

А.Е. МИКУЛИН

ЗООГЕОГРАФИЯ РЫБ



597
М59

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ ПО РЫБОЛОВСТВУ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ УНИТАРНОЕ ПРЕДПРИЯТИЕ
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ (ВНИРО)»

А.Е. МИКУЛИН

Зоогеография рыб

Учебное пособие



УДК 551
ББК 28.085

Рецензенты:

К.В. Тылик, декан факультета, к.б.н., доцент
(Калининградский государственный технический университет,
факультет биоресурсов и природопользования);
Г.И. Рубан, д.б.н. (институт проблем экологии
и эволюции им. А.Н. Северцова (ИПЭЭ РАН))

Микулин А.Е.

М59 Зоогеография рыб: Учебное пособие. М.: Изд-во ВНИРО.—
2003.— 436 с.: 188 ил.

Книга представляет первое в отечественной литературе учебное руководство по всем аспектам современной зоогеографии рыб. В нем изложены основы курса лекций по зоогеографии рыб, читаемого на дневном, вечернем и заочном отделениях ведущим научным сотрудником Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), доктором биологических наук, профессором кафедры биоэкологии и ихтиологии Московской государственной технологической академии (МГТА) Микулиным А.Е. Зоогеография рыб излагается на основе экологии рыб с учетом их систематики и филогении, а также палеонтологических и палеоклиматических данных. Автором в доступной и сжатой форме отражена его биогеографическая концепция, касающаяся распространения рыб всего Мирового океана и большей части геологической истории его сообществ и ихтиобиоты, основанная на теории дрейфа континентов.

Учебное пособие предназначено для студентов и аспирантов, изучающих ихтиологию, а также для учащихся биологических, географических и смежных специальностей университетов, сельскохозяйственных и рыбохозяйственных вузов. Книга может быть использована в качестве учебного пособия в рыбохозяйственных средних учебных заведениях и биологических школах, колледжах, техникумах с расширенным биологическим образованием. Ряд положений книги вызовет несомненный интерес у специалистов в области общей биогеографии, морской биологии, экологии и систематики рыб.

Введение

Зоогеография — это наука, в первую очередь описывающая распространение животных, в том числе и рыб, на земном шаре. Это нашло отражение в ее названии (Zoo — животные, Geos — Земля, grapho — описываю, пишу).

В основную задачу данной дисциплины входит решение ряда вопросов. Случайно или закономерно современное распространение различных видов рыб в водах земного шара? Изменялось ли распространение тех или иных групп рыб в истории Земли и по каким причинам? Какие факторы способствуют или препятствуют распространению? Какие факторы приводят к сокращению ареала или исчезновению вида или целой группы рыб? Почему одни группы рыб чисто пресноводные, а другие — морские? Почему такие рыбы, как Осетровые, Лососевые, обитают только в Северном полушарии, а Двоякодышащие — только в Южном, и всегда ли так было? Почему Карповидные смогли распространиться в пресных водах Евразии, Африки и Северной Америки, но их нет в Южной Америке и Австралии, а их ближайшие «родственники» — Харациновидные обитают в Африке и Южной Америке, но отсутствуют на остальных материках?

Решая эти проблемы, автор привлекал в качестве аргументов сведения о возникновении Земли, изменении ее лика в течение геологической истории, палеонтологии, гидрологии, анатомии и систематики рыб. Настоящее учебное пособие имеет название «Зоогеография рыб» и фактически является попыткой анализа причин и закономерностей современного распространения рыб в водоемах Земли. По сути дела, сле-

довало бы назвать «Ихтиогеология» (Ichtyos — рыба, Geos — Земля, logos — наука), однако «геология» уже укрепилась в сознании людей, как наука о физико-химическом строении Земли. Определение «зоогеография рыб» также несколько тавтологично, так как рыбы — те же животные, только водные. В связи с вышеизложенным, оставлено традиционное название «Зоогеография рыб».

За время существования Земли ее поверхность постоянно изменялась, происходили коренные геоморфологические изменения. Часть суши становилась морем, а море превращалось в сушу. Менялся климат. Холодные воды становились теплыми и наоборот. Все эти изменения обуславливали как исчезновение старых и образование новых видов рыб, так и расселение их в водах земного шара.

Для решения вышепоставленных зоогеографических вопросов необходимо знать историю развития лика Земли, то есть возникновения современных материков и океанов. Эти проблемы изучает такая наука, как геофизика, и они наиболее полно освещены в теории дрейфа континентов, впервые выдвинутой А. Вегенером в 1912 г., и в современной теории тектоники материковых плит, развиваемой его последователями.

Однако теория дрейфа континентов (мобилизм) была принята не всеми зоогеографами. Ряд ученых (фиксисты) пытались объяснить сходство фаун различных континентов, не прибегая к этой теории, считая, что расположение материков и океанов на Земле всегда было неизменным. Они высказывали предположения о преодолении морских преград наземными животными на «плотах», за счет переноса воздушными потоками и по сухопутным «мостам», возникавшим между материками при понижении уровня Мирового океана. Однако эти способы перемещения через морские преграды мало вероятны для пресноводных рыб.

«Плоты» с точки зрения зоогеографии — это расселение наземных животных по воде на плавучих предметах. Эти предметы могут быть более крупными, чем предполагает слово «плот». Когда разливающаяся река подмывает берега, обрушивает целые склоны холмов и несет выкорчеванные и сплетенные между собой деревья в море, то на таких плотках могут перемещаться через водные преграды многие наземные животные.

Направление движения плотов, по-видимому, отчасти зависит от течений океана. Особое внимание следует обратить на южное пассатное течение Атлантического океана. Это межконтинентальное течение, которое пересекает тропическую Атлантику от Западной Африки к Южной Америке. Гуппи (Guppy, 1917), используя данные меченых

дрейфующих бутылок, вычислил, что на путь из Гвинейского залива к Бразилии потребуется только около трех месяцев. Течение несет множество плавучих предметов; некоторые из них выносятся из рек Нигера и Конго. Одни плавучие предметы попадают на берега Бразилии, а другие, после продолжительного плавания, — на берега Вест-Индии. Это течение имеет большое значение, так как независимо от того, переносило ли оно наземных животных или нет, оно могло перенести личинок мелководных морских беспозвоночных и прибрежных рыб. Однако этот способ перемещения через морские преграды мало вероятен для пресноводных рыб.

Другим фактором расселения предполагали ветер. Известны случаи выпадения вместе с осадками рыб. Однако, учитывая преобладающие направления тропических ураганов, перемещение за счет их пресноводных рыб с одного континента на другой не возможно.

Представляется также маловероятным перемещение пресноводных рыб по сухопутным мостам через океаны с одного материка на другой. Наличие таких мостов предполагалось между Северной Америкой и Европой, между Южной Америкой и Африкой, между Австралией и Южной Америкой и т.д. Такие мосты требуют наличия системы озер и рек на протяжении всего пересекаемого участка океана. Теория мостов едва ли может претендовать на всеобъемлющее объяснение современного распространения пресноводных рыб, однако и не следует полностью отказываться от возможности использования отдельных мостов в перемещении рыб с материка на материк. Так, существенную роль в перемещении пресноводных рыб в прошлом играли мосты между Европой и Северной Африкой, между Азией и Северной Америкой через ныне существующий Берингов пролив, называвшийся Берингией. Существуют и в настоящее время мосты между Африкой и Азией через Аравийский полуостров, а также между Северной и Южной Америками в виде Панамского перешейка. Эти мосты сыграли существенную роль как в распространении пресноводных рыб между материками, так и в изоляции некоторых морских групп рыб.

По мнению Ф. Дарлингтона (1966), история расселения пресноводных рыб происходила следующим образом (рис. 1). Центром возникновения пресноводных рыб являлась тропическая зона Юго-Восточной Азии, откуда рыбы распространялись в умеренные широты Евразии и далее в Африку и в Северную Америку, а через последнюю — в Южную Америку.



Рис. 1. История расселения пресноводных рыб по Ф. Дарлингтону: зональное распространение древних фаун некарпообразных рыб на основной части тропиков Старого Света и в умеренной зоне Северного полушария (светлые полосы по диагонали); расцвет примитивных рыб (Харациновых и сомов) надотряда Циприноидных рыб (светлые вертикальные полосы) на основной части тропиков Старого Света; перемещение отдельных частей древней тропической фауны в Южную Америку, возможно, по краевым частям умеренной зоны Северного полушария (прерывистые стрелки) с последующим увеличением примитивных Циприноидных рыб в Южной Америке; радиация из тропиков Индо-Малайской области доминирующего отряда Сурпиниформес (сплошной круг со сплошными стрелками), явившаяся причиной вымирания (светлые полосы) многих более древних рыб в Индо-Малайской области, в умеренных широтах Евразии и в западной части Северной Америки; выживание (черные полосы) древней тропической фауны рыб в Африке и Южной Америке и преобразование древней северо-умеренной фауны в западной части Северной Америки

Так, по мнению Ф. Дарлингтона, в меловой период существовали разнообразные семейства некарпообразных пресноводных рыб, самостоятельно возникшие в море, большинство которых расселилось зонально в соответствии с климатом: одни в тропиках Старого Света, другие в умеренной зоне Северного полушария. Некоторые из некарпообразных, возможно, проникли в пресные воды позднее. Часть образовавшейся в Старом Свете тропической фауны некарпообразных рыб и некоторое число примитивных Харациновидных и Сомообразных достигли Южной Америки, распространяясь или из Африки вдоль прямого сухопутного моста, или из тропической Азии через Северную Америку.

Позднее, примерно с начала третичного периода, предположительно от Харациновидных Юго-Восточной Азии, развились Чукучановые. Последние и предки сомов семейства Амеуровых распространялись затем через Восточную Азию к Северной Америке. Далее, очевидно, Чукучановые положили начало семейству Карповых, которые дали бурную радиацию в Юго-Восточной Азии, расселились по всей Евразии и достигли Африки и Северной Америки. В то же самое время некоторые более высокоорганизованные колючеперые группы, особенно Лабиринтовые рыбы, радиировали из Юго-Восточной Азии и достигали Африки и умеренных широт Восточной Азии, но дальше не распространя-

лись. Вновь расселившиеся доминирующие рыбы, особенно Карповые, заняли место многих более древних рыб. В тропической Азии они заменили Хараценовидных, Хромисов и большинство древних пресноводных семейств рыб, а в умеренных широтах Евразии — большинство Чукучановых и несколько семейств некарпообразных, особенно Окуневых (в Восточной Азии). Гибели древних рыб в тропиках и умеренных широтах Евразии, а также в западной части Северной Америки и в Центральной Америке содействовали различные геологические и климатические изменения. Следовательно, в целом древняя тропическая пресноводная фауна рыб мелового периода сохранилась только в Африке и частично, в производной форме, в Южной Америке.

Таким образом, наиболее доминирующие современные пресноводные рыбы, вероятно, по мнению Ф. Дарлингтона, распространились из тропиков Старого Света, а умеренная зона Северного полушария, возможно, послужила им промежуточной зоной, через которую ряд из них проник в Южную Америку.

Теория Дарлингтона не дает объяснения, почему Хараценовидные и значительно позже возникшие Цихловые проникли из тропической Азии в Южную Америку, а Чукучановые и Карповые — нет, каким образом теплолюбивым тропическим Хараценовым и Цихловым удалось преодолеть умеренные и тем более арктические зоны Азии и Северной Америки, для того чтобы попасть в Южную Америку? Почему не сохранилось палеонтологической летописи в Азии — Хараценовидных, а в Северной Америке — Хараценовидных и Цихловых?

Учитывая сказанное выше, в настоящей работе мы будем придерживаться представлений об определяющей роли в распространении рыб процессов, связанных с дрейфом материков. В связи с этим необходимы знания закономерностей изменения лика Земли в ее истории и связанного с этим изменения течений в Мировом океане, определяющих изменение климата на Земле.

Необходимо ознакомиться с ролью абиотических и биотических преград в распространении гидробионтов, а также факторов, способствующих расширению ареала вида или групп видов. Важным фактором расширения ареала таксона является возникновение высокопродуктивных зон в Мировом океане и освоение новых экологических ниш. В связи с этим необходимы знания как современного распределения биоресурсов по различным регионам Мирового океана, так и изменений продуктивности Мирового океана в истории Земли.

Зональное распределение рыб связано с различным широтным положением водоема. Как правило, в высоких широтах Северного полу-

шария фауна беднее, чем в низких. Например, в Белом море насчитывается 57 видов рыб, в Финском заливе Балтийского моря — 69, в Черном море — 180 видов. Фаунистические комплексы рыб разных широт различаются и по биологии. В высокоширотных водоемах нет растительноядных рыб. Сезонность питания хорошо выражена только у рыб умеренных зон. Плодовитость у рыб увеличивается от высоких широт к низким. Сроки размножения рыб в высоких широтах более короткие, и характер нереста у них единовременный.

Рыбы занимают прежде всего те участки, к условиям которых они лучше приспособлены. Одни виды, проникая в новую среду обитания, изменяются, другие не выживают в новых условиях и вымирают.

Рыбы обладают широкой приспособляемостью. Почти нет места на земном шаре, где бы ни обитал в водоеме какой-нибудь вид рыб. Они встречаются на больших глубинах Мирового океана под огромным давлением, в темных пещерах, артезианских колодцах, горячих источниках, где температура воды достигает 40 °С, и при отрицательных температурах в арктических и антарктических водах.

Вид, осваивая новые территории, неизбежно вступает во взаимоотношения с другими организмами. В пределах фаунистического комплекса возникают адаптации как к абиотическим, так и биотическим факторам среды, в том числе горизонтальные (конкурентные) и вертикальные (хищник-жертва) взаимоотношения, что приводит в одних случаях к узкой специализации вида (идеоадаптация), приводящей к ограничению его распространения, в других — к возникновению приспособлений, резко повышающих организацию вида (ароморфоз), способствуя освоению новых ниш. Таким образом, знания экологии гидробионтов и закономерностей развития биоценозов необходимы для более полного понимания законов распространения вида.

Рыбы — одни из самых древних позвоночных животных, они известны с позднего кембрия, то есть возникли более 500 млн. лет назад. Видовое разнообразие рыб гораздо больше, чем остальных позвоночных. Из 40–41 тыс. видов позвоночных существует более 24 тыс. 600 видов нынеживущих рыб, не считая вымерших. Около 3/4 поверхности нашей планеты занимают моря и пресноводные водоемы, в которых обитают рыбы. Условия их обитания различны по глубине, температуре, солености, газовому режиму, освещенности и т.д. Среди 23,6 тыс. видов костистых рыб наиболее массовыми являются морские (11,6 тыс. видов), 9872 вида пресноводных, остальные проходные.

Изучение зоогеографии рыб невозможно без знаний филогенеза самих рыб, причин и условий возникновения тех или иных групп рыб,

причин и значения анатомического преобразования различных органов и систем в их эволюционном развитии. Сумма этих знаний поможет нам понять основные причины и закономерности освоения рыбами акваторий земного шара.

Автор приносит глубокую благодарность за помощь и советы при обсуждении содержания рукописи настоящего учебного пособия и его оформлении д.б.н. Г.И. Рубану (ИПЭЭ РАН), д.б.н. Е.В. Микодиной (ВНИРО), д.б.н. А.Н. Котляру (ИО АН), д.б.н. Е.Д. Васильевой и к.б.н. Ю.И. Сазонову (Зоологический музей МГУ), к.б.н., доц., Л.И. Соколову (МГУ). Большую помощь при оформлении учебного пособия мне оказали мои коллеги — зав. кафедрой биоэкологии и ихтиологии МГТА к.б.н., доц. А.Л. Никифоров-Никишин и к.б.н., доц. А.Л. Бородин. Я также искренне признателен за ценные советы по географической и зоогеографической терминологии к.б.н. А.П. Макеевой (МГУ) и О.Н. Масловой (ВНИРО).

Палеоклиматические условия возникновения и эволюции рыб

Зоогеография рыб будет в полной мере понятна только на фоне изучения филогенеза рыб. При этом не следует буквально понимать, что указанные в учебном пособии филогенетические взаимоотношения касаются ныне живущих форм, они относятся в основном к предковым формам обсуждаемых групп. К сожалению, продолжительность существования промежуточных предковых форм весьма скоротечна в масштабах геологического времени (табл. 1), что обуславливает редкость их нахождения в палеонтологической летописи. С другой стороны, достигнув определенного равновесия со средой, виды могут существовать неизменными миллионы лет. Закономерности распространения рыб на Земле требуют также знаний как климатических изменений во времени, а заодно и самого лика Земли, так и процессов, приведших к возникновению самой планеты Земля.

Солнечная система, в которую входит планета Земля, состоит из девяти планет. Они делятся на планеты земной группы (Меркурий, Венера, Земля, Марс) и юпитерианской (Юпитер, Сатурн, Уран, Нептун, Плутон) (рис. 2). Итак, попробуем разобраться, почему жизнь в Солнечной системе возникла именно на Земле и какие исходные условия на нашей планете привели к возникновению рыб.

По мнению Отто Юльевича Шмидта (1944), планеты образовались путем аккреции, то есть слипания в околосолнечной туманности пылевых частиц и газа за счет гравитационных сил. По мере укрупнения планет, например Земли, гравитационное сжатие привело к разогреву и

Таблица 1. Геохронологическая шкала

Эон	Эры	Периоды	Эпохи	Млн. лет	
Ф А Н Е Р О З О Й	Кайнозойская (Kz)	Четвертичный (Q)		Голоцен	0,01
				Плейстоцен	0,8
				Эоплейстоцен	1,8
		Третичный (Tg)	Неоген	Плиоцен	5,3
				Миоцен	23,8
			Палеоген	Олигоцен	33,1
				Эоцен	54,3
	Палеоцен			65	
	Мезозойская (Mz)	Меловой, или мел (Cg)		Верхний мел	98,9
				Нижний мел	142
		Юрский, или юра (J)		Мальм	159,4
				Долгер	180,1
				Лейас	205,7
		Триасовый, или триас (T)		Верхний триас	227,4
				Средний триас	241,7
	Нижний триас			248,2	
	Палеозойская (Pz)	Пермский, или пермь (P)		Верхняя пермь	256
				Нижняя пермь	290
		Каменноугольный, или карбон (C)		Верхний карбон	303
				Средний карбон	323
				Нижний карбон	354
Девонский, или девон (D)		Верхний девон	370		
		Средний девон	390		
		Нижний девон	417		
Силурийский, или силур (S)		Готландий	443		
		Ордовик	490		
Кембрийский, или кембрий (Cm)		Верхний кембрий	495		
		Нижний кембрий	550		
К Р И П Т О З О Й	Протерозойская (PR)	Венд (V)		605	
		Рифей (R)		Верхний рифей	1000
				Средний рифей	1350
	Нижний рифей			1650	
	Афебий			2500	
	Архейская (AR)	Верхний		3150	
		Нижний		3550	
Катархейская (KR)			4000		
			4600		

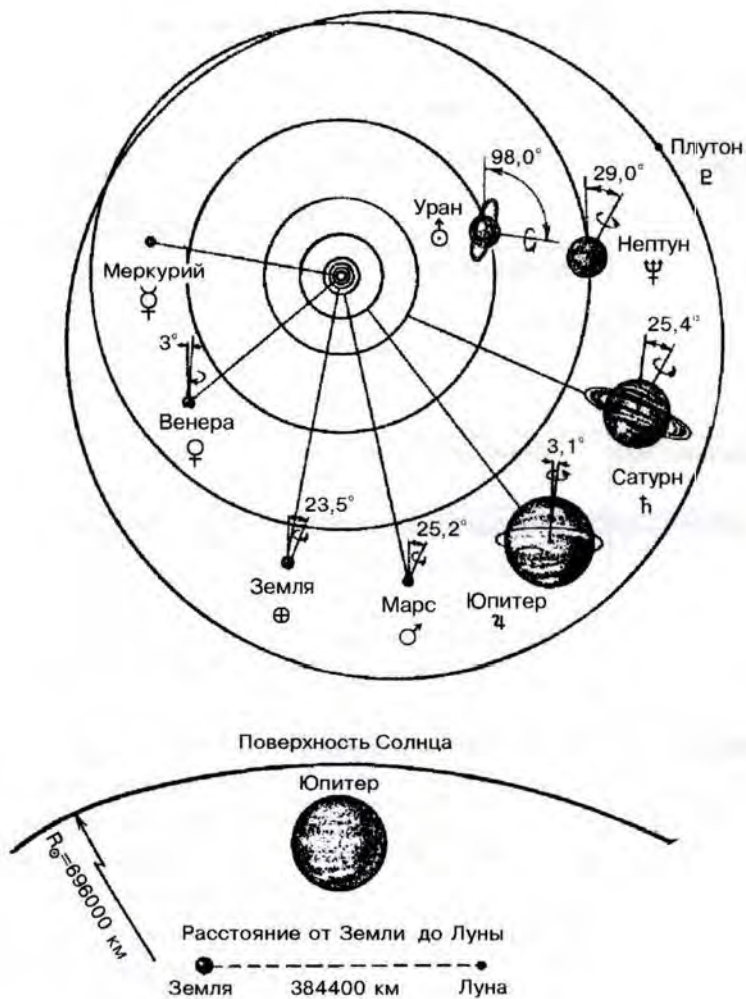


Рис. 2. Сопоставление орбит и размеров планет Солнечной системы

частичному плавлению ее центральной части. В жидкой фазе под действием сил гравитации началась дифференциация веществ по их весу: тяжелые опускались, легкие поднимались. Такая конвекция (перемещение) вещества в мантии привела к дальнейшему разогреву планеты и в конечном счете к образованию зональной структуры Земли, имеющей ядро, мантию, кору, состоящую из более тяжелых базальтов и более легких гранитов, гидросферу и наиболее легкую оболочку — атмосферу (смотри цветную вклейку «Внутреннее строение Земли»).

Распределение масс планет в окосолнечном пространстве не дает представления о форме туманности, их породившей, поскольку, при

рассмотрении величины масс планет в последовательности их удаления от Солнца, вслед за относительно крупными планетами располагаются более мелкие и наоборот (см. рис. 2). По нашему мнению, такая неравномерность распространения масс планет в околосолнечном пространстве объясняется возникновением планетарных тел на значительно большем расстоянии от Солнца, чем они находятся в данный момент. Планета, по мере роста ее массы, сильнее притягивалась к Солнцу, что привело к постепенному уменьшению диаметра ее орбиты. Постепенно приближаясь к Солнцу, планета наращивала свою массу за счет сбора на себя вещества, оставшегося от газопылевого облака и находящегося между Солнцем и планетой, пока не попадала в зону, где вещество уже собрано более близкой к Солнцу планетой. В этой зоне она и занимает свою нынешнюю орбиту. По мере приближения планеты к Солнцу крупные планеты могли догнать более мелкие, создав целые системы спутников. Так Земля, спустившись на орбиту Луны, захватила ее в виде спутника, значительно увеличила скорость своего вращения и приблизила свою орбиту к Солнцу.

Этими процессами, видимо, объясняется вращение планет в одной плоскости, в одну сторону и у большинства в одном направлении вокруг своей оси, наличие в составе многих планет спутников, вращающихся по круговым орбитам в одну и ту же сторону, отсутствие спутников у двух наиболее близких к Солнцу планет — Меркурия и Венеры, а главное, неравномерность распределения масс планет в околосолнечном пространстве при исходно математически правильной форме газопылевого облака.

Возникновение жизни именно на Земле не случайно. Планеты, начиная с Юпитера и далее, в основном состоят из гелия и водорода, и, следовательно, ожидать на их поверхности какой-либо биохимической и даже химической эволюции не приходится. Следует, однако, отметить, что уже у Сатурна в прилегающей к ядру оболочке в составе льда содержится значительная концентрация метана и аммиака, а у таких планет, как Уран и Нептун, из-за меньших их размеров, эти вещества, важные для биогенеза, находятся во внешней оболочке планет. Однако, от этих планет, для развития на них жизни, слишком далеко располагается источник энергии в виде Солнца. Из планет земной группы Земля — наиболее крупная и, следовательно, способна удерживать атмосферу из легких молекул, а заодно и гидросферу. Наличие жидкой фазы на поверхности планеты обязательно для развития жизни, так как в газообразной фазе из-за быстрого перемешивания молекул очень скоро наступает равновесие, а в твердой фазе процессы идут крайне медлен-

но. Более того, крупные размеры планеты Земля важны для возникновения жизни и в энергетическом плане. Процессы образования ядра планеты, а следовательно, и конвекционные процессы не завершились в недрах Земли до настоящего времени. После «съедания первичного бульона» самым простым источником энергии для биосферы был хемосинтез. Но он не мог продолжаться бесконечно, так как необходимые для этого процесса источники энергии в виде восстановленных форм железа, марганца, серы и т.д. были уже хемосинтетиками окислены, а продукты жизнедеятельности накапливались в виде осадков на дне. За счет конвекции эти метаболиты уходили в магму и, восстанавливаясь до исходного состояния, выбрасывались с вулканической деятельностью на поверхность. На ранних этапах эволюции живой природы не Солнечная энергия, а внутренняя «топка» Земли являлась источником энергии. В дальнейшем, с появлением такого более сложного процесса получения энергии, как фотосинтез, энергетический баланс сместился в сторону потребления солнечной энергии.

Лик Земли также не оставался неизменным в масштабах геологического времени (рис. 3). Нас в первую очередь интересуют его изменения с верхнего кембрия — силура (см. табл. 1), поскольку к этому времени (примерно 500 млн. лет назад) относятся палеонтологические находки первых рыбообразных. По мнению ряда авторов, в это время на Земле существовал единый суперконтинент Пангея (от греч. *pan-* — приставка, соответствующая русскому «все...», *Gaea* — Земля), окруженный океаном Панталасса (рис. 4). Впервые стройную научную концепцию (рис. 5) о существовании суперматерика, его распаде на определенных этапах геологической истории и о движении (дрейфе) образовавшихся материков сформулировал немецкий геофизик Альфред Вегенер в 1912 г. Если попытаться мысленно совместить границы современных континентов (рис. 6), то гипотеза о распаде материков становится еще более убедительной.

По мнению других авторов, до распада Пангеи, произошедшего 200–230 млн. лет назад в триасе, этот материк неоднократно распадался и воссоединялся вновь. Мы склонны принять первую точку зрения. Считаем, что сам материк Пангея составлял в то время половину земного шара и, подобно материковой плите Меркурия или Луны, возник благодаря вращению этих планет одной стороной к Солнцу. С захватом Луны скорость вращения Земли вокруг своей оси возросла, что привело к сплющиванию планеты на полюсах и образованию трещины в сравнительно круглой Пангее от края к центру по дуге в виде будущего моря (океана) Тетис (по имени древнегреческой богини моря Фетиды —

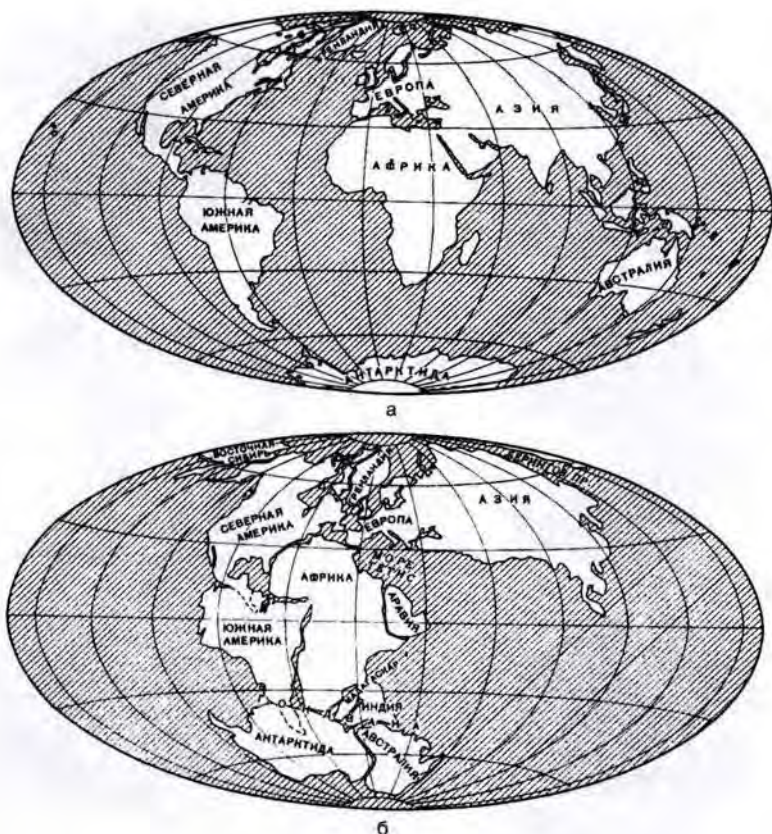


Рис. 3. Современное расположение континентов (а) в сопоставлении с Пангеей (б) (по Wilson, 1965)

фр. Thetis, англ. Tethys). Этот процесс, видимо, начался более 500 млн. лет назад, обеспечив бурное развитие жизни именно в этом мелководном и богатом биогенными элементами разломе материка. Биогенные вещества поступали как за счет подводной вулканической деятельности из срединно-океанического разлома, так и с пресноводным стоком на мелководные участки, раскрывающегося моря Тетис. По мере его раскрытия вокруг Пангеи вздымались горные системы, развившиеся в дальнейшем в виде современных горных систем Восточной Азии, западного побережья Америк (Кордильеры и Анды) и их продолжения вдоль побережья Антарктиды, завершаясь в Австралии в виде Большого Водораздельного хребта. Благодаря всем этим процессам к перми резко возрос пресноводный сток со всей Пангеи в море Тетис, в связи с чем значительно снизилась соленость этого моря. Расширяющийся Тетис вызвал регрессию моря, оставив на суше массу соленых пересы-

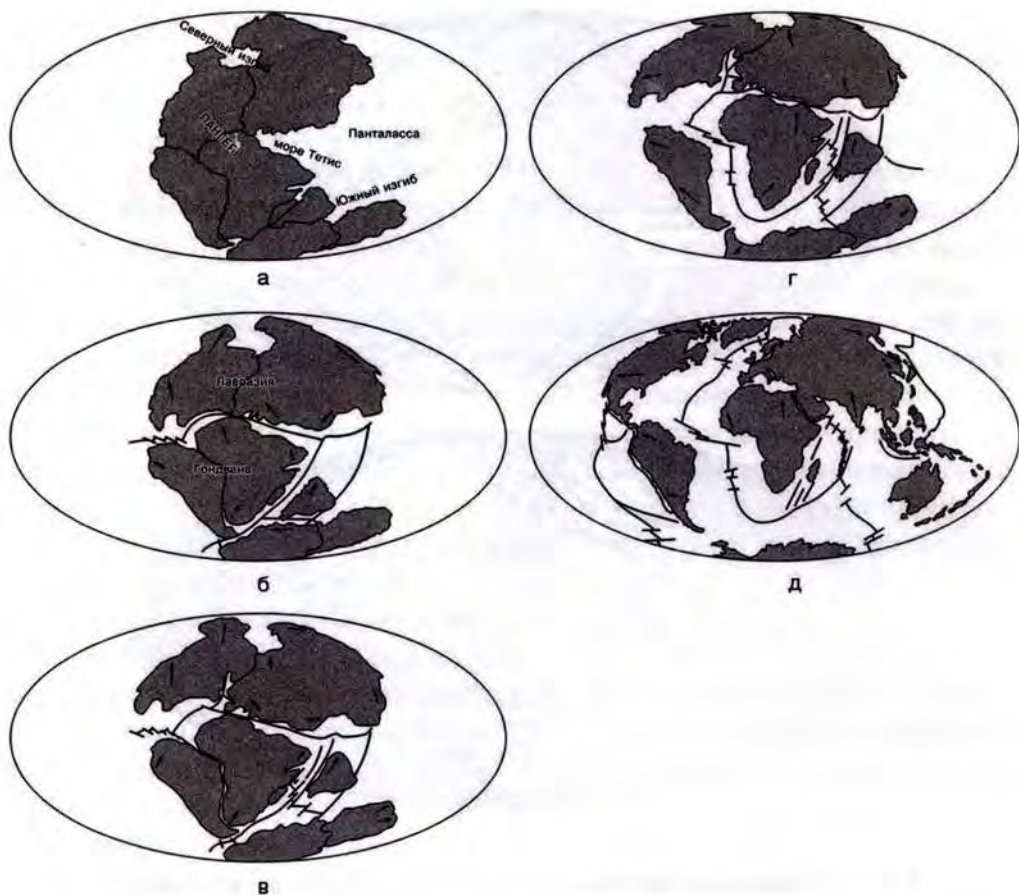
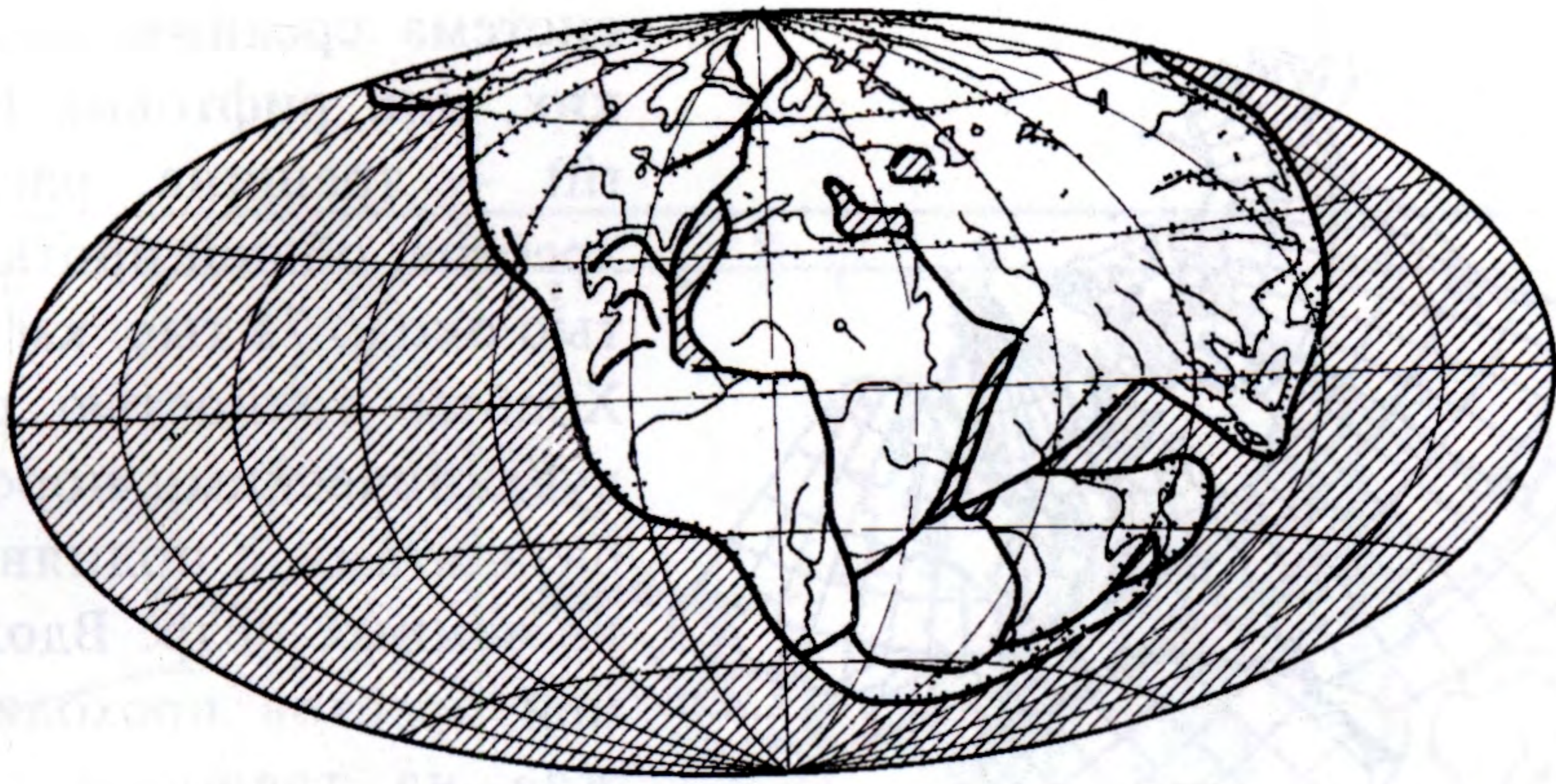


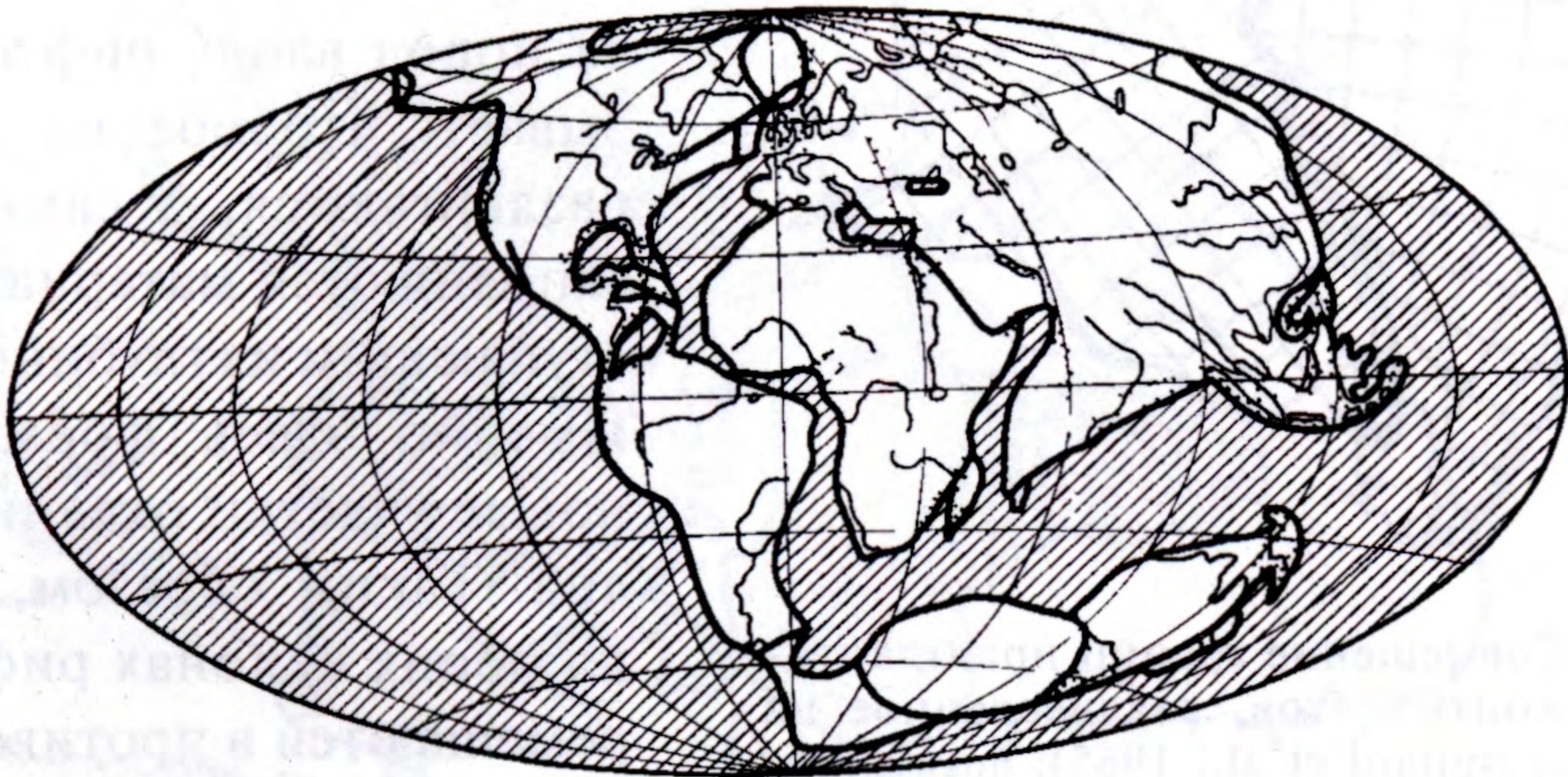
Рис. 4. Распад Пангеи (по Дитзу и Голдену, 1974): древний массив Пангеи, как он, возможно, выглядел более 200 млн. лет назад (а); география земного шара в середине мелового периода: зоны разрастания, трансформные разломы и зоны субдукции показаны тонкими линиями, стрелками показано движение континентов после начала дрейфа (б); география земного шара в конце мелового периода (в); география земного шара в середине палеогена (г); география земного шара в современную эпоху (д)

хающих озер, что еще больше способствовало распреднению моря. Это период массового вымирания (до 80% родов морской биоты) таких организмов, как все древние кораллы (ругозы, табуляты, гелиолитиды), трилобиты, ракоскорпионы, все древние аммоноидеи, наутилоидеи, древние морские лилии и морские ежи.

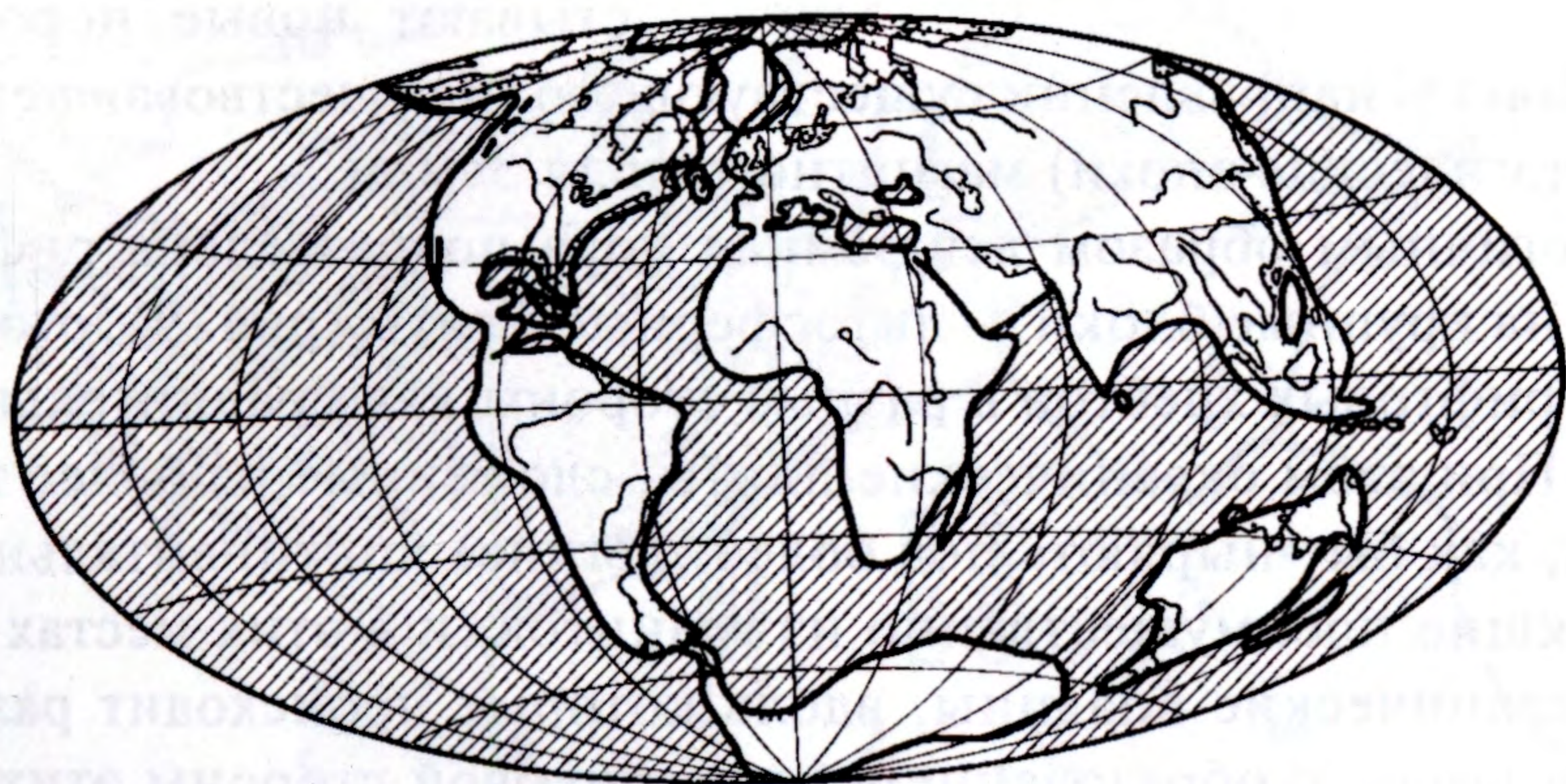
Трещина на дне моря Тетис являлась первичным срединно-океаническим хребтом, развитие которого привело к расколу суперматерики на Лавразию и Гондвану, а в дальнейшем и к их распаду на современные материки. В результате этого процесса возникла глобальная



Поздний карбон



Эоцен



Древнечетвертичное время

Рис. 5. Эволюция Пангеи (по Вегенеру, 1925)

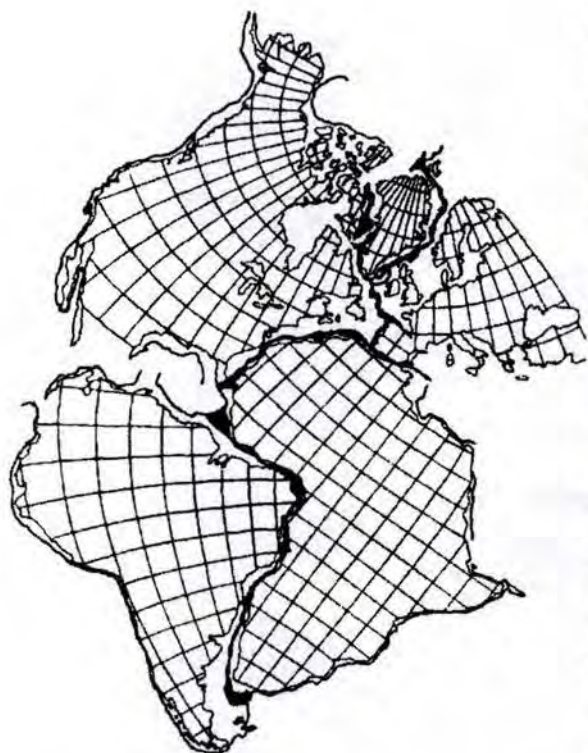


Рис. 6. Совмещение границ приатлантических континентов, реализованное на ЭВМ (по Bullard et al., 1965): показанные черным цветом зоны несовпадения материковых склонов в среднем не превышают 100 км

система срединно-океанических, или рифтовых (от англ. gift — трещина, расщелина) хребтов, общей протяженностью около 75 тыс. км (рис. 7). Хребты полностью сложены вулканическими породами — базальтами, поднявшимися из земных недр. Вдоль гребней хребтов проходят похожие на трещины глубокие продольные рифтовые долины (рис. 8). Изучение возраста пород вдоль рифтов показывает, что обе их стороны раздвигаются, а сами рифты заполняются материалом, поступающим из глубины Земли. Именно здесь формируются новые участки океанического дна. Таким образом, породы на обоих склонах рифтов перемещаются в противоположные по отношению друг к другу стороны, а в рифтах застывают новые породы, намагничиваясь в направлении существующего (и существовавшего в прошлые геологические эпохи) магнитного поля Земли.

Аналогичным образом вся земная кора подразделена рифтовыми хребтами на крупные блоки — литосферные плиты (рис. 9), отодвигающиеся от рифтовых хребтов в разные стороны как сравнительно жесткие тела. При этом океанические плиты, сложенные из более тяжелых базальтов, как бы «ныряют» под более «легкие» континентальные плиты, состоящие преимущественно из гранитов, и в этих местах формируются океанические впадины, вдоль которых происходит разогрев и плавление пород с образованием с материковой стороны этих впадин островных дуг вулканического происхождения, или вдоль материковых окраин — горных систем. Такой процесс погружения океанического дна под материковые плиты хорошо выражен в северной и восточной частях Тихого океана.

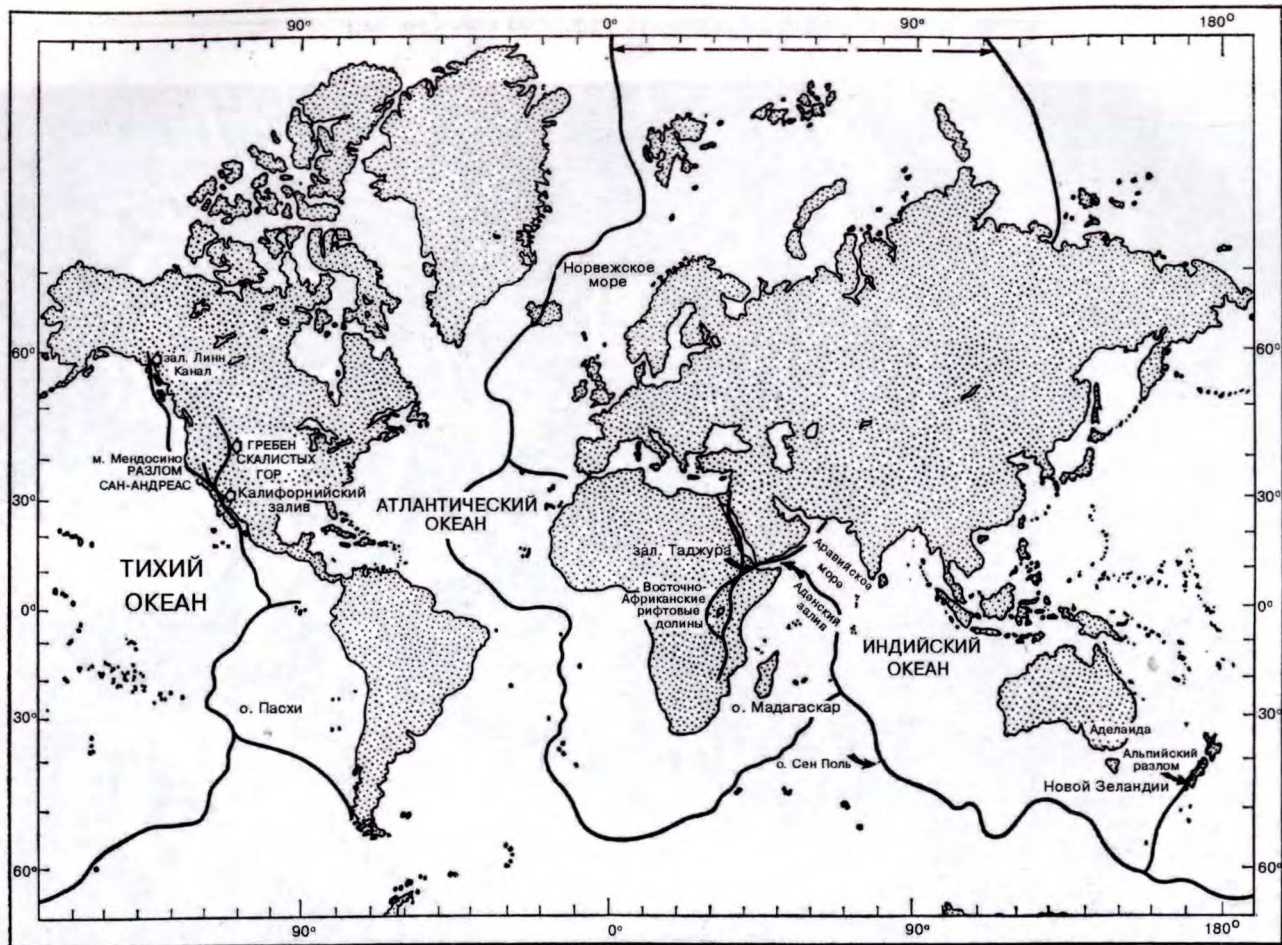


Рис. 7. Схема срединных поднятий океанов



Рис. 8. Карта рельефа дна океанов и морей Земли

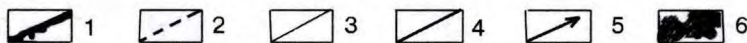
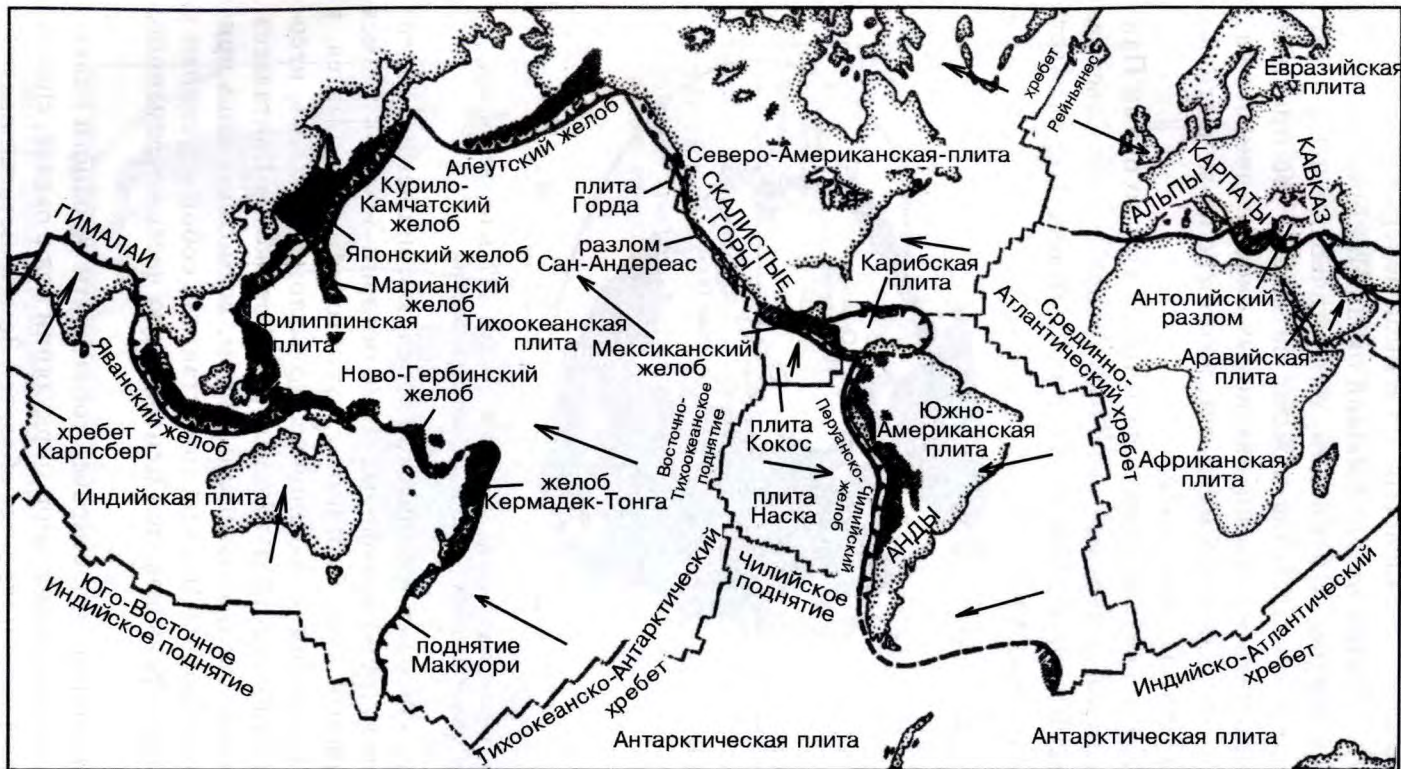


Рис. 9. Литосфера Земли, разбитая на крупные жесткие плиты, каждая из которых движется как единое целое: движение плит показано в предположении, что Африканская плита неподвижна; плиты расходятся от осей срединно-океанических хребтов, проскальзывают одна около другой вдоль трансформных разломов и сталкиваются между собой в зонах субдукции (погружения и «поглощения» мантией); 1 — зоны субдукции; 2 — границы плит, проводимые неуверенно; 3 — трансформные разломы; 4 — оси срединно-океанических хребтов; 5 — направление движения литосферных плит; 6 — области глубокофокусных землетрясений

Следует отметить, что Пангея простиралась от одного полюса Земли до другого. Более того, в наше время 1/3 земной поверхности составляют материки, 1/3 — Тихий океан (бывший океан Панталасса), 1/3 — вновь появившиеся океаны: Индийский, Атлантический и Северный Ледовитый. Эти два обстоятельства наводят на мысль, что причиной распада единого материка и образования новых океанов явилось расширение планеты в последние 0,5 млрд. лет, возможно из-за частичного остывания и структуризации ее ядра.

В триасе продолжала существовать возникшая еще до перми Пангея, в пределах которой различают северную (современные Северная Америка и Евразия) и южную (Южная Америка, Африка, Индия, Австралия и Антарктида) части (рис. 10).



Рис. 10. Расположение материков в раннем триасе 237 млн. лет назад темным цветом — над поверхностью океана

Море Тетис находилось в тропической зоне (смотри цветную вклейку «Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли») и, имея мощный пресноводный сток биогенов с единого материка Пангея, а также получая их из срединно-океанического разлома, являлось, несомненно, одним из наиболее продуктивных районов океана Панталасса. Остальная часть этого океана, за исключением, возможно, лишь прибрежных его районов вокруг Пангеи, представляла собой «пустыню» с продуктивностью, не превышающей центральную часть современного Тихого океана.

Единый суперматерик, простираясь тогда почти от одного полюса до другого, препятствовал глобальной циркуляции вод в океане, способствуя общему охлаждению полярных областей Земли, остатки оледенения (рис. 11) которых прослеживаются на современной карте (рис. 12).

Эти условия способствовали, с одной стороны, расцвету жизни в основном в море Тетис, с другой — расширению этой жизни из моря Тетис в высокопродуктивные пресные воды Пангеи. За время существования суперматерика Пангея эволюция хордовых в пресных водах прошла от Птераспид до Костистых рыб (рис. 13).

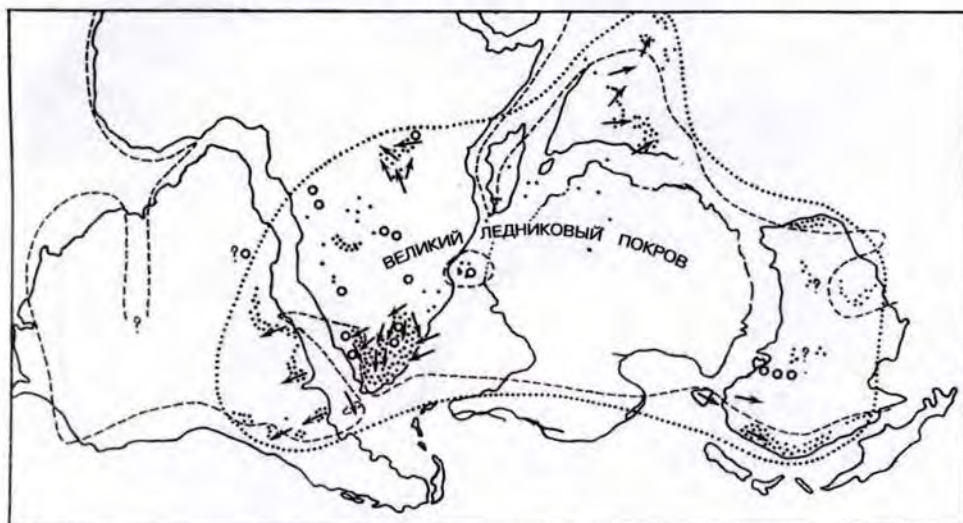


Рис. 11. Расположение континентов Южного полушария в гондванскую эпоху: точечным пунктиром покрыты площади ледниковых зон в конце каменноугольного периода; стрелками показано направление движения ледников; пунктирные линии — границы распространения льда

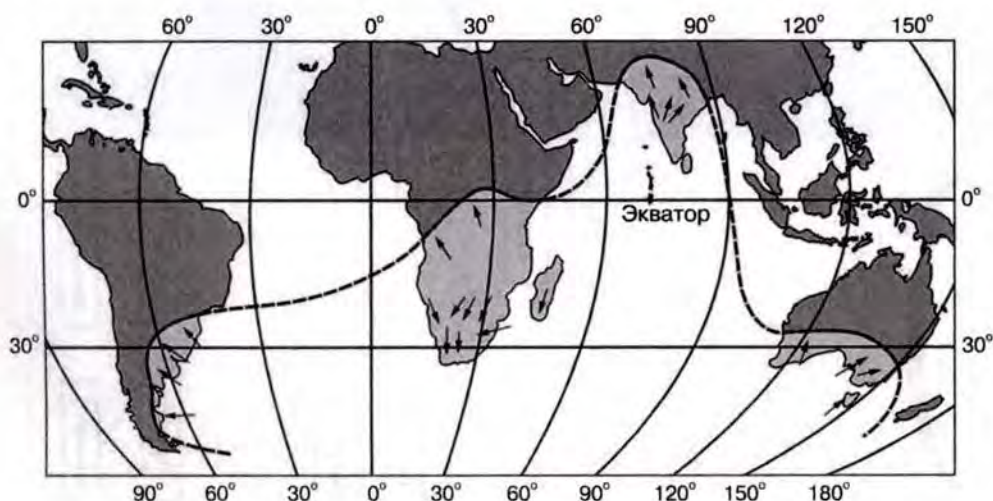


Рис. 12. Карта оледенения Гондваны в конце каменноугольного периода (по Холмсу, 1949): материки показаны в их нынешнем положении; стрелками обозначено направление течения льда

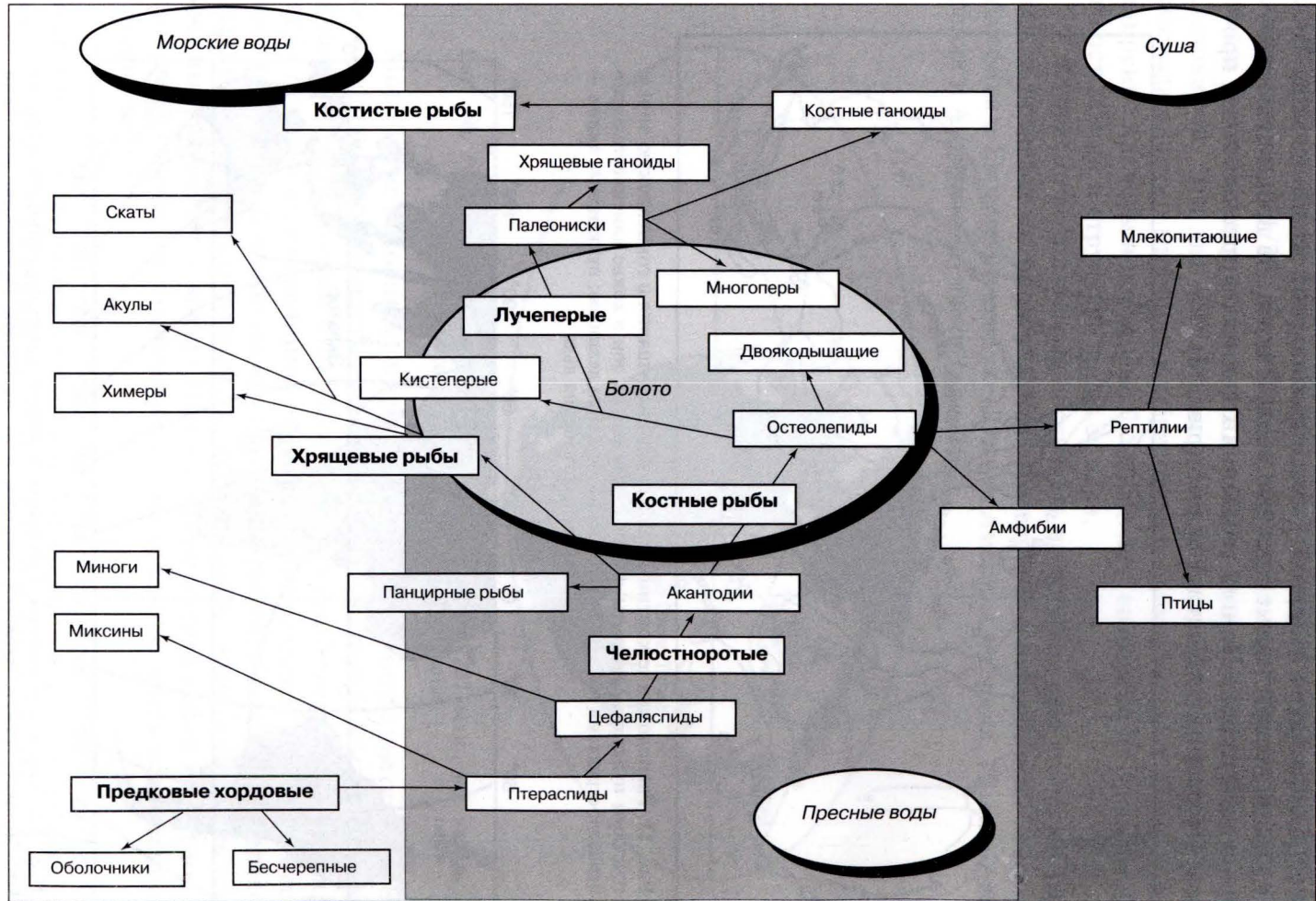
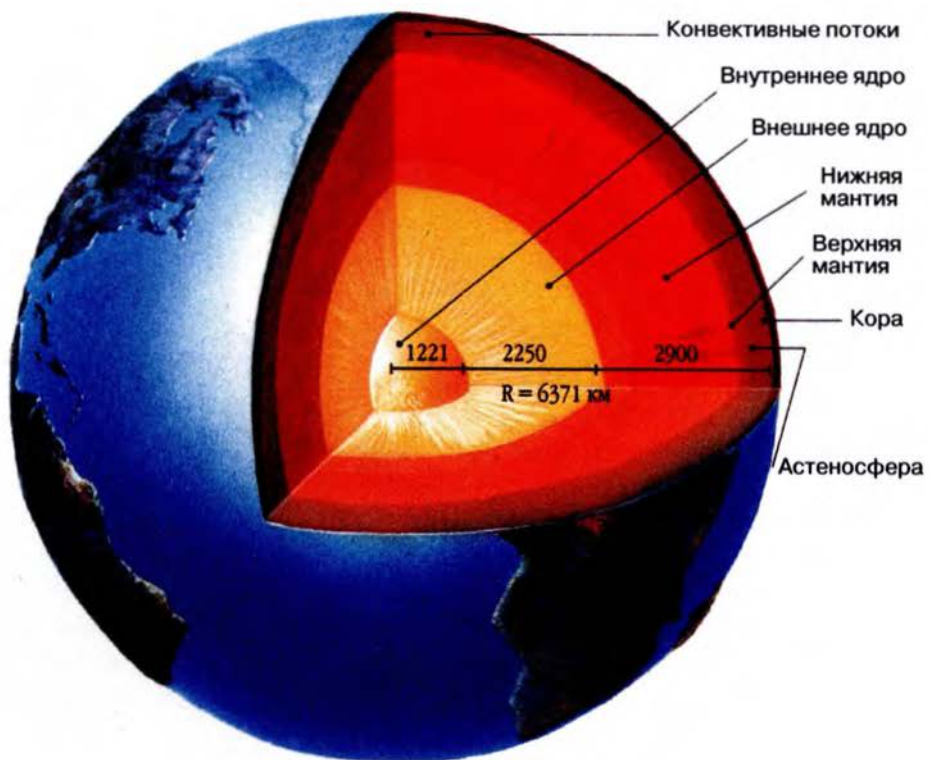
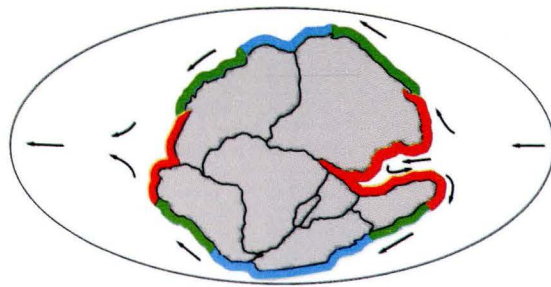


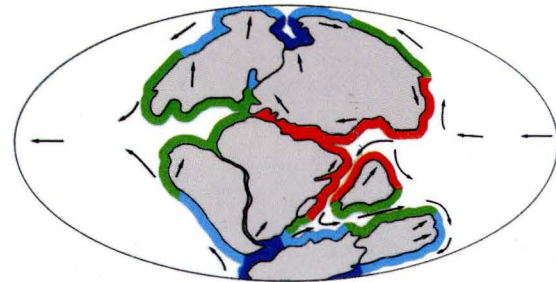
Рис. 13. Эволюционное развитие рыбообразных и рыб



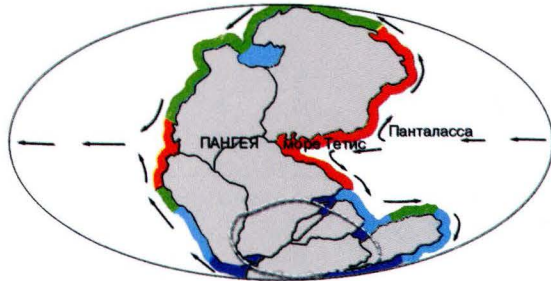
Внутреннее строение Земли



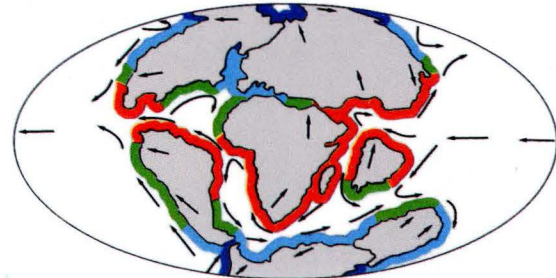
а



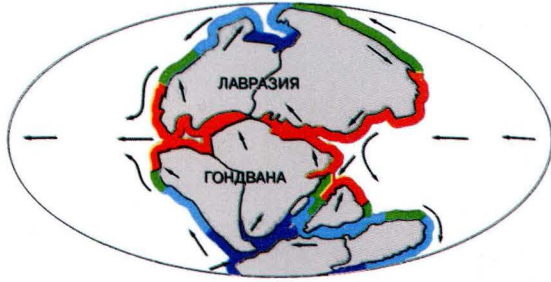
г



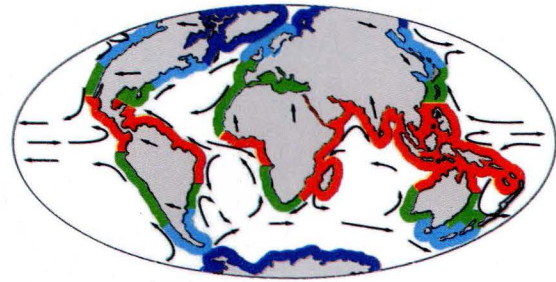
б



д



в



е

Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли: *а* — в начале раскола Пангеи в раннем палеозое; *б* — более 200 млн. лет назад; *в* — в середине мелового периода; *г* — в конце мелового периода; *д* — в середине палеогена; *е* — современная широтная зональность шельфовых зон земного шара; красный цвет — тропические воды; зеленый — умеренно-теплые; голубой — умеренно-холодные; синий — холодные

Хронология распада Пангеи и очередность происходящих при этом событий существенно различаются в публикациях различных исследователей. Мы в этом учебном пособии будем корректировать время наступления отдельных процессов, с определенными оговорками, возникшими в результате анализа современного состояния ареалов ныне существующих групп рыб, а также палеонтологических данных о времени возникновения этих групп, взяв за основу схему (см. рис. 4) распада Пангеи по Дитзу и Голдену (Dietz, Holden, 1970) и С. Уеда (1980).

Итак, форма Пангеи и характер ее распада логично вытекают из особенностей возникновения моря Тетис, как расширения в северном и южном направлении дна от его срединного хребта, идущего дугообразно, в соответствии с углом наклона оси вращения Земли, вдоль экватора по срединной части этого моря. Такое расширение моря Тетис от края, видимо, округлого единого материка к его центру приводило к сдавливанию его северной части с образованием Бореального моря, или так называемого Северного изгиба (*Sinus borealis*) и растяжению северной границы южной части Пангеи, способствуя в дальнейшем расколу этой части суперматерика (см. рис. 4, б). Как продолжение этого хребта в западном направлении, произошел раскол Пангеи на Лавразию и Гондвану (Лавразия — от Лаврентьевский, по названию реки и залива Святого Лаврентия, ныне Канадский щит, и Азии, Гондвана — от названия исторической области в центральной Индии, предложенного геологом Э. Зюссом по имени древнего индийского племени гондов), а в восточном — этот раскол, продолжаясь вокруг Азии, способствовал смещению восточной части Лавразии по часовой стрелке к экватору (см. рис. 4, а–в) в соответствии с центробежными силами.

Раскол южной части Пангеи, соответствующей суперматерику Гондване, видимо, начался с образования срединно-океанического разлома между Индийской плитой и западными окраинами Австрало-Антарктического континента, продолжаясь в дальнейшем между Африкой и Южной Америкой, что обеспечивало раскрытие Атлантического океана. В начале мелового периода от Гондваны полностью откололась Антарктида с Австралией в виде единого материка (см. рис. 4, б), а в конце мелового периода от Африки отделились Индия с Мадагаскаром и Южная Америка (см. рис. 4, в).

Разлом, образовавшийся между Африкой и Индией, а также новый разлом с южной стороны Индийской плиты обеспечили с одной стороны, передвижение Индийской плиты к экватору, за счет центробежных сил, с погружением подводной части этой плиты под азиатскую часть Лавразии, а с другой стороны, южно-индийский разлом способствовал расхожде-

нию материковых плит Австралии и Антарктиды с последующим продолжением его в виде срединно-океанического хребта в Тихом океане.

В конце мела и начале палеогена Лавразия была еще единой материковой плитой. Однако уже в середине мела, примерно 90–100 млн. лет назад, части Лавразии подразделяются эпиконтинентальными морями на три суши: Западную Америку, Евразию и Азию (рис. 14). Западная Америка соединяется с Азией Берингийским мостом суши (рис. 15), который существовал до верхнего миоцена.

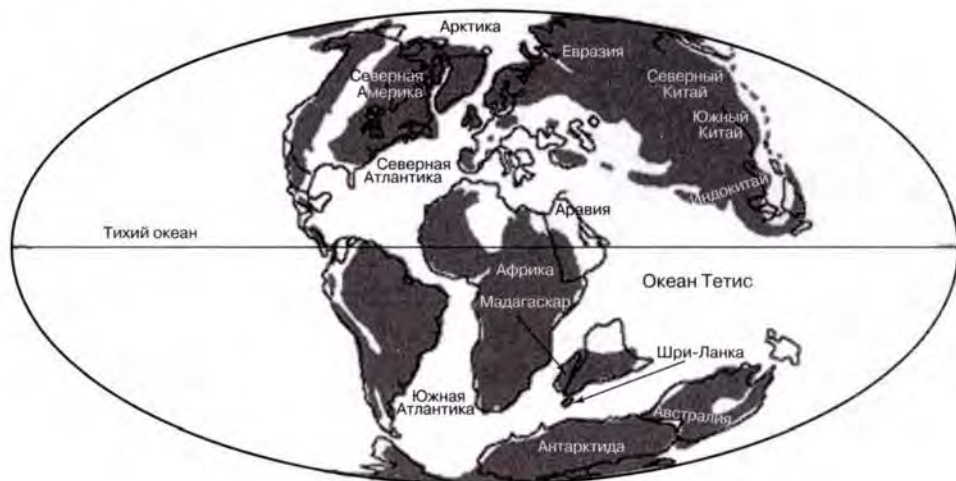


Рис. 14. Расположение континентов в среднем меле

Индия вместе с Индийской литосферной плитой продолжает движение — рафтинг (от англ. raft — плот, паром), в северном направлении.

В палеоцене уменьшается площадь эпиконтинентальных морей, которые в значительной степени распресняются, а все северные суши опять представляют единый материк. Большая часть Центральной Америки покрыта морем.

В эоцене Индия соприкасается с Азией, завершая подъем Гималаев и Тибетского нагорья.

В позднем эоцене — раннем олигоцене Европа и Азия разделены Тургайским проливом (рис. 16). Этот период является временем максимального развития морских трансгрессий в Западной Европе, и область герцинских массивов представляла в это время лишь небольшую, широтно-вытянутую полосу суши или островную цепь между Тетисом и Бореальным морем. В конце раннего олигодена или в середине его после отступления моря из Западной Сибири и Приаралья произошло восстановление связи между Европой и Азией через Тургайский мост.

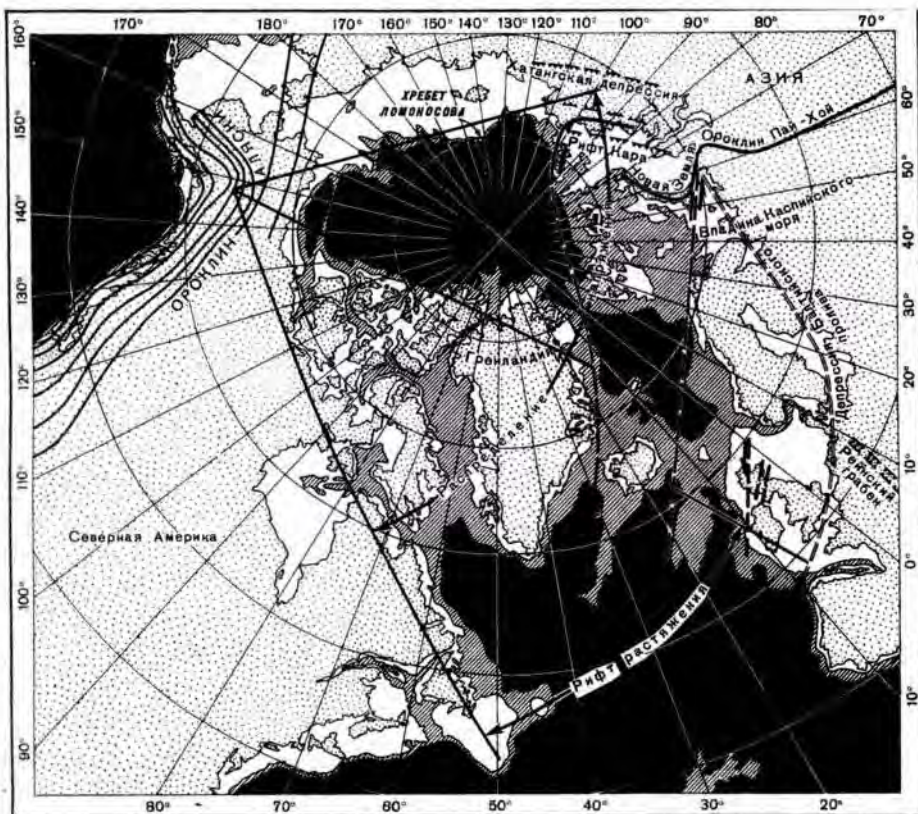


Рис. 15. Ороклин Аляски (по Кэри)

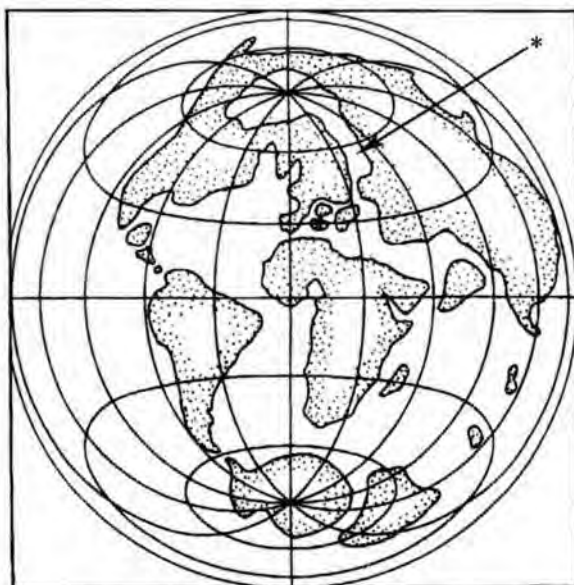


Рис. 16. Реконструкция положения материков в эоцене:
* — Тунгайский пролив

В олигоцене Европа и восток Северной Америки разделяются водными массами между Гренландией и Скандинавским полуостровом. Далее Лавразия, как материковая плита, окончательно раскалывается на Северную Америку, Гренландию и Евразию. Образовался Северный Ледовитый океан как продолжение Атлантического в Северный изгиб (см. рис. 4).

В конце эоцена общие очертания материков весьма напоминают современные. Несколько раз открывается и закрывается Берингов пролив.

В олигоцене Австралия вместе с Новой Гвинеей осуществляют рафтинг в северном направлении. Заметно уменьшается площадь моря Тетис.

В миоцене Африка соединяется с Азией, что приводит к закрытию моря Тетис. В области современного Средиземного моря остались неполносолёные эпиконтинентальные Средиземноморские озера, а на месте современных Черного, Каспийского и Аральского морей — Сарматское озеро-море (рис. 17). Большая часть Атлантического океана приближается к современным очертаниям. В раннем плиоцене открывается Берингов пролив. Южная Америка отделена проливом от Северной Америки. Австралия и Новая Гвинея занимают свое современное положение.

Со среднего миоцена происходит формирование Центральноамериканского перешейка.

В целом, в фанерозойской истории Земли выделяются два климатических режима, тесно связанных с вулканической активностью, по-

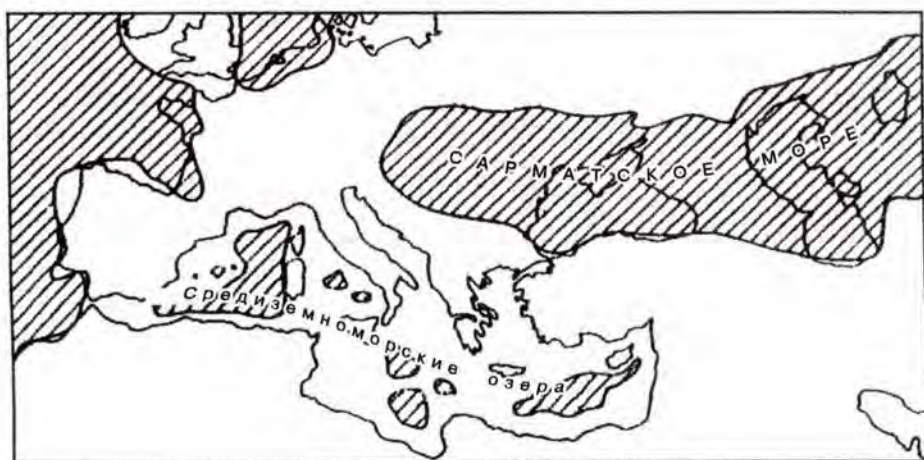


Рис. 17. Средиземноморские озера и Сарматское море на рубеже миоцена и плиоцена по К. Шю (Hsu, 1972)

вышением — трансгрессией (от лат. *transgressio* — переход) или, напротив, понижением — регрессией (от лат. *regressio* — движение назад) уровня Мирового океана. При усилении вулканической деятельности и трансгрессии моря возникал так называемый оранжерейный режим, при уменьшении вулканической активности и регрессии моря — ледниковый режим.

За время существования хордовых трижды происходила смена ледникового и оранжерейного климатических режимов. Ледниковые режимы (периоды) существовали 450–400, 330–240 и 38–0 млн. лет назад и длились каждый в 3–4 раза менее продолжительно, чем в промежутках между ними — оранжерейные режимы.

Так, из-за слабой циркуляции океанических вод и перемещения основной части теплых вод моря Тетис вокруг северной части Пангеи (см. цв. вкл. «Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли, б») мощное оледенение полюсов особенно хорошо заметно, как указывалось выше (см. рис. 11, 12), по современным геологическим структурам на юге Гондваны. Во время протерозоя и палеозоя на этом материке обнаружены следы нескольких продолжительных оледенений, особенно мощное из которых было начиная с перми по юрский период.

При ледниковом режиме была резко выражена температурная асимметрия океана и атмосферы: средняя температура вод океана была более чем в два раза ниже средней температуры воздуха. Разница в температурах между экватором и высокими широтами в океане, между поверхностью и дном в тропиках достигает 15–20°C. Климатическая зональность и сезонность климата резко выражены.

Распад Пангеи и раскол Гондваны на ряд самостоятельных континентальных глыб привели к образованию с мелового по начало третичного периода единой океанической субэкваториальной системы теплых течений, омывавших отдельные континентальные плиты (см. цв. вкл. «Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли, в-д»). Континенты хорошо обогревались, особенно в Южном полушарии. В этот период в Лавразии, где было более прохладно, видимо, преобладали реки, а на более теплой Гондване — болота.

Сама толща океанической воды была прогрета значительно больше, чем в настоящее время: глубинные воды имели температуру до +14°C, в отличие от современных +2°C. Поэтому периоды мезозойской эры, и особенно мела, имели теплый климат и отличались размытостью границ климатических зон, что способствовало распространению морских рыб.

Почти до конца палеоцена Антарктида была соединена с Австралией, примыкая противоположной частью к Южной Америке.

К олигоцену расстояние между Австралией и Антарктидой стало достаточно широким, чтобы открыть простор для океанических течений. В конце олигоцена начале миоцена расширилось расстояние между Антарктидой и Южной Америкой. В результате Антарктида, находясь у Южного полюса, оказалась изолированной от других континентов Антарктическим циркумполярным течением (направленным с запада на восток в соответствии с вращением Земли). Это течение охватывает всю толщу воды, от поверхности до дна, отгораживая Антарктиду от любого проникновения теплых вод или воздушных масс с севера. Это привело к образованию Антарктического ледяного щита и понижению температуры прилегающих вод. Холодные воды, опускаясь на дно, распространились по всему Мировому океану, вызвав отмеченное понижение температуры глубинных вод с $+14$ до $+2^{\circ}\text{C}$. В конечном счете это привело к плейстоценовому ледниковому периоду.

Таким образом, климатическая история большей части кайнозоя проходила на фоне ледникового режима. В целом она характеризовалась постепенным понижением температуры воды в Мировом океане с палеоцена к олигоцену. Это общее понижение температуры сопровождалось усилением сезонности климата и в плейстоцене привело к развитию нескольких глобальных оледенений Северного полушария (рис. 18, 19).



Рис. 18. Оледенение континентов 18000 лет назад

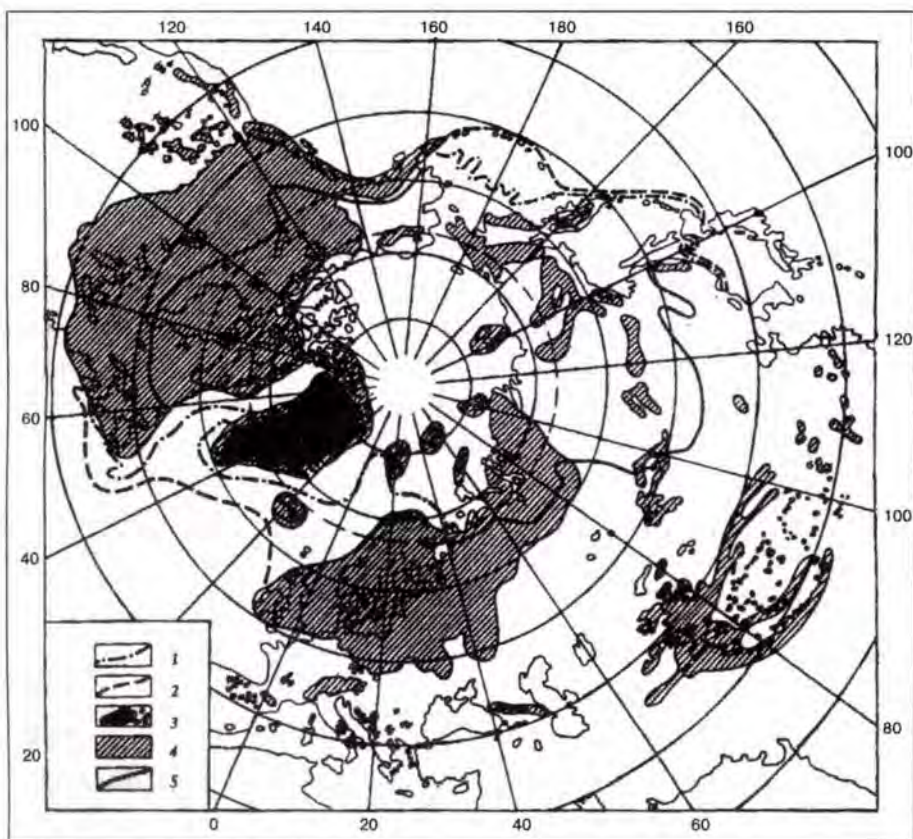


Рис. 19. Максимальное распространение льдов в плейстоцене в Северном полушарии: 1 — современная граница морских льдов; 2 — их древняя граница; 3 — современные льды суши; 4 — древнее наземное максимальное оледенение; 5 — современная граница вечной мерзлоты

Дальнейшие климатические изменения, вплоть до нашего времени, были менее масштабны, хотя и играли свою роль в формообразовании и распространении рыб.

До настоящего момента в данной главе мы обсуждали влияние на климат горизонтальных перемещений литосферных плит. Однако, помимо горизонтальных перемещений существуют и вертикальные, влияющие на локальные изменения климата. Так, вздымались горные системы при взаимодействии между собой различных литосферных плит, образовался Тибет, как результат взаимодействия Индийской и Евразийской плит, поднялся Аравийский полуостров. Результатом вертикального перемещения Антарктиды под изменяющимся весом расположенного на ней льда явилось образование в ее шельфовой части глубоководной впадины со своеобразной ихтиофауной — псевдобатиали.

Помимо литосферных перемещений изменялся и уровень Мирового океана, благодаря которому границы литосферных плит часто весьма существенно различались с границами суши того или иного материка, причем значительно изменяясь в истории Земли. На уровень Мирового океана оказывает влияние перераспределение воды между литосферой и гидросферой, гидросферой и атмосферой, гидросферой и ледниками. Эти процессы оказывают сравнительно быстрое (в масштабах геологического времени), но не столь масштабное изменение уровня по сравнению с влиянием на него тектонических процессов, таких как общее увеличение поверхности планеты за счет расширения ядра Земли, раскрытие новых океанов, поднятие или опускание дна котловин океанов или самих материковых плит. Такие крупномасштабные изменения уровня Мирового океана, несомненно, были в истории Земли. Более подробно изучены на основе биогеографических исследований (Линдберг, 1972) последние три регрессии и трансгрессии Мирового океана с конца плиоцена до наших дней (рис. 20). Их амплитуда со-

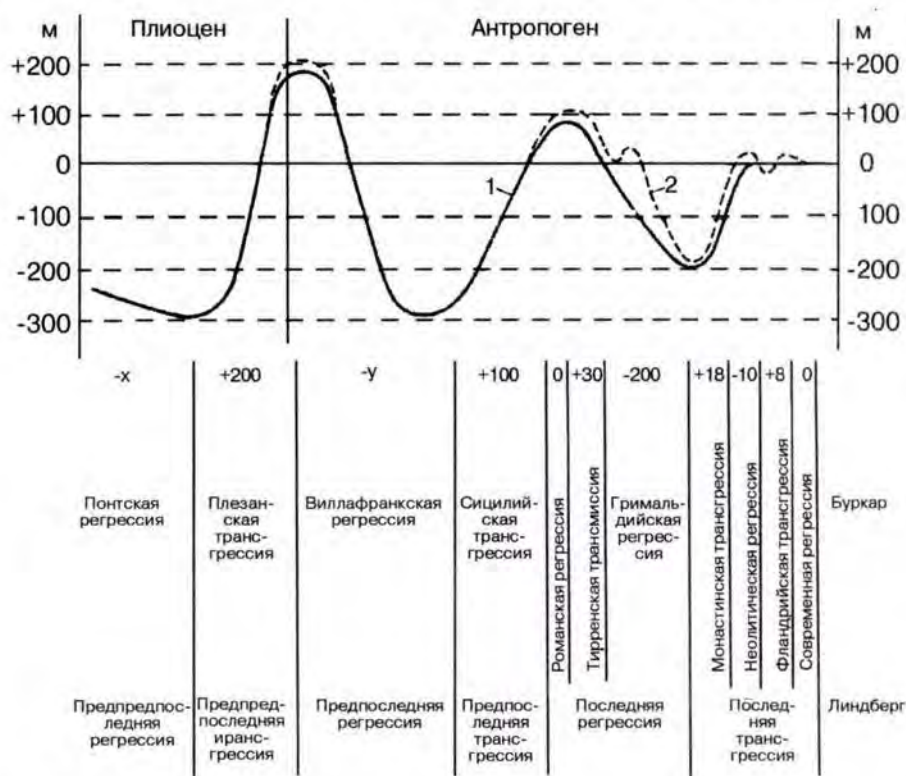


Рис. 20. Кривые колебаний океана в четвертичное время: 1 — составленные на основании биогеографических данных; 2 — составленные на основании океанографических данных

ставляла до 150–180 м над современным уровнем (наибольшая высота повсеместных трансгрессий четвертичного периода) и примерно до 200–300 м ниже его (глубина простираения затопленных морскими водами речных долин, через которые осуществлялось распространение пресноводных рыб в прошлые времена).

Подводя итоги этой главы, следует отметить, что как распространение рыб в пресных и морских водах, так и распределение их по глубинам происходило на фоне глобальных перемещений литосферных плит и изменений уровня Мирового океана. Эти процессы приводили как к изменению климатических условий, являющихся экологическим фоном филогенетических изменений самих рыб, так и к закономерным разобщениям, перемещениям или объединениям ихтиофаун. Эти процессы также определяли уровень биоресурсов и их изменения в геологическом времени в различных участках Мирового океана, а следовательно, и направленность перемещения фаун, обуславливая, в конечном счете, современное распространение рыб на земном шаре.

Экологические аспекты зоогеографического становления вида

Существует мнение, что расширение или сужение ареала вида возникает при увеличении или снижении его численности. Действительно, с одной стороны, при возрастании численности вида увеличиваются протяженность кормовых миграций и площади нагульных и зимовальные угодий, протяженность нерестовых миграций и территории нерестилищ, а при снижении численности происходят противоположные процессы. С другой стороны, на протяжении весьма длительного времени сами ареалы отдельных видов сравнительно постоянны. Лишь при искусственном вселении вида в новые условия часто наблюдается его необычно широкое распространение, сдерживаемое обычно физическими преградами.

Из вышесказанного остается неясной связь численности вида с величиной его ареала. Каковы механизмы расселения видов, определяющие, в конечном счете, их современное распространение?

Численность является одной из важнейших характеристик вида, обеспечивая его выживание. Она является важной составляющей в конкурентной борьбе за корм с другими видами. Чрезмерно высокая численность нежелательна, поскольку приводит к снижению кормовой базы вида. Чрезмерно низкая численность уменьшает вероятность встречи самок с самцами, сокращает ареал, ослабляет межвидовую конкурентоспособность за корм и является предвестником вымирания вида.

Для того чтобы понять механизм формирования ареала, рассмотрим причины, регулирующие численность вида. Мы полагаем, что идио-

адаптация вида в пределах фаунистического комплекса является мощным сдерживающим фактором его распространения.

Обеспеченность пищей и пищевые отношения у рыб

Важнейшим фактором, регулирующим численность вида, является эффективность его питания. Очевидно, что ни один организм не может прирасти на большую и даже равную величину (сухого) вещества, чем составляла его пища, так как не все из пищи усваивается и не все из усвоенного идет на рост. Степень усвояемости разных пищевых объектов существенно отличается. Одним из показателей эффективности питания является кормовой коэффициент, показывающий, сколько килограммов данного корма должно быть съедено рыбой для получения одного килограмма прироста ее массы. При питании легкоусвояемой, калорийной пищей кормовой коэффициент уменьшается. Так, для хищных рыб он равен 2–5, для питающихся зоопланктоном и ракообразными — 10–20, для моллюскоядов — около 40, для растительноядных — от 30 до 150. С ростом рыбы кормовой коэффициент возрастает. При несоответствии качества пищи потребностям рыбы также наблюдается повышение кормового коэффициента. Таким образом, численность и биомасса вида зависят от биомассы пищи.

Первичными продуцентами органического вещества являются хемосинтезирующие бактерии и в основном микро— (фитопланктон) и макрофиты. Растениями питаются многие беспозвоночные и некоторые рыбы. Беспозвоночных в свою очередь потребляют мирные рыбы, а их — хищники. В результате различных пищевых взаимоотношений складываются трофические, или пищевые, цепи. Чем ниже трофический уровень, занимаемый видом, тем, как правило, мельче размеры его особей, выше прирост их общей биомассы, например за год за счет быстрой смены поколений, а численность — выше. Чем выше трофический уровень (хищники), тем крупнее особи по сравнению с объектом их питания (жертвой), а их биомасса — меньше, вследствие чего их численность еще меньше. Есть и исключения из этого правила. Так, наиболее крупные водные животные — киты, а из рыб — китовые акулы, являются зоопланктофагами, а многие крупные наземные животные — растительноядные. Но в основном в водных экосистемах это правило работает. Так, зоопланктонные организмы крупнее одноклеточных водорослей, рыбы-зоопланктофаги еще крупнее, а хищные рыбы, как правило, крупнее своих жертв, но име-

ют наименьшую численность по сравнению с ними и тем более с зоопланктонными организмами и численностью фитопланктонных клеток.

У большинства видов рыб в процессе их онтогенеза происходит смена кормовых объектов. На ранних этапах развития рыбы питаются объектами помельче, низкого трофического уровня. На поздних этапах развития они переходят на крупный корм более высокого трофического уровня и, следовательно, меньший по биомассе. Таким образом, в процессе онтогенеза внутривидовая пищевая конкуренция возрастает, являясь наименьшей на ранних этапах развития. Однако следует учесть, что и сама численность рыб с возрастом падает из-за естественной смертности, снижая пищевую конкуренцию.

Из-за ограниченности территорий нереста и возможного несовпадения мест нереста и мест концентрации кормовых объектов, недостаток пищи может непосредственно вызывать гибель части популяции и на ранних этапах онтогенеза, особенно на этапе перехода с питания желтком на внешний корм. Существенное значение при этом имеет обеспеченность личинок желточным кормом, что в большей степени зависит от обеспеченности пищей родительского стада в предыдущий нересту сезон.

В пределах фаунистического комплекса напряженность пищевых отношений между видами, питающимися сходными группами кормов (бентос, планктон и др.), ослаблена благодаря специализации в питании разными видами организмов. Совпадают обычно лишь второстепенные компоненты пищи. В случае резких изменений условий жизни, виды, слагающие комплекс, могут в основном переходить на питание второстепенными объектами, и на почве питания этими объектами у них могут обостряться пищевые отношения с видами-конкурентами того же комплекса.

В процессе формирования вида вырабатывается ряд приспособлений для расширения его кормовой базы. Это в первую очередь возрастные изменения состава пищи и различный спектр питания самцов и самок. У молоди видов одного фаунистического комплекса выход из противоречий из-за пищи достигается часто путем расхождения в сроках потребления одних и тех же кормов, что обеспечивается различиями в темпах эмбрионального развития и сроках вылупления из икры.

На изменения обеспеченности пищей популяции реагируют рядом приспособлений, в случае снижения обеспеченности пищей — расширяющих ее кормовую базу, а в случае повышения — сужающих. Такими приспособлениями при снижении обеспеченности пищей являются: увеличение размерной изменчивости, а тем самым расширение спектра

питания у одновозрастной группы рыб; задержка в развитии и более продолжительное использование объектов питания более низкого трофического уровня (более многочисленного); увеличение изменчивости морфологических признаков, связанных с добыванием и усвоением пищи, а тем самым расширение спектра питания популяции; переход на питание особями того же вида (каннибализм) или продуктами их распада и выделениями их тела.

При одномоментной съемке данных по численности и особенно биомассе объектов различного трофического уровня в каком-либо водоеме их результаты могут свидетельствовать об обратном, то есть биомасса фитопланктона окажется незначительной, зоопланктона — большей, а мирных и хищных рыб — значительно преобладающими. Это связано с тем, что жизненный цикл одноклеточных водорослей составляет всего лишь несколько дней, и значительная часть их будет потреблена зоопланктоном. Жизненный цикл зоопланктонных организмов более продолжителен, и они успеют, до того как погибнуть или быть съеденными, накопить в себе органическое вещество нескольких генераций одноклеточных водорослей. В мирных рыбах и особенно в хищных через зоопланктон будет накоплено органическое вещество, произведенное фитопланктоном за ряд лет. Таким образом, численность вида и его биомасса в значительной степени зависят от занимаемого им трофического уровня.

Ни один вид рыб не может существовать на Земле в одиночку, вне экосистемы, состоящей из продуцентов (водоросли — фотосинтетики, бактерии — хемосинтетики), консументов (различные животные) и редуцентов (бактерии, грибы). На начальных этапах возникновения жизни на Земле в качестве продуцентов и редуцентов выступали физические факторы среды. В частности, электрические разряды обеспечивали производство органических веществ из газовой среды первичной атмосферы Земли. В качестве редуцентов оказалось жесткое излучение, достигавшее поверхности Земли из-за отсутствия озонового слоя, высокие температуры при вулканической деятельности и иные факторы, способствовавшие разрушению первичных коацерватов.

Каждый вид входит в состав того или иного фаунистического комплекса. Рассмотрим пищевые взаимоотношения вида внутри фаунистического комплекса.

У видов одного фаунистического комплекса основные пищевые связи складываются по вертикали: хищник — жертва, потребитель — потребляемое, а не конкурентные пищевые взаимоотношения по горизонтали. В пределах так называемого триотрофа осуществляется взаим-

ное приспособление хищника и жертвы, потребителя и потребляемого. В процессе взаимного приспособления хищника и жертвы в пределах одного фаунистического комплекса численность их взаимно стабилизируется.

Известно, что у рыб фаунистических комплексов высоких широт спектр питания обычно шире (эврифагия), чем у рыб низких широт (стенофагия), что связано с большей стабильностью кормовой базы в низких широтах. В умеренных широтах кормовая база весьма изменчива из-за смены сезонов года. У рыб умеренной зоны, как в континентальных водоемах, так и в морях, обычно довольно четко выражен сезонный перерыв питания. Сезонная ритмика питания обычно менее четко выражена у рыб, принадлежащих к комплексам низких широт: тропиков и субтропиков. Утилизация потребляемых кормов на прирост массы у рыб эврифагов обычно несколько ниже, чем у рыб стенофагов.

В фаунистических комплексах высоких широт напряженность отношений хищник — жертва обычно выражена слабее, чем в комплексах низких широт. В связи с этим и защитные приспособления (окраска, форма тела, шипы, колючки, ядовитость, забота о потомстве, особенности поведения, включая защитное значение стаи и миграции) у рыб высоких широт развиты слабее, чем у рыб низких широт. С этим связана и большая интенсивность воспроизводства у видов-жертв в низких широтах. В пределах одной географической зоны в горных водоемах и на больших глубинах моря защитные приспособления развиты слабее, чем в равнинных водоемах и водоемах прибрежной зоны. Все защитные приспособления относительны и действуют в отношении определенных типов хищников, к которым вид приспособился в процессе своего становления. Меняются защитные приспособления и в процессе онтогенеза.

В связи с лучшей защищенностью рыб-жертв более низких широт хищники более южного происхождения (в Северном полушарии) легче переходят на питание жертвами более северного происхождения, чем хищники северного происхождения — на питание более южными жертвами.

Большее разнообразие видов рыб в низких широтах, по сравнению с высокими, связано как с более узким спектром их питания, так и с появлением новых кормовых ресурсов, главным образом растительного происхождения (макрофитофаги, перифитонофаги, фитопланктофаги, детритофаги).

Наиболее обостренные пищевые отношения могут проявляться между видами, занимающими сходные пищевые ниши в разных фау-

нистических комплексах, входящих в состав фауны того или иного водоема.

При соприкосновении видов двух фаунистических комплексов в условиях изменчивой кормовой базы более высокоширотные по своему происхождению виды-эврифаги оказываются в лучшем положении, чем более низкоширотные виды-стенофаги, а в условиях стабильной кормовой базы, наоборот, в выигрышном положении будут стенофаги низких широт.

Хищные виды, принадлежащие к комплексам более низких широт, переходят на питание видами более высокого широтного происхождения легче, чем виды высоких широт — на питание более южными видами.

Широтная и высотная зональность продуктивности популяций в очень большой степени определяется продолжительностью благоприятных термических условий, обеспечивающих необходимую интенсивность хода обмена веществ. Температура нагульного сезона является важным сдерживающим фактором в зональном распространении видов. Так, у теплолюбивых рыб при понижении температуры воды кормовой коэффициент увеличивается, в связи с чем требуется более длительный откорм, который маловероятен в условиях более короткого лета высоких широт. Холодолобивые рыбы в условиях повышения температур часто вообще прекращают питаться.

Из анализа пищевых отношений различных видов рыб в пределах одного фаунистического комплекса следует вывод, что эти отношения направлены на стабилизацию численности входящих в комплекс видов, ограничивая возможность выхода того или иного вида за пределы его экологической ниши, а его филогенетическое распространение в акватории Мирового океана возможно либо вместе с фаунистическим комплексом вследствие глобальных тектонических процессов, приводящих к изменению климата или иных экологических условий, либо в результате конкурентного вытеснения другого вида на границе взаимодействий двух фаунистических комплексов. В свою очередь, возможность столкновений фаунистических комплексов определяется размерами территорий, на которых в масштабах геологического времени происходят эти события. На больших территориях обычно возникает больше фаунистических комплексов, выше вероятность их взаимодействий, приводящих к ускорению эволюционных процессов и распространению отдельных видов. На ограниченных акваториях обычно возникают эндемичные формы.

Рост рыб

Характер роста рыбы — это видовое приспособление, направленное на регуляцию численности и биомассы популяции и темпа ее воспроизводства в пределах ареала в связи с изменением обеспеченности пищей.

Рыбы растут в течение всей жизни, однако темп роста с возрастом снижается, а пищевые затраты на рост, то есть кормовой коэффициент, возрастают. Более быстрый линейный рост неполовозрелых рыб обеспечивает более раннее наступление половой зрелости и меньшее выедание в этот период жизни хищниками. У большинства рыб наступление половой зрелости связано с достижением определенных, специфичных для данного вида размеров, а не возраста. До достижения половой зрелости основные энергетические ресурсы, поступающие в организм рыбы, расходуются на белковый рост и увеличение длины рыбы. После достижения половой зрелости основные энергетические ресурсы расходуются на наращивание массы тела и накопление резервных веществ, расходуемых на созревание гонад, зимовку и нерестовую миграцию. Период старости характеризуется замедлением или полным прекращением роста. Старые особи являются резервом, который при благоприятных условиях обеспеченности пищей повышает продуктивность популяции, а при снижении кормовой базы они первыми гибнут, освобождая пищевые ресурсы для более молодых рыб.

Величина кормовой базы и ее изменения оказывают существенное влияние на темп роста рыб. При увеличении кормовой базы ускоряется темп роста рыб, а при снижении обеспеченности пищей — замедляется. Изменчивость роста рыб в популяции также приспособительно меняется в связи с изменениями обеспеченности пищей. Увеличение изменчивости при ухудшении условий питания приводит к расширению кормовой базы и увеличению возрастного ряда впервые достигающих половой зрелости рыб. При повышении обеспеченности пищей изменчивость размеров одновозрастных рыб уменьшается, и возрастной ряд впервые созревающих рыб сокращается. Смежные поколения также оказывают взаимное влияние на рост особей, их слагающих. Мощные поколения обычно несколько затормаживают рост как последующего, так и предыдущего поколений. Это является одним из эффективных способов саморегуляции популяции на определенный режим воспроизводства в меняющихся условиях жизни.

Хищники в основном выедают тугорослых, ослабленных рыб, осуществляя таким образом отбор уцелевших особей на увеличение темпа роста. При этом, чем выше пресс хищников, тем выше обеспеченность пищей уцелевших жертв и тем выше их темп роста. Изменения темпа роста, определяемые обеспеченностью пищей, в свою очередь, связаны с разной интенсивностью выедания хищниками. В пределах одной популяции быстрее растущие раньше созревают и обычно раньше начинают стареть и умирать.

Продолжительность жизни и уровень естественной смертности рыб

Многоуровневая биологическая система, состоящая из клеток, организмов, популяций, экосистем и биосферы в целом, не могла бы развиваться и эволюционировать, если в ней не существовали бы относительно стабильные элементы и коротко живущие, то есть смертные. Возможность эволюционирования биологической системы обеспечена чередованием стабильных и смертных ее элементов разных уровней организации. Так, атомы сравнительно стабильны, в то время как биологические молекулы, состоящие из этих атомов, лабильны, то есть подвержены разрушению и синтезу в процессе длительного клеточного деления. Многоклеточные организмы смертны. Популяции, состоящие из этих организмов, могут существовать очень долго в геологических масштабах времени. Экосистемы смертны. Так, озеро со временем превращается в болото, болото — в луг, луг — в экосистему леса. Биосфера же существует на нашей планете более 3,5 млрд. лет.

Каждый вид рыбы приспособлен к определенной интенсивности смертности. Каждый этап их развития характеризуется и определенной интенсивностью смертности, естественно колеблющейся в тех или иных пределах. Наибольшая смертность, в основном за счет выедания более многочисленными мелкими «хищниками», наблюдается на ранних этапах развития, снижаясь к половозрелости и вновь возрастая с приближением старости.

Рыбы с коротким жизненным циклом и ранней половой зрелостью приспособлены к большей смертности, чем рыбы с длинным жизненным циклом и поздним возрастом полового созревания.

Наибольшая смертность характерна для рыб умеренных вод (бореальных и нотальных) в силу большой изменчивости абиотических фак-

торов среды, а также для рыб теплых (тропических) вод в силу высокой напряженности взаимоотношений хищник-жертва; наименьшей смертностью отличаются обитатели холодных вод (арктических и антарктических).

Предельный возраст, которого могут достигать особи каждого вида рыбы, специфичен для вида. Он может несколько меняться в связи с изменением обеспеченности пищей и возраста полового созревания. Смерть особей от старости в определенном возрасте — это видовое приспособление. Видовым приспособлением является также смерть самцов и самок в разном возрасте.

Средний и предельный возраст хищных рыб обычно выше, чем бенто- и планктонофагов. Самая короткая продолжительность жизни и наименьшие размеры свойственны обычно планктоноядным рыбам. Продолжительность жизни видов рыб низких широт в среднем меньше, чем у видов рыб высоких широт. В пределах одного вида рыбы более южных популяций (в Северном полушарии) обычно характеризуются более коротким жизненным циклом, чем северных. У рыб жилых популяций жизненный цикл обычно короче, чем у проходных.

Итак, каждый вид приспособлен к определенной, свойственной только ему смертности. Естественно, что при резком возрастании смертности, превышающей приспособительные возможности вида, численность его может сократиться настолько, что он может быть вытеснен со своего ареала конкурентами и полностью исчезнуть.

К исчезновению вида может привести и резкое снижение смертности, особенно на ранних этапах развития. Например, к катастрофическим последствиям может привести отсутствие смертности икры, личинок и мальков у рыбы-луны, выметывающей до 300 млн. икринок. При таком количестве потомков они быстро израсходуют свою кормовую базу и все погибнут. Обычно из этого количества дорастает до половозрелого состояния хотя бы одна пара.

Таким образом, величина смертности и диапазон ее изменения являются видовыми признаками. В свою очередь, плодовитость является компенсаторным механизмом естественной смертности.

Плодовитость рыб

По мере роста рыбы до определенного возраста абсолютная плодовитость возрастает, а у старых особей начинает снижаться. Относитель-

ная плодовитость обычно бывает выше у младших возрастных групп. Старые особи иногда нерестуют не каждый год.

Механизм регуляции плодовитости осуществляется автоматически через изменение обмена веществ, реагирующего на изменение обеспеченности пищей. Изменение плодовитости достигается через изменение роста, а тем самым изменения размеров особи одного и того же возраста, изменения числа икринок вследствие изменения их размеров или увеличения относительной величины яичников, а также путем порционности развития икры. Увеличение плодовитости популяции при улучшении обеспеченности пищей достигается путем более раннего полового созревания или увеличения индивидуальной плодовитости у более жирных особей.

Основной способ регуляции плодовитости при изменении обеспеченности пищей связан с тем, что у быстрорастущих и более жирных рыб икринок оказывается больше. Увеличение популяционной плодовитости достигается также и путем созревания в более молодом возрасте быстрорастущих рыб.

Как абсолютная, так и относительная плодовитость часто снижаются у тех размерных классов или возрастных групп, численность которых наибольшая. Это имеет место у тех видов, у которых наблюдаются различия в составе пищи у разных размерных групп.

У популяций одного и того же вида рыб и у близких видов формы высоких широт обычно оказываются менее плодовитыми, чем формы низких широт. Это в первую очередь связано с большим прессом хищников в низких широтах. Разные популяции одного и того же вида, приспособившиеся к жизни в разных экологических условиях, также различаются по своей плодовитости. Проходные формы обычно плодовитее жилых. Летне- и осенне-нерестующие формы плодовитее весенне-нерестующих; глубинные формы менее плодовиты, чем прибрежные.

Качество половых продуктов, в первую очередь запас желтка в икре, оказывается различным как у рыб разного возраста, так и у рыб, находящихся в условиях разной обеспеченности пищей, и у разных популяций одного и того же вида. Различия в качестве половых продуктов особей, размножающихся в начале, середине и конце периода нереста, обеспечивают популяции необходимый темп воспроизводства. Процесс и эффективность размножения меняется в связи с изменением численности и структуры популяции.

Ход нереста есть также одно из приспособлений, связанных с динамикой стада рыб. Календарные (точнее фенологические) сроки и ме-

ста размножения — это приспособление к защите от хищников и к обеспечению молоди необходимой пищей. Вылупление личинок из оболочек икринок приурочено к весеннему (Северное полушарие) массовому развитию в водоеме их кормовых объектов, а нерест отстоит по времени от этого момента на величину продолжительности эмбрионального развития. В свою очередь, продолжительность эмбриогенеза зависит от температуры воды во время развития и размеров икры. Чем крупнее икра и ниже температура развития, тем продолжительнее эмбриогенез. Так, рыбы с мелкой икрой размножаются обычно весной, а у рыб с крупной икрой нерест часто приурочен к осенне-зимнему периоду. Растянутость нереста и порционность икрометания связаны с более длительным вегетационным сезоном и, следовательно, более длительными сроками обеспечения личинок пищей. Порционность икрометания служит также приспособлением к размножению в лабильных условиях выживания икры.

Хищники обычно размножаются раньше своих жертв. Время нереста в течение суток обеспечивает определенную защищенность как родительского стада, так и выметанной икры от врагов.

Структура популяции и регуляция ее численности

Возрастная структура популяции — это видовое приспособление, обеспечивающее популяции существование в конкретных условиях.

Многовозрастная структура популяции есть приспособление к относительно стабильной кормовой базе, слабому воздействию хищников на половозрелую часть стада и лабильным условиям воспроизводства. Основной стратегией такой популяции является использование энергетических ресурсов на рост, что позволяет выйти из-под пресса наиболее мелкого, а следовательно, и наиболее многочисленного хищника. Достигнув половозрелости, отдельное поколение таких рыб, как правило обладая относительно небольшой плодовитостью, но нерестясь в течение ряда лет, часто с пропусками нереста в отдельные годы, обеспечивает популяцию пополнением даже в условиях нестабильности воспроизводства.

Рыбы с коротким жизненным циклом и простой структурой популяции приспособлены к относительно стабильным условиям воспроизводства, лабильной кормовой базе и изменчивому и интенсивному воздействию факторов среды и хищников. Основной стратегией таких рыб

является высокий темп роста, раннее созревание, приводящее к замедлению темпа роста, короткий жизненный цикл, высокая относительная плодовитость и использование основных энергетических резервов на воспроизводство.

Приспособительная перестройка структуры популяции осуществляется автоматически через регуляцию роста, возраста полового созревания, продолжительности жизни и соотношения пополнения и остатка в зависимости от направленности и величины изменений кормовой базы и пресса хищника.

Так, в условиях стабильной кормовой базы снижение численности рыб приводит к увеличению темпов их роста и к жиронакоплению (поскольку на каждую рыбу приходится больше корма), раннему половому созреванию, увеличению плодовитости и запаса желтка в икре, что способствует большей выживаемости на ранних этапах онтогенеза и быстрому восстановлению численности рыб. Превышение численности обуславливает обратный процесс. Эти простые механизмы на фоне естественного отбора, в основном работающего на уменьшение неоправданных энергетических затрат, в конечном счете приводят к соответствию численности популяции величине кормовой базы, а также к оптимизации темпа роста, сроков созревания, продолжительности жизни и величины плодовитости в соответствии с уровнем естественной смертности.

Пресс хищника обеспечивает освобождение части кормовой базы жертвы и, соответственно, определяет отбор на увеличение темпа роста и воспроизводимости ее популяции.

Таким образом, в пределах фаунистического комплекса осуществляется процесс взаимоприспособления составляющих его живых организмов. То есть идиоадаптация является механизмом стабилизации численности и ареала отдельных популяций, входящих в фаунистический комплекс, и мощным тормозом к дальнейшему зоогеографическому распространению вида. Однако некоторые идиоадаптационные изменения могут достигать уровня ароморфоза, то есть когда вновь возникший признак полезен не только в конкретных условиях обитания, но и дает преимущества в освоении новых мест обитания.

Таковыми ароморфозами в филогенезе рыб были, например, возникновение челюстей и парных плавников, образование в крови мочевины и внутреннее оплодотворение, что позволило выйти таким группам рыб в морские воды или на сушу. Образование плавательного пузыря позволило уменьшить энергетические затраты на передвижение. Увеличе-

ние запасов желтка в икре и переход от голобластического (полного) к меробластическому (неполному) типу дробления способствовало выходу ряда рыб в морские воды. Появление колючих лучей в спинном и анальном плавниках и образование единого комплекса из брюшных и грудных плавников способствовало увеличению маневренности и расцвету колючеперых рыб.

Подводя итоги этой главы, можно сделать ряд выводов. Идиоадаптации в пределах фаунистического комплекса способствуют длительному сохранению ареалов, входящих в него видов рыб. Зоогеографическое распространение осуществляется или вместе с перемещением фаунистического комплекса в процессе тектонических преобразований Земли, или с его перемещением в результате климатических изменений, а также перемещения биопродуктивных зон в Мировом океане, или на границе двух фаунистических комплексов, или благодаря ароморфозу.

Продуктивность Мирового океана

Важнейшими факторами распространения тех или иных групп рыб являются: освоение новых кормовых объектов, ниш и новых кормовых ресурсов.

В этом свете представляется важным знание закономерностей распределения биоресурсов в Мировом океане как в настоящее время, так и в истории Земли.

Современная продуктивность Мирового океана

При оценке объема и характера биопродукционных процессов в морских и пресноводных экосистемах особое значение имеет изучение трансформации энергии в биоценозах, а также потерь энергии при переходах с одного трофического уровня на другой, приводящих к последовательному снижению продукции в пищевых цепях: продуценты, консументы, редуценты.

Общепринято, что основным фактором, определяющим получение биомассы конечной продукции (прежде всего рыб) водных экосистем и является биомасса создаваемой первичной продукции (фитопланктона), в то время как роль биомассы редуцентов (бактерий), являющихся конечными преобразователями энергии, до последнего времени недооценивалась в трофических цепях, где им отводилась роль минерализующих агентов. Нам представляется, что роль бактерий в круговороте

веществ в водных экосистемах в действительности значительно выше, чем это считалось ранее (рис. 21). Об этом, в частности, свидетельствует неоправданно низкое соотношение между первичной продукцией и продукцией зоопланктона в Мировом океане.

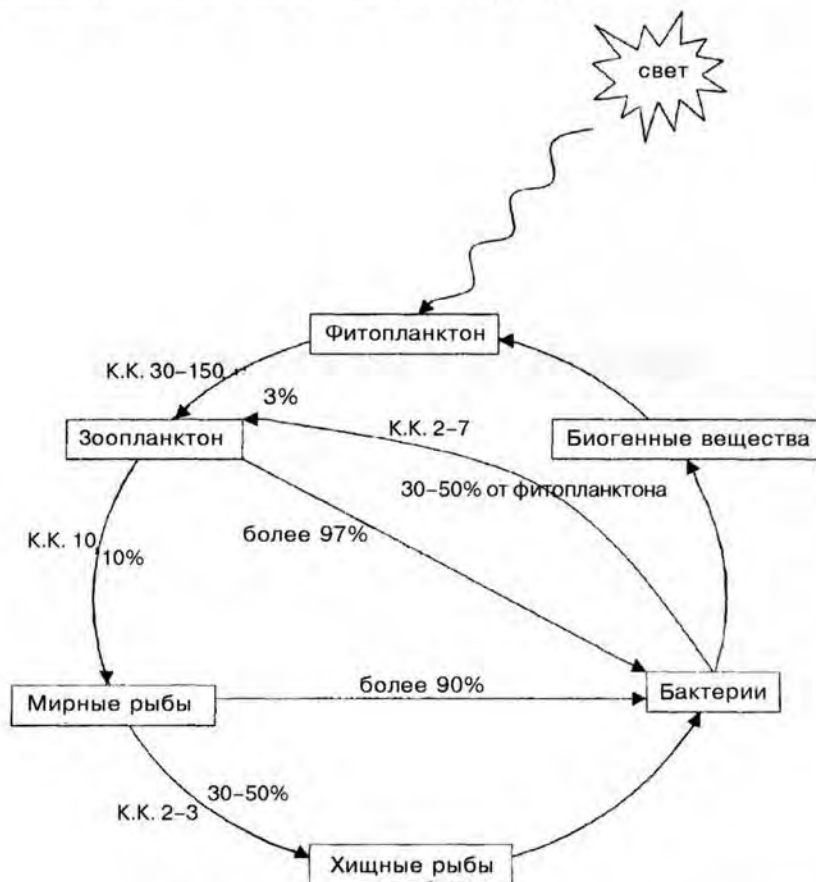


Рис. 21. Роль бактерий в экосистеме Мирового океана:
К.К. — кормовой коэффициент

Учитывая, что кормовой коэффициент для растительноядных водных организмов колеблется в пределах от 30 до 160 при усвоении растительных кормов на 2–58%, продукция растительноядных организмов не должна превышать 5% первичной продукции. Из этого следует, что преобладающая часть вещества фитопланктона, прошедшая через пищеварительную систему растительноядных организмов, совместно с экскрементами консументов более высокого порядка, используется бактериями. Кормовой коэффициент самих бактерий для зоопланктона составляет 2–7 при усвоении на 58–90%, тогда как для консументов

второго и третьего порядка они равны 20–26 и 2,5–10, а степень усвоения пищи — 30–70 и 80–98% соответственно. Таким образом, представление о зоопланктоне как, единственном промежуточном звене, перерабатывающем энергию, накопленную в фитопланктоне для консументов более высокого порядка, требует корректировки. Несомненно, что основной поток энергии более сложен и многоступенчат: фитопланктон, бактерии, зоопланктон, консументы высших порядков и, наконец, бактерии. В этом процессе роль фитопланктона сводится к поставке органических веществ.

Подтверждением этому мнению являются небольшая протяженность кишечника и высокий темп прохождения пищи через него у большинства зоопланктонных организмов; низкий процент разрушенных растительных клеток в фекалиях; вертикальные миграции зоопланктона при питании фитопланктоном, с тем чтобы избежать фотосинтеза в кишечнике; заметное отставание вспышки численности зоопланктона от вспышки численности фитопланктона. В результате передачи энергии через бактерии водные экосистемы способны существовать и сохранять высокие биомассы компонентов в условиях сезонности и кратковременности вспышек биомассы фитопланктона.

Большинство пелагических ракообразных не способны непосредственно отфильтровывать отдельных бактерий и поглощают фитопланктон с сорбированными на нем бактериями.

Среди гидробионтов, видимо, нет истинно растительноядных видов. Расцвет растительноядных животных связан с выходом на сушу, где они широко представлены среди насекомых, птиц, млекопитающих. У так называемых растительноядных рыб, таких как белый толстолобик, белый амур, перуанский анчоус, а также у детритофагов и питающихся обрастаниями Кефалевых, подуста и других аналогичных рыб характерной особенностью строения их пищеварительной системы является необычайно длинный кишечник. Учитывая, что у рыб, как и у других животных, нет синтеза в их организмах такого фермента, как целлюлаза, необходимого для разрушения целлюлозных оболочек растительных клеток, без чего невозможно переварить содержимое этих клеток, длинный кишечник, видимо, необходим для культивирования бактерий, обладающих этим ферментом, с последующим усвоением составных частей самих бактерий.

При несомненно важной роли бактерий в трансформации энергии, в современных водных экосистемах основными продуцентами органического вещества являются одноклеточные водоросли.

Фотосинтез, как дополнительный источник органического вещества, достаточно поздно возник в эволюции сообществ прокариот, где продуцентами являлись хемосинтетики, а продолжительный в геологических масштабах период существования таких сообществ поддерживался за счет тектонических процессов, то есть погружения в мантию Земли океанических плит с осадочными породами и продуктами жизнедеятельности микроорганизмов и возобновления необходимых компонентов для хемосинтеза в результате вулканической деятельности.

Воспроизводство фитопланктона, годовая продукция органического вещества которого составляет 1200 млрд. тонн, требует значительных концентраций минеральных биогенных веществ. Эти биогенные вещества попадают в экосистему за счет минерализации органического вещества редуцентами: бактериями и грибами. Зоны повышенной продуктивности характерны для районов с повышенными концентрациями биогенных элементов — соединений азота, кремния и фосфора, которые обычно приносятся в приповерхностные горизонты (участки активного фотосинтеза) из более глубоких зон, где биогенные элементы содержатся в избытке. Такие подъемы глубинных вод свойственны районам шельфа, склона и поднятий океанического ложа, а также участкам соприкосновения водных масс различного происхождения — фронтальным зонам.

При несомненной определяющей роли фитопланктона в создании рыбопродуктивности регионов Мирового океана, более высоких уровней рыбопродуктивности за счет бактериопланктона можно ожидать в местах повышения температуры воды за счет ускорения круговорота вещества в экосистемах, в зонах малых глубин (возврат вещества в экосистему), в пределах участков поднятия океанического ложа, в районах пересечения течениями срединно-океанических хребтов, где концентрируются хемосинтезирующие бактерии, потребляемые зоопланктоном и, в конечном счете, обуславливающие скопления мезопелагических рыб.

Оценка годовой продукции зоопланктона Мирового океана с учетом использования в их питании фитопланктона и бактерий дает величины в 30–60 млрд. тонн, при этом около 40 млрд. тонн из них в год съедается nektonными организмами. Масса nekтона, из которого до 50% составляют зоопланктоноядные рыбы, равна 1–1,2 млрд. тонн, а хищных рыб — порядка 600 млн. тонн. Такие величины годового производства морепродукции в Мировом океане позволяют рассчитывать на увеличение мирового вылова зоопланктофагов и хищных рыб до 200–400 млн. тонн.

Как же распределяются продуктивные зоны в Мировом океане?

Проанализируем влияние различных факторов среды, таких как освещенность, температура, глубины и принос биогенных веществ течениями, на биопродуктивность экологических систем различных регионов Мирового океана.

Влияние света

Интенсивность и спектральная характеристика света, несомненно, являются важными факторами для роста биомассы фитопланктона. Так, интенсивность проникающего через поверхность в воду света существенно различается в холодных (арктических и антарктических) и теплых (тропических) водах. Это связано не столько с наличием ближе к полюсам длительной полярной ночи, поскольку есть и полярный день, сколько с тем, что в полдень в тропиках свет проникает в воду почти под прямым углом к поверхности, поглощаясь фитопланктоном или водой, а ближе к полюсам из-за низкого солнцестояния — под значительно меньшим углом, в большей степени отражаясь от поверхности воды (рис. 22). То есть интенсивность проникновения света в воду ниже в высоких широтах (Северного полушария) и выше — в низких. Именно из-за этих оптических особенностей проникновения и отражения света от поверхности воды, различающихся в широтном плане, Белое море, находящееся на севере европейской части нашей страны, называется белым, а Черное, находящееся на юге, где свет поглощается водой, — черным. Однако эти особенности, явно влияющие на снижение биопродуктивности в приполярных водах, не объясняют сравнительно низкой биопродуктивности тропических вод.

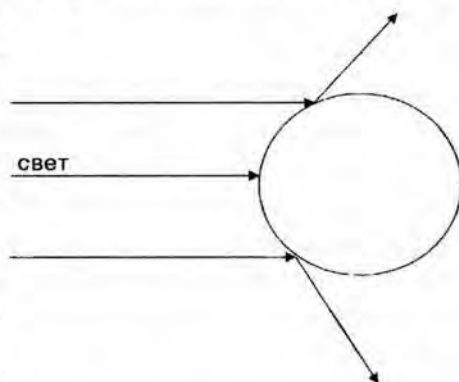


Рис. 22. Проникновение света в воду и отражение от поверхности воды в различных частях Мирового океана в полдень

Свет, падающий на поверхность воды, частично отражаясь от нее, проникает в глубину, где поглощается или рассеивается молекулами воды. В морской воде рассеяние, как правило, значительно интенсивнее поглощения света.

Освещенность с глубиной быстро падает. В районах с наиболее чистой океанической водой в самом верхнем сантиметровом слое погло-

щается 27% солнечного света, в поверхностном метровом слое — 62% и ничтожно мало, только 0,45% всей световой энергии, проникшей в воду, достигает глубины 100 м. Однако при высокой прозрачности воды глаз человека еще может различать следы света под водой на глубине около 500 м, а фотопластинка реагирует на следы дневного света до глубины 1500 м. В более мутных прибрежных водах интенсивность солнечного света уменьшается до 1% уже на глубине 15–30 м.

В связи с поглощением солнечного света с продвижением в глубь водоемов в них различают три зоны. Верхняя зона, где освещенность достаточна для обеспечения фотосинтеза растений, носит название эвфотической, далее простирается сумеречная, или дисфотическая зона и еще глубже, куда дневной свет не проникает, — афотическая.

Различные части спектра, проникающего в воду света, по-разному поглощаются самой водой. Вследствие этого с продвижением в глубь водной толщи спектральный состав падающей солнечной радиации сильно изменяется. Первыми поглощаются красные лучи, крайне важные для процессов фотосинтеза, из-за чего все предметы с глубиной приобретают синий оттенок.

Предельной освещенностью, при которой могут происходить процессы фотосинтеза, является 400 лк. В условиях океана нижняя граница проникновения света такой интенсивности может колебаться от нескольких сантиметров до 200 м.

Таким образом, благодаря отражению, рассеиванию и поглощению света водой, фотический биопродуцирующий слой представляет тонкую пленку на поверхности Мирового океана. При всей важности света в процессах фотосинтеза, интенсивность его проникновения в поверхностные воды океана не определяет распределения продуктивных зон в Мировом океане. Так, наибольшее проникновение света в глубины наблюдается в центральных тропических частях Мирового океана, где, как правило, наименьшая биопродуктивность.

Температура воды

Тепловой солнечной радиации в низких и средних широтах должно было бы хватать, чтобы прогревать верхний метровый слой воды на 7°C. Однако за счет перемешивания воды температура этого слоя за сутки изменяется обычно не более чем на 0,3°C, хотя сезонные изменения в некоторых регионах Мирового океана могут превышать 15°C, особенно в приповерхностных водах.

В весенне-летний период (в Северном полушарии) в результате прогрева образуется менее плотный, верхний, тонкий, приповерхност-

ный слой океана с более высокими температурами до глубин не более 50–60 м. Ниже этого слоя располагается термоклин, то есть зона быстрого уменьшения температуры толщиной от нескольких десятков до нескольких сот метров. Одновременно со снижением температуры с глубиной в зоне термоклина возрастает и плотность воды, что препятствует ее перемешиванию. Еще ниже термоклина располагаются постоянно холодные (3–5°C) воды с малым диапазоном изменения температур. Из-за столь тонкого слоя прогреваемой воды средняя температуры водной массы Мирового океана +3,8°C, и даже на экваторе средняя температура всего водяного столба составляет +4,9°C. Такая устойчивая стратификация водных слоев препятствует ее перемешиванию и проникновению вод с повышенной температурой на глубины, а также проникновению глубинных вод, богатых биогенами, в приповерхностные слои активного фотосинтеза.

Повышение в определенных пределах температуры воды, несомненно, оказывает положительную роль на интенсивность процессов фотосинтеза, интенсивность потребления и усвоения пищи животными организмами и, в конечном счете, на скорость преобразования вещества и энергии по трофическим цепям в экосистеме. Однако как температурная широтная зональность, так и глубинная температурная стратификация не определяют закономерности распределения биопродуктивных зон в Мировом океане. Однозначное повышение продуктивности наблюдается только в зонах смешения холодных и теплых вод.

Глубины

Опыт мирового рыболовства давно показал преимущества лова рыб на шельфах умеренных и субтропических зон. Так, площадь материковой отмели с глубинами до 200 м составляет 7,4% акватории Мирового океана, но в ее пределах получают около 80% всего мирового улова и ее рыбопродуктивность почти в 50 раз превышает таковую склона. Именно здесь и в прилегающих частях периферийной зоны океана, то есть в пределах 20–25% его общей площади, продуцируется преобладающая часть фито- и зоопланктона, а также бентоса, являющихся основным кормом большинства рыб. Причем только 37% шельфа Мирового океана находятся в пределах климатических зон, благоприятных для создания высокой продуктивности.

Шельфовая зона представляет собой пологую подводную окраину материков с медленным нарастанием глубин вплоть до внешнего края шельфа, который заканчивается в той или иной степени крутым материковым склоном, имеющим обычно весьма изрезанный рельеф.

Предельная глубина шельфовой зоны обычно (до 230 м) превышает толщу фотического слоя, который из-за взвеси и поглощения света самим фитопланктоном не превышает здесь 30–60 м.

Важное влияние глубин на формирование продуктивных зон как в континентальных водоемах, так и в масштабах Мирового океана связано с тем, что при производстве органического вещества в тонком приповерхностном слое воды, основное направление его перемещения по трофической цепи — от поверхности ко дну. В данном случае глубина водоема является решающим фактором, определяющим возможность подъема и возврата в экосистему биогенных веществ. Так, именно малые глубины Псковского и Чудского озер, расположенных севернее глубоководного озера Байкал, определили их более высокую продуктивность. Наибольшими показателями биопродуктивности обладают мелководное Азовское море и мелководная северная часть Каспийского моря.

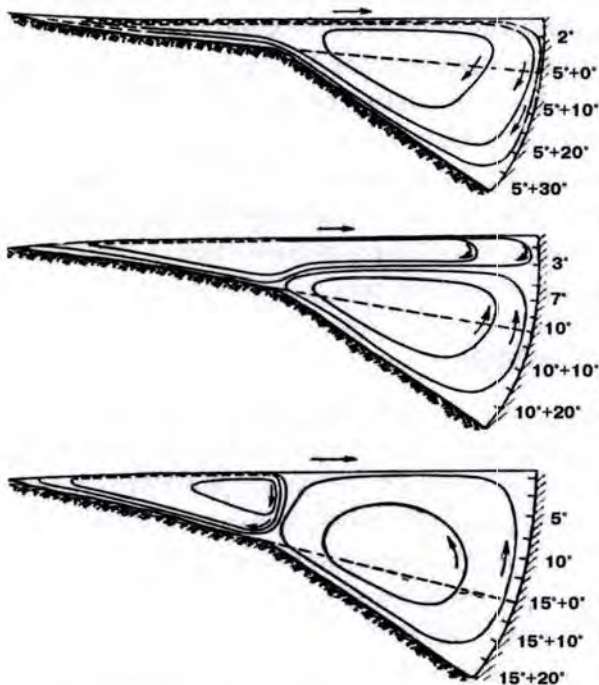


Рис. 23. Схема вертикального перемешивания вод на шельфе при различной крутизне шельфа и прилегающего склона

В шельфовой зоне океана доставка биогенных веществ в поверхностные воды с глубин осуществляется в основном за счет вертикальных перемещений водных масс.

По конфигурации шельф может быть подразделен на широкий (с удалением от береговой линии на несколько сот километров) и узкий (не более 50–100 км). Узкие шельфы дают в несколько раз больше продукции с единицы площади, чем широкие. Это связано с тем, что узкие шельфы находятся под непосредственным и гораздо большим воздействием вертикальных перемещений водных масс из районов материкового склона (рис. 23), и

это влияние охватывает почти всю площадь шельфа, в то время как широкие шельфы испытывают наибольшие влияния глубинных вод материкового склона только в пределах своего внешнего края.

Пресноводный сток

На шельф во многих районах Мирового океана поступает материковый жидкий и твердый сток, обеспечивающий пополнение биогенными элементами и органическими веществами его водных масс и способствующий повышению продуктивности. Несомненно, значительный пресноводный сток Евразии пополняет биогенами Северный Ледовитый океан, а речной сток обоих американских материков — западное побережье Атлантики. Особенно высокая продуктивность возникает в губах и дельтах крупных рек, где скорость течения реки резко снижается, а биогенные вещества накапливаются, повышая продуктивность этих акваторий и создавая благоприятные условия для нагула полупроходных рыб. При несомненно важной роли локального повышения продуктивности шельфовых зон за счет пресноводного стока, следует отметить, что основное участие в поступлении биогенных веществ на шельф обеспечивают горизонтальные и особенно вертикальные перемещения океанических водных масс.

Приток биогенов за счет перемещения океанических водных масс

Независимо от исходного количества биогенов, фитопланктон, быстро размножаясь, полностью изымет их из среды менее чем за неделю. Следовательно, уровень продуктивности того или иного региона в первую очередь будет определяться постоянством притока биогенных веществ с течениями.

Наиболее благоприятными для повышения биоресурсов региона являются следующие перемещения водных масс: встречные и круговые течения, апвеллинг.

Встречные течения

Помимо вертикальных конвекционных процессов, существенное влияние на биопродуктивность региона оказывают горизонтальные перемещения водных масс течениями, изменяющими типичные для данного климатического пояса термические характеристики. Эти перемещения приводят к соприкосновению водных масс различного происхождения, отличающихся гидрологическими характеристиками, и создают интенсивные подъемы глубинных и опускания поверхностных вод, приводя к турбулентности, многочисленным меандрам, круговоротам и т.д.

При столкновении теплого и холодного течений на границе их соприкосновения наблюдается резкое повышение производства первичной продукции. Это связано с тем, что холодное течение приносит значительные количества биогенных веществ, недоиспользованных продуцентами из-за низких температур, а теплое течение приносит тепло, необходимое для более интенсивной работы всей экосистемы зоны столкновения этих течений. На границе холодных и теплых вод происходит меандрирование течения с образованием вихрей, то есть круговых течений. По фронтальным зонам течений устанавливаются границы распределения некоторых видов, и вдоль таких зон направляются миграции пелагических видов, таких как лососи, тунцы.

Круговые течения

Следует подчеркнуть большое, подчас определяющее значение наличия относительно небольших круговых течений (меандров, вихрей, рингов), совершающих полный круговорот за 10–20 суток в шельфовой, неритической и эпипелагической зонах, в центральной части которых происходит подъем биогенных элементов с нижних горизонтов к поверхностным слоям и распределение их в приповерхностных слоях круговорота.

Круговые течения возникают при встречном соприкосновении водных масс, при резком изменении направления течения, в случаях огибания контуров заливов, а также по обе стороны крупных течений, причем вращаются по часовой стрелке с правой стороны по ходу течения и против часовой стрелки — с левой. Так, вдоль основной струи Гольфстрима систематически (по 5–8 пар в год) образуются синоптические вихревые образования диаметром 200–300 км, захватывающие глубины до 600–700 м и более и перемещающиеся в южном (противоположном общему потоку) направлении.

Сходные процессы локального порядка, приводящие к образованию круговоротов, вихрей, подъемов глубинных вод и соприкосновений водных масс различного происхождения, свойственны многим районам Мирового океана, и прежде всего относительно прибрежным водам. Благодаря круговым течениям осуществляется подъем биогенов с глубин, не превышающих, как правило, 200 м. Именно эти процессы в первую очередь приводят к повышенной био- и рыбопродуктивности в шельфовых зонах Мирового океана.

Мезомасштабная циркуляция вод, меандры, вихри, участки устойчивых подъемов глубинных вод сказываются не только на доставке в

фотический слой биогенных элементов, но и на миграциях промысловых объектов и жизненном цикле рыб.

Апвеллинг

Апвеллинг — это подъем богатыми биогенами придонных вод к поверхности. Такой процесс перемещения водных масс к поверхности осуществляется не только за счет круговых течений, но и при встрече холодного течения, идущего из-за более высокой плотности воды около дна, с различными препятствиями на его пути. Такими препятствиями могут быть срединно-океанические хребты и иные подводные горные препятствия, края подводных банок и материковых склонов.

Распределение продуктивных зон в Мировом океане

Крупномасштабные циркуляции вод определяют зональное распределение водных масс и продуктивных районов. Сочетание динамических и топографических факторов на периферии океана определяет формирование продуктивных зон апвеллингов, богатых питательными веществами вод. Четко прослеживается связь между биологической продуктивностью и размещением зон конвергенции и дивергенций, фронтальными зонами, участками временных и особенно устойчивых вихрей, их сложной и изменчивой пространственной и временной структурой. Важное значение имеют свойственные многим районам океана локальные круговороты, с которыми связано появление благоприятных условий для развития зоопланктона, пелагической икры и личинок рыб и беспозвоночных.

Таким образом, познание распределения продуктивных зон в Мировом океане требует знаний основных течений.

Циркуляция водных масс Мирового океана

Благодаря вращению Земли с запада на восток, водные и воздушные массы в приэкваториальной зоне устремляются с востока на запад. Эти водные массы, упираясь в материки, устремляются в основной своей части в Северном полушарии на север, а в Южном полушарии на юг, образуя большие круги циркуляции вод Мирового океана, в результате которых водные массы вновь возвращаются к экватору (рис. 24). Для

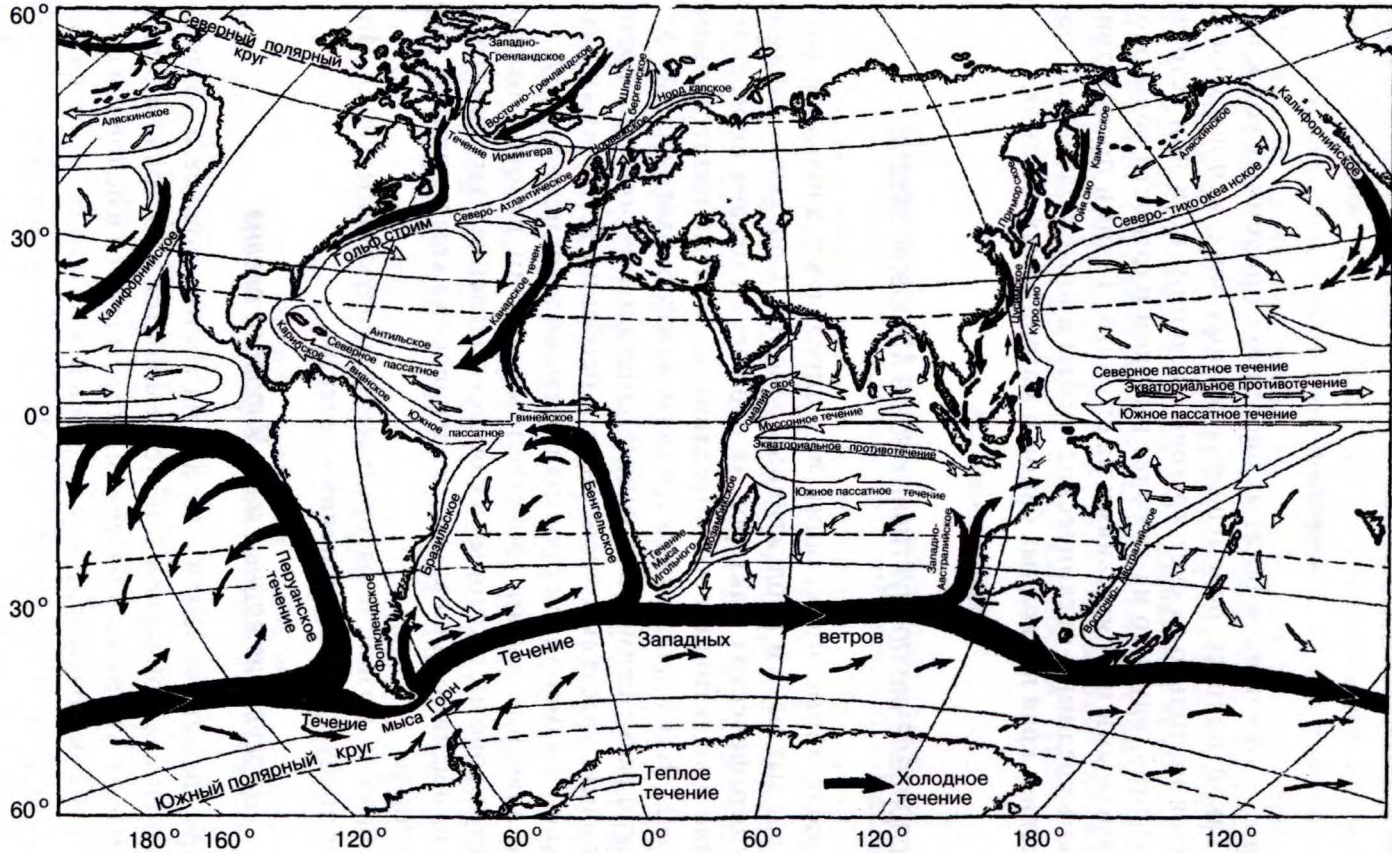


Рис. 24. Схема океанических течений (зима Северного полушария)

всех океанов характерно интенсивное циклоническое движение водных масс в северных субтропических зонах и антициклоническое — в южных. В восточных частях океана первое несет относительно холодные воды средних широт к экватору, охлаждая их, а в западных частях — теплую воду приэкваториальных широт к полюсам, согревая арктические и приантарктические районы.

Помимо больших кругов циркуляции водных масс имеются малые круги. Так, основная часть водных масс, перемещаясь в приэкваториальной зоне с запада на восток, упираясь в материки, отклоняется в сторону полюсов, в то время как меньшие потоки устремляются к экватору, где отправляют свои воды вдоль собственно экватора в восточном направлении в виде межпассатного противотечения. И так, малые круги в Северном полушарии представлены межпассатным противотечением и северным пассатным течением, несущим свои воды с востока на запад, а в Южном полушарии — тем же межпассатным противотечением и южным пассатным течением, несущим, так же как и северное пассатное, свои воды с востока на запад.

Основу больших кругов в Северном полушарии в Атлантическом океане составляют северное пассатное течение, несущее свои воды с востока на запад, далее вдоль побережья Северной Америки в виде теплого течения Гольфстрим, продолжающегося относительно теплым Северо-Атлантическим течением, и заканчиваясь холодным Канарским течением, несущим свои воды вдоль Европы к экватору. В северной части Тихого океана, подобно Северной Атлантике, северное пассатное течение переходит в Куроисио и далее — в Северо-Тихоокеанское течение, возвращаясь холодным Калифорнийским течением.

В Южном полушарии южное пассатное течение в Атлантике вдоль побережья Южной Америки идет теплым Бразильским течением, а возвращается вдоль Африки холодным Бенгельским, в то время как в Тихом океане, в сторону Антарктиды, — теплым Восточно-Австралийским, а возвращается вдоль Южной Америки холодным Перуанским течением.

Рассмотрим влияние течений и вышеперечисленных факторов на распределение биоресурсов в различных регионах Мирового океана.

Северный Ледовитый океан

По физико-географическим особенностям Северный Ледовитый океан подразделяется на два бассейна: Арктический и Северо-Европейский. К Арктическому бассейну относятся собственно Северный Ле-

довитый океан с морями: Карским, Лаптевых, Восточно-Сибирским, Чукотским, Бофорта, Баффиновым, а также Гудзонов залив. К Северо-Европейскому бассейну относятся Гренландское, Норвежское, Баренцево и Белое моря. Большинство морей Северного Ледовитого океана расположено на материковой отмели Европы, Азии и Северной Америки.

Северный Ледовитый океан занимает общую площадь 13,1 млн. км², из которых 37,4% приходится на глубины менее 200 м. Он получает значительный пресноводный сток за счет рек Северной Америки и особенно Азии. Однако низкие температуры воды в течение всего года, слабая освещенность приповерхностных вод из-за длительного покрытия большей части акватории этого океана льдами и низкого расположения солнца в период полярного дня, когда большая часть света отражается от поверхности воды, длительная полярная ночь — все это обуславливает низкую продуктивность этого океана.

Северная часть Атлантического океана

Эта часть океана, особенно ее северо-восточная и северо-западная части, характеризуется хорошо сформированными обширными шельфами. Так, в его северо-западной части около 60% составляют глубины менее 1000 м.

Конфигурация берегов, окаймляющих Атлантический океан, вносит существенные изменения в схему существующих течений с чувствительной выгодой для проходящих в северной части океана биологических процессов. Мощное течение Гольфстрим, несущее теплые водные массы в северо-восточном направлении, возникает не только за счет теплых субтропических вод Атлантического северного пассатного (Экваториального) и Антильского течений, но и тропических вод южного пассатного (Экваториального) течения, часть которого по достижении Бразильского побережья отклоняется к северу и под названием Гвианского течения дает начало Гольфстриму.

В результате этого южная часть Атлантики теряет значительное количество тепла и может характеризоваться как аномально холодная. Теплые воды Гольфстрима, используя широкую сообщаемость арктических морей, примыкающих к северной части Атлантического океана, широким потоком проникают в виде Северо-Атлантического течения в Норвежское море, а затем в виде Норвежского и Шпицбергенского течений вливаются на обширный шельф Баренцева моря, отепляя его и

создавая исключительно благоприятные условия для обитания многочисленных гидробионтов, в том числе промысловых объектов. Баренцево море является частью Северного Ледовитого океана и окаймляется с севера архипелагами Шпицбергена и Землей Франца-Иосифа, с запада — меридианом острова Медвежьего и с юга — материком. Однако теплая и в то же время тяжелая атлантическая вода проникает далеко на восток Баренцева моря, заполняет впадины и желоба, создает в его пределах области соприкосновения водных масс различного происхождения, что в свою очередь способствует образованию участков повышенной био- и рыбопродуктивности. Гренландское, Норвежское и Белое моря, как и Баренцево, географически относятся к акватории Северного Ледовитого океана, однако из-за их гидрологических особенностей, в частности из-за достаточно мощного обогрева за счет Северо-Атлантического течения, часто рассматриваются в составе Северной Атлантики.

Одновременно вдоль северо-восточного побережья Лабрадора и Ньюфаундленда и восточного побережья Гренландии в южном направлении движутся холодные Восточно-Гренландское и Лабрадорское течения, несущие арктические воды в северную, а также в северо-западную части Атлантического океана, омывают юго-восточное побережье Гренландии, соприкасаясь здесь с течением Ирмингера, и достигают Ньюфаундлендского мелководья, побережья Новой Шотландии, встречаясь с основным потоком Гольфстрима. Холодные воды у материкового склона Ньюфаундлендского мелководья создают апвеллинг. Воды этих холодных течений и Гольфстрима различаются температурой, соленостью, плотностью, насыщенностью биогенными элементами. В местах их соприкосновения образуются так называемые полярные фронты с весьма подвижными границами, в зоне которых происходят интенсивные процессы вертикального перемешивания, что способствует созданию участков с повышенной биологической продуктивностью. Высокопродуктивные воды Северо-Западной Атлантики прилегают к западному побережью Гренландии, берегам Лабрадора, Ньюфаундленда, Атлантическому побережью Канады и США.

В Северной Атлантике благодаря высокой биопродуктивности промыслом охвачены такие относительно холодолюбивые объекты, как треска, пикша, навага, сайка, путассу, мерлуза, мерланг, сайда, макрусы, сельдь, скумбрия, угри, благородные лососи, палтусы и ряд камбал, морские окуни, мойва, кальмары и многие другие.

Северная часть Тихого океана

Сходные с Северной Атлантикой процессы наблюдаются и в северной части Тихого океана, в местах соприкосновения течений различного происхождения. В районе Филиппинских островов возникает «Тихоокеанский Гольфстрим» — мощное течение Куроисио. Оно несет теплые воды сначала к северу, и ветви его заходят в Восточно-Китайское и Японское моря. Затем, омывая узкий шельф восточного побережья Японии, оно отклоняется в восточном направлении и под названием Северо-Тихоокеанского пересекает просторы Тихого океана и приближается к южной части залива Аляска. В заливе оно расчленяется на Калифорнийское течение, направляющееся на юг, а затем в центральную часть океана, и Аляскинское течение, омывающее берега одноименного залива, частично проникающее через восточные проливы между Алеутскими островами на мелководье восточной части Берингова моря. В северной части Тихого океана, к северу от 30–45° с.ш., зимой наблюдается подъем глубинных вод, который летом продолжается в западной части океана. В восточной части (кроме самой прибрежной) происходит опускание поверхностных вод.

Несомненно, что открытые районы северо-восточной части Тихого океана относительно менее продуктивны, чем северо-западные. Из районов Анадырского залива вдоль восточного побережья Камчатки на юг направляется Камчатское течение, переходящее далее в Курильское, в которое вливаются охотоморские воды. Далее это течение получает название Ойясио. К югу и востоку от Японии Куроисио образует квазистационарные меандры, вдоль которых возникают более короткие нестационарные волны, а в результате разрушения меандров образуются вихри.

Северо-западная и северная части этого региона относительно мелководны. Здесь располагаются Охотское, Японское, Желтое, Восточно-Китайское и Южно-Китайское моря и Берингово море. Вся северная часть Тихого океана не имеет сколь либо значительного пресноводного стока. Тем не менее обширная шельфовая зона, смешение теплых и холодных вод, круговые течения по краям мощных потоков и на границах теплых и холодных вод обеспечивают высокую продуктивность северо-западной и северной частей этого региона.

В зоне взаимодействия Куроисио и Ойясио нерестятся и обитают такие многочисленные рыбы, как сардина иваси, скумбрия, сайра и др., изменение численности которых в значительной мере зависит от особенностей динамики вод этого региона.

Основное промысловое значение имеют виды, в большинстве случаев близкие к атлантическим, но отличающиеся многими особенностями своей биологии, сложившейся в результате существенно различающихся условий обитания. Это прежде всего тихоокеанская сельдь, сардина-иваси и анчоус, морские окуни, треска и навага, макрелешука, сайра, тихоокеанские лососи, многие виды камбал и палтусов, скумбрии и ставриды, макрурусы и др., обеспечивающие преобладающую часть суммарного вылова. Кроме того, здесь обитают имеющие высокую численность эндемики (рыбы, свойственные только данному водоему), отлично приспособившиеся к специфическим океанологическим и иным условиям этого обширного района. Это представитель тресковых — минтай, и волосозуб японский. Велики здесь уловы сардины, хека, терпугов, угольной рыбы, пристипомы, а также нерыбных объектов: кальмаров, камчатских крабов и крабов-стригунов, креветок и многих других объектов.

Восточное побережье северной части Тихого океана практически лишено шельфа. Есть только холодное Калифорнийское течение, практически нет пресноводного стока. Продуктивность здесь крайне низка.

Южная часть Тихого океана

Струи теплых течений, проникающих из тропических районов Тихого океана к северному побережью Австралии и омывающих острова Индонезийского архипелага, несут воды, сравнительно обедненные биогенными элементами, и не могут привести к образованию обширных зон повышенной продуктивности. Юго-западная часть Тихого океана характеризуется отсутствием пресноводного стока, небольшими глубинами, хотя дно сильно изрезано коралловыми рифами, что не способствует промыслу рыб. Однако здесь наблюдаются отдельные не очень интенсивные ответвления в северном направлении холодного течения Западных Ветров после прохождения им южной оконечности Новой Зеландии. Эти воды проникают в районы, расположенные к югу от островов Фиджи и др., чем объясняется их повышенная биопродуктивность.

Юго-восточная часть Тихого океана характеризуется очень слабо выраженным шельфом и отсутствием пресноводного стока, наличием холодного Перуанского течения (Гумбольдта). Оно поднимается из приантарктической зоны вдоль перуанско-чилийского побережья Южной Америки, отклоняясь затем к западу, в открытые районы океана. Дей-

ствие этого течения, протекающего вблизи узкого Перуанского шельфа и крутого склона, сопровождается не только созданием относительно холодноводных районов в субтропических зонах с интенсивной солнечной деятельностью, но и приносом сюда огромного количества биогенных веществ, что в совокупности приводит к бурному развитию фитопланктона и его потребителей — зоопланктона, рыб и крупных беспозвоночных животных.

Следует учитывать, что холодное течение, двигаясь вдоль побережья у дна, наткнувшись на находящееся у дна горное препятствие, устремляется к поверхности, то есть создает апвеллинг. В перуанской системе течений выделяю три области: прибрежного апвеллинга (60–80 миль от берега), океанического апвеллинга (60–280 миль от берега) и собственно океаническая.

Собственно апвеллинг, то есть принос вод, богатых биогеноми, к поверхности с относительно высокой температурой, обеспечивает высокие биоресурсы юго-восточной части Тихого океана.

Южная часть Атлантического океана

Юго-западная часть Атлантического океана характеризуется наличием мощного Патагонского шельфа у восточного побережья Южной Америки, мощного пресноводного стока с этого континента на шельф, на котором встречаются теплое Бразильское и холодное Фолклендское течения. Бразильское течение возникает несколько южнее экватора, как продолжение южного пассатного течения. Оно проходит вдоль побережья Южной Америки и почти достигает Фолклендских (Мальвинских) островов, расположенных в южной части Патагонского шельфа.

Из Тихого океана, как ответвление течения Западных Ветров, на Патагонский шельф проникает холодное Фолклендское течение, богатое биогенами. Таким образом, район склона и нижней части Патагонского шельфа, а также северные участки моря Скотия (а в некоторые годы и вся его акватория) и прилегающие к нему районы являются местом соприкосновения теплых вод субтропического происхождения и холодных антарктических водных масс. Здесь, как и в некоторых других приантарктических районах, особенно в сочетании с обширной площадью патагонского и фолклендского мелководий, создаются весьма благоприятные условия для развития интенсивных биологических процессов и в теплое время года наблюдаются высокие концентрации рыб, кривля и китов.

Большая широтная протяженность шельфа, включающая как теплые субтропические, так и холодные антарктические зоны, накладывает отпечаток на промысловую фауну, представленную здесь как тепловодными (тунцы, марлины, меч-рыба, спаровые, сардины и др.), так и холодноводными (путассу, мерлуза, нототения, клыкачи и др.) обитателями.

Юго-восточная часть Атлантического океана характеризуется крайне узким шельфом, слабым речным стоком и холодным Бенгельским течением, идущим с юга к экватору вдоль западного побережья Африки. Аналогично Перуанскому, это течение холодное, с плотной водой, идущее по дну. Бенгельское течение, пересекая, расположенный на дне горный Китовый хребет, и резко меняя направление в Гвинейском заливе, создает соответственно два участка апвеллинга.

Необходимо подчеркнуть, что, помимо апвеллинга, вызванного прохождением течения через подводные хребты, для всех перечисленных выше западных побережий материков характерны узкие шельфы и крутые склоны, что в сочетании с силами, образующимися при вращении Земли, приводит к интенсивному поднятию глубинных вод, обогащенных биогенными элементами.

Сравнительно невысокие в целом биоресурсы этого региона тем не менее на участках действия апвеллинга, осуществляющего подъем биогенов, оказываются локально высокими, что способствует образованию в этих участках крупных скоплений сардины, анчоуса и мерлузы, то есть обеспечивают в основном вылов пелагических рыб.

Центральные части Тихого и Атлантического океанов

В тропических и субтропических областях океанов испарение преобладает обычно над осадками. Это обстоятельство приводит к постоянному повышению солености и плотности воды, опусканию поверхностных слоев в глубину, а тем самым и к чрезвычайно низким средним показателям продуктивности.

Быстрое потребление фитопланктоном биогенных веществ приводит к тому, что при отсутствии постоянного притока биогенов центральные части Атлантического, Тихого и Индийского океанов представляют собой водную пустыню с крайне малым уровнем продуктивности.

В то же время в экваториальной части Тихого океана (от 10° с.ш. до 10° ю.ш.) на границе дрейфовых пассатных течений происходит подъем глубинных вод, отличающийся наибольшей интенсивностью и посто-

яньством в восточной части океана. В этих регионах перемешивание холодных вод Калифорнийского и Перуанского течений теплыми водами межпассатного противотечения при образовании соответствующих северного пассатного и южного пассатного течений возникают «языки» повышенной продуктивности, где создаются условия для обитания мезопелагических рыб и осуществляется промысел тунцов, марлинов, скумбрии.

Аналогичное повышение продуктивности наблюдается в двух местах в Атлантике: севернее экватора, у западного побережья Африки, где вдоль восточных берегов Испании и Северо-Западной Африки спускается на юг холодное Канарское течение, и южнее экватора, где от южной оконечности Африки, вдоль ее юго-западного побережья направляются на север холодные воды Бенгельского течения, каждое из которых перемешивает свои воды с двумя ответвлениями теплого межпассатного противотечения при образовании северного пассатного и южного пассатного течений Атлантического океана. В этих местах концентрируется скумбрия.

В западной части Центральной Атлантики наиболее продуктивными являются Карибское море, Мексиканский залив и район вблизи Антильских островов. Это связано с тем, что часть теплых вод южного пассатного течения отклоняется к северу и под названием Гвианского течения совместно с теплыми субтропическими водами северного пассатного и Антильского течений дает начало Гольфстриму, одновременно повышая одновременно повышая продуктивность западной части Центральной Атлантики. Этому региону свойственны скопления тунцов, сардины, ставриды, скумбрии, корифен и других тепловодных пелагических рыб. Среди рыб, ведущих придонный образ жизни, особенно многочисленны Спаровые (морские караси), Горбылевые.

Индийский океан

Большая часть акватории Индийского океана находится в Южном полушарии. Индийский океан отличается наименьшей продуктивностью по сравнению с другими океанами. В пределах его акватории мелководные участки присутствуют только в северной его части: в Аравийском море и в Бенгальском заливе, где на шельф выносятся пресные воды. В пределах Индийского океана почти отсутствуют регионы перемешивания теплых и холодных вод. В основном присутствуют только теплые течения.

В Индийском океане существуют два больших горизонтальных круговорота вод в северной и южной частях, находящиеся под почти постоянным воздействием пассатов и муссонов.

В центральной части этого океана южное пассатное течение пересекает его от западной части Тихого океана до Африки, где раздваивается на Сомалийское (север) и Мозамбикское (юг) течения.

Сомалийское течение, несущее вдоль восточного побережья Африки в Аденский залив несколько более охлажденные водные массы, способствует повышению биопродуктивности Аденского залива и прилегающих районов до уровня, существенно превышающего все другие участки Индийского океана. Это течение огибает побережье Аравийского моря и вдоль Индии в виде муссонного течения вновь впадает в южное пассатное течение.

В южном направлении в районе мелководного плато у южной оконечности Африки, известного под названием банки Агульяс, встречаются несколько потоков водных масс субарктического и субтропического происхождения, образующих круговороты с мощными подъемами глубинных вод и создающих исключительно благоприятные условия для обитания здесь больших количеств мерлузы и других рыб.

Фауна этого океана наряду с исключительным разнообразием сравнительно бедна многочисленными видами. В связи с этим Индийскому океану свойственна относительно низкая полезная рыбопродуктивность.

У западного побережья Австралии, в зоне соприкосновения водных масс различного происхождения и, в частности, влияния холодного Западно-Австралийского течения, продуктивность несколько возрастает.

В Индийском океане промысловыми объектами являются сардина, крупные и мелкие тунцы, скумбрия, акулы, а также Горбылевые, Люциановые и другие придонные рыбы. Много здесь кальмаров, лангустов (у африканского побережья), креветок (особенно в Персидском заливе) и других промысловых беспозвоночных.

Приантарктические воды

Вокруг Антарктиды с запада на восток течет холодное течение Западных Ветров (Антарктическое циркуполярное течение), нигде не перемешиваясь с теплыми течениями. В связи с этим некоторое повышение продуктивности наблюдается только в местах апвеллинга этого течения, а именно: в районе островной дуги между Южной Америкой и

Антарктидой в акватории острова Южная Георгия и Южных Сандвичевых островов; в районе пересечения срединно-океанического хребта Южной Атлантики, где дают вспышку численности мезопелагические рыбы; в районе поднятия и острова Кергелен на юге Индийского океана и в водах над Австрало-Антарктическим поднятием.

Соответствующие ветви приантарктического течения Западных Ветров, проходящего к югу от Африки, Австралии и Южной Америки и в соответствии с изгибами береговой линии Антарктического континента, проникают на север в виде Фолклендского течения в пределах Патагонского шельфа у юго-восточной оконечности Южной Америки, омывая западное побережье Австралии водами Западно-Австралийского течения, и приближаются к Австралийскому заливу и берегам Новой Зеландии, повышая во всех этих регионах продуктивность.

В собственно приантарктических водах из рыб, которые имеют или могут иметь промысловое значение, следует отметить несколько видов нототений, клыкачей, белокровку (ледяная), серебрянку, общая численность которых, однако, относительно невелика. В прилегающих районах Антарктики обитает несколько видов рыб, которые могут иметь ограниченное промысловое значение, и криль, широко распространенный в приантарктических районах.

Итак, основными факторами, определяющими высокую продуктивность региона, являются относительно небольшие глубины, то есть наличие шельфовой зоны и постоянный приток биогенных веществ за счет встречи холодного и теплого течений, круговых течений и апвеллинга.

Основные биоресурсы в Мировом океане распределены в северных, северо-западных и юго-западных частях Атлантического и Тихого океанов, а также в местах апвеллинга, то есть в юго-восточных частях этих океанов.

Изменения продуктивности Мирового океана в истории Земли

В истории Земли существенно менялись очертания материков (см. рис. 4), климат и направления основных течений, а следовательно, и распределение биоресурсов в Мировом океане, что, в свою очередь, приводило к изменению структуры всего водного населения.

В период раскрытия моря Тетис, собственно в его акватории и были сосредоточены основные биопродукционные процессы. Бурному развитию жизни в море Тетис способствовало поступление биогенов с пресноводным стоком со всего материка Пангея, поступление биогенов из срединного хребта этого моря, его мелководность и хорошая прогреваемость (см. цв. вкл. «Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли»). Океан Панталасса представлял собой водную пустыню. Видимо, по этой причине основные группы растений и животных того времени устремились в пресные воды, характеризовавшиеся высокой продуктивностью. Так из животных в пресные воды перешли некоторые черви, моллюски, членистоногие, дав на сушу насекомых, а также возникли в пресных водах хордовые.

Учитывая, что срединный хребет моря Тетис имел дугообразную форму, очертания его северных и южных берегов также были дугообразными. Это обусловило более мощный выход вод из моря Тетис в северном направлении вокруг будущей Лавразии, а второй, значительно меньший поток огибал с юга будущую Австралию, что обусловило более высокую продуктивность прибрежных вод северного побережья Пангеи. Именно в этом направлении пошло распространение Корюшковидных и Лососевидных отряда Лососеобразных.

Раскол Пангеи в середине мелового периода на Лавразию и Гондвану привел к образованию теплого течения между этими материками, что, видимо, не дало возможности распространиться Лососевидным по побережью Гондваны, но способствовало проникновению вслед за этим течением из моря Тетис Тарпонообразных, Угреобразных и Сельдеобразных. С другой стороны, разворот Лавразии за счет центробежных сил азиатским концом плиты к экватору с погружением Азиатской платформы в разлом моря Тетис привел к уменьшению потока из моря Тетис вокруг Лавразии, что обусловило снижение продуктивности прибрежных вод этого материка и способствовало освоению Корюшковидными и Лососевидными пресных вод Лавразии.

Раскол Гондваны с отделением от основной части этого материка Антарктиды с Австралией привел к смещению основного теплого потока в этот разлом, что вызвало потепление Южного полушария и похолодание Северного (см. цв. вкл. «Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли»). Это обусловило вымирание ряда теплолюбивых групп рыб в Лавразии, переход на этом континенте болотных форм к речному образу жизни и перемещение ряда групп рыб из Лавразии в более теплые воды экваториальной Гондваны, в частности Африки. Так, от Шу-

ковидных Лавразии в экваториальных водах Гондваны возникли Карпозубообразные, а от Лососевидных — Циприноидные рыбы Африки.

Дальнейший раскол Гондваны с образованием самостоятельных материков Африки и Южной Америки привел к возникновению продуктивной, глубоководной и тепловодной южной части Атлантического океана, что способствовало перемещению ряда групп рыб из остатков моря Тетис в этот регион.

Раскрытие Атлантического океана в сторону Северного Ледовитого с последующим смыканием материков двух Америк, с одной стороны, привело к образованию в этом океане обширных шельфовых зон, с другой — к образованию самостоятельных крупномасштабных круговоротов в Северной и Южной Атлантике. Эти процессы обеспечили высокую продуктивность данного океана и становлению его водных экосистем, особенно в его северной части, где получили мощное развитие Тресковые рыбы.

Таким образом, знание закономерностей формирования биопродуктивности Мирового океана позволяет оценить возможные пути расселения основных групп рыб.

Частная зоогеография рыб

Возникновение Хордовых и Рыбообразных

Тип **Хордовых** (Chordata) включает в себя классы от Ланцетников до Млекопитающих. Ланцетники (Amphioxii) входят в подтип Бесчерепных (Acrania), а к подтипу Черепных (Craniata), или Позвоночных (Vertebrata), относятся надкласс Бесчелюстных (Agnata) с четырьмя классами Птераспид (Pteraspides), Цефаласпид (Cephalaspides), Миксин (Muxini) и Миног (Petromyzones) и надкласс Челюстноротых (Gnathostomata) с восемью классами, четыре из которых — наземные животные (Земноводные, или Амфибии, Пресмыкающиеся, Птицы и Млекопитающие), объединенные в ряд Четвероногих, а остальные четыре класса (Акантодии, Панцирные, Хрящевые и Костные рыбы) — в ряд Рыб.

Чтобы разобраться в систематическом положении и пространственном распределении крупных таксонов, нужно проследить, как и почему возникли рыбы, то есть отразить их филогенетический путь развития.

Более 500 млн. лет назад в прибрежных областях единого материка Пангея и, вероятнее всего, в море Тетис появились первичные Хордовые. Основное пространство материка Пангея было плоским, с множеством мелких озер и болот, из которых реки приносили биогенные вещества в его морские прибрежные воды. Определенная часть биогенных веществ поступала в воды моря Тетис при подводной вулканической деятельности из подводного хребта (см. рис. 4 и цв. вкл. «Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли»), располагавшегося на дне

по средней линии этого моря. Именно поэтому жизнь во всех своих проявлениях в основном процветала в морских прибрежных водах моря Тетис. Это период бурного расцвета морских беспозвоночных.

Самые древние останки позвоночных, то есть таких, у которых было чему сохраняться в осадочных породах, известны из кембрийских слоев палеозойской эры (см. табл. 1), имеющих возраст более полумиллиарда лет. Это были Щитковые рыбообразные: Птераспиды и Цефаласпиды. Более древние предки хордовых, имевшие структуры своего тела только из мягких тканей, не сохранились в палеонтологической летописи. До настоящего времени продолжаются споры о путях возникновения хордовых и ближайших их родственников среди беспозвоночных.

С одной стороны, строение хордовых весьма напоминает план строения кольчатых червей в перевернутом виде. Однако у кольчатых червей нет никаких следов хорды или жаберных щелей. Более того, у кольчатых червей и их производных, таких как членистоногие и моллюски, в процессе эмбрионального развития способ образования мезодермы существенно отличается от такового у иглокожих, ланцетника и иных хордовых. Так, у первых мезодерма закладывается в виде плотных скоплений клеток, отпочковывающихся вблизи заднего конца тела, а затем путем расщепления этих масс мезодермальных клеток образуются отделы вторичной полости тела. У иглокожих и хордовых мезодерма закладывается в виде карманов, выпячивающихся наружу из стенки кишки. Эти карманы сохраняются у взрослой особи, превращаясь в замкнутые полости тела. Таким образом, кольчатые черви не являются предками хордовых.

С другой стороны, сходство закладки мезодермы у хордовых и иглокожих указывает на их родство. Более того, покрытая ресничками личинка некоторых полухордовых (рис. 25) необычайно схожа с личинками иглокожих, например морских звезд. Предполагаемые родственные взаимоотношения хордовых, иглокожих и других беспозвоночных представлены на рис. 26.

Следует отметить, что современные представители иглокожих имеют многолучевую, радиальную симметрию, в то время как хордовые — билатеральную симметрию. К хордовым ближе не современные свободноползающие формы, а, как показывает палеонтологическая летопись, их предковые сидячие формы. Так, одна группа ныне живущих иглокожих — морские лилии (*Crinoidea*) — все еще состоит главным образом из сидячих форм. Эти животные прикрепляются к морскому дну с помощью стебелька, а от его компактного тела отходят несколько перистых лучей, вдоль которых располагаются ленты ресничек,

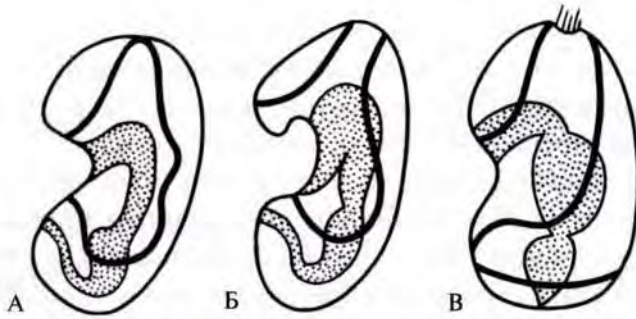


Рис. 25. Схемы личинок (вид сбоку слева, сильно увеличены) голотурии (А), морской звезды (Б) и баланоглосса (В): жирными линиями изображены ленты ресничек; пищеварительный тракт (покрыт точками) просвечивает через прозрачное тело; личинки обладают билатеральной симметрией (по Delage, Herouard)

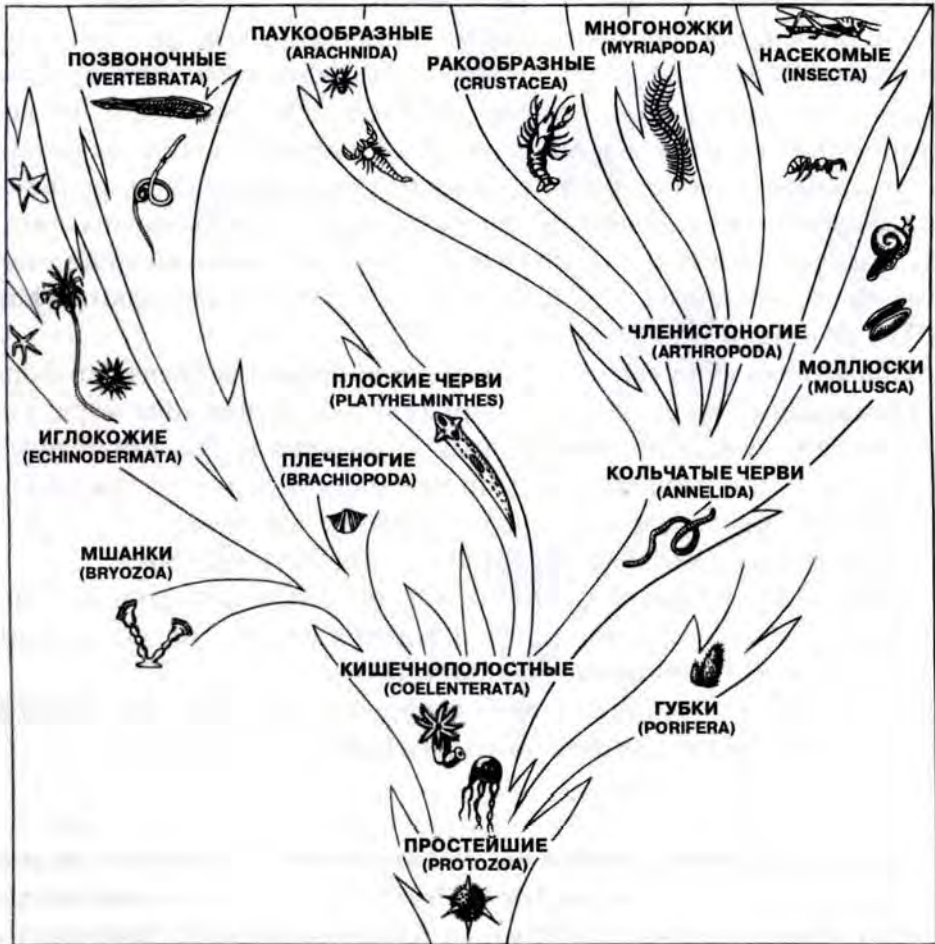


Рис. 26. Упрощенное родословное дерево животного царства, показывающее вероятные родственные связи позвоночных (по Ромеру, Парсонсу, 1992)

отфильтровывающие из воды пищевые частицы и подгоняющие их ко рту. Весьма сходны с ними по строению и образу жизни Крыложаберные (Pterobranchia), которые, несомненно, родственны позвоночным.

Иглокожие могли возникнуть от форм, довольно сходных с мелкими крыложаберными; баланоглоссы — от потомков крыложаберных, которые в процессе эволюции приобрели жаберный аппарат, но в остальном продвинулись мало. Оболочники представляют ту стадию, на которой жаберный аппарат высоко специализировался для питания, однако наиболее важная их особенность — возникновение у некоторых форм свободноплавающей личинки, обладающей хордой и нервным стволом. В процессе дальнейшей эволюции, ведущей к ланцетнику и позвоночным, произошел отказ от сидячей взрослой стадии, так что именно личиночная форма положила начало прогрессивному развитию.

Таким образом, предковая форма хордовых, как и предковая форма иглокожих, была сидячим животным, захватывающим пищу при помощи перистых лофофоров, подобно брахиоподам и мшанкам. Развитие истинных признаков хордовых началось с изменения способа питания, то есть с замены захвата пищи с помощью лофофоров фильтрацией через жаберные щели. Пара жаберных щелей, способствующих попаданию пищевых частиц в пищеварительный тракт, появилась уже у некоторых Крыложаберных. Со сменой способа питания исчезают лофофоры. Так возникли Оболочники (рис. 27).

Оболочники (Tunicata или Urochordata) являются сидячими формами, обитающими на мелководье в приливно-отливной зоне моря, в связи с чем, в отличие от примитивных иглокожих и Крыложаберных, у которых личинки перемещаются при помощи ресничек, должны иметь для своего распространения более подвижных личинок, использующих для передвижения мускулатуру хвоста, крепящуюся к хорде.

Дальнейшее развитие хордовых пошло по неотеническому пути, то есть была утрачена взрослая сидячая форма и приобретена способность к размножению в личиночном состоянии.

Ланцетники (Amphioxii) в этом варианте происхождения Хордовых являются тупиковым направлением развития данной группы.

Итак, переходной группой от беспозвоночных к хордовым является тип Полухордовых (Chemichordata) с двумя классами: Перистожаберных (Pterobranchia), или Крыложаберных, и Кишечножаберных (Enteropneusta), включающего Баланоглосс (Balanoglossus).

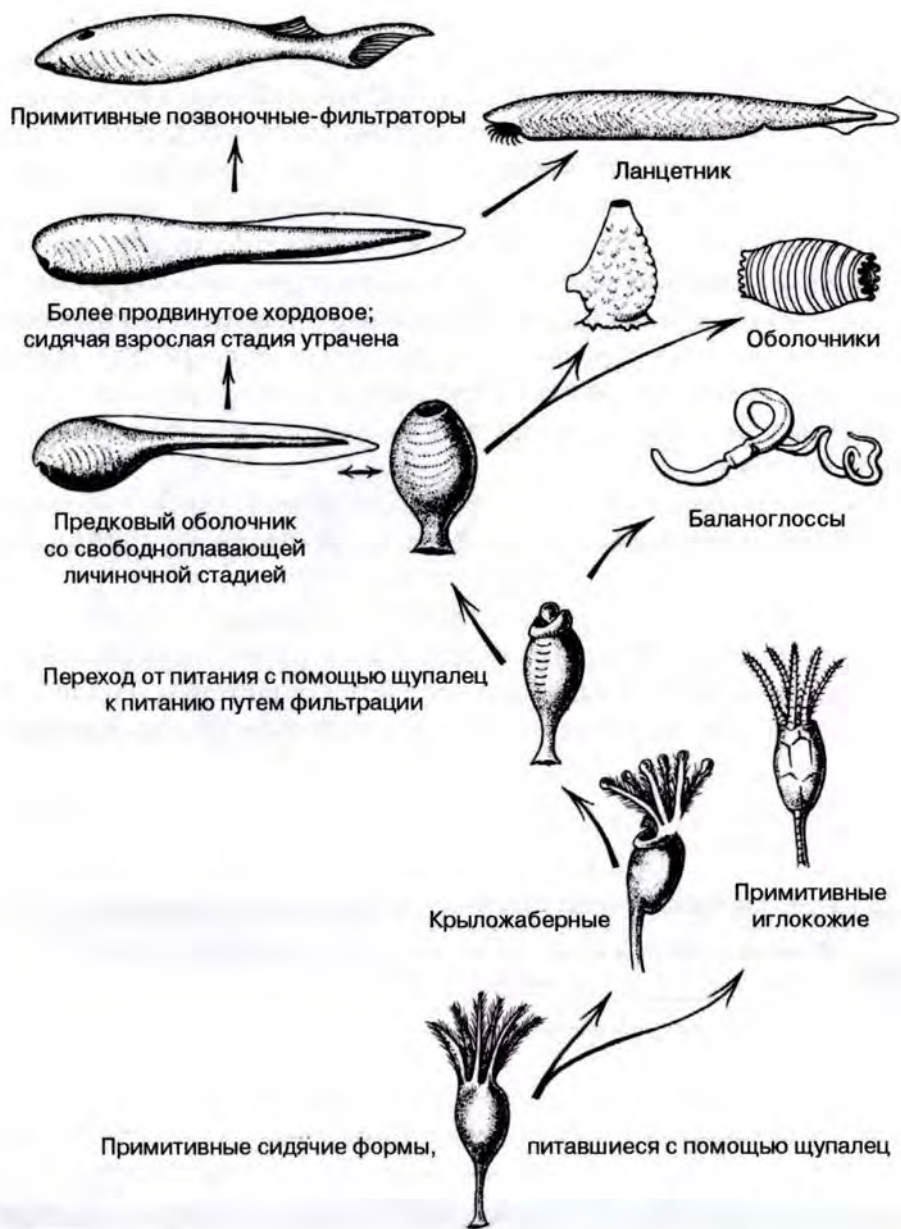


Рис. 27. Схематическое родословное древо, демонстрирующее возможный путь эволюции позвоночных (по Ромеру, Парсонсу, 1992)

Развитие первичных Хордовых (Chordata), питающихся путем фильтрации взвешенных частиц из воды, могло идти только в трех направлениях: 1) приспособление к обитанию в приливно-отливной зоне моря, где на течении больше пищи и кислорода, что позволяло иметь сравнительно большие размеры, стать сидячими (то есть прикрепляться к различным предметам, чтобы не смыло течением) и для защиты от врагов иметь плотную оболочку; 2) переход к обитанию на грунте, зарываясь в него, сохраняя мелкие размеры и всю примитивность строения; 3) переход к обитанию в реки, где взвешенные частицы, составляющие их пищу, «рекой текут», развитие внутреннего скелета для крепления мышц (ведь приходится жить на течении) и защита передней части центральной нервной системы, то есть головного мозга, заключив его в черепную коробку.

По второй, более ранней точке зрения примитивные рыбообразные выводились от предковых форм **Ланцетникообразных** (Branchiostomatiformes).

У Ланцетников хорда простирается от переднего до заднего конца тела (рис. 28, 29). Передний конец центральной нервной системы, имеющий вид трубки, не доходит до переднего конца хорды. Головной мозг не дифференцирован и вокруг него нет никакого зачатка черепной коробки.

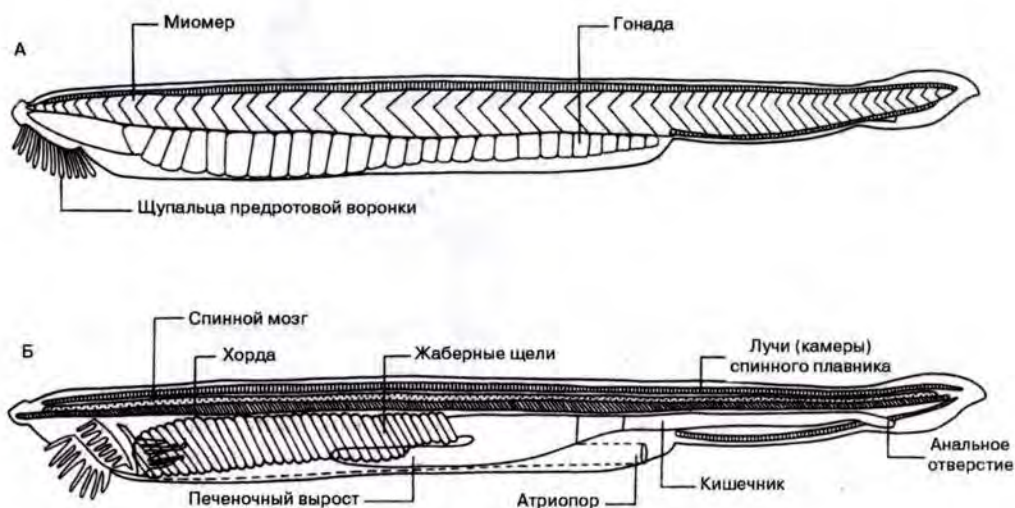


Рис. 28. Ланцетник — примитивный представитель хордовых: *А* — вид через полупрозрачную кожу; *Б* — внутреннее строение на парасагитальном срезе



Рис. 29. Поперечный срез ланцетника на уровне глотки: околожаберное пространство, окружающее глотку, печеночный вырост и другие структуры, несмотря на свое кажущееся центральное положение в теле, на самом деле находится снаружи и в некотором смысле аналогично оперкулярной полости костных рыб. Оно образуется в результате разрастания книзу больших метаплевральных складок, соединяющихся на вентральной стороне тела, и сообщается с внешней средой через отверстие, находящееся сзади. Поскольку жаберные щели располагаются косо, изображенный здесь вертикальный разрез проходит через ряд последовательных жаберных перегородок (по Al-Hussaini, Demian)

Ланцетники утратили сидячую форму, заменив ее способностью закапываться в грунт, выставив на поверхность только ротовое отверстие, однако сохранили в течение всей жизни хорду и способность к движению в толще воды при необходимости. Они дышат всей поверхностью тела и не имеют поэтому наружного скелета. Когда ланцетники находятся в грунте, их общий план строения весьма напоминает строение беспозвоночных. У них, как у всех беспозвоночных, нервная система проходит по брюшной стороне, а на спинной стороне тела располагается сердце. Ланцетники, спасаясь от различных тяжелых, покрытых панцирем беспозвоночных, поднимались из грунта в толщу воды. Наружного скелета у них не было, поэтому для прикрепления мышц ис-

пользовался внутренним скелетом в виде хорды. В толще воды они плавали ртом вниз. По этой причине (по мнению сторонников второй точки зрения) у всех Хордовых центральная нервная система располагается на спине, над хордой, а сердце — с брюшной стороны.

Ланцетник питается микроскопическими организмами, втягивая их через ротовое отверстие с током воды, прогоняемой движением ресничек через жаберные отверстия в околожаберную полость и оттуда наружу через атриальное отверстие. Для концентрации взвешенных частиц в глотке имеется специальный мешок, в котором частицы оседают, приклеиваясь к слизи, и в концентрированном виде отправляются в следующие отделы пищеварительной системы. Оставшуюся чистую воду необходимо было удалять. Однако ее удаление через ротовое отверстие нецелесообразно, поскольку мешало бы дальнейшей фильтрации. Удаление отфильтрованной воды наружу у ланцетника осуществляется через отверстия в мешкообразном выросте глотки. Поскольку вода, помимо мелких кормовых организмов, содержит много кислорода, эти образования в дальнейшем преобразовались в жабры энтодермального происхождения.

У ланцетников очень слабо развиты органы чувств: имеются только непарная обонятельная ямка на переднем конце тела, непарное светочувствительное пигментное пятно на передней стенке нервной трубки и ряд небольших пигментных пятен (глазкí Гессе) вдоль нервной трубки, чуть ниже ее, чувствительные осязательные клетки в коже и на ротовых щупальцах. Наружный покров кожи состоит из одного слоя клеток. Специальных пигментных клеток кожи нет.

В настоящее время ланцетники широко распространены в умеренных и теплых водах: в Атлантическом океане от 67° с.ш., у берегов Европы (Норвегия) от 40° с.ш., у берегов Америки (Чесапикский залив) до Южной Африки и Аргентины (залив Ла-Плата); в Индийском океане; в Тихом океане от Японского моря, Восточного Хоккайдо, Гавайских островов и Калифорнии до Южной Австралии, Новой Зеландии и Чили.

Итак, тип Хордовых (Chordata) включает три подтипа: Оболочники (Tunicata), Бесчерепные (Acrania), куда входят Ланцетники, и Черепные (Craniata), или Позвоночные (Vertebrata).

Из рассмотренного материала следует, что первичные Хордовые возникли в прибрежных морских водах, дав сидячие и закапывающиеся в грунт формы, которые сохранили до наших дней всю примитивность своей организации. Основным прогрессивным путем развития Хордовых был связан с освоением Черепными пресных вод.

Освоение пресных вод

Наиболее примитивные **Черепные** были покрыты в передней части тела костным панцирем, за что получили название **Щитковых** (*Ostracodermi*). Они обнаружены (рис. 30) в позднекембрийских, ордовикских и силурийских отложениях, где достигли своего расцвета и исчезли в среднем девоне. Эта не систематическая группа рыбообразных, включающая представителей, объединенных в 18 отрядов, разделена на два класса: **Птераспид** (*Pteraspides*), у которых носовые мешки и, видимо, ноздри были парными, и **Цефаласпид** (*Cephalaspides*), с непарным носовым мешком и ноздрей.

Более примитивные — **Птераспиды** обитали в пресных и прибрежных морских водах от Северной Америки, Гренландии и Шпицбергена до Австралии с позднекембрийского периода по верхний девон. Причем ранние их находки относятся к морским отложениям, а более поздние — к пресным водам. Они были тяжелыми и малоподвижными, жили у дна водоемов, не имели челюстей и питались, фильтруя ил и мелких беспозвоночных. Их тело было покрыто шипиками. У ряда представителей голова была одета отдельными крупными костными пластинками, а остальное тело — мелкими костными чешуями. Глаза у них располагались по бокам головы. У таких представителей **Птераспид**, как **Разнощитковые** (*Heterostraci*), жаберные мешки открывались наружу на каждой стороне тела одним общим отверстием, расположенным на заднем крае головы. Парных плавников не было. Рот направлен вверх. Костные пластинки, окружавшие рот, вероятно, давали им некоторую возможность схватывать мелкие пищевые организмы или прикрывали рот от попадания в него ила при поступательном передвижении.

Их жизнь в реках, на течении, привела к развитию мощного двухлопастного хвоста с более крупной нижней лопастью (благодаря которой в процессе питания обеспечивается необходимый угол наклона головы ко дну), боковых выростов (это еще не грудные плавники) для удержания равновесия на дне и развитию органов чувств. Наличие верхнего рта хотя и требовало определенного наклона тела ко дну при питании, но позволяло перемещаться по дну в горизонтальном положении не забывая рот илом.

Птераспиды дали начало **Цефаласпидам**, ведущим также донный, но более подвижный образ жизни. Они известны с верхнего силура. У **Цефаласпид** глаза были сближены и находились на дорсальной стороне

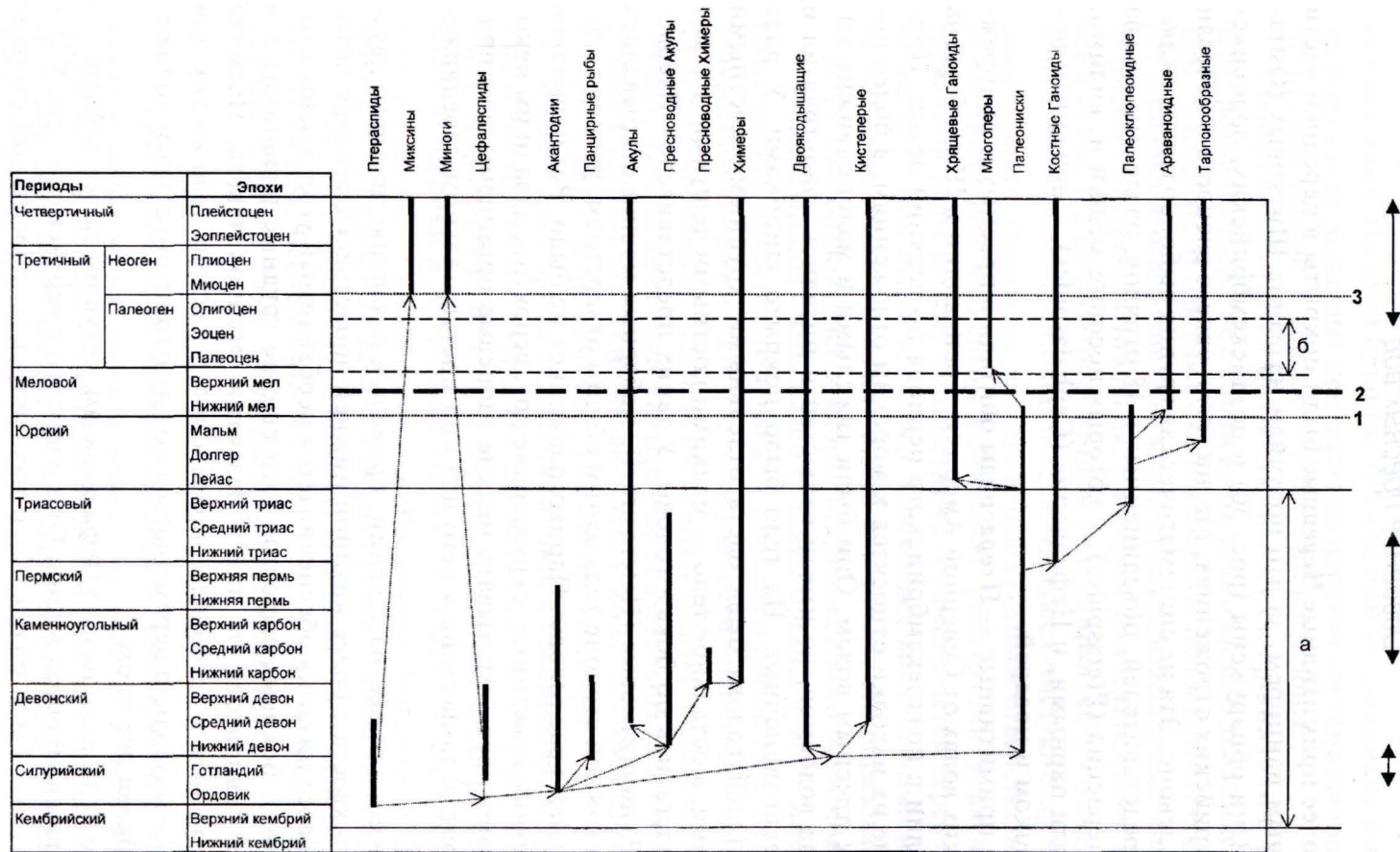


Рис. 30. Распределение главнейших групп рыб во времени и их предполагаемые генетические связи: *a* — раскрытие моря Тетис; *b* — перемещение Индии от Африки к Азии; *1* — отделение Австрало-Антарктического материка от Гондваны; *2* — распад Пангеи на Лавразию и Гондвану; *3* — образование Панамского перешейка между двумя Америками. ↑ — ледниковые периоды

голове, между ними располагалась непарная ноздря. Парных конечностей у них не было, хотя у некоторых форм плаванию помогали плоская часть снизу головы и своеобразные «ласты», отходившие от тела позади головы и выполнявшие функцию несущей плоскости. У некоторых Анаспид (*Anaspida*) по обоим сторонам тела тянулись складки, служащие своеобразными стабилизаторами. Частичная потеря тяжелого наружного скелета позволила некоторым мелким Цефаляспидам освоить толщу воды. Одновременно с этим у них развился внутренний осевой скелет. Около хорды появились верхние и нижние дуги (по-видимому, изначально как уплотнения миосепт), к которым более надежно крепились мышцы. Более того, верхние дуги заодно защищали спинной мозг, а нижние, наподобие ребер, — внутренние органы. Они располагались вдоль всего тела, посегментно, а в области рта и глотки, то есть первые дуги, приобрели способность гнуться, иначе невозможно глотать. Из них возникли челюстная и подвесочная дуги (рис. 31). Так возникли **Челюстноротые** (*Gnathostomata*), которые смогли перейти к питанию более крупной и калорийной пищей. Бесчелюстные, не в силах конкурировать с Челюстноротыми, вымерли. Уцелели только **Миксины** (*Mixini*) и **Миноги** (*Petromyzones*), приспособившись в той или иной степени к паразитическому образу жизни на Челюстноротых. Присасываясь или вгрызаясь при помощи ротовой воронки и языка в тело более крупной жертвы, они питаются ее соками. Отсутствие у них каких-либо окостенений к настоящему времени, видимо, вторично.

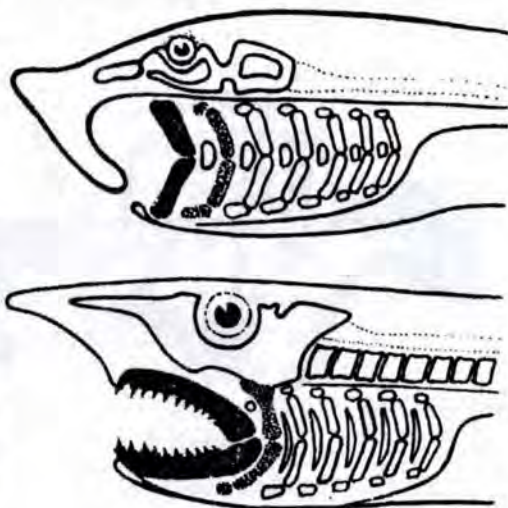


Рис. 31. Преобразование окологлоточных дуг в жаберно-челюстной аппарат

Основные события эволюции бесчелюстных, вероятно, развивались в тропической и умеренных зонах суперматерика Пангея, обладавших наибольшей продуктивностью. Интересной особенностью современного распространения Миксин (рис. 32) и Миног (рис. 33) является их биполярность (то есть обитание в обоих полушариях): амфибореальность и амфиотальность (то есть в умеренных водах Тихого и Атлантического океанов). Такое распространение, видимо, связано с вытеснением их Челюстноротыми из более продуктивных зон пресных вод Пангея в

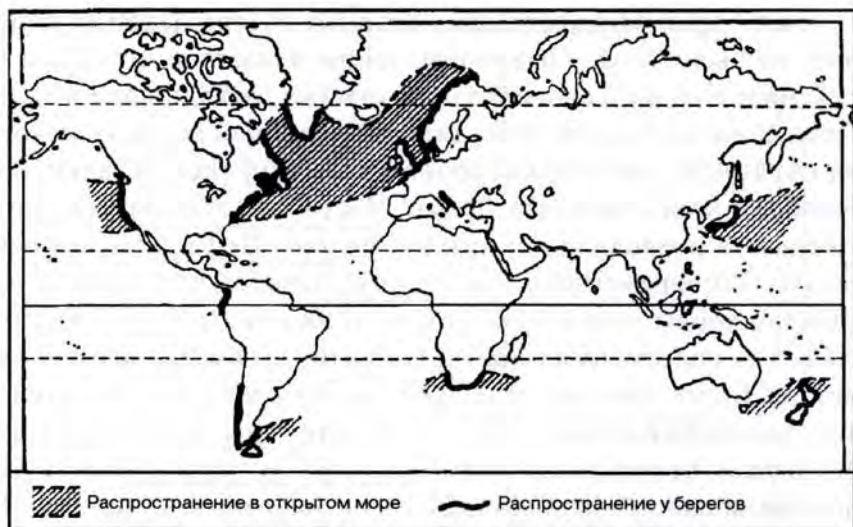


Рис. 32. Распространение Миксин

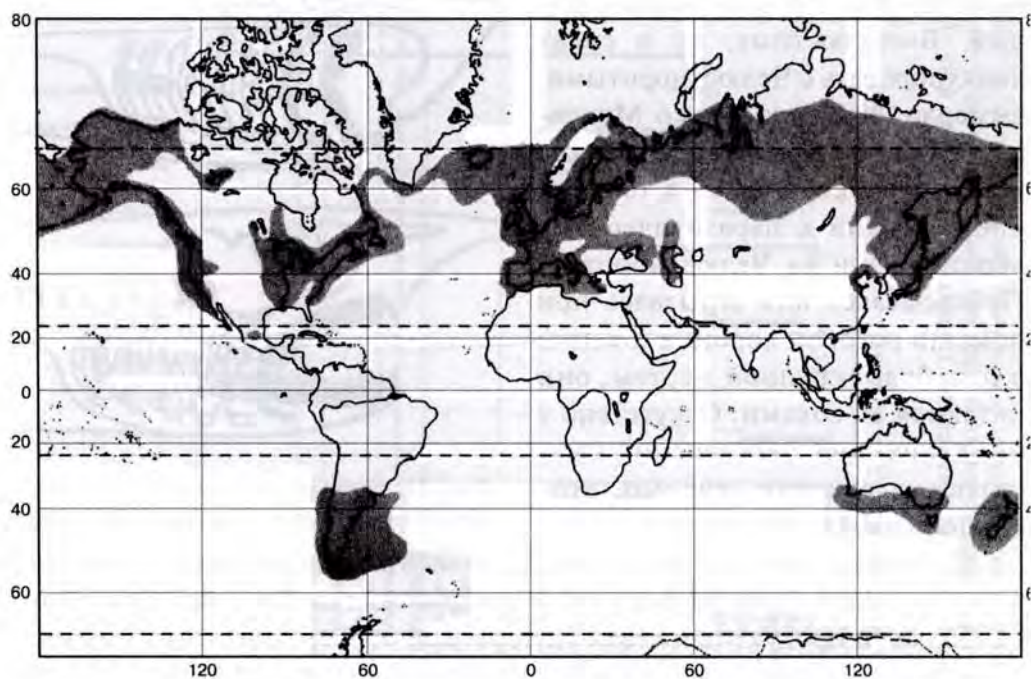


Рис. 33. Распространение Миноговых

менее продуктивные северные и южные широты, что и привело часть Бесчелюстных к переходу от фильтрации к паразитизму, а также выходу Миксин и некоторых Миног на откорм в морские воды северной и южной частей моря Тетис. Современное распространение доживших до наших дней Круглоротых можно объяснить попыткой обогнуть с севера и юга единый материк Пангея, продуктивность прибрежных вод которого хоть и была значительно ниже, чем в море Тетис, но существенно превышала остальные открытые воды океана Панталасса. Следует отметить, что эти прибрежные воды в период существования единого материка Пангея относились к умеренному климату (см. цв. вкл. «Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли»). Сходство распространения Миксин и Миног отражает общность их происхождения, хотя более примитивные Миксины раньше освоили морские воды, чем более пресноводные и более эволюционно продвинутые миноги.

Итак, подтип Черепные (Craniata) делится на два надкласса: Бесчелюстные (Agnata) и Челюстноротые (Gnathostomata). Надкласс Бесчелюстных имеет четыре класса: вымершие Птераспиды и Цефаласпиды, а также ныне живущие Круглоротые, включающие Миксин и Миног.

У современных Круглоротых снизу от глотки отходит дыхательная трубка (рис. 34), заканчивающаяся слепо. От дыхательной трубки в обе стороны отходят по семь жаберных мешков, в которых располагаются жабры энтодермального происхождения. У миног с каждой стороны тела есть семь круглых или овальных отверстий — выходы жаберных мешков. Вода поступает через рот в глотку, далее в дыхательную трубку, а затем в жаберные мешки, откуда выталкивается наружу. При питании паразитических форм миног, когда они ротовой воронкой присасываются к телу жертвы, вода засасывается или выталкивается через наружные жаберные отверстия. Единственное непарное носовое отверстие, расположенное на верхней стороне головы, ведет в назогипофизарную полость, не сообщающуюся с глоткой. Миксины ведут паразитический образ жизни, но несколько отличный от миног, благодаря чему их жаберные отверстия с каждой стороны тела объединены трубкой и вынесены почти на середину тела, далеко от головы, что позволяет им глубоко вгрызаться в тело жертвы. Носовое отверстие у них ведет в обонятельный мешок, сообщающийся с полостью глотки. Это позволяет миксинам во время движения пропускать значительные количества воды через носовое отверстие. Несмотря на наличие непарного обонятельного отверстия, рыскающие колебания головы миксины во время движения позволяют ей определить направление источника запаха.

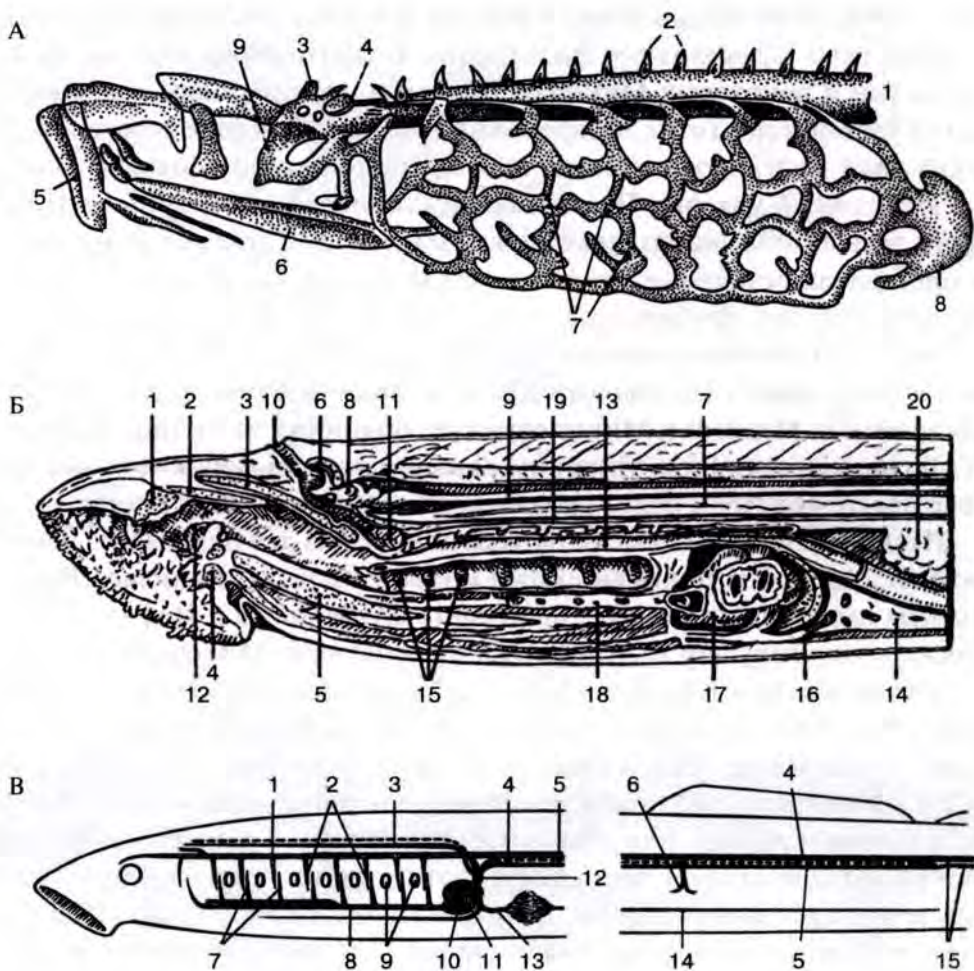


Рис. 34. Анатомическое строение миноги: *А* — череп и скелет жаберного аппарата миноги: 1 — хорда; 2 — зачатки верхних дуг позвонков; 3 — обонятельная капсула; 4 — слуховая капсула; 5 — скелет присасывательной воронки; 6 — подъязычный хрящ; 7 — жаберные дужки; 8 — околосердечный хрящ; 9 — подъязычная дуга; *Б* — сагиттальный разрез через головной отдел морской миноги: 1 — кольцевой хрящ; 2 — передний верхний хрящ; 3 — задний верхний хрящ; 4 — кольцевой хрящ; 5 — подъязычный хрящ; 6 — обонятельная капсула; 7 — хорда; 8 — головной мозг; 9 — спинной мозг; 10 — ноздря; 11 — питуитарный мешок; 12 — зубы язычковой пластинки; 13 — пищевод; 14 — печень; 15 — три передних жаберных отверстия; 16 — предсердие; 17 — желудочек сердца; 18 — брюшная аорта; 19 — спинная аорта; 20 — яичник; *В* — схема кровеносной системы миноги: 1 — корень спинной арты; 2 — выносящие жаберные артерии; 3 — передняя кардинальная (яремная) вена; 4 — спинная аорта; 5 — задняя кардинальная вена; 6 — кишечная артерия; 7 — приносящие жаберные артерии; 8 — брюшная аорта; 9 — жаберные щели; 10 — желудочек; 11 — предсердие; 12 — венозный синус; 13 — печеночная вена; 14 — подкишечная вена; 15 — хвостовая вена и артерия

У миксин, как и у Птераспид, один полукружный канал в каждом внутреннем ухе, у миног, подобно Цефаласпидам, — два.

У миксин из плавников есть только хвостовой, у миног — хвостовой и два спинных. Благодаря меробластическому¹ типу дробления их яиц (как у большинства костистых), они полностью перешли к обитанию в морской воде.

У миног голобластический тип дробления яиц, в связи с чем они размножаются только в пресных водах, в реках, на сильном течении. В морские воды выходят только во взрослом состоянии и далеко не все виды. Часть миног ведут мирный образ жизни, часть — паразитический. Рот у миног воронкообразный, внутри воронки крепкие роговые зубы. Глаза хорошо видны. Есть третий глаз наверху головы, рядом с непарным носовым отверстием. Нет парных плавников. Из икры в пресных водах выходят личинки-пескоройки с недоразвитыми глазами, прямоугольным ртом, треугольными отверстиями жабр в продольном желобке. У пескороек нет дыхательной трубки, и дыхательные мешки открываются прямо в глотку. Пескоройки питаются всем съедобным в грунте, в грунте они и живут.

Первичные **Челюстноротые** — **Акантодии** (*Acanthodii*) были мелкими, планктоноядными рыбами, обитающими в толще воды. Именно они начали вытеснять из пресных вод Цефаласпид. Они известны с нижнего силура, обильно представлены в нижнедевонских речных отложениях и дожили до конца нижней перми. Свое название Акантодии получили за присутствие во всех плавниках, кроме хвостового, мощных колючек (*acanthias*), которые поддерживали плавники. Колючки, до пяти пар, имелись также между грудными и брюшными плавниками. Это чрезвычайно примитивный признак, являющийся остатком некогда сплошной складки с каждой стороны тела (рис. 35), поддерживаемой колючками и давшей начало парным грудным и брюшным плавникам. Колючки парных плавников крепились к дугам — скапулоракоидам. Из перед-

¹ Существуют различные взгляды на способы адаптации к размножению рыб в морских водах. По мнению одних исследователей, при дроблении яйца по меробластическому типу дробится только плазматическая часть яйцеклетки, при этом образуется поверхностный слой бластомеров, способных осуществлять осморегуляцию яйца, а желток часто имеет значительные запасы воды. Это позволило костистым рыбам широко освоить водоемы с различной соленостью. При дроблении по голобластическому типу в дроблении участвует вся яйцеклетка, однако скорость дробления выше в тех бластомерах, в которых меньше содержание желтка. При таком типе дробления нет поверхностного слоя бластомеров, ответственного за осморегуляцию, и эти рыбы размножаются только в пресной воде. По мнению других авторов, яйцевая оболочка икринок морских рыб непроницаема для воды и солей, в отличие от оболочек пресноводных, обеспечивая поддержание осмотичности внутренней среды зародыша, эквивалентной 5–8‰.

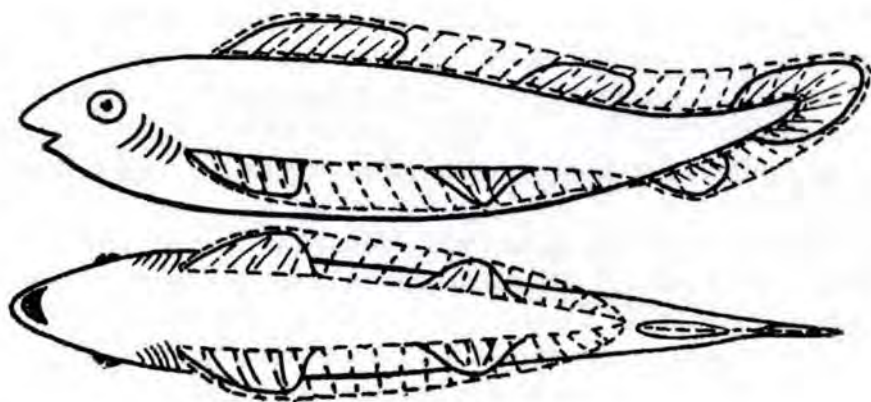


Рис. 35. Схема возникновения парных плавников

них дуг у Акантодий возникли примитивные челюсти и подвесок, а также жаберные дуги (см. рис. 31). Их тело, так же как у Щитковых и Панцирных рыб, было покрыто костными пластинками и чешуей. Окостеневшими были и многие части внутреннего скелета. Обычно присутствовала передняя крупная жаберная крышка, укрепляемая несколькими удлиненными чешуями, идущими назад от гиоидной дуги. У примитивных Акантодий более задние жаберные отверстия были защищены вспомогательными крышками. У представителей продвинутых родов гиоидная крышка разрасталась назад, прикрывая все жаберные щели. Тела позвонков не окостеневали, но были укреплены основаниями нервных и гемальных дуг. Акантодии не имели ребер. Хвост был загнут вверх, как у акул. Эти новшества позволили им стать более маневренными и лучше питаться, чем могли Бесчелюстные. Проведенные за последнее время исследования выявили у Акантодий признаки, особенно в строении черепа и висцерального скелета, указывающие на их родство с костными рыбами.

Дальнейшее развитие Акантодий пошло в трех направлениях (см. рис. 13), в соответствии с освоением трех основных экологических ниш: дна, толщи рек и озер, а также болот.

Первое направление — возникновение хорошо защищенных, маневренных и с челюстями **Панцирных рыб** (Placodermi), которые в основном обитали на дне и питались бентосными (донными) беспозвоночными, хотя среди Панцирных рыб встречались и хищники.

У большинства форм по краям челюстей вместо настоящих зубов располагались костные пластинки. Появились эти рыбы в верхнем силуре, достигли своего расцвета в девонский период. Они были широко

распространены в пресных и морских водах. Их останки обнаружены в Канаде, Европе, Китае, Австралии. Панцирные рыбы завладели нишей Птераспид, вследствие чего последние вымерли. Характерной особенностью этих рыб являлось наличие панциря из костных пластин (подобно Щитковым и Акантодиям), покрывающих голову и переднюю часть тела. При этом головная часть панциря подвижно сочленялась с туловищной, обеспечивая подвижность головы, что способствовало бентосному питанию с использованием челюстей. У всех Панцирных рыб имелись грудные и брюшные плавники, однако анальный отсутствовал. У многих были своеобразные жаберные крышки по бокам головы, брызгальце отсутствовало. Интересно отметить, что у представителей отряда Pycnodontiformes были виды, специализировавшиеся в раскалывании раковин моллюсков, напоминающие по своему строению Цельноголовых. Более того, у одного из представителей этого отряда брюшные плавники самца были снабжены особыми придатками, видимо использовавшимися для спаривания.

Панцирные рыбы представляют собой первую, не вполне удачную попытку возникновения разнообразия Челюстноротых. Они вымерли в нижнекаменноугольном периоде. Весьма вероятно, однако, что некоторые Панцирные рыбы, утратив свой панцирь, дали начало акулам и хищерам.

Второе направление от Акантодий (или, возможно, от Панцирных рыб) — это попытка освоения толщи воды за счет облегчения как наружного, так и внутреннего скелета (плавательного пузыря еще не было) благодаря замене его на хрящи. Так возникли во второй половине девона **Хрящевые рыбы** (Chondrichthyes), которые окончательно вытеснили из пресных вод менее маневренных бесчелюстных Цефаласпид и привели к их вымиранию. В свою очередь, Хрящевые рыбы были сами вытеснены из пресных вод в море более совершенными рыбами.

Третье направление — освоение болот **Костными рыбами** (Osteichthyes).

Итак, основной путь эволюционного развития Хордовых, как Бесчелюстных, так и Челюстноротых, — это освоение различных ниш пресных вод Пангеи, таких как дно, толща рек и озер, а также болот.

Выход Хрящевых рыб в морские воды

Жизнь в более плотной морской воде для Хрящевых рыб оказалась более выгодной, чем в пресной, поскольку (при отсутствии плавательного пузыря) в морской воде они обладали большей плавучестью, хотя и были тяжелее воды.

В морских водах Хрящевые рыбы были ограничены тремя направлениями развития. Первое заключалось в возможности постоянно двигаться в толще воды за счет гетероцеркального хвоста, используя как несущую плоскость грудные плавники и нижнюю часть тела, и, соответственно, быть хищниками или процеживать значительные количества планктонных организмов. По этому эволюционному пути пошли акулы — *Selachomorpha*. Второе направление давало возможность питаться менее калорийной пищей — бентосом, ведя малоподвижный образ жизни на дне. Тело таких рыб было уплощено в дорсовентральном направлении, увеличены грудные плавники, ундулирующие движения которых и использовались для поступательного перемещения. Из-за перемещения центра тяжести в сторону головы удлинился хвостовой стебель, переходящий, часто в хвостовую нить. Это — скаты (*Batomorpha*). Третье направление привело к необходимости стать моллюскоедом, увеличить жирность и уйти на глубину, где приобреталась нейтральная плавучесть. Это путь эволюции к химерам (Цельноголовые). В результате класс Хрящевых рыб (*Chondrichthyes*) включает два подкласса: Пластиножаберных — *Elasmobranchii*, куда входят акулы (*Selachomorpha*) и скаты (*Batomorpha*), и Химер — *Holocephali*.

Разделение класса Хрящевых рыб на моллюскоедов-химер и бентосоядных акул произошло около 350–400 млн. лет назад еще в пресных водах (см. табл. 1). И те, и другие были сравнительно плохими пловцами и в основном обитали на дне. Некоторые из них были защищены от нападения хищников мощным шипом, располагавшимся на голове. Однако, имея хрящевой скелет, они, несомненно, были более подвижными, чем защищенные костным покровом Панцирные рыбы, и могли подниматься в толщу воды.

Пресноводные Хрящевые рыбы известны с нижнего девона (см. рис. 30). Они обладали способностью к внутреннему оплодотворению. На это указывает наличие у самцов как акул, так и химер копулятивных органов — птеригоподий. С их помощью сперма вводилась в клоаку самки. Птеригоподий представлял собой видоизмененную заднюю часть брюшного плавника и имел наружный желобок.

Хрящевые рыбы, так же как и представители других групп рыб, таких как Птераспиды, Цефаласпиды и Лопастеперые рыбы (Sarcopterygii), пытались освоить болота, в силу их высокой продуктивности. Во время пересыхания болот Хрящевые рыбы, видимо, впадали в спячку, закапываясь в ил. Однако в таких условиях затруднен вывод из организма продуктов метаболизма, особенно такого токсичного продукта белкового обмена, как аммиак. В связи с этим обстоятельством большинство рыб, приспособившихся к обитанию в пересыхающих болотах, впадая в спячку, стали накапливать в своем теле менее токсичную мочевину, вместо выделения в окружающую среду аммиака. В дальнейшем, благодаря наличию мочевины в крови, хрящевые рыбы смогли приспособиться к обитанию в океане, компенсируя мочевиной более высокую осмотичность морской воды.

Химеры, уйдя в море, заняли глубины. Акулы исходно были бентосоядными, занимая прибрежное мелководье (табл. 2). Уже на этом этапе

Таблица 2. Распространение Хрящевых рыб по биотопам

	Отряды	Освоение рыбами морской толщи			
		Прибрежные воды	Глубины	Пелагиаль	
А	Разнозубообразные	Бычьи акулы			
	Катранообразные	Катрановые	Карликовые	Пряморылые	
К	Многожаберникообразные		Плащеносные Многожаберниковые		
У	Ковровообразные	Ковровые		Китовые	
Л	Ламнообразные	Песчаные	Акулы-домовые	Лисьи Сельдевые Гигантские	
	Ы	Кархаринообразные	Кошачьи		Серые
			Куньи		Рыба-молот
	Пилоносообразные	Пилоносовые			
	Скватинообразные	Ангелы			
С	Пилорылообразные	→			
К	Рохлеобразные	→			
	Скатообразные	→			
А	Электрические скаты	→			
Т	Ы	Хвостоколообразные	Хвостоколовые		Скаты-бабочки
			Речные скаты		Орляковые
					Мантовые
	Химерообразные		Химеры		

развития акул возникли их основные отряды и от них в ранней юре отделились скаты. Наиболее древние акулы (Многожаберниковые — Hexanchidae, Акулы-домовые — Scapanorhynchidae) были вытеснены на глубину. Возникновение в море хищных, а также планктоноядных акул и скатов и освоение ими толщи Мирового океана произошло на поздних этапах эволюционного развития Хрящевых рыб независимо в разных отрядах.

Современные Хрящевые рыбы характеризуются хрящевым, нередко частично обызвествленным внутренним скелетом. Накладных костей кожного происхождения и костной ткани нет. У Пластиножаберных — 5–7 пар жаберных щелей, жаберные крышки отсутствуют (рис. 36), у химер — по 5 пар жаберных дуг и по 4 пары жаберных щелей, прикрытых кожистой жаберной крышкой. Плавательный пузырь у хрящевых рыб изначально отсутствует.

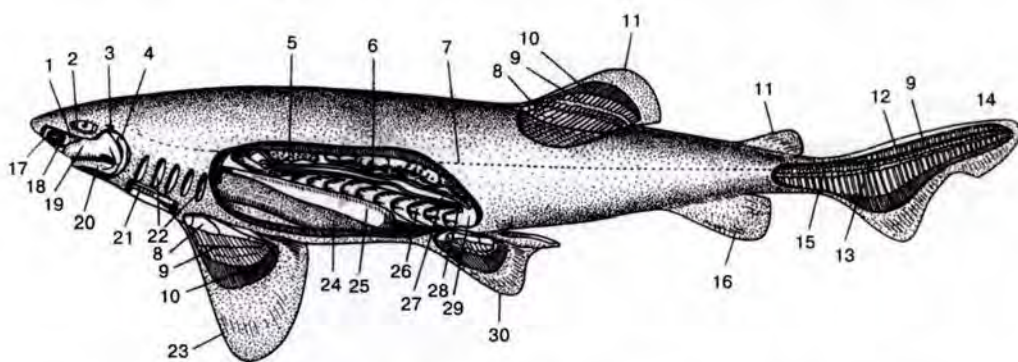


Рис. 36. Схема строения самки акулы: 1 — хрящевой череп; 2 — мигательная перепонка; 3 — брызгальце; 4 — гиомандибулярный хрящ; 5 — яичник; 6 — почка; 7 — боковая линия; 8 — базальные хрящи плавника; 9 — радиальные хрящи плавника; 10 — эластотрихии; 11 — спинные плавники; 12 — хорда; 13 — верхние и нижние дуги дистальных хвостовых позвонков — основа хвостового плавника; 14 — хвостовой плавник; 15 — тело позвонка; 16 — анальный плавник; 17 и 18 — переднее и заднее отверстия обонятельного мешка; 19 — небно-квадратный хрящ; 20 — меккелев хрящ; 21 — артериальный конус; 22 — жаберные щели; 23 — грудной плавник; 24 — печень; 25 — желудок; 26 — кишка со спиральным клапаном; 27 — яйцевод; 28 — мочеточник; 29 — клоака; 30 — брюшной плавник

У Хрящевых рыб имеется особый отдел сердца — артериальный конус, так же как и само сердце состоящий из поперечнополосатых мышц, расположенный впереди желудочка и снабженный несколькими рядами полулунных клапанов. Он способен к самостоятельным ритмическим сокращениям. У этих рыб кишечник прямой, без петель. Для увеличения всасывательной поверхности и замедления прохождения

пищи в кишечнике, как и у Круглоротых, имеется спиральный клапан. Спиральный клапан представляет собой вырост слизистой оболочки пищеварительного тракта, образующий от 4 до 50 оборотов.

Наружный скелет Хрящевых рыб представлен плакоидной чешуей. Каждая такая чешуя состоит из основной пластинки, на которой поднимается конический или грибовидный зубец, оканчивающийся одним или несколькими остриями. Зубец состоит из более рыхлого дентина, внутри его полость — пульпа, а снаружи он покрыт слоем более плотной эмали. Увеличенные кожные зубы перешли на челюсти и в настоящее время имеются как у хрящевых и многих костных рыб, так и у наземных позвоночных. Видоизмененные кожные зубы образуют плавниковые колючки у рогатых и колючих акул, хвостовые иглы у скатов-хвостоколов, пилообразные зубы на рыле (роstrуме) у акул-пилоносов и рыб-пил. Производной плакоидной является ганоидная чешуя. Плакоидные чешуи и их производные в виде колючек — это, видимо, все, что осталось от панциря, покрывавшего когда-то тело далеких предков хрящевых рыб.

Различие в питании древних акул и химер обусловило в дальнейшем и различия в их анатомическом строении. Так, у акул — гиостилическое приращение челюстей к черепной коробке, то есть через гиоидную дугу, у химер — аутостилия, то есть верхняя челюсть непосредственно прирастает к нижней части черепной коробки. Это необходимо для ее упрочнения, что способствовало раздавливанию моллюсков, ракообразных и других объектов питания с твердым панцирем. У Химер отсутствует желудок, так как соляная кислота желудка и углекислый кальций панциря привели бы к выделению углекислого газа. У Акул желудок есть. Аутостилия химер привела к исчезновению брызгальца (редуцированной жаберной щели между челюстной и гиоидной дугами), обладающего клапаном, для пропускания воды снаружи в глотку. Брызгальце у акул участвует в акте дыхания. В связи с отсутствием брызгальца, у химер создается жаберная крышка кожного происхождения, участвующая у них в акте дыхания. Жаберные лепестки у акул и скатов имеют форму пластин и прикрепляются не к жаберным дугам, а к межжаберным перегородкам по всей своей длине (откуда и название «пластиножаберные» рыбы). Межжаберная перегородка у них выступает наружу, прикрывая последующую жаберную щель и не пропуская воду обратно в глотку. Такое строение жаберного аппарата позволяет им пропускать воду в одном направлении, то есть через брызгальца снаружи в глотку и далее, омывая жабры — наружу.

У Химер (рис. 37), в отличие от Пластиножаберных, отсутствует клоака (анальное и мочеполовое отверстия обособлены), череп соеди-

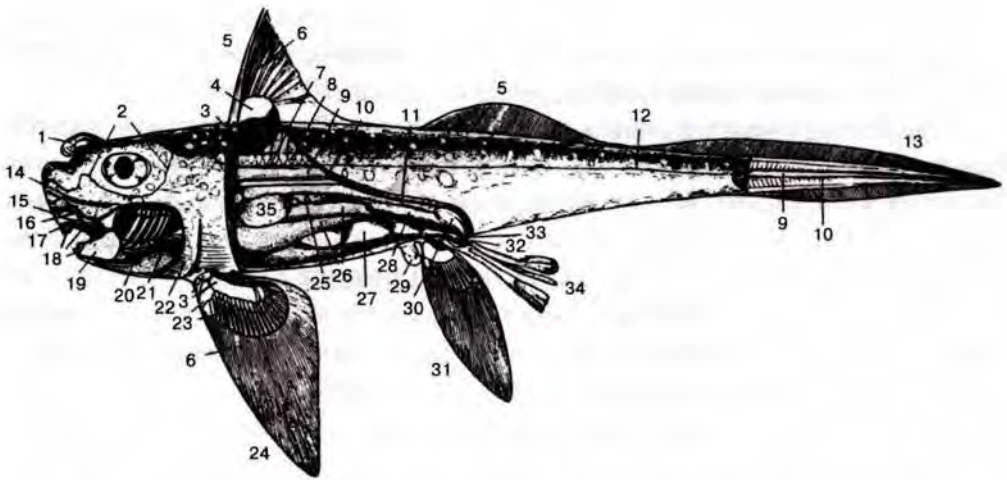


Рис. 37. Схема строения самца химеры: 1 — лобный вырост, характерный для самца; 2 — каналы боковой линии (слизевые каналы) головы; 3 — базальный элемент плавника; 4 — слившиеся радиальные элементы переднего спинного плавника; 5 — спинные плавники; 6 — эластотрихии; 7 — верхняя дуга позвонка; 8 — вставочная пластинка; 9 — хорда; 10 — оболочка хорды; 11 — почка; 12 — желобок боковой линии; 13 — хвостовой плавник; 14 — мелкие дермальные пластинки канала боковой линии; 15 и 17 — бороздки, ведущие в носовую полость и выводящие из нее, прикрытые кожной складкой; 16 — обонятельный мешок; 18 — зубные пластинки; 19 — нижнечелюстной хрящ; 20 — жаберные дуги; 21 — артериальный конус; 22 — жаберная крышка; 23 — радиальные элементы грудного плавника; 24 — грудной плавник; 25 — эпидидимис; 26 — печень; 27 — кишка со спиральным клапаном; 28 — семенной мешок; 29 — передний добавочный копулятивный орган; 30 — семенной пузырек; 31 — брюшной плавник; 32 — анальное отверстие; 33 — мочеполовое отверстие; 34 — птеригоподий; 35 — семенник

няется с позвоночником с помощью затылочных мышечков. Тела позвонков отсутствуют: хорда сохраняется без поsegmentных перетяжек в течение всей жизни и у большинства форм окружена обызвествленными хрящиками, имеющими форму узких незамкнутых колец.

Зубной аппарат Слитночерепных, как и у Двоякодышащих, представлен прочными жевательными пластинками (две пары на верхних челюстях и одна пара — на нижних); нередко эти пластинки снабжены валиками, или гребнями.

У современных представителей Слитночерепных тело с крупной головой и удлинненным хвостовым стеблем, заканчивающимся гетероцеркальным хвостовым плавником или переходящим в хвостовую нить. Они имеют два спинных плавника: первый — с мощной колючкой, второй очень длинный. Тело голое, обильно покрыто слизью. Плакоидные чешуи, покрывающие тело у некоторых вымерших Цельноголовых и характерные для Пластиножаберных, у ныне живущих Химерообраз-

ных сохранились, как правило, лишь на птеригоподиях, служащих для удержания самцами самок, преобразовались в шип переднего плавника и в мелкие кольца, в которые заключено ложе каналов системы боковой линии. У некоторых видов плакоидные чешуи в виде зубчиков сохраняются также на спине.

Оплодотворение у химер внутреннее и осуществляется с помощью птеригоподиев. Яйца, каждое заключенное в роговую капсулу, откладываются непосредственно на грунт или прикрепляются к камням и растениям. В процессе инкубации у зародышей с каждой стороны головы развивается по пучку длинных наружных жаберных нитей. По всей видимости, через эти жабры осуществляется всасывание желтка, большая часть которого находится вне желточного мешка. К моменту выхода зародыша из капсулы наружные жабры исчезают.

Вымершие представители Слитночерепных, составляющие 13 семейств, известны с нижней юры, а современные — с верхнего мелового периода (см. рис. 30). Около 30 ныне живущих морских видов относятся к трем близкородственным семействам, представители которых населяют шельф и склон материковой отмели на глубинах от нескольких метров до 2500 м в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах. Они отсутствуют в Северном Ледовитом океане и в водах Антарктики.

Выход Хрящевых рыб в морские воды был обусловлен появлением у них внутреннего оплодотворения, а также их происхождением от обитателей болот, имеющих в крови мочевину, используемую в дальнейшем для осморегуляции при обитании в морских водах. Освоение морских вод Хрящевыми рыбами шло от побережья, где и возникли представители их основных отрядов, к освоению глубин примитивными формами и остальной части Мирового океана прогрессивной частью данного класса рыб.

Особенности эволюции и распространения примитивных рыб в водах Лавразии и Гондваны

Третье направление эволюционного развития Челюстноротых от Акантодий — это занятие еще слабо освоенных, но очень продуктивных биотопов пресных вод, таких как заболоченные мелководья.

Жизнь в сильно заросших мелководных водоемах требовала развития мускулатуры тела и плавников, а следовательно, и укрепления вну-

тренного и наружного скелета. В этом направлении шла эволюция Костных рыб, от которых произошли наземные позвоночные и все остальные: пресноводные и морские рыбы.

Надкласс Челюстноротых (Gnathostomata) включает восемь классов: Акантодии (Acanthodii), Панцирные рыбы (Placodermi), Хрящевые рыбы (Chondrichthyes) и Костные рыбы (Osteichthyes), объединяемые в ряд Рыб (Pisces), а также Амфибии (Amphibia), Рептилии (Reptilia), Птицы (Aves), Млекопитающие (Mammalia), объединяемые в ряд Четвероногих (Tetrapoda).

Рассмотрим филогенез представителей класса **Костных рыб**. Попад в сильно заросшие заболоченные водоемы, они приобрели специфическое строение. Парные плавники у них образуют в основании мясистую лопасть, что способствует медленному продвижению среди растительности, или имеют вид жгута, играющего роль опоры о грунт. Спинные и анальный плавники сместились к хвосту, часто сливаясь с ним. Такие плавники обеспечивали возможность короткого броска. Жизнь в бедных кислородом водоемах заставила их подниматься к поверхности, где кислорода больше, и заглатывать пузырьки воздуха, как это делают многие современные рыбы в заморных условиях. Проходя по слабо дифференцированному пищеварительному тракту, густо оплетенному для всасывания пищевых веществ кровеносной системой, пузырек воздуха обменивал кислород на углекислый газ. Вырост пищевода специализировался на осуществлении газообмена, превратившись позднее в легкое. Легкое располагалось под пищеводом, откуда при подъеме к поверхности, отработанный воздух из легкого при выдохе мог самопроизвольно выходить наружу. При вдохе воздух в легкое загонялся глотательными движениями с использованием гулярных пластин. При таком расположении легкого центр тяжести у первичнолегочных рыб располагался сравнительно высоко и смещался к хвосту, что требовало утяжеления как рыбы за счет наружного скелета, так и черепной коробки. Низко расположенные, достаточно длинные и далеко отстоящие друг от друга грудные и брюшные плавники использовались не столько для передвижения, сколько для опоры о грунт при неподвижном расположении на дне между двумя вдохами.

Костные рыбы (Osteichthyes) включают два подкласса — Лопастеперых (Sarcopterygii) и Лучеперых (Actinopterygii).

Лопастеперые — это древнейшие рыбы из Костных. Именно от предков (Eusthenopteridae отряда Osteolepiformes) этой группы рыб (см. рис. 13) когда-то развились первые наземные позвоночные — Зем-

новодные или Амфибии. Сегодня мы сталкиваемся с тупиковым направлением этой ветви, теми формами, которые не были использованы эволюцией для формирования наземных животных и как бы остановились на полпути к выходу на берег. Одно из этих направлений — исходно моллюскоеды **Двоякодышащие рыбы** (Dipnoi), второе — хищники **Кистеперые** (Crossopterygii).

Лопастеперые рыбы известны с середины раннего девона (см. рис. 30). В карбоне, однако, они встречаются относительно редко, а к концу палеозоя типичные Кистеперые вымерли полностью. Между тем в середине девона появились представители отряда Целакантообразных (Coelacanthiformes), среди которых, казалось, последние ископаемые остатки были обнаружены в меловых отложениях. Но в 1938 г. у берегов Южной Африки был выловлен экземпляр целаканта, названный латимерией (*Latimeria chalumnae*). Позднее оказалось, что местом современного обитания этих рыб являются большие глубины у побережья Коморских островов в Индийском океане.

В строении современных Лопастеперых рыб имеются характерные архаические признаки: не окостеневающая упругая хорда является основой осевого скелета; тел позвонков нет; опорный тазовый пояс брюшных плавников смещен далеко назад и расположен вблизи клоакального выводного отверстия; в кишечнике имеется спиральный клапан, а в сердце — артериальный конус.

У исходных групп Кистеперых и Двоякодышащих рыб два спинных и анальный плавники были смещены к гетероцеркальному хвосту, что указывает на слабое развитие легкого, не обеспечивавшего должной плавучести рыбы. В дальнейшем эволюционном развитии Двоякодышащих спинные и анальный плавники сливаются с хвостовым в единый непарный плавник. Радиальные лучи парных плавников исчезают, а плавники превращаются в жгуты. Упрощается строение наружного скелета. У Кистеперых рыб с развитием легкого гетероцеркальный хвостовой плавник становится трехлопастным.

У **Целакантообразных** — наиболее поздно возникшей группы Кистеперых рыб, черепная коробка подразделена на две части: рыльную, впереди переднего конца нотохорда, и собственно черепную, или мозговую, опирающуюся на переднюю часть нотохорда. Головной мозг полностью расположен над передней частью нотохорда. Такое своеобразное строение черепа характерно и рипидистиям — другой группе Кистеперых рыб, от которой произошли наземные позвоночные, а также самым ранним амфибиям.

Древние Кистеперые были распространены в пресных и, возможно, морских водах всей планеты, от Шпицбергена и Новой Земли до Южной Африки, Австралии и Антарктики.

Кистеперые — хищники-засадчики. Они имеют мощный трехлопастной хвост, используемый для короткого броска за жертвой. В основании остальных плавников имеется мясистая лопасть. Эти плавники используются для медленного передвижения рыбы. Череп расчленен на передний и задний отделы, которые могут смещаться относительно друг друга в процессе дыхания. Такое строение черепа позволяет дышать, не создавая сильных колебаний воды жаберными крышками и не отпугивая, таким образом, жертву.

Пресноводные Кистеперые вымерли. У поселившихся в море исчезло легкое, преобразовавшись в небольшой мешок, наполненный жиром и соединительной тканью. Исчезли внутренние ноздри. Обонятельные мешки совершенно не такие, как у большинства других Кистеперых, и скорее похожи на обонятельные мешки Многоперов.

Переход Кистеперых из пресных вод к морскому обитанию облегчался за счет наличия в их крови, аналогично Акулам и Химерам, мочевины, благодаря накоплению которой они осуществляют осморегуляцию. В свою очередь, само появление мочевины в крови пресноводных предков Акул, Химер, Двоякодышащих и Кистеперых, видимо, связано с их обитанием в пересыхающих водоемах, где во время пассивного переживания пересыхания водоема они накапливали в своем теле мочевины. Однако, из-за голобластического типа дробления их яиц, к морскому образу жизни смогли приспособиться предки только тех представителей из этих четырех групп, кто перешел к внутреннему оплодотворению и яйцеживорождению, позволившим обеспечить осморегуляцию потомства еще до попадания его в морскую воду. Целакантообразные, как вымершие, так и ныне живущие латимерии, имеют внутреннее оплодотворение и яйцеживорождение.

Большинство признаков, присущих латимериям, сложилось уже к позднему девону. Если верхнедевонские целаканты известны как из пресных, так и морских водоемов, то мезозойские, хотя и не исключительно, — из морских. В позднем палеозое и мезозое эта группа была распространена по всему земному шару.

Итак, Акулы, Химеры, Кистеперые приспособились к морским водам; икромечущие Двоякодышащие — остались в пресных.

К Кистеперым относится знаменитая латимерия, или целакант. Она распространена в водах Коморских островов, находящихся в северной части Мозамбикского пролива, между Мадагаскаром и Африкой.

Целаканты живут на крутых склонах у берегов двух вулканических островов Анжуан и Гранд-Комор на глубине свыше ста метров. Второе место обитания этого вида латимерии недавно было обнаружено в водах Индонезии в десяти тысячах километров от Коморских островов севернее острова Борнео в море Сулу (рис. 38).

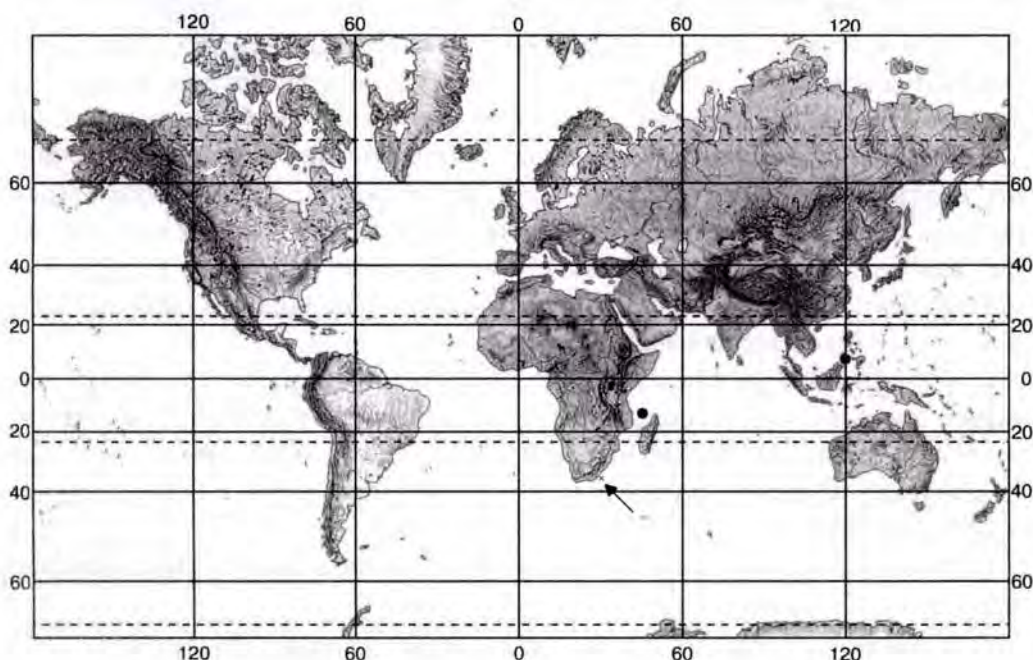


Рис. 38. Распространение современных кистеперых: стрелкой отмечена поймка первого экземпляра

Такое распространение латимерии, видимо, не случайно. Именно в этом районе, во времена единого материка Пангея, происходило начало раскола и отделения Индии от будущей Африки, а также образование срединно-океанического хребта с мощной подводной вулканической деятельностью и проникновение морских вод в глубь Гондваны. Собственно, и сейчас малоподвижная, с трудом плавающая, но хищная латимерия использует для охоты полости в скалах, образовавшиеся в процессе подводной вулканической деятельности. В свою очередь, при дрейфе Индийской плиты эти рыбы переместились к островам Юго-Восточной Азии.

У латимерии тело толстое, с мощным сжатым с боков хвостом, заканчивающимся совершенно своеобразно типично целакантовым трехраздельным хвостовым плавником с выступающей маленькой конечной лопастью. Чешуя крупная космоидная, состоящая из верхнего эмалепо-

добного вещества, с зубчиками и порами, под которым располагается губчато-костный слой, далее костно-губчатый слой и, наконец, нижний слой из плотных костных пластин. Основания непарных и парных плавников имеют вид мясистых, покрытых чешуей лопастей, только передний спинной плавник не имеет такой лопасти. Между основаниями брюшных плавников открывается клоакальное отверстие.

У латимерии нет позвонков. Ось скелета образована толстым упругим нотохордом, состоящим из прочного цилиндрического чехла, содержащего полужидкое вещество. Спинной мозг заключен в перепончатый канал, стенки которого укреплены частично хрящевыми, частично костными дугами. Каждая дуга завершается сверху невральным шипом, состоящим из тонкого костного цилиндра и хрящевого стержня. Так как хрящ не сохраняется в ископаемых остатках, невральные шипы в них выглядят полыми, благодаря чему целаканты (полошипые) и получили свое название.

Крупное легкое у ископаемых целакантов сократилось у ныне живущей латимерии до небольшой трубки длиной 5–8 см, которая простирается до конца брюшной полости в виде тяжа, окруженного толстым слоем жира. Сердце у латимерии устроено очень примитивно — в виде изогнутой трубки.

Двоякодышащие (*Dipnoi*) появились в девонском периоде, процветали до триаса, после чего группа стала угасать.

К ныне живущим Двоякодышащим относятся шесть видов рыб: рогозуб (*Neoceratodus forsteri*) из Австралии, лепидосирен или чешуйчатник (*Lepidosiren paradoxa*) из Южной Америки и четыре вида протоптеров (*Protopterus*) из Африки. Такое современное распространение Двоякодышащих указывает на широкое их распространение на Гондване, однако ранее они обитали и в Лавразии.

По данным палеонтологии, подобно Кистеперым, древние Двоякодышащие также были широко распространены: от Северной Америки, Гренландии и Европы, а также Китая до Африки, Южной Америки и Австралии.

У Двоякодышащих есть и жабры, прикрытые жаберной крышкой, и легкое (рис. 39). В связи с частичным переходом к легочному дыханию задненоздревые отверстия этих рыб открываются в ротовую полость, образуя внутренние ноздри — хоаны, что позволяет им осуществлять дыхание атмосферным воздухом, поднявшись к поверхности, при закрытом рте.

Сердце у Двоякодышащих двухкамерное. В нем имеется артериальный конус, а предсердие и желудочек поделены неполной перегород-

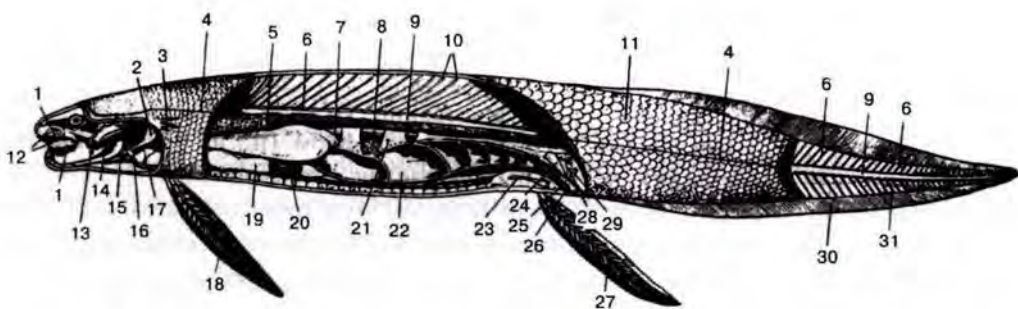


Рис. 39. Схема строения двоякодышашей рыбы: 1 — зубные пластинки; 2 — жаберная крышка; 3 — наружные жабры (обычно имеются только у мальков); 4 — боковая линия; 5 — легкое; 6 — верхняя дуга позвонка; 7 — почка; 8 — яичник; 9 — хорда; 10 — миосепты; 11 — чешуя; 12 — наружное и внутреннее отверстия ноздри; 13 — нижняя челюсть; 14 — цератогиале; 15 — жаберные дуги; 16 — артериальный конус; 17 — околосердечная сумка; 18 — грудной плавник; 19 — печень; 20 — желчный пузырь; 21 — дорсальная брыжейка; 22 — спиральный клапан; 23 — тазовый пояс; 24 — ректальная железа; 25 — клоака; 26 — брюшная пора; 27 — брюшной плавник; 28 — половой проток; 29 — мочеточник; 30 — хвостовой плавник; 31 — гемальная дуга (из Deap)

кой, причем левая часть сердца, как и у наземных позвоночных, имеет более мощные мышцы.

У Двоякодышаших, как и у наземных позвоночных, два круга кровообращения, из которых малый круг — легочный. Артериальная кровь из легкого по легочным венам впадает в левое предсердие и, за счет более мощного выброса, преимущественно поступает в две передние пары приносящих жаберных артерий, где дополнительно насыщается кислородом за счет жабр (если кислород в воде есть). Далее она направляется в голову и спинную аорту. Возвращаясь венозной, кровь впадает в правое предсердие и далее, хотя частично и смешиваясь с артериальной, в правую часть желудочка. Он имеет менее развитые мышцы, благодаря чему более венозная кровь, да еще и за счет подпора крови, выброшенной из левого желудочка, устремляется в задние две пары приносящих жаберных артерий, также частично донасыщаясь жабрами кислородом (если кислород в воде есть). Из четвертой пары приносящих жаберных артерий кровь поступает в легкие, где (особенно при дефиците кислорода в воде) насыщается атмосферным кислородом.

Это достаточно примитивный вариант строения кровеносной системы, где за счет неполной перегородки в сердце кровь смешивается, хотя преимущественно артериальная кровь поступает в большой круг кровообращения, а преимущественно венозная — в легкое. За счет неполного насыщения кислородом крови Двоякодышашие рыбы ведут сравнительно малоподвижный образ жизни. Однако в эволюционном

плане это было необычайно важное достижение, позволившее приспособиться к дефициту кислорода в болотной воде, используя одновременно и легкое, которое в начале их эволюционного пути было необычайно мало, и жабры, что позволило постепенно внедриться в экосистему болот. Такое строение кровеносной системы Лопастеперых позволило им легко избавиться от легкого при переходе от пресноводного обитания к полуглубоководному морскому, как это произошло у латимерии, или перейти к чисто легочному дыханию, как это произошло при выходе на сушу земноводных. Дальнейшее развитие наземных позвоночных по пути прогрессивного развития и повышения энергообеспечения, в значительной степени определялось совершенствованием строения сердца и перехода его от двухкамерного через трехкамерное к четырехкамерному, что привело к полному разделению артериальной и венозной систем, а следовательно, и повышению содержания кислорода в крови.

Осевой скелет Двоякодышащих рыб во многом сохраняет примитивные особенности: тела позвонков отсутствуют, хрящевые основания верхних и нижних дуг сидят непосредственно на хорде, хорошо сохраняющейся в течение всей жизни. Черепная коробка (нейрокраниум) в основном хрящевая, но, в отличие от Хрящевых рыб, боковые затылочные хрящи окостеневают. Имеется большое количество своеобразных покровных костей черепа кожного происхождения, появление которых, видимо, связано с необходимостью утяжеления передней части тела по мере увеличения размеров легкого. В связи с питанием моллюсками, нёбно-квадратный хрящ срастается с основанием черепа (аутостилия). На сошнике, крылонёбных костях и нижних челюстях сидят костные жевательные зубные пластинки, образующиеся от слияния многочисленных мелких зубов и весьма сходные с пластинками Слитночерепных (4 пластинки на верхней челюсти и 2 на нижней).

Скелет парных плавников состоит из базальной длинной хрящевой членистой центральной оси, к которой у рогозубов в два ряда крепятся боковые членистые хрящевые радиалии, а к ним — тонкие кожные лучи — лепидотрихии. У других современных двоякодышащих радиалии и лепидотрихии значительно или полностью редуцированы. Внутренний скелет плавников соединяется с поясом конечностей лишь одним базальным члеником центральной оси и в этом отношении до известной степени сходен с конечностью наземных позвоночных.

Кишечник у Двоякодышащих снабжен спиральным клапаном. Мочеполовая система и кишечник, как у акул и амфибий, выходят в клоаку.

Чешуя у древних форм Двоякодышащих, как и у Кистеперых, была космоидного типа. Так, у *Uranolophus* ромбические чешуи несли пе-

редний дорсальный отросток, обеспечивавший сочленение с соседней, налегающей сверху чешуей, подобно наружному скелету Ганоидных рыб. У современных Двоякодышащих верхний эмалевый слой и дентин утратились.

Современные Двоякодышащие составляют отряд **Рогозубообразных** (Ceratodiformes) с двумя подотрядами: **Однолегочниковидные** (Ceratodoidei) и **Двулегочниковидные** (Lepidosirenoidei).

До настоящего времени вопрос о первичности и вторичности легкого и плавательного пузыря, а также однолегочности и двулегочности остается открытым.

На наш взгляд, легкое, как вырост пищевода, представляло собой исходно непарный мешок, располагавшийся ниже пищеварительной системы, и сообщавшийся с пищеводом снизу. Такое его расположение приводило к смещению центра тяжести рыб вверх и в сторону головы и вызывало эффект переворачивания. Для компенсации этого эффекта было необходимо утяжеление всего тела за счет развития наружного скелета, особенно в области головы за счет покровных костей, и увеличение длины низкосидящих парных плавников, выполнявших в этом случае опорную функцию. Однако все это приводило к сокращению подвижности рыб, когда плавание скорее замещалось ползанием. Увеличение объема легкого привело к раздвоению его задней части, смещению его задних концов вверх, что способствовало понижению центра тяжести. Такой процесс, видимо, и привел к парности легкого, обнаруживаемого у двулегочных двоякодышащих и у всех наземных позвоночных. Редукция части наружного скелета привела к большей подъемной силе, способствуя плаванию, а образование из парного легкого непарного плавательного пузыря, располагавшегося над пищеварительной системой, к необходимости балансирования за счет укорочения парных плавников и увеличения их площади, что привело к возникновению Лучеперых рыб (Actinopterygii).

Подотряд Однолегочниковидные, видимо, является исходным в составе отряда Рогозубообразных. Ископаемые остатки вымерших родов находят на всех континентах, что указывает на вспышку их видообразования в период существования единого материка Пангея. Единственным представителем семейства Рогозубовых, уцелевшим до наших дней, является рогозуб (*Neoceratodus forsteri*), обитающий на северо-востоке Австралии — в Квинсленде, населяя бассейны рек Бернетт и Мэри (рис. 40). Причиной сохранения рогозуба в близком к первозданному для данного отряда состоянии являлось раннее отделение Австралии

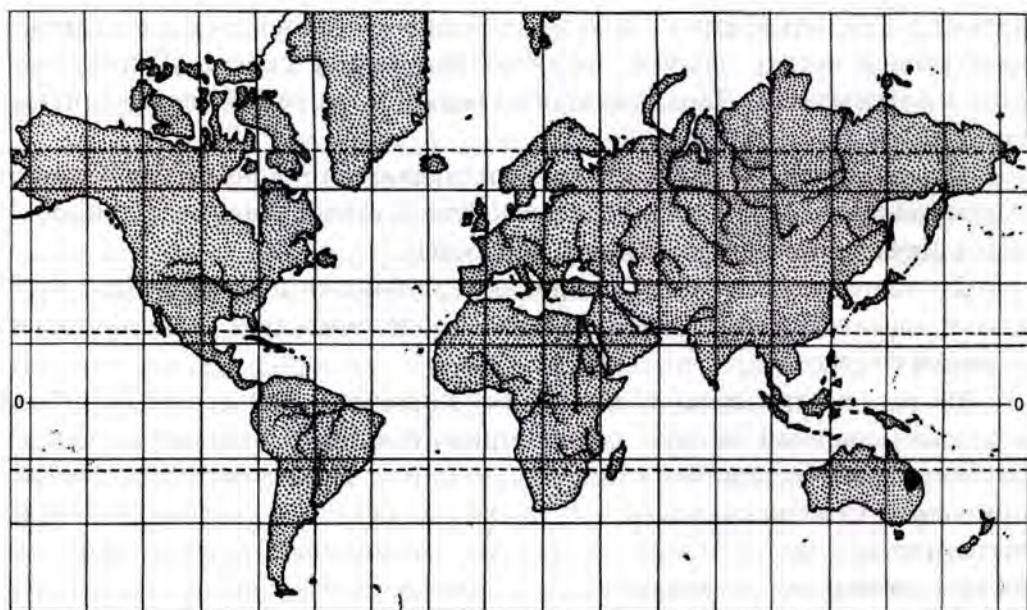


Рис. 40. Распространение Однолеточниковидных

с Антарктидой от Гондваны (см. рис. 4) и сравнительно небольшой по площади биотоп, что характерно для сохранения эндемичных форм.

Рогозуб — крупная рыба, достигающая в длину 175 см и массы свыше 10 кг. Его массивное тело сжато с боков и покрыто очень крупной чешуей, а мясистые парные плавники сохраняют в своем строении радиалии и лепидотрихии. Он живет в реках с медленным течением и сильно заросших водной растительностью и не способен, в отличие от африканских и южноамериканских двоякодышащих, впасть в спячку, зарывшись в грунт, при пересыхании водоема. Икринки у него довольно крупные (6,5–7 мм) и заключены в студенистую оболочку, что делает их похожими на лягушачью. У личинок рогозуба совершенно отсутствуют наружные жабры и цементирующий орган.

В подотряде Двулеточниковидных два семейства: Протоптеровые (Protopteridae) и Чешуйчатниковые (Lepidosirenidae) (рис. 41).

Современные Протоптеровые включают четыре вида рода Протоптерус (*Protopterus*), обитающих в болотистых водах Африки. Для климата тропической Африки характерна резкая смена дождливого и засушливого сезонов. Дождливый сезон начинается в мае — июле и длится два-три месяца, а всю остальную часть года составляет засушливый период.

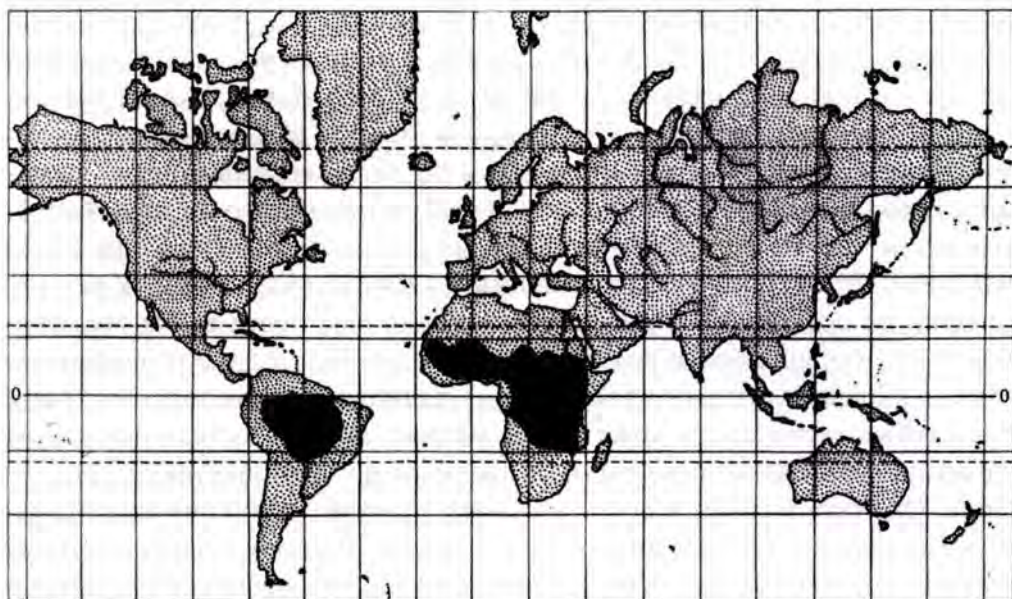


Рис. 41. Распространение Двулегочниковидных

Строение протоптеров отличается от чешуйчатников редукцией ряда структур. У протоптеров тело более удлиненное и, вплоть до брюшных плавников, округло в поперечном сечении. Тело и отчасти голова покрыты мелкой, глубоко спрятанной в кожу циклоидной чешуей. Их гибкие парные плавники имеют жгутовидную форму за счет сильной редукции радиалий (имеются их небольшие остатки) и лепидотрихий.

Во время засухи протоптеры впадают в спячку, закапываясь в грунт и окружая себя коконом. В этот период они переходят исключительно на дыхание атмосферным воздухом. Во время спячки протоптеры расходуют не жировые запасы, а белки своих собственных мышечных тканей, накапливая азотистые продукты метаболизма в своем теле в виде мочевины.

Спустя месяц-полтора после начала сезона дождей начинается нерестовый период протоптеров. В это время они строят вблизи берега подковообразной формы гнездо с двумя входами. Икру выметывают непосредственно на глинистое дно гнезда. Выклюнувшиеся личинки с помощью цементирующей железы прикрепляются к стенкам норы. Наличие четырех пар наружных жабр позволяет им обходиться без воздушного дыхания.

Единственным представителем Чешуйчатниковых, доживших до наших дней, является обитатель пресных вод центральной части Юж-

ной Америки — чешуйчатник, или лепидосирен (*Lepidosiren paradoxa*). Его ареал охватывает почти весь бассейн Амазонки и северных притоков реки Параны. У чешуйчатника, как и у протоптеров, парное легкое. У них произошла редукция одной пары жаберных дужек. Так, у протоптеров имеется по шесть жаберных дуг и по пять жаберных щелей с каждой стороны тела, в то время как у чешуйчатника всего по пять жаберных дуг и по четыре жаберные щели, то есть они являются еще более уклонившейся группой по отношению к Однолегочниковым. У чешуйчатника по сравнению с протоптерами тело еще более вытянуто, парные плавники еще более редуцированы (в них полностью исчезают боковые хрящевые опорные элементы — радиалии) и укорочены, чешуя еще глубже запрятана в кожу и еще мельче. Во всех остальных чертах строения и образа жизни чешуйчатник мало чем отличается от протоптеров. Он тоже впадает в спячку во время засухи, строя для этого гнездо и располагаясь в нем аналогично первым. Во время нереста строит гнездо, но в него затаскивает растительность, на которую и выметывается икра. Как и у протоптеров, охрану гнезда и потомства берет на себя самец. Однако, в отличие от протоптеров, у самца чешуйчатника на брюшных плавниках развиваются многочисленные ветвящиеся выросты длиной 5–8 см, пронизанные многочисленными кровеносными сосудами. Функциональное значение таких образований еще не совсем ясно. По одной версии, через них из крови выделяется кислород и создаются более благоприятные условия для дыхания икры и личинок. По другой версии, эти выросты являются дополнительным органом потребления кислорода из воды, поскольку самец, охраняя гнездо, не выходит из него и лишен доступа к атмосферному кислороду.

Личинки чешуйчатника, так же как и у протоптеров, имеют цементирующий орган и наружные жабры.

После раскола Пангеи на Лавразию и Гондвану, существенно изменился климат Лавразии. Общее похолодание и замена биотопов болот на реки в Лавразии привели к вымиранию большей части как Двоякодышащих, так и Кистеперых. Уцелевшие виды перешли к обитанию в речные условия, дав подкласс Лучеперых (*Actinopterygii*).

Центром распространения древних **Лучеперых**, видимо, являлась западная часть Лавразии, соответствующая современной Северной Америке и Европе. При смещении в Северном полушарии воздушных масс с запада на восток, именно на западе Лавразии преобладали осадки, питая реки. Дальнейшее распространение первичных Лучеперых шло с за-

пада на восток, вдоль побережья моря Тетис, минуя водоразделы, через предустьевые участки рек или опресненные реками участки моря.

Строение скелета парных плавников у Лучеперых существенно отличается от такового у Лопастеперых. Наружная часть плавника у них не имеет мясистой лопасти, покрытой чешуей, а внутренний скелет наружной части плавника крепится к плечевому поясу не за счет одной базалии, к которой последовательно прикреплены остальные базалии, а веером, причем к противоположному концу каждой базалии крепятся радиалии, а к ним — плавниковые лучи. Такое веерообразное расположение скелетных элементов в парных плавниках лишает их возможности к вращательным движениям, но резко укрепляет их и позволяет использовать в качестве несущей плоскости и как балансиры.

Подкласс Лучеперых (*Actinopterygii*) включает 16 надотрядов. При этом представители древних четырех надотрядов имели ганоидную чешую и объединяются в инфракласс **Ганоидных рыб** (*Ganoidei*). Члены эволюционно более молодых надотрядов имеют костную чешую, благодаря чему они обычно лишены жесткого наружного панциря, имеют большую маневренность. Их объединяют в инфракласс **Костистых рыб** (*Teleostei*). Филогенетические взаимоотношения надотрядов в пределах подкласса Лучеперых приведены на рис. 42.

Наиболее древние Лучеперые — **Палеониски** (*Palaeoniscomorpha*) использовали плавучесть наполненного воздухом легкого, располагавше-



Рис. 42. Филогенетические взаимоотношения надотрядов подкласса Лучеперых рыб

гося на брюшной стороне, для поддержания тела в толще воды с минимальными затратами энергии. Это весьма крупный надотряд, в состав которого входит 11 отрядов. Столь высокое разнообразие в пределах

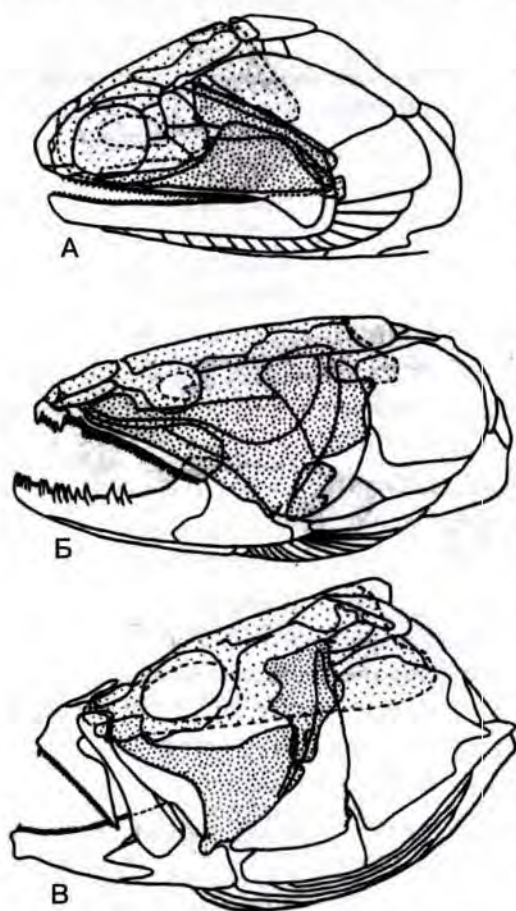


Рис. 43. Схемы строения черепа различных лучеперых (вид сбоку): *A* — палеониск *Pteronisculus*; *B* — костный ганоид — ильная рыба (*Amia*); *V* — высокоразвитая костистая рыба *Eriperhelus*.

Штриховыми линиями очерчены кости крыши черепа; мозговая коробка покрыта редкими точками; подвесок и небная кость густо покрыты точками. Обратите внимание на то, что подвесок сохраняет дорсальное положение при задней части мозговой коробки, но его вентральный конец смещается вперед по мере укорочения челюсти. Обратите также внимание на освобождение элементов черепа на переднем его конце (по Schaeffer, Rosen)

надотряда Палеонисков, видимо, связано с освоением этими рыбами различных новых экологических ниш, в которых они имели значительное преимущество по сравнению с их предшественниками, поскольку затрачивали меньше энергии на поддержание своего тела в толще воды. У Палеонисков есть брызгальце. Наиболее древние Палеониски имели примитивные по строению челюсти, у некоторых (*Cheirolepis*) наиболее древних представителей в основании грудного плавника имелась мясистая лопасть, что сближало их с Кистеперыми. Легкое не полностью выполняло гидростатическую функцию, о чем свидетельствует гетероцеркальный хвост, верхняя лопасть которого покрыта ганоидной чешуей. У примитивных форм череп подразделен поперечным сочленением, как у Кистеперых, хотя это сочленение сдвинуто далеко назад и, вероятно, никогда не было подвижным (рис. 43). Тела позвонков отсутствовали или были зачаточны. Число базальных элементов в непарных плавниках обычно меньше, чем число плавниковых лучей. В эволюции этой группы гулярные пластинки нижней части головы постепенно заменяются бранхиостегальными лучами жаберной крышки.

Впервые представители этой группы появляются в нижнедевонских отложениях (см. рис. 30). Они были широко распространены в мезозойское время, населяя не только Северную Америку, Гренландию, Шпицберген и Европу, но и распространились в Южном полушарии вдоль побережья моря Тетис до Мадагаскара и Австралии. Начиная с карбона, Палеониски доминировали над всеми рыбами. В нижнем мелу эта групп рыб вымерла.

От Палеонисков прямо или косвенно берут свое начало представители остальных надотрядов рыб, основное эволюционное развитие которых шло в сторону улучшения гидродинамических качеств.

От Палеонисков берет свое начало надотряд **Многоперов** (*Polypetogompha*), с одним семейством — Многоперовые. Получив от Палеонисков большую подвижность, они вновь попытались занять нишу Двоякодышащих в болотах. Тело их покрыто плотным панцирем из ганоидной чешуи. Следовательно, единственный способ увеличения их гибкости, а соответственно, и подвижности — это удлинение тела. Удлинение тела привело к расчленению спинного плавника на ряд плавничков, откуда и название — многоперы. Благодаря этому у Многоперов в спинном плавнике (как и у Костистых рыб) число поддерживающих элементов соответствует плавниковым лучам, хотя в анальном плавнике такого соответствия нет и число базальных элементов меньше числа плавниковых лучей. В предельном варианте, как у каламоихтиса, удлинение тела сопровождается редукцией брюшных плавников.

Хвостовой плавник Многоперов (внешне почти симметричный, однако фактически неравнолопастной) гетероцеркального строения. Основания грудных плавников имеют мясистую лопасть, а брюшные плавники располагаются далеко за грудными. У этих рыб плечевой и тазовый пояса, а также осевой скелет окостеневают. Хрящевой череп (хондрокраниум) Многоперов сверху покрыт многочисленными костями кожного происхождения.

Многоперы имеют плавательный пузырь, выполняющий дыхательную функцию. Он представлен в виде двух длинных мешков, лежащих под пищеварительным трактом. Правый мешок этих рыб простирается на всю длину брюшной полости и открывается в глотку снизу, как у Двоякодышащих. Более короткий левый мешок представляет собой вырост правого мешка и с глоткой собственным протоком не соединяется. В сердце есть артериальный конус, в кишечнике — спиральный клапан. Тела позвонков двояковогнутые — амфицельные, жаберная крышка состоит из трех элементов (нет межкрышечной кости). Как и у Хрящевых Ганоидов, у Многоперов имеется брызгальце, снабженное клапаном, и

оперкулярная жабра. Лучей жаберной перепонки, свойственных костистым рыбам, нет, вместо них имеется пара крупных горловых гулярных пластинок.

Личинки Многоперов, как и Двоякодышащих, имеют крупные наружные жабры, по одной с каждой стороны, сидящие над обычными жабрами, которые прикрепляются к гиоидной дуге и исчезают через несколько недель после вылупления.

В процессе эволюции эти рыбы из Лавразии проникли в Гондвану, где и обитают в болотистых водоемах Африки (рис. 44) до настоящего времени.

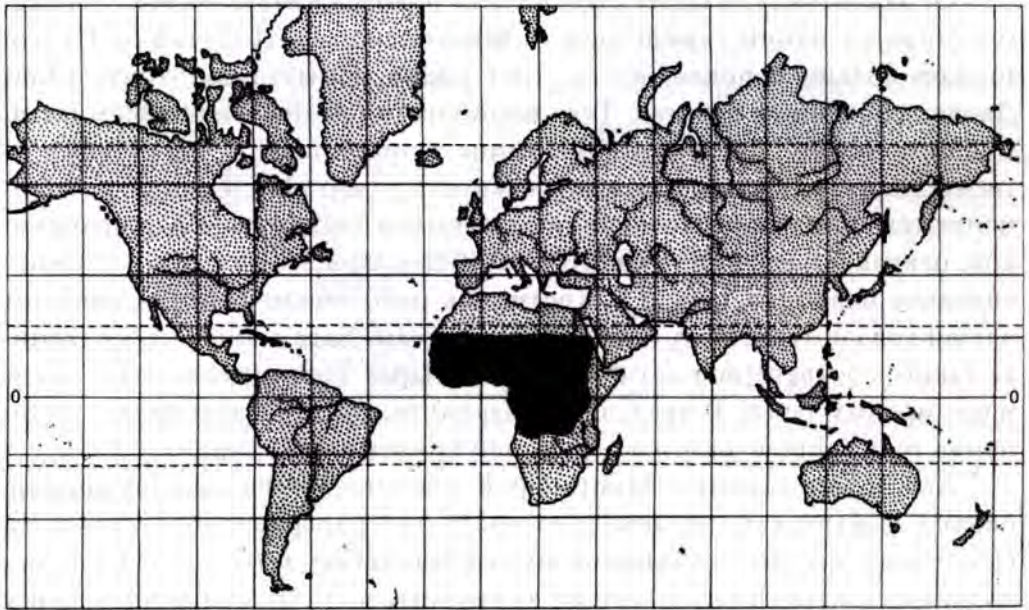


Рис. 44. Распространение Многоперов

Второй путь от Палеонисков — Хрящевые Ганоиды (*Chondrosteomorpha*), которые в процессе эволюции предприняли попытку освоить реки. Их ископаемые остатки известны с нижнеюрского времени. Хрящевые Ганоиды представлены одним отрядом Осетрообразных (*Acipenseriformes*) с тремя семействами, из которых два ныне живущие: Осетровые (*Acipenseridae*) и Веслоносые (*Polyodontidae*). Осетрообразные сохранили ряд примитивных признаков в своем строении. Как и у Лопастеперых рыб, у осетрообразных основой осевого скелета является упругая неокостеневающая хорда, тел позвонков нет, имеется спиральный клапан в кишечнике, в сердце — артериальный

конус. Как у хрящевых акул и скатов, выводное отверстие кишечника находится вблизи брюшных плавников. У Осетрообразных сохраняется брызгальце — специальное отверстие у верхнего края жаберной крышки. Брызгальце представляет собой редуцированную жаберную щель между челюстной и гиоидной дугами. Оно снабжено клапаном, позволяющим пропускать воду только с внешней среды в глотку. Далее из глотки вода, омывая жабры, выходит вновь наружу и не может вернуться благодаря жаберной крышке. На теле располагается пять продольных рядов костных пластинок — жучек, реже тело голое (у веслоносов). Хвостовой плавник гетероцеркальный, с хорошо развитой верхней лопастью. Ганоидная чешуя сохраняется у Осетрообразных для увеличения жесткости только на верхней лопасти хвоста. В спинном и анальном плавниках, как и у всех древних рыб, число базальных элементов меньше, чем плавниковых лучей.

Хрящевые Ганоиды, видимо из-за недостаточной плавучести, которой их обеспечивал плавательный пузырь, пошли по пути облегчения наружного и внутреннего скелета, увеличения несущей плоскости за счет грудных плавников и увеличения длины рыла в виде рострума. Рост рострума используется как дополнительная несущая плоскость для поддержания во время движения наиболее тяжелой части тела — головы. Рост рострума привел к образованию нижнего рта и бентосному питанию, что в условиях речного обитания вело к редукции плавательного пузыря и дальнейшему увеличению рострума. По величине рострума крайним вариантом семейства Осетровых являются лжелопатносы, утратившие плавательный пузырь.

В отличие от Осетровых, представители семейства Веслоносов, ведущих пелагический образ жизни (рис. 45), имеют как мощный рострум в виде весла, так и ячеистый плавательный пузырь, утративший, однако, дыхательную функцию.

Хрящевые Ганоиды возникли в речной системе Лавразии, где и сохранились до наших дней. Осетрообразные сейчас обитают в пресных водах только Северного полушария (рис. 46). Исходным местом возникновения этих рыб, как, видимо, и всех Ганоидных, являлась западная часть Лавразии, соответствующая современной Северной Америке и Европе. Дальнейшее их распространение шло в восточном направлении вдоль побережья моря Тетис. Подсоединение Индийской плиты к Лавразии, приведшее к поднятию Тибетского нагорья, разделило пресноводный сток Лавразии, ранее поступавший в море Тетис, на два направления: в Сарматское море и в Тихий океан, разорвав ареалы ряда родов Осетрообразных. Так, в Черноморско-Каспийском регионе оста-

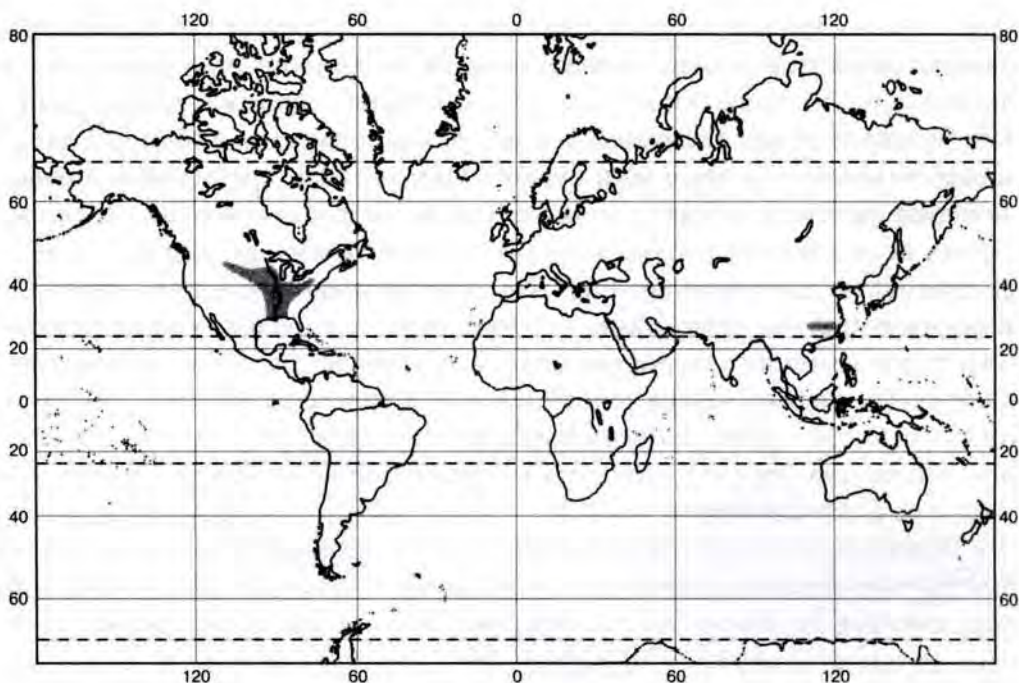


Рис. 45. Распространение Веслоносов

лась белуга, в то время как калуга — обитатель Амура. Веслоносы сохранились в Северной Америке и Китае. Смещение Лавразии, в соответствии с центробежными силами к экватору, привело к ее сближению с Африкой, закрытию западной части моря Тетис, опреснению Сарматского моря и образованию проходных форм осетровых. Раскрытие Атлантического и Ледовитого океанов привело к разрыву ареалов не только осетровых, но и, в частности, лопатоносов. Одновременно с этим изменилась направленность речного стока Азии. Реки Сибири устремились в Ледовитый океан, окончательно разорвав ареалы не только восточных и западных осетровых, но и ряда карповых рыб. Наиболее позднее расселение осетровых — это распространение сибирского осетра в реки Зауралья.

Третье направление эволюции от Палеонисков — через **Костных Ганоидов** (*Holosteomorpha*) в сторону Костистых рыб, то есть эволюционное развитие у рыб гидростатической функции плавательного пузыря, увеличение маневренности и подвижности. Ячеистый плавательный пузырь представителей надотряда *Holosteomorpha* соединен протоком с верхней стенкой глотки и функционирует как легкое, позволяя им жить как в чистой воде, так и в воде, лишенной кислорода.

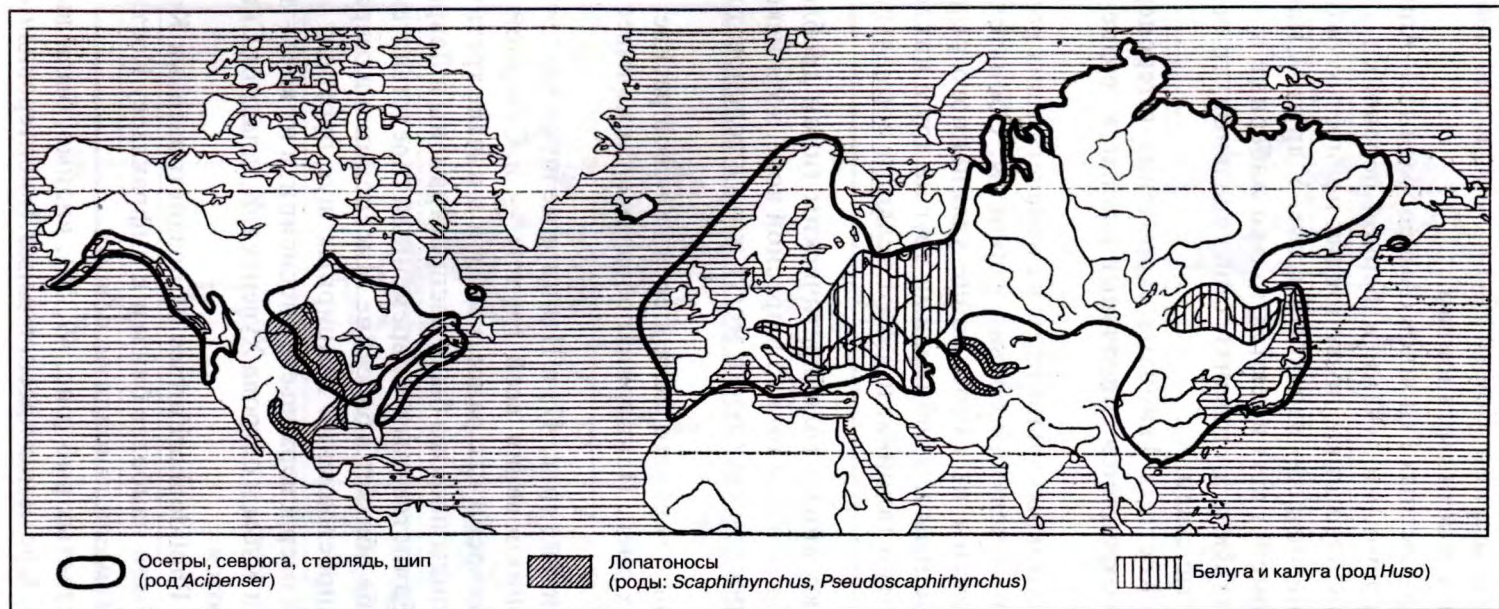


Рис. 46. Распространение Осетровых рыб

В середине мезозоя роль доминирующей группы среди рыб перешла от Хрящевых ганоидов к Костным ганоидам.

У одних представителей Костных Ганоидов (Амиеобразные — *Amiiformes*), наряду с многочисленными лучами жаберной перепонки, сохраняется горловая гулярная пластинка, позвоночник полностью окостеневает, а позвонки амфицельные — двояковогнутые. У других (Панцирникообразные — *Lepisosteiformes*) имеются только жаберные лучи, гулярные пластинки отсутствуют, а позвонки опистоцельные, то есть выпуклые спереди и вогнутые сзади.

Хвостовой плавник у Костных Ганоидов укороченно-гетероцеркальный. В их кишечнике сохраняется спиральный клапан, в сердце — артериальный конус.

У Панцирных щук тело покрыто панцирем из неналегающих ромбических ганоидных чешуй, а челюсти сильно удлинены. Обонятельные мешки у них расположены на самом конце удлиненного рыла. Амиеобразные покрыты мощными, налегающими друг на друга циклоидными чешуями, лишенными ганоина, и имеют челюсти нормального строения.

Костные ганоиды имеют яйца с голобластическим типом дробления и, следовательно, размножаются только в пресной воде, хотя некоторые представители во взрослом состоянии могут жить в солоноватой и даже морской воде.

Амиеобразные известны с верхнего мела, пережили свой расцвет в мезозое и дожили до наших дней. Панцирникообразные также известны с мелового периода.

В настоящее время Амиевые (рис. 47) и Панцирные щуки (рис. 48) сохранились в центре возникновения всей группы — в Северной и Центральной Америке, в то время как ранее в мелу и в начале третичного периода Костные Ганоиды широко были распространены в Лавразии, Африке и Индии. Единственный современный представитель Амиевых рыб — ильная рыба обитает в бассейне Миссисипи и в озерах Гурон и Эри. Граница распространения панцирных щук проходит на севере до Квебека, Великих озер и верховьев Миссисипи, а на юге — до Коста-Рики, Юго-Западной Кубы и острова Хувентуд. К западу от Скалистых гор они не встречаются.

Представители отряда *Pholidophoriformes* из поздне триасовых Костных Ганоидов, видимо, были наиболее близки к инфраклассу Костистых рыб (*Teleostei*), хотя и имели ганоидную чешую.

Исходной формой **Костистых рыб** (рис. 49, 50), видимо, были вымершие *Palaeoclupreomorpha*. Среди них пресноводные Ликоптеровидные

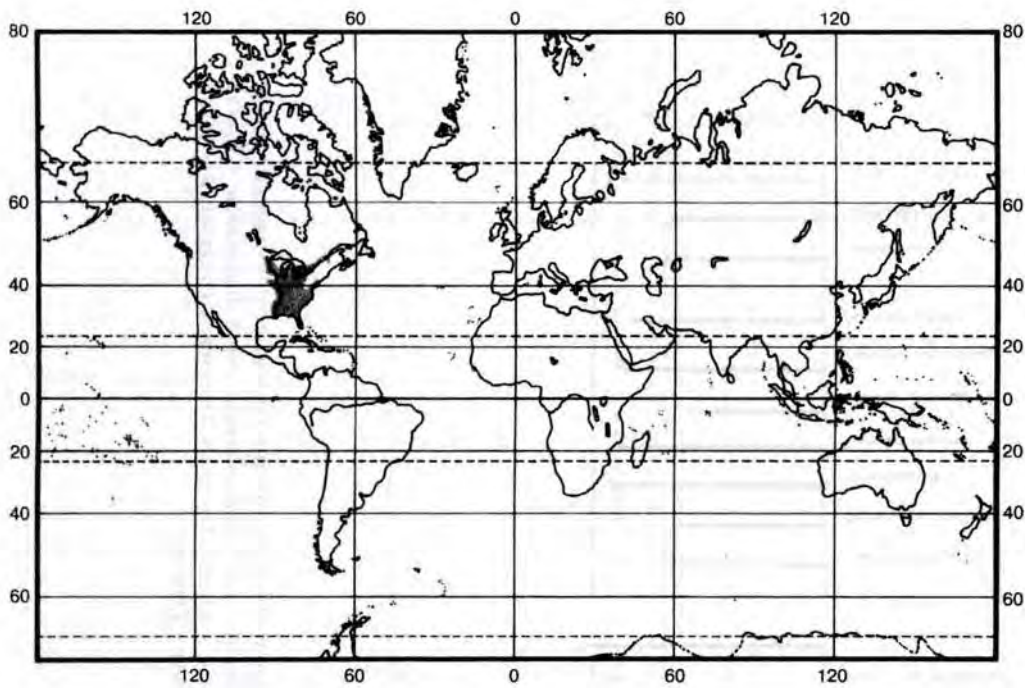


Рис. 47. Распространение Амиевых

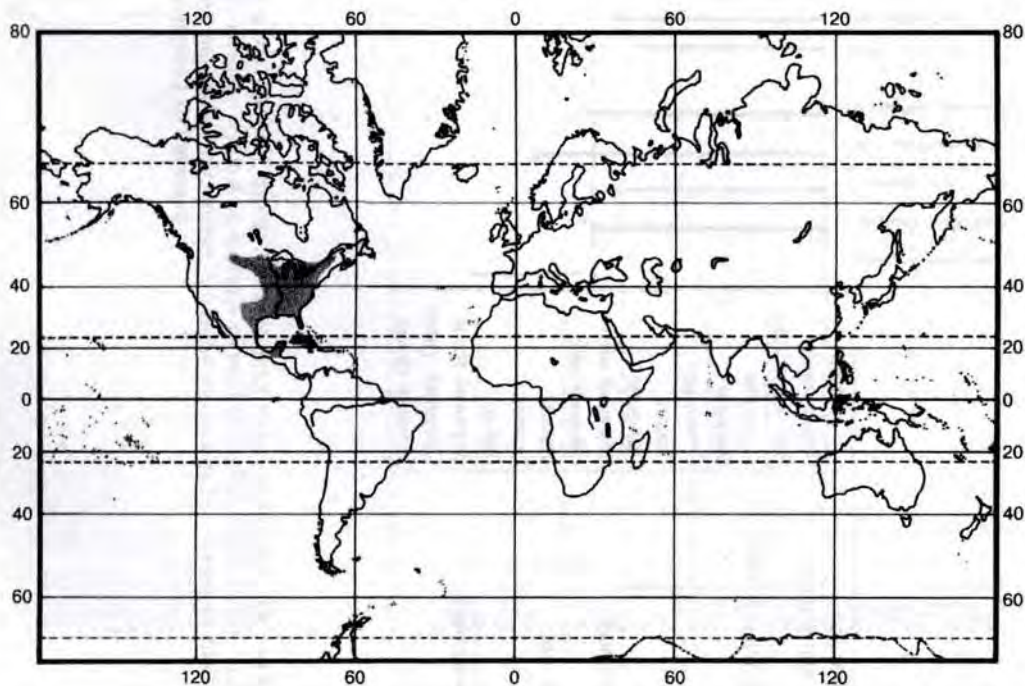


Рис. 48. Распространение Панцирных зук

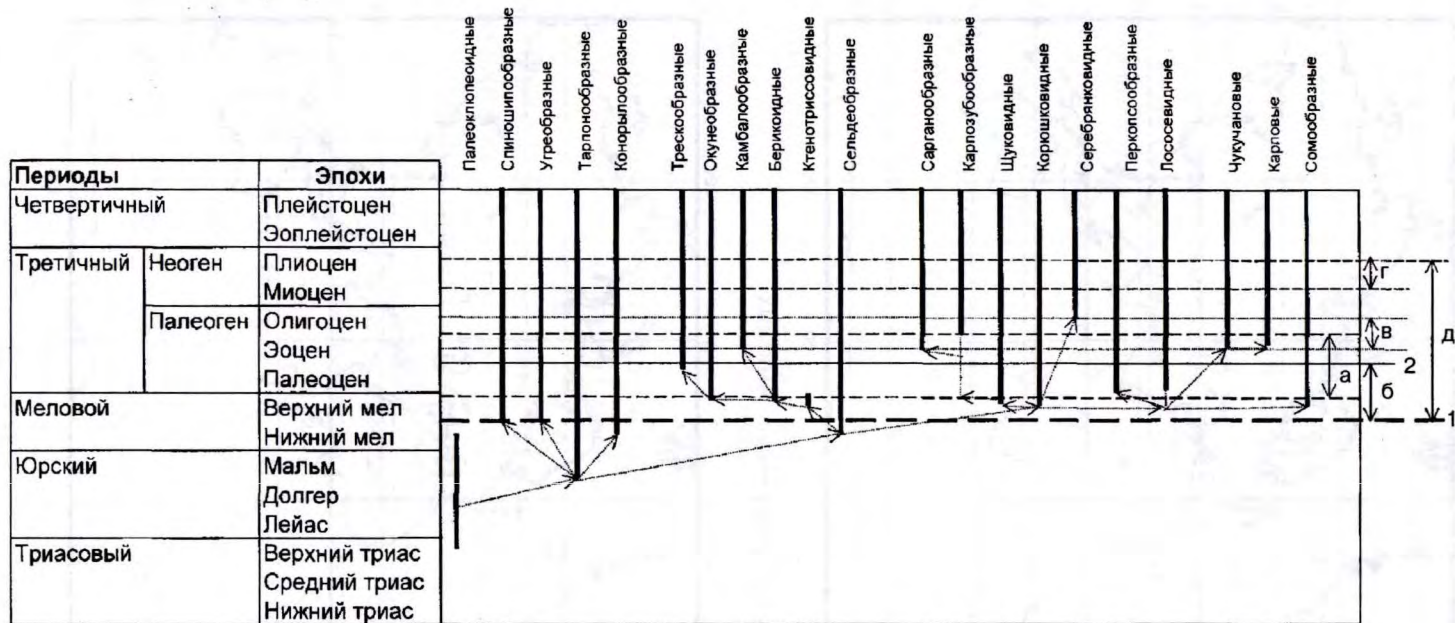


Рис. 49. Распределение главнейших групп Костистых рыб во времени и их предполагаемые генетические связи: *a* — время перемещения Индии от Африки до Азии; *b* — время существования эпиконтинентальных морей Лавразии; *v* — Тунгайский пролив; *g* — Сарматское море; *d* — время существования Берингии; *1* — распад Пангеи на Лавразию и Гондвану; *2* — распад Лавразии на Северную Америку и Евразию

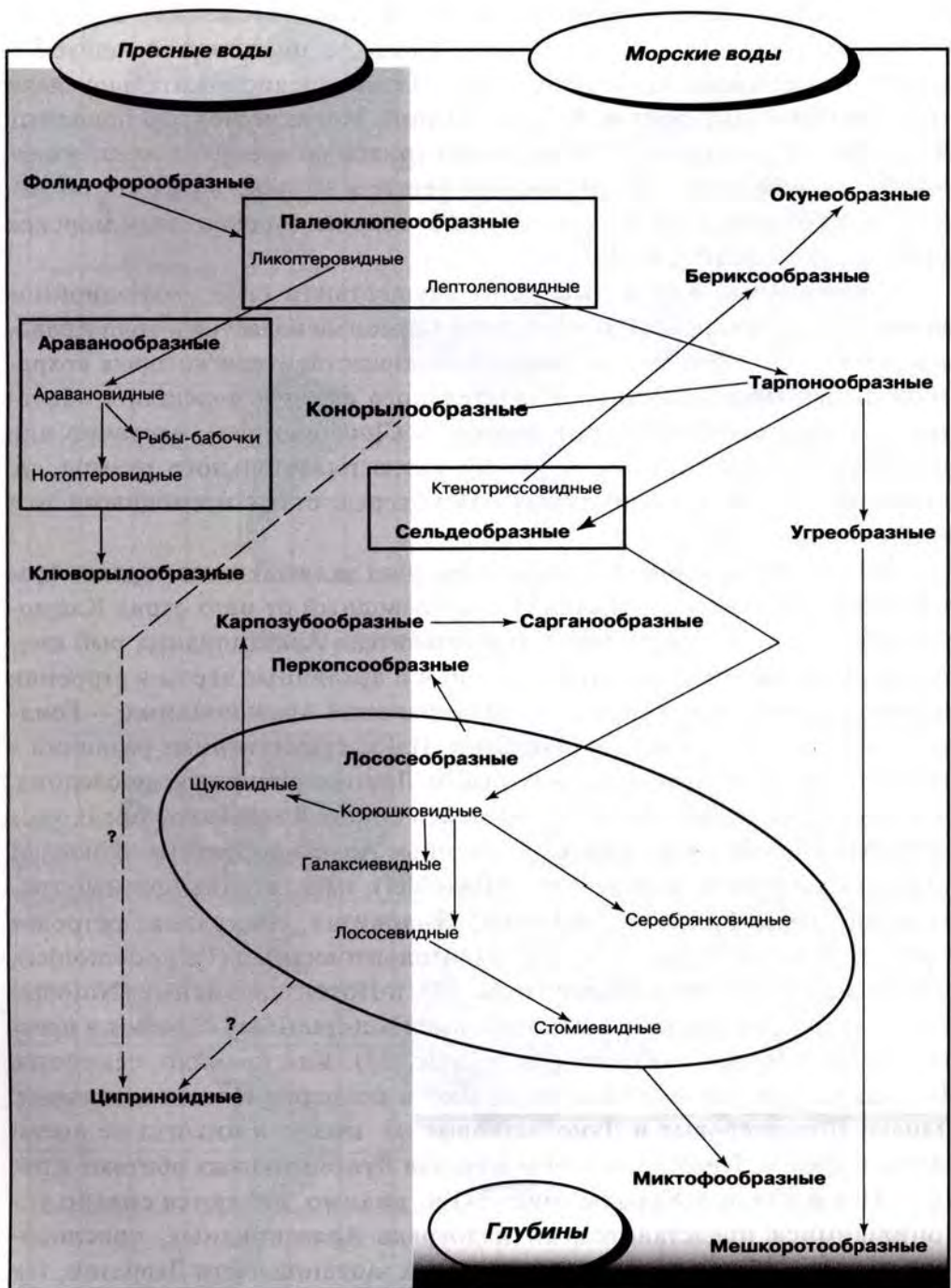


Рис. 50. Филогенез мягкоперых Костистых рыб

(Lycopteroidei), обнаруженные в верхнеюрских отложениях водоемов Забайкалья, Монголии и Северного Китая, с циклоидной чешуей и низкопосаженными грудными плавниками предположительно дали пресноводное направление Костистых рыб. Морские Лептолеповидные (Leptolepoidei), известные от верхнего триаса до среднего мела, имевшие остатки ганоина на циклоидной чешуе и на покровных костях черепа, а также гулярные пластинки снизу головы, видимо, дали морское направление Костистых рыб.

Современные Костистые рыбы осуществили свое эволюционное развитие в двух направлениях: освоили пресные воды (надотряд Араваноидных — Osteoglossomorpha), многие представители которых сохранили дыхательную функцию плавательного пузыря; перешли к обитанию в море (надотряд Клюпеоидных — Clupeomorpha), частично или полностью утратив дыхательную функцию плавательного пузыря, но сохранив его связь с пищеводом. Некоторые стали проходными или вторично пресноводными.

Араваноидные рыбы (Osteoglossomorpha) включают два отряда: Араванообразных (Osteoglossiformes) и производный от него отряд Клюво-рылообразных (Mormyriiformes). Представители Араваноидных рыб имеют низкопосаженные грудные плавники и архаичные черты в строении черепа. Современная область распространения Араваноидных — Гондвана еще до отделения ее от Лавразии. Из-за существенных различий в распространении Араваноидных рыб и Ликоптеровидных, последние, видимо, являются сильно уклонившейся боковой ветвью от предковых форм Араванообразных рыб. Современные Араванообразные включают подотряды Аравановидных (Osteoglossoidei), населяющих пресные тропические воды Бразилии, Африки, Индокитая, Австралии, островов Суматра и Калимантан (рис. 51), Пантодонтонидных (Pantodontoidei), обитающих в Западной Африке (рис. 52), и Нотоптеровидных (Notopteroidei), в составе которых Нотоптеровые (Notopteridae) обитают в пресных водах Африки и Южной Азии (рис. 53). Как правило, семейство Луноглазковых (Hiodontidae) включают в подотряд Нотоптеровидных. Однако Нотоптеровые и Луноглазковые не имеют и никогда не имели единого ареала. Представители семейства Луноглазковых обитают в реках США и Южной Канады (рис. 54) и, видимо, являются сильно уклонившимися представителями надотряда Араваноидных, приспособившимися к обитанию в речных условиях западной части Лавразии, так как их ареал представляет собой остаток ареала вымерших Аравановидных рыб, обитавших в Европе и Северной Америке. Следует отметить, что, видимо, в водоемах западной части Лавразии, соответствующей

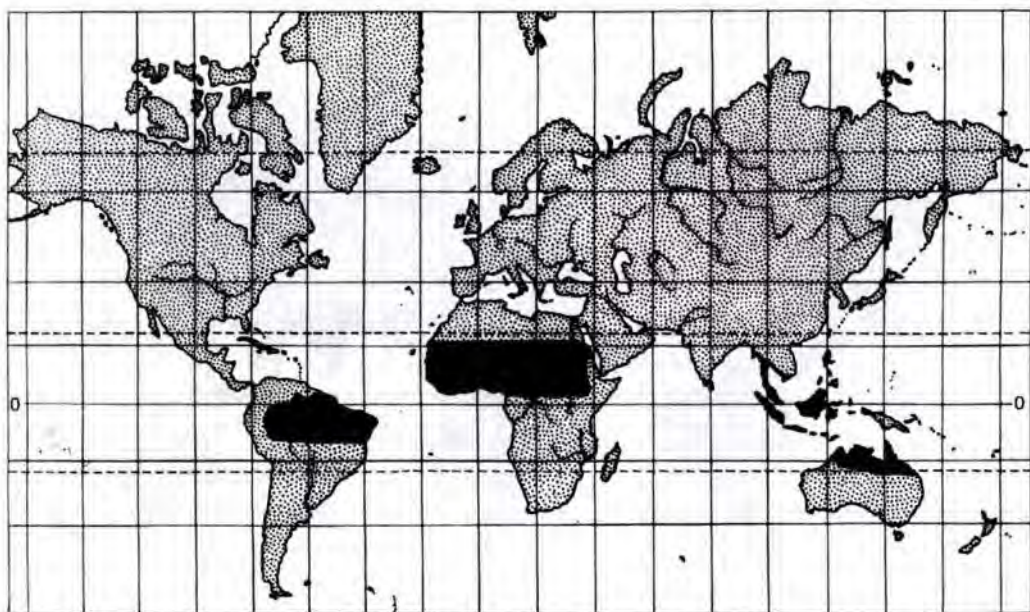


Рис. 51. Распространение Аравановидных

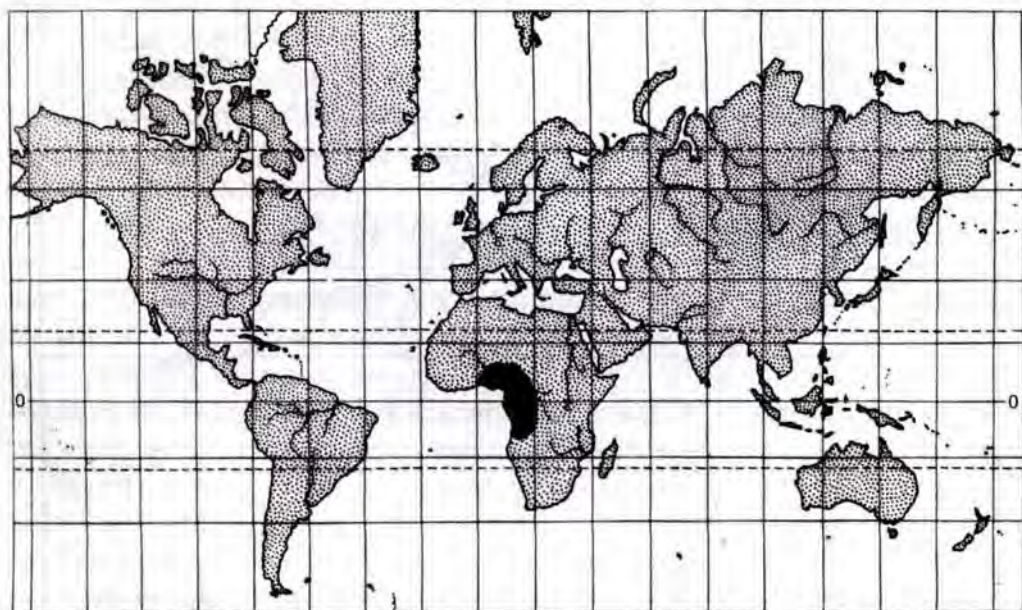


Рис. 52. Распространение Пантодонтонидных

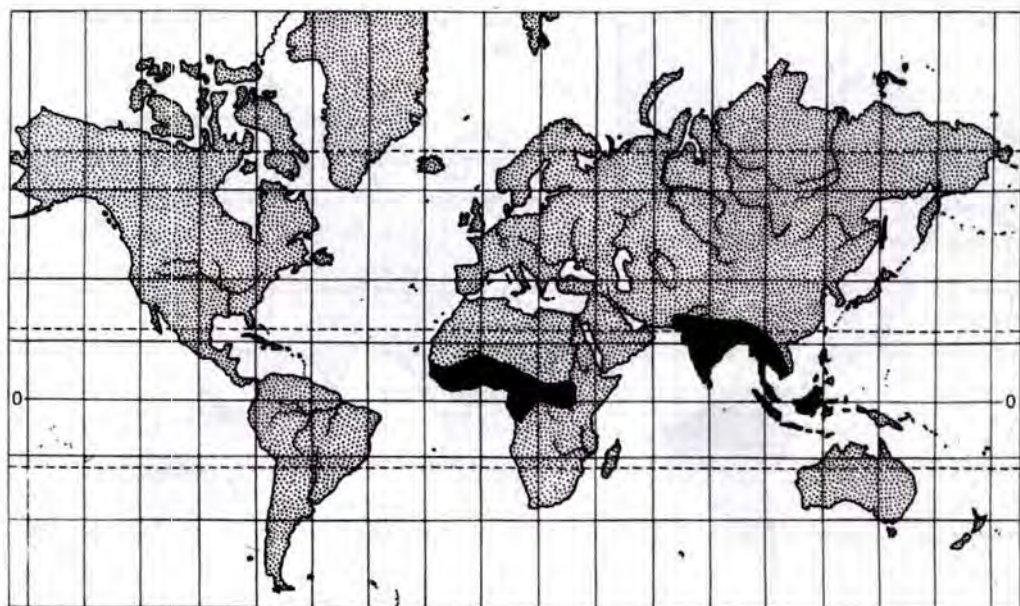


Рис. 53. Распространение Нотоптеровидных

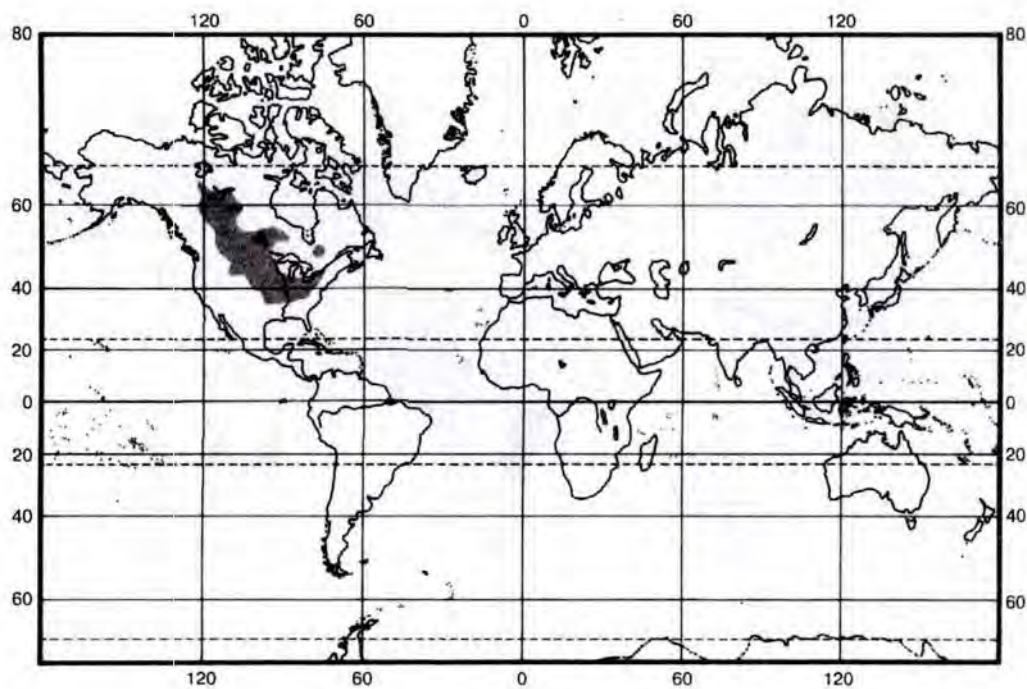


Рис. 54. Распространение Луноглазковых

современным Северной Америке и Европе, возникли также представители исходных групп надотрядов Ганоидных рыб. Остатки вымерших Аравановых известны уже в нижнемеловых отложениях.

Внешне все представители Аравановых рыб сходны. Тело у всех видов несколько удлинненное, покрытое крупной чешуей с хорошо выраженной скульптурой. Голова покрыта костными пластинами. Особенно характерны во внешнем облике этих рыб отнесенные далеко назад, к хвосту, спинной и анальный плавники, а также низко расположенные грудные и брюшные плавники. Они обитают в густо заросших водоемах, где нередко возникает дефицит кислорода, используя при этом плавательный пузырь и особый наджаберный орган для атмосферного дыхания. У личинок Аравановых, как и у Двоякодышащих, имеются дополнительные наружные жабры.

Среди Араванообразных есть как рыбы-гиганты, например арапайма, достигающая 5 м, так и крошечные, 10–12 см, представители семейства рыб-бабочек. Интересно, что южноамериканская арапайма (*Arapaima gigas*) наиболее близка к африканскому гетеротису (*Heterotis niloticus*). Представители обоих этих видов строят гнезда, в которые откладывают икру. В свою очередь, ближайшие родственники другого южноамериканского вида, араваны (*Osteoglossum bicirrhosum*), — склеропагесы (*Scleropages formosus* и *S. leichardti*) — обитают в Северной Австралии, в Таиланде, Индонезии, Новой Гвинее, Малайе и на островах Малайского архипелага. Эти виды не строят гнезда, а икру инкубируют во рту.

Рыбы-бабочки (*Pantodon buchholtz*) обитают у поверхности и, используя гипертрофированный мезокоракоид плечевого пояса, могут на крупных грудных плавниках совершать бросок за воздушными насекомыми, севшими на воду, а, по мнению некоторых ученых, эти рыбы способны пролетать на два-три метра. В связи с этим, тело рыб укорочено, а брюшные плавники располагаются под грудными. У самцов средние лучи этого плавника утолщены и образуют трубочку, используемую для внутреннего оплодотворения. Рот у них большой, направлен вверх. Спина и бока покрыты крупной чешуей. Спинной плавник отнесен далеко назад и располагается над анальным. Рыбы-бабочки обитают только в тропической Западной Африке, в бассейнах рек, впадающих в Гвинейский залив.

Нотоптеровые, или Рыбы-ножи (Notopteridae), имеют длинный анальный плавник, который тянется вдоль почти всего нижнего края тела и сливается с хвостом. Благодаря такому строению анального плавника они могут плавать как вперед, так и назад, почти не изменяя формы тела, что характерно для рыб, использующих для локации элект-

трические импульсы, однако электрических органов у современных рыб-ножей не обнаружено. Плавательный пузырь Рыбы-ножи используют в качестве органа дыхания. Самцы проявляют заботу о потомстве, охраняя отложенную на различные донные предметы икринки. Эти рыбы распространены в Индии, на Индокитайском полуострове, островах Малайского архипелага (*Notopterus notopterus*, *N. chitala*) и в Африке (*N. afer*, *Xenomystus nigri*).

Араванообразные, возможно Нотоптеровые, дали начало отряду **Клюворылообразных** (Моргугиформы). Клюворылые, или Рыбы-слоники (Моргугиды), получили свое название за клювообразное удлинение рыла в виде хоботка, необходимого им для сбора кормовых объектов илистого дна. Представители этого отряда имеют электрические органы, находящиеся в нижней части хвостового стебля. Наличие электрических органов (видоизмененной мышечной ткани) у этих рыб привело к гипертрофированному развитию мозжечка, ответственного за координацию мышц. На голове и туловище имеются особые чувствительные нервные клетки. Эти рыбы используют электрические органы для локализации в мутных водах Африки (рис. 55). Любое постороннее электропроводящее тело, в пределах создаваемого ими электрического поля, будь это другая рыба, пищевой объект или какое-либо иное электропроводящее тело, будет опознано рыбой-слоником. Таким образом, эти рыбы

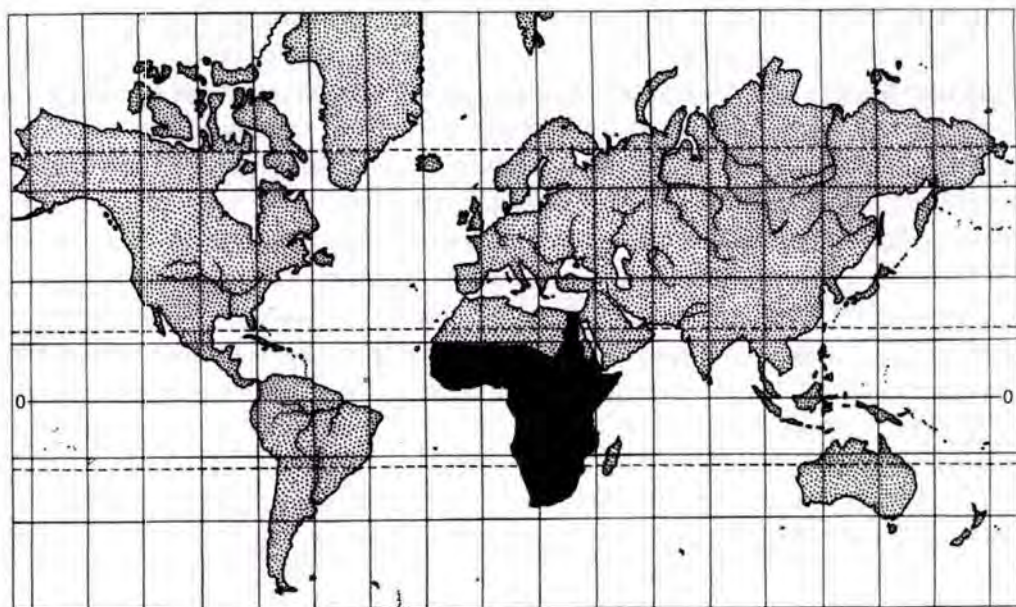


Рис. 55. Распространение Клюворылообразных

имеют чрезвычайно эффективную радарную систему, позволяющую даже в отсутствие хорошего зрения превосходно ориентироваться в чрезвычайно мутной воде. Интересно отметить, что у личинок Гимнарховых (Gym-narchidae), родственников Рыб-слоников, как и у Двоякодышащих, имеются наружные жабры, однако иного строения.

Итак, общие пути распространения Араваноидных рыб были следующие. Возникла эта группа, видимо, в западной части Лавразии, где, в конечном счете, остались Луноглазковые. Из Лавразии вслед за млекопитающими, через будущую Африку, Аравановидные проникли в Гондвану. Далее Араваноидные распространялись через Южную Америку и Антарктиду в Австралию. Это, видимо, была последняя группа истинно пресноводных рыб, проникших в Австралию через Антарктиду «сухопутным» путем. В Африке Араваноидные рыбы дали Рыб-бабочек, а позже и Рыб-ножей. Последние с Индией переместились в Азию, а оставшиеся в Африке рыбы-ножи дали начало Клюворылообразным.

По второму пути, осваивая прибрежные воды морей, пошли представители надотряда Клюпеоидных рыб (Clupeomorpha).

Итак, на этапе становления рыб эволюционные процессы шли в основном в пресных водах Пангеи, при этом отдельные группы рыб, преимущественно благодаря наличию в крови мочевины и внутреннего оплодотворения, осуществили переход к морскому обитанию или вышли на сушу, дав наземных позвоночных.

Основной эволюционной тенденцией большинства групп древних рыб было освоение высокопродуктивных болотистых водоемов тропической части Пангеи. С расколом Пангеи на Лавразию и Гондвану, в результате которого в Лавразии исчезает большая часть болот, замещаясь на речные системы, исчезают и обитатели болот, дав развитие речным, более подвижным формам. В силу перемещения воздушных масс в Северном полушарии с запада на восток, приводящих к увеличению атмосферных осадков и пресноводного стока в западных регионах, центром возникновения таких групп, как Палеониски, Хрящевые и Костные ганоиды, а также Араванообразные, являлись древние водоемы, располагавшиеся на местах современных Северной Америки и Европы.

Древние обитатели болот в основном сохранились в виде пресноводных рыб на материках, возникших в результате раскола Гондваны, таких как Африка, Южная Америка и Австралия, а группы, возникшие позднее, перемещаются с Индией от Африки в южную часть Азии. Такие события определили современное распространение древних рыбообразных и рыб.

Особенности распространения и освоения морских вод Костистыми рыбами на ранних этапах их эволюции

Представители надотряда **Клюпеоидных рыб** (*Clupeomorpha*) (см. рис. 49, 50) были первыми из современных Костистых рыб, кто попытался освоить прибрежные воды морей. Плавники у этой группы рыб не имеют нечленистых колючих лучей, благодаря чему эти рыбы получили название мягкоперые. Брюшные плавники располагаются абдоминально (далеко за грудными). Грудные, как и у Араваноидных рыб, посажены низко, что осталось в наследство от более примитивных рыб, опиравшихся ими о дно. Чешуя обычно циклоидная. Клюпеоидные включают отряды и подотряды трех типов строения. Первая группа наиболее близка к исходным предковым рыбам сельдевидного облика, без жирового плавника. У этой группы рыб плавательный пузырь имеет впереди выросты, достигающие до слуховых капсул. Эта особенность является, видимо, следствием облегчения наружного скелета (замена ганноидной чешуи костной циклоидной), когда центр тяжести смещается к голове и компенсируется выростами плавательного пузыря. Сюда входят Тарпонообразные (*Elopiformes*), Конорылообразные (*Goniorhynchiformes*) и Сельдеобразные (*Clupeiformes*).

Вторая группа имеет жировой плавник (т.е. плавник позади спинного, лишенный плавниковых лучей), который, видимо, компенсирует работу анального при подъеме рыб в реки против течения. В эту группу входят ряд проходных рыб отряда Лососеобразных (*Salmoniformes*) и производные этого отряда — ушедшие на глубину Миктофообразные (*Mystophiformes*).

В третью группу входят рыбы щукообразной формы тела со спинным и анальным плавниками, сдвинутыми назад, к хвостовому, из-за чего у многих нет жирового плавника. Сюда входят подотряды отряда Лососеобразных: Щуковидные, Галаксиевидные, некоторые Стомиевидные и Гигантуровидные.

В пределах этого надотряда наиболее примитивными, близкими к Лептолеповидным (*Leptolepoidei*), видимо, являются представители отряда **Тарпонообразных** (*Elopiformes*). Если не считать полуглубоководных Гисовых (*Pterothrissidae*), которых вытеснили на глубину более развитые рыбы, все остальные представители этого отряда обычно держатся вблизи берегов, часто перед устьями рек в солоноватой воде или даже в пресной (рис. 56). В ископаемом состоянии известны с верхне-

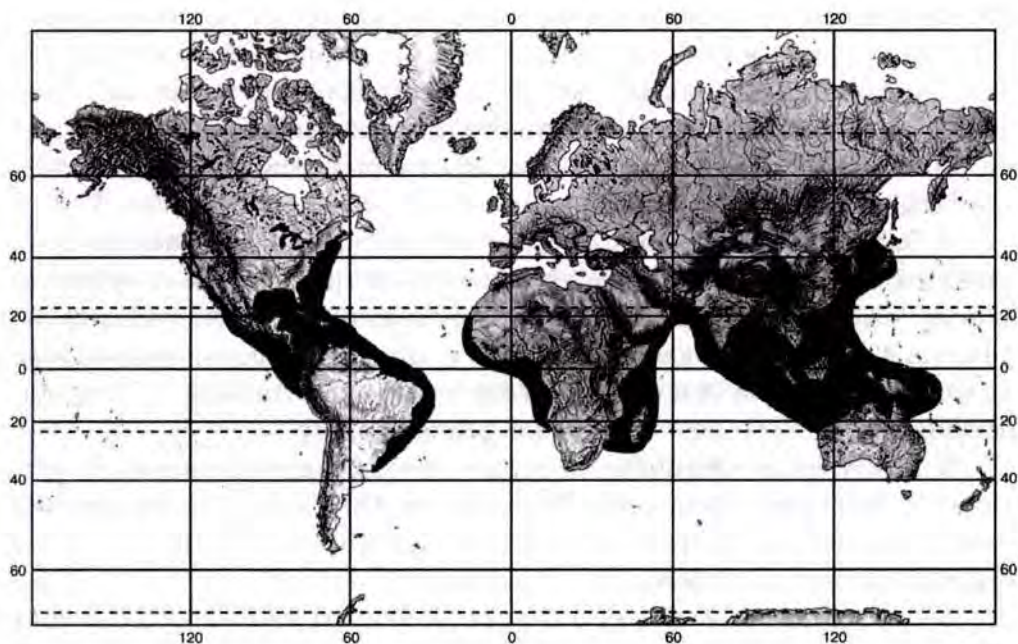


Рис. 56. Распространение Тарпонообразных

юрского периода (см. рис. 30, 49). Их современное распространение является остатком обитания по берегам моря Тетис и следствием проникновения их с водами, разделяющими Лавразию и Гондвану, в будущую центральную часть Атлантики и на тихоокеанское побережье обеих Америк. В настоящее время тарпоны обитают по побережью Индийского океана и прилегающей к нему западной части Тихого океана. В Атлантике распространились от восточного побережья Америки, главным образом от мыса Код до Южной Бразилии, и в тропических водах Западной Африки.

Личинки Тарпонообразных — лептоцефалы, очень похожи на личинок Угреобразных рыб (*Anguilliformes*). Они прозрачные, длинные, с крупной головой и длинными зубами на челюстях. Достигнув определенного размера, они начинают укорачиваться, иногда более чем в два раза, проходя метаморфоз и превращаясь в мальков тарпонов.

Представители семейства Тарпоновых (*Megalopidae*) сохраняют артериальный конус в сердце, гулярную пластинку снизу головы, ячеистый плавательный пузырь, выполняющий дыхательную функцию. У них верхняя челюсть образована челюстными и предчелюстными костями. Поверхность ротовой полости обильно покрыта зубами, которые имеются на челюстях, на небе и на основании черепа, а также на языке. Это

крупные хищные подвижные рыбы, с низкопосаженными грудными плавниками, вильчатым хвостом, с очень крупной циклоидной чешуей, боковой линией и большим верхним ртом. Задний луч их спинного плавника сильно удлиннен. Несмотря на прибрежный морской образ жизни, тарпоны используют плавательный пузырь как дополнительный орган дыхания.

У Элопсовых (*Elopidae*) в сердце нет артериального конуса. Представители этого семейства распространены в тропических и субтропических водах Атлантического (по побережью Америки и Западной Африки) и Индийского океанов, а также в западных и центральных водах Тихого океана — от Австралии до Китая, Кореи, Японии и Гавайских островов, а на востоке — от Калифорнии до Перу.

У Альбулевых (*Albulidae*) в сердце имеется артериальный конус с двумя рядами клапанов, как у Тарпоновых. Они живут вблизи берегов, входя в заливы и эстуарии. Держатся стайками на илистых и песчаных грунтах, питаются бентосными организмами.

В семействе Альбулевых два рода — альбула (*Albula*) и диксонина (*Dixonina*), каждый с одним видом.

Альбула распространена в тропических и субтропических водах у берегов Америки, от Калифорнии (Сан-Франциско) до Северного Перу в Тихом океане, и от мыса Хаттераса (единично от залива Фанди) до Рио-де-Жанейро в Атлантическом океане, на востоке Атлантического океана у берегов Гвинейского залива, в Индийском океане у Восточной Африки, от Наталя до Красного моря включительно, у острова Маврикий, Сейшельских островов, Индии, Шри-Ланка и у Западной Малайи, в западных водах Тихого океана — от юга Кореи и Южной Японии до Сингапура, Ост-Индии и Северо-Восточной Австралии, у Гавайских островов, Меланезии, Микронезии и Полинезии.

Диксонина распространена в западных и восточных водах Центральной Америки до Венесуэлы и Северной Бразилии.

Гисовые рыбы (*Pterothrissidae*) отличаются от других Тарпонообразных более удлинненным телом и длинным спинным плавником, идущим вдоль всей спины, глаза увеличены. Как и у альбулевых, у них рыло выступающее и рот маленький, полунижний. В отличие от других Тарпонообразных, Гисовые — полуглубоководные. Их ареал сильно разорван, что указывает на более широкое распространение Гисовых в былые времена. Они распространены у обоих берегов Японии, от Хоккайдо до Кюсю, и вблизи берегов Западной Африки, у Мавритании и южнее — в Гвинейском заливе до экватора.

От Тарпонообразных берут свое начало Конорылообразные, Сельдеобразные и представители надотряда ангвиллоидных рыб.

В состав **Ангвиллоидных рыб** (*Anguillomorpha*) входят три отряда: Угреобразные (*Anguilliformes*), Спиношипообразные (*Notacanthiformes*) и Мешкоротообразные (*Saccopharyngiformes*).

У Ангвиллоидных рыб сохранились примитивные признаки. Так, плечевой пояс не связан с черепом, как у других групп рыб, а прикрепляется к позвоночнику. Чешуя если имеется, то циклоидная. У подавляющего большинства представителей данного надотряда колючих лучей в плавниках нет.

Угреобразные — это крупный отряд, включающий 22 семейства, 21 из которых — морские рыбы, обитающие преимущественно в теплых морях. Предки этих рыб, видимо удлинив свое тело с потерей брюшных, а часто и грудных плавников, перешли к обитанию среди коралловых рифов. Угреобразные известны с верхнемелового периода.

Змеевидное движение наиболее выгодно среди рифов. Они, видимо, развились от лептоцефал Тарпонообразных, когда личинки стали достигать половозрелости, сохраняя личиночный вид (длинное тело, длинные спинной и анальные плавники и хищный образ жизни).

У представителей отряда Угреобразных длинное тело оторочено сверху и снизу длинными, без колючих лучей, спинным и анальным плавниками, часто сливающимися с хвостовым. Плавательный пузырь соединен с пищеводом или редуцирован. Длинное тело позволяет им, змеевидно изгибаясь, медленно, но весьма экономно перемещаться, юрко проходя через любые отверстия и расщелины. При змеевидном передвижении брюшные плавники, исходно располагавшиеся позади грудных, становятся излишними. Именно по этой причине у ныне живущих Угреобразных брюшные плавники, а часто и грудные, отсутствуют.

Среди представителей различных семейств Угреобразных многие (Муреновые — *Muraenidae*, Острохвостые угри — *Ophichthyidae*) населяют различные биотопы коралловых рифов, обитая в теплых водах Индийского, Тихого и Атлантического океанов, в соответствии с распространением кораллов. Некоторые перешли к обитанию среди подводных скал, населяя среди них различные расщелины, норы или, выкапывая норы в грунте, ведут скрытный донный образ жизни. Представители ряда семейств перешли к обитанию на глубины. Представители семейства Угревых во взрослом состоянии обитают в пресных водах, но на размножение уходят в морские воды, совершая катадромные миграции. Так, обыкновенный, или европейский, угорь (*Anguilla anguilla*) обитает

в реках Европы — от Печоры до рек Черноморского бассейна. Распространен он и по берегам Средиземного моря (реки Марокко и Алжира, Италии и Франции), на Канарских, Азорских и Фарерских островах, Мадейре, в Великобритании, Ирландии, Исландии. Очень близкий вид живет в реках Атлантического побережья Америки — от Гвианы, Гайаны, Суринамы и Панамы на юге до Гренландии на севере. Размножаться эти угри уходят в Саргассово море. Аналогично им, японский угорь (*Anguilla japonica*) во взрослом состоянии обитает в реках Японии и по Тихоокеанскому побережью Азии — от Ляоха до Гуанчжоу (Кантон), а размножаться уходит в море — видимо, на обширные пространства от острова Тайвань до атолла Бикини. Подобно угрям Северного полушария, несколько видов угрей того же рода *Anguilla* входят на откорм в пресные воды Индии, Восточной Африки, Австралии, Новой Зеландии, Индонезии, Новой Гвинеи и островов западной части Тихого океана (рис. 57).

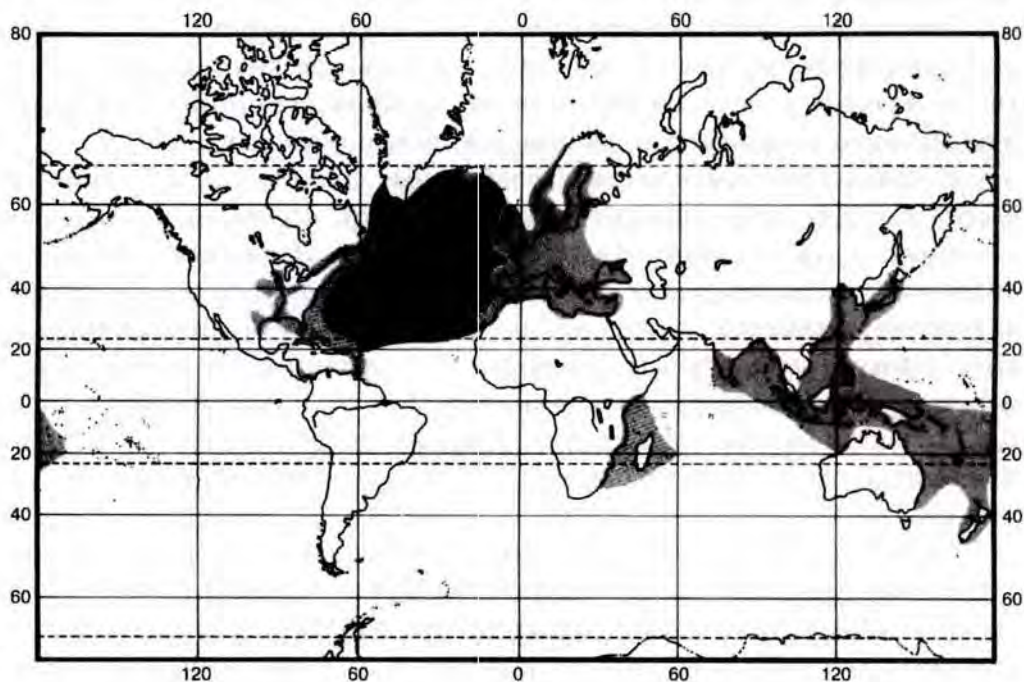


Рис. 57. Распространение Угревых: черным отмечено распространение в морских водах обыкновенного угря

Распространение многих Ангвиллоидных рыб соответствует ареалу, остаточному от моря Тетис, как это видно на примере Угревых рыб (*Anguillidae*). Они обитают по побережью Индийского океана и на западе Тихого океана. Видимо, в конце триасового — начале юрского пе-

риода угри из моря Тетис проникли на запад, получив распространение к настоящему времени по побережью центральной и северной части Атлантики.

В состав Ангвиллоидных рыб, помимо Угреобразных, входят еще два отряда: Спиношипообразные и Мешкоротообразные. Представители этих двух отрядов перешли к глубоководному образу жизни. Их можно встретить до глубин в 3000 м.

Спиношипообразные (Notacanthiformes), видимо, на ранних этапах своего филогенетического развития отделились от Угреобразных. Они известны с верхнего мела. У них есть брюшные плавники. Спинной плавник содержит от 6 до 36 мягких или, у более специализированных глубоководных форм, колючих лучей. Спинной плавник у некоторых представителей сильно редуцирован, вплоть до потери плавниковой перепонки между лучами. Анальный плавник длинный, идет до конца тела. Хвостового нет. Грудные плавники расположены высоко на боках, брюшные — в средней части брюха (абдоминально), обычно связаны перепонкой. Рот нижний. Это мирные бентосоядные рыбы, что видимо, обусловило появление колючих лучей, несущих защитную функцию, при обитании среди глубоководных хищников. В отличие от Мешкоротообразных, представители Спиношипообразных ведут глубоководный, но более придонный образ жизни. Встречаются во всех морях, кроме Арктики и Антарктики, преимущественно на глубине от 300 до 2500 м. Этот отряд включает три семейства.

Семейство Галозавровые (Halosauridae) наименее специализированное в отряде Спиношипообразных, судя по устройству рта, несущего зубы на верхнечелюстных костях, и по отсутствию у его представителей колючих лучей в плавниках, кроме первого луча спинного и анального плавников. Они встречаются в Индийском, Тихом и Атлантическом океанах.

Единственный представитель семейства Липогениевых (Lipogeniidae) известен из западных вод Атлантического океана, к югу от Новой Скотии и представляет собой как бы переход к следующему, наиболее глубоководному и наиболее специализированному семейству Спиношиповых (Notacanthidae), представители которого распространены во всех океанах, включая и такие холодные моря, как Берингово. У Спиношиповых спинной плавник представлен не связанными перепонкой, широко расставленными колючками.

Мешкоротообразные (Saccopharyngiformes) являются сильно уклонившимися угрями, специализированными к глубоководному обитанию, ведя, как и большинство угрей, хищный образ жизни (см. рис. 50).

Охарактеризовать этих чудовищ можно прежде всего отсутствием ряда признаков. Как и у угрей, у них нет брюшных плавников. Нет колючих лучей в плавниках и чешуи. Нет ребер, крышечных костей, жаберных лучей. Редуцированы также жаберные дуги и плавательный пузырь. Хвостовой плавник практически редуцирован. От рыбы остается огромная пасть, на верхней челюсти которой в качестве «придатка» располагается крошечная черепная коробка, и угреобразное тело, переходящее в хвостовую нить. Личинки мешкоротов, как и у угрей — типичные лептоцефалы. Обитают они на больших глубинах — от 2 до 5 км всех океанов.

На примере распространения Ангвиллоидных рыб просматривается закономерность расширения их ареала в процессе перехода от обитания среди рифов к донному и, далее, к глубоководному, что связано с однообразием условий обитания на глубине, особенно в плане температур, независимо от широты расположения водоема.

Конорылообразные (Gonorrhynchiformes), в отличие от Тарпонообразных, имеют маленький нижний, или конечный, беззубый рот. Известны с нижнего мела. У многих представителей этого отряда имеется особый наджаберный орган неясной функции. Имеется слабо развитый Веберов аппарат, при котором ребро третьего позвонка расширено и связано с передней камерой плавательного пузыря. У собственно Конорылых (Gonorrhynchidae) нет плавательного пузыря. Они, видимо, освоили побережье моря Тетис и в настоящее время живут только на песчаном дне побережья Новой Зеландии, Южной Африки, Австралии, Японии и Гавайских островов. В отличие от Конорылых, представители трех семейств — Фрактолемовые (Phractolaemidae), Кнериевые (Kneriidae) и Кромериевые (Cromeriidae) — освоили пресные воды (рис. 58). Фрактолемовые используют объемистый плавательный пузырь в качестве добавочного органа дыхания. Причем Фрактолемовые обогнули Африку, видимо, в период начала раскрытия Атлантики и в настоящее время живут в реках, впадающих в Гвинейский залив. В свою очередь полупрозрачные мелкие Кромерии, напоминающие личинок альбулы, возможно, неотенические рыбы. Кнериевые и Кромериевые представлены только в пресных водах тропической Африки.

Особое место в этом отряде занимают Ханосовые или Молочные рыбы (Chanidae). Как взрослые, так и их личинки могут жить в очень широком диапазоне солености вод — от пресной до морской. Они питаются как фито- и зоопланктоном, так и свободно живущими нематодами, что позволило им распространиться в открытых тропических водах Индийского и Тихого океанов (рис. 59). Такое их распространение,

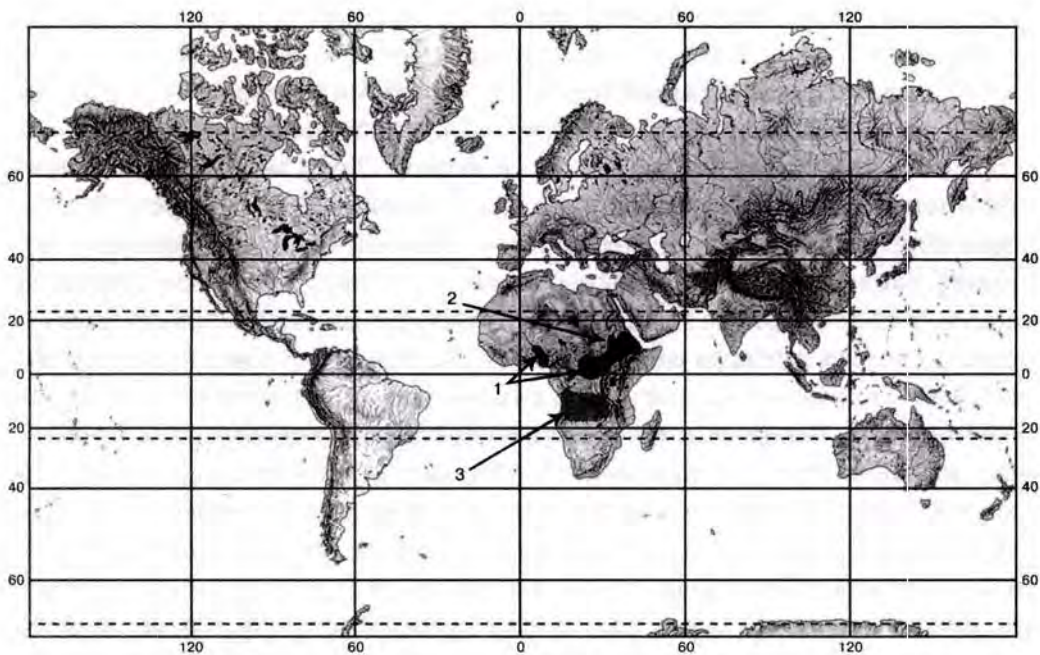


Рис. 58. Распространение Фрактолемовых (1), Кромериевых (2) и Кнериевых (3)

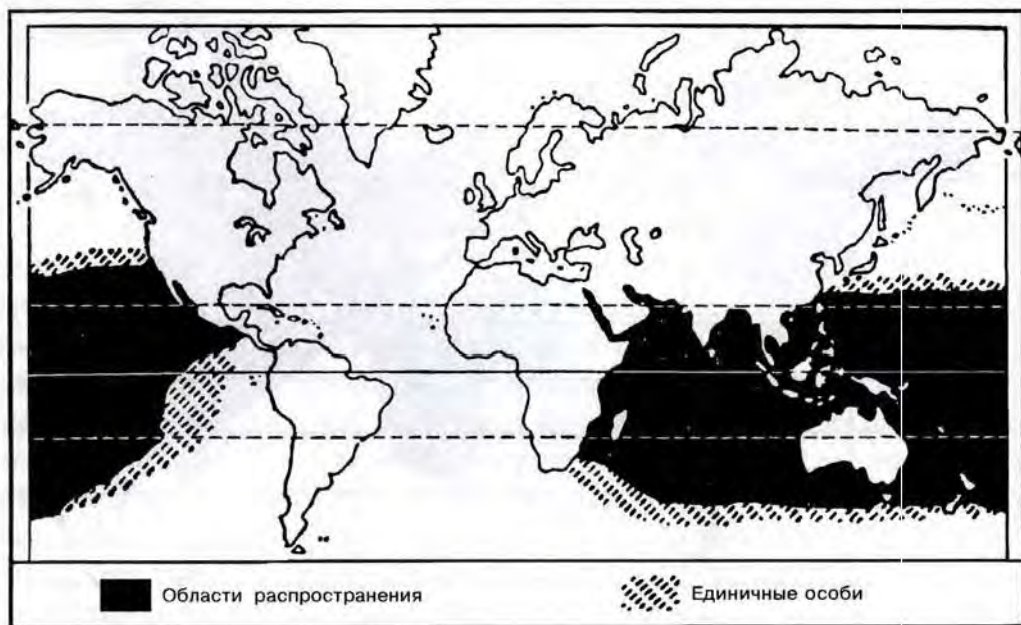


Рис. 59. Распространение Ханосовых

видимо, связано с отходом от берегов и освоением в прошлом сначала толщи моря Тетис, а затем и тропической зоны океана Панталасса.

В отряде **Сельдеобразных** наиболее близкими к исходной форме являются Дорабовидные, или морские волки (*Chirocentroidei*), признаки строения которых близки к Тарпонообразным. Рот у них большой, верхний с клювовидными зубами. Грудные плавники, как и у всех Сельдеобразных, низкосидящие, брюшные — абдоминальные, плавательный пузырь ячеистый, его отростки отходят в голову, доходя до слуховых капсул. Такое строение плавательного пузыря, видимо, связано с перемещением у их предков центра тяжести в сторону головы в связи с облегчением наружного скелета при сохранении прочности костей черепной коробки. В кишечнике имеется упрощенно устроенный спиральный клапан. Распространение Дорабовых (*Chirocentridae*), подобно Тарпоновым, соответствует прибрежному распространению в море Тетис (рис. 60) с выходом в дальнейшем через Средиземное море в Атлантический океан. В настоящее время они распространены в пределах индо-западно-тихоокеанской зоогеографической области: у берегов Восточной Африки, Южной и Юго-Восточной Азии, от Красного моря до Южного Приморья, Японии, Кореи, Китая, Индонезии, Меланезии, Северной и Восточной Австралии. Ископаемые остатки свидетельствуют

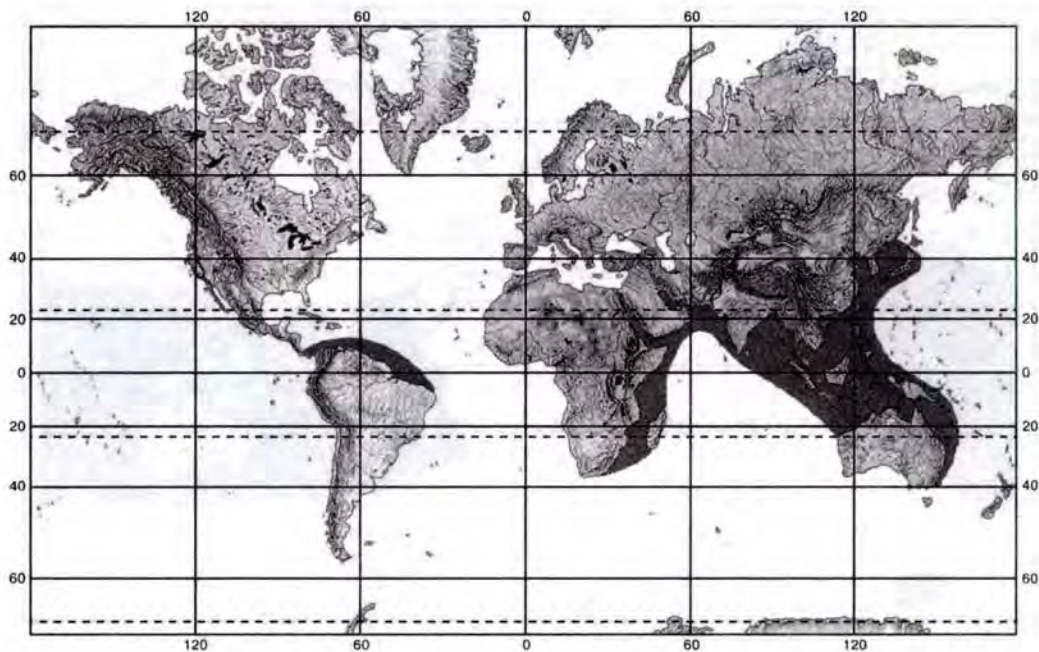


Рис. 60. Распространение Дорабовых (Морские волки)

о том, что прежде Дорабовые были распространены также у берегов Южной Европы и Южной Америки. По новым данным, к Дорабовым относят и хироцентродона (*Chirocentrodon bleekermanus*), обитающего в водах Вест-Индии и Атлантического побережья Южной Америки — от Панамы до Сен-Паулу (Бразилия).

В отличие от Дорабовых, сельдевые (*Clupeidae*) и Анчоусовые (*Engraulidae*) подотряда Сельдевидных (*Clupeoidei*) перешли к питанию зоопланктоном. Зубы у них на челюстях слабые или отсутствуют. Это в основном стайные морские рыбы, хотя среди них есть эстуарные, проходные и чисто пресноводные. Распространены в тропических и умеренных водах всех океанов.

Семейство Анчоусовых объединяет некрупных стайных рыб. По внешнему виду они отличаются от Сельдевых необычайно большим ртом. Ротовое отверстие у анчоусов столь широкое, что верхнечелюстные кости заходят далеко за глаз, а иногда даже заходят за задний край жаберной крышки. Тело их покрыто крупными циклоидными чешуями, легко опадающими при прикосновении. Как и у большинства мелких рыб, боковой линии у них нет. Большие глаза помещаются близко к концу рыла и покрыты снаружи прозрачной кожной пленкой.

Очень характерной особенностью Анчоусовых является строение икринок, имеющих своеобразную эллипсоидную или даже каплевидную форму и почти лишенные жировой капли. Округлая форма икринок характерна лишь для тех представителей семейства, которые размножаются в сильно опресненной воде.

Область распространения этого семейства включает прибрежные морские воды умеренной и тропической зоны всех океанов, но вдали от берега представители этой группы не встречаются. Некоторые виды обычны в эстуариях рек и, реже, в совершенно пресных водах. Исходным ареалом представителей этого семейства, видимо, являлось побережье моря Тетис. В настоящее время значительное разнообразие анчоусов наблюдается в индо-западно-тихоокеанской области, особенно в водах Индии, Индонезии, Вьетнама, Филиппинских островов. Здесь насчитывается около десятка эндемичных родов, в том числе, по-видимому, наиболее близких к исходным формам. В умеренных водах обитают только представители рода обыкновенных анчоусов (*Engraulis*), имеющиеся как в Северном, так и в Южном полушарии (рис. 61).

Представители Сельдевых обычно крупнее, чем Анчоусовых. Это также прогонистые, стайные рыбы. Хвостовой плавник выемчатый. Боковая линия, несмотря на более крупные размеры, отсутствует или

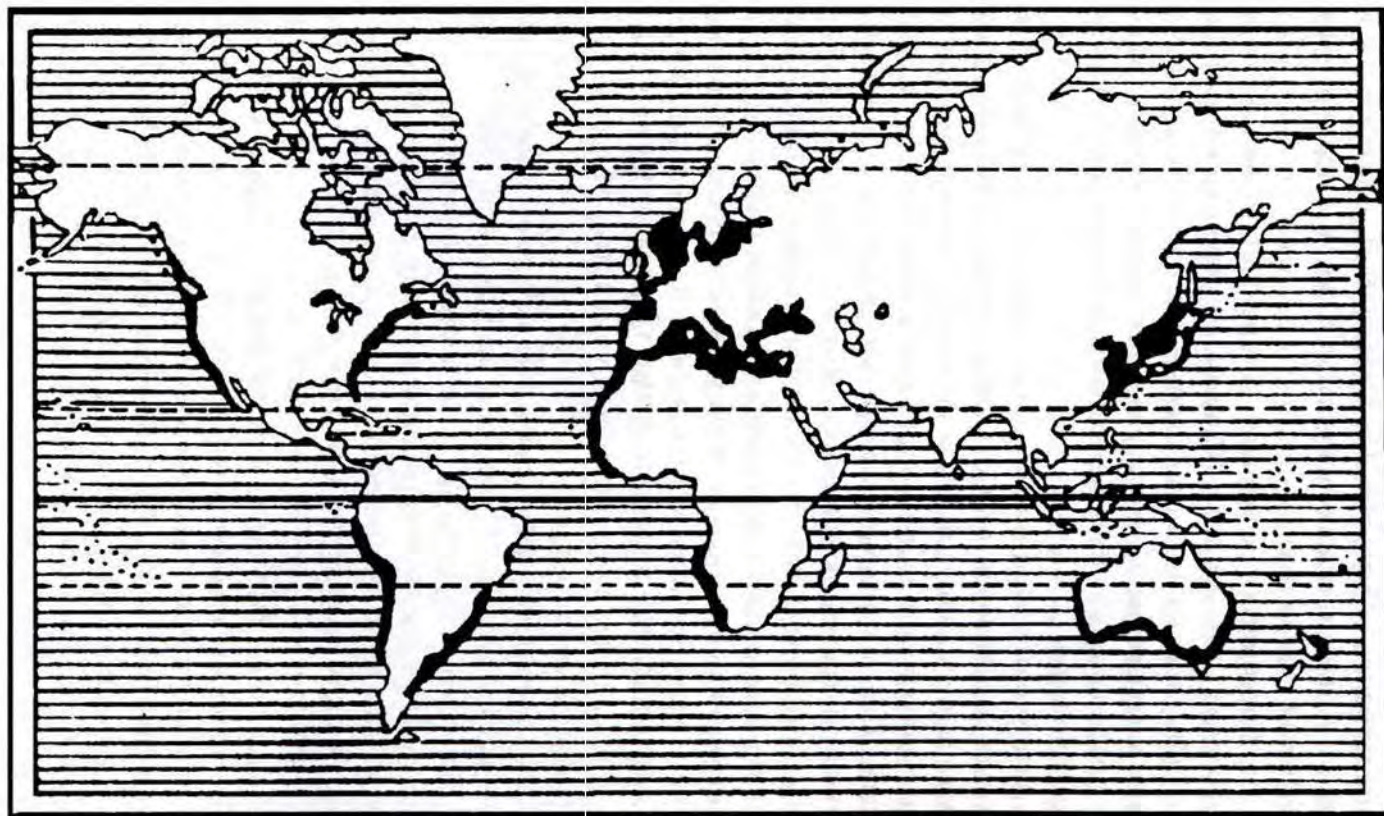


Рис. 61. Область распространения обыкновенных анчоусов (*Engraulis*)

имеется в количестве 2—3 прободенных чешуй сразу за головой. Зубы на челюстях слабые или отсутствуют. Плавательный пузырь соединен каналом с пищеводом, а от переднего конца его отходят два отростка, достигающих ушных капсул. Есть верхние и нижние межмышечные косточки.

Сельдевые — планктоноядные; большая часть видов — морские рыбы, часть — проходные, немногие — пресноводные. Они широко распространены от Субантарктики до Арктики, но количество родов и видов велико в тропиках, убывает в умеренных водах, а в холодных водах распространены единичные виды.

В семействе Сельдевых различают 7 подсемейств: Сельди (*Clupeinae*) — морские представители умеренных вод; Круглобрюшки (*Dussuierinae*) — морские обитатели тропических и субтропических вод Тихого, Индийского и западной части Атлантического океана; Пилобрюхи (*Pristigasterinae*) — морские, прибрежные обитатели умеренных, субтропических и тропических вод всех океанов, нерестящиеся в предустьевых пространствах и в устьях рек, реже поднимаются вверх по реке; Гребнечешуйки (*Brevoortinae*) — чисто морские рыбы, живущие и размножающиеся при солености не ниже 20‰; Зобатки (*Dorosomatinae*) — илоядные и питающиеся фитопланктоном рыбы заливов, эстуариев, рек тропических и отчасти субтропических вод Северной и Центральной Америки, Южной, Юго-Восточной и Восточной Азии, Западной Океании (Меланезии) и Австралии; Гологлазки (*Pellonulinae*) — преимущественно пресноводные обитатели тропиков Америки, Малайского архипелага, отчасти Индии и Австралии; Пузанки (*Alosinae*) — это наиболее крупные из Сельдевых, в подавляющем большинстве анадромные проходные рыбы, часть солоноватоводные, некоторые пресноводные. К последним относятся алозы (*Alosa*), гильзы (*Hilsa*) и гудузии (*Gudusia*). Алозы распространены в умеренно теплых прибрежных морских, солоноватых и пресных водах Восточной Америки и Европы; гильзы и гудузии живут у берегов и частично в пресных водах Восточной Африки, Южной и Юго-Восточной Азии (рис. 62).

По биологии размножения выделяют четыре группы видов и форм: солоноватоводные, полупроходные, проходные и пресноводные. Солоноватоводные живут и нерестуют в солоноватой морской воде; полупроходные откладывают икру в низовьях рек и в прилегающих предустьевых слабосоленых участках моря; анадромные проходные живут в море, а для нереста поднимаются в верхнее и среднее течения рек. Некоторые атлантическо-средиземноморские проходные виды образуют

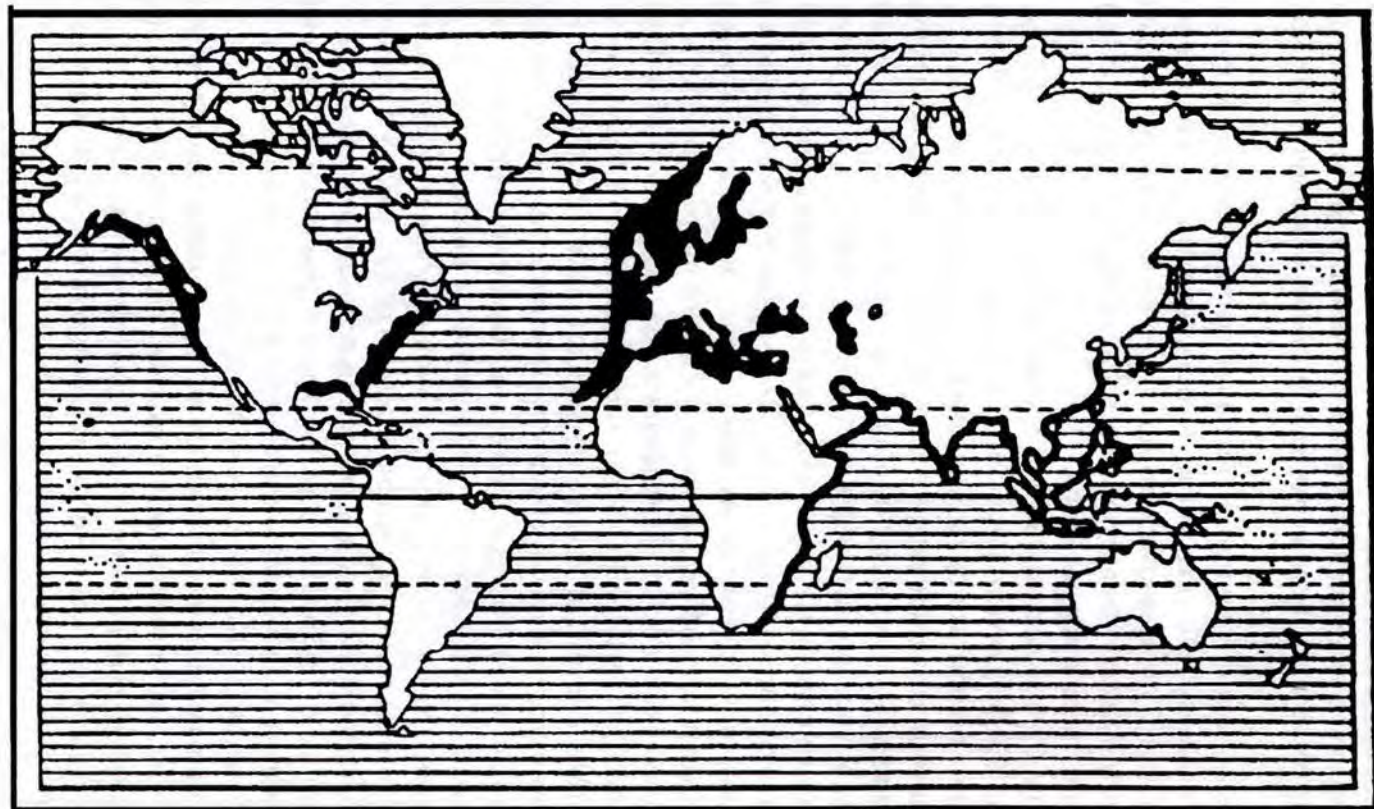


Рис. 62. Область распространения проходных сельдей — алоз и гильз

и местные озерные формы, постоянно живущие в пресной воде. В водах Америки, Западной Европы, Средиземноморского и Черноморско-Азовского бассейнов живут проходные и полупроходные виды, а также их пресноводные формы; в Каспийском бассейне — проходные, полупроходные и солоноватоводные виды.

Такое распределение Сельдевых по акватории Мирового океана указывает на происхождение их из моря Тетис, где они обитали в виде прибрежных морских рыб, рано отделившись от Анчоусовых. Дальнейшие пути распространения у разных родов были различными. Одни проникли в восточную часть Панталасса через западные остатки моря Тетис (см. рис. 62), другие — по умеренным водам (рис. 63–65), окружавшим Лавразию и Гондвану (с центрами оледенения внутри этих материков). Именно этим, видимо, объясняется современное биполярное и амфибореальное распространение некоторых сельдей.

Полупроходные и проходные сельди, видимо, возникли в конце юрского периода и окончательно сформировались в конце мелового периода, когда Лавразия за счет центробежных сил при вращении Земли сместилась к экватору, сблизившись с Африкой, за счет чего образовалось Сарматское море. Последнее подверглось распреснению после подсоединения Индии к Азии, приведшего к изменению пресноводного стока, обуславливая основные направления его в сторону запада и востока. В дальнейшем проходные рыбы распространились в западном направлении в Северную Атлантику по побережью Европы и Северной Америки, и, далее — по тихоокеанскому побережью североамериканского материка, в восточном направлении в Индийский океан, заняв побережья Восточной Африки, а также побережье Южной и Юго-Восточной Азии (см. рис. 62).

Третьим подотрядом отряда Сельдеобразных были ныне вымершие Ктенотриссовидные (*Stenothrissoidei*). Известны из ранних верхнемеловых отложений. Эта группа рыб перешла к обитанию среди коралловых рифов, где более важную роль играет не скорость передвижения, а маневренность. В связи с этим их тело укорочено, что привело к расположению длинных брюшных плавников под грудными. При совершении бросков им стало выгодно иметь ктеноидную чешую, хотя у некоторых она оставалась циклоидной. Спинной плавник один, плавники без колючек. Это переходная группа рыб от Сельдеобразных к Бериксообразным и далее — к Окунеобразным.

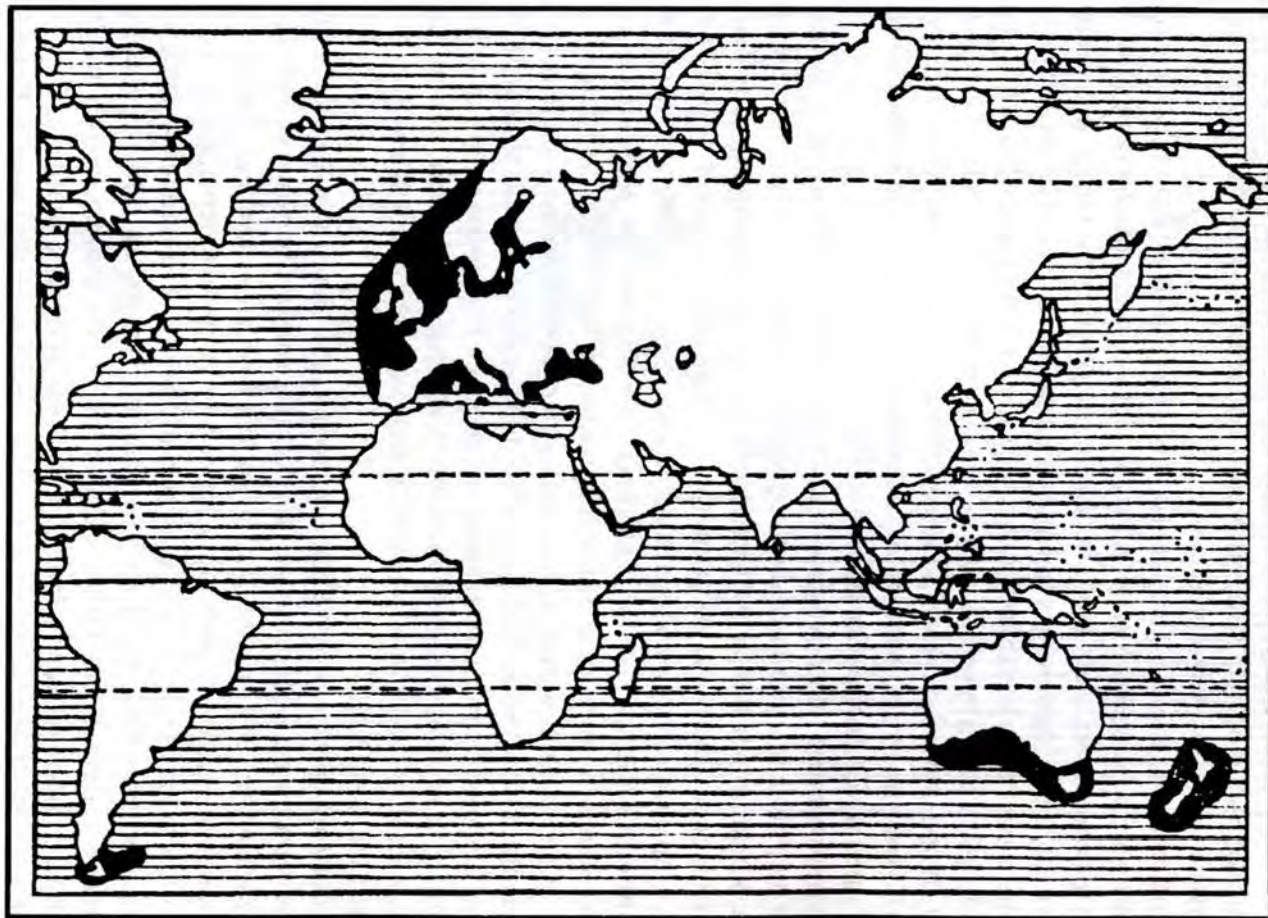


Рис. 63. Область распространения шпротов (кильки)

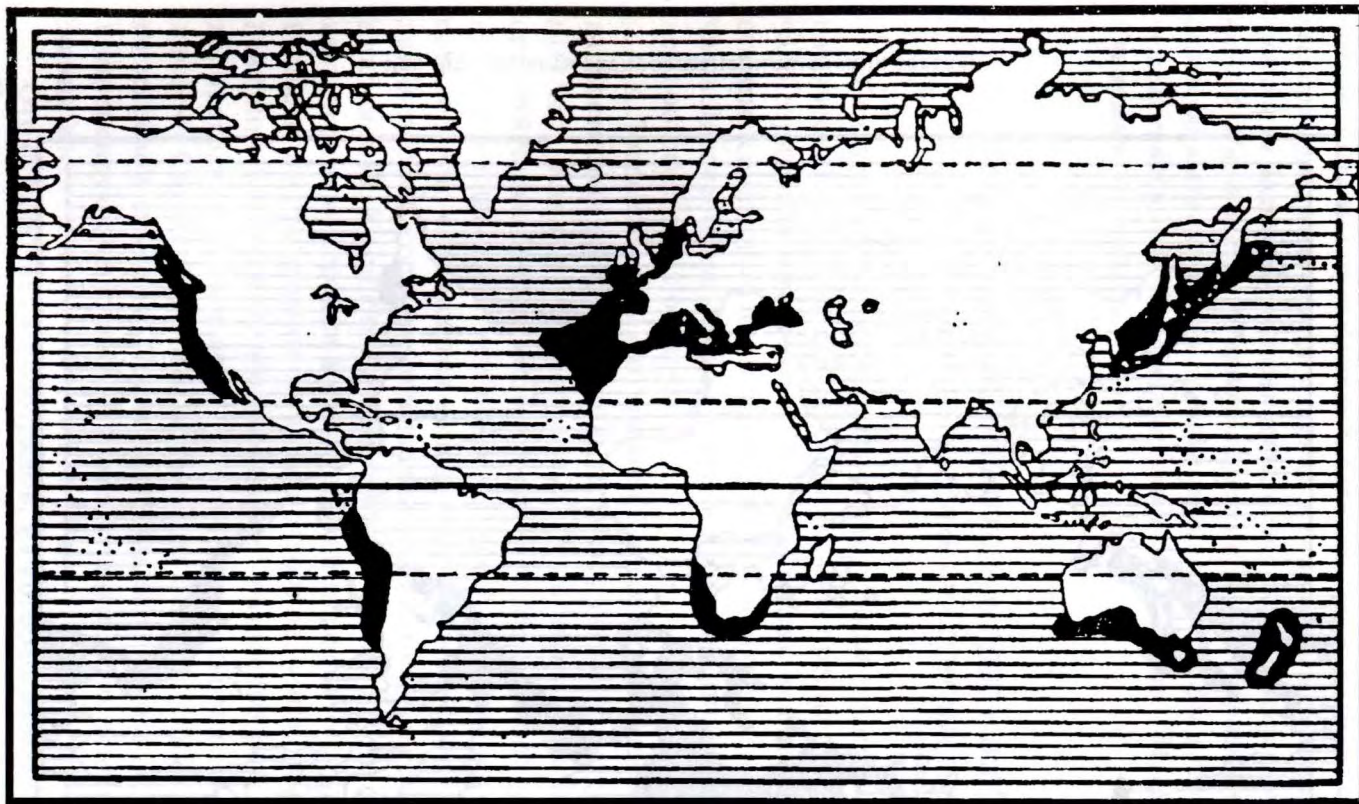


Рис. 64. Область распространения настоящих сардин (*Sardina* и *Sardinops*)

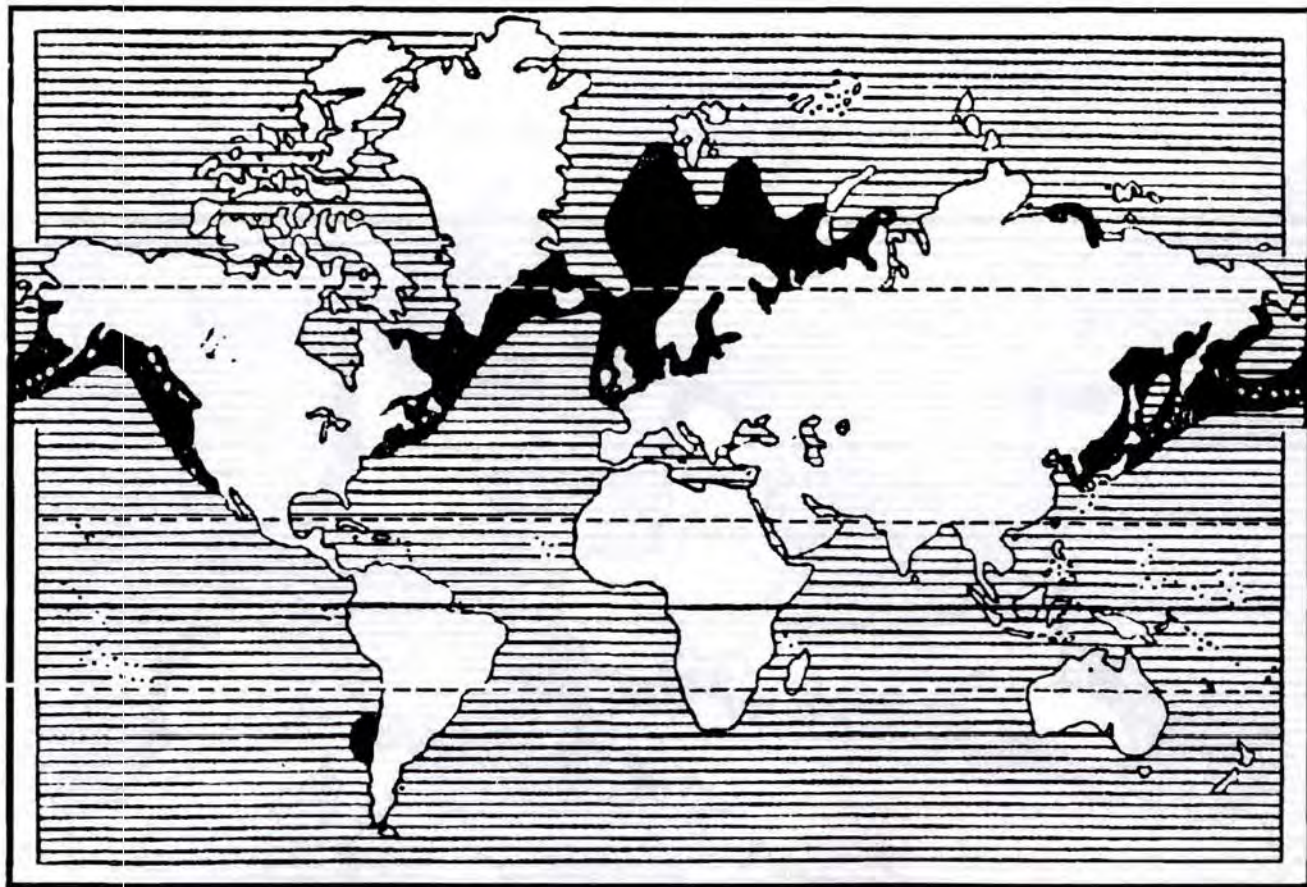


Рис. 65. Область распространения морских сельдей

Примитивные Костистые рыбы, перейдя к морскому образу жизни, утратили ряд примитивных признаков, таких как: тяжелый чешуйный покров, дыхательную функцию плавательного пузыря, гулярные пластины, артериальный конус в сердце и спиральный клапан в кишечнике, но приобрели большую подвижность, освоив прибрежные воды моря Тетис и океана Панталасса (Тарпонообразные, Сельдеобразные), или приобрели большую маневренность, освоив коралловые рифы (Угреобразные, Ктенотриссовидные). Некоторые ушли на глубину (Мешкоротообразные, Спиношипообразные).

Дальнейшая эволюция мягкоперых рыб и особенности вторичного освоения ими пресных вод

Сельдеобразные, приобретя значительные преимущества в гидродинамических качествах относительно своих предшественников, дали начало отряду **Лососеобразных** (Salmoniformes), значительная часть представителей которых попыталась вновь освоить пресные воды. Меньшая часть Лососеобразных была вытеснена на глубины представителями более прогрессивных отрядов.

К Лососеобразным относятся близкие к Сельдеобразным семейства Костистых рыб, в строении которых также имеется ряд примитивных черт. Как и у Сельдеобразных, брюшные плавники расположены в средней части брюха, многолучевые (более 6 лучей) грудные низкородящие; в плавниках нет колючих лучей; плавательный пузырь, если есть, обычно соединяется каналом с пищеводом; рот окаймлен сверху двумя парами костей — предчелюстными и верхнечелюстными; чешуя циклоидная. У многих Лососеобразных скелет не полностью окостеневает, черепная коробка в значительной мере состоит из хряща, боковые выросты не приращены к телам позвонков, у некоторых представителей данного отряда (Корюшковидные) у взрослых рыб сохраняется хорда, проходящая вдоль всего позвоночника сквозь тела позвонков; в отличие от Сельдеобразных, на теле есть боковая линия; у многих имеется жировой плавник. Последний, видимо, используется как элемент, компенсирующий подъемную работу анального плавника при продвижении лососей вверх по течению реки.

Отряд включает 7 подотрядов, из которых исходными были, видимо, Корюшковидные (Osmeroidei).

Корюшковидные отличаются от Лососевидных прогонистым, низким, веретеновидным телом, неполным окостенением тел позвонков у многих представителей, сохранением хорды в течение всей жизни, проходящей сквозь весь позвоночник, характерным специфическим запахом свежего огурца.

Распространение Корюшковидных, а позднее — Галаксиевидных (рис. 66) шло от моря Тетис вокруг Лавразии и далее — Гондваны. Подотряд Корюшковидных включает 3 семейства.

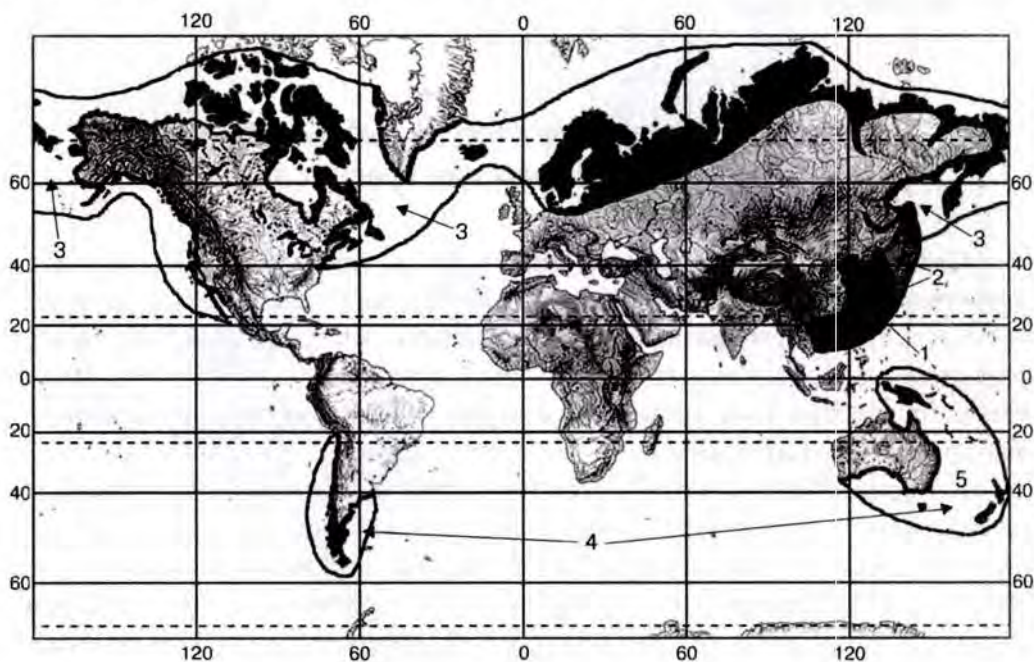


Рис. 66. Распространение Корюшковидных, Аплохитоновых и Ретропиновых: 1 — Айювые; 2 — Саланксовые; 3 — Корюшковые; 4 — Аплохитоновые; 5 — Ретропиновые

Айювые (*Plecoglossidae*) распространены вдоль побережья Кореи, Китая, Тайваня и Японии. Часть жизни эти рыбы проводят в море, а для нереста входят в реки.

Корюшковые (*Osmeridae*) населяют прибрежные морские и пресные воды бывшей Лавразии, т.е. побережья северной части Атлантического и Тихого океанов, а также Северного Ледовитого океана. Среди представителей этого семейства мойва (*Mallotus villosus*) — чисто морской вид, но нерестится у берега на песчаных грунтах. Остальные обитают в море, но нерестятся в реках, реже — чисто пресноводные (снеток).

Семейство Саланксовых — *Salangidae* (рыба-лапша), мелкие, прозрачные обитатели прибрежных морских и солоноватых вод, но заходят в реки и живут в пресных водах. Их распространение — побережье Восточной Азии. Рыба-лапша обитает в Охотском море от северной оконечности острова Сахалин (залив Байкал), а также в лиманах Амура и заливе Петра Великого. Другие виды — в Японском, Желтом, Восточно-Китайском и Южно-Китайском морях.

Они представляют собой неотеническую форму, т.е. похожи на ставших половозрелыми мальков корюшек.

От Корюшковидных пошло развитие в трех (см. рис. 50) направлениях: в пресные воды они дали Шуковидных (*Esocoidei*) и Галаксиевых (*Galaxiidae*); в глубоководную фауну — Серебрянковидных (*Argentinoidei*); от Корюшковых берут свое начало проходные и пресноводные Лососевидные (*Salmonoidei*).

Характерной особенностью Шуковидных (*Esocoidei*) является смещение спинного плавника к хвосту, что свойственно для хищников-засадчиков, совершающих с помощью спинного, хвостового и анального плавника короткий бросок. Одновременно с этим исчезает жировой плавник и еще больше, чем у зубастых корюшек, удлиняются челюсти. С Корюшковыми их сближает наличие на поверхности икринок слабого клейкого хориона, отсутствующего у Лососевых рыб. Икру щуки выметывают на прошлогоднюю растительность, однако оболочка икры очень быстро теряет клейкость и все дальнейшее ее развитие происходит на дне. По типу развития щуки близки к лососям. Известны Шуковые из палеоценовых отложений.

Переход предков Шуковых от морского к пресноводному образу жизни, видимо, произошел в Сарматском море, при его опреснении. Шуковидные распространились по пресным водам Лавразии, дав три семейства: Шуковых, Даллиевых и Умбровых. Шуковые (*Esocidae*), это хищники-засадчики, распространенные циркумполярно, в северных водах Европы, Азии и Америки (рис. 67). Даллиевые и Умбровые занимают края ареала Шуковых. Даллиевые (*Dallidae*), или черные рыбы, возникли, видимо, на Аляске, проникли на Чукотский полуостров и заняли самую северную часть ареала подотряда (рис. 68). Эти рыбы меньших размеров, чем щуки, с более короткими челюстями, способные вмерзать в лед и перешедшие на питание беспозвоночными. Умбровые (*Umbridae*) занимают самую южную часть ареала Шуковидных (рис. 69). Это мелкие рыбы с короткими челюстями, обитают в водоемах с дефицитом кислорода, так как могут использовать плавательный пузырь для дыхания кислородом атмосферы. Их анальный плавник укорачивается,

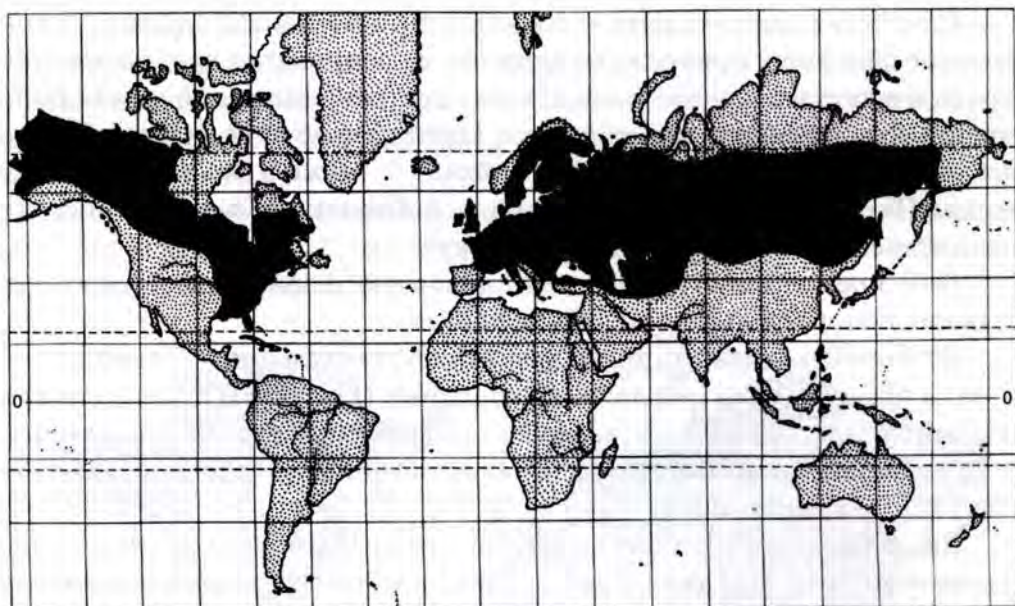


Рис. 67. Распространение Щуковых

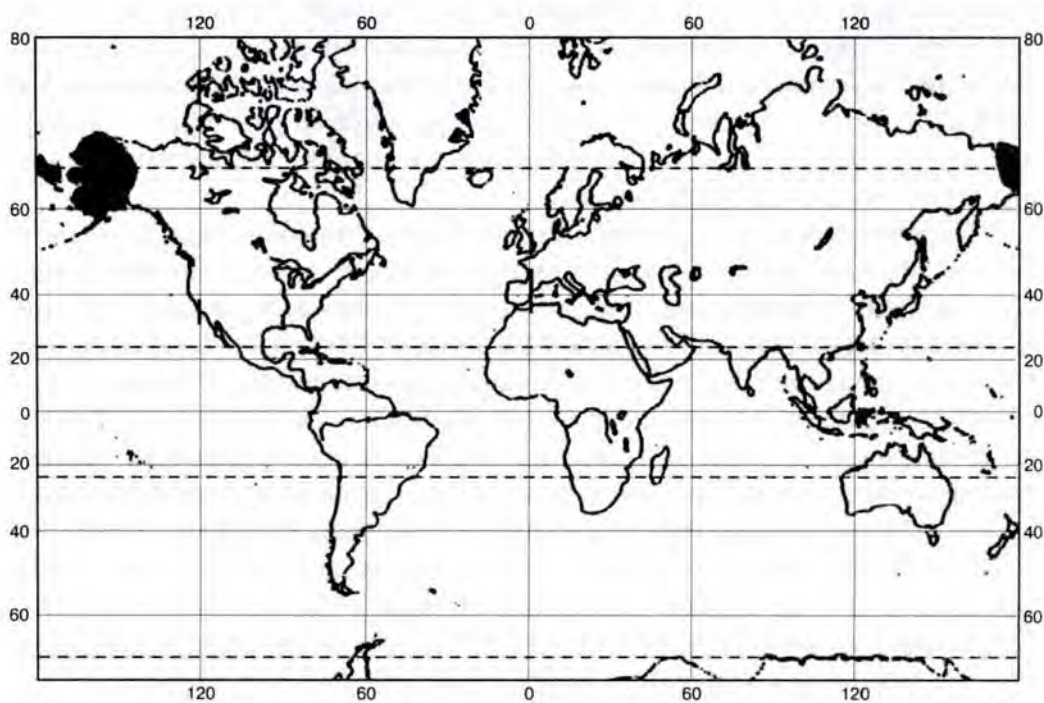


Рис. 68. Распространение Даллиевых

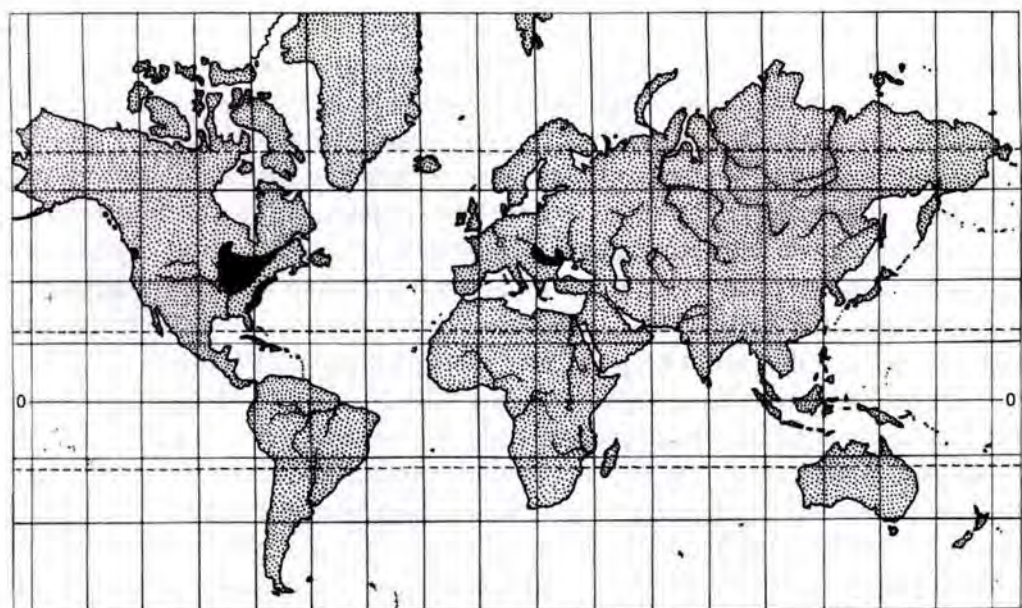


Рис. 69. Распространение Умбровых

как бы отходя от хвостового, а спинной разрастается в сторону головы, относительно спинного плавника других Шуковидных, что связано с переходом от хищничества к питанию мелкими беспозвоночными.

Объединение Умбровых и Даллиевых в одно семейство неправомерно, поскольку эти две группы рыб никогда не имели единого ареала и, по-видимому, независимо произошли от Шуковых на краях их ареала. Причем Умбровые, рано отделившись от Шуковых, сохранили близкий к исходному месту возникновения всего подотряда ареал и ряд примитивных признаков — например, дыхательную функцию плавательного пузыря.

Аналогом Шуковидных Северного полушария являются Галаксиевые (*Galaxiidae*) Южного полушария, входящие, вместе с двумя другими семействами, в подотряд Галаксиевидных (*Galaxiioidei*). Из этих трех семейств Аплохитоновые (*Aplochitonidae*) наиболее близки к Корюшковым и обитают в пресных и морских водах южной оконечности Южной Америки, Южной Австралии, Тасмании и Новой Зеландии. Одни виды этого семейства чисто пресноводные, другие обитают в море, но во время нереста заходят в реки.

Представители Ретропиновых (*Retropinnidae*) населяют пресноводные, эстуарные и прибрежные воды Юго-Восточной Австралии, Новой Зеландии и острова Чатам. Эти рыбы, как и корюшки Северного полушария, обладают запахом свежего огурца.

Галаксиевые (*Galaxiidae*) — мелкие рыбы (10–15 см), похожие на даллий, обитающие недалеко от моря в небольших реках Южной Америки, Южной Африки и Южной Каледонии (рис. 70). Они, видимо, произошли от корюшек Южного полушария (Аплохитоновых), прошедших большой морской путь вокруг Лавразии до юга Гондваны. Именно этим, видимо, объясняется приуроченность их нереста к солоноватой воде, хотя они могут размножаться как в морской, так и в пресной воде, однако их личинки уходят в море, где и растут несколько месяцев. Достигнув в море размеров 5,1–5,4 см, мальки входят в реки и поднимаются против течения, теряя столько энергии, что уменьшаются в длину на 25%.

Серебрянковидные (*Argentinoidei*) — это морские, преимущественно планктоноядные, глубоководные рыбы. Известны из эоценовых отложений. Глаза у них увеличены, у некоторых телескопические. Фотофоров на боках тела нет, но у некоторых имеются органы свечения иного строения. Икринки и личинки у них пелагические. К этому подотряду принадлежат два надсемейства: Серебрянкоподобные (*Argentinoidea*) и Гладкоголовоподобные (*Alerosephaloidea*). В состав первого надсемейства входят три семейства: Серебрянковые (*Argentinidae*), Батилаговые (*Bathylagidae*) и Опистопротковые (*Opisthoproctidae*).

Серебрянковые (Аргентиновые или Глубоководные корюшки) распространены в Индийском океане, в умеренных водах Тихого океана — у берегов Японии и Калифорнии, Австралии, Новой Зеландии и Перу, в северной части Атлантического океана и в Средиземном море, а также в теплых западных водах Атлантики — от мыса Код до Бразилии.

Батилаговые также распространены очень широко. Они обитают в Тихом океане, преобладая в умеренных и высоких широтах Северного и Южного полушарий. Много батилагов в Охотском и Беринговом морях, а также в Атлантике от пролива Девиса до антарктических вод.

Опистопротковые еще более распространены в умеренных и теплых водах Мирового океана.

Таким образом, переход Корюшковидных в виде Серебрянковидных к глубоководному обитанию существенно расширил их ареал.

К Серебрянкоподобным близки Гладкоголовоподобные, от общих предков, с которыми они, вероятно, и произошли. Все представители второго надсемейства — океанические глубоководные рыбы, обитающие главным образом на материковом склоне и подводных поднятиях, немногие встречаются в открытых водах.

Гладкоголоподобные сохранили в своем строении черты, свойственные предкам всех Лососеобразных: нередуцированный скелет последних жаберных дуг, 2–3 свободных позвонка в скелете хвостового плавника,

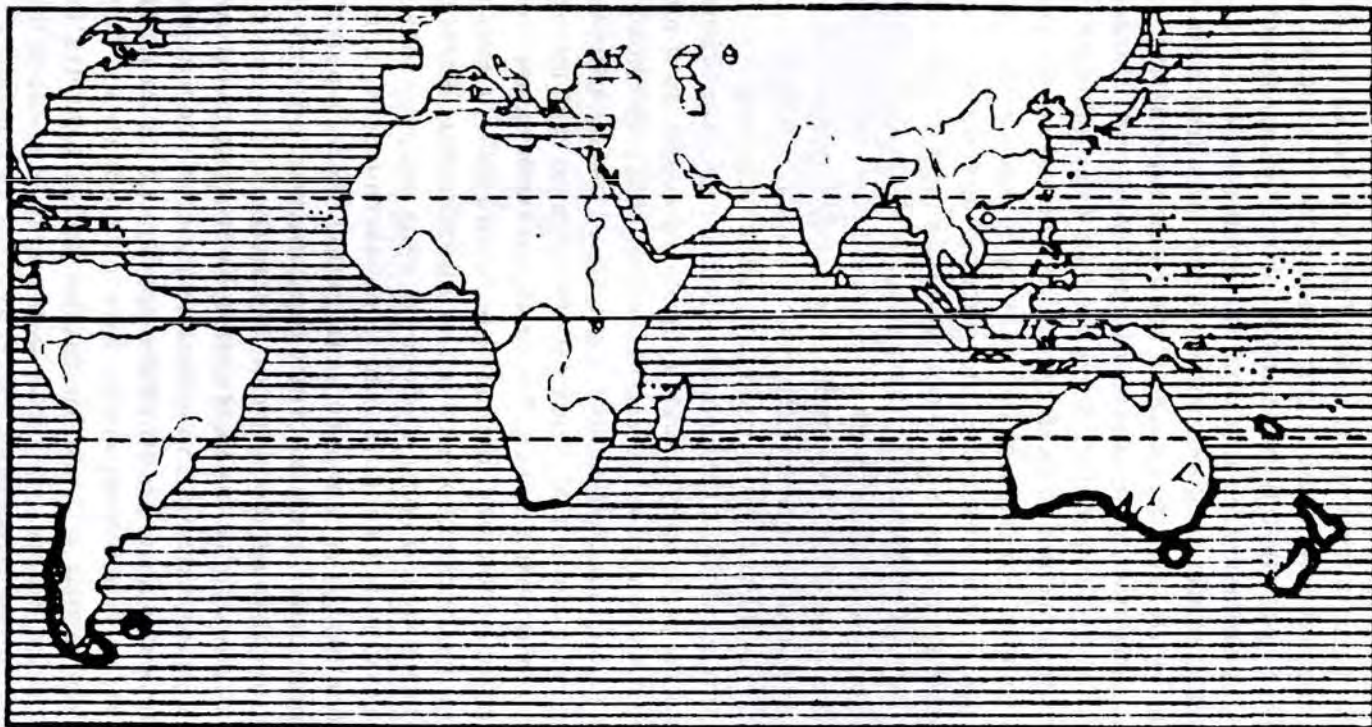


Рис. 70. Распространение Галактических

причем здесь сохраняется и хорда. В черепе очень много хряща, спинной и анальный плавники смещены к задней части тела, в связи с чем жировой плавник отсутствует. Имеется своеобразный наджаберный орган неясного предназначения в виде пары мешков по обе стороны глотки. Плавательного пузыря нет. В кишечнике имеется спиральный клапан. У отдельных представителей имеются фотофоры.

Гладкоголовоподобные распространены почти всесветно. Отсутствуют они в Северном Ледовитом океане и вокруг Антарктиды.

Лососевидные (*Salmonoidei*) включают три семейства: Лососевых (*Salmonidae*), Сиговых (*Coregonidae*) и Хариусовых (*Thymallidae*).

По поводу возникновения лососей существует две взаимно противоположные точки зрения. По мнению одних авторов, проходные лососи имеют пресноводное происхождение, по мнению других — морское. Мы будем придерживаться третьей точки зрения. Так, в пресноводном варианте происхождения отсутствуют четкие представления о возможном предшественнике. Представления о пресноводном происхождении лососей обычно базируются на том факте, что все они размножаются в пресных водах, независимо от мест их нагула: в море или в пресных водах. Из этого делается вывод, что поскольку эмбриональные и постэмбриональные стадии развития, отражающие наиболее древние этапы филогенеза этой группы рыб, приурочены к пресным водам, то и происхождение лососей пресноводное. Однако известно, что у пресноводных низших Костных рыб (Двоякодышащие, Ганоидные рыбы) в яйцеклетках желток в виде гранул или пластинок распределен по всей цитоплазме и не отделен, не обособлен от нее. Таким яйцам свойственно полное или голобластическое дробление. В яйцах Костистых рыб, перешедших к морскому обитанию, желток обособлен от цитоплазмы. Желток содержит значительные запасы воды, а оболочка яйца непроницаема для воды и солей. Таким яйцам свойственно меробластическое, или дискоидальное дробление, то есть только плазменной части, в результате которого образуется слой поверхностных бластомеров, обеспечивающий осморегуляцию зародышевой части яйцеклетки. Именно с меробластическим типом дробления яйцеклеток Костистые рыбы смогли приспособиться к размножению в условиях с различной соленостью, в том числе и в морских водах. Таким типом дробления яйцеклеток обладают представители Тарпонообразных, Конорылообразных, Сельдеобразных, Лососеобразных и иные Костистые рыбы, включая и тех, кто вторично перешел к пресноводному обитанию. У лососей яйца с меробластическим типом дробления, что указывает на морское происхождение их предков. Однако, в отличие от истинно морских рыб, обо-

лочка икры лососей проницаема для воды и солей. Следовательно, Лососевидные наиболее вероятно произошли от проходных Корюшковидных.

Лососевые известны с третичного периода. Освоение прибрежных вод Лососевидными, как и Корюшковидными, шло вдоль побережья от моря Тетис вокруг Лавразии (рис. 71) с дальнейшим проникновением внутрь пресных вод данного материка. Дальнейшее распространение их по побережью Гондваны стало невозможным из-за образовавшегося еще в конце триасового периода теплого течения между двумя суперматериками: Лавразией и Гондваной.

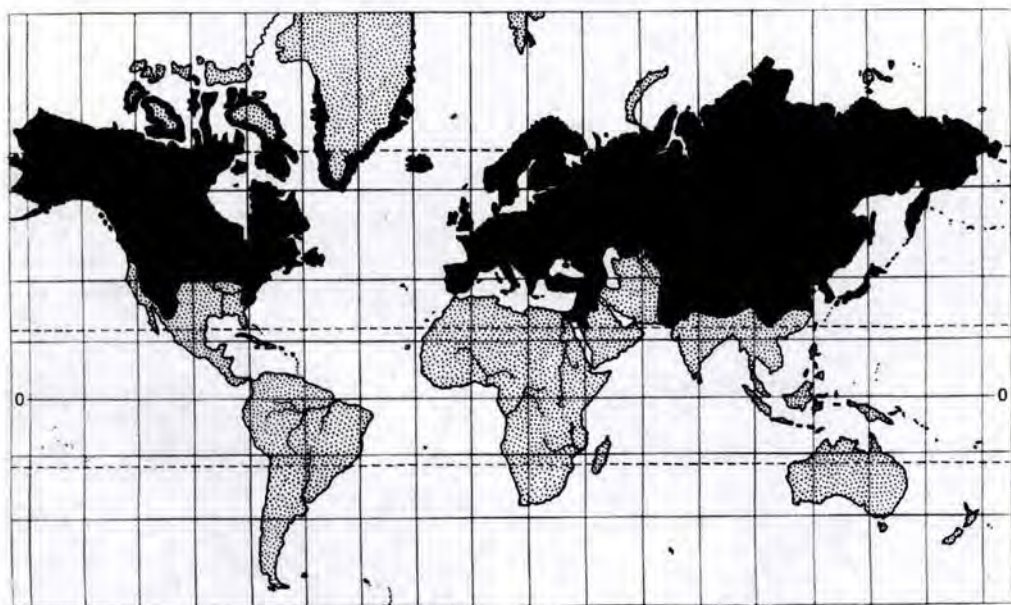


Рис. 71. Распространение Лососевых рыб в пресных водах

Лососевые — проходные и пресноводные рыбы Северного полушария. В Южном полушарии их нет. Они обитают в Европе, Северной Азии (на юг до верхнего течения Янцзы), в горных ручьях Северной Африки и в Северной Америке. Процесс перехода лососей от проходного образа жизни к пресноводному легко проследить на примере образования по дальневосточному побережью самих пресноводных водоемов.

На Дальнем Востоке можно обнаружить пресноводные озера четырех типов. Первый тип — это озера, образовавшиеся на месте кратера вулкана (рис. 72) за счет заполнения его атмосферными осадками. Второй — это озера, возникшие в результате преград на пути речного стока.

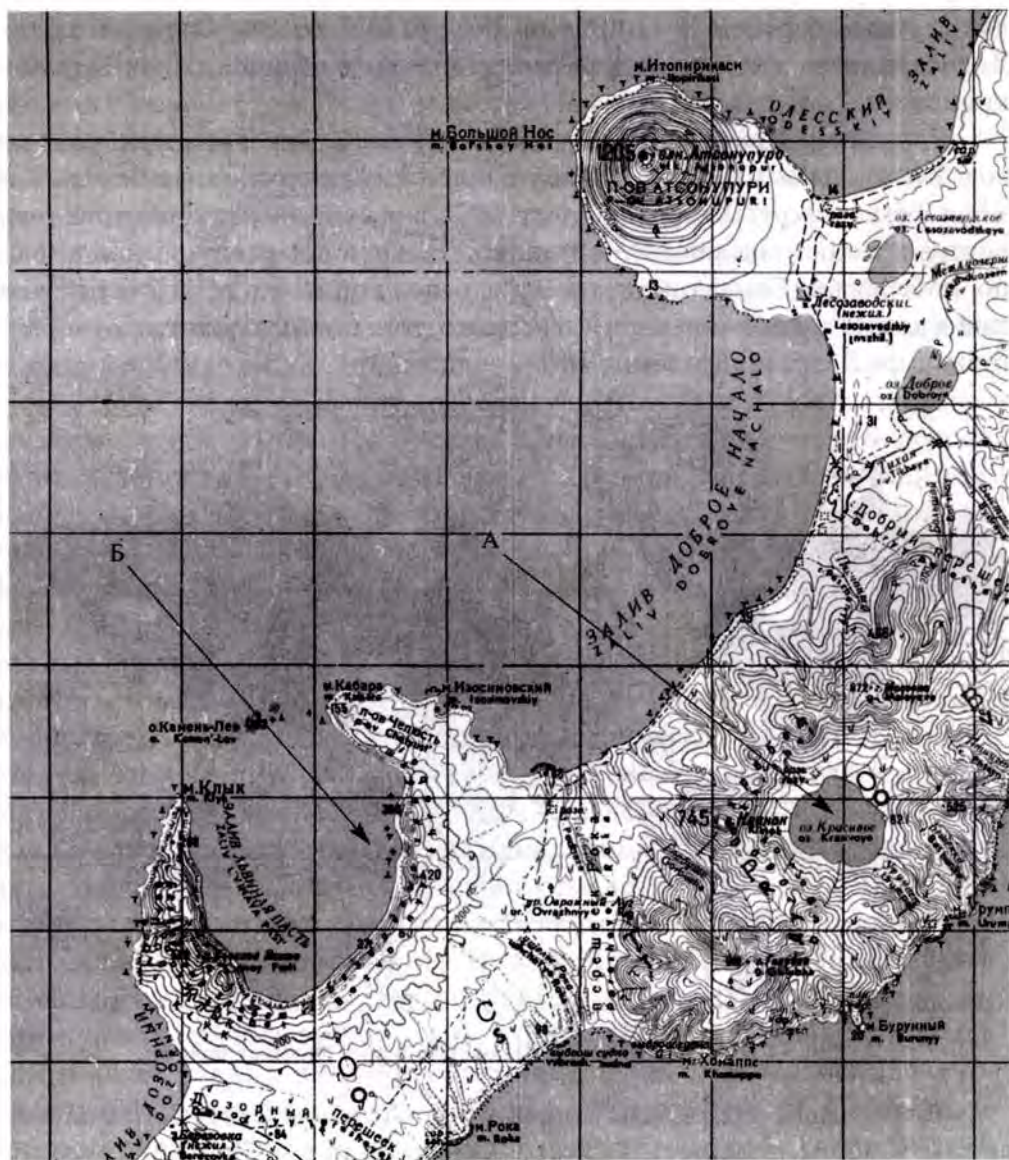


Рис. 72. Пресноводные (кальдерные) озера (А) или солоноводные лагуны, образовавшиеся в кратере вулкана (Б)

Третий — озера, возникшие в результате регрессии моря и в дальнейшем распредившиеся. Четвертый — это морские лагуны и заливы, часто образовавшиеся между двумя или более вулканами (см. рис. 72), или проливы между двумя островами, или заливы, обособившиеся от моря песчаными косами (рис. 73) и в дальнейшем в той или иной сте-



Рис. 73. Различные этапы обособления залива от моря

пени опресненные (рис. 74). Одновременно с опреснением озер происходило и преобразование морских экосистем в пресноводные.

Проходной образ жизни лососей дает им определенные преимущества. Так, для каждого вида в конкурентной борьбе за освоение экологической ниши, важную роль играет его численность, которая ограничивается выеданием молоди и икры вида. Переход корюшек и лососей к нересту в пресные воды позволил сохранить потомство от его выедания



Рис. 74. Различные по солености озера острова Сахалин: *А* — соленое озеро; *Б* — солоноватоводное озеро Тунайча, соленость которого за последнее десятилетие упало с 12 до 3‰; *В* — пресноводные озера

массовыми, мелкими хищниками, численность которых в море, несомненно, больше, чем в менее кормных озерах и горных речках. В свою очередь, в море больше корма для роста лососей.

Тихоокеанские лососи (*Oncorhynchus*) нерестятся один раз в жизни, после чего гибнут. Это связано с тем, что дальневосточные реки, стекающие с гор, короткие и малокормные. Большой запас желтка в икре позволил получить более крупное потомство, а гибель производителей, по мнению ряда исследователей, повышает кормовую базу этих

рек в период откорма перед скатом молоди и, главное, позволяет не конкурировать потомству с производителями за корм в море. Интересно отметить, что при выращивании симы в пресной воде, по крайней мере, самцы становятся полициклическими.

В морской период жизни тихоокеанские лососи нагуливаются во всей северной части Тихого океана вплоть до теплого течения Куроисио, включая Японское, Охотское и Берингово моря (рис. 75). Перемещаясь за пищей, тихоокеанские лососи доходят до устьев рек северотихоокеанского побережья США, Канады, Аляски и всего дальневосточного побережья Азии до Южной Кореи и Японии.

Настоящие лососи (*Salmo*), освоив более длинные и более кормные реки, нерестятся несколько раз в жизни и их молодь несколько лет проводит в реке. Распространены они очень широко. Это проходные и жилые рыбы северной части Атлантического и Тихого океанов, есть они в Балтийском, Черном, Каспийском морях, были и в Аральском море. Жилые формы в Америке и Евразии распространены очень широко, доходя на юге до Средиземноморья и верховьев Евфрата, нет их только на всем протяжении Сибири.

Представители рода гольцы (*Salvelinus*) близки к лососям рода *Salmo*. Они отличаются от лососей отсутствием зубов на рукоятке сошника. У гольцов, за исключением одного вида, обитающего в Америке, никогда не бывает на теле темных пятен. Для них характерны светлые пятна по бокам тела. Однако мальки этих рыб имеют русловую окраску, то есть когда по бокам тела располагаются темные пятна, как у мальков некоторых видов дальневосточных лососей, благородных лососей и хариусов. Причем с возрастом, например у кунджи, поверх темных пятен начинают проявляться свойственные взрослым рыбам светлые пятна.

Распространены гольцы циркумполярно. Проходные гольцы идут на нерест в реки Исландии, Норвегии, Мурмана, Шпицбергена, Новой Земли, по побережью Сибири в Обь, Енисей, Пясину, реки Аляски, Канады, Гренландии. Жилые формы — реликты ледниковой эпохи, идут на юг гораздо дальше. Они встречаются в альпийских озерах, бассейне Байкала и реках, впадающих в залив Петра Великого.

Сиговые и Хариусовые полностью перешли к обитанию в пресных водах. Сиги приурочены в своем обитании к олиготрофным озерам и холодным горным рекам, в которых они нерестятся. При этом у сига икра приобрела способность вмерзать в шугу (мелкий битый лед и снег), где и происходит ее развитие. Эта их способность позволяет четко приурочить вылупление к моменту таяния льда, что совпадает с максимумом развития фито- и зоопланктона в водоемах такого типа. Интересно

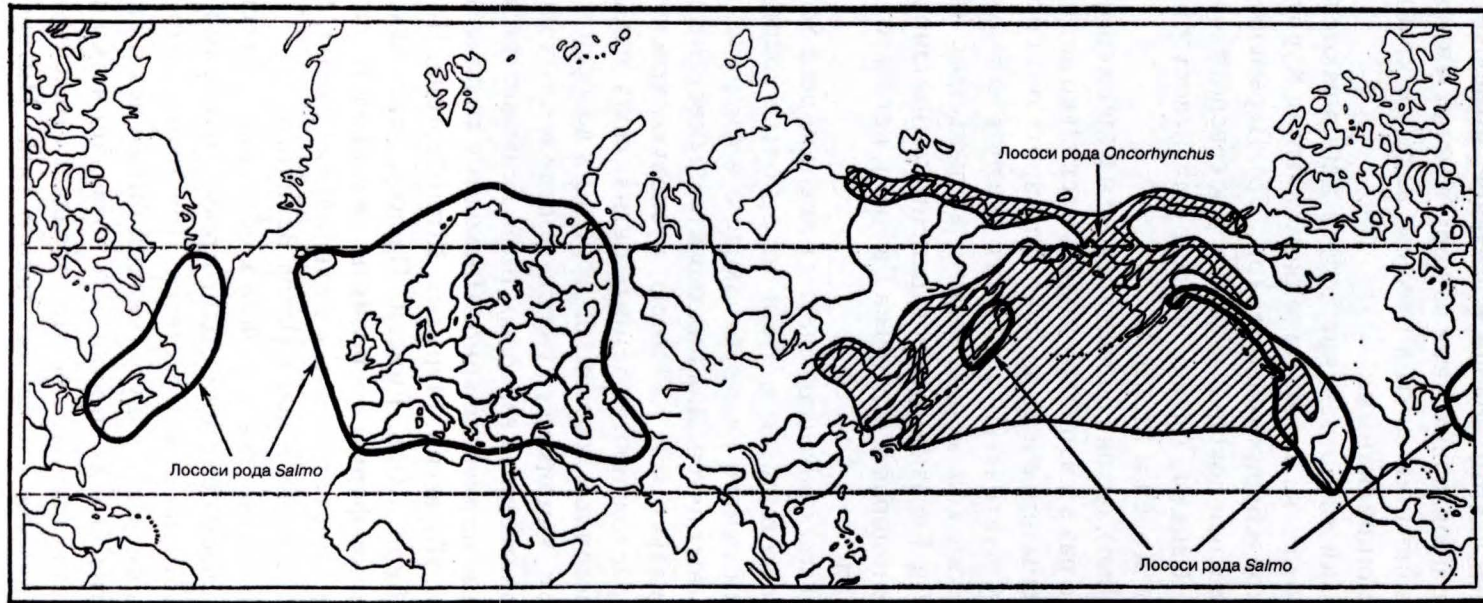


Рис. 75. Область распространения проходных лососей

отметить, что только у Сиговых в икре обнаружен водорастворимый цитохром, способный вхолостую сжигать запасные вещества икры, не допуская, таким образом, её промерзания. Желтый цвет икры Сиговых обусловлен именно этим цитохромом, а не исключительно каротиноидными пигментами, как у большинства остальных Костистых рыб.

Распространены Сиговые циркумполярно, населяя водоемы Европы, Азии и Северной Америки.

Хариусовые — пресноводные рыбы. Они сохранили приверженность к холодным, быстрым горным рекам с чистой водой. По своему происхождению близки к Лососевым. Одним из приспособлений к повышению эффективности оплодотворения икры в горном потоке является наличие у самцов хариусов мощного спинного плавника, при помощи которого он во время нереста создает завихрение воды, в котором и осуществляется более полное осеменение икры.

Хариусовые возникли от пресноводных форм Лососевых на юге восточной части Азии. Наиболее близок к исходной форме монгольский хариус (*Thymallus brevirostris*), обитающий во внутренних водоемах Северо-Западной Монголии. У него сохранились примитивные признаки, такие как очень большой рот, хорошо развитые зубы. В озере Хубсугул (Косогол), расположенном в Монголии, обитает косогольский хариус (*Thymallus nigrescens*), у которого жаберных тычинок больше, чем у других хариусов.

Восточносибирский хариус (*Thymallus arcticus pallasi*) отличается от типичной формы тем, что спинной плавник его смещен вперед и тело покрыто более мелкой чешуей. Он населяет восточную часть Сибири, встречаясь в реках Пясине, Таймыре, Хатанге, Лене, Яне, Индигирке, Алазее, Колыме, в реках Чукотского полуострова, а также в Северной Америке, населяя реки Канады и реку Юкон. Его подвид — амурский хариус (*Thymallus arcticus grubei*) обитает в бассейне Амура, от верховьев до лимана, а также распространен в реках дальневосточного побережья — от Гижиги на севере до р. Судзухе, впадающей в Японское море, а также в реке Ялу, впадающей в Желтое море. Очень близкая форма — камчатский хариус — распространен в реках Камчатского полуострова и на север до Анадыря.

В Сибири распространен другой подвид — сибирский хариус (*Thymallus arcticus arcticus*). Он обитает в бассейнах Оби, Енисея, Кары, в реках Байкала и Ангара, а на юг доходит до алтайских горных водоемов и реки Кобдо в Северо-Западной Монголии.

Довольно широко распространен европейский хариус (*Thymallus thymallus*). Его ареал охватывает почти всю Европу — от Франции, Англии,

Германии, Дании, Скандинавских стран и Финляндии до Уральских гор. На юг он идет до Швейцарии, бассейна Дуная и Днестра, есть в верхнем течении Волги и Урала. Он заходит и в озера Ладожское, Онежское, Имандра, откуда идет на нерест в реки. Отсутствует европейский хариус только в бассейнах Днепра, Дона, Кубани, в Крыму и на Кавказе.

Независимо от Корюшковидных, Лососевидные также дали глубоководных рыб в виде подотряда: Стомиевидных (*Stomiatoidei*) и Гигантуровидных (*Giganturoidei*). Если Серебрянкоподобные, как правило, планктоноядные и не имеют истинных фотофоров на боках тела, то у Гладкоголовоподобных и Стомиевидных они хорошо развиты, и это в основном хищные рыбы.

Стомиевидные известны в отложениях уже с миоцена, хотя, видимо, сформировались (судя по наличию их отолитов) еще в эоцене. Это широко распространенные морские глубоководные рыбы средних слоев океана. У некоторых сохраняется жировой плавник. У ряда видов большой рот, усаженный многочисленными острыми зубами, и сдвинутые к хвосту спинной и анальный плавники, из-за чего жировой плавник отсутствует.

К Лососеобразным близки сильно специализированные Миктофообразные, или Светящиеся анчоусы (*Myctophiformes*). Представители этого отряда также имеют жировой плавник. Брюшные плавники у них расположены в средней части брюха, грудные — низко посажены; рот окаймлен только предчелюстными костями. Рот обычно большой, что связано с их глубоководным обитанием. Плавательный пузырь замкнутый или отсутствует. Отряд включает два подотряда: Миктофовидных (*Myctophoidei*) и Алепизавровидных (*Alepisauroides*).

Миктофовидные — мелкие бентосоядные или планктоноядные рыбы; у многих имеются хорошо развитые фотофоры и разного рода светящиеся железы. Тело их покрыто хорошо развитой чешуей. Известны с позднего мела. Это придонные или батипелагические рыбы, распространенные от прибрежной и шельфовой зоны до больших глубин, а в пелагиали открытого океана от поверхности до глубины 2,5 км.

Семейство Аулоповых (*Aulopidae*) данного подотряда, пожалуй, наиболее близки к исходной форме. Известны в отложениях с мелового периода. Они не имеют светящихся органов и обитают не в толще вод открытого океана, как светящиеся анчоусы, а у берегов на сравнительно небольших глубинах. Распространены они в Средиземном море, у восточных и северо-западных берегов Атлантики, в Тихом океане — в Японском море и южнее побережья Калифорнии.

В целом Миктофовидные весьма многочисленны преимущественно в Индийском океане — по побережью Южной Азии и Восточной Африки, в Центральной Атлантике и по западному побережью Тихого океана — от Японии до восточного побережья Австралии, хотя некоторые семейства, например светящиеся анчоусы, распространены необычайно широко в Мировом океане от Шпицбергена и северной части Берингова моря до шельфовых ледников Антарктиды.

Второй подотряд Алепизавровидных — крупные (более 1,5 м) хищные рыбы с длинными кинжаловидными зубами, без светящихся органов и без плавательного пузыря. Тело голое или чешуйный покров слабо развит. Распространены, также как и Миктофовидные, необычайно широко. Они встречаются от Арктики до Антарктики.

От каких-то Лососеобразных ведет свое начало узкоспециализированный и тупиковый в своем эволюционном развитии надотряд **Перкопсоидных рыб**, включающий отряд **Перкопсообразных** (Percopsiformes). Некоторые его представители сохранили жировой плавник позади спинного. Дожившие до наших дней — чисто пресноводные виды, обитающие в Северной Америке (рис. 76, 77), представляющие остаток некогда многочисленной группы рыб, обитавших как в пресных, так и морских водах. Они известны с конца верхнего мела. Аналогично морским Ктенотриссовидным, Перкопсообразные пошли по пути увеличения маневренности, но в пресных водах путем укорочения своего тела. По мере укорочения тела анальное отверстие от анального плавника перемещается на горло, а брюшные плавники приближаются к грудным. Эти рыбы имеют ктеноидную чешую, замкнутый плавательный пузырь и колючие передние лучи в спинном, анальном и брюшных плавниках. Подобно Лососеобразным, выметывают крупные икринки, диаметром 1,3—1,9 мм, и охраняют гнездо.

В настоящее время в составе этого отряда осталось три семейства: Перкопсовые (Percopsidae) с двумя видами — пескокат, или лососеокунь (*Percopsis omyscomaicus*), и колумбия (*Columbia transmontana*); Афредодеровые (Aphredoderidae) с одним видом — афредодер, или пират-окунь (*Aphredoderus sayanus*), и Слепоглазковые (Amblyopsidae).

Перкопсовые обитают на большей части Канады, в бассейнах Великих озер и на юг до Канзаса, Миссури, Кентукки и Виргинии. Афредодеровые встречаются в бассейнах Великих озер, на Атлантическом побережье Северной Америки — от Нью-Йорка до Техаса, в бассейне Миссисипи и к северу от Мичиган.

Слепоглазковые также распространены в Северной Америке (рис. 78), где стали обитателями пещер и подземных вод. У представителей этого

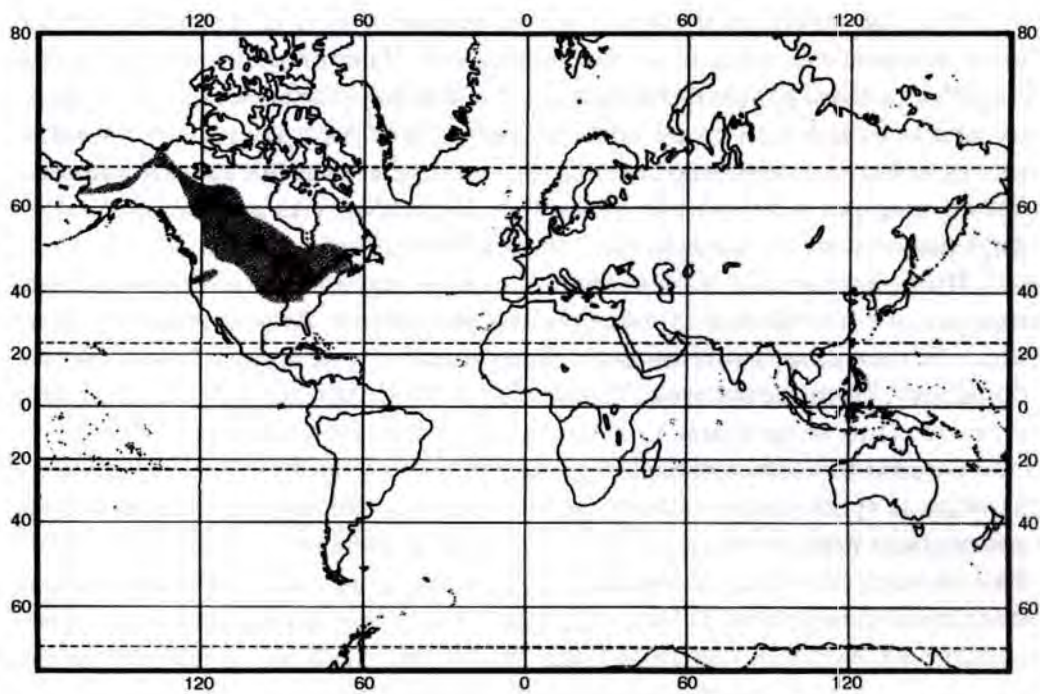


Рис. 76. Распространение Лососеобразных

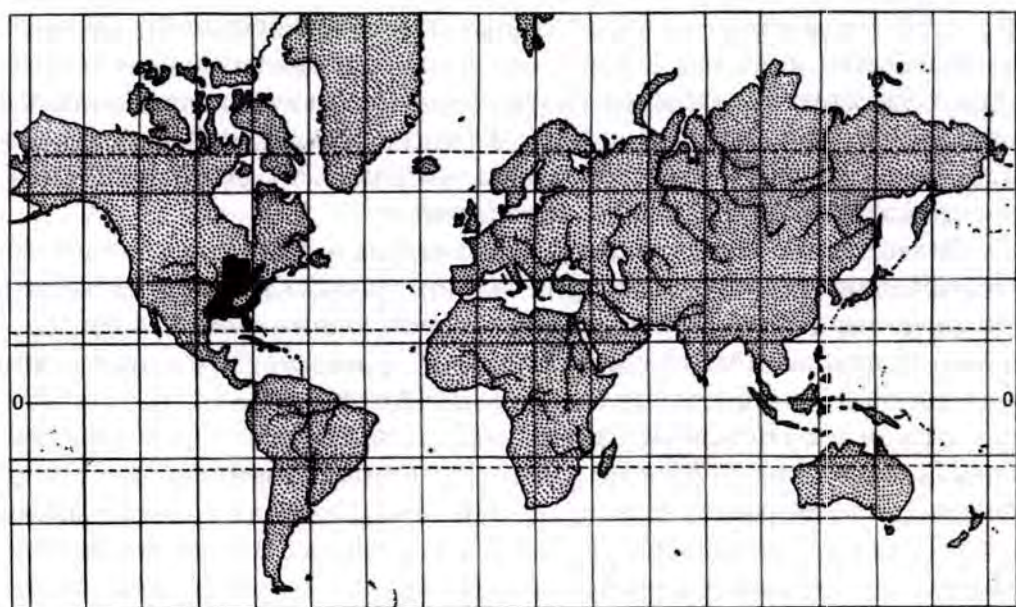


Рис. 77. Распространение Афредодеровых

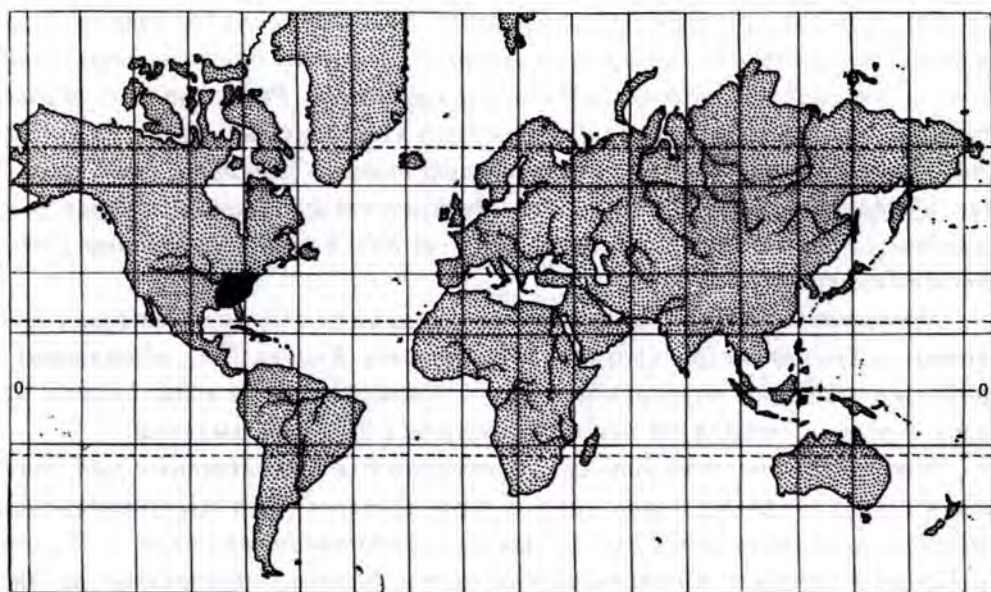


Рис. 78. Распространение Слепоглазковидных

семейства есть полный переход от зрячих видов к слепым, у которых на голове сильно развиты сейсмочувствительные каналы, позволяющие рыбам ориентироваться без глаз. Спинной и анальный плавники перемещаются на середину тела, из-за чего исчезают брюшные плавники, а анальное отверстие расположено на горле. Слепоглазки вынашивают икру в жаберной полости.

Анализируя особенности распространения представителей трех наиболее древних надотрядов Костистых рыб — Клюпеоидных, Ангвиллоидных и Перкопсоидных рыб, мы приходим к следующим заключениям. В распространении представителей этих надотрядов много общего. Центром распространения их, несомненно, было побережье моря Тетис, откуда они расселялись по трем направлениям. Одно из них, это в пелагиаль тропических и субтропических широт океана Панталасса. По этому пути шло распространение Ханосовых.

Второе направление — вокруг Пангеи, в основном огибая Лавразию и далее Гондвану или с двух сторон огибая суперматерик. По этому пути шло распространение Сельдевидных, Корюшковидных, Галаксиевидных, Лососевидных с проникновением последних на восточном побережье Лавразии в пресные воды.

Ряд морских групп (Тарпонообразные, Морские волки) проникли из моря Тетис на восточное побережье Лавразии и в воды будущей Атлантики через пространство между Лавразией и Гондваной. Ряд групп рыб, оказавшись изолированными в распределяющемся Сарматском море или в водоемах, подвергшихся распределению за счет таяния ледников, дали проходные и пресноводные формы. Это представители Перкопсоидных рыб, Сельдевых, Щуковидных и производных от них Карпозубообразных рыб, а также Обыкновенные угри.

Представители Конорылообразных, такие как Фрактолемовые, Кнериевые и Кромериевые, будучи производными Конорылых, обитающих в прибрежных, часто опресненных водах, освоили пресные воды Африки, видимо, в период откола от нее Антарктиды и Южной Америки.

Многие группы, что вообще характерно для примитивных рыб, перешли к глубоководному обитанию. К глубоководным и полуглубоководным рыбам из представителей вышеуказанных надотрядов относятся Гисовые из Тарпонообразных, Спиношипообразные и Мешкоротообразные из Анвиллоидных рыб, Серебрянковидные и Стомиевидные из Лососеобразных, Светящиеся анчоусы.

От Лососеобразных, а точнее — от Щуковидных в тропическую часть Гондваны пошло распространение представителей **Ципринодонтоидных рыб** (Cyprinodontomorpha) с двумя отрядами — Карпозубообразными (Cyprinodontiformes) и Сарганообразными (Beloniformes).

Карпозубообразные получили распространение не как Щуковые — в речные биотопы Лавразии, а на запад и особенно на юг — в болотистые биотопы Гондваны, где заняли ту акваторию, которая осталась на Пангее после ее освоения Щуковидными и Галаксиевидными, за исключением Австралии, которая к моменту занятия Карпозубообразными южных участков ареала уже отделилась вместе с Антарктидой от южной оконечности Африки (см. рис. 49), а Индия уже подсоединилась к Азии. Современная область распространения Карпозубообразных представлена на рис. 79.

Карпозубообразные еще более мелкие рыбы, чем Умбровые, что характерно при распространении в южном направлении. Они заняли мелкие тропические водоемы, вплоть до пересыхающих луж и даже дупл в деревьях, наполненных водой. Подавляющее большинство Карпозубообразных — зоопланктофаги. У них цилиндрическое тело со сдвинутыми, как у щук, к хвосту спинным и анальным плавниками. Брюшные — далеко за грудными. Циклоидная чешуя заходит на голову.

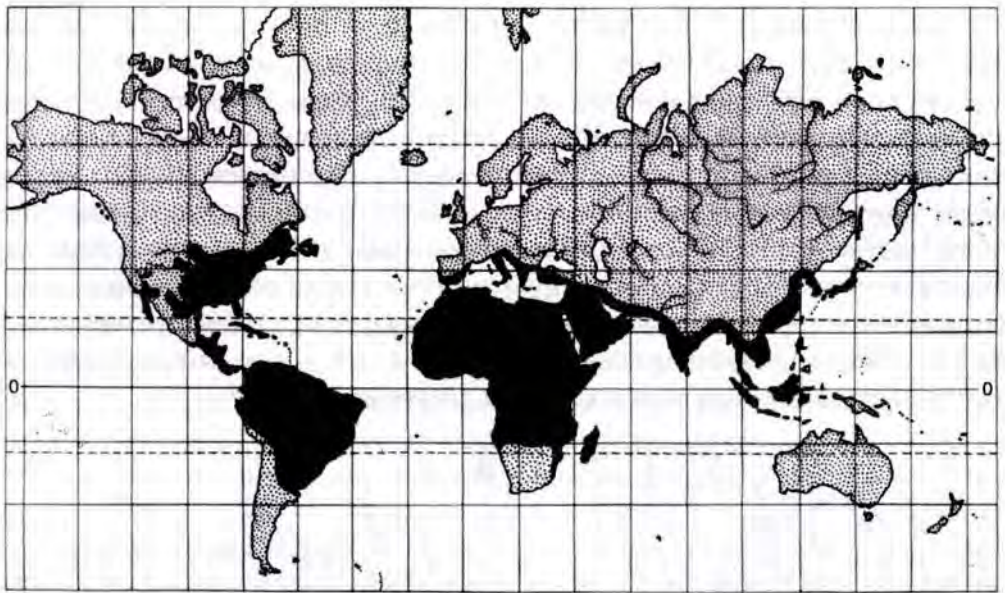


Рис. 79. Распространение Карпозубообразных

Из-за малых размеров, они не имеют боковой линии. Однако плавательный пузырь замкнутый.

Карпозубообразные включают два надсемейства Карпозубоподобных (*Cyprinodontoidea*), выметывающих сравнительно крупную икру, и Пецилиеподобных, или Гамбузиеподобных (*Poeciloidea*), выметывающих сформированных мальков. Следует отметить, что Карпозубовидные из-за малой абсолютной плодовитости (так как эволюционно они уменьшались в размерах, распространяясь к тропикам, сохраняя исходно икру со значительным запасом желтка) исключительно разнообразны по способам размножения. Так, Карпозубые (*Cyprinodontidae*) выметывают во внешнюю среду крупные икринки, способные в течение девяти месяцев переносить засуху. Оризиевые (*Oryziatidae*) откладывают икру, слипающуюся в комок и висящую у анального отверстия самки, которую до вылупления она носит с собой. У Гораихтовых (*Goaichthyidae*) самцы имеют сложно устроенный гоноподий, при помощи которого они подвешивают около генитального отверстия самки сперматофор, то есть капсулу со спермиями. Благодаря сперматофору, самка может быть оплодотворена пассивно, причем спермии внутри самки могут оплодотворить несколько партий икры. Самка выметывает оплодотворенную икру на растения, на которых она удерживается за счет нитей. Адрианихтовые (*Adrianichthyidae*) выметывают как мальков, так, при испуге, и икру. Если зародыши в икре близки к вылуплению, они выклеваются из оболочки.

У Гамбузиевых (Poeciliidae) — внутреннее оплодотворение и яйцеживорождение, то есть малек рождается дважды — из икринки и из гонад самки. У Гудеевых (Goodeidae) (рис. 80), развивающиеся в полости яичника икринки бедны желтком, эмбрионы связаны со стенкой яичника особыми выростами — трофотениями, обеспечивающими их питание и газообмен. У Дженинсиевых (Jenynsiidae) и Четырехглазых рыб (Anablepidae) эмбрионы развиваются вне оболочки и за счет особых выростов яичника через кровеносную систему самки обеспечиваются питанием и кислородом, что позволяет четырехглазым рыбам производить на свет сформированных мальков длиной 4–6 см. Среди Карпозубообразных есть живородящие полурылы (*Dermogenys pusillus*).

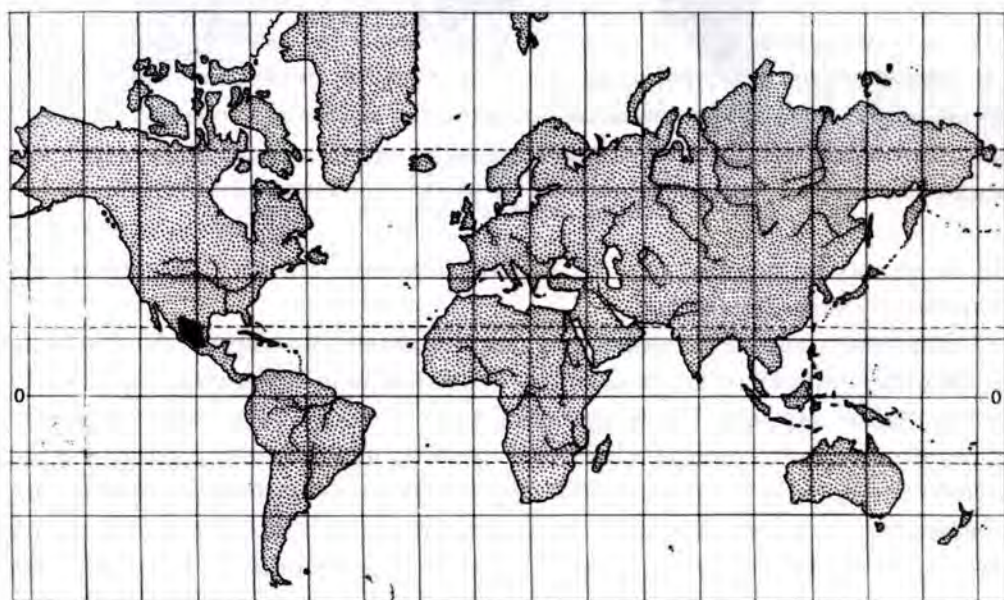


Рис. 80. Распространение Гудеевых

Карпозубые обитают в Северной, Центральной и Южной Америке, Африке, на юге Азии. Оризиевые распространены в Японии, Корее, Китае, Индокитае, Индонезии, Индии и Шри-Ланке, на Филиппинах, в Бирме. Гораихтовые — в солоноватых водах Индии. Адрианихтовые — обитатели озер Сулавеси. Пецилиевые обитают в пресных, частично солоноватых и морских водах от Калифорнии и Филадельфии в Северной Америке до Эквадора и Уругвая — в Южной. Гудеевые обитают в горных районах Мексики, в реках с быстрым течением. Дженинсиевые — в речных бассейнах от Риу-Гранди-ду-Сул до залива Ла-Плата. Четырехглазковые — в Южной Мексике, Центральной Америке и на севере

Южной Америки. Как видно из вышеизложенного, вынашивающие Карпозубообразные распространены в основном на востоке и юго-востоке Азии, в то время как яйцеживородящие и живородящие — на американских материках. Данное обстоятельство не позволяет выстроить их в ряд от икромечущих до живородящих и указывает на независимое возникновение различных форм размножения в пределах данного отряда.

Карпозубообразные обитают в мелких тропических водоемах, значительно усыхающих или пересыхающих в период засухи. Естественно, что при заполнении их дождевыми водами, они сильно опресняются, а при пересыхании по солености приближаются к морской воде. Таким образом, их эволюционный выход в морские прибрежные воды был вполне очевиден, дав развитие отряду Сарганообразных.

Сарганообразные (Beloniformes) широко распространены в теплых и умеренно теплых водах Мирового океана (рис. 81), как бы дополняя, таким образом, пресноводное и солоноватоводное распространение Карпозубообразных. Известны с эоцена. Как и Карпозубообразные, Сарганообразные имеют удлинненное тело, покрытое циклоидной чешуей. Лучи в плавниках мягкие. Один спинной плавник сдвинут назад, располагаясь над анальным, как у шук. Брюшные плавники находятся далеко за грудными. В плечевом поясе нет мезокозракоида. Плавательный пузырь не соединен с пищеводом. Боковая линия проходит вдоль нижнего края тела, что указывает на их обитание в поверхностных водах.

Отряд включает два подотряда: Летучковидные (Echocoetoidei), с двумя семействами Полурыловых (Hemirhamphidae) и Летучих рыб (Echocoetidae), и Саргановидные (Scomberesocoidei), с двумя семействами Саргановых (Belonidae) и Скумбрещуковых (Scomberesocidae). Исходной группой отряда являются Полурыловые.

Приспособившись к морскому обитанию при сравнительно небольших размерах, они были вынуждены перейти от живорождения к более плодовитому размножению — икрометанию. Используя нити оболочки для прикрепления к растениям, они уменьшили выедаемость икры, так как ее сложнее съесть вместе с субстратом.

В отличие от морских полурылов, населяющих тропические и субтропические воды всего Мирового океана, пресноводные виды встречаются только в реках Южной и Юго-Восточной Азии и Северной Австралии.

Морские полурылы обычно держатся у самой поверхности воды, выпрыгивая из нее при испуге и глиссируя по поверхности на значительные расстояния, оставляя под водой нижнюю часть хвостового плавника. Удлиненная нижняя челюсть в данном процессе играет важную

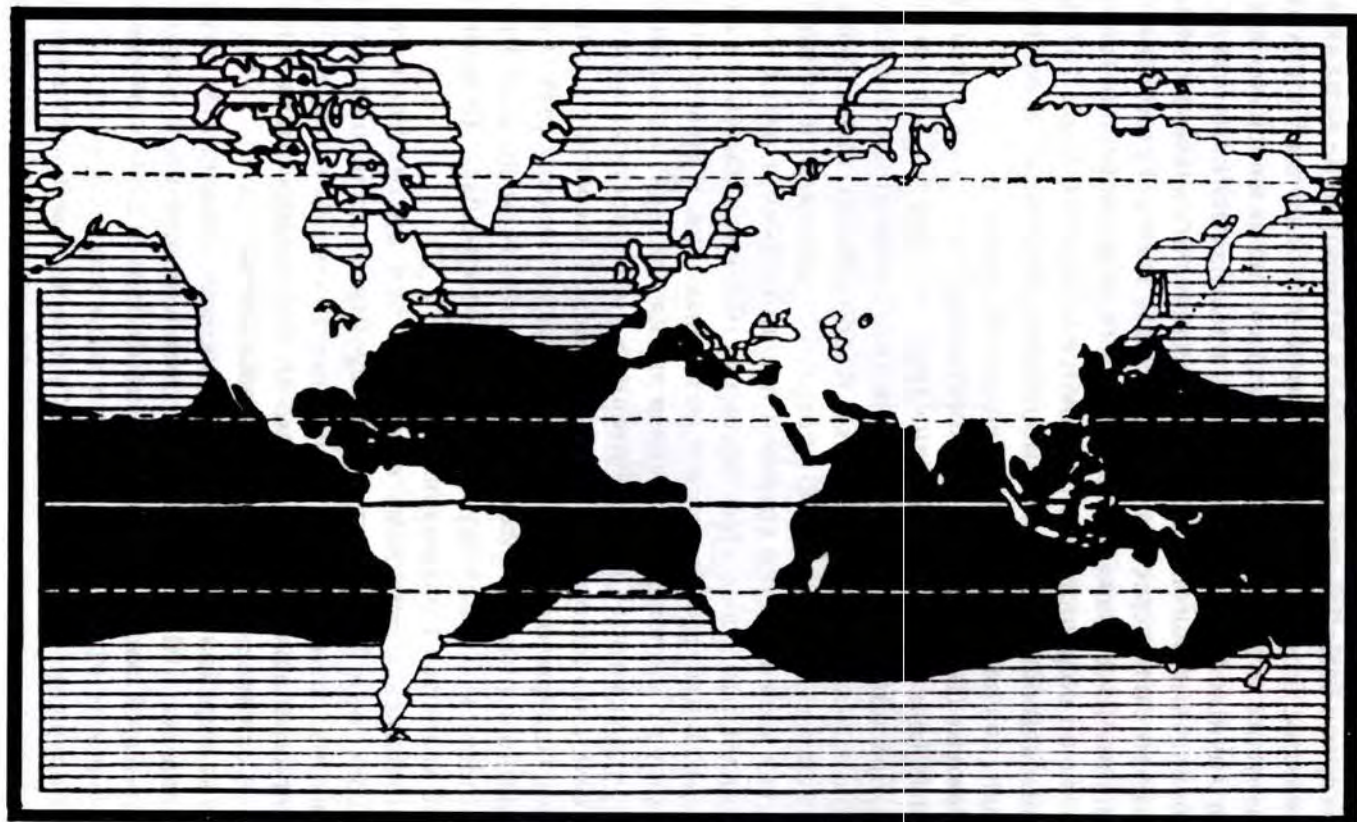


Рис. 81. Область распространения Летучих рыб

гидродинамическую роль. Такая особенность биологии в ходе эволюции этой группы послужила основой для перехода к настоящему планирующему полету в воздушной среде.

Полурылы обитают у побережья. Только два вида — длиннорылый полурыл (*Euleptorhamphus viridis*) и летучий полурыл (*Oxyporhamphus micropterus*) вышли в пелагиаль открытого океана, причем последний выметывает пелагическую икру. Оба вида, спасаясь от хищника, могут пролетать до 50 м. Личинки полурылов имеют нормальные челюсти, и только в дальнейшем развитии происходит удлинение нижней челюсти.

У Летучих рыб челюсти короткие, а грудные плавники достигают размеров, соизмеримых с длиной тела. Мальки некоторых летучих рыб, однако, проходят в эмбриональном периоде стадию «полурыла» с удлиненной нижней челюстью, что указывает на происхождение летучих рыб от полурылов. Летучие рыбы откладывают икру на растения, и только двукрылые летучки выметывают пелагическую икру.

Итак, в пределах подотряда Летучковидных, эволюция шла в плане освоения поверхностных вод от берега к просторам океана.

Особенно разнообразна фауна летучих рыб Индо-Западнотихоокеанской области, где насчитывается более 40 видов. В восточной части Тихого океана обнаружено около 20 видов, в Атлантическом океане — 16 видов. Область распространения летучих рыб ограничена водами, имеющими температуру не ниже 20°C.

В пределах подотряда Саргановидных также шло развитие от прибрежных форм в сторону освоения толщи океана. Так, Саргановые, обитающие поблизости от берега, удлинители и верхнюю челюсть, используя мощные длинные челюсти с острыми клыковидными зубами, а также уже имеющийся у Полурылов комплекс для броска, состоящий из отнесенных назад к хвосту спинного и анального плавников, для нападения в качестве хищника-засадчика. Интересно отметить, что в ходе индивидуального развития сарганов они проходят стадию «полурыла».

Морские сарганы встречаются главным образом поблизости от берега, большей частью в пределах тропической и субтропической зон.

Скумбрешуковые (или Макрелешуковые) ушли от берега в толщу океана, правда, редко погружаясь на глубину свыше 50 м, став планктоноядными рыбами. Их обе челюсти более тонкие и короткие, чем у сарганов, и лишены крупных зубов. Последние лучи спинного и анального плавников у них обособлены в виде серии отдельных самостоятельных плавничков. Это способствовало улучшению гидродинамических свойств малоприспособленной для подвижного пелагического образа жизни исходной формы с сильно смещенными к хвосту удли-

ненными спинным и анальным плавниками. В этом семействе 4 рода и 4 вида, два из которых интересны тем, что сайра (*Cololabis saira*) откладывает икру, снабженную пучком клейких нитевидных придатков, на твердый плавучий субстрат, а скумбрешука (*Scomberesox saurus*), напротив, выметывает пелагическую икру.

Скумбрешуковые принадлежат к числу наиболее массовых планктоноядных рыб. Они населяют умеренно теплые и субтропические воды всех океанов, отсутствуя в холодных арктических и антарктических водах и в тропической зоне, в которой их биологическое место занимают летучие рыбы.

Итак, Карпозубообразные обитают в Северной, Центральной и Южной Америке, на юге Европы и в Африке, на юге Азии, а также на островах между Азией и Австралией.

От Карпозубообразных берут свое начало Сарганообразные, среди которых Полуреды являются исходной формой. В отличие от морских полуредов, населяющих тропические и субтропические воды всего Мирового океана, пресноводные виды встречаются только в реках Южной и Юго-Восточной Азии и Северной Австралии.

Таким образом, центром распространения Сарганообразных являются острова, расположенные между Азией и Австралией, откуда они освоили сначала прибрежные, затем тропические открытые воды Мирового океана, а далее и умеренные.

Надотряд **Циприноидных рыб** (Cypripomorpha) — один из наиболее крупных по числу видов. Его представители (рис. 82) доминируют в пресных водах, составляя не менее половины видов всех пресноводных рыб.

Анатомическим признаком, объединяющим всех Циприноидных рыб, является Веберов аппарат, представленный системой косточек из видоизмененных первых четырех позвонков, соединяющих плавательный пузырь с внутренним ухом (рис. 83, 84). Благодаря Веберову аппарату у этих рыб расширяется диапазон слуха в область коротких волн, что весьма важно при обитании в мелких пресных водах. Представители этого надотряда характеризуются рядом примитивных признаков: наличием одного спинного плавника, позади которого у многих есть жировой плавник; все плавники состоят из мягких лучей (имеющиеся у некоторых толстые зазубренные шипы у переднего края спинного,

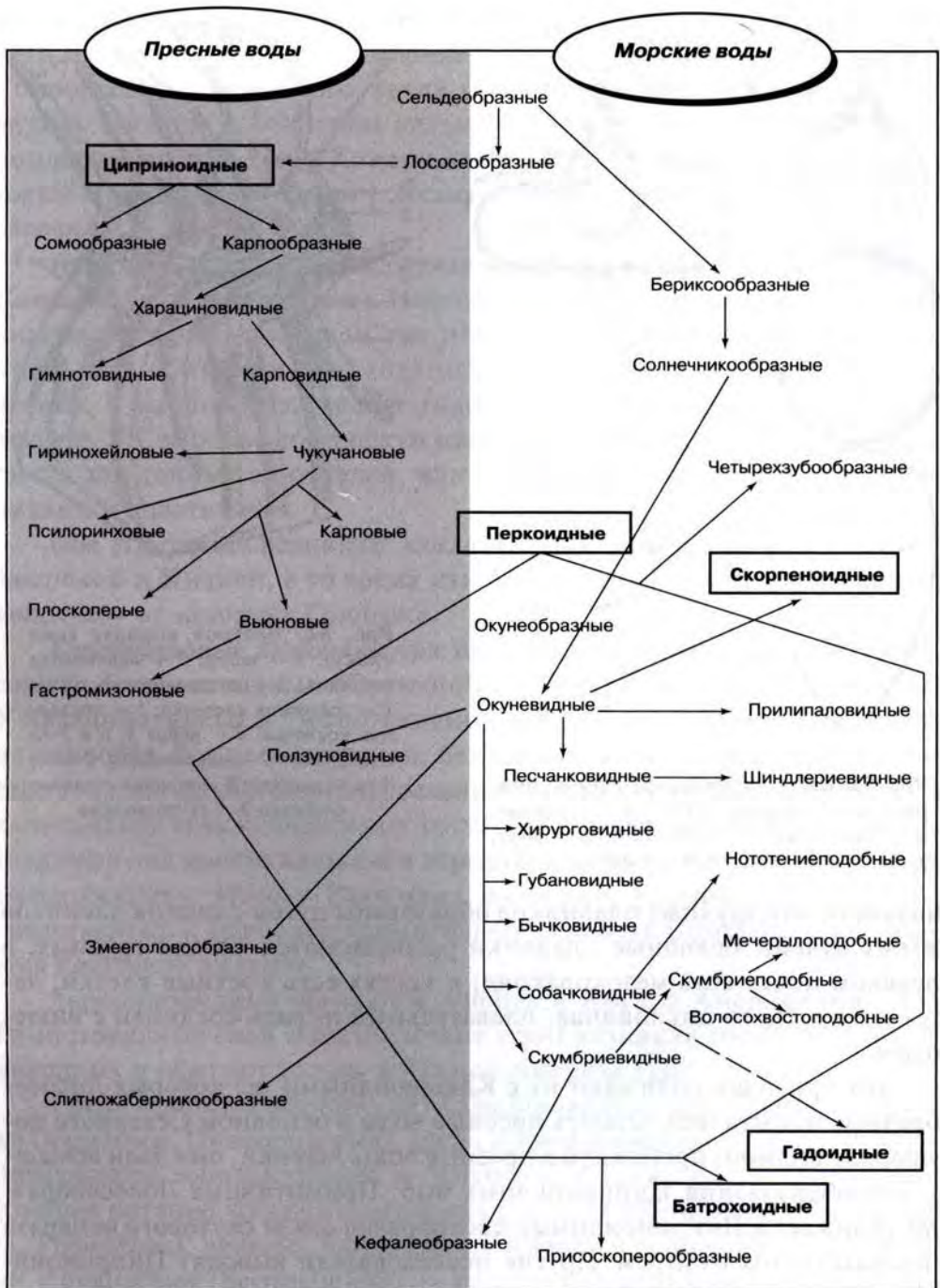


Рис. 82. Филогенез Циприноидных и Перкоидных рыб

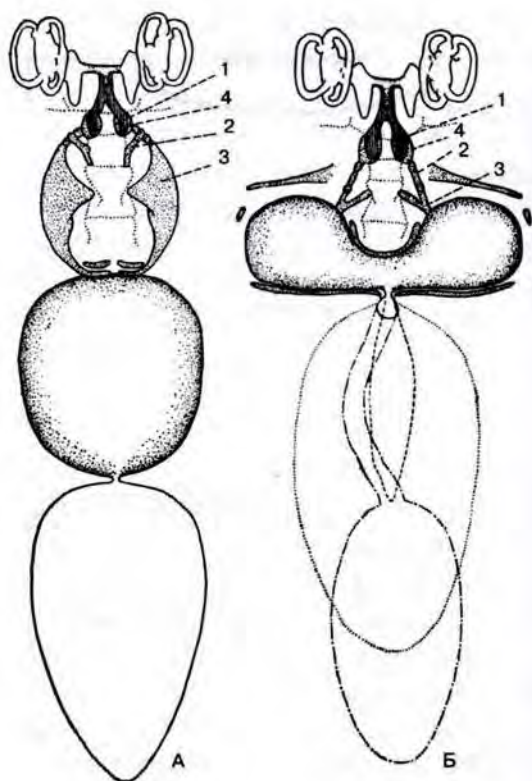


Рис. 83. Схема строения Веберова аппарата (по Суворову, 1948): *А* — карповые, *Б* — вьюновые; 1 — claustrum, 2 — incus, 3 — malleus, 4 — stapes

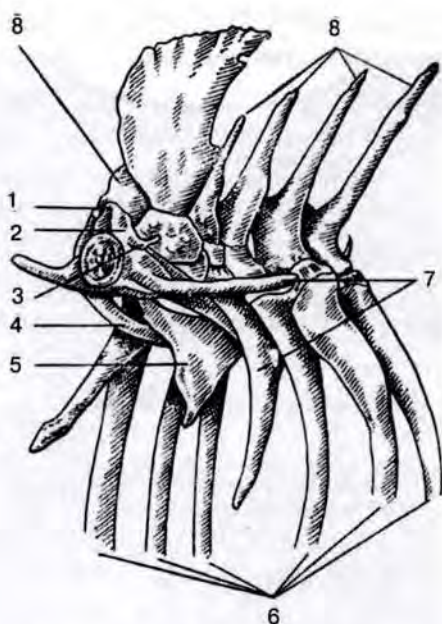


Рис. 84. Веберов аппарат (вид сбоку): 1 — запор; 2 — чашевидная косточка; 3 — вставочная косточка; 4 — трехногая косточка; 5 — последняя косточка; 6 — ребра 5, 6 и 7-го позвонков; 7 — парапофизы 2-го и 4-го позвонков; 8 — верхние остистые отростки 2-7-го позвонков

анального или грудных плавников образованы путем слияния члеников мягких лучей); брюшные плавники располагаются позади грудных; в плечевом поясе есть мезокоракоид; в костях есть костные клетки; чешуя если есть, то циклоидная; плавательный пузырь соединен с пищеводом.

Эти признаки сближают их с Ключеидными, из которых Лососеобразные попытались освоить пресные воды в основном Северного полушария. Видимо, проникнув в пресные воды Африки, они дали вспышку видообразования Циприноидных рыб. Прimitивных Лососеобразных сближает с Циприноидными своеобразие связи слухового аппарата с плавательным пузырем. Другие исследователи выводят Циприноидных рыб от Конорылообразных, также имеющих зачаточный Веберов аппарат и проникших в начальный период раскрытия Атлантического океана в пресные воды Африки. Следует, однако, отметить, что к мо-

менту проникновения Конорылообразных в пресные воды Африки на этом материке и в Южной Америке уже процветали Хараценовидные и Сомообразные. Более того, среди проникших в Африку Конорылообразных имеются в основном сильно регрессированные в эволюционном плане группы. Нет у Конорылообразных и жирового плавника, который широко представлен у Лососевидных, Хараценовидных и Сомообразных.

Надотряд включает два отряда Карпообразных (Cypriniformes) и Сомообразных (Siluriformes). Изначально Карпообразные (в виде Хараценовидных рыб) возникли как пелагические обитатели; Сомообразные — как обитатели дна, хотя исходно эти различия были не столь велики. У Карпообразных тело голое или, чаще, покрыто циклоидной чешуей. У Сомообразных чешуи никогда не бывает и тело, как и полагается для донных обитателей, или голое, или покрыто костными шипиками и пластинами.

Оба эти отряда возникли, когда Африка была соединена с Южной Америкой и Индией, в то время как Антарктида с Австралией уже «откололись» от материка Гондвана.

Карпообразные включают три подотряда: Хараценовидные (Characoidei), Гимнотовидные (Gymnotoidei) и Карповидные (Cyprinoidei). У Хараценовидных и Гимнотовидных есть жировой плавник, есть зубы на челюстях. Рот не выдвигной, без усиков. Имеется желудок. В качестве дополнительного органа дыхания у Хараценовидных используется капиллярная сеть кровеносных сосудов в ротовой полости, а у Гимнотовидных она продолжается и в переднюю часть плавательного пузыря. Продолжением этого у Вьюновых подотряда Карповидных, как и у представителей наиболее примитивных семейств Сомообразных, имеется кишечное дыхание.

Хараценовидные обитают в Африке и Южной Америке (рис. 85). Гимнотовидные (или Электрические угри) возникли позже от Хараценовидных и обитают только в Южной Америке (рис. 86–88).

Среди африканских (рис. 89) Хараценовидных преобладают хищники (например, Цинодонтовые), среди южноамериканских (рис. 90, 91) — питающиеся зоопланктоном и бентосом, а также растительноядные. Хищное питание южноамериканских пираний (*Serrasalmus*, *Rooseveltiella*, *Pygocentrus*), видимо, вторично, поскольку в основном представители Пираниевых (*Serrasalminidae*) — растительноядные рыбы, некоторые из которых, питаясь падающими в воду плодами растений, имеют мощные зубы для их разгрызания. Представители этого подотряда известны с эоцена.

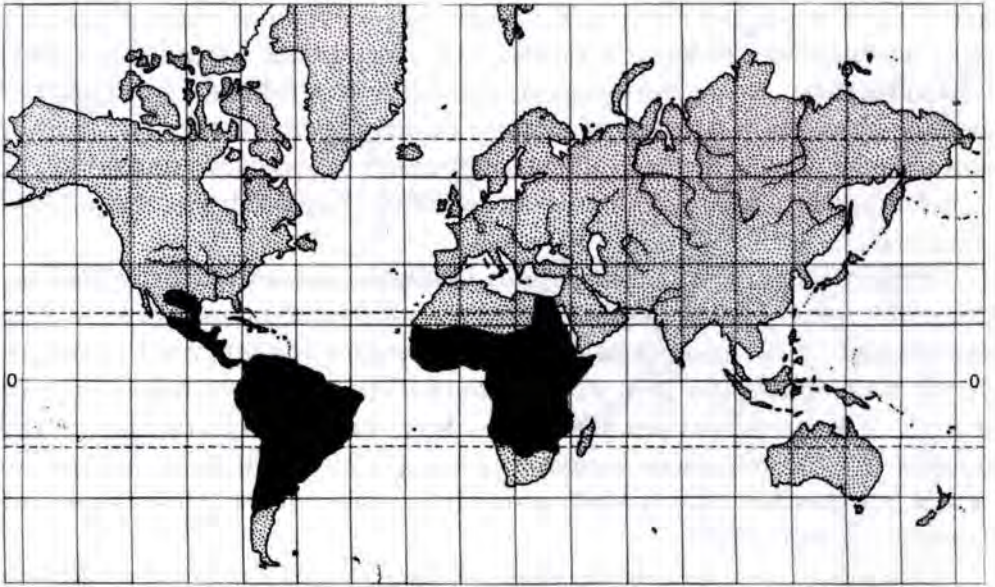


Рис. 85. Распространение Харациновидных

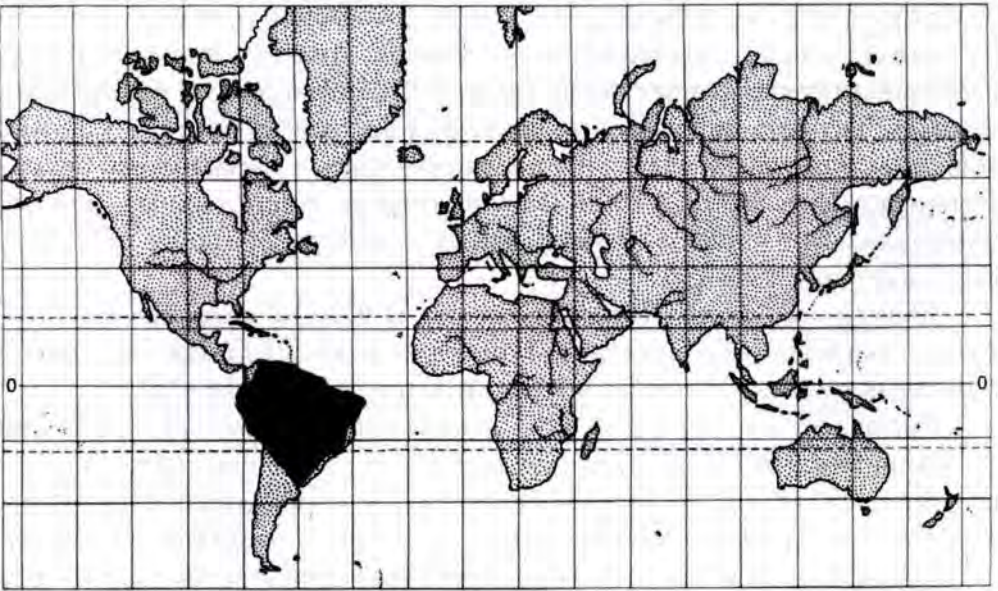


Рис. 86. Распространение Ножетелых

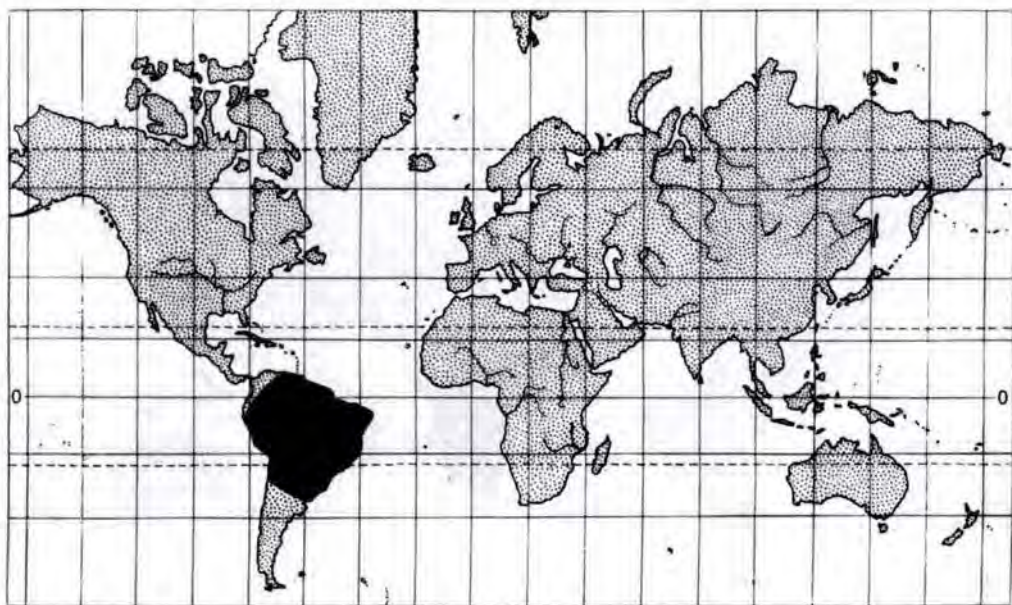


Рис. 87. Распространение Хвостоперых ножеделок

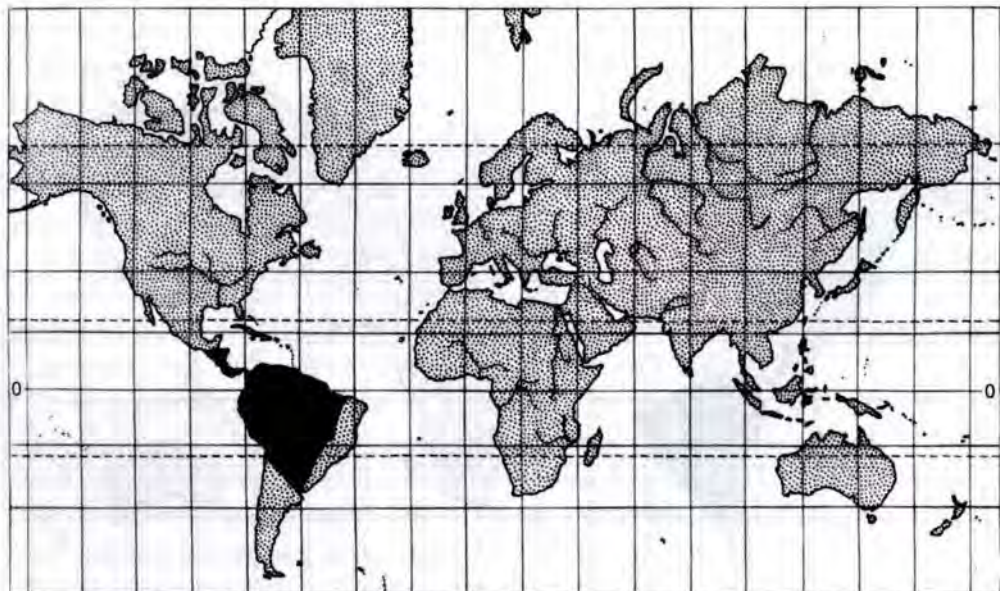


Рис. 88. Распространение Электрических угрей

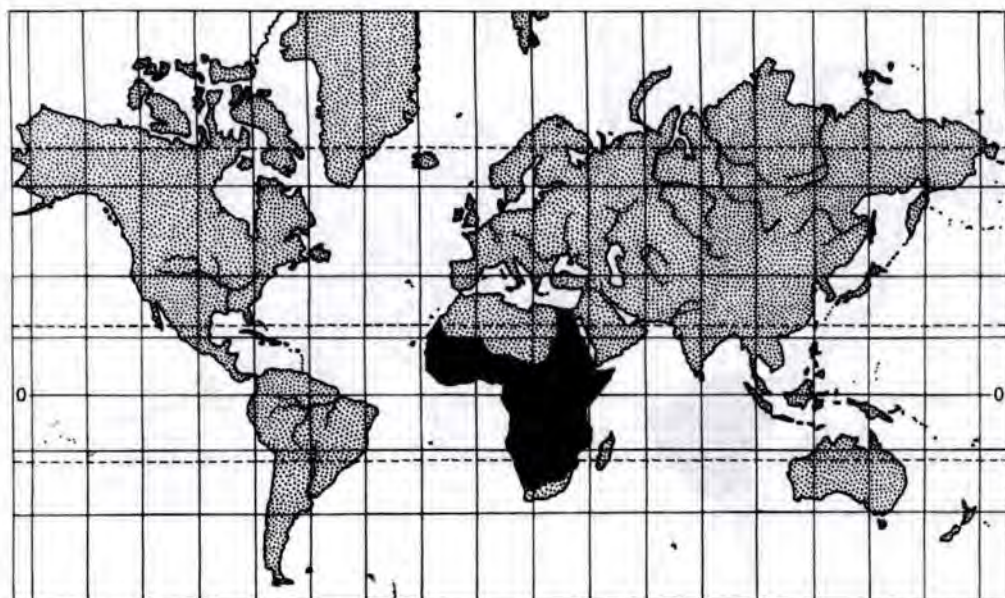


Рис. 89. Распространение Цитариновых

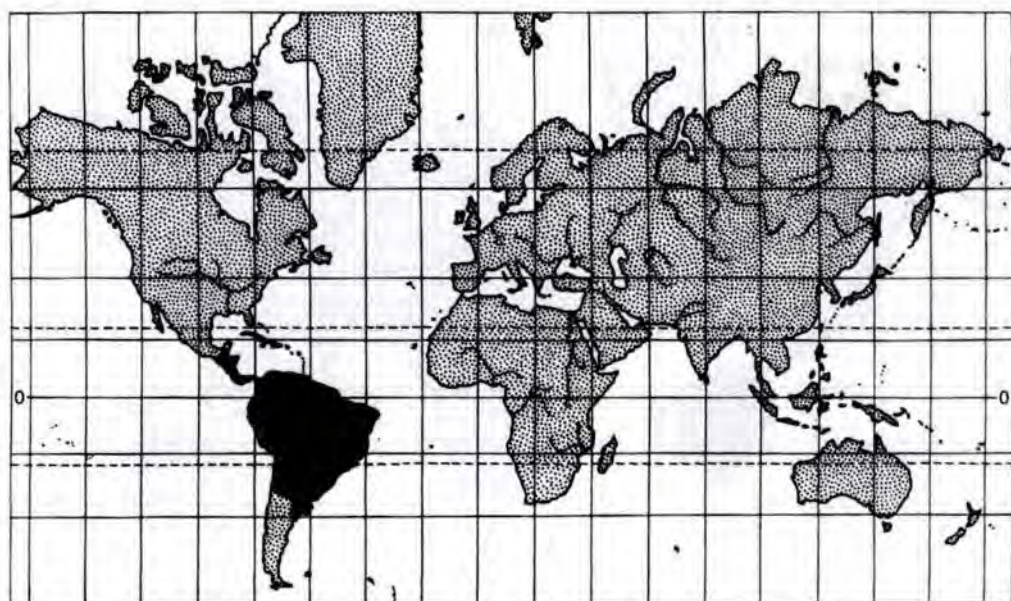


Рис. 90. Распространение Малоротых

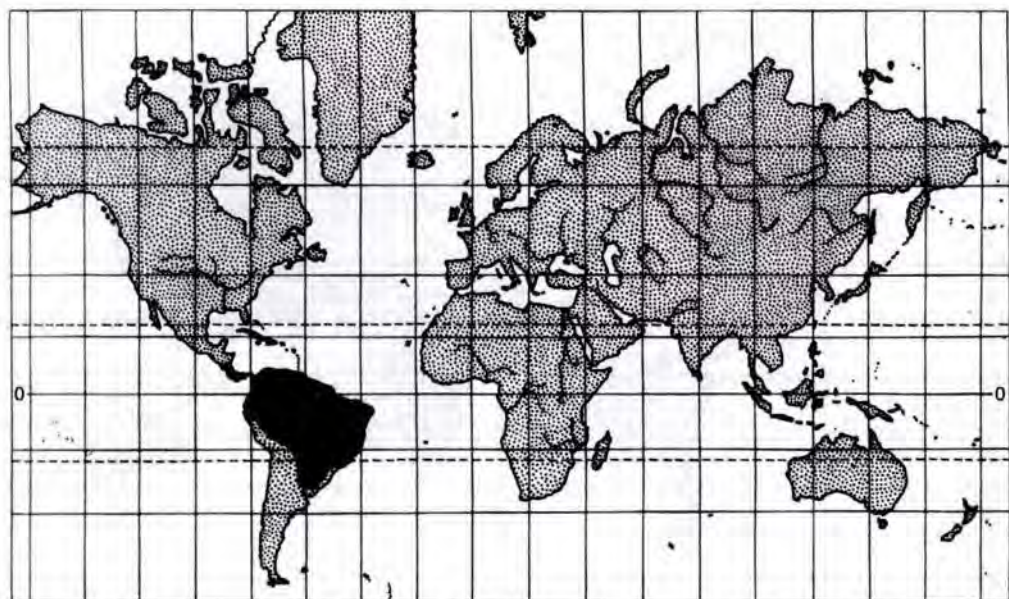


Рис. 91. Распространение Клинобрюхих

У Гимнотовидных, в отличие от Харациновидных, удлиняется задняя часть тела при укорочении передней. В результате этого они имеют длинное тело с длинным анальным плавником, достигающим до горла. Спинного плавника нет, но у многих сильно развит жировой плавник. Нет брюшных плавников. Анальное отверстие располагается на горле. Хвостовой плавник развит слабо или его нет. У электрических угрей есть электрические органы, используемые для защиты и нападения.

В отличие от предыдущих подотрядов, у Карповидных нет жирового плавника, нет зубов на челюстях и желудка, но есть нижнеглоточные зубы, находящиеся на пятой жаберной дуге. Рот выдвижной, что характерно для бентосного питания, часто снабжен усиками.

Карповидные возникли, видимо, от хищных Харациновидных рыб Африки в Индии, во время ее перемещения от Африки к югу Азии (рис. 92). В процессе этого перемещения пресноводная акватория Индии сокращалась, диктуя переход от хищника, являющегося вершиной пищевой пирамиды и, соответственно, теряющего численность при уменьшении ареала, к более низкому в трофическом отношении организму — моллюскоеду, в результате чего Карповидные утратили зубы на челюстях и желудок (так как соляная кислота желудка с CaCO_3 панциря моллюсков дает газ CO_2), но приобрели глоточные зубы, которыми

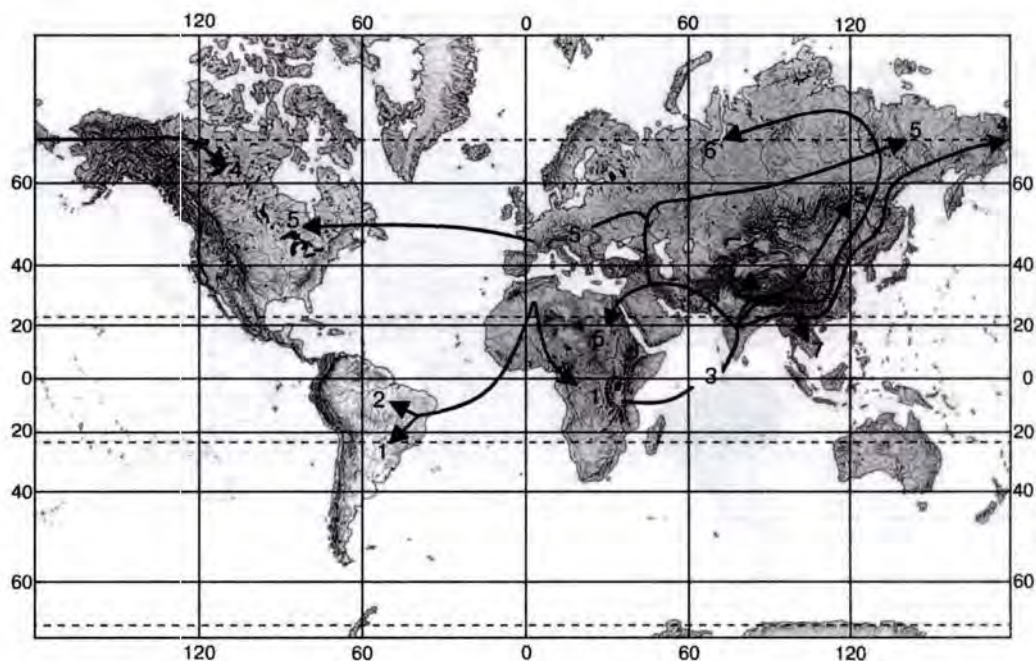


Рис. 92. Пути расселения Карпообразных: 1 — Харациновидные; 2 — Электрические угри; 3 — Карповидные; 4 — Чукучановые; 5 — Карповые; 6 — Вьюновые; 7 — Гиринохейловые

удобнее раздавливать раковины моллюсков. Так как Индия, присоединившись к Азии, «смяла» Тибетские горы, дальнейшее распространение Карповидных от Индии по Лавразии шло через горные формы в двух направлениях: 1) по востоку Азии на север с дальнейшим распространением через Чукотский полуостров в Северную Америку; 2) в северо-западном направлении в Африку и Европу, далее на восток в Сибирь и на запад в Северную Америку (рис. 93). Таким образом, Карповидные распространились в Евразии, Северной Америке и в Африке (рис. 94). Нет их на Мадагаскаре, в Австралии и в Южной Америке. Границу распространения Карповидных, которых нет в Австралии и на островах, принадлежащих Австралийской материковой плите, обозначают так называемой линией Уоллеса. Она проходит между островами Бали и Ломбок в Малайском архипелаге.

Карповидные включают семь семейств, из которых исходным, видимо, было семейство Чукучановых. У Чукучановых (*Catostomidae*) еще нет жерновка на базальной части черепа, об который у Карповых раздавливаются глоточными зубами кормовые организмы. Нижнеглоточные зубы однорядные, мелкие, тонкие, многочисленные. Современные

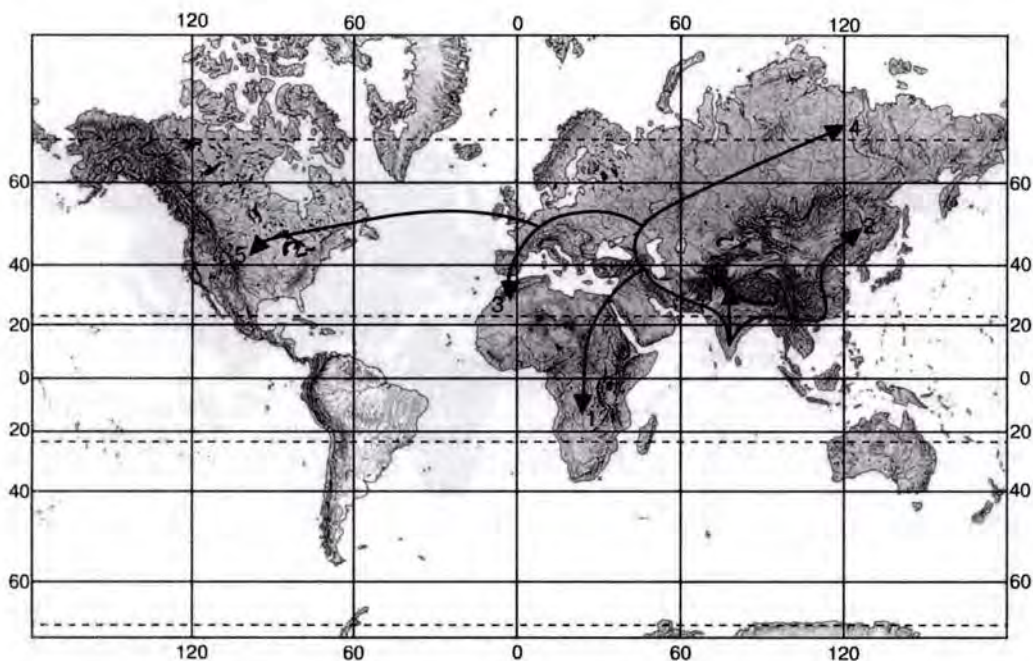


Рис. 93. Пути распространения подсемейств семейства Карповых: 1–6 — направления перемещения; усачи — 1, 2, 3; лании — 1, 2; горчаки — 2, 3; карпы — 2, 3, 4; пескари — 2, 3, 4; уклей — 2; толстолобы — 2; ельцы — 3, 4, 5; леши — 3; подусты — 3; расщепобрюхи — 6

Чукучановые имеют сильно развитые мясистые губы, без усиков (усиков нет и у Хараценовидных). В ископаемом состоянии Чукучановые известны с эоцена. Они сохранились на востоке Азии и в Северной Америке. Чукучановые обитают в бассейне реки Янцзы, в Восточной Сибири и в Северной Америке — от Крайнего Севера до Гватемалы. Разорванность ареала Чукучановых (рис. 95) указывает на то, что их позже вытеснили Карповые с более обширного ареала. Все Чукучановые (подобно обитателям горных рек) бентософаги по питанию и литофилы по размножению.

Гиринохейловые (*Gyrinocheilidae*), обитатели проточных и стоячих пресных вод Таиланда и Калимантана (рис. 96), близки к Чукучановым, но остались в горных речках и стоячих водоемах в Юго-Восточной Азии, приспособившись питаться водорослевыми обрастаниями. Из-за водорослевого питания, не требующего пережевывания, у них исчезли нижнеглоточные зубы, а жерновка исходно не было. Большая мясистая (как у Чукучановых) верхняя губа у этих рыб сливается с нижней, образуя присоску, что важно для отдыха рыбы в потоке воды, и для питания,

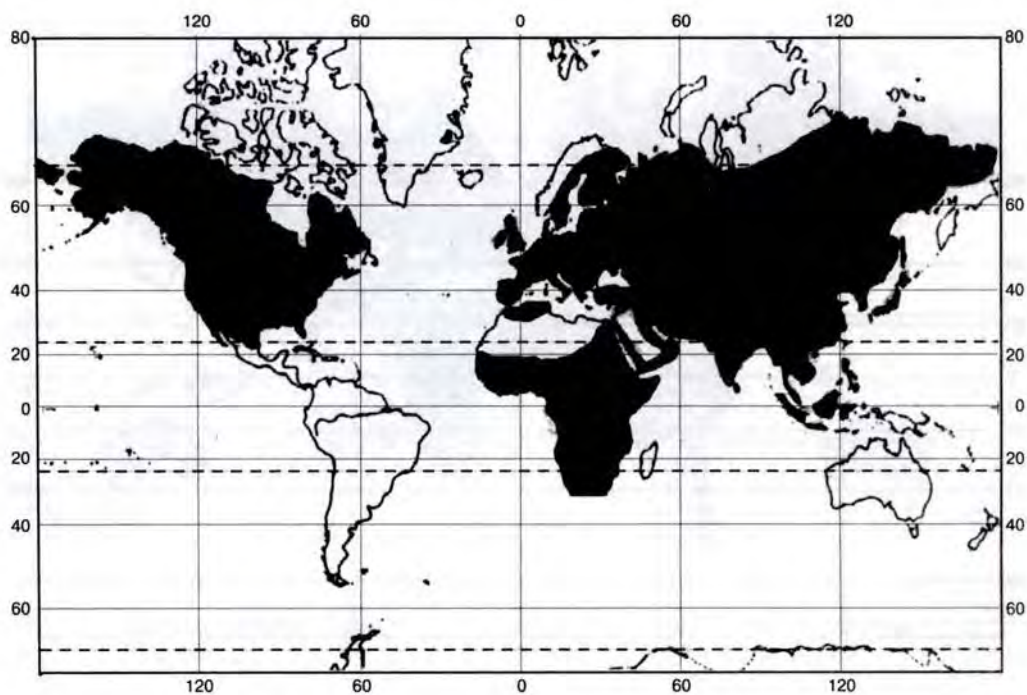


Рис. 94. Распространение Карповидных

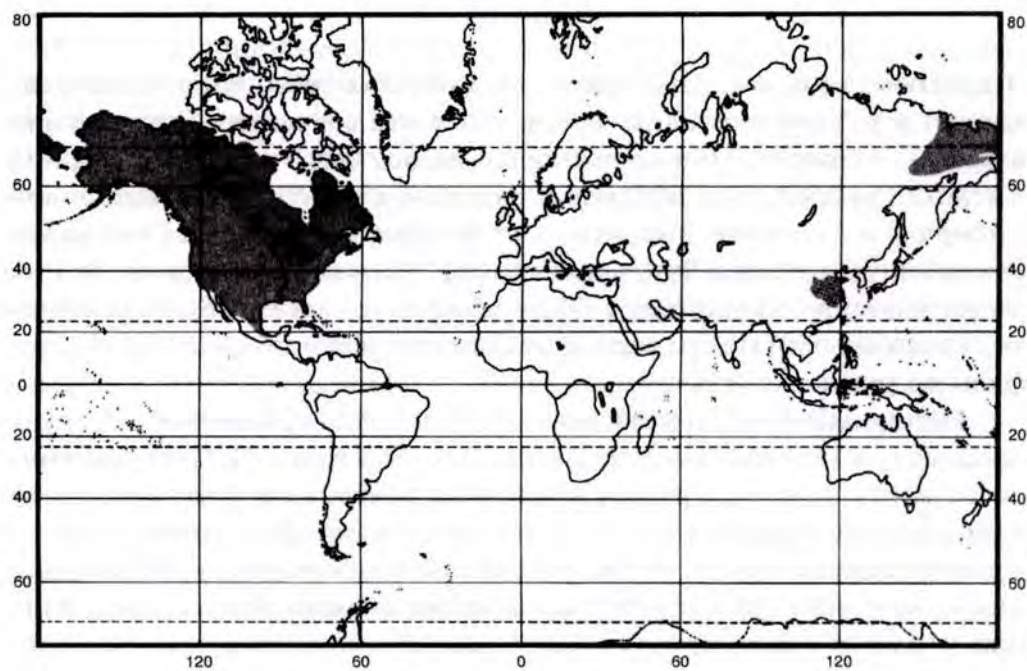


Рис. 95. Распространение Чукучановых

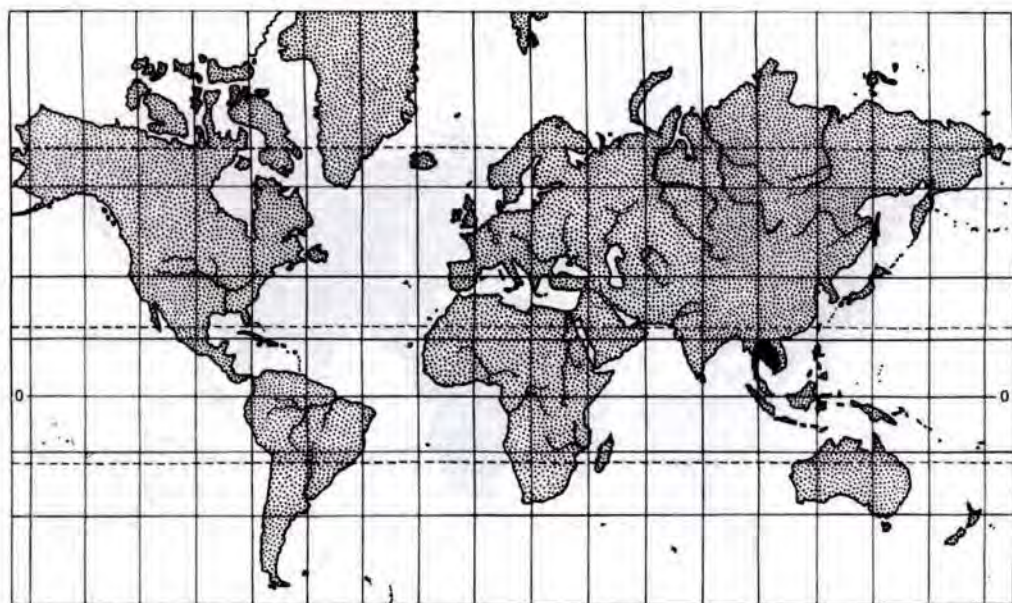


Рис. 96. Распространение Гиринохейловых

так как складки на внутренней поверхности губ образуют терку, которой рыба соскабливает водорослевые обрастания с различных предметов. Поскольку во время питания и отдыха поступление воды для жаберного дыхания исключается, у них наружные жаберные отверстия поделены костной перегородкой на верхнюю и нижнюю части. Вода через верхние отверстия проходит в глотку, а оттуда, омывая жабры, через нижние отверстия выходит наружу. Обе пары отверстий имеют клапаны, не позволяющие воде двигаться в обратном направлении.

Наибольшего видового разнообразия и распространения достигает семейство Карповых (Cyprinidae). У них рот выдвижной, с 1–2, реже 4 парами усиков. На нижнеглоточных костях серповидной формы имеются хорошо развитые нижнеглоточные зубы, расположенные в 1–3 ряда. На основной затылочной кости черепа образуется костно-роговая подушечка — жерновок, который вместе с нижнеглоточными зубами участвует в раздавливании и перетерании пищи. Нижнеглоточные зубы узко специализированы у разных видов Карповых, в зависимости от особенностей потребляемой пищи. Они ежегодно сменяются. Представители этого семейства известны с эоцена.

Распространились Карповые по всей Евразии, кроме Крайнего Севера, в Северной Америке и в Африке (рис. 97). В Африке они дали наибольшее количество видов, относящихся к нескольким родам.

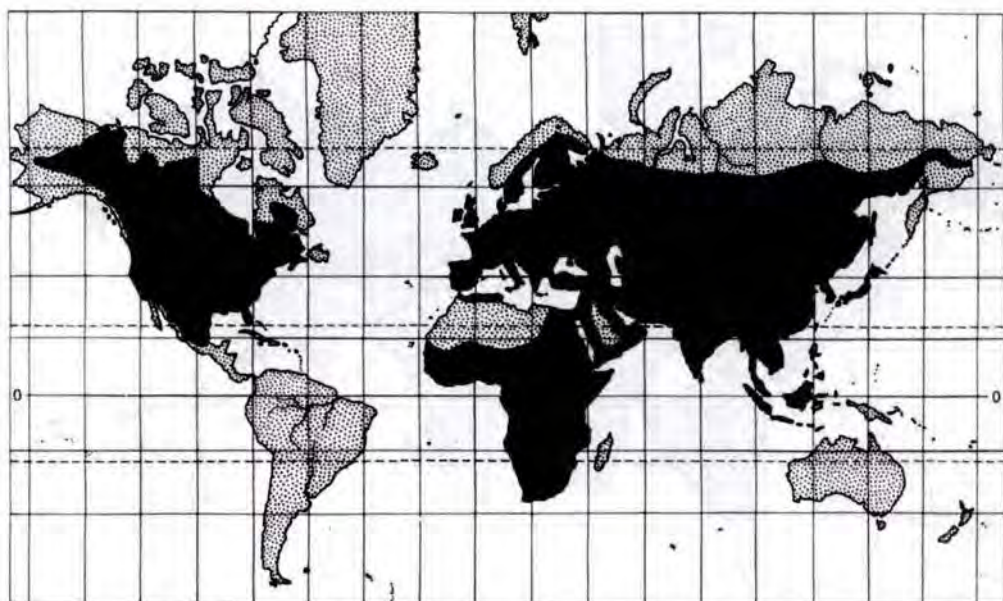


Рис. 97. Распространение Карповых

В состав Карповых входит 12 подсемейств. Их родственные взаимоотношения представлены на рис. 98, ареалы основных подсемейств — на рис. 99–107, а пути распространения подсемейств семейства Карповых — на рис. 93. Распространение представителей подсемейств карповых рыб весьма наглядно отражает родственные отношения между ними. Так, в Африку проникли только представители подсемейств наиболее

близких к исходным, а именно: усачи (*Barbinae*), дании (*Danioninae*) и расборы (*Rasborinae*). В юго-восточном направлении и по восточной части Азии на север до реки Амур распространились уклей (*Cultrinae*) и толстолобы (*Hypophthalmichthyinae*). Расщепобрюхи (*Schizothoracinae*) развились как специализированная ветвь усачей, приспособившихся к обитанию в горных реках и озерах Тибета. Представители практически всех подсемейств, за исключением узко-



Рис. 98. Взаимоотношения подсемейств семейства Карповых

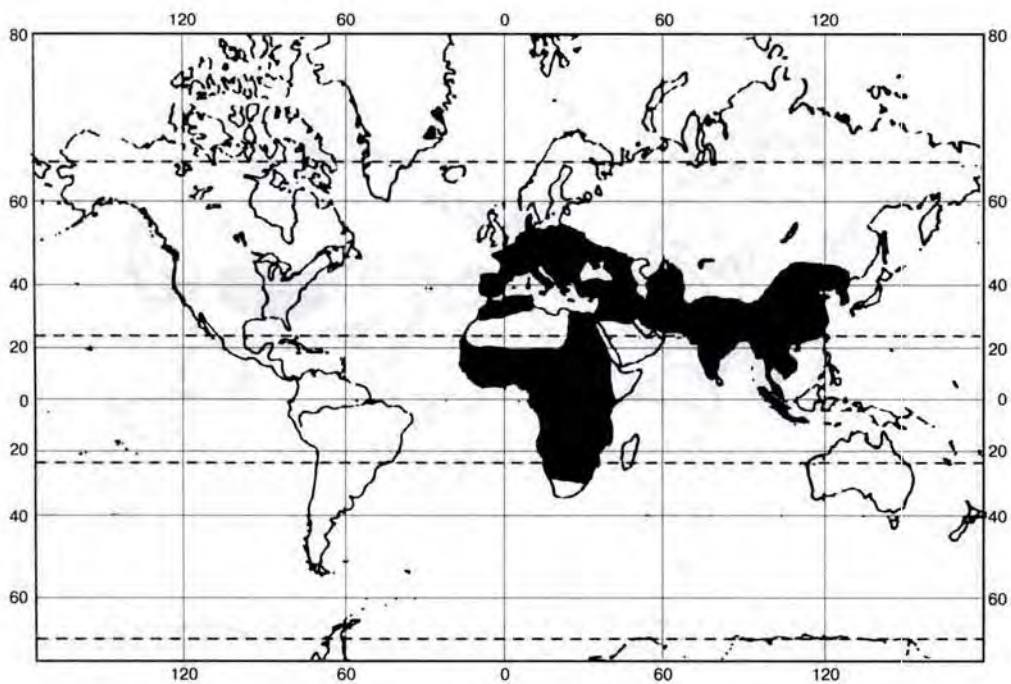


Рис. 99. Распространение усачей

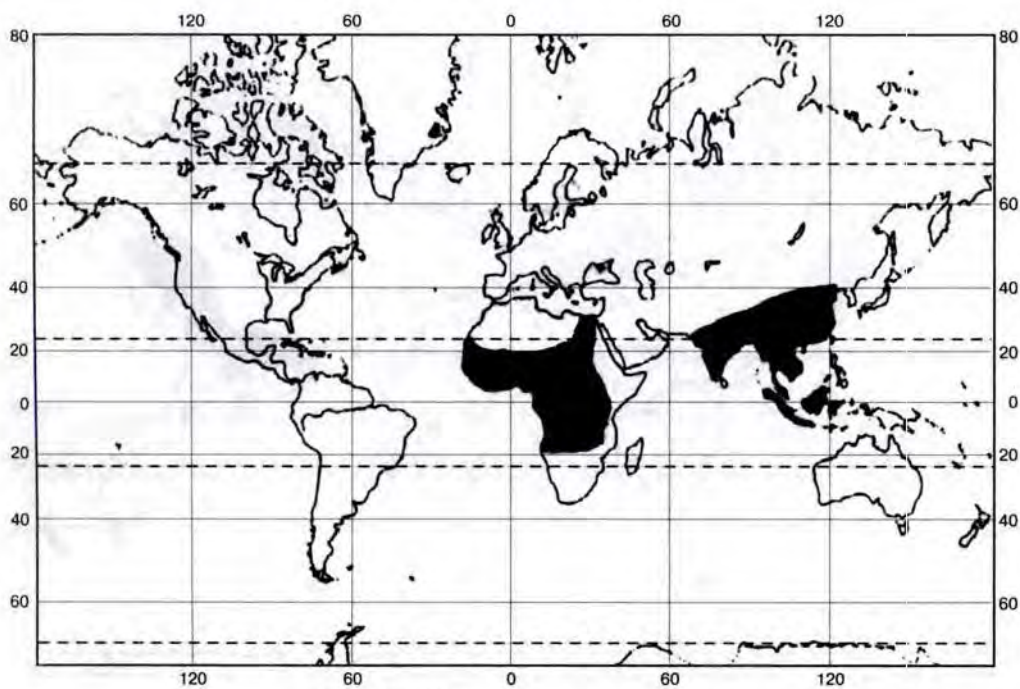


Рис. 100. Распространение даний

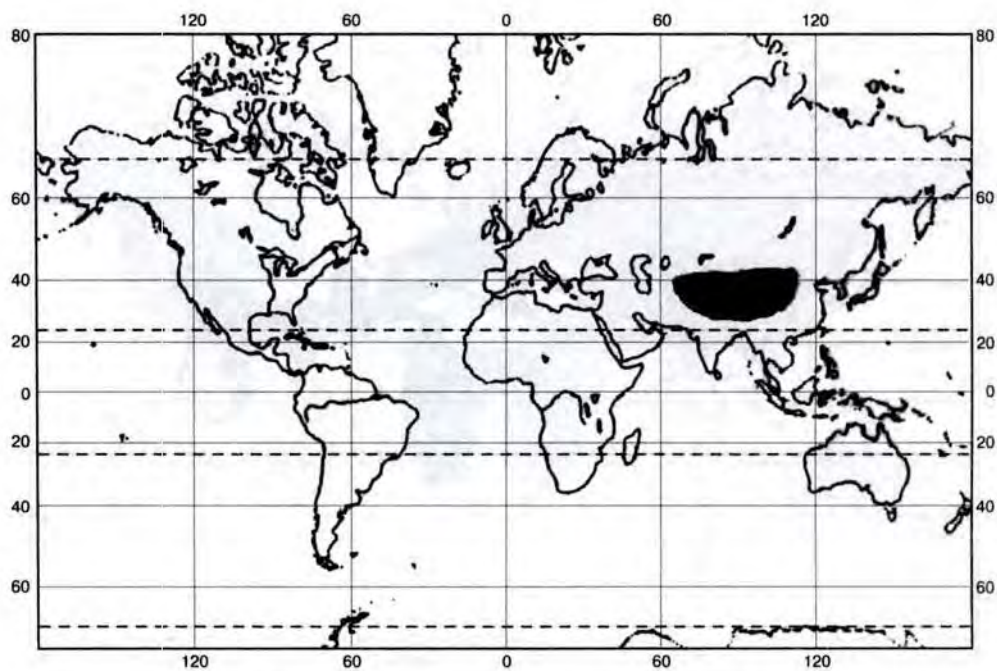


Рис. 101. Распространение расщепобрюхов

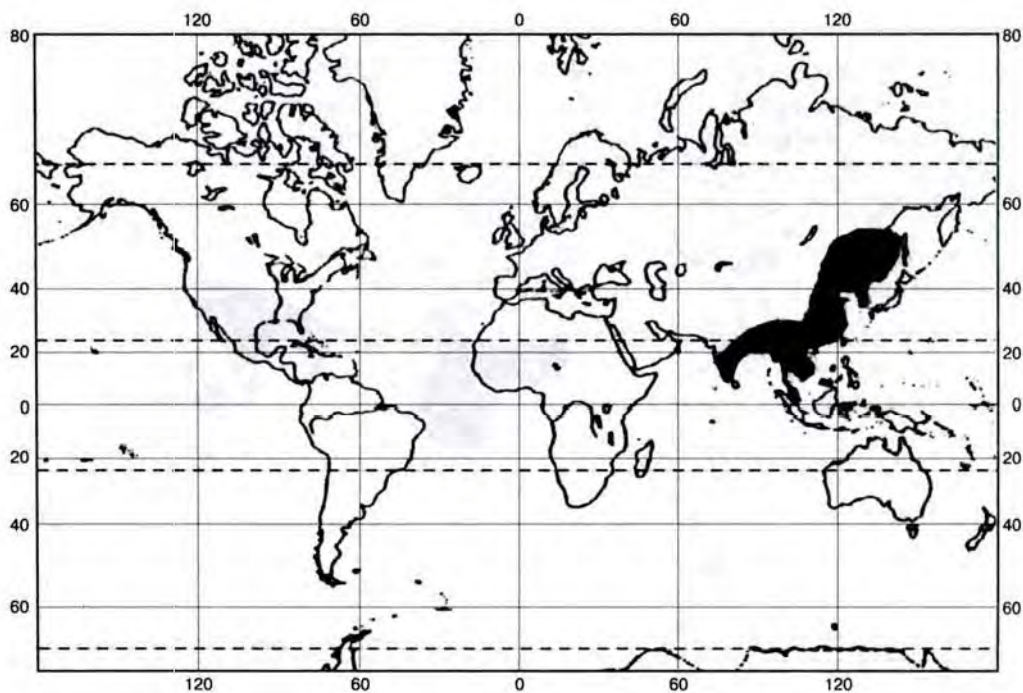


Рис. 102. Распространение уклей

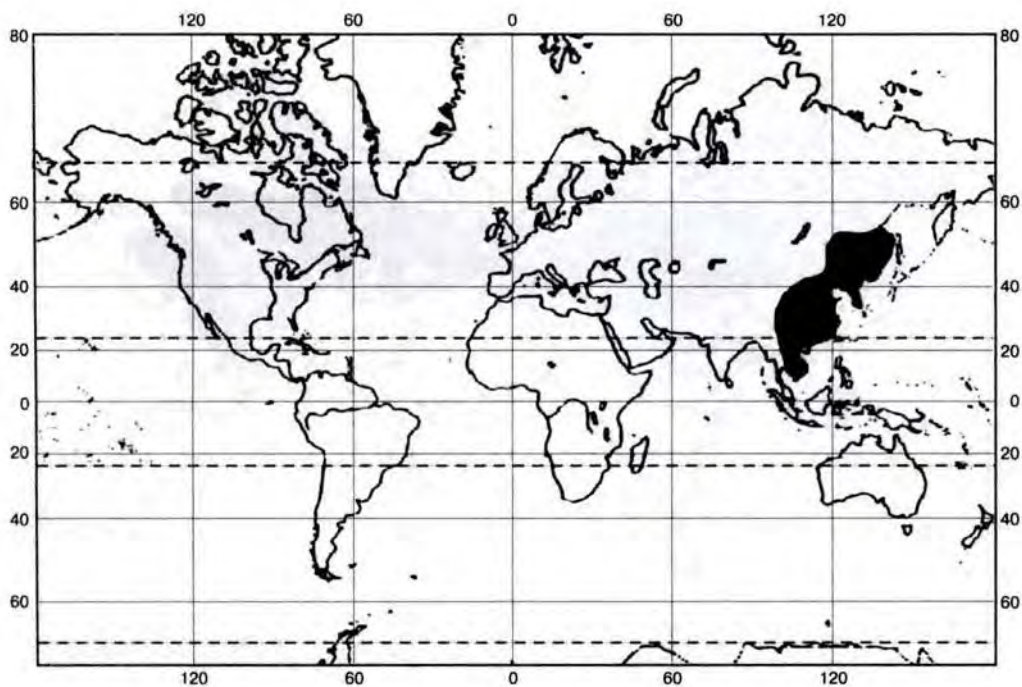


Рис. 103. Распространение толстолобов

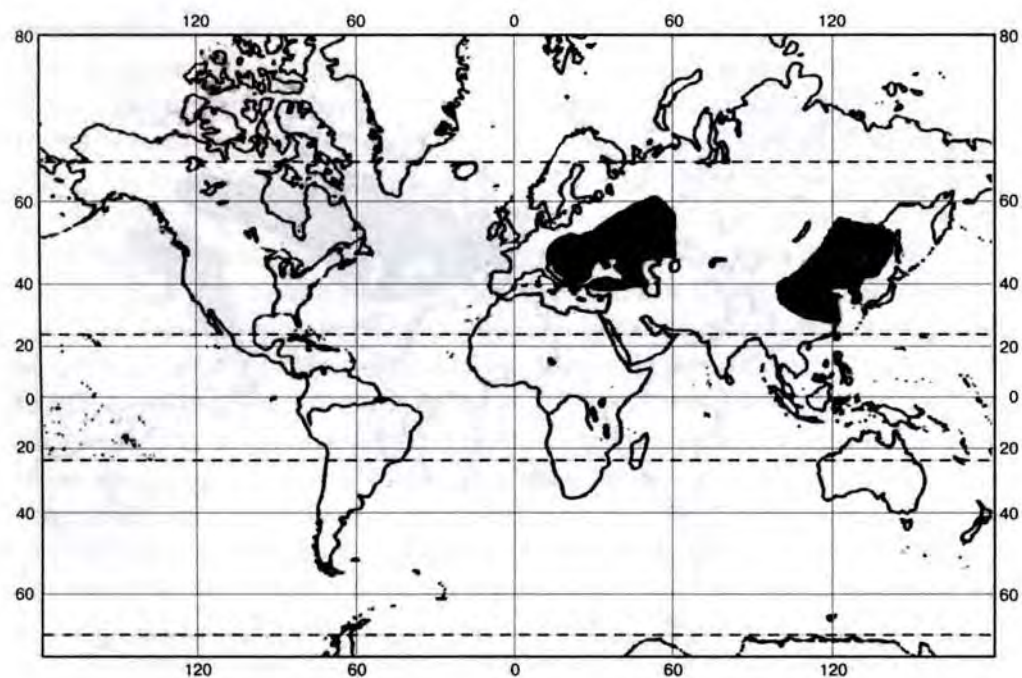


Рис. 104. Распространение горчаков

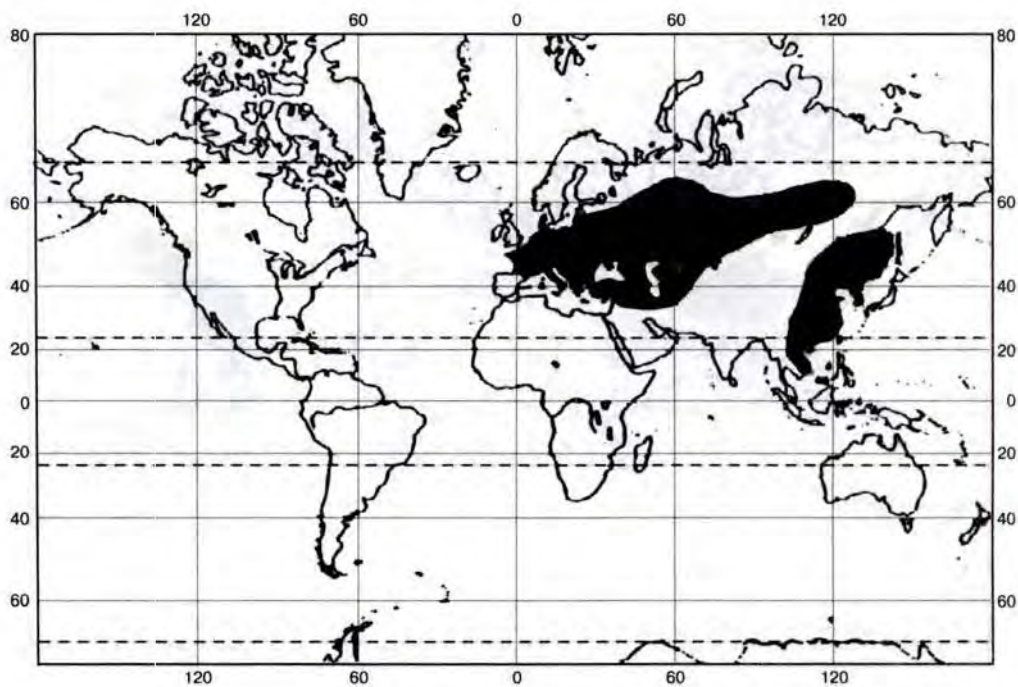


Рис. 105. Распространение карпов

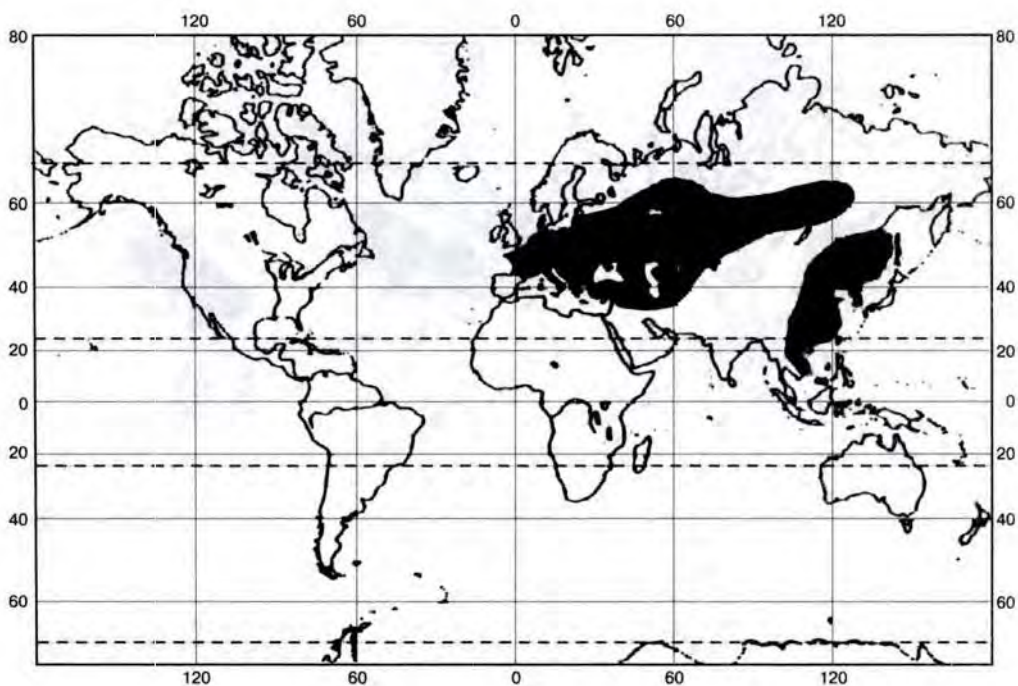


Рис. 106. Распространение пескарей

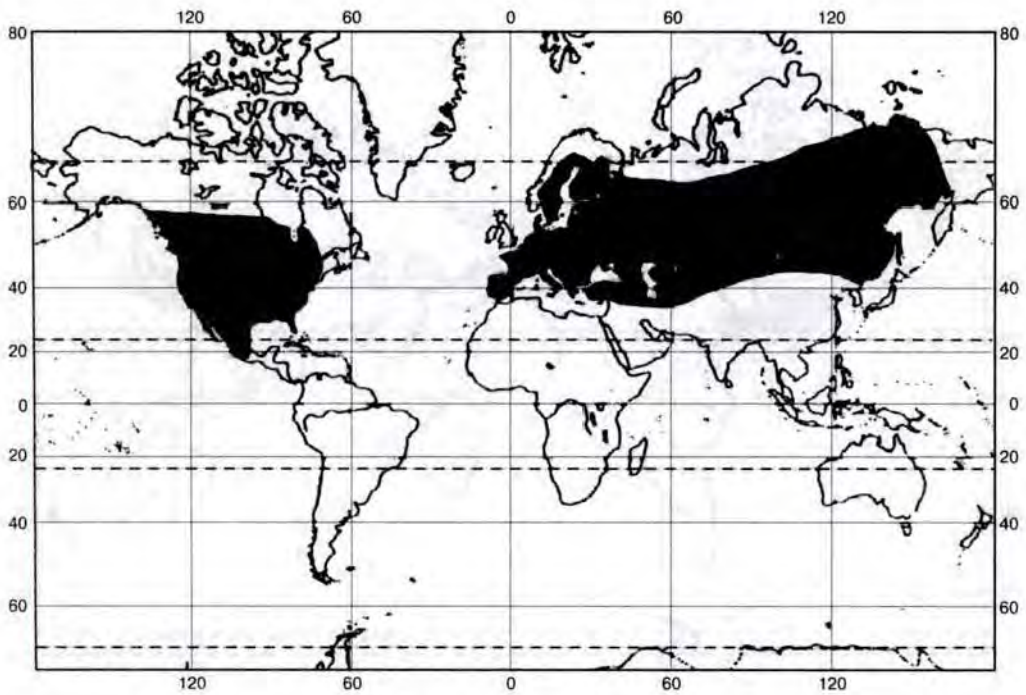


Рис. 107. Распространение ельцов

специализированных расщепобрюхих и поздно возникших уже в Европе ельцов (*Leuciscinae*), лещей (*Abramidinae*) и подустов (*Chondrostominae*), освоили Юго-Восточную и Восточную Азию, а усачи, горчаки (*Rhodeinae*), карпы (*Cyprininae*) и пескари (*Gobioninae*) дошли в западном направлении до Европы. При этом ельцы вместе с карпами и пескарями распространились на восток — в Сибирь, а в западном направлении ельцы, оставив в европейской части Лавразии своих производных — лещей и подустов, проникли в Северную Америку.

Псилоринховые (*Psylorhynchidae*) — мелкие рыбы, близкие по форме тела к обыкновенным пескарям. Как у Чукучановых, у них рот находится на нижней стороне головы; края губ покрыты круглыми порами; нижнеглоточные кости тонкие, с одним рядом глоточных зубов. Псилоринховые живут в быстрых водах горных рек и ручьев Гималаев, Северо-Западной Индии и Верхней Бирмы (рис. 108), в связи с чем у них грудные и брюшные плавники сидят низко; их основания горизонтальны, а часть лучей, в отличие от Карповых, ветвятся. Такое расположение плавников позволяет им прижиматься в потоке воды ко дну.

Представители семейства Плоскоперых (*Homalopteridae*) живут в быстрых горных речках Южной и Юго-Восточной Азии и Индонезии

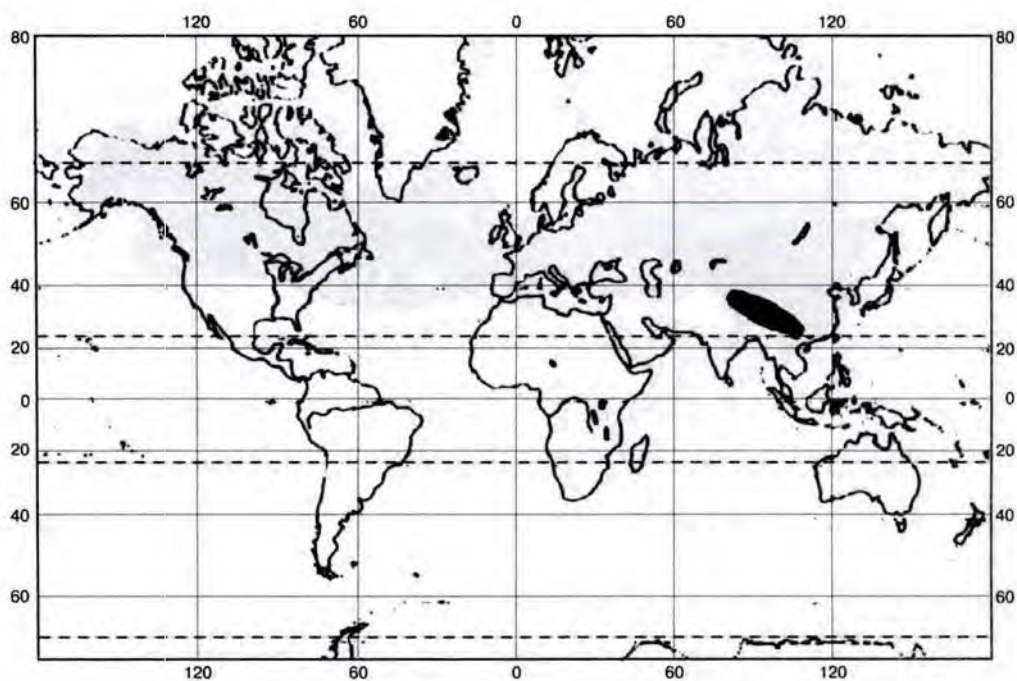


Рис. 108. Распространение Псилоринховых

(рис. 109), передвигаясь короткими бросками от камня к камню и питаясь обрастаниями на камнях. Грудные и брюшные плавники у них большие, широкие, расположены горизонтально и образуют на нижней стороне тела присоску. На голове и плоской брюшной поверхности чешуи нет. Нижнеглоточные зубы однорядные, жерновка нет. Плавательный пузырь зачаточный, заключен в костную капсулу.

Аналогично последним, у Вьюновых (*Cobitidae*) нижнеглоточные зубы однорядные, жерновка нет. Плавательный пузырь, как у большинства Карповых, состоит из двух частей, но у Вьюновых, как у Плоскоперых, передняя часть плавательного пузыря заключена в костную капсулу и является органом измерения глубины, т.к. при изменении глубины изменяются давление и объем плавательного пузыря относительно неподвижной костной капсулы. Задняя часть плавательного пузыря у Вьюновых, обитающих в стоячих и слаботекучих водах, нормально развита и выполняет гидростатическую функцию; у речных форм, облегчая им передвижение по дну, — частично или полностью редуцируется.

У Вьюновых рот небольшой, нижний, окружен 6–12 усиками. Передние ноздри часто вытянуты в трубочку. Многие Вьюновые живут в водоемах с низким содержанием кислорода в воде и используют для

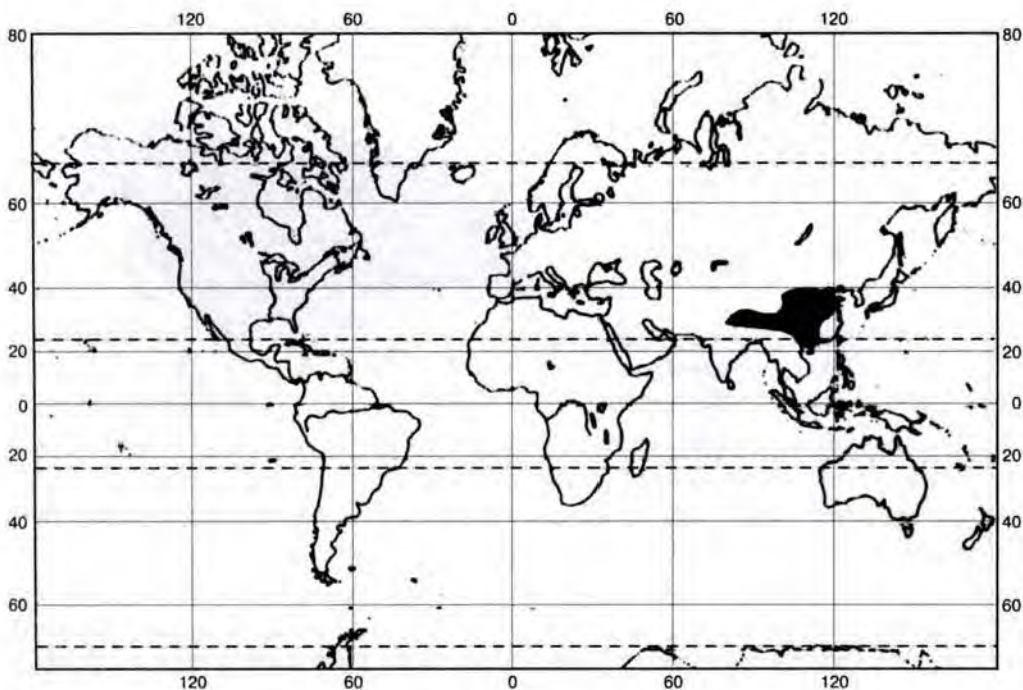


Рис. 109. Распространение Плоскоперых

газообмена кровеносную систему кишечника. У Вьюновых часто под глазом или впереди него располагается складной шип. Полагают, что он служит некоторой защитой от хищников, хотя более вероятно, что он несет габаритную функцию, защищая глаза от различных предметов при копании в илу.

Вьюновые возникли позже Карповых и не успели, в отличие от последних, попасть в Северную Америку до возникновения Берингова пролива (рис. 110) или через Европу. Они населяют пресные воды Европы, Азии, Малайского архипелага (до линии Уоллеса), а также Северную и Восточную Африку. На острове Мадагаскар, в Австралии, Северной и Южной Америке вьюновых нет.

Предками Гастромизоновых (*Gastromyzonidae*) были примитивные вьюновые рыбы. Это обитатели горных рек Юго-Восточной Азии (рис. 111). Парные плавники у них широкие, нижние лучи их жесткие и имеют на нижней стороне подушечки, пристающие к камням на быстром течении. У некоторых Гастромизоновых брюшные плавники далеко отстоят от грудных, но между их основаниями развиваются боковые кожные лопасти, превращая всю брюшную поверхность в большую присоску. Плавательный пузырь у Гастромизоновых полностью редуцирован.

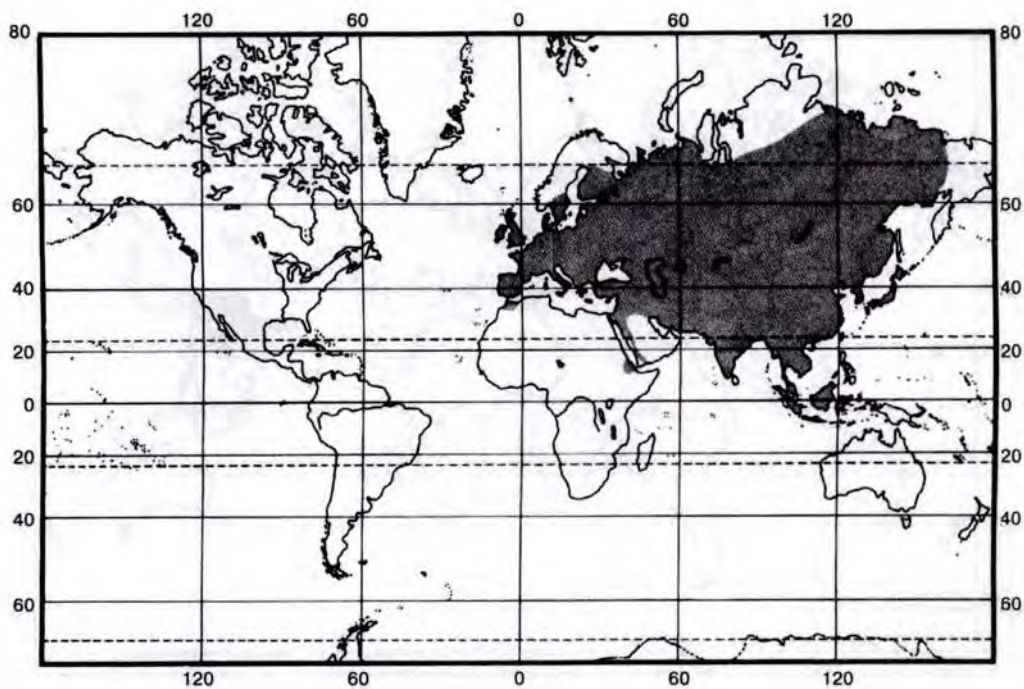


Рис. 110. Распространение Вьюновых

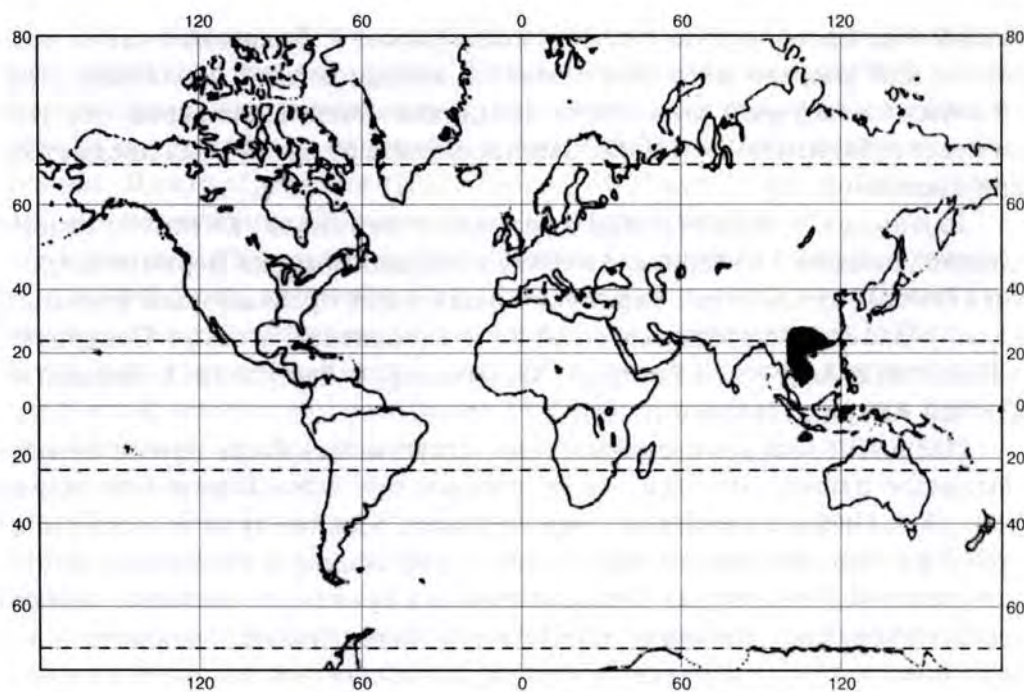


Рис. 111. Распространение Гастромизоновых

Итак, пути распространения Карпообразных (см. рис. 92) являются закономерным процессом, отражавшим особенности геотектонических преобразований земной коры в период формирования отряда, накладывая свой отпечаток на морфологию признаков, входящих в отряд семейств.

Особенностями распространения Карпообразных были следующие. Карпообразные возникли в виде Хараценовидных на остатках Гондваны, когда в состав этого континента входили Африка, Южная Америка и Индия. Возникновение Гимнотоидных в Южной Америке произошло после ее отделения от Африки. Наличие дополнительных органов дыхания у Хараценовидных позволило им распространиться из Африки не только в Южную Америку, но и в Индию. Возникновение Карповидных в Индии также произошло после ее отделения от Африки и явилось следствием преобразования хищников в моллюскоедов. Присоединение Индии к югу Лавразии явилось причиной последующего распространения Карповидных по этому континенту и проникновения их в Африку, а наиболее примитивных из Карповидных, представителей семейства Чукучановых, — в Северную Америку.

Вторым направлением в развитии Циприноидных рыб было образование донных обитателей — Сомообразных (Siluriformes). У них, как у Хараценовидных, рот не выдвижной, есть зубы на челюстях; есть желудок; хорошо развит жировой плавник, но, как положено донным обитателям, нет чешуи, а тело покрыто костными шипиками или пластинками, или голое; есть усы вокруг рта. Некоторые признаки свидетельствуют о большой древности отряда. У некоторых кости кожного происхождения на голове располагаются очень поверхностно и несут мощную скульптуру. У некоторых сомов есть кожные зубы. У ряда видов на голове есть пинеальное отверстие для эпифиза — рудиментарного светочувствительного органа.

Возникли сомообразные в Африке (рис. 112) в период ее существования совместно с Южной Америкой и Индией, но без Антарктиды, Австралии. В основном сомы ночные хищники-засадчики, реже — бентофаги, еще реже — растительноядные. В отряде 31 семейство. Древнейший ископаемый вид этого отряда известен из позднего мела, а уже к концу эоцена эта группа была довольно разнообразна.

Наиболее древними, близкими к исходным являются южноамериканские сомы. В отличие от остальных сомов, многие из них покрыты

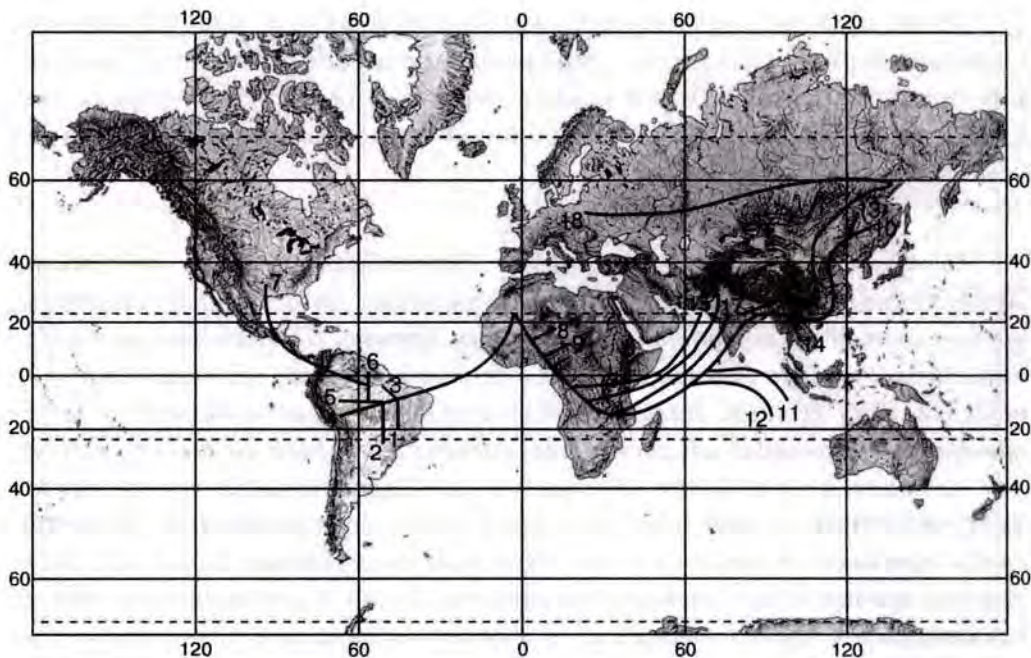


Рис. 112. Пути распространения Сомообразных: 1 — Броняковые, Затылкоперые; 2 — Аспредовые; 3 — Панцирные сомы; 4 — Лорикариевые; 5 — Ванделлиевые; 6 — Пимелодовые; 7 — Сомы-кошки; 8 — Перистоусые; 9 — Электрические сомы; 10 — Косатковые; 11 — Ариевые; 12 — Угрехвостые; 13 — Багариевые; 14 — Хаковые; 15 — Клариевые; 16 — Мешкожаберные; 17 — Стекланные сомы; 18 — Обыкновенные сомы

панцирем из костных пластинок. Одними из самых примитивных среди них являются Сомы-броняки, или Броняковые (*Doradidae*). Голова и туловище броняка покрыты костными пластинками, из-за чего в сечении они выглядят гранеными. В спинном и грудных плавниках есть колючки с «запирающимся» механизмом. Обитают в Южной Америке, от Панамы до Аргентины (рис. 113), в мелких, заболоченных водоемах, используя в качестве дополнительного и ставшего обязательным кишечное дыхание. В засушливый период переползают при помощи грудных плавников и хвоста в другие водоемы или зарываются в грунт. Броняковые способны издавать звуки за счет отростков четвертого позвонка, скребущихся о стенки плавательного пузыря. У самцов некоторых видов Броняковых имеется удлиненная трубкообразная папилла, используемая для внутреннего оплодотворения.

В западной части бассейна Амазонки (рис. 114) обитают Аспредовые сомы (*Aspredinidae*). У них длинный анальный плавник и длинный передний луч спинного плавника. Редуцирован жировой плавник. Самки этих сомов вынашивают икру, приклеив ее к брюху, при этом

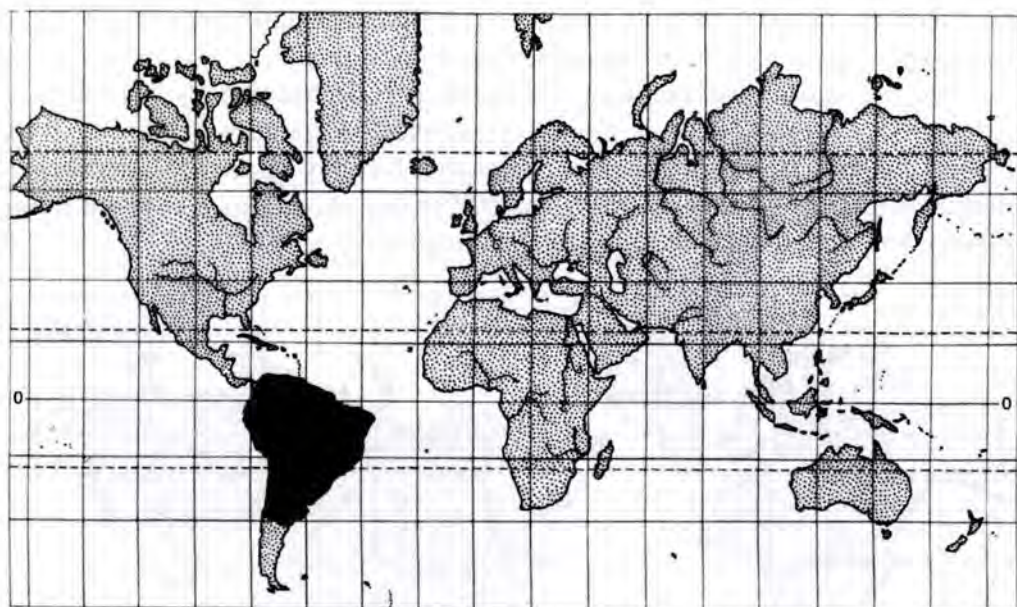


Рис. 113. Распространение Броняковых

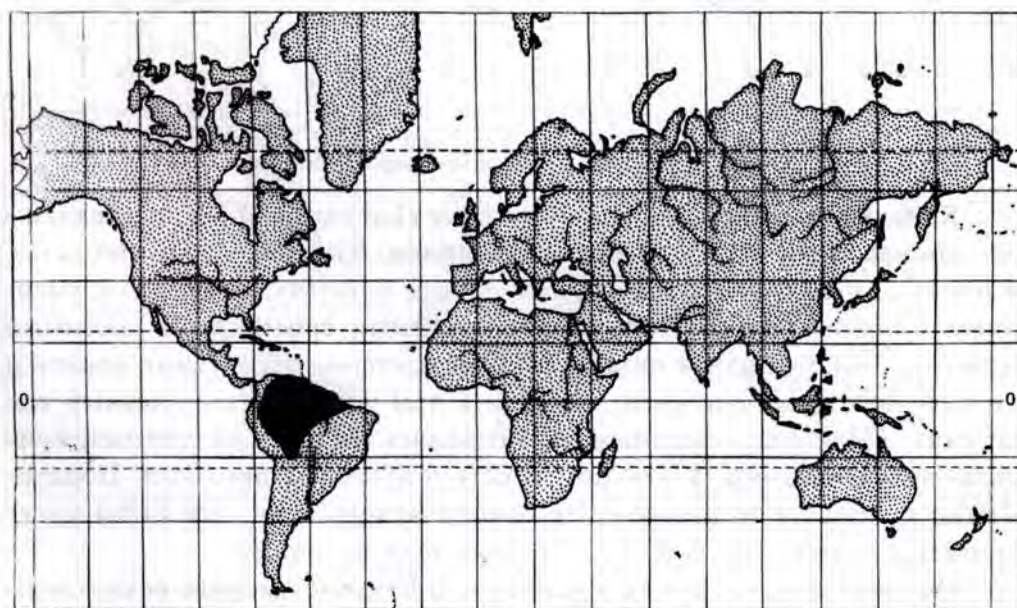


Рис. 114. Распространение Аспредовых

икринки врастают в кожу и получают дополнительное питание и кислород от тела матери через кровеносный сосудик.

Каллихтовые или Панцирные сомики (*Callichthyidae*) отличаются от других наличием колючки в передней части жирового плавника. В их черепе сохраняется пинеальное отверстие. Как и у Броняков, у них есть дополнительное кишечное дыхание. Обитают панцирные сомики в водоемах Южной Америки и острова Тринидад (рис. 115).

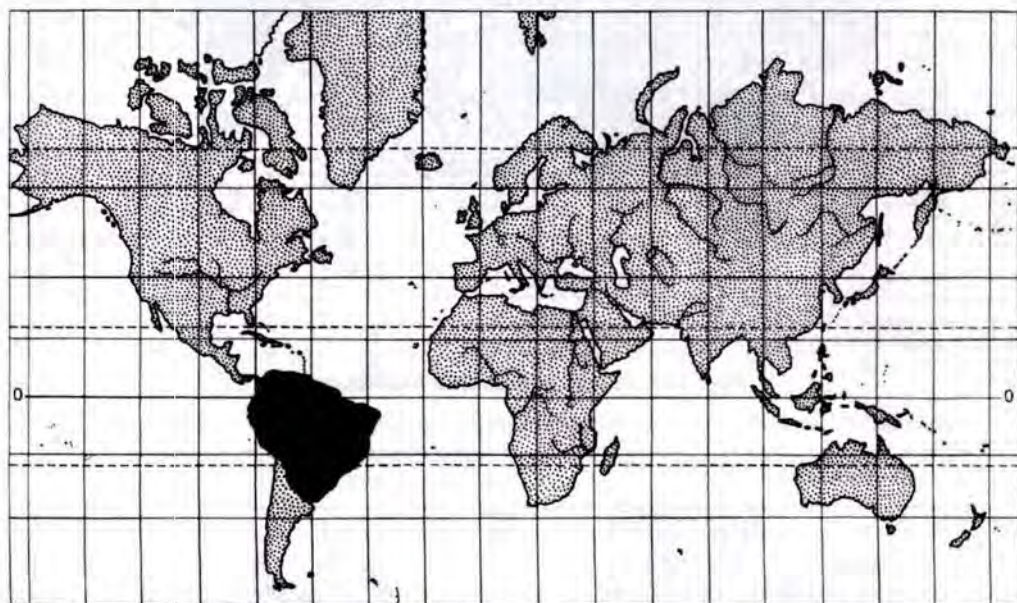


Рис. 115. Распространение Панцирных сомоков

Кольчужные сомы или Лорикариевые (*Loricariidae*) распространены в наиболее западной части Южной Америки, ближе к Андам (рис. 116), в насыщенных кислородом горных речках и ручьях. Все тело Лорикариевых покрыто правильно расположенными сросшимися костными пластинками. Основная пища их — водорослевые обрастания камней и листья подводных растений, в связи с чем у них очень длинный кишечник. Присоско-образный рот позволяет им жить на течении, присасываясь к камням. У некоторых есть и брюшная присоска. Попеременно используя то ротовую, то брюшную присоски, эти рыбы могут двигаться против течения, преодолевая даже водопады.

Помимо сомов, одетых в панцирь, в Южной Америке есть семейства, представители которых лишились панциря.

Так, Затылкоперые (*Auchenipteridae*) обитают в тех же местах (рис. 117), что и Броняковые. Так же как и последние, могут издавать

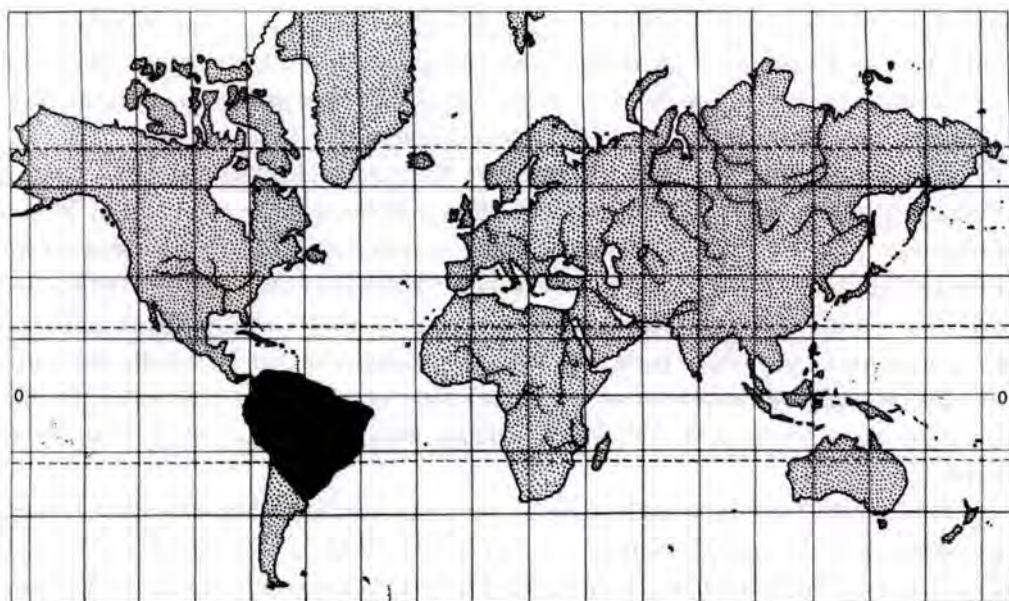


Рис. 116. Распространение Кольчужных сомов

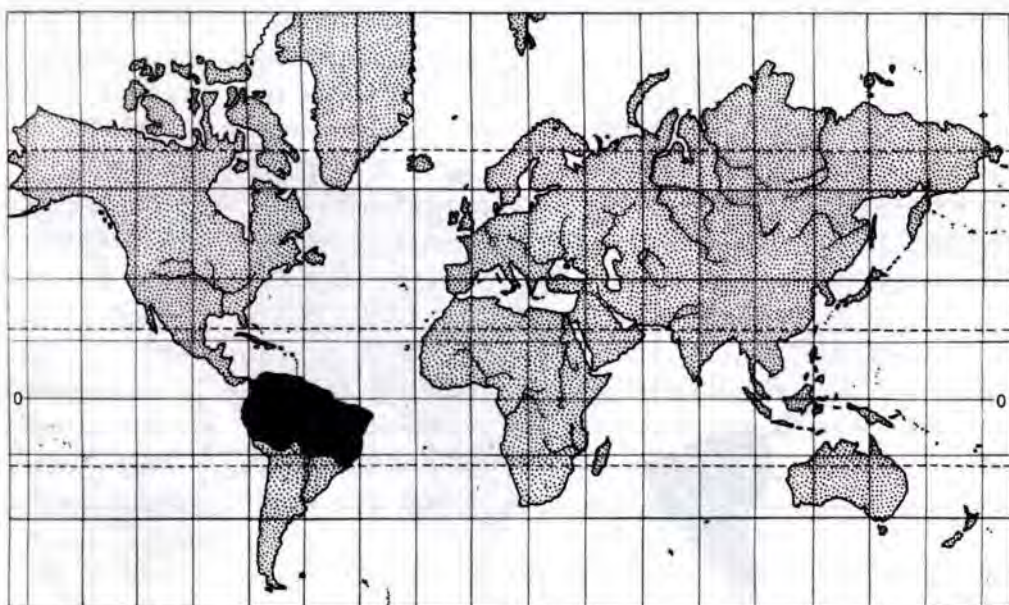


Рис. 117. Распространение Затылкоперых

звуки и обладают внутренним оплодотворением, но лишены панциря, видимо из-за кожного дыхания, так как у них нет кишечного дыхания. Спинной плавник сдвинут к самому затылку. Панцирем покрыта только верхняя часть головы до спинного плавника.

Лишены панциря паразитические Ванделлиевые сомы (*Pygididae*), обитающие в водоемах Южной Америки вплоть до Аргентины. У них жаберные крышки, как у Броняковых, снабжены оттопыривающимися шипами. Одни из них прорезают кожу крупных рыб и сосут их кровь, другие — паразитируют в жаберной полости иных крупных сомов или мочеполовых протоках рыб, но могут, привлеченные запахом мочевины, забраться в аналогичные протоки к купающемуся человеку, вызывая при этом мучительную боль. Среди Ванделлиевых есть и мирные виды.

Не имеют панциря из костных пластин на поверхности тела Пимелодовые, или Плоскоголовые сомы (*Pimelodidae*), большинство из которых перешло к жизни в пещерах. Они населяют водоемы от Южной Мексики до Аргентины (рис. 118). У этих сомов очень длинные усы, жировой плавник развит очень сильно.

Голое тело и у их северных соседей (рис. 119) — представителей семейства Сомов-кошек (*Ictaluridae*), населяющих уже исключительно Северную Америку — от Великих озер на севере до Флориды на юге.

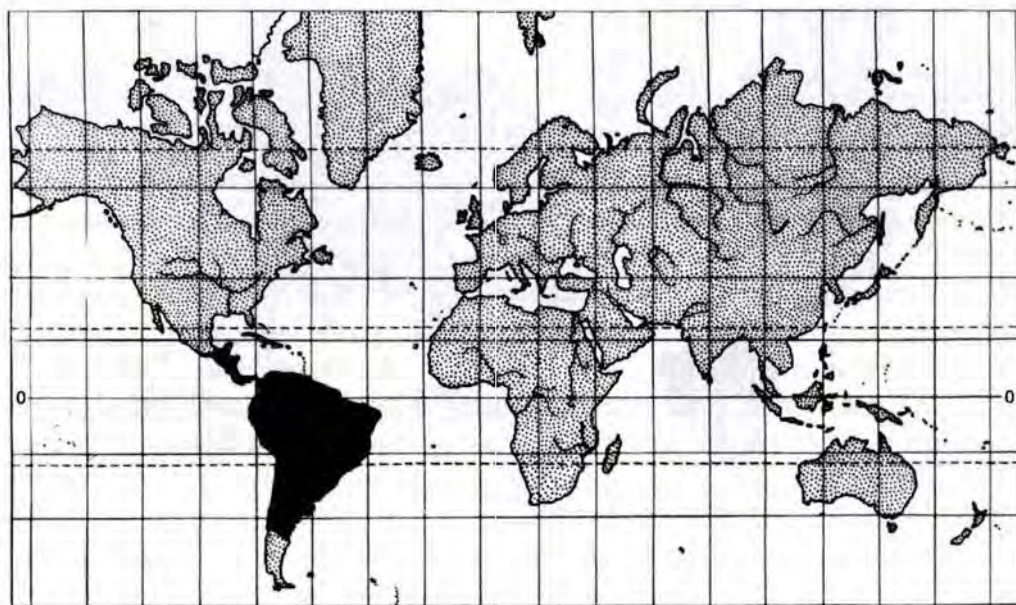


Рис. 118. Распространение Плоскоголовых сомов

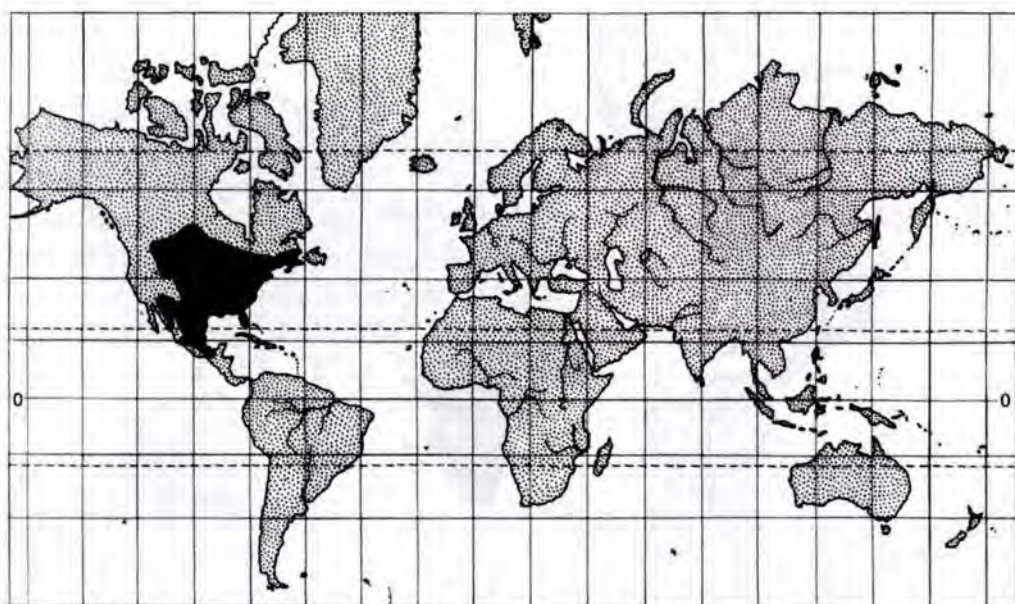


Рис. 119. Распространение Сомов-кошек

Некоторые представители этого семейства, подобно предыдущим, также обитают в пещерных озерах и артезианских бассейнах на глубине до тысячи метров. У подземных видов обычно бесцветная, лишенная пигментов кожа, глаза редуцированы, но сильно развиты усики, а также органы осязания и обоняния.

Сомы иных континентов обычно лишены костных пластин и имеют голое тело. В качестве чисто африканских сомов можно привести представителей семейств Перистоусых (*Mochocidae*) и Электрических сомов (*Malapteruridae*). Перистоусые сомы, видимо, близки к исходной форме по строению тела. Они обитают по всей Африке, включая Сахару и Северную Африку (рис. 120). В грудных и спинных плавниках этих рыб имеются мощные зазубренные колючки. Жировой плавник хорошо развит, а у мохокуса в нем имеются настоящие плавниковые лучи — лепидотрихии. Есть среди Перистоусых и сом-перевертыш (*Synodontis nigriventris*), который обычно плавает вверх брюхом, собирая корм с нижней поверхности плавающих растений, в связи с чем у них брюхо темнее спины.

У Электрических сомов, населяющих Нил и реки Западной Африки (рис. 121), утрачен спинной плавник и колючки в грудных, но зато есть мощные электрические органы кожного происхождения.

Большинство остальных африканских сомов переселились из Африки с Индией в Юго-Восточную Азию. Так, сомы с типичной для них

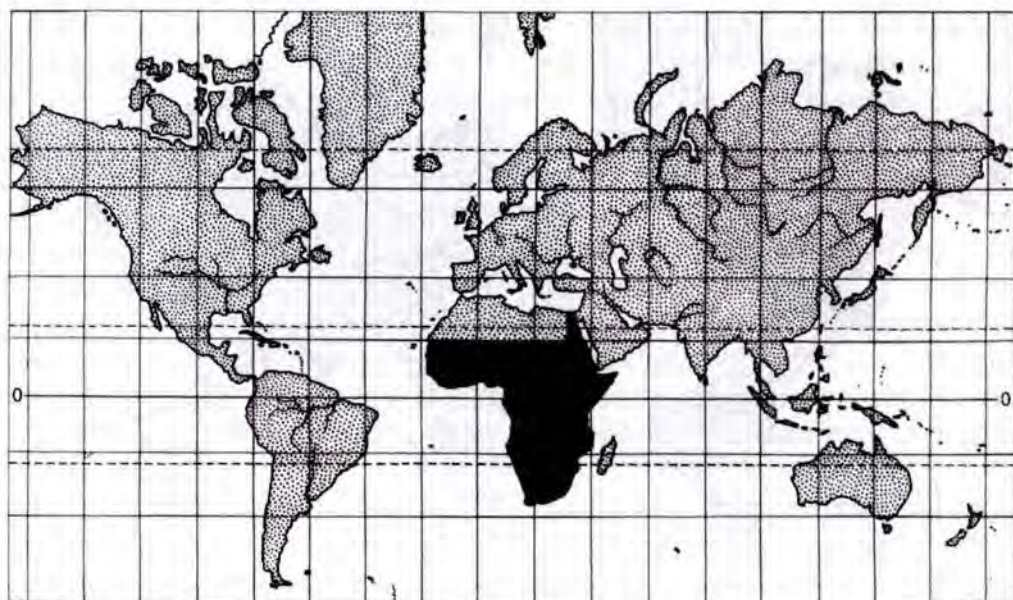


Рис. 120. Распространение Перистоусых сомов

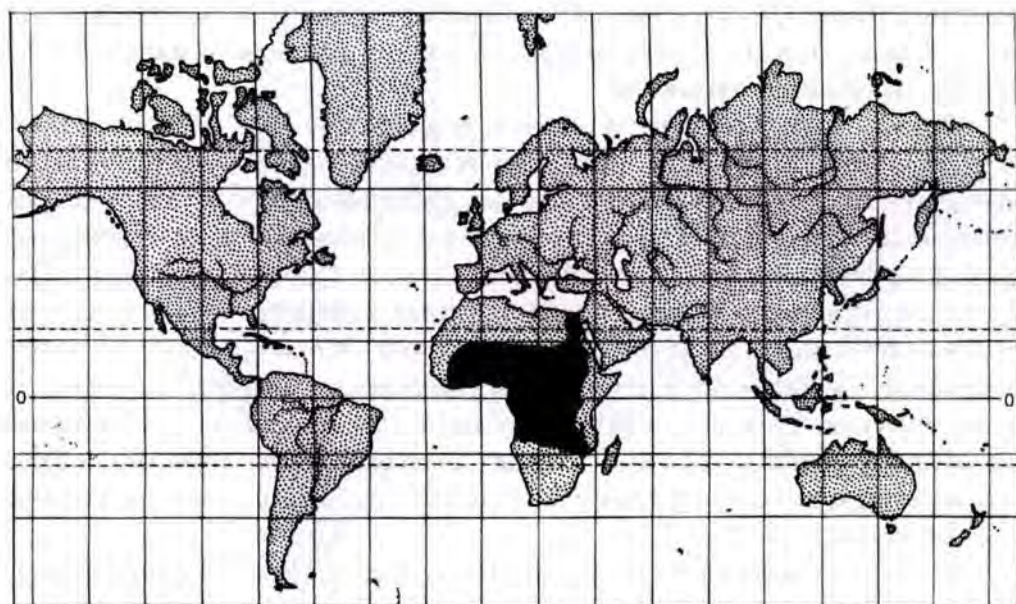


Рис. 121. Распространение Электрических сомов

формой тела и колючками в спинном и грудных плавниках, например Косатковые (*Bagridae*), обитают как в Африке, так и в Азии, вплоть до реки Амур (рис. 122). Ариеые (*Ariidae*) и Угрехвостые сомы (*Plotosidae*) ушли из пресных вод Индии в море во время перемещения Индии от Африки к Азии и обитают в настоящее время по побережью Индийского океана и западной части Тихого океана, в прибрежных водах Восточной Африки, Юго-Восточной Азии, Японии и Австралии (рис. 123). Есть они и в Красном море. Некоторые виды этих сомов перешли вторично к обитанию в пресных водах Австралии и Мадагаскара.

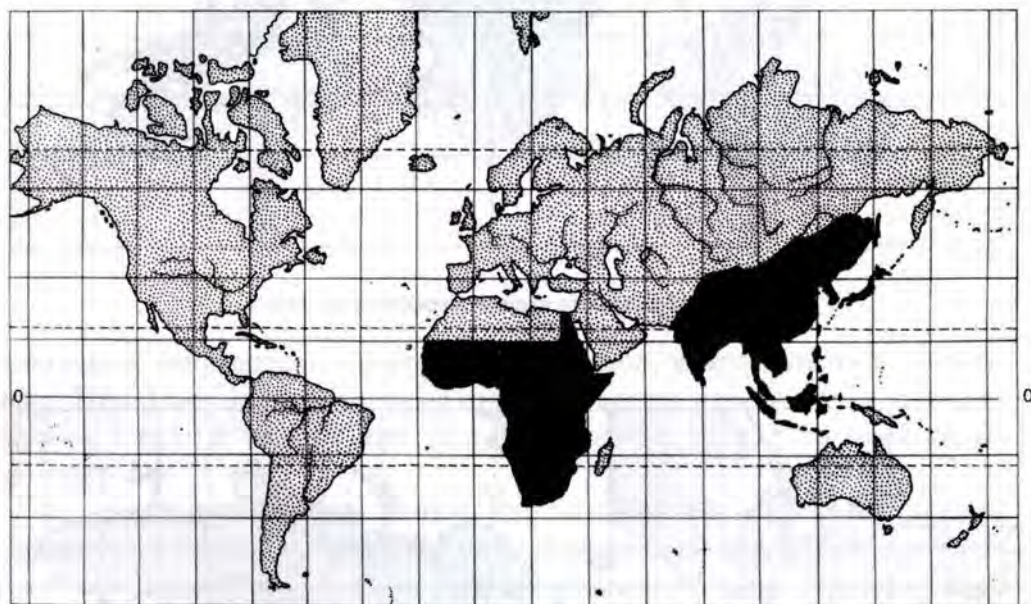


Рис. 122. Распространение Косатковых

Горносомовые (*Sisoridae*) освоили быстротекущие реки Южной и Юго-Восточной Азии, а Хаковые (*Chacidae*), с огромной головой и широкой пастью, стали ночными хищниками-засадчиками медленнотекущих пресных вод Индии, Бирмы, Суматры и Калимантана (рис. 124).

Во всей Африке, включая водоемы Сахары, на Мадагаскаре и в Южной Азии во временных, пересыхающих водоемах, в водоемах Малайского архипелага и на Филиппинских островах обитают (рис. 125) Клариевые сомы (*Clariidae*) с очень длинными спинным и анальным плавниками, из-за чего у них отсутствует жировой плавник. Их голая кожа способствует газообмену. В качестве дополнительного органа дыхания у них от жаберной полости отходит полость, в которую врастает древовидно разветвленный наджаберный орган, стенки которого

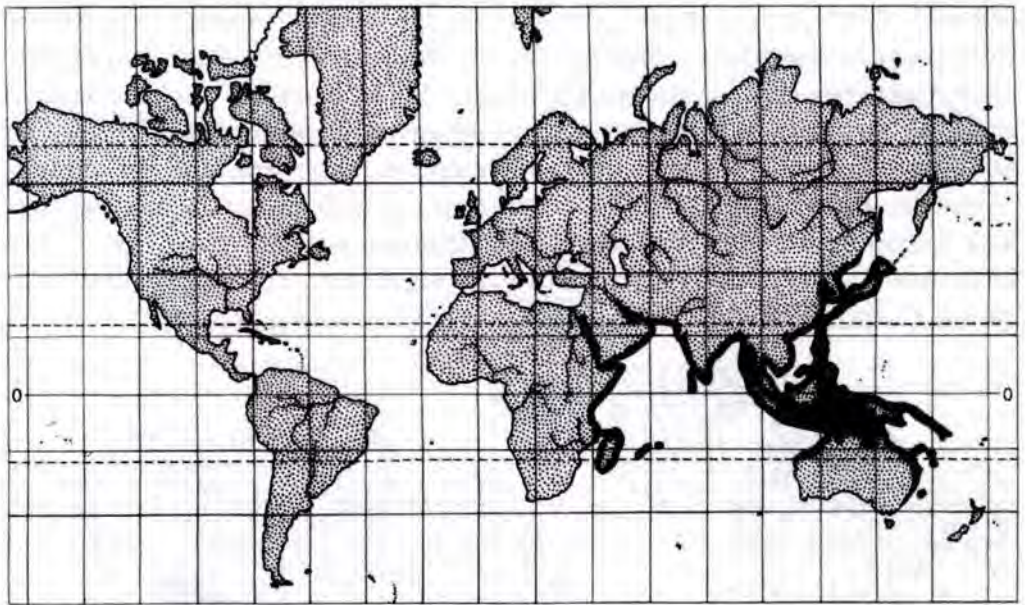


Рис. 123. Распространение Угрехвостых сомов

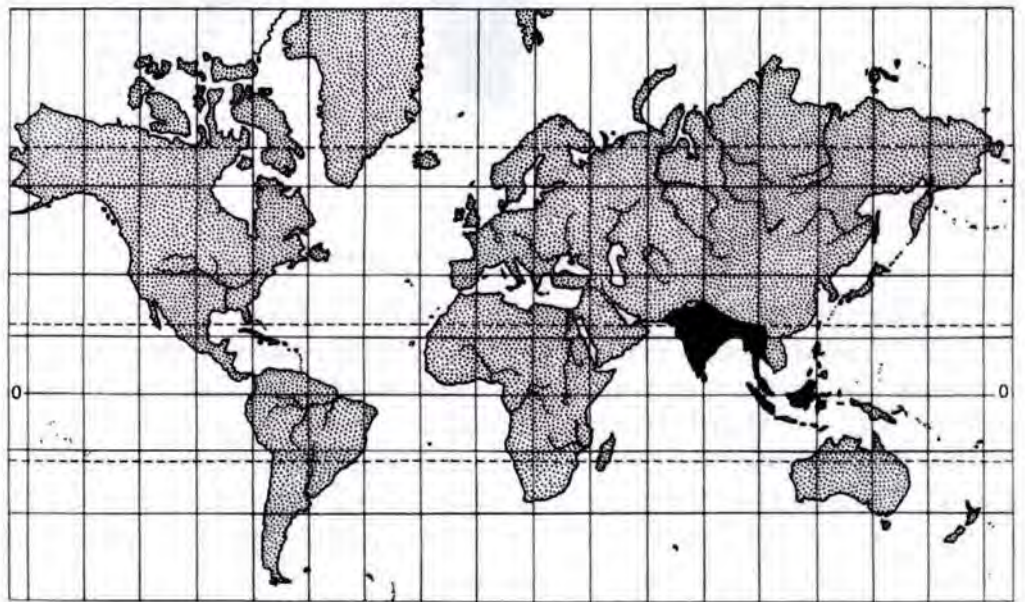


Рис. 124. Распространение Хаковых

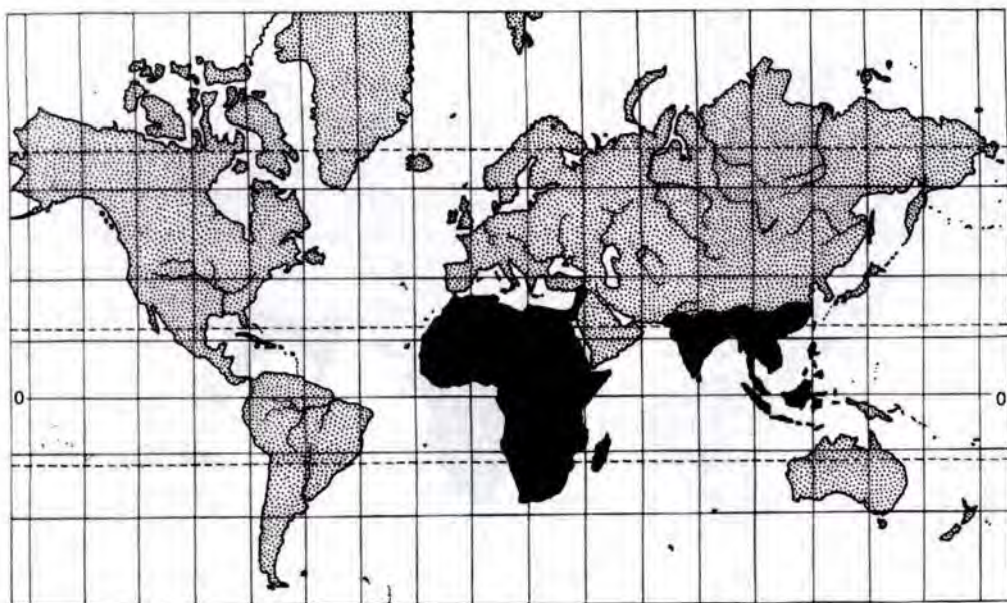


Рис. 125. Распространение Клариевых

пронизаны множеством кровеносных сосудов, участвующих в газообмене. При пересыхании водоема они, змеевидно изгибая тело, перемещаются в другой водоем или закапываются на несколько месяцев во влажный ил.

В пресных водах Шри-Ланки, Индии и Бирмы водятся Мешкожаберные сомы (*Saccobranchidae*). У них короткий спинной плавник и нет жирового. От жаберной полости этих сомов отходят длинные слепые мешки, тянущиеся под спинной мускулатурой до хвоста. Одни исследователи считают, что это дыхательные мешки, другие — что они служат для увлажнения жабр во время их переползания из одного водоема в другой.

Еще одна группа сомов населяет Африку и Южную Азию. Это Шильбовые (*Schilbeidae*) или Стекланные сомики (рис. 126). Их тело прозрачно, особенно в сильно удлинённой хвостовой части. Туловище, наоборот, очень короткое, внутренности прикрыты блестящим гуанином. У этих сомов очень длинный анальный плавник и смещённый к голове спинной, а жирового плавника нет.

Видимо, от этих сомов берут свое начало представители семейства Обыкновенных сомов (*Siluridae*). Они продвигались от Юго-Восточной Азии на север и далее в Европу (рис. 127), увеличиваясь при этом в размерах и перейдя на хищный образ жизни. Нет сомов в реках Сибири,

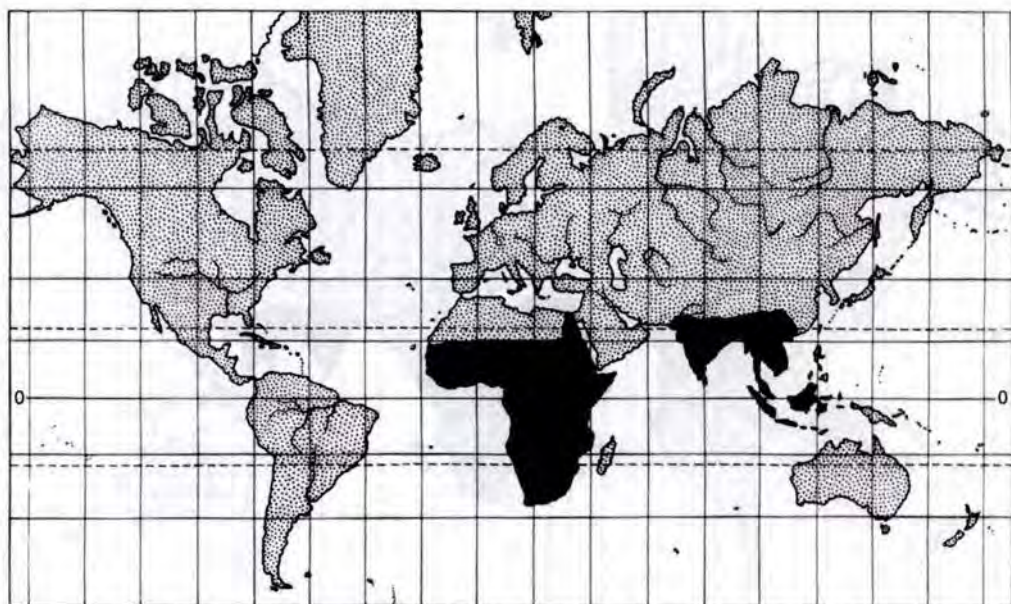


Рис. 126. Распространение Стекланных сомоиков (Шильбовых)

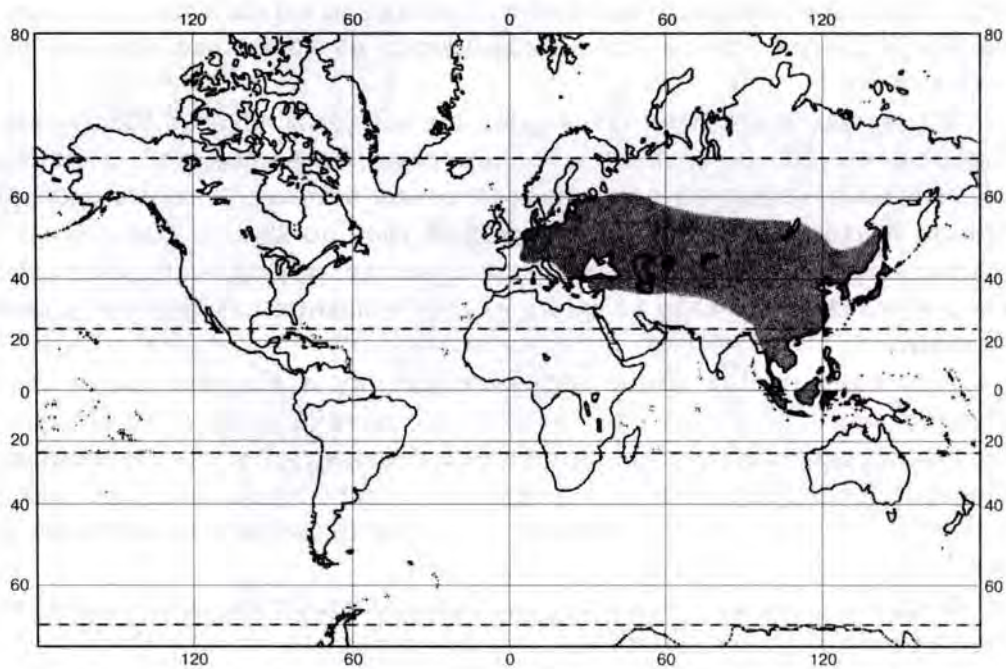


Рис. 127. Распространение Обыкновенных сомов

впадающих в Северный Ледовитый океан. Наиболее мелкие сомы этого семейства обитают в Юго-Восточной и Восточной Азии. Так, амурский сом (*Parasilurus asotus*) доходит до нашего Дальнего Востока, обитая в Амуре, озере Ханка и реках Уссурийского района. Его размеры обычно не превышают 50–60 см. По образу жизни он очень напоминает мелкую камышовую форму европейского сома. В целом этот род теплолюбив и обитает на обширном пространстве — от Индокитая (у островов Хайнань, Тайвань и Японии, есть они в реках Ассама и Гималаев) до Западной Греции. Второй род — обыкновенные сомы (*Silurus*) — представлен относительно некрупными по своим размерам видами, обитающими в Индии и Передней Азии, в Китае и у нас на Дальнем Востоке — в Амуре, Сунгари, Уссури и озере Ханка. Наиболее крупным представителем этого рода является обыкновенный или европейский сом, достигающий в длину до 5 м и массы 300 кг. Он населяет реки и озера Европы от Рейна к востоку. На север сом идет до юга Финляндии, на юг — до Малой Азии, Каспийского, а ранее и Аральского морей, и впадающих в них рек. Нет сома в реках Сибири. Отсутствует он также в Великобритании, на Пиренейском полуострове, во Франции, Италии и в Западной части Греции. В отличие от других представителей данного семейства, самцы европейского сома строят примитивное гнездо и охраняют свое потомство.

Итак, наблюдается много общего в распространении Циприноидных рыб. Как видно из вышеизложенного, Сомообразные, подобно Карпообразным, возникли на остатках Гондваны, когда в состав этого континента входили Африка, Южная Америка и Индия, благодаря чему они населяют Африку, Южную Америку, из которой проникли в Северную, а с Индией переместились в Евразию, освоив ее южные районы. Часть Сомообразных перешла к морскому образу жизни, освоив прибрежные воды Индийского океана и, вторично перейдя к пресноводному обитанию, освоили воды Мадагаскара и Австралии.

На этом мы закончили рассмотрение Мягкоперых рыб и переходим к анализу причин возникновения и путей развития Колючеперых рыб.

Эволюция и распространение колючеперых рыб

Берикоидные рыбы (*Berycomorpha*) являются переходными (см. рис. 50, 82) от мягкоперых Клюпеоидных к колючеперым Перкоидным (*Percomorpha*). У Берикоидных рыб, в отличие от Перкоидных, есть примитивные особенности в строении черепа и плавников. В частности, в брюшных плавниках может находиться до 13 лучей. Они располагаются под грудными или чуть позади них. Спинной не полностью разделен на колючую и мягкую части. Чешуя может быть как циклоидная, так и ктеноидная. Многие высокотелы, что, видимо, связано с переходом от прибрежно-пелагического образа жизни Сельдеобразных к обитанию среди коралловых рифов, требующего увеличения маневренности. Исходной группой для Берикоидных рыб, видимо, были вымершие Ктенотриссовидные (*Stenothrissoidei*) отряда Сельдеобразных. В состав Берикоидных рыб включены 5 отрядов: Бериксообразные (исходная группа), Китовидкообразные, Солнечникообразные, Опахообразные и Камбалообразные. Все представители этих отрядов — истинно морские виды, за редким исключением вторично приспособившихся к опресненной или пресной воде.

Бериксообразные (*Beryciformes*), видимо, были одними из первых, кто, увеличив маневренность, освоили, параллельно с Ангвиллоидными рыбами, коралловые рифы, однако с развитием Перкоидных рыб перешли на ночной образ жизни среди кораллов или вообще были вытеснены на большие глубины, став полуглубоководными или глубоководными рыбами (рис. 128). Возникли Бериксообразные еще в верхнемеловой период. Все Бериксообразные — морские рыбы, обитающие в Индийском, Тихом и Атлантическом океанах. В Северном Ледовитом океане и в Антарктике представители этого отряда отсутствуют. Они встречаются преимущественно в тропических и субтропических водах в значительной степени, если не считать глубоководных и полуглубоководных представителей, совпадая в своем распространении с распространением коралловых рифов.

Китовидкообразные (*Cetomimiformes*), видимо, берут свое начало от Бериксообразных, узко приспособившись к глубоководному образу жизни. Они распространены в основном на глубинах в тропической области Индийского, Тихого и Атлантического океанов. У них слабо обызвествлен скелет. Спинной плавник обычно отодвинут назад и располагается над анальным. Кожа у большинства неплотно облегающая тело, дряблая, голая или с маленькими слабыми чешуями, шипиками или волосковидными выростами.

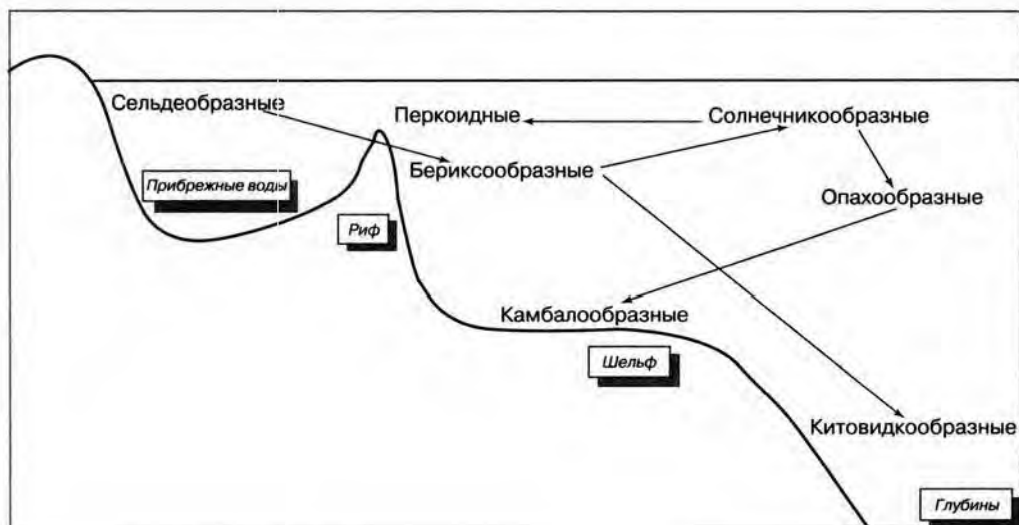


Рис. 128. Экологические ниши Берикоидных рыб

Солнечникообразные (Zeiformes) занимают по своему строению промежуточное место между Бериксообразными и Окунеобразными рыбами. В ископаемом состоянии появляются с палеоцена. Все Солнечникообразные — морские рыбы, живущие у берегов и вдоль склона материковой отмели тропических и теплых морей Индийского, Тихого и Атлантического океанов. Это высокотелые рыбы, перешедшие к обитанию в толще воды. Брюшные плавники с одной колючкой и 5–9 ветвистыми лучами, часто удлинены и располагаются под грудными. Спинной и анальный плавники поделены выемкой на колючую и мягкую часть. Колючие лучи спинного плавника мощные, часто сильно удлинены. У солнечников между ними имеются выросты плавниковой перепонки, способствующие, вместе с удлинненными брюшными плавниками, маскировке под водоросли. Колючки анального плавника обособлены от самого плавника и объединены между собой плавниковой перепонкой. Задняя часть спинного плавника вместе с хвостовым и анальным участвует в коротком броске. Солнечниковые (Zeidae) — хищники-засадчики, хотя и обитают в толще воды. У них имеется большой сильно выдвигной рот. Из-за плоского тела малая лобовая поверхность скрадывает контуры рыбы. Подкравшись, рыба делает короткий бросок с быстрым раскрытием рта, образующего трубку, в который всасывается добыча. Представители остальных семейств — зоопланктофаги, однако и у них сохраняется комплекс для броска, состоящий из мягкой части спинного, хвостового и анального плавников. У солнечников

на брюхе расположены зазубренные костные щитки. Вдоль основания спинного и анального плавников также расположены костные щитки, снабженные двумя колючками каждый. Есть вооружение и над верхним краем жаберной крышки в виде небольшого острого шипа. Солнечники — пелагофилы. Они выметывают крупную икру с жировой каплей.

Основной путь развития **Опахообразных** (Lampridiformes) шел в направлении хищничества в открытых водах океана, но в качестве укрытия они использовали темноту глубин, то есть располагаясь в засаде головой вверх. Рот у них, как и у Солнечникообразных, всасывательного типа, выдвижной, но беззубый. Тело длинное. В толще воды они удерживаются за счет ундулирующих движений длинного спинного плавника. Как и у солнечных, лучи брюшных и передней части спинного плавников удлинены. Брюшные, если они есть, располагаются под грудными плавниками, колючек в плавниках нет. Плавательный пузырь, как правило, отсутствует, но у рыб с укороченным телом (Опаховые — Lampridae, Велиферовые — Veliferidae) он есть, но не соединен с пищеводом. Известны опахи с миоцена. Многие представители этого отряда ведут полуглубоководный образ жизни. Опаховые и Сельдяные короли распространены в субтропических и умеренно теплых водах всех океанов как в Северном полушарии, так и в Южном, но отсутствуют в экваториальной зоне.

Камбалообразные (Pleuronectiformes), подобно Опахообразным, ведут свое начало от Солнечникообразных. Перейдя к донному образу жизни и сохранив свою высокотелость, они легли одним боком на дно. При этом оба глаза у взрослых рыб располагаются на одной стороне.

Интересно отметить, что некоторые представители отряда Опахообразных, например Опаховые, вторично перешли к горизонтальному расположению тела при плавании, став мирными рыбами. У этих рыб задняя часть тела вторично укорочена, но они плавают, используя не хвостовой, спинной или анальный плавники, а грудные. Это, видимо, связано с тем, что хищные виды Опахообразных, имея длинное тело и держась в воде вертикально, используют спинной и анальный плавники не для перемещения, а для спокойного поддержания тела в вертикальном положении, в то время как на грудных плавниках они пытаются плыть вперед.

По-видимому, непосредственно исходной группой для Камбалообразных являлись Опахообразные, с которыми их сближает длинный анальный плавник и особенно спинной плавник, у многих заходящий на голову. Даже сам способ передвижения у них един: за счет волнообразного движения всего тела вместе со спинным и анальным плавника-

ми. Правда, в случае опасности камбалы поворачиваются спиной вверх и быстро мчатся вперед, используя хвостовой плавник, после чего опять переворачиваются слепой стороной ко дну и ложатся. Из-за укорочения задней части тела Опахообразных при переходе к Камбалообразным у последних брюшные плавники перемещаются вперед и располагаются впереди грудных. Брюшная полость и анальное отверстие смещены к голове. Значительную часть тела составляет хвостовой стебель, где позвонки несут верхние, невральные и нижние, гемальные дуги. У ряда видов камбал сохраняются удлинённые лучи передней части спинного плавника.

Происхождение камбал от Окунеобразных маловероятно, поскольку все попытки приспособления к донному обитанию внутри самого отряда Окунеобразных заканчивались уплощением рыб в дорзовентральном направлении. Не могли дать камбал и непосредственно Солнечникообразные из-за чрезмерно резкой смены экологических условий: пелагиали и дна. Наиболее вероятен путь возникновения камбал от начальных форм Опахообразных, приступивших к удлинению тела с переходом их к вертикальному положению и частичной утратой плавательного пузыря. Эти начальные формы Опахообразных дали три основных направления: дальнейшее удлинение тела (Вогмеровые, Сельдяные короли и глубоководные Палочкохвостовидные — *Stylophoroidei*); вторичное укорочение тела, переход вновь к горизонтальному положению, используя для поступательного движения грудные плавники (Опаховые и Лофотовые); переход к донному образу жизни (Камбалообразные).

Внутри отряда Камбалообразных есть два подотряда: Псеттодовидные (*Psettodoidei*) и Камбаловидные (*Pleuronectoidei*). Псеттодовидные имеют по одному колючему лучу и по пять мягких в брюшных плавниках. Есть около десяти колючих лучей в передней части спинного плавника, начало которого у них не заходит на голову. Переходящий глаз располагается на верхнем ребре головы, то есть не полностью перешел на зрячую сторону. Рот большой, зубы хорошо развиты. Обитают в Индийском океане, Красном море, вдоль Малайского архипелага, у берегов Юго-Восточной Азии, в тропических водах Западной Африки, что указывает на происхождение этой группы в водах океана Тетис, откуда они, в виде Камбаловидных, распространились вдоль Азии на западное побережье Тихого океана.

У Камбаловидных и особенно у Солееподобных (*Soleoidea*) исчезают колючие лучи в спинном, а затем и в брюшных плавниках, глаза полностью переходят на зрячую сторону, а спинной плавник у них заходит на голову.

Представители наиболее примитивных семейств — хищники, а остальные — бентофаги.

Подавляющее большинство видов Камбаловидных обитает в субтропических и тропических водах, значительно меньше видов живет в умеренных, и очень немногие заходят в арктические моря. Это в основном морские рыбы, обитающие преимущественно в прибрежной зоне. Некоторые виды заходят в реки, очень немногие живут на больших глубинах. Взрослые камбалы, как правило, ведут донный образ жизни, лежа неподвижно на слепой стороне тела, закопавшись в грунт так, что видны лишь верхняя часть головы и глаза. Наиболее богата и разнообразна фауна камбал в северо-западной части Тихого океана.

В пределах Солееподобных (Soleoidea) собственно Солеевые (Soleidae) имеют грудные и хвостовой плавники, в то время как Морские языки (Cynoglossidae) утрачивают как грудные плавники, так и хвост. Брюшной плавник у них один, непарный, расположен по средней линии брюха. Концы анального и спинного плавников слиты с хвостовым, имеющим приостренную форму. У Солееподобных передний край головы закруглен и выступает вперед. Рот из конечного, как у Камбалоподобных (Pleuronectoidea), перемещается на бок тела и становится маленьким, искривленным.

Итак, филогенетическое развитие Берикоидных рыб происходило в основном в тропической и субтропической областях океана Тетис, где, собственно, и располагались древние рифовые образования. Только глубоководные и полуглубоководные группы этого надотряда существенно расширили свой ареал, что вообще характерно для большинства глубоководных рыб. Существенное смещение центра распространения характерно только для позднее возникшего подотряда Камбаловидных, наибольшее разнообразие которых отмечено в Северо-Западной Пацифике.

В целом, для группы Берикоидных рыб характерны не столько пространные, сколько экологические преобразования.

Надотряд Перкоидных (Percomorpha) является наиболее крупным среди рыб. Представители этого надотряда характеризуются рядом прогрессивных признаков. У них, как правило, есть колючие, нечленистые лучи в плавниках. Брюшные плавники располагаются на горле, чаще на груди или несколько позади грудных. Ктеноидная чешуя вторично мо-

жет быть заменена циклоидной. Рот окаймлен сверху только предчелюстными костями. Плавательный пузырь замкнутого типа.

В надотряд входит 6 отрядов: Окунеобразные (Perciformes), Змееголовообразные (Channiformes), Слитножаберникообразные (Synbranchiformes), Кефалеобразные (Mugiliformes), Четырехзубообразные (Tetraodontiformes) и Присоскопорообразные (Gobiesociformes). Исходной формой являются Окунеобразные (см. рис. 82).

У **Окунеобразных** обычно имеются колючки в плавниках (рис. 129). Спинных плавников два или один, но с хорошо выраженной передней частью из колючих лучей. Брюшные плавники содержат не более 6 лучей и расположены под грудными или впереди них. Тазовый и плечевой пояса соединены связкой. Закрытопузырные. Возникли Окунеобразные в позднем мелу, и к эоцену большинство групп уже приобрели в целом современный вид. Отряд включает 20–21 подотряд. Рассмотрим наиболее важные из них.

Исходным подотрядом, видимо, являются Окуневидные (Percoidae). Они имеют по одному колючему лучу в брюшных плавниках, располагающихся под грудными, и колючки в спинном и анальном плавниках.

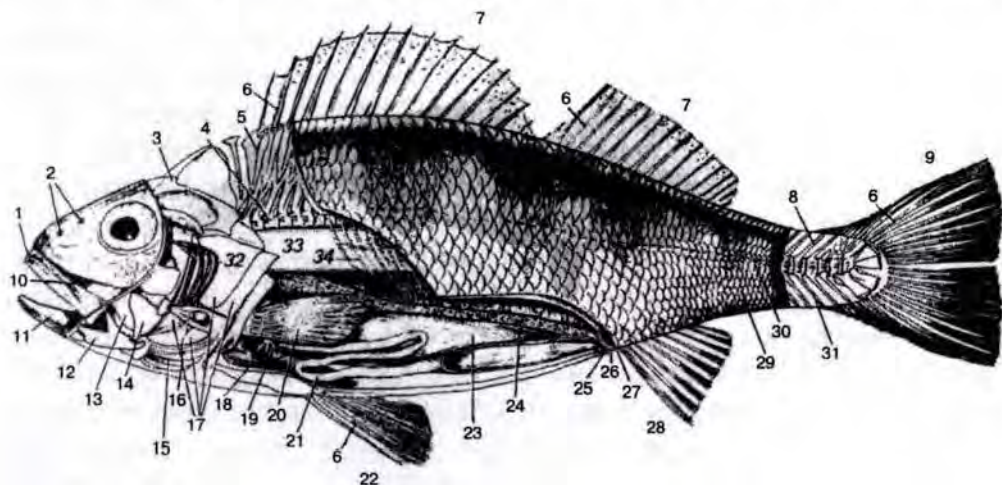


Рис. 129. Схема строения костистой рыбы на примере окуня (*Perca fluviatilis*): 1 — предчелюстная кость; 2 — носовые отверстия; 3 — гребень верхнезатылочной кости; 4 — тела позвонков; 5 — переригофоры; 6 — кожные лучи плавников; 7 — спинные плавники; 8 — верхние остистые отростки; 9 — хвостовой плавник; 10 — верхнечелюстная кость; 11 — зубная; 12 — сочленовная; 13 — крыловидная; 14 — квадратная; 15 — лучи жаберной перепонки; 16 — луковица аорты; 17 — кости жаберной крышки; 18 — печень; 19 — пилорические придатки; 20 — грудной плавник; 21 — кишка; 22 — брюшной плавник; 23 — желудок; 24 — яичник; 25 — анальное отверстие; 26 — мочеполовое отверстие; 27 — брюшная пора; 28 — анальный плавник; 29 — чешуя; 30 — боковая линия; 31 — гемальные отростки; 32 — жаберные дуги; 33 — плавательный пузырь; 34 — ребра

Подотряд включает 7 надсемейств, из которых самым крупным являются — Окунеподобные (Percoidae). Кроме Окунеподобных подотряд включает Цеполоподобных (Cepoloidea) — длинных рыб с удлинёнными спинным и анальным плавниками, переходящими сзади в хвостовую нить. Надсемейство Живородкоподобных (Embiotocoidae) — группа весьма ярких и разнообразных в цветовом плане живородящих рыб. Надсемейство Помацентроподобных (Pomacentroidea) включает небольших (15–20 см), высокотелых, тупоголовых рыб с большими глазами и маленьким ртом, обитателей коралловых рифов. У последних характерной особенностью является сращение нижнеглоточных костей в единую пластинку и наличие только одной ноздри с каждой стороны головы.

Надсемейство Кудрепероподобных (Cirrhitoidea) — группа мелких, хищных, придонных обитателей коралловых рифов, похожих на Скопеновых, но не родственных им.

Окунеподобные являются не только исходным, но и самым разнообразным и многочисленным по количеству входящих в него семейств надсемейством. Они заняли разнообразные ниши не только морских, но и пресных вод различных регионов земного шара. В состав Окунеподобных в настоящее время включены более 70 семейств, из которых мы рассмотрим семейства, представляющие для нашего изучения наибольший интерес. Окуневые (Percidae) — освоили не только морские, но и пресные воды (рис. 130), попав в них благодаря таянию ледников последнего оледенения обоих материков Северного полушария, и Центрарховые (Centrarchidae) — освоили пресные воды только Северной Америки (рис. 131). Представители Цихловых (Cichlidae) и Нандовых (Nandidae) также перешли из моря к обитанию в солоноватых и пресных водах Африки и Южной Америки (рис. 132), а с Индией попали и в Юго-Восточную Азию (рис. 133). Их пресноводное происхождение, видимо, связано с опреснением ранее солоноводных озёр Африки — остатка крупнейшего на африканском континенте разлома земной коры. Серрановые (Serranidae), или Каменные, окуни — обитатели прибрежных, каменистых отмелей и рифов субтропической и тропической областей Индийского, Тихого и Атлантического океанов. Небольшие, ярко окрашенные Кардиналовые (Arogonidae) — обитатели коралловых рифов, песчаных пляжей и прибрежных мангровых болот Индийского и Тихого океанов. Горбылевые (Sciaenidae) — обитатели преимущественно тропической и субтропической зон Индийского, Тихого и Атлантического океанов. Отсутствуют они в Красном море, однако проникли через Средиземное и Мраморное в Черное и Азовское моря. Луфаревые (Pomatomidae) —

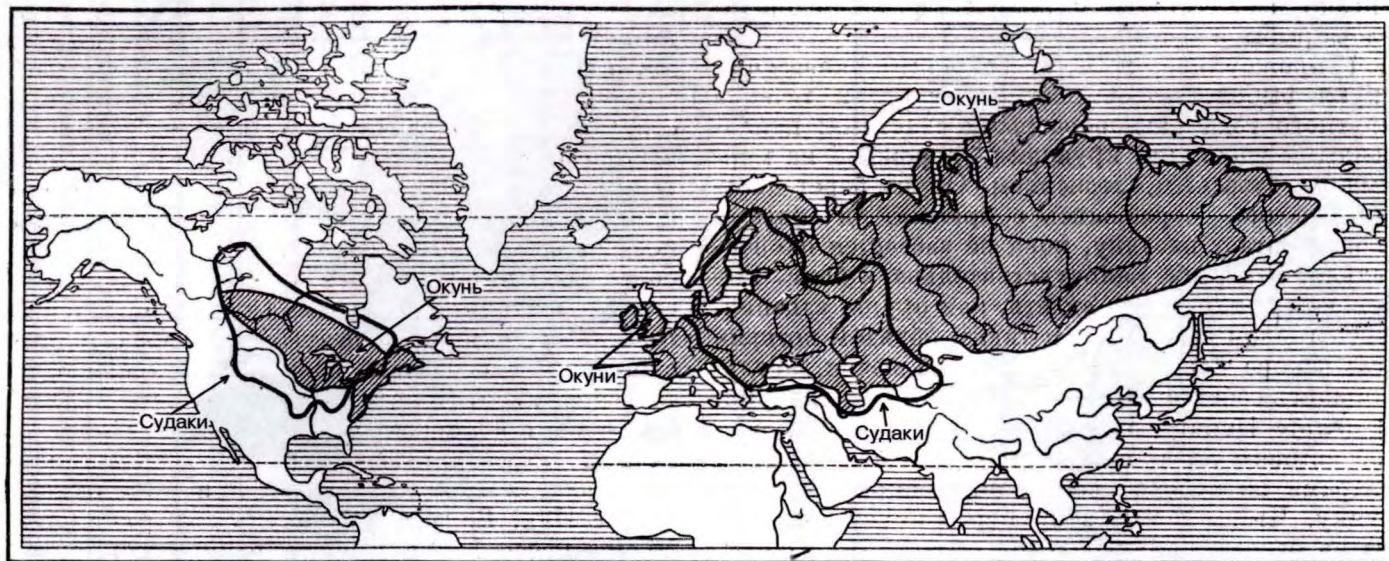


Рис. 130. Распространение Окуневых в пресных водах: — — обозначает область распространения судака (*Stizostedion*); штриховкой — обозначена область распространения окуня (*Perca*)

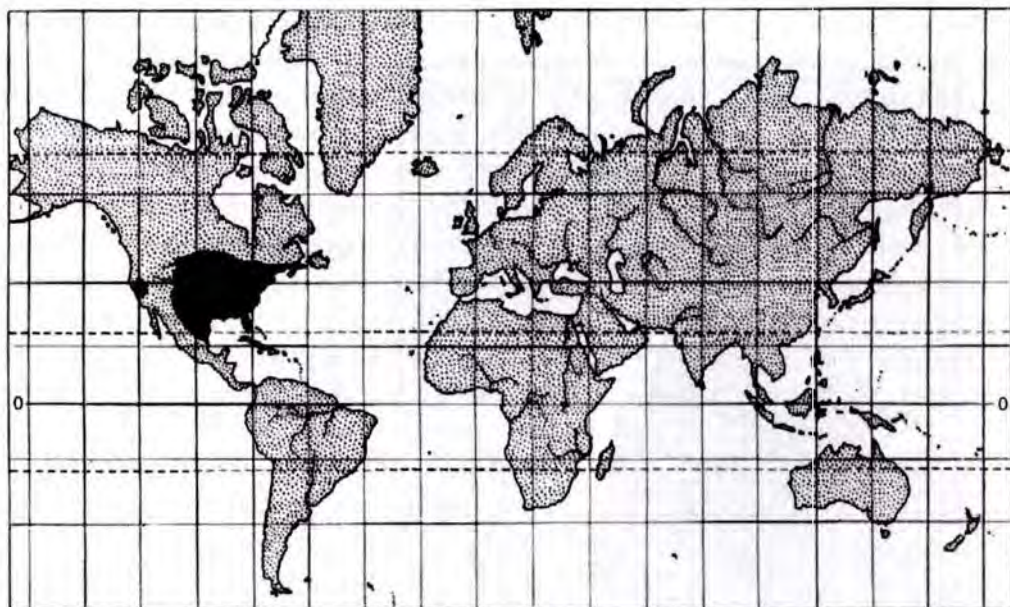


Рис. 131. Распространение Центрарховых

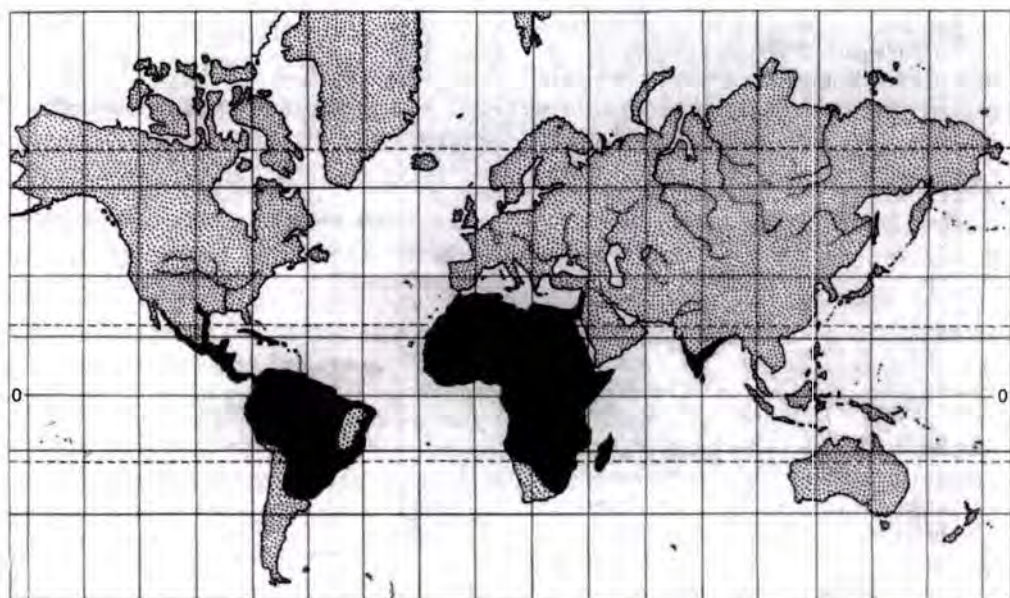


Рис. 132. Распространение Цикловых

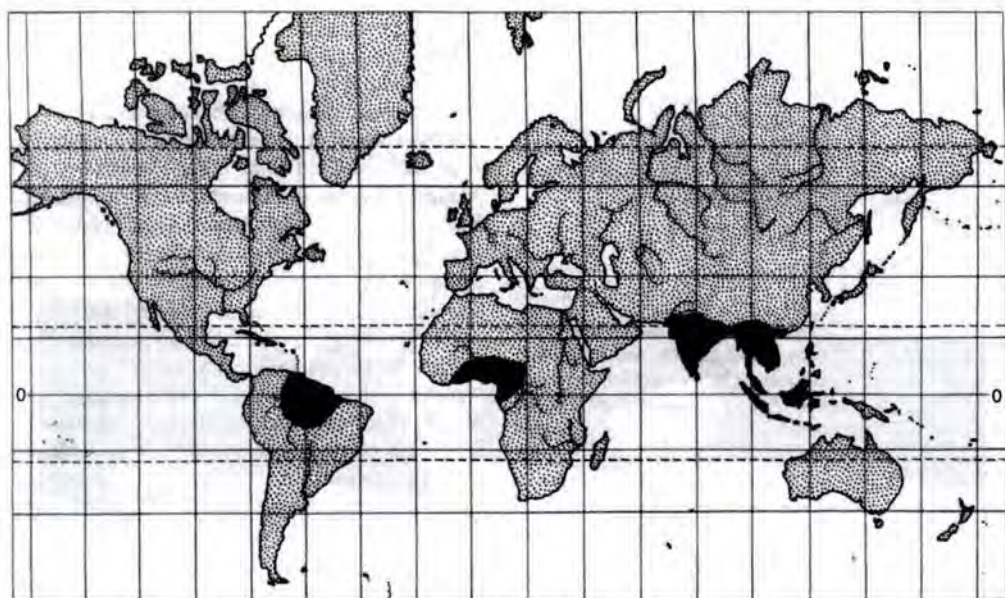


Рис. 133. Распространение Нандовых

стайные пелагические рыбы, обитающие в толще воды преимущественно в открытых районах моря. Они населяют субтропические воды Атлантического, Индийского океанов и южной части Тихого океана. В Западной Атлантике границей распространения луфаря на севере служит залив Мэн, на юге — северное побережье Аргентины. В восточной части Атлантического океана луфаря встречаются от Португалии до мыса Доброй Надежды. В Индийском океане распространение их более ограничено. Они обитают вдоль восточного побережья Африки от Мадагаскара до Наталя. В центральной части Индийского океана луфаря отсутствуют, появляясь у западных и южных берегов Австралии, Тасмании и Новой Зеландии. В довольно больших количествах луфаря появляются в Средиземном и Черном морях, реже — в Азовском. Ставридовые (Carangidae) полностью перешли к пелагическому образу жизни, в связи с чем задняя часть спинного и анального плавников у ряда видов разбита на несколько дополнительных плавничков. Они также обитают в тропических, субтропических или умеренных водах Индийского, Тихого и Атлантического океанов. Типичные представители ихтиофауны коралловых рифов — Луциановые (Lutjanidae) (рис. 134) и Щетинозубые (Chaetodontidae). Султанковые (Mullidae) — донные обитатели с парой длинных усиков на подбородке и с характерным для Окуневидных распространением в тропических, субтропических и отчасти умеренных частях Индийского,

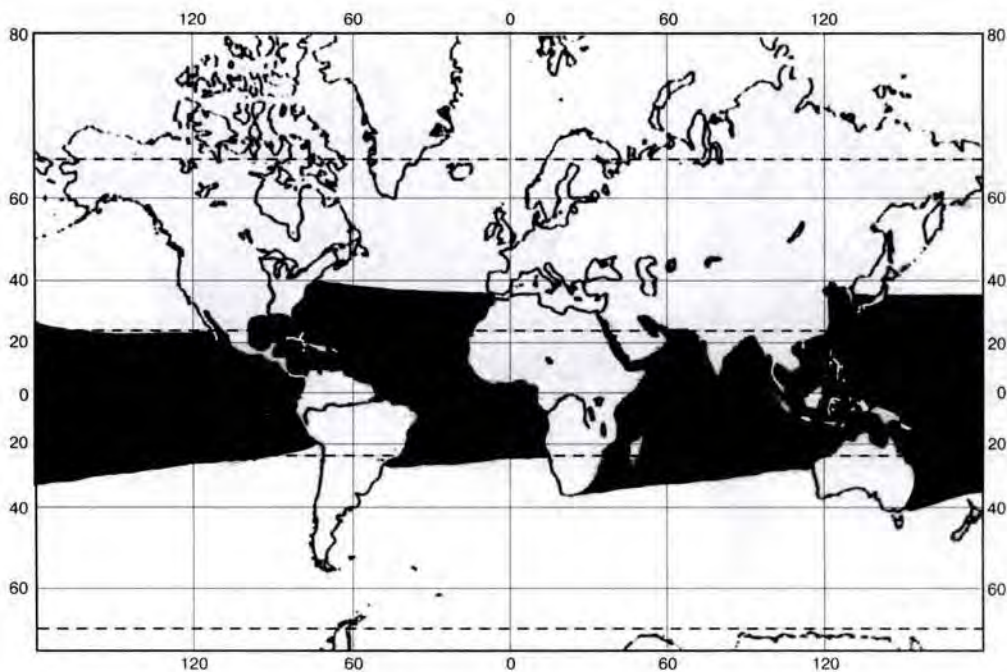


Рис. 134. Распространение Луциановых

Тихого и Атлантического океанов. Оригинальные по способу питания Брызгуновые (*Toxotidae*), способные сбивать струей воды насекомых, сидящих на расстоянии до 2,5 метров над поверхностью воды (рис. 135). Их распространение типично для обитателей тропических прибрежных вод (рис. 136, 137), например Аргусовых (*Scatophagidae*) или Однопалых (*Monodactylidae*).

Близкими к Окунеvidным являются Прилипаловидные (*Echeneoidei*). У них первый спинной плавник смещен на голову и преобразован в присоску, благодаря которой они способны присасываться к более крупным рыбам. Такое контактное прикрепление у этих рыб развилось из так называемого «лоцманирования» — плавания сравнительно небольших рыб в слое трения, окружающем тело более крупных животных. «Лощманирование» характерно Ставридовым, от которых берут начало Прилипаловидные.

Близки к Окунеvidным и Ползуновидные (*Anabantoidei*), перешедшие к обитанию в солоноватые и пресные воды Африки, Южной и Юго-Восточной Азии (рис. 138). Вследствие обитания в водоемах с дефицитом кислорода, у них развился наджаберный орган — лабиринт (рис. 139), используемый рыбами в качестве дополнительного, а часто и основного, органа дыхания.

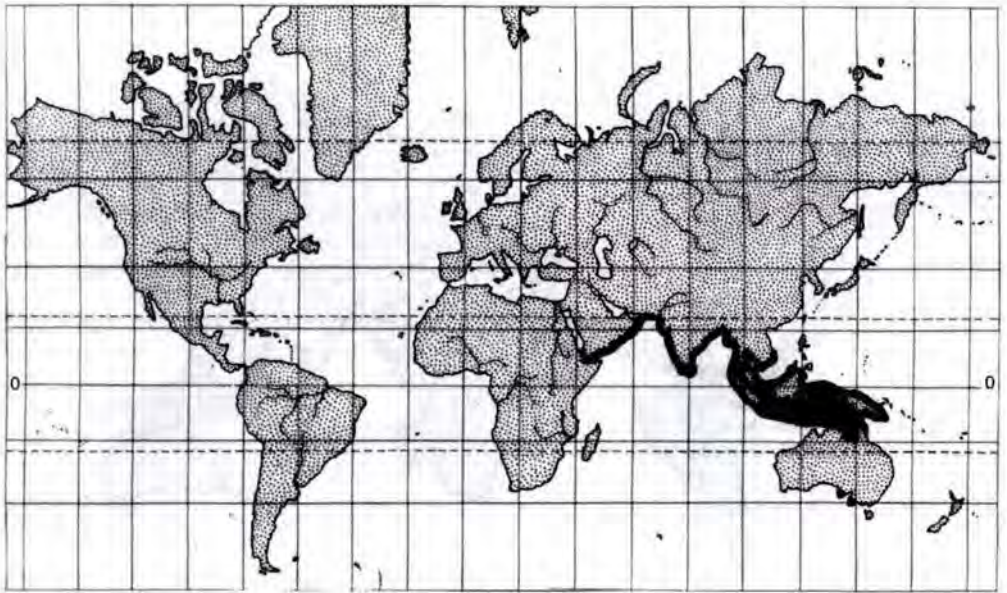


Рис. 135. Распространение Брызгуновых

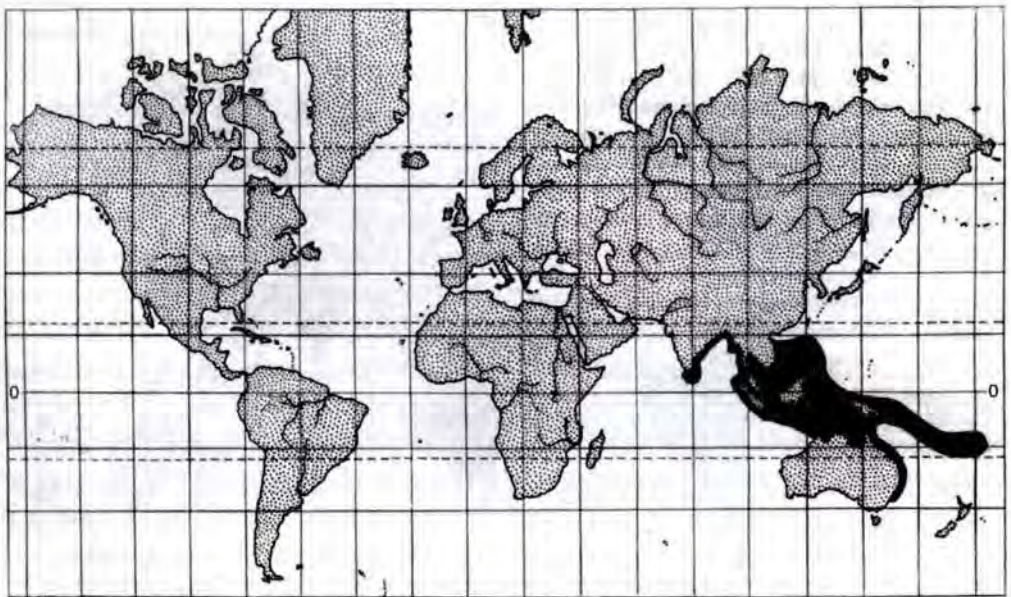


Рис. 136. Распространение Аргусовых

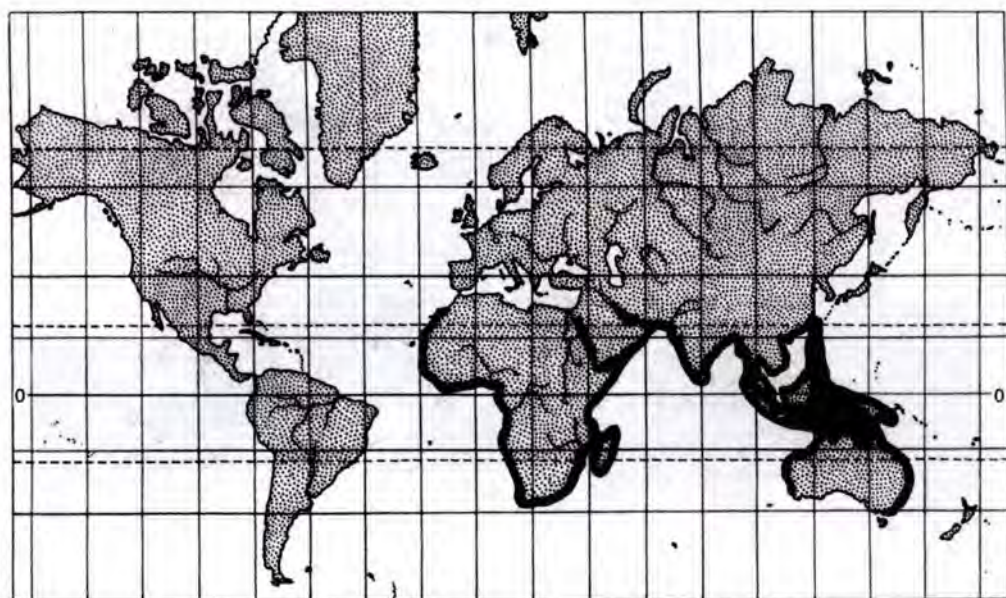


Рис. 137. Распространение Однопалых

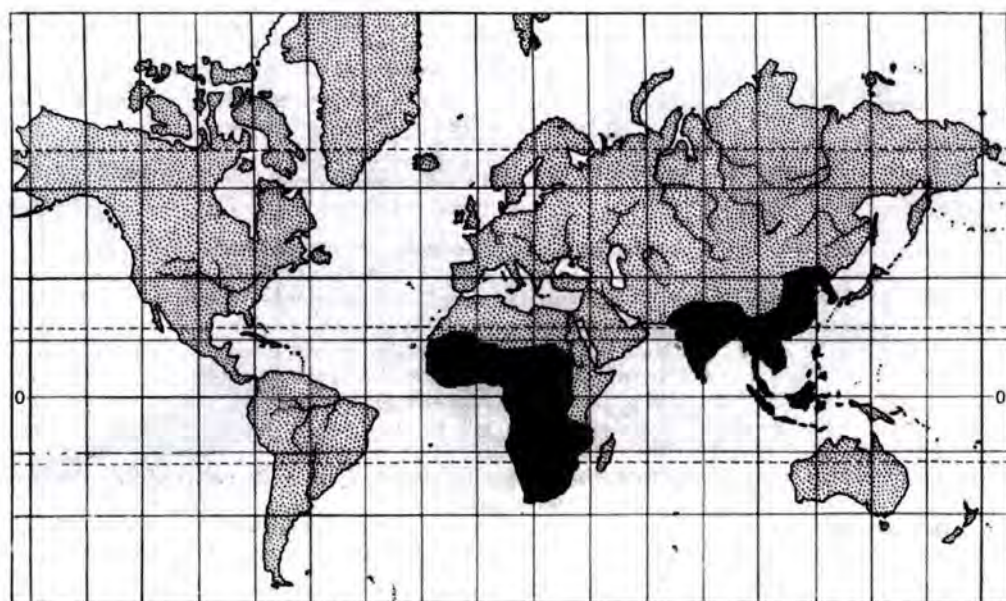


Рис. 138. Распространение Ползуновых

Среди коралловых рифов, скал, камней, водорослевых зарослей в тропических и субтропических водах обитают Губановидные рыбы (Labroidei). У них сравнительно небольшой выдвигной рот, а губы очень толстые и мясистые. Нижнеглоточные кости сращены в единую пластину, а «жевательные» глоточные зубы хорошо развиты и приспособлены к перетиранию твердой пищи. Так, рыбы-попугаи используют в пище коралловые полипы, моллюсков и других донных обитателей. Среди Губановых (Labridae) есть как моллюскоеды, так и рыбы-чистильщики, освобождающие крупных рыб от эктопаразитов.

Некоторые Губановые, например морской юнкер, в молодости функционируют как самка, затем — как самец (протогинический гермафродитизм), а в конце жизненного цикла приобретают очень яркую окраску и перестают участвовать в нересте. Губановидные ночью спят, зарываясь в песок или окружая себя слизистым коконом.

Близки к Губановидным Хирурговидные (Acanthuroidei) — обитатели тропических вод всех трех океанов — Индийского, Тихого и Атлантического, однако наиболее богаты видами Индийский и Тихий, они преимущественно населяют воды у коралловых рифов. Подотряд включает три семейства: Хирурговых (Acanthuridae) с двумя подсемействами — Хирурги (Acanthurinae) и Занклы (Zanclinae); Луваровых (Luvvaridae) и Пестряковых (Siganidae). В основном это высокотелые рыбы. Подавляющее большинство их растительноядные. У Хирургов на обеих сторонах хвостового стебля есть мощный ножевидный шип, способный убираться в специальную выемку или выпрямляться. Очень характерной чертой Хирурговидных является прохождение в процессе индивидуального развития пелагической стадии, причем внешний вид личинок существенно отличается от взрослых рыб.

Куртусовидные (Kurtoidei) отличаются от других Окунеобразных циклоидной чешуей, большим выдвигным ртом и горбатой головой. У самцов на затылочной части головы имеется загнутый крючок. Во время нереста самка откладывает на этот крючок гроздь икринок, и са-

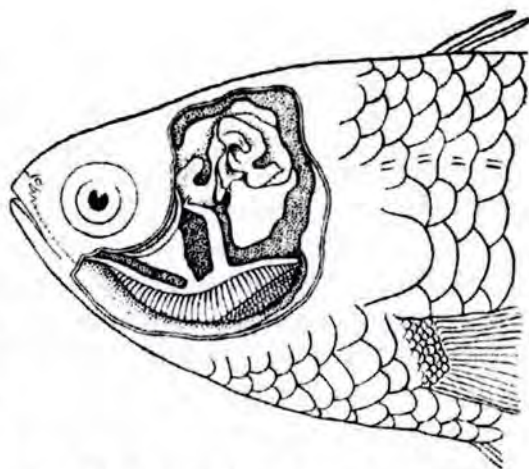


Рис. 139. Наджаберный орган ползуна — *Anabas scandens* Cuv. (по Гора, 1933)

мец носит потомство на голове вплоть до вылупления. Другой особенностью этих рыб является строение ребер, которые сильно увеличены и попарно срастаются снизу, образуя костный каркас, окружающий плавательный пузырь. Они встречаются только в водах Южной и Юго-Восточной Азии, держась большими стаями в низовьях рек и в предустьевых участках моря, предпочитая солоноватую воду.

Стайный образ жизни на мелководье ведут Песчанковидные (*Amodytoidei*). Интересно распространение песчанок. Они распространены в северных водах Атлантического и Тихого океанов, а также в морях Северного Ледовитого океана. В Атлантическом океане встречаются у берегов Северной Америки и Западной Европы, в Средиземном и Черном морях. В северных морях Тихого океана — от Берингова пролива до Кореи и до Калифорнии. Встречаются они у берегов Китая и Японии, у Антильских и Бонинских островов и Сянгана (Гонконга), у южной части Индии и Южной Африки.

Придонно-пелагический образ жизни песчанок сказался на их строении. Как донные обитатели, они имеют длинное тело с длинным спинным и анальным плавником. У представителей ряда родов отсутствуют брюшные плавники. А как пелагические рыбы, они имеют выемчатый хвостовой плавник и циклоидную чешую. Приплюснутая голова и удлиненное тело позволяют им при малейшей опасности мгновенно зарываться в песок. Икру они также откладывают на песок, и икринки инкрустируются песчинками.

Прозрачные Шиндлериевидные (*Schindlerioidei*) — производные Песчанковидных, сохранили личиночный облик песчанок в течение всей жизни. В отличие от Песчанковидных, они ведут пелагический образ жизни, питаясь мелким зоопланктоном и созревая при длине около 1 см. У них череп не окостеневает, оставаясь хрящевым, а грудные плавники сохраняют характерную для ранних личиночных стадий округлую форму. Обитают в прибрежных и приостровных водах Индийского и Тихого океанов, встречаясь у берегов Гавайских островов, Самоа, Таити, Новой Гвинеи, Австралии и Индии.

Типично донными обитателями являются Бычковидные (*Gobioidei*). Большинство представителей этого подотряда морские рыбы, но есть и перешедшие к обитанию в пресных водах, хотя для нереста они обычно уходят в море. Обитают Бычковидные во всех теплых морях, а также в морях с умеренной температурой. Характерная особенность Бычковидных — строение брюшных плавников, у которых лучи, обращенные наружу, короче лучей, обращенных внутрь. Как правило, брюшные плавники сильно сближены (как у Головешковых — *Eleotridae*) или

сливаются между собой, образуя присоску (как у Бычковых и Прыгуновых). Первый спинной плавник короче второго и состоит из слабых неветвистых лучей. Среди Бычковых (*Gobiidae*) есть совершенно прозрачный бычок пандака (*Pandaka pygmaea*). Это самый мелкий из позвоночных, созревающий при размерах 7,5–11 мм. Он обитает в солоноватой и морской воде лагун, эстуариев, устьев рек и мангровых зарослей, а также в пресноводных озерах на острове Лусон (Филиппинские острова).

Интересны Прыгуновые (*Periophthalmidae*), способные охотиться вне воды, передвигаясь прыжками, используя для этой цели грудные плавники и хвост. Вне воды они дышат поверхностью влажной кожи и за счет наджаберного органа, возникшего у них независимо от Ползунovidных рыб. Распространены они только в тропических солоноватых, реже морских или пресных водах Индии, на берегах Малайского архипелага и Индонезии, Полинезии, в южной части Китая и во Вьетнаме, Северо-Западной Австралии, а также от Красного моря по восточному побережью Африки.

Еще одно направление в освоении дна — это удлинение тела, до угревидного, с удлинением первого и второго спинного, а также анального плавников, как это наблюдается у представителей подотряда Собачковидных (*Blennioidei*). Оба спинных плавника часто срастаются в один. У представителей данного подотряда грудные плавники с широким основанием, а брюшные перемещаются на горло (у большинства) или исчезают (Зубатковые — *Anarhichadidae*). Собачковидные передвигаются, змеевидно изгибая тело. По мере удлинения тела, независимо, у представителей разных семейств данного подотряда исчезает хвостовой плавник, срастаясь со спинным и анальным. Подотряд включает 7 надсемейств.

Представители надсемейства Собачкоподобных (*Blennioidea*) охраняют свое потомство. Обитают в прибрежных водах всех океанов, включая Северный Ледовитый, но наиболее разнообразны в северной части Тихого океана.

Дракончикоподобные (*Trachinoidea*) узко специализировались для жизни на дне. Представители этого надсемейства живут в тропических и умеренных водах всех океанов и морей — от прибрежной зоны до больших глубин. Это хищники, подкарауливающие жертву (мелких рыб, червей, ракообразных) зарывшись в грунт так, что из грунта видна верхняя часть головы, с высоко сидящими глазами, и первый спинной плавник. Рот у них большой, косо направленный вверх. Крупные грудные плавники позволяют сделать короткий рывок вверх. Брюшные плавники расположены на горле. Чешуя мелкая циклоидная. У многих

жаберные крышки вооружены ядовитыми шипами. Некоторые активно приманивают жертву оригинальным красным «языком». Среди Дракончиковидных есть батипелагические и глубоководные обитатели.

Живоглотковые (*Chiasmodontidae*) способны заглотить жертву, значительно превышающую по размеру самого хищника.

Нототениеподобные (*Notothenioidea*) произошли от донных хищных форм Собачковидных, через полуглубоководные формы, попавшие в приантарктические воды (рис. 140). На это указывает отсутствие у них плавательного пузыря. У наиболее примитивных Щекороговых (*Bovichthyidae*) жаберная крышка вооружена шипом, расположенным на крышечной кости. Есть шип на жаберных крышках и у Бородаток (*Harpagiferinae*). Глаза у всех очень крупные и расположены высоко на голове. Рыбы имеют сравнительно короткий первый спинной и длинные второй спинной и анальный плавники. Брюшные плавники впереди грудных. У Нототениеподобных своеобразное строение грудных плавников, имеющих лишь три косточки для прикрепления плавниковых лучей. У всех Нототениеподобных только одна пара ноздрей.

У примитивных Щекороговых, в отличие от других Нототениеподобных, имеются зубы на сошнике и небных костях. Эти рыбы выме-

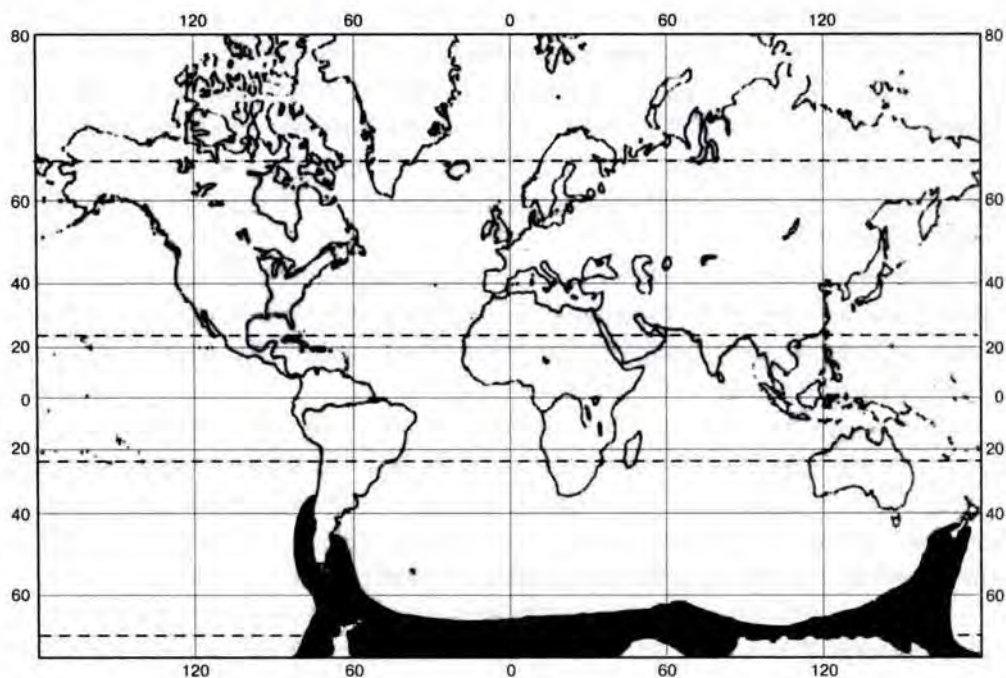


Рис. 140. Распространение Нототениевых

тывают крупную донную или придонную икру, реже на растения. Придонный или донный образ жизни ведут и взрослые рыбы, однако их мальки обитают в пелагиали.

У представителей семейств Антарктических плосконосов (*Bathydraconidae*) и Белокровных, или Ледяных рыб (*Channichthyidae*) сильно удлинены челюсти, придавая рыбе «щучий» вид. При этом непомерно крупные глаза и огромные челюсти есть и у личинок белокровок. Они ведут пелагический образ жизни, используя для парения крупные брюшные плавники. Кожные покровы и плавники белокровок имеют капиллярную сеть, участвующую в дыхании, при этом их площадь в 3 раза превышает дыхательную поверхность жабр. Отсутствие эритроцитов в крови белокровок носит адаптационный характер и связано с резким возрастанием вязкости плазмы крови при приближении температуры к точке замерзания. Отсутствие переносчика кислорода (гемоглобина) компенсируется увеличением скорости прокачки крови за счет очень крупного мощного сердца белокровок.

Помимо коралловых рифов, пресных вод и морского дна Окунеобразные попытались освоить и толщу океанов.

У Строматеевидных (*Stromateoidei*) прибрежно-пелагический образ жизни (рис. 141) развился как следствие характерного для всех представителей этого подотряда совместного обитания их мальков с медузами, сифонофорами или пелагическими оболочниками, под защитой которых они скрываются от хищников. Во взрослом состоянии представители этого подотряда используют этих беспозвоночных уже в качестве пищи. Общей особенностью Строматеевидных является наличие двух снабженных зубами мешковидных выростов глотки позади последней жаберной дуги.

Основная тенденция развития Строматеевидных — это укорочение передней части тела с одновременным увеличением высоты тела, что привело к исчезновению первого колючего спинного плавника и редукции брюшных плавников, хотя у мальков они есть. Еще дальше от берега, в пелагиаль тропических и субтропических вод (рис. 142), ушли Номеевые (*Nomeidae*).

Независимо от предыдущих освоили пелагиаль (рис. 143) Скумбриевидные (*Scombroidei*). Основное направление развития внутри этого подотряда — увеличение скоростных качеств рыб. Тело их торпедовидное, с узким хвостовым стеблем, снабженным киями. Длинные второй спинной и анальный плавники в задней своей части для улучшения гидродинамических качеств рыбы разбиты на дополнительные плавнички, подобно Ставридовым. Хвостовой плавник мощный, луновидный.

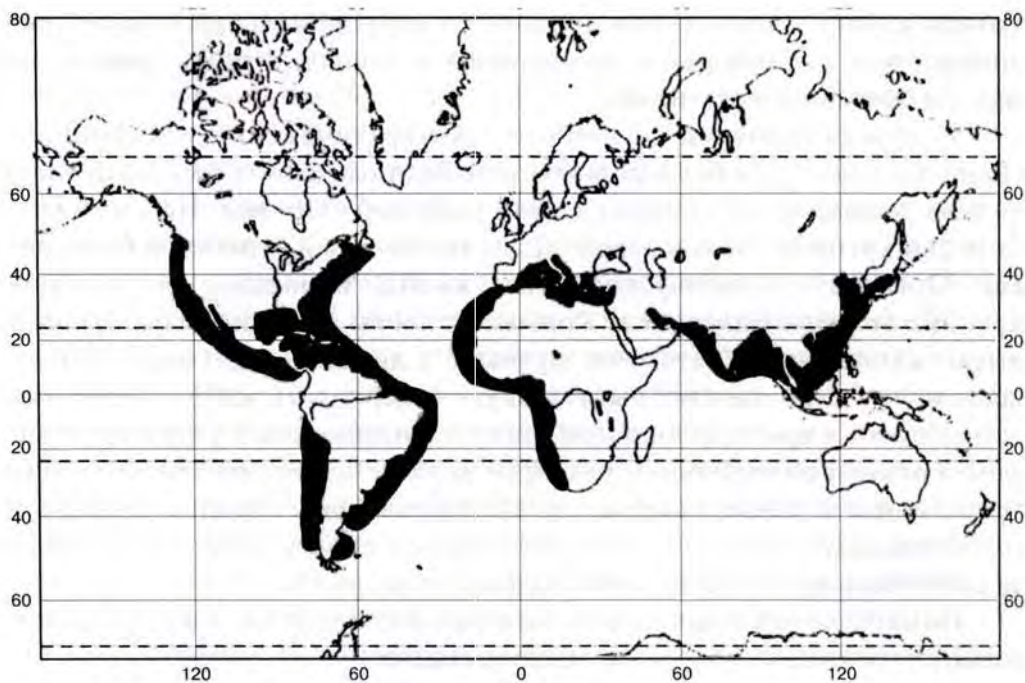


Рис. 141. Распространение Строматеевых

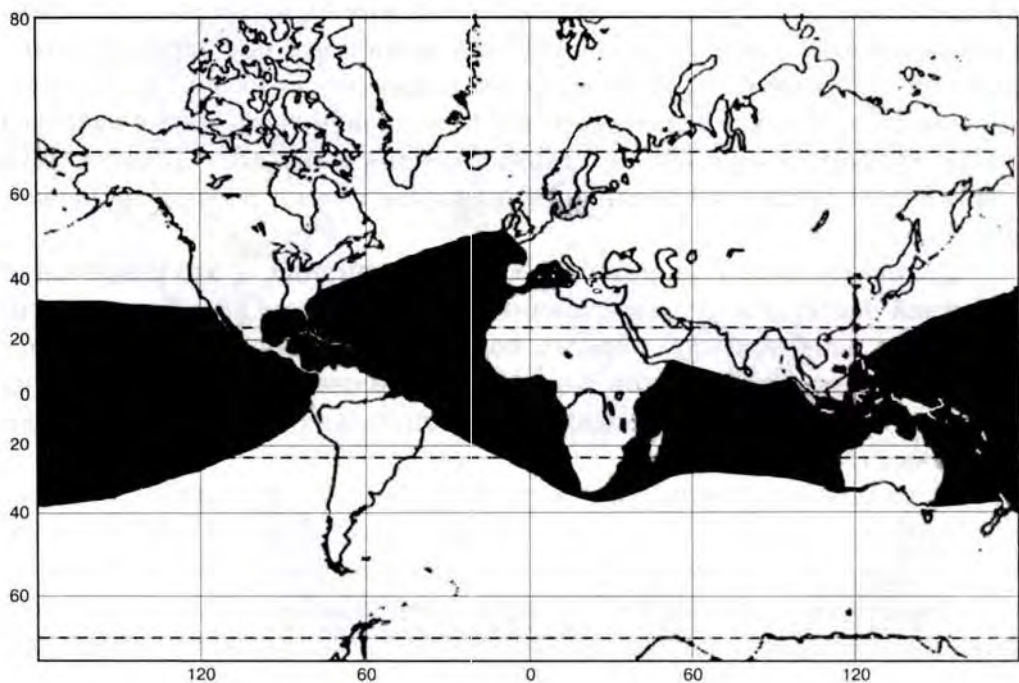


Рис. 142. Распространение Номеевых

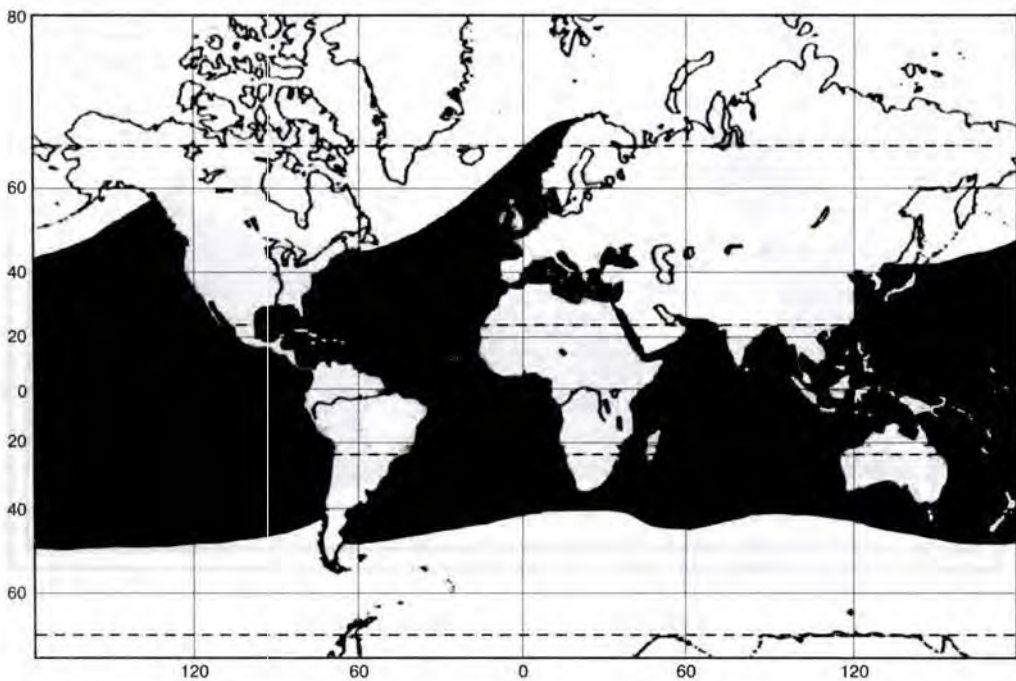


Рис. 143. Распространение Скумбриевых

Скумбриевидные полностью утрачивают связь с берегом и дном, выметывая пелагическую икру. В пределах надсемейства Скумбриеподобных (Scombroidea) собственно скумбрии — планктоноядные рыбы, однако все остальные: пелакиды, макрели и тунцы (рис. 144) — хищные рыбы. Тунцы развивают скорость до 90 км/ч. Это приводит к большому выделению энергии, в связи с чем температура тела тунца на несколько градусов выше температуры окружающей среды. Для увеличения теплоотдачи и получения дополнительного кислорода для работы мышц, у тунцов хорошо развита подкожная система кровеносных сосудов. Быстрое плавание столь характерно для тунцов, что при остановке они задыхаются. Это связано с тем, что рыбы нормально дышат через постоянно открытый рот только при поступательном передвижении.

Дальнейшее развитие скоростных качеств рыб привело к появлению Мечерылоподобных (Xiphioidea), включающих меч-рыб, марлинов, луварей, парусников, копьеносцев. Это одни из самых крупных рыб среди Костистых, в основном хищники, причем активные, развивающие скорость до 130 км/ч. У парусников и копьеносцев копьё имеет лишь гидродинамическое значение, уменьшая лобовое сопротивление, в то время как меч-рыба использует его и для поражения жертвы,

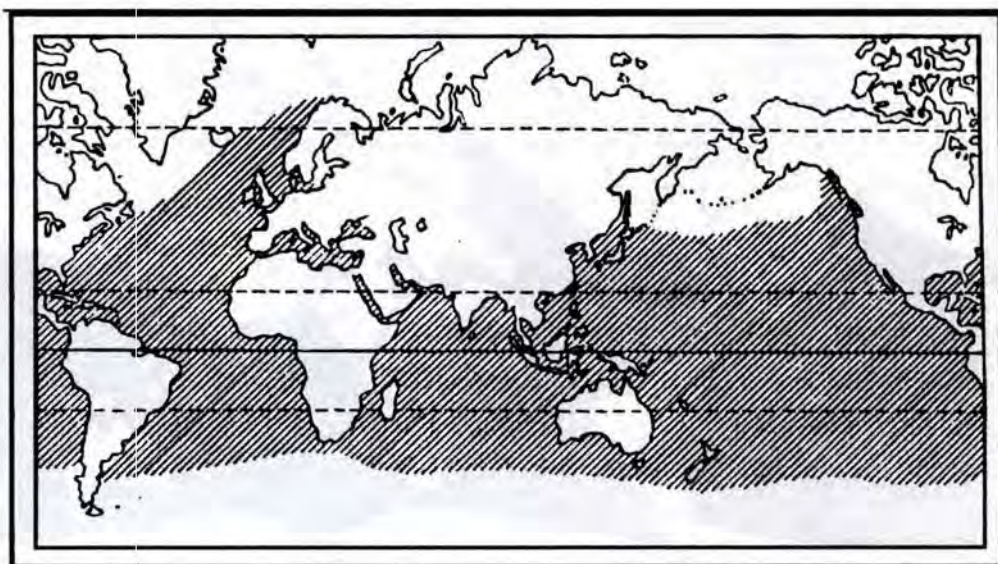


Рис. 144. Распространение тунцов

разрубая ее на две части. Мощный спинной плавник парусника используется им для резкого поворота на большой скорости. У Мечерыловидных брюшные плавники частично (до 1–3 лучей) редуцируются или исчезают полностью (меч-рыбы).

Еще одним направлением развития в пределах подотряда Скумбриевидных является уход на глубину с образованием Волосохвостоподобных (*Trichiuridae*). Представители этого надсемейства — пелагические, полуглубоководные или вторично перешедшие к приповерхностному обитанию хищники. Им характерно удлинение тела с уменьшением все еще выемчатого хвостового плавника или с полным его исчезновением, как у Сабли-рыбы (*Trichiuridae*). С удлинением тела исчезают дополнительные плавнички, а оба спинных срастаются в один плавник. Исчезают брюшные плавники, а у Сабли-рыбы — и анальный. Рыбы переходят на змеевидное движение, изгибая все тело, что более выгодно при обитании на глубинах.

Своеобразная группа Икостеевидных (*Icosteidae*) представлена одним видом — рыбой-тряпкой. Это придонно-пелагические рыбы, встречающиеся на глубинах 200–400 м в северной части Тихого океана — от Берингова моря и Аляски до Калифорнии, а также у Австралии. У этих рыб скелет окостеневает весьма слабо, поэтому тело очень податливо на изгиб, откуда и произошло название рыб. У них голова небольшая, рыло тупое, рот небольшой конечный, глаза маленькие. Колючек в плав-

никах нет, у взрослых нет и брюшных плавников. У молоди небольшие брюшные плавники есть и располагаются они под грудными. Молодь этих рыб отличается и другими признаками: тело высокое, а с возрастом становится более прогонистым. Округлый веерообразный хвостовой плавник становится выемчатым. Удлиняется хвостовой стебель. По мере роста рыбы, исчезает пятнистая окраска мальков, толстая кожа наплывает на переднюю часть длинных спинного и анального плавников, полностью скрывая передние лучи плавников под кожей. Молодь ведет маневренный пелагический образ жизни в небольшом удалении от берегов, взрослые — придонно-пелагический, спускаясь на глубину.

Хоботнорыловидных (*Mastacembeloidei*) ранее выделяли в самостоятельный отряд, но наличие колючек в плавниках и ряд иных анатомических признаков свидетельствуют, что они относятся к Окунеобразным. Это сравнительно древняя группа, обитающая в пресных и солоноватых водах Африки и Юго-Восточной Азии (рис. 145), куда они попали из Африки с Индией. Они имеют длинную угревидную форму тела. Длинный спинной плавник, простирающийся от головы до хвоста, четко поделен на две части: переднюю, состоящую из складывающихся, обособленных друг от друга (как у колюшек) колючек, и заднюю, состоящую из мягких лучей, связанных между собой плавниковой перепонкой. Брюшных плавников нет, но, судя по рудиментам тазового

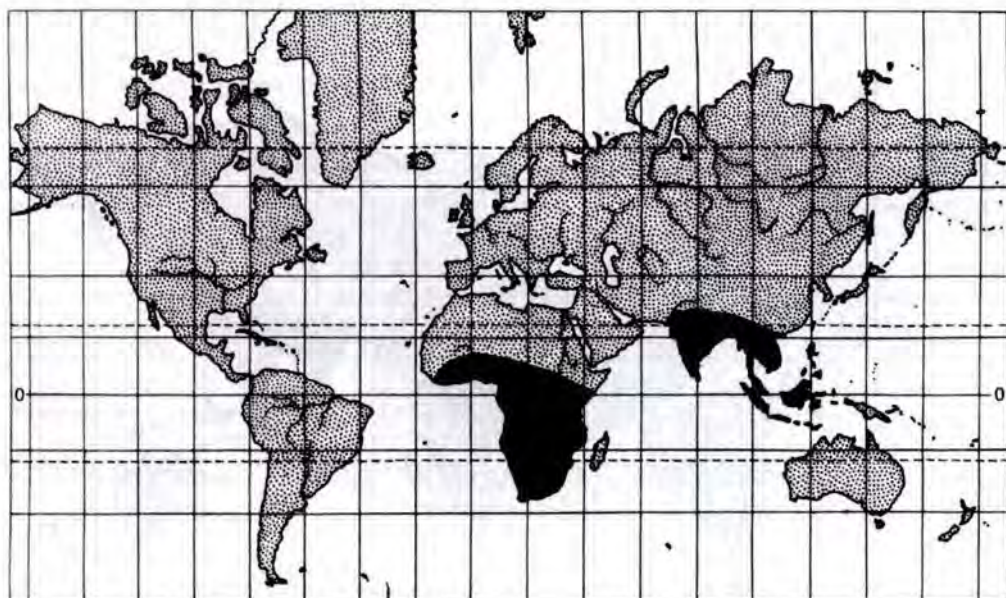


Рис. 145. Распространение Хоботнорыловых

пояса, они располагались у предковых форм под грудными плавниками. Плавательный пузырь закрытого типа. Плавают они, угреобразно изгибая тело, или за счет ундуляций второго спинного и анального плавников, причем с одинаковым успехом как вперед, так и назад. Наиболее характерная черта этих рыб — сильно удлиненное рыло, вытянутый конец которого поддерживается специальным хрящом. Этот хоботок очень подвижен и чувствителен. В сумеречное время суток они выходят на охоту, выкапывая хоботком из грунта различных беспозвоночных, ощупывают их им и быстро заглатывают.

Вопрос о выделении в самостоятельный отряд **Змееголовообразных** (*Channiformes*) до настоящего времени остается открытым. Представители этого отряда известны в ископаемом состоянии с плейстоцена. Однако, судя по их распространению в Африке и Юго-Восточной Азии, куда они попали с Индией, они возникли в позднемиоценовый период. С одной стороны, между Змееголовыми и Ползуновыми много общего, в связи с чем их часто объединяют в один подотряд Ползуновидных отряда Окунеобразных в качестве самостоятельных семейств. Общим является область их распространения и ряд анатомических признаков. И те, и другие населяют Африку и Юго-Восточную Азию (рис. 146, см. рис. 138). И у тех, и у других длинный плавательный пузырь закрытого типа, раздваивающийся в хвостовой части, а тазовый и плечевой пояса соединены связкой. Одинакового строения плавучая икра, плавучесть которой

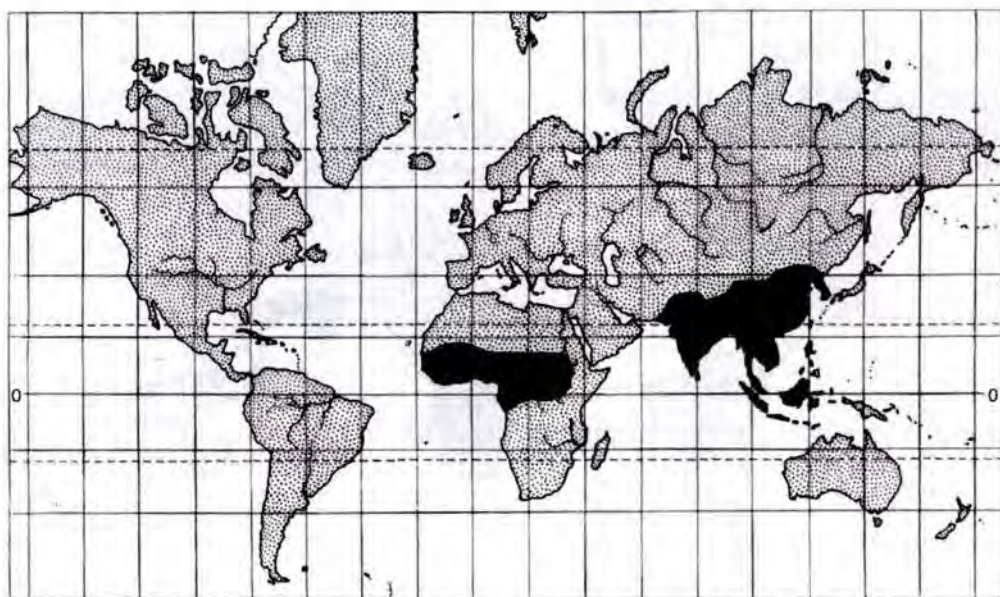


Рис. 146. Распространение Змееголовых

осуществляется за счет наличия в желтке большой жировой капли; схожим является эмбриогенез этих рыб. У тех и других рыб есть лабиринт, то есть наджаберный орган, используемый ими в качестве дополнительного органа дыхания, что может быть обусловлено сходными приспособлениями к одинаковым условиям обитания в водоемах с дефицитом кислорода. Ведь нам известны и другие случаи независимого образования лабиринта или наджаберного органа иного строения у весьма далеких в систематическом отношении групп рыб. Так, наджаберный орган есть у Аравановых, Конорылых и Ханосовых рыб из Конорылообразных, Клариевых из Сомообразных, у которых в наджаберном органе не лабиринт, а древовидное образование, пронизанное кровеносными сосудами, а также у Прыгуновых из Окунеобразных.

С другой стороны, между Змееголовыми и Ползуновыми есть целый ряд различий. Так, у Ползуновых чешуя ктеноидная, есть колючие лучи в начале спинного и анального плавников, спинной плавник равен или меньше анального, брюшные — под грудными или впереди них, часто преобразованы в тактильные нити. У Змееголовых чешуя циклоидная, колючек в плавниках нет, спинной плавник значительно длиннее анального, брюшные — нормального строения и расположены чуть позади грудных. У Ползуновых лабиринт образован первой жаберной дугой и имеет много перегородок (см. рис. 139); у Змееголовых лабиринт образован как первой жаберной дугой, так и подвеском гиоидной дуги и имеет мало перегородок (рис. 147), хотя есть представители, у которых гиоид не участвует в образовании лабиринта. Ползуновые — мирные рыбы, Змееголовые — хищники.

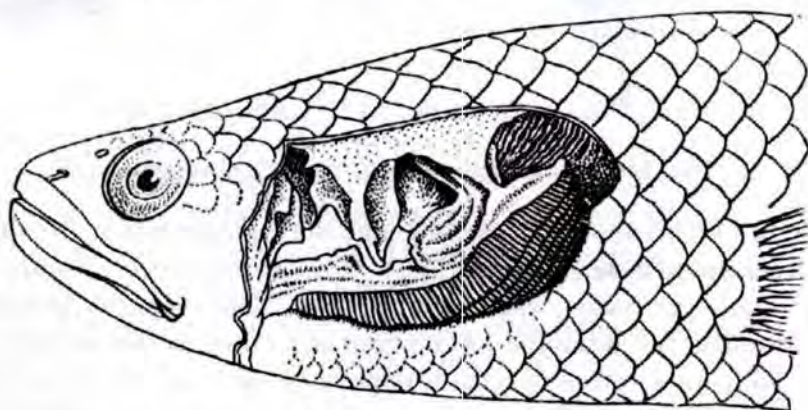


Рис. 147. Наджаберный орган змееголова (*Channa*)

Слитножаберникообразные (Synbranchiformes) представлены одним семейством Ложноугревых (Synbranchidae), населяющих пресные и солоноватые воды тропической Америки, Африки, Австралии и Юго-Восточной Азии (рис. 148). Внешне они похожи на угрей, но внутреннее строение и развитие указывают на их близость к Окунеобразным. Их длинное тело голое или покрыто мелкой чешуей. Грудных и брюшных плавников у взрослых рыб нет, но у личинок есть грудные плавники. Спинной и анальный плавники редуцированы до кожных гребней, без лучей. Жаберные отверстия у них соединены в одну щель на горле. Жабры частично или полностью редуцированы. Они дышат атмосферным воздухом с помощью особых устройств глотки и кишечника, что позволяет им жить в болотах, выходя из воды на рисовые поля и луга.

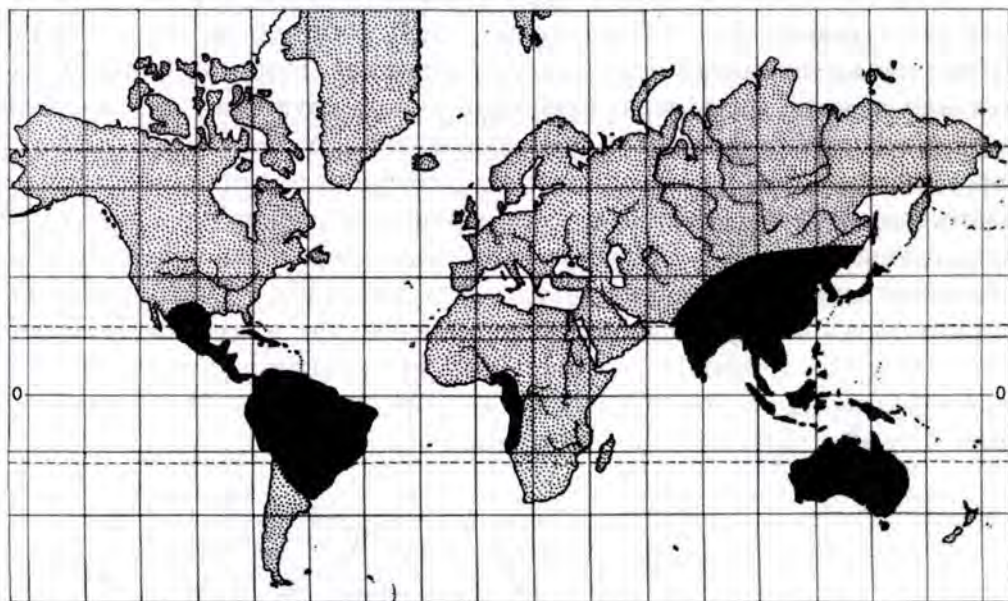


Рис. 148. Распространение Слитножаберникообразных

Близки к Окунеобразным (см. рис. 82), возможно к Скумбриевидным, **Кефалеобразные** (Mugiliformes). Это прогонистые с выемкой в хвостовом плавнике рыбы, хорошие пловцы. Характерной особенностью этих рыб является наличие двух коротких спинных плавников, разделенных большим промежутком и коротким анальным, расположенным под вторым спинным. Такое расположение на теле плавников указывает, что исходной формой для Кефалеобразных был хищник-засадчик, использовавший для броска комплекс плавников: второй спинной, хво-

стовой, анальный. Брюшные плавники располагаются позади грудных, но тазовые кости соединены связкой с плечевым поясом. Голова и тело покрыты циклоидной или ктеноидной чешуей. Икра у большинства мелкая, плавучая, пелагическая, но у мелких представителей отряда прикрепляется за счет нитей к субстрату. Это прибрежные морские солоноводные или пресноводные рыбы.

Внутри отряда шла дифференциация представителей по питанию на четыре подотряда: Кефалевидных (*Mugiloidei*) с двумя семействами, хищными — Барракудовыми (*Sphyraenidae*) и детритоядными — Кефалевыми (*Mugilidae*); бентосоядных — Пальцеперовидных (*Polynemoidei*) и зоопланктоноядных — Фаллостетовидных (*Phallostethoidei*) и Атериновидных (*Atherinoidei*).

Хищные Барракудовые имеют удлиненное щуковидное тело с удлиненными челюстями, особенно нижней. Зубы сильные, передние — клыковидные. Охотятся, подстерегая добычу среди коралловых рифов, скал, камней, растений или собравшись в стаю, преследуют жертву, окружая ее, после чего каждая из барракуд выхватывает из стаи жертв свою добычу.

Обитают барракуды в морских тропических и субтропических водах Атлантического, Индийского и Тихого океанов.

У Кефалевых торпедообразное, серебристое тело, покрытое циклоидной, реже ктеноидной чешуей. В связи с питанием детритом, у них очень длинный кишечник и у некоторых видов глаза прикрыты жировым веком. Кефали могут выдерживать соленость от 0 до 83‰, так же как и барракуды, обитая в тропических и умеренных водах Атлантического, Индийского и Тихого океанов обычно в прибрежной полосе и не выходя далеко в открытый океан. Среди кефалей есть и настоящие пресноводные виды, обитающие в реках и озерах Кубы, Центральной Америки и Мексики, Индонезии, Филиппинских островов и Австралии.

У бентосоядных Пальцеперовых рот нижний, грудные плавники посажены низко. Их нижние лучи свободны, удлинены, так что иногда превышают длину рыбы и служат как органы осязания. Область распространения как у Кефалевых. Обычно морские или солоноводные, но некоторые могут заходить в реки.

Атериновидные — мелкие морские, солоноводные или пресноводные рыбы, внешне похожие на кефалей. Известны с эоцена. В море всегда держатся у берега. Их тело и голова покрыты циклоидной или ктеноидной чешуей. Все они зоопланктофаги. Из-за малых размеров они вынуждены вести стайный образ жизни и прикреплять свою икру на субстрат, поскольку вместе с субстратом она меньше выедается.

Из-за наличия у икринок нитей на оболочке для прикрепления к субстрату, Атериновидных часто в последнее время объединяют с Карпозубообразными и Сарганообразными в единый надотряд. Однако из-за наличия у Атериновидных двух спинных плавников, первый из которых имеет неветвистые лучи, абдоминального положения брюшных плавников, связки между грудным и тазовыми поясами, наличия у некоторых ктеноидной чешуи, закрытопузырности и ряда других признаков такое объединение этих рыб вряд ли возможно. Более вероятно конвергентное образование нитей на оболочке икринок. Центром происхождения Атериновидных является район Малайского архипелага, откуда они широко распространились по всему свету. У Карпозубообразных центром их образования являлись пресные воды Африки и Америки. Еще одна характерная черта всех Атериновидных — черная или серебристая полоса, проходящая вдоль боков тела.

Подотряд включает три семейства. Наиболее близки к исходным Меланотениевые (*Melanotaeniidae*), обитающие в пресных водах Австралии и Новой Гвинеи (рис. 149). Интересно отметить, что западной границей этой группы рыб служит, как и у сумчатых млекопитающих, так называемая линия Уоллеса, разделяющая Индо-Малайскую и Австралийскую фаунистические области.

Наиболее широко распространились по прибрежным морским и солоноватым водам Атериновые (*Atherinidae*). Есть они и в пресных

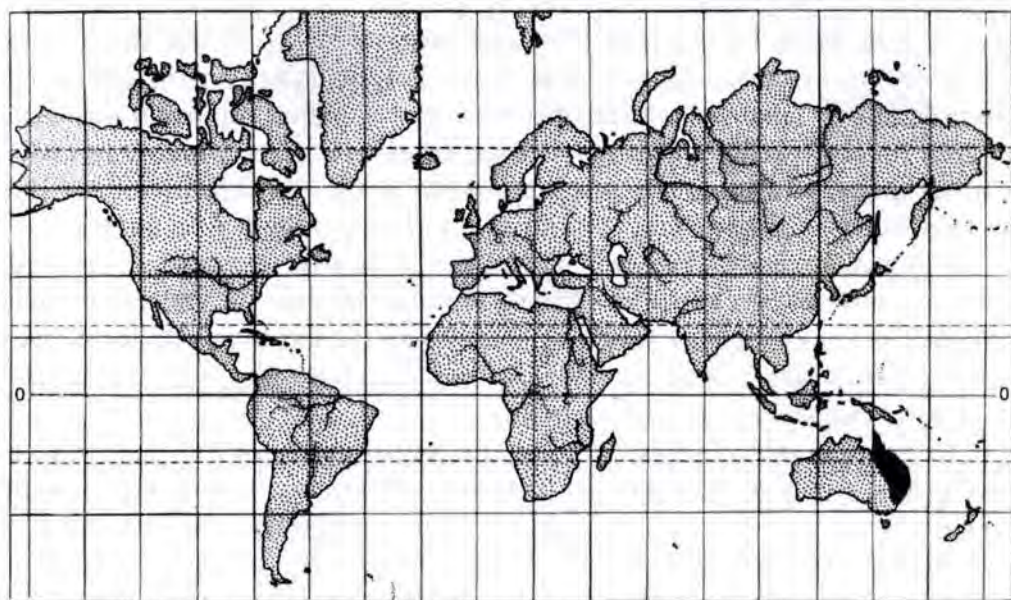


Рис. 149. Распространение Меланотениевых

тропических водах Мадагаскара и Австралии, а также в Америке — от Великих озер на севере до рек Аргентины на юге. Следует отметить, что в пресные воды заходят и типично морские атерины. Более того, известны и пресноводные популяции преимущественно морских атерин.

Изовые (*Isonidae*), почти прозрачные рыбы, обитают в прибойной зоне моря, питаясь зоопланктоном. Они известны из прибрежных вод Японии, Гавайских и Филиппинских островов, Австралии и Юго-Восточной Африки.

Близки к Атериновидным Фаллостетовидные (*Phallostethoidei*). Это один из наиболее своеобразных по строению и специализации подотряд среди Костистых рыб. Анальное и половое отверстия у них расположены на горле. У самцов совершенно уникальное строение имеет совокупительный орган — приапий, состоящий из видоизмененных костей плечевого и тазового поясов и первой пары ребер. Он расположен под головой и используется для удержания самки и оплодотворения яйцеклеток. Кишечник у самца проходит через приапий и открывается вблизи его заднего конца. Как у Кефалеобразных, спинных плавников два, но первый состоит из одного-двух колючих лучей и сдвинут ко второму спинному плавнику. У половозрелых самцов и самок брюшных плавников нет, но у неполовозрелых самцов есть зачаточные. Самки выметывают оплодотворенную икру, которая прикрепляется к растениям за счет длинных нитей на оболочке. Эти рыбы обитают в пресных водах, реже — в море, у берега, в мангровых зарослях Юго-Восточной Азии, Индонезии и Филиппин (рис. 150).

Еще один отряд, близкий к Окунеобразным, — это **Скалозубообразные** рыбы (см. рис. 82), обитатели прибрежных тропических и субтропических вод Мирового океана. Многие из них — типичные представители ихтиофауны коралловых рифов. Известны с эоцена. Полагают, что представители этого отряда произошли от Хирурговидных.

Общим для Скалозубообразных (*Tetraodontiformes*) будут следующие признаки: маленький рот; предчелюстная и челюстная кости соединены или даже срастаются между собой; зубы на челюстях крепкие, в той или иной степени срастающиеся между собой в режущие пластины, которые позволяют разгрызать панцири беспозвоночных или откусывать ветви кораллов; сильная редукция брюшных плавников, вплоть до исчезновения тазового пояса; жаберные отверстия в виде небольших щелей, расположенных перед основанием грудных плавников. У представителей этого отряда развиваются различные приспособления, препятствующие травмированию о кораллы во время штормов.

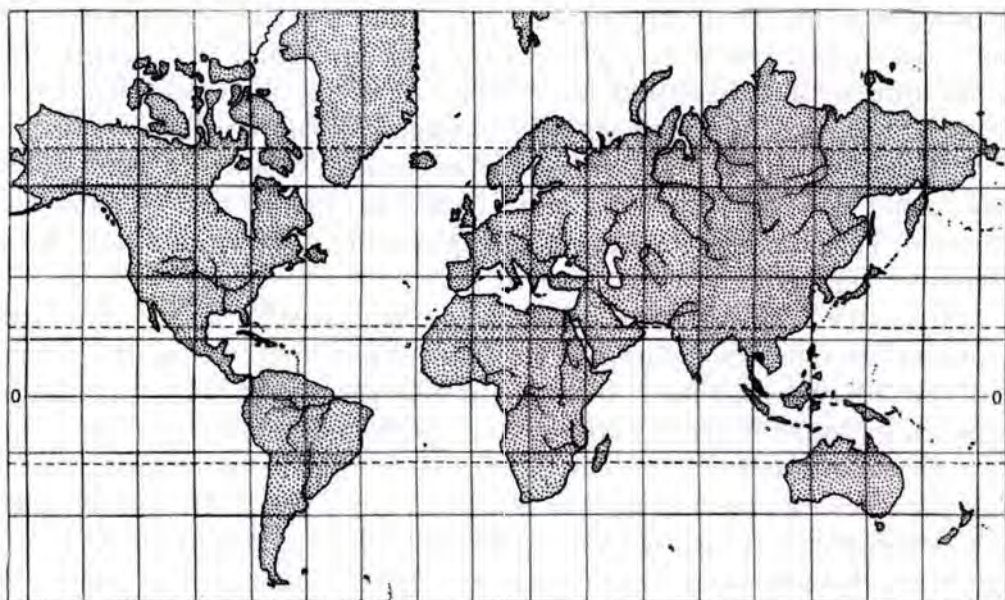


Рис. 150. Распространение Фаллостетовых

Отряд (рис. 151) содержит четыре подотряда — Спинороговидные (*Balistoidei*), Иглобрюховидные (*Tetraodontoidei*), Кузовковидные (*Ostracoidei*), Луновидные (*Moloidei*), последовательность которых отражает эволюционную направленность внутри Скалозубообразных.

Спинороговидные имеют высокое, сжатое с боков тело, покрытое сильно видоизмененными крупными налегающими друг на друга толстыми чешуями с шипиками, реже голое. Спинных плавников два. При этом в первом спинном у Холлардиевых (*Triacanthodidae*) 2–7 колючих луча, у Троешипых (*Triacanthidae*) — 5, у Спинороговых (*Balistidae*) — 2–3, у Единороговых (*Monacanthidae*) — 2 колючих луча, причем первый у всех перечисленных, часто сильный и зубчатый, «запирается» в вертикальном или слегка наклонном положении, вторая колючка подпирает первую. В ряду этих семейств брюшные плавники также редуцируются. У Холлардиевых в каждом брюшном плавнике по одной мощной колючке, способной «запирается», и по одному маленькому мягкому лучу. У Троешипых каждый брюшной плавник состоит из одной колючки. Учитывая спинной шип, они и получили название «троешипые». У Спинороговых обе колючки брюшных плавников сливаются в единый шип, спрятанный в кожный карман на брюхе, который способен растягиваться при отведении шипа. У некоторых Спинороговых карман не развивается, а шип редуцируется. Шипы спинного и

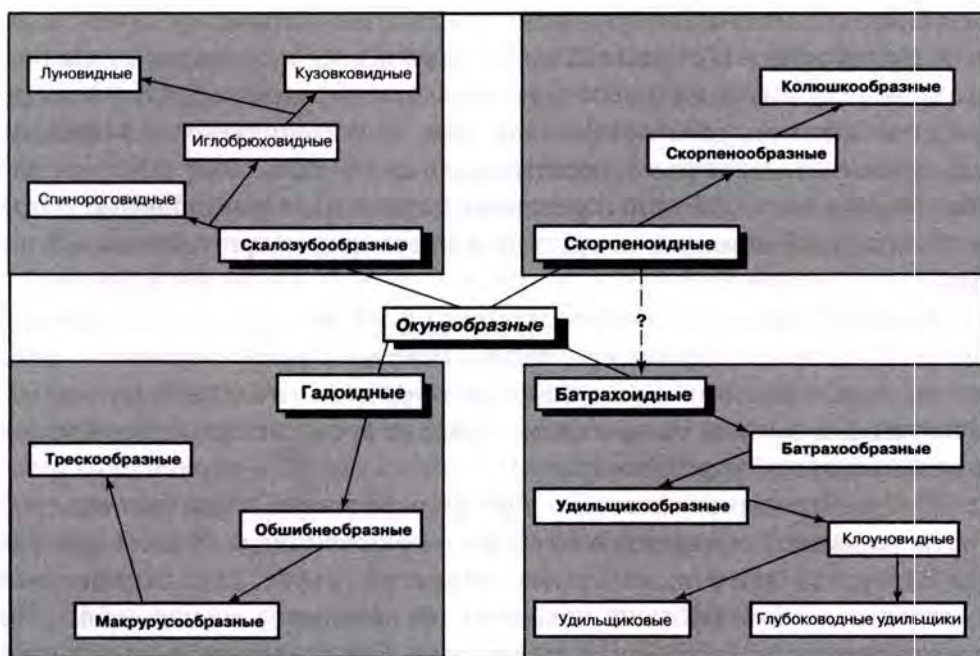


Рис. 151. Филогенез колючеперых Костистых рыб

брюшных плавников используются не столько для защиты от хищников, сколько для закрепления тела среди кораллов во время шторма.

У Спинороговидных зубы на челюстях не сливаются друг с другом. При этом на обеих челюстях у Холлардиевых они сидят в один ряд. В силу примитивности Холлардиевые были вытеснены с коралловых рифов на глубину. У Спинороговых в наружном ряду каждой челюсти сидят по 8 мощных зубов, кроме того, на верхней челюсти во внутреннем ряду — 6 пластинчатых зубов, подпирающих и усиливающих зубы первого ряда. У Единороговых в обеих челюстях по 6 крепких резцевидных зубов в наружном ряду, кроме того, на верхней челюсти во внутреннем ряду 4 зуба усиливают передние зубы.

Спинороговидные в спокойном состоянии плавают за счет второго спинного и анального плавников, иногда подключая и грудные. Хвостовой плавник используется только во время опасности. Интересно отметить, что такой же способ передвижения у Солнечникообразных.

У Иглобрюховидных тело плоское, короткое, покрытое мелкими или большими шипами, реже костными пластинами или голое. Многие похожи на ежей. Благодаря такому вооружению, у них исчезает первый колючий спинной плавник и брюшные колючки. Плавают за счет вто-

рого спинного и анального плавников, используя хвост в качестве руля. У Иглобрюхих (Tetraodontidae) в спокойном состоянии шипы прилегают к телу. Зубы на челюстях слиты между собой, образуя пару режущих пластинок, разделенных спереди, то есть получается 4 зуба, откуда другое их название — «четырёхзубые». У Рыб-ежей (Diodontidae) зубы срастаются в сплошные режущие пластины, неразделенные спереди. У этих рыб спинной и анальный плавники могут втягиваться под кожу.

Иглобрюховидные имеют отходящий от желудка мешок, способный раздуваться воздухом или водой, при этом рыба становится похожей на шар, а все шипы на теле встают торчком. Это свойство они используют для защиты от врагов, но чаще во время шторма удерживаются шипами среди кораллов.

У Кузовковидных все тело покрыто жестким панцирем из сросшихся костных оснований шипов Иглобрюховидных. В этом панцире есть отверстия для рта, жаберных отверстий, ануса, глаз, плавников и хвостового стебля. Зубы на челюстях не сливаются между собой. Нет первого спинного и брюшных плавников. Нет воздушного мешка и колючек в плавниках. Грудные плавники находятся в непрерывном движении, обеспечивая ток воды через жаберную полость. Хвостовой плавник используется как руль поворота. Плавают за счет спинного и анального плавников, очень маневренны.

У Луновидных нет колючек в плавниках, первого спинного, брюшных плавников и тазового пояса, хвостового плавника и плавательного пузыря. Зато есть высокое тело с высокими, сдвинутыми назад вторым спинным и анальным плавниками, задние части которых наплывают на «ампутированную» заднюю часть тела, где на месте хвостового плавника их лучи резко разветвляются, поддерживая широкую хрящевую пластину, действующую как весло. Рыбы-луны очень плохо плавают, обычно дрейфуют с течениями, питаются зоопланктоном. Это рекордсмены по плодовитости. Одна самка выметывает до 300 млн. пелагических икринок. Интересно, что в постэмбриональном развитии они проходят эволюционный путь этого отряда. Их личинки высокотелы, как спинороги, затем на теле появляются шипы, как у рыб-ежей, основания шипов разрастаются («кузовковая стадия»), при этом у них еще имеется хвост. Позднее шипы и хвост исчезают, и мальки приобретают вид взрослых рыб. У Луновидных зубы на челюстях, как у рыб-ежей, срастаются в единые пластины, не разделенные спереди.

Присоскоперообразные (Gobiesociformes) получили свое название за присоску на груди из сросшихся брюшных плавников. Этой присоской

они могут присасываться к скалистому дну столь сильно, что при попытке их на крючок ломается удище. Тело их уплощено, голое, слизистое. От первого спинного плавника не сохранилось и следов. Второй спинной плавник длинный и располагается над длинным анальным. Это донные рыбы, плохие пловцы. Обитают в прибрежной зоне морей, часто в прибойной части, прикрепившись присоской ко дну. Интересной особенностью этих рыб является то, что глаза могут совершать независимые движения друг относительно друга. Некоторые присоскопеды приспособились обитать среди игл морских ежей. Отряд включает два подотряда: Присосковидных (*Gobiesocoidei*) и Лировидных (*Calliopotamoidei*). Представители Присосковидных распространены в водах Атлантического океана по западному и восточному побережью, в том числе в Средиземном, Мраморном и Черном морях, у берегов Индийского океана, в восточной части Тихого океана и в западной части Тихого океана — на север до Японии и на юг до Австралии, Тасмании и Новой Зеландии.

Лировидные держатся на песчаном дне, зарываясь в песок при опасности. В связи с таким образом жизни, тело и голова у них немного приплюснуты. Глаза большие, расположены на верхней части головы. Жаберные щели в виде небольших отверстий открываются под крышечными костями вверху головы. Брюшные плавники очень крупные и располагаются на горле. Рот маленький, выдвижной, с очень большими губами. Представители этого подотряда широко распространены во всех тропических и субтропических морях.

Подводя итоги особенностей распространения представителей различных отрядов надотряда Перкоидных рыб, можно сделать следующие выводы. Из шести отрядов этого надотряда четыре — исходно морского происхождения (Окунеобразные, Кефалеобразные, Четырехзубообразные и Присоскопедообразные) и два — пресноводного (Змееголовообразные и Слитножаберникообразные).

Представители первых четырех отрядов в основном обитатели тропических и субтропических вод Индийского, Тихого и Атлантического океанов, собственно в которых и происходило их формирование. Исходным местом возникновения представителей этих отрядов, видимо, являлись морские тропические и субтропические воды моря Тетис, многие из которых сохранились в дальнейшем в фауне Индийского океана. Из Индийского океана их распространение шло в тропические и субтропические воды Атлантического и Тихого океанов, а также в воды тихоокеанского побережья Юго-Восточной и Восточной Азии, откуда далее распространялись

преимущественно по восточному побережью Северной Пацифики и через Северный Ледовитый океан в Северную Атлантику. Проникновение Нототениеподобных отряда Окунеобразных в приантарктические воды, видимо было сравнительно поздним. Аналогично Лососевидным, проникшим в пресные воды в Северо-Западной Пацифике, в Юго-Западной Пацифике и на западе центральной части Тихого океана, пресные воды освоили Атериновидные отряда Кефалеобразных и близкие к ним Фаллостетовидные.

Представители двух других отрядов — Слитножаберникообразные и Змееголовообразные — освоили, вместе с Цихловыми, Нандовыми и Ползуновидными отряда Окунеобразных, опресняющиеся воды разлома северо-восточной части Африки, преобразовавшегося, в конечном счете, в Великие Африканские озера. У представителей этих групп есть много общего в их распространении. Так, Нандовы вместе с Цихловыми и Слитножаберникообразными освоили пресные воды Африки и Южной Америки, а совместно с Хоботнорыловидными, Ползуновидными, Змееголовообразными и Слитножаберникообразными переместились с Индией, заселив пресные и солоноватые воды Южной и Юго-Восточной Азии, причем Слитножаберникообразные оказались и в водах Австралии.

Надотряд **Гадоидных рыб** (*Gadomorpha*) включает три близкородственных отряда. По поводу возникновения и систематического положения Трескообразных (*Gadiformes*) и близких к ним Ошибнеобразных (*Ophidiiformes*) и Долгохвостообразных (*Macrouriformes*) до настоящего времени нет единого мнения. Попытка найти истину в филогенетическом формировании тресковых рыб весьма показательна. Так, Риген (*Regan, 1910*) и ряд других исследователей выводят Трескообразных от Светящихся анчоусов. Петтерсен выводит их от Перкопсообразных. Т.С. Расс сближает Трескообразных с Перкопсообразными, объединяя их в надотряде Параперкоидных и считая их переходной группой от более примитивных мягкоперых костистых к достигшим наивысшей для костистых рыб специализации колючеперым, Перкоидным рыбам.

Наличие у Трескообразных рыб ряда примитивных признаков, таких как циклоидная чешуя, отсутствие колючих лучей в плавниках, перемещение обонятельных долей от переднего мозга к носовым капсулам, внутренняя и внешняя симметрия хвостового плавника, позволили Л.С. Бергу (*1955*) и А.Н. Световидову (*1940*) выводить их непосредственно от Костных гадоидов. Однако В. Грегори (*Gregory, 1933*) на основании особенностей строения черепа, сближает Трескообразных с Морскими собачками (*Blennioidei*) отряда Окунеобразных.

Наличие у Трескообразных ряда признаков, свидетельствующих об их высокой организации, таких как замкнутый плавательный пузырь, отсутствие мезокоракоида в плечевом поясе, расположение брюшных плавников под или впереди грудных, соединение связкой тазового и плечевого поясов, отсутствие межмышечных костей и костных клеток в костной ткани, причленение первого позвонка к черепу, позволяет полагать вторичность ряда примитивных признаков у Трескообразных. На наш взгляд, три отряда — Ошибнеобразные, Долгохвостообразные и Трескообразные, объединенные в надотряд Гадоидных рыб, ведут свое начало от предков Морских собачек отряда Окунеобразных (см. рис. 82, 151).

Наиболее близки к исходной форме **Ошибнеобразные**. Этих рыб ранее в качестве подотряда Ошибневидных (*Ophidioidei*) включали в отряд Окунеобразных. Тело ошибней удлиненное, сжатое с боков и сужается к хвостовой части. Спинной и анальный плавники длинные и слиты с сильно редуцированным хвостовым плавником. Брюшные плавники, если имеются, то расположены на горле или на подбородке. Лучи в плавниках мягкие, есть подбородочный усик. Большинство ошибней — донные или придонные прибрежные рыбы, освоившие в качестве мест обитания островные рифы, материковые шельфы и склоны, ложе океана и срединно-океанические хребты и даже ультраабиссальные желоба. В настоящее время обитают преимущественно в тропических, субтропических и умеренных широтах Мирового океана. Ошибнеобразные включают три подотряда: Ошибневидных (*Ophidioidei*) — морских икромечущих рыб, Бельдюговидных (*Zoarcoidei*) — икромечущих и живородящих рыб, Бититовидных (*Bythitoidei*) — живородящих рыб, самцы которых имеют различно устроенный наружный копулятивный орган.

Ошибнеобразные, видимо, возникли в море Тетис от предковых форм Собачковидных (*Blennioidei*), как узкоспециализированная группа, приспособившаяся к обитанию на дне.

Внешне Бельдюговидные (*Zoarcoidei*) также близки к Собачковидным, но отличаются от последних способностью некоторых представителей к живорождению. Наиболее разнообразно это семейство представлено в Арктике и прилежащих к ней северных частях Атлантического и Тихого океанов. В тропической области они представлены единичными глубоководными видами. В Южном полушарии видовое разнообразие Бельдюговых вновь возрастает, причем как за счет глубоководных форм, так и за счет прибрежных и даже литоральных видов, особенно у берегов Южной Америки.

По мере раскрытия Атлантического океана его глубоководную часть заняли еще более специализированные, чем ошибни, **Долгохвостообразные**. Они имеют большие глаза и крупную голову, в связи с чем их центр тяжести перемещается к голове. Это привело к удлинению хвостовой части и редукции как скелета хвоста, так и его самого, а хвостовая часть тела превратилась в нить. Чешуя у одних ктеноидная, у других циклоидная. Спинных плавников — два (у семейства *Macrouroididae* — один), при этом в первом спинном первый луч колючий, второй неветвистый, остальное ветвистые. Второй спинной и анальный плавники длинные, переходящие в хвостовую нить. Брюшные плавники находятся под грудными или впереди них — на горле. Многие макрурусы имеют светящиеся органы. При обитании на глубине большую роль в их жизни играет обоняние, так как в неподвижной воде глубин запах следа от хищника или жертвы сохраняется очень долго. В связи с этим у макрурусов обоняние развито очень хорошо, при этом у одних обонятельные доли расположены у переднего мозга, у других перемещаются вперед к обонятельным капсулам. Плавательный пузырь не имеет рожковидных выростов и не связан с внутренним ухом, но у самцов по бокам плавательного пузыря имеются барабанные мышцы, благодаря которым самцы издаются звуки, привлекая самок.

Долгохвостообразные обитают на свалах материкового шельфа на больших глубинах всех океанов, кроме Северного Ледовитого.

По мере раскрытия Атлантического океана от Антарктиды в северном направлении, а затем и самого Северного Ледовитого появляются относительно мелководные материковые отмели с более высокой продуктивностью, чем глубины. Эту нишу занимают Трескообразные, перешедшие от глубоководного обитания Долгохвостообразных к донному и придонно-пелагическому обитанию на отмелях.

Трескообразные включают два подотряда — Паркетниковидных (*Muraenolepidoidei*) и Тресковидных (*Gadoidei*). Паркетниковидные внешне похожи на коротких угрей, имея промежуточный, между макрурусами и другими Тресковидными, вид. Удлиненные чешуи этих рыб отделены друг от друга, погружены глубоко в кожу, как и у всех Трескообразных, однако расположены небольшими группами под углом друг к другу, наподобие паркета, за что и получили свое название. Первый спинной плавник состоит всего из двух лучей. Второй спинной плавник длинный, плавно переходит в анальный. На подбородке — усик. Паркетниковые (*Muraenolepididae*) перешли к обитанию на шельф приантарктической отмели открывающейся в южной части Атлантики (см. рис. 4, в, г).

Они в настоящее время обитают у Антарктиды и на Патагонском шельфе Южной Америки.

Тресковидные включают 6 семейств: Меланоновые (*Melanonidae*), Моровые (*Moridae*), Бреγμαцеровые (*Bregmacerotidae*), Мерлузовые (*Mercuscinidae*), Налимовые (*Lotidae*) и Тресковые (*Gadidae*).

Меланоновые и Моровые уже имеют сравнительно небольшой хвостовой плавник. У большинства Моровых два спинных (реже три) плавника, причем второй длинный, и один анальный, обычно удлинённый. На подбородке — усик (у Меланоновых усика на подбородке нет). Обонятельные доли у Моровых, как и у Долгохвостообразных, могут занимать разное положение: у одних — около переднего мозга, у других — на некотором расстоянии от него, у третьих — около обонятельных капсул.

В отличие от Макрурусов, у Моровых рожкообразные выросты плавательного пузыря подходят к затянутым перепонкой фонтанелям в боковых затылочных костях черепа. В отличие от Паркетниковых, в условиях раскрывающейся южной части Атлантики, Моровые вновь перешли к обитанию на материковый склон. В настоящее время Моровые обитают во всех океанах (кроме Северного Ледовитого и вокруг Антарктиды), занимая материковые шельфы и материковый склон до верхней части океанического ложа. Ведут придонно-пелагический образ жизни.

Меланоновые сравнительно недавно были выделены из состава Моровых в самостоятельное семейство. Меланоновые имеют два спинных плавника: передний — короткий, второй спинной и анальный — длинные. Брюшные плавники у них расположены под грудными. В отличие от Моровых они имеют ряд более примитивных признаков: плавательный пузырь без рожковидных выростов; обонятельные доли расположены близко к переднему мозгу. Усика на подбородке нет в связи с их пелагическим образом жизни. Из двух видов один обитает по периферии тропической зоны и в умеренной зоне Южного полушария, другой встречается в тропических и субтропических районах всех трех океанов.

У Бреγμαцеровых первый спинной плавник редуцирован до одного луча, смещенного на затылочную часть головы. Вторым спинным и анальным плавниками длинные, часто с промежутком в их средних частях, состоящим из коротких лучей без плавниковой перепонки. Брюшные плавники сильно удлинены и располагаются на горле. Хорошо выражен хвостовой плавник. В связи с раскрытием южной части Атлантики, повышением температуры приповерхностных вод (см. цв. вкл. «Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли», д) в палеогене и слабым развитием шельфовой зоны побережья Африки и Южной Аме-

рики, пелагиаль этих теплых вод заняли Бреγμαцеровые. В настоящее время это пелагические и полуглубоководные рыбы, обитатели тропических и субтропических вод Индийского и Атлантического океанов, поэтому подбородочного усика у них нет.

Мерлузовые (Хеки) утрачивают колючий луч первого спинного плавника, имея при этом два спинных плавника, состоящих из мягких лучей. Анальный — один, но, как и второй мягкий спинной, с более или менее заметной выемкой. Обонятельные доли Мерлузовых расположены на полпути от переднего мозга к обонятельным капсулам. Рот у мерлуз конечный, вооружен острыми коническими зубами. Это крупные придонные хищные рыбы, утратившие подбородочный усик. Мерлузовые видимо освоили в палеогене умеренные воды Атлантики по побережью Лавразии (см. цв. вкл. «Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли», *д*). Сейчас они обитают в субтропических и умеренных водах Атлантического и Тихого океанов на материковой отмели (рис. 152) и глубже по склону, при этом макруронусы и другие (*Macruronus*, *Steindachneria*, *Lyconus*, *Lyconodes*) в связи с их более глубоководным образом жизни сильно отличаются от собственно мерлуз. У них хвост превращается в длинную хлыстовидно утончающуюся нить без хвостового плавника на конце. Тихоокеанские мерлузы, несомненно, производные от атлантических. Мерлузы, видимо, возникли в Северной



Рис. 152. Распространение мерлуз

Атлантике, откуда распространились по североамериканскому и южноамериканскому побережьям Тихого океана. Вероятно, обогнув Южную Америку, оказались в Южной Атлантике и далее с течением Западных Ветров — в водах Новой Зеландии.

От придонно-пелагических предков Мерлузовых эволюционное развитие шло в раскрывающейся северной части Атлантике в двух направлениях: к донным обитателям — Налимовым и придонно-пелагическим — Тресковым.

У Налимовых обычно два мягких спинных плавника, при этом первый спинной имеет тенденцию к редукции, а второй спинной и анальный удлиняются и у некоторых видов либо соприкасаются, или слиты с хвостовым плавником. Хвостовой плавник всегда округленной формы. У налимов, кроме усика на подбородке, имеются усики у ноздрей и на рыле. Налимы в основном морские рыбы Северного полушария (хотя два вида обитают в Южном полушарии) Атлантики и Тихого океана, однако один вид — обыкновенный налим во время таяния ледника последнего оледенения проник в пресные воды Европы, Азии и Северной Америки. Это холодолюбивые, малоподвижные рыбы, выметывающие пелагическую икру. Личинки имеют удлиненные брюшные плавники.

Тресковые, в отличие от налимов, подвижные, более холодолюбивые придонно-пелагические рыбы. У Тресковых три мягких спинных и два анальных плавника. Такое их количество улучшает гидродинамические свойства тела. Хвостовой плавник четко выражен и у хороших пловцов имеет выемку. Скелет хвоста Тресковых симметричен, без уростиля и гипуралей. Учитывая утрату первого колючего спинного плавника в процессе происхождения Тресковых, хвостовой плавник Тресковых представляет собой преобразованный в хвост пятый спинной и третий анальный плавники. У большинства есть усик на подбородке. Тресковые выметывают пелагическую или придонно-пелагическую икру, как Долгохвостообразные, но, в отличие от налимов, без жировой капли, и у их личинок брюшные плавники не удлинены. Обитают преимущественно в северной части Атлантического океана (рис. 153, 154), хотя частично проникли и в Южную Атлантику, а также в северную часть Тихого океана через Северный Ледовитый океан. Ранее считалось, что из Тресковых минтай (*Theragra chalcogramma*) является чисто тихоокеанским видом. Однако сравнительно недавно близкий к нему вид атлантического минтая (*Theragra finmarchica*) был обнаружен в Норвежском море Северной Атлантики.

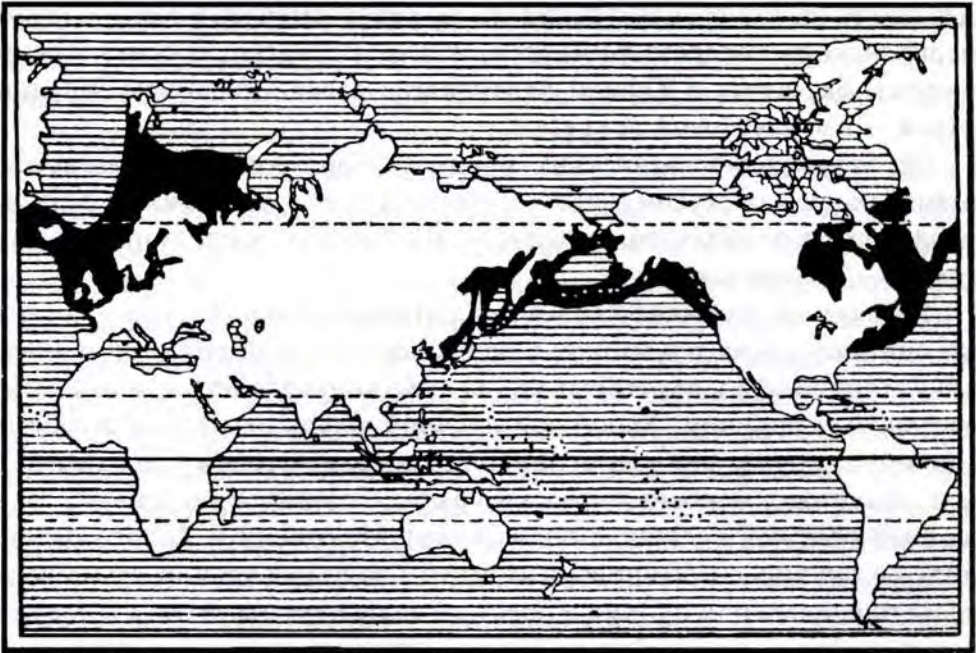


Рис. 153. Распространение тресок (*Gadus morhua*, *G. macrocephalus*)

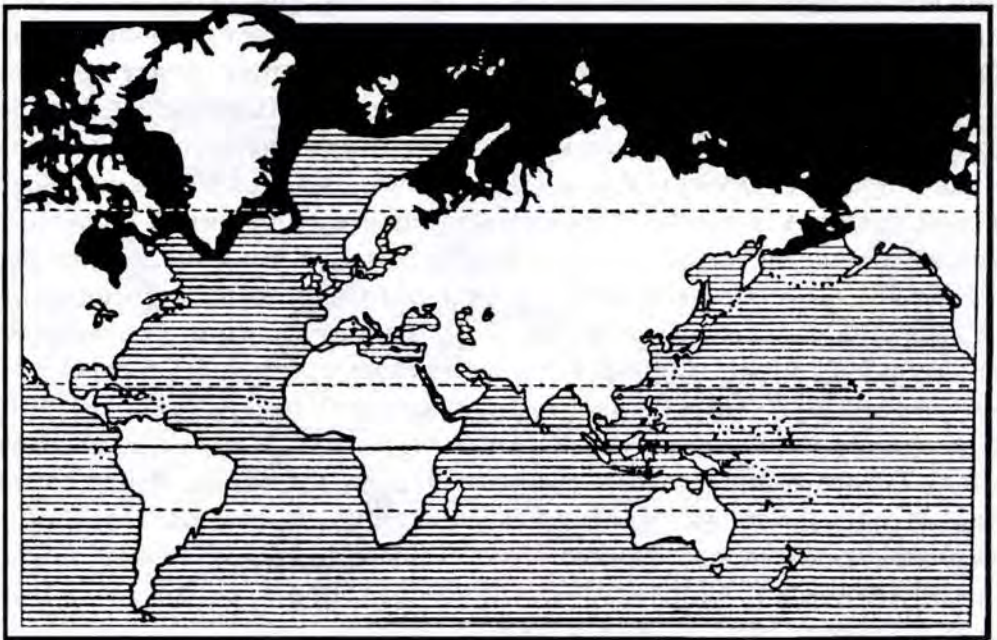


Рис. 154. Область распространения сайки, или полярной тресочки (*Boreogadus saida*)

Итак, характер распространения Гадоидных рыб непосредственным образом связан с раскрытием Атлантического океана. Среди них Ошибнеобразные и Долгохвостообразные, как это свойственно полуглубоководным и глубоководным рыбам, широко распространились по Мировому океану. Они преимущественно обитают в тропических, субтропических и умеренных широтах Атлантического, Индийского и Тихого океанов. Нет их в водах Северного Ледовитого океана за исключением Бельдюговидных.

Распространение Трескообразных рыб шло по мере раскрытия Атлантического океана с юга на север и далее в воды Северного Ледовитого океана с последующим выходом в северную часть Тихого океана.

Близки к Окунеобразным представители надотряда **Скорпеноидных** рыб (*Scorpaenomorpha*). Их сходство столь велико, что ранее Скорпенообразных включали в отряд Окунеобразных в виде подотряда Костнощечковидных (*Cottoidei*). От Перкоидных рыб Скорпеноидные отличаются присутствием подглазничной опоры — костной перемычки, пересекающей щеку под глазом, то есть второй подглазничной кости, соединенной с предкрышкой. Из-за этой костной перемычки этих рыб называют также панцирнощековыми или костнощековыми. Это закрытопузырные рыбы. Имеют, как правило, колючие лучи в плавниках. Брюшные плавники — под грудными или вторично позади грудных. Этот надотряд включает четыре отряда: Скорпенообразных (*Scorpaeniformes*), Долгоперообразных (*Dactylopteriformes*), Колюшкообразных (*Gasterosteiformes*) и Пегасообразных (*Pegasiformes*).

Скорпенообразные, в отличие от Колюшкообразных, не имеют свободных колючек в спинном и брюшных плавниках. Почти все Скорпенообразные — донные или придонные рыбы. Именно донное обитание привело, одновременно с ухудшением гидродинамических свойств, к увеличению вооружения на голове и к связанному с этим укреплению крышечных костей за счет упора на подглазничное кольцо. Большие размеры головы, ротовой и жаберной полостей позволяют представителям Скорпенообразных без броска, только за счет резкого раскрытия рта и жаберных крышек, всасывать добычу в ротовую полость. Такая особенность в их питании позволила им охотиться, не сдвигаясь с места. Это, в свою очередь, стимулировало развитие маскировки в виде различных выростов кожи на теле и плавниках, а также более мощного вооружения на голове, жаберных крышках и усиления колючек в плавниках. Потеря подвижности привела к увеличению грудных плавников.

Отряд включает 6 подотрядов, из которых Скорпеновидные (Scorpaenoidei) представляют исходную форму. У них имеются колючие лучи в передней части спинного и анального плавников, а также шипы с боков и сверху головы.

Скорпеновые (Scorpaenidae) обитают в субтропических и тропических морях, но некоторые из них предпочитают моря умеренной зоны. Они всюду живут преимущественно возле прибрежных рифов и скал, и лишь немногие встречаются на глубинах в несколько сот метров. Так, некоторые из представителей семейства Скорпеновых, такие как Морские окуни (*Sebastes*), ушли на глубину, приобретя красную окраску, крупные глаза и став яйцеживородящими. Интересно отметить, что молодь чуть ли не всех морских окуней имеет поперечно-полосатую окраску, что указывает на их мелководное прибрежное происхождение. Многие из прибрежных видов ведут сумеречный образ жизни. Обитают Морские окуни рода *Sebastes* в северных водах Атлантического океана, а также в субтропических и умеренных водах северной части Тихого океана, причем возле американского побережья их раза в два больше, чем возле азиатского. При этом в Атлантическом океане, в воды которого они попали, видимо, позже из Тихого океана, нет ни одного чисто прибрежного вида морских окуней.

У настоящих морских окуней имеются близкие родственники — рыбы родов хоцуки (*Hozukius*) и беспузырные окуни (*Helicolenus*). Эти рыбы держатся на значительных глубинах в прибрежной зоне и встречаются только возле Австралии, Новой Зеландии и некоторых океанических островов Южного полушария.

Представители другого семейства подотряда Скорпеновидных — Бородавчатковых (*Synanceidae*) обитают в прибрежных водах тропических и субтропических морей, а представители семейства Морских петухов (*Triglidae*) — также и в умеренных водах.

У Морских петухов голова почти вся покрыта костными пластинами с шипами. Для компенсации тяжелой головы у них сильно увеличены грудные плавники, выполняющие при движении роль несущей плоскости. Три нижних луча грудного плавника свободны и видоизменены в пальцевидные придатки, используемые для передвижения по грунту.

К Скорпеновидным близки Рогатковидные (*Cottoidei*), более узко приспособленные в большинстве своем к донному обитанию. У них нет плавательного пузыря. Тело короткое, с большой головой, нередко достигающей одной трети длины рыбы. У всех очень большие веерообразные грудные плавники, нижние лучи которых утолщены и используются для медленного передвижения или закапывания рыбы в грунт. Кожа

без чешуи, голая или покрыта шипиками и бугорками, что способствует газообмену и слизи выделению. У некоторых (Морские лисички — *Agonidae*) тело одето в панцирь из костных пластин. Твердые колючие лучи в спинном плавнике обычно отсутствуют. У Пинагоровых — *Suctorapteridae* и Морских слизней (Липаровых) — *Liparidae* брюшные плавники преобразованы в присоску. Рогатковидные рыбы живут в умеренных и холодных водах Северного и отчасти Южного полушария, отсутствуя в теплых морях.

В отличие от предыдущих, представители подотряда Терпуговидных (*Hexagrammoidei*) перешли к пелагическому образу жизни. Их тело покрыто чешуей, удлинено и заканчивается хвостом с более или менее выраженной выемкой. Из-за удлинения тела брюшные плавники располагаются немного позади грудных. Голова и тело не имеют костных гребней и шипов. Колючие лучи в плавниках слабо развиты.

Представители Терпуговых (*Hexagrammidae*) ведут придонно-пелагический образ жизни, питаются червями, ракообразными и мелкой рыбой. Они откладывают кладку икры на грунт. Она окрашена, как и у большинства представителей данного отряда в разные цвета: изумрудно-зеленый, голубой, бурый, желтый, розовый или фиолетовый.

Представители семейства Угольных рыб (*Anoplomatidae*) держатся в толще воды и выметывают придонно-пелагическую икру. Все Терпуговидные живут только в северной части Тихого океана.

Долгоперообразные (*Dactylopteriformes*) из-за непропорционально большой головы и тяжелого тела, заключенного в крепкий костный панцирь, конвергентно морским петухам, имеют необычайно крупные грудные плавники, нижние лучи которых используются для передвижения по грунту. От морских петухов отличаются значительным своеобразием скелета черепа и плечевого пояса. Они имеют широкое распространение во всех теплых морях и отсутствуют только в восточной части Тихого океана.

Третий отряд Скорпеноидных рыб — **Колюшкообразные** (*Gasterosteiformes*) включает в себя виды, перешедшие к придонно-пелагическому образу жизни, небольших размеров по сравнению с исходной группой донных представителей Скорпенообразных. Известны с палеоцена. У них также имеется подглазничная опора, но в отличие от Скорпенообразных, передняя часть спинного плавника имеет вид свободных колючек или редуцирована. Тело вытянуто, часто значительно, покрыто костными пластинами или панцирем из костных пластин, как и у некоторых донных обитателей Рогатковидных отряда Скорпенообразных. Чешуи нет. Брюшные плавники часто имеют мощные колючки и мяг-

кие лучи (до трех) и из-за удлинения тела располагаются позади грудных или их совсем нет. Это закрытопузырные рыбы.

Колюшкообразные включают три подотряда: Колюшковидных (*Gasterosteidae*), Флейторыловидных (*Aulostomoidei*) и Игловидных (*Syngnathoidei*).

Колюшковидные являются исходной группой. В состав этого подотряда входит три семейства: Колюшковые (*Gasterosteidae*), Длиннорылые колюшки, или Аулоринховые (*Aulorhynchidae*), и Индостомовые (*Indostomatidae*). В процессе эволюции колюшек происходит удлинение тела, с одновременным удлинением наружного скелета из костных пластин, и удлинением рыла. Удлинение рыла в виде трубки позволило им перейти от обычного хватательного способа питания к всасывательному. По принципу пипетки они всасывают воду с пищевыми организмами в эту трубку за счет резкого отодвигания жаберных крышек, чему способствует наличие подглазничных опор. Колюшки строят гнезда, и самцы охраняют кладку икры. Обитают в морских и пресных водах Северного полушария (рис. 155). Многие представители этого семейства поднимаются на нерест из моря в пресные воды, причем такая миграция осуществляется только в дневное время суток. В связи с этим у них брюшные плавники превращаются в шипы, способные запираяться, при

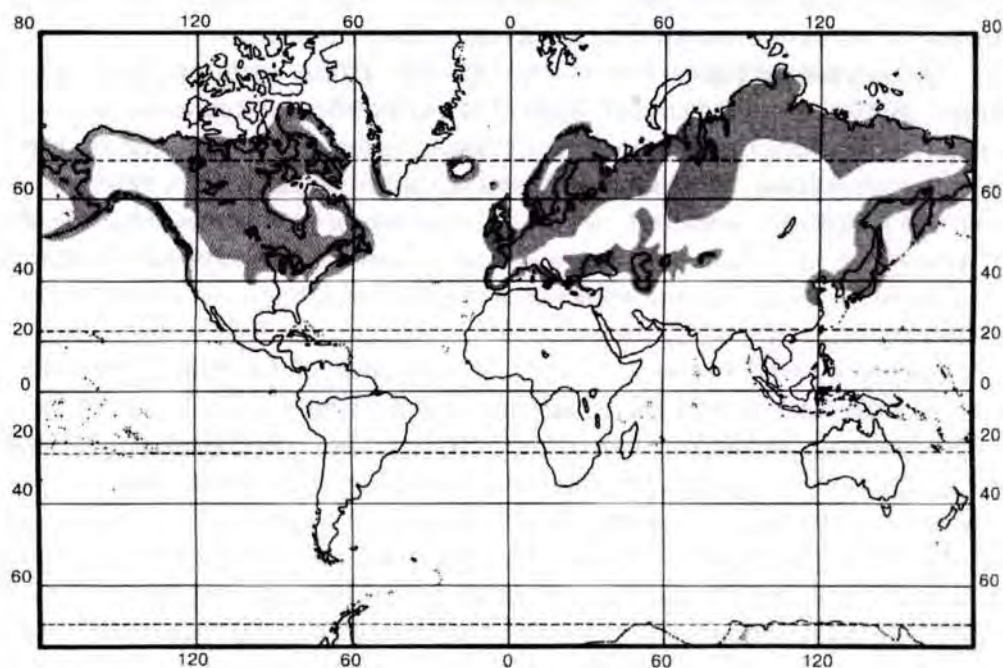


Рис. 155. Распространение Колюшковых

помощи которых они закорячиваются на дне, благодаря чему их не сносит за ночь течением.

У длиннорылых колюшек (*Aulorhynchidae*) рыло удлинено до трубки, на конце которой располагается маленький рот. Тело длинное, покрытое костными пластинками. В анальном и в брюшных плавниках — по одному короткому шипу. Живут в северной части Тихого океана: у берегов Америки в море от Юго-Восточной Аляски до Южной Калифорнии, а также у берегов Японии и Кореи.

Индостомовые обитают в одном из озер в Мьянме (Бирма) и напоминают гибрид колюшки и морской иглы. У этих рыб есть отдельные шипы спинного плавника, как у колюшки, но наружный скелет головы и тела как у морской иглы; большой хвостовой плавник; брюшные плавники нормального строения (так как не совершают миграций из моря в пресные воды), как у морских игл; есть выводковая сумка, расположенная на брюхе.

Аналогичным всасывательным способом питаются представители Флейторыловидных и Игловидных.

В пределах подотряда Флейторыловидных происходит дифференциация форм тела в связи с особенностями экологической ниши питания. Это в основном обитатели теплых морей Индийского, Тихого и Атлантического океанов. Сюда относятся Флейторыловые (*Aulostomidae*), Свистульковые (*Fistulariidae*), Морские бекасы (*Macrorhamphosidae*), Кривохвостовые или Ножебрюшковые (*Centriscidae*).

Игловидные полностью покрыты панцирем из костных пластин. Для изгибания тела им пришлось максимально увеличить длину тела, с одновременной частичной или полной редуциацией брюшных, первого спинного, анального и хвостового плавников. Из-за малой подвижности у них редуцированы жабры до маленьких пучков, прикрепленных к редуцированным жаберным дугам.

В пределах подотряда Игловидных наблюдается усовершенствование заботы о потомстве в виде усложнения процесса вынашивания икры и молоди самцом игл или коньков. У игл можно встретить вынашивание икры на поверхности брюха самца (*Negophinae*), в желобе на брюхе или в выводковой камере, образующейся за счет срастания стенок желоба на брюхе самца иглы (*Syngnathinae*), и наконец — в выводковой камере самца морского конька (*Hippocampinae*). Она у конька отличается от выводковой камеры самца иглы тем, что ее стенки утолщены и пронизаны кровеносными сосудами, благодаря которым улучшаются кислородные условия развития зародышей. Морские иглы и морские коньки живут в тропических и умеренных морях.

Пегасообразные — небольшие донные, морские рыбы причудливой формы, покрытые панцирем (как морские лисички и морские коньки), с чрезмерно крупными грудными плавниками, поддерживаемые негнущимися лучами. Брюшные плавники позади грудных, каждый с одной колючкой и одним-тремя мягкими лучами. Колючего спинного плавника нет. Второй спинной и анальный под ним смещены к хвосту. Жаберные отверстия узкие. Крошечный, беззубый выдвижной рот располагается у них снизу на сильно вытянутом и сильно уплощенном рыле. Обитают в тропических прибрежных водах Индийского и западной части Тихого океанов — от Восточной Африки до Японии и Юго-Восточной Австралии.

Из рассмотренного материала видно, что центром возникновения Скорпеноидных рыб было море Тетис, из которого представители отряда Скорпенообразных проникли в северную часть Тихого океана, где обитают Терпуговидные. Отсюда шло распространение Скорпеновидных и Рогатководных в Северную Атлантику и в Южное полушарие.

Центром возникновения Колюшкообразных также является море Тетис, откуда они проникли на западное побережье северной части Тихого океана. Представители подотряда Колюшковидных проникли из северной части Тихого океана через Северный Ледовитый океан в холодные и умеренные воды Северной Атлантики вплоть до Средиземного и Черноморско-Каспийского бассейнов, а после таяния последнего ледника в Северном полушарии, вместе с Окуневыми и налимом, освоили пресные воды Евразии и Северной Америки. В свою очередь, Флейторыловидные, Игловидные, Долгоперообразные и Пегасообразные освоили тропические и умеренные воды Тихого, Индийского и Атлантического океанов.

Надотряд **Батрахонидных** (Batrachomorpha) объединяет рыб, имеющих короткое и широкое тело с широколобой большой головой. Для них очень характерны широко раздвинутые брюшные плавники, содержащие малое число лучей. У этих рыб анальный плавник примерно равен по длине основания спинному и располагается под ним. Это в основном сравнительно малоподвижные рыбы с округлым или усеченным хвостовым плавником, содержащим малое число лучей, с небольшими жаберными отверстиями и, в той или иной степени, редуцированными жабрами.

Полагают, что Батрахоидные, несомненно, ведут свое начало от каких-то Перкоидных или Скорпеноидных рыб. В их состав входят два отряда: Батрахообразные (*Batrachoidiformes*) и Удильщикообразные (*Lophiiformes*).

Батрахообразные — рыбы с большой головой, большим верхним ртом, содержащим многочисленные острые зубы. Глаза расположены высоко на голове. Тело голое, слизистое или с мелкой чешуей, длинное, заканчивающееся округлым небольшим хвостом. Первый спинной плавник маленький, содержит 2–4 толстых шипа. Второй спинной и анальный плавники длинные. Над жаберной крышкой часто располагается мощный шип. Брюшные плавники на горле, впереди крупных веерообразных грудных. Особенностью этих рыб является редукция жаберного аппарата до трех жаберных дуг с каждой стороны. Обитают в умеренных и тропических морях — от прибрежной зоны до глубин в сотни метров. Включают одно семейство (*Batrachoididae*) с тремя подсемействами, из них рыбы-жабы (*Batrachoidinae*) — прибрежные, донные, территориальные рыбы, предупреждающие о том, что территория занята, звуками громкостью до 100 децибел, что соответствует пароходному гудку, и рыбы-мичманы (*Nautoraedinae*) глубоководные рыбы, вдоль брюха которых располагаются светящиеся органы, излучающие свет, достаточный для чтения.

По мнению большинства авторов, **Удильщикообразные** ведут свое начало от Окунеобразных через предковые формы Батрахообразных. Именно прибрежное обитание привело к необходимости увеличения устойчивости. В связи с этим у Удильщикообразных грудные плавники поддерживаются двумя-тремя скелетными элементами, из которых нижний сильно увеличен, обычно расширен на конце и может совершать вращательные движения. Это позволяет донным рыбам использовать грудные плавники, а заодно при наличии и брюшные, как бы согнутые в «локте» для ползания по грунту или подводным предметам. Брюшные плавники на горле, впереди грудных. У Удильщикообразных первый луч колючего спинного плавника сдвинут на голову и превращен в удилище, на конце которого располагается приманка — кожный вырост «эска». Все Удильщикообразные — морские, хищные, малоподвижные рыбы, в связи с чем у них небольшие жаберные отверстия, располагающиеся за грудными плавниками. Отряд включает три подотряда: Клоуновидных (*Antennarioidei*), являющихся исходной формой внутри отряда, Удильщиковидных (*Lophioidei*) и Глубоководных удильщиков (*Ceratioidei*).

У современных Клоуновидных в первом спинном плавнике имеется не более трех колючих лучей. Подотряд содержит четыре семейства:

Клоуновых (Antennariidae), Брахионихтовых (Brachionichthyidae), Нетопыревых (Ogcocephalidae) и Хаунаковых (Chaunacidae).

Клоуновые и Брахионихтовые — хищные, мелкие, высокотелые рыбы с большим верхним ртом с мелкими зубами. Они малоподвижны, в связи с чем у них крошечные жаберные отверстия располагаются под основаниями грудных плавников. Малая подвижность и небольшие размеры этих рыб привели к необходимости маскировки от хищников, в связи с чем их тело, голова и плавники покрыты кожными выростами. Способность складывать лучи первого колючего спинного плавника привела к созданию из первого луча этого плавника «удочки» с выростом на ней — приманкой. Способность медленно передвигаться по грунту за счет грудных и брюшных плавников, а также способность независимого движения глаз, когда один следит за добычей, а другой определяет кратчайшую дорогу, позволили Клоуновым охотиться, медленно подползая к добыче, одновременно приманивая ее удочкой с приманкой. Клоуновые обитают в тропических и субтропических морях Мирового океана среди коралловых рифов и зарослей водорослей, в том числе и среди саргассовых.

От Клоуновых эволюционное развитие шло в двух направлениях: 1) к донному обитанию Нетопыревых и Удильщикovidных; 2) в открытый океан, от обитателей саргассовых водорослей к пелагическим Хаунаковым и далее к Глубоководным удильщикам, поскольку на глубине при отсутствии света и их малой подвижности легче поймать жертву.

У Нетопыревых огромная дисковидно уплощенная голова с коротким узким туловищем. У них маленький рот с мелкими зубами и крошечные жаберные отверстия. Расположенное над самым ртом короткое удилище с приманкой может втягиваться в специальную трубочку — влагалище. Эти рыбы практически не способны всплывать, но могут медленно передвигаться по дну за счет грудных и брюшных плавников. Обитают в тропических и субтропических морях Мирового океана.

От близких к предковым формам Нетопыревых берут свое начало Удильщикovidные. Это крупные, малоподвижные, донные рыбы с большой уплощенной головой, огромным невыдвижным ртом с частоколом зубов и огромным желудком. Передний спинной плавник состоит из шести колючек, первые три обособлены друг от друга, а три задние связаны перепонкой. Первая колючка смещена на голову и преобразована в удилище с приманкой. Удильщикovidные имеют огромные грудные плавники. Как и у Клоуновых, у Удильщикovidных есть кожистые выросты, однако они располагаются вдоль нижней челюсти, по бокам голо-

вы и туловища, маскируя контур рыбы относительно дна. Над дном видна только удочка с приманкой. Рыба в ожидании жертвы практически неподвижна и совершает дыхательный акт не чаще одного раза в одну-две минуты. Обитают на дне, нередко на значительных глубинах, в тропических и умеренно теплых водах Индийского, Тихого и Атлантического океанов. Известны с эоцена.

Как и полагается донным обитателям, морские черти (удильщики) выметывают пелагическую икру в виде ленты. Мальки ведут пелагический образ жизни и сильно отличаются от взрослых удильщиков. Они, как и клоуны, высокотелы, с большими грудными плавниками и сильно удлинненными лучами первого колючего спинного и брюшных плавников. Проходя сложный метаморфоз, они опускаются на дно при размере 13–20 см.

Другое направление от Клоуновых ведет к Хаунаксовым, представленным одним видом. Это полуглубоководные рыбы, обитающие на глубине 200–500 м в тропической зоне Индийского, Тихого и Атлантического океанов. От морских клоунов они отличаются округлым телом, огромной головой, составляющей половину тела, в связи с чем грудные плавники оказываются на середине тела, а жаберные отверстия еще дальше — позади грудных плавников. Брюшные плавники очень малы и располагаются на горле. От первого спинного плавника остался один первый луч, превращенный в удочку с приманкой.

Глубоководные удильщики полностью утрачивают брюшные плавники. У большинства от первого спинного плавника самок остается только удочка с приманкой, у самцов нет и удочки. Таким образом, не конкурируя с самками за пищу, они питаются зоопланктоном или паразитируют на самках, что очень выгодно для продолжения рода, так как вероятность нескольких встреч на глубине особей двух полов мала.

У Глубоководных удильщиков сильно выражен половой диморфизм. Самки ведут хищный образ жизни, что позволяет им поддерживать высокую плодовитость и запас питательных веществ в желтке икринки. У них есть удочки, большая голова и огромный рот, однако обонятельные органы и глаза развиты слабо. У самцов, напротив, тело становится более прогонистым, относительная величина головы и челюстей сильно уменьшается, глаза остаются крупными, а обонятельные органы достигают очень больших размеров. Последние весьма важны для самцов, поскольку в неподвижных водах глубин запах следа от самки сохраняется очень долго.

У представителей одних семейств самцы ведут свободный образ жизни, у представителей других — паразитируют на теле самок. При

этом самец, найдя самку по запаху, внедряется в ее кожу острыми зубами. Вскоре его губы и язык срастаются с тканями самки, а челюсти, зубы, глаза и кишечник самца редуцируются. Кровообращение самки и самца объединяется, и снабжение самца пищей осуществляется через кровь. Однако жабры и жаберные отверстия самца сохраняются, обеспечивая его кислородом, поскольку у самок, как и у всех Удильщикообразных, жаберные отверстия очень малы. Таким образом, самец превращается в придаток самки, вырабатывающий сперму. Как и все глубоководные рыбы, самки выметывают пелагическую икру, всплывающую к поверхности, где есть фито- и зоопланктон. Выклюнувшиеся прозрачные личинки напоминают крошечные баллончики, благодаря тому, что они одеты в кожный чехол, раздутый студенистой тканью. Эта ткань увеличивает плавучесть и размеры личинок, что, наряду с прозрачностью, защищает их от выедания мелкими хищниками.

В подотряде 11 семейств, представители которых различаются по ряду признаков, в основном связанных с особенностями добывания пищи.

Личинки глубоководных удильщиков встречаются лишь в тропической и умеренно теплой зонах Мирового океана, лежащих между 40° с.ш. и 35° ю.ш., ограниченных летними изотермами 20°C в поверхностных водах. В более высоких широтах, включая субарктические и субантарктические воды, встречаются только взрослые особи, которые попадают туда благодаря выносу их течениями.

Батрахонидные рыбы, вероятно, ведут свое начало от Перкоидных или Скорпеноидных рыб. Их центром возникновения, видимо, являлось побережье Юго-Восточной и Восточной Азии, откуда прибрежные формы распространились по тропическим и умеренным водам Тихого и Индийского океанов, а далее и Атлантического. Наибольшего распространения, как и полагается для глубоководных форм, достигли представители отряда Удильщикообразных.

Географическое районирование

Все животные, как наземные, так и водные, распределяются по отдельным зоогеографическим областям, которые в свою очередь разделяются на подобласти. Иногда применяют более дробное деление, выделяя провинции, округа.

Современное распространение рыб в морских и континентальных водоемах земного шара определяется как современными условиями жизни, так и их историей. Распространение отдельных видов, родов и семейств рыб зависит от многих причин. Основными факторами являются условия среды, необходимые для существования отдельных видов. Изменение среды в прошлые геологические эпохи приводило к исчезновению отдельных видов, не приспособившихся к новым условиям. Другие виды адаптировались, создавая новые виды, роды и семейства.

Каждый вид приспосабливается к определенным условиям существования, для среды обитания каждого из них характерны известные параметры абиотических и биотических факторов: температур, солености, кормности, пресса хищника и др. В зависимости от «требовательности» к этим факторам, рыб подразделяют на эвригалинных и стеногалинных, эвритермных и стенотермных и т.д. Организмы занимают прежде всего те участки, к условиям которых они лучше приспособлены.

Определяющими факторами для современного распространения рыб являются: геоморфологические изменения в прошлом очертаний морей и континентов; глубины морей, ограничивающие перемещения донных и прибрежно-пелагических рыб; резкие температурные разли-

чия водных масс в пределах акватории Мирового океана и в континентальных водоемах; различия в солености и газовом режиме вод.

Условия расселения рыб в морях и океанах отличны от условий расселения рыб на континентах, т. е. пресноводных рыб. На континентах первостепенное значение имеют механические преграды — горные цепи, пустыни, протяженность суши между водоемами и т.д. В океанах наряду с наличием материковых преград особое значение для расселения рыб приобретают экологические условия: температура, соленость, глубины и др. Поэтому зоогеографическое расселение рыб и других водных организмов существенно различаются у морских и пресноводных обитателей.

Распространение пресноводных рыб

Л.С. Берг, Ф. Дарлингтон и Г.В. Никольский выделяют следующие зоогеографические области распространения пресноводных рыб: Палеарктическая (Евразия) и Неоарктическая (Северная Америка), иногда объединяемые в Голарктическую, Амурская, Китайско-Индийская (Сино-Индийская), Африканская (Эфиопская), Южно-Американская, Австралийская.

Палеарктическая область делится на 6 подобластей: Циркумполярная (Циркумарктическая), Евро-Сибирская, Средиземноморская, Арало-Каспийская, Байкальская и Нагорно-Азиатская (рис. 156). Она охватывает всю Европу, небольшой участок Северной Африки, Азию (к северу от Гималаев и Амура).

Циркумполярная подобласть. Она делится на 2 провинции: ледовитоморскую и тихоокеанскую. Ледовитоморская провинция включает Шотландию, Южную Норвегию, Исландию, Гренландию, север европейской части России, значительные пространства Сибири. Тихоокеанская провинция представлена бассейном реки Анадырь, Охотским районом (сушей) и Камчаткой.

Евро-Сибирская подобласть занимает большую часть Европы и Азию к югу от Циркумарктической подобласти. Включает две провинции: Балтийскую и Евро-Сибирскую.

Балтийская провинция включает бассейны рек Балтийского моря и по составу ихтиофауны является переходной от Циркумполярной к Евро-Сибирской провинции и к Средиземноморской подобласти.

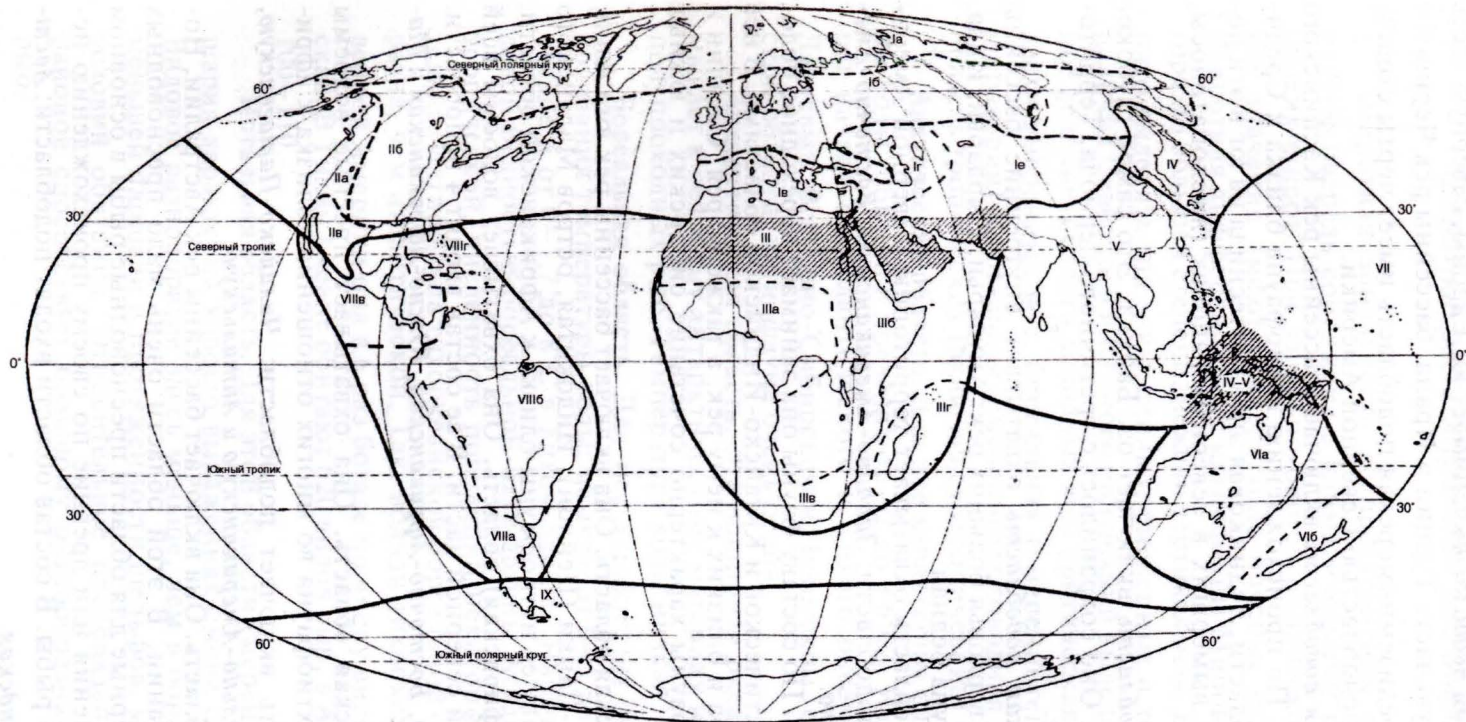


Рис. 156. Зоогеографическое районирование материков (штриховкой показаны переходные зоны, принадлежность которых спорна): *I* — Палеарктическая область включает подобласти: *a* — Циркумарктическую; *б* — Евро-Сибирскую; *в* — Средиземноморскую; *г* — Арало-Каспийскую; *д* — Байкальскую; *е* — Нагорно-Азиатскую. *II* — Неоарктическая область включает подобласти: *a* — Западно-Американскую; *б* — Восточно-Американскую; *в* — Сонорскую. *III* — Африканская область включает подобласти: *a* — Западно-Африканскую; *б* — Восточно-Африканскую; *в* — Южно-Африканскую; *г* — Мадагаскарскую. *IV* — Амурская область. *V* — Китайско-Индийская область. *VI* — Австралийская область включает подобласти: *a* — Австралийскую; *б* — Новозеландскую. *VII* — Полинезийская область. *VIII* — Южно-Американскую область включает подобласти: *a* — Чилийско-Патагонскую; *б* — Бразильскую; *в* — Центрально-Американскую; *г* — Антильскую. *IX* — Антарктическая область

Средиземноморская подобласть занимает юг Европы, северную часть Африки, значительную часть Турции и Ирана, бассейны рек Черного и Азовского морей. Средиземноморская подобласть имеет черты сходства с Миссисипской подобластью Северной Америки.

Арало-Каспийская подобласть включает бассейны рек Каспийского и Аральского морей. По происхождению ихтиофауна близка к Средиземноморской подобласти. Ледниковая эпоха оттеснила на юг в эти подобласти ряд видов, вымерших в северных районах (лжелопатоносы, умбра, вьюн).

Байкальская подобласть включает оз. Байкал. Это самое глубокое озеро в мире. Оно сохранилось с третичного периода. Территория подобласти мала.

Нагорно-Азиатская подобласть охватывает внутренние бассейны Центральной Азии и верховья больших рек: Амударьи, Сырдарьи, Инда, Ганга и др. Ихтиофауна бедная.

Неоарктическая область охватывает территорию Северной Америки. Она делится на подобласти: *Западно-Американскую, Восточно-Американскую и Сонорскую*.

Амурская область. По составу фауны она занимает переходное положение между Палеарктической и Китайско-Индийской областями. В нее входит бассейн Амура и близких к нему рек, а также Корея, Сахалин и Япония. Для ихтиофауны характерно сочетание сибирских и южных форм.

Китайско-Индийская область. Она включает бассейны рек юга Азии, Китая, Индии, Шри-Ланки (Цейлон), Индокитая, остров Малайского архипелага. По составу ее ихтиофауны близка к Африканской области.

Африканская (Эфиопская) область. Она охватывает водоемы всей Африки, кроме самой северной части. В ее состав входят 4 подобласти: *Западно-Африканская, Восточно-Африканская, Южно-Африканская и Мадагаскарская*.

Южно-Американская область. Она охватывает пресные водоемы Южной Америки. Ихтиофауна во многих отношениях близка к африканской. Эта область включает подобласти: *Чилийско-Патагонскую, Бразильскую, Центрально-Американскую и Антильскую*.

Австралийская область. Она включает бассейны рек Австралии, Новой Зеландии, Тасмании. В этой области очень мало пресноводных рыб. Причем характерные для области пресноводные рыбы в основном морского происхождения или древние по своему происхождению истинно пресноводные рыбы. В состав области входят подобласти: *Австралийская и Новозеландская*.

Широтное распространение рыб Мирового океана

Широтная зональность распространения морских обитателей в первую очередь сопряжена с климатическими различиями высоких и низких широт. При зонально-биогеографическом подходе существенные значения имеют температурно-поясные отличия каждой из зон. Широтная дифференциация ихтиофауны Мирового океана выражена в гораздо большей степени, нежели вертикальная. В настоящее время принято выделять три зоны: теплых, умеренных и холодных вод. С учетом наличия Северного и Южного полушарий выделяют следующее широтное деление: области холодных вод: арктическая и антарктическая; области умеренных вод: бореальная (умереннотепловодная в Северном полушарии) и нотальная (умереннотепловодная в Южном полушарии); область тропических (включая субтропические) вод (рис. 157).

Арктическая область. Для нее характерны очень низкие температуры воды (обычно в пределах от -2 до $+6^{\circ}\text{C}$). Ихтиофауна Арктики берет начало из Атлантического и Тихого океанов. В морях Карском, Лаптевых, Восточно-Сибирском и Чукотском, относящихся к арктической области, ихтиофауна очень бедна.

Антарктическая область. Эта обширная океаническая область примыкает к ледовому антарктическому материку и не имеет проходных и полупроходных рыб. Температура воды низкая.

Бореальная область. Для нее характерны значительные сезонные колебания температуры воды: обычно от $0-5$ до 12°C в Атлантическом океане и от $0-1,7$ до 8°C в Тихом океане. Наряду с относительной видовой бедностью бореальной ихтиофауны Атлантики по сравнению с тропической, численность популяций некоторых видов весьма значительна. Ихтиофауна тихоокеанской бореальной области более многообразна, чем атлантической. Так, вблизи тихоокеанского побережья Северной Америки она в 6 раз богаче по числу видов рыб, чем атлантическая. В Тихом океане обитают 620 видов рыб, в Атлантическом — около 100–110.

Нотальная область. Для этой области умеренных вод Южного полушария характерна хорошо выраженная смена сезонов в течение года. Видовое разнообразие здесь меньше, чем в бореальной области, из-за меньшей площади и протяженности шельфов, меньшего разнообразия условий обитания. Относительное преобладание открытых морских районов способствует большому разнообразию глубоководных форм рыб.

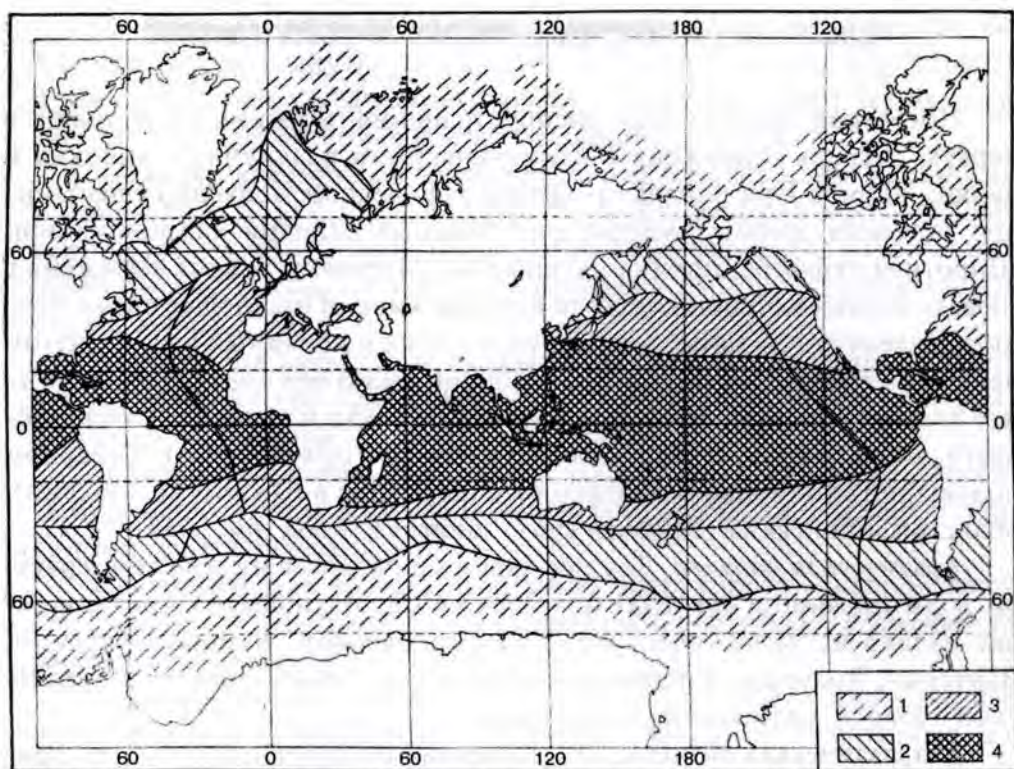


Рис. 157. Климатические зоны эпипелагиали Мирового океана: 1 — холодно-водные комплексы: Арктический, Антарктический; 2 — умеренно холодноводные комплексы: северобореальные (Атлантический, Тихоокеанский), южноотальные (Патагоно-Южночилийский, Южно-Новозеландский); 3 — умеренно тепловодные комплексы: южнобореальные (Западно-Атлантический, Восточно-Атлантический, Западно-Тихоокеанский, Восточно-Тихоокеанский), северотальные (Перуано-Чилийский, Аргентинский, Южно-Африканский, Южно-Австралийский); 4 — тропическо-экваториальные комплексы: Индо-Западнотихоокеанский, Гвинейский (Западно-Африканский), Панамский, Антило-Бразильский

Тропическая область. Она состоит из экваториальной и субтропической подобластей и отличается высокими и относительно постоянными температурами воды, обычно колеблющимися от $+20$ до $+28^{\circ}\text{C}$. Соленость ее вод — $34\text{--}36\text{‰}$. Весьма существенно различие (температурное и плотностное) между поверхностными и подповерхностными слоями воды. Течения обычно имеют направление с востока на запад или с запада на восток. Тропическая область характеризуется исключительно большим разнообразием ихтиофауны, форм и окраски составляющих ее видов.

Биполярное и амфибореальное распространение рыб

Нередко одни и те же или близкие виды рыб обитают в Атлантическом и Тихом океанах, но отсутствуют в Северном Ледовитом океане. Такое распространение рыб называется прерывистым, или *амфибореальным*. Предполагают, что в былые геологические периоды эти рыбы имели единую область распространения.

Существует значительное сходство у многих арктических и бореальных форм рыб Северной и Южной Атлантики, а также Северной и Южной Пацифики. Такое явление получило название «*биполярность*».

Некоторые рыбы-космополиты имеют широкое распространение, встречаясь во всех океанах.

Существует две точки зрения на процесс возникновения биполярности. По одной из них, биполярность возникает как следствие пересечения тропической зоны в период глобального похолодания или за счет пересечения экваториальной зоны путем перехода к придонному или полуглубоководному обитанию, учитывая, что на глубинах температуры примерно одинаковы, независимо от широтного распространения их на поверхности. По другой — биполярные виды исходно были тропическими, приспособившиеся к обитанию в умеренных водах как в Северном, так и в Южном полушарии.

Горизонтальное районирование шельфовой зоны Мирового океана

Если рассматривать вертикальное изменение видового богатства рыб, то оказывается, что большинство видов населяет шельфовые зоны, причем максимум видового богатства приурочен к глубине около 200 м (рис. 158). С увеличением ареала степень эврибатности видов увеличивается, а ареалы многих батимальных и абиссальных видов весьма широки (рис. 159). Поэтому при фаунистическом районировании литорали, сублиторали, батии и абиссали включается значительное число одних и тех же видов, что сглаживает различия между схемами районирования для разных вертикальных зон моря. Все сказанное дает основание различать при районировании две наивысшие биогеографические единицы — **Литоральное и Абиссальное царства**. Первое включает

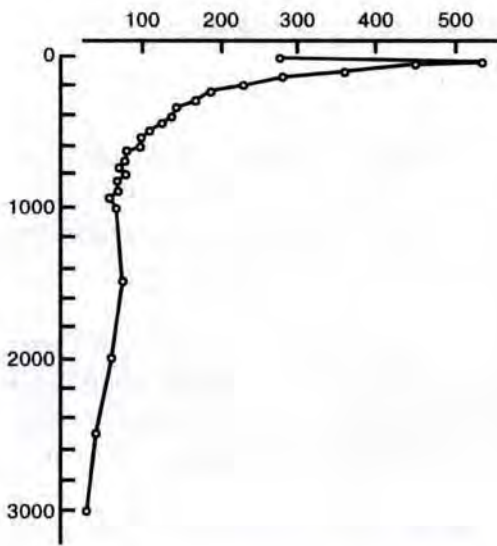


Рис. 158. Вертикальное изменение видового богатства фауны на примере двустворчатых моллюсков северной части Тихого океана: по оси абсцисс — число видов; по оси ординат — глубина, м

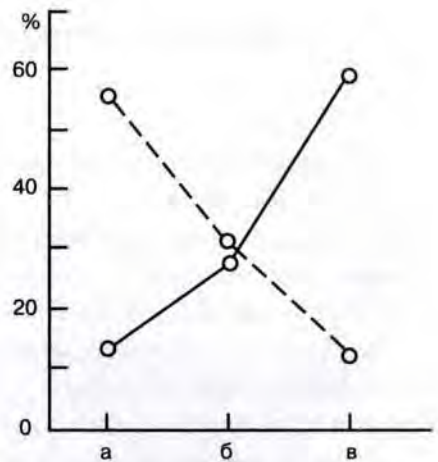


Рис. 159. Зависимость величины ареала от степени эврибатности видов в Тихом океане: сплошная линия — эврибатные виды; штриховая линия — стенобатные виды. Ареалы: *а* — ограничены сравнительно небольшим районом Тихого океана; *б* — охватывают весь Тихий океан; *в* — выходят за пределы Тихого океана; по оси ординат — доля абиссальных видов от общего числа глубоководных видов

население собственно литорали, сублиторали и батиаля, второе — население абиссали и ультраабиссали. Фауна батиаля, имеющая ряд примечательных зонально-биогеографических особенностей, в биологическом аспекте имеет переходный характер между Литоральным и Абиссальным царствами (рис. 160).

В составе **Литорального царства** в первую очередь выделяются четыре ныне разорванные материками и широкими пространствами абиссали, тропические области: **Индо-Западно-Тихоокеанская, Восточно-Тихоокеанская, Западно-Атлантическая и Восточно-Атлантическая, или Западно-Африканская**. Каждая область может, в свою очередь, быть подразделена на подобласти. С севера и юга морские тропики ограничены 20° изотермой холодных месяцев года, а также определяются пределами распространения герматипных (рифостроящих) кораллов. Тропические области отделены друг от друга барьерами, которые являются очень эффективными, поскольку каждая область включает в свою фауну эндемичные виды. Все эти области составляют так называемый **Тропический океан**, к полюсам от которого располагаются **Северный и Южный океаны**.

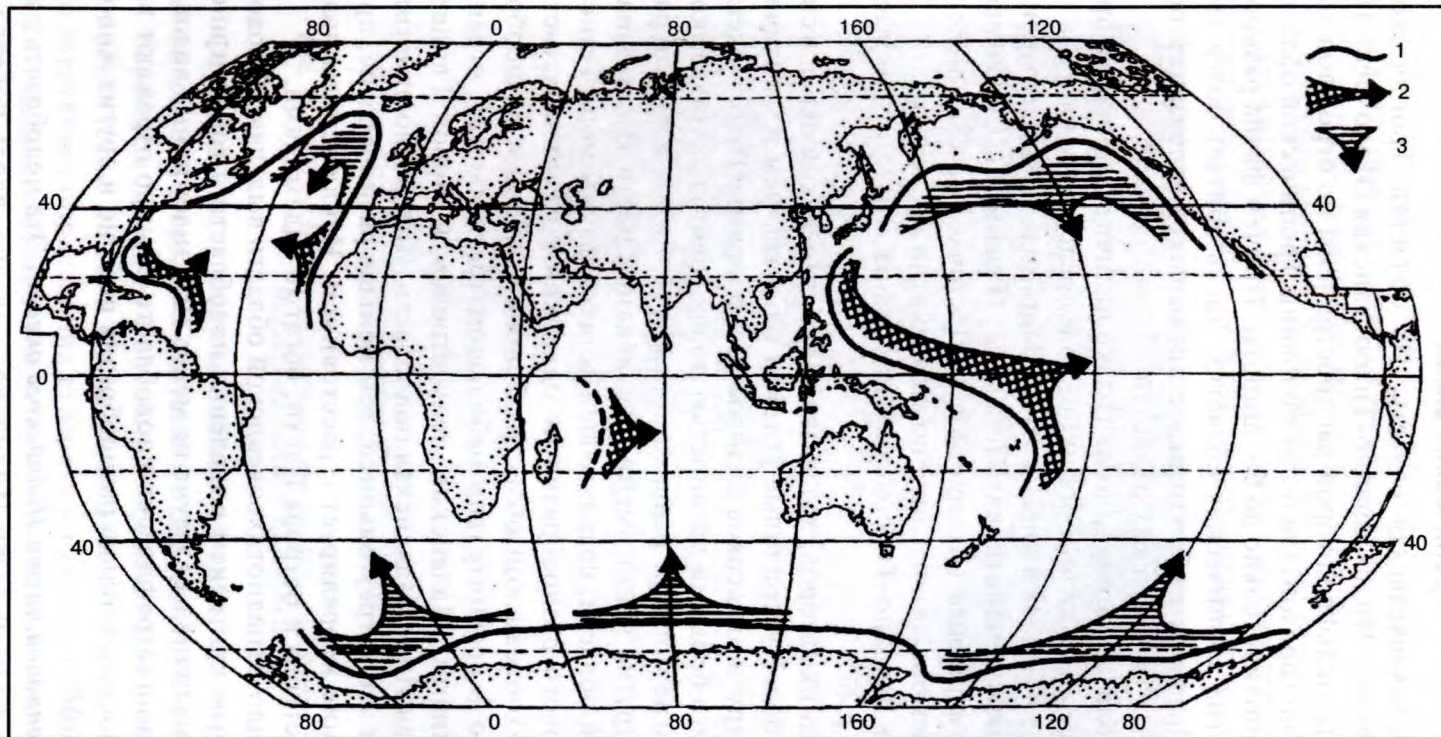


Рис. 160. Районы батииали, благоприятные для проникновения представителей мелководных фаун в глубины океана: 1 — районы батииали, где наблюдается смешение мелководных и глубоководных видов; 2 — предполагаемое вселение в абиссаль из низких широт; 3 — предполагаемое вселение в абиссаль из высоких широт

Тропический океан

Индо-Западно-Тихоокеанская область. Из областей Тропического океана наиболее велика Индо-Западно-Тихоокеанская (Индо-Вест-Пацифическая), воды шельфа которой распространены по огромной территории, занимая по горизонтали более половины Тропической области, а по вертикали приблизительно до 60° широты. Причем фауна разнообразнее, чем в других тропических областях. Здесь обитает более трех тысяч видов прибрежных рыб, что втрое превышает численность рыб любой из остальных тропических областей.

Для данной области характерно не только наличие широко распространенных прибрежных видов тропиков, но и представителей ряда семейств, которые не обитают в иных местах. Например, распространение представителей таких семейств, как Пегасовые (Pegasidae), Силлаговые (Sillaginidae), Кремериевые (Kraemeriidae), Пестряковые (Siganidae) и Плезиопсовые (Plesiopidae) ограничено только этой областью.

Почему Индо-Западно-Тихоокеанская область имеет столь высокое разнообразие рыб?

По мнению одних авторов, это вызвано тем, что Тихий океан в своей истории имел более устойчивые условия климата, чем Атлантический. По мнению других, высокое видовое разнообразие Тихого океана обусловлено как его большей древностью по сравнению с Атлантикой, так и тем, что многие морские рыбы побережья возникли и начали распространяться в другие места именно из западной части Индо-Западно-Тихоокеанской области, сохранившей остатки фауны моря Тетис.

Уровень видового разнообразия не одинаков в различных частях Индо-Западно-Тихоокеанской области. Основное видовое разнообразие сосредоточено в сравнительно небольшом треугольнике, ограниченном Филиппинами, Малайским полуостровом и Новой Гвинеей. Это так называемая Индо-Малайская подобласть. Интересно отметить, что чем дальше от этого треугольника, тем меньше разнообразие, причем это уменьшение коррелирует с расстоянием. Исключением являются Гавайские острова и острова Пасхи, богатые эндемиками.

В пределах Индо-Западно-Тихоокеанской области выделяют 7 подобластей. Формальным критерием выделения подобласти в той или иной области является наличие в ее фауне не менее 10% эндемичных видов.

Выделяемые зоогеографические подобласти обычно отражают видовую специфичность не только разнообразия рыб, но и других животных и даже растений.

Подобласть западной части Индийского океана. Эта подобласть расположена в юго-западной части Индийского океана, вдоль побережья

Юго-Восточной Африки и вокруг Мадагаскара (рис. 161). Этот регион находится под постоянным воздействием теплого южного пассатного течения, которое разделяется на два самостоятельных течения, одно из них течет на юг в виде Мозамбикского, а другое — на север в качестве Сомалийского течения. Хотя Мозамбикское течение постепенно остывает, продвигаясь в более высокие широты, оно обеспечивает расширение тропической фауны в Южном полушарии далеко на юг.

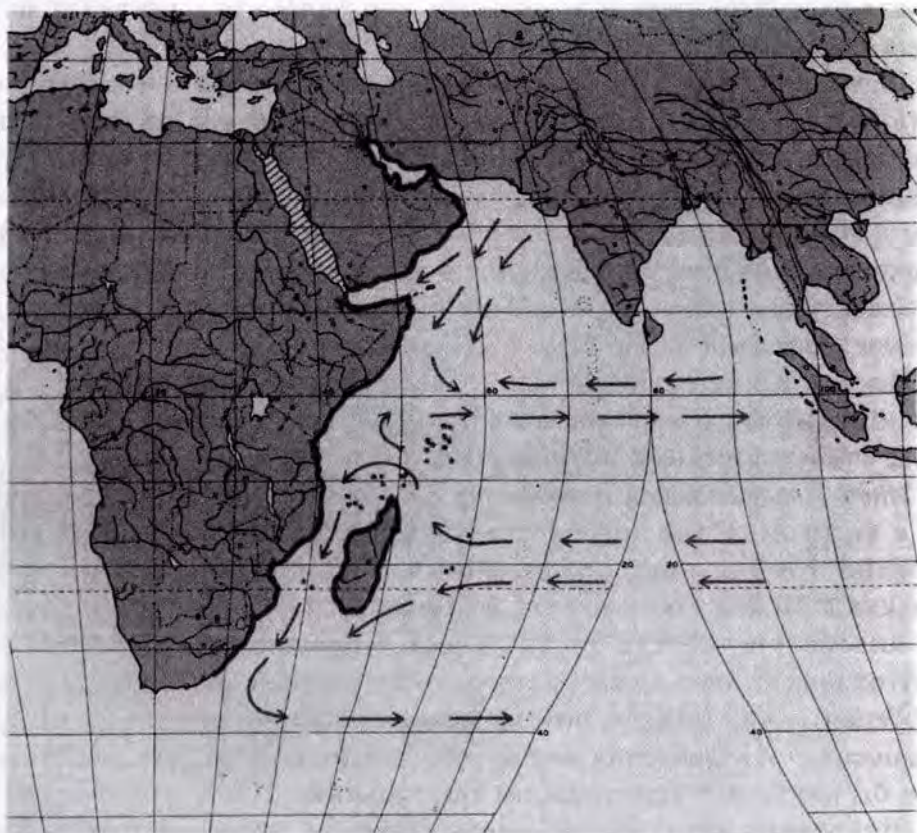


Рис. 161. Индо-Западно-Тихоокеанская область: подобласти западной части Индийского океана и Красного моря

Фауна рыб мелководной части этой подобласти имеет очень высокий эндемизм, в среднем составляя приблизительно 42%.

Береговая линия от Восточной Африки до Малайского полуострова практически лишена каких-либо очевидных физических барьеров, что затрудняет определения северо-восточной границы этой подобласти. Тем не менее северо-восточная граница подобласти западной части Индийского океана находится у входа в Персидский залив.

Юго-западная граница области, которая является также границей между тропической и умереннотеплой фауной, является одновременно юго-западной границей западной области Индийского океана.

Хотя Коморские острова, расположенные между северной частью Мадагаскара и восточной окраиной африканского материка, весьма интересны в зоогеографическом плане из-за присутствия в этих водах целаканта (*Latimeria chalumnae*), фауна остальных рыб является типичной для рассматриваемой подобласти, тем более что и целакант встречается также в море Сулу (см. рис. 38).

Подобласть Красного моря. В северной части Красного моря соленость составляет 42,5‰, а южная часть блокирована от входа в него иных вод мелководьем, глубины которого составляют не более 125 м. Подповерхностные течения над мелководьем несут теплые, соленые воды в Индийский океан, в то время как поверхностные воды из Индийского океана втекают в Красное море. В течение ледниковых периодов плейстоцена, уровень Мирового океана понижался, благодаря чему Красное море было полностью изолировано.

Исследование фауны Красного моря показало, что эндемизм в отношении рыб этого моря составляет до 15%, что позволяет выделять эту зону в самостоятельную подобласть.

Индо-Полинезийская подобласть. Это самая богатая и разнообразная в видовом плане подобласть шельфовой зоны Мирового океана, особенно треугольник, ограниченный Филиппинами, полуостровом Малакка и Новой Гвинеей (так называемый Индо-Малайский регион или индополинезийская фаунистическая провинция). Может ли этот «треугольник» отдельно рассматриваться отличной подобластью от других? Ответ — «не может», потому что за пределами этого региона, при сокращении разнообразия видов, как правило, нет видов, которые не были бы найдены в центральном треугольнике. При рассмотрении таких отдаленных мест, как архипелаг Гуамоту, Индия и остров Шри-Ланка, Тайвань и Большой барьерный риф Австралии, видно, что они обладают немногими местным эндемиками и, следовательно, все должны быть помещены в ту же самую Индо-Полинезийскую подобласть.

Индо-Полинезийская подобласть простирается (рис. 162) от входа в Персидский залив до архипелага Гуамоту и от Песчаного мыса на побережье Восточной Австралии, омываемого теплым Восточно-Австралийским течением, до южной оконечности Японии. Вся Полинезия включена в эту подобласть за исключением Гавайского архипелага, Маркизских островов и острова Пасхи.

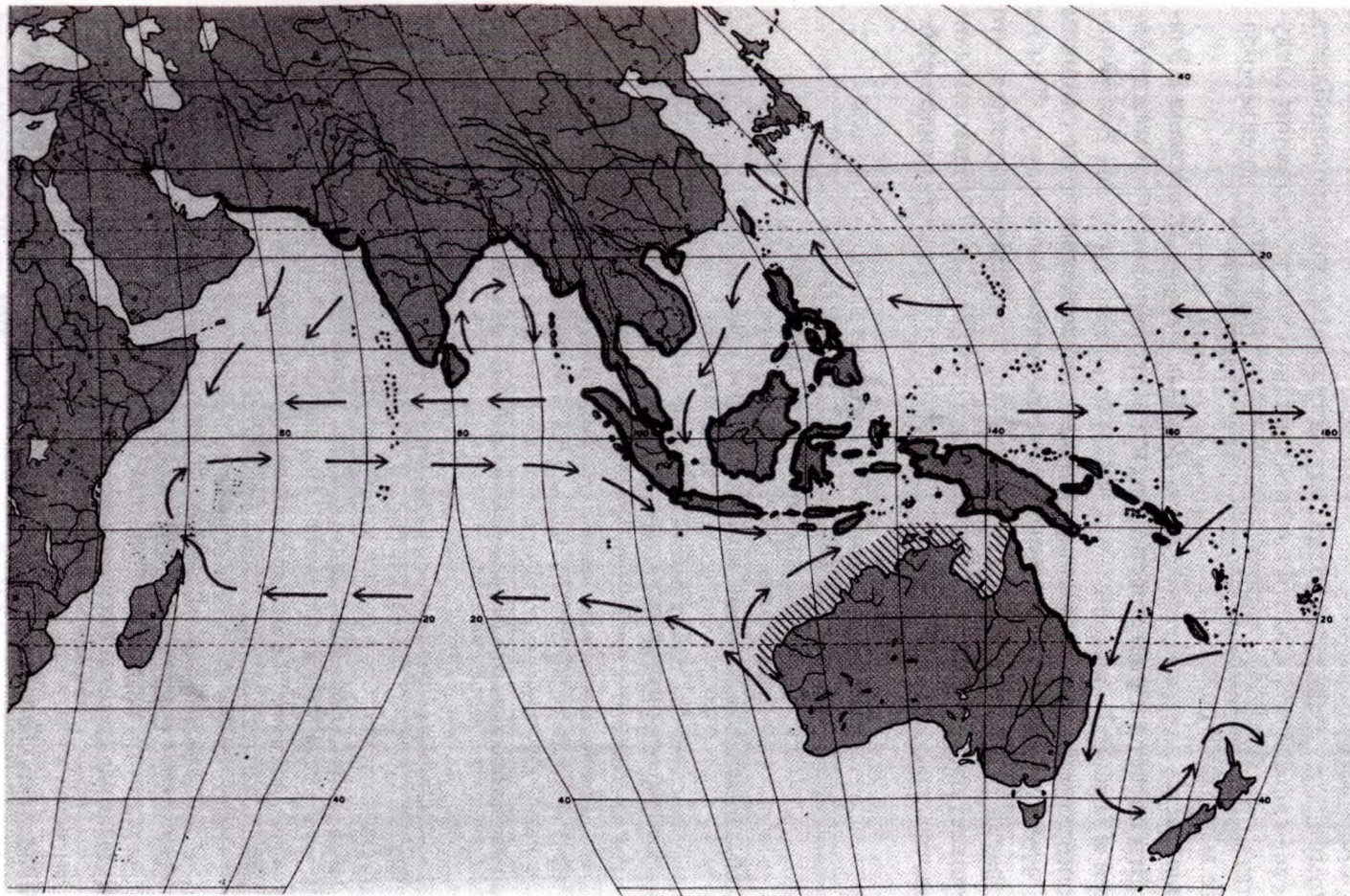


Рис. 162. Индо-Западно-Тихоокеанская область: Индо-Полинезийская подобласть и подобласть побережья Северо-Западной Австралии

Подобласть побережья Северо-Западной Австралии. Западно-Австралийское течение приносит прохладную воду к северу Австралии по ее западному побережью, обособляя, таким образом, данную подобласть. В качестве границ подобласти северо-западной части Австралии следует считать пространство, простирающееся от мыса Йорк до северо-западного мыса Австралии.

Подобласть островов Лорда Хаув, Норфолк и рифов Мидделтон и Элизабет. Эти острова и рифы расположены в Тасмановом море между Австралией и Новой Зеландией (рис. 163) и омываются теплым Восточно-Австралийским течением. Однако зимние температуры воды слишком низки, чтобы поддерживать тропическую морскую ихтиофауну. Тем не менее фауна этих мест скорее тропическая, чем умереннотеплая, что обеспечивает развитие коралловых рифов в этом регионе. Эндемизм данной подобласти составляет около 22% от общего количества видов рыб.



Рис. 163. Индо-Западно-Тихоокеанская область: подобласть островов Лорда Хаув, Норфолк и рифов Мидделтон и Элизабет

Подобласть Гавайских островов. Гавайский архипелаг состоит из цепи в 20 островов (рис. 164). Это достаточно старые острова вулкани-

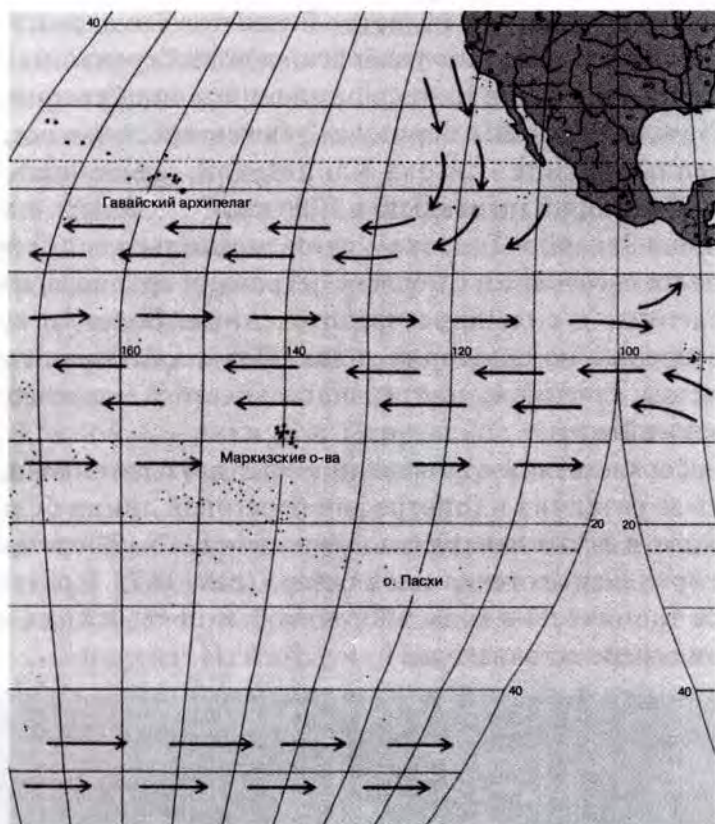


Рис. 164. Индо-Западнотихоокеанская область: подобласти Гавайского архипелага, Маркизских островов и острова Пасхи

ческого происхождения, многие из которых возвышались над уровнем моря еще в плиоцене. Архипелаг находится под влиянием северного пассатного течения. Уровень эндемизма очень высок и составляет приблизительно 34% от прибрежных рыб.

Подобласть Маркизских островов. Она включает группу из 13-ти островов, расположенных на 250 миль севернее от ближайшего из островов архипелага Туамоту. Обе группы островов изолированы друг от друга приповерхностным сильным течением. Эта подобласть отличается высоким эндемизмом ихтиофауны.

Подобласть острова Пасхи. Остров Пасхи — наиболее географически изолированная часть Индо-Западно-Тихоокеанской области. Шельфовая фауна острова Пасхи весьма плохо изучена, в связи с чем, сложно в полной степени оценить уровень эндемизма в этом регионе. Полагают, что в отношении прибрежных рыб эндемики острова Пасхи составляют от 30 до 40%.

Восточно-Тихоокеанская область. Восточно-Тихоокеанская зоогеографическая область включает тихоокеанское побережье материков: от залива Магдалена и входа в Калифорнийский залив Северной Америки до залива Гуаякил Южной Америки, а также окрестные острова. Наиболее отдаленный из них — атолл Клиппертон, находящийся от побережья Коста-Рики приблизительно в 1200 км. Эта область сильно отличается от Индо-Западно-Тихоокеанской, поскольку и прибрежные, и находящиеся на расстоянии от берега острова, и архипелаги маленькие немногочисленные и сильно рассредоточенные. Более того, она в несколько раз меньше по акватории, поскольку с юга ограничена холодным Перуанским течением, достигающим экватора, а с севера — холодным Калифорнийским.

Из-за несоответствия в поведении этих двух главных прохладных течений и из-за различия в топографии береговой линии большая часть Мексиканского и всего центральноамериканского побережья остается нетронутой прохладным течением с севера (рис. 165). В результате этого, почти все тропические воды восточных тихоокеанских берегов расположены на севере от экватора.



Рис. 165. Восточно-Тихоокеанская область: подобласти — Мексиканская, Панамская и Галапагосских островов

Кроме Галапагосских островов, которые давно были признаны как отличная фаунистическая область, восточнотихоокеанские тропики ранее не подразделяли на отдельные подобласти.

Мексиканская подобласть. Северная граница области расположена на внешнем побережье Калифорнии — месте контакта с умереннотеплыми водами. Более точной границей, видимо, является Ла-Пас. Южной границей этой подобласти является залив Теуантепек. Мексиканская область обладает заметным уровнем эндемизма, по крайней мере в некоторых группах рыб.

Панамская подобласть. Панамская подобласть простирается от северной части залива Теуантепек до южной границы на северо-западном побережье Южной Америки, где Перуанское течение резко уходит на запад, создавая существенный перепад от тропической к умереннотеплой фауне.

Подобласть Галапагосских островов. Галапагосские острова — группа, состоящая из 13 крупных и мелких островов, расположенных приблизительно в 1000 км от побережья Эквадора. Некоторые из них существуют еще с плиоцена. Ихтиофауна Галапагосских островов по своему происхождению в значительной степени является производной Панамской подобласти, однако сильно видоизменилась за время долгой изоляции. Так, из 223 видов, населяющих прибрежные воды этих островов, 23% являются эндемичными для данной подобласти. Многие виды рыб, обитающие в Галапагосской и Панамской подобластях, имеют близкородственные виды в тропической Западной Атлантике, демонстрируя амфиамериканское распространение.

Хотя Восточно-Тихоокеанская область включает множество хорошо изолированных океанских островов, пока только одна группа Галапагосских островов обладает прибрежной фауной, достоверно отличной от других регионов, чтобы быть признанной как отдельная подобласть.

Западно-Атлантическая область. От Бермудских островов, Южной Флориды и юго-западной части прибрежных вод Мексиканского залива богатая тропическая фауна простирается в южном направлении вдоль побережья южноамериканского материка до мыса Фрио около Рио-де-Жанейро, включая прибрежные воды островов Фернанду-ди-Наронья и Триндади (рис. 166).

Ранее традиционно тропическая Западная Атлантика рассматривалась как единая, гомогенная фаунистическая область. Это понятно, потому что многие виды рыб (до 42,8%) имеют распространение по всей области. Однако имеются все признаки, чтобы разделить эту область на три части.



Рис. 166. Западно-Атлантическая область: Карибская, Бразильская и Западно-Индийская подобласти

Важную роль в обособлении подобластей внутри области играют течения. Так, южное пассатное течение Атлантики, подойдя к мысу Кабу-Бранку Южной Америки, разделяется на два потока: Бразильское течение, устремляющееся в юго-западном направлении вдоль континента, и Гвианское течение, несущее свои воды на северо-запад и в конечном счете обогревающее юго-западные воды Мексиканского залива. В свою очередь теплое северное пассатное течение, продолжаясь в виде Антильского течения, обогревает Большие Антильские острова в Карибском море. Вдоль полуострова Флорида и далее вдоль восточного побережья Северной Америки несет свои теплые воды Гольфстрим.

Карибская подобласть. Северная граница для Карибской подобласти на восточном побережье Соединенных Штатов. Она также является разделительной линией между умереннотеплой и тропической морской фаунами. Наиболее вероятно этой северной границей является мыс Кеннеди. Южная и самая длинная часть Карибской подобласти простирается по континентальной береговой линии Центральной и Юж-

ной Америки — от мыса Кабо-Рохо (ниже Тампико) до дельты реки Ориноко в Венесуэле.

Бразильская подобласть. Эта подобласть на севере начинается с дельты реки Ориноко в Венесуэле и продолжается на юг по восточному побережью Южной Америки более чем на 3000 км. Мыс Фрио (около Рио-де-Жанейро) является южной границей для Бразильской подобласти и в то же самое время представляет собой южный край тропиков Западной Атлантики. Характерной особенностью этой подобласти является значительное распреснение прибрежных вод, особенно около устьев больших рек типа Ориноко, Амазонки, Токантинс, Парнаиба и Сан-Франциску. Благодаря этому данная подобласть в значительной степени лишена коралловых рифов и связанной с рифами ихтиофауны, что существенно отличает ее от Карибской подобласти. В силу недостаточной изученности ихтиофауны Бразильской подобласти степень эндемизма в ней рыб, видимо, находится в пределах 10–25%.

Западно-Индианская подобласть. Хотя Западно-Индианская подобласть включает обширную географическую территорию, она состоит полностью из прибрежных вод островов. Бермудские острова являются изолированной северной границей подобласти, в то время как главная часть — архипелаг, простирающийся от Багамских островов до Гренады.

Флоридский пролив шириной около 100 км достаточно хорошо обеспечивает различия ихтиофаун прибрежных вод юга полуострова Флориды и Багамских островов. Такое разделение фаун осуществляется не столько расстоянием, сколько высокой соленостью и скоростью течения в Флоридском проливе. Западно-Индианская подобласть простирается близко к Карибской подобласти в двух других местах. Так, Юкатанский пролив приблизительно шириной 230 км и проход между Гренадой и Тринидадом и Тобаго приблизительно 130 км шириной, являются эффективными барьерами из-за сильных течений, проходящих через них. Следует отметить, что из 466 видов рыб, населяющих этот регион, 19% эндемичны для данной подобласти и не встречаются вне ее.

Восточно-Атлантическая область. Восточно-атлантическая область распространяется от островов Зеленого Мыса на севере до 16°30' ю.ш. по побережью Анголы с включением океанских островов Святой Елены и Вознесения (рис. 167).

По западному побережью Африки текут два холодных течения в сторону экватора: одно с севера — Канарское течение, другое с юга — Бенгельское течение. Полагают, что когда эти два потока уходят от бе-

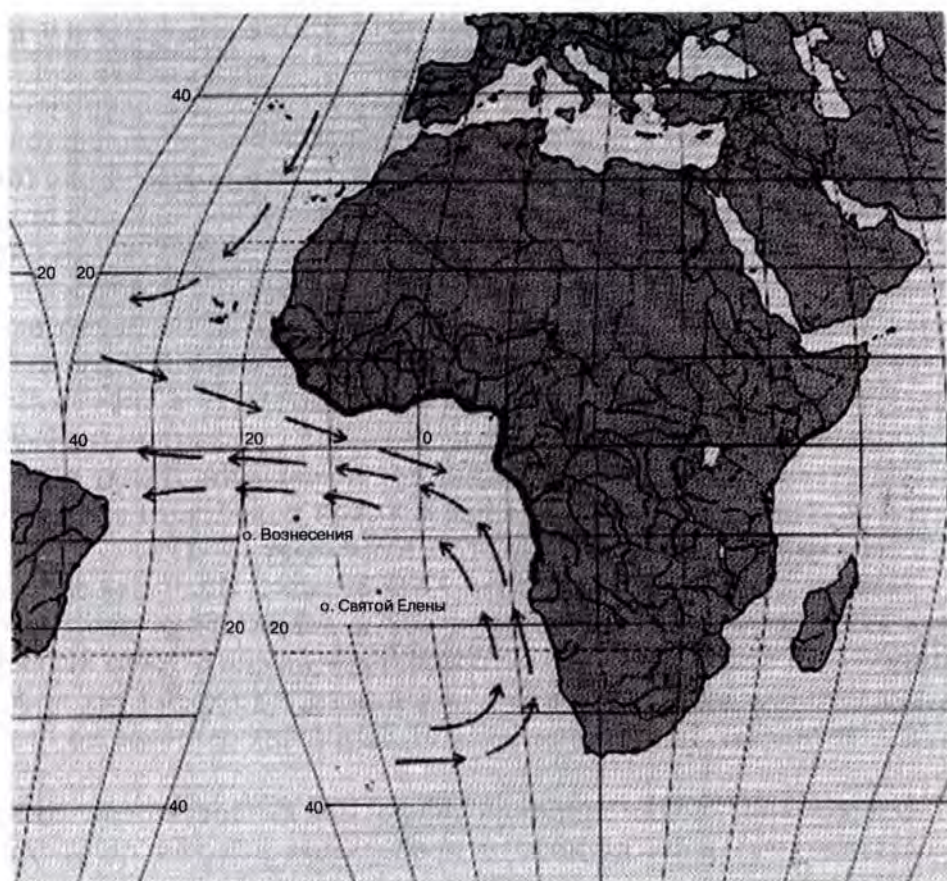


Рис. 167. Восточно-Атлантическая область: подобласти побережья западноафриканского материка и островов Святой Елены и Вознесения

рега вдоль экватора на запад, то они оставляют вдоль берега область, которая может быть занята тропической водой за счет экваториального межпассатного противотечения, которое течет в восточном направлении поперек Атлантики между северным и южным пассатным течением. Следует также учитывать, что воды с низкими температурами, при всех равных иных характеристиках, имеют большую плотность, чем воды с более высокими температурами, и, следовательно, располагаются ниже приповерхностных теплых вод. С другой стороны, сами эти холодные течения, приближаясь к экватору, нагреваются за счет солнечной радиации. Интересно отметить, что термоклин у южноамериканского побережья располагается на глубинах в 130–150 м, в то время как у побережья Восточной Африки, в Гвинейском заливе, на глубине всего лишь 30–40 м, что указывает на очень малую часть континентально-

го шельфа Восточной Африки, и без того слабо развитого, которая может быть занята тропическими организмами. Сравнительно невысокое видовое разнообразие этой области обусловлено как тонким приповерхностным слоем тропических вод, так и почти полным отсутствием коралловых рифов с соответствующей им ихтиофауной. Таким образом, Восточно-Атлантическая область обладает наиболее бедной прибрежной ихтиофауной среди областей Тропического океана.

Область включает две подобласти: одна располагается вдоль побережья западноафриканского материка, включая острова Зеленого Мыса, другая включает острова Святой Елены и Вознесения. Каждая подобласть имеет высокий уровень эндемизма.

Подобласть побережья западноафриканского материка. Около 40% прибрежных рыб являются эндемиками этой подобласти. Другая существенная часть Западноафриканской ихтиофауны (приблизительно 25%) имеет трансатлантическое распространение.

Подобласть островов Святой Елены и Вознесения. Хотя океанские острова Святой Елены и Вознесения лежат в восточной части тропической Атлантики, они отделены от африканского материка более чем 1000 км. Несмотря на относительно большое расстояние этих островов друг от друга, они демонстрируют интересные фаунистические отношения. Так, из 80 видов рыб, обитающих у берегов этих островов, только 29 являются общими. Остров Святой Елены имеет 55 видов рыб, из которых 12 являются эндемиками (приблизительно 22%), а 18 — трансатлантическими видами. Количество эндемичных видов рыб для всей подобласти — 20, то есть 25%.

Высокое сходство фаун Восточно-Атлантической и Западно-Атлантической областей, видимо, указывает на перенос в прошлом пелагических личинок рыб из прибрежных вод Африки за счет Бенгельского и приэкваториальных течений через Атлантический океан к берегам американских материков (рис. 168).

Южный океан

Южный океан включает три области: Умереннотеплую (низконотальную) и Умереннохолодную (высоконотальную) Южного полушария, а также Антарктическую.

Умереннотеплая область Южного полушария (низконотальная). Прибрежные, Умереннотеплые (низконотальные) воды Южного полушария могут быть разделены на пять отличных зоогеографических подобластей: Южная Австралия, Северная Новая Зеландия (включая острова

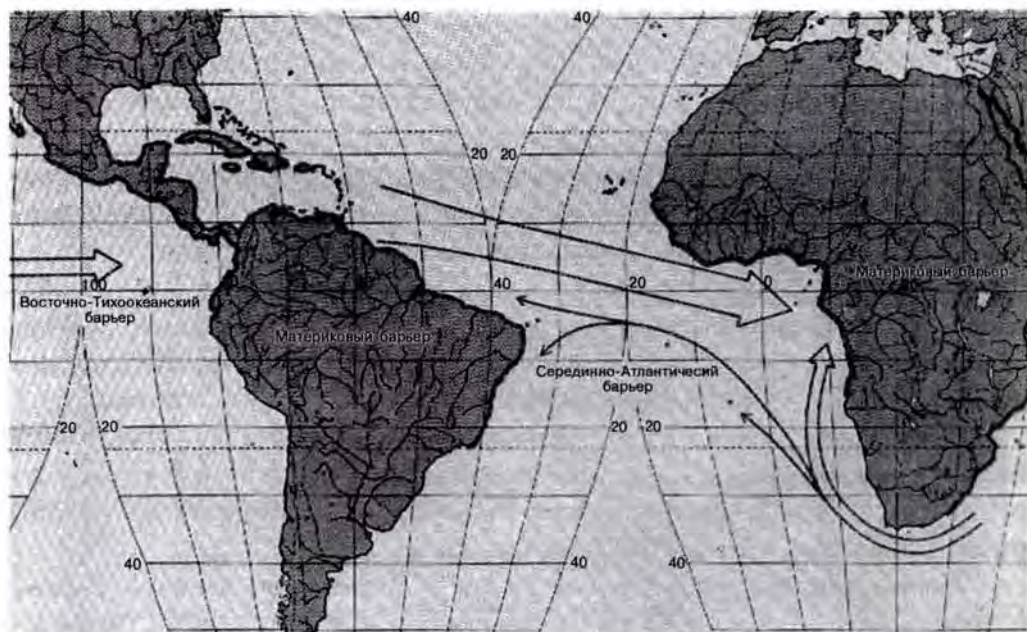


Рис. 168. Барьеры, отделяющие тропические шельфовые области Атлантического океана: стрелки указывают основные направления перемещения икhtiофаун

Кермадек), Западная Южная Америка (с островами Хуан-Фернандеса), Восточная Южная Америка и Южная Африка (с островами Новый Амстердам и Святой Павел). Подобласти хорошо отделены друг от друга и географически, и биологически. Все, кроме восточной части Южной Америки подразделены на провинции.

Региональные отношения между подобластями. Многие очень интересные и специфические семейства прибрежных рыб распространены преимущественно в умереннотеплых водах Южного полушария. В этой части мира шесть семейств обнаружены более чем в трех подобластях. Это представители семейств Морвонговых (*Cheilodactylidae*), Мраморниковых (*Aplodactylidae*), Трубачевых (*Latridae*), Конгиоподовых (*Congiropodidae*), Оплегнатовых (*Oplegnathidae*) и Вепревых (*Pentacerotidae*). Такие семейства, видимо, являются филогенетическими и географическими реликтами, и почти все (кроме *Oplegnathidae* с тремя видами в Южной Африке) возникли в южной части Австралии. Например, Морвонговые представлены 12 видами в южной части Австралии, 4 вида — в Новой Зеландии, 4 — в западной части Южной Америки, 1 — в восточной части Южной Америки и 4 — в южной части Африки. Семейство Трубачевых имеет 6 видов в южной части Австралии, 5 — в Новой Зеландии, 3 — в западной части Южной Америки и ни одного — в вос-

точной части Южной Америки, а также в южной части Африки. Представители этих семейств, видимо первоначально оказавшись изолированными в южной части Австралии и получив там развитие, распространились далее по всей области по часовой стрелке в соответствии с направлением течения Западных Ветров.

Ихтиофауна побережья южной части Австралии (включая Тасманию) наиболее древняя и высоко специализированная из подобластей Умереннотеплых вод Южного полушария. Здесь обитают представители шести семейств, которые не встречаются более нигде, а именно: Алабетовые (*Alabetidae*), Австралийские губановые (*Odacidae*), Угресобачковые (*Pegonedsidae*), *Dinolestidae* (сейчас входят в состав Кардиналковых — *Arogonidae*), Гнатанакантовые (*Gnathanacanthidae*) и Патековые (*Pataecidae*). Представители ряда семейств обитают только у побережья южной части Австралии и близлежащих островов. Так, представители семейства Австралийских звездочетовых (*Leptoscopidae*) населяют воды у побережья южной части Австралии и у Новой Зеландии, Австралийские кудреперые (*Chironemidae*) распространены также у Новой Зеландии и островов Лорда Хау, а Арриписовые (*Arripidae*) встречаются также в прибрежных водах Новой Зеландии, островов Лорда Хау и Норфолк.

Прибрежные воды южной части Африки, видимо, длительное время также находятся в изоляции. У ее побережья обитают два семейства рыб, ранее считавшиеся эндемиками этой подобласти: *Halidesmidae* (теперь входят в состав Галиофовых — *Haliophidae*) и *Parascorpididae* (теперь входят в состав Скорпидовых — *Scorpididae*).

Ихтиофауна двух умереннотеплых подобластей Южной Америки, видимо, независимо получила своих представителей от тропических групп рыб.

Подобласть Южной Австралии. Побережье южной части Австралии находится под влиянием трех крупных океанских течений. Западная часть материка омывается холодным Западно-Австралийским течением, которое выше залива Акулы поворачивает на запад, в Индийский океан. Южное побережье Австралии омывается холодным течением Западных Ветров. Восточная часть Южной Австралии находится под влиянием теплого Восточно-Австралийского течения, которое в Тасмановом море поворачивает на восток, проходя вдоль побережья восточной части Новой Зеландии.

Подобласть южной части Австралии расположена (рис. 169) вдоль побережья — от залива Акулы на западе Австралии до Песчаного мыса на востоке этого континента, однако побережье района Виктории и острова Тасмания является умереннохолодноводным, разделяя умеренно-



Рис. 169. Умереннотеплая область Южного полушария (низконотальная): подобласти Южной Австралии и северной части Новой Зеландии

теплые воды Южной Австралии на две самостоятельные зоогеографические провинции. Так, только в умереннохолодных водах Тасмании и Виктории этой подобласти обитают представители семейства Щекороговых (*Bovichthyidae*) — исходная группа для подотряда Нототениевидных (см. рис. 140). У берегов Тасмании также обитает сельдь (*Clupea bassensis*), ближайшие родственные виды которой обитают в Северном полушарии в аркто-бореальных водах (см. рис. 62–65). Очевидно, что побережье Виктории действует как барьер, более или менее эффективно отделяя две умереннотепловодные фауны.

Провинция Юго-Западной Австралии. Эта провинция располагается вдоль побережья западной и южной части Австралии — от залива Акулы на западе до мыса Роб, расположенного напротив острова Кенгуру. Следует отметить, что из 253 видов рыб, обитающих у берегов Южной Австралии, 72 вида, или 28,4%, являются эндемиками этой провинции.

Провинция Юго-Восточной Австралии. Эта провинция включает континентальный шельф — от Песчаного Мыса и острова Фрейзер Квинсленда до юга Нового Южного Уэльса. Ихтиофауна этого региона включает до 30% видов, являющихся эндемиками.

Подобласть северной части Новой Зеландии (включая острова Кермадек). Эта подобласть простирается по шельфу полуострова Окленд острова Северный, одного из двух наиболее крупных островов Новой Зеландии, и побережью островов Кермадек. Эта подобласть омывается

как холодными водами ветви течения Западных Ветров, так и теплыми водами Восточно-Австралийского течения, движущегося против часовой стрелки в Тасмановом море от восточного побережья Австралии, вдоль западного побережья Новой Зеландии к островам Кермадек.

Хотя острова Кермадек включают тропические виды, значительная часть здешней фауны их островов связана в своем происхождении с фауной северной части Новой Зеландии и Юго-Восточной Австралии. Это указывает на ведущую роль Восточно-Австралийского течения в формировании данных фаунистических комплексов.

Эту подобласть в настоящее время подразделяют на две провинции: полуострова Окленд и островов Кермадек.

Провинция полуострова Окленд. По современным данным, Новая Зеландия обладает двумя главными центрами зоогеографического расселения: тепловодным центром на севере и холодноводным центром на юге. Протяженность провинции: вдоль береговой линии полуострова Окленд — от бухты Манукау-Харбор до мыса Восточного на востоке острова Северный. По мнению других авторов, западной границей этой провинции является мыс Эгмонт. Имеются многочисленные эндемики среди представителей семейств Акантоклиновых (Acanthoclinidae), Присоскоперых (Gobiesocidae) и Троеперых (Tripterygiidae).

Провинция островов Кермадек. Это группа мелких островов вулканического происхождения, расположенных в южной части Тихого океана приблизительно в 900 км на северо-восток от острова Северный Новой Зеландии. Фауна этих островов плохо изучена, однако исследования, выполненные на моллюсках, показали, что 34% их являются эндемиками этих островов.

Подобласть западной части Южной Америки (с островами Хуан-Фернандеса). На прибрежную фауну береговой линии Перу и Чили длиной почти в 6000 км огромное значение оказывает холодное Перуанское течение (рис. 170), являющееся северным отклонением холодного течения Западных Ветров (Антарктическое циркумполярное течение). Эти воды богаты биогенными веществами, но бедны кислородом. Преобладающие юго-западные потоки воздушных масс препятствуют продвижению к экватору приповерхностных вод Перуанского течения. При этом более плотные и тяжелые холодные воды этого течения, двигаясь ближе ко дну, преодолевая препятствия в виде подводного хребта Наска, устремляются вверх, совершая апвеллинг, благодаря которому к более прогретой поверхности поступают питательные вещества, значительно повышая продуктивность этого региона.



Рис. 170. Умереннотеплая область Южного полушария (низконотальная): подобласти западной части Южной Америки (с островами Хуан-Фернандеса) и восточной части Южной Америки

Острова Хуан-Фернандеса также находятся под влиянием Перуанского течения, но, располагаясь западнее материка, они оказываются в более теплых потоках этого течения. В настоящее время подобласть разделяют на две провинции: материковую и островов Хуан-Фернандеса.

Перу-Чилийская провинция. Эта провинция простирается вдоль западного побережья Южной Америки — от залива Гуаякиль на юг до северной части острова Чилоэ в Чили. Эндемизм в отношении рыб превышает 50%.

Провинция островов Хуан-Фернандеса. Эти острова хорошо изолированы и удалены на запад от побережья Чили более чем на 700 км. В связи с этим, очень высок эндемизм прибрежной фауны этих островов. Так, из 40 видов рыб, обитающих в прибрежных водах, 19 являются эндемиками данных мест.

Подобласть восточной части Южной Америки. Бразильское течение движется в юго-западном направлении вдоль побережья Южной Америки, остывая на своем пути и ниже Рио-де-Жанейро уже не способно поддерживать существование тропической фауны. Напротив Ла-Плата Бразильское течение, сталкиваясь с холодным Фолклендским, устремляется на восток. Данная подобласть располагается вдоль восточного побережья Южной Америки — от Рио-де-Жанейро до залива Ла-Плата. Из-за слабой изученности фауны этого региона такие вещи, как степень эндемизма и количество видов, вторгнувшихся от смежных тропических и умереннохолодных областей, просто не могут быть оценены.

Подобласть Южной Африки (с островами Новый Амстердам и Святой Павел). Эта подобласть омывается несколькими течениями различной природы (рис. 171). Так, со стороны Индийского океана, между Африкой и Мадагаскаром, в сторону Южной Африки устремляется теплое Мозамбикское течение, являющееся ответвлением экваториального южного пассатного течения. Огибая Мадагаскар с юга и остывая по мере продвижения, Мозамбикское течение уходит на восток, дав ответвление вдоль побережья Африки к южной его оконечности в виде достаточно остывшего течения Мыса Игольного. Воды этого течения частично огибают мыс Доброй Надежды, но в основной массе отходят

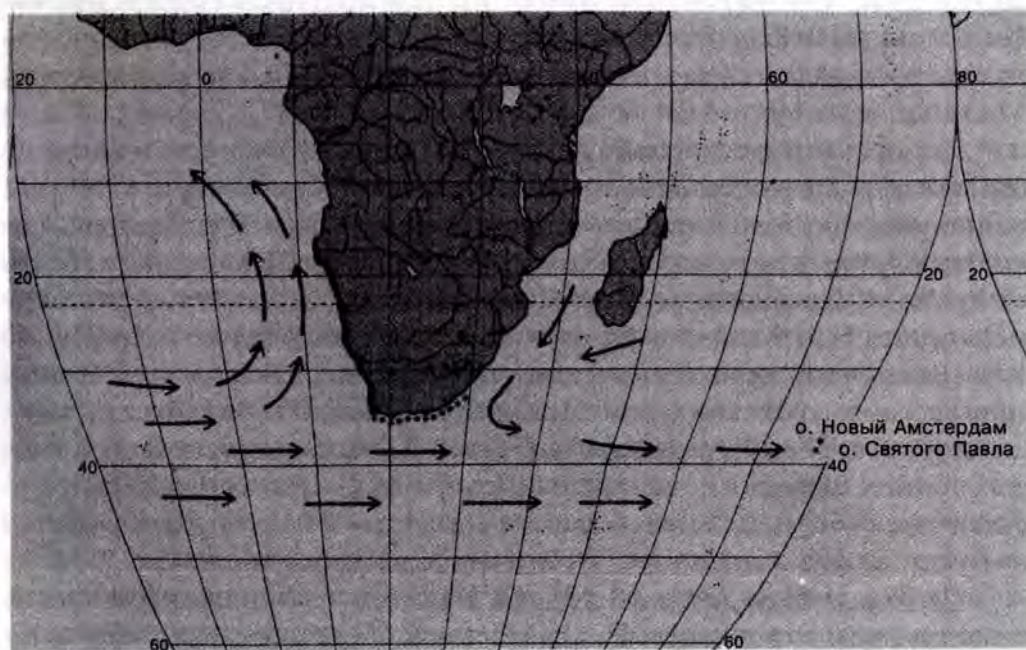


Рис. 171. Умереннотеплая область Южного полушария (низконотальная): подобласть Южной Африки (с островами Новый Амстердам и Святой Павел)

на юг и, далее, устремляются на восток, в Индийский океан. Умереннотеплое течение Мыса Игольного способствует развитию умереннотеплой прибрежной фауны Юго-Востока Африки и способствует перемещению тропических видов в этот регион.

Юго-западная часть африканского континента находится под влиянием холодного Бенгельского течения, движущегося вдоль побережья Африки с юга на север. Преобладающие ветры прибывают в этот регион с юго-востока. Такое направление воздушных масс в сочетании с пересечением Бенгельским течением подводного Китового хребта, а также наличие резкого перепада глубин от шельфа к материковому склону — обеспечивает мощный и постоянный апвеллинг в этом регионе, необычайно постоянную температуру приповерхностных вод, например в диапазоне от 13 до 15°C у мыса Доброй Надежды.

По мнению одних авторов, все побережье Юго-Западной и Юго-Восточной Африки представлено единой умереннотеплой фауной, по мнению других — мыс Доброй Надежды является границей между двумя самостоятельными фаунами. Есть мнение, что на востоке от мыса Доброй Надежды фауна умереннотеплая и тропического происхождения, а на западе от него — умереннохолодная.

Несмотря на то, что западное побережье Южной Африки несколько холоднее, чем южное, поверхностные температуры в течение наиболее холодных месяцев не столь низки, как это характерно для умереннохолодных областей различных частей Мирового океана и составляют 13–14°C.

По-видимому, современную фауну Южной Африки едва ли можно отнести к умереннохолодной, поскольку в ее составе отсутствуют типично умереннохолодолюбивые представители Южного полушария, такие семейства, как Нототениевые (*Nototheniidae*), Щекороговые (*Bovichthyidae*) и Бельдюговые (*Zoarcidae*). Вместо представителей этих семейств, для береговой ихтиофауны Юго-Западной Африки и, тем более Юго-Восточной, характерны виды рыб, принадлежащие к семействам тропического происхождения. Исключением являются прибрежные воды островов Новый Амстердам и Святой Павел, в окрестностях которых обитает один вид из семейства Щекороговых (*Bovichthyidae*). Представители этого семейства являются типичными обитателями умереннохолодных вод и имеют циркумполярное распространение.

Провинция Юго-Западной Африки. На север провинция простирается до границы с тропической подобластью побережья западноафриканского материка, то есть до 16°30' ю.ш. по побережью Анголы. Южная граница — мыс Доброй Надежды. Около 17% видов ее фауны составля-

ют эндемики. Однако среди рыб данной провинции уровень эндемизма значительно ниже. Так, доминирующей группой здесь являются представители семейства Чешуйчатых собачек (*Clinidae*), в состав которого входят 33 вида, из них 6—7 видов эндемичны для данной провинции.

Провинция Южной Африки (провинция течения Мыса Игольного). Эта провинция простирается от мыса Доброй Надежды на восток до Порт-Элизабет.

В отличие от провинции Юго-Западной Африки, эта провинция имеет высокий уровень эндемизма, составляющего свыше 34% от видов данной фауны, но и богата эвритермными тропическими вселенцами из соседней подобласти западной части Индийского океана.

Провинция островов Новый Амстердам и Святой Павел. Новый Амстердам и Святой Павел маленькие, изолированные, вулканические острова, расположенные на юге Индийского океана примерно в 5000 км от побережья Юго-Восточной Африки и приблизительно в 2000 км на северо-восток от острова Кергелен. Они находятся под влиянием как теплых вод Индийского океана, так и под влиянием холодных вод течения Западных Ветров. Температура воды здесь колеблется в течение года от 12,5 до 17,5°C. В прибрежных водах этих островов обитает 14 видов рыб, из которых 4 вида (28%) являются эндемиками этих вод, 3 вида обитают также в прибрежных водах Южной Африки, 2 вида, вероятно, происходят из вод Южной Америки и занесены сюда с течением Западных Ветров, 1 вид общий с фауной Новой Зеландии и 4 вида происходят из других мест Южного полушария. Существует мнение, что фауна этих островов является остатком умереннохолодной фауны. Полагают, что 7 из 10 неэндемичных видов в конечном счете являются производными фауны Южной Африки. Однако Южная Африка не имеет в настоящее время умереннохолодных зон, и, по мнению ряда авторов, было бы непоследовательно разместить эти острова в категорию умереннохолодных вод. Это противоречие, видимо, разрешается тем, что Африка в составе с Южной Америкой в конце мелового периода находилась в непосредственной близости с Антарктидой в умереннохолодной зоне (см. цв. вкл. «Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли»). С открытием Атлантического океана в конце мелового периода и начале палеогена и с распространением тропических вод в Атлантику вокруг Африки, фауна Южной Африки, видимо, сменилась на тропическую, и только с образованием Панамского перешейка между двумя материками Америки она сменилась на умереннотеплую. Острова Новый Амстердам и Святой Павел в процессе этих перестроек

оказались вне влияния тропических вод моря Тетис и сохранили элементы умереннохолодной фауны, хотя и приобрели в преобладающем количестве новых вселенцев из вод Южной Африки. Таким образом, острова Новый Амстердам и Святой Павел, видимо с определенными оговорками, следует рассматривать в качестве провинции в составе подобласти Южной Африки.

Умереннохолодная (высоконотальная) область Южного полушария. Умереннохолодные прибрежные воды Южного полушария могут быть разделены на четыре зоогеографические подобласти: южная часть Южной Америки (включая группу островов Тристан-да-Кунья), Тасмания, южная часть Новой Зеландии (с островами Чатем и островами Антиподов) и Подантарктическая (с островами Кергелен и Макуори).

Региональные отношения. Важность Антарктиды как эволюционной единицы и центра расселения холодноводных рыб легко проиллюстрировать (на фоне распада Гондваны) на прибрежной фауне рыб надсемейства Нототениеподобных (Notothenoidea), состоящего из четырех семейств, которые почти полностью ограничены умереннохолодными и антарктическими водами (см. рис. 140). Приблизительно 82% от прибрежных видов рыб Антарктики принадлежат этой группе. Из этих семейств Щекороговые (Bovichthyidae) являются наиболее примитивными. От Щекороговых возникли представители семейства Нототениевых (Nototheniidae) с двумя подсемействами — Нототении (Nototheniinae) и Бородатки (Narragiferinae), от которых, в свою очередь, возникли Белокровковые рыбы (Channichthyidae) и Антарктические плосконосы (Vathydraconidae). Эта эволюционная последовательность хорошо объясняет современное распространение Нототениеподобных рыб.

Щекороговые в настоящее время обитают в умереннохолодных водах на периферии Антарктической области: на юге Южной Америки и побережье острова Хуан Фернандес, островов Тристан-да-Кунья, у побережья острова Тасмания и штата Виктория Австралии, у южной части Новой Зеландии и побережья островов Чатем, и островов Антиподов, а также на островах Новый Амстердам и Святого Павла, которые в середине и конце мелового периода примыкали вместе с Африкой, Южной Америкой и остальными перечисленными островами к австрало-антарктическому матерiku (см. цв. вкл. «Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли»).

Наиболее примитивный род этого семейства — *Pseudaphritis* ограничен пресноводными реками штата Виктория в Южной Австралии и острова Тасмания. Южная часть будущего австралийского материка являлась в те времена умереннохолодной в южном продолжении побере-

жья моря Тетис, где, видимо, и произошло возникновение этого рода Щеголовых от каких-то представителей Собачковидных (см. рис. 82). Их переход к обитанию в пресные воды был вторичным и связан с распреснением за счет таяния ледника, располагавшегося в середине мела на обширной территории юга Гондваны (см. рис. 11, 12). По мере раскола Гондваны и вычленения Индийской плиты из ее состава, к побережью Австрало-Антарктического материка стали проникать более теплые воды из моря Тетис (см. цв. вкл. «Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли», в, г), способствуя распространению Щекороговых к западным берегам будущей Антарктиды.

Представители семейств Нототениевых и Белоокровковых главным образом распространены в приантарктических водах, но некоторые их виды обитают в окрестных умереннохолодных водах, в то время как Антарктические плосконосы полностью ограничены Антарктической областью. Распространение представителей этих семейств, видимо, происходило параллельно расширению расстояния между Южной Америкой и Антарктидой и проникновению через этот пролив холодных вод к побережью Антарктиды.

По мнению ряда авторов, Щекороговые являются хорошим примером группы, которая была вытеснена из центра происхождения в процессе борьбы за существование с более продвинутыми видами остальных семейств. По их мнению, это произошло через острова Шетландской Дуги или через мост, который еще соединял имеющийся в настоящее время глубоководный разрыв между архипелагом Палмера и мысом Горн. Далее распространение шло постепенно в направлении по часовой стрелке с использованием течения Западных Ветров. Быстрое увеличение численности видов, оставшихся трех семейств этого надсемейства, возникавших от общего предка на протяжении мезозоя, привела к вытеснению предковых форм на края ареала. По мнению этих авторов, охлаждение приантарктических морей изолированной Антарктиды, возникшее в результате образования вокруг этого материка холодного течения Западных Ветров, привело к сокращению тропической фауны и эволюционному развитию Нототениеподобных рыб в палеогене.

Однако более вероятно, что Щекороговые так и остались приверженными к умереннохолодным водам, а представители более продвинутых семейств заняли вновь образовавшиеся ниши приантарктических холодных вод.

Другие элементы антарктической и южной умереннохолодной ихтиофауны имеют сравнительно недавнее северное происхождение. Так, северотихоокеанское происхождение имеют представители семейства

Бельдюговых (Zoarcidae), достигнув приантарктических вод по западному побережью американских континентов.

Умереннохолодные воды данного региона пополнялись также тропической фауной Индо-Западно-Тихоокеанской области, в частности за счет представителей таких семейств, как Губановые (Labridae), Игло-вые (Syngnathidae), Троеперые (Tripterygiidae) подотряда Собачковидных (Blennioidei), Бычковые (Gobiidae) и Присоскоперые (Gobiesocidae). Эти виды являются филогенетическими реликтами былого вторжения тропической фауны на побережье австралийской части единого Австрало-Антарктического материка, куда они проникли вместе с теплым течением из моря Тетис в период вычленения из Гондваны Индийской плиты. В настоящее время они распространены в водах большей части Тасмании и юга Новой Зеландии, но редки у побережья юга Южной Америки и фактически отсутствуют в Подантарктической подобласти и Антарктической области. С другой стороны, виды северотихоокеанского происхождения многочисленны у побережья юга Южной Америки, хорошо представлены в Подантарктической подобласти и Антарктической области, но недостаточны в водах Тасмании и Новой Зеландии.

Важную роль в расселении рыб приантарктических вод в восточном направлении играло течение Западных Ветров. Так, рыбы северотихоокеанского происхождения расселились от юга Южной Америки к Фолклендским островам. Рыбы тропического происхождения расселились от Тасмании к Новой Зеландии. Рыбы Подантарктической области — от острова Кергелен к острову Макуори.

Подобласть южной части Южной Америки (включая группу островов Тристан-да-Кунья). Существенное влияние на эту подобласть оказывает течение Западных Ветров, часть которого отклоняется на север в виде холодного Перуанского течения, оказывающего влияние на побережье Чили. Большая часть течения Западных Ветров устремляется через пролив Дрейка в Атлантику, оказывая свое влияние на побережье Антарктиды. Часть этого потока устремляется на север между Фолклендскими островами и побережьем Аргентины, над Патагонским шельфом до Ла-Пласа, где резко поворачивает на восток, достигая островов Тристан-да-Кунья, после чего вновь объединяясь с течением Западных Ветров (рис. 172).

Прибрежная ихтиофауна в пределах подобласти в значительной степени гомогенна. Эта подобласть включает прибрежную территорию Южной Америки ниже умереннотеплых вод, а также Фолклендские острова и группу островов Тристан-да-Кунья. Более 52% рыб являются эндемиками этой подобласти.

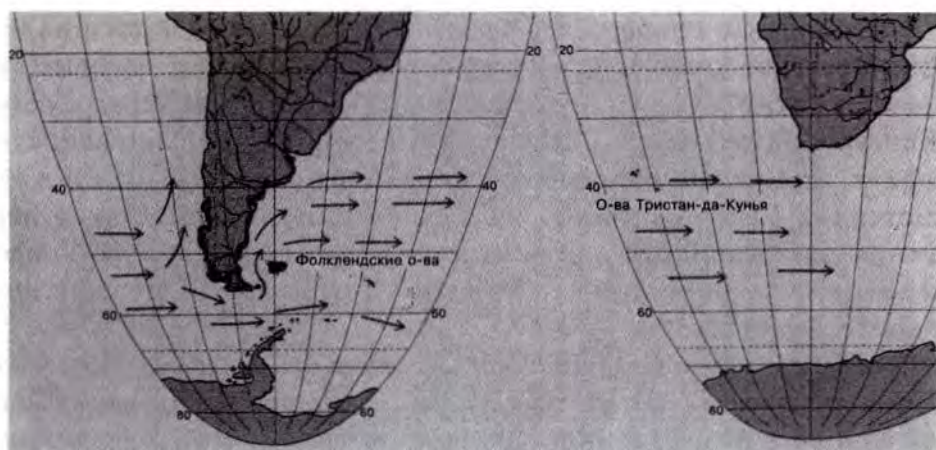


Рис. 172. Умереннохолодная (высоконотальная) область Южного полушария: подобласть южной части Южной Америки (включая группу островов Тристан-да-Кунья)

Подобласть Тасмании. Западное и южное побережье Тасмании (рис. 173) непосредственно подвержены влиянию течения Западных Ветров, ответвление которого проходит через Бассов пролив, отделяющего остров от Австралии. Умереннохолодные воды этого региона включают побережье Тасмании и Виктории (южный штат Австралии).

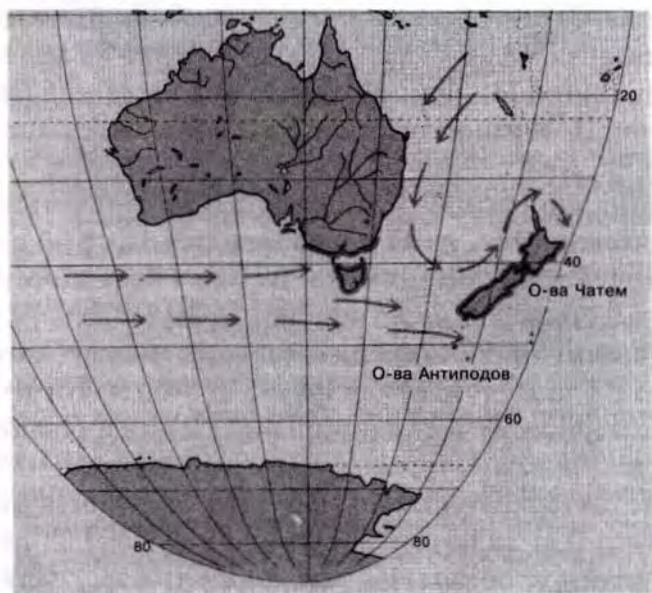


Рис. 173. Умереннохолодная (высоконотальная) область Южного полушария: подобласти Тасмании и южной части Новой Зеландии (с островами Чатем и островами Антиподов)

Очевидно, что прибрежные воды штата Виктория и Тасмании имеют значительное количество общих видов, включая тех, которые простираются также в умереннотеплые воды, особенно на запад к острову Кенгуру, находящемуся недалеко от берега на юге австралийского материка. Ряд видов умереннохолодной зоны распространен и в умереннотеплых водах Австралии, являясь реликтами и следствием перемещения Австралийской плиты от южных широт к экватору. Уровень эндемизма, в зависимости от изучаемых групп фауны этого региона, колеблется от 10 до 39%.

Подобласть южной части Новой Зеландии (с островами Чатем и островами Антиподов). Ответвление течения Западных Ветров — Тасманово течение, в виде узкого потока, идущего почти непосредственно от юго-восточного угла Австралии к юго-западной части Новой Зеландии, омывает последнюю как с западной, так и с восточной стороны. Это течение является важным фактором распространения видов от Тасмании, через южную часть Тасманова моря к южному побережью Новой Зеландии.

В пределах этой подобласти выделяют три зоогеографических региона: провинцию Кука, в состав которой входят побережье Южного острова и юга Северного острова Новой Зеландии, провинцию островов Чатем и провинцию островов Антиподов.

Подобласть Подантарктическая (с островами Кергелен и Макуори). Подантарктическая подобласть целиком состоит из маленьких океанских островов (рис. 174). Они находятся под воздействием течения Западных Ветров. Поверхностные температуры колеблются от 2°С летом до 5°С зимой.

Ихтиофауна этой подобласти существенно отличается от собственно Антарктической. Так, из 15 видов прибрежных рыб острова Кергелен, не являющихся его эндемиками, только 4 вида известны для шельфа Антарктиды. Несмотря на низкие температуры воды, фауна этой подобласти по своему происхождению является умереннохолодноводной и обязана своим происхождением фауне южной части Южной Америки, благодаря переносу в восточном направлении с течением Западных Ветров.

Фауна Подантарктической подобласти отличается высоким уровнем эндемизма. Она включает два зоогеографических подразделения: провинцию Кергелен с островами Макдональд, Херд, Марион, Принца Эдварда и островами Крозе, а также провинцию Макуори. Следует отметить, что из 15 видов рыб провинции Кергелен 66% являются эндемиками, а из 5 видов рыб прибрежных вод острова Макуори, несмотря на от-

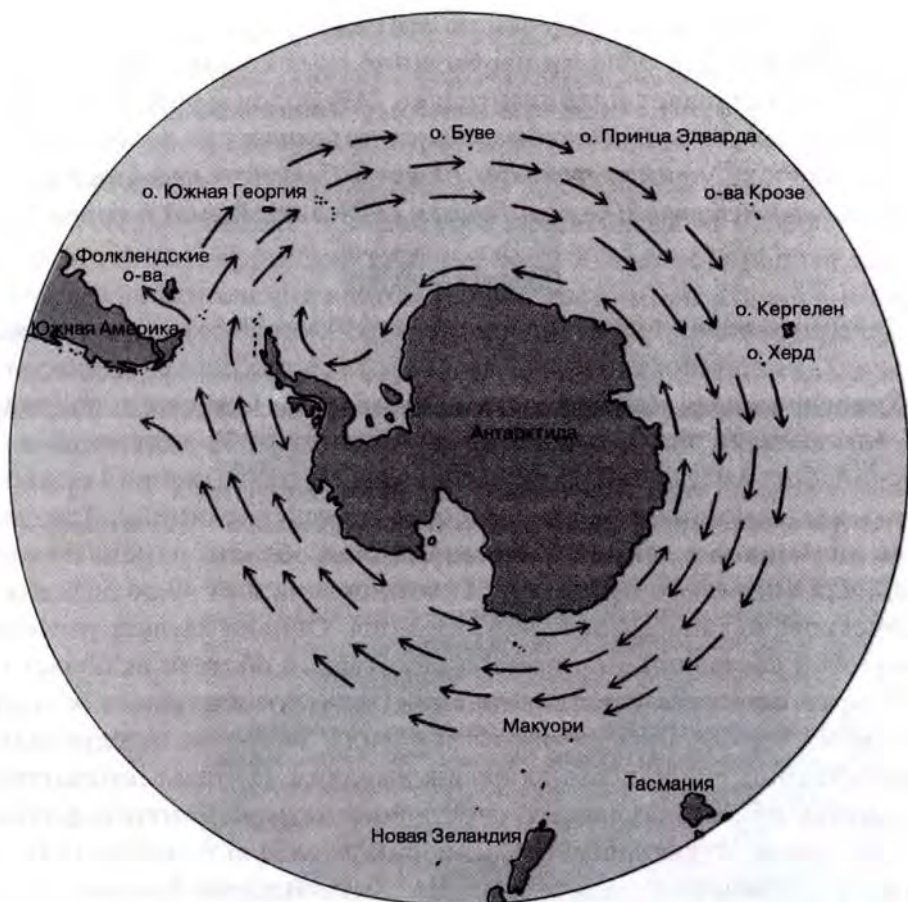


Рис. 174. Антарктическая область и Подантарктическая подобласть (с провинциями Кергелен и Макуори) Умереннохолодной (Высоконотальной) области Южного полушария

даленность в 5,4 тыс. км от острова Кергелен, 4 вида из них общие с рыбами прибрежных вод этого острова.

Антарктическая область. Антарктическая область занимает регион, где поверхностные температуры находятся в пределах от -2 до $+3,7^{\circ}\text{C}$, и включает, помимо шельфовых вод Антарктиды, прибрежные воды островов Южная Георгия и Буве. Эта область находится под влиянием холодного циркумполярного течения Западных Ветров. Вокруг континента имеется пояс пакового льда. Таяние льда приводит к частичному распреснению приповерхностных вод, однако, охлаждаясь, вода становится более плотной и, опускаясь, перемешивает слои так, что по краю антарктического континента устанавливаются однородные условия как по температуре, так и по солености от поверхности до значительных

глубин, способствуя распределению рыб в широком диапазоне глубин. Для Антарктической области необычайно высок эндемизм. В отношении рыб он составляет приблизительно 74% родов и 90% видов рыб.

В пределах Антарктической области выделяют три зоогеографические группировки: *приматериковую Южную Полярную подобласть*, а также *подобласти острова Южного Георгия* (34% эндемизма) и *острова Буве*.

Северный океан

Северный океан включает три области: Умереннотеплую (низкобореальная), Умереннохолодную (высокобореальная) и Арктическую.

Умереннотеплая (низкобореальная) область Северного полушария. Эта область не является смешанно-переходной от Тропической к Арктической. Она имеет свой уровень эндемизма, позволяющий ее рассматривать как самостоятельную зоогеографическую единицу. Так, количество эндемиков в данной Умереннотеплой области изменяется от 28 до 32% для японского побережья Тихого океана и от 40 до 50% для Атлантического океана и Средиземного моря. Однако следует учитывать, что видовой состав эндемиков Умереннотеплой области включает в себя виды тропического происхождения, приспособившиеся к низким зимним температурам этой области, и виды умереннохолодноводного происхождения, приспособившиеся к высоким летним температурам.

Данная область включает следующие четыре зоогеографических подразделения: Атлантическо-Средиземноморскую подобласть (с провинциями Лузитанская, Черноморская, Каспийская и Аральская), подобласть Каролины, Калифорнийскую подобласть (с провинциями Калифорнийского залива и Сан-Диего) и Японскую подобласть.

Отношения среди подобластей Умереннотеплой области Северного полушария. Многие виды умереннотеплых подобластей как Тихого, так и Атлантического океанов оказываются общими, несмотря на то, что в настоящее время эти подобласти разделены широкими пространствами холодных вод. С одной стороны, это может быть объяснено тем, что в былые времена холодноводный барьер был менее обширный и легче преодолимый. Так, в начале мезозойской эры, когда основной поток теплых вод из моря Тетис устремлялся на север вокруг будущей Лавразии (см. цв. вкл. «Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли», а, б), умереннотеплые регионы азиатского и североамериканского побережий Пангеи представляли собой практически единую область. С другой стороны, виды, населяющие умеренно теплые воды Северного полушария, могли иметь тропическое происхождение, являясь в прошлом эвритермными рыбами тропиков, а в настоящее время ре-

ликтами, независимо развивающихся по обе стороны океана соответствующих подобластей. Таковы, видимо, пути расселения амфиатлантических бореальных видов рыб (см. цв. вкл. «Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли», б-г).

Атлантическо-Средиземноморская подобласть (рис. 175). Северо-Атлантическое течение, являющееся продолжением Гольфстрима, несет свои теплые, приповерхностные воды к Европе, продолжаясь в виде Норвежского течения вплоть до Баренцева моря. На уровне Британских островов это течение дает ответвление на юг к берегам Африки. Вдоль побережья Западной Европы и Африки несет свои холодные и более плотные воды Канарское течение. Эти течения создают довольно стабильные умереннотеплые температурные условия в данной подобласти.

Через Гибралтарский пролив осуществляется водообмен между более соленым (38–39,5‰) Средиземным морем и Западной Атлантикой.

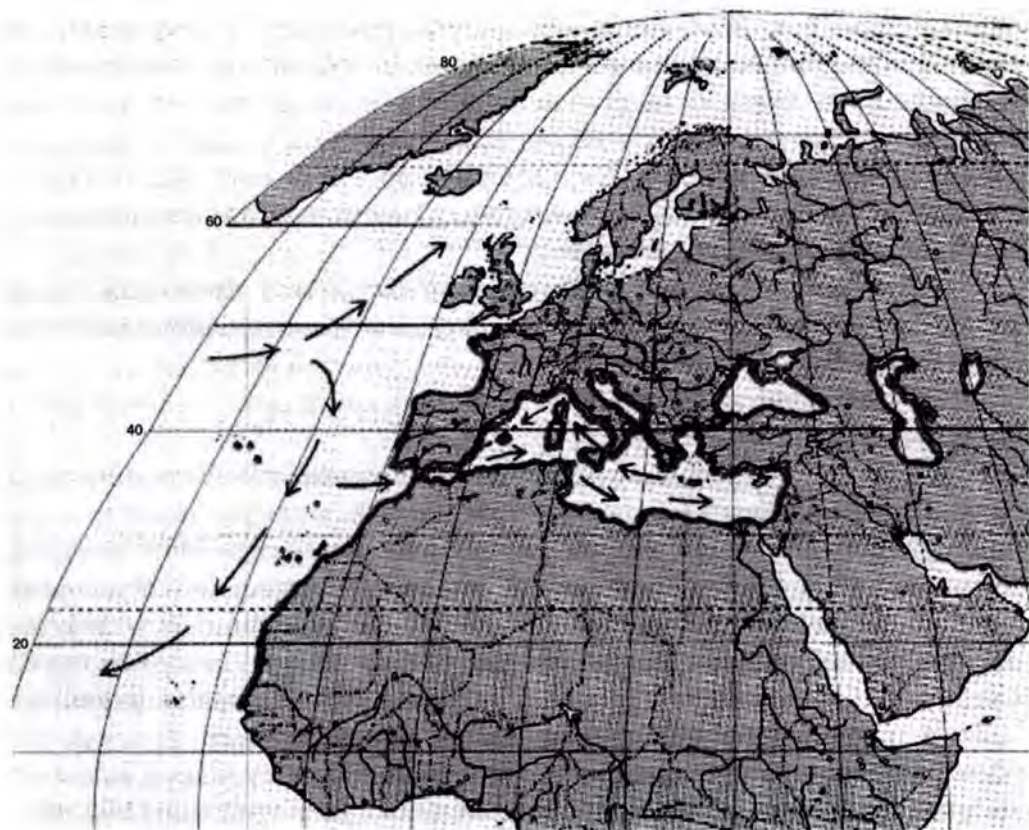


Рис. 175. Умереннотеплая (низкобореальная) область Северного полушария: Атлантическо-Средиземноморская подобласть с провинциями: Лузитанианская, Черноморская, Каспийская, Аральская

Воды Черного и Средиземного морей обмениваются через узкий Босфор, причем через него более соленая вода втекает из Средиземного моря в Черное, а менее соленая черноморская вода вытекает в обратном направлении по поверхности. Эти противотоки и интенсивность в отдельности каждого в значительной степени зависят от черноморского пресноводного водосбора. Воды Черного, Каспийского и Аральского морей заметно холоднее и частично или полностью отделены от Средиземного моря, но их морская фауна главным образом средиземноморского происхождения, в связи с чем эти водоемы включены в качестве самостоятельных провинций в Атлантическо-Средиземноморскую подобласть.

В начале мезозойской эры Средиземное море являлось частью моря Тетис. В начале юрского периода по конец мела это море было очень большим и служило связующим звеном между Восточной Атлантикой и Индийским океаном. В конце мелового периода оно обособлялось от океанических вод. В олигоцене-миоцене оно потеряло ряд тропических видов из-за резкого похолодания. В миоцене в области современного Средиземного моря остались неполносоленые эпиконтинентальные средиземноморские озера, а на месте современных Черного, Каспийского и Аральского морей — Сарматское озеро-море (см. рис. 16). В период плейстоценового оледенения воды Средиземного моря вновь подвергались охлаждению летом до 12°C.

Атлантическо-Средиземноморская подобласть в настоящее время является наиболее крупным умереннотеплым зоогеографическим подразделением в мире.

В состав Атлантическо-Средиземноморской подобласти входят четыре провинции.

Лузитанская провинция простирается от пролива Ла-Манш на севере до Зеленого Мыса на западном побережье Африки, включая акваторию Средиземного моря, в котором насчитывается около 540 видов рыб, из них 362 вида прибрежной фауны. Эндемизм ихтиофауны Средиземного моря составляет примерно 14,4%. К этой провинции относятся представители прибрежной фауны Азорских островов, находящихся на Срединно-Атлантическом хребте, и островов Мадейра, расположенных значительно ближе к восточному побережью Атлантики. Ихтиофауна обеих этих групп островов отличается крайне низким уровнем эндемизма и высоким сходством с представителями средиземноморской фауны, что может быть объяснено, с одной стороны, постепенным удалением от восточного побережья в процессе раскрытия Атлантического океана, с другой стороны — сравнительно недавним заселением этих

островов представителями Средиземноморья после резкого сокращения их ихтиофауны в период плейстоценового оледенения Северного полушария.

Территории остальных провинций соответствуют акваториям одноименных водоемов: Черноморская, Каспийская и Аральская.

Черноморская провинция. Черное море неоднократно изолировалось от Средиземного и неоднократно объединялось с Каспийским. Это приводило к резкому изменению его гидрологического режима, выражаясь в колебаниях температуры, солености, содержания в воде сероводорода, что временами обуславливало почти полное вымирание его фауны. Количество видов рыб в Черном море — 140, из них 33 вида, или приблизительно 24%, эндемики. При этом 99 видов общие со Средиземноморской фауной и 8 — с Каспийской.

Строго говоря, Черное море и Каспий не должны быть внесены в состав умереннотепловодных, так как уровень колебания их температур более соответствуют умереннохолодным водам. С другой стороны, основная часть ихтиофауны, в частности Черного моря, общая со Средиземноморьем. Довольно высокий уровень эндемизма может быть приписан нескольким периодам пространственной изоляции. Все это позволяет рассматривать Черноморскую провинцию в составе Атлантическо-Средиземноморской подобласти.

Каспийская провинция. Каспий отделился от Черного моря в плиоцене, однако в плейстоцене, в период таяния ледников, видимо, вновь объединился с Черным морем на относительно короткое время, в период которого получил в состав своей ихтиофауны ряд новых видов из Арктического бассейна. В настоящее время Каспий располагается на 25 м ниже уровня Мирового океана, благодаря чему имеет хороший водосбор. Только Волга приносит более 75% от ежегодного притока. Соленость поверхностных вод Каспийского моря составляет 12–13‰, отличаясь по солевому составу от обычной морской воды низким содержанием натрия и хлора и высоким — сульфатов и кальция.

Необычайно высок эндемизм фауны Каспийского моря. Так, из 78 видов рыб Каспия треть являются эндемиками, а общий эндемизм фауны достигает 46,6%.

Аральская провинция. Аральское море, или, точнее, озеро, сформировалось в среднем или позднем плейстоцене. Соленость была около 10‰, но после зарегулирования стока впадавших в него рек резко растет. Солевой состав воды подобен каспийскому. Долгое время Аральское море имело связь с Каспием, благодаря чему в недалеком прошлом из 24 видов рыб Арала 14 — были общими с ихтиофауной Каспия, од-

нако многие виды рыб Арала скорее пресноводного происхождения, чем морского. Из-за засоления Аральского моря в настоящее время значительная часть его видов рыб пресноводного происхождения прекратила свое существование.

Подобласть Каролины. Теплое Гвианское течение несет свои воды через Карибское море и Юкатанский пролив в Мексиканский залив (рис. 176). Летом эти воды достигают северной части залива, а зимой — только южной. В свою очередь, Флоридское течение через Флоридский пролив осуществляет отток поверхностных, теплых вод из Мексиканского залива и, объединяясь с теплым Антильским течением (продолжение теплого, тропического северного пассатного течения), уже в виде Гольфстрима несет свои воды вдоль североамериканского побережья до мыса Хаттерас, после которого поворачивает на восток. Таким образом, северная часть Мексиканского залива и восточное побережье Северной Америки до Северной Каролины омываются умереннотеплыми водами.

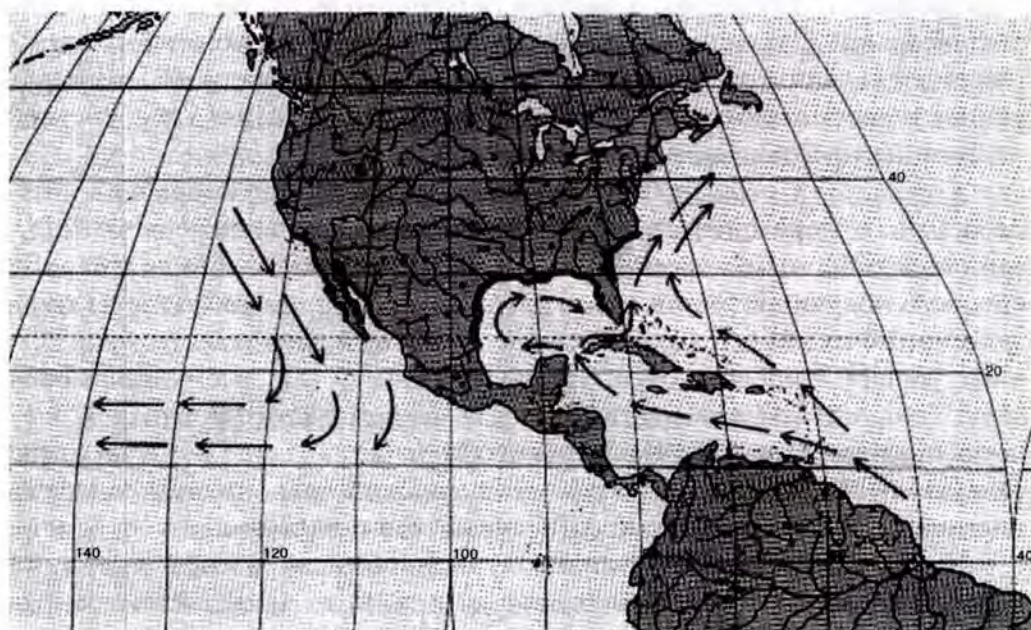


Рис. 176. Умереннотеплая (низкобореальная) область Северного полушария: подобласти Каролины и Калифорнийская

При сравнении ихтиофаун Мексиканского залива и побережья Америки следует отметить их большое сходство. В составе Мексиканского залива значительное количество эвритермных тропических видов. Осо-

бенно их число растет с глубиной, что естественно, поскольку и в тропиках на шельфе часто с глубиной падает температура воды. Общее число эндемиков не превышает 10%, что позволяет считать единой всю умереннотеплую подобласть Каролины.

Для данной подобласти в целом характерен высокий процент видов рыб тропического происхождения, а для всего восточноамериканского побережья Северной Америки — высокий процент умереннотеплолюбивых видов рыб, обитающих в умереннохолодных водах, и наоборот. Значительно более высокая численность видов рыб и более высокий процент эндемиков (около 10%) в северной части Мексиканского залива по сравнению с атлантическим побережьем Америки указывают, что именно залив являлся центром расселения рыб данной подобласти. Все это, с одной стороны, может являться следствием того, что в середине мелового периода все атлантическое побережье Северной Америки находилось в тропической зоне (см. цв. вкл. «Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли», в). С другой стороны, такая ситуация могла возникнуть в результате воздействия на данный регион плейстоценового оледенения.

Калифорнийская подобласть. Изгиб тихоокеанского края материка Северной Америки в районе Береговых хребтов приводит к отклонению от берега холодного Калифорнийского течения, способствуя прогреву прибрежных вод западного побережья полуострова Калифорния, а также Калифорнийского залива и обеспечивая развитие умереннотепловодной фауны в этом регионе. Этот регион разъединен на два Мексиканской тропической подобластью, доходящей на север до южной оконечности Калифорнии. Эти две провинции Калифорнийской подобласти весьма сильно отличаются друг от друга. Эндемики фауны провинции залива Калифорнии, составляющие от общего числа видов рыб 17%, почти полностью тропического происхождения, в то время как в провинции Сан-Диего они, составляющие от общего числа видов рыб 19%, имеют двойное происхождение: наполовину тропического, наполовину умереннохолодноводного происхождения.

Оставшаяся фауна залива Калифорния, за исключением эндемиков, практически вся состоит из эвритермных тропических видов, в то время как фауна провинции Сан-Диего только на треть тропического происхождения, а остальные — эвритермные, умеренноводные виды (см. цв. вкл. «Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли», в-д). Снижение температуры поверхностных вод в ледниковый период плейстоцена, видимо, не было достаточным для значительного обмена видами между двумя этими провинциями.

Японская подобласть. Достигнув азиатского континента, экваториальное, теплое северное пассатное течение, пройдя Филиппинское море, в виде теплого течения Курошио, поворачивает к берегам Японии. Достигнув острова Тайвань, Курошио пересекает цепь островов Рюкю и разбивается на два потока (рис. 177). Меньшая часть его, в виде Цусимского течения, пересекает Восточно-Китайское море и, огибая остров Кюсю с западной стороны, через Корейский пролив устремляется в Японское море, где очень быстро остывает по мере прохождения на север. Главный поток Курошио, огибая остров Кюсю с восточной стороны, движется вдоль восточного побережья Японии до мыса Инубо острова Хонсю, где вместе со встречным холодным течением Ойясио поворачивает на восток.

Резкое температурное изменение неподалеку от мыса Инубо сопровождается резким изменением фаун. Однако, из-за миандрирования (завихрения) на границе идущих на восток течений Курошио и Ойясио,

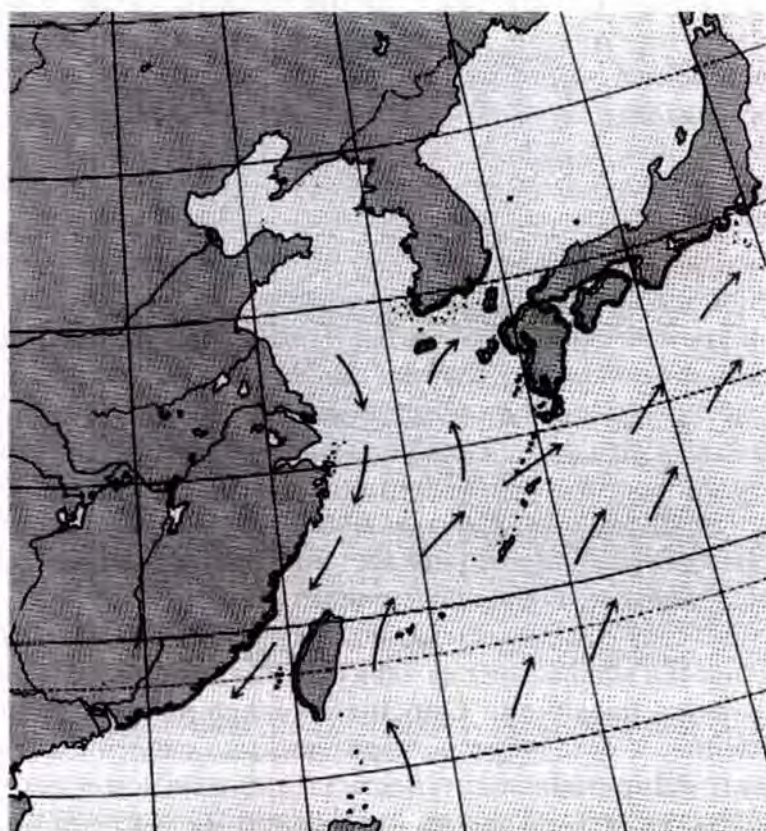


Рис. 177. Умереннотеплая (низкобореальная) область Северного полушария: Японская подобласть

вместе с вихрями на север проникают многие обитатели поверхностных, прибрежных, умеренно теплых вод.

Рассматривая ихтиофауну умеренно теплого японского региона, следует отметить, что только приблизительно 50 видов, или пятая часть эндемичного для этого региона рыб принадлежат к типично холодноводным семействам или родам рыб, остальные — тропического происхождения. Так, шельфовая фауна побережья Южной Японии, ниже Токио, по сути дела является тропической или субтропической. Степень эндемизма рыб этой подобласти составляет 28%.

Границы этой подобласти не везде установлены точно. Японская подобласть простирается от мыса Инубо на востоке Японии до ее юго-запада, включая побережье Корейского пролива с обеих сторон, западное побережье острова Тайвань и восточное побережье Китая напротив Тайваня.

Умереннохолодная (высокобореальная) область Северного полушария. Учитывая позднее раскрытие Атлантики (см. рис. 4, цв. вкл. «Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли»), полагают, что северная часть Тихого океана функционировала как центр эволюционной радиации, определяя фауну антарктических и, в значительно меньшей степени, североатлантических вод. Кроме того, северотихоокеанские виды, обойдя экваториальную область, проникли в холодные воды Южного полушария. В свою очередь, некоторые виды, в частности представители семейства Тресковых (*Gadidae*), возникшие в Атлантике, проникли в Арктику и некоторые из них дали вспышку численности в северной части Тихого океана.

В северной части Тихого океана фауна шельфа может быть разделена на две подобласти, по одной на каждой стороне океана. Эти подобласти могут быть, в свою очередь, подразделены на пять отдельных провинций три на западной стороне и две на востоке. В Атлантике также выделяют две подобласти.

Западно-Атлантическая высокобореальная подобласть. Теплое течение Гольфстрим, протекая вдоль восточного побережья Северной Америки, достигнув мыса Хаттерас, уходит на северо-восток, освобождая место вдоль берега холодному Лабрадорскому течению. Два, движущихся навстречу друг к другу разнотемпературных потока (холодное — ближе к берегу и теплое — чуть поодаль) создают мощные вихревые потоки, благодаря которым шельф региона от мыса Хаттерас до острова Ньюфаундленд включительно имеет умереннохолодные воды с высокой продуктивностью (рис. 178).

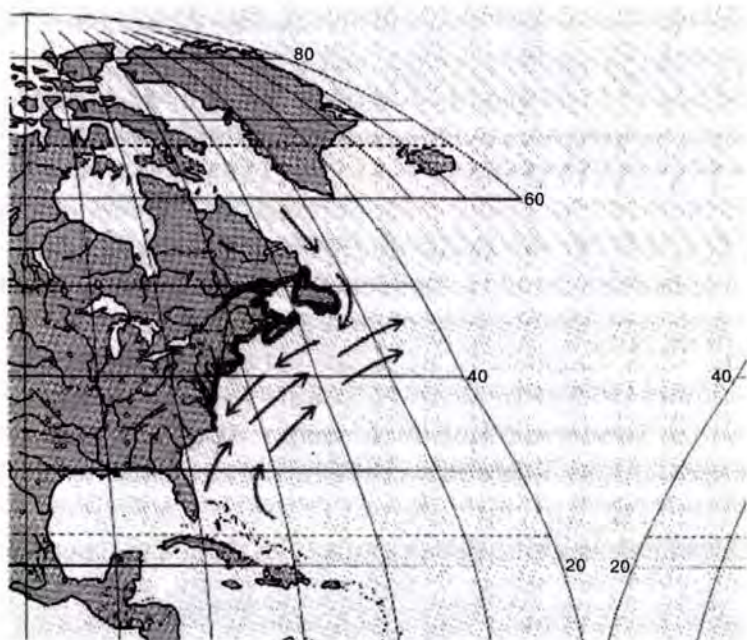


Рис. 178. Умереннохолодная (высокобореальная) область Северного полушария: Западно-Атлантическая подобласть

Восточно-Атлантическая высокобореальная подобласть. Эта подобласть находится под воздействием теплого Северо-Атлантического течения, являющегося продолжением Гольфстрима, которое достигает Норвежского моря, становясь Норвежским течением, и заканчивает свой путь в Баренцевом море (рис. 179).

Подобласть простирается от Ла-Манша, включая острова Ирландия и Великобритания, вдоль побережья Европы до Кольского фиорда (Мурманск), включая побережье Балтийского моря и южное побережье острова Исландия. В эту подобласть входят акватории, сильно отличающиеся между собой по гидрологическим условиям, например опресненное Балтийское море и побережье Европы и Исландии с океанической соленостью. Однако эндемизм фаун этих регионов не достигает необходимого уровня, достаточного для выделения в самостоятельные провинции.

В целом эндемизм рыб подобласти составляет 25–28%. Основным центром заселения этого региона является восточное побережье Северной Атлантики (см. цв. вкл. «Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли», д), причем трансатлантических видов рыб в данной подобласти менее 25%.



Рис. 179. Умереннохолодная (высокобореальная) область Северного полушария: Восточно-Атлантическая подобласть

Западно-Тихоокеанская высокобореальная подобласть. Южная часть Японского моря получает устойчивый поток теплой воды от ответвления Кюросио в виде Цусимского течения (рис. 180). Оно проникает в эту часть моря через Корейский пролив и омывает восточное побережье вплоть до острова Хоккайдо, возвращаясь по западному побережью в виде холодного течения. В Желтом и Восточно-Китайском морях его ответвление в западном направлении также дает циклонический круговорот воды (против часовой стрелки). В Охотском море циклонический круговорот воды обеспечивает более теплый климат на его восточном и северном побережье, чем на западном и южном.

Холодное Восточно-Камчатское течение спускается из Берингова моря вдоль Камчатки и в виде Курильского течения вдоль восточного побережья островов Курильской гряды сливается с течением, пересекающим Курильскую гряду из Охотского моря, образуя холодное течение Ойясио. Влияние последнего простирается по Японскому побережью на юг, до мыса Инубо. Напротив северной части острова Хонсю течение Ойясио делает резкий поворот на восток и после смешивания с водами Кюросио бежит поперек северной части Тихого океана в виде Северо-Тихоокеанского течения.



Рис. 180. Умереннохолодная (высокобореальная) область Северного полушария: Западно-Тихоокеанская подобласть с провинциями: Юго-Восточная, Охотоморская и Курильская

По мнению Г.У. Линдберга (1955, 1972), в третичный и четвертичный периоды наблюдались значительные, неоднократные трансгрессии и регрессии моря, приводящие как к снижению уровня Мирового океана на 200–300 м, так и повышению его на 150–180 м. Так, в плейстоцене из-за резкого снижения уровня Мирового океана Желтое море являлось сушей, Японское море было внутренним водоемом, Охотское — почти отрезанным от Тихого океана, а в плиоцене ныне существующие восточноазиатские моря отсутствовали между Азией и Северной Америкой, а вместо Берингова пролива существовала суша — Берингия.

Подобласть включает три провинции: Юго-Восточную, Охотоморскую и Курильскую.

Юго-Восточная провинция. Северной границей ее является пролив Цугару (Сангарский) между островами Хоккайдо и Хонсю. Этот пролив является преградой для таких северных рыб, как Корюшковые (*Osmeridae*), некоторые виды (см. рис. 66, 71) тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*), Керчаковые (*Cottidae*). По восточному побережью острова Хонсю провинция простирается до мыса Инубо. По западному побере-

жью острова Хонсю и восточному азиатского материка в южном направлении провинция занимает центральную и южную части Японского моря, Желтого и западную часть Восточно-Китайского моря, имея разрыв по побережью Корейского пролива.

Уровень эндемизма этой провинции составляет приблизительно от 15 до 20%.

Охотоморская провинция. Хотя фауна северной части Японского и Охотского морей очень схожа, Охотское море обладает значительным эндемизмом. В нем около 300 видов рыб, из которых 28–30% эндемики Охотского моря, 140 видов общие с фауной Японского моря и 112 — Берингова.

Курильская провинция. Курильская провинция занимает регион, простирающийся от северной части Японского моря и острова Хоккайдо, по Курильской цепи островов и вдоль восточного побережья Камчатки до мыса Олюторский в западной части Берингова моря. Очень много видов рыб происходят из Охотского моря, однако ихтиофауна Курильской провинции включает от 30 до 40% эндемиков.

Восточно-Тихоокеанская высокобореальная подобласть. Теплое Северо-Атлантическое течение, как продолжение и результат смешения Куроисио и Ойяисио, достигает Северной Америки в районе штата Орегона, разделяясь на два потока. Один, менее мощный, поворачивает на юг в качестве Калифорнийского течения, другой, более мощный, устремляется на север в залив Аляска (рис. 181).

Став уже относительно прохладным, Калифорнийское течение тем не менее оказывает очень важное общее влияние на прибрежную фауну узкого континентального шельфа от Северной Калифорнии до Британской Колумбии.

Подобласть включает две провинции: штата Орегон и Алеутскую.

Провинция штата Орегон. Северная граница провинции проходит от пролива Диксон-Энтранс на севере Британской Колумбии или на юго-востоке штата Аляска. Степень эндемизма для рыб этого региона — приблизительно 50%.

Алеутская провинция. Эта провинция простирается вдоль побережья залива Аляска на юге, Алеутских островов, побережье Бристольского залива и на север Берингова моря, включая острова Прибылова и Нунивак.

Арктическая область. Арктическая область (рис. 182), помимо побережья Северного Ледовитого океана, распространяется на побережье Берингова моря и в северо-западную часть Атлантики.



Рис. 181. Умереннохолодная (высокобореальная) область Северного полушария: Восточно-Тихоокеанская подобласть с Алеутской провинцией и провинцией штата Орегон

В Северной Атлантике холодное Северо-Гренландское течение выносит свои воды из Северного Ледовитого океана через Датский пролив, определяя низкие температуры восточного побережья Гренландии и северо-восточной части Исландии. Далее этот поток огибает Гренландию и возвращается из Баффинова залива через Девисов пролив в виде Лабрадорского течения, несущего свои воды в юго-восточном направлении вдоль севера Северной Америки.

Относительно теплое Норвежское течение несет свои воды в юго-западную часть Баренцева моря, несколько поднимая температуры вод у Новой Земли, Земли Франца-Иосифа и Шпицбергена, после чего этот поток включается в общее движение Арктических вод вокруг полюса по часовой стрелке. Втекает тихоокеанская вода в Ледовитый океан и через Берингов пролив.

В Арктическую область входят: побережье Евразии от Мурманска, включая Белое море, до Берингова пролива и далее до Олюторского мыса Камчатки; от острова Нунивак восточного побережья Берингова моря, вдоль североамериканского побережья Ледовитого океана, вклю-



Рис. 182. Арктическая область

чая северное побережье Лабрадора до Ньюфаундленда; северное побережье Исландии, Гренландия, Новая Земля, острова Шпицбергена, Земля Франца-Иосифа, а также острова, расположенные между Гренландией и Северной Америкой.

В ихтиофауне Арктической области некоторые виды рыб (*Somniosus microcephalus*, *Raja radiata*, *Lumpenus lumpretaeformis*, *Anarhichas lupus*) имеют бореальное происхождение и распространены или от западного до восточного побережья Северной Атлантики, включая зону влияния Атлантики в арктических водах, или аналогично этому в зоне влияния тихоокеанских вод. Большинство рыб имеют циркумполярное распространение. Арктическая фауна по существу является гомогенной и, следовательно, рассмотрена как единая область без подразделений. Из-за значительного количества бореальных видов уровень эндемизма арктических рыб сравнительно низок, но тем не менее составляет от 20 до 25%.

На шельфе и верхней батииали Арктической области преобладают виды северотихоокеанского генезиса. Это вполне понятно, поскольку

данная область является производной северной части древнего океана Панталасса (см. цв. вкл. «Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли», а–д).

Вертикальное распределение рыб в морях и океанах

Если учесть, что условия жизни рыб в прибрежных зонах, на больших глубинах или в открытой части морей (пелагиали) существенно различаются, то распределение их следует рассматривать в зависимости от мест обитания.

Акваторию морей и океанов подразделяют на *прибрежную*, или *неритическую*, зону над материковой отмелью и *океаническую* зону над материковым склоном и океаническим ложем.

В зависимости от глубины и рельефа по вертикали дно океанов и морей подразделяется (рис. 183): на *материковую отмель*, или *шельф*, с очень небольшим и плавным понижением дна до глубины около 200 м; *материковый склон*, или *батиаль*, с резким понижением дна в пределах глубин от 200 до 3000 м; ложе океана, подразделяющееся на *абиссаль* (от 3000 до 6000 м), переходящую в глубоководные желоба, или *ультраабиссаль*, до глубины 11000 м.

Вертикальная зональность океана сопровождается изменениями с глубиной таксономического состава почти всех групп животных, при-



Рис. 183. Экологические зоны бентали и пелагиали Мирового океана

чем распределение ряда групп ограничено пределами только одной вертикальной зоны, особенно абиссалью и ультраабиссалью. Границы единиц районирования абиссали и ультраабиссали (см. рис. 159) отличаются меньшей приуроченностью к широтным зональным границам.

Вертикальная зональность фаун часто являлась следствием заселения больших глубин прибрежными формами, возникших в результате расхождения материков и иных тектонических процессов. Однако существуют процессы, приводящие к вторичному переуглублению уже сложившегося батиметрического профиля континентальной ступени с вертикальной зональностью от шельфа до океанического дна и глубоководных впадин. Такие внутришельфовые депрессии с образованием замкнутых котловин населены в основном нетипичными для батииали или абиссали вторичноглубоководными обитателями шельфа. При рассмотрении физико-географических условий (рис. 184) и видового состава фаун частично изолированных глубин различают, по крайней мере, два разных типа морских водоемов: 1) сравнительно неглубокие локальные котловины в пределах шельфа (как, например, в Белом море или на антарктическом шельфе) и 2) более глубоководные, частично

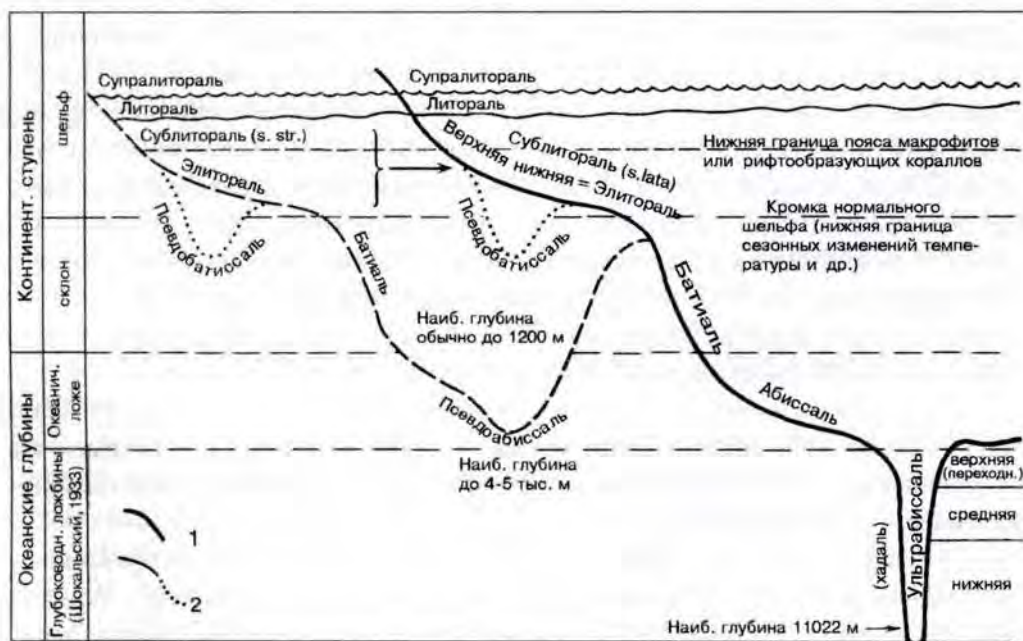


Рис. 184. Схема вертикальной зональности морской донной фауны: 1 — нормальный (батиметрический) профиль, 2 — профили переуглубленного типа морского дна

изолированные моря, вроде Средиземного или Японского. Для глубин последних морей применяют термин *псевдоабиссаль*. Для первого типа переуглубленных внутришельфовых бассейнов предложен термин *псевдобатиаль*. Глубина шельфа и значительные обычно градиенты абиотических факторов препятствуют возможности проникновения на псевдоабиссальные глубины настоящим абиссальным видам Мирового океана, или они попадают здесь в виде исключения.

Таким образом, псевдобатиаль и псевдоабиссаль необходимо рассматривать как особые глубинные зоны, которые следует включить дополнительно в существующую схему вертикальной зональности морской донной фауны.

Обычно батиальной называют фауну, населяющую склон континентальной ступени и поэтому непосредственно связанную с фауной шельфа. Однако в Мировом океане широкое распространение имеют различные поднятия дна с крутыми склонами на глубинах порядка батимальных (200–2000 м), но отделенные от материков и их шельфов обширными пространствами океанского ложа. К категории таких поднятий могут быть отнесены различные океанические банки, подводные горы и вулканы, гийоты, подводные цепи и, что особенно существенно, сюда же в значительной степени можно относить и всесветную систему срединно-океанических хребтов. Такой тип бесшельфовой океанической батии было предложено называть *талассобатией*. Фауна талассобатии по сравнению с материково-батиальной обычно сильно обеднена за счет шельфовых видов, но, кроме того, она может иметь другие особенности, зависящие от ряда факторов в рассматриваемом океанском регионе, таких, как отдаленность от материков, степень глубинной изоляции, наименьшая глубина подводных гор, связь со срединно-океаническими хребтами, региональная система течений, близость к путям дрейфа плавучих макрофитов (келпов), возможности и способы расселения местных видов и др.

По вертикали океан подразделяется на *эпипелагиаль* (верхний слой до глубины 150–200 м), *мезопелагиаль* (200–1000 м), *батипелагиаль* (1000–3000 м), *абиссопелагиаль* (3000–6000 м) и *ультраабиссаль (хадопелагиаль)* — свыше 6000 м.

По типу связи со средой обитания все океанические организмы группируются в три основные категории — планктон, нектон и бентос, причем рыбы представлены в каждой из этих жизненных форм. Многие рыбы занимают промежуточное положение и принадлежат к нектопланктону или нектобентосу. Кроме того, многие рыбы проходят в своем раннем развитии «планктонную стадию».

Эпипелагиаль. Обособленность эпипелагического биотопа лучше всего выражена в тропической зоне — там, где постоянно существующий слой теплых вод, обычная толщина которого составляет 100–200 м, отделен от холодного глубинного слоя главным термоклинном, также имеющим постоянный характер. В умеренных и высоких широтах термическая обособленность верхних слоев существует только летом, когда формируется слой скачка, разрушающийся в холодный сезон вертикальной конвекцией в результате охлаждения поверхности воды. Соответственно этому эпипелагический ихтиоцен вполне четко выражен только в тропической зоне.

Ихтиофауна эпипелагиали, из-за малого разнообразия экологических ниш, отличается сравнительно небольшим видовым разнообразием. Только 25 видов хрящевых рыб и около 120 видов костных рыб являются постоянными обитателями этой зоны. Для эпипелагиали наиболее характерны представители следующих семейств: Сельдевые акулы — Lamnidae, Лисьи — Alopiidae, Гиганские — Cetorhinidae, Серые — Carcharhinidae из Акулообразных и Полурыловые — Hemiramphidae (*Oxyrorhamphus*), Летучие рыбы — Echocoetidae, Скумбрешуковые — Scomberesocidae, Корифеновые — Coryphaenidae, Брамовые — Bramidae, Тунцовые — Thunnidae, Мечерыловые — Xiphiidae, Парусниковые — Istiophoridae, Номеевые — Nomeidae, Луны-рыбы — Molidae и другие.

Помимо постоянных обитателей поверхностных слоев открытого океана — **голоэпипелагических** рыб, в состав эпипелагического ихтиоцена входят **мероэпипелагические** рыбы, проводящие здесь определенную часть жизни (мальковые стадии многих прибрежных рыб; нагуливающиеся стада лососей и некоторых других видов; глубоководные рыбы, поднимающиеся к поверхности, и др.), и включение их в список увеличивает его более чем вдвое, но все они представляют собой лишь временный элемент населения поверхностного слоя открытого океана, и **ксеноэпипелагические** рыбы, нормально живущие в других биотопах.

По своим гидродинамическим характеристикам почти все, за ничтожным исключением (например, карликовая сайра *Cololabis adocetus*), эпипелагические рыбы должны быть отнесены к нектону.

Современная эпипелагическая ихтиофауна в целом представляет собой относительно недавнее образование, ведущее свое происхождение от прибрежных (в основном неритическо-пелагических) групп рыб.

Мезопелагиаль. Мезопелагическая ихтиофауна исключительно разнообразна. Она включает около 600 видов костных рыб, а также несколько видов акул (в основном из сем. Пряморылых — Dalatiidae). В соот-

ветствии с разнообразием экологических ниш мезопелагические рыбы сильно различаются по образу жизни, миграционным циклам, способам добывания пищи. Большая их часть принадлежит к макропланктону, или микронектону. Нектонные рыбы представлены здесь малым числом видов, главным образом из сем. Алепизавровых (*Alepisauridae*), Гемпиловых (*Gempylidae*), обитающих преимущественно в верхних слоях мезопелагиали.

Наибольшее число мезопелагических видов содержат семейства Светящихся анчоусов — *Myctophidae* (около 200 видов) и *Melanostomiatidae* (около 120), а также Паралеповых — *Paralepididae*, Гоностомовых — *Gonostomatidae*, Астронестовых — *Astronesthidae*, Меламфаевых — *Melamphaeidae*, Батилаговых — *Bathylagidae*, Хиазмодовых — *Chiasmodontidae*, *Scopelarchidae*, Стомиевых — *Stomiatidae*, *Sternoptychidae*, *Chauliodontidae* и др.

Следует отметить, что почти все рыбы этой вертикальной зоны принадлежат к характерным мезопелагическим семействам, не представленным или почти не представленным не только в прибрежных водах, но и в других биотопах пелагиали. Высокая степень таксономической обособленности и глубокая специализация этой фауны свидетельствуют о ее исторической древности. Основным источником формирования мезопелагической ихтиофауны послужили, по всей вероятности, батипелагические предковые формы.

Батипелагиаль. Ихтиофауна батипелагиали насчитывает около 150 видов рыб, которые все относятся к макропланктону. Для батипелагиали особенно характерны рыбы-удильщики подотряда *Ceratioidei* (около 90 видов). Типичными обитателями этой зоны являются также некоторые Гоностомовые — *Gonostomatidae*, *Malacosteidae* (*Malacosteas*), Светящиеся анчоусы — *Myctophidae* (*Taaningichthys*), Китовидкообразные — *Cetomimiformes*, *Serrivomeridae*, *Eurypharyngidae* и др. Все батипелагические рыбы относятся к древнеглубоководным семействам. Многие ведут свое происхождение от глубоководных рыб материкового склона.

Вертикальное распределение и миграции. Для большинства океанических рыб очень характерны существенные изменения в вертикальном распределении в течение жизненных циклов или в зависимости от времени суток. Для пограничной зоны между нижней эпипелагиалью и верхней мезопелагиалью весьма характерна особая подповерхностная ихтиофауна, центр расселения которой находится на глубинах, отличающихся наибольшим вертикальным градиентом температуры.

В океанской пелагиали весьма обычны «онтогенетические» вертикальные миграции, суть которых сводится к большему или меньшему разделению горизонтов обитания взрослых рыб и их личиночно-мальковых стадий. Эмбриональное и раннее постэмбриональное развитие многих глубоководных (мезо- и батипелагических) рыб происходит в эпипелагиали, поскольку именно здесь сосредоточен фито-, а следовательно, и зоопланктон, необходимый для их питания, и лишь по мере роста зона обитания смещается в более глубокие слои воды.

Суточные вертикальные миграции особенно характерны для среднеглубинных (мезопелагических) рыб.

Так, акулы, миктофиды, змеиная макрель проникают ночью к самой поверхности воды, а дневное время проводят на глубине 400–800 м. Другие мигрирующие в течение суток рыбы поднимаются в темное время из мезопелагиали в нижние слои эпипелагиали, но большая часть мигрантов останавливается у верхней границы основного термоклина, которая служит естественной границей их ночного подъема. В мезопелагиали есть и вовсе не мигрирующие рыбы, а в батипелагиали они составляют преобладающую часть населения.

В целом все вертикальные миграции имеют в своей основе трофический фактор: они позволяют рыбам океанской пелагиали возможно полнее использовать пищевые ресурсы, исходно продуцируемые в верхней эпипелагиали.

Наибольшая биомасса нектонных рыб в умеренных и высоких широтах приходится на поверхностные и подповерхностные слои воды, в которых живут лососи, макрелешука, сайра. В тропической зоне количество поверхностного нектона меньше (преобладают летучие рыбы) и пик концентрации смещается на глубину порядка 100–250 м, где постоянно держатся Алепизавровые, Веретенниковые (*Paralepididae*), Морские лещи (*Bramidae*) и другие относительно мелкие рыбы мезопелагиали, а также питающиеся ими крупные хищники: тунцы, мечерылые рыбы, акулы.

Географическое распространение. В особенностях географического распространения макропланктонных и нектонных рыб открытого океана имеются существенные различия. Распространение макропланктонных видов в значительной степени определяется пассивным переносом течениями и основы их ареалов всегда располагаются в более или менее замкнутых круговоротах.

В ареалах планктона выделяются следующие структурные части: 1) основа ареала, ограниченная, как принято считать, замкнутым круговоротом, в котором может существовать независимая популяция вида;

2) нестерильная область выселения, приуроченная к выносящим течениям и населенная зависимыми, но самовоспроизводящимися популяциями, непрерывно пополняемыми из основы ареала; 3) стерильная область выселения — участки, пригодные для обитания взрослых рыб, но не пригодные для размножения, где происходит постепенное вымирание зависимых популяций.

Нектонные рыбы активно перемещаются в пространстве, мигрируя в пределах районов с необходимыми им условиями среды; основы ареалов этих рыб не имеют непосредственной связи с круговоротами течений. В ареалах нектонных рыб можно различить четыре структурные части: область размножения, нагульную область, зимовки и область выселения планктонных стадий раннего развития. Пространственное взаиморасположение репродуктивной и нагульной частей ареала у разных видов может существенно варьировать, в некоторых случаях они полностью совпадают, в других — частично перекрываются, в третьих — нацело разобщены.

Для макропланктонных эпи- и мезопелагических видов различают две группы типов ареалов: океаническую и дальненеритическую. Основы ареалов океанической группы расположены в крупномасштабных круговоротах — тропических, субтропических и субполярных, но иногда и в местных циркуляциях. Основы ареалов дальненеритических рыб расположены в циркуляциях, образующихся в зонах схождения или расхождения течений у берегов, причем некоторые дальненеритические виды выносятся далеко в открытый океан.

У большинства нектонных рыб ареалы обычно имеют широтно-зональное положение, нарушаемое только близ материков, и пересекают океаны более или менее широкими поясами.

Районирование пелагиали Мирового океана по распространению рыб позволяет выделить в его пределах три основные ихтиогеографические области: **Аркто-бореальную**, **Тропическую** и **Антарктическо-нотальную** (рис. 185). Аркто-бореальная область делится на *Атлантическую* и *Тихоокеанскую* подобласти, Тропическая — на *Атлантическую*, *Индо-Западно-Тихоокеанскую* и *Восточно-Тихоокеанскую* (дальненеритическую) подобласти, а Антарктическо-нотальная — на *Атлантическую* и *Индо-Тихоокеанскую*. Части Тропической области во всех океанах подразделяются на *центральные* и *экваториальные* провинции, характеризующиеся относительно невысоким эндемизмом на фоне преобладания широкотропических видов.

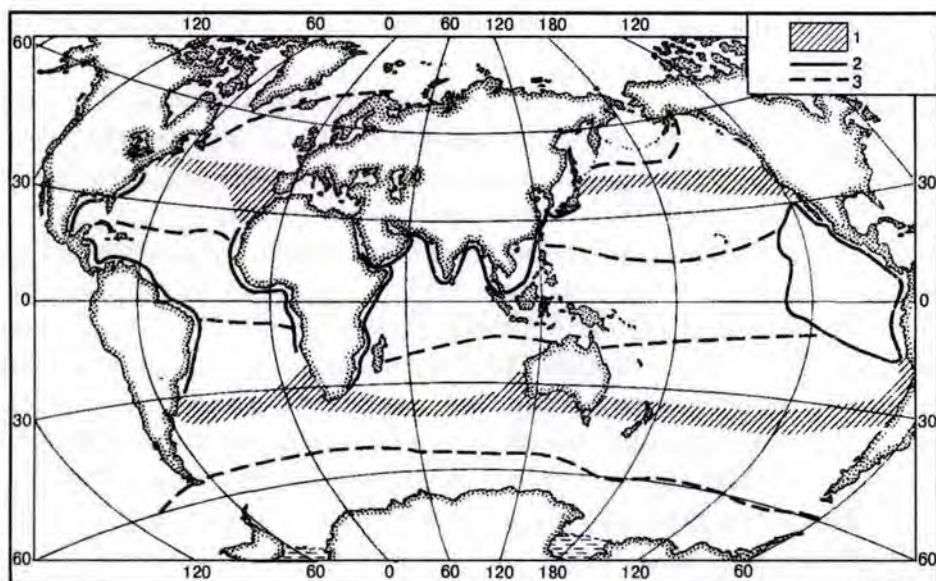


Рис. 185. Схема ихтиогеографического районирования океанской пелагиали: 1 — границы Тропической области с Аркто-бореальной (в Северном полушарии) и Антарктическо-нотальной областями; 2 — границы подобластей Тропической области; 3 — условные границы провинций

Глубоководная ихтиофауна

Условия жизни рыб на больших глубинах весьма своеобразны и характеризуются отсутствием света, медленными движениями воды (что делает важным в их жизни органы обоняния), большим давлением, низкими мало изменяющимися температурами воды, устойчивыми соленостью и газовым режимом и т.д.

Переход к обитанию на глубины обычно характерен для представителей исходных форм тех или иных отрядов.

Глубоководные пелагические рыбы входят в состав сообществ четырех крупномасштабных биотопов: мезо-, бати-, абиссо- и хадопелагиали. Наиболее богатый видами (около 950) мезопелагический ихтиоцэн достаточно хорошо обособлен от батипелагического (в нем около 200 видов), но с дальнейшим увеличением глубины происходит лишь общее обеднение фауны. Специфических абиссопелагических и тем бо-

лее хадопелагических рыб, насколько можно судить по имеющимся сейчас данным, не существует.

Глубоководных рыб, т.е. обитающих в океанах глубже 200 м, насчитывается около 1000 видов, относящихся к 80 семействам. Их разделяют на 2 группы: древнеглубоководные, или истинно-глубоководные, и вторично-глубоководные, или шельфоглубоководные.

Древнеглубоководные рыбы характеризуются специальными приспособлениями для жизни на глубинах — органами свечения, сильно развитыми органами боковой линии, телескопическими (или редуцированными) органами зрения. Окраска в основном черная или темно-коричневая, иногда тело вообще не пигментировано. Кости скелета обеднены солями кальция. Потеря кальция характерна для глубоководных рыб, поскольку при большом давлении повышается растворимость углекислого кальция. Резко выражен половой диморфизм.

Древнеглубоководные рыбы встречаются среди акул, химер и Кистеперых (латимерии), среди Ангилоидных (Мешкоротообразные, Спиношипообразные) и Клюпеоидных (Миктофообразные, или Светящиеся анчоусы).

Вторично-глубоководным рыбам несвойственна высокая специализация, связанная с жизнью на глубинах, а по своему происхождению они являются ветвями прибрежных шельфовых форм. Встречаются в основном в пределах склона, не опускаясь на большие глубины. Часто имеют красную окраску или красные оттенки.

Вторично-глубоководные обитатели известны у Лососеобразных (Серебрянковидные, Стомиевидные), Берикоидных (Бериксообразные, Китовидкообразные, Камбалообразные), Перкоидных (Волосохвостовидные), Скорпеноидных (Скорпеновидные и Морские слизни — отряда Скорпенообразных), Гадоидных рыб (Ошибнеобразные, Долгохвостобразные и Моровые из отряда Трескообразных) и Батрахоидных рыб (Удильщикообразные).

Глубоководная ихтиофауна довольно разнообразна и состоит из планктофагов, хищных и бентосоядных рыб. Наиболее многочисленны среди планктофагов два семейства — Светящиеся анчоусы и Батилаговые. К бентосоядным глубоководным рыбам относится семейство Долгохвостых, а к глубоководным хищникам — Многожаберниковые и Плащеносные акулы, Алепизавровые, Мешкоротообразные и представители отряда Удильщикообразных.

В целом рыбы, входящие в состав глубоководных пелагических сообществ, характеризуются значительно меньшими размерами, чем ры-

бы приповерхностных слоев. Неудивительно поэтому, что подавляющее большинство глубинных видов относится к пассивной жизненной форме, то есть к планктону, а их ареалы соответствуют тем или иным крупномасштабным водным циркуляциям. Ареалы многих широко распространенных рыб охватывают несколько круговоротов.

Происхождение фаунистических комплексов океанических рыб

Исходным материалом для формирования фауны океанических рыб были шельфовые и неритические предковые формы. Очевидно также, что прямо из шельфо-неритической зоны могли заселяться только непосредственно прилегающие к ней биотопы, которые, в свою очередь, обеспечивали заселение контактирующих с ними участков среды (рис. 186).

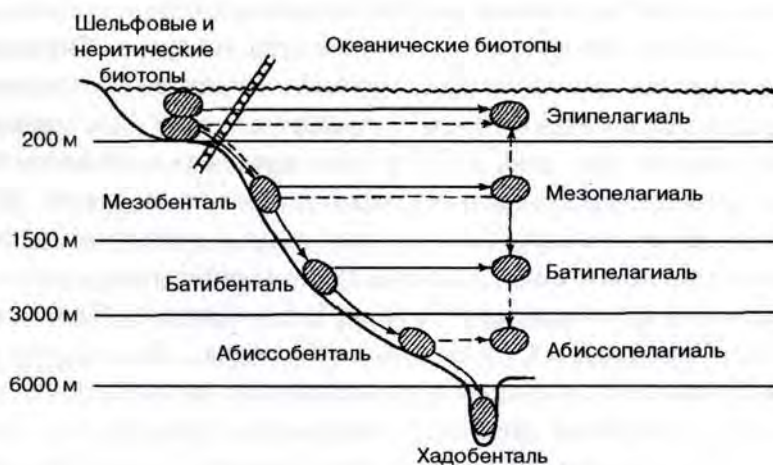


Рис. 186. Пути заселения океанических биотопов рыбами: сплошными и штриховыми стрелками обозначены главные и второстепенные направления колонизации

По мнению ряда авторов, заселение мезобентали происходило главным образом в результате вытеснения с шельфа примитивных форм, не выдержавших конкуренции с новыми, более высокоорганизованными рыбами, и в последующем сопровождалось видовой радиацией этих вселенцев на новой родине. Заселение океанических биотопов акулами и скатами также шло главным образом вниз по склону.

В биотопах нижней части склона таксономическое разнообразие рыб значительно меньше, чем в верхней. Это касается как видов, так и семейств, а на абиссальных глубинах их число еще ниже. Еще более обеднен хадальный ихтиоценоз, в котором представлены всего 8 видов из двух семейств.

Батибентальная ихтиофауна сформировалась из мезобентальной в результате опускания предковых форм вдоль материкового склона, абиссобентальная ведет свое происхождение от батибентальной, а хадальная — от абиссобентальной. На всем этом пути практически не образовывалось новых таксонов выше родового уровня.

Ихтиоцены больших глубин сформированы только костистыми рыбами (самые глубоководные хрящевые рыбы из числа колючих и кошачьих акул, ромбовых скатов и носатых химер редки в нижней части склона и вовсе не опускаются на ложе океана), принадлежащими к весьма ограниченному контингенту семейств. Рассматривая вертикальное распределение батиальных и абиссальных рыб, легко заметить, что в заселении глубин Мирового океана приняли участие отряды и семейства, не находящиеся между собой в близком родстве и колонизировавшие новые для них биотопы независимо друг от друга. Формирование ихтиофауны океанских глубин происходило, судя по географическому распространению и экологическим предпочтениям родственных мелководных таксонов (см. рис. 160), за счет двух четко обособленных источников — тепловодно-тропического и холодноводного. Из числа обитающих в бати- и абиссобентали рыб явно имеют тропическое происхождение представители отрядов Кархаринообразных (кошачьи акулы — *Apristurus*), Спиношипообразных, Угреобразных, Светящихся анчоусов, Ошибнеобразных, Удильщикообразных, Бериксообразных и Солнечникообразных, которые и на шельфе не представлены за пределами тропической зоны; также от тепловодных предков, по всей вероятности, ведут свое начало глубоководные химеры (отряд Химерообразных), колючие акулы (отряд Катранообразных) и долгохвосты (отряд Долгохвостообразных).

Современная эпипелагическая ихтиофауна ведет свое происхождение от прибрежных, главным образом неритическо-пелагических, предковых форм, хотя в ее составе имеются также отдельные роды и виды, происходящие преимущественно донных и придонных групп. В эпипелагиали явно преобладают филогенетически молодые группы Костистых рыб (в частности, Окунеобразные). В этом случае мезоэпипелагические и ксеноэпипелагические рыбы должны рассматриваться в

качестве очередных «разведывательных групп», ведущих освоение открытого океана. В толще воды границы между эпи-, мезо- и батипелагиалью, несмотря на существование зон смешения, выражены более четко, чем границы между гомологичными донно-придонными биотопами. Главным источником формирования мезопелагического ихтиоценоза послужили придонные и придонно-пелагические формы, обитавшие на материковом склоне. Бати- и абиссопелагический ихтиоценоз в основном формировались, по-видимому, тем же путем, что и мезопелагический.

Важную роль в продвижении рыб на глубины и освоении их играли трансгрессии и регрессии Мирового океана.

Видовой состав зоогеографических областей, подобластей, провинций прибрежных зон материков не является постоянным на протяжении геологических времен. Он закономерно меняется при изменении температурных условий, как следствие перемещения литосферных плит и изменения глобальной структуры перемещения водных масс или за счет иных причин: планетарного или локального потепления или похолодания. Видовой состав зоогеографической единицы может меняться в результате радиации тех или иных вновь возникших систематических групп рыб, то есть являться следствием филогенетического развития рыб, однако, и этот процесс в значительной степени определяется глобальным перемещением литосферных плит и изменением в связи с этим абиотических, а следовательно, и биотических условий обитания (см. «Частная зоогеография рыб»). Сами размеры акваторий той или иной зоогеографической единицы играют важную роль в скорости преобразования или уровне стабилизации входящих в нее экосистем (см. «Экологические аспекты зоогеографического становления вида»). В результате этих процессов возникают эндемичные для данной территории виды (роды и т.д.) двух типов: виды-реликты, уцелевшие в новых условиях, но ранее широко распространенные, и вновь возникшие новые виды, приспособившиеся к конкретным новым условиям среды. Уровень эндемизма и является основным критерием разделения и субординации зоогеографических единиц.

Зоогеографические изменения в истории Земли происходили не только по горизонтали (в пресных водах и шельфовых зонах моря), но и по вертикали водных масс. Так, шельфовые предки дали начало мезобентальным рыбам, а от них последовательно произошли бати- и абиссо-

бентальные и хадальные формы. В этом процессе очень существенная роль принадлежала вытеснению на большие глубины примитивных представителей тех или иных таксонов, не выдержавших конкуренции с более прогрессивными формами. Заселение разных горизонтов пелагиали происходило от придонных и неритических предков независимо на разных глубинах. В формировании батипелагической фауны существенное значение имело и заселение сверху, из мезопелагиали. В этом процессе важную роль играли как возникновение новых, более глубоководных биотопов в процессе расхождения материковых плит или погружения океанической плиты под материк, так и процессы погружения или подъема уже сформировавшихся фаун за счет трансгрессии или регрессии моря, а также в связи с изменением температурных условий в межледниковые и ледниковые периоды.

Заключение

Обообщение содержащихся в этом учебном пособии данных о развитии и распространении рыбообразных и рыб указывает на то, что этот процесс был закономерным, отражавшим особенности геофизических преобразований лика Земли в истории возникновения данных групп позвоночных. Любое закономерное развитие можно подразделить на определенные этапы. Причем как филогенез рыбообразных и рыб, так и характер распределения этих групп в процессе их исторического развития можно разделить на отдельные этапы. Мы выделяем три этапа филогенетического развития и распространения рыб. Первый этап становления рыб охватывает филогенез от Птераспид до Костных Ганоидов и Араваноидных рыб. Второй этап — развитие мягкоперых рыб от Клюпеоидных до Циприноидных и Сарганообразных рыб. И третий, заключительный этап развития колючеперых рыб охватывает филогенез от Берикоидных рыб и далее.

Каждый из этих этапов характеризуется своими преобладающими тенденциями в распространении: распределение по различным биотопам пресных вод Пангеи на этапе становления рыб; освоение прибрежных вод с вторичным входением в пресные на этапе развития мягкоперых рыб; освоение всех оставшихся экологических ниш Мирового океана на этапе развития колючеперых рыб.

Первый этап филогенетического развития рыб включает два подэтапа. Первый подэтап характеризуется усложнением организации рыбообразных и рыб, в процессе которого произошли следующие события: возникновение черепной коробки; развитие осевого скелета; возникно-

вание парных плавников, челюстей и дифференциация пищеварительного тракта; развитие жаберной крышки, легкого и второго круга кровообращения. Вершиной этого подэтапа было возникновение Лопастеперых и выход позвоночных на сушу.

Второй подэтап становления рыб характеризуется упрощением их организации. В процессе этого подэтапа упрощается и облегчается наружный скелет; ганоидная чешуя теряет ганоин и космин и превращается в легкую костную чешую; парные плавники Лопастеперых, построенные по типу бисериального архиптеригия, упрощаются у Двоякодышащих до жгута или до плавников Лучеперых, исчезает ряд архаичных элементов плавников; в непарных плавниках сокращается количество плавниковых лучей до одного на каждый базальный элемент; легкое в большей мере выполняет гидростатическую, чем дыхательную функцию, превращаясь в плавательный пузырь; исчезает второй круг кровообращения; увеличивается запас желтка в яйцеклетках, яйцеклетки от голобластического типа дробления переходят к меробластическому, благодаря чему облегчается переход рыб от пресноводного обитания к морскому.

Основной тенденцией расселения большинства групп древних рыб было освоение высокопродуктивных болотистых водоемов тропической части Пангеи. С расколом Пангеи на Лавразию и Гондвану, в результате которого в Лавразии исчезает большая часть болот, замещаясь на речные системы, исчезают и обитатели болот, дав развитие речным, более подвижным формам. В силу перемещения воздушных масс в Северном полушарии с запада на восток, что приводит к увеличению пресноводного стока в западных регионах, центром возникновения таких групп, как Палеониски, Хрящевые и Костные ганоиды являлись водоемы современной Северной Америки и Европы.

Обитатели болот в основном сохраняются на материках, возникших в результате раскола Гондваны, таких как Африка, Южная Америка и Австралия, а группы, возникшие позднее, перемещаются с Индией от Африки в южную часть Азии.

На этапе становления рыб эволюционные процессы шли в основном в пресных водах Пангеи, при этом отдельные группы рыб, преимущественно благодаря наличию в крови мочевины и внутреннего оплодотворения, осуществили переход к морскому обитанию или вышли на сушу.

Основное направление филогенетического развития в процессе второго этапа — это увеличение скоростных качеств рыб. Отличительными чертами рыб этого этапа являются: сравнительно удлиненное те-

ло, покрытое циклоидной чешуей; один спинной плавник; отсутствие колючих лучей в плавниках; расположение брюшных плавников далеко за грудными; наличие у наиболее примитивных представителей этих рыб мезокоракоида в плечевом поясе, который у более прогрессивных рыб исчезает, а грудные плавники из горизонтального положения переходят в вертикальное, утрачивая функцию несущей плоскости; дыхательная функция плавательного пузыря частично или полностью редуцируется, хотя связь плавательного пузыря с пищеводом у многих рыб этого этапа филогенеза сохраняется.

Подводя итоги второго этапа в распространении рыб, следует отметить, что он характеризовался развитием у рыб скоростных качеств, переходом из пресных вод в морские, освоением прибрежных вод моря Тетис и шельфовых вод Пангеи.

Так, центром распространения Клюпеоидных, Ангвиллоидных и Перкопсоидных рыб, несомненно, было побережье моря Тетис, откуда они расселялись по трем направлениям. Одно из них — в пелагиаль тропических и субтропических широт океана Панталасса, где освоились Ханосовые. Второе направление — вокруг Пангеи, в основном огибая Лавразию (Лососевидные) и далее Гондвану (Корюшковидные) или с двух сторон огибая суперматерик (Сельдевидные). Ряд морских групп (Тарпонообразные, Морские волки) проник из моря Тетис на восток Лавразии и в воды будущей Атлантики через пространство между Лавразией и Гондваной.

Многие группы, приобретя скоростные качества в морских водах, вновь попытались освоить пресные воды. К ним относятся представители почти всех крупных таксонов мягкоперых рыб: Клюпеоидные (Сельдевые, многие Лососеобразные), Перкопсоидные, некоторые из Ангвиллоидных, Циприноидные и Ципринодontoидные рыбы, последние с вторичным выходом в море.

Так, освоив прибрежные морские воды и получив развитие своих скоростных качеств, они, вторично попытались заселить пресные водоемы материков.

Представители Конорылообразных освоили прибрежные и пресные воды Африки, видимо, в период откола Антарктиды от последней.

Карпозубообразные освоили мелкие тропические и субтропические водоемы в Северной, Центральной и Южной Америке, на юге Европы, в Африке и на юге Азии. От Карпозубообразных берут свое начало Сарганообразные, освоившие сначала прибрежные, затем открытые воды Мирового океана.

Карпообразные возникли в виде Хараценовидных на остатках Гондваны, когда в состав этого континента входили Африка, Южная Америка и Индия. Гимнотовидные являются производными Хараценовидных Южной Америки после ее отделения от Африки. Карповидные образовались из Хараценовидных в Индии после ее отделения от Африки. Присоединение Индии к югу Лавразии привело к распространению наиболее прогрессивных Карповидных в виде Карповых по этому континенту, а также проникновению их в Африку, а наиболее примитивных из Карповидных, представителей семейства Чукучановых, — в Северную Америку через Берингию.

Сомообразные, подобно Карпообразным, возникли на остатках Гондваны, когда в состав этого континента входили Африка, Южная Америка и Индия, благодаря чему они населяют Африку, Южную Америку, из которой проникли в Северную Америку, а с Индией переместились в Евразию, освоив ее южные районы. Часть Сомообразных перешла к морскому образу жизни, освоив прибрежные воды Индийского океана и, вторично перейдя к пресноводному обитанию, освоила воды Мадагаскара и Австралии.

Освоение пресных вод происходило неоднократно и на разных этапах филогенетического развития рыб. Так, массовое образование пресноводных форм, в частности представителей отряда Лососеобразных, было обусловлено особенностями геотектонических процессов на востоке Азии, приводящих к образованию солоноватых озер с последующим их распреснением.

Особое внимание в процессах освоения пресных и морских вод следует уделить изменению уровня Мирового океана. Так, периоды трансгрессий способствовали переходу пресноводных рыб к морскому обитанию (освоение нагульных морских территорий лососевыми рыбами, красноперками), а регрессий — переходу морских обитателей к пресноводному образу жизни и заселению пресноводными обитателями островов.

Вторым регионом значительного распреснения морских вод являлись: западная часть моря Тетис, в процессе его закрытия, и Сарматское море, образовавшееся в результате столкновения двух материков — Лавразии и Африки в составе Гондваны. Видимо, здесь возникли пресноводные, проходные и полупроходные группы рыб, такие как: Сельдевые, Шуковидные и Карпозубообразные рыбы, Перкопсообразные и Обыкновенные угри.

Третьим процессом, приведшим к образованию пресноводных рыб, являлось таяние ледников полярных шапок Земли. В результате этого

процесса возникли в Южном полушарии Галаксиевидные, а в Северном — пресноводные Корюшковые, а на третьем этапе распространения рыб — пресноводные Окуневые и Налимовые рыбы, а также Колюшко-видные.

Мощный процесс возникновения пресноводных групп рыб произошел при распреснении морских вод разлома африканского материка, находившегося еще в составе Гондваны, в результате которого возникли Великие африканские озера. В этот геологический период возникли такие пресноводные группы рыб, как Цихловые, Нандовые, Ползуновидные, Змееголовообразные и Слитножаберникообразные.

Аналогично Лососевидным, проникшим в пресные воды в Северо-Западной Пацифике, в Юго-Западной Пацифике и на западе центральной части Тихого океана, пресные воды освоили Атериновидные отряда Кефалеобразных и близкие к ним Фаллостетообразные.

На втором этапе филогенетического развития рыб некоторые наиболее древние группы мягкоперых рыб были вытеснены Колючеперыми на глубины, например, Серебрянковидные, Стомиевидные, Миктофообразные, Мешкоротообразные, а такие рыбы как Кнериевые, Кромериевые, Рыба-лапша, Ангвиллоидные рыбы пошли по неотеническому пути развития.

Третий этап филогенетического развития рыб характеризуется увеличением их маневренности. В процессе этого этапа рыбы изменились: в большинстве своем стали высокотелыми, сократившись в длину; брюшные плавники у них теперь располагаются под грудными или впереди них; происходит дифференциация функций между грудными и брюшными плавниками, благодаря которой увеличивается маневренность рыб; плечевой и тазовый пояса объединяются связкой; появляются колючие лучи в плавниках; спинных плавников становится два или его передняя часть, состоящая из колючих лучей, выполняет функцию защиты от нападения хищников и роль стабилизатора при резких поворотах рыбы на скорости, а задняя часть, состоящая из мягких лучей, участвует в поступательном движении совместно с анальным и хвостовым плавниками при броске; исчезает связь плавательного пузыря с пищеводом и плавательный пузырь уже не используется далее в качестве органа дыхания; циклоидная чешуя у многих замещается на ктеноидную.

Большинство групп Колючеперых рыб возникло сравнительно рано, еще в период существования моря Тетис, в связи с чем на современной карте Земли центром распространения для многих отрядов Колючеперых рыб (Берикоидные рыбы, Окунеобразные, Кефалеобразные и

Четырехзубообразные, Батрахоидные рыбы) является Индийский океан и северо-западная часть Тихого океана, откуда они распространялись или в тропическую и субтропическую области Тихого и Атлантического океанов, или вслед за раскрытием Атлантического океана в его воды и далее в Северный Ледовитый океан и северную часть Тихого океана (Трескообразные), или с побережья Северо-Западной Пацифики (Скорпенообразные, Колюшковидные, Камбалообразные) через Северный Ледовитый океан в северную часть Атлантического океана.

Колючеперые рыбы заняли все имеющиеся экологические ниши в морях и океанах.

Так, для группы Берикоидных рыб в целом более характерны не столько пространственные, сколько экологические преобразования.

Например, Бериксообразные — исходно обитатели коралловых рифов — ушли на глубину, часто концентрируясь над срединно-океаническими хребтами. Глубоководный образ жизни ведут и Китовидкообразные. Солнечникообразные и Опахообразные освоили хищный образ жизни в пелагиали океанов, а Камбалообразные перешли к прибрежному донному образу жизни.

Среди Колючеперых возникали и пресноводные группы рыб. Так, Слитножаберникообразные и Змееголовообразные освоили вместе с Цихловыми, Нандовыми и Ползуновидными отряда Окунеобразных, опресняющиеся воды разлома северо-восточной части Африки, преобразовавшегося, в конечном счете, в Великие африканские озера. У представителей этих групп есть много общего в их распространении. Так Нандовые вместе с Цихловыми и Слитножаберникообразными (у них нет дополнительных органов дыхания) освоили пресные воды Африки и Южной Америки, а совместно с Хоботнорыловидными, Ползуновидными, Змееголовообразными и Слитножаберникообразными, освоившими обитание в заболоченных водоемах, переместились с дрейфующей Индией в Евразию, заселив пресные и солоноватые воды Южной и Юго-Восточной Азии, причем Слитножаберникообразные появились и в водах Австралии.

Рассматривая основные закономерности глобального распространения рыб, следует отметить следующее. Расселение рыб в пресных водах материков шло как по горизонтали, осваивая новые ниши в процессе филогенетического развития в соответствии со временем и местом возникновения группы, и перемещаясь вместе с материками под действием тектонических процессов литосферных плит, так и по вертикали. Вертикальное расселение в пресных водах обеспечивалось комплексом

приспособлений к различным по экологии и генезису водоемам: горным и равнинным рекам, олиготрофным и эвтрофным озерам, болотам.

Основной путь заселения Мирового океана — это переход от пресноводного обитания в прибрежные морские воды и далее из неритических вод в океанические просторы. В морских водах также происходило как распространение рыб по горизонтали, так и распределение их по вертикали. Горизонтальное распространение в прибрежных (неритических) водах определялось в первую очередь, так же как и в пресных водах, тектоническими процессами литосферных плит, и как следствие этого изменением конфигурации течений и в конечном счете климатических условий, что привело к перемещению целых экосистем. Из неритической зоны шло освоение глубин вниз по склону. В этом процессе важную роль играли трансгрессии и регрессии моря. В свою очередь, из каждой зоны склона шло освоение соответствующих участков океанической пелагиали.

Подводя итоги вышеизложенного, следует сделать вывод, что современное географическое распространение рыб является отражением их филогенетических преобразований на фоне действия в различные геологические эпохи тектонических процессов, закономерно изменяющих очертания континентов и морей земного шара и условия обитания гидробионтов.

Приложение

В данном разделе дана общая система как для вымерших, так и для нынеживущих рыбообразных и рыб. Она имеет отличия от известных систем, но наиболее близка к системам, приводимым Г.У. Линдбергом (1971) и в 4-м томе «Рыбы» энциклопедии «Жизнь животных» (1983), в которых, однако, отсутствуют вымершие рыбы. Отличия настоящей системы заключаются в выделении в самостоятельные надотряды Палеоклюпеоидных; Перкопсоидных; Пипринодонтоидных (с переводом из состава последнего Атериновидных в отряд Кефалеобразных); Берикоидных (с включением в этот надотряд Камбалообразных); Скорпеноидных и Гадоидных рыб.

Здесь представлена систематическая иерархия таксономических категорий от типа до семейств (для вымерших групп — до отрядов). Наиболее важные для изучения в курсе ихтиологии и зоогеографии рыб таксономические категории даны в латинской и русской транскрипции. С целью более полного представления об объеме той или иной категории приводятся входящие в нее составляющие в латинской транскрипции без русского варианта названия.

Для удобства пользования системой, каждая систематическая категория имеет свой шифр. Так, в пределах типа Хордовых классы, отряды и семейства обозначены арабскими цифрами; надотряды, надсемейства и трибы — римскими цифрами; инфраклассы в пределах подкласса — заглавными латинскими буквами, в то время как подклассы, подотряды и подсемейства — прописными русскими буквами (кириллицей).

Например, 16.б.В.ІХ.1.а.І.21.а. — Percinae (окуни) обозначает: 16. — класс Костные рыбы; 16.б. — подкласс Лучеперые; 16.б.В. — инфракласс Костистые рыбы; 16.б.В.ІХ. — Перкоидные; 16.б.В. ІХ.1. — Окунеобразные; 16.б.В. ІХ.1.а. — Окуневидные; 16.б.В. ІХ.1.а. І. — Окунеподобные; 16.б.В. ІХ.1.а. І.21. — Окуневые; 16.б.В. ІХ.1.а. І.21.а. — окуни.

Правила научной номенклатуры

У каждого народа в родном языке существуют свои названия распространенных видов рыб. Кроме национальных названий, существуют интернациональные — научные наименования видов на латинском языке, понятном всем профессиональным биологам.

В систематике существует определенная иерархия систематических категорий. Основной единицей систематики является вид. Виды объединяются в роды, роды — в семейства, семейства — в отряды, отряды — в классы, классы — в типы. Такого количества категорий явно недостаточно для описания всего филогенетического древа рыб. В настоящий момент принята следующая градация категорий: тип, подтип, надкласс, класс, подкласс, инфракласс, надотряд, отряд, подотряд, надсемейство, семейство, подсемейство, триба, род, подрод, вид, подвид. Выделяют также совокупности типов — царства.

Для обозначения вида применяется введенная К. Линнеем бинарная номенклатура (из двух слов), в которой первое слово (существительное) — название, или таксон, рода, а второе (прилагательное) — название, или таксон, вида. На латинском языке родовое название пишется всегда с прописной буквы, видовое — со строчной, а после названия вида указывается фамилия автора, впервые описавшего этот вид, и год первого описания. Например, *Rasbora heteromorpha* Duncker, 1904. Действительным (валидным) названием является старейшее из описаний, если оно соответствует правилам научной публикации. Если автор при первом описании отнес вид не к тому роду или род был позднее разделен, имя этого автора сохраняется, но заключается в круглые скобки вместе с годом первого описания: *Thunnus thynnus* (Linnaeus, 1758). На русском языке могут быть варианты, например: *Rasbora heteromorpha* Duncker, 1904 — расбора клинопятнистая; *Rasbora axelrodi* Brittan, 1976 — расбора Аксельрода (видовое название, данное в чью-либо честь, как имя собственное, в русском варианте пишется в заглавной буквы). Многие рыбы не имеют своих названий на русском языке, по-

этому их называют так, как читается по-русски их латинское научное название. Часто русское название не соответствует дословному переводу с латыни. Например, *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 соответствует русскому названию окунь обыкновенный (обратите внимание, что дословно было бы «речной»). Если название вида (без автора и даты) — биномен, то есть обозначается двумя словами, то название подвида — триномен, обозначается тремя словами: *Atherina mochon pontica* Richwald, 1831 — черноморская атерина.



Родовое название мужского (грамматического) рода на латинском языке имеет обычно окончание «us» или «x» — *Distichodus*, Берух. В русской литературе это окончание часто сохраняется — дистиходус, но оно может быть и отброшено — дистиход. Родовое название женского рода в латыни имеет окончание «a» — *Perca*, среднего рода оканчивается на «o» — *Salmo*. Некоторые таксоны более высоких категорий имеют строго стандартные окончания, например: подсемейства оканчиваются на -inae (-ы или -и), семейства — idae (-овые или, -евые), надсемейства — oidea (-подобные), подотряды — oidei (-видные), отряды —formes (-образные), надотряды — morpha (-оидные). Если таксон имеет русское название, его пишут вслед за латинским (отряд Сурпинiformes — Карпообразные), если русского названия нет, то дают транскрипцию с латинского или оставляют латинское, перевод допускается особой комиссией. Правила чтения латинских названий приведены в табл. 3.

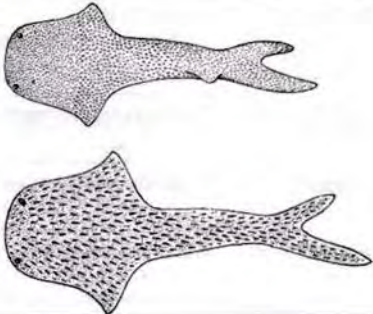

В естественной системе все систематические категории являются объективной реальностью, действительно существующей в природе. Но знания наши уточняются, углубляются, а следовательно, проводятся пересмотры состояния и иерархии таксонов — так называемые ревизии, а на видовом уровне, при переописании видов, привычные нам научные названия заменяются новыми — синонимами.





Таблица 3. Правила чтения латинских названий

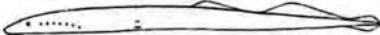



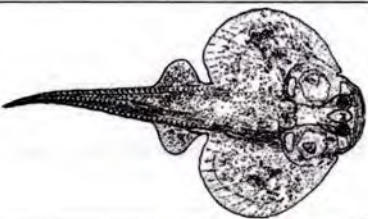
Латынь	Транскрипция	Правило	Пример
c	к	перед «а», «о», согласными	carpio , Percoidae , pectoralis
c	ц	перед «al», «ol», «i», «y»	Perciformes , Cyprinus
Y, i	и		Perciformes , Cyprinus
z	з		Schizothorax
s	з	между гласными	Alosa
s	с	начало, конец, перед согласными	Salmo , Cyprinus , Carassius
Sch	ш	в немецких словах	schrenki (нем.)
Sch	сх	в латинских словах	Schizothorax
x	кс		Schizothorax
Rh, th	р, т	«h» — не читается	Schizothorax
h, ch	х		hypohyale , chorda
f, ph	ф		fluviatilis , Phoxinus
gu	гв	перед гласными	Anguilla
gu	гу	перед согласными	Gullaphallus
qu	кв	дифтонг	Scqualus
ae	э	дифтонг	Percidae
oe	е	дифтонг	Capoeta
tio	цио		natio
tia	ция		Botia
a	я	после мягких согласных	Catla
a	а	после твердых согласных	Catla
u	ю	после мягких согласных	fluviatilis
u	у	после твердых согласных	fasciatus


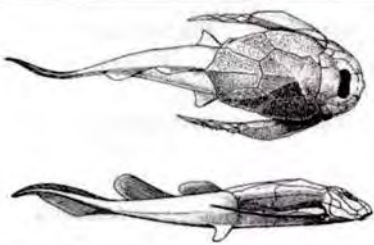
Иллюстрированная система рыбообразных и рыб




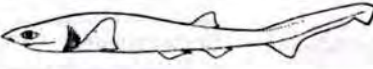

класс	Enteropneusta Кишечнодышащие	
тип	Chordata Хордовые	
п/тип	Acrania Бесчерепные	
класс	Amphioxi Ланцетники 1.	
отряд	Branchiostomatiformes Ланцетникообразные 1.1.	
п/тип	Tunicata (Urochordata) Оболочники (Урохордовые)	
класс	Ascidiae Асцидии 2.	
класс	Salpae Сальпы 3.	
класс	Appendiculariae Аппендикулярии 4.	
п/тип	Craniata (Vertebrata) Черепные (Позвоночные)	
н/класс	Agnata Бесчелюстные	

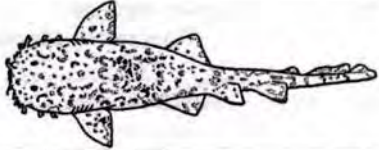

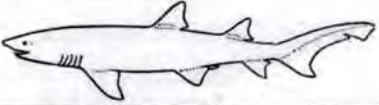
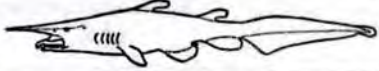


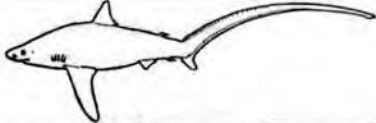



класс	Pteraspides (Diplorhina) Птераспиды (Двуноздревые) 5.	
п/класс	Thelodonti Телодонты 5.a.	
отряд	Thelodontiformes 5.a.1.	
отряд	Phlebolepidiformes 5.a.2.	
отряд	Turiniiformes 5.a.3.	
п/класс	Heterostraci Разнощитковые 5.б.	
отряд	Astraspidiformes 5.б.1.	
отряд	Eriptychiiformes 5.б.2.	
отряд	Cyathaspidiformes 5.б.3.	
отряд	Traquairaspidiformes 5.б.4.	
отряд	Cardipeltiformes 5.б.5.	
отряд	Pteraspidiformes 5.б.6.	
отряд	Psammosteiformes 5.б.7.	
отряд	Amphiaspidiformes 5.б.8.	

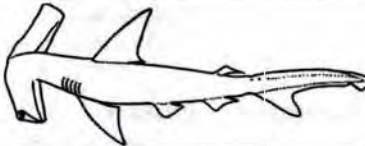
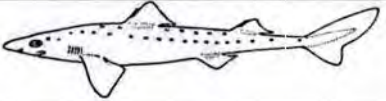



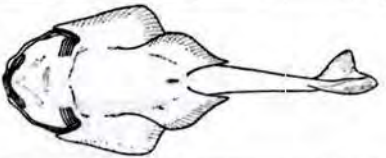
класс	Cephalaspides (Monorhina) Цефаласпиды (Одноноздревые) 6.	
п/класс	Osteostraci Костнощитковые 6.а.	
отряд	Tremataspidiformes 6.а.1.	
отряд	Cephalaspidiformes 6.а.2.	
отряд	Kiaeraspidiformes 6.а.3.	
отряд	Nectaspidiformes 6.а.4.	
п/класс	Anaspida (Birkeniae) Анаспиды (Биркении) 6.б.	
отряд	Birkeniiformes 6.б.1.	
отряд	Lasaniiformes 6.б.2.	
отряд	Endeiolepidiformes 6.б.3.	
класс	Мухини Миксины 7.	
отряд	Мухиниформес Миксинообразные 7.1.	
семейство	Мухинидае Миксиновые 7.1.1.	
семейство	Ептатретиде Пиявкоротые миксины 7.1.2.	
семейство	Парамухинидае Парамиксиновые 7.1.3.	
класс	Petromyzones Миноги 8.	

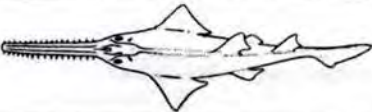
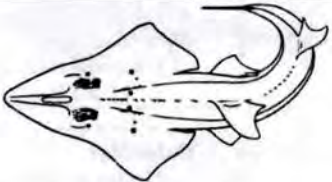
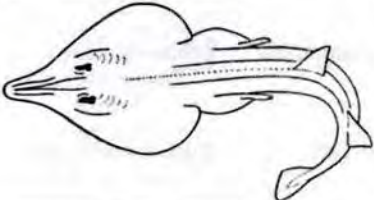
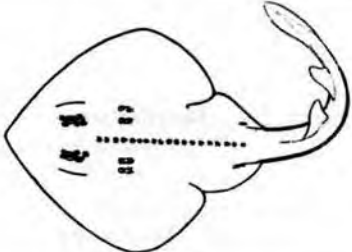
отряд	Petromyzontiformes Миногообразные 8.1.	
семейство	Petromyzontidae Миноговые 8.1.1.	
семейство	Mordacidae Мордациевые 8.1.2.	
семейство	Geotriidae Геотриевые 8.1.3.	
	Palaeospondyli Древнепозвонковые	 
н/класс	Gnathostomata Челюстноротые	
класс	Acanthodii Акантодии 9.	
отряд	Diplacanthiformes Диплакантообразные 9.1.	
отряд	Ischnacanthiformes 9.2.	
отряд	Gyracanthiformes 9.3.	
отряд	Acanthodiformes 9.4.	
класс	Placodermi Панцирные рыбы 10.	
п/класс	Arthrodira Артродиры 10.a.	
н/отряд	Rhenanidomorpha Ренанидоидные 10.a.1.	

отряд	Radotiniiformes 10.a.I.1.	
отряд	Palaeacanthaspidiformes 10.a.I.2.	
отряд	Stensioelliformes (Stegoselachii) 10.a.I.3.	
отряд	Kolymaspidiformes 10.a.I.4.	
отряд	Gemuendiniiformes 10.a.I.5.	
н/отряд	Euarthrodiromorpha Эуартродироидные 10.a.II.	
отряд	Arctolepiformes 10.a.II.1.	
отряд	Coccosteiformes 10.a.II.2.	
отряд	Pachyosteiformes 10.a.II.3.	
н/отряд	Petalichthydomorpha Петалихтиоидные 10.a.III.	
отряд	Macropetalichthyiformes 10.a.III.1.	
отряд	Ptyctodontiformes 10.a.III.2.	
отряд	Phyllolepidiformes 10.a.III.3.	
п/класс	Pterichthyes Птерихтисы 10.6.	
отряд	Asterolepiformes 10.6.1.	
отряд	Remigolepiformes 10.6.2.	

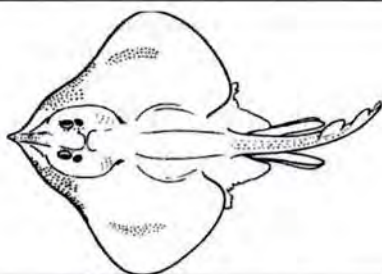
класс	Chondrichthyes Хрящевые рыбы 11.	
п/класс	Elasmobranchii Пластиножабрные 11.a.	
н/отряд	Selachomorpha Акулы 11.a.I.	
отряд	Cladoselachiformes Кладоселахообразные (Примитивные акулы) 11.a.I.1.	
отряд	Cladodontiformes 11.a.I.2.	
отряд	Xenacanthiformes Ксенакантообразные 11.a.I.3.	
отряд	Plyacrodontiformes 11.a.I.4.	
отряд	Heterodontiformes Разнозубообразные 11.a.I.5.	
семейство	Heterodontidae Разнозубые акулы 11.a.I.5.1.	
отряд	Hexanchiformes Многожаберникообразные 11.a.I.6.	
семейство	Hexanchidae Многожаберниковые акулы 11.a.I.6.1.	
семейство	Chlamydoselachidae Плащеносные акулы 11.a.I.6.2.	
отряд	Palaeospinaciformes 11.a.I.7.	
отряд	Lamniformes Ламнообразные 11.a.I.8.	

п/отряд	Lamnaoidei Ламновидные акулы 11.a.I.8.a.	
семейство	Orectolobidae Ковровые акулы 11.a.I.8.a.1.	
семейство	Rhincodontidae Китовые акулы 11.a.I.8.a.2.	
семейство	Odontaspidae Песчаные акулы 11.a.I.8.a.3.	
семейство	Scapanorhynchidae Акулы-домовые 11.a.I.8.a.4.	
семейство	Lamnidae Сельдевые акулы 11.a.I.8.a.5.	
семейство	Cetorhinidae Гигантские акулы 11.a.I.8.a.6.	
семейство	Alopiidae Лисьи акулы 11.a.I.8.a.7.	
п/отряд	Scyliorhinoidei Кошачьевидные акулы 11.a.I.8.б.	
семейство	Scyliorhinidae Кошачьи акулы 11.a.I.8.б.1.	
семейство	Pseudotriakidae Ложнокуньи акулы 11.a.I.8.б.2.	
семейство	Carcharinidae Серые акулы 11.a.I.8.б.3.	

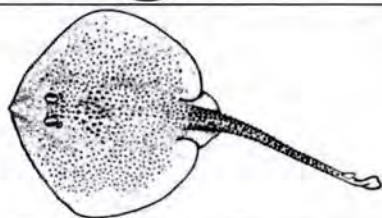
семейство	Sphyrnidae Акулы-молоты 11.a.I.8.6.4.	
семейство	Triakidae Куньи акулы 11.a.I.8.6.5.	
отряд	Squaliformes Катранообразные 11.a.I.9.	
семейство	Squalidae Катрановые акулы 11.a.I.9.1.	
семейство	Dalatiidae Пряморотые акулы 11.a.I.9.2.	
семейство	Echinorhinidae Звездчатощипые акулы 11.a.I.9.3.	
отряд	Pristiophoriformes Пилоносообразные акулы 11.a.I.10.	
семейство	Pristiophoridae Пилоносые акулы 11.a.I.10.1.	
отряд	Squatiniformes Скватинообразные акулы 11.a.I.11.	
семейство	Squatinidae Морские ангелы 11.a.I.11.1.	
н/отряд	Batomorpha Скаты 11.a.II.	
отряд	Helicoprioniformes 11.a.II.1.	
отряд	Bradiodontiformes 11.a.II.2.	

отряд	Pristiformes Пилорылообразные скаты 11.а.11.3.	
семейство	Pristidae Рыбы-пилы 11.а.11.3.1.	
отряд	Rhinobatiformes Рохлеобразные скаты 11.а.11.4.	
семейство	Rhynchobatidae Акулохвостые скаты 11.а.11.4.1.	
семейство	Rhinobatidae Гитарные скаты 11.а.11.4.2.	
семейство	Gurgesiellidae 11.а.11.4.3.	
семейство	Platyrrhinidae Дисковые скаты 11.а.11.4.4.	
семейство	Asterodermidae 11.а.11.4.5.	
отряд	Rajiformes Скатообразные 11.а.11.5.	

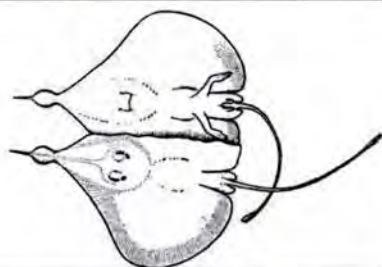
семейство **Rajidae**
Ромбовые скаты
11.а.П.5.1.



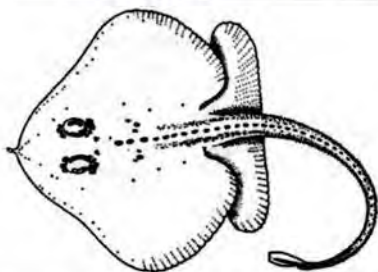
семейство **Arhynchobatidae**
Одноперые скаты
11.а.П.5.2.



семейство **Anacanthobatidae**
Нитерылые скаты
11.а.П.5.3.

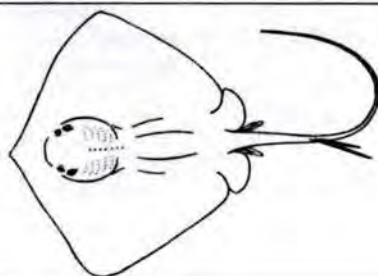


семейство **Pseudorajidae**
Ложные скаты
11.а.П.5.4.

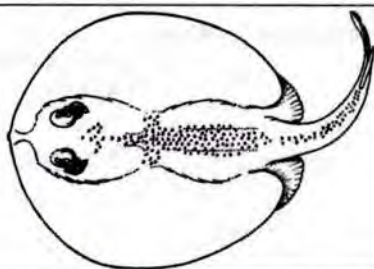


отряд **Dasyatiformes**
Хвостоколообразные
11.а.П.6.

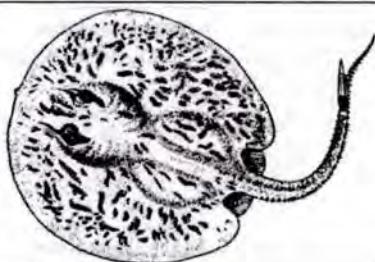
семейство **Dasyatidae**
Хвостоколовые скаты
11.а.П.6.1.



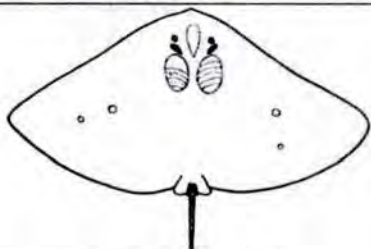
семейство **Urolopidae**
Толстохвостые скаты
11.а.П.6.2.



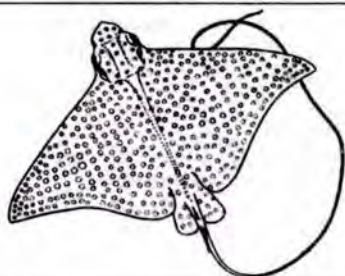
семейство **Potamotrygonidae**
Речные хвостоколы
11.а.П.6.3.



семейство **Gymnuridae**
Скаты-бабочки
11.а.П.6.4.

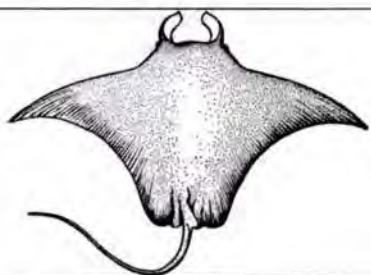


семейство **Myliobatidae**
Скаты-орляки
11.а.П.6.5.



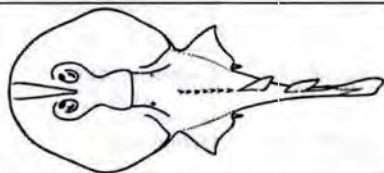
семейство **Hexatrygonidae**
Шестижаберные скаты
11.а.П.6.6.

семейство **Mobulidae**
Мантовые
11.а.П.6.7.

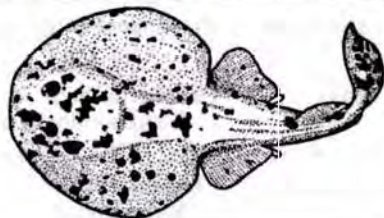


отряд **Torpediniformes**
Электрические скаты
11.а.11.7.

семейство **Torpedinidae**
Гнусовые скаты
11.а.11.7.1.



семейство **Narkidae**
Нарковые скаты
11.а.11.7.2.



семейство **Temeridae**
Темеровые
11.а.11.7.3.

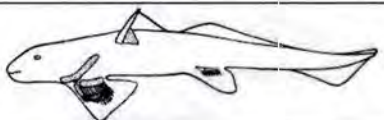
п/класс **Holocephali**
Слитночерепные (Цельноголовые)
11.6.

отряд **Chondrenchelyiformes**
11.6.1.



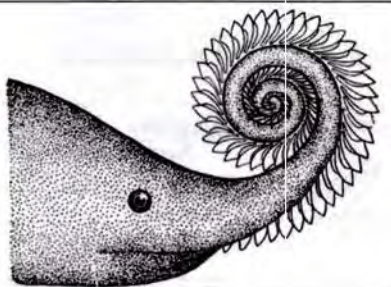
отряд **Bradyodontiformes**
Брадиодонтообразные
11.6.2.

семейство **Cochliodontidae**
11.6.2.1.

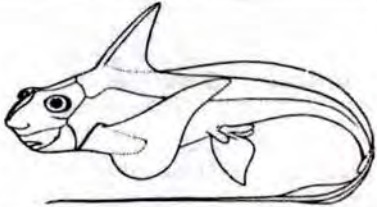








семейство **Helicoprionidae**
11.6.2.2.

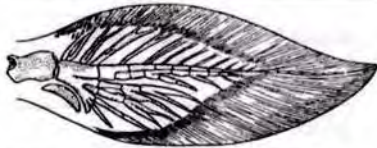



семейство **Edestidae**
11.6.2.3.

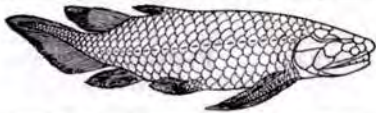

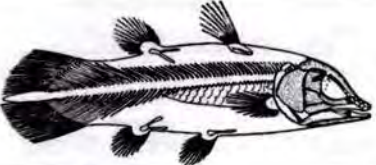





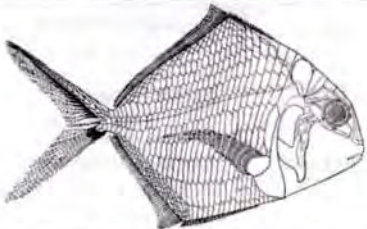

семейство **Menaspididae**
11.6.2.4.






семейство	Petalodontidae 11.6.2.5.	
семейство	Psammodontidae 11.6.2.6.	
семейство	Copodontidae 11.6.2.7.	
семейство	Orodontidae 11.6.2.8.	
семейство	Pseudodontichthyidae 11.6.2.9.	
отряд	Chimaeriformes Химерообразные 11.6.3.	
семейство	Chimaeridae Химеровые 11.6.3.1.	
семейство	Rhinochimaeridae Носатые химеры 11.6.3.2.	
семейство	Callorhynchidae Хоботнорылые химеры 11.6.3.3.	
семейство	Squalorajidae 11.6.3.4.	
семейство	Myriacanthidae 11.6.3.5.	
семейство	Edaphodontidae 11.6.3.6.	
класс	Amphibia Амфибии 12.	
класс	Reptilia Рептилии 13.	
класс	Aves Птицы 14.	







класс	Mammalia Млекопитающие 15.	
класс	Osteichthyes Костные рыбы 16.	
п/класс	Sarcopterygii Лопастеперые 16.a.	
и/класс	Dipnoi Двоякодышащие 16.a.A.	
отряд	Dipteriformes 16.a.A.1.	
п/отряд	Dipteroidei 16.a.A.1.a.	
семейство	Dipnorhynchidae 16.a.A.1.a.1.	
семейство	Dipteridae 16.a.A.1.a.2.	
п/отряд	Phaneropleuroidei 16.a.A.1.б.	
семейство	Scaumenaciidae 16.a.A.1.б.1.	
семейство	Phaneropleuridae 16.a.A.1.б.2.	
семейство	Fleurantiidae 16.a.A.1.б.3.	
семейство	Rhynchodipteridae 16.a.A.1.б.4.	
п/отряд	Uronemoidei 16.a.A.1.в.	
семейство	Uronemidae 16.a.A.1.в.1.	
семейство	Conchopomatidae 16.a.A.1.в.2.	
п/отряд	Ctenodontoidei 16.a.A.1.г.	





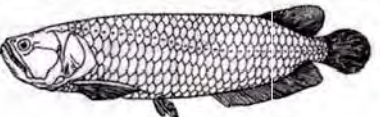
семейство	Ctenodontidae 16.а.А.1.г.1.	
отряд	Ceratodiformes Рогозубообразные 16.а.А.2.	
п/отряд	Ceratodoidei Однолегчничковидные 16.а.А.2.а.	
семейство	Ceratodidae Рогозубовые 16.а.А.2.а.1.	
	Ceratodus	
	Epiceratodus	
	Microceratodus	
	Neoceratodus	
	Paraceratodus	
п/отряд	Lepidosirenoidei Двулегчничковидные 16.а.А.2.б.	
семейство	Lepidosirenidae Чешуйчатниковые 16.а.А.2.б.1.	
	Gnathorhiza	
	Lepidosiren	
семейство	Protopteridae Протоптеровые 16.а.А.2.б.2.	
	Protopterus	
и/класс	Crossopterygii Кистеперые 16.а.В.	
н/отряд	Osteolepimorpha Остеолепоидные 16.а.В.1.	

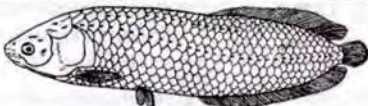


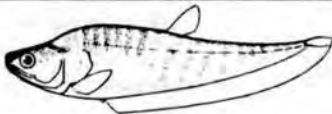


отряд	Porolepiformes 16.a.B.I.1.	
семейство	Porolepididae 16.a.B.I.1.1.	
семейство	Holoptychiidae 16.a.B.I.1.2.	
отряд	Osteolepiformes 16.a.B.I.2.	
семейство	Osteolepididae 16.a.B.I.2.1.	
семейство	Eusthenopteridae 16.a.B.I.2.2.	
семейство	Tristichopteridae 16.a.B.I.2.3.	
отряд	Rhizodontiformes 16.a.B.I.3.	
отряд	Struniiformes 16.a.B.I.4.	
н/отряд	Coelacanthimorpha Целагантоидные 16.a.B.II.	
отряд	Diplocercidiformes 16.a.B.II.1.	
отряд	Coelacanthiformes Целагантообразные 16.a.B.II.2.	
семейство	Coelacanthidae Целагантовые 16.a.B.II.2.1.	
семейство	Latimeriidae Латимериевые 16.a.B.II.2.2.	
отряд	Laugiiiformes 16.a.B.II.3.	







п/класс	Actinopterygii Лучеперые 16.6.	
и/класс	Ganoidei Ганоидные 16.6.A.	
н/отряд	Palaeoniscomorpha Палеонискоидные (Палеониски) 16.6.A.I.	
отряд	Palaeonisciformes Палеонискообразные 16.6.A.I.1.	
отряд	Tarrasiiformes 16.6.A.I.2.	
отряд	Trissolepidiformes 16.6.A.I.3.	
отряд	Platysomiformes 16.6.A.I.4.	
отряд	Redfieldiiformes 16.6.A.I.5.	
отряд	Perleidiformes 16.6.A.I.6.	
отряд	Phanerorhynchiformes 16.6.A.I.7.	
отряд	Saurichthyiformes 16.6.A.I.8.	
отряд	Haplolepidiformes 16.6.A.I.9.	
отряд	Luganoidiformes 16.6.A.I.10.	
отряд	Pholidopleuriformes 16.6.A.I.11.	

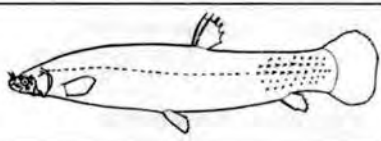




н/отряд	Polypteromorpha Полиптероидные (Многоперы) 16.б.А.И.	
отряд	Polypteriformes Многоперообразные 16.б.А.И.1.	
семейство	Polypteridae Многоперовые 16.б.А.И.1.1.	
	Polypterus	
	Calamoichthys	
н/отряд	Chondrosteomorpha Хондростеоидные (Хрящевые ганоиды) 16.б.А.ИИ.	
отряд	Acipenseriformes Осетрообразные 16.б.А.ИИ.1.	
семейство	Chondrosteidae 16.б.А.ИИ.1.1.	
семейство	Acipenseridae Осетровые 16.б.А.ИИ.1.2.	
п/семейство	Acipenserinae Осетры 16.б.А.ИИ.1.2.а.	
	Huso	
	Acipenser	
п/семейство	Scaphirhynchinae Лопатоносы 16.б.А.ИИ.1.2.б.	
	Pseudoscaphirhynchus	





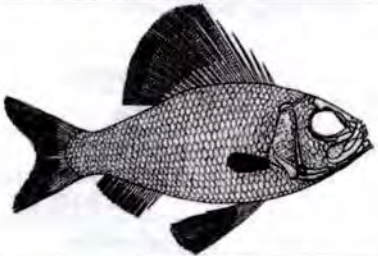
	Scaphirhynchus	
семейство	Polyodontidae Веслоносые 16.б.А.III.1.3.	
	Crossopholis	
	Palaeopsephurus	
	Pholidurus	
	Polyodon	
	Psephurus	
н/отряд	Holosteomorpha Холостеоидные (Костные ганоиды) 16.б.А.IV.	
отряд	Amiiformes Амиеобразные 16.б.А.IV.1.	
семейство	Amiidae Амиевые 16.б.А.IV.1.1.	
отряд	Aspidorhynchiformes 16.б.А.IV.2.	
отряд	Pycnodontiformes 16.б.А.IV.3.	
отряд	Pachycormiformes 16.б.А.IV.4.	
отряд	Lepisosteiformes Панцирникообразные 16.б.А.IV.5.	
семейство	Lepisosteidae Панцирные щуки 16.б.А.IV.5.1.	
отряд	Ospiiiformes 16.б.А.IV.6.	
отряд	Pholidophoriformes 16.б.А.IV.7.	



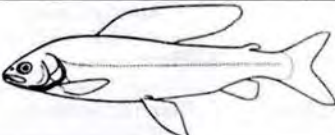
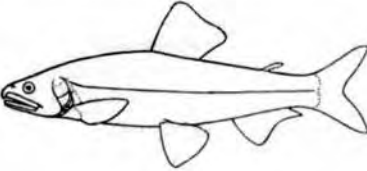
и/класс	Teleostei Костистые рыбы 16.6.В.	
н/отряд	Palaeoclupeomorpha Палеоклюпеоидные 16.6.В.1.	
отряд	Palaeoclupeiformes Палеоклюпеообразные 16.6.В.1.1.	
п/отряд	Lycopteroidei Ликоптеровидные 16.6.В.1.1.а.	
п/отряд	Leptolepoidei Лептолеповидные 16.6.В.1.1.б.	
н/отряд	Osteoglossomorpha Араваноидные 16.6.В.11.	
отряд	Osteoglossiformes Араванообразные 16.6.В.11.1.	
п/отряд	Tselfatoidei 16.6.В.11.1.а.	
п/отряд	Osteoglossoidei Аравановидные 16.6.В.11.1.б.	
семейство	Arapaimidae Арапаймовые 16.6.В.11.1.б.1.	
	Arapaima	
семейство	Osteoglossidae Костязычные 16.6.В.11.1.б.2.	
	Osteoglossum	
	Scleropages	


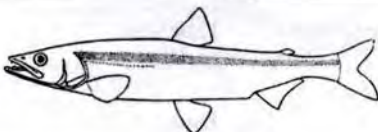



семейство	Heterotidae (Clupisudidae) 16.6.В.И.1.6.3.	
	Clupisudis	
	Heterotis	
семейство	Hiodontidae Луноглазы 16.6.В.И.1.6.4.	
		
п/отряд	Pantodontoidei Пантодонтовидные 16.6.В.И.1.в.	
семейство	Pantodontidae Рыбы-бабочки 16.6.В.И.1.в.1.	
	Pantodon	
п/отряд	Notopteroidei Нотоптеровидные 16.6.В.И.1.г.	
семейство	Notopteridae Нотоптеровые 16.6.В.И.1.г.1.	
		
отряд	Mormyriformes Клюворылообразные 16.6.В.И.2.	
семейство	Gymnarchidae Гимнарховые 16.6.В.И.2.1.	
		
семейство	Mormyridae Клюворылые 16.6.В.И.2.2.	
		


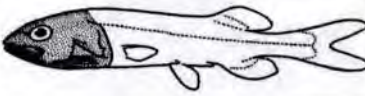




н/отряд	Clupeomorpha Клюпеоидные 16.б.В.III.	
отряд	Elopiiformes Тарпонообразные 16.б.В.III.1.	
п/отряд	Elopoidei Тарпоновидные 16.б.В.III.1.a.	
семейство	Megalopidae Тарпоновые 16.б.В.III.1.a.1.	
семейство	Elopidae Элопсовые 16.б.В.III.1.a.2.	
п/отряд	Albuloidei Альбуловидные 16.б.В.III.1.б.	
семейство	Albulidae Альбулевые 16.б.В.III.1.б.1.	
семейство	Pterothrissidae Гисовые 16.б.В.III.1.б.2.	
отряд	Gonorhynchiformes Конорылообразные 16.б.В.III.2.	
п/отряд	Gonorhynchoidei Конорыловидные 16.б.В.III.2.a.	
семейство	Gonorhynchidae Конорылые 16.б.В.III.2.a.1.	
семейство	Kneriidae Кнериевые 16.б.В.III.2.a.2.	
п/отряд	Phractolaemoidei Фрактолемовидные 16.б.В.III.2.б.	







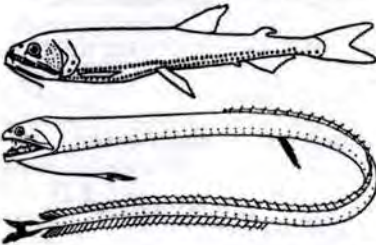

семейство	Phractolaemidae Фрактолемовые 16.6.В.ІІІ.2.6.1.	
п/отряд	Cromerioidei Кромериевидные 16.6.В.ІІІ.2.в.	
семейство	Cromeriidae Кромериевые 16.6.В.ІІІ.2.в.1.	
п/отряд	Chanoidei Ханосовидные 16.6.В.ІІІ.2.г.	
семейство	Chanidae Молочные рыбы 16.6.В.ІІІ.2.г.1.	
отряд	Clupeiformes Сельдеобразные 16.6.В.ІІІ.3.	
п/отряд	Denticipitoidei 16.6.В.ІІІ.3.а.	
семейство	Denticipitidae 16.6.В.ІІІ.3.а.1.	
	Denticeps	
п/отряд	Chirocentroidei Дорабовидные (Морские волки) 16.6.В.ІІІ.3.б.	
семейство	Chirocentridae Дорабовые 16.6.В.ІІІ.3.б.1.	
п/отряд	Clupeoidei Сельдевидные 16.6.В.ІІІ.3.в.	
семейство	Clupeidae Сельдевые 16.6.В.ІІІ.3.в.1.	
п/семейство	Dussumierinae Круглобрюшки 16.6.В.ІІІ.3.в.1.а.	


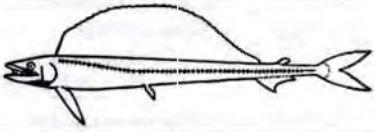
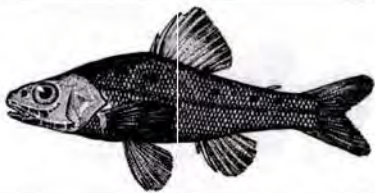




п/семейство	Pellonulinae Гологлазки 16.б.В.ІІІ.3.в.1.б.	
п/семейство	Dorosomatinae Зобатки 16.б.В.ІІІ.3.в.1.в.	
п/семейство	Pristigasterinae Пилобрюхи 16.б.В.ІІІ.3.в.1.г.	
п/семейство	Brevoortinae Гребнечешуйки 16.б.В.ІІІ.3.в.1.д.	
п/семейство	Clupeinae Сельди 16.б.В.ІІІ.3.в.1.е.	
п/семейство	Alosinae Пузанки 16.б.В.ІІІ.3.в.1.ж.	
семейство	Engraulidae Анчоусовые 16.б.В.ІІІ.3.в.2.	
п/отряд	Ctenothrissoidei Ктенотриссовидные 16.б.В.ІІІ.3.г.	
отряд	Salmoniformes Лососеобразные 16.б.В.ІІІ.4.	
п/отряд	Salmonoidei Лососевидные 16.б.В.ІІІ.4.а.	
семейство	Salmonidae Лососевые 16.б.В.ІІІ.4.а.1.	

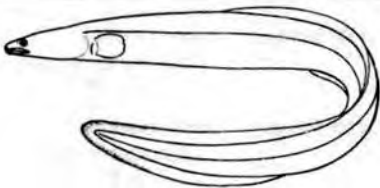

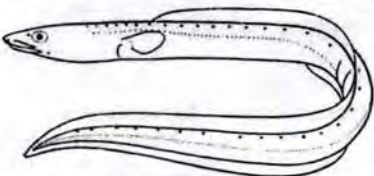



	Brachymystax	
	Cristivomer	
	Haplochiton	
	Hucho	
	Oncorhynchus	
	Salmo	
	Salmodium	
	Salmothymus	
	Salvelinus	
семейство	Coregonidae Сиговые 16.6.В.ІІІ.4.а.2.	
	Coregonus	
	Prosopium	
	Stenodus	
семейство	Thymallidae Хариусовые 16.6.В.ІІІ.4.а.3.	
	Protothymallus	
	Thymallus	
п/отряд	Osmeroidei Корюшковидные 16.6.В.ІІІ.4.б.	
семейство	Plecoglossidae Айювые 16.6.В.ІІІ.4.б.1.	
	Plecoglossus	

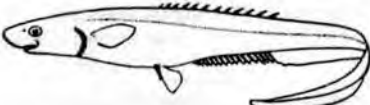


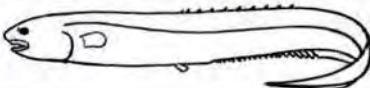


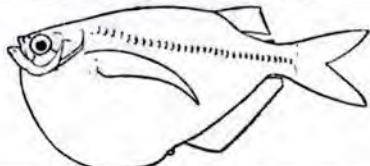
семейство	Osmeridae Корюшковые 16.6.В.ІІІ.4.6.2.	
	Allosmerus	
	Hypomesus	
	Mallotus	
	Osmerus	
	Spirinchus	
	Thaleichthys	
семейство	Salangidae Лапши-рыбы 16.6.В.ІІІ.4.6.3.	
	Salangichthys	
	Salanx	
п/отряд	Argentinoidei Серебрянковидные 16.6.В.ІІІ.4.в.	
н/семейство	Argentinoidea Серебрянкоподобные 16.6.В.ІІІ.4.в.1.	
семейство	Argentinidae Аргентиновые (Глубоководные корюшки) 16.6.В.ІІІ.4.в.1.1.	
семейство	Bathylagidae Батилаговые 16.6.В.ІІІ.4.в.1.2.	


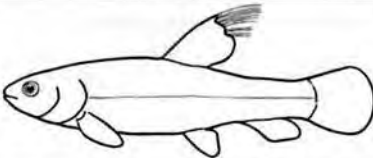





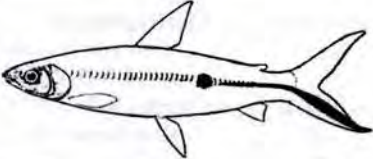
семейство	Opisthoproctidae Опистопротковые 16.6.В.ІІІ.4.в.І.3.	
н/семейство	Alepocephaloidea Гладкоголовоподобные 16.6.В.ІІІ.4.в.ІІ.	
п/отряд	Esocoidei Щуковидные 16.6.В.ІІІ.4.г.	
семейство	Esocidae Щуковые 16.6.В.ІІІ.4.г.1.	
	Esox	
семейство	Dalliidae Даллиевые 16.6.В.ІІІ.4.г.2.	
	Dallia	
	Novumbra	
семейство	Umbridae Умбровые 16.6.В.ІІІ.4.г.3.	
	Proumbra	
	Umbra	
п/отряд	Galaxioidei Галаксиевидные 16.6.В.ІІІ.4.д.	
семейство	Aplochitonidae Аплохитоновые 16.6.В.ІІІ.4.д.1.	

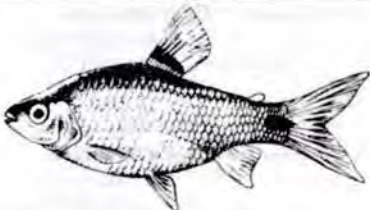
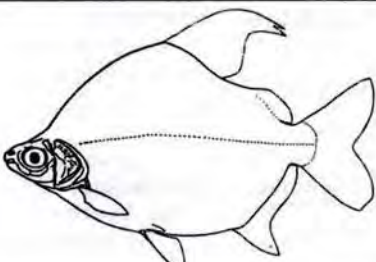





семейство	Galaxiidae Галаксиевые 16.6.В.ІІІ.4.д.2.	
семейство	Retropinnidae Ретропинновые 16.6.В.ІІІ.4.д.3.	
п/отряд	Stomiatoidei Стомиевидные 16.6.В.ІІІ.4.е.	
н/семейство	Gonostomatoidea Гоностомоподобные 16.6.В.ІІІ.4.е.І.	
семейство	Gonostomatidae Гоностомовые 16.6.В.ІІІ.4.е.І.1.	
семейство	Sternoptychidae Топориковые 16.6.В.ІІІ.4.е.І.2.	
н/семейство	Stomiatoidea Стомиоподобные 16.6.В.ІІІ.4.е.ІІ.	
н/семейство	Astronesthoidea Астронестоподобные 16.6.В.ІІІ.4.е.ІІІ.	
п/отряд	Giganturoidei Гигантуровидные 16.6.В.ІІІ.4.ж.	


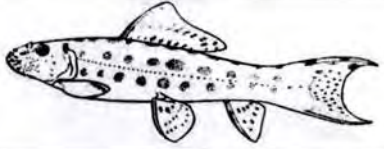


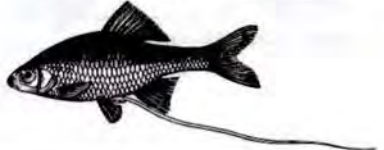
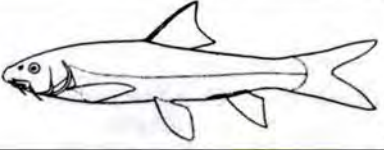
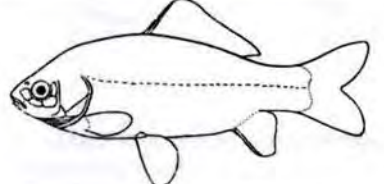
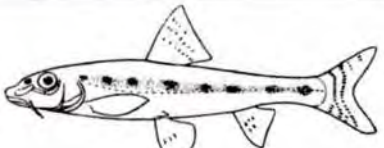
отряд	Myctophiformes Миктофообразные (Светящиеся анчоусы) 16.6.В.III.5.	
п/отряд	Myctophoidei Миктофовидные 16.6.В.III.5.а.	
п/отряд	Alepisauroides Алепизавровидные 16.6.В.III.5.б.	
н/отряд	Percopsomorpha Перкопсоидные 16.6.В.IV.	
отряд	Percopsiformes Перкопсообразные 16.6.В.IV.1.	
п/отряд	Percopsoidei Лососокуневидные 16.6.В.IV.1.а.	
семейство	Percopsidae Лососокуневые 16.6.В.IV.1.а.1.	
п/отряд	Aphredoderoides Афредодеровидные 16.6.В.IV.1.б.	
семейство	Aphredoderidae Афредодеровые 16.6.В.IV.1.б.1.	
семейство	Amblyopsidae Слепоглазковые 16.6.В.IV.1.б.2.	  

н/отряд	Anguillomorpha Ангвиллоидные 16.6.В.В.	
отряд	Anguilliformes Угреобразные 16.6.В.В.1.	
п/отряд	Anguilloidei Угревидные 16.6.В.В.1.а.	
семейство	Anguillidae Угревые 16.6.В.В.1.а.1.	
семейство	Muraenidae Муреновые 16.6.В.В.1.а.2.	
семейство	Congridae Морские угри 16.6.В.В.1.а.3.	
семейство	Ophichthyidae Острохвостые угри 16.6.В.В.1.а.4.	
п/отряд	Nemichthyoidei Нитехвостовидные угри 16.6.В.В.1.б.	
отряд	Saccopharyngiformes Мешкоротообразные 16.6.В.В.2.	

отряд	Notacanthiformes Спиношипообразные 16.6.В.V.3.	
семейство	Halosauridae Галозавровые 16.6.В.V.3.1.	
семейство	Lipogenyidae Липогениевые 16.6.В.V.3.2.	
семейство	Notacanthidae Спиношипы 16.6.В.V.3.3.	
н/отряд	Cyprinomorpha Циприноидные 16.6.В.VI.	
отряд	Cypriniformes Карпообразные 16.6.В.VI.1.	
п/отряд	Characoidei Харациновидные 16.6.В.VI.1.a.	
н/семейство	Characidoidea Харациноподобные 16.6.В.VI.1.a.1.	
семейство	Characidae Харациновые 16.6.В.VI.1.a.1.1.	
семейство	Serrasalmidae Пираньевые 16.6.В.VI.1.a.1.2.	
семейство	Gasteropelecidae Клинобрюхие 16.6.В.VI.1.a.1.3.	

семейство	Cynodontidae Цинодонтовые 16.б.в. VI.1.а. I.4.	
н/семейство	Erythrinidoidea Эритриноподобные 16.б.в. VI.1.а. II.	
семейство	Erythrinidae Эритриновые 16.б.в. VI.1.а. II.1.	
семейство	Ctenoluciidae Мечеротые 16.б.в. VI.1.а. II.2.	
семейство	Chalceidae Хальцевые 16.б.в. VI.1.а. II.3.	
семейство	Crenuchidae 16.б.в. VI.1.а. II.4.	
семейство	Characidiidae Южноамериканские пескари 16.б.в. VI.1.а. II.5.	
семейство	Lebiasinidae Лебиасовые 16.б.в. VI.1.а. II.6.	
семейство	Anostomidae Малоротые 16.б.в. VI.1.а. II.7.	
семейство	Hemiodontidae Полузубые 16.б.в. VI.1.а. II.8.	

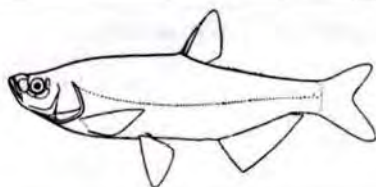
семейство	Curimatidae Куриматовые 16.6.В. VI.1.а. II.9.	
семейство	Citharinidae Цитариновые 16.6.В. VI.1.а. II.10.	
семейство	Ichthyoridae Ихтиборовые 16.6.В. VI.1.а. II.11.	
п/отряд	Gymnotoidei Гимнотовидные 16.6.В. VI.1.б.	
н/семейство	Sternarchoidea Стернархоподобные 16.6.В. VI.1.б. I.	
семейство	Rhamphichthyidae Ножетелье 16.6.В. VI.1.б. I.1.	
семейство	Apteronotidae Хвостоперые ножетелки 16.6.В. VI.1.б. I.2.	
н/семейство	Gymnotoidea Гимнотоподобные 16.6.В. VI.1.б. II.	
семейство	Gymnotidae Гимнотовые 16.6.В. VI.1.б. II.1.	
семейство	Electrophoridae Электрические угри 16.6.В. VI.1.б. II.2.	
п/отряд	Cyprinoidei Карповидные 16.6.В. VI.1.в.	

семейство	Catostomidae Чукучановые 16.б.В. VI.1.в.1.	
семейство	Gyrinocheilidae Гиринохейловые 16.б.В. VI.1.в.2.	
семейство	Cyprinidae Карповые 16.б.В. VI.1.в.3.	
п/семейство	Barbinae Усачи 16.б.В. VI.1.в.3.а.	
п/семейство	Rasborinae Расборы 16.б.В. VI.1.в.3.б.	
п/семейство	Rhodeinae Горчаки 16.б.В. VI.1.в.3.в.	
п/семейство	Schizothoracinae Расщепобрюхи 16.б.В. VI.1.в.3.г.	
п/семейство	Cyprininae Карпы 16.б.В. VI.1.в.3.д.	
п/семейство	Gobioninae Пескари 16.б.В. VI.1.в.3.е.	

п/семейство **Danioninae**
Дании
16.б.В. VI.1.в.3.ж.



п/семейство **Cultrinae**
Уклеи
16.б.В. VI.1.в.3.з.



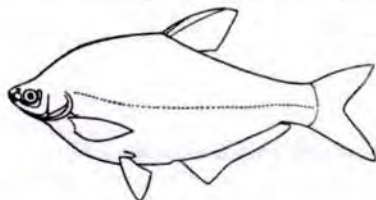
п/семейство **Hypophthalmichthyinae**
Толстолобы
16.б.В. VI.1.в.3.и.



п/семейство **Leuciscinae**
Ельцы
16.б.В. VI.1.в.3.к.



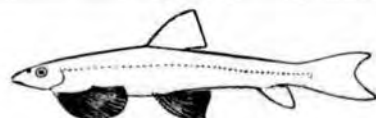
п/семейство **Abramidinae**
Лещи
16.б.В. VI.1.в.3.л.



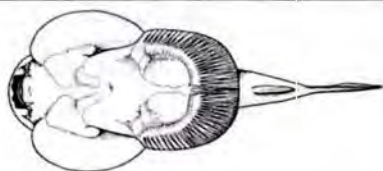
п/семейство **Chondrostominae**
Подусы
16.б.В. VI.1.в.3.м.



семейство **Psylorhynchidae**
Псилоринховые
16.б.В. VI.1.в.4.



семейство **Homalopteridae**
Плоскоперые
16.6.В. VI.1.в.5.



семейство **Cobitidae**
Вьюновые
16.6.В. VI.1.в.6.



семейство **Gastromyzonidae**
Гастромизоновые
16.6.В. VI.1.в.7.



отряд **Siluriformes**
Сомообразные
16.6.В. VI.2.






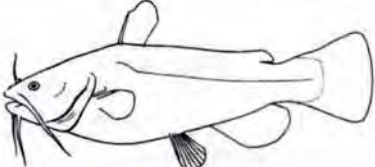
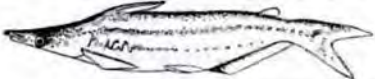



н/семейство **Siluroidea**
Сомоподобные
16.6.В. VI.2.1.

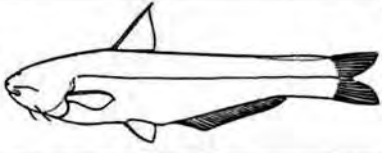
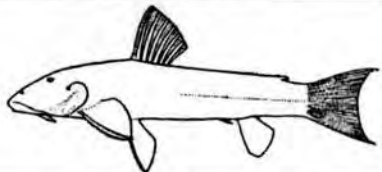
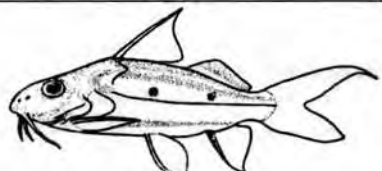






семейство **Doradidae**
Броняковые
16.6.В. VI.2.1.1.












семейство **Auchenipteridae**
Затылкоперые
16.6.В. VI.2.1.2.



семейство	Callichthyidae Панцирные сомы 16.6.В. VI.2.1.3.	
семейство	Loricariidae Кольчужные сомы 16.6.В. VI.2.1.4.	
семейство	Aspredinidae Аспредовые 16.6.В. VI.2.1.5.	
семейство	Pygidae Ванделлиевые 16.6.В. VI.2.1.6.	
семейство	Pimelodidae Плоскоголовые сомы 16.6.В. VI.2.1.7.	
семейство	Ictaluridae Сомы-кошки 16.6.В. VI.2.1.8.	
семейство	Ageneiosidae Агенейозовые 16.6.В. VI.2.1.9.	
семейство	Callophysidae Каллофизовые 16.6.В. VI.2.1.10.	
семейство	Helogeneidae Хелогеновые 16.6.В. VI.2.1.11.	
семейство	Hypophthalmidae Гипофтальмовые 16.6.В. VI.2.1.12.	

семейство	Cetopsidae Цетопсовые 16.6.В. VI.2. I. 13.	
семейство	Astroblepidae Астроблеповые 16.6.В. VI.2. I. 14.	
семейство	Mochocidae Перистоусые сомы 16.6.В. VI.2. I. 15.	
семейство	Malapteruridae Электрические сомы 16.6.В. VI.2. I. 16.	
семейство	Bagridae Косатковые 16.6.В. VI.2. I. 17.	
семейство	Sisoridae Горносомиковые 16.6.В. VI.2. I. 18.	
семейство	Amphiliidae Амфилиевые 16.6.В. VI.2. I. 19.	
семейство	Doiichthyidae Новогвинейские сомы 16.6.В. VI.2. I. 20.	
семейство	Amblycipitidae Толстохвостые сомы 16.6.В. VI.2. I. 21.	

семейство	Chacidae Хаковые 16.б.В. VI.2.1.22.	
семейство	Akysidae Акисовые 16.б.В. VI.2.1.23.	
семейство	Ariidae Ариевые 16.б.В. VI.2.1.24.	
семейство	Plotosidae Угрехвостые сомы 16.б.В. VI.2.1.25.	
семейство	Clariidae Клариевые 16.б.В. VI.2.1.26.	
семейство	Olyridae Олировые 16.б.В. VI.2.1.27.	
семейство	Saccobranchidae Мешкожаберные 16.б.В. VI.2.1.28.	
семейство	Schilbeidae Шильбовые 16.б.В. VI.2.1.29.	
семейство	Siluridae Сомовые 16.б.В. VI.2.1.30.	

н/семейство **Diplomystoidea**
Дипломистоподобные
16.6.В. VI.2. II.

семейство **Diplomystidae**
Дипломистовые
16.6.В. VI.2. II.1.



н/отряд **Cyprinodontomorpha**
Ципринодонтонидные
16.6.В. VII.

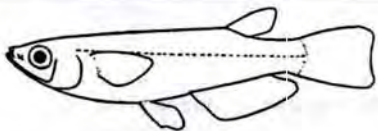
отряд **Cyprinodontiformes**
Карпозубообразные
16.6.В. VII.1.

н/семейство **Cyprinodontoidea**
Карпозубоподобные
16.6.В. VII.1.1.

семейство **Cyprinodontidae**
Карпозубые
16.6.В. VII.1.1.1.



семейство **Oryziatidae**
Оризиевые
16.6.В. VII.1.1.2.

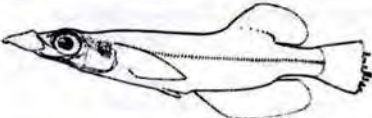
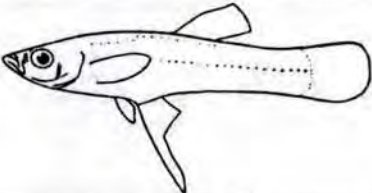
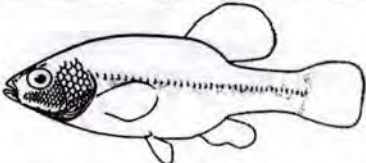
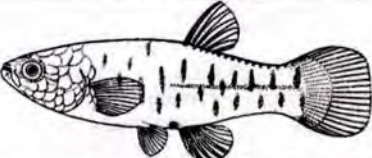


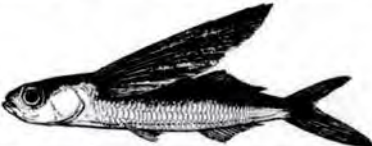





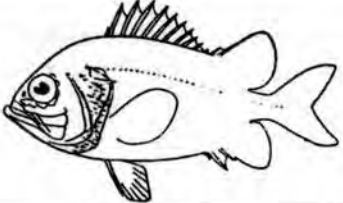
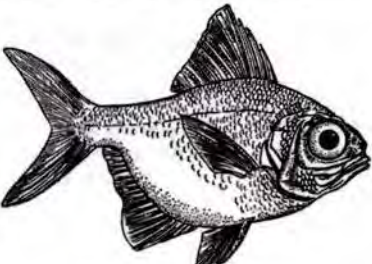
семейство **Horaichthyidae**
Гораихтовые
16.6.В. VII.1.1.3.

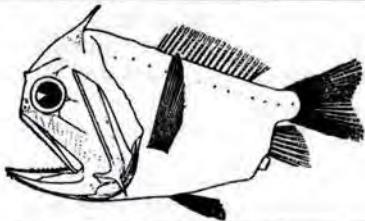
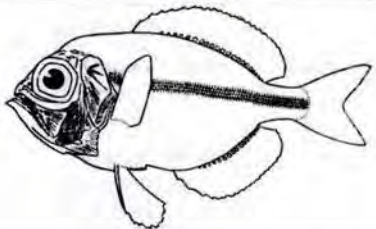

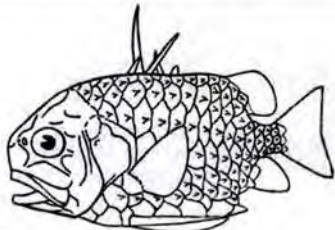
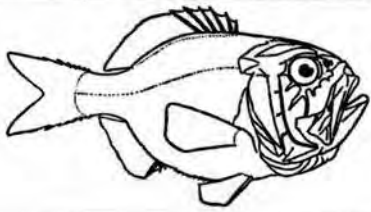



семейство **Tomeuridae**
Томеуровые
16.6.В. VII.1.1.4.



семейство	Adrianchthyidae Адрианихтовые 16.6.В. VII.1.1.5.	
н/семейство	Poeciloidea Гамбузиеподобные 16.6.В. VII.1.11.	
семейство	Poeciliidae Гамбузиевые 16.6.В. VII.1.11.1.	
семейство	Goodeidae Гудеевые 16.6.В. VII.1.11.2.	
семейство	Jenynsiidae Дженинсиевые 16.6.В. VII.1.11.3.	
семейство	Anablepidae Четырехглазковые 16.6.В. VII.1.11.4.	
отряд	Beloniformes Сарганообразные 16.6.В. VII.2.	
п/отряд	Exocoetoidei Летучковидные 16.6.В. VII.2.а.	
семейство	Hemirhamphidae Полурыловые 16.6.В. VII.2.а.1.	
семейство	Exocoetidae Летучие рыбы 16.6.В. VII.2.а.2.	
п/отряд	Scomberesocoidei Саргановидные 16.6.В. VII.2.б.	

семейство	Belontiidae Саргановые 16.6.В.VII.2.6.1.	
семейство	Scomberesocidae Скумбренуковые 16.6.В.VII.2.6.2.	
н/отряд	Beryxomorpha Берикоидные 16.6.В.VIII.	
отряд	Beryciformes Бериксообразные 16.6.В.VIII.1.	
п/отряд	Polymixioidei Барбуровидные 16.6.В.VIII.1.а.	
семейство	Polymixiidae Барбуровые 16.6.В.VIII.1.а.1.	
п/отряд	Dinopterygoidei 16.6.В.VIII.1.6.	
п/отряд	Berycoidei Бериковидные 16.6.В.VIII.1.в.	
семейство	Holocentridae Рыбы-белки 16.6.В.VIII.1.в.1.	
семейство	Berycidae Бериковые 16.6.В.VIII.1.в.2.	

семейство	Anoplogasteridae Саблезубые 16.б.В. VIII.1.в.3.	
семейство	Diretmidae Диретмовые 16.б.В. VIII.1.в.4.	
семейство	Anomalopidae Фонареглазовые 16.б.В. VIII.1.в.5.	
семейство	Monocentridae Шишечниковые 16.б.В. VIII.1.в.6.	
семейство	Trachichthyidae Трахихтовые 16.б.В. VIII.1.в.7.	
п/отряд	Stephanoberycoidei Стефанобериксовидные 16.б.В. VIII.1.г.	
семейство	Melamphidae Меламфаевые 16.б.В. VIII.1.г.1.	

семейство **Hispidoberycidae**
Гиспидобериковые
16.6.В.VIII.1.г.2.



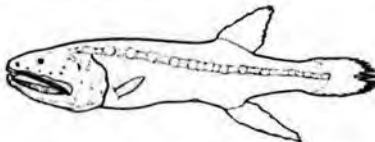
семейство **Gibberichthyidae**
Гибберихтовые
16.6.В.VIII.1.г.3.



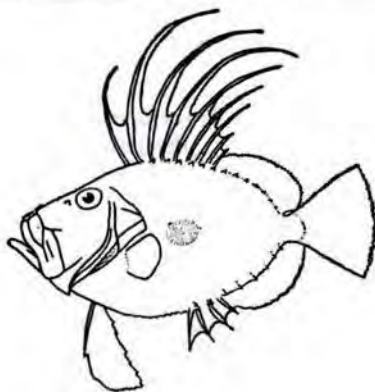
семейство **Stephanoberycidae**
Стефанобериковые
16.6.В.VIII.1.г.4.



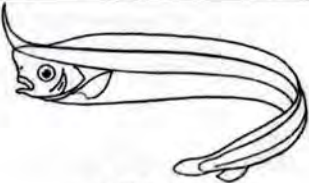

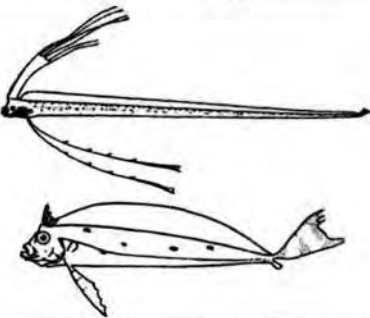


отряд **Cetomimiformes**
Китовидкообразные
16.6.В.VIII.2.

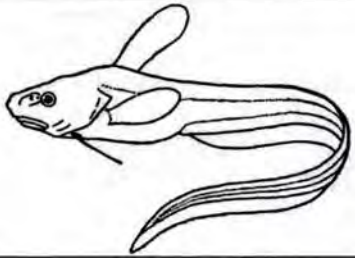

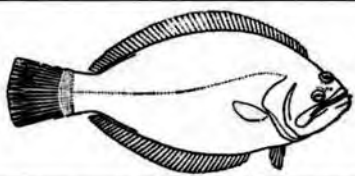
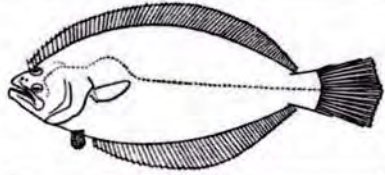
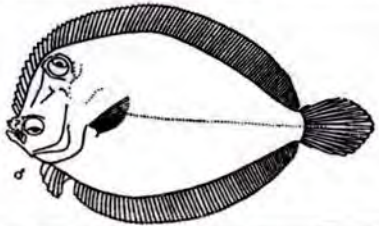


отряд **Zeiformes**
Солнечникообразные
16.6.В.VIII.3.



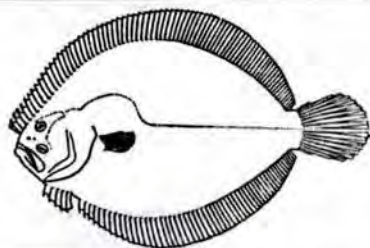
отряд **Lampridiformes**
Опахообразные
16.6.В.VIII.4.

п/отряд	Veliferoidei Веерообразные 16.6.В. VIII. 4.а.	
п/отряд	Lampridoidei Опаховидные 16.6.В. VIII. 4.б.	
п/отряд	Trachipteroidei Ремневидные 16.6.В. VIII. 4.в.	
п/отряд	Stylophoroidei Палочкохвостовидные 16.6.В. VIII. 4.г.	
п/отряд	Mirapinnoidei Миррапинновидные 16.6.В. VIII. 4.д.	

п/отряд	Ateleoipoidei Ателеоповидные (Ложнодолгохвостовидные) 16.6.В.VIII.4.е.	
п/отряд	Megalomycteroidaei Мегаломиктеровидные 16.6.В.VIII.4.ж.	
отряд	Pleuronectiformes Камбалообразные 16.6.В.VIII.5.	
п/отряд	Psettoidaei Псеттодовидные 16.6.В.VIII.5.а.	
семейство	Psettodidae Псеттодовые 16.6.В.VIII.5.а.1.	
п/отряд	Pleuronectoidei Камбаловидные 16.6.В.VIII.5.б.	
н/семейство	Pleuronectoidea Камбалоподобные 16.6.В.VIII.5.б.1.	
семейство	Bothidae Ромбовые 16.6.В.VIII.5.б.1.1.	
п/семейство	Paralichthyinae 16.6.В.VIII.5.б.1.1.а.	
п/семейство	Bothinae 16.6.В.VIII.5.б.1.1.б.	

семейство **Achiropsettidae**
16.б.В. VIII.5.6.1.2.

семейство **Scophthalmidae**
16.б.В. VIII.5.6.1.3.

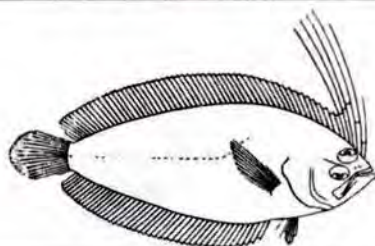


семейство **Citharidae**
Цитаровые
16.б.В. VIII.5.6.1.4.

п/семейство **Citharinae**
16.б.В. VIII.5.6.1.4.а.

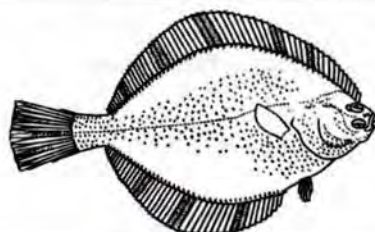


п/семейство **Brachypleurinae**
16.б.В. VIII.5.6.1.4.б.



семейство **Pleuronectidae**
Камбаловые
16.б.В. VIII.5.6.1.5.

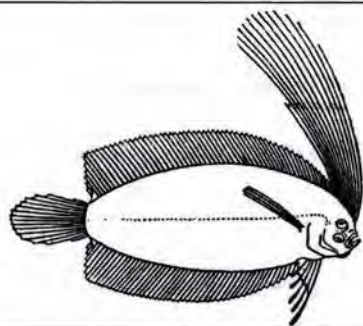
п/семейство **Pleuronectinae**
16.б.В. VIII.5.6.1.5.а.



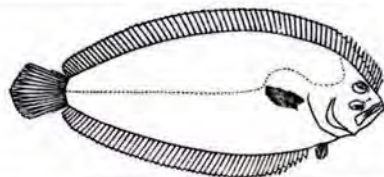
п/семейство **Poecilopsettinae**
16.б.В. VIII.5.6.1.5.б.



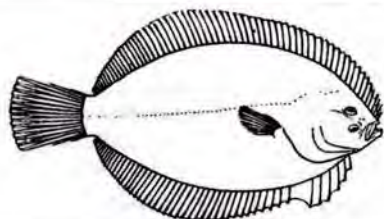
п/семейство **Samarinae**
16.б.В. VIII.5.6.1.5.в.



п/семейство **Paralichthodinae**
16.б.В. VIII.5.6.1.5.г.



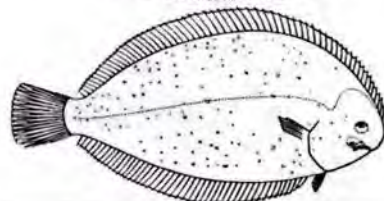
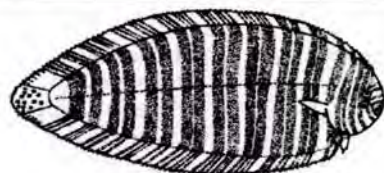
п/семейство **Rhombosoleinae**
16.б.В. VIII.5.6.1.5.д.



н/семейство **Soleoidea**
Солеоподобные
16.б.В. VIII.5.6. II.

семейство **Soleidae**
Солевые
16.б.В. VIII.5.6. II.1.

п/семейство **Soleinae**
16.б.В. VIII.5.6. II.1.а.

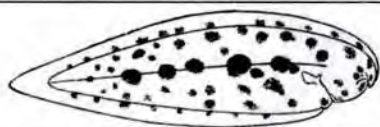


п/семейство **Achirinae**
16.б.В. VIII.5.6. II.1.б.

п/семейство **Heteromycterinae**
16.6.В. VIII.5.6. II.1.в.

п/семейство **Aseraggodinae**
16.6.В. VIII.5.6. II.1.г.

п/семейство **Synapturinae**
16.6.В. VIII.5.6. II.1.д.



семейство **Cynoglossidae**
Циноглоссовые
16.6.В. VIII.5.6. II.2.

п/семейство **Cynoglossinae**
16.6.В. VIII.5.6. II.2.а.



п/семейство **Symphurinae**
16.6.В. VIII.5.6. II.2.б.



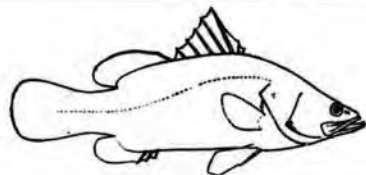
н/отряд **Percomorpha**
Перкоидные
16.6.В. IX.

отряд **Perciformes**
Окунеобразные
16.6.В. IX.1.

п/отряд **Percoidi**
Окуневидные
16.6.В. IX.1.а.

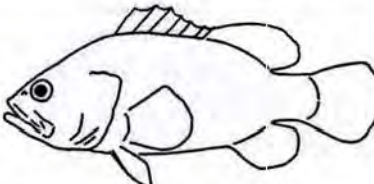
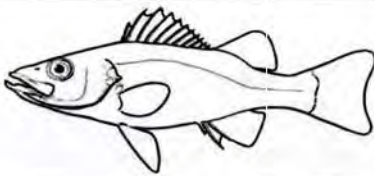



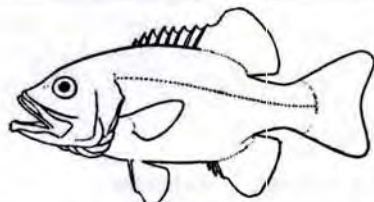

н/семейство **Percoidae**
Окунеподобные
16.6.В. IX.1.а.1.

семейство **Centropomidae**
Робаловые
16.6.В. IX.1.а.1.1.

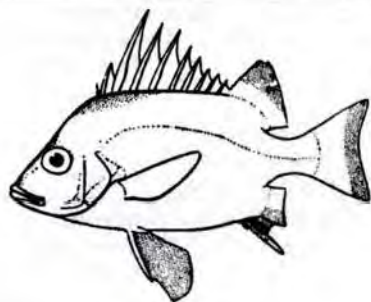


семейство **Serranidae**
Серрановые
16.6.В. IX.1.а.1.2.

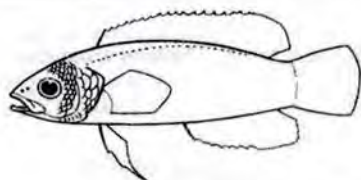


семейство	Grammistidae Граммистиевые 16.6.В.IX.1.а.1.3.	
семейство	Percichthyidae Перцихтовые 16.6.В.IX.1.а.1.4.	
семейство	Pseudochromidae Ложнохромисовые 16.6.В.IX.1.а.1.5.	
семейство	Pseudogrammidae Ложнограммовые 16.6.В.IX.1.а.1.6.	
семейство	Grammidae Грамовые 16.6.В.IX.1.а.1.7.	
семейство	Glaucosomidae Глаукозомовые 16.6.В.IX.1.а.1.8.	
семейство	Theraponidae Терапоновые 16.6.В.IX.1.а.1.9.	

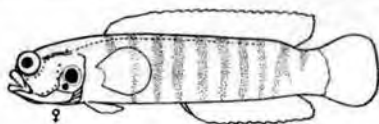
семейство **Banjosidae**
Баниевые
16.6.В.IX.1.а.I.10.



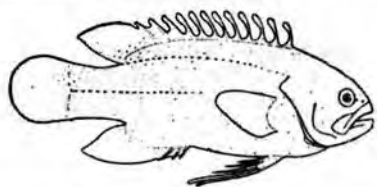
семейство **Pseudoplesiopidae**
Ложноплезиопсовые
16.6.В.IX.1.а.I.11.



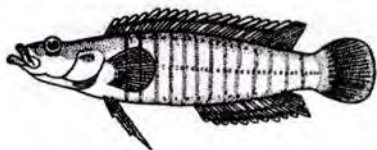
семейство **Anisochromidae**
Анизохромисовые
16.6.В.IX.1.а.I.12.



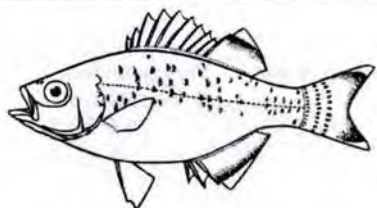
семейство **Plesiopidae**
Плезиопсовые
16.6.В.IX.1.а.I.13.



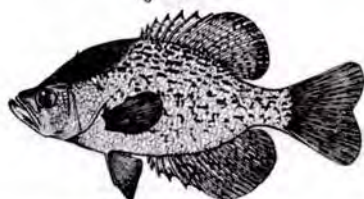
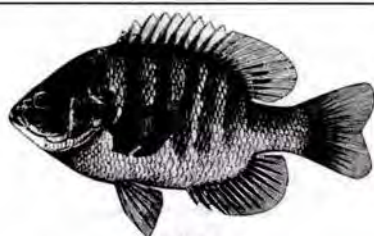
семейство **Acanthoclinidae**
Акантоклиновые
16.6.В.IX.1.а.I.14.



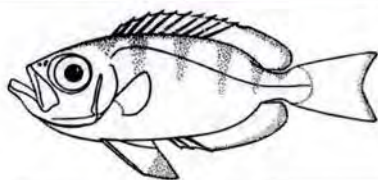
семейство **Kuhliidae**
Кулиевые
16.6.В.IX.1.а.I.15.



семейство **Centrarchidae**
Центрарховые
16.6.В.IX.1.а.1.16.



семейство **Priacanthidae**
Каталуфовые
16.6.В.IX.1.а.1.17.



семейство **Arogonidae**
Кардиналовые
16.6.В.IX.1.а.1.18.



семейство **Henichthyidae**
Хенихтовые
16.6.В.IX.1.а.1.19.

семейство **Acropomatidae**
Акропомовые
16.6.В.IX.1.а.1.20.

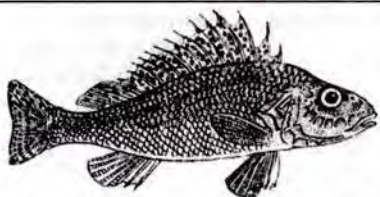


семейство **Percidae**
Окуневые
16.6.В.IX.1.а.1.21.

п/семейство **Percinae**
Окуни
16.6.В.IX.1.а.1.21.а.

Percini

Acerina



Perca



Percarina



Etheostomini

Ammocripta

Boleosoma

Etheostoma

Percina

п/семейство **Luciopercinae**
Судаки
16.6.В.IX.1.а.I.21.6.

Luciopercini

Stizostedion (Lucioperca)

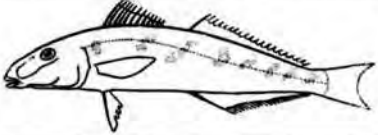
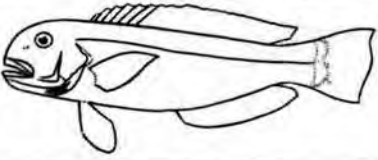



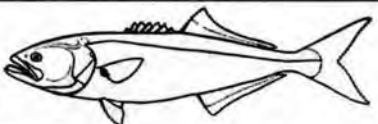
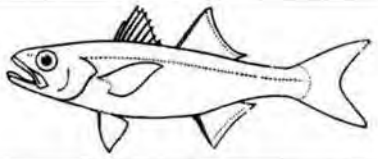




Romanichthyini

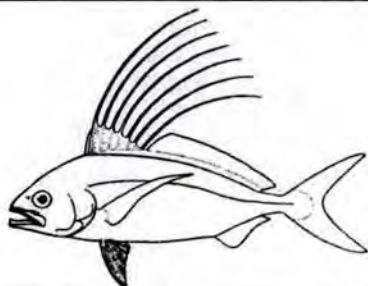
Aspro (Zingel)



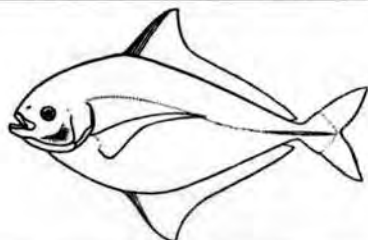
Romanichthys

семейство	Sillaginidae Силлаговые 16.6.В.IX.1.а.1.22.	
семейство	Branchiostegidae Кафельниковые 16.6.В.IX.1.а.1.23.	
семейство	Malacanthidae Малакантовые 16.6.В.IX.1.а.1.24.	
семейство	Labracoglossidae Лабракоглоссовые 16.6.В.IX.1.а.1.25.	
семейство	Lactariidae Лактариевые 16.6.В.IX.1.а.1.26.	
семейство	Pomatomidae Луфаревые 16.6.В.IX.1.а.1.27.	
семейство	Scombropidae Ложноскумбриевые 16.6.В.IX.1.а.1.28.	
семейство	Rachycentridae Кобиевые 16.6.В.IX.1.а.1.29.	
семейство	Carangidae Ставридовые 16.6.В.IX.1.а.1.30.	

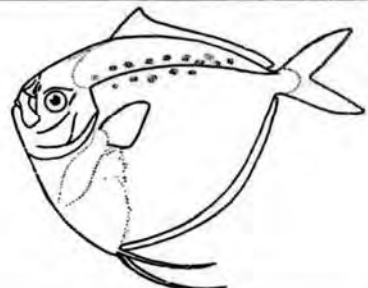
семейство **Nematistiidae**
Павлиновые
16.6.В.IX.1.а.1.31.



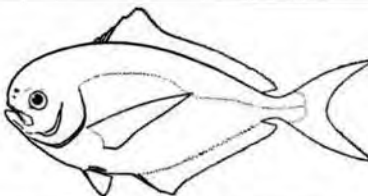
семейство **Formionidae**
Вороновые
16.6.В.IX.1.а.1.32.



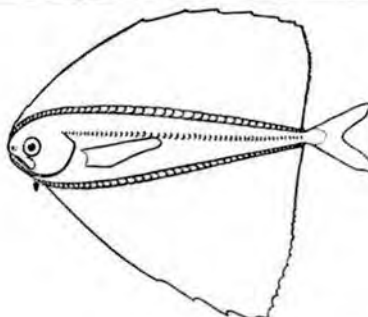
семейство **Menidae**
Меновые
16.6.В.IX.1.а.1.33.



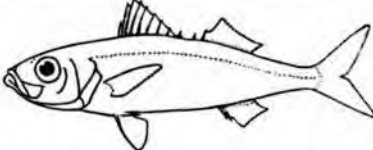
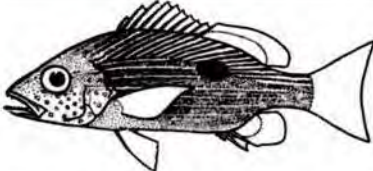
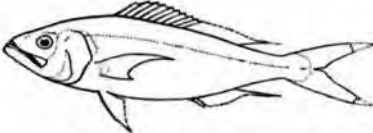
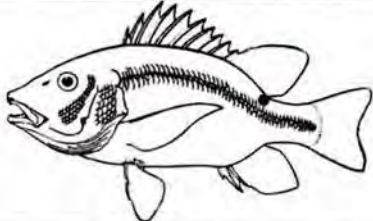
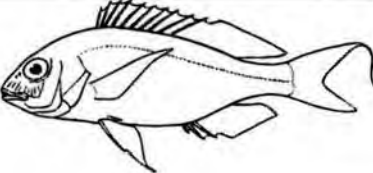


семейство **Bramidae**
Брамовые
16.6.В.IX.1.а.1.34.

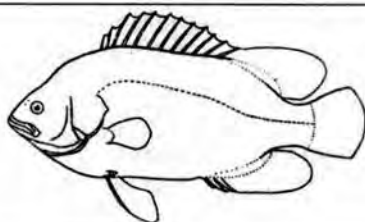


семейство **Pteraclidae**
Птеракловые
16.6.В.IX.1.а.1.35.

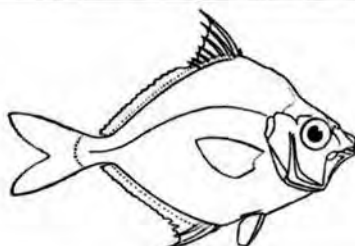


семейство	Coryphaenidae Корифеновые 16.б.В.IX.1.а.1.36.	
семейство	Arripidae Арриписовые 16.б.В.IX.1.а.1.37.	
семейство	Emmelichthyidae Эммелихтовые 16.б.В.IX.1.а.1.38.	
семейство	Inermiidae Инермиевые 16.б.В.IX.1.а.1.39.	
семейство	Lutjanidae (Lutianidae) Луциановые 16.б.В.IX.1.а.1.40.	
семейство	Aphareidae Афареевые 16.б.В.IX.1.а.1.41.	
семейство	Caesionidae Цезионовые 16.б.В.IX.1.а.1.42.	
семейство	Nemipteridae Нитеперые 16.б.В.IX.1.а.1.43.	

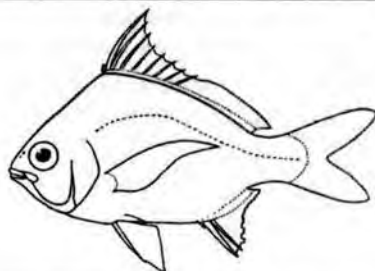
семейство **Lobotidae**
Треххвостковые
16.6.В.IX.1.а.1.44.



семейство **Leiognathidae**
Сребробрюшковые
16.6.В.IX.1.а.1.45.

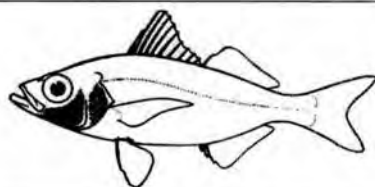


семейство **Gerridae**
Мохарровые
16.6.В.IX.1.а.1.46.



семейство **Pomadasyidae**
Ворчуновые
16.6.В.IX.1.а.1.47.

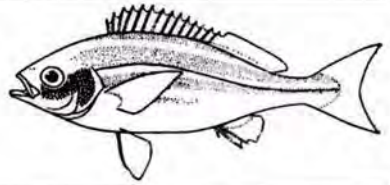
п/семейство **Xenichthyinae**
16.6.В.IX.1.а.1.47.а.



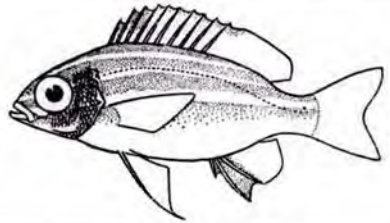
п/семейство **Pomadasyinae**
16.6.В.IX.1.а.1.47.б.



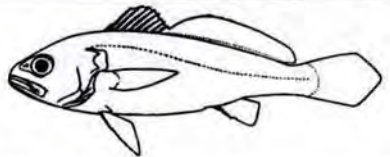
п/семейство **Plectorhynchinae**
16.6.В.IX.1.а.1.47.в.



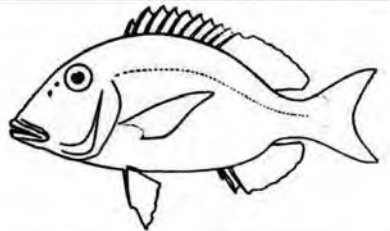
п/семейство **Scolopsinae**
16.6.В.IX.1.а.1.47.г.



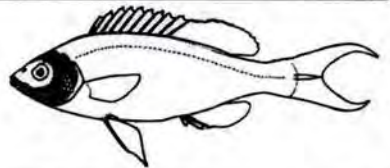
семейство **Sciaenidae**
Горбылевые
16.6.В.IX.1.а.1.48.



семейство **Lethrinidae**
Летриновые
16.6.В.IX.1.а.1.49.

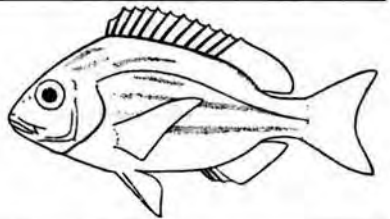


семейство **Pentapodidae**
Пентаподовые
16.6.В.IX.1.а.1.50.

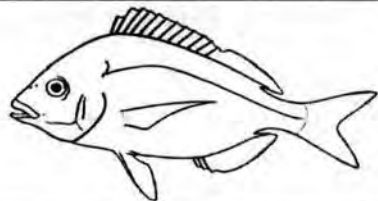


семейство **Sparidae**
Спаровые
16.6.В.IX.1.а.1.51.

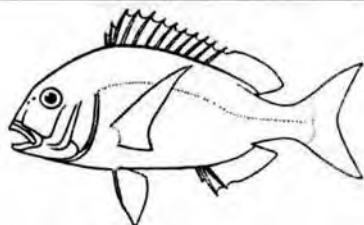
п/семейство **Denticinae**
16.6.В.IX.1.а.1.51.а.



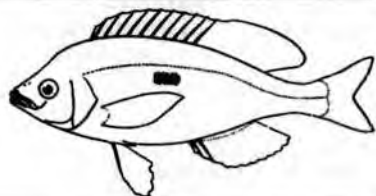
п/семейство **Pagellinae**
16.6.В.IX.1.а.1.51.б.



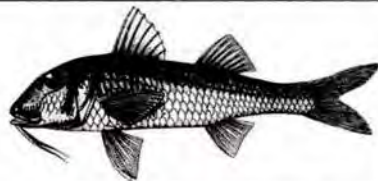
п/семейство **Sparinae**
16.6.В.IX.1.а.1.51.в.



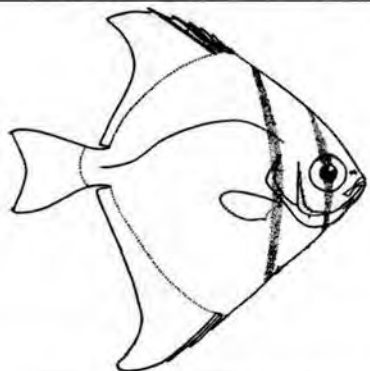
семейство **Centracanthidae**
Смаридовые
16.6.В.IX.1.а.1.52.



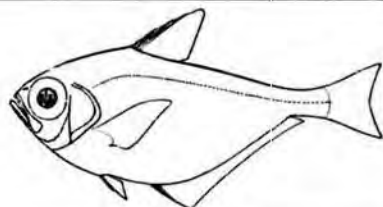
семейство **Mullidae**
Барабулевые
16.6.В.IX.1.а.1.53.



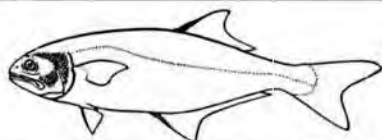
семейство **Monodactylidae**
Однопалые
16.6.В.IX.1.а.1.54.



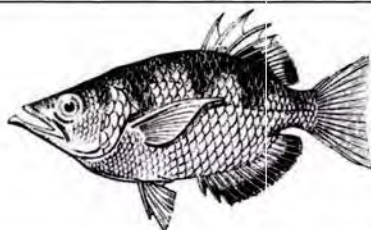
семейство **Pempheridae**
Пемферовые
16.6.В.IX.1.а.1.55.



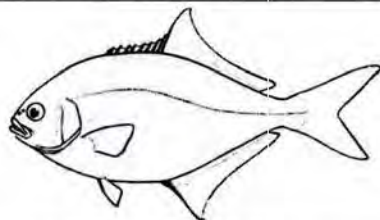
семейство **Leptobramidae**
Лептобрамовые
16.6.В.IX.1.а.1.56.



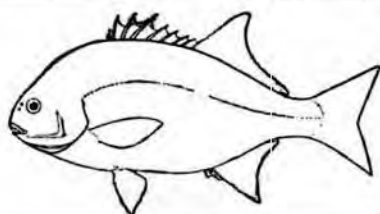
семейство **Toxotidae**
Брызгуновые
16.6.В.IX.1.а.1.57.



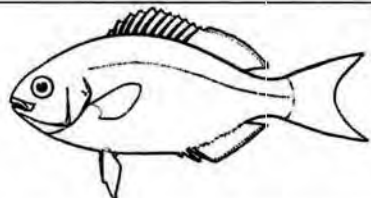
семейство **Scorpididae**
Скорпидовые
16.6.В.IX.1.а.1.58.



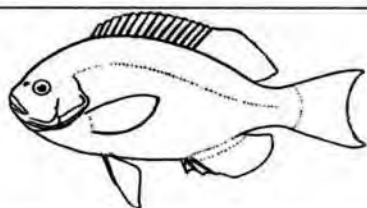
семейство **Coracinidae**
Корациновые
16.6.В.IX.1.а.1.59.



семейство **Kuphosidae**
Чоповые
16.6.В.IX.1.а.1.60.

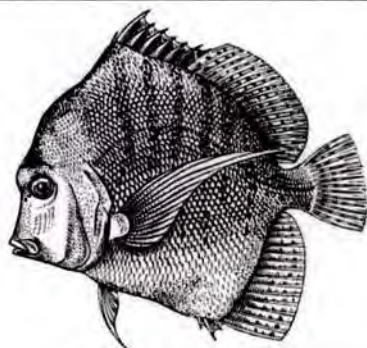


семейство **Girellidae**
Гирелловые
16.6.В.IX.1.а.1.61.

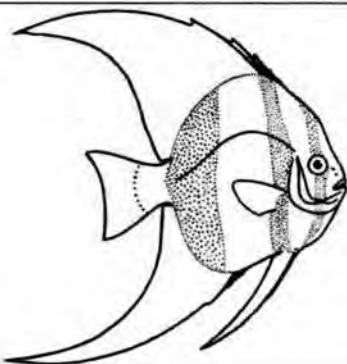


семейство **Eriphippidae**
Пиковые
16.6.В.IX.1.а.1.62.

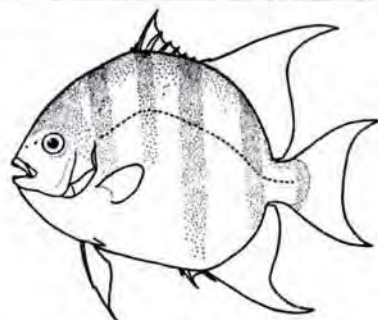
п/семейство **Drepaninae**
Дрепаны
16.6.В.IX.1.а.1.62.а.



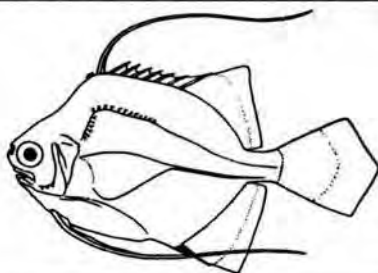
п/семейство **Platacinae**
Платаксы
16.6.В.IX.1.а.1.62.б.



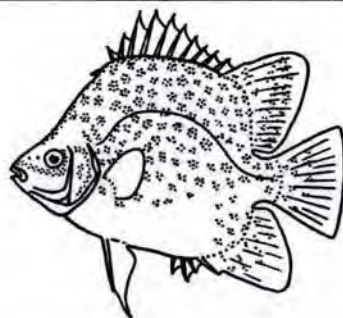
п/семейство **Eriphippinae**
Пики
16.6.В.IX.1.а.1.62.в.



семейство **Rhinoprenidae**
Ринопреновые
16.6.V.IX.1.a.1.63.

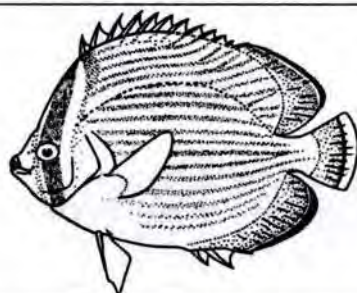


семейство **Scatophagidae**
Аргусовые
16.6.V.IX.1.a.1.64.

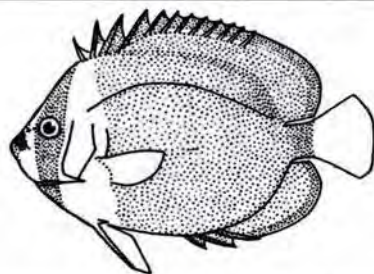


семейство **Chaetodontidae**
Щетинозубые
16.6.V.IX.1.a.1.65.

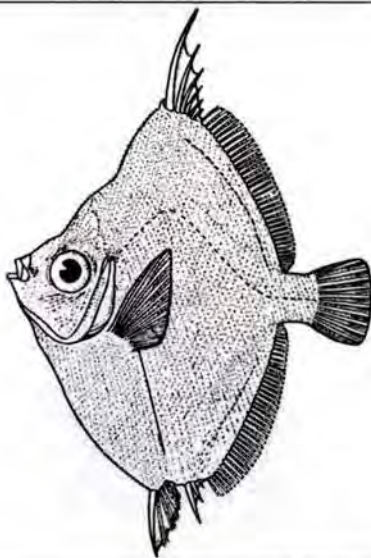
п/семейство **Chaetodontinae**
Щетинозубы
16.6.V.IX.1.a.1.65.a.



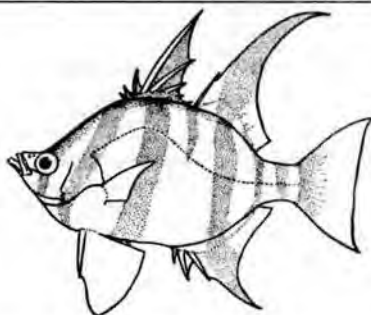
п/семейство **Pomacanthinae**
Рыбы-ангелы
16.6.V.IX.1.a.1.65.б.



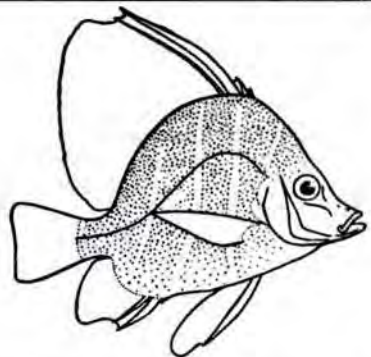
семейство **Caproidae (Antigoniidae)**
Капросовые
16.6.В.IX.1.а.1.66.



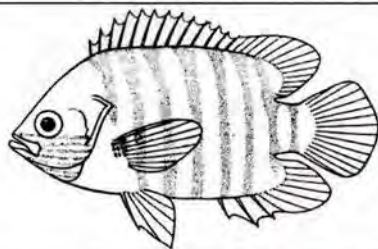
семейство **Enoplosidae**
Эноплозовые
16.6.В.IX.1.а.1.67.



семейство **Pentacerotidae**
Вепревые
16.6.В.IX.1.а.1.68.

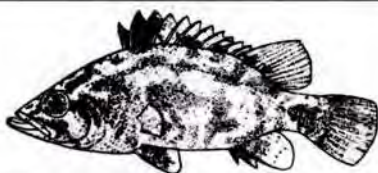


семейство **Pristolepididae**
Пристолоповые
16.6.V.IX.1.a.1.69.

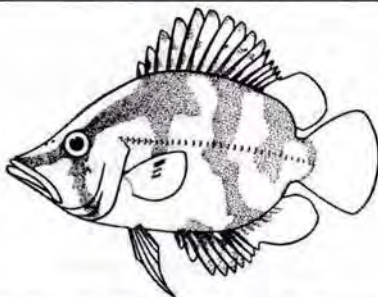


семейство **Nandidae**
Нандовые
16.6.V.IX.1.a.1.70.

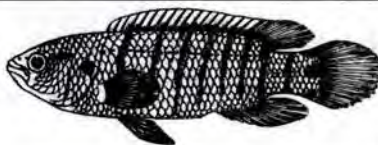
п/семейство **Nandinae**
Нанды
16.6.V.IX.1.a.1.70.a.



п/семейство **Polycentrinae**
Полицентры
16.6.V.IX.1.a.1.70.б.



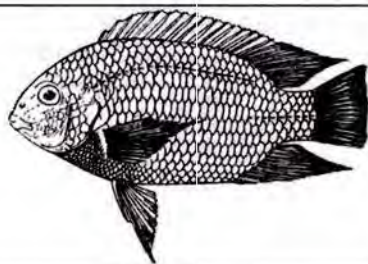
семейство **Badidae**
Хамелеоновые
16.6.V.IX.1.a.1.71.



семейство **Oplegnathidae**
Оплегнатовые
16.6.V.IX.1.a.1.72.



семейство **Cichlidae**
Цихловые
16.б.В.ІХ.1.а.І.73.



п/семейство **Etroplinae**
16.б.В.ІХ.1.а.І.73.а.

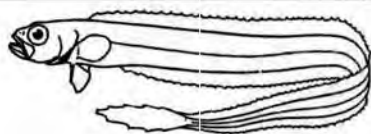
п/семейство **Tilapiinae**
16.б.В.ІХ.1.а.І.73.б.

п/семейство **Haplochrominae**
16.б.В.ІХ.1.а.І.73.в.

семейство **Eusaphlegidae**
16.б.В.ІХ.1.а.І.74.

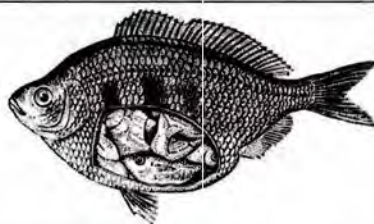
н/семейство **Cepoloidea**
Цеполоподобные
16.б.В.ІХ.1.а.ІІ.

семейство **Cepolidae**
Цеполовые
16.б.В.ІХ.1.а.ІІ.1.



н/семейство **Embiotocoidea**
Живородкоподобные
16.б.В.ІХ.1.а.ІІІ.

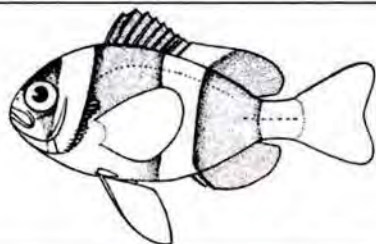
семейство **Embiotocidae**
Эмбиотоковые
16.б.В.ІХ.1.а.ІІІ.1.



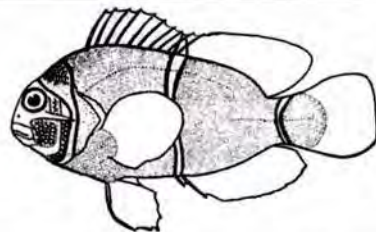
н/семейство **Pomacentroidea**
Помацентроподобные
16.б.В.ІХ.1.а.ІV.

семейство **Pomacentridae**
Помацентровые
16.б.В.ІХ.1.а.ІV.1.

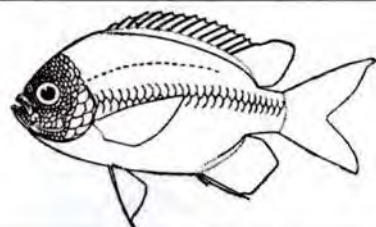
п/семейство **Amphiprioninae**
Рыбы-клоуны
16.6.В.IX.1.а.IV.1.а.



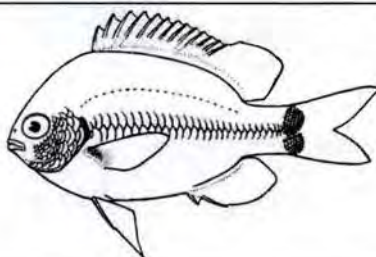
п/семейство **Premninae**
Премнаксы
16.6.В.IX.1.а.IV.1.б.



п/семейство **Chrominae**
Хромисы
16.6.В.IX.1.а.IV.1.в.



п/семейство **Pomacentrinae**
Помацентры
16.6.В.IX.1.а.IV.1.г.



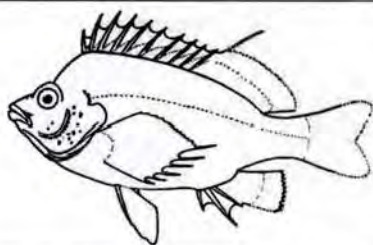
н/семейство **Gadopsoidea**
Гадопсиеподобные
16.6.В.IX.1.а.V.

семейство **Gadopsidae**
Гадопсиевые
16.6.В.IX.1.а.V.1.

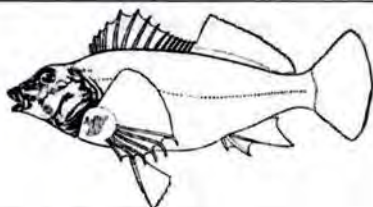


н/семейство **Cirrhitidae**
Кудрепероподобные
16.6.В.IX.1.а.VI.

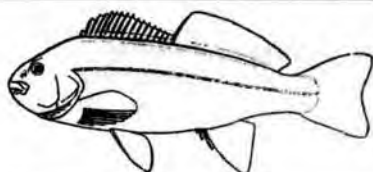
семейство **Cirrhitidae**
Кудреперы
16.б.В.ІХ.1.а.VI.1.



семейство **Chironemidae**
Австралийские кудреперы
16.б.В.ІХ.1.а.VI.2.



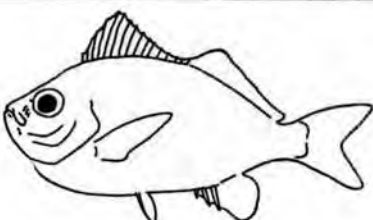
семейство **Aplodactylidae**
Мраморниковые
16.б.В.ІХ.1.а.VI.3.



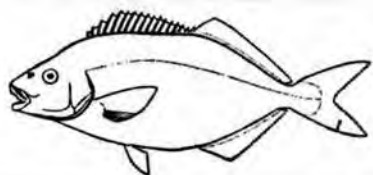
семейство **Cheilodactylidae**
Морвонговые (Джакасовые)
16.б.В.ІХ.1.а.VI.4.



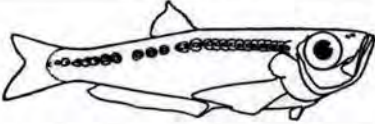
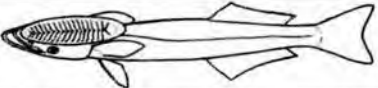


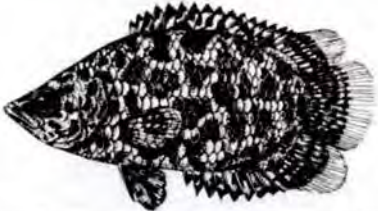
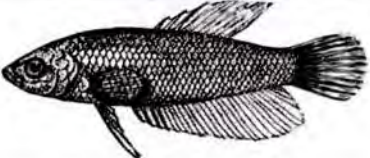
семейство **Gregoryinidae**
Грегориновые
16.б.В.ІХ.1.а.VI.5.



семейство **Latridae**
Трубачевые
16.б.В.ІХ.1.а.VI.6.



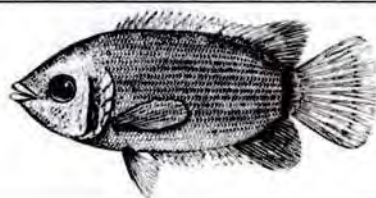
н/семейство **Bathyclupeiodea**
Лжесельдеподобные
16.б.В.ІХ.1.а.VII.

семейство	Bathyclupeidae Лжесельдевые 16.б.В.ІХ.1.а.VІІ.1.	
п/отряд	Echeneoidei Прилипаловидные 16.б.В.ІХ.1.б.	
семейство	Echeneidae Прилипаловые 16.б.В.ІХ.1.б.1.	
п/отряд	Anabantoidei Ползуновидные (Лабиринтовидные) 16.б.В.ІХ.1.в.	
н/семейство	Ctenopomoidea Ктенопомоподобные 16.б.В.ІХ.1.в.1.	
семейство	Ctenopomidae Ктенопомовые 16.б.В.ІХ.1.в.1.1.	
п/семейство	Ctenopominae Ктенопомы 16.б.В.ІХ.1.в.1.1.а.	
	Sandelia	
	Ctenopoma	
		
	Oshimia	

п/семейство **Anabantinae**
Ползуны
16.б.в. IX. 1. в. I. 1. б.



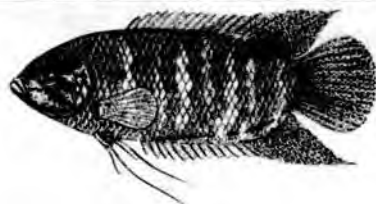
семейство **Helostomatidae**
Хелостомовые
16.б.в. IX. 1. в. I. 2.



н/семейство **Belontioidea**
Белонтиеподобные
16.б.в. IX. 1. в. II.

семейство **Belontiidae**
Белонтиевые
16.б.в. IX. 1. в. II. 1.

п/семейство **Belontiinae**
Белонтии
16.б.в. IX. 1. в. II. 1. а.

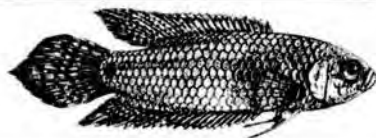


п/семейство **Macropodinae**
Макроподы
16.б.в. IX. 1. в. II. 1. б.

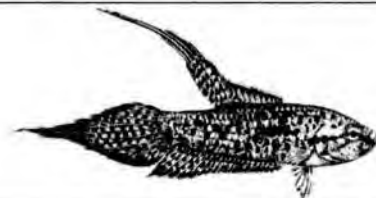


семейство **Pseudosphromenidae**
Купанусовые
16.б.в. IX. 1. в. II. 2.

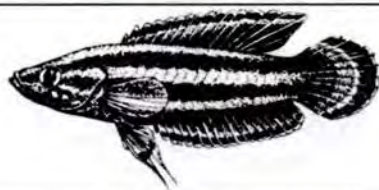
Pseudosphromenus



Malpulutta



Parosphromenus



семейство **Parasphaerichthyidae**
Парасферихтовые
16.6.V.IX.1.v.II.3.

п/семейство **Parasphaerichthyinae**
Парасферихты
16.6.V.IX.1.v.II.3.a.

Parasphaerichthys



Sphaerichthys

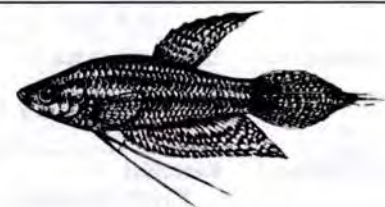


Stenops

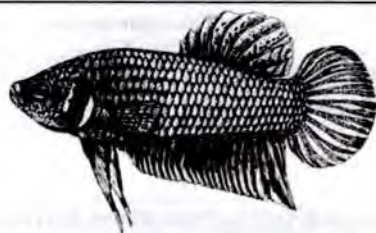


п/семейство **Bettinae**
Петушки
16.6.V.IX.1.v.II.3.б.

Trichopsis



Betta

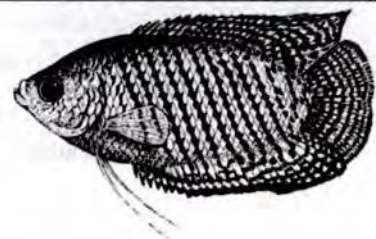


семейство

Colisidae

Лялиусовые

16.б.В.ІХ.1.в.ІІ.4.



семейство

Trichogasteridae

Гурамиевые

16.б.В.ІХ.1.в.ІІ.5.

п/семейство

Trichogasterinae

Гурами

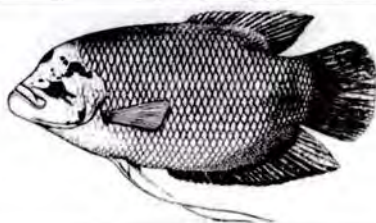
16.б.В.ІХ.1.в.ІІ.5.а.



п/семейство

Osphroneminae

16.б.В.ІХ.1.в.ІІ.5.б.



п/отряд

Luciocephaloidei

Щукоголововидные

16.б.В.ІХ.1.г.

семейство

Luciocephalidae

Щукоголовые

16.б.В.ІХ.1.г.1.


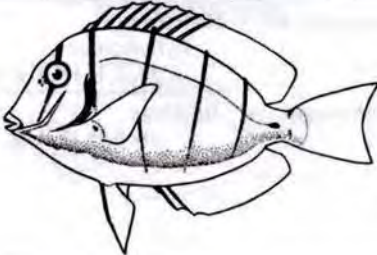
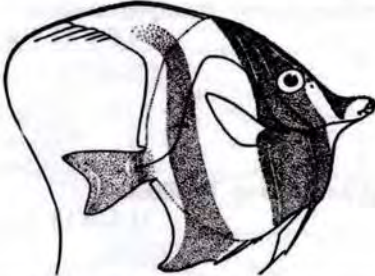
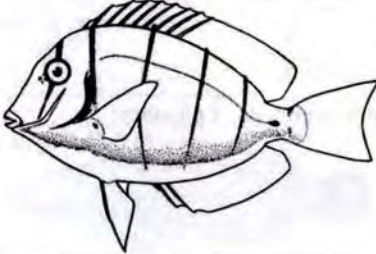



п/отряд

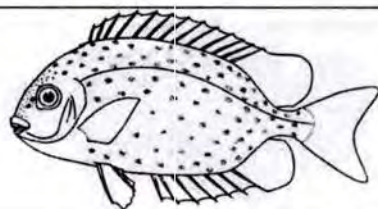
Kurtoidei

Куртусовидные

16.б.В.ІХ.1.д.

семейство	Kurtidae Куртусовые 16.6.В.IX.1.д.1.	
п/отряд	Acanthuroidei Хирурговидные 16.6.В.IX.1.е.	
семейство	Acanthuridae Хирурговые 16.6.В.IX.1.е.1.	
п/семейство	Zanclinae Занклы 16.6.В.IX.1.е.1.а.	
п/семейство	Acanthurinae Хирурги 16.6.В.IX.1.е.1.б.	
семейство	Luvaridae Луваровые 16.6.В.IX.1.е.2.	

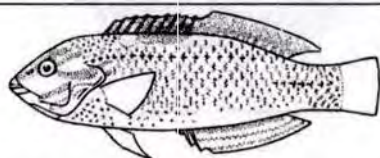
семейство **Siganidae**
Пестряковые
16.6.В.IX.1.е.3.



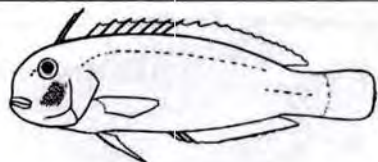
п/отряд **Labroidei**
Губановидные
16.6.В.IX.1.ж.

семейство **Labridae**
Губановые
16.6.В.IX.1.ж.1.

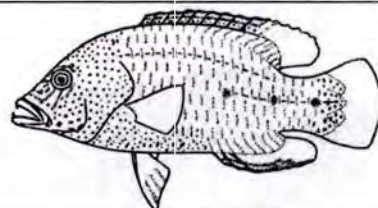
п/семейство **Julidinae**
16.6.В.IX.1.ж.1.а.



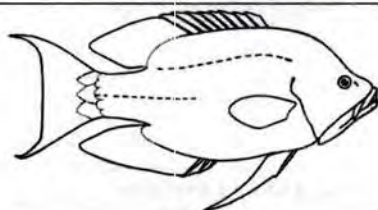
п/семейство **Hemipteronotinae**
16.6.В.IX.1.ж.1.б.



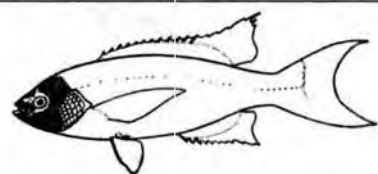
п/семейство **Cheilinae**
16.6.В.IX.1.ж.1.в.

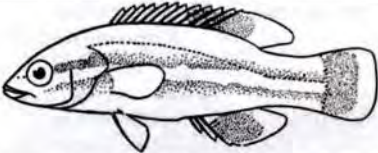


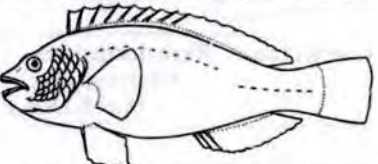
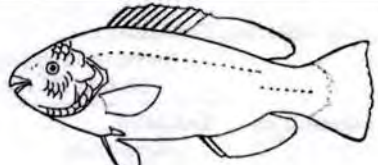





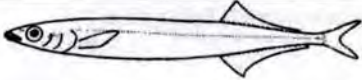


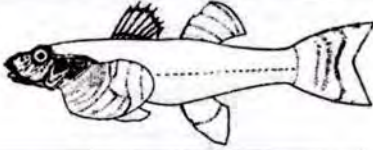

п/семейство **Epibulinae**
16.6.В.IX.1.ж.1.г.



п/семейство **Clepticinae**
16.6.В.IX.1.ж.1.д.



п/семейство	Bodianinae 16.б.В.IX.1.ж.1.е.	
п/семейство	Pseudodacinae 16.б.В.IX.1.ж.1.ж.	
п/семейство	Labrinae 16.б.В.IX.1.ж.1.з.	
семейство	Scaridae Скаровые 16.б.В.IX.1.ж.2.	
п/семейство	Sparisomatinae 16.б.В.IX.1.ж.2.а.	
п/семейство	Scarinae 16.б.В.IX.1.ж.2.б.	
семейство	Odacidae Австралийские губановые 16.б.В.IX.1.ж.3.	
п/отряд	Ammodytoidei Песчанковидные 16.б.В.IX.1.з.	
семейство	Ammodytidae Песчанковые 16.б.В.IX.1.з.1.	
семейство	Bleekeridae Японские песчанки 16.б.В.IX.1.з.2.	

семейство	Hypoptychidae Короткоперые песчанки 16.6.В.IX.1.з.3.	
п/отряд	Schindlerioidei Шиндлериевидные 16.6.В.IX.1.и.	
семейство	Schindleriidae Шиндлериевые 16.6.В.IX.1.и.1.	
п/отряд	Gobioidei Бычковидные 16.6.В.IX.1.к.	
н/семейство	Eleotrioidea Головешкоподобные 16.6.В.IX.1.к.I.	
семейство	Eleotridae Головешковые 16.6.В.IX.1.к.I.1.	
семейство	Rhyacichthyidae Риацихтовые 16.6.В.IX.1.к.I.2.	
н/семейство	Gobioidea Бычкоподобные 16.6.В.IX.1.к.II.	
семейство	Gobiidae Бычковые 16.6.В.IX.1.к.II.1.	
п/семейство	Gobiinae 16.6.В.IX.1.к.II.1.а.	
п/семейство	Benthophilinae 16.6.В.IX.1.к.II.1.б.	
п/семейство	Sicydiaphiinae 16.6.В.IX.1.к.II.1.в.	
п/семейство	Apocrypterinae 16.6.В.IX.1.к.II.1.г.	
п/семейство	Tridentigerinae 16.6.В.IX.1.к.II.1.д.	
п/семейство	Gobiodontinae 16.6.В.IX.1.к.II.1.е.	

п/семейство **Luciogobiinae**
16.б.В.ІХ.1.к.ІІ.1.ж.

семейство **Periophthalmidae**
Прыгуновые
16.б.В.ІХ.1.к.ІІ.2.



семейство **Microdesmidae**
Микродесмовые
16.б.В.ІХ.1.к.ІІ.3.



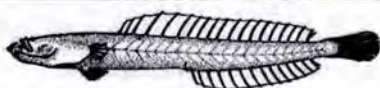
семейство **Taenioididae (Gobioididae)**
Лентобичковые
16.б.В.ІХ.1.к.ІІ.4.



п/семейство **Trypaucheniinae**
16.б.В.ІХ.1.к.ІІ.4.а.

п/семейство **Gobioidinae**
16.б.В.ІХ.1.к.ІІ.4.б.

семейство **Kraemeriidae**
Кремериевые
16.б.В.ІХ.1.к.ІІ.5.



п/отряд **Blennioidei**
Собачковидные
16.б.В.ІХ.1.л.

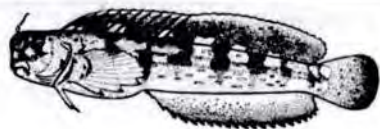
н/семейство **Blennioidea**
Собачкоподобные
16.б.В.ІХ.1.л.І.







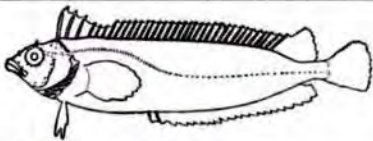
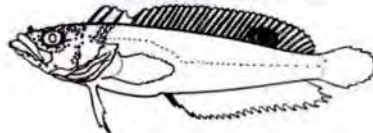
семейство **Blenniidae**
Собачковые
16.б.В.ІХ.1.л.І.1.


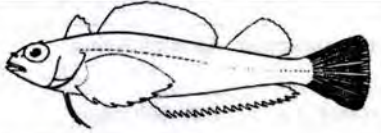









п/семейство **Blenniinae**
16.б.В.ІХ.1.л.І.1.а.













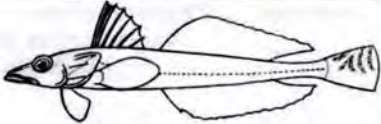
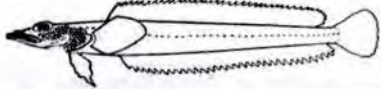







п/семейство **Salariinae**
16.б.В.ІХ.1.л.І.1.б.



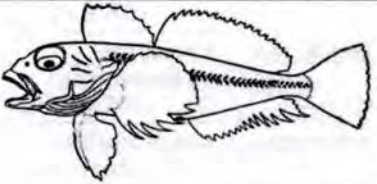

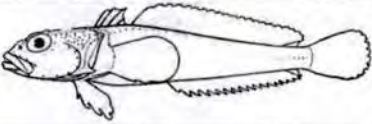




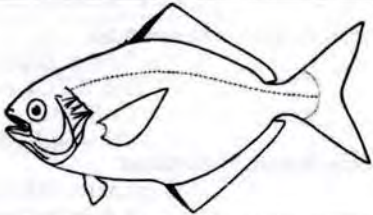

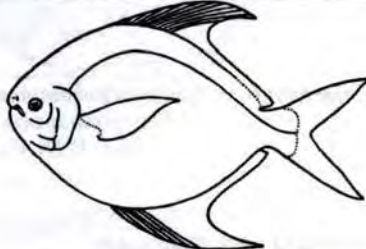

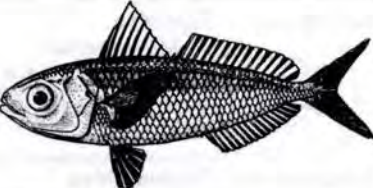
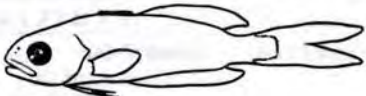
семейство	Anarhichadidae Зубатковые 16.б.В.ІХ.1.л.1.2.	
семейство	Xenocephalidae Ксеноцефаловые 16.б.В.ІХ.1.л.1.3.	
семейство	Congrogadidae Угретресковые 16.б.В.ІХ.1.л.1.4.	
п/семейство	Congrogadinae Угретрески 16.б.В.ІХ.1.л.1.4.а.	
п/семейство	Haliophinae Галиофы 16.б.В.ІХ.1.л.1.4.б.	
семейство	Notograptidae Нотограптовые 16.б.В.ІХ.1.л.1.5.	
семейство	Peronedysidae Угресобачковые 16.б.В.ІХ.1.л.1.6.	
семейство	Ophiclinidae Змеесобачковые 16.б.В.ІХ.1.л.1.7.	
семейство	Clinidae Чешуйчатые собачки 16.б.В.ІХ.1.л.1.8.	
п/семейство	Clininae 16.б.В.ІХ.1.л.1.8.а.	
п/семейство	Labrisomatinae 16.б.В.ІХ.1.л.1.8.б.	







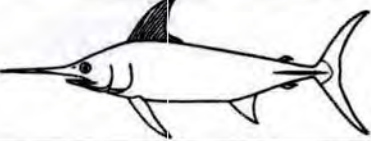

п/семейство	Chaenopsinae 16.6.В.IX.1.л.1.8.в.	
семейство	Tripterygiidae Тропеperые 16.6.В.IX.1.л.1.9.	
семейство	Stichaeidae Стихесевые 16.6.В.IX.1.л.1.10.	
п/семейство	Stichaeinae 16.6.В.IX.1.л.1.10.а.	
	Stichaeini	
	Chirolophini	
п/семейство	Lumpeninae 16.6.В.IX.1.л.1.10.б.	
	Lumpenini	
	Opisthocentrini	
п/семейство	Xiphisterinae 16.6.В.IX.1.л.1.10.в.	
	Xiphisterini	
	Alectriini	
	Azygopterini	
	Eulophiini	
семейство	Cryptacanthodidae Криворотые 16.6.В.IX.1.л.1.11.	

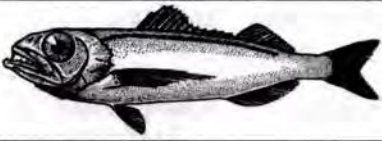
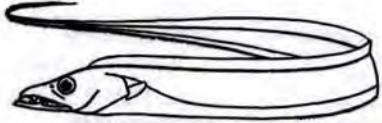
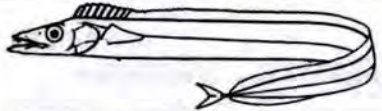
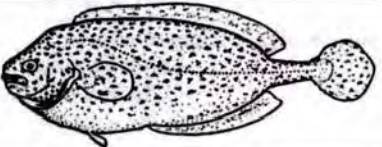
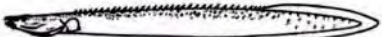


семейство	Pholididae Маслюковые 16.б.В.IX.1.л.I.12.	
п/семейство	Pholidinae 16.б.В.IX.1.л.I.12.а.	
п/семейство	Apodichthyinae 16.б.В.IX.1.л.I.12.б.	
семейство	Ptilichthyidae Птилихтовые 16.б.В.IX.1.л.I.13.	
н/семейство	Trichodontoidea Волосозубоподобные 16.б.В.IX.1.л.II.	
семейство	Trichodontidae Волосозубые 16.б.В.IX.1.л.II.1.	
н/семейство	Trachinoidea Драконоподобные 16.б.В.IX.1.л.III.	
семейство	Opisthognathidae Опистогнатовые 16.б.В.IX.1.л.III.1.	
семейство	Owstoniidae Овстониевые 16.б.В.IX.1.л.III.2.	
семейство	Bathymasteridae Батимастеровые 16.б.В.IX.1.л.III.3.	
семейство	Mugiloididae Мугилоидовые 16.б.В.IX.1.л.III.4.	
семейство	Cheimarrhichthyidae Папаноковые 16.б.В.IX.1.л.III.5.	

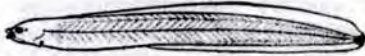





семейство	Trachinidae Драконовые 16.6.V.IX.1.л.III.6.	
семейство	Percophididae Перкофисовые 16.6.V.IX.1.л.III.7.	
п/семейство	Percophidinae Перкофисы 16.6.V.IX.1.л.III.7.а.	
п/семейство	Bembropsinae Бембросы 16.6.V.IX.1.л.III.7.б.	
п/семейство	Hemerocoetinae Хемероцентры 16.6.V.IX.1.л.III.7.в.	
семейство	Trichonotidae Пескожилы 16.6.V.IX.1.л.III.8.	
семейство	Creediidae Кредиевые 16.6.V.IX.1.л.III.9.	
семейство	Limnichthyidae Лимнихтовые 16.6.V.IX.1.л.III.10.	
семейство	Oxudercidae Оксудерковые 16.6.V.IX.1.л.III.11.	
н/семейство	Uranoscopoidea Звездчетроподобные 16.6.V.IX.1.л.IV.	
семейство	Leptoscopidae Австралийские звездчетовые 16.6.V.IX.1.л.IV.1.	
семейство	Dactyloscopidae Американские звездчетовые 16.6.V.IX.1.л.IV.2.	
семейство	Uranoscopidae Звездчетовые 16.6.V.IX.1.л.IV.3.	





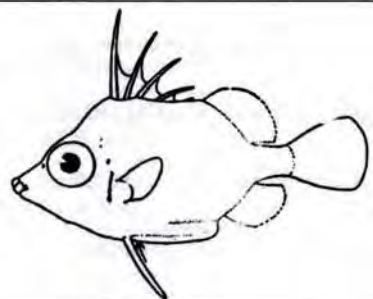
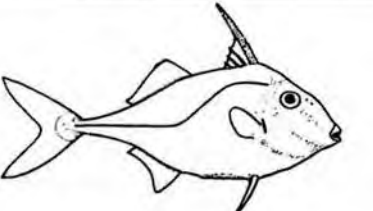
н/семейство	Champsodontoidea Хампсодоноподобные 16.6.В.IX.1.л.V.	
семейство	Champsodontidae Хампсодоновые 16.6.В.IX.1.л.V.1.	
н/семейство	Chiasmodontoidea Хиазмодоноподобные 16.6.В.IX.1.л.VI.	
семейство	Chiasmodontidae Хиазмодовые (Живоглотовые) 16.6.В.IX.1.л.VI.1.	
н/семейство	Nototheniioidea Нототениеподобные 16.6.В.IX.1.л.VII.	
семейство	Bovichthyidae Щекороговые 16.6.В.IX.1.л.VII.1.	
семейство	Nototheniidae Нототениевые 16.6.В.IX.1.л.VII.2.	
п/семейство	Nototheniinae Нототении 16.6.В.IX.1.л.VII.2.а.	
п/семейство	Harpagiferinae Бородатки 16.6.В.IX.1.л.VII.2.б.	
семейство	Bathdraconidae Антарктические плосконосы 16.6.В.IX.1.л.VII.3.	

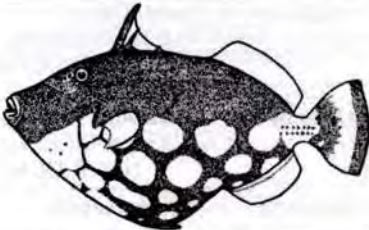
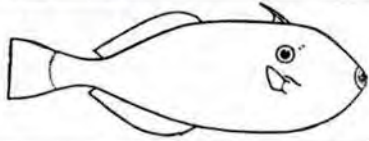
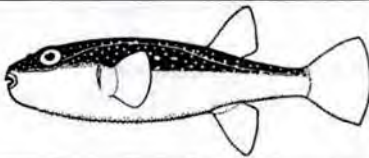
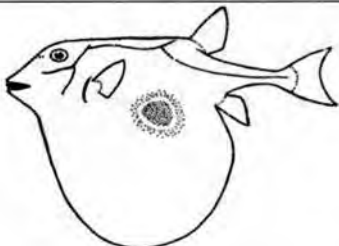
семейство	Channichthyidae Белокровные (Ледяные) рыбы 16.б.В.ІХ.1.л.VII.4.	
п/отряд	Stromateoidei Строматеевидные 16.б.В.ІХ.1.м.	
семейство	Stromateidae Строматеевые 16.б.В.ІХ.1.м.1.	
семейство	Centrolophidae Центролофовые 16.б.В.ІХ.1.м.2.	
семейство	Pampidae Зеркаловые 16.б.В.ІХ.1.м.3.	
семейство	Nomeidae Номеевые 16.б.В.ІХ.1.м.4.	
семейство	Ariommidae Ариоммовые 16.б.В.ІХ.1.м.5.	
семейство	Amarsipidae Амарсиповые 16.б.В.ІХ.1.м.6.	

семейство	Tetragonuridae Алетовые 16.6.В.IX.1.м.7.	
п/отряд	Scombroidei Скумбриевидные 16.6.В.IX.1.н.	
н/семейство	Scombroidea Скумбриеподобные 16.6.В.IX.1.н.I.	
семейство	Scombridae Скумбриевые 16.6.В.IX.1.н.I.1.	
семейство	Sardidae Сардовые (Пелаמידовые) 16.6.В.IX.1.н.I.2.	
семейство	Thunnidae Тунцовые 16.6.В.IX.1.н.I.3.	
семейство	Gasterochismatidae Гастрохизовые 16.6.В.IX.1.н.I.4.	
н/семейство	Xiphoidea Мечерылоподобные 16.6.В.IX.1.н.II.	
семейство	Istiophoridae Марлиновые (Парусниковые) 16.6.В.IX.1.н.II.1.	
семейство	Xiphiidae Мечерылые 16.6.В.IX.1.н.II.2.	
н/семейство	Trichiuroidea Волосохвостоподобные 16.6.В.IX.1.н.III.	
семейство	Gempylidae Гемпиловые 16.6.В.IX.1.н.III.1.	

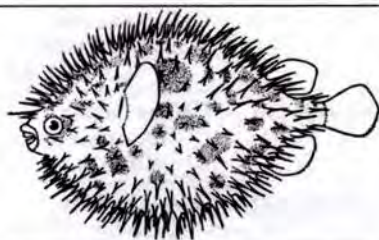
семейство	Scombrolabracidae Скомбролабраксовые 16.6.В.ІХ.1.н.ІІІ.2.	
семейство	Trichiuridae 16.6.В.ІХ.1.н.ІІІ.3.	
п/семейство	Trichiurinae Сабли-рыбы 16.6.В.ІХ.1.н.ІІІ.3.а.	
п/семейство	Lepidopinae Лепидопы 16.6.В.ІХ.1.н.ІІІ.3.б.	
п/отряд	Icosteoidi Икостеевидные 16.6.В.ІХ.1.о.	
семейство	Icosteidae Рыбы-тряпки 16.6.В.ІХ.1.о.1.	
п/отряд	Mastacembeloidei Хоботнорылоподобные 16.6.В.ІХ.1.п.	
семейство	Mastacembelidae Хоботнорылы 16.6.В.ІХ.1.п.1.	
семейство	Chaudhuriidae Чаудхуриевые 16.6.В.ІХ.1.п.2.	
отряд	Channiformes Змееголовообразные 16.6.В.ІХ.2.	
семейство	Channidae (Ophiocephalidae) Змееголовые 16.6.В.ІХ.2.1.	
отряд	Synbranchiformes Слитножаберникообразные 16.6.В.ІХ.3.	
п/отряд	Alabetoidei Алабетовидные 16.6.В.ІХ.3.а.	

семейство	Alabetidae Алабетовые 16.6.V.IX.3.a.1.	
п/отряд	Synbranchioidei Ложноугревидные 16.6.V.IX.3.б.	
семейство	Synbranchidae Ложноугревые 16.6.V.IX.3.б.1.	
семейство	Amphipnoidae Кучиевые 16.6.V.IX.3.б.2.	
отряд	Mugiliformes Кефалеобразные 16.6.V.IX.4.	
п/отряд	Mugiloidei Кефалевидные 16.6.V.IX.4.a.	
семейство	Sphyaenidae Барракудовые 16.6.V.IX.4.a.1.	
семейство	Mugilidae Кефалевые 16.6.V.IX.4.a.2.	
п/отряд	Polynemoidei Пальцеперовидные 16.6.V.IX.4.б.	
семейство	Polynemidae Пальцеперы 16.6.V.IX.4.б.1.	
п/отряд	Phallostethoidei Фаллостетовидные 16.6.V.IX.4.в.	
семейство	Phallostethidae Фаллостетовые 16.6.V.IX.4.в.1.	

семейство	Neostethidae Неостетовые 16.6.В.IX.4.в.2.	
п/отряд	Atherinoidei Атериновидные 16.6.В.IX.4.г.	
семейство	Melanotaeniidae Меланотениевые 16.6.В.IX.4.г.1.	
семейство	Atherinidae Атериновые 16.6.В.IX.4.г.2.	
семейство	Isonidae Изовые 16.6.В.IX.4.г.3.	
отряд	Tetraodontiformes Четырехзубообразные (Скалозубообразные) 16.6.В.IX.5.	
п/отряд	Balistoidei Спинороговидные 16.6.В.IX.5.а.	
семейство	Triacanthodidae Холлардиевые 16.6.В.IX.5.а.1.	
семейство	Triacanthidae Троешипые 16.6.В.IX.5.а.2.	

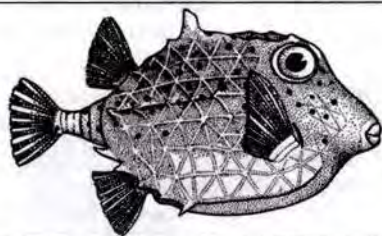
семейство	Balistidae Спинороговые 16.6.В.IX.5.а.3.	
семейство	Aluteridae Курковые 16.6.В.IX.5.а.4.	
семейство	Psylocephalidae Псилоцефаловые 16.6.В.IX.5.а.5.	
семейство	Monocanthidae Единороговые 16.6.В.IX.5.а.6.	
п/отряд	Tetraodontoidei Иглобрюховидные 16.6.В.IX.5.б.	
семейство	Tetraodontidae Иглобрюхие 16.6.В.IX.5.б.1.	
п/семейство	Tetraodontinae 16.6.В.IX.5.б.1.а.	
п/семейство	Canthigastrinae 16.6.В.IX.5.б.1.б.	
п/семейство	Lagocephalinae 16.6.В.IX.5.б.1.в.	
семейство	Triodontidae Трехзубые 16.6.В.IX.5.б.2.	

семейство **Diodontidae**
Ежи-рыбы
16.б.В.ІХ.5.б.3.



п/отряд **Ostracoidei (Ostraciontoidei)**
Кузовковидные
16.б.В.ІХ.5.в.

семейство **Aracanidae**
Аракановые
16.б.В.ІХ.5.в.1.

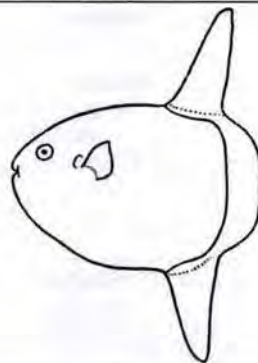


семейство **Ostraciontidae**
Кузовковые
16.б.В.ІХ.5.в.2.



п/отряд **Moloidei**
Луновидные
16.б.В.ІХ.5.г.

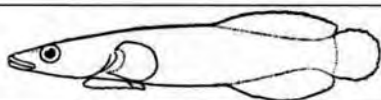
семейство **Molidae**
Луны-рыбы
16.б.В.ІХ.5.г.1.









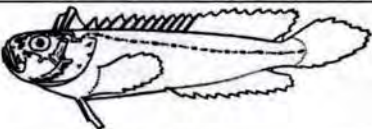






отряд **Gobiesociformes**
Присоскопорообразные
16.б.В.ІХ.6.

п/отряд **Gobiesocoidei**
Присоскоперовидные
16.б.В.ІХ.6.а.

семейство **Gobiesocidae**
Присоскоперы
16.б.В.ІХ.6.а.1.



п/отряд	Callionymoidei Лировидные 16.б.В.ІХ.6.б.	
семейство	Callionymidae Пескаровые 16.б.В.ІХ.6.б.1.	
семейство	Draconettidae Драконеттовые 16.б.В.ІХ.6.б.2.	
н/отряд	Scorpaenomorpha Скорпеноидные 16.б.В.Х.	
отряд	Scorpaeniformes Скорпенообразные 16.б.В.Х.1.	
п/отряд	Scorpaenoidei Скорпеновидные 16.б.В.Х.1.а.	
семейство	Scorpaenidae Скорпеновые 16.б.В.Х.1.а.1.	
семейство	Triglidae 16.б.В.Х.1.а.2.	
п/семейство	Triglinae Морские петухи 16.б.В.Х.1.а.2.а.	
п/семейство	Peristediinae Перистедии 16.б.В.Х.1.а.2.б.	
семейство	Caracanthidae Вельветовые 16.б.В.Х.1.а.3.	

семейство	Aploactinidae Аплоактовые 16.6.В.Х.1.а.4.	
семейство	Synanceidae Бородавчатковые 16.6.В.Х.1.а.5.	
семейство	Pataecidae Патэковые 16.6.В.Х.1.а.6.	
п/семейство	Pataecinae Патэки 16.6.В.Х.1.а.6.а.	
п/семейство	Gnathanacanthinae Гнатанаканты 16.6.В.Х.1.а.6.б.	
п/отряд	Hexagrammoidei Терпуговидные 16.6.В.Х.1.б.	
семейство	Hexagrammidae Терпуговые 16.6.В.Х.1.б.1.	
семейство	Anoplomatidae Угольные рыбы 16.6.В.Х.1.б.2.	
семейство	Zaniolepididae 16.6.В.Х.1.б.3.	

п/отряд **Platycephaloidei**
Плоскоголововидные
16.6.В.Х.1.в.



семейство **Platycephalidae**
Плоскоголовые
16.6.В.Х.1.в.1.

семейство **Parabembridae**
Ложнобембровые
16.6.В.Х.1.в.2.

семейство **Bembridae**
Бембровые
16.6.В.Х.1.в.3.

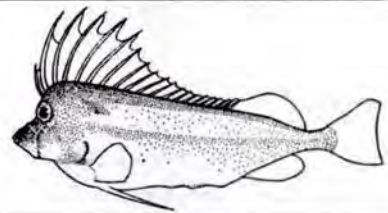
п/отряд **Hoplichthyoidei**
Гоплихтовидные
16.6.В.Х.1.г.

семейство **Hoplichthyidae**
Гоплихтовые
16.6.В.Х.1.г.1.



п/отряд **Congiopodoidei**
Конгиоподовидные
16.6.В.Х.1.д.

семейство **Congiopodidae**
Конгиоподовые
16.6.В.Х.1.д.1.



п/отряд **Cottoidei**
Рогатковидные
16.6.В.Х.1.е.

семейство **Cottidae**
Рогатковые (Керчаковые)
16.6.В.Х.1.е.1.

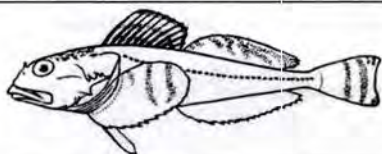
п/семейство **Cottinae**
Подкаменщики
16.6.В.Х.1.е.1.а.



п/семейство **Myoxocephalinae**
Керчаки
16.6.В.Х.1.е.1.б.



п/семейство **Gymnacanthinae**
Шлемоносцы
16.6.В.Х.1.е.1.в.

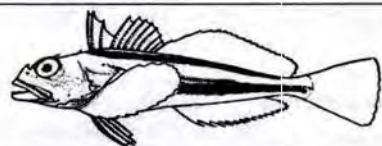


п/семейство **Triglopinae**
Триглопсы
16.6.В.Х.1.е.1.г.



п/семейство **Artediellinae**
Крючкорого
16.6.В.Х.1.е.1.д.

п/семейство **Hemilepidotinae**
Получешуйники
16.6.В.Х.1.е.1.е.

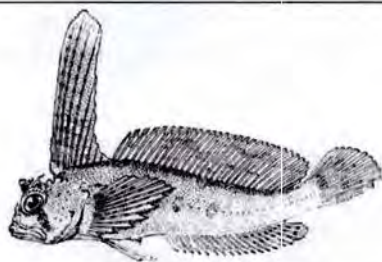


п/семейство **Pseudoblenniinae**
Лжекрючкорого
16.6.В.Х.1.е.1.ж.

п/семейство **Oligocottinae**
Олигокотты
16.6.В.Х.1.е.1.з.

п/семейство **Jordaniinae**
Джордании
16.6.В.Х.1.е.1.и.

п/семейство **Nauthichthyinae**
Бычки-кораблики
16.6.В.Х.1.е.1.к.



п/семейство **Ricuzeniinae**
16.6.В.Х.1.е.1.л.

п/семейство **Stlenginae**
16.6.В.Х.1.е.1.м.

п/семейство **Radulininae**
16.6.В.Х.1.е.1.н.

семейство **Cottocomphoridae**
Широколобковые
16.6.В.Х.1.е.2.



п/семейство **Abyssocottinae**
16.6.В.Х.1.е.2.а.

п/семейство **Cottocomephorinae**
16.6.В.Х.1.е.2.б.

семейство **Scorpaenichthyidae**
Ложноскорпеновые
16.6.В.Х.1.е.3.



семейство **Synchiridae**
Синхировые
16.6.В.Х.1.е.4.



семейство **Phamphocottidae**
Шлеморогатковые
16.6.В.Х.1.е.5.



семейство **Icelidae**
Ицеловые
16.6.В.Х.1.е.6.

п/семейство **Icelinae**
Ицелы
16.6.В.Х.1.е.6.а.

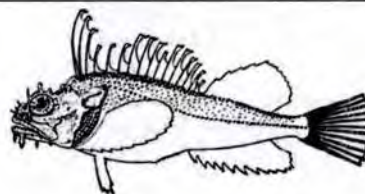


п/семейство **Ereuniinae**
Триглорогатки
16.6.В.Х.1.е.6.б.

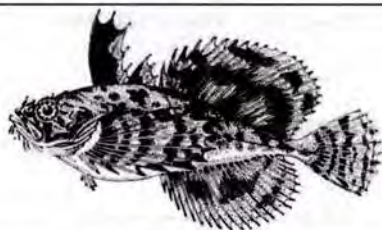


семейство **Marukawichthyidae**
Марукавихтовые
16.6.В.Х.1.е.7.

семейство **Hemitripteridae**
Волосатые рогатки
16.6.В.Х.1.е.8.



семейство **Blepsiidae**
Блепсиевые (Усатые бычки)
16.6.В.Х.1.е.9.



семейство **Ascelichthyidae**
Асцелихтовые
16.6.В.Х.1.е.10.

семейство **Comephoridae**
Голомянковые
16.6.В.Х.1.е.11.



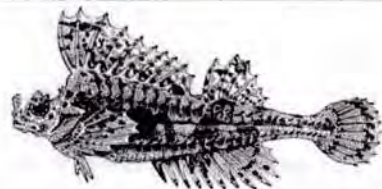
семейство **Normanichthyidae**
Норманихтовые
16.6.В.Х.1.е.12.



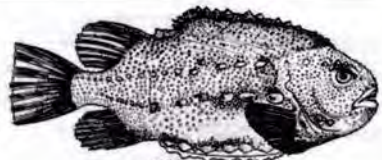
семейство **Psychrolutidae**
Психролотовые
16.6.В.Х.1.е.13.



семейство **Agonidae**
Лисичковые
16.6.В.Х.1.е.14.


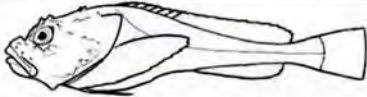
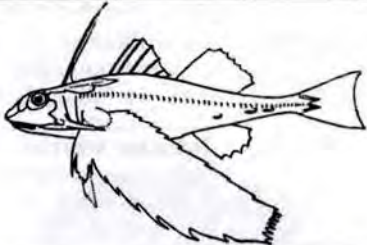



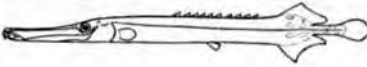











семейство **Cyclopteridae**
Пинагоровые
16.6.В.Х.1.е.15.



семейство **Liparidae**
Морские слизни
16.6.В.Х.1.е.16.



семейство	Eutelichthyidae Евтелихтовые 16.6.В.Х.1.е.17.	
семейство	Cottunculidae 16.6.В.Х.1.е.18.	
отряд	Dactylopteriformes Долгоперообразные 16.6.В.Х.2.	
семейство	Dactylopteridae Долгоперовые 16.6.В.Х.2.1.	
отряд	Gasterosteiformes Колюшкообразные 16.6.В.Х.3.	
п/отряд	Gasterosteoidi Колюшковидные 16.6.В.Х.3.а.	
семейство	Gasterosteidae Колюшковые 16.6.В.Х.3.а.1.	
семейство	Aulorhynchidae Длиннорылые колюшки 16.6.В.Х.3.а.2.	
семейство	Indostomatidae Индостомовые 16.6.В.Х.3.а.3.	
п/отряд	Aulostomoidei Флейторыловидные 16.6.В.Х.3.б.	
н/семейство	Aulostomoidea Флейторылоподобные 16.6.В.Х.3.б.1.	
семейство	Aulostomidae Флейторыловые 16.6.В.Х.3.б.1.1.	

семейство	Fistulariidae Свистульковые 16.б.В.Х.3.б.1.2.	
н/семейство	Centriscoidea Ножебрюшкоподобные 16.б.В.Х.3.б.П.	
семейство	Macrorhamphosidae Бекасовые 16.б.В.Х.3.б.П.1.	
семейство	Centriscidae Ножебрюшковые 16.б.В.Х.3.б.П.2.	
п/отряд	Syngnathoidei Игловидные 16.б.В.Х.3.в.	
семейство	Solenostomidae Трубкорылые 16.б.В.Х.3.в.1.	
семейство	Syngnathidae Игловые 16.б.В.Х.3.в.2.	
п/семейство	Nerophinae 16.б.В.Х.3.в.2.а.	
п/семейство	Syngnathoidinae 16.б.В.Х.3.в.2.б.	
п/семейство	Doryrhamphinae 16.б.В.Х.3.в.2.в.	
п/семейство	Solenognathinae 16.б.В.Х.3.в.2.г.	
п/семейство	Syngnathinae Морские иглы 16.б.В.Х.3.в.2.д.	

п/семейство **Hippocampinae**
Морские коньки
16.6.В.Х.3.в.2.е.



семейство **Urosphenidae**
16.6.В.Х.3.в.3.

отряд **Pegasiformes**
Пегасообразные
16.6.В.Х.4.

семейство **Pegasidae**
Пегасовые
16.6.В.Х.4.1.








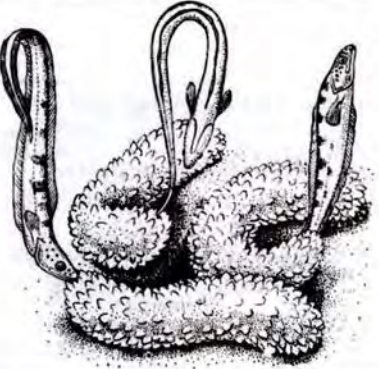

н/отряд **Gadomorpha**
Гадоидные
16.6.В.Х.1.






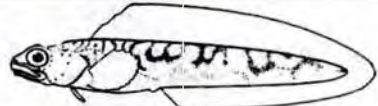






отряд **Ophidiiformes**
Ошибнеобразные
16.6.В.Х.1.1.


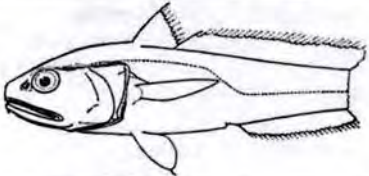





п/отряд **Ophidioidei**
Ошибневидные
16.6.В.Х.1.1.а.

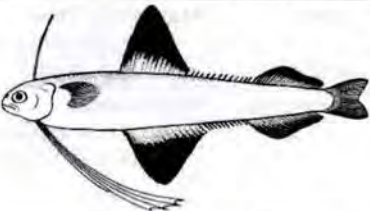





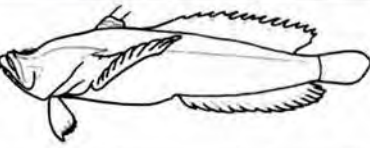
н/семейство **Ophidioidea**
Ошибнеподобные
16.6.В.Х.1.1.а.1.

семейство **Brotulidae**
Бротуловые
16.6.В.Х.1.1.а.1.1.

п/семейство	Brosmophycinae 16.6.В.XI.1.а.1.1.а.	
п/семейство	Brotulinae 16.6.В.XI.1.а.1.1.б.	
п/семейство	Sirembinae 16.6.В.XI.1.а.1.1.в.	
семейство	Ophidiidae Ошибневые 16.6.В.XI.1.а.1.2.	
п/семейство	Ophidiinae 16.6.В.XI.1.а.1.2.а.	
п/семейство	Lepophidiinae 16.6.В.XI.1.а.1.2.б.	
н/семейство	Carapoidea Карапоподобные 16.6.В.XI.1.а.II.	
семейство	Carapidae (Fierasferidae) Карапусовые 16.6.В.XI.1.а.II.1.	
семейство	Disparichthyidae Диспарихтовые 16.6.В.XI.1.а.II.2.	

семейство	Pyramodontidae 16.6.В.XI.1.а.II.3.	
п/отряд	Bythitoidei Бититовидные 16.6.В.XI.1.б.	
семейство	Bythitidae Бититовые 16.6.В.XI.1.б.1.	
семейство	Aphyonidae Афионовые 16.6.В.XI.1.б.2.	
п/отряд	Zoarcoidei Бельдюговидные 16.6.В.XI.1.в.	
семейство	Zoarcidae Бельдюговые 16.6.В.XI.1.в.1.	
п/семейство	Zoarcinae 16.6.В.XI.1.в.1.а.	
п/семейство	Gymnelinae 16.6.В.XI.1.в.1.б.	
п/семейство	Lycodinae 16.6.В.XI.1.в.1.в.	
п/семейство	Lycozoarcinae 16.6.В.XI.1.в.1.г.	
п/семейство	Neozoarcinae 16.6.В.XI.1.в.1.д.	
п/семейство	Hadropareinae 16.6.В.XI.1.в.1.е.	
п/семейство	Melanostigmatinae 16.6.В.XI.1.в.1.ж.	
п/семейство	Lycogramminae 16.6.В.XI.1.в.1.з.	
п/семейство	Plateinae 16.6.В.XI.1.в.1.и.	
п/семейство	Mauneinae 16.6.В.XI.1.в.1.к.	

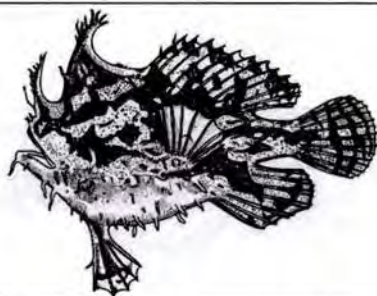
отряд	Macrouriformes Долгохвостообразные 16.б.В.XI.2.	
семейство	Macrouridae Долгохвостые (Макрурусовые) 16.б.В.XI.2.1.	
семейство	Bathygadidae 16.б.В.XI.2.2.	
семейство	Macrouroididae 16.б.В.XI.2.3.	
отряд	Gadiformes Трескообразные 16.б.В.XI.3.	
п/отряд	Muraenolepidoidei Паркетниковидные 16.б.В.XI.3.а.	
семейство	Muraenolepididae Паркетниковые 16.б.В.XI.3.а.1.	
п/отряд	Gadoidei Тресковидные 16.б.В.XI.3.б.	
семейство	Moridae Моровые 16.б.В.XI.3.б.1.	
		
семейство	Melanonidae Меланоновые 16.б.В.XI.3.б.2.	

семейство	Bregmacerotidae Брегмацеровые 16.6.В.XI.3.6.3.	
семейство	Merlucciidae Мерлузовые 16.6.В.XI.3.6.4.	
семейство	Lotidae Налимовые 16.6.В.XI.3.6.5.	
семейство	Gadidae Тресковые 16.6.В.XI.3.6.6.	
н/отряд	Batrachomorpha Батрахоидные 16.6.В.XII.	
отряд	Batrachoidiformes Батрахообразные 16.6.В.XII.1.	
семейство	Batrachoididae Батраховые 16.6.В.XII.1.1.	
п/семейство	Batrachoidinae Рыбы-жабы 16.6.В.XII.1.1.а.	
п/семейство	Nautopaedinae Рыбы-мичманы 16.6.В.XII.1.1.б.	
п/семейство	Thalassophryinae 16.6.В.XII.1.1.в.	

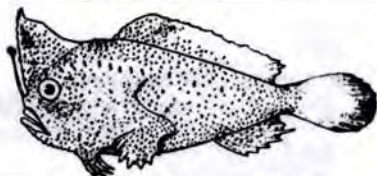
отряд **Lophiiformes**
Удильщикообразные
16.6.В.XII.2.

п/отряд **Antennarioidei**
Клоуновидные
16.6.В.XII.2.а.

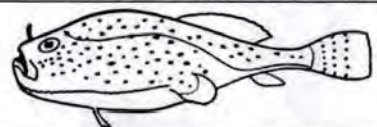
семейство **Antennariidae**
Клоуновые
16.6.В.XII.2.а.1.



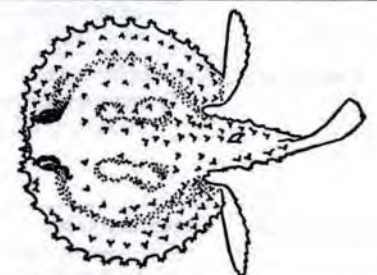
семейство **Brachionichthyidae**
Брахioniхтовые
16.6.В.XII.2.а.2.



семейство **Chaunacidae**
Хаунаксовые
16.6.В.XII.2.а.3.

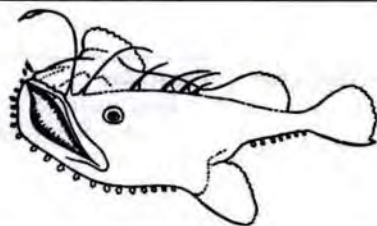


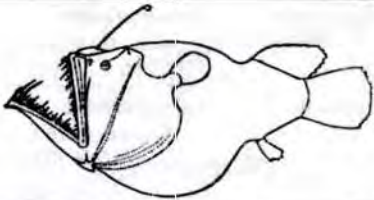



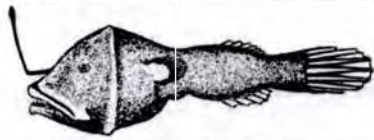
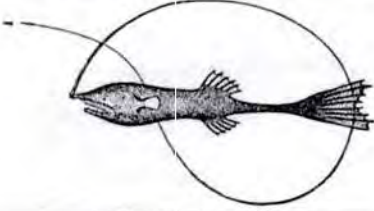
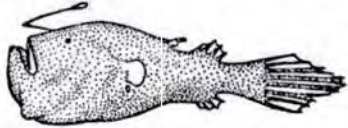
семейство **Ogcocephalidae**
Нетопыревые
16.6.В.XII.2.а.4.



п/отряд **Lophioidei**
Удильщиковидные
16.6.В.XII.2.б.

семейство **Lophiidae**
Удильщиковые
16.6.В.XII.2.б.1.

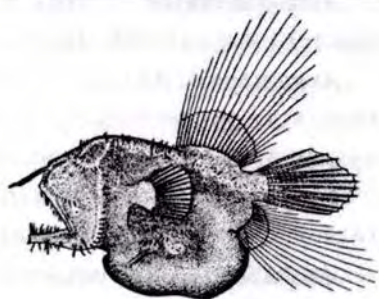


п/отряд	Ceratioidei Глубоководные удильщики 16.6.В.ХII.2.в.	
семейство	Melanocetidae Меланоцетовые 16.6.В.ХII.2.в.1.	
семейство	Diceratiidae Дигерациевые 16.6.В.ХII.2.в.2.	
семейство	Himantolophidae Гимантолофовые 16.6.В.ХII.2.в.3.	
семейство	Oneirodidae Онейродовые 16.6.В.ХII.2.в.4.	
семейство	Centrophrynidae Центрофриновые 16.6.В.ХII.2.в.5.	
семейство	Gigantactinidae Длинношупые 16.6.В.ХII.2.в.6.	
семейство	Ceratiidae Церациевые 16.6.В.ХII.2.в.7.	

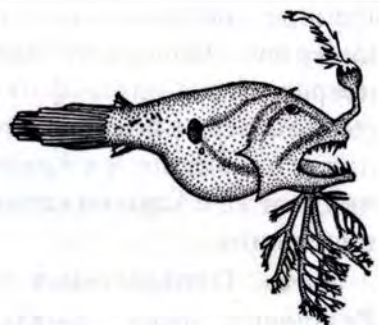
семейство **Neoceratiidae**
Новоцератиевые
16.6.В.XII.2.в.8.



семейство **Caulophryinae**
Каулофриновые
16.6.В.XII.2.в.9.



семейство **Linophryinae**
Линофриновые
16.6.В.XII.2.в.10.



Основные термины и понятия

Абиотическими являются факторы внешней среды неорганической природы. В водной среде — соленость, температура, содержание газов и др.

Автохтонный — обитающий вид организмов со времени своего становления в данной местности.

Акватория. Акваторию морей и океанов подразделяют на прибрежную, или неритическую, зону над материковой отмелью и океаническую зону над материковым склоном и океаническим ложем.

Аккреции. Слипание в околосолнечной туманности пылевых частиц и газа за счет гравитационных и электростатических сил.

Амфибореальное распространение. Нередко одни и те же или близкие виды рыб, например сельди, треска, навага, благородный лосось, палтус и др., обитают в Атлантическом и Тихом океанах, но отсутствуют в Северном Ледовитом океане. Такое распространение рыб называется прерывистым, или амфибореальным. Предполагают, что в более теплые геологические периоды эти рыбы имели единую область распространения, т.е. обитали и в Арктике, но затем погибли в результате похолодания или же в один из периодов потепления проникли из одного бассейна в другой.

Ареал. Определенная территория, занимаемая группой животных. Различают ареал: популяции, вида, семейства и т.д. Ареал бывает сплошным и прерывистым. Сплошной ареал пресноводных рыб подразумевает прерывистость, то есть обитание на определенных биотопах в отдельных реках, озерах, разделенных сушей. Прерывистый ареал состоит из нескольких сплошных ареалов, разделенных значительными пространствами и возникает в результате вымирания особей на части ранее единого сплошного ареала.

Ароморфоз. Морфофизиологический прогресс, приводящий к общему подъему организации, увеличению численности, освоению новых территорий и экологических ниш. Ароморфоз всегда ведет к биологическому прогрессу.

Биотическими являются факторы органической (живой) природы. К ним относятся прежде всего внутривидовые и межвидовые взаимоотношения, а также взаимоотношения с другими группами животных и растениями.

Биотоп (экотон). Ограниченный участок со специфическими условиями существования.

Биполярное распространение. Существует значительное сходство у многих арктических и бореальных форм рыб Северной и Южной Атлантики, а также на севере и юге Пацифики. Имеются общие семейства и роды, многим видам и подвидам которых соответствуют формы, обитающие на севере и на юге, например миксины, морские окуни, сельди, сельдевые акулы и др. Такое явление получило название «биполярность». Л.С. Берг считал, что в период похолодания тропических зон в один из ледниковых периодов многие относительно холодводные рыбы смогли преодолеть тропики и оказаться в другом полушарии. Однако существует и другое мнение, что проникновение холодноводных рыб северного происхождения на юг через тропические области могло осуществиться через зоны больших глубин.

Вертикальное распределение рыб. В зависимости от глубины и рельефа по вертикали дно океанов и морей подразделяется на материковую отмель, или шельф, с очень небольшим и плавным понижением дна до глубины около 200 м; материковый склон, или батиаль, с резким понижением дна в пределах глубин от 200 до 3000 м; ложе океана, подразделяющееся на абиссаль (от 3000 до 6000 м), переходящую в глубоководные желоба, или ультраабиссаль, до глубины 11000 м.

По вертикали океан подразделяется на эпипелагиаль (верхний слой до глубины 150–200 м), мезопелагиаль (200–1000 м), батипелагиаль (1000–3000 м), абиссопелагиаль (3000–6000 м) и ультраабиссаль — свыше 6000 м.

Дериват — производный.

Дифференциация. Процесс возникновения различий. Разница между различными животными или различными фаунами, происшедшая в результате эволюции или других процессов.

Доминирующий. Заметно преуспевающие формы, успешно конкурирующие.

Идиоадаптация. Узкое приспособление к условиям среды, стабилизация численности, закрепление ареала.

Интродуцированный. Введенный в фауну человеком преднамеренно или случайно.

Конвекция. Перемещение вещества в мантии планеты.

Конкуренция. Борьба за место на земном шаре, борьба за существование. В этом смысле конкуренция — это любые взаимоотношения между животными, независимо от того, насколько сложны или опосредованные они могут быть, являются ли они неблагоприятными или могут оказаться неблагоприятными для любого из них. Некоторые зоологи

употребляют слово “конкуренция” в узком смысле, понимая борьбу за кормовые объекты.

Космополиты. Некоторые рыбы-космополиты имеют широкое распространение, встречаясь во всех океанах. В то же время многие формы — эндемики (обитают только в определенных водоемах).

Линия Уоллеса. Зоогеографическая граница, разделяющая организмы на азиатских и австралийских. Она проходит между островами Бали и Ломбок.

Литосфера. Верхняя твердая оболочка Земли, включающая земную кору и часть подстилающей мантии.

Литосферные плиты. Крупные жесткие блоки литосферы Земли.

Местный. Обитающий в естественных условиях, не интродуцированный человеком. Общий термин, включающий в себя и специальные: эндемичный, автохтонный, реликтовый. Синоним: аборигенный.

Миграция. Периодические сезонные кочевки. Миграции бывают активные и пассивные, вертикальные и горизонтальные, кормовые, зимовальные и нерестовые, а последние — катадромные (из рек в море) и анадромные (из моря в реки).

Нектон. Крупные организмы, двигательная активность которых достаточна для преодоления водных течений.

Неотения. Замедление соматического развития, приводящее к сохранению в половозрелом состоянии личиночных или иных признаков раннего онтогенеза.

Нерест — размножение рыб.

Остаток нерестовой части популяции. Остаток — это рыбы, уже приходившие на нерест, избежавшие естественной и промысловой гибели.

Педоморфоз. Сохранение у взрослой особи любых признаков, имевшихся на ранних стадиях развития у предковых форм.

Пополнение нерестовой части популяции. Пополнение нерестового стада составляют рыбы, в первый раз пришедшие на нерест.

Планктон. Организмы, либо не способные к активным передвижениям, либо обладающие ими, но не способные противостоять токам воды, которыми переносятся с места на место.

Преграда. Физические препятствия, такие, как горные хребты, которые отдельные организмы не могут преодолеть. Климатические или экологические факторы, такие, как температура или соленость, которые не препятствуют перемещению отдельных особей, но мешают успешному обоснованию и распространению видов.

Примитивный. Первоначальный: ранний в данной эволюционной последовательности. Противоположное значение — дериватный.

Прогенез. Ускорение полового развития в онтогенезе.

Прогресс. Биологический прогресс в эволюции характеризуется следующими основными чертами: 1) увеличением численности особей, относящихся к данному виду, 2) расширением ареала и 3) образованием новых видов, подвидов, популяций.

Производный (дериват). Происшедший от чего-то другого; сравнительно поздний в эволюционной последовательности. Противоположное значение этого слова — примитивный.

Прокариоты. Не имеющие в клетках обособленного ядра.

Радиация. (1) Возникновение многих различных и различно приспособившихся к среде форм от одного предка. (2) Расселение во многих направлениях из одного центра.

Расселение. Географическое переселение групп животных в целом. Перемещение отдельных особей (яиц, молодых или взрослых особей), особенно их распространение за пределами ареала.

Регресс. Биологический регресс в эволюции характеризуется чертами прямо противоположными биологическому прогрессу: 1) уменьшение численности особей; 2) сужением ареала; 3) уменьшением числа видов, подвидов, популяций.

Регрессия моря. Отступление морской воды в Мировом океане от материкового побережья. Этот процесс является характерным для ледниковых периодов.

Реликт. Выживший: растение или животное, которое (1) продолжает существовать в данном месте после его вымирания или вымирания родственных ему форм в других местах (географический, реликт) или (2) продолжает существовать после вымирания большей части группы (эволюционный, или филогенетический реликт). Употребляется также и в качестве прилагательного.

Спектр питания. Процентное соотношение кормовых объектов в пищевом комке.

Специализированный. Приспособившийся к особым, ограниченным условиям жизни. Противоположное значение этого слова — неспециализированный, но не примитивный. Неспециализированный и специализированный показывают отношение животного к окружающей среде. Примитивный и дериватный рассматривают филогенетическое взаимоотношение животных друг к другу.

Среда обитания. Комплекс внешних факторов, оказывающих влияние на организм в течение всего онтогенеза или на отдельных его этапах. Среда обитания может быть различной для разных рыб одного и того же водоема (дно для донных и пелагических рыб).

Стенотермный (стеногалинный). Обитающий в узком диапазоне температур (солености).

Стенофаг. Питающийся каким-либо одним видом корма.

Субдукция. Пододвигание океанической литосферной плиты под континентальную.

Трансгрессия моря. Наступление морских вод Мирового океана на побережье материков или поднятие уровня Мирового океана, что характерно для межледниковых периодов.

Фаунистический комплекс. Набор животных на определенной территории, адаптационно взаимосвязанных между собой.

Хемосинтез. Образование органического вещества клетки за счет энергии, полученной при окислении неорганических веществ.

Широтная или географическая зональность Мирового океана. Географическая или широтная зональность морской жизни в первую очередь сопряжена с климатическими различиями высоких и низких широт. В настоящее время принято следующее широтное деление: области холодных вод — арктическая и антарктическая; области умеренных вод — бореальная (умеренно тепловодная в Северном полушарии) и нотальная (умеренно тепловодная в Южном полушарии); область тропических (и субтропических) вод.

Эвритермный (эвригалинный). Обитающий в широком диапазоне температур (солености).

Эврифаг. Имеющий широкий спектр питания, то есть питающийся разнообразной пищей.

Эндемик. Ограниченный, не встречающийся нигде больше, кроме того места, о котором идет речь.

Эукариоты. Имеющие в клетках оформленное ядро.

Список заимствованных рисунков и таблиц

Рис. 1. Дарлингтон Ф. 1966. Зоогеография. Географическое распространение животных.— М.: Прогресс.— 519 с.

Рис. 2. Маров М.Я. 1986. Планеты Солнечной системы.— М.: Наука. Главная редакция физико-математической литературы.— 320 с.

Рис. 3. *Wilson J.T.* 1963. Continental Drift. Eds. W. H. Freeman and Co. San Francisco: Scientific American.— 254 p.

Рис. 4. *Дитз Р.С., Голден Ж.К.* 1974. Распад Пангеи // Новая глобальная тектоника (тектоника плит).— М.: Мир.— С. 315–329.

Рис. 5. *Вегенер А.* 1925. Происхождение материков и океанов.— М.-Л.: ГИЗ.— 148 с.

Рис. 6. *Bullard E.C., Everett J.E., Smith A.G.* 1965. The fit of the continents around the Atlantic // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London.*— Vol. A258.— P. 41–51.

Рис. 7, 11, 15. *Фурмарье П.* 1971. Проблемы дрейфа континентов.— М.: Мир.— 255 с.

Рис. 8, табл. 1, цветная вклейка «Внутреннее строение Земли». *Энциклопедия для детей.* Т. 4. 2000. Геология. (Глав. ред. М.Д. Аксенова).— М.: Аванта+.— 688 с.

Рис. 9. *Уеда С.* 1980. Новый взгляд на Землю.— М.: Мир.— 214 с.

Рис. 10, 14, 18 — *Internet.*

Рис. 12. *Холмс А.* 1949. Основы физической географии.— М.: ИЛ.— 590 с.

Рис. 13, 42, 50, 56, 60, 66, 82, 92, 93, 98-107, 112, 128, 134, 140-143, 151, табл. 2, 3. *Микулин А.Е.* 1997. Систематика, филогенез и зоогеография рыбообразных и рыб.— М.: Т. Центросоюза.— 159 с.

Рис. 16. *Briggs J.C.* 1987. Biogeography and plate tectonics.— Amsterdam: Elsevier.— 204 p.

Рис. 17. *Клиге Р.К., Данилов И.Д., Конищев В.Н.* 1998. История гидросферы.— М.: Научный мир.— 368 с.

Рис. 19. *Марков К.К., Величко А.А., Лазуков Г.И., Николаев В.А.* 1968. Плейстоцен.— М.: Высшая школа.— 304 с.

Рис. 20. *Линдберг Г.У.* 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период: Биогеографические обоснования гипотезы.— Л.: Наука.— 548 с.

Рис. 21, 22, 30, 38, 49, 58, 156, цветная вклейка «Широтная зональность шельфовых зон в истории Земли». *Авторские рисунки.*

Рис. 23, 24. *Моисеев П.А.* 1969. Биологические ресурсы Мирового океана.— М.: Пищевая промышленность.— 339 с.

Рис. 25–28, 36, 37, 39, 43, 129. *Ромер А., Парсонс Т.С.* 1992. Анатомия позвоночных. Том.1. (Под ред. Ф.Я. Держинского).— М.: Мир.— 357 с.

Рис. 29, 34. *Наумов С.П.* 1973. Зоология позвоночных.— М.: Просвещение.— 424 с.

Рис. 31, 35. *Sterba G.* 1978. *Lexikon der Aquaristik und Ichthyologie.*— Leipzig: Verlag.— 610 p.

Рис. 32, 46, 59, 61–65, 70, 75, 81, 130, 144, 152–154. *Жизнь животных.* 1983. Т. 4 // Под ред. Т.С. Расса.— М.: Просвещение.— 575 с.

Рис. 33, 45, 47, 48, 54, 57, 76, 77, 95, 108–111, 127, 138, 146, 148, 155. *Nelson J.S.* 1976. *Fishes of the World.* New York-London-Sydney-Toronto: John Wiley & Sons.— 416 p.

Рис. 40, 41, 44, 51–53, 55, 71, 67–69, 78–80, 85–91, 94, 96, 97, 113–126, 131–133, 135–137, 145, 149, 150. *Sterba G.* 1959. *Subwasserfische aus aller Welt.* Leipzig — Jena — Berlin: Urania-Verlag für popularwissenschaftliche Literatur.— 559 p.

Рис. 72–74. *Атлас мира.* 1967.— М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете министров СССР.— 250 с.

Рис. 83, 139, 147. *Никольский Г.В.* 1971. Частная ихтиология.— М.: Высшая школа.— 471 с.

Рис. 84. *Скорняков В.И., Аполлова Т.А., Мухордова Л.Л.* 1986. Практикум по ихтиологии.— М.: Агропромиздат.— 269 с.

Рис. 157. *Расс Т.С.* 1979. Биогеографическая основа районирования рыбопродуктивных зон Мирового океана // Биологические ресурсы Мирового океана.— М.: Наука.— С. 48–83.

Рис. 158–160. *Кафанов А.И., Кудряшов В.А.* 2000. Морская биогеография.— М.: Наука.— 176 с.

Рис. 161–182. *Briggs J.C.* 1974. Marine Zoogeography. New York-Toronto: McGraw-Hill Book Company.— 475 p.

Рис. 183. *Константинов А.С.* 1979. Общая гидробиология.— М.: Высшая школа.— 480 с.

Рис. 184. *Андрияшев А.П.* 1979. О некоторых вопросах вертикальной зональности морской донной фауны // Биологические ресурсы Мирового океана.— М.: Наука.— С. 117–138.

Рис. 185. *Парин В.Н.* 1979. Некоторые особенности пространственного распределения рыб океанической пелагиали // Биологические ресурсы Мирового океана.— М.: Наука.— С. 102–112.

Рис. 186. *Парин Н.В.* 1988. Рыбы открытого океана.— М.: Наука.— 272 с.

Система рыбообразных и рыб проиллюстрирована с использованием рисунков из книг:

Жизнь животных. 1983. Т.4. Под ред. Проф. Т.С. Расса.— М.: Просвещение.— 575 с.
Кэрролл Р. 1992. Палеонтология и эволюция позвоночных. Том 1.— М.: Мир.— 279 с.
Линдберг Г.У. 1971. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны.— Л.: Наука.— 471 с.

Линдберг Г.У., Герд А.С., Расс Т.С. 1980. Словарь названий морских промысловых рыб мировой фауны.— Л.: Наука.— 562 с.

Наумов С.П. 1973. Зоология позвоночных.— М.: Просвещение.— 424 с.

Никольский Г.В. 1971. Частная ихтиология.— М.: Высшая школа.— 471 с.

Суворов Е.К. 1948. Основы ихтиологии.— М.: Советская наука.— 580 с.

Frey H. 1973. Karpfenfische und karpfendnliche. Zierfisch-monographien. B.2.— Leipzig: Neumann Verlag.— 124 p.

Frey H. 1980. Salmer. Zierfisch-monographien. B.1.— Leipzig: Neumann Verlag.— 118 p.

Richter H.-J. 1979. Das Buch der Labyrinth fische. Melsungen-Berlin-Basel-Wien: Verlag J. Neumann-Neudamm.— 167 p.

Список рекомендуемой литературы

Аллисон А., Палмер Д. 1984. Геология. Наука о вечно меняющейся Земле.— М.: Мир.— 568 с.

Андрияшев А.П. 1939. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод.— Л.: Изд-во ЛГУ.— 187 с.

Андрияшев А.П. 1979. О некоторых вопросах вертикальной зональности морской донной фауны. В кн.: Биологические ресурсы Мирового океана.— М.: Наука.— С. 117–138.

Беклемишев К.В. 1969. Экология и биогеография пелагиали.— М.: Наука.— 291 с.

Беляев Г.М. 1989. Глубоководные океанические желоба и их фауна.— М.: Наука.— 255 с.

- Берг Л.С.* 1955. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых // Тр. зоол. ин-та АН СССР. Т. XX.— Л.: Изд-во АН СССР.— 286 с.
- Берг Л.С.* 1948—1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран.— М.: Изд-во АН СССР.— Т. 1-III.— 1382 с.
- Бобринский Н.А., Зенкевич Л.А., Бириштейн Я.А.* 1946. География животных.— М.: Сов. наука.— 456 с.
- Воробьева Э.И.* 1977. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб // Труды ПИН.— Т. 163.— 240 с.
- Воронов А.Г.* 1963. Биогеография (с элементами биологии).— М.: Изд-во МГУ.— 339 с.
- Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Мяло Е.Г.* 1985. Биогеография мира.— М.: Высшая школа.— 272 с.
- Второв П.П., Дроздов Н.Н.* 1978. Биогеография.— М.: Просвещение.— 271 с.
- Гембель А.В.* 1979. Общая география Мирового океана.— М.: Высш. шк.— 215 с.
- Гептнер В.Г.* 1936. Общая зоогеография. М.; Л.: Биомедгиз.— 548 с.
- Гурьянова Е.Ф.* 1972. Зоогеографическое районирование моря // Фауна Тонкин-ского залива и условия ее существования.— Л.: Наука.(Исслед. Фауны морей; Т. X (18)). С. 8—21.
- Дарвин Ч.* 1991. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. СПб.: Наука. 540 с.
- Давиташвили Л.Ш.* 1949. Курс палеонтологии. М.-Л.— Гос. изд-во геологической литературы Мин. геол. СССР.— 835 с.
- Давиташвили Л.Ш.* 1969. Причины вымирания организмов.— М.: Наука.— 440 с.
- Дарлингтон Ф.* 1966. Зоогеография. Географическое распространение животных. М.: Прогресс.— 519 с.
- Жизнь животных. Т. 4. Рыбы.* 1983. / Под ред. Т.С. Рассы.— М.: Просвещение.— 575 с.
- Зенкевич В.А.* 1963. Биология морей СССР.— М.: Изд-во АН СССР.— 740 с.
- Кафанов А.И., Кудряшов В.А.* 2000. Морская биогеография.— М.: Наука.— 176 с.
- Клиге Р.К.* 1985. Изменения глобального водообмена.— М.: Наука.— 247 с.
- Колесник С.В.* 1970. Общие географические закономерности Земли.— М.: Мысль.— 284 с.
- Котляр А.Н.* 1996. Бериксообразные рыбы Мирового океана.— М.: Изд-во ВНИРО.— 368 с.
- Кэрролл Р.* 1992. Палеонтология и эволюция позвоночных. Т. 1.— М.: Мир.— 279 с.
- Лебедев В.Д., Спановская В.Д., Савваитова К.А., Соколов Л.И., Цепкин Е.А.* 1969. Рыбы СССР.— М.: Мысль.— 447 с.
- Линдберг Г.У.* 1971. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны.— Л.: Наука.— 471 с.
- Линдберг Г.У.* 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период: Биогеографические обоснования гипотезы.— Л.: Наука.— 548 с.
- Линдберг Г.У., Герд А.С.* 1972. Словарь названий пресноводных рыб СССР.— Л.: Наука. Ленинградское отделение.— 368 с.
- Майр Э.* 1971. Принципы зоологической систематики.— М.: Мир.— 454 с.
- Маров М.Я.* 1986. Планеты Солнечной системы.— М.: Наука.— 320 с.
- Микулин А.Е.* 1997. Систематика, филогенез и зоогеография рыбообразных и рыб.— М.: типография Центросоюза.— 159 с.

- Микулин А.Е.* 1999. Возникновение и развитие плавательного пузыря в филогенезе рыб // Вопросы физиол. и корм. рыб.— ВНИИПРХ.— Вып. 74.— С. 50–53.
- Мина М.В.* 1986. Микроэволюция рыб.— М.: Наука.— 207 с.
- Моисеев П.А.* 1969. Биологические ресурсы Мирового океана.— М.: Агропромиздат.— 368 с.
- Моисеев П.А., Азизова Н.А., Куранова И.И.* 1981. Ихтиология.— М.: Легкая и пищевая промышленность.— 383 с.
- Монин А.С.* 1977. История Земли.— Л.: Наука.— 228 с.
- Муратов М.В.* 1975. Происхождение материков и океанических впадин.— М.: Наука.— 176 с.
- Наумов Г.В.* 1969. Краткая история биогеографии.— М.: Наука.— 200 с.
- Океанология. Биология океана. Т. 1. Биологическая структура океана / Под ред. М.Е. Виноградова.*— М.: Наука.— 399 с.
- Никольский Г.В.* 1971. Частная ихтиология.— М.: Высшая школа.— 471 с.
- Никольский Г.В.* 1974. Экология рыб.— М.: Высшая школа.— 367 с.
- Никольский Г.В.* 1974. Теория динамики стада рыб.— М.: Пищевая промышленность.— 447 с.
- Парин Н.В.* 1979. Некоторые особенности пространственного распределения рыб океанической пелагиали // Биологические ресурсы Мирового океана.— М.: Наука.— С. 102–112.
- Парин Н.В.* 1988. Рыбы открытого океана.— М.: Наука.— 272 с.
- Пузанов И.И.* 1938. Зоогеография.— М.: Учпедгиз.— 360 с.
- Решетников Ю.С., Котляр А.Н., Расс Т.С., Шатуновский М.И.* 1989. Пятиязычный словарь названий животных. Рыбы.— М.: Рус. яз.— 733 с.
- Ромер А., Парсонс Т.С.* 1992. Анатомия позвоночных. Том.1 / Под ред. Ф.Я. Дзержинского.— М.: Мир.— 357 с.
- Синицин В.М.* 1980. Введение в палеоклиматологию.— Л.: Недра.— 248 с.
- Спановская В.Д.* 1975. Система рыб до подотрядов и их главнейшие представители.— М.: Изд-во Моск. ун-та.— 66 с.
- Суворов Е.К.* 1948. Основы ихтиологии.— М.: Советская наука.— 580 с.
- Сычевская Е.К.* 1976. Ископаемые Шуковидные СССР и Монголии.— М.: Наука.— 116 с.
- Тупикова Н.В.* 1969. Зоологическое картографирование.— М.: Изд-во МГУ.— 251 с.
- Уеда С.* 1980. Новый взгляд на Землю.— М.: Мир.— 213 с.
- Физическая география Мирового океана. 1980 / Под ред. К.К. Маркова.*— Л.: Наука.— 362 с.
- Фурмарье П.* 1971. Проблемы дрейфа континентов.— М.: Мир.— 255 с.
- Шварц С.С.* 1980. Экологические закономерности эволюции.— М.: Наука.— 278 с.
- Шмальгаузен И.И.* 1968. Факторы эволюции.— М.: Наука.— 451 с.

Содержание

Введение	3
Палеоклиматические условия возникновения и эволюции рыб	10
Экологические аспекты зоогеографического становления вида	34
Обеспеченность пищей и пищевые отношения у рыб	35
Рост рыб	40
Продолжительность жизни и уровень естественной смертности рыб	41
Плодовитость рыб	42
Структура популяции и регуляция ее численности	44
Продуктивность Мирового океана	47
Современная продуктивность Мирового океана	47
Влияние света	51
Температура воды	52
Глубины	53
Пресноводный сток	55
Приток биогенов за счет перемещения океанических водных масс	55
Распределение продуктивных зон в Мировом океане	57
Циркуляция водных масс Мирового океана	57
Северный Ледовитый океан	59
Северная часть Атлантического океана	60
Северная часть Тихого океана	62
Южная часть Тихого океана	63
Южная часть Атлантического океана	64
Центральные части Тихого и Атлантического океанов	65
Индийский океана	66
Приантарктические воды	67
Изменения продуктивности Мирового океана в истории Земли	68
Частная зоогеография рыб	71
Возникновение Хордовых и Рыбообразных	71
Освоение пресных вод	79
Выход Хрящевых рыб в морские воды	88
Особенности эволюции и распространения примитивных рыб в водах Лавразии и Гондваны	93
Особенности распространения и освоения морских вод Костистыми рыбами на ранних этапах их эволюции	122
Дальнейшая эволюция мягкоперых рыб и особенности вторичного освоения ими пресных вод	139

Эволюция и распространение колючеперых рыб	198
Географическое районирование	247
Распространение пресноводных рыб	248
Широтное распространение рыб Мирового океана	251
Биполярное и амфибореальное распространение рыб	253
Горизонтальное районирование шельфовой зоны Мирового океана	253
Тропический океан	256
Индо-Западнотихоокеанская область	256
Восточно-Тихоокеанская область	262
Западно-Атлантическая область	263
Восточно-Атлантическая область	265
Южный океан	267
Умереннотеплая (низконотальная) область Южного полушария	267
Региональные отношения между подобластями	268
Умереннохолодная (высоконотальная) область Южного полушария	276
Региональные отношения	276
Антарктическая область	281
Северный океан	282
Умереннотеплая (низконотальная) область Северного полушария	282
Отношения среди подобластей умереннотеплой области Северного полушария	282
Арктическая область	293
Вертикальное распределение рыб в морях и океанах	296
Глубоководная ихтиофауна	303
Происхождение фаунистических комплексов океанических рыб	305
Заключение	309
Приложение	316
Правила научной номенклатуры	317
Иллюстрированная система рыбообразных и рыб	320
Тип Хордовые	320
Подтип Черепные (Позвоночные)	320
Класс Птераспиды (Двуноздревые)	321
Класс Цефаласпиды (Одноноздревые)	322
Класс Миксины	322
Класс Миноги	322
Класс Акантодии	323
Класс Панцирные рыбы	323

Класс Хрящевые рыбы	325
Класс Костные рыбы	333
Инфракласс Двоякодышащие	333
Инфракласс Кистеперые	334
Инфракласс Ганоидные	336
Инфракласс Костистые рыбы	339
<i>Надотряд Палеоклюпеоидные</i>	339
Палеоклюпеообразные	339
<i>Надотряд Араваноидные</i>	339
Араванообразные	339
Клюворылообразные	340
<i>Надотряд Клюпеоидные</i>	341
Тарпанообразные	341
Конорылообразные	341
Сельдеобразные	342
Лососеобразные	343
Миктофообразные	348
<i>Надотряд Перкопсоидные</i>	348
Перкопсообразные	348
<i>Надотряд Ангвиллоидные</i>	349
Угреобразные	349
Мешкоротообразные	349
Спиношипообразные	350
<i>Надотряд Циприноидные</i>	350
Карпообразные	350
Сомообразные	355
<i>Надотряд Ципринодонтоидные</i>	359
Карпозубообразные	359
Сарганообразные	360
<i>Надотряд Берикоидные</i>	361
Берикообразные	361
Китовидкообразные	363
Солнечникообразные	363
Опахообразные	363
Камбалообразные	365
<i>Надотряд Перкоидные</i>	368
Окунеобразные	368
Змееголовообразные	403
Слитножаберникообразные	403
Кефалеобразные	404
Четырехзубообразные	405
Присоскоперообразные	407
<i>Надотряд Скорпеноидные</i>	408
Скорпенообразные	408
Долгоперообразные	414
Колюшкообразные	414

Пегасообразные	416
<i>Надотряд Гадоидные</i>	416
Ошибнеобразные	416
Долгохвостообразные	419
Трескообразные	419
<i>Надотряд Батрахойдные</i>	420
Батрахообразные	420
Основные термины и понятия	424
Список заимствованных рисунков и таблиц	428
Список рекомендуемой литературы	430

Александр Евгеньевич Микулин

Зоогеография рыб

Учебное пособие

Заведующая редакцией *Г.П. Короткова*
Художественный редактор *Е.Э. Дятлова*
Корректор *А.П. Саркисян*
Компьютерная верстка *Л.И. Филатовой*

Подписано в печать 04.09.2003 г. Формат 70 × 100¹/₁₆.
Печ. л. 27,25. Тираж 1000 экз. Заказ №

Издательство ВНИРО
107140, Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17

Тел.: (095) 264–65–33
Факс: (095) 264–91–87