



УДК 567.58(477/498)

А.Н. Ковальчук

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина

ОСТАТКИ РЫБ РОДА *PERCA* (ACTINOPTERYGII, PERCIDAE) ИЗ ОТЛОЖЕНИЙ ПОЗДНЕГО НЕОГЕНА ЮГА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

В результате изучения ископаемых костей окуней из отложений позднего миоцена и плиоцена юга Восточной Европы определены остатки *Perca* sp. в материалах из местонахождений, датированных поздним миоценом. *Perca fluviatilis* впервые появляется в водоемах исследуемого региона в начале плиоцена. Приведены сведения о морфологии костей окуней из миоценовых и плиоценовых местонахождений юга Восточной Европы.

Ключевые слова: окуневые рыбы, *Perca*, поздний миоцен, плиоцен, Восточная Европа.

Введение

Процесс становления пресноводной ихтиофауны юга Восточной Европы начался ориентировочно на границе среднего и позднего миоцена (~12 млн л. н.). Установление таксономического состава миоценовых и плиоценовых ихтиокомплексов этого региона позволяет не только объяснить высокую степень их мозаичности, но также дает возможность установить их связь с аналогичными сообществами сопредельных территорий и показать, таким образом, преобразование пресноводной ихтиофауны во времени и пространстве. Окуневые рыбы, наряду с карповыми, сомовыми и щукообразными, составляли ядро этих сообществ. Они были представлены, по крайней мере, тремя родами — *Perca* Linnaeus, 1758; *Sander* Oken, 1817; вымерший *Leobergia* Schtylko, 1934 (Тарашук, 1962, 1965; Щербуха, 1992, 1993).

В состав мировой ихтиофауны входят три вида окуней (*P. flavescens* Mitchell, 1814; *P. schrenki* Kessler, 1874; *P. fluviatilis* Linnaeus, 1758). Они распространены в пресных и солоноватых водах умеренного пояса Северного полушария, а также интродуцированы в некоторых районах Южного полушария (Craig, 2000; Froese, Pauly, 2014). В водоемах Украины встречается один нативный вид — речной окунь, *Perca fluviatilis* (Мовчан, 2011). Древнейшие костные остатки пресноводных окуней происходят из отложений позднего олигоцена Германии (19,0–24,0 млн л. н.): *Perca praefluviatilis*

© А.Н. КОВАЛЬЧУК, 2014

Weiler, 1963 и *Perca?* sp. из местонахождения Darmstadt (Weiler, 1963; Reichenbacher, 2000). В настоящее время описаны несколько вымерших видов рода *Perca*, в частности *P. lepidopoma* (Schtylko, 1934) из позднего миоцена — раннео-среднего плиоцена Западной Сибири (Штылько, 1934; Сычевская, 1980), *P. ignorabilis* Sytchevskaya, 1989 из раннего миоцена Казахстана (Сычевская, 1989), *P. skobloi* Sytchevskaya, 1989 из среднего миоцена России (Сычевская, 1989), *P. fossilis* Gaudant, 1997 из раннего плиоцена Германии (Gaudant, 1997), а также *P. neopleistocenica* Kovalchuk, 2013 из среднего неоплейстоцена Украины (Kovalchuk, 2013). Ископаемые остатки *Perca flavescens* известны из плейстоцена Канзаса (Smith, 1958; Schuultz, 1965). В.И. Таращук (1962) указывает на наличие в плиоценовых отложениях Украины костей *P. fluviatilis* и *Perca* cf. *fluviatilis*. Значительное количество остатков рыб рода *Perca* из отложений позднего неогена Болгарии, Венгрии, Германии, Казахстана и России описаны в открытой номенклатуре (Хисарова, 1971; Сычевская, 1989; Wiesner, 1967; Kamenov, Kojumdshieva, 1983; Reichenbacher, 2000; Böhme, 2003; Böhme, Ilg, 2003; Czizer et al., 2009). Многочисленные остатки нескольких видов судаков на данный момент обработаны (Kovalchuk, Murray, 2016).

Материал и методы

Материалом для исследования стали костные остатки окуней, датированных миоценовым и плиоценовым возрастом, из 13 местонахождений на территории Украины и, частично, Республики Молдова и Российской Федерации (рис. 1). Всего обработано 68 целых и фрагментированных костей рыб, в т. ч. принадлежащих к роду *Perca*. Ихтиологический материал представлен разрозненными костями верхней челюсти (praemaxillare, maxillare), элементами нижнечелюстной ветви (quadratum, articulare, dentale) и оперкулярного аппарата (praeperculare, operculare, suboperculare), а также отдельными позвонками. Определение систематической принадлежности производилось автором с использованием сравнительной остеологической коллекции отдела палеонтологии Национального научно-природоведческого музея НАН Украины. Описание морфологии костей осуществлено по схеме, предложенной И. Лепиксааром (Lepiksaar, 1994). Объем стратиграфических подразделений соответствует корреляционной схеме фаунистических ассоциаций позднего неогена Восточного Паратетиса (Nesin, Nadachowski, 2001).

Результаты и обсуждение

Из отложений позднего неогена юга Восточной Европы идентифицированы остатки *Perca fluviatilis* (плиоцен) и *Perca* sp. (поздний миоцен). Часть материала, возможно принадлежащая окуням, однако систематическая принадлежность которого вызывает сомнения, определена до уровня семейства.

Perca fluviatilis Linnaeus, 1758

Жаберная крышка (operculare) из местонахождения Котловина 3 представлена небольшим фрагментом (рис. 2А), размеры которого не позволяют снять основные промеры. Кость идентична таковой у современного речного окуня. Сочленовная кость (articulare) имеет неправильную четырехугольную форму (рис. 2В). Суставная часть кости компактная, с широкой и глубокой фасеткой: ее длина составляет 4,8 мм (Котловина 2) и 5,4 мм (Котловина 3), ширина — 3,0 и 4,2 мм соответственно. Надсуставная борозда (sulcus subarticularis) четко выражена, угловая вырезка (incisura angularis) имеет округлую форму, сочленовная поверхность (facies articularis quadrati) — прямоугольная, с закругленными краями. Длина кости — 20,9 и 23,5 мм. Верхнечелюстная кость (maxillare) хорошо сохранилась (рис. 2С), удли-

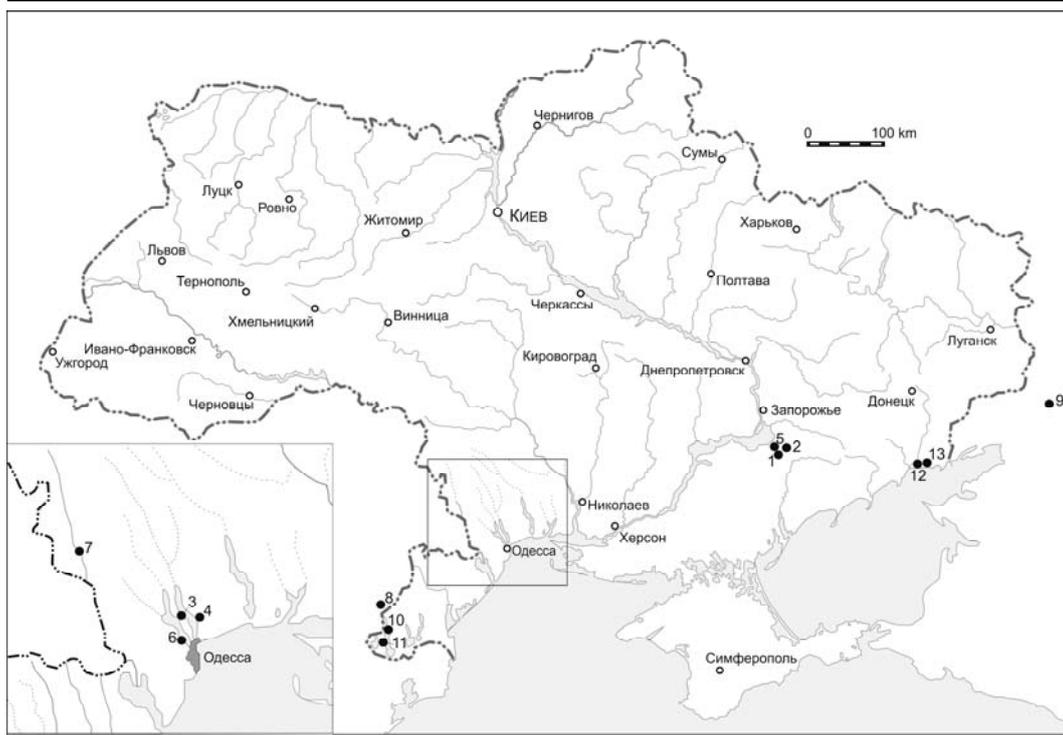


Рис. 1. Местонахождения с остатками окуней в отложениях позднего миоцена (1 — Попово; 2 — Лобково; 3 — Черевычное; 4 — Третья Круча; 5 — Верхняя Криница; 6 — Нерубайское) и плиоцена (7 — Ново-Петровка; 8 — Мусаид; 9 — Обуховка; 10 — Виноградовка; 11 — Котловина 1, 2, 3; 12 — Безымянное, 13 — Широкино) юга Восточной Европы.

Fig. 1. Localities with perch remains in the late Miocene (1 — Popovo; 2 — Lobkovo; 3 — Cherevichnoe; 4 — Tretya Krucha; 5 — Verkhnyaya Krynitsa; 6 — Nerubaiskoe) and Pliocene strata (7 — Novo-Petrovka; 8 — Musaid; 9 — Obukhovka; 10 — Vinogradovka; 11 — Kotlovina 1, 2, 3; 12 — Bezimyannoe; 13 — Shirokino) of Southeastern Europe.

нена, округлая в поперечном сечении. Каудальная часть maxillare разрушена. Ширина суставного гребня (*crista articularis*) составляет 3,1 мм, ширина внутреннего отростка (*processus internus*) — 2,8 мм. По морфологическим признакам maxillare не отличается от таковой у современных представителей *Perca fluviatilis*.

***Perca* sp.**

В сборах из местонахождения Попово 3 имеется фрагмент suboperculare (рис. 2D). Форма и размеры зазубрин выглядят как таковые у представителей рода *Perca*: зубцы продолговатые, конические, латерально сжатые. Предкрышечная кость (*praepoperculare*) представлена медиальной частью (рис. 2E). Нижняя ветвь кости и вершина восходящего отростка разрушены. По наружному краю кости расположены частые заостренные округлые и немного сжатые зубцы разной длины. Ширина кости составляет 7,5 мм (у рецентных *Perca fluviatilis* — в среднем 8,2 мм). Описываемая кость также характеризуется отсутствием сдвоенных зубцов на наружном крае (их наличие является отличительным признаком *Perca fluviatilis*). Предчелюстная кость (*praemaxillare*) массивная (рис. 2F). В передней части она представляет собой компактное расширенное тело с отходящими вверх двумя латерально сжатыми лепесткообразными отростками, разделенными глубокой выемкой. Передний отросток (*processus anterior*) и каудальная часть *praemaxillare* разрушены, ширина суставного отростка (*processus articularis*) составляет 2,5 мм. Зубное поле кости широкое (2,3 мм). Квадратная кость (*quadratum*) плоская, имеет треугольную форму (рис. 2G). Ее нижняя вершина образует сустав в виде двойного косо

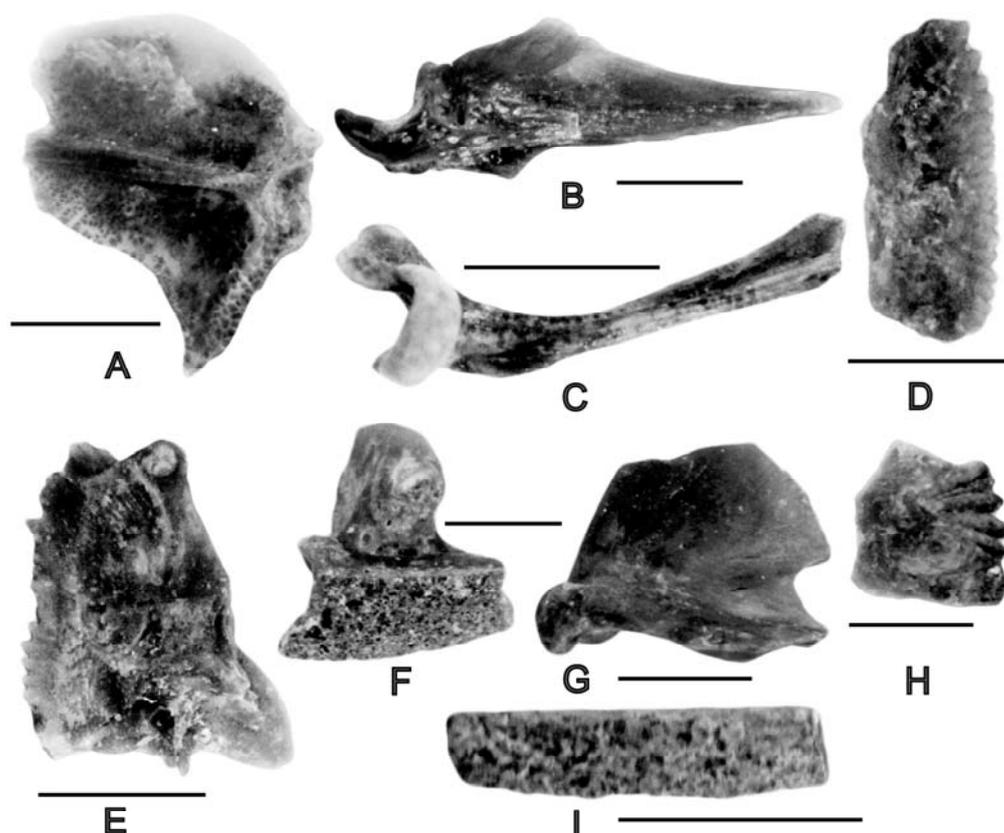


Рис. 2. Костные остатки окуней из отложений позднего неогена Украины: А–С — *Perca fluviatilis*, плиоцен (А — operculare, В — articulare, С — maxillare); D–I — *Perca* sp., поздний миоцен (D — suboperculare, E — praeoperculare, F — praemaxillare, G — quadratum, H — чешуя; I — dentale). Масштабный штрих — 5 мм.

Fig. 2. Bone remains of perches from the late Neogene strata of Ukraine: A–C — *Perca fluviatilis*, Pliocene (A — operculare, B — articulare, C — maxillare); D–I — *Perca* sp., late Miocene (D — suboperculare, E — praeoperculare, F — praemaxillare, G — quadratum, H — scale; I — dentale). Scale bar — 5 mm.

сочленовного блока. Угол между суставной осью и плоскостью кости составляет 85° . Верхний край quadratum утолщен, по заднему краю перпендикулярно к плоскости кости расположен гребень, начинающийся от суставного блока и заканчивающийся в виде частично разрушенного обособленного шиповидного отростка. Длина суставной поверхности фасетки — 3,6 мм, ширина — 2,7 мм. Диаметр бокового мыщелка (condylus lateralis) составляет 2,3 мм, ширина processus praeopercularis — 2,8 мм. От аналогичной кости современного окуня описываемая кость отличается несколько меньшим углом наклона между осью сустава и плоскостью quadratum, более короткой и узкой суставной поверхностью. Чешуя ктеноидная (рис. 2H). Базальное ядро сильно сдвинуто в проксимальном направлении, переднее поле разделено фестонами. Длина чешуйных пластинок составляет 4,4–7,7 мм (в среднем 5,9 мм), ширина — от 4,4 до 8,6 мм (среднее значение — 6,5 мм). Жевательная пластинка зубной кости (рис. 2I) сходна с таковой у *Perca fluviatilis*, от которой отличается более широким зубным полем (2,1 мм по сравнению с 1,9 мм).

Percidae gen. et sp. indet.

В сборах из местонахождения Лобково представлены два фрагмента praeoperculare

(рис. 3А), характер озубления наружного края которых указывает на принадлежность к окуневым рыбам. Небольшие размеры обломков не дают возможности надежно идентифицировать их с представителями известных родов Percidae. Ширина предкрышки составляет 3,8 и 5,9 мм соответственно. Обломки квадратной кости из местонахождений Третья Круча (рис. 3В), Ново-Петровка и Котловины 1 морфологически сближаются с таковыми у окуневых рыб. *Quadratum* из Ново-Петровки по размерным показателям может быть предварительно отнесена к *Perca* (длина суставной поверхности — 6,0 мм) или *Leobergia* (диаметр бокового мышцелка — 3,4 мм). Неудовлетворительная сохранность костных остатков из Третьей Кручи и Котловины 1 не позволяет определить их ближе, чем до уровня семейства. В отложениях позднего неогена юга Восточной Европы позвонки окуневых рыб являются довольно многочисленными (рис. 3С–К). Большинство из них имеет округлую, часть — треугольную форму. Позвонки из разновозрастных местонахождений сопоставимы по размерам (табл. 1). Остатки, происходящие из отложений позднего миоцена и раннего плиоцена, в среднем имеют больший диаметр по сравнению с таковыми из остеологических сборов средне- и позднеп-

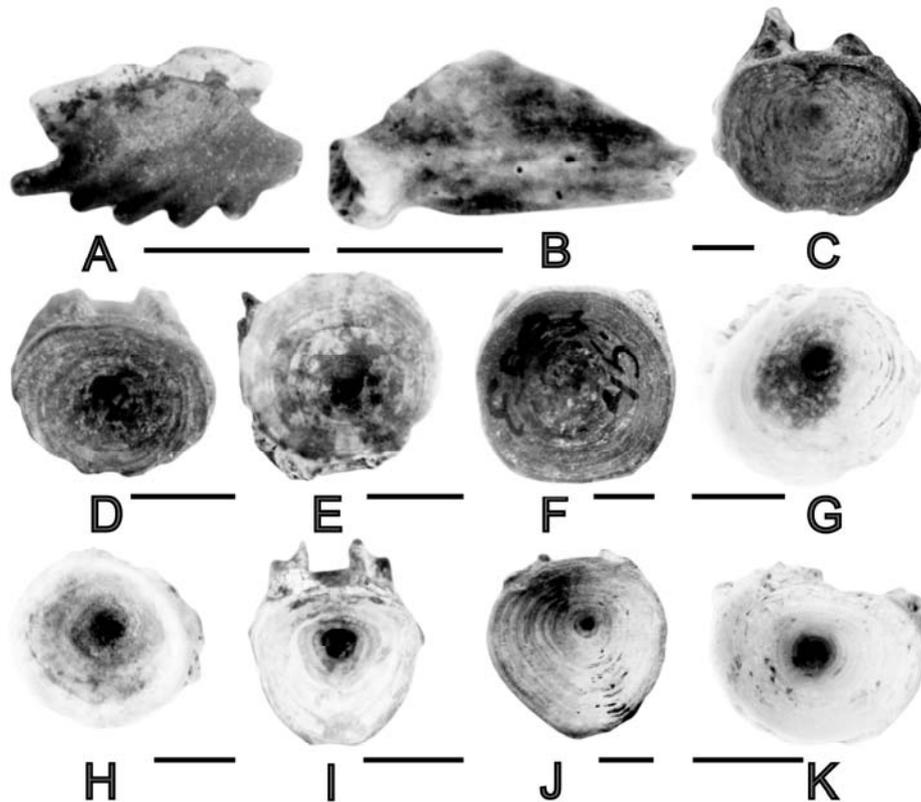


Рис. 3. Костные остатки окуневых рыб (Percidae gen. et sp. indet.) из отложений позднего неогена юга Восточной Европы: А — фрагмент праеоперкуляре, Лобково; В — фрагмент quadratum, Третья Круча; позвонки: С — Нерубайское, D — Мусаид, E — Виноградовка 2, F — Черевычное 3, G — Безымянное, H — Ново-Петровка, I — Обуховка 2, J — Широкино, K — Котловина 3. Масштабный штрих — 5 мм.

Fig. 3. Bone remains of percoid fishes (Percidae gen. et sp. indet.) from the late Neogene strata of South-eastern Europe: A — preopercular fragment, Lobkovo; B — quadratum fragment, Tretya Krucha; centra: C — Nerubaiskoe, D — Musaid, E — Vinogradovka 2, F — Cherevichnoe 3, G — Bezimyannoe, H — Novo-Petrovka, I — Obukhovka 2, J — Shirokino, K — Kotlovina 3. Scale bar — 5 mm.

Таблица 1. Диаметр (D) позвонков окуневых рыб (*Percidae* gen. et sp. indet.) из позднемиоценовых и плиоценовых местонахождений юга Восточной Европы.

Table 1. Diameter (D) of centra of percoid fishes (*Percidae* gen. et sp. indet.) from the late Miocene and Pliocene localities of Southeastern Europe.

Местонахождение	Возраст	n	D min	D med	D max
Котловина 3		6	6,3	7,6	9,5
Обуховка 2		6	6,4	7,2	8,3
Широкино		4	6,5	7,0	8,3
Безымянное		2	9,3	–	11,1
Виноградовка 2	Плиоцен	1	–	10,1	–
Обуховка 1		14	4,3	6,8	11,1
Мусаид		1	–	7,9	–
Ново-Петровка		5	8,7	10,1	10,8
Нерубайское	Поздний миоцен	2	15,4	–	17,5
Черевичное 3		1	–	14,7	–

лиоценового возраста. Исследуемые позвонки могут принадлежать *Perca*, однако предварительно описаны с использованием открытой номенклатуры.

Исходя из представленных данных, а также на основании анализа специальной литературы (Сычевская, 1989; Щербуха, 1992, 1993; Gaudant, 1997; Hai et al., 2008; Naronski, Stepien, 2013; Kovalchuk, 2013) возможно восстановление истории окуней рода *Perca* (рис. 4). По всей вероятности, центром их происхождения следует считать территорию Центральной Европы. На это указывает наличие наиболее древних их костных остатков и значительное количество описанных вымерших видов. Наиболее подходящим на роль общего предка рыб рода *Perca* (по времени возникновения) является *P. praefluviatilis* или морфологически близкая к нему форма (рис. 4). Появившись ориентировочно в начале позднего олигоцена, окуни в течение первой половины миоцена распространились по всему континенту. Различия экологических условий, возникновение естественных барьеров

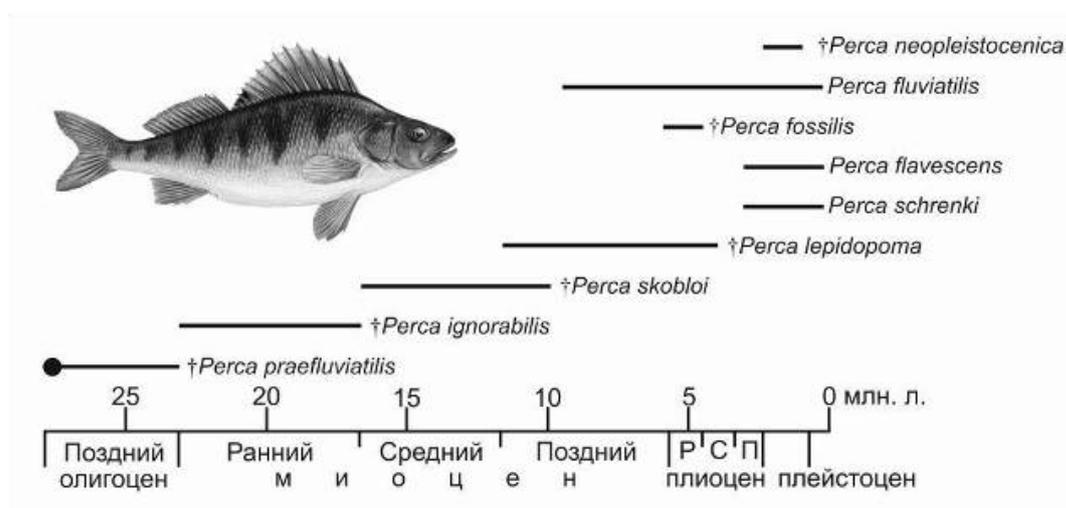


Рис. 4. Время существования отдельных таксонов в пределах рода *Perca*.

Fig. 4. Lifetime of a some taxa within the genus *Perca*.

Остатки рыб рода *Perca* (Percidae, Teleostei) из отложений позднего неогена юга Восточной Европы вследствие флуктуаций морских бассейнов и неотектонических сдвигов, а также высокая конкурентоспособность и эволюционная пластичность способствовали интенсивному видообразованию в пределах рода *Perca* (рис. 4). Речной окунь *Perca fluviatilis*, судя по данным палеонтологической летописи, впервые появляется в Европе на границе миоцена и плиоцена. Два других рецентных вида (*P. flavescens*, *P. schrenki*), будучи представителями одной клады на филогенетическом древе *Perca* (Hai et al., 2008) и предположительно родственные вымершему *P. lepidopoma* (Щербуха, 1992, 1993), отделяются от общего эволюционного ствола в конце плиоцена — в начале плейстоцена (рис. 4). Установление степени родства современных и вымерших представителей рода *Perca*, подкрепленное палеонтологическими и молекулярно-генетическими данными, представляется нам весьма перспективной задачей.

- Мовчан Ю.В., 2011. Рыбы Украины. — К.: Золоті ворота. — 420 с.
- Сычевская Е.К., 1980. Семейство Percidae. — В кн.: Ископаемые костистые рыбы СССР. — М.: Наука. — С. 121–125. — (Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. 178).
- Сычевская Е.К., 1989. Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии. — М.: Наука. — 144 с. — (Тр. Совм. советско-монгольск. экспед., вып. 39).
- Тарашук В.І., 1962. Матеріали до вивчення фауни прісноводних риб з неогенових та антропогенових відкладів України // Збірн. праць Зоол. музею АН УРСР. — 31. — С. 1–27.
- Тарашук В.И., 1965. Холоднокровные позвоночные из плиоценовых отложений Запорожской области. — В кн.: Природная обстановка и фауны прошлого. — Вып. 2. — Киев: Наукова думка. — С. 74–101.
- Хисарова Г.Д., 1971. Рыбы из континентальных отложений позднего мела и кайнозоя Центрального и Восточного Казахстана. — В кн.: Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Т. 5. — Алма-Ата: Академия наук Казахской ССР. — С. 57–62.
- Штылько Б.А., 1934. Неогеновая фауна пресноводных рыб Западной Сибири // Труды Геол.-развед. объединения. — Вып. 395. — С. 1–96.
- Щербуха А.Я., 1992. Очерк таксономической структуры рода *Perca* (Osteichthyes, Percidae) // Вестник зоологии. — № 3. — С. 22–26.
- Щербуха А.Я., 1993. О родстве ископаемых и современных таксонов рода *Perca* (Osteichthyes, Percidae) // Вестник зоологии. — № 4. — С. 39–40.
- Böhme M., 2003. The Miocene Climatic Optimum: evidence from ectothermic vertebrates of Central Europe // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. — 195. — P. 389–401.
- Böhme M., Ilg A., 2003. Fossil Fishes, Amphibians, Reptiles and Birds (fosFARbase) localities and taxa from the Triassic to the Neogene. — www.wahre-staerke.com.
- Craig J.F., 2000. Percid fishes: systematics, ecology and exploitation. — Malden: Blackwell Science Ltd. — 352 p.
- Czizer I., Magyar I., Böhme M., Coric S., Bakrac K., Sütö-Szentai M., Lantos M., Babinszki E., Müller P., 2009. Life in the sublittoral zone of long-lived Lake Pannon: paleontological analysis of the Upper Miocene Szak Formation, Hungary // International Journal of Earth Sciences. — 98. — P. 1741–1766.
- Froese R., Pauly D., eds., 2014. FishBase. — www.fishbase.org.
- Gaudant J., 1997. L'ichthyofaune pliocène de Willershausen am Harz (Basse Saxe, Allemagne) — un reexamen // Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. B. — N 257. — 51 p.
- Hai S., Li J., Feng J., Mu L., 2008. Systematics of *Perca* species based on multivariate morphometrics and mitochondrial cytochrome b gene variation analysis // Zoological Research. — 29. — P. 113–120.
- Haponski A.E., Stepien C.A., 2013. Phylogenetic and biogeographical relationships of the *Sander* pikeperches (Percidae: Perciformes): patterns across North America and Eurasia // Biol. J. Linn. Soc. — 110, Is. 1. — P. 156–179.
- Kamenov B., Kojumdshieva E., 1983. Stratigraphy of the Neogene in the Sofia Basin // Paleontology, Stratigraphy and Lithology (Bulgarian Academy of Sciences). — 18. — P. 69–84.
- Kovalchuk O.M., 2013. A New Fossil *Perca* Fish (Teleostei, Percidae) from the Neopleistocenian sediments of Southern Ukraine // Vestnik Zoologii. — 47, N 4. — P. 377–380.
- Kovalchuk O.M., Murray A.M., 2016. Late Miocene and Pliocene pikeperches (Teleostei, Percidae) of Southeastern Europe // Journal of Vertebrate Paleontology. — DOI: 10.1080 / 02724634. 2016. 1100999. — on-line.
- Lepiksaar J., 1994. Introduction to osteology of fishes for paleozoologists. — Göteborg. — 75 p.

- Nelson J.S., 2006. Fishes of the World. — New York : John Wiley and Sons. — 601 p.
- Nesin V.A., Nadachowski A., 2001. Late Miocene and Pliocene small mammal faunas (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) of Southeastern Europe // Acta zool. cracov. — 44, N 2. — P. 107–135.
- Reichenbacher B., 2000: Das brackisch-lakustrine Oligozän und Unter-Miozän im Mainzer Becken und Haunauer Becken: Fischfaunen, Paläoökologie, Biostratigraphie, Paläogeographie // Courier Forschungsinstitut Senckenberg. — N 222. — 143 p.
- Schultz G.E., 1965. Pleistocene vertebrates from the Butler Spring local fauna, Meade County, Kansas // Papers of the Michigan Acad. Sci., Art, Letters. — 50. — P. 235–265.
- Smith C.L., 1958. Additional Pleistocene fishes from Kansas and Oklahoma // Copeia. — N 3. — P. 176–180.
- Weiler W., 1963. Die Fischfauna des Tertiärs im oberheinischen Graben, des Mainzer Beckens, des unteren Maintals und der Wetterau, unter besonderen Berücksichtigung des Obermiozäns // Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gessellschaft. — N 504. — P 1–75.
- Wiesner E., 1967. Das Miozän im östlichen Mainzer Becken unter besonderer Berücksichtigung der Mikrofauna. — Unpublished Thesis. — Geol. Paläont. Inst. — Frankfurt on Main : Frankfurt on Main University. — 111 p.

O.M. Kovalchuk

FISH REMAINS OF THE GENUS *PERCA* (ACTINOPTERYGII, PERCIDAE) FROM THE LATE NEOGENE STRATA OF SOUTHEASTERN EUROPE

The present paper deals with results of studying of the fossil bones of perches from the late Miocene and Pliocene strata of Southeastern Europe. Remains of *Perca* sp. were identified in materials from localities, dated as the late Miocene age. *Perca fluviatilis* has been appeared for the first time in water bodies of the studied region at the beginning of Pliocene. Data on bone morphology of the late Miocene and Pliocene perches of Southeastern Europe are presented in the paper.

Key words: percid fishes, *Perca*, Late Miocene, Pliocene, Eastern Europe.

O.M. Ковальчук

РЕШТКИ РИБ РОДУ *PERCA* (ACTINOPTERYGII, PERCIDAE) З ВІДКЛАДІВ ПІЗНЬОГО НЕОГЕНУ ПІВДНЯ СХІДНОЇ ЄВРОПИ

Стаття присвячена результатам вивчення викопних кісток окунів із відкладів пізнього міоцену і пліоцену півдня Східної Європи. Рештки *Perca* sp. визначені у матеріалах із місцезнаходжень, датованих пізнім міоценом. *Perca fluviatilis* вперше з'являється у водоймах досліджуваного регіону на початку пліоцену. Наведені відомості про морфології кісток окунів із міоценових та пліоценових місцезнаходжень півдня Східної Європи.

Ключові слова: окуневі риби, *Perca*, пізній міоцен, пліоцен, Східна Європа.

Contact:

Oleksandr Kovalchuk,
National Museum of Natural History NAS Ukraine,
15 B. Khmelnytsky Str., Kyiv, 01601 Ukraine.
E-mail: Biologist@ukr.net

Контакт:

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