



Биолог. журн. Армении, 4 (63), 2011

К ПАЛЕОФАУНЕ (MOLLUSCA, INSECTA, TELEOSTEI)
ДИАТОМОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ УЙЦ
И БРНАКОТ (СИСИАНСКАЯ СВИТА, ПЛЕЙСТОЦЕН)

М.А. МАРДЖАНЫАН¹, Л.Д. АРУТЮНОВА¹, Р.Г. АРУТЮНЯН,¹
А.А. БРУХ², И.Г. ГАБРИЕЛЯН³, Д.З. ВАСИЛЯН¹

¹Институт зоологии Научного центра зоологии и гидроэкологии НАН РА
mmarjanyan@yahoo.com, zool_laura@yahoo.com, abricos170@rambler.ru,
davitvasilyan@googlegmail.com,

²Зенкенбергский музей и исследовательский институт, Германия,
abruch@senckenberg.de,

³Институт ботаники НАН РА
gabrielyanivan@yahoo.com

В плейстоценовых отложениях диатомитов Сисианской свиты (Sisian suite) местонахождений Уйц (Уйц-1, Уйц-2, Уйц-3) и Брнакот (Брнакот-1, Брнакот-2, Брнакот-3) обнаружены и изучены остатки и отпечатки моллюсков, насекомых и рыб - представителей рецентной фауны, за исключением одного вида моллюска. Их комплексное изучение позволило более полно воссоздать палеоландшафт данных местонахождений в плейстоцене, который мало отличается от современного, где водная фауна изученных групп указывает на наличие богатых кислородом пресноводных и солоноватых водоемов - озер, горных потоков. Судя по современному ландшафту и экологическим характеристикам изученных таксонов, в регионе с плейстоцена наблюдается процесс ксерофилизации ландшафта - расширение степи, сокращение лесных массивов и водной поверхности.

Армения – плейстоцен – диатомиты – моллюски – насекомые – рыбы

Ուսումնասիրվել են Ույծ (Ույծ-1, Ույծ-2, Ույծ-3) և Բռնակոթ (Բռնակոթ-1, Բռնակոթ-2, Բռնակոթ-3) տեղավայրերի դիատոմային նստվածքների փափկամարմինների, միջատների և ձկների դրոշմները և մնացորդները, որոնք, բացառությամբ փափկամարմինների մեկ տեսակի, ներկայացնում են ժամանակակից տեսակներ: Դրանց համալիր ուսումնասիրությունը թույլ է տվել վերականգնել տվյալ տարածքի պլեյստոցենյան պալեոլանդշաֆտի առավել ամբողջական պատկերը, որը տարբերվում է տարածքի ներկա լանդշաֆտից: Հետազոտված խմբերի ջրային ֆաունան ցույց է տալիս թթվածնով հարուստ քաղցրահամ և թույլ աղի ջրամբարների լճերի, լեռնային հոսանքների առկայություն: Դատելով ժամանակակից լանդշաֆտից և ուսումնասիրված տարածքների էկոլոգիական բնութագրերից, պլեյստոցենից սկսած դիտվում է կլիմայի չորացում, տափաստանների ընդարձակում, անտառածածկ տարածքների և ջրային մակերեսների կրճատում:

Հայաստան - պլեյստոցեն - դիատոմիտներ - փափկամարմիններ - միջատներ - ձկներ

The fossil remains from diatome sediments of Uyts (Uyts-1, Uyts-2, Uyts-3) and Brnakot (Brnakot-1, Brnakot-2, Brnakot-3) locality complexes are studied. The fossil fauna includes recent mollusk, insect and fish remains and imprints, with the ex-

ception of mollusk species. The integrated study of these fossils provided a complete picture of Pleistocene palaeolandscape of these regions. This picture differs from the recent one lightly. Moreover the aquatic fossil fauna shows presence of rich on oxygen and slightly saline water bodies – lakes, mountain streams. The comparison of our results on fossil material with the data on recent landscapes and characteristics of studied taxa shows, that since Pleistocene the climate became dryer, and extension of steppe landscapes and reduction of woodland and of wetlands occurred.

Armenia - Pleistocene - diatomite - mollusks - insects - fishes

Данная статья является продолжением работ по изучению ископаемой фауны Армении [14-19] – в нашем случае моллюсков, насекомых, костистых рыб (Mollusca, Insecta, Teleostei). Местонахождения в окрестностях сел Брнакот (Брнакот-1, Брнакот-2, Брнакот-3) и Уйц (Уйц-1, Уйц-2, Уйц-3) находятся на юго-востоке Республики Армения, в бассейне среднего течения реки Воротан на высоте 1600-1710 м н.у.м, где в плейстоценовых отложениях в виде обнажений диатомитов, диатомовых глин, глинистых и песчаных диатомитов (Sisian suite) обнаружены остатки и отпечатки указанных групп животных. В Уйце и Брнакоте исследованы следующие местонахождения:

Уйц-1 - находится в центре села Уйц, на правом берегу реки Сисиан, на высоте 1613 м н.у.м., отложения мощностью 3-4 м, протяженностью 20-30 м, ориентация юго-западная.

Уйц-2 - находится на расстоянии 500-1000 м южнее села Уйц на правом берегу реки Сисиан, на высоте 1624 м н.у.м.; отложения мощностью 2-3 м, протяженностью 500-600 м, ориентация восточная.

Уйц-3 - расположен на восточной окраине села, на высоте 1620 м н.у.м., отложения мощностью 10-15 м, протяженностью 50-60 м, ориентация восточная.

Брнакот-1 - находится на расстоянии 1 км от села, на правой стороне дороги Сисиан-Брнакот, на левом берегу речки Брнакот, на высоте 1710 м н.у.м., отложения мощностью до 5-7 м, протяженностью 10-15 м, ориентация юго-восточная.

Брнакот-2 - находится на расстоянии 500-700 м, юго-восточнее села Уйц на правом берегу речки Брнакот, на высоте 1700 м н.у.м.; отложения мощностью до 10 м, протяженностью 400-500 м, ориентация северо-восточная.

Брнакот-3 - находится на расстоянии 1 км от села, в 50 м правее местонахождения Брнакот-1, на высоте 1705 м н.у.м; отложения мощностью до 5-7 м, протяженностью 20-30 м, ориентация северо-восточная.

Материал и методика. Материалом для изучения послужили образцы из коллекции ископаемых растений и животных Института ботаники НАН РА (1940-2009 гг.) и сборы авторов (1990-2009 гг.). Из просмотренных 2314 образцов обнаружены и исследованы образцы со следами животных: моллюсков – 363, насекомых – 299, рыб – 22. Для морфотаксономического сравнения были использованы коллекции насекомых и моллюсков Института зоологии Научного центра зоологии и гидроэкологии (НЦЗГ) НАН РА. При изучении материала придерживались общепринятых в палеонтологии и зоологии методик и терминологии. Измерялась длина, иногда и ширина отпечатков или остатков насекомых, у двустворчатых моллюсков – длина, высота раковины.

Результаты и обсуждение. Изучение ископаемого материала местонаждений Брнакот и Уйц дополнило и внесло коррективы в познание таксономического состава животных и палеосреды, в целом Сисианской свиты, в частности данных местонаждений (табл.1-3). Основной материал обнаружен из местонаждений Брнакот-1, Брнакот-2, Уйц-2, Уйц-3, причем в Уйц-3 доминируют следы двустворчатых моллюсков. В общей сложности 57 отпечатков насекомых из Уйц-1, Уйц-2, Уйц-3 и 49 тех же отпечатков из Брнакот-1, Брнакот-2 определяемы лишь до Insecta, в Брнакоте-3 насекомых не обнаружено. Обнаружены отпечатки и ос- татки рыб на 22 образцах: из Уйц-2-13, Брнакот-1-5 и Брнакот-2-4.

Моллюски сохранились в основном в виде отпечатков створок раковин, иногда цельных створок, реже цельных раковин. В глинистом диатомите сохранность раковин моллюсков довольно плохая. Лучшая сохранность - в глинистых отложениях местонахождения Уйц-3. Моллюски обнаружены на 364 образцах - 240 относятся к классу Bivalvia, 124 - классу Gastropoda. Ниже приводим таблицу с ландшафтным распределением моллюсков из местонахождений Уйц-3 и Брناкот-2 (табл.1), с приведением коллекционных номеров тех образцов, которые были определены до вида.

Таблица 1. Ландшафтное распределение моллюсков в местонахождениях Уйц-3 и Брнакот-2

Местонахождение	Название таксона	Коллекционный номер	Водоем	Околоводная зона	Лес	Степь	Пустыня, полупустыня
Уйц-3	Gastropoda						
	Succineidae <i>Oxyloma</i> sp	U-09/2		+			
	Valloniidae <i>Vallonia pulchella</i>	U-09/1		+	+	+	+
	Enidae <i>Chondrula tridens</i>	U-09/3; U-09/3a; U-09/3b; U-09/3 c; U-09/3d; U-09/3e; U-09/3f; U-9/3g				+	+
	Bivalvia						
	Pisidiidae <i>Pisidium casertanum</i>	U 05/48; U-05/50; U-05/51; U-05/56; U-05/65; U-05/69; U-05/70; U-07/10; U-08/27; U-08/42; U-08/44; U-08/58; U-08/71; U-08/86; U-08/94	+				
	<i>P. vincentianum</i>	U-05/53; U-05/55; U-05/58; U-08/15 U-08/43; U-08/46; U-08/76; U-08/78;	+				
	<i>P. altum</i>	U-07/5; U-08/12; U-08/26; U-08/60 U-08/96;	+				
	<i>P. subtruncatum</i>	U-05/56; U-05/73; U-05/78; U-05/98; U-05/99 U-08/35; U-08/36	+				
	<i>P. subterraneum</i>	U-09/7	+				
		U-05/63	+				
	<i>Musculium</i> sp.	U-07/1b					
2 class.; 4 fam., 6gen., 8sp.	194+10+38 196	6	2	1	2	2	
Брнакот-2	Gastropoda Planorbidae <i>Anisus spirorbis</i>	B-03/60a; B-03/60Ab	+		+	+	+
	Bivalvia Pisidiidae <i>Sphaerium</i> sp.	B-03/57	+				
	2fam.2gen., 1sp	3	2		1	1	1

По данным табл. 1, в местонахождении Уйц-3 моллюски представлены 6 видами семейства Pisidiidae, заселяют олиготрофные озера, пруды, реки, родники, из них *Pisidium altum* Акроски вымерший вид [2], остальные 5 видов рецентные, из них *P. casertanum*, *P. subtruncatum*, *Sphaerium corneum* обычны в пресноводных водоемах Армении, *P. vincentianum* - редковстречаемый, *P. subterraneum* – пещерный [3,8]. Наземные виды моллюсков *Vallonia pulchella* и *Chondrula tridens* класса Gastropoda относятся к рецентной фауне [3], заселяют влажные микробиоты, степные, полупустынные участки во всех природных поясах. В местонахождении Брнакот-2 обнаружены только пресноводные моллюски. Как мы видим из таблицы, Уйц-3 представлен наземными и пресноводными моллюсками в отличие от Брнакот-2 и сравнительно богат разнообразием видов моллюсков семейства Pisidiidae (Bivalvia).

Насекомые (Insecta) в отложениях сохранились в виде остатков или отпечатков тела и его отдельных частей, чаще всего встречаются брюшко, крыло или крылья, иногда части груди, реже голова и конечности. У разных групп насекомых, ввиду особенностей строения тела и степени хитинизации покровов, отмечена специфичная тафономия. Так, прямокрылые (Orthoptera, Acrididae) обнаружены в виде отпечатков крыльев, задней ноги, структуры ее коленной области [14] и шипов голени, реже прослеживается контур головы и тела, изредка архитектоника заднего бедра. Полужесткокрылые (Heteroptera) сохранились в основном в виде отпечатков брюшка, иногда контура переднеспинки и первой пары крыльев. Жуки (Coleoptera), как и клопы сохранились в виде брюшка, надкрыльев(я), крыльев(а), иногда тела без ног, изредка отдельных ног, таксономическая ценность последних имела место в определении жужелиц, навозников (Carabidae, Scarabaeidae), так и других групп насекомых (Hymenoptera, Apidae). Ручейники (Trichoptera) обнаружены в виде отпечатков имаго или остатков домиков, состоящих из крупинки песка, которые выделяются на общем фоне образца. Перепончатокрылые (Hymenoptera) сохранились в основном в виде брюшка, части груди, крыла или пары передних и задних крыльев.

Ниже приводятся таблицы таксонов по их ландшафтному распределению отдельно для местонахождений Уйц -2 и Брнакот-1, Брнакот- 2, материал из Брнакот-2 обозначен курсивом. Материал, определяемый до Insecta сочли излишним включать в таблицы.

Таблица 2. Ландшафтное распределение насекомых местонахождений Уйц-2

Название таксона	Коллекционный номер и местонахождение	Водоем	Околоводная зона	Лес	Степь	Пустыня, полупустыня
Orthoptera 1.Acrididae	30-U/306;U-05/ 116; U-05/116A;		+	+	+	+
Heteroptera	30-U/307;30-U/ 309; 30-U/31; 30-U/31A; 03-U/20; 30-U/20A;03-U/ 70d;		+	+		
1.Pentatomidae	30-U/308; 02-U/ 64;		+	+		
2.Corixidae	03-U/73;	+				
Coleoptera	1273/30; 30-U/ 313;30-U/134; 30-U/39A; 02-U/57 b; 02-U/63b; 02-U/63Ab; 02-U/ 69; 02-U/54b; 02-U/55b; 03-U/ 79; 03-U/76;03-U/ 74 03-U/74A; 03-U/ 71Aa; 03-U/33b; 03-U/60Ad;04-U/ 17; 04-U/21, 04-U/21A; U-05/40, 40A;Uts-06/ 2Ad Uts-06/2c;Uts-06/ 1c; Uts-06/23b;		+	+	+	+
1. Carabidae	U-04/16;U-04/16A;U-05/41;U-05/ 46b;		+	+		
2. Dytiscidae	30-U/310; 30-U/ 312a	+				
3.Hydrophilidae <i>Hydrobius</i> sp.	U-05/38;U-05/38 A	+				
4. Histeridae	U-05/29Ae;		+	+	+	
5. Elateridae	03-U/78;		+	+		
6.Scarabaeidae	30-U/232; 30-U/ 232 A		+	+	+	+
7.Curculionidae	30-U/312b; 30-U/314; 30-U/314A; 30-U/315;03-/47		+	+	+	+
<i>Lixus</i> sp.	30-U/62;30-U/62 A; 30-U/311;		+		+	+
8.Bruchidae	U-05/29Ad;		+	+	+	+
Trichoptera 1.Limnephilidae	02-U/46;02-/165 03-U/17b;03-U/ 70e;03-U/71d; U-06/5a;U-/5b; U-06/5c;U- 06/26b	+				
<i>Anabolia laevis</i>	03-U/71b,03-/71 Ab;	+				
Hymenoptera	1211/30;30-U/100b;1239b/30; 03-U/68;U-05/39; U-05/114;		+	+	+	
1. Apidae	03-U/72;03-U/75A;U-05/36; U-05/36A metaleg;U-05/35c		+	+	+	
2. Sphecidae <i>Crabro</i> sp.	02-U/58; 02-U/58A;		+	+		
3. cf.Vespidae	U-05/22		+	+		
Sordo, 14fam., 3gen., 1sp.	83+57Ins=140	5	15	14	9	6

Таблица 3. Ландшафтное распределение насекомых местонахождений Брнатот -1, Брнатот -2

Название таксона	Коллекционный номер и местонахождение	Водоем	Околоводная зона	Лес	Степь	Пустыня, полупустыня
Odonata	823b/30; 828b/30; Brn -1 <i>Brn-05/123; Brn-05/123A- Brn-2</i>	+	+			
Orthoptera. Acrididae	823/30; 30-B/51; 30-B/52a- Brn-1; <i>B- 03/19; B- 03/34 Ab; B- 03/47b; B- 03/97</i>		+		+	
<i>Calliptamus barbarus</i>	758/30- Brn-1			+	+	
<i>Calliptamus italicus</i>	30-B/53- Brn-1			+	+	
<i>Calliptamus</i> sp.	754/30- Brn-1			+	+	
<i>Heteracris</i> sp.	819g/30- Brn-1					+
<i>Locusta migratoria</i>	<i>Brn-05/88b; Brn-05/88Ab</i>		+	+		
2.Tettigoniidae	30-B/52b- Brn-1		+	+	+	
Heteroptera	<i>Brn-05/6c; Brn-05/6 Aa;Brn-05/ 66f; Brn-05/ 72; Brn-05/72A; Brn-05/81; Brn-05/84 c; Brn-05/95; Brn -08/12</i>		+	+	+	
1.Pentatomidae	730/30 Brn-1; <i>Brn-05/73; Brn-05/73A</i>					
2.Corixidae	<i>B-03/98a; Brn-05/6b</i>	+	+		+	
Homoptera Cicadoioidea 1.Cicadinea	<i>B- 03/19;B- 03/19 Ab; B- 03/96a; B- 03/96A;B- 03/101 b; B- 3/101Ab; Brn- 05/24 Ab; Brn-05/66Ac (Cicadae); Brn-05/80; Brn-05/83; Brn-05/ 84a; Brn-05/84c; Brn-05/ 86; Brn-05/ 87b ; Brn-05/87 Ab; Brn-08/16; Brn-08/ 16A</i>		+	+		
Coleoptera	859/30; 1116b/30; 1138Ad/30; 1144 Ac/30- Brn-1; <i>B- 03/29b;B-03/133; B- 03/ 148; B-03 /16A; B- 03/55b;B-03/92; B-03/92 A; Brn-05/ 27b; Brn-05/ 65A; Brn-05/66b; Brn-05/66c ; Brn-05/ 66e; Brn-05/66 Ab; Brn-05/ 70;Brn-05/ 70A; Brn- 05/75; Brn-05/76; Brn- 05/77;Brn-05/78; Brn-05/79; Brn- 05/85; Brn- 05/87c;Brn-05/87 Ac; Brn- 05/88c; Brn-05/88d; Brn-05/ 88Ac; Brn-05/ 88Ad; Brn-05/92 Ab; Brn- 05/120a; Brn-05/ 121; Brn - 05/121A; Brn-05/122 ; Brn-05/ 122 A;Brn- 08/14; Brn-08/14A;</i>		+	+	+	
1.Scarabaeidae	<i>Brn-05/71; Brn-05/ 71A;</i>		+		+	+
2.Coccinellidae	764c/30- Brn-1		+	+	+	+
3.Curculionidae	<i>Brn-05/74; Brn-05 /74A</i>		+	+	+	+
<i>Lixus</i> sp.	<i>30-B/3</i>		+		+	+
<i>Larinus</i> sp.	<i>30-B/146; 30-B/ 147</i>		+		+	+
<i>Chromonotus</i> sp.	<i>02-Brn/3</i>		+		+	+
<i>Hylobius</i> sp.	<i>02-Brn/39</i>			+		
Trichoptera 1.Limnephilidae	864d/30- Brn-1	+				
Hymenoptera	760/30; <i>Brn-05/ 87a; Brn-05/87 Aa; Brn-05/118</i>		+	+	+	
1.Apidae	<i>B- 03/48; B- 03/99; Brn-05/89; Brn-05/ 89A</i>		+	+	+	
2. Formicidae	<i>Brn-05/90; Brn-05/ 91</i>		+	+	+	+
Diptera 1.Tipulidae	<i>Brn-05/69</i>	+		+		
8 ordo, 12 fam., 6 gen., 3 sp.	20+9Ins=29 Brn1 90+40Ins=130 Brn-2	3	17	15	17	8

По данным табл. 2, 3, количественно доминирующей группой являются жуки, представленные одним семейством в Брнатоте-1 тремя семействами в Брнатоте-2, 8 семействами в Уйце-2 из них:

долгоносики (Curculionidae) многочисленнее остальных и сохранились лучше – остатки тела, головы, груди. Представители подсемейства Cleoninae (*Lixus*, *Larinus*, *Chromonotus*) заселяют сухие станции: пески, открытые хорошо прогреваемые участки с ксерофильной растительностью, развиваются в тканях растений или в почве, близ их корней. Связаны с маревыми (Chenopodiaceae), сложноцветными (Asteraceae) и различными видами кустарников, “с компонентами флоры пустынь и сухих степей” [22], причем виды рода *Lixus* предпочитают солянку (*Salsola*) – эдификатор солянской пустыни [23]. А виды рода *Hylobius* типично лесные (табл.3).

Большинство видов жужелиц (Carabidae) (табл.2) обитают в почве или в ее верхних слоях, под лесной подстилкой, многие заселяют исключительно берега водоемов, некоторые встречаются на растениях; обычно хищники, поедают насекомых, их личинки, моллюсков (слизней), червей. Среди них отмечены полифаги и фитофаги, предпочитающие злаковую (Poaceae) растительность.

Плавунцы (Dytiscidae) (табл.2), имаго и личинки обитают в пресноводных водоемах, некоторые и в солоноватых, куколка развивается в почве; хищники, иногда поедают водоросли, питаются в основном насекомыми разных стадий развития (имаго, личинка, яйцо) и другими видами беспозвоночных животных, истребляют личинок земноводных и рыб [9].

Водолюбы (Hydrophilidae) рода *Hydrobius* (табл.2), обитают в пресноводных водоемах, среди них отмечены полифаги, сапрофаги, хищники [25].

Карапузики (Histeridae) (табл.2) заселяют почву - навоз, падаль, разлагающиеся растительные остатки, древесину, ходы насекомых, под корой, некоторые муравейники, гнезда и норы позвоночных; хищники, в основном питаются личинками других насекомых, иногда сапрофаги [11].

Щелкуны (Elateridae) (табл.2) заселяют почву, приводную береговую полосу водоемов, лесную подстилку, гнилую древесину; полифаги, сапрофаги и фитофаги [7].

Пластинчатоусые (Scarabaeidae) (табл. 2,3) заселяют почву - навоз, гнилую древесину, иногда солому; питаются навозом, древесной трухой, корешками растений, изредка злаками; большинство видов связаны со степным или полупустынным ландшафтами, характерных представителей леса нет, но среди них имеются мезофильные виды, которые придерживаются берегов водоемов леса и ксерофитных участков [24].

Виды семейства Coccinellidae (табл.3) заселяют полости под камнями, деревья - там где обитает их жертва. Большинство из них хищники, питаются мелкими насекомыми, некоторые - фитофаги.

Виды семейства Bruchidae (табл.2) развиваются в зернах, обычно, бобовых (Fabaceae), реже в семенах зонтичных (Apiaceae), вьюнковых (Convolvulaceae) и сложноцветных (Asteraceae). Жуки выходят из семян и зимуют в подстилке или остаются в куколочной колыбельке. Вылет жуков отмечен при температуре выше 15°C, их активность наблюдается при 15°-18°C, в это время питаются цветками до образования завязи [10].

Перепончатокрылые (Hymenoptera) в Брнакоте-2 представлены двумя семействами: Formicidae, Apidae; в Уйце - тремя семействами: Vespidae, Sphecidae, Apidae. Бумажные осы (Vespidae) общественные насекомые, гнезда строят из гнилой древесины или древесной коры. Гнезда можно найти на травянистой и древесно-кустарниковой растительности. Кормят потомство разжеванными насекомыми, падалью, а сами осы, вероятно, не нуждаются в мясной пище и питаются нектаром цветов и другими сладкими веществами (выделениями тлей). Их можно встретить вокруг луж, в засушливый период сюда собираются и пчелы и другие насекомые на водопой, чем и объясняется их наличие в отложениях. Роющие осы (Sphecidae) одиночные, роют норки обычно в почве, иногда в разных субстратах, так виды рода *Crabro* прогрызают ходы, часто в гнилой древесине или в коре. Питаются насекомыми: мухами, клопами, бабочками, цикадами, сеноедами. Пчелы (Apidae) общественные, одиночные и паразитические насекомые, гнездятся под мхом, сухими листьями, в почве, норках (мышей и белок), в сухих стеблях растений, в пустых раковинах моллюсков, в галлах и пр. Строят гнезда из растительных остатков, песка, растительной смолы, воска и все это обрабатывают секретом слюны. Кормят потомство пыльцой, обработанной слюной - пыльцевым тестом. Питаются нектаром и пыльцой цветков разных растений. Муравьи (Formicidae) заселяют почву и полости под камнями, встречаются во всех природных поясах.

Ручейники (Trichoptera) представлены в Брнатоте-1 и Уйце-2 семейством Limnephilidae, их личинки строят [13,20] домики из мелких песчинок, песчинок с примесью растений, крупных камешек, раковин моллюсков, детрита. Все 3 преимагинальные стадии – яйцо, личинка, куколка проходят в оксифильной пресноводной среде, а имаго после вылета из куколки в поисках пищи отлетают от своих водоемов на 1-2 км, слизывают воду, нектар с цветков. Вид *Anabolia laevis* встречается в ручьях, медленно текущих водах, по берегам рек и озер.

Полужесткокрылые (Heteroptera) представлены в изученных местонахождениях видами из семейства щитников Pentatomidae (табл.2,3) и гребляков Corixidae. Виды Pentatomidae встречаются во всех основных биогеографических областях, термофильны и ксерофильны, большинство фитофаги и заселяют хорошо освещенные, с богатой травянистой растительностью сообщества [12]. В Уйце-2 и Брнатот-2 обнаружены отпечатки водных клопов семейства гребляков Corixidae (табл.2,3), заселяющие пресноводные и солоноватые водоемы, хищники.

В Брнатоте-1 отмечена сравнительно хорошая сохранность представителей прямокрылых и представлены 2 семействами (табл.3): саранчовые (Acrididae) и кузнечиковые (Tettigoniidae). Саранчовые (Acrididae) виды рода *Calliptamus* заселяют участки с злаковой растительностью в степной и лесных зонах, предпочитают сочные растения: виды рода *Heteracris* приурочены к полупустынной зоне, заселяют солонцевато – глинистые, песчано – солонцеватые станции с соответствующей растительностью (солянками – *Salsola* sp.), как и виды предыдущего рода поднимаются до 1200-1300 м н.у.м.: вид *Locusta migratoria* (табл. 3) приурочен к влажным станциям, поднимается до 2200 м н.у.м. Кузнечиковые (Tettigoniidae) заселяют те же станции, что и саранчовые и предпочитают злаковую растительность [1]. В отличие от Брнатот-1, Брнатот-2 в Уйце-2 сохранность прямокрылых плохая.

Виды *Cicadinea* (Homoptera, Cicadoiidea) заселяют почву и растения, питаются их разными частями, вплоть до корешков, обычно яйца откладывают под корой деревьев или кожицей травянистых растений. Как и виды Pentatomidae термофильны: активны при среднесуточной температуре 18°-25°C, при снижении температуры ниже 10°C и более 30°-35°C менее активны [21], ниже 7°-9°C и выше 35°- 40°C впадают в оцепенение. Фитофаги и по трофическим связям их относят к полифагам, олигофагам, монофагам.

Отпечатки стрекоз (Odonata) обнаружены Брнатот-1, Брнатот-2. Стрекозы обычны вдоль берегов водоема и открытых участков леса: хищники, в основном питаются насекомыми, их личинки развиваются в пресноводной среде.

Виды семейства Tipulidae (Diptera) как и *Cicadinea* (Brn-2) заселяют увлажненные участки с густой травянистой растительностью, лесные поляны; их личинки обитатели влажной среды (почвы, подстилки, гниющей древесины и пресных водоемов. Питаются растительными остатками, также подгрызают живые корни растений.

Рыбы (Pisces) сохранились в виде отпечатков и остатков, в основном разных частей скелета и плавников, относятся к виду *Salmo cf. trutta* (*Salmonidae*) – обитателя оксифильных горных водоемов [5]. Количество следов из Уйце-2 (13) больше, чем из Брнатот-1 (5) и Брнатот-2 (4).

Ископаемая фауна местонахождений Уйце-2 и Брнатот-1, Брнатот-2 сходная и состоит из элементов водной, прибрежной, лесной, степной и полупустынной и/или пустынной фауны.

Водная фауна (Mollusca: Bivalvia, Gastropoda; Insecta: Coleoptera, Trichoptera; Teleostei, Salmonidae) отличается сравнительно богатым разнообразием в Уйце-2, Уйце-3, чем в Брнатот-1, Брнатот-2 и представлена в основном оксифильными пресноводными видами - лимнофилами и реофилами. Особо следует отметить фауну местонахождения Уйце-3, где были обнаружены множество следов раковин наземных и пресноводных моллюсков, из них двустворчатые моллюски семейства

Pisidiidae (Bivalvia) отличаются богатым разнообразием видов. Исходя из экологических характеристик представителей водной фауны из местонахождений Уйц-2, Уйц-3 следует предположить наличие здесь пресных, вероятно, и солоноватых (Dytiscidae, Corixidae), ряда оксифильных водоемов и горных потоков (реки, ручьи), а в Брнакот-1, Брнакот-2 - влажных участков и/или небольшого(их) водоема(ов).

Прибрежная фауна изученных местонахождений, как и лесная, сходная, взаимодополняющая, обнаруженный пещерный вид *Pisidium subterraneum* указывает на наличие пещер(ы) с подземным родниковым течением.

Ксерофильные виды [Gastropoda: *Chondrula*, *Vallonia*; Acrididae (Orthoptera), pp. *Lixus*, *Larinus*, *Chromonotus* (Coleoptera, Curculionidae)] характерные для фауны открытых пространств, засушливых областей - степей, полупустынь, пустынь - доминируют в Брнакоте-1, Брнакоте-2, чем в Уйце-2, Уйце-3, и здесь наблюдается формирование комплекса степных видов, в частности из саранчовых и жуков долгоносиков подсемейства Cleoninae, а наличие видов р.р. Heteracris (Acrididae) и *Lixus* (Curculionidae) свидетельствует о солянковой пустыне, которая в Уйце-2 менее выражена, чем в Брнакоте-2.

Палеофауна в 3 местонахождениях в основном сходная: в Уйце-2, Уйце-3 - водная фауна сравнительно богаче представлена, чем в Брнакоте и свидетельствует о разнообразии типов водоемов - от пресноводного, вероятно и солоноватого озера до горного ручья; напротив в Брнакоте-2 отмечено разнообразие ксерофильных степных и пустынных видов (табл.2.3), их приуроченность к компонентам флоры, характерной для засушливых областей, говорит в пользу уже оформившейся фауны степей и пустыни, а предпочтительность видов родов *Heteracris* и *Lixus* к солянке (*Salsola*) указывает на наличие хорошо выраженной солянковой пустыни, в то время как в Уйце-2 она еле намечается. Наличие комплекса термоксерофильных видов Pentatomidae (Heteroptera), Apidae (Hymenoptera), Acrididae (Orthoptera), pp. *Lixus*, *Larinus*, *Chromonotus*, (Coleoptera, Curculionidae) и цикадовых (Cicadoidea), для развития которых необходим среднесуточный температурный оптимум 18°-25°C, позволяет считать вероятным в раннем плейстоцене в местонахождениях Уйц-2 и Брнакот-1, Брнакот-2 формирование теплого и сухого климата, причем в Брнакоте (Брнакоте-1, Брнакоте-2) более сухого, чем в Уйце.

Изученный ископаемый материал из местонахождений Брнакот (Брнакот-1 Брнакот-2) и Уйц (Уйц-1, Уйц-2, Уйц-3) соответствует рецентной фауне, за исключением вымершего вида *Pisidium altum* Akramovski и состоит из элементов лесной, прибрежной, степной, полупустынной и пустынной фаун. В данном регионе современный ландшафт в основном представлен степью и горной степью и заселен элементами степной и горно-степной фауны, за исключением водных видов, которые являются интразональными.

Судя по современному ландшафту и экологическим характеристикам изученных таксонов, в регионе с плейстоцена наблюдается процесс аридизации ландшафта - расширение степи, сокращение лесных массивов и водной поверхности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Авакян Г.Д. Зоол. сбор., 17, 175 -209, 1976.
2. Акрамовский Н.Н. Изв.АН Арм ССР, Биол.науки, IX, 1, 81-90, 1956.
3. Акрамовский Н.Н. Фауна Армянской ССР. Моллюски. Ереван. Изд. АН Арм.ССР, 1976.
4. Арутюнова Л.Дж., Овсепян Р., Габриелян И., Марджанян М.А. Мат.: Исследование и охрана животного мира Южного Кавказа, Ереван. 29-30, 2003.
5. Василян Д.З. www.briancoad.com accessed on January, 2011.
6. Габриелян И., Марджанян М., Арутюнова Л., Арутюнян Р. Мат. Межд. Научн. конф., сб. 36-37, 2008.

7. Долин В.Г. Личинки жуков-щелкунов (проволочники) европейской части СССР. Киев, Урожай, 1964.
8. Жадин В.Н. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Определители по фауне СССР. М.-Л., изд. АН СССР, 1952.
9. Зайцев Ф.А. Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. Плавунцовые и вертячки (Dytiscioidea, Gyridae). М.-Л., Наука, 1953.
10. Карпетян А.П. Фауна Армянской ССР. Зерновки (Bruchidae). Ереван, Изд.АН АрмССР, 1985.
11. Крыжановский О.Л. и А.Н.Рейхардт. Фауна СССР. Жуки надсемейства Histeroidea (Sphaeritidae, Histeridae, Syntelidae), 5, вып. 4, М.-Л., Наука, 1976.
12. Кириченко А.Н. Настоящие полужесткокрылые европейской части СССР (Hemiptera). Определители по фауне СССР. М.-Л., изд. АН СССР, 1951.
13. Лепнева С.Г. Ручейники (Trichoptera). Жизнь пресных вод, М.-Л., 1940.
14. Марджанян М.А. Энтотомол.обозрение, 1, 86, 15-21, 2007.
15. Марджанян М., Габриелян И., Арутюнова Л., Арутюнян Р. Мат. Исследование и охрана животного мира Южного Кавказа, Ереван, 92-94, 2003.
16. Марджанян М. Габриелян И., Арутюнова Л., Арутюнян Р. Мат. Межд. Научн. конф. По зоологии беспозвоночных животных, Ереван, 89-90, 2004.
17. Марджанян М. Арутюнова Л., Габриелян И., Арутюнян Р. Вестник МАНЭБ, 1, 71-78, 2007.
18. Marjanyan M.A., Harutyunyan R.G. 79. Jahrestagung der Palaeontologischen Gesellschaft in Bonn, 5-7 oktober 2009. Terra Nostra, 78-79, 2009.
19. Marjanyan M.A., Harutyunova L. D., Harutyunyan R.G., Vasilyan D. Z., Gabrielyan I.G, Bruch A. 79.Jahrestagung der Palaentologischen Gesellschaft in Bonn, 5-7 Oktober 2009. Terra Nostra, 79, 2009.
20. Мартынов А.В. Ручейники (Trichoptera, Annulipalpia). Определители по фауне СССР. Изд. АН СССР, Часть 1, Л., 1934.
21. Митяев И.Д. Цикадовые Казахстана (Homoptera, Cicadinea). Определитель. Наука Казахской ССР, Алма Ата, 1971.
22. Тер Минасян М.Е. Жуки долгоносики подсемейства Cleoninae фауны СССР. Корневые долгоносики (триба Cleonini), Наука, 1988.
23. Яблоков-Хнзорян С.М. Опыт восстановления генезиса жесткокрылых Армении. Ереван, 1961.
24. Яблоков-Хнзорян С.М. Фауна Армянской ССР. Пластинчатосуе (Scarabaeioidea), изд.АН Арм.ССР, Ереван, 1967.
25. Hansen M. The hydrophiloid beetles. Phylogeny, classification and a revision of the genera (Coleoptera, Hydrophiloidea). Biologiske Skrifter. Der Kongelige Danske Videnskaberne Selskab, 40, 1991.

Поступила 01.04.2011