи Gobiidae gen. et sp. indet. разных возрастных групп свидетельствуют, что эти рыбы являлись автохтонными обитателями палеоводоема.

Большинство бычковых (Gobiidae) обитает в мелководной зоне морей, однако, некоторые могут приспосабливаться к жизни в солончатых и пресноводных водоемах, образуя эндемичные формы так же как у современных бычковых Понто-Каспийского бассейна (Simonovic, 1999, цит. по: Reichenbacher et al., 2007). О наличии пресноводного режима палеоводоема свидетельствуют также находки пресноводных остракод и моллюсков в его отложениях. Учитывая вышесказанное, можно предположить, что в этом палеоводоеме обитал пресноводный представитель бычковых (Gobiidae gen. et sp. indet.).

Известно, что наличие автохтонных форм рыб, обитающих в палеоводоеме, свидетельствует о стабильном осадконакопительном режиме последнего (Böhme M., 2002). Так, присутствие пресноводных остракод и моллюсков в отложениях нижней и верхней подсвит Октемберянской свиты, а также автохтонных форм рыб свидетельствуют о стабильном осадконакопительном режиме пресноводного (речного и/или озерного) палеоводоема Октемберянского прогиба раннего и среднего миоцена юго-западной части Армении.

¹ известно, что и в осадках рецентных водоемов, где обитают карповые, обнаруживаются их глоточные зубы разных размеров, так как у карповых в течение всей жизни происходит периодическая смена глоточных зубов (Rutte, 1962).

Палеобиогеография. Самые древние находки рода *Chondrostoma* известны из среднего и позднего миоцена Монголии (Сычевская, 1989), а из отложений Европы – из позднего миоцена Испании, из раннего плиоцена Греции и плиоцена Анатолии (Böhme et al., 2003). Находки глоточных зубов из отложений раннего и среднего миоцена Армении показывают, что здесь представители этого рода существовали уже в раннем неогене, а их распространение из Азии в Европу могло произойти в миоцене через Балкано-Анатолийско-Иранский «архипелаг».

Интересна находка бычковых из среднемиоценовых пресноводных отложений Октемберянского прогиба. Нужно отметить, что единственным представителем семейства Gobiidae из миоценовых отложений Восточного Паратетиса являются виды рода *Gobius*. Так, остатки 9-и видов бычков обнаружены в морских отложениях начала среднего миоцена Азербайджана, имеющих одинаковый возраст с верхней подсвитой Октемберянского прогиба Армении, а около 11 видов бычков найдены из отложений плиоцена-среднего плейстоцена Азербайджана (Джафарова, 2006).

Виды рода *Gobius* имели широкое географическое распространение, их остатки встречаются в олигоцене-миоценовых морских отложениях Восточного и Западного Паратетиса и Испании (Джафарова, 2006; Reichenbacher, 2007). Кроме видов, распространенных в морских отложениях, встречались бычки из пресноводных и/или солоноватых отложений Германии (Reichenbacher, 2007).

Таким образом, учитывая вышесказанное, можно предположить, что бычковые появились в Восточном Паратетисе в среднем миоцене, после чего они стали доминирующими рыбами палеоводоемов (Юго-восточный и Западный Паратетис), а некоторые, вероятно, приспособились к обитанию лишь в пресноводных и/или солоноватых водах.

5.2.2. Палеоихтиофауна Разданской свиты. Из глинистых и известняковых отложений рыбного горизонта Разданской свиты местонахождений Раздан-1 и Мангюс обнаружены остатки 5 видов рыб: *Alosa* sp., *Aphanius* sp., *Prolebias mutilus*, *Prolebias* sp. и *Atherina schelkovnikovi*, а также селедочки, сходные с *Clupea ventricosa* и *C. lanceolata*. Из них *Alosa* sp. и вид *Aphanius* sp. описаны нами впервые.

Палеоэкология. Атеринки (*Atherina*) – прибрежно-морские, реже пресноводные формы тропических и умеренных широт. Обитают в водоемах с солоноватой, гипергалинной средой (Габелая, 1976; Reichenbacher, 2004).

Род *Aphanius*, как и ископаемый *Prolebias*, обитает в эвригалинных средах прибрежных зон морей, в лагунах, солоноватых, а также пресных водах (Coad, 2000). Следует отметить, что *Aphanius* sp. обнаружен из отложений, где встречается другой представитель карпозубых – *P. mutilus*. Обнаруженные симпатрично обитавшие карпозубообразные, такие как виды рода *Prolebias* или родов *Prolebias* и *Aphanolebias*, обычны в олигогалинных – солоноватых водах начала раннего миоцена Западного

Паратетиса (Reichenbacher, 1993; Jost et al., 2006; Reichenbacher, Prieto, 2006) и Верхнего Райнграбена (Weiler, 1963; Reichenbacher, 2000). Данные о среднемиоценовых ископаемых карпузообразных отрывочны (Reichenbacher, Kowalke, submitted), а симпатричное обитание этих двух видов до сих пор не установлено. Обнаружение из отложений начала верхнего миоцена Армении *Aphanius* sp. и *P. mutilus*, показывает, что симпатричное обитание карпузообразных видов могло существовать в течение миоцена в эвригалинных средах, по крайней мере в бассейне Восточного Паратетиса. Это могло быть связано с отсутствием соперничества с другими рыбами, обитающими в данной среде, что, в свою очередь, могло быть обусловлено колеблющимся уровнем солености.

Сравнение ископаемых и современных видов рода *Alosa* (Фауна СССР, 1952; Grande, 1985; Gaudant, 1991) показало, что все ископаемые формы отличаются от современных меньшим числом позвонков 34-40 против 47-53(57) и, соответственно, слабым развитием хвостового отдела позвоночника. Так, у ископаемых число хвостовых позвонков значительно меньше – 14-17(21) против 31-35, при одинаковом или несколько большем числе туловищных позвонков. Слабое развитие хвостового отдела подтверждает гипотезу А. Световидого (Фауна СССР, 1952), согласно которой исходные формы сельдей были менее подвижны, чем современные, и не могли совершать далекие миграции.

Таким образом, смежное сосуществование морских и солоноватоводных рыб, а также пресноводных, морских и солоноватоводных фораминифер и моллюсков (Габриелян А., 1964) указывает на эвригалинную среду сармата Приереванского бассейна.

Палеобиогеография. Первые находки рода *Atherina* известны в отложениях миоцена Паратетиса (Свиченская, 1973). Так, из отложений среднего миоцена Восточного Паратетиса известны 4 вида, а из Западного Паратетиса – 2. В конце миоцена и в плиоцене они обнаружены уже в бассейне Средиземного моря (Gaudant, 2002). После распада Паратетиса в позднем плиоцене и раннем плейстоцене на бассейны Черного, Каспийского и Аральского морей (Popov et al., 2004), оставшиеся здесь рыбы рода *Atherina*, вероятно, дают начало современным видам. В настоящее время представители этого рода встречаются не только в вышеуказанных морях, но и в бассейне Средиземного моря и Атлантического океана.

Учитывая палеонтологические данные литературных источников (Свиченская, 1973; Габеляя, 1976; Gaudant, 2002) и современный ареал атеринок (Берг, 1949), можно предположить, что они имеют Паратетис–Средиземноморское происхождение.

Самый первый ископаемый вид рода *Aphanius* описан из отложений начала позднего миоцена Испании. Другие виды обнаружены из среднего и позднего миоцена Средиземноморья, Западного и Центрального Паратетиса. Данные об ископаемых *Aphanius* из Восточного Паратетиса известны из отложений на рубеже среднего и

позднего миоцена Киргизии (*A. kirgisticus*, *A. longipinis*) (Яковлев, 1959). Находка *Aphanius* sp. из отложений сармата Армении, показывает, что ареал рода охватывал территорию северо-восточного, южного и доходил до северо-западного берегов Паратетиса. Нужно заметить, что современные виды *Aphanius* встречаются в прибрежных зонах морей, солоноватых, а также пресноводных водах бассейнов Аравийского, Средиземного, Красного морей и Персидского залива (Coad, 2000). Таким образом, род *Aphanius* имел более широкий ареал распространения в миоцене – плиоцене, чем в настоящее время. Сокращение ареала, вероятно, было связано с началом похолодания климата (Stanly, 2001) с миоцена в широтах севернее Средиземноморья.

Кроме рода *Aphanius*, из отложений Разданской свиты, известны также другие карпозубые – *Prolebias* sp., *P. mutilus*, а из сарматских отложений² Нахичевана, аналогичных Разданской свите, описан *P. nepos* (Богачев, 1962).

Таким образом, среди обитателей прибрежной зоны солоно-солоноватых вод Приереванского бассейна сармата доминировали виды карпозубых рода *Prolebias*.

Ископаемые представители рода *Alosa* обнаружены из отложений олигоцена – плиоцена Паратетиса и Средиземного моря. В водах Паратетиса отмечено наибольшее количество видов (12), в то время как из бассейна Средиземноморья – 3-4 вида (Gaudant, 1991, 2001). В настоящее время алозы распространены в бассейнах тех же морей, что и их ископаемые формы, а также встречаются в Атлантическом океане.

Примечательно, что в отложениях, где обнаружены скелеты *Aphanius* sp., *P. mutilus*, *P. sp.* и *Atherina schelkovnikovi*, не найдены остатки *Alosa* sp., и наоборот. Известно, что первые четыре вида рыб обитают, в основном, в прибрежных зонах морей, а также в лагунах, иногда заходят в пресные воды, а *Alosa* обитает, преимущественно, в морской пелагической зоне (Фауна СССР, 1952; Reichenbacher, 2004; Reichenbacher et al., 2004). Исходя из вышесказанного, можно заключить, что в течение сармата береговая линия и/или глубина морских-солоноватых вод Приереванского морского бассейна менялась.

5.2.3. Палеоихтиофауна местонахождения Маисян. В глинах и песчаниках местонахождения Маисян нами найдены остатки карповых рыб подсемейства ельцовых (*Leuciscinae*): *Chondrostoma* sp. (Mays), *Pseudophoxinus* vel *Delminichthys* sp. и *Leuciscinae* gen. et sp. indet. (Mays). Среди обнаруженных остатков рыб, доминируют ископаемые кости *Pseudophoxinus* vel *Delminichthys* sp., составляя 77% от общего числа всех остатков.

Палеоэкология. Учитывая экологические особенности обнаруженных рыб местонахождения Маисян, можно судить о наличии пресноводных стоячих водоемов (озер) в Северной Армении в конце миоцена. Присутствие в отложениях изолированных глоточных зубов вышеуказанных рыб, а также *Leuciscinae* gen. et sp. indet. (Mays) разных возрастных групп, показывает, что они были автохтонными обитателями палеоводоема.

² найдены также остатки сельдевых, которые, согласно нашим исследованиям, также относятся к роду *Alosa*.

Из этих отложений обнаружены также пресноводные остракоды и моллюски (Асланян, 1958; Габриелян А., 1964), обитающие в озерах, а также в медленно текущих широких реках (Thienemann, 1950). Здесь существовали также долины рек с лесными болотами по берегам (Лейе Я., Лейе Ю., 1960).

Таким образом, в эоцено-миоценовском периоде на севере Армении существовало озеро со стабильным осадконакопительным пресноводным режимом и с системой медленно текущих рек с заболоченными берегами.

Палеобиогеография. Находки глоточных зубов *Chondrostoma* sp. (Mays) в отложениях местонахождения Маисян показывают, что виды этого рода, являясь основными представителями карповых пресноводных палеоводоемов изученных местонахождений территории Армении раннего и позднего миоцена, на рубеже миоцена и плиоцена становятся малочисленными.

Примечательно присутствие рыб *Pseudophoxinus* и/или *Delminichthys* в этих отложениях. Виды этих родов не обнаружены в водоемах бассейнов рр. Кура и Аракс, к которым принадлежит современная гидрологическая сеть территории Армении. Последние исследования показали, что роды *Pseudophoxinus* и *Delminichthys* являются родственными, и их вероятным близким ископаемым таксоном, от которого они дивергировали в раннем миоцене, является род *Palaeoleuciscus* (Freyhof et al., 2006; Perea et al., submitted). Нужно заметить, что ископаемые глоточные зубы *Pseudophoxinus* и/или *Delminichthys* обнаружены из отложений, начиная с середины раннего миоцена до среднего плиоцена Анатолии (Böhme et al., 2003; Rückert-Ülkümen et al., 2002).

Таким образом, в конце миоцена и начале плиоцена *Pseudophoxinus* и/или *Delminichthys* обитали не только в водоемах Анатолии, где они в настоящее время широко распространены, но и восточнее – в водоемах Малого Кавказа, являясь здесь, вероятно, доминирующими элементами ихтиоценозов.

5.3. Палеофауна низших позвоночных плиоцена Армении

5.3.1. Палеофауна низших позвоночных местонахождения Нурнус. Фауна низших позвоночных местонахождения Нурнус, согласно литературным данным, представлена рыбами *Barbus* sp., *Alburnus* sp. и амфибиями *Pelophylax* cf. *ridibundus* и *Bufo* sp. (Мелик-Адамян, 2003).

Палеоэкология этого местонахождения была исследована Г. Мелик-Адамяном (2003), согласно которому Нурнусское палеозеро представляло собой мелководный, плохо аэрируемый, интенсивно заболачивающийся водоем с прибрежными зарослями камыша и тростника, окруженный низкогорной, слабохолмистой равнинной, с саванно-степной растительностью, вероятно, полусубтропического типа и круглогодичными положительными температурами.

Палеобиогеография. Обнаруженный *Barbus* sp. из отложений Нурнусского местонахождения, является единственной ископаемой находкой рода *Barbus* с

территории Армении. Известен еще *B. orientalis* из позднего плиоцена Грузии (Габелая, 1976) и *Barbus* sp. из плиоцена Турции (Vöhme et al., 2003). Таким образом, учитывая географическое расположение обнаруженных ископаемых находок, можно предположить, что распространение рода *Barbus* в палеоводоемы Анатолии и Малого Кавказа произошло с начала плиоцена.

Род *Alburnus* отсутствует в отложениях всего миоцена как Армении и всего Малого Кавказа, так и Анатолии. *Alburnus* sp. из местонахождения Нурнус является самой древней находкой рода для данного региона.

Остатки *Pelophylax* cf. *ridibundus* и *Bufo* sp. являются самыми древними находками амфибий на современной территории Армении. Представители рода *Pelophylax* являются обычным таксоном для всего неогена Европы (Sanchiz, 1998; Tempfer, 2004), обнаружены также в миоцене Турции, плиоцене Казахстана и Восточно-Европейской платформы. Виды рода *Bufo* в ископаемом виде известны из неогена Европы и плиоцена Восточно-Европейской платформы (Ratnikov, 2001; Tempfer, 2004), однако, до сих пор они не были обнаружены из отложений плиоцена ни Малого Кавказа, ни Анатолии.

Учитывая обнаруженный состав рыб и амфибий Нурнусского местонахождения, можно предположить, что с раннего плиоцена палеофауна низших позвоночных Армении начинает приобретать современный облик.

5.3.2. Палеоихтиофауна местонахождения Котурван. Среднеплиоценовая фауна местонахождения Котурван представлена весьма скудно, обнаружен только *Leuciscinae* gen. et sp. indet. (Kot).

5.3.3. Палеофауна низших позвоночных местонахождения Гелайсор. Палеофауна низших позвоночных позднеплиоценового местонахождения Гелайсор представлена карповыми рыбами *Leuciscus* sp., *L. cf. souffia*, *Capoeta* sp. (Gelayes), *Garra* cf. *rufa* и одним видом озерной лягушки *Pelophylax* cf. *ridibundus* (Gelayes). Среди ископаемых находок количественно доминируют остатки *Garra* cf. *rufa* и *Leuciscus* cf. *souffia*. Из вышеуказанного местонахождения впервые для палеонтологической летописи описан рецентный род *Garra*.

Ранее, из отложений этого же местонахождения Р. Рухкяном (1989) были упомянуты остатки *Varicorhinus* sp. и *Barbus* sp., а также отпечатки *Salmo* sp., которые нами описаны как *Barbinae* gen. et sp. indet. (*Capoeta* sp.?).

Палеоэкология. Больше половины всего палеоматериала ихтиофауны местонахождения Гелайсор состоит исключительно из изолированных глоточных зубов разных размеров и глоточных костей, принадлежащих карповым рыбам, что указывает на их постоянное присутствие в этом водоеме в течение всей жизни.

Анализ анатомических и экологических особенностей вышеуказанных рыб показал, что среди них преобладали бентофаги и детритофаги (*Garra*, *Capoeta*), что свидетельствует о возможности наличия развитой придонной растительности и детрита

на дне палеоводоёма. Учитывая присутствие остатков рыб рода *Garra*, можно предположить, что климат на территории Армении в конце плиоцена был теплее, чем сейчас и напоминал климат Южной Анатолии, Месопотамии, Ближнего Востока и др., где в настоящее время встречается большинство видов комплекса *Garra «rufa»*. Данное предположение согласуется с палеоклиматологическими данными плиоцена Армении (Bruch, Gabrielyan I., 2004).

Из диатомовых отложений прибрежной зоны озера, характеризующихся наличием в отложениях мелких камней с округлыми краями, а также отпечатками корней растений на ископаемых породах, нами обнаружены узлы стеблей однодольных растений. Из отложений прибрежной зоны найдено большинство остатков озерной лягушки *Pelophylax cf. ridibundus*.

Палеобиогеография. Интересна находка рода *Garra* из плиоцена Армении. Виды этого рода до сих пор не были известны в палеонтологической летописи. По данным А. Мепон (1964), виды рода *Garra* появились, вероятно, в среднем или позднем миоцене на территории современных Гималаев, затем, в конце миоцена и начале плиоцена путем нескольких миграционных волн род расширил свой ареал на юг и юго-восток, а далее – на запад. По мнению этого же автора, виды, заселяющие водоёмы Малой Азии и Аравийского полуострова, являются потомками рыб, пришедших с одной из этих волн, а именно «*tibatica – rufa – lamata*», к которой, вероятно, и принадлежат остатки *Garra cf. rufa*, найденные нами в Гелайсорском местонахождении Армении.

Род *Garra* не встречается в составе современной ихтиофауны ни Армении, ни всего бассейна рр. Аракс и Кура. Вероятно, *Garra* проник в воды современной территории Армении в плиоцене, где, как и на большей части Анатолии, был низкогорный (700-900 м) и сглаженный поддолеритовый палеорельеф (Симомян, 1999; Durand et al., 2000). Вероятно, род *Garra* существовал на территории Армении до плейстоцена и вымер в результате первых сильных оледенений, начавшихся в раннем плейстоцене.

Ископаемые храмули известны из позднего плиоцена Грузии (*Capoeta nuntius* (Богачев, 1938в) и плиоцена Анатолии *Capoeta sp.* (Böhme et al., 2003). Обнаруженная находка *Capoeta sp.* (Gelayes) из местонахождения Гелайсор позволяет предположить о расселении представителей этого рода в водоёмы Малого Кавказа уже в плиоцене.

В настоящее время представители рода *Capoeta* распространены в азиатской части Европейско-Средиземноморской подобласти Голарктики (Bănărescu, 1990), где представлены 12-ю видами (Turan et al., 2008), из которых самый большой ареал распространения, охватывающий также Малый Кавказ, имеет вид *C. capoeta*, с несколькими подвидами. Возможно, что ископаемая храмуля, найденная нами, является предковой формой этого вида.

Род *Leuciscus* в отложениях плиоцена Армении представлен тремя таксонами (*L. oswaldi*, *L. cf. souffia* и *L. sp.*). Современными генетическими исследованиями вида *L.*

cephalus и нескольких близкородственных ему видов установлено, что «колыбелью» возникновения и развития *Leuciscus cephalus* s.l. была Месопотамия, где он, возникнув в среднем плиоцене, начал расширять ареал обитания по всему Европейскому континенту, также дав начало нескольким другим видам ельцов (Durand et al., 2000). Вероятно, найденные на территории Армении ископаемые ельцы являются производными формами предковой *L. cephalus*.

5.4. Палеофауна низших позвоночных плейстоцена Армении

5.4.1. Палеофауна низших позвоночных Сисианской свиты. Согласно нашим результатам и литературным данным, палеофауна низших позвоночных диатомовых отложений Сисианской свиты представлена *Salmo* cf. *trutta*, *Alburnus sisianensis* и *Pelophylax* cf. *ridibundus* (Sisian). Среди исследованных нами ископаемых находок низших позвоночных Сисианской свиты остатки лососевых рыб являются наиболее многочисленными. Ранее из этих же отложений был описан *Salmo derzhavini* (Владимиров, 1946), который, вероятно, принадлежит к описанному нами *Salmo* cf. *trutta*. Остатки *Salmo* cf. *trutta* из диатомовых отложений Сисианской свиты являются первыми ископаемыми находками кумжи в палеонтологической летописи.

Палеоэкология. Большинство остатков лососевых (*Salmo* cf. *trutta*), найденных в диатомовых отложениях Сисианской свиты, представлены в виде дезартикулированных скелетов и изолированных чешуй. Обнаруженный ископаемый материал кумжи свидетельствует о наличии системы быстротекущих (горных) рек и озер, где в течение всей жизни обитали древние форели.

До сих пор остатки рыб семейства лососевых не были обнаружены в отложениях территории Армении старше плейстоценового возраста. Вероятно, появление этих рыб было возможно только при более низком температурном режиме, чем в предплейстоценовое время. Известно, что плейстоцен отмечается в истории Земли глобальным похолоданием и началом ледниковых эпох (Stanly, 2001).

Большинство находок органического происхождения (неопубликованные данные И. Габриеляна (ИБ)), включая подавляющее большинство ископаемых рыб (около 70%) Сисианской свиты, обнаружено в отложениях Шамбского местонахождения. Такое скопление остатков может свидетельствовать о том, что в палеоводоем в районе с. Шамб стекала большая часть вод бассейна р. Палеоворотан.

Палеобиогеография. В ископаемой форме представители рода *Salmo* встречаются редко. Известны только три ископаемых вида лососей, найденных из отложений Северной Америки (Cavender, Miller, 1982; Wilson, Li, 1999). *Salmo* (cf.) *trutta* в ископаемом виде известен из среднего до позднего плейстоцена Германии (Böhme G., 1997, 1998)

Обнаруженное остеологическое сходство ископаемой кумжи с подвидами кумжи из современного бассейна Каспийского моря, свидетельствует о вероятном происхождении

лососей плейстоценовых и современных водоемов Армении из Каспийского моря, т.е. они являются мигрантами этого моря.

Формирование кумжи и ее подвидов в Понто-Каспийском бассейне тесно связано с его геологическим прошлым. Понто-Каспийский бассейн является результатом распада Паратетиса на бассейны Черного, Каспийского и Аральского морей 2 млн лет назад (Rögl, 1999; Popov et al., 2004). В бассейнах этих морей встречается большая часть рецентных подвидов *Salmo trutta*.

Следует отметить, что о происхождении лососевых (Salmonidae) имеется несколько версий (Берг, 1949; Рухкян, 1989). По версии Р. Рухкяна (1989) Понто-Каспийский бассейн рассматривается как один из центров видообразования лососевых (Salmonidae), а именно кумжи и ее подвидов. С этой версией согласуются и наши данные.

5.4.2. Палеоихтиофауна местонахождения Севан-1. Из среднеплейстоценовых глинистых отложений с остатками двустворчатого моллюска *Dressenia diluvii*, расположенных на южном берегу озера Севан, обнаружен глоточный зуб храмули *Capoeta* sp. (Sev). Совместное обитание этих животных свидетельствует о наличии здесь озера или медленнотекущей реки с илистым дном.

5.5. История развития палеофауны низших позвоночных позднего палеогена и неогена Армении

Развитие фауны рыб и амфибий позднего палеогена и неогена Армении было связано мощными горообразовательными процессами в предолигоценное время на территории Кавказа, в результате которых с поднятием земной коры в северной части территории Армении образовалась суша. Последняя была частью палеогено-миоценового Балкано-Анатолийско-Иранского «архипелага», соединяющего Азию с Европой.

На образовавшейся суше, на севере Армении в олигоцене появился пресноводный водоем, который заселял пресноводный *Palaeoleuciscus macrocephalus*, проникший сюда, вероятно, из водоемов юго-западной Азии. Видовой состав олигоценового водоема пополнялся также за счет других видов рыб – *Enoplophthalmus* cf. *alsaticus*, *Prolebias armeniacus* и Perciformes gen. et sp. indet. (табл. 2), проникших из Майкопского морского бассейна Куринской депрессии, что свидетельствует о наличии сообщения между этими палеоводоемами.

В раннем и среднем миоцене тектонические движения территории Армении продолжались, в результате чего в центральной и южной частях Армении появилась суша, где начал формироваться другой пресноводный водоем. Так, из отложений опресненного палеоводоема юго-западной части Армении обнаружены как тилично пресноводные рыбы, так и бычковые *Gobiidae* gen. et sp. indet. (табл. 2). Последние, вероятно, проникли сюда с востока из морских вод Куринской депрессии и образовали здесь «пресноводные» формы. В отложениях конца среднего и начала раннего миоцена (сармат) наблюдается изменение видового состава рыб солоноватоводно-лагунных

Таблица 3.

Ископаемые рыбы среднемиоценовых – верхнемиоценовых отложений Армении

| Отряд | Вид | Возраст и свита | | | | ВСЕГО (по таблиц. 1, 2, 3, 4) | Источник | |
|-----------------------------|--------------------------------------|-----------------|---------------------|--------|---------|----------------------------------|---------------------|---------|
| | | олигоцен | миоцен | | | | | |
| | | | средний- верхний | нижний | средний | | | верхний |
| | | | | | | | | |
| Osmeriiformes | <i>Enoplophthalmus cf. alsaticus</i> | x | - | - | - | 1 | Наши данные | |
| Clupeiformes | <i>Clupea</i> sp. 1 | - | - | - | x | 4 | Богачев, 1936 | |
| | <i>Clupea</i> sp. 2 | - | - | - | x | | Габелая, 1976 | |
| | <i>Clupeonella pliocenica</i> | - | - | - | x | | Наши данные | |
| | <i>Alosa</i> sp. | - | - | - | x | | Наши данные | |
| Atheriniformes | <i>Atherina schelkovnikovi</i> | - | - | - | x | 1 | Богачев, 1936 | |
| Cyprinodontiformes | <i>Prolebias armeniacus</i> | x | - | - | - | 4 | Богачев, 1936, 1962 | |
| | <i>Prolebias mutilus</i> | - | - | - | x | | | |
| | <i>Prolebias</i> sp. | - | - | - | x | | | |
| | <i>Aphanius</i> sp. | - | - | - | x | | | |
| Cypriniformes | <i>Palaeoleuciscus macrocephalus</i> | x | - | - | - | 2 | Наши данные | |
| | <i>Chondrostoma</i> sp. (Okt) | - | x | x | - | | | |
| Perciformes | Perciformes gen. et sp. indet. | x | - | - | - | 3 | | |
| | Percidae gen. et sp. indet. | - | x | x | - | | | |
| | Gobiidae gen. et sp. indet. | - | - | x | - | | | |
| Всего (по местонахождениям) | | 4 | 3 | 8 | 15 | 15 | - | |

видов *Aphanius* sp., *Prolebias mutilus*, *Prolebias* sp., *Atherina schelkovnikovi* на морские-пелагические – *Alosa* sp. (табл. 3), которое вероятно было связано с неоднократным изменением глубины и/или береговой линии Приереванского морского бассейна.

Конец миоцена знаменуется окончательным поднятием современной территории Армении и установлением здесь пресноводного режима. С этого момента, предположительно, начинается формирование современной пресноводной ихтиофауны и батрахофауны Армении.

Из отложений позднемиоценового пресноводного палеоводоема на севере Армении обнаружены пресноводные рыбы подсемейства ельцовых (табл. 4). Из них *Chondrostoma* sp. (Mays) является вероятным потомком *Chondrostoma* sp. (Okt) из раннемиоценовых отложений Октемберянского местонахождения, а *Pseudophoxinus vel Delminichthys* sp. – потомком *Palaeoleuciscus macrocephalus*.

Начиная с плиоцена, как на территории Армении, так и сопредельных стран, а также Балканского полуострова, образуется сеть больших озер, где продолжают развиваться предковые формы рецентных фаун вышеуказанных территорий (Асланян, 1958; Brinkmann, 1976; Lüttig, Steffens, 1976; Görür et al., 1995; Harzhauser, Mandic, 2008). Изучение раннеплиоценовых отложений территории Армении (местонахождение Нурнус) показало, что в это время в водоемах территории Армении появились усачевые *Barbus* sp. (Barbinae), а из ельцовых – *Alburnus* sp. Здесь же обнаружены первые остатки амфибий – *Pelophylax cf. ridibundus* и *Bufo* sp. (Мелик-Адамян, 2003).

Среднеплиоценовая фауна рыб по местонахождению Котурван представлена весьма скудно. Обнаружен только один представитель ельцовых – *Leuciscinae* gen. et sp. indet. Наиболее богатая фауна обнаруживается в позднеплиоценовых местонахождениях

Гелайсор и Дзорохбюр. Здесь снова доминируют ельцовые *Leuciscinae* – *Alburnus gambariani*, *Leuciscus* cf. *souffia*, *Leuciscus* sp., *Leuciscus oswaldi*. Наряду с ними обнаружены остатки храмули *Capoeta* sp., гарры *Garra* cf. *rufa* и озерной лягушки *Pelophylax* cf. *ridibundus* (табл. 4). Учитывая экологические особенности этих рыб, можно предположить, что климат в позднем плиоцене был теплее, чем сейчас.

Таблица 4.

Ископаемые рыбы и амфибии позднемiocеновых – плейстоценовых отложений Армении.

| Высшие таксоны | Виды | Возраст и местонахождение | | | | | | ВСЕГО по таксонам | Источник | | |
|----------------------------|--------------------------------|--|---------|----------|----------|-----------|--------|-------------------|----------|-------------|--------------------|
| | | миоцен | | | плиоцен | | | | | | |
| | | верхний | поздний | средний | верхний | | нижний | | | средний | |
| | | Маясан | Нуртус | Котурван | Гелайсор | Дзорохбюр | Сисиан | | | Севан 1 | |
| сем. Salmonidae | <i>Salmo</i> cf. <i>trutta</i> | - | - | - | - | - | x | - | 1 | Наши данные | |
| сем. Cyprinidae | подсем. Leuciscinae | <i>Leuciscinae</i> gen. et sp. indet. (Mays) | - | - | x | - | - | - | - | 10 | Наши данные |
| | | <i>Leuciscinae</i> gen. et sp. indet. (Kot) | x | - | - | - | - | - | - | | |
| | | <i>Pseudophoxinus</i> vel <i>Delmichthys</i> sp. | x | - | - | - | - | - | - | | |
| | | <i>Chondrostoma</i> sp. (Mays) | x | - | - | - | - | - | - | | |
| | | <i>Alburnus</i> sp. | - | x | - | - | - | - | - | | Мелик-Адамян, 2003 |
| | | <i>Alburnus sisianensis</i> | - | - | - | - | - | x | - | | Пизюки, 2003 |
| | | <i>Alburnus gambariani</i> | - | - | - | - | x | - | - | | Богачев, 1936 |
| | | <i>Leuciscus oswaldi</i> | - | - | - | - | x | - | - | | Наши данные |
| | | <i>Leuciscus</i> cf. <i>souffia</i> | - | - | - | x | - | - | - | | |
| | | <i>Leuciscus</i> sp. | - | - | - | x | - | - | - | | |
| подсем. Barbusinae | подсем. Cyprinidae | <i>Capoeta</i> sp. (Sev) | - | - | - | - | - | x | 3 | Наши данные | |
| | | <i>Capoeta</i> sp. (Gelays) | - | - | - | x | - | - | | | - |
| | | <i>Barbus</i> sp. | - | x | - | - | - | - | | | - |
| подсем. Cyprinidae | <i>Garra</i> cf. <i>rufa</i> | - | - | - | x | - | - | - | 1 | Наши данные | |
| группа Амфи | сем. Ranidae | <i>Pelophylax</i> cf. <i>ridibundus</i> | - | x | - | x | - | - | x | - | Наши данные |
| | сем. Bufonidae | <i>Bufo</i> sp. | - | x | - | - | - | - | - | - | Мелик-Адамян, 2003 |
| ВСЕГО (по местонахождению) | | 3 | 4 | 1 | 5 | 2 | 3 | 1 | 17 | - | |

Из раннеплейстоценовых отложений Армении (Сисианская свита) обнаружены ископаемые остатки *Salmo* cf. *trutta* и *Alburnus sisianensis* (табл. 4). Особое внимание заслуживают находки остатков кумжи, которые ранее не были обнаружены в предплейстоценовых отложениях Армении. Вероятно, их появление было связано с наступлением более низкого температурного режима, чем в предплейстоценовое время. Отсутствие представителей сравнительно богатой предплейстоценовой фауны в плейстоцене, возможно, связано с похолоданием климата, в результате чего рыбы, обитавшие с конца миоцена до начала плейстоцена в верхнем течении современных рр. Аракс и Кура, должны были мигрировать вниз по течению к Каспийскому морю, где в течение ледниковых эпох не наблюдалось сильного похолодания. После отступления ледников, вероятно, они снова поднялись вверх по течению. Однако, для некоторых рыб, в настоящее время встречающихся только в нижнем течении бассейна р. Кура, поднятие вверх по течению, оказалось невозможным.

Формирование и развитие фауны рыб и амфибий позднего палеогена и неогена Армении протекало под воздействием геологического развития территории и изменений

палеосреды и палеоклимата местообитания. Основываясь на имеющиеся данные, можно предположить, что современный состав фауны рыб и амфибий Армении начал формироваться с конца миоцена и начала плиоцена. Ихтиофауна в это время была представлена преимущественно видами подсемейства *Leuciscinae* (табл. 3). В плиоцене фауна дополнилась и обогатилась в результате проникновения отдельных видов рыб подсемейств *Leuciscinae*, *Barbinae* и *Syrprininae* и безхвостых амфибий (табл. 4) с юга и юго-востока. В результате оледенений в течение плейстоцена в состав фауны вошли лососи (семейство *Salmonidae*), а ранее сформировавшаяся фауна, в результате наступления ледников, частично погибла. После потепления часть возвратилась в места прежнего обитания и началась окончательная фаза формирования рецентного состава ихтиофауны Армении.

ВЫВОДЫ

1. В результате проведенных исследований описаны 19 таксонов палеофауны низших позвоночных позднего палеогена и неогена Армении, которые представлены 14-ю пресноводными, 4-я морскими-солонатоводными видами рыб и одним видом настоящих лягушек.

2. Из олигоцен-плейстоценовых отложений Армении нами впервые описывается 11 таксонов – *Alosa* sp., *Pseudophoxinus* vel *Delminichthys* sp., *Leuciscus* cf. *souffia*, *Leuciscus* sp., *Garra* cf. *rufa*, *Enoplophthalmus* cf. *alsaticus*, *Aphanius* sp., *Salmo* cf. *trutta*, *Perciformes* gen. et sp. indet., *Percidae* gen. et sp. indet. и *Gobiidae* gen. et sp. indet, а ранее известные таксоны рыб *Varicorhinus* sp., *Barbus* sp. и *Salmo* sp. из местонахождения Гелайсор описываются как *Barbinae* gen. et sp. indet.

3. Впервые в палеонтологической летописи нами указывается рецентный род *Garra*, а ископаемый род *Enoplophthalmus* впервые отмечается из отложений Восточного Паратетиса. Обнаружены самые древние остатки кумжы *Salmo* cf. *trutta*, а также представители рода *Chondrostoma* из Западной Палеарктики.

4. Выявлено, что пресноводный водоем олигоценового возраста на севере Армении заселяли как пресноводные (*Palaeoleuciscus macrocephalus*), так и лагунно-солонатоводные рыбы (*Prolebias armeniacus*, *Enoplophthalmus* cf. *alsaticus* и *Perciformes* gen. et sp. indet). Присутствие последних указывает на наличие связи палеоводоема с морскими водами Майкопского бассейна.

5. Установлено, что начиная с олигодена и до раннего миоцена, территория Армении, являясь частью Балкано-Анатолийско-Иранского «архипелага», располагалась на пути расселения пресноводной фауны рыб из Азии в Европу.

6. Выявлено, что в течение сармата изменение видового состава рыб

солоноватоводно-лагунных видов *Aphanius* sp., *Prolebias mutilus*, *Prolebias* sp., *Atherina schelkovnikovii* на морские-пелагические – *Alosa* sp., связано с неоднократным изменением глубины и/или береговой линии Приереванского морского бассейна.

7. Показано, что к началу формирования пресноводной ископаемой ихтиофауны территории Армении (средний олигоцен) доминирующей группой рыб являлись представители подсемейства ельцовых *Leuciscinae*. Состав фауны рыб, сохраняя количественное преобладание ельцовых рыб, начиная с раннего плиоцена пополнился видами подсемейства усачевых *Varbinae*, а с раннего плейстоцена – видами семейства лососевых *Salmonidae*. Озерная лягушка *Pelodytes punctatus* появляется на территории Армении, начиная с раннего плиоцена.

8. Данные наших исследований позволяют предположить, что современная фауна низших позвоночных Армении начала формироваться с конца миоцена и приобрела современный состав видов в конце плейстоцена, с окончанием последней ледниковой эпохи.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Пипоян С., Василян Д., Степанян И. Мурца *Barbus mursa* (Gueldenstadt, 1773) водоемов Армении // Исследование и охрана животного мира южного Кавказа: Мат. рег. науч. конф. – Ереван, 2003. – С. 122-124.
2. Василян Д. З. Новый для ископаемой ихтиофауны Армении вид – голавль *Leuciscus cephalus* (Linnaeus, 1758) // Сборник материалов Международной научной конференции (Международная академия образования). – Ереван, 2008. – С. 35.
3. Василян Д. З. Новый ископаемый вид ельца *Leuciscus (Telestes) cf. souffia* Risso, 1826 из плейстоценовых отложений Араратской котловины Армении // Биологический журнал Армении. – 2008. – Т. 60, № 1-2. – С. 113-117.
4. Василян Д. З. Ихтиофауна плиоцена – плейстоцена Армении и её значение для палеоклиматологических исследований // Вестник МАНЭБ, Ст.-Петербург. – 2008. – Т. 13, № 4, вып. 2. – С. 60-65.
5. Василян Д. З. Фауна пресноводного озера олигоценного возраста Дилижанской свиты, Армения // Сборник тезисов «Международной студенческой биологической конференции» посвящен. 90-летию Ер. гос. унив. и 75-летию факультета биологии. – Ереван, 2009. – С. 12.

Ատենախոսությունը նվիրված է Հայաստանի ուշ պալեոգենյան և նեոգենյան ժամանակաշրջանների նստվածքաշերտերում հայտնաբերված բրածո ստորակարգ ողնաշարավորների՝ ձկների և երկկենցաղների ուսումնասիրությանը, նրանց պալեոապրելավայրի նկարագրմանը և կենսաաշխարհագրական որոշ հարցերի պարզաբանմանը, ինչպես նաև Հայաստանի ժամանակակից ստորակարգ ողնաշարավորների ֆաունայի առաջացման և ձևավորման ուղիների պարզաբանմանը:

Կատարված հետազոտությունների արդյունքում նկարագրվել են Հայաստանի օլիգոգենյան-պլեյստոգենյան տարիքի ութ տեղավայրերի ստորակարգ ողնաշարավորների 17 տաքսոններ՝ ներկայացված 8 քաղցրահամ, 8 աղի կամ աղիավուն ջրերի բնակիչ ձկներով և 1 անպոչ երկկենցաղով: Դրանցից 11-ը՝ *Alosa* sp., *Pseudophoxinus* vel *Delminichthys* sp., *Leuciscus* cf. *souffia*, *Leuciscus* sp., *Garra* cf. *ruffa*, *Enoplophthalmus* cf. *alsaticus*, *Aphanius* sp., *Salmo* cf. *trutta*, Perciformes gen. et sp. indet., Percidae gen. et sp. indet. և Gobiidae gen. et sp. indet., Հայաստանի բրածո ձկնաշխարհի համար նկարագրվում են առաջին անգամ:

Նւեաբանական տարեգրության մեջ առաջին անգամ նշվում է ժամանակակից ցեղ *Garra*-ն, իսկ Արևելյան Պարաթետիսից՝ բրածո ցեղ *Enoplophthalmus*-ը: Հայտնաբերվել են *Salmo trutta* տեսակի ամենահին բրածո մնացորդները, իսկ Արևմտյան Պալեարկտիկայի համար գտնվել են *Chondrostoma* ցեղի հնագույն ներկայացուցչի մնացորդները:

Ցույց է տրվել, որ օլիգոգենում Հայաստանի ներկայիս տարածքը, հանդիսանալով Բալկանո-Անատոլա-Իրանական կղզիախմբի մասը, հանդիսացել է քաղցրահամ ջրերի ձկնատեսակների Ասիայից Եվրոպա տարաբանակեցման ուղի: Այդ ժամանակ Հայաստանի հյուսիսում գոյություն ունեցող քաղցրահամ ջրամբարը կապ է ունեցել Մայկոպյան ավազանի ծովային ջրերի հետ, որի մասին են վկայում այս ջրամբարի նստվածքաշերտերում հայտնաբերված աղիավուն ջրերի բնակիչ ձկների՝ *Prolebias armeniacus*, *Enoplophthalmus* cf. *alsaticus* և Perciformes gen. et sp. indet մնացորդների առկայությունը:

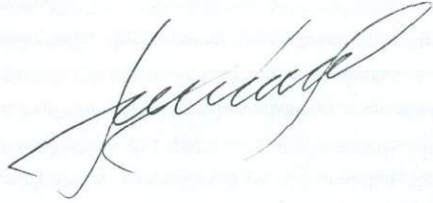
Մարմատի ընթացքում Երևանյան ավազանի ձկնաշխարհի ծովալճակային-աղիավուն ջրերի բնակիչ ձկները՝ *Aphanius* sp., *Prolebias mutilus*, *Prolebias* sp. և *Atherina schelkovnikovi*, իրենց տեղը զիջում են ծովային պելագիալ ձկներին՝ *Alosa* sp., ինչը պայմանավորված էր այս ջրավազանի խորության և/կամ ափեզրի փոփոխությամբ:

Հայաստանի տարածքում բրածո քաղցրահամ ձկնաշխարհի ձևավորման պահից (միջին օլիգոգեն) գերակայող խումբ էր հանդիսանում *Leuciscinae* ենթաընտանիքը: Ձկնաշխարհի կազմը, պահպանելով այս ենթաընտանիքին պատկանող տեսակների քանակական գերակայությունը, վաղ պլիոցենից, երբ սկսվում է Հայաստանի ժամանակակից ձկնաշխարհի ձևավորումը, համարվում է *Barbinae* ենթաընտանիքի, իսկ վաղ պլեյստոգենում՝ նաև *Salmonidae* ընտանիքի ձկնատեսակներով:

Հայաստանի տարածքի երկկենցաղների բրածո ֆաունան ներկայացված է եղել հիմնականում անպոչերով: Մասնավորապես՝ բրածո լճագորտի *Pelophylax* cf. *ridibundus* և

դոդոշի *Bufo* sp. գուածոները վկայում են այդ կենդանիների լայն տարածվածության մասին Հայաստանի վաղ պլիոցենում:

Ուշ պլեյստոցենում՝ վերջին սառցապառնից հետո, Հայաստանի ստորակարգ ողնաշարավորների ֆաունան մտնում է իր զարգացման վերջնական փուլ և ստանում ժամանակակից պատկերը:



1992