

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ

ГП «Институт морской биологии»

**А. К. Виноградов, Ю. И. Богатова,
И. А. Синегуб, С. А. Хуторной**

**РЫБЫ – ИНДИКАТОРЫ ВРЕМЕНИ,
ПРОСТРАНСТВА, УСЛОВИЙ
ОБИТАНИЯ**

Монография

Одесса
«Астропринт»
2021

УДК 502.74:556:574.5:597.08
В493

В монографии рассмотрены различные аспекты использования рыб в качестве индикаторов времени, пространства и условий обитания. Рыбы оказываются индикаторами крупных отрезков в масштабах геологического времени, межгодовых, сезонных и суточных процессов. Показаны закономерности перестроек видового состава и распределения рыб в связи с глобальными изменениями поверхности Земли и климатических поясов, а также особенности формирования глубоководной ихтиофауны. Рыбы — показатели крупномасштабных явлений и процессов, происходящих в настоящее время, и крупных типичных прибрежных биотопов в Мировом океане, окраинных и внутренних морях. Особое внимание уделено использованию рыб в качестве индикаторов различных форм антропогенных воздействий на водные экосистемы.

Книга может быть полезна ихтиологам, экологам, гидробиологам, преподавателям и студентам высших учебных заведений.

Авторы:

А. К. Виноградов, Ю. И. Богатова, И. А. Синегуб, С. А. Хуторной

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор *Л. В. Воробьева*;
доктор географических наук, профессор *Ю. С. Тучковенко*

Рекомендована к печати ученым советом ГП «Институт морской биологии НАН Украины» (*протокол № 17 от 29.12.2020 г.*)

Авторы благодарны коллегам *Р. В. Мигас* и *Е. Ю. Михалечко* за помощь в подготовке монографии к публикации

В оформлении обложки использованы рисунки *А. К. Виноградова* и фотографии *А. П. Куракина*

Жизнь в воде определила внешний вид рыбы, ее внутреннее строение и особенности жизненных проявлений.

Академик Д. К. Третьяков

Сбрасывать отходы в океан — это то же самое, что заматывать мусор под ковер.

Тур Хейердал

Введение

Жизнь возникла в водной среде не менее 3,7 млрд лет тому назад и за это время и живые организмы, и гидросфера претерпели различные изменения. Под гидросферой понимается прерывистая водная оболочка планеты, включающая в свой состав океаны, окраинные и внутренние моря, ледники, континентальные водоемы и подземные воды. Мировой океан — непрерывный в пространстве единый водный бассейн и поэтому его выделяют в особую сферу Земли — океаносферу. Гидросфера на Земле начала формироваться уже на ранних этапах ее эволюции и к началу палеозоя объем океана и его соленость стали близкими к современным [271].

Все рыбы — водные организмы, обитающие в жидкой фазе, содержащей определенное количество растворенных солей и кислорода. Они появились около 0,5 млрд лет тому назад в фанерозое. Фанерозой или фанерозойский эон (др. греч. Φανερός — явный, открытый, видимый и ζωή — жизнь) — геологический эон (др. греч. αἰών — век, эпоха) или отрезок времени геологической истории Земли, начавшийся около 570±20 миллионов лет назад и продолжающийся сейчас. Фанерозой объединяет палеозойскую, мезозойскую и кайнозойскую эры, которые подразделяются на периоды. Палеозой охватывает 330–340 млн лет истории Земли и включает шесть периодов: кембрийский, ордовикский, силурийский, девонский, карбоновый (каменноугольный) и пермский. Мезозой делится на триасовый, юрский и меловой периоды, охватывая время около 160 млн лет, а кайнозой длится и в настоящее время, т. е. около 66 млн лет. В фанерозое произошли важнейшие перестройки земной коры, изменился состав атмосферы, появились живые организмы с твердым минеральным скелетом.

ISBN 978–966–927–787–9

© Виноградов А. К., Богатова Ю. И.,
Синегуб И. А. и др., 2021

До периода фанерозоя рыбообразные, от которых произошли современные рыбы, также прошли сложные этапы эволюции. Будучи подвижными организмами с более развитым, чем у всех предшествующих групп гидробионтов мозгом и системой органов чувств, рыбы, веерообразно формируя новые виды, приспосабливались к меняющимся условиям биосферы вообще и гидросферы и океаносферы в частности. Уже на начальных этапах своей эволюции, сотни миллионов лет назад, они освоили морские, солоноватые и пресные воды, были представлены множеством групп и видов, населяющих все существовавшие тогда в морях подводные ландшафты. Глобальные геологические и климатические процессы на планете приводили к вымиранию одних групп рыб и к возникновению новых.

Вероятнее всего, примитивные рыбы появились в мелководных, солоноватых зонах теплых морей. Основным путем возникновения биоты материковых водоемов были «соленостные пульсации», когда окраинные моря в результате тектонической деятельности обособлялись от океана и опреснялись водами рек и тающих ледников [147].

С появлением первых позвоночных — рыбообразных бесчелюстных (Agnatha) 450–500 млн лет назад состав населения гидросферы на уровне самых крупных таксонов в целом был сформирован. В дальнейшем происходила специализация различных форм в соответствии с меняющимися условиями.

Исследования ихтиофауны прошлых эпох не только позволяют разделять геологические эпохи и периоды, но и дают представление об условиях обитания тех или иных групп рыб: как существующих в наше время, так и давно вымерших. Так, работы Д. В. Обручева по эволюции ихтиофауны послужили основой для детального деления и корреляции девонских и силурийских отложений [239].

Современная наука широко использует ископаемых рыбообразных и рыб для индикации крупных отрезков геологического времени (эр, периодов, эпох), идентификации горных пород, донных осадков. Ископаемые рыбы оказываются индикаторами давних климатических изменений, трансгрессий и регрессий, изменений уровня Мирового океана, горообразовательных процессов.

Современное распределение рыб в морских и континентальных водоемах Земного шара определяется условиями обитания, а также всей предыдущей историей водоемов и населяющих их ихтиофаун. Различные группы рыб в составе современной ихтиофауны океанов — индикаторы как очень давних, так и сравнительно близких

по времени глобальных и региональных изменений на поверхности планеты. Ярким примером является современная ихтиофауна Черноморско-Азовского бассейна.

Условия обитания рыб определяют особенности их морфологии, биологии и экологии. По этим признакам чаще всего и устанавливают, индикаторами каких условий является тот или иной вид рыбы.

Среди рыб есть морские, солоноватоводные, пресноводные, прибрежные и вод открытого моря, эпипелагические обитатели промежуточных глубин и глубоководные. Морская биота в целом гораздо разнообразнее пресноводной. Общее число типов в море — 34, в пресных водах — 17. Число классов в море — 73, в пресных водах — 35 [333]. Видов, которые обитали бы как в морской, так и в пресной воде, немного, и анализ их биологии показывает, что исходно они имеют либо морское, либо пресноводное происхождение. Среди гидробионтов вообще и рыб в частности имеются как вторично морские, так и вторично пресноводные виды, а некоторые, видимо, совершали такие переходы неоднократно. Как некий компромисс возникли проходные и полупроходные виды.

В настоящее время рыбы оказываются индикаторами определенных подводных ландшафтов, биотопов и биоценозов, а также океанических фронтов, течений, поднятий дна, апвеллингов и т. д. Среди рыб имеются виды-индикаторы прибрежных и открытых вод, поверхностного слоя океаносферы, батиаля и абиссали, твердых и мягких грунтов, пресных, солоноватых и морских вод, а также вод с повышенной соленостью, различных климатических поясов.

Наибольший практический интерес для человека представляют костистые рыбы, которые обитают во всех типах природных вод — от пресной до воды с соленостью 40–50 ‰ и более. Считается, что кроме костистых рыб все остальные группы уже достигли наиболее высокого уровня своего развития в отдаленном прошлом: свидетельством тому является богатство форм, которые у этих групп находят палеонтологи в горных породах и донных осадках различных геологических эпох. Костистые же рыбы представляют собой прогрессирующую, развивающуюся ветвь хордовых. В настоящее время это наиболее процветающая группа позвоночных животных, их более 33 тыс. видов.

Однако за последние два века в результате роста населения и активизации хозяйственной деятельности человека условия обитания рыб как в пресных, так и во многих морских водоемах существенно ухуд-

шились. Более половины человечества (около 4 млрд человек) проживает на расстоянии до 200 км от ближайшего морского побережья и сбрасывает в моря и океаны хозяйственно-бытовые, промышленные и сельскохозяйственные стоки и отходы, рассчитывая, что они либо рассеются и растворятся в большом объеме соленых вод, либо будут накапливаться в невидимых глазу местах. Порочность этого метода очевидна, и результаты использования морей в качестве приемника стоков и отходов вызывают все большую тревогу. Через речные системы загрязняющие вещества, отравляя воду на своем пути, переносятся на тысячи километров от места сброса.

Экосистемы внутренних и окраинных морей, океанических эстуариев и впадающих в них рек испытывают многофакторное антропогенное воздействие. Это прежде всего — гидростроительство, ирригация, промышленное и бытовое водопользование и загрязнение, различные типы химического и теплового загрязнения, сезонная концентрация людей, использование береговой и прибрежной зон в целях рекреации, промышленное и любительское рыболовство, браконьерство, марикультура.

Водные экосистемы, в том числе и крупные морские, за последние десятилетия продемонстрировали свою большую уязвимость, т. к. именно в них накапливаются и проявляются все негативные последствия антропогенной деятельности в биосфере. Часто наиболее очевидными последствиями оказываются количественные и качественные изменения в составе местных ихтиофаун. Гидробиологические процессы в морях и на обширных пространствах океанов приобрели новые черты, вызванные антропогенным нарушением физико-химических и химических условий существования гидробионтов. По этой причине особо важное значение приобрело решение практического вопроса о допустимых пределах изменения абиотических факторов и содержания токсических примесей в воде, поскольку найти для них какое-то безопасное место на суше не представляется возможным [345].

Межправительственная океанографическая комиссия (МОК) около 50 лет назад дала следующее определение загрязнению морской среды: «Загрязнение моря — это непосредственное или косвенное внесение человеком веществ или энергии в морскую среду (в том числе в эстуарии), влекущее за собой такие неблагоприятные последствия, как нанесение ущерба биологическим ресурсам; опасность для здоровья людей; помехи для морских отраслей хозяйственной

деятельности, включая рыболовство; уменьшение пригодности морской воды для использования и ухудшение эстетических достоинств морских ландшафтов».

В наше время значительные масштабы приобрело тепловое, биогенное, кислотное загрязнение. Так, глобальное изменение климата, связываемое многими учеными с антропогенной деятельностью, затрагивает всю биосферу, сухопутные и водные экосистемы. Значительное повышение температуры морских вод, превышающее естественные колебания, приводит к росту потока энергии в экосистеме. Широкое использование минеральных удобрений в сельском хозяйстве и некоторых моющих средств в промышленности и быту способствовало многократному увеличению поступления биогенных веществ в моря. Это стало одной из главных причин чрезмерного эвтрофирования многих водоемов и ухудшения, таким образом, условий обитания рыб [70; 157]. Положение усугубляется выбросом в атмосферу кислых дымов, образованием и выпадением на поверхность водосборной площади и на акватории водоемов кислых осадков, изменяющих подвижность ионов почвы и химизм водной среды.

К отдельной форме загрязнения следует отнести радиоактивность. Естественная радиоактивность свойственна морской воде, но в результате антропогенной деятельности во многих районах ее величина повышается, радионуклиды накапливаются в гидробионтах. Имеются данные, что хищные рыбы аккумулируют цезий-137 в 3–5 раз интенсивнее, чем рыбы-планктофаги, а пресноводные — интенсивнее морских [89; 222; 256; 261; 338]. Установлено, что радиоактивное излучение также влияет на гены в хромосомах или приводит к разрыву хромосом, в результате чего они остаются в виде фрагментов или объединяются необычным образом [89].

Новые, не свойственные живой природе вещества-ксенобиотики (пестициды, ядохимикаты, токсины и др.) при попадании в водоемы накапливаются в гидробионтах и рыбах и могут достигать летальных концентраций [368], негативно влияя на состав ихтиофауны и запасы промысловых рыб.

Нефтяное загрязнение морской среды в результате хозяйственной деятельности и борьба с ним с использованием диспергирующих химических веществ также наносят ущерб рыбным ресурсам. Образующиеся взвешенные в воде капли нефти диаметром 1–5 мкм прилипают к телу и жабрам рыб, к оболочкам икры и выклевающимся предличинкам и личинкам [69; 98; 214].

Попадание в море производственных отходов, содержащих соединения ртути, свинца, кадмия, даже при небольших концентрациях оказывают токсическое действие на рыб, нарушают физиологические процессы, действуют как ферментативный яд, вызывают их отравление и гибель [70; 330]. Соединения меди, цинка, никеля, кадмия, ртути имеют свойство сгущать слизь, которая покрывает жабры рыб, и тем самым нарушают газообмен, приводя к гибели рыб из-за нехватки кислорода.

Таким образом, антропогенное загрязнение водоемов действует на ихтиофауну сразу по нескольким направлениям. Во-первых, ухудшаются абиотические факторы среды обитания рыб (повышение температуры, дефицит кислорода, резкие сдвиги величин рН и др.). Во-вторых, нарушаются биотические связи рыб и ухудшается их кормовая база. В-третьих, поступающие в водоемы токсические вещества вызывают острое или хроническое отравление рыб на разных стадиях индивидуального развития, скорость и выраженность которого зависят от экологических факторов водной среды [189]. Антропогенные загрязнения действуют на живые водные организмы, в том числе и рыб в самых различных сочетаниях, а их интегральное влияние на экосистемы можно оценить только по реакции живых организмов или целых сообществ [66; 304; 315; 318].

Закономерности в распространении живых организмов в различных геологических системах суши и Мирового океана являются предметом науки биогеографии. Область интересов морской биогеографии — Мировой океан и его биота в целом, ихтиогеография — изучает современное распространение фауны рыб на Земле, причины и закономерности расселения и происхождения ихтиогеографических комплексов, причины различий между ихтиофауной областей Мирового океана и континентальных водоемов [23; 107; 133; 148; 149; 219; 236; 237; 282].

Известный ученый-ихтиолог Т. С. Расс [279] показал актуальность ихтиогеографии для сохранения биологического разнообразия, прогнозирования изменений окружающей среды, вызванных ее антропогенным загрязнением, и выделил ее важнейшие аспекты: таксономический, экологический, исторический (палеоихтиогеография), антропогенный (промысловая ихтиогеография).

Существует тесная связь между исследованиями биогеографического, эколого-географического и ихтиогеографического характера. Относительно новая наука экологическая география рассматривает

измененные человеком пространственные геосистемы, показывает антропогенные воздействия на них, учитывая их природную динамику, оценивает устойчивость геосистем к антропогенным нагрузкам, включая критические состояния. В. В. Денисов в своей монографии «Эколого-географические основы устойчивого природопользования в шельфовых морях (экологическая география моря)» писал: «Уникальность экологической географии состоит в том, что она направлена на решение практических проблем и является следствием не дифференциации, а интеграции наук» [109].

Как отмечал В. Д. Федоров [326], для контроля за состоянием экосистем необходимо отбирать показатели, одновременно отвечающие трем требованиям: во-первых, относящиеся только к процессам с гомеостатическими механизмами регуляции; во-вторых, следует отдавать предпочтение переменным факторам, характеризующим биосистемы (например, снижение видового разнообразия в пределах трофической группировки при воздействии разнообразных по своей природе загрязняющих веществ); в-третьих, предпочтение следует отдавать интегральным показателям и, в первую очередь, тем из них, которые могут быть быстро и надежно измерены инструментально.

Со второй половины XX в. для получения объективной и достоверной информации о влиянии разных форм загрязнения на качество воды и биотические компоненты водных экосистем были разработаны и внедрены такие направления исследований и методические приемы, как биомониторинг, биоиндикация, биотестирование. Биомониторинг, или регулярные наблюдения (контроль) за биотическими компонентами экосистемы в пространстве и во времени, позволяет обнаружить реакции живых организмов (биоиндикация) на экологически значимые природные и антропогенные нагрузки непосредственно в среде их обитания. Для оценки фактора среды, как экологического, так и токсического, в лабораторных условиях используют метод биотестирования на тест-объектах. Кроме выбора тест-организма большое значение имеет выбор тест-реакции, т. е. того параметра организма, который измеряется при тестировании [51; 52; 104; 182; 316]. Для биотестирования используются различные группы методов: биохимические (например, биохимические маркеры [114]), генетические, морфологические, физиологические, биофизические, иммунологические.

Ихтиомониторинг, ихтиоиндикация и ихтиотестирование — составные части гидробиологического и гидроэкологического мониторинга, в основе которого лежат закономерности биологии рыб, в том

числе характер взаимоотношений этих животных с абиотическими и биотическими компонентами водных экосистем [188; 192; 194; 256]. Рыбы — активные элементы последних, играют существенную роль в формировании биоразнообразия и сложности экосистем, их устойчивости к антропогенному воздействию. Методической основой индикационного ихтиомониторинга служит сравнительный анализ параметров биологии рыб из фоновых (контрольных) водоемов и водоемов, находящихся в сфере влияния хозяйственной деятельности человека [265]. Базовой основой био- и ихтиомониторинга можно считать предложенный в начале XX в. в России метод «рыбной пробы», основанный на оценке качества водной среды с помощью рыб-индикаторов [233], который быстро получил широкое распространение в мире. В случае с ихтиомониторингом индикаторами оказываются популяции рыб отдельных видов, родов, семейств и ихтиоцены, и ихтиофауна водоема в целом.

Даже самое детальное изучение методами биомониторинга и биоиндикации изменений в загрязненном водоеме, последовательности их проявления, выраженности и глубины обычно не дает ответа на вопрос о причинах обнаруженных изменений и путях их устранения. Только в экспериментальных условиях методами биотестирования и ихтиотестирования можно выявить сам факт токсичности того или иного вещества или группы веществ для гидробионтов (включая и рыб), определить зависимость степени токсичности от концентрации и времени действия, установить пороговые и предельно допустимые концентрации и таким образом дать ориентиры для регламентации поступления таких веществ в водоем [72; 189; 256].

К наиболее актуальным проблемам водной экотоксикологии отнесены: разработка принципов и методов эколого-токсикологического контроля и нормирования токсикантов; исследования сравнительной токсикорезистентности и выявление наиболее чувствительных видов и форм гидробионтов и стадий их онтогенеза; оценка антропогенных аномалий первичного и вторичного биопродуцирования; обоснование предельно допустимых концентраций (ПДК) загрязняющих веществ; анализ и прогноз биологических и экологических последствий загрязнения морей, океанов и континентальных водоемов; математическое моделирование действия токсикантов на водные экосистемы [256]. При решении перечисленных проблем использование рыб в качестве биоиндикаторов и биотестов занимает чрезвычайно важное место.

Находясь на вершине пищевой пирамиды, живущие в естественных водоемах рыбы отражают поток энергии и тем самым в определенной степени и качество воды в экосистеме, чего не могут делать большинство беспозвоночных. Завершив ранние стадии развития и став мальками и молодь, рыбы могут жить годы и десятилетия. За это время даже при низких концентрациях токсических веществ они могут получить достаточно высокую дозу химического вещества и служить индикаторами присутствия таких величин загрязнения, которые при перманентном поступлении вредны для рыб и экосистем, а потенциально — и для человека. По мнению многих исследователей, рыбы являются наиболее удобными объектами для выявления токсического действия загрязненных вод и отдельных загрязняющих веществ [104; 129; 187–190; 256; 264; 266; 275; 383].

В природе имеется небольшое число водоемов, в которых бы полностью отсутствовали рыбы. Рыбы привлекают внимание исследователей на протяжении нескольких столетий. Литература о рыбах насчитывает сотни тысяч различных публикаций. Общий анализ позволяет считать, что рыбы являются не только объектами промысла, но и индикаторами времени, пространства, условий обитания, а также природных процессов, явлений, антропогенных воздействий.

ИСКОПАЕМЫЕ РЫБЫ — ИНДИКАТОРЫ КРУПНЫХ ОТРЕЗКОВ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ВРЕМЕНИ, ГЛОБАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ПОВЕРХНОСТИ ЗЕМЛИ, ГИДРОСФЕРЫ И БИОСФЕРЫ

Гипотеза возникновения жизни в прибрежной зоне океана была подробно разработана в публикациях А. И. Опарина [247], Дж. Бернала [34], С. Поннамперумы [263] и др. По мнению Г. Е. Хатчинсона [331], самые ранние, полностью развившиеся организмы жили в более или менее интерфациальных биотопах с низкой, но, возможно, слегка различной соленостью.

Гипотеза лагунного происхождения жизни одобрялась еще Ч. Дарвином [34]. Изучением ископаемых рыб занимается наука палеоихтиология — раздел палеозоологии, предметом изучения которой являются останки различных животных и следы их жизнедеятельности. С исследованием древних рыб также связаны такие разделы палеонтологии, как палеоэкология и палеоихнология. Первая изучает взаимоотношения между организмами геологического прошлого и средой их обитания, а вторая исследует следы жизнедеятельности организмов прошлого (движения, питания, обитания и т. п.) [107]. Одним из основоположников палеоихтиологии является Жан Луи Родольф Агассис, начавший в 1833 г. работу над пятитомным трудом «Изучение ископаемых рыб». Не утратила своего значения до настоящего времени и монография А. Ш. Ромера «Палеонтология позвоночных», изданная в 1939 г., в которой большое внимание также уделено ископаемым рыбам [285], а также фундаментальные работы Д. В. Обручева [239], Д. В. Обручева и соавторов [240], Л. С. Берга [27]. Современная литература, посвященная ископаемым рыбам, насчитывает многие тысячи публикаций.

В настоящее время общее количество видов рыб в водоемах всех типов по некоторым оценкам превышает 34,5 тыс. [230].

Различные исследователи считают, что рыбы, как и жизнь вообще, впервые возникли в пресной, солоноватой или морской воде. Мы, как и Н. С. Строганов [314], А. А. Протасов [271] и многие другие, придерживаемся представлений о том, что жизнь, и рыбы в частно-

сти, впервые появились на опресненных (солончатых) мелководьях палеоокеана или окраинных морей.

«Нельзя правильно понять историю развития органического мира, не зная историю формирования земной поверхности, но также нельзя правильно понять историю формирования земной поверхности, не зная истории развития органического» [184]. Также Г. У. Линдберг [183] отметил, что без знания геологической истории водоема в прошлом нельзя понять закономерности современного распределения промысловых животных в водоеме, их образа жизни, миграций и образования ими массовых скоплений.

Рыбообразные и рыбы появились около 450–500 млн лет тому назад. Их окаменевшие остатки не только позволяют судить об особенностях эволюции рыб, но также остатки, являющиеся ведущими для того или иного времени, одновременно оказываются индикаторами экологических условий этого периода в истории Земли.

На протяжении всего фанерозоя, т. е. времени существования рыб, условия жизни в Мировом океане не были постоянными. На изменения в окружающей среде рыбы реагировали собственными приспособительными изменениями.

В эволюции и истории рыб четко прослеживаются несколько крупных периодов. Появившись в силуре, рыбы дали первую вспышку формообразования в девоне. В карбоне большинство видов рыб, возникших в силуре и начале девона, вымирает. Следующее массовое появление новых отрядов рыб отмечается в триасе. Тогда же появилось большинство современных групп рыб. Последняя эпоха интенсивного развития новых отрядов приходится на мел и палеогеновый и неогеновый периоды. Каждый период смены ихтиофауны характеризуется появлением рыб с новыми специфическими прогрессивными особенностями, позволяющими им выживать в изменившихся абиотических и биотических условиях, где возникшие ранее группы существовать уже не могли.

Для упорядочения представлений об эволюции поверхности Земли и жизни на ней и для ориентации в давних событиях и временах в истории планеты на основании преимущественно данных геологии и палеонтологии разработаны геохронологическая шкала времени и стратиграфическая шкала. Во многом они совпадают (рис. 1.1).

Поскольку рыбообразные и рыбы появились в фанерозое, разделенном на три эры — самая древняя из них палеозойская,

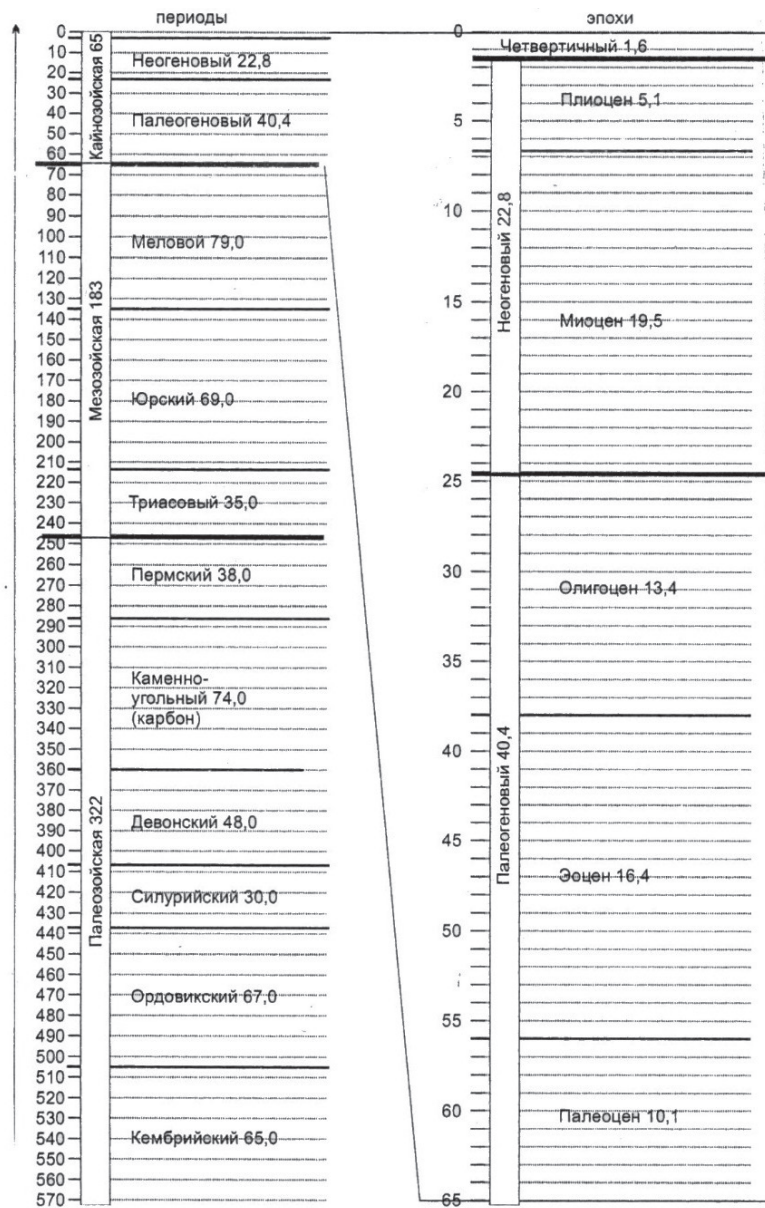


Рис. 1.1. Геохронологическая шкала в миллионах лет [128]

следующая — мезозойская, и самая последняя, продолжающаяся и поныне, — кайнозойская, углубляться в историю криптозоя нет необходимости.

Учение о хронологической последовательности формирования и возрасте горных пород, слагающих земную кору, называется геохронологией. В ней огромное значение имеет палеонтологический метод, основанный на изучении захороненных в пластах ископаемых окаменевших остатков различных организмов, включая и рыб. На базе этих сведений разработана палеонтологическая летопись. Сравнение окаменелостей различных пластов позволило выделить в истории Земли ряд этапов со свойственным каждому из них комплексом животных и растений.

Для индикации и идентификации отдаленных больших отрезков времени (эры, периоды, эпохи) могут использоваться большие таксоны рыб (классы, отряды, семейства). Для сравнения близких периодов кайнозойской эры оказываются пригодными и такие таксоны как род и вид.

Для удобства изложения в научной литературе при обозначении больших отрезков времени — эр и периодов — принято использовать и более короткое написание названий. Например, палеозойская эра — палеозой, мезозойская — мезозой, кайнозойская — кайнозой. Аналогичным образом ордовикский период называют ордовиком, силурийский — силуром, девонский — девоном и т. д.

1.1. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ РЫБ

В истории развития настоящим рыбам предшествовали рыбообразные животные — бесчерепные (Acrania), бесчелюстные или круглоротые (Agnatha) и панцирные (Placodermi). Примитивные хордовые Procraniata во времени разделились на две большие основные ветви, из которых одна заканчивается тупиком — рыбообразными бесчелюстными (миноги, миксины), а вторая развивалась далее до нашего времени. Это собственно рыбы — акулы и скаты (Elasmobranchii), двоякодышашие (Dipnoi), кистеперые (Crossopterygii), хрящевые ганоиды (Chondrostei) и костистые (Teleostei). Кроме костистых все остальные группы рыб достигли наивысшего уровня своего развития в далеком прошлом, и бывшее богатство их форм значительно сократилось. Костистые же рыбы продолжают развиваться и эволю-

ционировать. В настоящее время их около 34,5 тыс. видов. Количество хрящевых рыб оценивается в 900–1000 видов.

Плохо сохранившиеся остатки примитивных, но, несомненно, уже вполне сформировавшихся позвоночных щитковых бесчелюстных (*Osteostraci*) найдены в отложениях ордовика — нижнего силура (около 450 млн лет назад). В ордовике—силуре (400–450 млн лет назад) возникло не менее трех групп щитковых бесчелюстных, от одной из которых, видимо, уже в то время начала обособливаться другая ветвь позвоночных — челюстноротые (*Gnathostomata*) — панцирные рыбы *Placodermi*. На рис. 1.2 показан общий вид современного представителя бесчелюстных — ручьевой миноги *Lampetra planeri*.



Рис. 1.2. Общий внешний вид ручьевой миноги *Lampetra planeri* [226]

Щитковые панцирные рыбы — сборная группа, в которую объединяли наиболее характерных палеозойских бесчелюстных и рыб вымершего класса плакодерм (*Placodermi*). Бесчелюстные рыбообразные остракодермы (*Ostracodermi*) были обнаружены в ордовикских отложениях. У всех щитковых большая часть головы, груди, а иногда и всего тела была одета в прочный панцирь, в котором уже имелись костные клетки. Это были малоподвижные животные, ведущие донный или придонный образ жизни (рис. 1.3–1.5). На рис. 1.6 показан общий вид верхнедевонской акулоподобной рыбы *Cladoselache*.

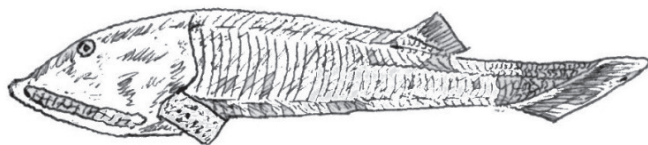


Рис. 1.3. Общий внешний вид представителя щитковых *Osteostraci* — *Cephalaspides* из нижнего девона [320]

В верхнем силуре — нижнем девоне (370–380 млн лет назад) из примитивных предковых форм челюстноротых происходило формирование классов рыб: панцирные (*Placodermi*), челюстнотолочные (*Aphethochoidea*), а позднее — хрящевые (*Chondrichthyes*) и костные



Рис. 1.4. Общий внешний вид сбоку девонского щиткового *Pteraspis* [226]

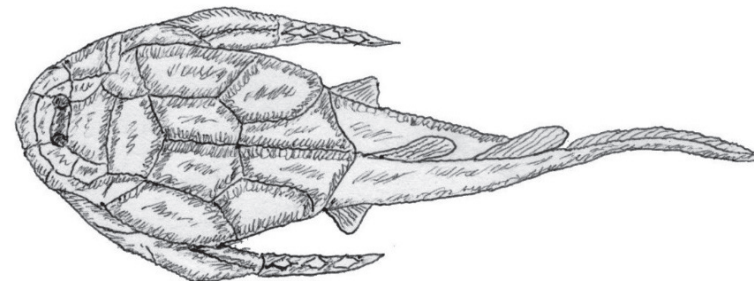


Рис. 1.5. Общий внешний вид панцирной рыбы *Bothriolepis canadensis* сверху [235]

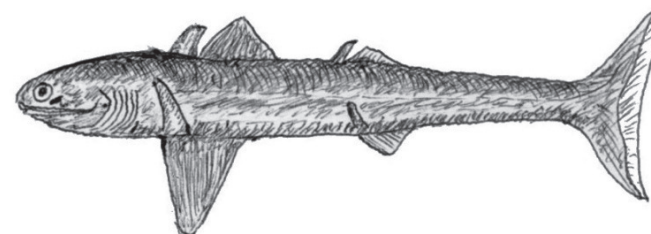


Рис. 1.6. Общий внешний вид верхнедевонской акулоподобной рыбы *Cladoselache* по Померу [226]

(*Osteichthyes*). К середине девона (около 330–320 млн лет назад) рыбы заселили разнообразные пресные водоемы и моря. Эволюция рыб шла сложным путем: одни группы бесследно вымирали, другие давали начало новым группам, третьи сохранились до настоящего времени в относительно мало изменившемся, по сравнению с предками, виде. Плакодермы и челюстнотолочные полностью вымерли.

Панцирные рыбы 420–350 млн лет назад, т. е. в силуре и девоне, были преобладающими группами. Относящиеся уже к настоящим рыбам плакодермо-панцирные пластинокожные рыбы считаются руководящими ископаемыми девона. По своему строению плакодермы

близки к древним акуловым рыбам. Плакодермы обитали на всех материках в пресной и морской воде. К плакодермам относятся акантоды (Acanthodii), артродиры (Arthrodira) и антиархи (Anthiarchi). Почти все группы рыб и рыбообразных начала девона к концу периода начали исчезать. Чешуя акантод близка к настоящей ганоидной чешуе, свойственной многим примитивным костным рыбам. В процессе эволюции рыбы утратили тяжелые панцири (рис. 1.7).

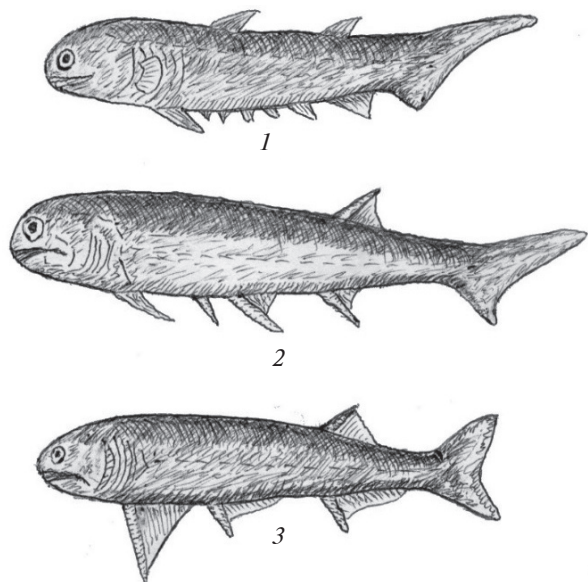


Рис. 1.7. Общий внешний вид различных акантод (Acanthodii): 1 — представитель челюстножаберных рыб, близких к панцирным *Climatis*, 2 — *Mesocanthus mitchelli*, 3 — *Acanthodes wardi* [235]

В среднем девоне одной из процветающих групп рыб, населявших разнообразные пресноводные водоемы и моря, были кистеперые рыбы (Crossopterygii) (рис. 1.8, 1.9). От кистеперых рыб отделились двоякодышащие (Dipnoi), значительно уступавшие им по видовому разнообразию.

В девоне обособилась более прогрессивная группа лучеперых рыб (Actinopterygii). Первые костные ганоиды (Holostei) появились в карбоне и достигли расцвета в мезозое, к концу которого из них выделяются настоящие костистые рыбы (Teleostei).

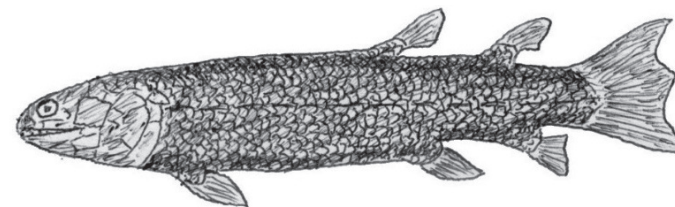


Рис. 1.8. Общий внешний вид девонской кистеперой рыбы *Eusthenopteron* (по Шмальгаузену [226])

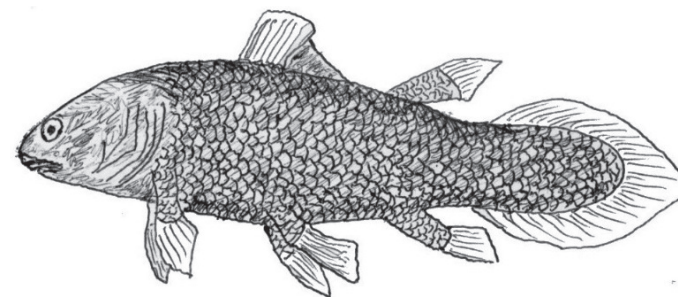


Рис. 1.9. Общий внешний вид современной кистеперой рыбы латимерии *Latimeria chalumnae* [219]

Единого мнения о количестве классов рыб и некоторых других деталях их систематики до настоящего времени нет.

Лучеперых рыб палеозоя относят к надотряду Palaeonisci. К началу мела эта группа полностью вымерла. Но все известные более поздние лучеперые рыбы являются потомками разных групп палеонисков.

Рыбы, относящиеся к группе лучеперых, видимо, возникли от какого-то общего с кистеперыми и двоякодышащего предка. Историческое развитие кистеперых и двоякодышащих шло в направлении приспособления к жизни в мелководных, преимущественно опресненных водоемах. Лучеперые же первоначально были обитателями преимущественно открытых вод и хорошими пловцами. Кистеперые рыбы освоили и прибрежные воды океанов.

Латимерия *Latimeria chalumnae*, обнаруженная у восточного и южного побережья Африки, долгое время считалась единственным выжившим до нашего времени представителем кистеперых рыб. Однако в 1997–1999 гг. возле острова Сулавеси в Индонезии был открыт и описан еще один вид латимерии *L. menadoensis* [366].

Латимерии являются «живыми ископаемыми», которые за 400 млн лет своего существования практически не изменились.

Латимерия *L. chalumnae*, относящаяся к отряду целакантообразных (Coelacanthiformes), впервые была поймана в 1938 г. Достигает длины 1,8 м и массы до 95 кг. Обитает на глубинах 70–390 м. Глаза приспособлены к жизни в темноте.

Кровь латимерии содержит большое количество мочевины, что сближает ее с акуловыми и двоякодышащими.

Среди древних Palaeonisci уже были представители различных экологических групп. В истории лучеперых происходили неоднократные переходы из пресной воды в морскую и наоборот. Лучеперых принято подразделять на 5 надотрядов: Palaeonisci, многоперых — Brachiopterygii или Polypteri, хрящевых ганоидов — Chondrostei, костных ганоидов — Holostei и костистых рыб — Teleostei. Выделенные группировки, с одной стороны, отражают определенные этапы филогенеза костных рыб, а с другой — оказываются индикаторами длительных отрезков геохронологической истории Земли.

Появившись в девоне, двоякодышащие рыбы процветали до триаса, после чего началось их угасание. Они представляют собой тупиковую ветвь позвоночных, давших начало всем сухопутным. Современные двоякодышащие, будучи узкоспециализированными, приспособленными к обитанию в мелких тропических водоемах, не могут конкурировать с более прогрессивными группами костных рыб (Osteichthyes) (рис. 1.10).

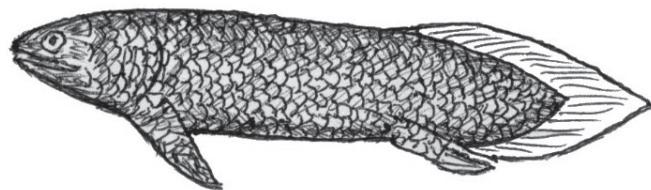


Рис. 1.10. Общий внешний вид современной двоякодышащей рыбы рогозуба *Neoceratodus forsteri* [219]

Как уже отмечалось, среди настоящих рыб, пришедших на смену бесчелюстным, выделяют распространенных и в настоящее время два класса — хрящевых (Chondrichthyes) и костных (Osteichthyes). Хрящевые рыбы известны с юры и девона. В современном Мировом океане существуют два подкласса хрящевых рыб — пластиножаберные

(Elasmobranchii) и цельноголовые или слитночерепные (Holocephali). Хрящевые рыбы существенно более древние, чем костные.

Живущие в настоящее время хрящевые рыбы, или акулообразные (Selachiiiformes): акулы (Selachii) и скаты (Batoidei), населяют преимущественно моря. Пресноводных видов очень мало. У хрящевых рыб костные ткани отсутствуют. В ходе своего исторического развития акулообразные полностью утратили массивный панцирь первичных рыб. Его заменили прочная кожа и чешуя.

Несмотря на большую древность, акулы и скаты вполне приспособлены к современным условиям существования. Уже предки селакхий обнаруживались в пресных, солоноватых и морских водах. Акулообразные в своем строении превосходят некоторые черты организации более высоко стоящих позвоночных, вплоть до млекопитающих [31].

Цельноголовые или слитночерепные рыбы (Holocephali) — подкласс хрящевых рыб. Впервые они появились в верхнем девоне. В верхней перми заменили древних акул подкласса Cladoselachii, от которых, видимо, и произошли. Цельноголовые сочетают в себе черты пластиножаберных и костистых рыб. Сохранившиеся до нашего времени цельноголовые относятся к отряду химерообразных (Chimaeriformes). Обитающие обычно на больших глубинах химеры по внешнему виду напоминают акул, но во внутреннем строении имеются заметные отличия (рис. 1.11).

Подкласс костных рыб (Teleostomi) часто делят на три группы: хрящевых ганоидов — Chondrostei, костных ганоидов — Holostei и костистых — Teleostei. В группу Chondrostei входят наиболее древние и наиболее примитивные представители костных рыб. Teleostei, впервые появившись в верхнем триасе, стали преобладающими над другими костными в конце мелового периода. С верхнего эоцена и до настоящего времени это — наиболее процветающая группа рыб.

Класс костных рыб (Osteichthyes) делится на два подкласса: лопастоперых (Sarcopterygii) и лучеперых (Actinopterygii или Teleostomi) рыб. Среди лопастоперых различают два инфракласса (надотряда) — кистеперые (Crossopterygii) и двоякодышащие (Dipnoi) рыбы. До наших дней выжили шесть видов двоякодышащих и два вида кистеперых рыб.

Эволюционируя, кистеперые приобретали окостеневший череп и крупные прочные чешуи на теле. В их парных плавниках образовалась мясистая лопасть, напоминавшая кисть. Скелет кисте-

перых — хрящевой, но на голове имеются черепные кости. Отряд вымерших кистеперых рипидистий (*Rhipidistia*) обитал в водоемах всех материков.

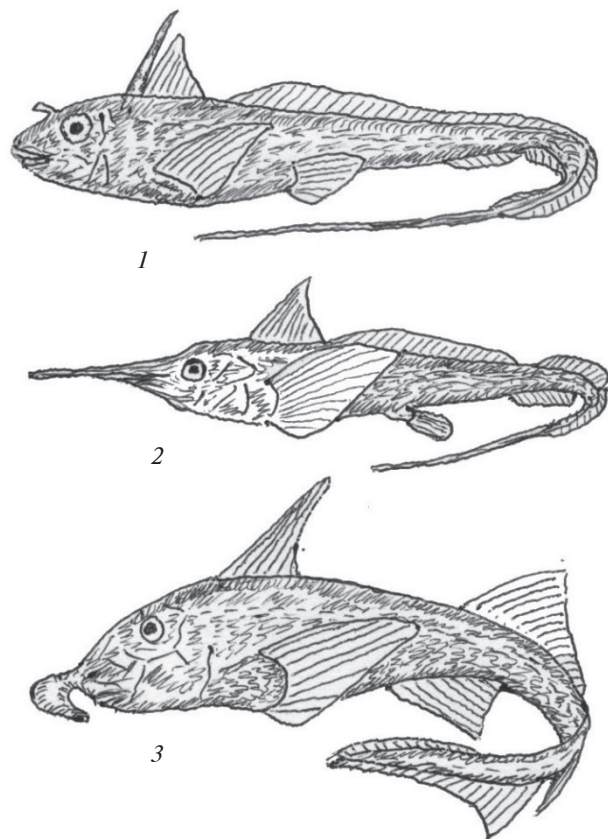


Рис. 1.11. Общий внешний вид химер: 1 — европейская химера *Chimaera monstrosa*, 2 — носатая химера *Rhinochimaera atlantica*, 3 — каллоринх *Callorhynchus callorhynchus* [235]

Ганоидные (*Ganoidei*) — древняя группа костных рыб. Выделяют два надотряда: хрящевые ганоиды (*Chondrosteimorpha*) с одним вымершим отрядом и двумя современными (осетрообразными — *Acipenseriformes* и многоперообразными — *Polypteriformes*) и костные ганоиды (*Holosteimorpha*) с пятью вымершими отрядами и двумя

современными (амиеобразные — *Amiiformes* и панцирничкообразные — *Lepisosteiformes*).

Тело многоперообразных и панцирничкообразных рыб покрыто толстой ромбической ганоидной чешуей, наружная поверхность которой имеет слой эмалеподобного вещества — ганоина. Это толсто-чешуйчатые ганоиды. Ганоидная чешуя уже имела у ископаемых палеонисков.

Ганоидные и костные рыбы образуют группу лучеперых рыб. Ганоиды известны с нижнеюрского периода. До настоящего времени сохранились около 50 видов. Собственно говоря, на смену им около 200 млн лет назад в среднем триасе и пришли костистые рыбы и уже через 100–120 млн лет стали над ними доминировать.

Осетрообразные — хрящевые ганоиды. Эта древняя группа известна с нижнеюрского периода. Предполагается, что они возникли в пресной и слабосоленовой воде дельт рек, и впоследствии часть из них превратилась в проходных рыб. Осетрообразные встречаются только в северном полушарии.

Обнаружено большое число вымерших отрядов лучеперых, сохранивших различные черты строения палеонискообразных. Они и позволили установить принадлежность к ним осетрообразных. Долгое время предполагалось, что осетрообразные произошли от акулобразных. Однако позже было показано, что они сформировались в результате упрощения организации палеонисков.

Рыбы из семейства *Chondrosteidae* считаются промежуточным звеном между живущими в настоящее время *Acipenseridae* и *Polyodontidae* и вымершими *Palaeoniscidae*. Они начали появляться, когда *Palaeoniscidae* стали исчезать. Формой тела рыбы из семейства *Polyodontidae* больше напоминают акул, чем осетров.

Древнее происхождение имеют рыбы подкласса лучеперых из отряда многоперообразных (*Polypteriformes*). По строению черепа, скелета, по чешуе и ряду других признаков многоперы признаются родственными с палеонискообразными. Как упоминалось выше, последние появились в карбоне, вымерли в триасе. Череп у них состоял из немногих костей, заменявших во взрослом состоянии хрящевую ткань, а также из большого количества покровных или кожных костей, считающихся видоизмененными чешуями. Эти чешуи были покрыты ганоином. Ископаемые предки многоперообразных известны из осадков эоцена.

Представители отряда многоперообразных занимают обособленное положение среди ископаемых и современных рыб. У них имеют-

ся как древние черты строения отдельных органов, так и некоторые морфологические особенности, не обнаруженные ни у одной другой группы рыб. По ряду признаков они близки к кистеперым. Многоперообразные в настоящее время обитают в пресноводных водоемах тропической Африки (бассейны рек Конго, Нигер). Плавательный пузырь, как и у двоякодышащих рыб, служит для дыхания воздухом (рис. 1.12).

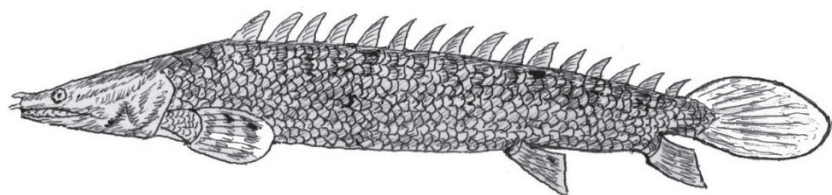


Рис. 1.12. Общий внешний вид нильского многопера *Polypterus bichir* [219]

Панцирниковые или каймановые рыбы (*Lepisosteiformes*) известны с мелового периода. Они считаются потомками палеонискообразных. В Европе их окаменелости найдены в миоценовых и эоценовых слоях. Современные каймановые рыбы населяют реки и пресноводные озера Центральной и Северной Америки, Кубы. На север распространены до Квебека, Великих озер и верховьев Миссисипи (рис. 1.13).

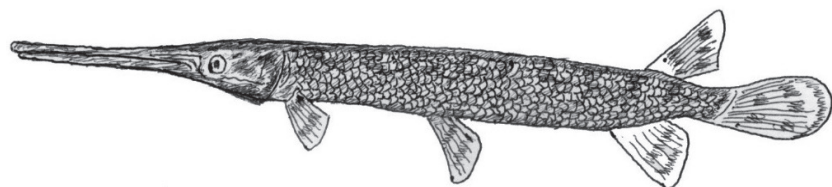


Рис. 1.13. Общий внешний вид длиннорылого панцирника или каймановой рыбы *Lepisosteus osseus* [124]

Отдельные их виды нередко заходят в солоноватые и даже морские воды, но размножаются только в пресной воде. Наиболее известны лепидосты (*Lepisosteus osseus* и *L. tristoechus*). Период засухи они могут проводить в небольших лужах. Наибольших размеров достигает кубинский панцирник (*L. tristoechus*), встречающийся в бассейне Карибского моря: длина рыбы приближается к 3 м, а вес — к 75 кг; однако темп роста его очень медленный.

Обитающая в североамериканских водоемах ильная рыба амия (*Amia calva*) — единственный ныне живущий представитель отряда амиеобразных (*Amiiformes*). Амия утратила многие признаки своего родства с палеонисками и своей близости к каймановым рыбам. На ее чешуе нет ганоина. Она утратила характерный эмалевый блеск и внешне стала похожа на чешую костистых рыб. У амии, как и у других древних рыб, — ячеистый плавательный пузырь, позволяющий ей жить в мутной, бедной кислородом воде, а также в течение суток — вне воды. Питается беспозвоночными и мелкой рыбой. Выметывает до 70 тыс. икринок. Амия признана «живым ископаемым» (рис. 1.14).

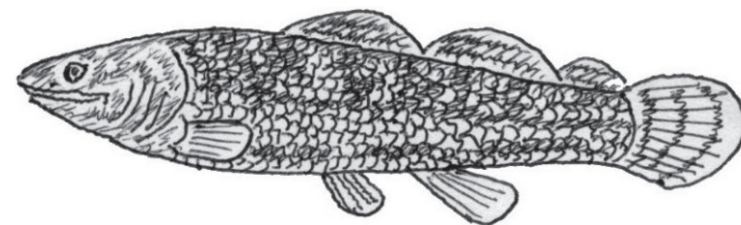


Рис. 1.14. Общий внешний вид амии или ильной рыбы *Amia calva* [320]

Древние амиеобразные появились еще в верхнепермском периоде и имеют многие признаки, унаследованные от палеонисков. В ископаемом состоянии амия известна с миоцена. В Европе ее остатки найдены в осадках палеоцена.

Ни амия, ни близкие к ней амиеобразные не были предками современных костистых рыб. Предполагается, что таким предком мог быть ацентрофор (*Acentrophorus varians*), имевший общие черты с палеонисками и костистыми рыбами. В ископаемом состоянии ацентрофор впервые обнаружили в верхнетриасовых отложениях.

Ископаемые тонкочешуйчатые рыбы (*Leptolepiformes*) известны с юры и очень похожи по расположению плавников и по устройству скелета на сельдеобразных. Считается, что тонкочешуйчатые, вместе с упомянутой выше амией, замыкают подкласс лучеперых и еще не принадлежат к костистым колючеперым рыбам. На их чешуях еще сохраняется тонкий слой ганоина. Состав костей щечной области черепа придает им сходство с древними амиеобразными.

Инфракласс лучеперых рыб — костистые рыбы (*Teleostei*) известны с середины триаса, а с верхнего мела они доминируют среди рыб.

Чешуи и черепные кости костистых рыб уже не несут на себе следов ганоина. Осевой скелет костистых рыб полностью окостеневший.

Рыбы из отряда араванообразных (Osteoglossiformes) относятся к костистым рыбам. Они известны с юрского периода. Современные представители обитают в пресных водах Южной и Северной Америки, Африки, Юго-Восточной Азии и Северной Австралии. Их около 15 видов. Плавательный пузырь ячеистый, что указывает на их древность. В тропических районах Южной Америки живет бразильская арапаима (*Arapaima gigas*) из подотряда Osteoglossoidei семейства Arapaimidae. Она достигает длины более 3 м и 200 кг веса. Это одна из крупнейших современных пресноводных рыб в мире.

Во время юрского периода костистые рыбы распространились повсеместно и в конце мела обитали как в морях, так и в пресной воде. Настоящие костистые рыбы не имеют резких отличий от примитивных лучеперых. Между наиболее высокоорганизованными представителями последних и наиболее примитивными костистыми много общих черт.

Сельдеобразные (Clupeiformes), отнесенные к мягкоперым рыбам (Malacopterogei), положили начало филогенетическому развитию многих современных костистых рыб. В юрском периоде жили представители родов *Leptolepis* и *Thrissops*, являющиеся предками всего отряда сельдеобразных.

Лучеперые рыбы (мягкоперые и колючеперые) примерно за 350 млн лет до нашей эры были первоначально представлены преимущественно более примитивными группами толсточешуйных ганоидных рыб. В течение 100–180 млн лет, в пермский и триасовый периоды, эти группы были многочисленны и разнообразны. Затем их численность и распространение сократились, началось вымирание.

Выделяют три основные группировки отрядов современных костистых рыб. В первую группировку включаются отряды, появившиеся уже начиная с нижнего мела (т. е. свыше 100 млн лет тому назад) и сохранившие некоторые древние черты строения. Эти рыбы преимущественно сельдеобразного, лососеобразного, щукообразного, карпообразного и угреобразного облика.

В меловый период (70–100 млн лет назад) появилась вторая группировка, так называемые параперкоидные рыбы — переходная группа к позже развившимся прогрессивным колючеперым рыбам.

Третью, наиболее прогрессивную, группировку представляют настоящие колючеперые рыбы, появившиеся в верхнемеловом периоде

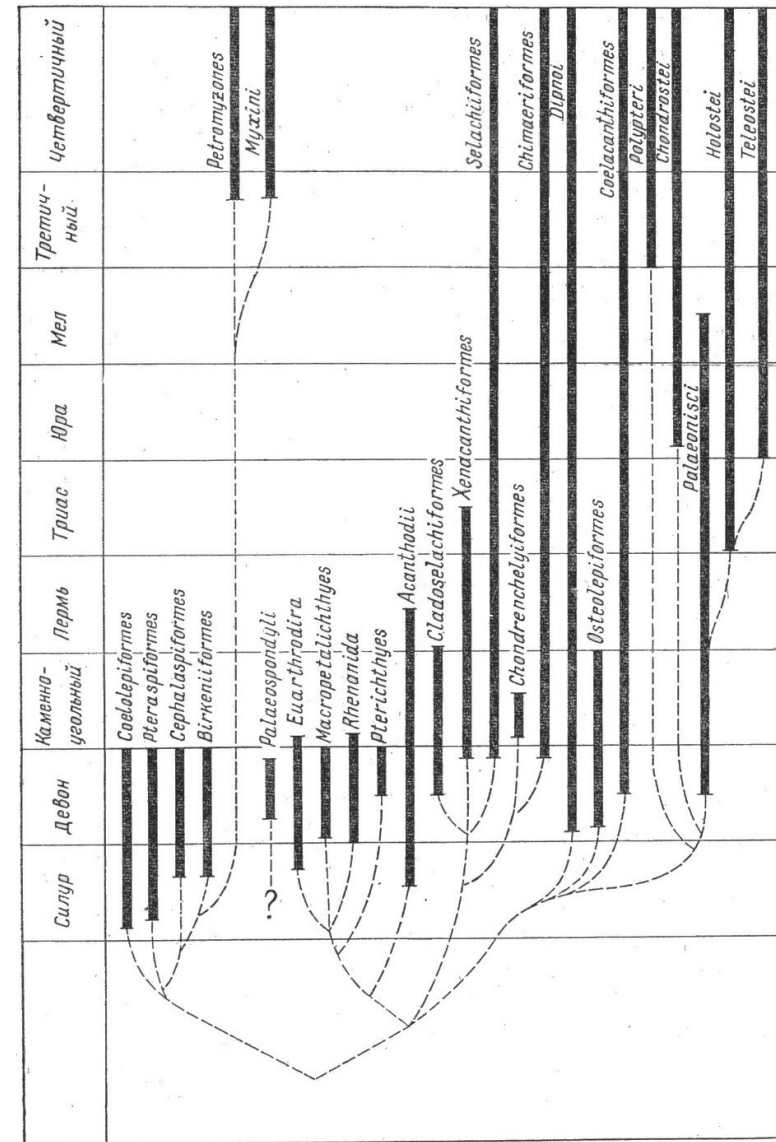


Рис. 1.15. Распределение главнейших групп рыб во времени и их предполагаемые генетические связи [235]

и достигшие наибольшего расцвета в нашу эпоху. К ним относятся рыбы окунеобразного, скумбриевообразного, камбалообразного и ряда других типов строения.

Возникновение новых групп рыб и вымирание давно существовавших в течение геологической истории Земли тесно связано с геологическими преобразованиями ее поверхности и изменениями положения климатических поясов.

Распределение главнейших групп рыб во времени и их предполагаемые генетические связи приведены Г. В. Никольским [235] (рис. 1.15).

1.2. ИСКОПАЕМЫЕ РЫБЫ — ИНДИКАТОРЫ КРУПНЫХ ЭТАПОВ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ВРЕМЕНИ

Образование любого нового вида рыб — необратимый процесс. Один новый вид возникает от одного уже существовавшего вида. Полифимия невозможна. Однако один вид в определенных условиях может давать начало нескольким видам, каждый из которых теоретически может дать начало новым нескольким видам. Их возникновение происходит веерообразно.

Внешние условия и ландшафт или, что все равно, естественный отбор распределяет органические формы по земной поверхности, оставляя те, которые подходят к ландшафту, и вытесняя или истребляя те, которые не подходят [31]. Сказанное отнесено к рыбам.

Периоды активных изменений поверхности планеты, горообразований, колебаний береговой линии, уровня суши и моря, климата, оказываются и периодами интенсификации процессов видообразования. В истории Земли такие периоды были в девоне, триасе, в конце мела и в миоцене.

На рубеже протерозоя и палеозоя уже существовал Мировой океан, объем воды, соленость и другие характеристики которого были сходны с современными. На протяжении фанерозоя в окраинных и внутренних морях соленость могла отклоняться в обе стороны. Наибольшие отклонения, видимо, как и сейчас, происходили под влиянием речного стока, при образовании и таянии льдов. Благодаря более или менее тесной связи окраинных морей с океанами соотношения главных ионов в них также были либо сходными, либо идентичными [128; 271].

Как в настоящее время, так и в далеком прошлом температурные условия обитания рыб в тропических и субтропических областях были наиболее благоприятными для развития разнообразных в видовом отношении групп морских и пресноводных рыб.

В эволюции рыб от наиболее примитивных бесчелюстных к современным костистым колючекрым рыбам прослеживается определенная направленность. Однако в эволюции рыб имеет место и значительное число боковых и тупиковых ветвей, представители которых либо полностью вымерли, либо представлены небольшим числом видов.

В ходе преобразования поверхности Земли и эволюции гидросферы на каждый крупный этап их истории рыбообразные и рыбы реагировали изменениями в своей общей организации, морфологии, физиологии, экологии. Наиболее распространенные в тот или иной отрезок времени группы рыб в виде окаменелых останков или отпечатков оказываются индикаторами изменений абиотических условий и биотического окружения.

1.2.1. Палеозойская эра

Палеозою предшествовал рифей — верхний докембрий или верхний протерозой. Начало по абсолютному исчислению 1650 ± 50 млн лет назад, конец — $650\text{--}680 \pm 20$ млн лет назад. В его конце появились многоклеточные эукариоты, могущие служить пищей для рыбообразных и рыб. В конце рифея на Земле произошли значительные изменения экологических условий. Великое лапландское оледенение сопровождалось снижением уровня Мирового океана и повышением солености морской воды.

Предполагается, что большинство животных докембрия и кембрия питались детритом и донными осадками.

Палеозойская эра началась 570 ± 20 млн лет до нашего времени. От своего начала она делится на следующие периоды: кембрийский, длившийся 490 ± 15 млн лет назад; ордовикский — 435 ± 10 млн лет назад; силурийский — 400 ± 10 млн лет назад; девонский — 345 ± 10 млн лет назад; карбон или каменноугольный — 280 ± 10 млн лет назад; пермский — 230 ± 10 млн лет назад. Каждый из периодов в свою очередь принято делить на эпохи — раннюю, среднюю и позднюю.

Для начала палеозоя характерен колоссальный разлив морей и наличие больших по площади мелководий.

Ордовик и силур считаются талассократическими эпохами, когда происходили значительные трансгрессии океана, формировались окраинные моря и мелководные заливы. Девон (405 млн лет назад) был эпохой геократической, и в нем возрастало разнообразие рыб как в мелководных морских, так и в пресноводных экосистемах.

В истории рыб отчетливо прослеживаются несколько периодов. Возникнув в силуре, рыбы дали первую вспышку формообразования в девоне. В карбоне большинство возникших в силуре и в начале девона групп вымирает. Следующая эпоха появления новых отрядов — триас, т. е. уже в мезозое. В триасе уже появляются предки большинства современных групп рыб. Наиболее близкая к нам эпоха интенсивного развития новых отрядов приходится на мел и палеогеновый и неогеновый периоды. В эти периоды смены фауны появляются рыбы, обладающие специфическими особенностями, обеспечивающими им выживание в новых условиях, где многие ранее возникшие группы существовать не могли. Их адаптивные способности либо были полностью исчерпаны, либо изменения условий внешней среды происходили слишком быстро.

Кембрийский период — последний период протерозоя и начало фанерозоя. В начале периода произошло обширное наступление моря — трансгрессия, сменившееся с середины кембрия регрессией, достигнувшей максимума в позднем кембрии. В северном полушарии преобладали моря, в южном — существовал огромный материк Гондвана. Климат был теплым.

Наиболее древние представители беспозвоночных — бесчелюстные — известны из осадков позднего кембрия. Настоящие рыбы появились в позднем силуре; пластинокожие, двоякодышащие и кистеперые были характерны для девона. Двоякодышащие были представлены двумя отрядами — диптерообразных (Dipteriformes) и рогозубообразных (Ceratodiformes). Диптерообразные в свое время представляли довольно многочисленную и разнообразную группу, просуществовавшую около 200 млн лет и вымершую в конце палеозойской эры. Рогозубообразные появились в конце палеозоя. Костные рыбы впервые появились около 400 млн лет назад, но большого разнообразия они достигли на рубеже мезозоя и кайнозоя.

В ордовикском периоде хорошо прогреваемые мелководные моря покрывали наибольшую за весь фанерозой площадь современных континентов. Климат был теплым. В морях господствовали бесчелюстные рыбообразные, имевшие различную форму тела. У одних

она напоминала современных пелагических рыб, а у других была уплощена, как у скатов. Но все они имели более или менее толстый прочный панцирь и обитали на дне.

Первые примитивные позвоночные из группы бесчелюстных рыбообразных были найдены в ранне- и среднеордовикских отложениях. Большинство из них вымерли. В настоящее время они представлены перешедшими к паразитическому образу жизни, не имеющими костного скелета и лишенными чешуйчатого или щиткового покрова миногами и миксинами.

Силурийский период по абсолютному исчислению начался 435 ± 10 млн лет назад, окончился 400 ± 10 млн лет назад. В начале силура значительная часть суши также была занята теплыми морями. К его окончанию произошло почти повсеместное отступление моря (регрессия) и образование новых горных систем (Скандинавская, Саяны и др.). Из позвоночных продолжают существовать бесчелюстные. В силуре появились более высокоорганизованные позвоночные, относимые к настоящим рыбам, имеющие хорошо развитые челюсти и парные плавники. Около 435 млн лет назад возникли древние рыбы акантоды, обитавшие в теплых солоноватых мелководных морях. Первые рыбы вели донный и придонный образ жизни в прибрежной зоне. Панцирные рыбы (Placodermi) полностью вымерли, но в силурийском и следующим за ним девонском периодах (420–350 млн лет назад) они преобладали среди позвоночных животных. Силурийские рыбы Archodus и Palaeodus были найдены в дельтовых отложениях. Это дает основания предполагать, что они обитали в солоноватой воде.

Остатки рыб в виде чешуй и шипов известны из отложений верхнего силура. Уже в нижнем девоне появились разнообразные группы рыб. Их остатками являются зубы.

Непосредственные предки рыб неизвестны. Видимо, они произошли от общих предков с бесчелюстными, разделившись на две ветви. Одна ветвь (Agnatha) дала начало щитковым и круглоротым, а вторая (Gnathostomata) привела к появлению рыб. По данным палеонтологии фауна древних рыб была многообразна. Древнейшие ископаемые остатки рыб, начиная с верхнего силура, представлены кожными и костными панцирями своеобразных существ, объединяемых в отдельный класс челюстножаберных (Aphetohyoidea). К ним относятся, в первую очередь, панцирные рыбы (Placodermi) или пластинокожие.

Наиболее известными представителями Placodermi являются *Coccosteus* из группы Arthrodira и Pterichthyes из группы Antiarchi. К челюстножаберным также относят нижнедевонских акулородных *Mastopetalichthyes* и скатоподобных *Gemundina*. Наиболее известны среди челюстножаберных акантоды (*Acanthodii*), жившие от верхнего силура до перми. Видимо, от акантодий произошли, с одной стороны, наиболее высокоорганизованные акуловые рыбы, а с другой — костные.

Еще в девоне от панцирных рыб отделилась группа хрящевых рыб, ставшая родоначальной для современных акуловых и химеровых.

Настоящие акуловые (*Elasmobranchii*) впервые появились в карбоне и, видимо, произошли от *Proselachii*. В юре от основного ствола (акулы) обособились скаты.

В первой половине девона появляются две ветви костных рыб (*Osteichthyes*). Первая ветвь — костнохрящевые рыбы — дала начало всем лучеперым рыбам (*Actinopterygii*): хрящевым и костным ганоидам, костистым рыбам. Представители второй ветви — хоанодышащие (*Sarcopterygii*) стали родоначальниками кистеперых и двоякодышащих рыб.

По ряду анатомических признаков целаканты, представителями которых являются *Latimeria chalumnae* и *L. menadoensis*, заметно отличаются от других групп позвоночных животных. Так, вместо твердого позвоночника у них имеется толстостенная эластичная трубка. Вместо твердого черепа латимерия имеет специфическую мозговую коробку, состоящую из двух частей, сочлененных внутренним составом. Подобное устройство черепа характерно только для латимерий.

Костные рыбы ведут свое происхождение от древних хрящевых, близких к акантодам. Чешуя последних занимает промежуточное положение между плакоидной чешуей *Chondrichthyes* и ганоидной чешуей *Osteichthyes*. Уже у ранних костных рыб многочисленные покровные кости облегли черепную коробку и входили в состав жаберной крышки, надежно защищая головной мозг, органы чувств и жабры.

В палеозойскую эру древние лучеперые (*Paleopterygii*) имели широкое распространение по Земному шару. Древнейшими лучеперыми были упоминавшиеся палеонисциды (*Palaeonisciformes*), уже к концу триаса в большинстве своем вытесненные произошедшими от них костными ганоидами. В юре отмечены лишь немногие формы.

Представители новых лучеперых (*Neopterygii*) — костные ганоиды (*Holostei*), впервые появившиеся в триасе, занимают промежуточное

положение между палеонисцидами и костистыми рыбами. К середине мелового периода костные ганоиды стали утрачивать свою роль, и до нашего времени дожили лишь панцирные щуки (*Lepisosteidae*), известные с верхнего мела, и ильная рыба амия (*Amia calva*), известная с юры.

Костистые рыбы (*Teleostei*), видимо, отделились от древних костных ганоидов еще в конце триаса или в начале юры. С середины послеледникового периода они быстро увеличивают видообразование, все более вытесняя другие группы рыб, и в кайнозое, вплоть до нашего времени, господствуют в морских и пресных водах Земного шара.

Представители подотряда древних акул (*Hexanchoidi*) характеризуются шестью или семью жаберными отверстиями по бокам головы. Впервые появляются в юрских отложениях, и некоторые сохранились до настоящего времени.

Девонский период начался около 400 млн лет назад, а закончился около 345 млн лет назад. Как уже отмечалось, в его начале на огромных площадях море отступает, в середине — происходит очередное наступление моря, снова сменившееся к его концу сильной регрессией. Этот период называют «веком рыб». В это время появилось большинство бесчелюстных, а также многие рыбы: плакодермы (панцирные), хрящевые, кистеперые, двоякодышащие, лучеперые. Климат был теплым.

Представители подкласса Pterichthyes являются группой, произошедшей от каких-то древних Arthrodira. Они появились в среднем девоне и исчезли к концу этого периода. В верхнедевонских континентальных отложениях представители этой группы (*Bothriolepis*) были очень широко распространены [235].

В водоемах девона наряду с бесчелюстными панцирными рыбами обитали плакодермы с настоящими челюстями. Со среднего девона известен надотряд пластиножаберных рыб — акул (*Selachomorpha*, *Selachioidei*). Эти древние рыбы появились 300 млн лет назад.

Лопастеперые (*Sarcopterygii*) 325–300 млн лет назад были многочисленны в морских и пресных водах. Рипидистии (*Rhipidistia*) — отряд вымерших кистеперых рыб обнаруживаются в осадках от раннего девона до ранней перми. Их считают возможными предками первых наземных позвоночных — примитивных земноводных. Инфракласс или надотряд двоякодышащих рыб (*Dipnoi* или *Dipneustomorpha*) известен со среднего девона и был многочисленным до перми.

Считается, что двоякодышащие ведут свое начало от общих предков с кистеперыми.

Двоякодышащие отряда *Dipteriformes* впервые появились в нижнем девоне. К подотряду *Dipteroi* относятся рыбы, широко распространенные в палеозое на протяжении всего девона.

Лучеперые рыбы (*Actinopterygii*) также впервые появились в девоне.

Каменноугольный период или карбон по абсолютному исчислению начался 345 ± 10 млн лет назад и окончился 280 ± 10 млн лет назад. Для него характерны мелководные моря на современных материках, периодическое затопление и осушение больших территорий, возникновение гор в Европе, Азии, Северной Америке. На обширных территориях преобладал теплый влажный климат. Однако в конце карбона происходили его глобальные изменения. Он становится все более засушливым и континентальным. Из позвоночных в карбоне господствуют рыбы. В его конце теплолюбивые рыбы из умеренных широт холодом оттесняются на юг к экваториальной зоне.

Рогатые акулы (*Heterodontoidei*) в ископаемом состоянии известны с карбона.

Двоякодышащие из подотряда *Uronomoidei* известны из отложений нижнего карбона и вплоть до нижней перми, а подотряда *Stenodoidei* — от нижнего карбона до нижнего триаса.

Пермский период по абсолютному исчислению начался 280 ± 10 млн лет назад и окончился 230 ± 10 млн лет назад. В это время завершается горообразование на Урале, Тянь-Шане, в некоторых горных районах Европы, в Аппалачах. На огромных пространствах происходит отступление моря и возникают полузамкнутые бассейны. Климат становится резко зональным. На расположенном в южном полушарии огромном материке Гондвана происходили обширные оледенения. Многие ганоидные рыбы (*Ganoidei*) в конце перми были многочисленны и широко распространены. Лучеперые рыбы, видимо, первоначально обитавшие в солоноватых и пресных водоемах, в перми начали выходить в море.

В конце перми появились ганоидные рыбы из отряда амиеобразных (*Amiiformes*). Единственный современный представитель этого отряда — ильная рыба или амия (*Amia calva*) живет в Северной Америке. Она способна дышать атмосферным воздухом. Остается живой вне воды в течение суток. Амия — «живое ископаемое».

1.2.2. Мезозойская эра

Мезозой — вторая эра фанерозоя. Следует за палеозоем, предшествует кайнозой. Начало по абсолютному исчислению — 230 ± 10 млн лет назад, конец — 66 ± 3 млн лет назад. Длится около 165 млн лет. Разделяется на периоды — триас, юру и мел. В триасовом и юрском периодах выделены ранняя, средняя и поздняя эпохи, а в меловом — ранняя и поздняя. В мезозое происходило интенсивное горообразование на периферии Тихого, Атлантического и Индийского океанов. Конец мезозоя характеризовался вымиранием многих групп животных и растений — как на суше, так и в гидросфере.

Триас — первый период мезозойской эры. Начался около 230 млн лет назад и длился 30–40 млн лет. Он следует за пермским периодом палеозойской эры и предшествует юрскому периоду мезозоя. Начало триаса ознаменовалось огромными площадями мелководий, вскоре сменившихся наступлением моря, достигшим максимума к концу периода. В триасе начался распад Гондваны, что повлияло на характер течений в Мировом океане и значительно увеличило протяженность прибрежных мелководий. Климат стал более засушливым, а зональность — менее выраженной.

В триасе вымерло до 90 % видов морской фауны, в том числе колючкозубые челюстные рыбы (*Acanthodei*) и рипидистии (*Rhipidistia*), относящиеся к кистеперым. Лишь незначительное число видов палеозойских рыб перешли в мезозой. Пресноводные акулы в основном вымерли, но морские продолжали развиваться. В начале мезозоя из пресноводных акул еще существовали представители рода *Xenacanthus*.

Представители отряда *Dipteriformes* в триасе вымирают и сменяются рыбами, относящимися к отряду *Ceratodiformes*.

В мезозое большие изменения произошли в видовом составе пресноводной ихтиофауны.

Как уже упоминалось, лучеперые рыбы (*Actinopterygii*) появились примерно 350 млн лет назад и были сперва представлены примитивными группами толсточешуйных ганоидных рыб. В течение 180–100 млн лет, т. е. в пермский период палеозоя и в триасе эти группы стали многочисленными и разнообразными.

Костистые рыбы появились в триасе и с тех пор интенсивно осваивали воды всех типов. В триасе, видимо, возникли и скаты. Существенный рост их разнообразия продолжался в юре и в мелу. Отмечено,

что в это время происходило значительное увеличение роли хищных рыб, что могло нарушать баланс в тогдашних водных экосистемах.

С триаса и до настоящего времени лучеперые рыбы сохраняют за собой господствующее положение во всех типах водоемов. Можно констатировать, что в палеозое и мезозое происходило быстрое нарастание количества разных групп морских рыб.

Юра — второй период мезозоя. Начало по абсолютному исчислению — $180-195 \pm 5$ млн лет назад, конец — 135 ± 5 млн лет назад. Длительность — около 60 млн лет. В юрском периоде продолжался распад Гондваны, возник Атлантический океан, по периферии Тихого океана активно формировались горные системы. В начале юрского периода отступление моря сменилось трансгрессией, достигшей максимума во второй половине периода. В конце юры произошла крупная регрессия. Климат ранней и средней юры был влажным. В поздней юре в экваториальном поясе климат стал аридным.

Многие из ныне живущих семейств пластиножаберных рыб (Elasmobranchia) существуют с юрского периода, т. е. не менее 150 млн лет. Ископаемые остатки гребнезубых или многожаберных акул (Hexanchidae) известны из юрских отложений.

Кошачьи акулы (Scyliorhinidae) впервые отмечены в юрских отложениях.

Химерообразные (Chimaeriformes), отряд цельноголовых (Holoserphali) появились в юре и были многочисленны в мелу.

Из подотряда скатов (Batoidei) наиболее близко к акулам семейство рохлей Rhinobatidae. Известны с верхней юры.

Амиеобразные (Amiiformes) — отряд ганоидных рыб. Они известны с верхней перми. Стали многочисленными в юре.

Осетрообразные (Acipenseriformes) — отряд хрящевых ганоидных рыб. Известны с нижней юры. Вымершие виды достигали длины 9 м. Современные представители осетровых известны с верхнего мела.

Араванообразные (Osteoglossiformes) — отряд костистых рыб, появившихся в юрском периоде. Доживший до нашего времени представитель араванообразных бразильская арапаима (*Arapaima gigas*) достигает длины более 3 м и 200 кг веса. Обитают араванообразные в пресных водах Южной и Северной Америки, Африки, Юго-Восточной Азии и Северной Австралии.

Сельдеобразные (Clupeiformes) — отряд костистых рыб. Сформировались в верхней юре, а многочисленны с верхнего мела и до настоящего времени.

Тарпонообразные (Elopiformes) — отряд костистых рыб. Известны с юры, достигли расцвета в мелу. В настоящее время немногочисленны.

Меловой период или мел — последний период мезозоя. Начало по абсолютному исчислению — 136 ± 5 млн лет назад, конец — 66 ± 3 млн лет назад. Его длительность — около 70 млн лет. В начале мела происходило масштабное осушение, сменившееся одной из самых больших трансгрессий в истории Земли. Конец мелового периода сопровождался во многих местах похолоданием климата. В Восточной Азии и в Америке происходило интенсивное горообразование.

Меловой период характеризовался уровнем океана на 150–250 м более высоким, чем в настоящее время. Шельфовые моря занимали гораздо большую часть континентов. Площадь суши составляла около 50 % от современной.

Для мела был характерен низкий температурный градиент между экватором и полюсами. В приполярных областях зимняя температура могла достигать 17°C . За исключением приполярных регионов почти повсеместно господствовал тропический и субтропический климат. Температуры воды в тропиках и полярных областях отличалась на $15-20^\circ\text{C}$ против более 30°C ныне. Поэтому обширные мелководные моря, возникшие в результате высокого уровня океана, по температурным условиям соответствовали современным тропическим и субтропическим.

В течение мела было несколько эпизодов массового вымирания гидробионтов. Наиболее интенсивное произошло в его конце. В это время среди родов морских организмов исчезли около 50 % бентосных, около 35 % планктонных и около 80 % нектонных (преимущественно рыб). Как правило, организмы более высокого трофического уровня подвержены большему вымиранию [227; 228].

В общем, как в планктоне, так и в бентосе значительному вымиранию подверглись первичные продуценты. Интенсивное вымирание произошло в некоторых группах зоопланктона и нектона. Видимо, именно резкое снижение первичной продуктивности в морях и общее обеднение кормовой базы стало одной из причин вымирания многих рыб.

Появившиеся в палеозое кистеперые рыбы почти все вымерли в мезозое. В меловых породах найдены лишь единичные их роды (Macropoma, Mawsonia). Представители кистеперых, выживших до наших дней, — латимерии *Latimeria chalumnae* и *L. menadoensis* являются «живыми ископаемыми».

Большинство родов современных акул было представлено уже в морях мелового времени. Это, в частности, *Carcharias*, *Carcharodon*, *Isurus* и др. Акулы семейства скапаноринховых или акулы-домовые (*Scapanorhynchidae*) известны уже из осадков, возраст которых определяется в 70 млн лет.

Акулы-пилоносы (*Pristiophoridae*) в ископаемом состоянии впервые обнаружены в меловых отложениях.

Скаты (*Batomorpha* или *Batoidea*) — надотряд пластиножаберных рыб. Известны с верхней юры, многочисленны с верхнего мела. Это преимущественно морские рыбы. Бентофаги и хищники. Живородящие и яйцеживородящие.

Пилорылые скаты (*Pristidae*) вторично приобрели акулообразную форму. Впервые отмечены в отложениях мела.

Скаты-хвостоколы (*Dasyatidae*) в ископаемом состоянии известны с мела.

Панцирничкообразные или каймановые щуки (*Lepisosteiformes*) — отряд ганоидных рыб. Известны с верхнего мела.

Хотя первые костистые рыбы (*Teleostei*) появились около 220 млн лет назад, только в меловом периоде (135–70 млн лет назад) они возобладали над ганоидными рыбами.

Ископаемые ханосовые рыбы (*Chanidae*), единственный живой представитель которых ханос *Chanos chanos*, распространенный в тропических и субтропических водах Тихого и Индийского океанов, имеют черты сходства с тарпоновыми, сельдевыми и лососевыми рыбами. Остатки ханосовых известны уже с нижнего мела, т. е. это довольно древние рыбы.

В верхнем мелу слагаются такие примитивные группы, как угреобразные (*Anguilliformes*), сельдеобразные (*Clupeiformes*), бериксовые (*Berycidae*), рыбы-солдаты (*Holocentridae*).

Лососеобразные (*Salmoniformes*) — отряд костистых рыб, появившихся в меловом периоде. Эта древняя группа является исходной для большинства современных костистых рыб.

Миктофообразные (*Mystophiformes*) — отряд костистых рыб. Известны с верхнего мела. Родственны лососеобразным.

Угреобразные — отряд костистых рыб. Известны с верхнего мела. Родственны тарпонообразным (*Elophiformes*) и спиношипообразным (*Notacanthiformes*). Спиношипообразные также появились в верхнем мелу. Хотя тарпонообразные известны с юры, но расцвета достигли в мелу. В настоящее время малочисленны.

Рыбы многочисленного отряда окунеобразных (*Perciformes*) появились в верхнем мелу.

Представители отряда иглобрюхообразных или четырехзубообразных (*Tetraodontiformes*) сформировались в верхнем мелу.

Карпообразные (*Syngniformes*) — отряд костистых рыб. Известны из меловых отложений.

Начиная с мела, биосфера стала приобретать современный облик.

1.2.3. Кайнозойская эра

Кайнозойская эра является последним крупным этапом развития жизни на Земле и преобразования ее поверхности. Эта эра делится на три периода: палеоген, неоген и антропоген. Начало палеогена — 65 ± 3 млн лет назад, конец — 25 ± 2 млн лет назад; начало неогена — 25 ± 2 млн лет назад, конец — 1,8 млн лет назад, и антропоген или четвертичный период — до настоящего времени.

Палеогеновый период в свою очередь разделен на эпохи: палеоцен, эоцен и олигоцен. В неогеновом периоде выделены две эпохи — миоцен и плиоцен, а в антропогеновом — плейстоцен и голоцен, или современная эпоха.

Палеоцен — палеоценовая эпоха. Первая эпоха палеогенового периода. Следует за меловым периодом, предшествует эоцену. Начало по абсолютному исчислению — 66 ± 3 млн лет назад, конец — 58 ± 4 млн лет назад, длительность около 8 млн лет.

Эоцен — вторая эпоха палеогенового периода. Следует за палеоценовым периодом, предшествует олигоцену. Начало по абсолютному исчислению — 58 ± 4 млн лет назад, конец — 37 ± 2 млн лет назад, длительность около 20 млн лет.

Олигоцен — третья эпоха палеогена. Начало по абсолютному исчислению — 37 ± 3 млн лет назад, конец — 25 ± 2 млн лет назад, длительность около 12 млн лет. Происходила регрессия морских бассейнов. Европа и Азия, до этого разделенные морем, становятся единой сушей. Происходило похолодание.

Палеоген и неоген характеризовались мощными тектоническими движениями, связанными с формированием альпийской складчатости. Наряду с образованием новых горных систем большие площади суши опустились ниже уровня моря, став новым морским дном. В конце неогена произошло резкое похолодание климата и начались оледенения ($3,0$ – $3,5$ млн лет назад). Такие изменения на поверхности

планеты значительно уменьшили площади океанов и морей, пригодных для обитания морских и пресноводных эвритермных рыб, и стали причиной формирования холодноводной ихтиофауны. К концу палеогена и в неогене в целом сформировалась современная структура биосферы Земли. Планета с ее океанами и континентами приобрела современный вид.

Западная Европа до палеогенового и неогенового периодов сохраняла сухопутное сообщение с Северной Америкой, и только в ледниковую эпоху Ирландия и Шотландия отделились от Ньюфаундленда и Южной Гренландии. Между Чукотским полуостровом и Аляской сухопутный перешеек (Берингия), видимо, сохранялся до плиоцена. На Шпицбергене и в Гренландии в начале палеогена находились леса из разнообразных широколиственных пород, более богатые видами, чем в современной средней Европе. В начале эоцена на территории современных Англии и Ирландии растительность имела такой же тропический характер, как сейчас на островах Малайского архипелага [341].

Палеогеновый период характерен многочисленными регрессиями и трансгрессиями моря. Наибольшая трансгрессия пришлась на середину периода, сменившись регрессией в его конце. Активные горообразовательные процессы происходили в Атласе, Пиренеях, Альпах, Карпатах, Крыму, на Кавказе, в Копетдаге, Памире, Гималаях, Кордильерах, Андах. Происходило образование Северной Атлантики.

После кратковременного похолодания в палеоцене в эоцене климат вновь стал теплым.

Рыба-кузовок (*Ostracion*) — обитатель тропических морей, в Европе был найден в эоценовых отложениях.

Имеется большое количество данных о том, что в начале палеогена климат нынешних арктических вод был значительно теплее, чем в Тихом океане. Ледовитый океан широко сообщался с Атлантическим и согревался теплыми водами Гольфстрима, концевая ветвь которого и в настоящее время прослеживается до Новосибирских островов и далее. В то время, когда Атлантический океан носил более тропический характер, это теплое течение было, вероятно, еще сильнее развито и достигало северных берегов Америки. Фауна рыб тогдашнего Ледовитого океана носила если не тропический, то субтропический характер. В Атлантическом океане с его тропическим климатом в палеогене и неогене не было причин для возникновения и развития умеренной холодостойкой ихтиофауны [341].

На протяжении всего палеогена, особенно в эоцене был высокий уровень моря (+ 150–200 м), а в олигоцене он снизился примерно до современного (± 25 м).

Внутриконтинентальное море покрывало большую часть Европы. Образовавшийся океан Паратетис простирался от Альп до Тянь-Шаня. При высоком стоянии уровня Мирового океана Паратетис соединялся с Тетисом широкими проливами.

Океан Тетис — система древних морских бассейнов, существовавших в мезозое — начале кайнозоя, простиравшихся от Атлантического до Тихого океана. Тетис представлял собой чередовавшиеся глубоководные и мелководные участки. Доля мелководных была выше в его средней части. В неогене на месте Тетиса образовался Альпийско-Гималайский горный пояс. Остатками Тетиса являются Средиземное, Черное, Каспийское моря, Персидский залив и моря Малайского архипелага.

В палеогеновый период произошло массовое вымирание мезозойской биоты. Процесс смены мезозойской биоты в целом, и ихтиофауны в частности, не был мгновенным и протекал достаточно долго. В неогеновый период происходило активное формирование современной биоты. Палеоген и неоген стали временем стремительного развития костных рыб (*Osteichthyes*). Высшие рыбы (*Teleostei*) почти полностью вытеснили более древние группы рыб.

Образующиеся в охладившихся водах Северного полушария холодные течения в кайнозое стали проникать в субтропические и тропические области океанов, а вместе с ними там стали появляться холодноводные рыбы.

Трескообразные (*Gadiformes*) — отряд костистых рыб. Известны с палеоцена. Занимают промежуточное положение между мягкоперыми и колочеперыми рыбами.

Палеонтологические находки свидетельствуют о возникновении подотряда шуковидных рыб (*Esocoidei*) на Евразийском континенте в Паратетисе в палеоцене. Оттуда они в периоды существования сухопутных связей по пресным водам проникли в Северную Америку (умбровые или евдошковые — *Umbridae*).

Скорпенообразные (*Scorpaeniformes*) — отряд костистых рыб, родственные окунеобразным (*Perciformes*), известны с палеоцена. В это же время появились трескообразные (*Gadiformes*), ошибнообразные (*Ophidiiformes*), солнечникообразные (*Zeiformes*), карповидные (*Cyprinoidei*).

Сростночелюстные (Tetraodontiformes), ведущие свое начало от древних окунеобразных, в основном — морские рыбы. Их остатки известны из верхнего мела и эоцена.

Те группы рыб, которые в настоящее время характерны для умеренных и холодных вод, в палеонтологических отложениях появляются лишь в олигоцене и миоцене.

В нижнем эоцене формируются многочисленные семейства, свойственные современной тропической фауне рыб: Fistularidae, Syngnathidae, Sphyracidae, Labridae, Scorpaenidae, Pleuronectidae и др.

Ногоперые рыбы (Lophiiformes), видимо, произошли от окунеобразных. Впервые известны из нижнеэоценовых морских отложений.

В отложениях эоцена найдены остатки атеринообразных (Atheriniformes), сарганообразных (Beloniformes), сомообразных (Siluriformes), кефалеобразных (Mugiliformes), колючкообразных (Gasterosteiformes), камбалообразных (Pleuronectiformes), видимо, произошедших от колючеперых рыб. С отложениями эоцена связаны останки представителей многоперообразных (Polypteriformes), относящихся к ганоидным рыбам.

В эоцене продолжалась эволюция акул и формирование новых семейств и родов. В их числе — молот-рыбы (Sphyrnidae), голубые акулы (Carcharhinidae) и др.

Карпозубообразные (Cyprinodontiformes) — отряд костистых рыб, известных с олигоцена. В олигоценых отложениях найдены останки представителей Ammodytidae, Cottidae и др.

К миоценовым отложениям относятся первые ставшие известными остатки Blenniidae, присоскообразных (Gobiesociformes).

Эпоха эоцена является временем наиболее энергичного развития и дифференцировки костистых рыб. Одновременно с формированием новых современных отрядов и семейств рыб происходила и перегруппировка их по образующимся климатическим зонам Мирового океана.

При переходе от палеогена к неогену климат стал более холодным.

Неоген (23,70–1,65 млн лет назад) включает миоцен и плиоцен. Границу между ними проводят примерно 5,2 млн лет назад. Положение материков и океанов в неогене было близко к современному. Исчез Тетис, а Паратетис продолжал существовать.

Климатические условия в течение неогена неоднократно менялись. В раннем миоцене климат был теплым и выровненным во

всех океанах. Температура поверхностных вод в умеренных и приполярных районах была 7–12 °С, а в приэкваториальных водах — 23–26 °С. В начале среднего миоцена (17–15 млн лет назад) температура повысилась в приэкваториальной зоне до 26–28 °С, а в средних широтах было теплее, чем в настоящее время.

Миоцен — первая эпоха неогена. Начало по абсолютному исчислению — 25 ± 2 млн лет назад, конец — 9 ± 3 млн лет назад, длительность около 15 млн лет. В середине миоцена похолодания привели к появлению антарктического ледникового щита.

Плиоцен — начало по абсолютному исчислению — 9 ± 3 млн лет назад, конец — около 2 млн лет назад, длительность около 7 млн лет. В северном полушарии продолжалось постепенное изменение климата, становившегося более сухим и холодным. Началось оледенение на континентах северного полушария.

В неогеновом периоде завершились горообразовательные процессы в большинстве горных систем. Значительно изменялись размеры и очертания морских бассейнов, а также развивалось общее осушение. Произошло оледенение Антарктиды и образование ледников в горных странах.

Ледниковый период начался около 3,5 млн лет назад с охлаждения приполярных районов, а собственно оледенение началось 1,6 млн лет назад. Для этого периода характерны значительные колебания уровня моря, достигавшие 100 м.

В неогене (около 25,0–1,7 млн лет назад) были периоды значительного похолодания и оледенения, сменявшиеся относительным потеплением.

Образовавшийся 25 млн лет назад ледниковый щит Антарктиды, несмотря на происходившие за это время колебания климата, ни разу не растаял. За это время в приантарктических морях сформировался ряд холодноводных видов рыб.

Ледниковое похолодание привело к понижению температуры воды на 4 °С даже на экваторе. При этом многие рыбы умеренных широт северного полушария проникли в умеренные широты южного полушария (сардины, анчоусы, хек и др.).

При охлаждении морей сокращение ихтиофауны происходило, прежде всего, за счет прибрежных видов, связанных мелководьями, обильными под тропиками. Это вполне естественно, т. к. у берегов сказывается сильнее всего охлаждение, и возникают наиболее резкие температурные колебания, к которым организм не всех рыб мог при-

способиться. Важнейшим центром формирования умеренноводной и особенно холодноводной ихтиофауны считается северная часть Тихого океана и, в первую очередь, регион современного Охотского моря.

Антропогенный или четвертичный период является последним крупным отрезком геологического времени. Его продолжительность по разным схемам оценивается от 0,5–1,0 до 2,5–3,5 млн лет. Чаще указываются цифры от 1,6 до 2,0 млн лет. В антропогенном периоде выделены плейстоценовая и голоценовая эпохи.

Плейстоцен — плейстоценовая эпоха. Начало по абсолютному исчислению — 1,8 млн лет назад, конец — около 10 тыс. лет назад, длительность — около 1,8 млн лет. В плейстоцене продолжается начавшееся в плиоцене похолодание (почти 90 % времени), климат был холоднее современного. В северном полушарии происходят последние великие оледенения, чередующиеся с межледниковьями.

Голоцен — послеледниковая эпоха, современная геологическая эпоха. Начало голоцена совпадает с окончанием последнего материкового оледенения на Севере Европы (около 10 тыс. лет назад). Формируются современные очертания суши и складываются современные географические зоны.

Процесс похолодания, начавшийся еще в конце неогена, в антропогене продолжился с повышенной интенсивностью. Снежники и ледники покрывали обширные площади суши северного и южного полушарий. Климат антропогена стал наиболее холодным за все предшествующие геологические эпохи. Для этого периода характерна частая смена похолоданий и значительных потеплений, когда льды отступали и на планете временно устанавливался умеренный климат. Считается, что за последний миллион лет было не менее шести ледниковых и межледниковых эпох. Оледенения оказывали огромное влияние на видовой состав и распределение рыб в пресных и в морских водах. При потеплении южнее ледников соленость морских вод у берегов значительно снижалась, происходило увлажнение климата, возникали крупные пресноводные и солоноватоводные бассейны. Каждый период потепления, связанный с опреснением моря, вызывал выпадение многих видов рыб.

Понижение температуры на границе плиоцена и плейстоцена привело к образованию бореально-арктических видов в северных частях Атлантического и Тихого океанов, которые получили возможность широко расселиться по всему Северному Ледовитому океану.

Установлено, что в конце неогенового периода в плиоцене и, возможно, в межледниковый и послеледниковый периоды имела место миграция части тихоокеанских рыб в Атлантический океан северным путем, через открытый в те времена Берингов пролив. Также выяснено, что происходила, хотя и в гораздо меньшем масштабе, миграция и в обратном направлении. Например, морские сельди широко распространены в Северной Атлантике и в северной части Тихого океана. В Атлантическом океане обитает сельдь *Clupea harengus*. Сельди Тихого океана рассматриваются как особый вид *C. harengus pallasi* (*C. pallasi*), произошедший от атлантической сельди. В периоды потепления вдоль берегов Сибири сельди проникли в Тихий океан. В обоих океанах имеются отдельные расы.

При усилении оледенений уровень Мирового океана понижался на 85–120 м, происходило осушение и соединение отдельных частей суши, нарушавшее режим течений и водообмен между Атлантическим и Северным Ледовитым океанами, и Тихим и Северным Ледовитым океанами. Обмен ихтиофауной между Атлантическим и Тихим океанами становился невозможным.

Колебания климата в послеледниковое время на севере Европы привели к тому, что представители понто-каспийского пресноводного комплекса (лещ, красноперка, жерех, синец и др.) в бассейне Ледовитого океана то сильно увеличивали свою численность, то она резко сокращалась, а часть видов полностью исчезла [235].

Около 13–14 тыс. лет назад в результате смены регрессии трансгрессией с некоторым опозданием (около 8 тыс. лет назад) началось потепление климата. Температура поверхностных вод в этот период повысилась на 2,0–2,5 °C [92].

В результате процесса расселения фауна рыб морей и отдельных их регионов складывается из представителей различных фаунистических комплексов, которые вступают в отношения друг с другом и биологическим окружением, определяющимися их биологической и экологической спецификой.

Изменения окружающей обстановки и, прежде всего, климата приводят к тому, что представители одних комплексов отступают, а других — наоборот, расширяют свой ареал.

Интересно, что при переходе в более холодные воды определенные изменения претерпевают наружные покровы рыб. В тропической фауне преобладают рыбы, покрытые ктеноидной или циклоидной чешуей, и если встречаются рыбы с голой кожей, то это — либо

мелкие рыбки из семейств Gobiidae и Blenniidae, либо угри и рыбы с угревидным и лентовидным телом. В умеренной зоне чем ниже температура воды, тем более возрастает число рыб с голой кожей, а рыбы с хорошо развитой чешуей становятся все более редкими и, наконец, почти полностью исчезают [340].

В подтверждение сказанного можно привести пример с ледяными рыбами (Channichthyidae) из отряда окунеобразных, обитающими в приантарктических водах. У них — не только голое тело, но и кровь бесцветная, т. к. не содержит эритроцитов.

Вопрос о том, как происходил процесс формирования новой фауны, соответствующей новым климатическим условиям, легче всего может быть показан на рыбах как на относительно молодом классе животного царства и притом обнаружившем бурное развитие к началу палеогена [340].

В смене фаун морских рыб северного полушария при похолодании выделяют четыре фазы. Первая состояла из превращения тропической фауны в субтропическую, сравнительно мало отличающуюся по составу семейств, но более бедную формами и притом содержащую роды и виды рыб, более устойчивых к пониженным температурам. Во второй фазе происходило формирование умеренно холодноводной ихтиофауны из субтропической, в которой исчезло большинство тепловодных групп и сформировались уже специально холодостойкие семейства из подотрядов Cottoidei и Blennioidei. Третья фаза — превращение умеренно холодноводной фауны рыб в холодноводную, характеризующуюся полным преобладанием холодноводных групп, преимущественно из Cottoidei и Blennioidei. Четвертая фаза связана с похолоданием, приведшим к ледниковому периоду, и длилась до его окончания. В ихтиофауне исчезли все тепловодные формы и выработались особенно холодостойкие [341].

Только после окончания ледникового периода появилась возможность восстановления ситуации, наблюдавшейся в течение третьей фазы, и соответствующие ихтиофауны заняли те места, на которых мы застаем их в настоящее время. По окончании ледникового периода наступившее потепление создало некоторый сдвиг ихтиофауны в обратном направлении. Предполагается, что две первые фазы протекали в течение миоценовой эпохи и, возможно, охватили и две предшествующие — олигоцен и эоцен, а третья и четвертая фазы вполне могли укладываться в плиоценовую и ледниковую эпохи [341].

Рыбы являются индикаторами времени не только в геологических масштабах, но и в масштабах суток, т. к. их циклы питания зачастую связаны со сменой дня и ночи, а также и с сезонами года, внутри которого выделяются периоды нагульных и нерестовых миграций, зимних миграций, связанных с похолоданием, или летних перемещений, зависящих от степени прогрева воды и т. п.

Необходимо констатировать, что в масштабах планеты Земля рыбообразные и рыбы являются индикаторами времени, пространства и условий обитания. Следует учитывать, что рыбы обитают в трехмерном пространстве.

Уникальную по видовому разнообразию ихтиофауну имеет один из наиболее древних по происхождению пресноводный бассейн реки Амазонки с притоками. В нем обитает большее число видов рыб, чем во всем Атлантическом океане.

1.2.4. Особенности современной ихтиофауны Черноморско-Азовского бассейна

На примере современной ихтиофауны Черного моря можно проследить сложную геологическую историю этого водоема. Рыбы выступают индикаторами различных процессов и изменений климатических условий.

Геологические данные свидетельствуют, что 6,0–5,5 млн лет назад Средиземное море неоднократно пересыхало, т. к. отсутствовала связь с океаном. Основу его фауны составляла биота океана Тетис. Около 5,3 млн лет назад образовался Гибралтарский пролив и в Средиземное море вместе с водами Атлантики устремились различные представители его биоты.

Около 14 млн лет назад Раннеэвксинское море охватывало территорию от Адриатики до Арала. Раннепонтийское море (6,5 млн лет назад) охватывало часть Каспия, Черное море и Дунайскую низменность. Древнеэвксинское и Хазарское озера-моря 300 тыс. лет назад образовали единый бассейн.

В современное Черное море вода из Средиземного моря стала поступать около 10 тыс. лет назад [271; 312].

В целом современную ихтиофауну Черноморско-Азовского бассейна следует признать: во-первых, преимущественно теплолюбивой; во-вторых, приспособленной к обитанию в условиях пониженной, по сравнению с океанической, солености; в-третьих, из-за

заряженности толщи вод с глубин 125–150 м сероводородом — мелководной.

В период изоляции и опреснения Понто-Каспийского бассейна в нем сформировался своеобразный понтический морской комплекс — каспийско-черноморские сельди, тюлька, морской судак, перкарина, некоторые бычки.

В одном из межледниковий (0,5–2,0 млн лет назад) в условиях отсутствия связи со Средиземным морем Черное и Каспийское моря представляли собой почти пресные озера-моря и, видимо, тогда ихтиофауна северных речных систем массово проникла в прибрежные воды указанных морей, что способствовало формированию анадромных полупроходных и проходных видов (*Acipenseridae* — 6, *Salmonidae* — 1, *Cyprinidae* — 18, *Esocidae* — 1, *Siluridae* — 1, *Percidae* — 3, *Centrarchidae* — 1, *Poeciliidae* — 1). Проходные виды и подвиды *Clupeidae* рода *Alosa*, вероятно, имеют еще более древнее происхождение [243].

Своеобразную группу ихтиофауны в Черном море представляют солоноватоводные рыбы, имеющие общее происхождение с каспийскими видами. Это так называемые понто-каспийские реликты в основном солоноватоводного нижнеплиоценового Понтического озера-моря, существовавшего 4,5–5,0 млн лет назад: *Gobiidae* — род *Neogobius* — 9 видов, *Mesogobius batrachocephalus*, *Pomatoschistus marmoratus*, *Benthophiloides brauneri*, *Benthophilus stellatus*, *B. ctenolepidus*, *Knipowitschia caucasica*, *K. longicaudata*, *Caspiosoma caspium*; *Clupeonella cultriventris*, *Clupeidae*, *Sander marinus*, 2 подвида *Percarina*; *Gasterosteidae* — *Pungitius platygaster*; всего 22 подвида и вида [243].

Понтическому морю предшествовал водоем Меотис (5–10 млн лет назад), переходной от Сарматского моря, которое возникло из Паратетиса — обособившейся части океана Тетис около 15,5 млн лет назад. Фауна Сарматского моря была чисто морской, преемственной от фауны Тетиса, включавшей *Mugilidae*, *Scombridae*, *Sparidae*, *Sciaenidae*, *Soleidae* [243].

В составе ихтиофауны Черного моря имеется и еще более древний компонент — реликты фауны Тетиса. Этот океан, как уже упоминалось, включал области будущих Средиземного, Черного и Каспийского морей и простирался от юго-западной части Тихого океана через Индийский океан и Юго-Западную Европу до Атлантического океана. В миоцене (15–20 млн лет назад) рыбы из Индо-Пацифики распространялись вплоть до Атлантического океана. Реликтами Те-

тиса и частично сменившего его Сарматского моря, вероятно, являются сельдевые рода *Alosa*, некоторые роды *Gobiidae*, *Blenniidae*, *Labridae*, *Sparidae*, возможно *Zeus (Zeus faber)* [243].

В работе «Ихтиофауна черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия» [243], опубликованной в 1993 г., для Черноморско-Азовского бассейна указаны 193 вида и подвида рыб разного генезиса и с разной экологией. В список вошли 132 вида и подвида собственно морских, 22 — солоноватоводных, 25 — проходных и полупроходных, 14 — случайно выходящих в море собственно пресноводных рыб. Необходимо отметить, что после данной публикации список морских рыб, найденных в Черном море, был пополнен еще несколькими видами [43; 44; 46; 81].

Разнородный состав ихтиофауны Черного моря определяется историей ее формирования и особенностями условий существования на фоне сложного геологического прошлого водоема.

В собственно морской ихтиофауне Черного моря выделяются две группы, различающиеся экологией и происхождением. По современным данным, в преобладающую группу — около 180 субтропических и тропических видов — вошли рыбы, обитающие преимущественно в прогреваемом приповерхностном и прибрежном слое воды. Эта группа образовалась из собственно средиземноморской ихтиофауны в геологически недавнем прошлом в условиях потепления климата, происходящего в послеледниковой эпохе на протяжении последних нескольких тысяч лет. Эта группа рыб продолжает пополняться через Босфор.

Во вторую группу вошли 12 бореальных видов, проникших в Черное море при похолодании вод в ледниковый период, когда в конце плейстоцена — начале голоцена происходило повышение уровня Атлантического океана, поступление его вод и распространение ихтиофауны в Средиземное море и далее в Черное море. В это время Средиземное и Черное моря были охлаждены и содержали бореальную фауну, реликты которой и представлены в современной ихтиофауне последнего.

В конце похолодания — начале современного потепления, приведшего к расхождению в Атлантическом океане тепловодных видов к северу и к югу от образовавшейся тропической зоны, ихтиофауна Черного моря пополнилась несколько более теплолюбивыми, умеренно тепловодными видами — анчоусом (*Engraulis encrasicolus*) и сардиной (*Sardina pilchardus*).

Формирование указанных групп морской ихтиофауны Черного моря происходило в последние 8–10 тыс. лет антропогена и не завершилось до нашего времени. В настоящее время в продолжающемся процессе медитерранизации ихтиофауна Черного моря пополняется в основном за счет донных и придонных рыб. Медитерранизация — это свидетельство масштабных сукцессионных процессов во всей экосистеме моря.

В табл. 1.1 приведено распределение прибрежной ихтиофауны в северной части Черноморско-Азовского бассейна и показана принадлежность рыб к различным фаунистическим комплексам.

Таблица 1.1

Распределение ихтиофауны прибрежной зоны северной части Черноморско-Азовского бассейна по регионам (СЗЧМ — северо-западная часть Черного моря, ЮЗБК — юго-западный берег Крыма, ЮБК — южный берег Крыма, КПП — Керченское предпроливное пространство, АМ — Азовское море) и принадлежности к фаунистическим комплексам (ВАС — восточно-атлантическо-средиземноморский, ПК — понто-каспийский, Р — речной) [81]

№ п/п	Семейство, вид	Регион			Фаунистический комплекс		
		СЗЧМ	ЮЗБК ЮБК	КПП АМ	ВАС	ПК	Р
	Squalidae Катрановые						
1	<i>Squalus acanthias</i> — обыкновенный катран	+	+	+	МБ	—	—
	Rajidae Ромбовые скаты						
2	<i>Raja clavata</i> — колючий скат, морская лисица	+	+	+	МБ	—	—
	Dasyatidae Хвостоколовые						
3	<i>Dasyatis pastinaca</i> — скат хвостокол	+	+	+	+	—	—
	Acipenseridae Осетровые						
4	<i>Acipenser gueldenstaedtii</i> — русский осетр	+	+	+	—	+	—
5	<i>A. stellatus</i> — севрюга	+	—	+	—	+	—
6	<i>A. sturio</i> — атлантический осетр	+	+	—	—	+	—
7	<i>Huso huso</i> — белуга	+	+	+	—	+	—
	Anguillidae Угревые						
8	<i>Anguilla anguilla</i> — речной европейский угорь	+	+	+	—	—	+
	Engraulidae Анчоусовые						
9	<i>Engraulis encrasicolus maoticus</i> — хамса азовская	—	—	+	+	—	—

Продолжение табл. 1.1

№ п/п	Семейство, вид	Регион			Фаунистический комплекс		
		СЗЧМ	ЮЗБК ЮБК	КПП АМ	ВАС	ПК	Р
10	<i>E. encrasicolus ponticus</i> — хамса черноморская	+	+	+	+	—	—
	Clupeidae Сельдевые						
11	<i>Alosa fallax</i> — средиземноморская сельдь, финта	—	+	—	+	—	—
12	<i>A. maotica</i> — черноморско-азовская морская сельдь	+	+	+	—	+	—
13	<i>A. pontica</i> — черноморско-азовская проходная сельдь	+	+	+	—	+	—
14	<i>A. tanaica</i> — азовско-черноморский пузанок	+	+	+	—	+	—
15	<i>Clupeonella cultriventris</i> — черноморско-азовская тюлька	+	+	+	—	+	—
16	<i>Sardina pilchardus</i> — европейская сардина	+	+	—	+	—	—
17	<i>Sardinella aurita</i> — сардинелла круглая, алаша	+	+	—	+	—	—
18	<i>Sprattus sprattus</i> — шпрот средиземноморский	+	+	+	МБ	—	—
	Salmonidae Лососевые						
19	<i>Salmo labrax</i> — черноморский лосось	+	+	+	МБ	—	—
	Lotidae Налимовые						
20	<i>Gaidropsarus mediterraneus</i> — средиземноморский налим	+	+	—	+	—	—
	Gadidae Тресковые						
21	<i>Merlangius euxinus</i> — черноморский мерланг	+	+	+	МБ	—	—
22	<i>Micromesistius poutassou</i> — северная путассу	—	+	—	+	—	—
	Ophidiidae Ошибневые						
23	<i>Ophidion rochei</i> — ошибень обыкновенный	+	+	—	+	—	—
	Lophiidae Удильщиковые						
24	<i>Lophius piscatorius</i> — европейский морской черт	+	+	—	+	—	—
	Mugilidae Кефалевые						
25	<i>Chelon labrosus</i> — кефаль-губач	+	+	—	+	—	—

Продолжение табл. 1.1

№ п/п	Семейство, вид	Регион			Фауни- стический комплекс		
		СЗЧМ	ЮЗБК ЮБК	КПП АМ	ВАС	ПК	Р
26	<i>Liza aurata</i> — сингиль	+	+	+	+	–	–
27	<i>L. haematocheilus</i> — пиленгас	+	+	+	АК	–	–
28	<i>L. ramada</i> — кефаль-головач	+	+	–	+	–	–
29	<i>L. saliens</i> — остронос	+	+	+	+	–	–
30	<i>Mugil cephalus</i> — лобан	+	+	+	+	–	–
	Atherinidae Атериновые						
31	<i>Atherina bonopartii</i> — коричневая атерина	+	+	–	+	–	–
32	<i>Atherina hepsetus</i> — морская атерина	+	+	–	+	–	–
33	<i>Atherina pontica</i> — черноморская атерина	+	+	+	+	–	–
	Belonidae Саргановые						
34	<i>Belone euxini</i> — черноморский сарган	+	+	+	+	–	–
	Zeidae Рыбы-солнечники						
35	<i>Zeus faber</i> — солнечник обыкновенный	+	+	–	+	–	–
	Gasterosteidae Колюшковые						
36	<i>Gasterosteus aculeatus</i> — трех-иглая колюшка	+	+	+	МБ	–	–
37	<i>Pungitius platygaster</i> — малая южная колюшка	+	+	+	–	+	–
	Syngnathidae Иголковые						
38	<i>Hippocampus guttulatus</i> — длин-норылый морской конек	+	+	+	+	–	–
39	<i>Nerophis teres</i> — черноморская змеевидная морская игла, мор-ское шило	+	+	+	+	–	–
40	<i>Syngnathus acus</i> — обыкновенная морская игла-рыба	–	+	–	+	–	–
41	<i>S. argentatus</i> — черноморская морская игла-трубкарот	+	+	+	+	–	–
42	<i>S. nigrolineatus</i> — пухлошекая игла-рыба	+	+	+	+	–	–
43	<i>S. schmidti</i> — пелагическая игла-рыба	+	+	+	–	+	–
44	<i>S. tenuirostris</i> — тонкорылая морская игла-рыба	+	+	–	+	–	–

Продолжение табл. 1.1

№ п/п	Семейство, вид	Регион			Фауни- стический комплекс		
		СЗЧМ	ЮЗБК ЮБК	КПП АМ	ВАС	ПК	Р
45	<i>S. variegatus</i> — толсторылая морская игла-рыба	+	+	+	+	–	–
	Dactylopteridae Долгоперовые						
46	<i>Dactylopterus volitans</i> — среди-земноморский долгопер	+	–	–	+	–	–
	Scorpaenidae Скорпеновые						
47	<i>Scorpaena porcus</i> — черномор-ская скорпена, морской ерш	+	+	+	+	–	–
	Triglidae Тригловые						
48	<i>Chelidonichthys lucernus</i> — желтая тригла, морской петух	+	+	+	+	–	–
	Moronidae Лавраковые						
49	<i>Dicentrarchus labrax</i> — лаврак европейский	+	+	–	+	–	–
	Serranidae Серрановые						
50	<i>Epinephelus caninus</i> — зубатый группер	–	+	–	+	–	–
51	<i>Serranus cabrilla</i> — каменный окунь-ханос	–	+	–	+	–	–
52	<i>S. scribe</i> — каменный окунь-зебра	+	+	–	+	–	–
	Percidae Окуневые						
53	<i>Percarina demidoffii</i> — перкарина черноморская	+	–	–	–	–	Р
54	<i>P. maeotica</i> — перкарина азов-ская	–	–	+	–	–	–
55	<i>Sander lucioperca</i> — судак обык-новенный	+	–	+	–	Р	+
56	<i>S. marinus</i> — судак морской	+	–	–	–	+	+
	Pomatomidae Луфаревые						
57	<i>Pomatomus saltatrix</i> — луфарь обыкновенный	+	+	+	+	–	–
	Sarangidae Ставридовые						
58	<i>Naucrates ductor</i> — рыба-лоцман	+	–	–	+	–	–
59	<i>Trachurus ponticus</i> — черномор-ская ставрида	+	+	+	+	–	–
60	<i>T. trachurus</i> — атлантическая ставрида	+	+	–	+	–	–

Продолжение табл. 1.1

№ п/п	Семейство, вид	Регион			Фаунистический комплекс		
		СЗЧМ	ЮЗБК ЮБК	КПП АМ	ВАС	ПК	Р
	Sparidae Спаровые						
61	<i>Boops boops</i> — полосатый бопс	–	+	–	+	–	–
62	<i>Dentex dentex</i> — зубан, синагида	–	+	–	+	–	–
63	<i>Diplodus annularis</i> — европейский морской карась, ласкирь	+	+	+	+	–	–
64	<i>D. puntazzo</i> — обыкновенный зубарик	–	+	–	+	–	–
65	<i>D. sargus</i> — полосатый морской карась	+	+	–	+	–	–
66	<i>Lithognathus mormyrus</i> — землерой атлантический	–	+	–	+	–	–
67	<i>Pagellus erythrinus</i> — красный пагель	+	+	–	+	–	–
68	<i>Sarpa salpa</i> — сальповидная сарпа	+	+	–	+	–	–
69	<i>Sparus aurata</i> — золотистый спар	+	+	+	+	–	–
	Centracanthidae Смаридовые						
70	<i>Spicara flexuosa</i> — смарида средиземноморская, спикара	+	+	+	+	–	–
71	<i>S. maena</i> — смарида полосатая, менола	+	+	–	+	–	–
	Sciaenidae Горбылевые						
72	<i>Sciaena umbra</i> — темный горбыль	+	+	+	+	–	–
73	<i>Umrina cirrosa</i> — светлый горбыль	+	+	+	+	–	–
	Mullidae Барабулевые						
74	<i>Mullus ponticus</i> — черноморская барабуля	+	+	+	+	–	–
	Pomacentridae Помацентровые						
75	<i>Chromis chromis</i> — хромис обыкновенный или морская ласточка	–	+	–	+	–	–
	Labridae Губановые						
76	<i>Stenolabrus rupestris</i> — гребенчатый губан	+	+	+	+	–	–
77	<i>Labrus viridis</i> — петропсаро или зеленый губан	–	+	–	+	–	–
78	<i>Symphodus cinereus</i> — зеленушка-рябчик	+	+	–	+	–	–

Продолжение табл. 1.1

№ п/п	Семейство, вид	Регион			Фаунистический комплекс		
		СЗЧМ	ЮЗБК ЮБК	КПП АМ	ВАС	ПК	Р
79	<i>S. ocellatus</i> — глазчатый губан	+	+	+	+	–	–
80	<i>S. roissali</i> — зеленушка-перепелка	+	+	–	+	–	–
81	<i>S. rostratus</i> — губан длиннорылый или зеленушка носатая	+	+	–	+	–	–
82	<i>S. tinca</i> — рулена	+	+	–	+	–	–
	Ammodytidae Песчанковые						
83	<i>Gymnammodytes cicerelus</i> — голая песчанка	+	+	–	+	–	–
	Trachinidae Драконовые						
84	<i>Trachinus draco</i> — большой морской дракончик	+	+	+	+	–	–
	Uranoscopidae Звездочетовые						
85	<i>Uranoscopus scaber</i> — звездочет европейский	+	+	+	+	–	–
	Tripterygiidae Троеперовые						
86	<i>Tripterygion tripteronotus</i> — троепер черноголовый	–	+	–	+	–	–
	Blenniidae Собачковые						
87	<i>Aidablennius sphynx</i> — морская собачка-сфинкс	+	+	–	+	–	–
88	<i>Coryphoblennius galerita</i> — хохлатая морская собачка	+	+	–	+	–	–
89	<i>Lipophrys adriaticus</i> — адриатическая морская собачка	–	+	–	+	–	–
90	<i>Parablennius incognitus</i> — зеленая морская собачка	–	+	–	+	–	–
91	<i>P. sanguinolentus</i> — обыкновенная или красная морская собачка	+	+	+	+	–	–
92	<i>P. tentacularis</i> — длиннощупальцевая морская собачка	+	+	+	+	–	–
93	<i>P. zvonimiri</i> — морская собачка Звонимира	+	+	–	+	–	–
94	<i>Salaria pavo</i> — морская собачка-павлин	–	+	–	+	–	–
	Gobiesocidae Присосковые						
95	<i>Diplecogaster bimaculatus</i> — двухпятнистая короткоперая уточка	+	+	+	+	–	–

Продолжение табл. 1.1

№ п/п	Семейство, вид	Регион			Фаунистический комплекс		
		СЗЧМ	ЮЗБК ЮБК	КПП АМ	ВАС	ПК	Р
96	<i>Lepadogaster candolii</i> — толсто-рылая присоска	+	+	—	+	—	—
97	<i>L. lepodogaster</i> — европейская рыба-присоска	+	+	—	+	—	—
	Callionymidae Лировые						
98	<i>Callionymus pusillus</i> — бурая пескарка	+	+	—	+	—	—
99	<i>C. risso</i> — серая пескарка	+	+	—	+	—	—
	Gobiidae Бычковые						
100	<i>Aphia minuta</i> — афия, бланкет	+	+	+	+	—	—
101	<i>Benthophiloides brauneri</i> — бычок Браунера	+	—	+	—	+	—
102	<i>Benthophilus durrelli</i> — донская пуголовка	—	—	+	—	+	—
103	<i>B. magistri</i> — азовская пуголовка	—	—	+	—	+	—
104	<i>B. nudus</i> — черноморская пуголовка	+	—	—	—	+	—
105	<i>B. stellatus</i> — бычок-пуголовка звездчатая	—	—	+	—	+	—
106	<i>Caspiosoma caspium</i> — бычок-голяк	+	—	+	—	+	—
107	<i>Chromogobius quadrivittatus</i> — хромогобиус четырехполосый	—	+	—	+	—	—
108	<i>Ch. zebratus</i> — хромогобиус-зебра	—	+	—	+	—	—
109	<i>Gammogobius steinitzi</i> — бычок Штейница	—	+	—	+	—	—
110	<i>Gobius bucchichi</i> — бычок-рысь	—	+	—	+	—	—
111	<i>G. cobitis</i> — бычок-круляш	—	+	—	+	—	—
112	<i>G. cruentatus</i> — красноротый бычок	—	+	—	+	—	—
113	<i>G. niger</i> — черный бычок, черныш	+	+	+	+	—	—
114	<i>G. paganellus</i> — бычок-паганель	—	+	—	+	—	—
115	<i>G. xanthocephalus</i> — желтоголовый или золотистый бычок	—	+	—	+	—	—
116	<i>Knipowitschia caucasica</i> — бычок-бубырь	+	—	+	—	+	—

Продолжение табл. 1.1

№ п/п	Семейство, вид	Регион			Фаунистический комплекс		
		СЗЧМ	ЮЗБК ЮБК	КПП АМ	ВАС	ПК	Р
117	<i>K. longicaudata</i> — длиннохвостый бычок Книповича	+	—	+	—	+	—
118	<i>Mesogobius batrachocephalus</i> — бычок-кнут, мартовик	+	+	+	—	+	—
119	<i>Millerigobius macrocephalus</i> — большеголовый бычок Миллера	—	+	—	+	—	—
120	<i>Neogobius cephalargoides</i> — черноморско-азовский бычок	+	+	+	—	+	—
121	<i>N. euryccephalus</i> — бычок-рыжик	+	+	+	—	+	—
122	<i>N. fluviatilis</i> — бычок-песочник	+	+	+	—	+	—
123	<i>N. gymnotrachelus</i> — бычок-гонец	+	+	+	—	+	—
124	<i>N. kessleri</i> — бычок-головач, бычок Кесслера	+	—	+	—	+	—
125	<i>N. melanostomus</i> — бычок-кругляк	+	+	+	—	+	—
126	<i>N. platyrostris</i> — бычок-губан	—	+	+	—	+	—
127	<i>N. ratan</i> — бычок-ратан	+	+	+	—	+	—
128	<i>N. syrman</i> — бычок-ширман	+	+	+	—	+	—
129	<i>Pomatoschistus bathi</i> — бычок-лысун Бата	—	+	—	+	—	—
130	<i>P. marmoratus</i> — бычок-лысун мраморный	+	+	+	+	—	—
131	<i>P. minutus</i> — бычок-лысун малый	+	+	+	+	—	—
132	<i>Ponticola gorlap</i> — бычок-головач каспийский	—	—	+	—	+	—
133	<i>Proterorhinus marmoratus</i> — бычок-цуцик	+	+	+	—	+	—
134	<i>P. nasalis</i> — восточный тупоносый бычок	—	—	+	—	+	—
135	<i>P. semilunaris</i> — западный тупоносый бычок	+	—	—	—	+	—
136	<i>Tridentiger trigonocephalus</i> — полосатый трехзубый бычок	—	+	—	АК	—	—
137	<i>Zebrus zebrus</i> — бычок-зебра	—	+	—	+	—	—
138	<i>Zosterisessor ophiocephalus</i> — бычок-травяник, зеленчак	+	+	+	+	—	—

№ п/п	Семейство, вид	Регион			Фаунистический комплекс		
		СЗЧМ	ЮЗБК ЮБК	КПП АМ	ВАС	ПК	Р
	Sphyraenidae Сфиреновые						
139	<i>Sphyraena pinguis</i> — красная барракуда	+	+	—	+	—	—
140	<i>S. sphyraena</i> — европейская барракуда	—	+	—	+	—	—
	Scombridae Скумбриевые						
141	<i>Sarda sarda</i> — атлантическая пелагида	+	+	+	+	—	—
142	<i>Scomber japonicus</i> — японская скумбрия	+	—	—	+	—	—
143	<i>Scomber scombrus</i> — атлантическая скумбрия	+	+	+	+	—	—
144	<i>Thunnus thynnus</i> — тунец обыкновенный или синий	+	+	+	+	—	—
	Xiphiidae Меченосные						
145	<i>Xiphias gladius</i> — меч-рыба	+	+	+	+	—	—
	Bothidae Ботусовые						
146	<i>Arnoglossus kessleri</i> — арноглосс Кесслера	+	+	—	+	—	—
	Scophthalmidae Ромбовые						
147	<i>Scophthalmus rhombus</i> — гладкий ромб	—	+	—	+	—	—
148	<i>Psetta maotica</i> — калкан черноморский	+	+	+	+	—	—
149	<i>P. torosa</i> — калкан азовский	—	—	+	+	—	—
	Pleuronectidae Камбаловые						
150	<i>Platichthys luscus</i> — европейская речная камбала, глосса	+	+	+	МБ	—	—
	Soleidae Солевые						
151	<i>Pegusa lascaris</i> — песчаный морской язык	+	+	—	+	—	—
	Balistidae Спинороговые						
152	<i>Balistes caprisus</i> — серый спинорог	—	+	—	+	—	—

Вид: МБ — морской бореальный, Р — речной, АК — акклиматизант

Современную ихтиофауну Черноморско-Азовского бассейна формируют представители трех основных комплексов: 1 — восточноатлантическо-средиземноморского (или просто средиземноморского); 2 — понто-каспийского (реликтовые формы); 3 — пресноводного. В последние десятилетия определенную роль играют виды-акклиматизанты или вселенцы.

Всего в Черном море в начале XXI в. было зарегистрировано 233 вида и подвида рыб: морских — 148, проходных — 16, солоноватоводных — 19, пресноводных — 50. В Азовском море ихтиофауна беднее, чем в Черном — всего 117 видов и подвидов: морских — 55, проходных — 12, солоноватоводных — 19, пресноводных — 31 [43].

У берегов Крыма в районе Севастополя отмечено 120 видов рыб: морских — 99, солоноватоводных — 11, проходных — 6, полупроходных и пресноводных — 4.

По образу жизни: мигрантов — 33 вида, оседлых — 87. Из числа оседлых рыб донных видов — 50, придонно-пелагических — 37. Из общего числа оседлых рыб 47 видов строят в прибрежной зоне гнезда для откладывания икры [44].

В табл. 1.2 показаны особенности распределения прибрежных рыб из разных фаунистических комплексов в различных типичных акваториях.

Таблица 1.2

Особенности распределения количества видов прибрежных рыб из разных фаунистических комплексов у северных берегов Черноморско-Азовского бассейна (по [81])

Фаунистический комплекс	Прибрежные акватории			
	приустьевые районы	лиманы и лагуны	акватории мысов	акватории морских портов
Морской	40	49	109	106
Проходной	10	7	8	7
Полупроходной и пресноводной	59	33	22	7
Солоноватоводной	20	15	12	6
Всего	129	104	151	126

Сохранение во времени максимального видового разнообразия рыб в прибрежных экосистемах того или иного типа указывает на их благополучие.

Появление в экосистеме в составе ихтиофауны массового вида-вселенца обычно указывает на ее разбалансированность, неполноту структуры и негативные процессы.

Вся ихтиофауна прибрежной зоны морей может быть, прежде всего, разделена на два основных комплекса: 1 — рыбы абразионных берегов и каменистого грунта; 2 — рыбы аккумулятивных берегов и мягких грунтов.

Среди представителей первого комплекса заметное место занимают сплюсненные с боков высокотелые рыбы, а среди второго — рыбы с сплюсненным в дорзо-вентральном направлении телом.

В прибрежной зоне морей можно выделить отдельные участки, заметные отличающиеся по условиям обитания рыб от соседних: приустьевые акватории, лиманы и лагуны, мысы, открытое побережье, закрытые бухты и т. д.

В Черном море основную массу рыб составляют виды, проникшие из Средиземного моря и через Средиземное море. Это преимущественно тропические и субтропические рыбы прибрежной зоны, населяющие абразионные берега, скалистые и каменистые ландшафты.

Во всех регионах северной части Черноморско-Азовского бассейна преобладают прибрежные рыбы. Донные и придонные виды в своем большинстве являются весенне-летнерестующими и имеют одну (личинки) или две (икра и личинки) пелагические фазы развития.

Ихтиофауна северо-западной, наиболее опресненной части Черного моря (СЗЧМ), включая обычные, редкие и случайные виды и подвиды рыб, составляет около 150 таксонов. Непосредственно в прибрежных водах и на приустьевом взморье рек встречается около 120 видов, среди которых существенную роль играют пресноводные и полупроходные рыбы. В составе прибрежной морской ихтиофауны СЗЧМ насчитывается 72 вида, среди которых преобладают донные и придонно-пелагические рыбы восточно-атлантическо-средиземноморского и понто-каспийского фаунистического комплексов [75].

В более опресненном, чем Черное, Азовском море всего отмечено около 120 видов рыб. В самом море и в низовьях рек упоминаются 114 видов и подвидов рыб, в том числе представителей восточноатлантическо-средиземноморского комплекса — 47, понто-каспийских реликтов — 25, пресноводных — 42. Для Азовского моря указываются 12 видов проходных и 12 — полупроходных. В периоды осолонения в Азовское море проникают многие черноморские рыбы.

Значительным колебаниям видового состава рыб подвержены придаточные водоемы (лиманы, лагуны, бухты) Черного и Азовского морей [81; 108; 243].

В прибрежной зоне рыбы ускоряют переход живого органического вещества в мертвое и более быструю его утилизацию на различных трофических уровнях. При этом ускоряется круговорот биогенных веществ. При массовых миграциях рыб часть органических и биогенных веществ переносится в другие участки моря.

Видовое разнообразие рыб, количество и биомасса тех или иных видов рыб опосредовано отражают процессы формирования первичного и вторичного органического вещества, эвтрофирования экосистем, деструкции и минерализации мертвого органического вещества.

В научной литературе имеются упоминания об обнаружении в Черном море в теплый период года голубой акулы *Prionace glauca* (*Carcharius glaucus*) и акулы-молот *Sphyrna zygaena* [131]. Стать постоянными обитателями Черного моря из-за низких осенне-зимних температур и нехватки пищи эти рыбы не могут, но пониженная соленость для них не является непреодолимым препятствием.

Атлантический угорь *Conger conger* обитает в Восточной Атлантике, в Средиземном и Мраморном морях. Известен один случай поимки в XIX в. у берегов Крыма [218].

Европейская сардина *Sardina pilchardus* обитает в Восточной Атлантике и в Средиземном море. Как редкий вид отмечается у северных берегов Черного моря (Крым, СЗЧМ).

Атлантическая ставрида *Trachurus trachurus* отмечена в единичных экземплярах у берегов Крыма и в СЗЧМ.

Известен факт поимки одного экземпляра рыбы-лоцмана *Naucrates ductor* в 70-х гг. XIX в. вблизи Одессы.

Ихтиофауна Черного моря исследуется уже более двух веков и, казалось бы, ее видовой состав уже должен быть полностью известен. Однако благодаря в основном связи со Средиземным морем через Босфор, в него проникают виды рыб, ранее не отмечавшиеся. Появляются новые виды и в северной части Понто-Азова. В качестве примера можно привести гладкого ромба *Scophthalmus rhombus*, камбалу-тюрьбу *S. maximus*, обыкновенную морскую иглу *Syngnathus acus*, северную путассу *Micromesistius poutassou*, красную барракуду *Sphyrna pinguis*, большоголового бычка Миллера *Millerigobius macrocephalus*, бычка-лысуна Бата *Pomatoschistus bathi*, сальповидную сарпу *Sarpa salpa*, золотистого спара *Sparus aurata* [43; 44].

Золотистый спар *Sparus aurata* — редкая в Черном море рыба, обитающая в Восточной Атлантике, в Средиземном и Адриатическом морях. Несколько экземпляров пойманы в СЗЧМ вблизи дельты Дуная и в Днепро-Бугском лимане, у берегов Крыма, в Азовском море. Предполагается, что этот вид уже вошел в состав черноморской ихтиофауны.

В последние годы у берегов Крыма был обнаружен иглобрюх удлинённый *Lagocephalus sceleratus* — индо-пацифический вид, проникший в Средиземное море через Суэцкий канал [49]. Впервые у берегов Крыма был пойман зубан обыкновенный *Dentex dentex* [45]. В 2013 г. в районе мыса Айя на южном берегу Крыма был обнаружен землерой атлантический *Lithognathus mormyrus* [47]. В том же году и там же был пойман зубатый групер *Epinephelus caninus*. Также в 2013 г. вблизи Севастополя был пойман малек средиземноморского долгопера *Dactylopterus volitans* [47]. Ранее, в сентябре 1979 г., один экземпляр средиземноморского долгопера был пойман вблизи Одессы.

Лаврак европейский *Dicentrarchus labrax* встречается в Восточной Атлантике, в Средиземном и Адриатическом морях. Был найден у берегов Крыма, в Тендровском заливе, в районе Тузловской косы. Редкая рыба.

В июне 1982 г. в западной части Черного моря над глубинами 1700 м при облове слоя воды 0–150 м А. Г. Цокур [335] были пойманы 6 икринок центраканта усатого *Centracanthus cirrus* из семейства спаровых. Ранее в Черном море этот вид не обнаруживался [280].

Обнаружение икры центраканта в центральной части Черного моря может быть связано с различными процессами. Наиболее простым объяснением, во-первых, может быть нерест этой рыбы в Черном море. Во-вторых, икра могла попасть в Черное море с Нижнебосфорским течением. В-третьих, икра могла быть завезена из Средиземного моря вместе с балластными водами и при смене балласта в Прибосфорском районе оказаться в черноморской воде.

Икра центраканта может быть как индикатором продолжающегося процесса медитеранизации ихтиофауны Черного моря, так и индикатором течений.

После длительного перерыва в начале XXI в. у южного берега Крыма от мыса Херсонес до Алушты были обнаружены: европейская сардина *Sardina pilchardus*, сардинелла круглая *Sardinella aurita*, средиземноморская смарида *Spicara maena*, зеленый губан (петропсаро) *Labrus viridis*, каменный окунь-зебра *Serranus scriba*, светлый горбыль

Umbrina cirrosa, увеличилась численность серой пескарки (малой морской мыши) *Callionymus risso*, зубарика обыкновенного *Diplodus puntazzo*, длиннорылого морского конька *Hippocampus guttulatus*, кефали-губача *Chelon labrosus*, золотистого спара *Sparus aurata*.

В 2018 г. у берегов Одессы в районе мыса Ланжерон сотрудниками Института морской биологии НАН Украины Ю. В. Квачом и С. А. Хуторным была обнаружена ранее неизвестная в СЗЧМ хохлатая морская собачка *Coryphoblennius galerita*.

Европейский морской черт *Lophius piscatorius* встречается в Восточной Атлантике и в Средиземном море. Очень редкая в Черном море рыба, известная у берегов Крыма, из района Керченского пролива и района Одессы.

Кефаль-губач *Chelon labrosus* обитает в Восточной Атлантике и в Средиземном море. Отдельные небольшие стаи наблюдаются у берегов Крыма. В 1999 г. 1 экз. был пойман в Балаклавской бухте, в 2000 г. — вблизи мыса Айя. Считается средиземноморским мигрантом, приходящим весной и уходящим осенью.

Кефаль-рамада *Liza ramada* населяет воды Восточной Атлантики и Средиземного моря. В Черном море известна у берегов Крыма, в СЗЧМ — вблизи дельты Дуная (1946–1947 гг.). В 2006 г. 1 экз. был пойман вблизи Балаклавской бухты.

Зеленая морская собачка *Parablennius incognitus* встречается в Восточной Атлантике и в Средиземном море. В 2002 г. отмечена в Черном море вблизи южного берега Крыма. В 2003 г. начала массово встречаться на участке побережья от Севастополя до мыса Фиолент [43; 44].

Морская собачка-бабочка *Blennius ocellatus* обитает в Средиземном море. В 1904 г. 1 экз. был обнаружен в районе Севастополя [295].

Адриатическая морская собачка *Lipophrys adriaticus* живет в Адриатическом, Эгейском и Мраморном морях. В Черном море 2 экз. были пойманы в 1924 г. вблизи Севастополя [295].

Полосатый трехзубый бычок *Tridentiger trigonocephalus* родом с Дальнего Востока. Найден в эстуарной зоне реки Черная, впадающей в Севастопольскую бухту. Будучи морским эвригалинным видом, выдерживает большие колебания солености. Предположительно распространился с балластными водами. Предличинки и личинки пелагические. Вне нативного ареала (Японское, Желтое, Южно-Китайское моря) был найден на средиземноморском побережье Израиля в гавани порта Ашдод. В настоящее время вид полностью акклиматизировался в Севастопольской бухте.

Бычок-лысун Бата *Pomatoschistus bathi* обитает в Средиземном, Эгейском и Мраморном морях. В Черном море в 2003 г. найден у берегов Абхазии, в районе Севастополя — в начале 2000-х гг. В 2008 г. найден в лимане Донузлав [43; 44; 198].

Большеголовый бычок Миллера *Millerigobius macrocephalus* впервые в Черном море был обнаружен в Севастопольской бухте [48], где образовал небольшую популяцию. Полигалинный вид средиземноморского фаунистического комплекса.

Из бычков рода *Chromogobius* в Черном море найдены два вида — хромогобиус четырехполосый *Ch. quadrivittatus* и хромогобиус-зебра *Ch. zebratus*. Эти же два вида обитают и в Средиземном море. 1 экз. *Ch. quadrivittatus* был пойман в подводных гротах полуострова Тарханкут, а позже там же и *Ch. zebratus*. В нижней части Севастопольской бухты был пойман также бычок-зебра *Zebrus zebrus* [198].

К числу таких же редких видов относится бычок Штейница *Gammogobius steinitzi*, обнаруженный в подводных гротах полуострова Тарханкут в 2012 г. [198]. Все вышеуказанные виды относятся к восточноатлантическо-средиземноморскому фаунистическому комплексу.

Бычок Букчича, или бычок-рысь *Gobius buchichi*, найденный вблизи Севастополя и у полуострова Тарханкут, также относится к восточноатлантическо-средиземноморскому фаунистическому комплексу.

Красноротый бычок *Gobius cruentatus* встречен в прибрежных водах у Севастополя [354]. Распространен в Восточной Атлантике и в Средиземном море.

Желтоголовый, или золотистый бычок *Gobius xanthocephalus*, относится к восточноатлантическо-средиземноморскому фаунистическому комплексу. Известен из района полуострова Тарханкут [198].

Бычок-паганель *Gobius paganellus* живет в Средиземном море. Через Суэцкий канал проник в Красное море. Предположительно, в Черное море вселился недавно. Отмечен у Севастополя и у полуострова Тарханкут.

Одним из возможных объяснений появления новых, ранее не встречавшихся у северных берегов Черного моря рыб, прежде всего, в районе Севастопольских и Балаклавской бухт, может быть принос икры, личинок и мальков поверхностным течением, направленным от мыса Карамбис на турецком берегу к мысу Сарыч на побережье Крыма. О существовании этого течения было хорошо известно еще

древнегреческим мореходам. С его помощью они кратчайшим путем пересекали Черное море.

Фактором, способствующим проникновению новых средиземноморских видов рыб, видимо, является и наметившаяся тенденция к потеплению климата.

Среди рыб, обнаруженных в Черном море в последние десятилетия, преобладают донные и придонные прибрежные рыбы восточноатлантического фаунистического комплекса.

Свойства воды, особенности донных осадков, грунтов, наличие или отсутствие подводной растительности, общее биологическое окружение в местах обитания рыб определяют окраску и строение тела, особенности поведения, способы питания, физиологические процессы и закономерности распределения. Все эти обстоятельства необходимо учитывать при выборе рыб в качестве биоиндикаторов.

При прочих равных факторах внешней среды наибольшими шансами распространения обладают виды животных, включая и рыб, дающие многочисленное потомство, развивающееся в периоды, максимально благоприятные с климатической и экологической точек зрения, и при оптимальных показателях всех других условий [152].

Морские рыбы своим появлением или исчезновением могут указывать на те или иные явления в море, которые уже произошли, происходят или должны произойти.

На любые существенные изменения и нарушения абиотических и биотических условий обитания рыбы реагируют изменениями видового разнообразия и распределения численности и биомассы.

Чрезмерный, нерациональный вылов рыб вызывает перестройки в структуре популяций промысловых видов, измельчание особей, сокращение запасов, нарушения в естественном распределении, разделение и сокращение ареалов, а в крайних случаях — и полное выпадение из промысла.

Знание современного состава ихтиофауны той или иной экосистемы отражает и характеризует ее современное состояние, а знание о ее многолетних изменениях отражает основные тренды, анализ которых позволяет судить об общей направленности перестроек в экосистемах и прогнозировать дальнейшие изменения.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ РЫБ КАК ИНДИКАТОРНЫХ ОРГАНИЗМОВ

В настоящее время в водоемах всех типов, о чем уже упоминалось, обитают более 34,5 тыс. видов рыб. Среди них есть виды, достигающие в длину около 1 см (филиппинские бычковые рыбы), и гигантская и китовая акулы, вырастающие соответственно до 15 и 20 м. Всех и объединяет единый план строения. Есть виды рыб, почти полностью сохранившие свой внешний облик на протяжении около 400 млн лет.

Различают 9 основных типов формы тела рыб: 1 — торпедовидный (тунец, меч-рыба, марлин и др.); 2 — стреловидный (сарган, полурыл); 3 — сплюснутый с боков (лещ и др.); 4 — тип луны-рыбы (луна-рыба); 5 — тип камбалы (камбала); 6 — змеевидный (угорь, мурена и др.); 7 — лентовидный (сельдяной король); 8 — шаровидный (кузовок); 9 — плоский (скаты) (рис. 2.1).

Интересно, что личинки луны-рыбы (*Mola mola*) на самых ранних стадиях развития имеют тело, совершенно не похожее на взрослую рыбу, а напоминающую форму тела обычных рыб. Сходная картина наблюдается у многих камбал.

Наиболее распространенная форма тела рыб — торпедообразная, вальковатая или сигарообразная, сужающаяся к концу тела. На теле рыбы выделяют голову, туловище и хвост. Туловище состоит из спинной и брюшной частей. Хвостовой стебель — часть тела между концом анального плавника и основанием хвостового плавника. Хвост обычно снабжен сильной мускулатурой.

У наиболее быстрых рыб, таких как *Coryphaenidae*, *Scombridae*, *Xiphiidae* и *Istiophoridae*, хвостовой плавник имеет поперечно вытянутую полулунную, серповидную или вильчатую форму [5].

Строение рыб, форма их тела и плавников, устройство ротового аппарата, пищеварительной системы, наличие или отсутствие плавательного пузыря, строение органов зрения и окраска являются индикаторами их отношения и приспособленности к условиям существования, абиотическим и биотическим факторам, к определенным подводным ландшафтам и биотопам.

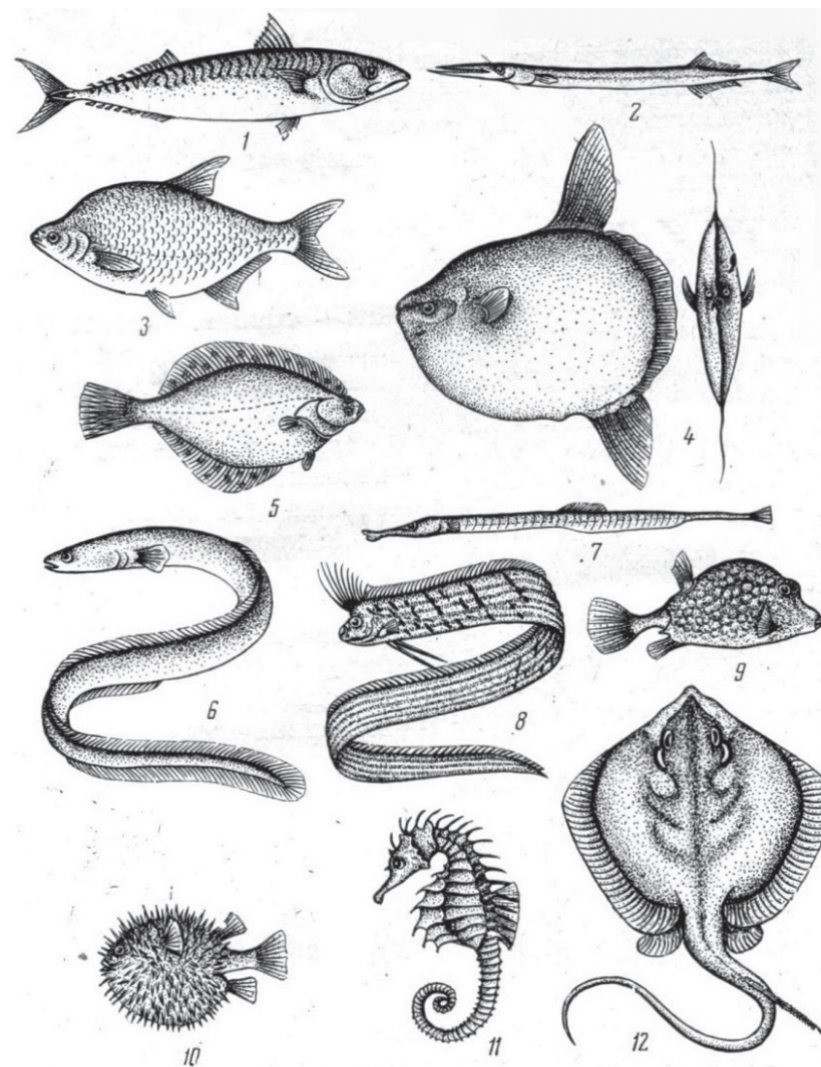


Рис. 2.1. Форма тела разных рыб: 1 — скумбрия *Scomber scombrus*, 2 — сарган *Belone belone*, 3 — лещ *Abramis brama*, 4 — луна-рыба *Mola mola*, 5 — камбала *Limanda aspera*, 6 — речной угорь *Anguilla anguilla*, 7 — морская игла *Syngnathus acus*, 8 — сельдяной король *Regalecus glesne*, 9 — кузовок *Ostracion tuberculatus*, 10 — рыба-еж *Diodon hystrix*, 11 — морской конек *Hippocampus guttulatus*, 12 — скат-хвостокол *Dasyatis pastinaca* [219]

Для сохранения собственной жизни, выполнения своих функций в экосистемах, воспроизводства потомства рыбы постоянно с помощью имеющихся у них сенсорных органов и систем осуществляют индикацию изменений важнейших для них абиотических и биотических факторов внешней среды. Наиболее обычной реакцией на полученную информацию является положительная или отрицательная двигательная реакция. Для осуществления такого поведения у рыб, кроме сенсорных органов, имеются органы локомоции, т. е. органы, обеспечивающие их движение.

Представители родов *Encheliophis* и *Saarus* из семейства карповых (*Saariidae*) — тонкие, полупрозрачные и бесчешуйные рыбы, с карандаш длиной и толщиной, обитают исключительно в полости тела морских огурцов (голотурий). Внутри хозяина эти рыбки проникают через заднепроходное отверстие и затем располагаются либо в кишечнике, либо в других полостях. Из тела хозяина рыба также выходит через анус. Некоторые и вовсе не выходят наружу целиком, а для питания или дефекации высовывают лишь голову. Для удобства испражнения анальное отверстие у этих рыб расположено почти сразу за головой на глотке [31].

В ходе индивидуального развития по мере роста и совершенствования сенсорных органов и систем рыбы ее реакция может существенно изменяться. Сказанное относится не только к абиотическим факторам, но и к биотическим компонентам внешней среды. В частности организмы, которых мальки рыб избегали, могут становиться кормовыми объектами для взрослых рыб и т. п.

Служащие рыбам органами локомоции плавники исторически сформировались, по сути дела, как складки тела, поддерживаемые скелетными плавниковыми лучами.

Строение плавников является индикатором условий существования того или иного вида рыб. В ходе эволюции у них происходил направленный процесс замены хрящевого скелета на костный.

Форма и размеры тела рыбы и ее плавников характеризуют ее способность к движению. Количество плавников у разных групп рыб разное. Это, прежде всего, относится к непарным плавникам, располагающимся на спине и нижней части хвостового стебля. У некоторых рыб хвостовой плавник может практически полностью редуцироваться. Иногда парные и непарные плавники у рыб приобретают дополнительные функции и даже могут трансформироваться в другие органы [5; 6].

Органы локомоции служат рыбам, прежде всего, для получения пищи и для избегания хищников и других опасных ситуаций. Большая часть жизни, а иногда и вся жизнь рыб проходит в движении. Многие акулы могут нормально дышать, только двигаясь. Они совершают разного рода и разные по проплытому расстоянию вертикальные и горизонтальные миграции, погони за добычей, резкие скачки на короткие расстояния, зависание в толще воды и пр.

Именно плавники являются у рыб органами движения или регуляции положения тела, а главным органом локомоции у большинства рыб является снабженный плавником хвост. Последний в зависимости от особенностей плавания и поведения рыб может иметь различную форму и размеры (рис. 2.2, 2.3). Именно благодаря хорошо развитой двигательной системе рыбы осваивают в водоемах все пригодные для обитания биотопы и широко расселились по поверхности планеты в водоемах разных типов от термальных вод и болот до Мирового океана, от приповерхностного слоя до глубин 10–11 км.



Рис. 2.2. Основные типы хвостового плавника у рыб: 1 — гетероцеркальный, 2 — гипероцеркальный, 3 — изоцеркальный, 4 — дифицеркальный, 5 — гомоцеркальный

Для абсолютного большинства современных пелагических и придонных рыб единственным способом движения является активное плавание. Исключение составляют рыбы, прикрепляющиеся к более крупным сородичам и так перемещающиеся на большие расстояния, и рыбы, способные как плавать, так и резко выпрыгивать из воды и планировать в воздухе на значительные расстояния. Некоторые донные и придонные рыбы с помощью видоизмененных грудных плавников могут «ходить» или переползать по твердому субстрату. У рыб обычно голова направлена вперед по ходу движения. Но многие рыбы также способны плавать на боку, брюхом вверх и «задним ходом». Некоторые рыбы для дальних перемещений используют течения.

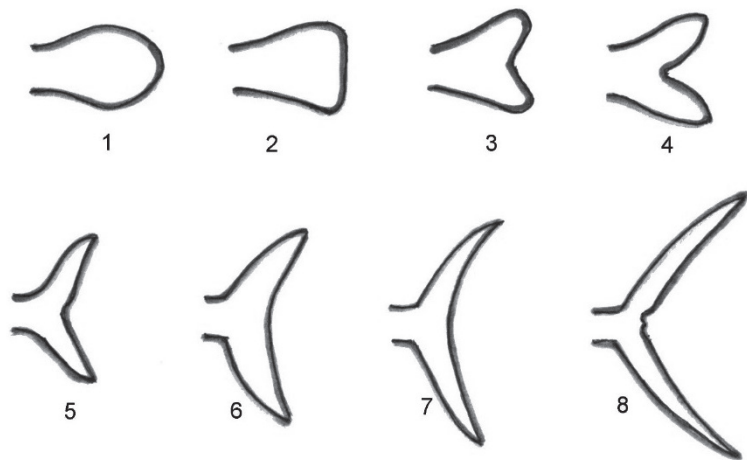


Рис. 2.3. Изменения формы хвостового плавника у nekтонных животных по мере нарастания скорости плавания: 1 — бычок-травяник *Zosterisessor ophiocephalus*, 2 — ламантин *Trichechus manatus*, 3 — линь *Tinca tinca*, 4 — сазан *Cyprinus carpio*, 5 — ихтиозавр *Macropterygius trigonus*, 6 — ставрида *Trachurus trachurus*, 7 — тунец *Thunnus thynnus*, 8 — рыба-парусник *Istiophorus platypterus* [5]

Форма головы, ее размеры и особенности строения челюстей рыб в первую очередь зависят от особенностей перемещения в воде и способов добычи пищи. Голова быстро плавающих рыб имеет хорошо обтекаемую форму и может иметь более или менее выраженный рострум.

Важным индикаторным признаком рыб оказывается окраска их тела. Некоторые рыбы в случае опасности изменяют окраску.

В зависимости от прозрачности воды и характера биотопа окраска рыб может быть более яркой или более тусклой. В СЗЧМ рыбы, обитающие на Филлофорном поле Зернова, приобретают розовую окраску. Такой оттенок является индикатором условий указанного зарослевого ландшафта.

У мальков, молоди и взрослых рыб, живущих в толще воды, окраска основана на явлении противотени. Свет и тень создают объемность тел рыб, что делает их лучше видимыми хищниками. Вследствие положения противотени объект выглядит плоским и нечетким, а если его окраска совпадает с фоном — малозаметным или незаметным. В классическом случае спинка пелагических рыб, обращенная к свету — темно-синяя с оливковым оттенком, а брюшко, находящееся

в тени, — светлое, серебристо-голубоватое. Если смотреть на этих рыб сверху, то их темно-синие спинки сливаются с темно-синим фоном воды. При взгляде снизу их серебристо-голубоватые брюшки сливаются со светлым серебристо-голубоватым фоном поверхности моря. Примером может служить европейский анчоус *Engraulis encrasicolus*.

Окраска этих рыб меняется в соответствии с изменениями цвета воды от светло-желтых до темно-синих оттенков. В опресненной СЗЧМ они обычно имеют окраску от светло-желтой и светло-зеленой до серо-зеленой, что связано с цветом воды.

Представитель круглоротых морская минога (*Petromyzon marinus*) может достигать длины 1 м и массы 3 кг. Несмотря на древнее происхождение, окраска у нее вполне соответствует окраске современных пелагических костистых рыб. Спина и бока у нее — черно-бурой или оливково-зеленой расцветки по светлому фону, брюхо белое.

В море излюбленной пищей морской миноги являются лососи, осетры, угри, треска и некоторые другие крупные рыбы. Все перечисленные группы относятся к числу достаточно древних, что указывает на установившиеся давние связи.

Уже у ранних личинок и мальков большинства рыб имеется четко выраженная реакция на тень как на сигнал опасности.

Освещение воды, окраска и зрение рыб тесно взаимосвязаны. Рыбы видят сами, и их тоже видят другие рыбы. Поэтому им необходимо иметь такую окраску, чтобы их узнавали особи своего вида, особенно в периоды размножения, и одновременно они были бы мало заметны для более крупных хищников. Органы зрения у личинок рыб из пелагической икры начинают функционировать только через некоторый период времени после выклева, а у личинок, развивающихся в донной икре, — до выклева.

Яркая окраска ряда видов рыб в брачный период не предназначена для защиты и маскировки, а служит для привлечения особей своего вида с целью размножения. Обычно такую окраску рыбы сохраняют сравнительно непродолжительное время.

Имеются виды рыб, сохранившие свой внешний облик на протяжении 400 млн лет. Но это не значит, что их организм не изменялся совсем. Приспособление к изменившимся условиям происходило на уровне физиологических систем и биохимических процессов.

В то же время имеется большое число примеров изменения строения тела рыб при изменении условий обитания. Это может происходить за счет утраты некоторых имевшихся ранее органов.

У ведущих донный образ жизни мурен (*Muraena helena*) утрачиваются грудные плавники. Глубоководные рыбы в своем большинстве утрачивают плавательный пузырь или его гидростатическая роль резко снижается.

Среди глубоководных океанических рыб выделяется отряд мешкоротообразных (*Saccopharyngiformes*). Они несут многие черты примитивных рыб, но относятся к костистым. У них редуцированы многие морфологические структуры: нет плавательного пузыря, костей жаберной крышки, лучей жаберной перепонки, хвостового и брюшных плавников, чешуи, ребер. Дыхательные щели смещены на брюшную сторону. Огромный рот составляет до 1/5 длины тела, верхняя челюсть у некоторых видов отсутствует, глотка сильно растяжима. Глаза маленькие, зачаточные, приближенные к верхнему краю рта. У некоторых мешкоротообразных есть светящиеся органы. Тело угреобразное, сужающееся в нить к заднему концу, окаймленное плавниковой каймой. Личинка типа лептоцефала подобна угреобразным (рис. 2.4).

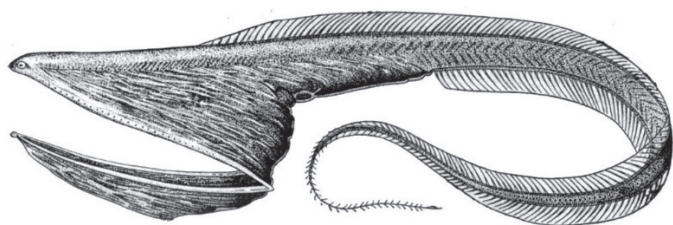


Рис. 2.4. Общий внешний вид мешкорота или мешкоглота *Saccopharynx ampullaceus* [320]

Строение тела мешкоротообразных является индикатором условий существования рыб на больших глубинах.

Анализ эволюции глубоководных угрей наглядно показал последовательность изменений и превращений их, начиная с исходных прибрежных форм, к каким принадлежит морской угорь *Leptocephalus conger* (*Conger conger*) из семейства Congridae. Он обитает в морях умеренных и тропических областей преимущественно у скалистых берегов [320].

Не только глубоководные рыбы утрачивают часть своих плавников. Относящийся к длиннорылообразным (*Mormyriiformes*) рыбам нильский гимнарх (*Gymnarchus niloticus*) не имеет брюшных, хвостового и подхвостового (анального) плавников. Плавательный пузырь

ячеистый как у двоякодышащих рыб.

Распределение рыб в Мировом океане по горизонтали определяется во многом изменениями климата, а по вертикали — преимущественно геологическими процессами, связанными с формированием ложа океанов и морей и колебаниями уровня вод. Глубоководные рыбы имеют вторичное, хотя и очень давнее происхождение. В их распространении важную роль играли биотические факторы.

Внутреннее строение костистых рыб показано на рис. 2.5.

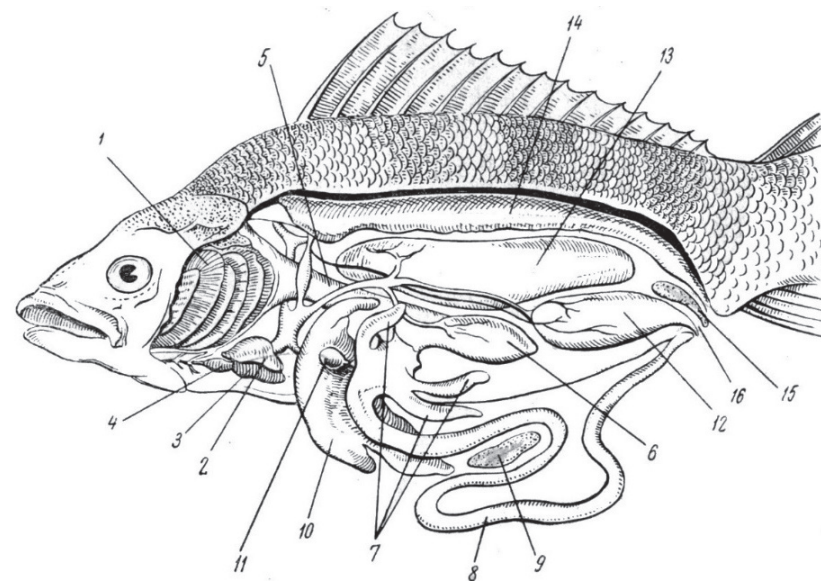


Рис. 2.5. Внутреннее строение костистых рыб на примере окуня обыкновенного *Perca fluviatilis* [320]: 1 — жаберная дуга, 2 — предсердие, 3 — желудок сердца, 4 — начало артериального ствола, 5 — пищевод, 6 — желудок, 7 — пилорические придатки, 8 — тонкая кишка, 9 — селезенка, 10 — печень, 11 — желчный пузырь, 12 — половая железа, 13 — плавательный пузырь, 14 — почка, 15 — мочевой пузырь, 16 — мочеполовое отверстие

2.1. СЕНСОРНЫЕ ОРГАНЫ И СИСТЕМЫ

На те или иные изменения условий обитания и в зависимости от физиологических потребностей рыбы реагируют, в первую очередь, изменениями в своем поведении.

Капризы погоды могут менять распорядок суточных перемещений прибрежных рыб. При наступлении штормов они прячутся под камни, в норы, расщелины скал или отходят на глубину, где влияние волн ослаблено или отсутствует.

В зимний период в умеренной зоне одни рыбы недоедают, другие полностью прекращают питаться и максимально снижают энергозатраты. При весеннем прогреве воды они устремляются за пищей к берегам, совершая иногда массовые нагульные миграции, сменяющиеся нерестовыми миграциями.

В летний период, в самые жаркие дневные часы, многие рыбы концентрируются в тени или на глубине. В осенний период рыб привлекает прогреваемый солнцем поверхностный слой воды или прибрежные мелководья. На зиму многие рыбы мигрируют в более теплые воды или залегают в глубоких местах на дно и в заросли макрофитов.

В целом в умеренной зоне жизнь рыб тесно связана с годовым сезонным циклом погоды.

Рыбы чувствительны к дефициту кислорода. При начальных проявлениях замора рыбы поднимаются в поверхностный слой или устремляются на прибрежные мелководья.

Образование рыбами массовых косяков связано обычно с нагульными или нерестовыми миграциями, время наступления которых прямо зависит от температуры воды и накопленных энергетических запасов.

Межгодовые колебания численности и биомассы рыб обычно вызываются климатическими и погодными отклонениями, изменчивостью условий внешней среды и, прежде всего, температуры, количеством хищников, выедающих икру, личинок и мальков, различными болезнями, промыслом и другими антропогенными воздействиями.

Общим свойством рыб, как и других водных животных, является реакция на внешние раздражители, вплоть до крайних проявлений, т. е. гибели в результате стресса или шока.

Рыбы способны реагировать на механическое воздействие, появление хищника, растворенные в воде вещества, температуру, соленость, свет, звук, электрический ток, изменение положения тела.

Жизнь и поведение рыб регулируются органами чувств. У костных рыб развиты органы обоняния, вкуса, зрения, слуха и равновесия, сейсмочувствительного чувства и чувства электрического поля. Система боковой линии есть у всех современных хрящевых и костных рыб.

Органы вкуса или ощущения химизма воды представлены группами чувствующих клеток, расположенных в коже усиков, губ, рта (рис. 2.6).

Рыбы осуществляют связь с внешней средой посредством органов чувств, которые воспринимают раздражения и передают их в центральную нервную систему. С помощью нервной системы рыбы также регулируют деятельность внутренних органов, созревание половых продуктов, размножение.

У рыб условно выделяют центральную (головной и спинной мозг) и периферическую (нервы, отходящие от головного и спинного мозга) системы. В периферической нервной системе различают соматическую и вегетативную. Первая представлена нервами, отходящими от спинного мозга, иннервирует поперечнополосатую мускулатуру и обеспечивает чувствительность тела. Вегетативная нервная система иннервирует внутренние органы и состоит из нервов, отходящих от головного и спинного мозга, а также симпатической нервной системы, представленной двумя проходящими вдоль позвоночника стволами, соединяющимися со спинальными ганглиями.

Сенсорными называются высокоспециализированные органы, служащие для восприятия воздействия на организм различных раздражителей и являющиеся периферически-

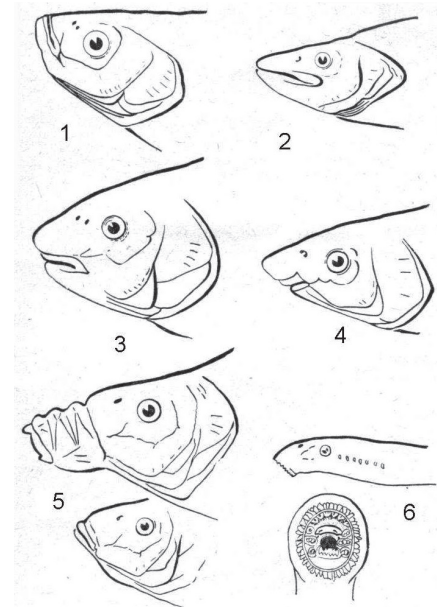


Рис. 2.6. Форма рта у разных видов рыб и круглоротых: 1 — верхний, 2 — конечный, 3 — полунижний, 4 — нижний, 5 — выдвигающийся, 6 — воронкообразный или круглый [219]

ми частями сенсорных систем. Наиболее сложноорганизованными сенсорными органами являются органы: зрения, слуха, обоняния, осязания, вкуса, вестибулярный аппарат, механо- и электрочувствительные органы боковой линии [39].

Сенсорные системы-анализаторы представляют собой совокупность периферических и центральных нервных образований, воспринимающих и анализирующих информацию о действии на организм различных раздражителей. Сенсорные системы участвуют в адекватной реакции организма на изменение условий внешней среды, играют важную роль в поддержании постоянства внутренней среды организма — гомеостаза [39].

Деятельность сенсорных органов находится под контролем центральной нервной системы.

Наибольшей сенсорной системой у рыб является кожа. Даже при утрате зрения многие рыбы могут ориентироваться в воде и добывать пищу благодаря наличию чувствующих клеток.

Кожа рыбы образует плотный и прочный покров, хорошо защищающий лежащие под ней ткани и органы от механического внешнего воздействия, а также от потери нужных организму веществ и от проникновения в него болезнетворных начал (паразиты, ядовитые вещества).

Главным физиологическим назначением кожи является защита тела от негативных воздействий извне. Защитная функция кожи у разных видов проявляется различно. Кроме защитной функции, кожа выполняет также функцию выделения конечных продуктов обмена веществ и всасывания некоторых веществ извне. Прохождение через кожу газообразных веществ имеет большое значение для дыхания рыбы, а перемещение воды и солей — для процесса осморегуляции.

В коже имеются различные нервные окончания, благодаря которым она может также выполнять и функцию органа чувств.

Подобно другим позвоночным животным рыбы способны воспринимать различные ощущения с помощью рецепторов кожи: тактильные (прикосновение, давление), болевые, температурные. Особенно много осязательных рецепторов (точек) на голове, усиках и плавниках рыб.

Из-за более низкого уровня развития нервной системы, по сравнению с другими позвоночными, болевая чувствительность у рыб сравнительно невысокая.

К изменениям температуры рыбы весьма чувствительны. Даже незначительные отклонения температуры от обычной могут изменять пути миграций рыб, сроки созревания и нереста.

У рыб имеются чувствительные, похожие на слуховые, клетки в коже, так называемые невромасты. Они концентрируются на голове и туловище. Располагаются группы невромастов в сейсмодатчиковых каналах. Они способны воспринимать направление токов воды и незначительные ее колебания. Плывущая илидвигающаяся плавниками рыба, находясь на одном месте, производит плавниками волнообразные колебания воды, которые, отражаясь от поверхности окружающих предметов илидвигающихся объектов, возвращаются в ослабленном виде к рыбе. Обратные волны и воспринимаются невромастами. Благодаря этому рыбы даже в полумраке и темноте могут плавать, не натываясь на подводные предметы, сохранять равновесие тела, избегать врагов и находить пищу. Зрительные и осязательные восприятия также помогают сохранять положение тела и добывать пищу.

Чрезвычайно важную роль в жизни рыб выполняют органы чувств боковой линии.

У большинства современных рыб с каждой стороны тела расположена одна боковая линия (*linia lateralis*). У некоторых групп рыб она прерванная или изогнутая. Терпуги имеют по пять боковых линий с каждой стороны. У сельдевых рыб ее нет совсем, а имеются лишь каналы на голове.

Органы чувств системы боковой линии или сейсмодатчиковая система включает в себя «обычные органы» и ампулярные.

«Обычный» орган — это «чувствующая почка» или невромаст, представляющий собой группу чувствительных клеток с волосками на конце. У многих рыб невромаст представляет студенистый выступ (купулу), куда входят волоски чувствительных клеток. Купулы под действием токов воды легко колышутся. Невромасты могут находиться на поверхности тела, в ямках, открытых бороздках, кожных каналах. Раздражителями рецепторов служат потоки воды и низкочастотные колебания среды. Органы боковой линии воспринимают направление и скорость течения, что позволяет рыбам обходить препятствия, не пользуясь зрением.

У большинства костистых рыб невромасты находятся в замкнутых каналах, которые тянутся вдоль туловища, образуя боковую линию, и заходят за голову, создавая более или менее сложную систему. У некоторых рыб невромасты располагаются на поверхности тела открыто.

Каналы боковой линии и головы заполнены слизью, и в их полость вдаются купулы чувствующих почек. С наружной средой каналы соединяются небольшими, проходящими сквозь чешую, отверстиями.

Ампулярные органы или ампулы Лоренцини имеются только у пластиножаберных и являются также электрорецепторами.

К органам чувств системы боковой линии подходят ветви слухового нерва, что указывает на генетическую связь этой системы с перепончатым лабиринтом.

Строение и расположение органов чувств системы боковой линии специфичны для каждого вида рыб.

У большинства рыб глаза являются основными органами чувств, при помощи которых они ориентируются, добывают пищу, распознают особей своего вида и врагов. Устройство глаз у разных видов рыб связано с условиями освещения и обитания. У ряда пещерных и глубоководных рыб органы зрения атрофированы (рис. 2.7).

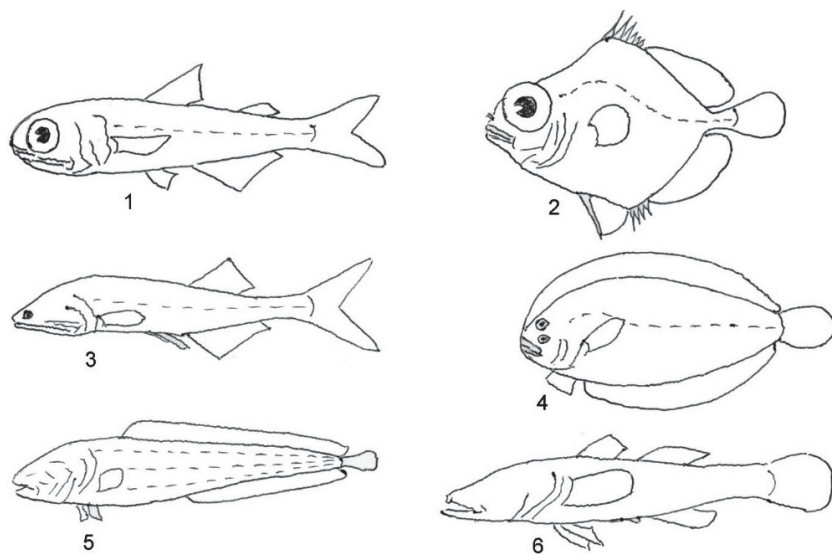


Рис. 2.7. Относительные размеры глаз и их расположение у рыб из разных экологических групп: 1 — светящийся анчоус *Mictophum punctatum*, 2 — *Neocyttus rhomboidalis*, 3 — *Cyclothone microdon*, 4 — камбала Кесслера *Arnoglossus kessleri*, 5 — *Lucifuga subterranea*, 6 — *Typhleotris madagascariensis* (5 и 6 — слепые рыбы)

У большинства рыб (исключение камбалы) глаза расположены по бокам головы, иногда глаза смещены далеко вверх и выступают над головой, как у обитающих в Черном море европейского звездочета *Uranoscopus scaber*, морского дракончика *Trachinus draco*, скатов и др.

Зрение у рыб монокулярное, т. е. каждый глаз видит самостоятельно. У многих видов хрусталик выступает из отверстия зрачка, что значительно увеличивает поле зрения.

Для рыб типична подвижность глаз, которые, в основном, двигаются согласованно. У некоторых видов (камбалы, губаны и др.) — независимо друг от друга. Наибольшей подвижностью глаз отличаются хищники. Обычно рыбы видят предметы на расстоянии не более 10–15 м.

Наиболее дальнорукими являются хрящевые (акулы), что обусловлено способностью их глаза сужать или расширять зрачок, благодаря чему увеличивается острота зрения.

Почти все рыбы (кроме сумеречных и большинства хрящевых) различают цвета, и некоторые из них могут рефлекторно изменять окраску тела.

Зрительный аппарат рыб может воспринимать движение и реагировать на него как при ярком солнечном свете, так и в сумерках и даже ночью. Дальность видения зависит от прозрачности воды и освещенности. Отношение рыб к свету разной интенсивности связано со строением их глаз и особенно сетчатки. На дальность видения у рыб влияют контраст объекта с фоном и подвижность объекта. Движущиеся объекты воспринимаются рыбами на большем расстоянии, чем неподвижные. Дальность видения во многом связана с размером глаза, а, следовательно, и размерами тела. По этой причине дальность четкого видения у мальков значительно ниже, чем у взрослых рыб [272]. Особое строение глаз имеют глубоководные рыбы. Некоторые из них вообще утратили орган зрения.

Органы зрения у личинок из пелагической икры начинают функционировать только через некоторый период времени после выклева, а у личинок, развивающихся в донной икре, — до выклева. Пелагические личинки в возрасте нескольких суток обычно уже различают пищевые объекты на расстоянии 1–3 см и совершают броски в их направлении, а также отскакивают при угрозе. Неуклюжая на первый взгляд рыба морской ерш *Scorpaena porcus*, будучи хищником-засадчиком, при броске развивает максимальную скорость 2–3 м · с⁻¹. При этом он может поймать мальков и небольших

рыбок на расстоянии не более 0,5–1,0 м. Скорость бегства хамсы и атерины около $1 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$. Крупный морской пелагический хищник пелагида *Sarda sarda*, при нападении на хамсу, развивает скорость $5 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ [272].

Лососи могут плавать со скоростью $5 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$, тунец — $6 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$, голубая акула — $10 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$, летучие рыбы на разгоне — $18 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$, меч-рыба — до $20\text{--}25 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$.

Телескопические глаза имеют угреобразные гигантуровые (*Giganturiformes*) глубоководные рыбы, не имеющие ни брюшных плавников, ни плавательного пузыря. Ребер у них нет. Необычная особенность в устройстве глаз обнаруживается у рыбы-четырёхглазки *Anableps tetrophthalmus*, встречающейся в морских и пресных водах Центральной и Южной Америки. У четырёхглазки роговица глаза разделена горизонтальной полоской кожи на верхнюю и нижнюю половины. Обычно эти рыбы плавают так, что верхняя половина роговицы остается над водой, что позволяет им видеть происходящее, как над водой, так и непосредственно в воде [124; 320].

Лишенный глаз *Typhlichthys subterraneus* живет в пещерных водах каменноугольных известняков штатов Миссури, Индианы и Кентукки (США). Из Мамоновой пещеры в Кентукки известна слепая рыба *Amblyopsis spelaea*. Пещерная рыба *Lucifuga subterranea* (Куба) также не имеет глаз.

У многих глубоководных рыб глаза в той или иной степени редуцированы, а у некоторых органы зрения полностью утрачивают свою функцию.

Отсутствие глаз у рыб указывает на то, что для добычи кормовых объектов рыбы используют не только зрение, но и другие сенсорные органы.

На мелководьях водоросли и другая водная растительность защищают рыб, с одной стороны, от чрезмерного нагревания воды, а с другой, являются укрытием от хищников для мирных рыб и укрытием для хищных рыб-засадчиков. В выборе зарослей водной растительности определяющую роль играет зрение. Но в ориентации рыб играет роль также и орган слуха. Скорость распространения звука в воде в четыре с половиной раза выше, чем в воздухе, а поглощение звука в воде в тысячу раз меньше. Рыбы воспринимают как механические, так и инфразвуковые и звуковые колебания.

У рыб орган равновесия и слуха представлен только внутренним ухом, или перепончатым лабиринтом, расположенным в слуховых

капсулах задней части черепа. Перепончатый лабиринт состоит из двух мешочков: верхнего овального и нижнего круглого.

Чувствительными элементами внутреннего уха являются волосяные клетки, представляющие собой окончание слухового нерва.

Функцию органа равновесия выполняет верхняя часть перепончатого лабиринта — овальный мешочек с полукружными каналами, а восприятие звуков осуществляется в основном нижней частью лабиринта.

Восприятие звуков у рыб кроме внутреннего уха осуществляется с помощью органов чувств уже упомянутой системы боковой линии. Чувствительные клетки внутреннего уха и боковой линии имеют сходное строение, иннервируются ветвями слухового нерва и относятся к единой акустиколатеральной системе, центр которой находится в продолговатом мозге. Боковая линия расширяет диапазон воспринимаемых звуковых колебаний в сторону низкочастотных, являющихся результатом землетрясений, поверхностных волн, течений, взрывов, шумов механизмов.

Чувствительность внутреннего уха повышается у рыб с плавательным пузырем, являющимся резонатором и рефлектором звуковых колебаний. При помощи плавательного пузыря, связанного с внутренним ухом, рыбы способны воспринимать звуки низких и высоких частот.

Благодаря органам обоняния рыбы способны находить пищу, осуществлять контакты между особями своего вида, различая их пол, физиологическое состояние, распознавать объекты биотического окружения, ориентироваться во время миграций.

У костных рыб носовые отверстия обычно парные и располагаются впереди глаз на верхней стороне головы, а у хрящевых (акул, скатов, химер) — на нижней.

У большинства рыб каждая из ноздрей разделена перегородкой на переднее и заднее носовые отверстия. У многих представителей семейства собачковых (*Blenniidae*) носовые отверстия одинарные.

В зависимости от образа жизни и развития других органов чувств расположение ноздрей у рыб может быть разным. У рыб, обитающих на шельфе и в эпипелагиали и имеющих хорошее зрение, носовые отверстия расположены на верхней стороне головы между глазами и ртом. Например, у селакхий ноздри располагаются на нижней стороне рostrума и приближены к углам ротового отверстия.

У донных и придонных рыб, обитающих в более мутной воде, передние носовые отверстия вытянуты в виде трубочек и приближены

к ротовой щели, а у некоторых даже свешиваются с верхней челюсти вниз. Примером могут служить тупоносые бычки *Proterorhinus*, мадагаскарские слепые пещерные бычки *Tuphleotris*, пресноводные угри *Anguilla*, мурены *Muraena* и др. (рис. 2.8).



Рис. 2.8. Схема расположения и форма передних ноздрей у разных представителей семейства бычковых (*Gobiidae*): 1 — передние ноздри простые (*Pomatoschistus*), 2 — передние ноздри трубчатые (*Neogobius*), 3 — передние ноздри свисающие (*Proterorhinus*)

Медленно плавающие рыбы имеют сравнительно большие ноздри, в то время как у быстро плавающих, например, скумбриевых (*Scombridae*), носовые отверстия чрезвычайно малы. Такие отличия обусловлены образом жизни [4].

Позади глаз у хрящевых рыб и хрящевых ганоидов находятся отверстия-брызгальца, представляющие собой остаток нефункционирующих жаберных щелей. Благодаря брызгальцам обеспечивается проток воды. У многих рыб на голове имеются усики, служащие органами осязания и вкуса. Примером могут служить сомообразные рыбы.

Органы химической рецепции необходимы рыбам для получения информации о веществах, растворенных в воде, и вкусе пищи. Органы обоняния находятся в носовой полости. Орган представляет собой обонятельный мешочек, выстланный слизистой оболочкой, образующей фигурные складки-розетки разной величины и формы.

К органам обоняния подходят как обонятельные нервы, отходящие от переднего мозга, так и волокна тройничного нерва. Передний мозг является центром обоняния.

Рыбы чутко реагируют на сигналы опасности, так называемые вещества испуга, выделяемые при повреждении кожи. У разных рыб реакция испуга различна: одни быстро уплывают, другие затаиваются, третьи выпрыгивают из воды, четвертые зарываются в ил и т. д.

У рыб имеются органы химической необонятельной рецепции, воспринимающие вкусовые ощущения и общие химические раздражения, т. е. информацию о солёности, активной реакции среды (рН), содержании углекислоты, сероводорода и др. [304; 314].

Органы химической необонятельной рецепции представлены: вкусовыми почками, клубковидными и кустиковидными клетками, веретеновидными клетками, свободными нервными окончаниями тройничного, блуждающего, спинномозгового нервов. Центр химической необонятельной рецепции находится в продолговатом мозге.

Вкусовые почки расположены в полости рта, на усиках, жабрах, голове, лучах плавников, поверхности тела. Количество их на теле рыбы в первую очередь зависит от способа добывания пищи. Рыбы способны воспринимать различные оттенки вкуса — сладкое, горькое, солёное, кислое.

Специальные приспособления, обеспечивающие функционирование вкусовых и тактильных рецепторов, во внешнем строении рыбы проявляются в формировании различного рода придатков, на которых эти рецепторы располагаются. Примером являются относительно удлиненные специализированные лучи плавников — брюшных (гурами-нитеносцы *Trichogaster*, скалярии *Pterophyllum*, ошибки *Ophidion*, тресковые *Gadidae*), грудных (тригловые или морские петухи *Triglidae*), спинного (глубоководные хаулиоды *Chauliodus*) и др. Важную роль играют располагающиеся вблизи ротового отверстия усики. Указанные придатки несут на себе и тактильные, и вкусовые рецепторы. Как удлиненные лучи плавников, так и усики в количестве от одного до нескольких пар свойственны обычно донным и придонным рыбам, а также некоторым глубоководным видам, обитающим в толще воды.

Температуру воды рыбы ощущают всем телом.

Рыбы различают разницу в солёности на 0,03 ‰, в температуре — на 0,1–0,2 °С, рН — на 0,05–0,07 [219].

Главной функцией жабр является газообмен — поглощение кислорода и выделение углекислого газа. Жабры также участвуют в водно-солевом обмене, выделяя мочевины, аммиак, поглощая и выделяя воду и ионы солей (особенно ионы натрия). Частота движений жаберной крышки, т. е. частота дыхания, оказывается важным индикатором общего состояния организма рыбы.

Подход рыб одного вида к берегам в разные сроки, видимо, объясняется некоторыми местными различиями в температуре, инди-

каторами которых и оказываются те или иные рыбы. Жизненные циклы рыб в большинстве климатических зон регулируются температурой.

Самыми главными факторами, определяющими заход проходных рыб на нерест в реки, признаются температура воды и степень зрелости половых продуктов.

Личинки и мальки ханоса *Chanos chanos* выживают при очень больших колебаниях солености: от пресной воды и до 40 ‰, переносят значительное уменьшение количества кислорода и нормально чувствуют себя при прогреве воды до 38–41 °С. Однако они чувствительны к охлаждению и к заилению воды, погибая при понижении температуры воды до 15–12 °С.

Многие колючеперые рыбы коралловых рифов не выдерживают колебаний солености более 0,5 ‰. Пресноводные лопатоносы погибают в воде соленостью 0,3 ‰.

У миксин вода нормальной океанической солености 32–34 ‰ является оптимальной их средой. Снижение солености до 29–31 ‰ приводит к прекращению питания, а при уменьшении до 25 ‰ и более они погибают.

Стремление проходных рыб, и в частности — лососей, после полового созревания заходить в реки, в которых они сами появились на свет, свидетельствует о тонком ощущении вкусов и запахов и консерватизме их поведения. В то же время, будучи перемещенными в другое море, эти рыбы, подчиняясь инстинкту размножения, находят новые для себя реки, что указывает на определенную пластичность.

Черноморские кефали сингиль *Liza aurata* и остронос *L. saliens*, искусственно перемещенные в воды Каспия, быстро сформировали для себя миграционные пути, ставшие традиционными. Дальневосточная кефаль пиленгас *L. haematocheilus*, вселенная в Черноморско-Азовский бассейн, точно так же за несколько лет освоила наиболее подходящие для своего обитания акватории.

Весьма поучительной оказалась ситуация с морской миногой в Великих озерах в Северной Америке. Благодаря искусственным водным путям эта минога стала катастрофически быстрыми темпами расширять свой ареал и наносить огромный урон рыболовству. Для борьбы с миногами стали применять различные методы, включая и химические. На 135 реках, куда морская минога заходила из Великих озер, были сооружены различные заграждения. В ответ минога стала заходить в 266 новых рек, а всего в Великие озера впадают более

5,7 тыс. рек. К тому же минога увеличила темпы полового созревания за счет сокращения сроков личиночного развития [124]. Это показывает, что, несмотря на древность происхождения, миноги сохраняют способность приспосабливаться к изменяющимся условиям внешней среды.

Вслед за суточными и сезонными вертикальными миграциями планктонных и бентосных беспозвоночных многие батипелагические рыбы также совершают подъемы в поверхностный слой моря, опускаясь затем на глубину. Перемещаясь, рыбы становятся индикаторами вертикальных миграций беспозвоночных и в то же время индикаторами происхождения их предков из экосистем материковой отмели.

В процессе эволюции некоторые узкоспециализированные виды рыб утрачивали или приобретали те или иные органы, отличаясь этим от своих непосредственных предков.

Глубоководные удильщики (Ceratioidei) подотряда рыб отряда удильщикообразных живут на глубинах 1000 м и более. Тело короткое, кожа голая, брюшных плавников нет. Личинки развиваются в верхних горизонтах воды. У самок на голове имеются так называемые «удочки». Характерен половой деформизм. Длина самцов — 1,0–4,4 см, самок обычно — 2–20 см, а наиболее крупных — более 1 м. Самки у всех видов — хищники, а самцы питаются планктоном. В четырех семействах самцы паразитируют на самках. У самцов органы чувств развиты очень слабо.

Форма рта у самых разных видов рыб является важным экологическим признаком, указывающим на особенности их питания и приспособленность к условиям обитания.

2.2. ОРГАНЫ ДВИЖЕНИЯ

Одной из важнейших особенностей рыб, обитающих в толще воды, является их способность поддерживать себя во взвешенном состоянии. Эта способность обеспечивается, прежде всего, гидростатически, за счет приближения средней плотности тела к плотности воды (пресной, солоноватой, морской), в которой рыба обитает. Для обеспечения нейтральной или близкой к ней плавучести в теле рыб имеются включения, каковыми являются газы и жир, а также оводнение тканей и уменьшение содержания тяжелых элементов в скелете [5].

Первые этапы эволюции рыбы прошли в мелководной зоне. Для освоения больших глубин и удаления от берега акулообразные рыбы избавились от тяжелого панциря, а у кистеперых стали формироваться гидростатические органы в виде плавательного пузыря, превратившегося впоследствии в легкие, и создав, таким образом, предпосылки для выхода на сушу их потомков. Однако вначале это приспособление служило, прежде всего, для выживания в условиях дефицита кислорода.

Плавательный пузырь (*vesica natatoria*) — непарный или парный орган рыб, развивался как вырост передней части кишечника. Основная функция — гидростатическая. У некоторых групп рыб он выполняет дыхательную и звукоиздающую функции, а также роль резонатора и преобразователя звуковых волн.

Изначально у более древних рыб и части современных плавательный пузырь соединен с кишечником (открытопузырные рыбы). В процессе дальнейшей эволюции у многих костистых рыб плавательный пузырь был изолирован от кишечника (закрытопузырные рыбы). Регуляция газов в плавательном пузыре у таких рыб происходит через кровеносную систему с помощью так называемого овала или красного тела, представляющего собой густое сплетение кровеносных сосудов на внутренней стенке.

Многие костистые рыбы, ведущие донный, придонный и глубоководный образ жизни, утрачивают плавательный пузырь. Хорошо плавающие пелагические рыбы, совершающие регулярные вертикальные перемещения, также не имеют плавательного пузыря. Отсутствует он и у многих глубоководных (батиальных и абиссальных) рыб.

По образу жизни различают пелагических рыб, держащихся в верхних слоях прибрежных вод и в открытом море (сельди, сардины, скумбрия, сайда, тунцы и др.), и придонных и донных рыб, обитающих на шельфе, на дне или у дна (треска, пикша, камбаловые, горбыльвые, бычковые и др.).

Особую группировку составляют глубоководные рыбы, среди которых есть батипелагические, придонные, донные и абиссальные виды.

Нейтральная плавучесть облегчает рыбам маневрирование в толще воды без особых затрат энергии.

Гидродинамическая коррекция плавучести осуществляется у рыб приспособлениями пассивного и активного типов. Приспособления пассивного типа эффективны только при поступательном движении и

связаны с образованием у некоторых древних рыб парных плавников, выполняющих функции несущих плоскостей, но не осуществляющих каких-либо специальных поддерживающих движений. Приспособления активного типа, связанные с выполнением специальных поддерживающих движений, направленных на создание поддерживающих гидродинамических сил, могут действовать как во время поступательного движения, так и без него. Представителям *Agnatha*, *Placodermi*, *Acanthodei*, *Elasmobranchii* и примитивным костным свойственны только приспособления пассивного типа [5]. Современные рыбы в своем большинстве имеют приспособления обоих типов.

Плавники подразделяются на парные и непарные. К парным относятся грудные и брюшные, к непарным — спинной, анальный и хвостовой. У лососевых, харациновых, косатковых и сомиков-кошек между спинным и хвостовым плавниками имеется лишенный плавниковых лучей жировой плавник. И парные, и непарные плавники и, прежде всего, хвостовой в той или иной мере участвуют в движении рыб.

Плавники являются характерным признаком строения рыб. Их размеры, количество, форма, положение и функции различны. Обычно у рыб анальный плавник один, но, например, у трески их два, а у колючей акулы нет совсем.

Наибольшее разнообразие в строении наблюдается у хвостового плавника. В зависимости от величины верхней и нижней лопастей различают изобатный, гипо- и эпibatный типы хвостовых плавников. В изобатном плавнике верхняя и нижняя лопасти одинаковые (тунцы, кефали), в гипобатном удлинена нижняя лопасть (летучие рыбы), в эпibatном — верхняя (акулы, осетровые). В зависимости от формы и расположения относительно конца позвоночника выделяют несколько типов: протоцеркальный — в виде плавниковой каймы (миноги); дифицеркальный — внешне и внутренне симметричный (двоякодышашие); гетероцеркальный — несимметричный, когда конец позвоночника заходит в верхнюю, наиболее удлиненную лопасть плавника (акулы, осетровые); гомоцеркальный — наружно симметричный, причем видоизмененное тело последнего позвонка заходит в верхнюю лопасть (костистые) [219].

Обычно большинство рыб перемещаются в толще воды с помощью волнообразных изгибов тела или плавников. Этот способ свойственен *Placodermi*, *Acanthodei*, *Chondrichthyes*, *Osteichthyes*. Движение с помощью волнообразных изгибов тела называется

ундуляционным [5]. Различают три типа ундуляционных движений: осевой, псевдоосевой и периферийный.

При работе осевого движителя волнообразные локомоторные изгибы в той или иной мере охватывают само тело рыбы (изгибается сама его продольная ось). Ундуляционный движитель осевого типа свойствен Agnatha и громадному большинству рыб, включая и наиболее быстрых.

Для функционирования тела рыбы в качестве осевого ундуляционного движителя необходимо соблюдение трех основных условий: во-первых, тело должно обладать определенной гибкостью; во-вторых, рыба должна иметь мускульный аппарат, который обеспечивал бы локомоторные изгибания тела, и, в-третьих, тело должно иметь определенную боковую (латеральную или дорсовентральную) поверхность, которая при совершении плавательных движений отталкивается от обтекающей воды.

Прекрасными пловцами являются тунцы, достигающие длины, превышающей 3 м, и массы более 650 кг. Они имеют хорошо развитые сосуды кожи, боковых мышц тела и так называемых красных мышц, прилегающих к позвоночнику. Это приспособление позволяет тунцам быстро и долго плавать, развивая скорость до $90 \text{ км} \cdot \text{час}^{-1}$. Во время быстрого плавания температура тела у обыкновенного или синего тунца *Thunnus thynnus* превышает температуру воды на несколько градусов.

У рыб-прилипал (Echeneiformes) первый спинной плавник видоизменен в присоску, при помощи которой они прикрепляются к крупным рыбам (преимущественно акулам) или китообразным, используя их энергию для перемещения. Это типичные рыбы тропических и умеренных вод.

Отличия между различными группами рыб в степени развития так называемой красной мускулатуры, т. е. сосудистых сплетений в боковых мышцах, свидетельствуют о различной степени приспособленности к быстрому плаванию. Они могут служить индикаторными признаками.

Скорости порядка $90 \text{ км} \cdot \text{час}^{-1}$ и даже больше достигают парусниковые рыбы из семейства Istiophoridae, в которое входят марлины (Makaira), парусники (Istiophorus) и копьеносцы (Tetrapturus). У этих рыб удлиненное рыло, а первый спинной плавник длинный, высокий (кроме марлинов), напоминающий парус. Некоторые особи вырастают до 5 м длины и имеют массу до 800–900 кг. Это типичные активные, быстро плавающие эпипелагические хищники (рис. 2.9).

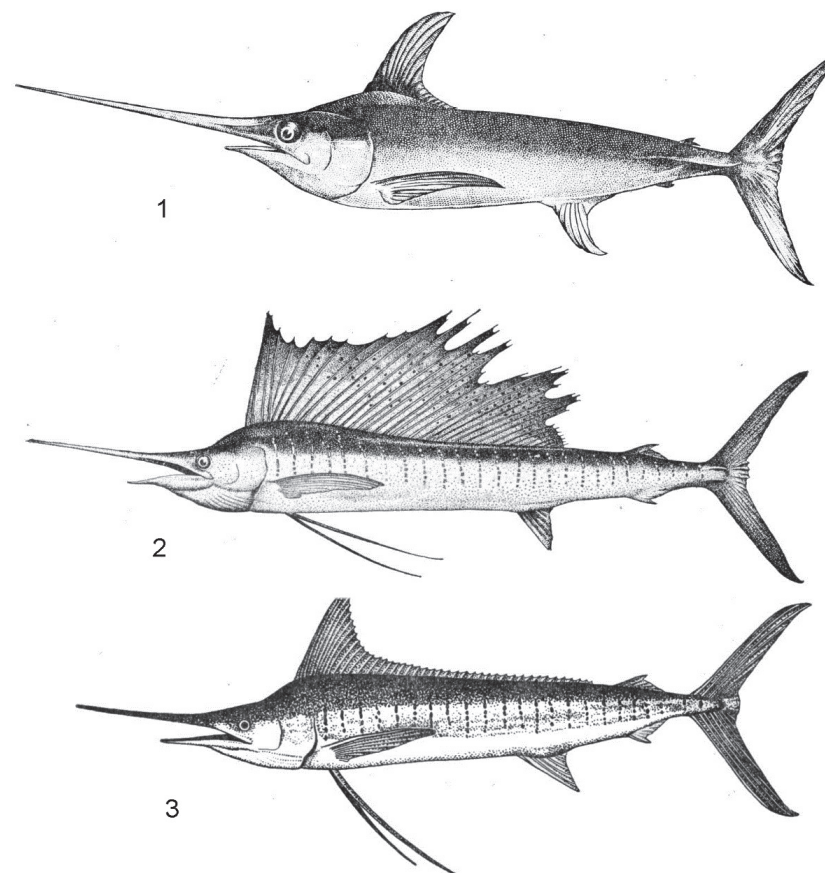


Рис. 2.9. Форма тела быстро плавающих эпипелагических рыб: 1 — меч-рыба *Xiphias gladius*, 2 — парусник *Istiophorus platypterus*, 3 — марлин *Makaira nigricans* [235]

И тунцы, и парусники имеют торпедообразную форму тела. Противоположным примером оказывается обыкновенная луна-рыба *Mola mola* из семейства сротнотелостных, достигающая веса 1 т. Эти почти круглые рыбы, являясь очень плохими пловцами, ведут батипелагический образ жизни и зачастую перемещаются течениями. Обнаруживаются на глубинах до 1000 м.

Плавающие в толще воды рыбы испытывают лобовое сопротивление, слагающееся из сопротивления формы, сопротивления трения и

индуктивного сопротивления. Величина сопротивления формы определяется, прежде всего, самой общей формой тела движущейся рыбы. Величина сопротивления трения зависит, прежде всего, от особенностей кожного и чешуйного покровов рыбы и площади поверхности ее тела. Величина индуктивного сопротивления зависит преимущественно от относительной ширины обтекаемого тела рыб [5].

Как уже упоминалось, исследователями выделены четыре типа хвостовых плавников. Протоцеркальный, или первичносимметричный, имеющийся только у личинок рыб. Гетероцеркальный плавник имеет увеличенную верхнюю лопасть, в которую продолжается хвостовой отдел позвоночника. Таким хвостом обладают хрящевые и осетровые рыбы. Появление плавательного пузыря у высших рыб способствовало развитию внешнесимметричного — гомоцеркального у костистых или дифицеркального, вторичносимметричного (двоякодышащие, многоперовые) хвостового плавника. Гомоцеркальный плавник костистых рыб может иметь различную по величине выемку.

У древних рыб первичная отрицательная плавучесть, как правило, сочетается с асимметричными формами хвостового плавника, которые непосредственно направлены на создание вертикальных гидродинамических сил.

У различных рыб наблюдается различная форма хвостового плавника. Он может иметь большую по величине нижнюю лопасть (гипоцеркия), одинаковые верхнюю и нижнюю лопасти (эпицеркия). В случае гипоцеркального хвостового плавника нижняя лопасть, куда входит ось тела, всегда является менее гибкой, чем верхняя. Поэтому при поперечных движениях плавника более гибкая верхняя лопасть, встречая сопротивление со стороны воды, всегда несколько отстает от нижней, в силу чего весь хвостовой плавник располагается наклонно, под отрицательным углом атаки, и создает силу, направленную не только прямо вперед, но и несколько вниз. Аналогичным образом эпицеркальный плавник, имея менее гибкую верхнюю лопасть и располагаясь при поперечных движениях под положительным углом атаки, создает силу, направленную не только вперед, но и вверх. У первичных рыб гипоцеркия соответствует наиболее примитивной общей организации, в частности полному отсутствию парных плавников [5].

В подавляющем большинстве случаев как у древних, так и у современных рыб функцию несущих плоскостей выполняют расположенные под положительным углом атаки грудные плавники и эпицеркальный хвостовой плавник.

Высшие костистые рыбы обычно имеют симметричный гомоцеркальный хвостовой плавник. Такой плавник в зависимости от направления проходящих по нему волн ундуляции способен создавать различно направленные силы.

В филогенезе рыбообразных и рыб приспособления гидродинамического действия, направленные на создание поддерживающих сил, последовательно дополняются энергетически более выгодными приспособлениями гидростатического действия (легкий скелет, плавательный пузырь, жировые депо).

Хвостовой плавник является важнейшим специализированным элементом осевого ундуляционного движителя рыб. Как отметил Ю. Г. Алеев [5], функции хвостового плавника многообразны:

1 — хвостовой плавник участвует в общей локомоторной работе тела рыбы, создавая движущую силу, что оказывается его основной функцией;

2 — действуя как пассивная несущая лопасть, гетероцеркальный хвостовой плавник создает некоторую вертикальную силу, поддерживающую или заглубляющую заднюю часть тела рыбы;

3 — при инерционном движении хвостовой плавник становится стабилизатором и отчасти вертикальным рулем;

4 — у большинства лучеперых рыб хвостовой плавник способен производить ряд сложных движений, вызывающих возникновение сил, расположенных в вертикальной плоскости и направленных под углом к продольной оси тела, которые способствуют активному изменению направления движения в вертикальной плоскости.

Причинами образования вертикально расположенного хвостового плавника с двумя симметричными лопастями являются особенности обтекания тела рыбы встречными токами воды и создание автономности действия его верхней и нижней половин. У рыб наблюдается достаточно четкая закономерность — чем быстрее она плавает, тем больше выемка в хвостовом плавнике.

Сильно выемчатый хвостовой плавник не приспособлен для обеспечения мощных резких ускорений. Рыбы, часто совершающие броски с места, из засады, имеют менее выемчатый, более веерообразный хвостовой плавник.

К непарным плавникам относятся спинной, анальный и упомянутый выше хвостовой. Спинных и анальных плавников у некоторых рыб может быть несколько. Некоторые виды рыб имеют огромные грудные плавники, приспособленные к парящему полету над водной

поверхностью. У некоторых рыб (лососевые, харациновые, некоторые сомовые рыбы) имеется также так называемый жировой плавник.

В основе локомоции при помощи ундулирующих движений плавников лежат волнообразные изгибания непосредственно пластинки плавника (Rajiformes, Syngnathiformes, Molidae и др.).

Наряду с ундуляционным двигателем многим рыбам свойствен так называемый весельный, когда парные плавники (обычно грудные) работают по принципу весел (Labridae, Pomacentridae, Gasterosteidae и др.).

Парные и непарные плавники (иногда отсутствуют) служат рулями или стабилизаторами при поступательном движении, которое в основном осуществляется за счет волнообразных изгибаний тела и плавников. У некоторых рыб движение происходит за счет изгибаний грудных (скаты) или спинного и анального плавников (иглобрюхообразные и др.) Иглобрюхообразные используют грудные плавники как весельный двигатель.

Уже на самых ранних этапах приспособления первичных рыб к плаванию грудные плавники и эпицеркальный хвостовой плавник обычно возникали практически одновременно [5; 6; 31; 235].

Парные плавники — грудные и брюшные. У хрящевых рыб они горизонтальные и служат несущими поверхностями и рулями глубины. У большинства костных рыб парные плавники располагаются в более или менее вертикальной плоскости и служат рулями поворотов. У некоторых придонных рыб (многоперые, кистеперые, двоякодышащие) парные плавники имеют мясистое основание в виде лопасти и используются для опоры. Редко парные плавники, как уже отмечалось, используются как органы активного плавания (скаты), передвижения по дну (триглы) и пр.

У акул и осетрообразных, т. е. более древних рыб, грудные плавники, выполняющие преимущественно функции несущих плоскостей и передних рулей, превращаются обычно в монолитные, хорошо обтекаемые плоскости, имеющие низкое лобовое сопротивление и сравнительно малую вертикальную подвижность. За их счет облегчается удержание рыбы в горизонтальном положении.

Рыбы осуществляют поддерживающие движения с помощью грудных плавников и хвостового и таким образом оказываются как бы «подвешенными» в толще воды за три точки. Изменяя режим работы грудных и хвостового плавников, рыба легко ликвидирует крен или дифферент или же напротив, создает их [5; 6].

У рыб, у которых активные функции грудных плавников играют значительную роль, последние обычно широкие, тупо закруглены и имеют веерообразную форму (многие Serranidae, Labridae, Gasterosteidae, Poeciliidae и др.) [5].

У высших рыб грудные плавники кроме функции планирования также выступают и как подруливающие устройства.

Входящие в отряд сарганообразных летучие рыбы (более 60 видов из 7 родов) способны к полету или точнее к взлету и парению при встречном ветре небольшой силы. Перед взлетом летучие рыбы разгоняются и выпрыгивают из воды навстречу ветру и волнению. Они распространены в тропических водах, в зонах пассатных и муссонных ветров и являются индикаторами этих зон.

Летучие рыбы преимущественно с помощью расправленных больших грудных плавников, выпрыгнув из воды, могут парить в воздухе, пролетая до 200 и даже 400 м при встречном ветре. Летучие рыбы также индикаторы приповерхностного слоя пелагиали.

Очень плохими пловцами являются прибрежные рыбы из семейства Syngnathidae, и особенно — морские коньки. Эти рыбы — индикаторы зарослевых биоценозов.

С помощью изгибаний тела, резких движений хвостовым плавником и движений грудными плавниками многие прибрежные рыбы способны быстро закапываться в песчаный и илисто-песчаный грунт. Такие рыбы являются индикаторами рыхлых донных осадков.

Хвостовой плавник некоторыми рыбами, в частности лососевыми, используется для выкапывания гнездовых ям в гравии, куда откладывается, а затем закапывается икра.

2.3. ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ РЫБООБРАЗНЫХ И РЫБ

Рыбы являются наиболее древними первичноводными челюстноротыми позвоночными, обитающими только в воде. Лишь рыбы отдельных видов способны некоторый период времени находиться вне воды. Отдельные виды приспособились к выживанию во временно пересыхающих водоемах (караси, вьюны, двоякодышащие и др.). В Черном море морские собачки *Vlenniidae* в утренние часы могут обнаруживаться сидящими на камнях вне воды.

У рыбообразных, хрящевых и древних костных рыб пелагических яиц не было. Эмбриональное развитие всех хордовых сходно. Низ-

шие хордовые — исключительно морские животные. Бесчерепные (Acania) иногда проникают в эстуарии.

Позвоночные животные, включая и рыб, как правило, раздельнополы. Половые железы обычно парные.

Размеры, форма, строение оболочек, величина желточных запасов, наличие жировых включений, плавучесть яиц рыб, как и сроки развития являются не только систематическими признаками, но и указывают на происхождение, положение на эволюционной лестнице, приспособленность к тем или иным условиям обитания.

В силуре-девоне рыбы уже выработали прибрежную пелагическую (нектобентосную) жизненную форму и сравнительно быстро заселили весь шельф. Можно полагать, что освоение рыбами всех крупных биотопов началось от берегов как вдоль дна и в придонном горизонте, так и непосредственно в толще воды и ее приповерхностном слое. В процессе расселения и расширения ареалов рыб происходило совершенствование приспособлений к размножению и особенностей размножения, обеспечивающих воспроизводство во времени без связи с дном.

Всех современных рыб в зависимости от условий обитания принято делить на пелагических (нектонных), придонно-пелагических (нектобентосных) и донных (бентосных). Среди пелагических выделяются группы неритопелагических и нектопелагических рыб, т. е. пелагических рыб открытых вод. Настоящие нектонные рыбы интенсивно формировались в мелу и палеогене. Океанические рыбы, очевидно, произошли от неритических, пройдя придонную стадию. Их расцвет связывается с неогеном.

В формировании нектонной океанической ихтиофауны во времени выделены стадии: 1 — неритическая или прибрежная наиболее древняя ихтиофауна; 2 — неритическая нектобентосная ихтиофауна; 3 — нерито-океаническая нектонная ихтиофауна; 4 — океаническая нектонная ихтиофауна. Последняя признается наиболее молодой и насчитывает сравнительно небольшое количество видов. Океанические нектонные рыбы относительно мало разнообразны, заметно уступают разнообразию бентосных, нектобентосных и неритических планктонных рыб [231; 253]. Считается, что разные группы рыб достигали океанической нектонной стадии в разное время и многократно. Это связывается как с эволюцией самых рыб, так и с эволюцией Мирового океана и гидросферы в целом.

Способность рыб быть индикаторами пространств Мирового океана и различных горизонтов его водной толщи вырабатывалась на протяжении десятков и сотен миллионов лет, т. е. постепенно во времени.

Распределение рыб в пространстве следует рассматривать не только по горизонтали, т. е. в широтном направлении, но и по вертикали, т. е. в толще воды по глубинам вплоть до дна.

Распределение рыб тесно связано с появлением, расцветом и исчезновением тех или иных групп в масштабах геологического времени. Менее масштабные процессы, например, происходили и происходят в Черноморско-Азовском бассейне под влиянием начавшейся 5–8 тыс. лет назад медитерранизации его ихтиофауны. Подобным образом изменяется как во времени, так и в пространстве состав ихтиофауны Красного и Средиземного морей после строительства Суэцкого канала. Имеются и другие примеры.

Со временем связаны сезонные нагульные и нерестовые миграции рыб в масштабах года. Для некоторых видов рыб важную роль играют внутрисуточные перемещения, связанные с изменениями освещенности приповерхностного горизонта водной толщи. Все эти перемещения также осуществляются и в пространстве.

Двоякодышащие рыбы, обитающие в тропическом поясе Африки, Южной Америки и Австралии, являются индикаторами существования некогда огромного континента Гондваны, разделившегося в результате дрейфа материков.

2.3.1. Особенности строения яиц рыб

В процессе оплодотворения у рыб происходит взаимный отбор гамет [229]. У хрящевых и некоторых костных рыб имеется внутреннее оплодотворение. У немногих групп появляется яйцеживорождение, т. е. задержка развивающегося яйца в нижних частях яйцеводов. Настоящее живорождение, когда устанавливается обмен между развивающимся зародышем и материнским организмом, отмечено у некоторых акулых рыб. Развитие яиц рыб может идти в специальных наружных складках кожи как, например, у морских игл, или на разных частях тела, в ротовой полости и даже в желудке.

Яйца имеют наружную белковую оболочку, обеспечивающую защиту от разного рода повреждений. Они все содержат некоторое ко-

личество желтка. Из яиц выклеваются личинки, более или менее похожие на взрослых особей. Развивающиеся из личинок мальки еще больше похожи на взрослых рыб. У морских угрей зачастую наблюдается сложный метаморфоз, и их личинки совсем не похожи на взрослых особей.

На разных этапах эволюции в процессе размножения у рыб прослеживаются разные стратегии. Хрящевые и наиболее примитивные костные рыбы (кистеперые, двоякодышащие) обычно откладывают сравнительно небольшое количество крупных яиц, из которых вылупляются крупные детеныши. У других костных, и особенно у костистых рыб, выметывается большое количество яиц, из которых обычно выклеваются небольшие слабообразованные личинки. К слову, как уже было отмечено выше, эти две стратегии были опробованы эволюцией еще на круглоротых.

Амфибии и наземные позвоночные, произошедшие от каких-то общих предков с кистеперыми рыбами, обычно формируют все меньшее количество яиц.

У костистых рыб в процессе эволюции прослеживается не только тенденция к увеличению количества яиц, но и тренд в направлении их пелагизации. Пелагические икринки имеют многие современные донные, придонные и пелагические рыбы, обитающие на шельфе и материковом склоне. У одних рыб развитие пелагической икры происходит в приповерхностном слое, а у других — в глубоких слоях водной толщи. У некоторых сельдей выметанные в реке яйца дрейфуют по течению в направлении моря.

Оболочки икринок (яиц) рыб выполняют ряд важных функций, среди которых — обеспечение ионного и кислородного обмена с окружающей средой, но все-таки главной у яйцекладущих рыб является их защитная роль.

Яйцевые оболочки рыб как защитные образования в зависимости от происхождения могут быть трех типов. Первичная, или желточная, формируется самим яйцом в процессе оводнения. У пелагических рыб она обычно бывает однослойной, тонкой, прозрачной. Служащая для прикрепления к субстрату у рыб с донной икрой вторичная оболочка, или хорион, формируется клетками фолликулярного эпителия. Присутствующая у многих рыб третичная оболочка яиц секретируется клетками полового тракта самок. Последняя обнаруживается у многих донных рыб. У ската-хвосткола *Dasyatis pastinaca* яйца — в слизистых чехлах, у европейского морского чер-

та *Lophius piscatorius* — в слизистых лентах. Вторичные и третичные оболочки зачастую снабжены нитевидными и иного вида выростами, обладающими клейкостью, кроме защитной функции служат еще и для прикрепления к субстрату. Слизистые оболочки яиц некоторых видов рыб способствуют всплыванию икринок в толщу воды одновременно.

Для большинства костистых рыб с пелагической икрой характерно относительно общее однообразие в строении яйцевых оболочек. Их икринки покрыты только первичной оболочкой, образуемой самим яйцом (ооцитом). Яйцевые оболочки рыб с пелагической икрой различаются толщиной и структурой (гладкая, сетчатая). Очень тонкая оболочка у пелагических икринок шпрота (*Clupeidae*), имеет толщину всего 2–3 мкм. У морского дракончика *Trachinus draco*, ведущего донный образ жизни, икра пелагическая, и толщина оболочки у нее близка к толщине оболочки яиц шпрота. Толщина оболочки у разных рыб изменяется от 2–3 до 17–18 мкм, а иногда и более.

Вторичная оболочка донных яиц хорошо развита у таких неритопелагических рыб, как черноморский сарган *Belone euxini* и черноморская атерина *Atherina pontica*. Для прикрепления к субстрату яйца этих рыб имеют нитевидные выросты. Первичная оболочка у них значительно толще, чем у пелагических икринок. У саргана она достигает 42 мкм. Хорошо развит хорион у собачковых (*Blenniidae*), бычковых (*Gobiidae*), губановых (*Labridae*) и др.

Яйцевые оболочки рыб с пелагической икрой не могут быть очень тяжелыми и очень прочными, т. к. из них обычно выклеваются слабообразованные предличинки и личинки длиной 1,5–3,0 мм. Усилий такой предличинки должно быть достаточно, чтобы прорвать оболочку и освободиться от нее, когда ее прочность ослаблена действием ферментов вылупления.

Установлено, что прочность оболочек пелагических икринок в сотни и даже в тысячи раз меньше прочности оболочек донных и вынашиваемых икринок. Если одна икринка морских игл раздавливается грузом не менее 10 г, икринки бычков *Neogobius* — грузом 40–300 г, то пелагические икринки разрушаются грузом 30–40 мг [75].

У черноморских рыб с демерсальной икрой оболочки яиц могут быть как очень прочными (сарган, бычки — рыжик, кнут, кругляк, песочник и др.), так и сравнительно малопрочными (черный бычок, бычки рода *Pomatoschistus* и др.). Наиболее прочными оказываются крупные икринки (3,6–5,1 мм), развивающиеся на дне среди камней

в зоне воздействия прибрежного волнения. Бычки ратан, рыжик, кнут, кругляк, песочник имеют икринки близких размеров, но все они развиваются в несколько отличных условиях и прочность оболочек их яиц различается [75].

Очевидно, что прочность оболочек яиц у рыб самым тесным образом зависит от экологических условий, в которых происходит эмбриональное развитие рыб.

2.3.2. Особенности размножения рыбообразных и рыб в процессе эволюции

В сохранении различных видов рыб на протяжении всей эволюции важную роль играли особенности размножения и выживаемость в эмбриональном, личиночном и мальковом периодах развития. Приспособленность к выживанию должна была соответствовать определенным диапазонам комплексов абиотических и биотических факторов, обеспечивая выживание достаточного для воспроизводства количества особей. При значительном изменении величины тех или иных факторов конкретные виды и целые группы рыб выпадали из состава биот.

Круглоротые — Cyclostomata. Бесчелюстные предки рыб обитали на шельфе на дне, вероятнее всего, в солоноватой воде. В настоящее время в составе фауны водоемов присутствуют миноги и миксины. Их выделяют в особый раздел (Agnatha) родственных древнейшим панцирным и позвоночным щитковым (Ostracodermi), которые в силуре и девоне формировали богатую фауну водных позвоночных в солоноватых лагунах. Среди вымерших выделяются самостоятельные классы [173; 226; 235].

Современных миног и миксин принято включать в состав подкласса щитковых (Osteostraci) — Cephalaspides. Все круглоротые раздельнополы. Миксины населяют моря. Около половины видов миног являются проходными видами. Они живут в прибрежных районах морей, а для размножения заходят в реки. С наступлением нереста перестают питаться.

Миксины для размножения и на зимовку отходят от берегов на большие глубины. Самки миксин обычно откладывают яйца на глубине более 100 м. Икра тяжелая и погружается на дно. Яйца миксин выметываются в количестве 15–30 штук. Они имеют овальную форму, длину 2,0–2,5 см и покрыты плотной рогоподобной оболочкой.

Несмотря на плотную капсулу, оплодотворение у них наружное, а для проникновения сперматозоида имеется пора (микропиле).

На противоположных концах капсул наблюдаются нитевидные выросты с якорьками. Они служат как для взаимного сцепления, так и для прикрепления к подводным предметам. Развитие происходит без метаморфоза. Личинки, покидающие роговую капсулу, уже похожи на взрослых особей.

Миноги, обитающие в пресной воде, выметывают до 1,5–3,0 тыс. икринок (ручьевая минога *Lampetra planeri*). Более крупные проходные миноги — европейская речная *L. fluviatilis* и каспийская *Caspiomyzon wagneri* — откладывают до 20–40 тыс. яиц, проходная дальневосточная минога *Lethenteron japonicum* — до 50–125 тыс. яиц. Наибольшей плодовитостью характеризуется морская минога *Petromyzon marinus*, выметывающая до 240 тыс. яиц.

Большинство видов миног размножаются один раз в жизни и после нереста погибают. Во время нереста миноги концентрируются в стайки и образуют колонии гнезд. Это продолговатые, овальной формы ямки в каменистом или галечном грунте. Постройку гнезда ведут и самец, и самка. В головной части гнезда, как правило, находится достаточно большой камень, к которому самка присасывается. Затем к ней присасывается самец, обхватывая хвостом ее тело. Половые продукты выметываются одновременно. Яйца миног диаметром 10–12 мм имеют грушевидную форму, оболочка клейкая.

Яйца миног содержат сравнительно небольшое количество желтка. Через 3–12 дней после оплодотворения из икринок вылупляются личинки.

У европейской речной миноги *Lampetra fluviatilis* икра — грушевидной формы диаметром 12 мм. Каждая самка выметывает в среднем 20 тыс. яиц. Выклев личинок происходит на 11–14 день после оплодотворения икры. В отличие от миксин миноги в своем развитии проходят стадию личинки, которая длится 4–5 лет. Личинки миног, названные из-за образа жизни пескоройками, очень отличаются от взрослых особей. Пескоройки концентрируются на заиленных, со слабым течением участках рек, где большую часть времени проводят, зарывшись в грунт.

Как отмечалось выше, принято различать два класса настоящих рыб — класс хрящевые рыбы (Chondrichthyes) и класс костные рыбы (Osteichthyes). В настоящее время встречаются хрящевые рыбы, относимые к подклассу пластиножаберных (Elasmobranchii) и подклас-

су химер, или слитночерепных, называемых также цельноголовыми (Holoccephali). В составе современных пластиножаберных выделяют две большие группы — надотряд акул (Selachomorpha) и надотряд скатов (Batomorpha).

Размножение пластиножаберных происходит путем откладки яиц, яйцеживорождения и живорождения. Большинство современных видов характеризуется яйцеживорождением. Плодовитость пластиножаберных невелика — единицы, десятки. У многих хрящевых рыб сперматозоиды с помощью копулятивных органов (птеригоподий) вводятся в клоаку самки. Для всех хрящевых рыб, в отличие от костистых, характерно внутреннее оплодотворение.

Хрящевые рыбы — Chondrichthyes. Яйца хрящевых рыб крупные и содержат большие запасы желтка. Эмбриональное развитие идет медленно. У разнозубых, или бычьих акул (Heterodontidae) оно длится до 7, у кошачьих акул (Scyliorhinidae) — до 8–9, у химер (Chimaeridae) — до 9–12 месяцев, у ромбовидных скатов (Rajiformes) — от 4 до 14 месяцев. Вылупляющиеся из яиц детеныши обычно отличаются от взрослых рыб только размерами и способны к самостоятельному существованию. Среди хрящевых рыб есть яйцекладущие, яйцеживородящие и живородящие виды.

Акулообразные — Selachiformes. Считается, что Selachii или Elasmobranchii впервые появились в среднем девоне. К ним относят древних акул Hexanchoides, рогатых или разнозубообразных акул Heterodontoides, настоящих акул Selachoides и скатов Batoidei. Древние акулы полностью вымерли. Отряд рогатых или разнозубообразных объединяет наиболее примитивных по своему строению акул.

Многожаберникообразные акулы (Hexanchiformes) имеют 6–7 жаберных щелей. К ним относятся плащеносные (Chlamydoselachidae) и многожаберные (Hexanchidae) акулы, которые ведут глубоководный образ жизни. Многожаберникообразные акулы относятся к яйцеживородящим. Шестижаберная акула *Hexanchus griseus* приносит 50–100 акул, близкий вид — семижаберная акула *Heptranchias perlo* — от 9 до 20.

Акулы-самки откладывают обычно немного крупных яиц, покрытых снаружи плотной роговидной оболочкой. Оплодотворение внутреннее. Яйцо, вышедшее из клоаки, имеет сплюснутую четырехугольную форму с отходящими от углов нитями, способными скручиваться. Ими яйца прикрепляются к водорослям, кораллам,

камням и не падают на дно, т. к. оказавшись там, они, видимо, из-за нехватки кислорода, прекращают развитие.

Китовая акула *Rhincodon typus* считается самой крупной из современных рыб и достигает в длину 15–20 м. Размножается она, откладывая яйца, заключенные в роговидную капсулу длиной 67 см и диаметром 40 см.

У рогатых или разнозубых акул (Heterodontidae) жаберных щелей — пять. Оболочка их яиц опоясана спиральной пластинкой и снабжена нитевидными выростами. У калифорнийской рогатой акулы *Heterodontus californicus* яйцо обычно имеет около 10 см в длину и 5 см в ширину, причем самка одновременно откладывает только одно такое яйцо. Эмбриональное развитие продолжается около 7 месяцев, и новорожденный детеныш появляется на свет, имея примерно 20 см в длину.

Акула-нянька *Ginglimostoma cirratum* относится к числу яйцеживородящих. Самка вынашивает 26–28 эмбрионов.

Акулы-молоты (Sphyrnidae) размножаются яйцеживорождением или живорождением. У разных видов самки вынашивают от 6–9 до 30–40 детенышей, сходных по своему строению и пропорциям со взрослыми рыбами и имеющих длину 45–50 см.

Длиннокрылая акула *Carcharhinus longimanus* размножается путем живорождения, принося 5–7 акул длиной до 40 см.

Ламнообразные акулы (Lamniformes) являются яйцеживородящими. У самки обыкновенной морской лисицы *Alopias vulpinus* появляются на свет 2–4 детеныша длиной 1,0–1,5 м. Сельдевая акула *Lamna nasus* рождает 3–5 детенышей длиной 50–60 см. Развивающиеся эмбрионы активно поедают находящиеся рядом неоплодотворенные яйца.

Обитающая в Черноморско-Азовском бассейне обыкновенная колючая акула, или катран *Squalus acanthias*, является яйцеживородящим видом. Развитие эмбрионов происходит в теле самки. Яйц может быть от 3 до 15 и более. Они находятся в роговых капсулах диаметром около 4 см. Вынашивание эмбрионов продолжается 18–22 месяца. Появившиеся на свет акулята достигают длины 20–26 см.

Скаты — Batomorpha. Скаты размножаются, откладывая на дне на различный субстрат яйца, заключенные в прочную капсулу, или принося живых детенышей.

Пилорылые скаты, или рыбы-пилы (Pristidae), размножаются путем яйцеживорождения. Самки вынашивают 15–20 детенышей. Пятнистый гитарный скат *Rhinobatos lentiginosus* также относится к

яйцеживородящим видам. Самки приносят до 6 детенышей. Самка самого крупного из скатов — гигантского морского дьявола, или манты *Manta birostris*, приносит одного детеныша шириной около 125 см. Скот морской кот, или хвостокол *Dasyatis pastinaca*, обитает в Черном и Азовском морях. Самки производят на свет до 12 детенышей.

У ромбовых скатов (Rajidae) инкубация яиц длится от 4 до 14 месяцев. Они откладывают яйца, заключенные в оболочку длиной 6–10 см, а выходящие из них молодые скаты имеют длину 10–15 см. Встречающийся в Черном море колючий скат, или морская лисица *Raja clavata*, размножается путем откладывания на донную растительность на твердый субстрат нескольких десятков яиц. Яйца находятся в роговых капсулах четырехугольной формы с выростами по углам. Выросты затрудняют перенос яиц донными течениями. Из яиц вылупляется молодь длиной 12–13 см и шириной до 8 см.

Химеры — Holocephali. Химеры (слитночерепные, или цельноголовые), видимо, произошли от каких-то древних вымерших акулообразных предков. Костные рыбы с ними преемственно не связаны. Химеры представляют собой боковую филогенетическую ветвь.

У химерообразных (Chimaeriformes) наблюдается откладывание яиц на дне. Каждое яйцо заключено в роговую капсулу длиной 12–42 см. У многих оболочка покрыта клейкими нитевидными выростами, обеспечивающими прикрепление к камням и водорослям. Развитие эмбрионов длится 9–12 месяцев. У зародышей с каждой стороны головы формируется по пучку длинных нитей, выполняющих функции наружных жабр. К моменту выхода из капсул и перехода к свободной жизни они исчезают.

У европейской химеры (*Chimaera monstrosa*) самки откладывают яйца почти круглый год на глубинах не менее 40 м. У самок в яичниках находятся до 200 яиц, но одновременно в каждом созревает лишь одно. Яйцо заключено в роговидную вытянутую, веретенообразной формы капсулу от 16,3 до 17,7 см длины. Из них порядка 3–4 см составляет постепенно утончающийся к концу придаток с нитью, с помощью которой яйца прикрепляются к субстрату.

У обыкновенного каллоринха *Callorhynchus callorhynchus*, достигающего более метра в длину и веса до 10 кг, яйцевые капсулы имеют длину от 17 до 42 см. У *Callorhynchus antarcticum*, обитающего в холодных водах Антарктики, оболочка яиц — ромбовидной формы с закругленными углами. Яйца покрыты многочисленными нитевидными выростами.

Ископаемые представители химеровых *Helicoprion bessonowi* отмечены от нижнекаменноугольного времени до нижнего триаса. Известны из нижнепермских отложений окраинных морей океана Тетис, в состав которого входил и бассейн современного Черного моря.

Лучеперые рыбы появились в девонский период и являются потомками палеонисков. К подклассу лучеперых относятся древние ганойдные (Ganoidei) и костистые (Teleostei) рыбы. Впервые они найдены в отложениях возрастом около 220 млн лет.

Исследованиями показано, что наиболее высокоорганизованные формы лучеперых сходны с наиболее примитивными костистыми.

Среди костных рыб есть виды, достигающие длины 5–7 м и массы 500–1500 кг. К ним относятся пресноводные (белуга, калуга, сом, бразильская арапаима) и морские — меч-рыба, марлины. Однако они не достигают величины хрящевых, среди которых, как уже отмечалось, имеются акулы до 15 м длины и более. В то же время среди них есть такие крошечные рыбки, как филиппинские бычки, становящиеся половозрелыми при длине 7–11 мм.

Плодовитость костных рыб колеблется от нескольких десятков икринок (у ряда арктических рогаток, морских игл и бычков) до 1–9 млн икринок (у камбаловых и тресковых). У луны-рыбы плодовитость достигает 28 млн икринок.

У большинства рыб нерест происходит при строго определенных условиях среды (температура, соленость, содержание кислорода, освещенность, pH и др.), а у рыб с донной икрой — еще и соответствующего субстрата.

Среди костистых рыб многие выметывают пелагическую икру, ограничивают заботу о потомстве подходом к местам нерестилищ с необходимыми условиями среды, благоприятными для развития выметываемой икры.

Многоперообразные (Polypteriformes) занимают особое положение как среди современных, так и среди известных ископаемых рыб. У них имеются как древние черты, так и особенности, не свойственные ни одной другой группе современных рыб. Рыбы этого отряда представлены двумя современными родами и 11 видами в водоемах тропической Африки. Некоторые черты строения сближают их как с девонскими палеонисками, так и с двоякодышащими (Dipnoi). На спине у многоперовых имеются от 5 до 18 складывающихся спинных плавников необычного строения. Обнаруживаемый у них пла-

вательный пузырь сходен с таковым двоякодышащих, но не похож на плавательный пузырь костных рыб. Он, как и у двоякодышащих, используется для дыхания, а также выполняет функции гидростатического органа.

Представители семейства многоперых (Polypteridae) размножаются в затопляемых реками поймах и болотах. Икра мелкая и откладывается просто на водную растительность. Выклюнувшиеся личинки с каждой стороны головы снабжены крупными наружными жабрами, расположенными над обычными. Эти дополнительные органы дыхания исчезают через несколько недель после вылупления.

Рыбы семейства осетровых (Acipenseridae) или хрящевые ганоиды (Chondrostei). Считается, что осетрообразные, отнесенные к ганоидным рыбам, произошли от древнейших бесчелюстных, ближайшими потомками которых были силурийские щитковые. У современных осетровых сохранились некоторые древние и примитивные черты организации.

Осетровые очень плодовиты и имеют донную икру. Считается, что особенно крупная белуга *Huso huso* могла выметывать до 40 млн икринок. Обычно же самки белуги выметывают 0,5–5,0 млн икринок диаметром 3–4 мм. Осетры за сезон выметывают 0,8–2,4 млн икринок, северяга — 20–360 тыс., стерлядь — 6–140 тыс.

В семействе осетровых есть проходные, полупроходные и пресноводные рыбы. Осетровые поздно созревают и относятся к рыбам с длительным жизненным циклом. Все осетровые нерестятся в реках на галечно-песчаном или галечном грунте, на быстром течении и при высоком содержании кислорода в воде. Икра клейкая. Эмбриональное развитие длится от двух до десяти суток. Выклюнувшиеся личинки имеют довольно большой желточный мешок, удерживающий их на дне. После рассасывания желточных запасов переходят к экзогенному питанию вначале планктонными организмами, дафниями и циклопами. Позже начинают поедать мизид, гамарид, олигохет и личинок хирономид. По мере роста молодь осетровых в то же лето скатывается в предустьевые пространства рек.

В составе осетровых рыб Черноморско-Азовского бассейна встречаются 6 видов: белуга *Huso huso*, русский осетр *Acipenser gueldenstaedtii*, шип *A. nudiventris*, атлантический осетр *A. sturio*, северяга *A. stellatus*. Только в реках обитает стерлядь *A. ruthenus*. Атлантический осетр и шип являются наиболее редкими. Запасы осетровых поддерживаются искусственным воспроизводством.

Как уже отмечалось, к костным рыбам (Osteichthyes) относятся два подкласса — лопастеперых (Sarcopterygii) и лучеперых (Actinopterygii) рыб.

Лопастеперые — древние костные рыбы. В девонский период 300–325 млн лет назад они были многочисленны в морских и пресных водах. В указанный подкласс входят двоякодышащие (Dipnoi) и кистеперые (Crossopterygii).

Кистеперые рыбы, отнесенные к высшим рыбам (Teleostomi), появились 300–400 млн лет назад и имели очень широкое распространение. Современными представителями кистеперых рыб являются всего два вида рода латимерия отряда целакантообразных (Coelacanthiformes) — *Latimeria chalumnae*, обитающая у восточного и южного побережья Африки, и *L. menadoensis*, пойманная в 1997 г. у острова Сулавеси в Индонезии [366].

L. chalumnae — яйцеживородящая рыба. Яйца у нее имеют диаметр 8–9 см и массу около 800 г. Зрелые яйца — темно-красного цвета, покрыты тонкой оболочкой, пронизанной порами. Развитие эмбрионов проходит, как и у хрящевых рыб, в яйцеводе. Сформировавшиеся мальки имеют длину 30–33 см.

Надотряд двоякодышащих (Dipnoi) включает отряд рогозубообразных (Ceratodontiformes). Это единственная дожившая до нашего времени группа некогда многочисленных двоякодышащих. Они появились в девоне и процветали в триасе. В состав рогозубообразных, населяющих водоемы тропического пояса Южной Америки, Африки и Австралии, входят представители двух семейств — рогозубовых (Ceratodidae) и чешуйчатниковых (Lepidosirenidae). Всего их насчитывается 6–7 видов. Еще в мезозойскую эру встречались виды двоякодышащих рыб, относимые к тому же отряду, что и ныне существующие.

Австралийский рогозуб или цератод *Neoceratodus forsteri* — крупная рыба, достигающая длины 175 см и массы свыше 10 кг, относится к яйцекладущим рыбам. Яйца выметываются на водную растительность. Они заключены в студенистую оболочку. Развитие длится 10–12 дней. У родительских особей забота о кладках яиц отсутствует.

Двоякодышащая рыба из семейства чешуйчатниковых — большой протоптер *Protopterus aethiopicus*, обитающий в бассейне реки Конго, откладывает до 5 тыс. икринок. Длина взрослой рыбы достигает 2 м, масса — 17 кг.

Бурый протоптер *Protopterus annectens*, достигающий 1 м длины и массы 4 кг — обычная рыба Западной Африки. Для размножения

протоптер выкапывает на подходящих участках с водной растительностью специальные гнезда в виде нор с двумя-тремя входными отверстиями. В самой широкой части норы на глубине около 40–50 см формируется расширяющаяся нерестовая камера. Икра откладывается непосредственно на достаточно плотное глинистое дно. Икринки имеют диаметр около 4,0 мм. Количество икринок в одной кладке может варьировать от нескольких сотен до нескольких тысяч. Самец охраняет гнездо и подобно черноморским бычкам аэрирует воду движениями плавников, прогоняя ее через выводковую камеру. После выклева личинки некоторое время остаются в гнезде и, лишь достигнув длины 30–35 мм, покидают убежище.

Южноамериканский род чешуйчатников *Lepidosiren* представлен одним видом — южноамериканским чешуйчатником или лепидосирином *L. paradoxa*. Как и протоптеры, лепидосирином роет специальное нерестовое гнездо в виде норы длиной до 1,0–1,5 м. Икринки диаметром до 7,0 мм откладываются на подстилку из отмерших листьев и травы, специально занесенных в гнездо самцом. Гнездо охраняется и аэрируется самцом вплоть до выклева личинок. Личинки лепидосирина, как и протоптеров, имеют дополнительные внешние жабры. У них есть цементная железа, с помощью которой личинки подвешиваются к «потолку» гнезда вплоть до рассасывания желточных запасов. Активно питаться личинки начинают при длине 55 мм.

Рост плодовитости у рыб в процессе эволюции указывает на увеличение риска в выведении потомства, достаточного для устойчивого воспроизводства вида.

У некоторых костных рыб, как и у хрящевых, наблюдается живорождение. Оно обеспечивается путем внутреннего оплодотворения, и развитие личинок происходит внутри яичников. У хрящевых же рыб зародыши развиваются в расширенных яйцеводах.

У костистых рыб живорождение отмечено у карпозубых (*Cyprinodontidae*), пецилиевых (*Poeciliidae*), полурыловых (*Hemiramphidae*), эмбиотоковых (*Embiotocidae*), бельдюговых (*Zoarcidae*), скорпеновых (*Scorpaenidae*), в частности у морских окуней.

Крупные самки морских окуней рода *Sebastes* из отряда скорпенообразных являются яйцеживородящими. Они выметывают 10–300 тыс. личинок длиной до 4–6 мм.

Плодовитость костистых яйцеживородящих обычно невелика. У европейской бельдюги *Zoarces viviparus* рождается от 10 до 400 мальков длиной до 3,5–4,0 мм.

Большинство видов костных рыб раздельнополы. Среди каменных окуней *Serranidae* и морских карасей *Sparidae* известен нормальный гермафродитизм, когда поочередно созревают мужские и женские половые железы. У некоторых окунеобразных (*Labroides* и др.) обе железы могут функционировать параллельно. При отсутствии партнера одиночная рыба сначала откладывает икру, а затем поливает ее молоками.

Оплодотворение у костистых рыб преимущественно наружное, и лишь у некоторых видов оно внутреннее. Самцы обычно созревают раньше самок. У большинства самки несколько крупнее самцов, а у видов, охраняющих кладки, самцы часто крупнее самок.

Наиболее плодовиты некоторые виды, выметывающие пелагическую икру. Так, луна-рыба *Mola mola* производит за раз до 300 млн икринок.

У современных костистых рыб, нерестящихся на дне или среди зарослей водной растительности, икра более тяжелая и часто более крупная. У одних видов ее наружная оболочка клейкая, а у других на ней имеются нитевидные выросты. Эти приспособления способствуют закреплению икринок на субстрате в местах нереста. Многие рыбы с донной икрой охраняют кладки вплоть до выклева личинок.

В процессе перехода от донного и придонного образа жизни к обитанию в толще воды и ее поверхностных слоях рыбы выработали способность выметывать плавучую или пелагическую икру, зачастую в огромных количествах. Однако из нее выклеваются, как правило, слаборазвитые предличинки или личинки, также развивающиеся в толще воды.

Пелагическая икра современных костистых рыб плавает в толще воды на различных горизонтах. Обычно она мелкая, часто с довольно большой жировой каплей. У некоторых видов плавучесть обеспечивается обводнением наружной оболочки и самого яйца, а также выростами на оболочке.

Самый обширный надотряд перкоидных (*Percomorpha*) включают около 10 отрядов, около 200 семейств и около 9000 видов.

Два отряда надотряда циприноидных рыб (*Cyprinomorpha*) — карпообразных (*Cypriniformes*) и сомообразных (*Siluriformes*) насчитывают около 8,2 тыс. видов. Отряд карпообразных насчитывает 13 современных семейств с 489 родами и 4423 видами и одно ископаемое семейство [376].

Отряд сомообразных включают 40 современных семейств с 497 родами и 3781 видом и 3 ископаемых семейства [376]. Сомообразные распространены в водоемах Европы (3 вида), Азии (842 вида), Африки (557), Северной (50), Центральной (64) и Южной (2169) Америки, Океании (44), в Атлантическом (20), Индийском (41) и Тихом (60) океанах. В водах Австралии встречаются вторично пресноводные представители угрехвостых сомов; в водоемах полярных регионов планеты их нет.

Среди костистых речных и вообще пресноводных рыб сравнительно мало видов, имеющих пелагическую или донную неохраняемую икру. Можно предполагать, что одной из причин, заставивших многих проходных и полупроходных рыб нереститься в толще речных вод или на каменистом дне и песчаном грунте, оказался пресс различных хищников в морских и солоноватых водах. Так ведут себя проходные и полупроходные осетровые, сельдевые, лососевые рыбы. Нагуливаясь в морских или солоноватых водах, свою икру они выметывают в пресной воде, имеющей меньшую плотность, чем солоноватая и морская. Современные речные рыбы в основном откладывают икру на водную растительность.

Атерина грунион (*Leuresthes tenuis*) из отряда атеринообразных (Atheriniformes), живущая у побережья Калифорнии и достигающая 17 см в длину, в период наиболее высоких приливов ночью подходит к самому берегу и выметывает икру у уреза воды, зарывая ее в песок на глубину около 5 см. Отнерестившиеся особи уходят затем в море. Развитие икры происходит в мокром песке и через месяц с новым высоким приливом выклюнувшиеся мальки уносятся в море.

Среди современных рыб, выметывающих донную икру, как и среди рыб с пелагической икрой, имеются виды, которые только подыскивают подходящие для их развития условия. Известно, что атлантическая сельдь, корюшка, мойва, песчанки, речные пескари нерестятся на песчаном дне на участках с достаточным количеством кислорода. Заметно лучшая аэрация обеспечивается для икры на каменистых и галечных грунтах в реках, где откладывают икру осетры, усачи, маринки, османы, храмули. В морях это терпуги, полчешуйные бычки и др.

Многие рыбы, не охраняющие икру, выметывают ее на водные растения. Это в частности пресноводные рыбы: караси, карпы, плотва, лещ, линь, щиповки, вьюны, окунь. Среди морских — это атерины, сарганы, беломорские и тихоокеанские сельди. Ряд рыб выметы-

вает икру на плавучие водоросли-саргассы. К ним относятся сайра, летучие рыбы и др.

У лососей забота о потомстве состоит в подготовке в песчано-гравийном дне на быстрых участках рек ям, в которые откладывается и сразу закапывается икра.

Северотихоокеанские и антарктические кареопрокты с помощью отрастающего в период размножения яйцеклада помещают икру в жаберную полость крупных литодовых крабов.

Многие рыбы заботятся о своем потомстве на протяжении всего эмбрионального развития и строят или находят для этого специальные гнезда. Так, пинагоры, бычки-керчаки, понто-каспийские бычки, помацентровые рыбы откладывают икру между камнями или под камнями. Северные вьюны-маслюки и бычки из рода *Pomatoschistus*, встречающиеся в Черном море, откладывают икру в пустые створки раковин моллюсков и охраняют ее. Некоторые понто-каспийские бычки, центрарховые, американские сомы вырывают на дне норы, в которые помещают кладку икры и охраняют ее.

Некоторые рыбы строят охраняемые гнезда из водорослей. Таковы колюшки, смариды и др. Описаны плавучие гнезда в виде кольцевого валика из обрывков макрофитов, окружающего плавающую икру у змееголовов, или в виде плотика из водорослей с горкой пузырьков воздуха и икринок под ними у некоторых южноамериканских сомов, или полностью из пузырьков воздуха или из пены с икринками внутри, как у лялиусов, сомиков-каллихтов, бойцовых рыб-петушков.

У многих рыб икра вынашивается на теле самцов или в специальных выводковых сумках. Самцы куртусовых рыб обладают совершенно уникальным приспособлением для охраны потомства. На затылочной части головы у них имеется загнутый крючок, представляющий собой плотный кожистый вырост, который укреплен на гребне верхнезатылочной кости. Во время нереста самка откладывает на этот крючок гроздь икринок, и самец носит их на себе в течение всего периода эмбрионального развития — вплоть до выклева личинок. Панцирные американские сомы вынашивают икру на брюхе, бразильские сомы — под нижней губой, морские коньки и морские иглы — в сумках, расположенных в брюшной части, или просто на брюхе.

Немало рыб вынашивают икру во рту, как, в частности, цихлиды (*Cichlidae*), ариевые (морские) сомы (*Ariidae*), апогоновые (*Apogonidae*), ряд видов бойцовых рыб-петушков. Самцы некоторых южноамериканских сомов вынашивают икру в желудке.

Развитие выметанной оплодотворенной икры длится от нескольких часов (тюлька, многие аквариумные рыбки) до нескольких недель (треска, камбалы), нескольких месяцев (лососи) и даже до года (анчоус).

Выклюнувшиеся из икры личинки и мальки находятся в окружении многих врагов. Ими питаются хищные личинки насекомых, планктонные и донные ракообразные, гидроиды, медузы, амфибии, земноводные, птицы, но в наибольшем количестве — рыбы. С ростом количество врагов сокращается, но и сами мальки становятся более заметными.

Тарпонообразные (Elopiiformes) внешне походят на крупных сельдей, однако имеют боковую линию. Развитие тарпонообразных происходит по тому же типу, что и у угреобразных (Anguilliformes). Лептоцефалы тарпонообразных очень похожи на лептоцефалов угрей и отличаются только строением хвостового плавника.

У атлантического тарпона *Megalops atlanticus* плодовитость зависит от размеров самок и колеблется от 4,5 до 20,7 млн икринок. Личинки-лептоцефалы достигают длины 23–24 мм и в ходе метаморфоза уменьшаются до 14–15 мм. У элопсов (Elops) личинки-лептоцефалы достигают длины 47 мм. В ходе развития их длина уменьшается до 18–20 мм.

У гисовых рыб (Pterothrissidae) личинки-лептоцефалы в первом периоде роста достигают длины 124 мм, а затем их длина уменьшается до 4–6 см и происходит перестройка общего облика в сторону сходства со взрослой рыбой. Начинается второй период роста уже малька.

В литературе описаны случаи поимки нескольких гигантских лептоцефалов длиной до 1,8 м. Предполагается, что они могут быть личинками гигантских угрей, чье редкое появление на поверхности трактуется как наблюдение «морского змея».

Названием костистые рыбы (настоящие костистые рыбы) Teleostei обычно объединяют рыб, уже не относящихся к более примитивным ганоидным рыбам. Среди них имеется наименее специализированная группа отрядов, появившихся более 100 млн лет назад в нижнем мелу. Эти рыбы сохранили некоторые архаичные черты строения. В эту группу включают клюпеоидных, араваноидных, ангвилоидных, циприноидных и частично атериоидных рыб. Они обычно имеют преимущественно сельдеобразный, лососеобразный, щукообразный, карпообразный и угреобразный облик.

Современные сельдеобразные рыбы во многом похожи на тонкочешуйных рыб (Leptolepiformes), известных с юрского периода. Одной из примитивных групп сельдеобразных являются элопсы.

В надотряд клюпеоидных рыб входят отряды тарпонообразных, гоноринхообразных, сельдеобразных, лососеобразных и миктофообразных. Эти рыбы сохранили некоторые древние черты строения.

Предки группы сельдеобразных рыб встречаются с середины триаса, т. е. за 150–160 млн лет до нашего времени. Наиболее близки к исходным предкам рыбы сельдевидного типа.

В следующую, появившуюся позже группу, относят рыб из отрядов лососеобразных (Salmoniformes) и миктофообразных (Mictophiformes). Таковы лососевидные, корюшковидные, серебрянковидные рыбы. Во многих семействах этой группы встречаются глубоководные рыбы, обладающие органами свечения.

К третьей группе относят щуковидных, галаксиевидных, стомиевидных, гладкоголовых рыб из лососеобразных. Представители многих семейств встречаются на больших глубинах.

В меловом — переходная группа к возникшим позже более прогрессивным колючеперым рыбам.

Наиболее прогрессивную группу представляют настоящие колючеперые рыбы, появившиеся с верхнемелового периода и достигшие своего расцвета в нашу эпоху. В нее включены отряды перкоидных и батрахтоидных рыб окунеобразного, скумбриобразного, камбалообразного и иных типов строения.

Из сельдевых в Черноморско-Азовском бассейне отмечены: черноморско-азовская морская сельдь *Alosa maeotica*, черноморско-азовская проходная сельдь *A. pontica*, азовско-черноморский пузанок *A. tanaica*. В южной и юго-западной частях Черного моря встречаются европейская алоза *A. alosa* и средиземноморская финта *A. fallax*.

Лососеобразные (Salmoniformes) близки к сельдеобразным и, как и они, имеют в своем строении некоторые примитивные черты. Лососевидные (Salmonoidei) — пресноводные и проходные рыбы северного полушария. Икра у них донная и, в отличие от осетровых, не клейкая и довольно крупная. У многих видов достигает 5–7 мм в диаметре. Нерест происходит в реках на галечных и галечно-песчаных грунтах. Икра откладывается в ямы, вырытые преимущественно самцами. Сразу после нереста над ними насыпаются бугры, что должно препятствовать быстрому сносу икры течением и выеданию ее разно рода организмами. Икринки, а затем и выклюнувшиеся личинки

находятся в буграх вплоть до полного рассасывания желточных запасов. В Черном море из лососевых известен черноморский лосось, или кумжа *Salmo labrax*.

Широко распространено представление, в соответствии с которым проходные рыбы совершают далекие миграции к местам нереста и икрометания для того, чтобы их икра развивалась в местах их первоначального обитания.

В соответствии с правилом Расса — Торсона — Маршалла, размеры яиц морских рыб и беспозвоночных закономерно увеличиваются от низких широт к высоким, а также с увеличением глубин в батииали и абиссали. Также возрастает доля видов с димерсальной икрой. В то же время имеются и исключения. Мелкие яйца продуцируются рядом обитателей высоких широт, а очень крупные — обитателями тропической эпипелагиали [9].

Географическая закономерность в изменении размеров яиц, плодовитости, типа нереста и степени эмбрионизации является показателем степени напряженности биотических отношений, функции видовой разнообразия и трофической структуры сообществ [9].

РЫБЫ — ИНДИКАТОРЫ ЕСТЕСТВЕННЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ВАЖНЕЙШИХ АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ ВОДНЫХ МАСС

Распределение морских животных, включая и рыб, в первую очередь определяется влиянием климата или температуры, составом морской воды и глубиной, т. е. давлением. Солнечный свет — главный источник лучистой энергии — возбуждает деятельность биосферы и дает почти весь наличный запас тепла. Распределение солнечной энергии на Земле определяет широтные климатические зоны, а иначе говоря — локальные количества наличной энергии [152].

В структуре дна Мирового океана преобладают линейные формы: хребты, цепи островов, зоны разломов и впадины [20]. Указанные обстоятельства во многом определяют распределение морских рыб.

Всего в число морских рыб в морях и океанах и рыб, обитающих в пресных водах, входят около 34,5 тыс. видов. Морских и океанических рыб разделяют на прибрежных, эпипелагических и глубоководных. Известно около 9,1 тыс. видов, обитающих на континентальных шельфах материков и в водах, омывающих различные острова. В эпипелагиали над большими глубинами обитают около 260 видов. Общее количество глубоководных рыб составляет около 2 тыс. видов, но на глубинах более 6000 м встречаются всего 10–15 видов [219].

Глубоководных рыб, т. е. обитающих глубже 200 м, насчитывается около 2 тыс. видов, относящихся к 80 семействам (из 495 известных). Среди них выделяют: древнеглубоководных, или истинно-глубоководных, и вторичноглубоководных, или шельфоглубоководных [219].

Обитание рыб на тех или иных глубинах указывает на их отношение к такому экологическому фактору, как давление, которое, как известно, возрастает с увеличением глубины на каждые 10 м на одну атмосферу.

Примером влияния температуры на видовое разнообразие ихтиофауны может служить изменение числа видов рыб в дальневосточных и северных морях. В теплом Японском море ихтиофауна представлена около 600 видами. В Охотском море обитают 276 видов рыб.

Карское море населяют 61 вид рыб, в том числе морских — 32 вида. В море Лаптевых обнаруживается всего 28 видов рыб, из которых морских — 19. Необходимо, однако, отметить, что и соленость вод в северных морях несколько понижена.

В Атлантическом и Индийском секторах Антарктики обнаружено более 60 видов рыб из 40 семейств, относящихся к трем промыслово-географическим комплексам: умеренно-тепловодному, умеренно-холодноводному и антарктическо-холодноводному. Видовое разнообразие рыб уменьшается от субтропической к антарктической зоне [153].

В расположенном преимущественно в умеренной зоне Черноморско-Азовском бассейне обнаруживается около 240 видов рыб, из которых абсолютное большинство — морские и полупроходные.

Водные экосистемы представляют собой наиболее уязвимые части биосферы, чутко реагирующие на различные проявления антропогенного пресса, проявляющегося в результате разнообразного комплексного использования и безвозвратного потребления вод, в которых обитают биотические компоненты этих экосистем, включая и рыб.

Под влиянием химического, теплового и биогенного загрязнения водоемов происходят резкие изменения абиотических факторов водной среды, таких как температура, соленость, ионный состав, содержание кислорода, рН, определяющих нормальную жизнедеятельность рыб, их кормовых объектов и биоты в целом. Вселение инвазивных видов гидробионтов из разных систематических групп может вызвать коренные перестройки в экосистемах.

В отличие от многих прикрепленных и неприкрепленных беспозвоночных абсолютное большинство рыб при постепенном изменении абиотических факторов водной среды, если для этого есть возможность, уходят из неблагоприятного участка и избегают его. Особенно опасно для рыб резкое изменение фактора или его воздействии на всю экосистему более или менее одновременно.

Экстремально измененные абиотические факторы водной среды — летально высокая или низкая соленость, летально высокая или низкая температура, острый дефицит кислорода, летально низкие величины рН, летально высокие концентрации двуокиси углерода (CO_2) и сероводорода (H_2S) могут сами по себе без дополнительного действия токсикантов вызывать массовую гибель рыб. Так происходит при опреснении или осолонении придаточных водоемов и при превращении их в водоемы-охладители, водоемы-накопители бытовых стоков и т. д.

На примере одной из популяций тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*, обитающей в прибрежной зоне Северной Америки, установлено, что при снижении солености до 8 ‰ и повышении до 28 ‰ скорость развития и выживаемость эмбрионов снижается, размеры и выживаемость предличинок также более низкие. Ниже 8 ‰ и выше 28 ‰ отмечается 100 % гибель эмбрионов и предличинок [349].

Воздействие экстремально высокой температуры 17 °С на икру беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* сразу после оплодотворения в течение 6 часов сопровождалось увеличением диаметра икринок с 1,59 мм при оптимальной температуре до 1,85 мм [129].

Исследованиями показано, что воздействие на икру водой пониженной солености (до 3 ‰) в течение 34 часов с момента оплодотворения обусловило появление около 30 % неоплодотворенной икры и смертность эмбрионов до вылупления 17 %. В воде оптимальной солености (20 ‰) количество неоплодотворенной икры и смертность эмбрионов составляли до 1 %.

У охотской и других популяций тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* при солености ниже 5 ‰ резко проявляется разнокачественность икринок у разных самок. У одних яйца развиваются нормально, у других развитие прекращается, у третьих проявляются различные уродства, и они не доживают до выклева [120].

Наибольшее влияние на состав ихтиофауны морских экосистем оказывают резкие и значительные изменения солености и температуры вод.

Для многих рыб важную роль в их распределении играет увеличение мутности и снижение прозрачности воды. Менее чувствительными в этом отношении оказываются донные и придонные рыбы неретического комплекса.

3.1. АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

На протяжении своей эволюции — во времени и в разных районах Мирового океана, окраинных и внутренних морях, в разных климатических поясах, на разных глубинах, т. е. в пространстве, рыбы испытывали и испытывают те или иные изменения важнейших абиотических факторов. К их числу, в первую очередь, относятся: температура, соленость, содержание кислорода (O_2), двуокиси угле-

рода (CO_2) и сероводорода (H_2S), величина pH. Видимо, среди современных рыб не найти таких, которые могли бы существовать во всем возможном диапазоне всех перечисленных факторов. Но, как известно, среди рыб есть виды, способные обитать при широком интервале колебаний одного или нескольких абиотических факторов. Если речь идет более чем об одном факторе, то такие виды называют эврибионтными. Если рыбы способны жить при широких колебаниях одного фактора, например, солёности, то это — эвригаллинные виды, а температуры — эвритермные и т. д. Рыб, обитающих в узком диапазоне нескольких абиотических факторов, относят к стенобионтным, а к одному, например, солёности — к стеногаллинным, к температуре — к стенотермным и т. д. Эврибионтные виды обычно оказываются эвритопными, т. е. могут населять различные биотопы, а стенобионтные вообще могут существовать лишь в каком-то одном специфическом биотопе и являются стенотопными.

Для различных районов морей и океанов характерны большие или меньшие колебания абиотических факторов. Наиболее изменчивыми являются прибрежные воды умеренных широт, а наиболее стабильными — глубоководные участки Мирового океана. Рыбы, отдающие предпочтение и выживающие в определенном диапазоне основных абиотических факторов, являются индикаторными для таких величин факторов и их сочетания.

Приспособленность рыб к какому-то узкому диапазону факторов является свидетельством их длительной эволюции в условиях незначительных колебаний величины факторов, а эврибионтность указывает на значительную изменчивость абиотических условий в период их становления.

Индикаторными признаками рыб, указывающими на их принадлежность к ихтиоценам тех или иных биотопов, является не только их встречаемость, но и общее строение тела, окраска, поведение, способы плавания и питания и другие особенности экологии.

Возможность выбора рыбами того или иного диапазона изменений абиотических факторов и их сочетаний обеспечивается функционированием их сенсорных органов и систем.

В качестве индикаторных видов среди рыб предпочтение обычно отдается более стенотопным и более чувствительным к рассматриваемому фактору.

Отношение рыб к изменениям абиотических факторов определяется их чувствительностью и устойчивостью, которые находятся

в обратной зависимости: высокая чувствительность сопровождается низкой устойчивостью и наоборот.

Показателями чувствительности организма рыбы служат либо минимальное время проявления первичной реакции (латентный период) той или иной физиологической системы или биохимического процесса, либо минимальная сила воздействия исследуемого фактора, вызывающая изменение функционального состояния организма. В противоположность этому показателями устойчивости являются или максимальное время выживания рыб при экстремальных нагрузках заданной силы или максимальное по силе воздействие, которое способен выдержать организм в заданное время [189].

Многими экспериментами доказано, что такие экологические факторы, как экстремально высокие температуры, экстремально высокая или экстремально низкая солёность, нарушенный ионный состав, низкое содержание кислорода и высокое содержание двуокиси углерода и сероводорода в воде, низкие величины pH воды, большое количество взвеси в воде сами по себе вызывают гибель рыб, нарушают их воспроизводство, изменяют их поведение и распределение в водоеме.

3.1.1. Солёность

Солёностная толерантность и устойчивость ихтиофаун различных водоемов определяется как предшествующей эволюцией рыб, так и условиями их существования непосредственно в конкретном водоеме в данный период времени.

Вода является одним из наилучших растворителей, и все природные воды содержали в прошлом и содержат в настоящее время то или иное количество растворенных минеральных и органических веществ. Концентрацию этих веществ принято выражать в промилле (‰) и в граммах на кубический дециметр ($\text{г} \cdot \text{дм}^{-3}$). В промилле обычно выражается солёность морских вод, а в граммах на кубический дециметр — минерализация континентальных вод и различных растворов.

С солёностью морских и минерализацией природных вод и солёностной толерантностью и устойчивостью рыб также тесно связаны такие явления и понятия как осмос и осморегуляция.

Под осмосом понимается односторонняя диффузия растворителя через полупроницаемую перегородку (мембрану), отделяющую рас-

твор от раствора меньшей концентрации. Осмос обусловлен стремлением системы к термодинамическому равновесию и выравниванию концентраций раствора по обе стороны мембраны. Он характеризуется осмотическим давлением, равным избыточному внешнему давлению, которое следует приложить со стороны раствора, чтобы прекратить осмос.

Рыбы способны к осморегуляции, под которой подразумеваются физико-химические и физиологические процессы, обеспечивающие относительное постоянство осмотического давления внутренней среды (крови, лимфы, внутриклеточной жидкости). В ходе осморегуляции осуществляется выведение воды и задержка солей (пресноводные рыбы) или выведение солей (морские рыбы) из организма, а также задержка и перераспределение их в организме.

Одна и та же концентрация веществ и одинаковое осмотическое давление в растворе могут быть обеспечены одним веществом, например, хлоридом натрия (NaCl) и многими веществами. Однако для природных водоемов характерен определенный набор солей и ионов, формирующий их главный солевой и ионный состав.

Если благодаря длительному существованию и перемешиванию соотношение главных ионов в морской воде в настоящее время оказывается относительно постоянным, то общая соленость и осмотическое давление могут испытывать значительные колебания — от нескольких промилле до 40–45 ‰ и даже выше.

Примерно около 1 млрд лет тому назад значительная часть докембрийских осадков стала состоять из карбонатных пород, а хлор стал преобладающим анионом, и морская вода, видимо, достигла такого состава, который был очень близок к ее современному составу [246].

В какой-то период своей истории предки современных рыб сумели заключить в своем организме часть внешней водной среды и приобрели способность поддерживать ее относительное постоянство. В конкурентной борьбе разных групп рыб преимущество получили именно те, которые выработали более эффективные механизмы осморегуляции, позволяющие поддерживать постоянство внутренней среды при больших колебаниях общей солености и изменениях соотношения главных ионов во внешней среде.

Населяя резко различающиеся по концентрации неорганических ионов морские, солоноватые и пресные воды, рыбы вынуждены с помощью различных морфофизиологических и физиолого-биохимических механизмов постоянно стабилизировать химический состав

внутренней среды, т. е. изолировать внутриклеточные и внеклеточные жидкости от прямого воздействия повышенной или пониженной солености окружающей среды. Отдельные ионы стали выполнять регуляторную роль в водно-солевом обмене рыб с внешней средой.

Морские костистые рыбы живут в гипертонической среде и поэтому теряют воду через жабры, кожу, мочу, фекалии. Чтобы сохранить водно-солевой уровень в крови более жидким, чем во внешней среде, рыбы стали «пить» морскую воду с последующей утилизацией воды и выделением избытка солей через жабры и кишечник.

Жабры у всех пресноводных костистых рыб ионы хлора и натрия адсорбируют, а у морских — экскретируют. У проходных и эвригаллиных рыб эта способность жабр совмещается.

Пресноводные рыбы должны постоянно выделять воду, чтобы не разбухнуть. Они физиологически приспособлены удалять воду из организма и задерживать соли, которые могут выводиться из тела вместе с водой.

Наибольшее количество неорганических веществ крови рыб относится к солям Na^+ , K^+ , Ca^+ , Mg^+ . Эти четыре катиона в комбинации, главным образом, с тремя анионами: Cl^- , CO_3^{2-} и PO_4^{3-} образуют главную массу минерального состава крови и определяют многие ее константы, причем на долю NaCl приходится 86–95 % солей крови.

Привлекает внимание то, что перечисленные выше ионы в крови рыб находятся в соотношениях, близких к таковым в морской воде. На 100 ионов натрия приходится приблизительно по 2 иона кальция и калия. Количество указанных ионов определяет соленость крови, а их соотношение — многие ее физико-химические свойства, создавая ту солевую среду, благодаря которой могут нормально существовать белки протоплазмы клеток [314].

Чтобы сохранить постоянство внутренней среды, характерное для каждого вида рыб, они либо накапливают соли, либо выделяют их в воду. В организме рыбы осуществляется постоянный солевой обмен и регуляция качественного и количественного состава солей и ряда других веществ (в частности мочевины), участвующих в создании определенного осмотического давления.

Поскольку главная масса солей крови рыб является хлоридами, то зачастую общая соленость крови определяется по хлору, т. е. так же, как у морской воды. Сопоставление хрящевых рыб с костистыми и морских рыб с пресноводными показывает, что больше всего хлора в крови у морских акул и скатов. Кровь хрящевых рыб содержат боль-

ше хлора, чем у костистых (из одинаковой среды обитания), а морские содержат больше хлора, чем пресноводные.

В современных морях соотношение главных катионов на 100 атомов натрия составляет 2,1–2,2 атомов калия, 1,2–2,2 — кальция и 11,4 — магния. По данным палеохимии в первичном океане на 100 атомов натрия приходилось 94–147 атомов калия, 5,7 — кальция и 0,09 — магния. Из указанного следует, что во времени соотношение главных катионов в океане изменялось. Рыбы возникли не в первичном океане, и поэтому соотношение главных ионов, которое они стремятся сохранять, отражает ионный состав воды океана на некотором промежуточном этапе. Количество ионов калия в современной океанической воде меньше, чем в крови современных рыб в 1,5–4,0 раза; количество ионов кальция может быть до 1,5 раза ниже и до 2 раз выше; количество ионов магния может быть до 4,5 раза выше.

Можно сделать вывод, что относительное содержание ионов калия в Мировом океане во времени уменьшалось весьма существенно, т. е. в 50–70 раз; ионов кальция снизилось в 2–3 раза, а магния, наоборот, возросло в десятки раз.

Морская вода современных морей и океанов не является однородной по солености и ионному составу и, прежде всего, соотношению главных ионов. Видимо, так было и в древних морях и океанах. Можно полагать, что приспособление рыб к ионному составу воды происходило и происходит на протяжении всего времени их эволюции.

Экспериментально установлено, что соотношение ионов в крови рыб настолько важно для них, что они легче переносят значительные колебания общей солености воды при условии уравновешенности отдельных ионов, чем нарушение их соотношения [72; 144; 145].

Предки современных рыб сумели перейти к такому солевному составу внутренней среды, который не зависит от изменений химического состава во внешней среде. Это дало им ряд преимуществ и, прежде всего, возможность более широкого расселения. Говоря о постоянстве внутренней среды рыб, следует помнить, что оно относительно, т. к. изменения в узких пределах происходят.

Сходство ионных соотношений в морской воде и в крови рыб указывает на, видимо, морское происхождение далеких предков первичных рыб [314].

Осмотическое давление крови — один из важнейших факторов внутренней среды рыб. Оно зависит как от концентрации ионов и

молекул, так и вообще от концентрации всех частиц. Об осмотическом давлении есть смысл говорить тогда, когда раствор отделен от чистого растворителя полупроницаемой перегородкой. В противном случае происходит смешивание растворов благодаря диффузии. Полупроницаемые оболочки клеток оказываются такими мембранами, омываемыми снаружи кровью. При изменении осмотического давления крови нарушается водный обмен клеток и форменных элементов крови. Осмотическое давление крови, в свою очередь, зависит от осмотического давления внешней среды и от обмена веществ.

Все рыбы обладают такими физиологическими приспособлениями, которые позволяют морским хрящевым и всем пресноводным рыбам освобождаться от избытка воды или наоборот — морским костистым рыбам удерживать воду в организме и постоянно ее пополнять. Таким образом, в норме рыбы сохраняют относительное, изменяющееся лишь в небольших пределах, осмотическое постоянство внутренней среды, поддерживая, таким образом, благоприятные для функционирования клеток условия (рис. 3.1).

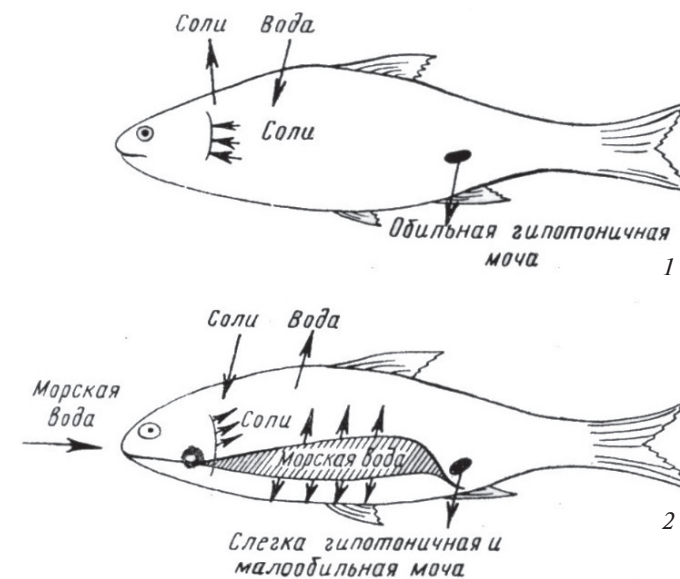


Рис. 3.1. Схема механизмов осморегуляции у пресноводных (1) и морских (2) костистых рыб по Флоркену [314]

Величина физиологически допустимых изменений осмотического давления крови у разных видов и экологических групп рыб разная. Клетки тела проходных рыб не повреждаются при значительно большем диапазоне изменений осмотического давления крови, чем клетки тела непроходных рыб.

Современный Мировой океан имеет воду несколько иного химического состава, чем океан силура и девона — периодов, когда появились рыбы.

Минеральный состав крови и величина ее депрессии отличаются от таковых окружающей среды. У акул и скатов величина депрессии крови очень мало превышает депрессию морской воды. Однако по общему минеральному составу и особенно ионному составу кровь сельхозов сильно отличается от ионного состава среды. У морских костистых и всех пресноводных рыб эта разница выражена еще резче (табл. 3.1).

Таблица 3.1

Величина депрессии (Δ) в крови крупных групп рыб [314]

Группа рыб	Депрессия — Δ		Среда рыб (депрессия — Δ)	Среднее осмотическое давление в атмосферах	
	средняя	размах колебаний		кровь	внешняя среда
Хрящевые					
морские	2,20	1,92–2,39	1,90–2,30	26,6	24,8
пресноводные	0,97	0,90–1,92	0,02–0,03	11,8	0,3
Костистые					
морские	0,73	0,67–0,91	1,90–2,30	8,8	24,8
пресноводные	0,52	0,42–0,60	0,02–0,03	6,3	0,3

У акул и скатов приблизительно 50 % осмотического давления крови обеспечивается NaCl, а 50 % обеспечивается другими веществами (в частности мочевиной). У хрящевых рыб повышенное осмотическое давление крови вызвано не только солями, но и веществами неэлектролитного характера, а у костистых — почти исключительно солями.

У хрящевых рыб изменение внешнего осмотического давления действует как раздражитель на белковый обмен веществ, на количество вырабатываемой мочевины. Мочевина участвует в водном обмене не только у сельхозов, а и у ряда других древних рыб. Она способствует сохранению постоянства осмотического равновесия между кровью и морской водой.

Уже у первых позвоночных (рыбообразных) появились приспособления, позволяющие им сохранять мало меняющийся ионный состав крови при изменениях такового в морской воде, но эти механизмы еще не давали им возможность иметь свое независимое осмотическое давление крови.

Количество мочевины в крови рыб разное. Больше всего ее содержится в крови древних хрящевых рыб и миксин. Наряду с мочевиной в поддержании осмотического давления участвует ряд веществ белкового происхождения.

Из многочисленной литературы следует, что общей закономерностью для пресноводных, полупроходных, проходных и морских рыб из различных семейств и отрядов является рост эвригалинности и повышение осморезистентности на разных стадиях постэмбрионального развития от выклева из оболочки до рассасывания желточного запаса у предличинок до окрепшей молоди в условиях соответствующих мест обитания каждого вида. У развивающегося организма рыбы формируются и усиливаются функции осморегуляторных систем.

Существенные и резкие изменения солености, ионного состава и соотношения ионов во внешней среде для развивающейся икры рыб разных видов могут вызывать повреждения и быть губительными для эмбрионов, предличинок и личинок, еще не сформировавших органы осморегуляции. Их выживаемость обеспечивается толерантностью к солености клеток.

Абсолютное большинство морских рыб в эмбриональном периоде могут выживать в широком диапазоне солености. Это — диапазон, в котором может оплодотворяться и нормально развиваться то или иное количество яиц с выклевом живых предличинок. В нем сравнительно четко выделяется диапазон оптимума, в которых нормальный выклев наблюдается у большинства эмбрионов. У примыкающих с обеих сторон к зоне оптимума зонам по мере уменьшения и увеличения солености отмечается нарастающее количество разного рода уродств и погибших предличинок. Это — зоны толерантности. При дальнейшем уменьшении или увеличении солености достигаются такие ее величины, когда наблюдается гибель 100 % эмбрионов и предличинок. Это уже летальные диапазоны.

Установлено, что у саргана *Belone euxini* при низкой солености воды в результате нарушений образуется уродливый бластодиск и снижается активность эмбрионов. Минимальная выживаемость ли-

чинок черноморского саргана отмечена при солености 15 и 33 ‰ [129].

У лобана *Mugil cephalus* оплодотворение и развитие яиц происходит в диапазоне солености 15–42 ‰. Оптимум же приурочен к 22–23 ‰. У сингиля *Liza aurata* при солености 12 ‰ размер предличинки меньше, чем в оптимальных условиях при 15–19 ‰ [129].

У черноморской хамсы зона оптимума для эмбрионов и предличинки — 16,5–19,0 ‰, а у азовской — 11–16 ‰. Зоны толерантности у них более близки — соответственно 8–22 и 6,3–20,0 ‰ [129]. Хамса *Engraulis encrasicolus* имеет средиземноморское происхождение.

В воде с повышенным содержанием солей оболочка у икринок после вымета набухают относительно слабее, перивителлиновое пространство у них оказывается меньшим по объему, чем в воде с меньшей концентрацией солей. Величина икринок в воде повышенной солености относительно меньше, а удельный вес (плотность) больше, чем в воде пониженной солености. От этих особенностей зависит плавучесть, а следовательно, и выживаемость зародышей. Пелагические личинки, всплыв под пленку поверхностного натяжения, гибнут, так же, как и при погружении на дно, где подвергаются заиливанию или выеданию. Из-за различий в солености воды диаметр икринок может отличаться на 20–25 %. И размеры, и удельный вес икринок являются индикаторами условий, в которых происходит нерест.

Известно, что пелагические яйца некоторых видов рыб в течение короткого времени после оплодотворения обладают способностью к некоторой осморегуляции желточного мешка и зародыша, т. е. фактически происходит корректировка их плавучести.

Эмбриогенез проходных рыб проходит в более узком диапазоне и при меньшей солености, чем у морских. При величине солености от 1,7 до 7,5 ‰ у эмбрионов белуги *Huso huso*, русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* и севрюги *A. stellatus* процент уродств незначителен, но смертность предличинки достигает 20–30 %. Предличинки белуги и русского осетра в воде соленостью 10,5 ‰ погибают полностью.

Оптимальная зона солености для эмбрионального развития у волжской сельди *Alosa volgensis* лежит в диапазоне 0,5–15,0 ‰, а толерантная — 15–25 ‰; у предличинки — соответственно 0,5–10,0 и 10–20 ‰. При солености 30 ‰ количество уродливых эмбрионов резко повышается, и погибают 100 % особей.

Успешное оплодотворение икры лососевых рыб (Salmonidae) возможно при солености до 6–7 ‰. В дальнейшем эмбрионы могут нор-

мально развиваться в воде соленостью 12–13 ‰, а у некоторых видов — и выше. Предличинки проходных лососевых не выживают при солености более 4–12 ‰.

Полупроходные и солоноватоводные рыбы размножаются и развиваются в эмбриональном периоде при солености заметно более низкой, чем проходные, за исключением сельдевых (Clupeidae), имеющих морское происхождение. Оплодотворение икры и развитие может происходить при солености 10–12 ‰. Верхняя граница оптимума обычно не превышает 4–5 ‰. Полупроходные и солоноватоводные рыбы являются индикаторами вод промежуточной солености между морскими и речными.

Активность сперматозоидов с изменением солености воды может также изменяться.

У пресноводных рыб разных видов на эмбриональных и постэмбриональных стадиях развития наблюдается различная солеустойчивость. Эмбриональное развитие леща *Abramis brama*, синца *Ballerus ballerus*, густеры *Blicca bjoerkna*, щуки *Esox lucius* протекает нормально при солености воды 0,5–1,0 ‰, а с увеличением солености до 6–7 ‰ темп развития замедляется, растет количество уродств, снижается выживаемость.

Верхняя граница оптимальной зоны солености личинок разных видов пресноводных и полупроходных карповых (плотва *Rutilus rutilus*, тарань *R. rutilus heckelii*, вобла *R. caspicus*, кутум *R. kutum*, жерех *Aspius aspius*, лещ *Abramis brama*, белый амур *Ctenopharyngodon idella*, белый *Hypophthalmichthys molitrix* и пестрый *H. nobilis* толстолобики, сазан *Cyprinus carpio*, обыкновенный *Carassius carassius* и серебряный караси *C. gibelio*) находится в интервале 3,2–7,5 ‰; сублетальная граница зоны толерантной солености лежит у них в диапазоне от 6,3 до 12,5 ‰. Близкая соленость 12,0 ‰ оказывается сублетальной границей для личинок и мальков многих пресноводных и полупроходных окуневых рыб [129].

Изменения солености воды могут приводить к изменению воздействия токсического вещества на рыб. Такое явление известно для многих детергентов. Установлена тесная связь между снижением поверхностного натяжения и токсическим воздействием на рыб. Диапазон летальных концентраций находится в пределах поверхностного натяжения от 450 до 550⁻⁵ Н · см⁻¹. Так как на снижение поверхностного натяжения влияет также и концентрация солей, то действие детергентов и соленость тесно связаны [341].

3.1.2. Температура

Рыбы относятся к холоднокровным животным, и температура их тела мало отличается или совсем не отличается от температуры окружающей среды. В связи с этим она не постоянна. Наибольшие колебания температуры наблюдаются в водоемах умеренных широт, а наименьшие — в экваториальной и полярных зонах Мирового океана. В Мировом океане наибольшие колебания температуры отмечаются в неритических зонах и в приповерхностном слое, а в глубоководных участках температура наиболее стабильна.

Для умеренных широт характерны значительные суточные и сезонные изменения температуры.

Температура — важнейший эволюционный и экологический фактор, определяющий современный состав ихтиофауны водоемов. С температурой напрямую связаны интенсивность обменных процессов в организме рыб, особенности их расселения и распространения.

Многие тропические рыбы легко переносят нагревание воды до 31 °С. В воде горячих источников Калифорнии при температуре 52 °С живет *Cyprinodon macularis*.

В полярных водах Арктики при отрицательных температурах воды живут четырехрогий бычок *Myoxocephalus quadricornis* и полярная камбала *Liopsetta glacialis*. При низких температурах в Антарктике обитают белокровные рыбы.

В литературе описан случай, когда в октябре 1930 г. на Дальнем Востоке в районе бухты Нельма после сильного шторма температура воды резко снизилась с 12 до 6,2 °С, следствием чего стала массовая гибель относительно теплолюбивой сардины иваси [173].

Как известно, вода медленно поглощает тепло, т. е. прогревается, но зато и медленно отдает его, т. е. охлаждается. Поэтому в водоемах нет такой большой разницы температуры в разное время суток, как на суше. В теплый период наиболее высокая температура воды обычно отмечается вечером, наиболее низкая — утром.

Рыбы могут быть индикаторами наступления того или иного биологического сезона года. Их сезонные миграции обусловлены изменениями температуры воды. В северо-западной части Черного моря весной с прогревом воды до 10–11 °С рыбы подходят к берегам, а осенью при охлаждении до 10–11 °С отходят от берега на большие глубины или вообще уходят из этой части моря.

Биологические сезоны в водоемах находятся в прямой связи с гидрологическими. Средние сроки нереста рыб определяются средними гидрологическими условиями ареала вида и, в особенности, термическими условиями на нерестилищах. Интенсивное перемешивание снижает различия в температуре между поверхностным и подстилающим слоями воды.

Сроки наступления биологической весны в морях умеренной зоны определяются, прежде всего, уровнем освещенности, температурой и снижением штормовой активности.

С повышением температуры воды повышается растворимость в ней различных солей, и наоборот, снижается растворимость газов, в частности столь необходимого рыбам кислорода.

Температура воды регулирует нерестовые, кормовые и зимовальные миграции рыб.

Икра и молоки у рыб созревают к определенным срокам, которые, в основном, определяются температурой воды.

Температура воды влияет на некоторые морфофизиологические параметры икры, эмбрионов, личинок и мальков рыб [129; 174].

Установлено, что ограниченность температурного диапазона, необходимого для нереста рыб, в некоторых случаях различного для разных популяций одних и тех же видов, влияет на географическое распределение районов нереста.

В соответствии с известным «правилом Криспа» половые циклы рыб так отрегулированы условиями конкретной экосистемы, что личинки их развиваются в течение сезона, наиболее благоприятного для планктонного питания.

При повышенной температуре личинки рыб быстрее расходуют запасы питательных веществ и требуют наличия внешних кормов в более ранние сроки. При их отсутствии в развитии личинок происходят необратимые отклонения, ведущие к неизбежной гибели.

Рыбам, как и другим позвоночным, свойствен такой физиологический процесс как сон. Сон в течение суток, продолжающийся минуты, может происходить при различных температурах и в разные сезоны года. Так называемый зимний сон или зимняя спячка наблюдается при низких температурах и может продолжаться неделями.

В Азовском море из абиотических факторов на распределение икры и личинок хамсы или анчоуса *Engraulis encrasicolus* наиболее влияет температура воды. Эта связь больше всего проявляется в мае и в начале июня, в июне и в июле при 20–24 °С она резко уменьшается,

а при температуре выше 24 °С принимает обратный характер. Ослабление связи, видимо, может быть объяснено тем, что температуры становятся близкими к оптимальным для нереста анчоуса [116].

В некоторые годы косяки крупного азовского анчоуса (в основном трехгодовики) задерживаются в Азовском море до резкого понижения температуры (1,5–2,0 °С) и массово погибают. Окоченевших рыбок волнами выбрасывает на берег [200].

У русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* из дельты Волги в мальковый период на разных этапах предпочитаемые зоны температуры воды изменяются. При длине 23–30 мм (возраст 8–12 суток) предпочитаемый диапазон наиболее узкий 21–23 °С. При длине от 30 до 50 мм (возраст 40–45 суток) диапазон избираемых температур увеличивается с 20 до 25 °С. При такой длине мальки от питания преимущественно планктоном переходят к питанию бентосом. При длине 50 мм в возрасте более 45 суток избираемая температура составляет 18–26 °С [210].

Адаптивные изменения, наблюдаемые у рыб при изменениях температуры, связаны и с частичной морфологической перестройкой. Так, у многих рыб адаптивной реакцией на изменения температур (тем самым и плотности воды) является изменение числа позвонков в хвостовой области (с замкнутыми гемальными дугами), т. е. изменение гидродинамических свойств в связи с приспособлением к движению в воде иной плотности.

Аналогичные адаптации отмечены у рыб, развивающихся в воде разной солености, что также связано с изменением плотности. Количество позвонков меняется при изменении температуры или солености в период сегментации тела у эмбрионов.

Подобные изменения у некоторых рыб наблюдаются и в числе лучей в непарных плавниках, что также связано с приспособлением к движению в воде различной плотности.

3.1.3. Кислород

Кислород — бесцветный газ, не имеющий запаха. Из неметаллов по активности занимает второе место после фтора. С большинством элементов взаимодействует непосредственно путем окисления с выделением энергии. Животные и растения получают необходимую для жизни энергию благодаря биологическому окислению различных веществ. Кислород — самый распространенный элемент на Земле.

В свободном виде встречается в двух модификациях — O₂ (обычный) и O₃ (озон).

На содержание кислорода в воде влияют волновая деятельность, сезонные и суточные изменения фотосинтеза водных растений, особенности потребления кислорода рыбами и другими водными организмами в разные сезоны и время суток, количество находящихся в воде легко окисляемых органических и минеральных веществ, сезонные особенности адсорбирования газа поверхностным слоем воды из воздуха и др.

Негативное действие на рыб дефицита кислорода вызывается поступлением сточных вод, накоплением автохтонного и аллохтонного органического вещества растительного и животного происхождения и дополнительно усугубляется образованием продуктов распада — таких как сероводород, аммиак, метан, и ростом концентрации углекислого газа.

Наряду с температурой и соленостью содержание кислорода является важнейшим абиотическим экологическим фактором водной среды, без которого невозможно протекание биохимических процессов и жизнедеятельности на всех этапах индивидуального развития рыб — от эмбрионов и личинок до половозрелых особей. Содержание кислорода в воде, его доступность для рыб во многом определяют их выживаемость и распределение в водоеме.

Любые воздействия на водоем, снижающие продуцирование кислорода фотосинтезирующими водными растениями или поступление его из атмосферы и увеличивающие его расход, зачастую приводят к нарушению кислородного режима водоема, к возникновению гипоксии, а зачастую и аноксии, т. е. к резкому изменению экологических условий — ухудшению условий обитания рыб и биоты в целом.

Содержание растворенного в воде кислорода испытывает постоянные естественные суточные и сезонные колебания, и рыбы выработали разные приспособления для выживания в определенных диапазонах таких колебаний. Наиболее обычной реакцией является переход в хорошо аэрируемую воду или переживание неблагоприятного периода в малоактивном состоянии.

Кислород является важным экологическим фактором, оказавшим большое влияние на выработку ряда морфофизиологических и биохимических приспособлений, и фактором, регулирующим распределение рыб и ограничивающим их распространение [314].

Морская вода при прочих равных условиях имеет меньшую концентрацию кислорода, чем пресная. Растворимость в воде кислорода уменьшается с ростом как солености, так и температуры. Чем больше содержится в воде солей, тем меньше растворимость в ней газов. Содержание кислорода в 1 дм³ пресной воды при температуре 0 °С и давлении 760 мм ртутного столба равняется 10,29 см³, а в морской — 8,29 см³. При 0 °С в воде растворяется обычно в два раза больше кислорода, чем при 30 °С.

Ни один вид рыб не может существовать без поступления в организм через кровь того или иного количества кислорода, который обеспечивает обмен веществ. Среди рыб выделяются группы, требующие для выживания большого количества кислорода. Некоторые виды благополучно существуют при низких концентрациях кислорода. Но полное прекращение поступления в кровь кислорода неминуемо ведет к гибели рыбы.

Абсолютное большинство современных рыб приспособлены дышать кислородом, растворенным в воде. Только представители некоторых древних групп, сохранившиеся в континентальных водоемах, где по тем или иным причинам часто возникает дефицит кислорода, способны дышать и атмосферным воздухом. Если в 1 дм³ пресной воды обычно содержится около 10 см³ кислорода, то в 1 дм³ воздуха его около 210 см³. Однако условия для дыхания в водной среде в целом более благоприятные, чем в воздушной.

У большинства костистых рыб нормальное дыхание осуществляется путем поступления воды через рот, прохождения через жаберный аппарат и выпускания через жаберные щели, а органом дыхания являются пронизанные густой сетью кровеносных капилляров жабры. У многих рыб дополнительным органом дыхания также является кожный покров.

Рыбы, имеющие плавательный пузырь, при дефиците кислорода быстро его расходуют, но у ряда древних групп плавательный пузырь стал выполнять дыхательные функции. У некоторых рыб потребление атмосферного кислорода происходит за счет кишечного дыхания. У ряда видов рыб, частично использующих для дыхания атмосферный воздух, развиваются различного типа наджаберные камеры и наджаберные органы. Все органы, приспособленные для дыхания, снабжены большим количеством кровеносных сосудов.

Жаберные крышки играют важную роль в обновлении воды в жаберной полости. При плавании с достаточной скоростью с открытым

ртом пелагические рыбы могут дышать, не двигая жаберными крышками. Но стоя на месте, рыбы вынуждены с помощью жаберного аппарата, двигая жаберными крышками, прокачивать свежую воду через жаберные лепестки.

В жаберных лепестках рыб находится густая сеть капилляров, и наполняющая их кровь придает лепесткам живых рыб ярко-красный цвет.

У настоящих рыб в эритроцитах крови содержится дыхательный пигмент гемоглобин. Он способен образовывать, благодаря наличию в молекуле железа, непрочное соединение с кислородом. Кровь «омывает» все клетки тела и может быстро переносить кислород от кислородовоспринимающих поверхностей к клеткам и в обратном направлении [314]. Углекислый газ — конечный продукт окислительных процессов в клетках.

Для нормального осуществления дыхательной функции крови рыбам необходимо иметь минимум пять микроэлементов (Fe, Cu, Co, Mn, Zn). Эти элементы рыбы получают из внешней среды [314].

Способность разных видов рыб нормально жить при определенных диапазонах концентрации кислорода в воде в значительной мере определяется интенсивностью обменных процессов, показателем которой может служить количество потребляемого кислорода. При недостатке кислорода процесс переваривания рыбами пищи замедляется. Кислородное голодание у разных видов может длиться от нескольких минут до нескольких часов и заканчивается летальным исходом. Дыхание является интегральным выражением всего обмена веществ в организме рыбы.

Избыток в воде солей железа, осаждающихся на жабрах рыб, мешает их дыханию. Окисление закисных соединений железа связано с поглощением кислорода, что также приводит к снижению его концентрации в воде [273; 314].

Как кратковременные, так и длительные изменения содержания растворенного в воде кислорода в толерантном или в экстремальном диапазоне вызывают у разных по экологии групп рыб многочисленные физиолого-биохимические реакции, направленные на поддержание газового гомеостаза организма. Определяющую роль при этом играет согласованная деятельность дыхания и кровообращения.

Непродолжительные суточные изменения концентрации кислорода в воде представляют для рыб меньшую угрозу, чем многодневные сезонные изменения, часто приводящие к периодическим мас-

совым заморам рыб и беспозвоночных животных. Острый дефицит кислорода обычно возникает в летний период при продолжительной штилевой погоде.

Ухудшение кислородного режима происходит под воздействием антропогенного эвтрофирования прежде всего прибрежных вод. Массовая гибель рыб отмечена у берегов США и Канады, в Японском, Балтийском, Северном, Средиземном, Азовском, Черном морях. Зачастую это результат антропогенного эвтрофирования.

Гибель рыб от недостатка кислорода, т. е. удушья или асфиксии, часто называют замором.

Скопление рыб вблизи лунок на замерзших водоемах или вблизи берега в жаркую штилевую погоду указывает на дефицит кислорода.

Поведение рыб, плавающих на стыке зон, разных по содержанию кислорода, заметно отличается от нормального поведения: они возбуждены, начинают «кашлять» и «пятиться», возвращаясь в воду с достаточным содержанием кислорода. При дефиците кислорода амплитуда дыхательных движений постепенно возрастает и наблюдается затрудненное дыхание (диспноэ), а общая двигательная активность повышается. При остром дефиците кислорода у рыб наступает асфиксия и гибель. Рыбы переворачиваются брюхом вверх.

Все виды рыб нуждаются в том или ином количестве растворенного в воде кислорода, необходимого для обеспечения аэробного энергообмена в индивидуальном развитии. Только на ранних стадиях, в течение очень короткого времени (созревания, овуляции и оплодотворения) они, благодаря гликолизу, могут обходиться без него. У эмбрионов дыхание приобретает значение главного источника энергии, и появляются специфические органы дыхания, предшествующие формированию жабр.

Установлено, что яйца разных размеров у различных видов рыб по-разному реагируют на анаэробные условия. Более устойчивы к временному дефициту кислорода крупные яйца. Мелкие яйца требуют относительно большого количества кислорода, и по этой причине менее устойчивы к его недостатку. У рыб в процессе эволюции выработалась сложная и разнообразная система морфофизиологических, физиолого-биохимических и поведенческих приспособлений для обеспечения зародышей необходимым количеством кислорода.

Мальки и старшая молодь рыб способны адаптироваться к определенному содержанию кислорода в воде, изменяя интенсивность дыхания.

Чрезмерное повышение температуры воды способствует дефициту кислорода в придонном слое и вызывает еще ряд негативных последствий. Всплывающие к поверхности задыхающиеся рыбы являются индикатором дефицита кислорода и предвестниками замора. Снижение содержания растворенного в воде кислорода до $0,5-2,0 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$ оказывает губительное действие на абсолютное большинство видов рыб.

Устойчивость рыб к дефициту кислорода определяется, с одной стороны, глубиной и длительностью наступивших изменений, температурой воды и ее химическим составом, а с другой — видовыми и возрастными особенностями. Потребность рыб в кислороде различна. Среди экологических особенностей рыб, определяющих их потребности в кислороде, важную роль играет степень подвижности. У высокоактивных рыб интенсивность обмена в несколько раз выше, чем у малоподвижных видов.

Как отмечалось, интенсивность потребления рыбами кислорода находится в прямой зависимости от температуры воды. При низких температурах потребность рыб в кислороде меньше, чем при высоких.

Установлено, что чувствительность рыб к пониженному содержанию кислорода во время активности увеличивается в сравнении с периодом покоя, но в обоих случаях чувствительность к недостатку кислорода повышается с увеличением температуры воды [189]. Чувствительность рыб к недостатку кислорода при резком падении его содержания выше, чем при медленном снижении. У малоподвижных рыб величина критической концентрации кислорода значительно ниже в сравнении с высокоактивными.

Доказано, что уход рыб из вод, в которых развиваются заморные явления, начинается еще при значительном содержании кислорода в воде. Началом замора предложено считать не появление мертвых рыб, а появление признаков угнетения дыхания [189].

В норме у рыб число сердечных сокращений приблизительно равно числу дыхательных движений жаберными крышками. Нормальный ритм сердца у большинства рыб нарушается при нагреве воды до $25-30 \text{ }^\circ\text{C}$, а при температуре воды $35-40 \text{ }^\circ\text{C}$ деятельность сердца прекращается.

Различные по организации и экологии виды рыб имеют способность регулировать уровень потребления кислорода при изменении его содержания в среде, но в диапазоне значений, не превышающих

критические для конкретного вида. Многие рыбы могут поддерживать уровень обмена без существенных изменений даже при значительном снижении концентрации кислорода, т. е. обладают независимым дыханием.

Установлено, что среда обитания, т. е. морская или пресная вода, оказывает значительно меньшее влияние на газообмен рыб, чем образ их жизни, а точнее уровень их двигательной активности.

Ритм дыхания и частота сердечных сокращений у малоактивных рыб обычно ниже, чем у активных. Рыбы могут широко варьировать частоту и амплитуду дыхания и ритм работы сердца в соответствии со своими энергетическими потребностями в зависимости от обстановки и компенсаторными возможностями.

Снижение концентрации кислорода в воде вызывает активизацию внешнего дыхания путем увеличения частоты и амплитуды дыхательных движений. Специфической реакцией рыб на значительную гипоксию является уменьшение частоты сердечных сокращений (брадикардия).

Первичная реакция рыб на гипоксию — это усиление дыхания за счет увеличения его частоты или глубины. Объем жаберной вентиляции при этом резко возрастает. Частота сердечных сокращений снижается, ударный объем сердца увеличивается, в результате чего объем кровотока остается постоянным. В ходе развития гипоксии потребление кислорода вначале несколько увеличивается, а затем возвращается к норме. Дальнейшее нарастание гипоксии сопровождается отклонениями в физиологических и биохимических процессах.

Первичные физиологические реакции, такие как усиление дыхания, увеличение или замедление ритма сердечных сокращений, рост объема вентиляции и кровообращения, обеспечивают удовлетворение кислородного запроса, а в итоге и необходимого уровня метаболизма рыб при нарушении важнейших экологических факторов водной среды и, прежде всего, при изменении количества доступного кислорода и резких перепадах температуры воды.

Физиологические механизмы дыхания и кровообращения обычно обеспечивают быструю, но кратковременную компенсацию последствий пониженного содержания кислорода или повышенных температур. При длительном дефиците кислорода или его резком снижении до критического значения, когда физиологические компенсаторные механизмы оказываются исчерпанными или недостаточно эффективными, на передний план выступают более глубокие

биохимические адаптивные реакции на молекулярном и клеточном уровнях.

Недостаток кислорода, будучи сам по себе еще не губительным, может значительно снижать устойчивость рыб к различным токсикантам, сбрасываемым в водоемы. Повышение устойчивости рыб более выражено при высоком содержании кислорода и низкой концентрации токсиканта. Многими исследованиями доказана зависимость устойчивости рыб к ядам от содержания кислорода [99; 187–189; 314].

Снижение токсикорезистентности рыб при дефиците кислорода не зависит от природы токсиканта и полностью определяется их дыхательной активностью. Важным моментом при этом является увеличение тока воды, проходящей через жабры и, как следствие этого, возрастающее количество яда, достигающего поверхности жаберного эпителия с последующим проникновением через кровь в организм. Концентрация яда на поверхности жаберного эпителия определяется не только концентрацией его в окружающей среде, но и скоростью дыхания.

Уровень растворенного кислорода в воде оказывает неспецифическое влияние на токсикорезистентность рыб ко многим токсикантам. Пороговое содержание кислорода для морских рыб в процентах насыщения при температуре 10–25 °С составляет для: ставриды черноморской — 9–25; смариды — 9–23; мерланга черноморского — 13–22; барабули — 12–18; скорпены — 8–15; звездочета — 7–24 [189]. Нижней границей содержания кислорода для рыб является концентрация 1–2 мг · дм⁻³.

У ставриды черноморской начало угнетения дыхания (критическая величина) отмечено при 22 % насыщения кислородом, а начало гибели (пороговая величина) — при 15,2 %; у мерланга начало угнетения дыхания наступает при 19,3 %, а начало гибели — при 14,2 %; у смариды начало угнетения дыхания — при 22,5 %, а начало гибели — при 14,2 %; у барабули начало угнетения дыхания — при 22,5 %, а начало гибели — при 12,0 %; у звездочета начало угнетения дыхания — при 19,4 %, а начало гибели — при 9,2 % [189].

Соотношение критической и пороговой величин (коэффициент толерантности) при температуре 13–17 °С составляет у ставриды черноморской 1,4; смариды — 1,5; мерланга — 1,4; барабули — 1,9; звездочета — 2,0 [189]. У проходных белуги, русского осетра и севрюги коэффициент толерантности приходится на диапазон от 2,7 до 2,2. У белуги он наиболее высокий, а у севрюги наименьший.

На примере проходных белуги, русского осетра и севрюги показано, что снижение концентрации кислорода с 10–11 до 5–6 мг · дм⁻³ приводит к замедлению развития эмбрионов и увеличению эмбрионального периода, появлению уродств и снижению выживаемости до 63 % по сравнению с контролем (7,5–9,5 мг · дм⁻³ O₂). Вылупившиеся личинки имели меньшие длину и массу. Снижение концентрации кислорода до 3–4 мг · дм⁻³ заканчивается стопроцентной гибелью зародышей [189].

В лабораторных экспериментах с икрой морских рыб, даже если вода содержит достаточное количество кислорода, но не перемешивается, то вокруг икринок накапливаются и не отводятся продукты метаболизма. В таких ситуациях развитие эмбрионов происходит в условиях дефицита кислорода.

Установлена прямая связь между степенью оксифильности рыб и интенсивностью потребления ими кислорода. Тепловодные рыбы имеют, как правило, более интенсивный обмен, чем холодноводные. У высокоподвижных рыб интенсивность обмена веществ в несколько раз выше, чем у малоподвижных видов.

Общее потребление кислорода возрастает с увеличением размеров рыб, но потребление на единицу массы при этом снижается. Рыбы, приспособленные к обитанию при пониженном содержании кислорода, и потребляют его меньше, и характеризуются более низким значением величины критической концентрации, т. е. менее чувствительны к дефициту кислорода, чем рыбы, живущие в условиях высокого содержания кислорода в воде.

Чувствительность холодолюбивых рыб к недостатку кислорода выше, чем у теплолюбивых, а устойчивость, напротив, у теплолюбивых выше, чем у холодолюбивых. Особенно велико отрицательное влияние пониженных концентраций кислорода на ранних этапах онтогенеза, т. е. на эмбрионы, предличинки, личинки и мальков рыб. Для нормального развития эмбрионов рыб необходим не только оптимальный кислородный режим, но и постоянная смена воды вокруг обочек.

Дефицит кислорода оказывает влияние на все этапы жизненного цикла рыб (эмбриональный, личиночный, мальковый периоды), т. е. на эффективность естественного воспроизводства, а, в конечном счете, на урожайность поколений и численность рыб.

3.1.4. Водородный показатель (pH)

Водородный показатель (pH) характеризует кислотность или щелочность природных вод. Величина водородного показателя указывает на концентрацию (активность) ионов водорода в растворах. В нейтральных растворах pH = 7, если pH < 7 — растворы кислые, а если pH > 7 — щелочные. Для внутренних жидкостей организма рыб типична слабощелочная реакция. Величина pH, определяемая концентрацией водородных ионов, является одним из важнейших показателей физико-химических свойств воды.

Чистая вода имеет pH = 7, но природные воды всегда содержат в своем составе то или иное количество растворенных веществ. Они обычно имеют слабокислую (pH < 7) или слабощелочную (pH > 7) реакцию. В большинстве пресных водоемов pH составляет 6,5–8,2. Концентрация водородных ионов в морских водах более стабильна, чем в пресных (8,1–8,4), иногда снижается до 7,8. Резкие изменения pH характерны для эвтрофированных водоемов, богатых биогенными веществами. Величина pH в них может варьировать от 6 до 10 единиц.

Стоки некоторых предприятий и образующиеся в результате антропогенной деятельности кислотные дожди могут несколько снижать pH в поверхностном слое воды. В небольших водоемах отмечены случаи исчезновения по этой причине большинства представителей ихтиофауны.

Скорость и особенности физиолого-биохимических реакций у рыб зависят от величины и широты диапазона pH внешней и внутренней сред. Как уже отмечалось, обычной для рыб является слабощелочная среда внутренних жидкостей. В условиях кислой среды у рыб снижается способность крови связывать кислород, нарушаются общий метаболизм, ионный обмен и другие физиолого-биохимические процессы, что приводит к гибели молодых и взрослых рыб [37; 189; 284].

Поступление в водоемы кислот со сточными водами и с атмосферными осадками приводит к смещению pH в кислую сторону. Окислы азота и серы, образующиеся при сжигании топлива, преобразуются в сильные минеральные кислоты — азотную (HNO₃) и серную (H₂SO₄). Эти две кислоты обычно определяют кислотность атмосферных осадков — дождя или снега. Серной кислоте принадлежит ведущая роль (60–70 %) по сравнению с азотной (20–30 %).

Установлено, что величина рН от 4,0 до 3,0 и ниже вызывает гибель рыб в течение нескольких часов. Рыбы, относящиеся к различным экологическим группам, обладают разной устойчивостью к изменениям величины рН. Токсическое действие сильных минеральных кислот (серной, соляной и азотной) определяется преимущественно концентрацией водородных ионов. Токсичность этих кислот при химически эквивалентных количествах неодинакова. Наиболее токсична азотная кислота, а наименее — соляная. Серная кислота занимает промежуточное положение.

Поступление кислот с осадками и кислыми дымами в прибрежные экосистемы может привести к изменению величины рН в кислую сторону. Угнетающее влияние кислотного загрязнения на рыб усиливается от соленых вод к пресным. Для разных рыб смертельные величины рН при повышении до 10,5–11,5 и при понижении до 3,0–5,5.

Особую опасность для рыб представляет снижение величины рН в естественных водоемах с пониженным содержанием ионов кальция и неустойчивым кислородным режимом.

Анализ накопленных экспериментальных данных указывает, что действие низких величин рН в первую очередь проявляется на жабрах и их основной функции — обеспечивать организм рыб кислородом и выводить избыток CO_2 . Однако жабры не только обеспечивают дыхательный гомеостаз, но и наряду с почками играют активную роль в поддержании водно-солевого гомеостаза, сохраняя ионное и осмотическое постоянство внутренней среды, регулируя ионное кислотно-щелочное равновесие путем поглощения и выведения ионов.

Основным путем влияния рН на устойчивость рыб к различным ядам промышленных стоков, видимо, оказывается изменение интенсивности обмена и потребления кислорода.

На снижение величины рН рыбы обычно отвечают увеличением частоты дыхательных движений. При понижении величины рН у рыб отмечается гипертрофия слизистых клеток жаберного аппарата и накопление слизи на жабрах. В жаберной ткани рыб наблюдается гиперемия, деструкция и отслоение клеток жаберного эпителия.

Токсический эффект повышенной кислотности воды проявляется у рыб в угнетении потребления кислорода. Таким образом реагируют и морские, и пресноводные рыбы. Эффект кислотного загрязнения усиливается одновременным снижением концентрации растворенного кислорода. Он усиливается в мягкой воде и снижается в жесткой.

При снижении величины рН в толерантном диапазоне у рыб отмечаются обратимые изменения уровня потребления кислорода, частоты дыхания, активного поглощения ионов натрия, увеличение проницаемости клеток жаберного эпителия, увеличение диффузионных потерь различных ионов и снижение концентрации электролитов в крови. Дальнейшее снижение величины рН до летального уровня резко угнетает дыхание. При этом падает содержание кислорода в крови и увеличивается содержание CO_2 .

При резком и глубоком снижении величины рН воды до летального для рыб уровня у них развивается необратимое обессоливание и ацидоз. Обессоливание организма представляет собой ответную реакцию рыб на нахождение в гипотонической среде, и эта реакция резко усиливается при снижении величины рН в толерантном (обратимом) и летальном (необратимом) диапазонах.

Наряду с изменениями ионного состава среды и увеличением ее кислотности некоторые другие факторы, в числе которых температура и некоторые токсиканты, увеличивают проницаемость жаберного эпителия, вызывая тем самым повышенное проникновение ионов натрия из внешней среды [189].

Изменение концентрации водородных ионов и смещение активной реакции воды в кислую или щелочную сторону оказывает существенное влияние на устойчивость рыб к токсикантам, а также меняет степень токсичности различных групп химических веществ, сбрасываемых со сточными водами в природные водоемы.

В. И. Лукьяненко [189] привел целый ряд литературных данных, указывающих на влияние изменений величины рН на рыб. Оказалось, что токсичность аммонийных солей возрастает даже при повышении рН с 7,4 до 8,0 почти в 2 раза. Устойчивость рыб к аммонийным солям тесно связана с величиной рН испытуемого раствора в диапазоне от 7,0 до 9,5 и определяется, главным образом, активной реакцией среды. Имеются данные о том, что токсичность фенола зависит от величины рН.

Снижение величины рН воды от нормального уровня приводит к нарушению эмбрионального развития различных по экологии видов рыб. Высокие концентрации ионов водорода вызывают помутнение яйцевых оболочек и снижение размеров оплодотворенной икры.

Большую опасность для нормальной жизнедеятельности рыб представляет также увеличение рН, т. е. подщелачивание воды.

Экспериментально показано, что токсическое действие сильных щелочей на рыб проявляется при величине рН выше 10, а на их эмбрионы и личинки — при более низких показателях рН. Как принято обычно считать, ведущую роль в определении токсичности щелочей играют гидроксильные ионы.

Для большинства устойчивых видов рыб допустимой считается рН от 4,0 до 10,1. Икра и личинки рыб обычно нормально развиваются в интервале рН 6,5–9,0. При сдвиге рН до диапазона 5,0–6,5 и 11,0–11,5 сперматозоиды большинства рыб теряют подвижность и разрушаются, а эмбрионы прекращают развиваться. Понижение и повышение концентрации водородных ионов вызывает значительные изменения в придаточных водоемах морей (лиманах, лагунах), оказывает отрицательное воздействие на структуру и функционирование экосистемы в целом и отдельных ее компонентов, включая ихтиофауну.

3.1.5. Оксид углерода (CO_2)

Оксид углерода, двуокись углерода, угольный ангидрид или углекислый газ CO_2 как продукт полного окисления углерода образуется в процессе жизнедеятельности живых организмов. Оксид углерода выделяется в окружающую среду в процессе дыхания. Растворяясь в воде, образует угольную кислоту.

В воду CO_2 поступает, главным образом, в результате жизнедеятельности гидробионтов, а также в качестве продукта разложения органических веществ. Повышенное содержание органики как естественного, так и искусственного происхождения сопровождается не только снижением содержания кислорода в воде, но и увеличением концентрации CO_2 .

В поверхностных морских водах содержание оксида углерода обычно очень мало, так как он активно используется планктонными водорослями. Его накоплению препятствует перемешивание надпикноклинного слоя водных масс. В неглубоких участках моря, особенно в придонных слоях с богатыми биоценозами и высоким содержанием отмирающего органического вещества, CO_2 иногда может накапливаться в критических для рыб количествах. Заморы беспозвоночных и рыб в Черном и Азовском морях могут вызываться не только дефицитом кислорода и появлением сероводорода, но и повышенной концентрацией CO_2 . Этот газ является конечным продуктом метаболизма разных организмов. Растениями он используется для фотосинтеза.

Даже в сравнительно небольших концентрациях CO_2 вызывает гибель рыб. Механизм действия углекислоты на рыб сводится к снижению способности крови усваивать кислород. Обычно количество свободной углекислоты в воде, особенно морской, незначительно, т. к. магний, кальций и другие катионы очень быстро ее связывают. Количество углекислоты в воде находится в прямой связи с концентрацией водородных ионов, что влияет на рыб. С повышением кислотности воды уменьшается интенсивность газообмена. Дыхательный ритм в более кислой среде чаще, чем в нейтральной и щелочной.

Повышенные концентрации свободной углекислоты в воде нарушают нормальную жизнедеятельность рыб и могут приводить к их гибели. Устойчивость рыб к CO_2 в морской воде выше, чем в пресной, по причине, указанной выше. Оптимальные для жизнедеятельности рыб концентрации свободной углекислоты находятся в интервале 1,5–5,0 мг · дм⁻³ [189].

Известно, что взрослые морские рыбы более чувствительны к повышенной концентрации CO_2 в воде, чем рыбы, живущие в придаточных водоемах (лиманах, лагунах). Связано это с тем, что морские рыбы редко попадают в условия значительно повышенной концентрации CO_2 и имеют возможность покинуть такой участок. Морские придонные и донные рыбы более устойчивы к росту содержания CO_2 , чем пелагические.

Низкие концентрации CO_2 являются обычным компонентом морской воды и необходимы для нормального развития эмбрионов и личинок рыб.

Опыты по влиянию CO_2 на эмбриональное развитие пресноводных и полупроходных рыб показали, что наибольшая гибель икры наблюдается как при полном отсутствии свободной углекислоты, так и при концентрациях, превышающих 15 мг · дм⁻³ [36].

3.1.6. Аммиак (NH_3)

Аммиак (NH_3) — бесцветный газ, хорошо растворимый в воде. В природных незагрязненных водах содержится в концентрациях, не превышающих 0–0,2 мг · дм⁻³. В местах, где он используется как удобрение или попадает в водоемы со сточными водами, содержание аммиака бывает до 10–13 мг · дм⁻³. В бытовых стоках количество аммиака обычно изменяется от 2 до 7 мг · дм⁻³.

В эвтрофных участках морских экосистем аммиак обычно встречается не в свободной (NH_3), а в ионной (NH_4^+) форме аммония.

В процессе усвоения белковой пищи рыбы в виде конечных продуктов выделяют аммиак и мочевины. Выделяют аммиак и взрослые особи, и мальки. Известно, что даже небольшие концентрации аммиака тормозят рост эмбрионов, предличинок и личинок.

Токсическое действие аммиака на рыб объясняется его способностью соединяться с кислородом крови, и рыбы гибнут от асфиксии. Содержание аммиака в воде $1 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$ уже снижает способность гемоглобина соединяться с кислородом крови [99].

Токсичность аммиака в водной среде усиливают пониженное содержание кислорода и насыщение толщи воды углекислотой. Для большинства исследованных видов рыб аммиак токсичен при концентрациях $0,2-0,5 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$.

В морях минеральные соединения азота присутствуют в трех формах: аммонийной, нитритной и нитратной. Количество аммония в воде редко достигает $0,2 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$, но в местах, где в прибрежных районах суши применяют аммиачные удобрения, оно может возрастать до $2,2 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$. Соединения аммония хорошо растворимы в воде в концентрации до $100 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$ в пересчете на азот и не оказывают влияния на прозрачность воды и ее цвет.

Соли аммония по химическим свойствам очень похожи на соли щелочных металлов, особенно на соли калия, т. к. ионы калия и аммония имеют приблизительно одинаковые радиусы.

В норме в процессе жизнедеятельности различные виды животных выделяют токсичные продукты азотистого обмена в окружающую среду. Из организма животных продукты азотистого катаболизма выводятся одной из трех конечных форм — аммиака (обычно в виде аммонийного иона), мочевины или мочевой кислоты. Наименее чувствительны к ионам аммония организмы с аммонителлическим типом выделения азота, к которым относятся костистые рыбы. Выделение азота в виде мочевины характерно для хрящевых рыб и некоторых других древних групп. При нахождении в небольшом объеме продукты выделения накапливаются, их концентрация растет и происходит отравление рыб.

В избыточном количестве аммоний угнетает активный перенос ионов натрия и калия в тканях, в том числе и в жабрах рыб. Ион аммония не только нарушает транспорт натрия и калия через мембраны, но и сам может проникать через них. Он обладает высокой хими-

ческой активностью и способен взаимодействовать с нуклеиновыми и жирными кислотами, белками. Активный транспорт ионов, особенно калия через митохондриальные мембраны играет решающую роль в энергетических процессах, протекающих в митохондриях, и их нарушение, вызываемое вмешательством иона аммония, изменяет окислительный обмен [270].

Эксперименты с эмбрионами трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, продолжающиеся 12 суток, показали, что увеличение концентрации аммония до $0,9 \text{ г} \cdot \text{дм}^{-3}$ не вызывало видимых отклонений в их развитии и сроках выклева. Такое же повышение содержания аммония в опыте, продолжавшемся 26 суток, не вызывало видимых отклонений в развитии эмбрионов бычка-песочника *Neogobius fluviatilis* и росте и поведении его ранних мальков [72].

Из мест, зараженных аммиаком и нитритами, рыбы обычно уходят.

3.1.7. Сероводород (H_2S)

Сероводород или сернистый водород H_2S — бесцветный газ с характерным запахом тухлых яиц. Является восстановителем. В природе образуется при разложении белковых веществ в условиях отсутствия кислорода. При наличии кислорода быстро окисляется. При растворении в воде образует слабую двухосновную сульфидную кислоту.

Несмотря на то, что сероводород легко окисляется кислородом, благодаря избытку на дне органических веществ и жизнедеятельности серных бактерий этот газ часто обнаруживается в различных водных экосистемах. Он токсичен и для взрослых рыб, и для их эмбрионов и личинок.

Сероводород оказывает отрицательное действие на жизнедеятельность рыб двумя путями. Во-первых, он усугубляет дефицит кислорода в водной среде, загрязненной органическими веществами, т. к. дополнительно снижает концентрацию кислорода, расходуемого на его окисление, и, во-вторых, сам по себе обладает высокой токсичностью. Концентрация сероводорода $0,5-1,0 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$ оказывает токсическое действие на многие виды рыб.

Устойчивость рыб к сероводородной кислоте и ее солям зависит от жесткости воды, величины pH и температуры. При высокой температуре воды гибель наступает быстрее, чем при низкой. Устойчивость рыб к сероводороду и сульфидам в кислой среде значительно ниже, чем в щелочной. Высокая температура воды ускоряет развитие токсич-

ческого процесса и снижает минимальную летальную концентрацию сероводорода для рыб.

Безопасные концентрации сероводорода, обеспечивающие выживаемость и нормальное развитие рыб на ранних этапах онтогенеза, чрезвычайно низки — 0,002–0,004 мг · дм⁻³.

У предличинок судака при концентрации H₂S в воде 0,059 мг · дм⁻³ количество уродливых личинок повышается до 54,2 %, а выживаемость составляет 9,0 %.

Устранение или ограничение влияния различных абиотических факторов, действующих на организм рыб, осуществляется определенными, выработанными в процессе эволюции механизмами, деятельность которых направлена на поддержание гомеостаза.

Рыбы как гидробионты находятся в зависимости от особенностей среды обитания и обладают комплексом физиологических, биохимических и морфологических приспособлений, позволяющих им адекватно реагировать на изменяющиеся параметры внешней среды.

3.2. БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

На возможность существования и процветания рыб в том или ином водоеме определяющее влияние оказывают такие биотические факторы, как наличие или отсутствие соответствующей пищи, и присутствие в экосистеме разного рода врагов (хищников, возбудителей массовых заболеваний, конкурентов в использовании кормовых ресурсов).

«Цветение» воды является индикатором высокого содержания биогенных веществ в экосистеме и зачастую свидетельствует о чрезмерной биологической продукции и нарушении биологического равновесия, на что рыбы реагируют соответствующими образом.

Установлено, что средние и максимальные размеры особей рыб, характеризующие продолжительность жизни видов, определяются в основном взаимодействием двух основных биологических факторов — обеспеченностью пищей и интенсивностью воздействия хищников. Динамика структуры по длине тела отражает собой, прежде всего, условия откорма и смертности видов от выедания хищниками и промысла.

Миграции рыб, их рост и выживаемость зачастую во многом определяются биотическими факторами, т. е. многие рыбы способны выживать в широком диапазоне абиотических факторов внешней среды.

Биотические связи — как межвидовые, так и внутривидовые, взаимообусловлены и тесно связаны с абиотической средой. Биотические связи, как и абиотические, в природе изолированно не существуют, они неразрывно взаимосвязаны, образуя противоречивое единство организм — среда [236; 237].

Рыбы приспосабливаются питаться в такое время года и суток, когда легче всего добыть и усвоить корм, а также в такое время, когда пресс хищников наименьший. Обеспеченность рыбы пищей определяется тремя взаимосвязанными причинами: количеством, качеством и доступностью пищи в водоеме; продолжительностью сезона нагула; численностью, биомассой и качеством кормящихся популяций рыб. Популяция рыб оказывает воздействие на кормовую базу, а, в свою очередь, кормовая база воздействует на популяцию, обеспечивая ее рост, созревание половых продуктов, выживание. В то же время кормовая база изменяется в зависимости от многих абиотических факторов, не зависящих от кормящейся популяции, оказывая на нее то или иное воздействие.

Также обеспеченность пищей определяется наличием условий добычи корма, его усвоения и построения из него тела рыбы. Обеспеченность пищей, как уже отмечалось, зависит и от абиотических условий в период нагула: температуры, освещенности, ветрового режима, колебаний уровня воды, меняющим величину кормовых площадей в водоемах, и пр. Обеспеченность пищей в значительной степени определяется и защищенностью нагуливающих рыб от хищников [236; 237].

Различия в составе пищи у рыб одного фаунистического комплекса, населяющих сходные биотопы, связаны с тонкими различиями в строении их органов питания и пищеварения.

Одним из выходов из противоречивых отношений на почве питания у взрослых рыб одного фаунистического комплекса оказывается расхождение мест нагула. Для личинок и мальков рыб из одного фаунистического комплекса выходом из противоречий на почве питания становятся различия в сроках выклева, различия в распределении в вертикальном и горизонтальном направлениях.

Весь онтогенез рыб обычно подразделяется на четыре основных периода — эмбриональный, личиночный, мальковый и половозрелый, характеризующиеся определенными морфологическими, экологическими и физиологическими особенностями. В каждый из периодов рыбы по-разному решают проблему добывания пищи и

ослабления влияния хищников. Эмбриональный период обеспечивается пищей, сконцентрированной в желточных запасах яиц, находящихся в тесной связи с жирностью половозрелых особей.

Сроки и условия размножения рыб, как правило, синхронизированы с появлением массовых, доступных по размерам кормовых объектов. Если в эмбриональный период развития зародышей рыб происходит за счет запасов желточного мешка, то после выклева личинки переходят на внешнее питание. Вначале они хватают все доступные им взвешенные в воде частицы. Мальки обычно целенаправленно осуществляют отбор кормовых объектов. У пелагических рыб это, прежде всего, *Soropoda*, а у донных — *Narptacoida*. Наиболее широкий спектр питания — у взрослых половозрелых особей.

Сроки развития личинок рыб укладываются в определенные сезоны года и растягиваются на дни и недели. Развитие мальков может продолжаться недели и месяцы, и за это время их размеры и возможности использовать в пищу более крупные объекты возрастают. Ранние и поздние мальки могут питаться различными гидробионтами. Взрослые рыбы обычно в зависимости от сезона года могут переходить на питание кормовыми объектами разной величины и относящимися к различным таксономическим группам.

Порционность икротетания и растянутость нереста рыб обуславливают существенные различия в линейных размерах сеголетков, повышая, таким образом, разнокачественность особей в популяции. Прирост длины и массы рыб происходит в основном в период усиленного питания. У большинства видов черноморских рыб рост в зимние месяцы может практически полностью прекращаться.

Северная часть Черноморско-Азовского бассейна для многих рыб субтропического и тропического происхождения является крайней северной границей их ареала. Как известно, трофический фактор оказывается обычно основным, определяющим освоение отдельными видами того или иного ареала. Именно кормовые ресурсы Черного и Азовского морей привлекают в первую очередь средиземноморских рыб. Условия откорма оказывают влияние на численность популяции, на рост, жирность, сроки созревания и плодовитость особей. Трофические связи позволяют судить о степени приспособленности к условиям питания.

В Черном море нерестилища ставриды, кефалей, луфаря и районы нагула их молоди в основном расположены в открытых, менее продуктивных, чем прибрежная зона, участках моря с повышенной

соленостью. Эффективность же воспроизводства анчоуса и барабули связана с условиями, складывающимися, главным образом, в прибрежной зоне.

3.2.1. Пища

Экологические различия рыб разных таксономических групп и возрастов (периодов) жизни объясняются, в первую очередь, разнообразием адаптаций, связанных с удовлетворением потребностей в корме и особенностями распределения пищевых ресурсов.

Роль биотических факторов слабо проявляется на уровне отдельных особей рыб, а действует на уровне популяций, биоценозов, экосистем целостных водоемов.

Большинство современных ихтиофаун морских и континентальных водоемов складывается из представителей разных фаунистических комплексов. Виды рыб из разных фаунистических комплексов, расселяясь за пределы той географической зоны, в границах которой они сформировались, контактируют и взаимодействуют с представителями других фаунистических комплексов, вступая с ними в пищевые отношения.

В неоднородной по своему происхождению, как в Черноморско-Азовском бассейне, ихтиофауне наиболее напряженные пищевые отношения складываются между видами, принадлежащими к разным фаунистическим комплексам, но потребляющими сходные экологические группы кормовых организмов.

В тех случаях, когда кормовая база лабильна, при пищевых взаимоотношениях представителей разных фаунистических комплексов обычно в лучших условиях оказываются представители комплексов более высоких широт, будучи в большей степени, чем представители более южных комплексов, эврифагами. При стабильной кормовой базе в более выгодном положении оказываются представители комплексов более низких широт, приспособленные к стенофагии.

У каждого вида рыб имеется свой температурный оптимум, при котором происходит наиболее успешное усвоение пищи. Пищу (первичные и низшие трофические звенья), как и внутривидовые взаимоотношения и взаимодействия, принято относить к периодическим вторичным биотическим факторам, поскольку они связаны с годовыми циклами. К непериодическим лимитирующим факторам принадлежат все другие межвидовые взаимодействия и, прежде все-

го, отношения типа хищник — жертва [106; 129; 221]. Особенности периодических и непериодических биотических факторов должны учитываться при выборе видов рыб-биоиндикаторов.

Под кормовой базой понимается совокупность животных, растений, микроорганизмов и продуктов их распада, которыми питаются рыбы в данном водоеме. Кормовая база рыб — это сложное биологическое явление, в котором потребители и пища связаны сложной системой приспособительных противоречий [236; 237]. Состав и величина кормовых ресурсов водоемов в значительной мере определяют не только биомассу рыбного населения, но и его качественный состав и соотношение величины биомасс составляющих видов.

Динамика кормовой базы рыб в водоемах влияет на ритмику потребляемой пищи отдельными видами и отдельными возрастными группами рыб, а также на характер пищевых отношений в водоеме и полноту использования кормовых ресурсов.

Динамика кормовой базы в водоемах во многом определяет и динамику урожайности поколений, темп роста рыб и время полового созревания, а в конечном итоге — и продолжительность жизни.

Система приспособлений к питанию определенной пищей и защите от врагов вырабатывается у вида в процессе его возникновения и формирования. В ходе становления у вида появляются приспособления, позволяющие ему в сложившейся обстановке максимально полно использовать кормовую базу и воспроизвести достаточное количество жизнеспособного потомства.

В ходе возникновения и эволюции вида рыб происходит взаимное приспособление хищников и их пищевых организмов: у рыб-жертв вырабатываются способы защиты и определенная интенсивность воспроизводства, а у хищников — определенные способы охоты, а также сезонный и суточный ритм питания, связанный с особенностями биологии и экологии жертвы [237].

Среди донных и придонных рыб по способам добывания пищи наблюдаются значительные различия.

Все рыбы — обитатели толщи воды, и в частности нектонные являются хорошими пловцами, а многие способны преодолевать большие расстояния. Среди них есть рыбы, питающиеся планктоном. К их числу в Черном море можно отнести анчоуса или хамсу *Engraulis encrasicolus* и шпрота или сардель *Sprattus sprattus*. В составе пелагических рыб важную роль играют стайные и одиночные хищные рыбы — акулы, тунцы, марлины, меч-рыба, парусники.

Непосредственно среди нектонных рыб выделяются хищники-рейдеры и мирные кочевники (номады), обладающие огромными размерами, например, акулы-планктоеды (китовая *Rhincodon typus*, гигантская *Cetorhinus maximus*), скат-манта (*Manta birostris*), луна-рыба (*Mola mola*).

В составе донных и придонных рыб принято выделять: 1 — подкарауливателей-преследователей; 2 — подкарауливателей-засадчиков; 3 — мирных донных бентосоедов; 4 — стайных бентосоедов-пастбищников. Среди последних есть виды, совершающие сезонные миграции.

Как известно, виды рыб, сходным образом приспособленные к совокупности экологических факторов, принято объединять в экологические группы. В основу выделения таких групп положены близкие условия обитания, качественный состав пищи, эколого-морфологические и морфолого-физиологические приспособления, связанные с более полным удовлетворением пищевых потребностей. К числу последних отнесены: строение пищеварительной системы, способ захвата и скорость переваривания пищи, суточная ритмика и др. [118].

Л. А. Дука [118] среди шельфовых рыб Средиземноморского бассейна, в состав которого входит Черное море, выделяет четыре основные экологические группы. К первой из них отнесены мелкие (средняя длина 3–9 см) рыбы, малоподвижные, с коротким жизненным циклом (1–3 года), тугорослые (с низким темпом роста), обитающие на илистых и илисто-песчаных грунтах в местах с пониженной гидродинамикой, где процесс оседания органической взвеси превалирует над процессом переноса. Рыбы этой группы засасывают с током воды фракции грунта (ил, песок, ракушечный детрит) с включенными в них донными организмами (полихетами, олигохетами, фораминиферами, гарпактикоидами). Сюда же можно включить агрегированных на частицах детрита бактерий одноклеточные водоросли, гифы грибов. В кишечниках таких рыб, как правило, много ила, песка, ракушечника. Рыбы первой группы приспособились к низкой обеспеченности пищей, что и определяет их тугорослость. Как правило, эти рыбы имеют конечный выдвигной рот. По типу питания их относят к грунтоедом.

Во вторую экологическую группу включены рыбы средних размеров (8–9 см), имеющие продолжительность жизни 2–5 лет. В основном они обитают на дне, но могут подниматься и в придонный слой воды. Рот у них — конечный выдвигной, у некоторых — конеч-

ный. Рыбы второй группы активно захватывают донные организмы, качественный состав которых более разнообразен, чем у рыб первой группы (полихеты, олигохеты, фораминиферы, осевшие личинки моллюсков, молодь донных беспозвоночных и мелкие взрослые формы). Наряду с донными организмами рыбы этой группы питаются подвижными бенто-пелагическими животными, обитающими над дном или ползающими по грунту и донной растительности (кумовые, амфиподы, изоподы, гарпактикоиды и др.). В кишечниках таких рыб можно иногда обнаружить ил и песок. Рыбы второй группы объединяются термином «собиратели».

У рыб первой группы способ захвата пищи путем втягивания порций грунта является основным и объясняется их образом жизни. У рыб второй группы основным способом питания является активная охота, а способ заглатывания пищи вместе с грунтом носит вспомогательный характер [118].

К третьей экологической группе относится большое число мирных и хищных придонно-пелагических рыб: барабуля *Mullus ponticus*, арноглосса средиземноморская *Arnoglossus kessleri*, каменный окуньханос *Serranus cabrilla*, европейский морской карась *Diplodus annularis*, хромис обыкновенный *Chromis chromis*, атлантическая скумбрия *Scomber scombrus*. Все эти рыбы — стайные. Средние размеры рыб — 9–10 см, хищников — 13–26 см. Продолжительность жизни рыб этой группы (3–10 лет) больше, чем первой и второй. Они обладают большей подвижностью, чем грунтоеды и собиратели, и охотятся за пищей в основном в придонном и пристеночном слоях воды. Представители этой группы обычно имеют большой рот.

Качественный состав пищи рыб третьей группы широкий. В ее состав входят сравнительно крупные организмы, имеющие жесткие покровы, живущие на дне, — моллюски, крабы, креветки и подвижные ракообразные, живущие и поднимающиеся в толщу воды. У хищных видов рыб основу питания составляют рыбы и ракообразные. У рыб третьей экологической группы питание происходит выборочно. В желудках отдельных особей обычно присутствуют кормовые объекты одного, реже — двух видов. Эти рыбы активно отыскивают скопления излюбленных пищевых организмов. По типу питания их можно назвать преследователями.

К четвертой экологической группе относятся стайные пелагические рыбы, постоянно живущие в пелагиали, — европейский анчоус *Engraulis encrasicolus*, средиземноморский шпрот *Sprattus sprattus*

и др. Их размеры — 12–24 см. Эти рыбы — типичные планктофаги. Основой их питания являются копеподы. Рыбы четвертой группы — важнейшие кормовые объекты хищных стайных, мигрирующих пелагических рыб — пелагиды *Sarda sarda*, луфаря *Pomatomus saltatrix*, ставриды *Trachurus trachurus* и др.

Важным моментом в жизни рыб является накопление жировых запасов. Показатели пищевой ценности (упитанность и жирность) азовско-донских сельдей изменяются в течение года и в больших пределах. Сельдям отдельных размерных групп в различные сезоны года в разных районах промысла свойственны определенные коэффициенты упитанности и величины жирности, являющиеся индикаторами. Отклонения от них свидетельствуют об ухудшении условий обитания рыб.

Одним из основных внешних факторов, влияющих на урожайность сельдей Черного и Азовского морей, является водность рек. Из внутренних факторов — это жирность производителей. Крупные сельди, первыми идущие на нерест ранней весной, имеют жирность 12–22 % (в среднем 17 %). Минимальные показатели жирности (до 3 %) и упитанности у сельдей бывают летом после нереста. Осенью упитанность увеличивается и к декабрю достигает уровня весенней, что позволяет сельдям успешно переживать зимовку.

По времени появления и количеству личинок сельди в низовьях Дуная можно судить о сроках и интенсивности нереста. Аналогичный вывод правилен и для Дона.

Донская и азовская сельди на зимовку уходят в Черное море. В конце февраля при температуре воды 3–4 °С их половозрелые особи совершают миграции через Керченский пролив в Азовское море и Таганрогский залив. Первой идет крупная высокоупитанная азовская сельдь. Отнерестившись, она нагуливается там до осени.

Распределение азовских сельдей в Черном море в период зимовки определяется термическим режимом моря. В холодные зимы при температуре воды в предпроливной зоне 2–3 °С сельди распределяются в основном у Кавказского побережья. В обычные зимы при температуре воды более 3–4 °С промысловые скопления не покидают предпроливную зону. Показатели температуры могут использоваться для прогнозирования подходов сельди к промысловым участкам Керченского пролива.

Массовая осенняя миграция сельди через Керченский пролив обычно совпадает с понижением температуры до 8–5 °С. Конец хода

приурочен к температуре воды 3–4 °С. Первыми мигрируют сеголетки, являясь индикаторами.

Как известно, положение рта и его строение зависят от характера питания рыбы. Обычно различают: верхний, когда нижняя челюсть сильно выступает вперед кверху; полуверхний, когда нижняя челюсть едва выступает вперед; конечный, когда челюсти имеют одинаковую длину; полунижний, когда верхняя челюсть едва выступает вперед; нижний, когда верхняя челюсть или роstrum сильно выступают вперед. Рыбы, питающиеся у дна, обычно имеют нижний или полунижний рот, а рыбы, добывающие корм в толще воды, — верхний или полуверхний. Исключение составляют акулы, у которых нижнее положение рта связано с гидродинамикой. Наличие роstrума у акул способствует лучшему обтеканию тела водой.

Выше отмечалось, что важным показателем биологического состояния рыб является жирность, которая достигается хорошим питанием. В разные периоды жизни и сезоны года жирность тела рыб меняется. В то же время среди рыб одного вида, одной популяции и возраста выделяются особи с низкой, средней и высокой жирностью. У каждого вида имеется свой диапазон жирности. В период созревания икры и в преднерестовом состоянии высокое содержание жира является индикатором успешного нереста и высокого качества эмбрионов и личинок. Высокое содержание жира у летнерестующих рыб в осенний период становится индикатором и залогом благополучной зимовки.

Эффективность размножения рыб в естественных условиях обуславливается сложным сочетанием абиотических и биотических факторов, основными из которых являются температурные и кормовые условия, причем для каждого вида свои.

Массовая гибель икры при резких изменениях температуры воды, особенно вследствие сгонно-нагонных явлений, не определяет численность поколений. Главным фактором, регулирующим численность поколений морских рыб, являются кормовые условия личинок рыб при переходе на активное питание. Но в то же время количество соответствующих кормовых объектов также во многом связано с температурой.

В годы, когда значительно сокращаются кормовые площади для личинок рыб, формируются малочисленные поколения.

Установлено, что потомство рыб, отстающих в росте и развитии, малоупитанных и нерестящихся впервые, отличается меньшей жиз-

неспособностью, чем потомство крупных, жирных, повторно созревающих рыб.

Для экосистемы Черного моря в целом и особенно для его северной части характерно чередование периодов с различным уровнем продуктивности, определяемым колебаниями интенсивности океанографических процессов, формирующих экологические условия. Этим объясняются резкие колебания численности наиболее массовых планктоноядных рыб — анчоуса, шпрота и частично мелкой ставриды, имеющей смешанное питание. Все изменения, происходящие в кормовой базе, оказывают влияние на интенсивность воспроизводства указанных рыб.

Сезонные перемещения осетра, белуги и севрюги в северной части Черного моря зависят от распределения кормовых объектов и от температуры воды. Границей зимнего распространения осетровых считается изотерма 3 °С [151].

Пелагида — стайная пелагическая рыба, входящая в Черное море весной для нагула и размножения, а осенью возвращающаяся на зимовку в Мраморное и Эгейское моря. В Прибосфорском районе Черного моря она появляется при прогреве воды до 12–13 °С и выше и формировании достаточной кормовой базы.

При наличии оптимальных условий анчоус, шпрот, ставрида могут в течение нескольких лет развиваться в огромных количествах. В то же время неблагоприятные условия размножения и откорма резко отражаются на процессе воспроизводства и численности их популяций. Структура популяций анчоуса, шпрота, ставриды оказывается весьма динамичной и представляет собой механизм, приводящий численность популяции в соответствие с абиотическими условиями среды в годы низкой и высокой продуктивности Черного моря. В годы большой обеспеченности пищей значительно возрастает и воспроизводительная способность нерестового стада.

Рыбы высокоурожайных поколений несут в себе потенциальные возможности высокой воспроизводительной способности в силу не только большой численности, но и высокого темпа роста, большой жирности, плодовитости, а также жизнеспособности эмбрионов [319].

Снижение темпов линейного и весового роста рыб, уменьшение их жирности и плодовитости и, как результат, резкое снижение воспроизводительной способности популяции является ответной реакцией на ухудшение экологических факторов и снижение обеспеченности пищей.

Весовой рост рыб одноразмерных групп имеет свои различия. Хотя, например, у анчоуса рыбы, пополняющие стадо, и созревают почти одновременно в возрасте года, но это пополнение состоит из рыб, физиологически различно подготовленных к нересту. Размеры годовиков колеблются от 50 до 90–130 мм при массе от 1 до 15 г.

Расхождение в темпе весового роста рыб одноразмерных групп имеет важное приспособительное значение как механизм, не только регулирующий численность популяции, но и способствующий разновременности сроков нереста. Различия в физиологической подготовленности к нересту рыб находят свое отражение и в закономерностях нерестовых и кормовых миграций.

В Черноморско-Азовском бассейне размножение и откорм летнерестующих рыб лимитируются, прежде всего, температурными условиями и соленостью водных масс.

Оптимальными для развития пелагической икры большинства черноморских рыб средиземноморского происхождения являются температура воды 18–25 °С, соленость воды — 16–18 ‰ и волнение моря, не превышающее 3–4 балла. Температура воды, непосредственно влияя на скорость биохимических процессов, обуславливает темп роста и скорость развития половых продуктов рыб, ускоряя или замедляя процесс подготовки их к нересту. Кроме того, температура воды является индикатором ряда других гидрологических процессов. Она также тесно связана со сроками наступления соответствующих биологических сезонов [32]. Таким образом, и рыбы в свою очередь оказываются индикаторами соответствующих температур и биологических сезонов.

Сроки размножения пелагических рыб и рыб, имеющих пелагические стадии в развитии, согласуются со сроками размножения кормового планктона.

Ссылаясь на различные литературные материалы, Д. Я. Баренбейм [33] отметил, что половые циклы рыб так отрегулированы, что их личинки развиваются в течение сезона, наиболее благоприятного для планктонного питания. Это — так называемое «правило Криспа».

Бореально-атлантическое происхождение черноморского шпрота и его относительная холодолюбивость определили изменение биологического ритма в сравнении с исходным ареалом и обусловили размножение этого вида в Черном море в более холодное зимнее время

[103]. Фактически начало размножения шпрота является индикатором начала биологической зимы. Период наиболее интенсивного нереста — ноябрь–февраль.

Для нереста шпрота оптимальной является температура воды в интервале 8–12 °С. Нижняя температурная граница нереста, развития икры и личинок приурочена к 5–6 °С.

Черноморский шпрот — массовая пелагическая стайная рыба, избегающая сильно опресненных участков моря. Он является основным потребителем фито- и зоопланктона холодноводного комплекса Черного моря и практически не конкурирует в питании с теплолюбивыми планктоноядными рыбами. В то же время — он один из основных объектов питания хищных рыб.

В период нереста распределение шпрота зависит от температуры воды и величины биомассы кормового зоопланктона. В июле–августе шпрот обычно держится под слоем термоклина, где температуры воды не превышает 9–14 °С.

Наиболее благоприятными для выживания поколений шпрота являются мягкие зимы с большим количеством атмосферных осадков. Сопоставление уловов шпрота в северо-западной части Черного моря с величиной речного стока показывает, что между уловами шпрота в данный год и речным стоком в предшествующий год имеется хорошо выраженная прямая связь [319].

Подходы шпрота в прибрежную зону находятся в зависимости от температуры воды, кормовых запасов, штормовых воздействий, наличия хищников.

Для популяции черноморского шпрота характерным является постоянное преобладание самок — около 70 % стада. Любые существенные отклонения от этой цифры становятся индикатором неблагополучия.

Роль анчоуса в нормальном функционировании экосистемы Черноморско-Азовского бассейна чрезвычайно велика. Анчоус трансформирует биомассу фито- и зоопланктона в первичную ихтиомассу, потребителями которой являются различные хищники — как аборигены, так и мигранты. Состояние популяций анчоуса в северо-западной и северо-восточной частях Черного моря и в Азовском море является индикатором абиотических и биотических условий в этих регионах. По их состоянию можно прогнозировать будущие изменения в популяциях многих хищных рыб. В холодных водах, но в меньших масштабах подобную роль выполняет шпрот.

Массовый нерест анчоуса и нагул его молоди происходит в опресненной зоне вдоль западных и северо-западных берегов и зависит от ветрового режима. При сильных северных и северо-восточных ветрах сток Дуная уносится на юг, за пределы северо-западной части Черного моря. В эти годы обычно наблюдаются малочисленные поколения анчоуса.

В периоды повышенной численности поколений анчоуса отмечалось также появление отдельных многочисленных поколений ставриды, барабули, луфаря, кефалей [319].

Анчоус в Черном море является звеном пищевой цепи планктон—анчоус—хищные рыбы. Количество анчоуса — индикатор возможного количества хищных рыб.

Рост сеголетков анчоуса играет важную роль в динамике популяции. При дефиците пищи сеголетки имеют небольшие размеры, вес и жирность, плохо переносят зимовку. Это обстоятельство оказывает влияние на биологическое состояние производителей на следующий год. В изменениях биологических показателей популяции анчоуса решающее значение имеет трофический фактор. Только в исключительно суровые зимы гибель рыб может оказывать влияние на численность популяции анчоуса.

Данные учета сеголетков анчоуса и ставриды в августе и нерестового стада в мае являются исходными для прогнозирования возможного вылова этих массовых рыб на один-два года вперед. Установленные общие закономерности динамики численности поколений основных промысловых летнерестующих рыб позволяют предвидеть возможные изменения в величине их нерестовых популяций и прогнозировать развитие промысла на далекую перспективу [319]. Фактически это — индикаторы.

После суровых и штормовых зим отмечались вспышки численности молоди рыб [319].

Одновозрастные особи анчоуса и ставриды обладают разной плодовитостью. При большем темпе роста и более высокой жирности она всегда выше. Коэффициент корреляции (R) между величинами абсолютной и относительной плодовитости и жирности мышц лобана ($R = 0,87; 0,60$) и сингиля ($R = 0,70; 0,77$), т. е. существенный [319].

Однако одновозрастные производители, в частности кефалей, имеющие различную плодовитость, продуцируют икру, сходную по содержанию жира. При различных условиях нагула производителей необходимое количество жировых запасов аккумулируется в гонадах

и обеспечивает процесс созревания овоцитов. Энергетический потенциал производителей проявляется на воспроизводительном потенциале через количество икры при сохранении в ней необходимого уровня питательных веществ [319]. Для анчоуса установлено, что при уменьшении размеров икры, наблюдаемом к концу нерестового сезона, в ней сохраняется запас питательных веществ, обеспечивающий нормальное развитие эмбрионов. Но в то же время уменьшение размеров икры сказывается на ее плавучести. В естественных условиях это может компенсироваться более высокой температурой воды, чем в начале нереста.

Установлена тесная связь эффективности размножения массовых промысловых рыб с океанографическими условиями, определяющими биологическую продуктивность Черного моря и формирующими их кормовую базу.

В благоприятные по океанографическим условиям годы производители анчоуса и мелкой ставриды нерестятся, а мальки и молодь нагуливаются почти на всей акватории северной части Черного моря. Массовый нерест анчоуса и нагул его молоди происходит в наиболее продуктивных районах моря, приуроченных к зонам циклонической циркуляции вод и дивергенции течений или находящихся под влиянием стока крупных рек.

Нерестилища ставриды, черноморских кефалей, луфаря и районы нагула их молоди в основном расположены в открытых, менее продуктивных, чем побережье, участках моря с повышенной соленостью, где интенсивность развития и характер распределения зоопланктона существенно меняются по годам в зависимости от гидрологического режима. Эффективность воспроизводства анчоуса и барабули связана преимущественно с условиями, складывающимися в прибрежной зоне, а ставриды, кефалей, луфаря — в открытых районах моря.

При температуре воды 16–17 °С развитие ставриды от начала дробления до выклева эмбрионов продолжается около 50 часов, при температуре 20 °С — 40 часов.

Для икры ставриды оптимальны температура воды 19–23 °С и волнение до 3–4 баллов. В условиях Черного моря кислородный режим и соленость в местах нереста на развитие икры не влияют. Личинки превращаются в мальков при длине около 10 мм. На активное питание личинки переходят еще при наличии желточного мешка.

В различных районах и в разном возрасте ставрида питается крупными планктонными организмами, личинками, мальками и моло-

дью пелагических и донных рыб, донными и придонными беспозвоночными. По причине того, что донные и придонные организмы играют большую роль в питании ставриды, она привязана к прибрежной зоне.

Кефали питаются преимущественно перифитоном. Вследствие особенностей питания кефали всех возрастов являются прибрежными рыбами. Только в период икрометания половозрелые особи отходят на некоторое расстояние от берега.

У северных берегов Черноморско-Азовского бассейна промысловое значение, не считая пиленгаса *Liza haematocheilus*, имеют три вида черноморских кефалей средиземноморского происхождения — лобан *Mugil cephalus*, сингиль *Liza aurata* и остронос *L. saliens*. Наиболее массовым является сингиль, а наиболее редко встречается и ловится остронос. Взрослые особи кефалей — бентодетритофаги. Как отмечалось, икра у кефалей — пелагическая, и нерест, как правило, происходит в открытом море. Мальки, питаясь зоопланктоном, мигрируют к берегам, где постепенно переходят на питание бентосом и детритом. Кефали имеют длительный жизненный цикл. Сингиль живет до 12 лет, лобан — до 16. Основная масса становится половозрелой в возрасте 3–4 года. После наступления половой зрелости нерест у кефалей происходит ежегодно в летний период.

На нерестилищах, в удаленных от берега районах моря, производители кефалей лишены кормовой базы, а созревание желтковых овоцитов до дефинитивного состояния возможно лишь за счет энергетических запасов в теле. От уровня энергетического баланса в теле производителей зависит и протяженность их нерестовых миграций от побережья в открытое море [319].

Величина плодовитости черноморских кефалей и качество потомства находятся в тесной связи с уровнем жировых запасов в их теле. Кефали различных возрастных групп, а также разных видов в период нерестовых миграций имеют неодинаковую жирность мышц и печени, что обусловлено разной продолжительностью преднерестового нагула этих рыб и запасами кормовых ресурсов.

Икра черноморских кефалей нормально развивается в приповерхностном слое воды при солености не ниже 15–16 ‰ и температуре около 20 °С, т. е. вне пределов опресненной прибрежной зоны. Основные нерестилища совпадают с зонами конвергенции течений, где обычно в летнее время наблюдаются повышенная температура и высокие концентрации планктона, необходимого для питания личин-

кам. Таким образом, наличие кефалей является индикатором солености воды 15 ‰ и выше и зон конвергенции.

Для благоприятной зимовки молоди кефалей необходима температура воды не ниже 8 °С. Более низкие температуры вызывают прекращение питания и гибель.

В годы с неблагоприятными условиями внешней среды, когда снижается темп роста, половой состав поколений сингиля характеризуется преобладанием самок. Такая способность формирования соотношения полов в поколениях является важным приспособлением, направленным на максимально быстрое восстановление их численности по окончании действия неблагоприятных факторов среды. Преобладание самок — это индикатор состояния популяции. Также, в случае вступления в нерестовое стадо поколения с преобладанием самок, общее увеличение численности обычно отмечается не только в год их созревания, но и в последующие 2–3 года [319].

Наличие пищи соответствующего качества и в необходимом количестве является залогом успешного прохождения рыбами личиночного и малькового этапов развития, своевременного созревания половых продуктов и сохранения их численности в водоеме.

3.2.2. Хищники

Под хищничеством обычно подразумевается способ добывания пищи и питания животных, при котором они ловят, умерщвляют и поедают других животных. Хищники — это плотоядные животные. Среди рыб, наряду с растительноядными, выделяются планктоноядные, бентосоядные, рыбаодные, т. е. собственно хищные. В континентальных водоемах имеются также насекомоядные рыбы и рыбы, питающиеся ягодами, плодами, семенами растений. В зависимости от особенностей питания хищники в процессе эволюции выработали соответствующие морфологические и экологические приспособления.

В водных экосистемах к числу классических хищников относят, прежде всего, рыбаодных рыб. В данном случае и хищники, и их жертвы относятся к одному классу.

Взаимодействия между хищниками и их жертвами (так называемое отношение «хищник — жертва») приводят к тому, что эволюция хищников и жертв происходит сопряженно, т. е. как коэволюция: в процессе ее хищники совершенствуют способы нападения, а жерт-

вы — способы защиты. Следствием этих отношений являются сопряженные изменения численности популяций хищников и жертв [39].

По способу охоты хищников делят на засадчиков, подстерегающих жертву, и на преследователей, догоняющих жертву. Засадчиками являются донные и придонные рыбы, ведущие преимущественно оседлый образ жизни.

Определенное влияние на рыб оказывают хищники из других классов позвоночных животных: земноводные, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие. Как оказалось, на численность некоторых видов черноморских рыб значительное влияние может оказывать массовое развитие некоторых видов беспозвоночных животных, в частности гребневика мнемииопсиса *Mnemiopsis leidy*, выедающего икру, предличинку и личинок рыб как в неритической зоне, так и в открытых водах.

За исключением некоторых видов птиц и дельфинов воздействие позвоночных животных на черноморских рыб проявляется слабо, преимущественно в прибрежных водах и придаточных водоемах с пониженной соленостью.

На внешний вид и особенности поведения всех рыб большое влияние оказывает пресс разного рода хищников, который изменяется по мере увеличения размеров от личинок до половозрелых особей.

Смерть от старости, т. е. по достижении определенного возраста, свойственна всем организмам. На продолжительность жизни рыб наряду с генетическими особенностями и абиотическими условиями сильное влияние оказывают, как упоминалось, наличие соответствующей кормовой базы и пресс хищников.

В морях нет видов рыб, на которых в большей или меньшей степени закономерно не воздействовали бы те или иные хищники. Одни виды подвержены этому воздействию в большей степени и на всех этапах онтогенеза. Это, прежде всего, мелкие массовые виды: анчоус, шпрот и др. Другие рыбы подвергаются этому воздействию, главным образом, на ранних этапах развития. По достижении некоторых размеров воздействие хищников ослабевает и может практически прекращаться. У рыб, приспособленных к значительному прессу хищников, меньший процент погибает от старости и возрастных нарушений обмена веществ.

На примере черноморской ихтиофауны становится очевидным, что среди хищных рыб есть виды, охотящиеся на свои жертвы преимущественно в толще воды, т. е. на массовых пелагических рыб не-

больших и средних размеров, догоняя их благодаря большой скорости. Во вторую группу могут быть отнесены хищные рыбы, ведущие донный и придонный образ жизни, нападающие на свои жертвы внезапно из засады. Среди них есть и сравнительно хорошие пловцы, но в основном на сравнительно короткие дистанции.

Резкие изменения абиотических условий могут увеличить доступность жертвы для хищников. Так, снижение содержания кислорода в северо-западной части Черного моря в предзаморный период способствует концентрации рыб в узкой прибрежной полосе. Снижение температуры в осенний период стимулирует миграцию мальков рыб из лиманов в море. Накапливаясь в сравнительно узких каналах и протоках, они подвергаются большему риску стать жертвами хищников.

В Черном море анчоусом *Engraulis encrasicolus* питаются черноморская ставрида *Trachurus ponticus* и более крупная атлантическая ставрида *T. trachurus*, а ставридой в свою очередь — пелагида *Sarda sarda*. При отсутствии пелагида ставрида интенсивно питается анчоусом. С появлением пелагида потребление ставридой анчоуса резко падает [236].

Межвидовые взаимоотношения у рыб достаточно разнообразны и обычно проявляются в форме пищевой конкуренции, хищника и жертвы и относительно мирного сосуществования.

Взаимовлияние хищника и жертвы привело к выработке у хищников разнообразных приспособлений для поимки кормовых объектов — большого рта, сильных острых зубов, способности быстро плавать, хорошего обоняния, зрения и др. У рыб — потенциальных жертв появляются шипы и колючки, часто снабженные ядовитыми железами.

Формами защиты от хищников у рыб, кроме шипов, колючек и маскирующей окраски являются особенности поведения — образование стай, миграции, скорость движения, охрана потомства, использование различных убежищ, закапывание в грунт и т. п.

Наличие таких защитных приспособлений как шипы и колючки снижает интенсивность воздействия хищников на популяцию жертвы, т. е. делает их менее доступными для хищников, чем рыб, лишенных такой защиты.

Обычно рыбы выедаются хищниками в моменты их наибольшей активности.

Хищные рыбы комплексов низких широт приспособлены к питанию более защищенными (шипые, колючие) жертвами, поэтому есте-

ственно, что в новых местообитаниях они легче переходят на питание жертвами более высокоширотных комплексов, чем хищники более высокоширотных комплексов — более южными жертвами [236; 237].

Хищные донные рыбы в основном имеют широкий рот. У хищных придонных и пелагических рыб рот преимущественно конечный. У глубоководных рыб рот может достигать огромных размеров. Большой рот имеют акулы (китовая, гигантская), питающиеся планктоном.

У хищников-засадчиков особенно развиты приспособления для маскировки. Среди них: форма тела, различные выросты, окраска, поведение и др.

Для эпипелагических и пелагических хищников характерна типичная окраска пелагических рыб — более темная (синеватая, зеленоватая, серая) спина и светлое брюхо. Пелагические хищники-догоняльщики имеют обтекаемое тело, являются быстрыми и маневренными пловцами, имеют хорошее зрение и большой рот, вооруженный острыми зубами. Некоторые хищники-догоняльщики заглатывают жертву целиком, другие предварительно разрывают ее на части.

Одни хищники совершают дальние миграции, сопровождая стаи своих жертв, другие ведут более или менее оседлый образ жизни.

В процессе онтогенеза все рыбы проходят этапы, когда они представляют собой потенциальные жертвы. Хищные наклонности у некоторых рыб проявляются очень рано, еще в мальковом периоде, и их жертвами оказываются личинки и мальки других видов. У некоторых рыб проявляется каннибализм. Это явление наблюдается при отсутствии других жертв, а также служит механизмом естественного отбора.

В мальковый период многие рыбы, считающиеся хищными, некоторое время питаются представителями зоопланктона или мейо- и зообентоса. Крупные пелагические хищники при нехватке пищевых объектов в толще воды способны потреблять в качестве корма тех или иных бентосных животных.

Виды-жертвы вырабатывают необходимую плодовитость и защитные приспособления — окраску, шипы, колючки, твердый панцирь, ядовитость, образование стай, индивидуальное поведение, обеспечивающие защиту от хищников. Однако ни отдельные приспособления, ни их сочетания не гарантируют абсолютную защиту, а приводят лишь к относительному снижению пресса хищников.

Пресс хищников способствует выработке механизмов, направленных на компенсацию большей или меньшей убыли путем изменения темпа воспроизводства популяции. К их числу относится изменение плодовитости, смещение сроков нереста, переход на новые нерестилища. Обычно виды, приспособленные к значительному выеданию хищниками, могут в некоторые годы компенсировать большие потери, сохраняя численность популяции в определенных пределах.

Многими исследователями на разных видах рыб показано, что величина поколения определяется на ранних личиночных этапах, особенно на этапе смешанного питания при переходе на внешний корм. Собственно говоря, условия жизни на этапе смешанного питания и первой зимовки фактически решают судьбу поколения у большинства видов рыб.

Большое значение в выживаемости личинок на первых этапах активного питания имеют количество и качество желточных запасов, которые в значительной степени определяются условиями нагула и возрастом производителей. Показателем качества икры является количество жира.

Каждый вид рыб приспособлен к определенной интенсивности смертности. Рыбы с коротким жизненным циклом и ранней половой зрелостью более приспособлены к лабильной смертности, чем долгоживущие виды с поздним половым созреванием [237].

Защитное значение стаи у рыб не вызывает сомнений. Формы защитного значения стаи многообразны. Стайные рыбы обнаруживают хищников главным образом при помощи органов зрения. В ночное время для защиты от ночных хищников стаи могут распадаться на отдельные небольшие косячки или же рыбы держатся поодиночке. Многими исследователями установлено, что одиночные рыбы выедаются хищниками быстрее, чем когда они держатся плотной стаей [274].

Для хищных рыб, которые охотятся стаями (скумбрия, ставрида, пелагида), стайное поведение также имеет важное значение для добывания пищи. Эффективность поимки кормовых объектов в стае у многих рыб значительно возрастает.

При защитном поведении рыбы, во-первых, обнаруживают хищника на более далеком расстоянии и могут попытаться от него скрыться. Во-вторых, плотная стая представляет и определенную физическую защиту от хищников и, в-третьих, большое число потенци-

альных жертв и защитные маневры стаи дезориентируют хищников и затрудняют им поимку добычи [274].

Защитная функция стаи в онтогенезе рыб может изменяться. Многие виды рыб ведут стайный образ жизни до завершения малькового периода. Стая служит защитой от дневных хищников, но ночью хищники для отыскания жертв используют не зрение, а другие органы чувств.

Как уже упоминалось, у прибрежных донных и придонных рыб основную защитную роль играют различные морфологические защитные приспособления в виде шипов и колючек, поиск укрытий, закапывание в грунт.

Характер и интенсивность воздействия хищников на популяции жертв зависят от многих причин: от абиотических условий, в которых ведется охота; от наличия и обилия других видов жертв, которыми питается указанный хищник; от наличия других хищников, питающихся той же жертвой; от состояния и поведения жертвы [236; 237].

Каждый хищник приспособлен питаться жертвами определенного типа, и наличие или отсутствие других видов жертв отражается на интенсивности их выедания. Обычно имеет место отбор хищником рыб определенного размера, возраста, а иногда и пола.

Самая обычная причина выбора жертв — это соответствие относительных размеров и строение рта хищника размерам и строению жертв. Воздействие хищников на структуру популяции жертвы часто сказывается путем выедания личинок и мальков, т. е. сокращением величины пополнения.

В Черном море анчоус и шпрот находятся под постоянным воздействием хищников, но их численность, как вообще численность планктоноядных рыб, в разные годы испытывает значительные колебания. Пресс хищников на популяции планктоноядных рыб особенно усиливается в годы их массового захода в Черное море. Показателем степени влияния хищников на популяции анчоуса и шпрота может являться упрощение структуры их популяций за счет сокращения в результате выедания численности рыб старшего возраста.

Полосатая крылатка или рыба-зебра *Pterois volitans* (семейство Scorpaenidae) в 2000-е гг. вселилась и распространилась в Карибском море и Мексиканском заливе. Будучи весьма прожорливой, она выедает мальков и небольших местных рыб, нанося большой урон местной икhtiофауне. Крылатка в данном случае стала индикатором общего неблагополучия местных островных экосистем и экосистем

коралловых рифов, в которых из-за перелома не оказалось крупных хищных рыб, способных удерживать под контролем популяцию полосатой крылатки.

В прибрежной зоне в разных районах Черного и Азовского морей индикаторами общего состояния оказываются популяции таких мирных рыб, как кефали и атерины, а среди непосредственно донных рыб — барабули. Индикаторными видами зарослевых биоценозов являются морские иглы и морской конек.

Вселение и массовое развитие в 1990–2000 гг. в Черноморско-Азовском бассейне гребневика мнемипсиса *Mnemiopsis leidyi*, оказавшегося конкурентом планктоноядных рыб, стало причиной снижения на многие годы их численности, несмотря на благоприятные океанографические процессы.

Неконтролируемое вселение и массовое распространение в водоемах Северной Америки хищных рыб-змееголовов (семейство Channidae) стало причиной резкого снижения численности местных видов рыб.

РЫБЫ — ИНДИКАТОРЫ ГЛОБАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ПОВЕРХНОСТИ ЗЕМЛИ И КЛИМАТИЧЕСКИХ ПОЯСОВ

Распределение рыб в Мировом океане как в прошлые геологические эпохи, так и в настоящее время в первую очередь определяется положением климатических поясов или зон, движением материков, поднятиями и опусканиями уровня моря и суши, различными по происхождению положительными элементами рельефа морского дна от сублиторали до абиссальных глубин, создающих гетерогенность условий обитания [13; 28; 179; 183; 184; 220; 234; 236; 307; 320; 340].

При биогеографическом районировании шельфа с использованием рыб выделены регионы: 1 — тропической зоны, 2 — субтропической, 3 — умереннохолодноводной и 4 — полярной зоны [355; 356]. Черное море отнесено в состав лузитанской провинции субтропической зоны.

А. И. Жирковым [128] на базе различных схем биогеографического районирования шельфа предложена компилятивная схема.

Жизнь вида — это, как известно, непрерывное приспособление к более полному освоению природных ресурсов, к сохранению и воспроизводству популяций в непрерывно меняющихся условиях. Все связи вида со средой обусловлены историей его происхождения и развития и носят приспособительный характер. Всякое приспособление является приспособлением к определенному компоненту среды. Всякое приспособление конкретно. Характер приспособлений специфичен для вида и определяется особенностями его взаимосвязей со средой [235; 236]. Также все виды рыб в водной экосистеме входят в состав того или иного фаунистического комплекса и обладают сходными приспособлениями, образуя экологические группировки.

Критерием для отнесения вида к тому или иному экологическому комплексу служит его экологическая характеристика, т. е. отношения как с абиотической, так и с биотической средой, которые также неразрывно связаны друг с другом и являются следствием длительной адаптации к жизни в определенном климатическом поясе и верти-

кальной экологической зоне водной толщи (литораль, эпипелагиаль, батиналь, абиссаль, ультраабиссаль).

Различные авторы между Северным полюсом и экватором выделяют от трех до девяти зон и подзон [128].

Характер размножения видов, относящихся к каждому конкретному фаунистическому комплексу и экологической группе, есть результат адаптации к условиям определенного климатического пояса и вертикальной экологической зоны и, в частности, к хищникам данной экосистемы.

Заселяя новый бассейн, представители данного фаунистического комплекса занимают ту его часть, которая наиболее близка по своим условиям к зоне, в которой шло формирование комплекса. Такое же поведение сохраняется при изменении условий обитания в бассейне, когда рыбы стремятся как можно дальше находиться в привычных условиях, уходя на большие глубины.

Анализ биологической специфики представителей отдельных фаунистических комплексов и экологических групп дает материал для восстановления палеогеографических условий [234]. Г. У. Линдберг [183] также прямо назвал рыб прекрасными биогеографическими индикаторами.

Рыбы на протяжении всей своей эволюции являлись и являются важным звеном в трансформации огромной энергии, концентрируемой водными организмами более низких трофических уровней (бактерии, простейшие, растения, беспозвоночные, растительноядные и планктоноядные рыбы). В случае изменения численности и биомассы или исчезновения тех или иных рыб изменяются скорости биологических и экологических процессов и происходят коренные перестройки экосистем.

Летняя продукция в умеренных широтах обычно выше, чем в тропической зоне. Однако глубина эвфотической зоны в тропиках больше, а температура воды на протяжении года выше, поэтому общая продукция в столбе воды выше и распределена на протяжении года более равномерно. Эти особенности используются рыбами из разных систематических групп, фаунистических комплексов и экологических групп путем миграций.

Подсчитано, что растительноядный зоопланктон использует около 0,015 % падающей лучистой энергии, и что эффективность рыбной продукции всего 0,00005–0,00025 %. Менее 0,1 % растительной продукции в морях трансформируется в биомассу рыб [246].

Распределение рыб в водоемах Земного шара связано как с современными условиями, так и с их прошлой историей. Оно, в общем, носит зональный характер. Эта зональность может проявляться двояко. Во-первых, это географическая или широтная поясность и, во-вторых, вертикальная зональность, связанная с глубинами.

Различают несколько типов поверхностных водных масс Мирового океана: полярные, субполярные, субтропические, тропические, экваториальные. Эти водные массы присутствуют в обоих полушариях. Будучи ограниченными береговой линией материков и островных дуг и разделенные фронтами, водные массы имеют различные характеристики.

В океанах наиболее сильно реагируют на изменения климата приполярные и экваториальные высокопродуктивные зоны. Интенсивность биологических процессов в них находится в прямой зависимости от интенсивности подъема к поверхности океана биогенных элементов с глубинными водами. Изменения климата (температуры) неизбежно вызывают изменения горизонтальных и вертикальных течений в океане, а, значит, отражаются и на интенсивности подъема глубинных вод.

4.1. ГЕОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ПОВЕРХНОСТИ ЗЕМЛИ

На распределение рыб и их разнообразие в морях и океанах прямое и опосредствованное влияние оказывают: движения материков, вулканическая деятельность, подъемы и опускания суши, трансгрессии и регрессии Мирового океана. Наибольшим воздействиям этих процессов подверглись рыбы, населявшие в ту или иную геологическую эпоху материковую отмель (шельф) и материковый склон Мирового океана.

В современном географическом распределении рыб известно немало примеров, трудно объяснимых с первого взгляда. Понять происхождение и разрывы в распределении вида, рода, семейства, отряда, класса рыб возможно только в связи с представлениями об истории земной поверхности, ее океанов, морей и материков, об их связях и разрывах в прошлом. С другой стороны, именно современные особенности распространения рыб дают поводы для предположений о существовавших ранее связях и разрывах мест их обитания

[320]. Изучение геологической истории океана Тетис и, в частности, истории Черноморско-Азовского и Каспийского бассейнов и состава их ихтиофауны показывают правильность и продуктивность такого подхода [243].

Предполагается, что своим происхождением бериксообразные рыбы (*Beryciformes*) связаны с водами давно исчезнувшего океана Тетис, на что указывает и поныне существующее наибольшее видовое разнообразие некоторых семейств (*Berycidae*, *Trachichthyidae*, *Monocentridae*, *Holocentridae*, *Dirietmidae*, *Polymixiidae* и др.), а также разрывы в их распространении (в Западной Атлантике и Индо-Вест-Пацифике) [158].

У различных исследователей накопилось большое количество доказательств тектонической подвижности дна океанов, вызывающей изменения емкости котловины (котловин) Мирового океана, а тем самым повышения и понижения уровня океана, имеющие характер планетарных трансгрессий и регрессий [185; 203].

По геологическим данным, Тихий океан сформировался раньше всех других современных океанов. Именно он был местом возникновения многих групп рыб. Из него шло расселение рыб в те водоемы, которые около 120 млн лет назад образовали Атлантический океан. В центральной части современной Атлантики возраст островов не превышает 120 млн лет. Установлено, что Атлантический океан периодически то имел, то утрачивал связь с Тихим океаном и стал родиной трескообразных (*Gadiformes*). В целом по видовому разнообразию ихтиофауна современного Тихого океана примерно в 6 раз превосходит ихтиофауну Атлантического.

На протяжении сотен миллионов лет в океанах сохранялась и сохраняется вулканическая активность, ведущая к появлению новых участков суши или разрушению возникших ранее.

Острова Зеленого Мыса в Экваториальной Атлантике имеют вулканическое происхождение. К числу такого типа островов относятся Азорские. Расположенные в Тихом океане Гавайи представляют собой цепь вулканических островов, находящихся в части океана с глубинами 5 км. Ближайшая к ним суша — маленький остров Куре находится в 2,5 тыс. км, но и там обнаруживаются многие близкие виды рыб. У всех островов в океанах обитают те или иные рыбы.

В начале кайнозоя (в плиоцене и эоцене) на месте Охотского и Берингового морей простиралась суша. В современном виде Охотское море окончательно сформировалось лишь в недавнее время, и его

считают в геологическом отношении весьма молодым. Перед тем как принять современные формы, Охотское море претерпело длительные фазы весьма изменчивых полупресненных водоемов [322; 341].

Весьма сложную геологическую историю имеют многие современные моря Мирового океана.

Из-за подвижности литосферных плит количество материков в истории Земли не было постоянным, они то разделялись, то соединялись вновь. На месте морей образовывалась суша и поднимались горы, а на месте современных гор плескались океанические волны.

В начале фанерозоя (560–600 млн лет назад) существовали материка Гондвана, Сибирский, Американский, Китайский. Во второй половине палеозоя образовались два гигантских материка Лавразия и Гондвана. В конце палеозоя из них образовался единый континент — Пангея, окруженный океаном Панталасса с большим заливом на востоке материка — морем Тетис. В середине мезозоя произошел распад Пангеи, что привело к началу образования Средиземного моря, Северной Атлантики, южной части Индийского океана.

Море (океан) Тетис соединял через территорию Евразии древние Тихий, Индийский и Атлантический океаны. Тетис был заселен рыбами, свойственными тропическим областям, в той или иной степени общими с индотихоокеанскими и центральноатлантическими рыбами. В плейстоцене из-за похолодания климата тропические и субтропические рыбы отступили в пояс тропиков.

Около 65 млн лет назад Южная Америка уже отделилась от Африки, и формировался современный Атлантический океан. Австралия еще не отделилась от Антарктиды, Африканский континент отделил Средиземное море от Тетиса.

После многочисленных геологических катаклизмов крупнейшими водоемами-наследниками Тетиса стали Паратетис и Средиземное море. Остатками Тетиса также являются современные котловины Черного и Каспийского морей.

В кайнозое планета с ее океанами и континентами приобрела облик, близкий к современному [271].

Г. У. Линдбергом [184; 185] был предложен биогеографический метод познания событий недавнего и давнего прошлого, в основе которого лежат представления о крупных по масштабу колебаниях уровня Мирового океана, неоднократно повторявшихся на протяжении последних 3,0–3,5 млн лет, быстрых по геологическому времени своего проявления и планетарных по своему характеру. Основной

их причиной (геогидрократической) признается изменение емкости котловины Мирового океана, что приводило при увеличении емкости котловины к снижению уровня океана, а при ее уменьшении — к повышению. Другая причина — гидрократическая, т. е. увеличение общей массы воды в океане при ее освобождении из магмы, таянии ледников, при извержении вулканов и уменьшении массы воды при уходе ее в глубинные зоны земной коры [40].

Крупные колебания уровня Мирового океана не могли не оказывать существенного влияния на эволюцию и расселение морской фауны вообще и рыб в частности, а также на профиль морского дна и вертикальное распределение организмов.

При подъеме уровня воды в Мировом океане вдоль вновь образующихся берегов преобладают абразионные побережья, а при отступлении — уже давно обработанные морем аккумулятивные.

За относительно короткое время в планетарном масштабе могли осушаться огромные участки морского дна, а затем при наступлении моря оно заливало не только материковую отмель, но и прилегающие низменности материков, образуя обширные мелководья с изменчивым гидрологическим режимом. Эти грандиозные колебания уровня океана совпадали по времени с усилением вулканической деятельности и резкими изменениями климата. Они стимулировали вспышки формообразования и оказывали влияние на направление эволюционного процесса [92].

В периоды регрессий, сопутствующих образованию крупных океанических впадин, площади, занимаемые морскими мелководьями, резко сокращались, а на прилегающих материках, вероятно, устанавливался сухой континентальный климат. В эти периоды в морях должны были господствовать относительно стабильные условия. Видимо, формирование стенобионтных видов, как распространенных на материковой отмели и материковом склоне, так и, особенно, глубоководных происходило в периоды регрессий [92].

Во время трансгрессий, сопутствующих, по-видимому, крупным тектоническим поднятиям морского дна, мелководья занимали огромные пространства и образовывали заливы, бухты и водоемы лагунного типа. На прилегающих материках увеличивалась влажность климата, а на мелководьях доминировали изменчивые в отношении температуры, солености и других гидрологических факторов условия. Такие условия должны были способствовать образованию сравнительно мелководных эвритермных и эвригалинных видов [92].

Как у пресноводных, так и у солоноватоводных и морских рыб возможности расселения существенно зависели и зависят от положения уровня Мирового океана. В периоды регрессий вследствие осушения материковых отмелей, с одной стороны, происходило сокращение расстояний между противоположными участками акваторий, способствовавшее быстрому расселению видов, а с другой — образование мелководных и сухопутных преград, препятствующих проникновению видов в соседние водоемы, соединенные в периоды высокого уровня океана обширными мелководьями.

В периоды регрессий должны были существенно изменяться зоны проникновения течений, соответственно, и гидрологический и термический режимы изолированных участков акваторий, что очень важно для распространения рыб. Это, видимо, способствовало усилению формообразовательных процессов [92].

Во время высокого стояния уровня океана происходило расселение видов рыб в ранее недоступные участки акваторий с подходящими для них гидрологическим и термическим режимами. В эти периоды значительно расширялись циркуляции течений, способствовавшие нивелировке условий в горизонтальном и вертикальном направлениях на больших пространствах и быстрому расселению видов в соединенных между собой водоемах [92].

Исследования коралловых островов в Мировом океане показали, что многие из них по несколько раз поднимались над его уровнем, а затем вновь оказывались под водой. Это могло быть связано как с изменениями уровня океана, так и с вулканическими горообразовательными процессами.

В соответствии с гипотезой Г. У. Линдберга [185], на протяжении последних 3,0–3,5 млн лет проходила трехкратная смена фаз регрессий фазами трансгрессий. При этом размеры материковой отмели резко изменялись. Так, береговая линия в плиоценовую регрессию проходила по современной изобате 300 м. При этом оказался возможным контакт многих островов материкового происхождения с континентами и восстановление единых и целостных речных систем, что позволило типично пресноводным рыбам проникать в островные реки.

Анализ простирающихся обнаруженных на шельфе затопленных речных долин, составляющих цепь разделенных в настоящее время, но некогда единых и целостных речных систем, позволил утверждать о неоднократном понижении уровня океана до глубины 200–300 м. По

данным различных авторов древние переуглубленные до 200–300 м долины современных рек имеются на различных континентах.

Путем математического подсчета возможного максимального объема льда в ледниковый период было показано, что только за счет процесса образования ледников уровень океана мог быть ниже современного на 100 м [185].

Колебания уровня океана вызывали распад ареалов прибрежных организмов на части, а также изоляцию и возникновение новых условий среды обитания, обусловили бурный процесс видообразования, в результате которого за геологически краткий отрезок времени (3,0–3,5 млн лет) успели сформироваться новые подвиды, виды, роды и даже семейства [185].

Исследованиями установлены значительные понижения уровня океана в самое недавнее время. Возраст террас у тектонически стабильных берегов высотой 75–90 м определен в 9135 ± 130 и 9200 ± 135 лет. Этот уровень был признан планетарным [185].

Близкая глубина положения края шельфа во всех районах Мирового океана, как в тектонически активных, так и в участках, лишенных следов тектонической деятельности, обусловлена относительно продолжительным стоянием уровня океана на этой или близкой глубине в геологически недавнем прошлом. В формировании материковой отмели шельфовой платформы участвовали процессы абразии и аккумуляции, происходившие в результате неоднократных регрессий и трансгрессий в плейстоценовое время. Видимо, сходная глубина положения нижнего края континентального склона и ступени в различных районах Мирового океана объясняется этой же причиной, т. е. относительно продолжительным стоянием уровня океана на глубине около 2000 м в геологическом прошлом [92].

Индукцированные резкими изменениями климата вспышки формообразования совпадали во времени с усилением вулканической деятельности и, видимо, с крупными колебаниями уровня океана. Наиболее мощные эволюционные импульсы, наблюдавшиеся в кембрии, карбоне, пермо-триасе, неогене и плейстоцене, были обусловлены развитием протерозойского, палеозойского и плио-плейстоценового температурных минимумов и связаны во времени с крупными изменениями конфигурации океанов и материков [92].

Морские ангелы (*Squatinae*) — одно из семейств акул, приспособившихся к жизни на дне моря и имеющих сильно увеличенные грудные плавники. Европейский или обыкновенный морской ангел

Squatina squatina достигает длины 2,4 м. Морские ангелы встречаются в умеренно теплых и субтропических водах всех океанов. Такое распространение стало возможным при отсутствии Панамского перешейка. В области Панамского перешейка связь между Атлантическим и Тихим океанами сохранялась, видимо, до конца неогена и существовала общность фаун. Через область Панамского канала могли перемещаться лишь тропические формы.

Огромных размеров скат морской дьявол *Manta birostris* (ширина тела отдельных особей достигает 9 м, а масса наиболее крупных экземпляров — 3 т) встречается у восточного и западного побережий Панамского перешейка. Более 4 % общего числа морских видов центральноамериканских рыб обитали до строительства Панамского канала и в Тихом, и в Атлантическом океанах, а около 100 видов были представлены очень близкими формами. Все это свидетельства того, что когда-то Панамского перешейка не было, а на его месте было море. Поднятие перешейка произошло в середине миоцена. Со временем его появления часть общих видов сохранилась, а часть в процессе эволюции приобрела новые, но еще слабо выраженные видовые признаки.

Имеется большое количество примеров разрыва ареалов рыб в результате разнообразных геологических процессов.

Существование латимерий *Latimeria chalumnae* в западной части Индийского океана и *L. menadoensis* у берегов острова Сулавеси на востоке является свидетельством крупномасштабных изменений, произошедших в Мировом океане и на суше.

Относящийся к осетровым рыбам азиатский лопатонос (*Pseudoscapharhynchus kaufmanni*) живет в Аму-Дарье, а американский или обыкновенный лопатонос (*Scapharhynchus platorhynchus*) — в Миссисипи. Между ними имеются очень небольшие различия. Хвостовой стебелек у азиатского лопатоноса короткий, а у американского — длинный. Очевидно, что азиатские и американские лопатоносы возникли от общего родоначальника, но были разделены в процессе трансформации земной коры в местах расположения океана Тетис.

Океан (море) Тетис представлял собой крестмеридиональный морской путь, простиравшийся из Юго-Восточной Азии до района Центральной Америки. Тетис достиг максимального развития после временного осушения на рубеже палеозоя и мезозоя и в том или ином виде сохранялся на протяжении большей части кайнозоя.

Некогда единая фауна рыб, населявшая солоноватый океан Тетис, расположенный вдоль Юга Европы и Азии от Атлантического до Тихого океана (Японское море), в результате горообразовательных процессов распалась на ряд самостоятельных очагов. Ее остатки находят не только в Черном, Азовском и Каспийском морях, но и в тропических водах как Атлантического, так и Тихого океанов. Таковы два вида камбал рода *Psettodes*: *P. erumei* водится в Индо-Вест-Пацифике, *P. belcheri* — в Атлантике. Крупная сельдеобразная рыба индотихоокеанский тарпон *Megalops cyprinoides* обитает в Индо-Вест-Пацифике, а близкий вид *M. atlanticus* — в Атлантическом океане.

Распространенные только в южном полушарии галаксиевые рыбы (*Galaxiidae*) способны выживать в самых разнообразных условиях. Они встречаются в морской воде, в илистых болотах, в равнинных реках и горных ручьях, в озерах от теплых долинных до холодных заморающих, расположенных в горах на высоте 1000–1200 м. Галаксиевые обитают в водоемах Южной Америки, в Южной Африке, в Австралии и Новой Зеландии. Их икра хорошо развивается как в морской, так и в пресной воде и даже выдерживает временное высыхание. Галаксиевые рыбы, обитающие в пересыхающих болотных водоемах, могут переживать засушливые сезоны, зарываясь во влажный ил подобно южноамериканским и африканским двоякодышащим рыбам. Особенности их экологии и распространения со всей очевидностью свидетельствуют об их общем происхождении и о некогда бывшем соединении южных материков.

Рыбы семейства аравановых или костноязычных (*Osteoglossidae*) относятся к числу наиболее древних среди ныне живущих пресноводных костистых рыб. Остатки вымерших аравановых известны еще в нижнемеловых отложениях и были приурочены к тропической зоне. Их теперешнее расселение напоминает распространение современных двоякодышащих рыб. Они встречаются в тропических областях Южной Америки, Африки, Австралии, в Индокитае и на островах Малайского архипелага. Южноамериканская арапаима (*Arapaima gigas*) наиболее близка к африканскому гетеротису (*Heterotis niloticus*). Другой южноамериканский вид — аравана (*Osteoglossum bicirrhosum*) более близка к малайским видам склеропагеса (*Scleropages formosus* и *S. leichardti*).

Хараценовидные (*Characoidei*) живут в тропических и субтропических водах Америки и Африки. Карпозубообразные (*Cyprino-*

dontiformes) населяют пресные и солоноватые воды Америки, Африки, Южной Европы и Юга Азии. Слитножаберникообразные (Synbranchiformes) встречаются в пресных и солоноватых водах Южной и Восточной Азии, Австралии, в тропических частях Америки и Африки.

Робаловые или снуковые (Centropomidae) не выносят понижения температуры ниже 28–31 °С, но легко выживают при значительных колебаниях солености. Они известны из вод тихоокеанского побережья Америки, от Калифорнии до Эквадора, и из вод Атлантики, от Флориды до Бразилии. Причем только один вид — гребенчатый робало (Centropomus pectinatus) — встречается в обоих океанах. Очевидно, что они имеют общее происхождение, но их некогда разделил Панамский перешеек.

Сходство фауны морских рыб по западному и восточному побережьям Центральной Америки объясняется тем, что, видимо, до конца миоцена единая ихтиофауна была разделена на две части поднявшимся Панамским перешейком.

Акропомовые (Acropomatidae) встречаются только в тропических водах западных частей Тихого и Индийского океанов на глубине 200–450 м. По каким-то причинам их ареал оказался разорванным.

Цитаровые (Citharidae) живут в Средиземном море (*Citharoides macrolepidotus*), остальные виды — в Индийском океане и в западной части Тихого. Отсутствие цитаровых в Атлантике, видимо, свидетельствует о том, что в Средиземное море *C. macrolepidotus* проник с востока в период его связи с Индийским океаном через Красное море.

Длительная геологическая изоляция достаточно крупного водоема приводит к формированию в нем от одного исходного вида новых видов, родов, семейств, становящихся индикаторами именно этого водоема.

Только в Понто-Каспийском бассейне обитают пуголовкоподобные рыбы (Benthophilidae).

В озере Байкал, благодаря его длительной изоляции, сформировалось эндемичное семейство голомянковых (Comphoridae).

Обыкновенный вьюн (*Misgurnus fossilis*) встречается в Средней и Восточной Европе и отсутствует в бассейне Северного Ледовитого океана, в реках Крыма и Кавказа. Близкий вид — восточный вьюн (*M. anguillicaudatus*) — обитает в бассейне Амура, на Сахалине и в Японии. Такая разорванность ареала может быть объяснена подъемом отдельных участков суши и затоплением морем других.

Свободному перемешиванию глубинных холодных вод Арктического бассейна с глубинными водами Атлантического и Тихого океанов препятствуют два довольно мелководных порога между континентами.

Поперечное сечение Берингова пролива — всего 2,5 км², а сечение всех проливов между Гренландией и Скандинавским полуостровом — около 370 км. Наибольшая глубина Берингова пролива составляет 70 м. На севере Атлантики расположен Фарерско-Исландский порог. Наименьшие глубины порога между Гренландией и Скандинавией — около 440–600 м. В Датском проливе между Гренландией и Исландией, соединяющем Гренландское (Норвежское) море с Атлантическим океаном, наименьшая глубина — около 120 м. Выход названных порогов на поверхность океанов резко менял водообмен, режим течений, климат и, в конечном счете, условия распространения и обитания рыб в северном полушарии.

Порог между Красным морем и Индийским океаном составляет около 186 м.

Понижение уровня Мирового океана на 100–200 м может приводить к коренным изменениям ареалов рыб в некоторых внутренних и окраинных морях. В проливах, соединяющих такие моря, имеются участки с наименьшими глубинами (уже упомянутые пороги).

Средиземное море образовалось 18–17 млн лет назад. В конце миоцена в результате движения Африки и падения уровня океана проливы, соединяющие Средиземное море с Атлантическим океаном, закрылись. Примерно за 1600 лет Средиземное море, находящееся в условиях аридного климата, почти полностью высохло, и в его огромной котловине сохранились лишь несколько гиперсоленых водоемов-впадин, мало пригодных для жизни рыб.

В плиоцене происходили резкие колебания климата, оледенения, что, в свою очередь, вызывало сильные изменения в полузамкнутых морских бассейнах на Севере и Юге Европы. В начале плиоцена котловина Средиземного моря вновь заполнилась океаническими водами. Предполагается, что за свою историю оно испытывало частичное высыхание не менее 11 раз. В восстановлении состава его ихтиофауны участвовали, прежде всего, рыбы Атлантического океана и Тетиса.

В современном Гибралтарском проливе наименьшая глубина — 338 м.

Черное море соединено с Мраморным и Средиземным морями проливами Босфор и Дарданеллы. В Босфоре наименьшая глубина —

20 м. В результате подъемов суши и понижения уровня воды в Мировом океане связь между водоемами многократно нарушалась, что нашло свое отражение в составе ихтиофауны Понто-Каспия. Каспийское море-озеро — бессточный водоем, долгое время изолированный от Мирового океана. В последние 10 тыс. лет для него характерны многолетние (вековые) колебания уровня, связанные с периодами увеличения и уменьшения количества осадков на водосборной площади и в бассейне самого моря, а также трансгрессии и регрессии. Колебания уровня могли достигать десятков метров. Предполагается, что при максимальных подъемах могла восстанавливаться связь между Черноморско-Азовским и Волго-Каспийским бассейнами даже в начале нашей эры. Такой пуповиной могла быть Кумо-Манычская впадина, представляющая собой тектоническое понижение. В настоящее время она занята цепью мелководных озер. Многие рыбы, сформировавшиеся в общем бассейне, населяют Черное, Азовское и Каспийское моря. Это, прежде всего, Clupeidae, Acipenseridae, Gobiidae.

Белое море — внутреннее море Северного Ледовитого океана. Это типичный фьорд-эстуарий. В ледниковый период котловина Белого моря была загромождена глетчерными льдами, и условия для существования ихтиофауны практически полностью отсутствовали. Предполагается, что ихтиофауна в нем сложилась в послеледниковую эпоху, т. е. насчитывает не более 13 тыс. лет. Современная ихтиофауна Белого моря представляет собой резко обедненную ихтиофауну Баренцева моря, дополненную рядом речных форм. Бассейн Белого моря соединен с Баренцевым посредством сравнительно мелководного пролива Горло и более глубокого — Воронка.

Балтийское море — внутриматериковое море Атлантического океана. Это сравнительно мелководный, полузамкнутый, сильно опресненный водоем умеренной зоны. Первоначальная фаза Балтийского моря в конце периода оледенения — Балтийское ледниковое озеро. За 8 тыс. лет до нашей эры оно начало высыхать. Отступление ледника, трансгрессия и последующая регрессия через ряд фаз привели к образованию соединяющегося с океаном Литоринового моря, которое и предшествовало появлению собственно Балтийского моря. Балтийское море соединено с Северным посредством Балтийских (Датских) проливов Большой и Малый Бельты и Эресунн (Зунд) с наименьшими глубинами 8–10 м. Ихтиофауна Балтийского моря носит смешанный характер и включает в свой состав рыб пресноводного и солоноватоводного комплексов, а также рыб, заходящих из Северного моря.

Падение уровня Мирового океана на 200 м и более приводило, по сути дела, к исчезновению большей части тогдашней материковой отмели. Рыбы, населявшие пологую часть прибрежной зоны, были вынуждены осваивать ставшую более доступной верхнюю часть материкового склона, которая стала подвергаться воздействию приливов, отливов и волн.

Обширные равнинные ландшафты с мягкими грунтами в Мировом океане формируются на материковой отмели и в абиссальных зонах, но небольшие участки с мягкими грунтами могут появляться и в батии на разных глубинах. Видимо, донные рыбы материковой отмели и начали некогда освоение больших глубин.

В соответствии с данными об относительной молодости современных экосистем материковой отмели и материкового склона более древние консервативные формы жизни должны обитать на глубинах около 2000 м, соответствующих мелководью палеоокеана [92]. Этот вывод подтверждается и данными о составе глубоководной ихтиофауны [277].

Установлено существование трех типов распространения глубоководных видов рыб в трофических областях на дне океана. Первая группа видов обитает только в приконтинентальной эвтрофной области, вторая — во всех эвтрофных областях, включая и подводные поднятия, третья — как в эвтрофных, так и в олиготрофных областях. Ареалы видов разных групп заметно отличны по форме. Широко распространенные виды из приконтинентальной группы имеют ареалы, опоясывающие океаны узким кольцом. Виды же с панталассным распространением отмечаются по всей акватории [175].

Л. С. Бергом [29; 30] были рассмотрены проблемы амфибореального распространения рыб в северном полушарии, а также их биполярного распределения. В дальнейшем было показано, что в южном полушарии наблюдается амфиотальное распространение, связанное с неритическими зонами [29; 30; 252–255; 277]. Слово «амфи» (по-гречески ἀμφί) означает вокруг, около, с обеих сторон.

Под биполярностью подразумевается распространение таксонов (видов, родов, семейств) с разрывом в тропиках. Такое распространение типично, например, для миног: в северном полушарии обитают представители одного семейства, а в южном — двух, но других.

Образование амфибореальных ареалов рыб связывают с формированием суровых арктических условий в Северном Ледовитом океане 3 млн лет назад.

В настоящее время наблюдается достоверная и устойчивая тенденция убывания числа видов от экватора к полюсам в самых различных систематических группах животных [2; 366]. Сказанное относится и к рыбам.

В умеренных широтах южного полушария встречается ряд форм рыб, тождественных с формами умеренных широт севера или близких к ним, но не обитающих в субтропических и тропических зонах. Сравнение рыб, встречающихся к северу и к югу от полярных кругов обоих полушарий, показало, что это формы умеренных широт. Этой форме распространения рыб дано название биполярности [28; 31; 276; 277; 341].

Обмен ихтиофаунами между умеренными зонами обоих полушарий был возможен при условии понижения температур в тропической зоне до необходимого уровня при наличии мощных холодных течений, пересекающих тропическую зону, и в глубинных водах, где температура в водах разных климатических зон имеет небольшие различия.

Главную массу биполярных форм составляют виды, населяющие субарктическую, арктическую, субантарктическую и антарктическую области океанов.

Биполярность глубоководных форм может быть объяснена тем, что они пересекли тропическую зону на определенной глубине, где температура ниже поверхностной и не является непреодолимым препятствием. Для настоящих глубоководных форм, обитающих на глубинах свыше 1000 м, распространение из одного полушария в другое не представляет затруднений. Многие из таких форм распространены космополитично.

Считается несомненным, что глубинами в южное полушарие распространился морской черт *Lophius piscatorim*.

Видимо, миграции на глубинах были существенно облегчены в ледниковое время, и те биполярные формы, которые обитают на значительной глубине, получили свое биполярное распространение также в ледниковое время, т. е. 3,0–3,5 млн лет назад или несколько меньше.

Рыбы рода *Argentina* из семейства *Argentinidae*, обнаруживаемые на значительных глубинах, распространены в северных частях Атлантического и Тихого океанов и значительно южнее экватора в районе Австралии, Тасмании и Новой Зеландии.

Биполярное распространение имеет род *Gaidropsarus*, некоторые представители которого опускаются до глубины свыше 2000 м. В тропической зоне представители этого рода не найдены.

Акулы из семейства *Squalidae* встречаются в Средиземном море и прилегающих частях Атлантического океана, а затем у южной Австралии, Тасмании и Новой Зеландии.

В семействе тресковых (*Gadidae*) роды *Urophycis*, *Merluccius*, *Micromesistius* опускаются на большие глубины и биполярны.

Рогатковидные (*Cottoidei*) живут в умеренных и холодных водах северного и южного полушарий, но отсутствуют в теплых морях.

Представители семейства волосатых рогаток (*Hemitripterae*) и в частности обыкновенная волосатка *Hemitripterus villosus* многочисленны во всех дальневосточных морях. У берегов Аляски и Канады обитает улька *Ulca bolini*. В западной части Северной Атлантики встречается атлантическая волосатка *Hemitripterus americanus*. Такое их расселение указывает на то, что у этих рыб в прошлом был единый ареал.

Рыбы из семейства психролютовых (*Psychrolutidae*) распространены преимущественно в Тихом океане. Виды многих родов (*Dasycottus*, *Malacocottus*, *Psychrolutes*, *Eurymen*, *Thecopterus*, *Gilbertidia*, *Ebinania*) обитают в северной части Тихого океана обычно на глубине 150–500 м. Есть виды, имеющие циркумполярное распространение. Несколько форм проникли в южное полушарие, как предполагается, по глубинам во времена похолоданий, т. е. имеют биполярное распространение. Центром возникновения этих рыб считается Охотское море.

Рыбы из семейства кинжалозубых (*Anotopterae*) населяют средние глубины. Имеют огромный зубатый рот и челюсти, составляющие три четверти длины головы. Ареал кинжалозуба *Notolepis coatsi*, ведущего пелагический образ жизни, является примером биполярного распространения. Этот вид обнаруживается в северных частях Атлантического и Тихого океанов и в антарктических и субантарктических водах, но отсутствует в области тропиков.

Современные бельдюговые (*Zoarcidae*) известны и в северном, и в южном полушариях с глубин 1000–1500 м, у берегов Южной Америки и Южной Африки. В тропической зоне бельдюговых мало. Предполагается, что предки бельдюговых южного полушария могли проникнуть с севера по батиметрично-абиссальным глубинам вдоль западных материковых окраин Северной и Южной Америки или Европы и Западной Африки. У берегов Южной Америки при отсутствии шельфа при низких температурах 2–4 °С у бельдюговых сформировался новый центр видообразования на больших глубинах. На при-

мере бельдюговых можно понять, как происходил переход прибрежных шельфовых рыб к жизни на глубинах.

Род *Engraulis* (анчоус или хамса) — пелагическая рыба из семейства *Engraulidae*, близкого к сельдям (*Clupeidae*) — распространен в умеренных широтах северного и южного полушарий, а в тропиках отсутствует.

Рыбы пелагического рода *Sprattus*, также близкого к сельдям (*Clupeidae*), распространены у берегов Европы, отсутствуют в тропиках и вновь появляются в южном полушарии.

Морской петух *Trigla lucerna* — прибрежная донная рыба. Распространен у берегов Европы и на юг до Канарских островов. В тропиках он отсутствует и обнаруживается у берегов Южной Африки.

Род *Sebastes* из семейства *Scorpaenidae*, близкий к североатлантическому *Sebastes*, широко распространенный в северной части Тихого океана, отсутствует в районе южной Калифорнии и вновь появляется у берегов Перу и Чили.

Для абсолютного большинства биполярных форм, видимо, правильно утверждение, что они сформировались не в тропической зоне и избегают теплых вод.

Мысль о проникновении организмов из Арктики в Антарктику через посредство глубин была высказана еще в середине XIX в.

Предполагается, что Срединно-Атлантический подводный хребет еще в течение плейстоцена представлял собой надводный хребет с высотами до 2000 м над уровнем океана. Сейчас самые верхние точки подводного хребта располагаются на глубине около 1300 м [29].

Л. С. Берг [29] полагал, что биполярность есть следствие ледниковой эпохи. В ледниковое время охлаждением были затронуты не только арктические и умеренные широты, но и тропики. Тогда же многие северные формы могли проникать к экватору, а затем в южное полушарие. После наступления потепления северные формы в тропиках либо вымирали, либо оттеснялись к северу и к югу. Так возникло их прерывистое распространение.

Появление биполярности только среди форм умеренной, но не арктической и антарктической зон, объясняется тем, что понижение температуры воды в тропиках всегда было не настолько значительным, чтобы дать возможность обитателям полярных областей пересечь экватор.

В годы потепления в Белом море отмечались случаи поимки таких относительно тепловодных рыб, как скумбрия *Scomber scombrus*, а у

мыса Канин Нос — саргана *Betone betone* [237]. Это указывает на быструю реакцию рыб на изменение температуры.

Резкие изменения температуры воды иногда вызывают массовую гибель рыб. Интересен пример с хамелеоноголовом *Lopholatilus chamaeleonticeps*. До 1879 г. он не обнаруживался у южных берегов Новой Англии (атлантическое побережье США). В последующие годы в связи с потеплением он появился там в большом количестве и стал объектом промысла. Однако в марте 1882 г. произошла массовая гибель хамелеоноголового, и он надолго исчез из указанного района, но через многие годы вновь появился в довольно значительном количестве [237].

Изменения температуры влияли на распространение рыб и в предыдущие геологические эпохи. Установлено, что в водоемах, расположенных на месте бассейна современного Иртыша, в миоцене встречались рыбы, значительно более тепловодные, чем теперь. В состав неогеновой иртышской ихтиофауны входили представители родов *Chondrostoma*, *Alburnoides*, *Blicca*, которые в наше время в бассейне Ледовитого океана на территории Сибири не обитают, а распространены, главным образом, в Понто-Арало-Каспийской провинции и, видимо, были вытеснены из бассейна Ледовитого океана в результате похолодания [177].

В остатках пищи палеолитического человека на берегах Черного моря в большом количестве обнаруживались кости лосося, ныне занесенного в Красную книгу. Тогда температура была ниже современной.

Около 5 тыс. лет тому назад, когда климат стал несколько теплее, фауна рыб бассейна Белого моря включала до 40 % более тепловодных видов рыб, как, например, жерех, синец, сом. Похолодание климата, наступившее еще до начала нашей эры, сделало невозможным их обитание [237].

Самые различные данные свидетельствуют, что во все геологические эпохи на распределение рыб и их эволюцию влияли процессы, связанные с преобразованием поверхности Земли.

4.2. КЛИМАТИЧЕСКИЕ ПОЯСА

В свете современных представлений уже в средне- и верхнеюрское время главные климатические зоны на поверхности Земли были в общих чертах параллельны современным широтным поясам, а в позднем мезозое и кайнозое происходили значительные колебания гра-

ниц и климатических поясов, параллельных современному экватору [18; 28; 246].

Климат — статистически многолетний режим погоды, на основании сведений о котором осуществляется широтное зонирование земной поверхности (суша, океаны) и выделяются основные географические пояса или зоны Земли в северном и южном полушариях в направлении от экватора к полюсам.

Для климатов всех геологических эпох характерна широтная зональность. Она определяется, прежде всего, астрономическими климатообразующими факторами: шарообразностью Земли, движением ее вокруг Солнца, наклоном земной оси к плоскости эклиптики и др. Зональность в количестве получаемой нашей планетой солнечной энергии определяет закономерности атмосферной и океанической циркуляций.

В океане основные процессы подчиняются климатической зональности. Климат определяет температуру и соленость воды, направление и скорость течений, расположение зон подъема и опускания вод и, таким образом, зон большей или меньшей биологической продуктивности. Характер зональности в Мировом океане по своему положению в пространстве и размерам соответствует барическим системам атмосферы [40].

Географическая широтная зональность определяется, прежде всего, климатическими различиями высоких и низких широт. В полярных областях и в экваториальной зоне сезонная динамика температур во много раз меньше, чем в умеренной зоне. В морских водах экваториальной и субэкваториальной зон сезонная динамика температур не превышает 8–10 °С, а в умеренной зоне она достигает 25–30 °С. Этим в значительной степени определяется стенотермность арктических, антарктических и тропических рыб и эвритермность рыб умеренных широт. Большинство рыб откладывает икру при строго определенных условиях среды, специфических для каждого вида. Одним из главных факторов при этом является температура.

С зональностью климата связаны различия в сроках созревания половых продуктов и сроках нерестового периода. В высоких широтах сроки размножения обычно сжаты до одного-двух месяцев, а в тропических и субтропических водах нерест может происходить практически весь год.

На протяжении истории Земли в фанерозое, после появления первых рыб, климат на всей планете и в отдельных широтных поясах

многократно изменялся. Это обстоятельство становилось причиной изменения ареалов рыб, выпадения групп одних видов и возникновения других, более приспособленных к новым условиям, формирования смешанных ихтиофаун из рыб различных систематических, фаунистических и экологических комплексов.

По особенностям современный Мировой океан представляет собой холодную массу воды с тонким, более нагретым слоем у поверхности. Верхний слой воды в тропиках теплее, чем в более высоких широтах. Только 8 % вод океана теплее 10 °С, а более половины — холоднее 2,3 °С. Глубинные воды океана везде однородно холодные [115]. Низкая температура глубинных вод связана с тем, что они происходят из приполярных районов Арктики и Антарктики. Самая холодная, соленая и тяжелая вода образуется подо льдом. На больших глубинах у западных границ океанов образуются мощные меридиональные течения, направленные к экватору. Нагретый выше 20 °С слой воды покрывает около 53 % всей поверхности Мирового океана и имеет толщину не более 100–150 м.

Годовые колебания температуры воды в тропических зонах и полярных областях обычно составляют 2–3 °С. В северном полушарии наибольшие колебания температуры воды отмечаются в широтах 40–50° и достигают 10 °С; в южном полушарии — в широтах 30–40° и достигают 5 °С.

Температуры воды у океанического дна в настоящее время считаются необычно низкими по сравнению с таковыми в геологическом прошлом. Температура придонной воды стала заметно снижаться еще в палеогене и неогене. В эоцене средняя температура у дна была 12 °С и, по крайней мере, на 8 °С теплее, чем в настоящее время.

Тропические области Мирового океана отличаются наибольшим видовым разнообразием рыб, но в количественном отношении отдельные виды рыб умеренного пояса значительно превосходят тропики. Они могут образовывать огромные промысловые косяки.

По режиму тепла и влаги, особенностям циркуляции воздушных масс и океанических течений, своеобразию геоморфологических и биогеохимических процессов, составу растительного и животного мира выделяют физико-географические (климатические) природные пояса: экваториальный, северный и южный субэкваториальные, тропические, субтропические, умеренные, а также в северном полу-

шарии — субарктический и арктический, а в южном — субантарктический и антарктический. Последние представляют собой полярные зоны, на значительной площади покрытые льдом.

Экваториальный пояс расположен по обе стороны экватора от 5–8° с. ш. до 4–11° ю. ш. Для него характерны постоянно высокие среднегодовые температуры воздуха 24–28 °С.

Субэкваториальные пояса находятся между экваториальным и тропическими поясами обоих полушарий. В них наблюдаются постоянно высокие среднегодовые температуры воздуха 22–25 °С.

Тропические пояса расположены в северном и в южном полушариях в основном от 20 до 30° северной и южной широт между субэкваториальными и субтропическими поясами. Температура зимой там обычно не ниже 10 °С, летом — 30–35 °С. Под тропическим поясом иногда понимают всю полосу океанов между субтропиками обоих полушарий.

Субтропические пояса находятся приблизительно между 30 и 40° северной и южной широт. Они отличаются чередованием умеренного в зимний период и тропического летом термических режимов.

Умеренные пояса расположены между 40 и 65° с. ш. и 42 и 58° ю. ш. Для них характерна четкая сезонность термического режима.

Между умеренными поясами и полярными областями Земли в северном полушарии расположен субарктический пояс, а в южном — субантарктический, для которых характерны постоянно низкие температуры.

Границы, отделяющие умеренные области от арктических, в среднем приблизительно совпадают с годовыми изотермами 4–5 °С.

Арктика — северная полярная область Земли, включающая почти весь Северный Ледовитый океан и примыкающие участки Атлантического и Тихого океанов. Иногда Арктику ограничивают Северным полярным кругом (65°33' с. ш.).

Антарктика — южная полярная область Земли, включающая прилегающие к Антарктиде участки Атлантического, Индийского и Тихого океанов с морями Уэддела, Росса, Амундсена, Белингсгаузена. Границу Антарктики проводят в пределах 48–60° ю. ш.

В тропиках самая теплая вода во всех океанах находится между экватором и 10° с. ш., где она составляет 27–28 °С. Годовая амплитуда в открытом океане в тропиках — около 1 °С, т. е. температура не опускается ниже 26–27 °С. Прибрежные воды имеют значительно большие амплитуды.

В низких широтах вблизи экватора, в тропиках круглый год существуют условия, напоминающие летний сезон в средних и высоких широтах. Поверхностные воды всегда сильно прогреты и их особенностью является постоянный термоклин. В результате вынос глубинных, богатых биогенными веществами вод из-под термоклина, как правило, невозможен. Несмотря на благоприятные температуры, вдали от районов апвеллинга в тропических морях продуктивность вод сравнительно низкая. В открытом океане площадь районов с высокой продуктивностью весьма незначительна. Связано это с тем, что на огромной площади поверхности океана работают антициклональные круговороты воды, для которых характерны процессы опускания поверхностных вод, в то время как в апвеллингах происходит подъем холодных вод.

Акватории открытого океана с наибольшей продуктивностью приурочены к высоким широтам; их южная граница обычно совпадает с 50° широты в обоих полушариях. Зимой в высоких широтах происходит разрушение сезонного термоклина с сопутствующим глубоким конвективным перемешиванием. Также приполярные области океана характеризуются восходящим движением глубинных волн, которое представляет собой часть общей циркуляции над главным термоклином, уравновешивающим нисходящее движение воды в его центральных областях. По мере дальнейшего продвижения в высокие широты продуктивность начинает убывать из-за возрастающего преобладания низких температур и ухудшающейся освещенности вследствие низкой высоты Солнца над горизонтом и ледового покрова.

Мощные материковые оледенения происходили в обоих полушариях в докембрийское время, затем в верхнекарбонное или нижнепермское время.

При ледниковом режиме разница в температуре воды между экватором и высокими широтами в океане, между поверхностью и дном в тропиках достигала 15–20 °С. Климатическая зональность и сезонность климата были резко выражены.

Миграция морских животных и рыб в ледниковые эпохи шла преимущественно из северного полушария в южное.

Необходимо отметить, что древние рыбы и большое число современных костистых рыб появились в сравнительно мелководных теплых водоемах и оттуда начинали свое распространение.

На пути расселения рыб всегда существовали и существуют разнообразные преграды, затрудняющие их распространение. Такими пре-

градами становятся также и климатические условия, горные хребты, разделяющие разные бассейны и т. п. Изменения и колебания уровня суши и моря, а также климатические изменения приводили к распаду единых фаун на ряд несколько обособленных с меньшим ареалом. Эволюция их могла происходить по-разному.

В настоящее время многие сходные или близкие группы и виды рыб населяют умеренные океанические воды северного и южного полушарий, но отсутствуют в тропической и экваториальной зонах. Причина этого явления, как уже отмечалось выше, связана с ледниковыми похолоданиями, когда температура в экваториальных водах местами понижалась на 4–5 °С и ряд групп рыб умеренных вод северного полушария смог проникнуть в южное.

Похолодание климата в северном полушарии в ледниковый период стало причиной разделения некогда единого ареала ряда групп морских рыб на атлантический и тихоокеанский ареалы. Так, например, обыкновенный и черный палтусы распространены сейчас в северной части Атлантического и Тихого океанов, но отсутствуют в Арктике.

Климатические изменения приводили к разрыву некогда единых областей распространения и в более ранние геологические эпохи.

Температурные различия в разных климатических зонах океана прослеживаются лишь до некоторой глубины и затем постепенно почти полностью нивелируются. Это происходит на глубинах 600–2000 м.

В палеогене и в неогене в тропики не могли проникать бореальные, субарктические и бореально-арктические формы, т. к. климатические зоны были резко обособлены уже в меловое время.

В меловое время, в палеогене и в неогене через Тетис мог происходить обмен рыбами между Атлантическим и Тихим океанами только через тропики и только тропическими формами.

В плиоценовое время у северных берегов Аляски и Сибири был более теплый климат, допускавший обмен ихтиофаунами северных частей Атлантического и Тихого океанов.

На Северо-Востоке Азии в миоцене и плиоцене простиралось море, которое, вероятно, доходило до северной части Атлантического океана, и тогда обмен фаунами мог происходить.

Умеренная часть северного полушария получила название бореальной, а умеренная часть южного полушария — антибореальной или нотальной.

Между северной и южной холодными областями по обе стороны экватора находится область теплых вод Мирового океана. Последняя охватывает верхний слой эпипелагиали и населена тепловодными и эвритермными рыбами.

Рыбы, которые смогли приспособиться к понижению температуры, относятся преимущественно к двум большим подотрядам Teleostei — Blennioidei и Cottoidei. Это относительно молодые ветви костистых рыб, сформировавшиеся еще в тропической зоне. Среди них есть представители как исключительно тропических семейств, так и семейств исключительно умеренных и холодных вод. В таких семействах полностью отсутствуют теплолюбивые виды, но есть виды, способные жить в максимально холодных водах (до – 1 °С).

Установлено, что чем холоднее климат моря, тем однообразнее по внешним формам и окраске становятся представители ихтиофауны. Если в тропической зоне большое число видов имеют высокое и сильно сжатое с боков тело, то в холодноводной фауне такие рыбы отсутствуют. Также там практически полностью отсутствуют рыбы с широким и плоским телом, сплюснутым сверху, мало рыб с длинным угревидным телом, и совсем нет с телом лентообразной формы [341].

Наиболее типичными в составе ихтиофауны Арктического бассейна являются лососевые Salmonidae, сиговые Coregonidae и корюшковидные Osmeridae, которые образуют доминирующую группу в устьевых зонах рек. Предполагается, что более 80 видов пережили ледниковую эпоху в самом Арктическом бассейне [134].

Возникновение сельдевых и тресковых рыб связано с северной частью Атлантического океана в Арктическом бассейне, представлено холодолюбивыми формами.

В субарктических и арктических водах к числу индикаторных видов могут быть отнесены зубатковые Anarhichadidae. Полосатая зубатка *Anarhichas lupus* встречается в Северной Атлантике. Пятнистая зубатка *A. minog* ловится в основном в Баренцевом море и у берегов Гренландии. Синяя зубатка *A. latifrons* обитает там же, где и пятнистая.

В северных водах и в морях Северного Ледовитого океана обитают виды рыб из подсемейства люмпеноподобных (Lumpeninae). Обычно они обитают ниже границы отлива и до глубин 400–600 м. Среди люмпеноподобных есть чисто арктические формы.

Камбаловые (Pleuronectidae) населяют воды всех климатических зон и обнаруживаются как на шельфе, так и в батииали. Это — типичные донные рыбы. Они встречаются в умеренной, субарктиче-

ской и антарктической зонах Тихого и Атлантического океанов. Различают две группы северных камбал — большеротые и малоротые. Индикаторными рыбами холодных северных вод являются палтусы — стреловидные (*Atheresthes*), черные (*Reinhardtius*) и белокорые (*Hippoglossus*).

В северных частях Атлантического и Тихого океанов широко распространены палтусовидные камбалы или камбалы-ерши *Hippoglossoides*.

Липаровые или морские слизни (*Liparidae*) возникли в северной части Тихого океана, но несколько десятков видов обнаружены в холодных антарктических водах на различных глубинах в батиали и ультраабиссали желобов на глубине более 5000 м. В водах Антарктики эта холодолюбивая группа нашла подходящие для себя условия существования и создала там второй центр видообразования. Наиболее примитивные виды этого семейства обитают на небольшой глубине и, только постепенно эволюционируя, проникли на большие глубины.

Индикаторами холодных вод Антарктики являются белокровные рыбы (*Channichthyidae*). Они имеют голое, часто полупрозрачное тело. Кровь у них не содержит эритроцитов и гемоглобин и поэтому не красная, как у всех позвоночных.

Рыбы подотряда нототениевидных (*Notothenoidei*) включают представителей пяти близких семейств, обитающих преимущественно в антарктических водах. В донной ихтиофауне Антарктики нототениевидные составляют две трети видового состава. В основном это эндемичные для региона виды.

Типичными индикаторами антарктических вод являются хищные рыбы из семейства нототениевых (*Nototheniidae*) — патагонский клыкач *Dissostichus elongoides* и антарктическая серебрянка *Pleurogramma antarcticus*.

В целом, антарктическая ихтиофауна может считаться не только холодноводной, но и глубоководной.

Как уже отмечалось, амфибореальным называют такое распространение рыб, когда они встречаются на западе и на востоке умеренных широт, отсутствуя посредине.

Полярная (*Somniosus microcephalus*), гигантская (*Cetorhinus maximus*) и сельдяная (*Lamna nasus*) акулы встречаются в Северной Атлантике, отсутствуют в Северном Ледовитом океане и вновь появляются в северной части Тихого океана.

Морская сельдь *Clupea harengus* встречается у берегов Европы. У большей части азиатских берегов Северного Ледовитого океана она отсутствует, но в Тихом океане представлена подвидом *C. harengus pallasi*.

Род камбал *Platessa* включает два вида: один в Европе — *P. platessa*, не идущий на восток далее Баренцева моря, и близкий вид *P. quadrituberculata*, известный в Беринговом и Охотском морях.

Амфибореальный тип распространения установлен у многих камбал: у палтуса (*Hippoglossus*), камбалы-ерша (*Hippoglossoides*), у родов *Limanda*, *Glyptocephalus*, *Microstomus* [29].

Современные амфибореальные виды были распространены в северных частях Тихого и Атлантического океанов еще в плиоценовое время, т. е. большая часть амфибореальных видов ведет свое начало из плиоценового моря [29].

Предполагается, что сельдь проникла из Атлантического океана в Тихий вдоль побережья Сибири. Что касается трески *Gadus morhua*, то она, видимо, вселилась в Тихий океан, пройдя вдоль берегов Америки.

В полярных водах северного и южного полушарий сформировалась своеобразная холодолюбивая ихтиофауна, существующая и в настоящее время.

А. П. Андрияшев [13] в составе ихтиофауны северных морей описал 237 (221 + 16) видов и подвидов, принадлежащих к 134 родам, 54 семействам и 22 отрядам.

Прибрежная сибирская полоса Северного Ледовитого океана на восток от Новой Земли до Берингова пролива имеет сильно обедненную ихтиофауну. Кроме проходных, там насчитывается около 25 видов морских рыб.

Баренцево море является частью Арктического бассейна. В составе ихтиофауны отмечены около 150 видов. По видовому разнообразию выделяются семейства: тресковых (*Gadidae*), бельдюговых (*Zoarcidae*), рогатковых (*Cottidae*), камбаловых (*Pleuronectidae*), лососевых (*Salmonidae*), скатовых (*Rajidae*).

В Белом море указано свыше 50 видов рыб. Это в основном представители ихтиофауны Баренцева моря и ряд проходных форм.

В составе ихтиофауны Карского моря приведено более 50 видов, в числе которых бельдюговых — 11 видов, рогатковых — 9, лососевых — 7, тресковых — 4, липаровых — 5.

В море Лаптевых известно около 40 видов рыб и среди них рогатковых — 9, лососевых — 7, бельдюговых — 7.

Ихтиофауна Восточно-Сибирского моря не отличается видовым разнообразием. В районах устьев рек встречаются: омуль, сизи, хариус, полярная корюшка, навага, полярная треска, полярная камбала, арктический голец, нельма и др.

В Чукотском море отмечено около 40 видов рыб, в составе которых рогатковых — 9, лососевых — 7, бельдюговых — 5, камбаловых — 4, корюшковых — 3.

Для субарктического Берингового моря указывается уже более 300 видов рыб, для Охотского — около 300. В соседнем Японском море, находящемся в умеренном климате, найдено более 600 видов и подвидов рыб.

В свободной ото льдов полярной зоне Арктики имеются несколько характерных пелагических видов, и в их числе сайда (*Pollachius virens*) и мойва (*Mallotus villosus*).

В арктическом поясе в водах Северной Гренландии, Шпицбергена, северной и восточной частях Баренцева и Белого морей, арктических морях Северной Азии и Северной Америки к индикаторным промысловым видам относятся: беломорская и канино-печорская сельди, сайка, мойва, навага, полярная треска, полярная камбала, четырехрогая рогатка (четырёхрогий подкаменщик). В приустьевых пространствах рек, впадающих в Северный Ледовитый океан, ловятся полупроходные рыбы: корюшка, арктический голец, разнообразные сизи (пыжьян, омуль, ряпушка, муксун, пелядь, чир) и нельма.

В северобореальном поясе Атлантического и Тихого океанов, непосредственно примыкающем к арктическому, в состав индикаторных промысловых видов входят: атлантическая и тихоокеанская сельди, треска, различные камбалы, лососи (семга, кета, горбуша, чавыча, нерка или красная и др.), морские окуни.

Бореальный пояс в Атлантическом океане отличается обилием сельдей и тресковых. Общими видами для европейских и американских прибрежных вод считают красного морского окуня (*Sebastes norvegicus*), зубатку (*Anarhichas lupus*), пинагора (*Cyclopterus lumpus*), маслюка (*Pholis gunnellus*), палтуса (*Hippoglossus hippoglossus*), менька (*Brosme brosme*), треску (*Gadus morhua*), пикшу (*Melanogrammus aeglefinus*), сайду (*Pollachius virens*), сельдь (*Clupea harengus*) [13; 320].

В южнобореальном поясе Атлантического и Тихого океанов появляются иные, чем в северобореальном индикаторные промысловые виды: сардины, сельдь-менхэден, шпроты, тюлька, проходные сель-

ди (алола или шэд), анчоусы, сарганы, сайра, ставрида, макрель или скумбрия, а из тресковых — мерланг и мерлуза.

Как отмечалось выше, в северном полушарии тропические пояса находятся к югу от бореальных в экваториальных и примыкающих к ним водах Атлантического, Индийского и Тихого океанов. Аналогично они располагаются и в южном полушарии, но уже севернее умеренных нотальных.

Среди индикаторных промысловых видов неритической зоны тропиков обоих полушарий отмечаются различные морские, солонатоводные и проходные сельдевые, разнообразные анчоусовые, сабли-рыбы, каменные и рифовые окуни. Для океанической пелагиали характерны летучие рыбы, тунцы, меч-рыба, парусник, марлины, корифены, океанические макрели, акулы и скаты.

Ухудшение условий обитания тропических рыб при похолодании выдвигает их организму новые серьезные требования и вызывает изменения как в морфологии и биологии, так и в физиологии.

Между горизонтальными климатическими поясами и вертикальными экологическими зонами Мирового океана обычно нет резко выраженных границ. Существует некоторая амплитуда колебаний температуры как от сезона к сезону, так и между годами.

При понижении температуры происходит уменьшение численности групп молодых видов рыб, в частности костистых (окунеобразных), достигших в тропическом поясе своего наибольшего развития и совершенства.

Достигнув высокого разнообразия по своему строению, будучи прекрасно приспособленными к самым различным условиям существования в теплых тропических водах, они зачастую не выносят значительного снижения температуры.

Сильно специализированные рыбы тропической зоны обычно не выживают в умеренных водах. Все группы тропических рыб, которые не смогли приспособиться к понижению температуры, независимо от причин, при изменении климата должны были либо перемещаться в более южные воды либо вымирать.

Привлекает внимание то обстоятельство, что при снижении температуры в первую очередь сокращается численность наиболее древних групп рыб. По мере понижения температуры уменьшается число видов селахий (акул и скатов), а также сельдей и угрей.

Предполагается, что организм древних групп рыб — обитателей тропиков был настолько приспособлен к постоянным и высоким

температурам, что уже не имел резервов для адаптации к изменившимся условиям.

Снижение температуры сопровождается значительным уменьшением числа видов рыб, ведущих пелагический образ жизни в поверхностных слоях моря (сельдевые, макрели, тунцы, ставридовые, цеполовые и др.). Видимо, причиной оказывается большая амплитуда температурных колебаний в приповерхностном слое. Также снижается численность и таких типично донных рыб как камбалы, скаты, морские языки, удильщиковые, нетопыревые и др. [341].

По своему видовому богатству ихтиофауна теплых поясов во много раз превосходит количество видов рыб, населяющих холодные области Мирового океана.

В составе ихтиофауны тропических поясов преобладают прибрежные и донные рыбы.

При понижении средней годовой температуры воды ниже 20 °С исчезают характерные для тропиков коралловые рифы, являющиеся биотопом для богатой коралловой фауны рыб, состоящей из целого ряда семейств, которые специально приспособлены к обитанию среди кораллов.

Снижение температуры воды ниже 20 °С также приводит к исчезновению мангровых зарослей, с которыми тесно связаны некоторые рыбы.

Для прибрежных рыб тропиков характерна преимущественно яркая, пестрая окраска, включающая различные оттенки красного, оранжевого, желтого, зеленого и синего цветов. В области умеренного климата окраска носит преимущественно одноцветный характер. Можно полагать, что здесь имеется связь как с продолжительностью светового дня, так и многоцветием биотопов в целом.

Придонные и придонно-пелагические коралловые рыбы, и рыбы, населяющие скальные биотопы, в своем большинстве отличаются повышенной маневренностью, быстро меняют скорость и направление движения, положение в воде, могут разворачиваться практически на месте, но к длительным перемещениям на большие расстояния они не способны.

Бериксообразные (Beryciformes) — отряд костистых рыб. Известны с верхнего мела. От бериковых произошли окунеобразные. Эти тепловодные рыбы очень широко распространены в различных биотопах.

В подотряде скумбриевидных (Scombridae) все представители — морские пелагические рыбы, не связанные с дном ни на одном этапе жизненного цикла. Типичные представители — скумбрии, тунцы

и др. Пелагическими рыбами открытых вод также являются мечерыловидные (Xiphoidei), а из семейств — мечерыльные (Xiphiidae), парусниковые (Istiophoridae), лувариевые (Luaridae).

Ваху (*Acanthocybium solandri*) из семейства скумбриевых — пелагическая рыба, встречается во всех теплых морях, где придерживается приповерхностного слоя. Благодаря способности к быстрому плаванию (до 60–70 км · ч⁻¹), может питаться рыбами, развивающими большую скорость (ставридовые, скумбриевые, мелкие тунцы и др.).

Тунцы в эпипелагиали легко пересекают моря и океаны тропических и субтропических поясов, выходя и за их границы и преодолевая расстояния в тысячи километров.

Рыбами-индикаторами эпипелагиали теплых поясов являются корифены *Coryphaena hippurus*, летучие рыбы Eusoetidae, луна-рыба *Mola mola*, опух *Lampis guttatus* и др.

Н. В. Парин [254] рассмотрел различия в составе ихтиофауны эпи-, мезо- и батипелагиали Мирового океана. По его оценкам в эпипелагиали (от 70 до 150–200 м) в разных районах встречаются около 25 видов хрящевых рыб и около 120 видов костных. С мезопелагиалью (до 700–1000 м) связаны около 600 видов костных рыб и несколько видов акул. Все мезопелагические рыбы относятся к древнеглубоководным группам, эволюция которых в течение длительного времени проходила в условиях больших глубин.

Ихтиофауна собственно батипелагиали насчитывает около 150 видов. Все батипелагические рыбы относятся к древнеглубоководным семействам [254]. Многие из них ведут свое происхождение от глубоководных рыб материкового склона.

Районирование пелагиали Мирового океана по распространению рыб позволяет выделить в его пределах три основные ихтиогеографические области: Аркто-бореальную, Тропическую и Антарктическую-нотальную. В Аркто-бореальной области различают Атлантическую и Тихоокеанскую подобласти, в Тропической — Атлантическую, Индо-Западнотихоокеанскую и Восточнотихоокеанскую подобласти. Антарктическо-нотальную область делят на Атлантическую и Индо-Тихоокеанскую подобласти [254]. В целом качественное распределение океанических рыб характеризуется широтной и циркумконтинентальной зональностью. Глубины до 1000 м занимают 11,7 % акватории Мирового океана, но в их пределах добывается около 90 % общего вылова рыбы, причем преобладающая часть ее вылавливается на глубинах менее 500–600 м [262].

Полурыловые (Nemirhamphidae) обычно держатся у самой поверхности и при испуге часто выпрыгивают из воды. Некоторые виды могут выскакивать на поверхность, оставляя в воде только нижнюю часть хвостового плавника, преодолевая таким образом расстояния в несколько десятков метров.

Летучие рыбы Euxostidae населяют пелагиаль тропических морей. Всех их объединяет способность, разогнавшись, выпрыгивать из воды и с помощью больших грудных плавников планировать в воздухе на расстояние до 200 м и более.

Обладающий крупными размерами (до 2,5 м длиной и массой до 160 кг) родственный сельдеобразным рыбам атлантический тарпон *Megalops atlanticus* приурочен к тропическим областям. В теплых водах обитают многие сельдеобразные, в частности элопсы (Elopidae), сардины из родов *Sardina*, *Sardinops* и *Sardinella*, анчоусы *Engraulis*.

В открытых водах отмечаются исключительно тропические и субтропические виды сельдевых (Clupeidae) и атериновых (Atherinidae).

Менхэден (*Brevoortia*) — род рыб из семейства сельдевых, обитающих у восточных берегов Северной и Южной Америк. Взрослые рыбы совершают сезонные миграции вдоль берегов, обычно не заходя в воды с соленостью менее 20 ‰. Личинки и мальки, напротив, заплывают в солоноватую (2–3 ‰) воду и даже заходят в реки.

В приповерхностном слое морей, находящихся в умеренных и теплых поясах, в составе гипонейстонных организмов обнаруживается целый ихтионейстонный комплекс ранних стадий развития рыб (икра, личинки, мальки). Рыбы, имеющие плавательный пузырь как открытый, так и закрытый, всплывают к пленке поверхностного натяжения для первичного заполнения его глотком атмосферного воздуха.

Т. С. Расс [278] отметил, что наибольшие уловы рыб связаны с умеренными водами бореальной и нотальной зон, меньшие приходятся на тропические области, а наименьшие — на воды Арктики и Антарктики.

Таксономические составы ихтиофаун северных вод Атлантического и Тихого океанов генетически близки. Многие роды представлены в обоих регионах. Меньшее богатство ихтиофауны Северной Атлантики относительно Тихого океана при большом сходстве основных компонентов объясняется более поздним формированием Атлантического океана, получившего основу своей фауны из Тихого океана [278].

4.3. ОСОБЕННОСТИ ИХТИОФАУНЫ ПОДВОДНЫХ ПОДНЯТИЙ

Биоты подводных и изолированных поднятий зачастую рассматриваются как отдельные, во многом самостоятельные экосистемы [14; 211; 374; 378].

Многочисленными исследованиями установлено сходство в распределении и характере питания рыб на подводных банках и островных шельфах. Также показано, что для объяснения особенностей формирования ихтиофауны подводных поднятий применимы положения «островной биогеографии».

С точки зрения биогеографии схожими с островами можно считать следующие экосистемы: мелководий островов и их поднятий, изолированные подводные горы и горные цепи, районы гидротерм, ультраабиссальные желобы, изолированные глубоководные котловины [128].

На тропическом материковом шельфе Западной Атлантики обитает около 900 видов рыб, на тропическом материковом шельфе Индо-Вест-Пацифики — более 2000 видов. Богатым видовым разнообразием отличаются шельфы крупных островов, находящихся в тропической и субтропической зонах Мирового океана.

Исследование ихтиофауны вершин высоких поднятий дна с минимальными глубинами 300 м показало наличие здесь около 200 видов рыб [166].

Особенно активно изучение подводных гор и их ихтиофауны стало развиваться в 70–80-е годы XX в. Предполагается, что с учетом абиссальных холмов число подводных поднятий в Мировом океане составляет несколько миллионов. Эти холмы прослеживаются на площади дна, превышающей площадь всех материков.

По морфологическим признакам подводные горы, как уже отмечалось выше, делят на вулканические (их большинство), тектонические и смешанного типа. Тектонические горы тяготеют к подводным окраинам континентов, вулканические — к центральным частям океанов и островным дугам. Подводные горы смешанного типа известны на срединно-океанических хребтах и в других районах Мирового океана [90].

В. В. Федоров [323] выделил: 1 — островершинные подводные горы с относительной высотой 1–5 км и глубиной над вершиной 0,1–4,0 км; 2 — океанические банки с глубинами над ними менее 200 м; 3 — мелководные гайоты с глубинами над вершинами 200–1000 м; 4 — глубоководные гайоты с глубинами над ними более 1000 м.

Установлено, что во всех случаях поднятия дна оказывают значительное влияние на структуру прилегающих вод. Обнаруживаемые вблизи них вихри и апвеллинги способствуют повышению биологической продуктивности [95; 96].

Воды с батимальными глубинами над подводными поднятиями, расположенными вдали от материков, называют бесшельфовой батималью или талассобатималью [14].

Различными исследованиями показано формирование над подводными горами столба воды, перенасыщенной биогенными веществами. В одних случаях столб таких вод поднимается к поверхности океана, а в других — не достигает поверхности и находится в слое 200–700 м, подпитывая промежуточные слои. При этом создаются предпосылки для образования скоплений планктона и рыб. В наиболее выраженном виде упомянутый эффект был отмечен над подводными возвышенностями умеренных широт (Северотихоокеанское течение) и в зоне действия Антарктического циркумполярного течения, а также в районе антарктических банок Атлантики.

Планктоноядные и хищные рыбы образуют скопления на периферии зон подъема вод и даже у зон конвергенций. Из крупных пелагических хищников в районе горы Экватор наиболее часто отмечаются тунцы, акулы, мечерылые. Среди последних — полосатый копьеносец *Tetrapturus audax*, синий марлин *Makaira mazara* и меч-рыба *Xiphias gladius* [101].

В районах подводных гор, расположенных в северной и южной частях Тихого океана по обе стороны от экватора, распределение рыб симметрично.

Это явление связывается с историей океана, перемещением геотектонических плит, изменениями магистральных течений и климата Земли [42].

В районах двух подводных хребтов — Лорд-Хау (южное полушарие) и Кюсю-Палау (северное полушарие), расположенных почти симметрично относительно экватора, в составе ихтиофауны отмечается целый ряд видов, общих для обоих районов, и сходные экологические группировки [42].

Возникновение симметрии в распространении ряда видов рыб может быть также обусловлено особенностями их расселения из центров происхождения по районам подводных гор. Видимо, в процессе расселения рыб важную роль играет топографическое вихреобразование в районах гор, которое приводит к возникновению стационар-

ных аккумулятивных зон (т. е. биотопов), где концентрируются как планктонные организмы, так и рыбы. Вихревые образования различных масштабов способствуют расселению ихтиофауны [42].

Ихтиофауна всех поднятий представлена донными, придоннопелагическими и нектонными видами, характерными для батимальной зоны [255]. Показано, что чем выше таксономическое разнообразие приконтинентальной ихтиофауны, участвующей в формировании фауны поднятий, тем дальше простирается область ее расселения в открытоокеанических районах [255].

На северо-восточном склоне Большой Ньюфаундлендской банки в осенний период формируются скопления массовых видов светящихся анчоусов (миктофид) *Ceratoscopelus maderensis*, *Myctophum punctatus*, *Benthoosema glaciale* и *Notoscopelus kroyeri*. Скопления образуются в слое 200–500 м над глубинами 500–2000 м и приурочены к левой периферии основной ветви Лабрадорского течения [138].

Ихтиофауна подводных поднятий, разделенных абиссальными глубинами, отличается как набором видов, так и их количественным соотношением.

Общие виды, встречающиеся на разных горах одного и того же поднятия, в результате временной и пространственной изоляции часто претерпевают заметные морфологические и экологические изменения, которые обусловлены несколько различными условиями среды [259].

К востоку от Срединно-Атлантического хребта донная ихтиофауна фаунистически связана с европейским и североафриканским шельфами [166], а к западу — с северо- и южноамериканскими.

На мезобатальных глубинах (500–1500 м) ихтиофауна меняется. Состав рыб принимает сходный облик независимо от географического месторасположения участка на Срединно-Атлантическом хребте, к западу или востоку от него. На указанных глубинах преобладают ширококитовые, амфиатлантические и бореально-субтропические виды.

С переходом на мезобатальные глубины батимально-пелагические рыбы значительно преобладают над донными. На подводных поднятиях батимально-пелагические рыбы являются хищниками различных порядков.

Главным отличием талласобатимальной ихтиофауны является ее обедненность по сравнению с фауной материковой батимальной и большое сходство ихтиофауны в разных талласобатимальных участках.

Западно-Индийский хребет как изолированное подводное поднятие относится к талласобатиали. По градации биотических группировок океанических рыб Н. В. Парина [254] на хребте выделяются псевдонеритические и талласобатиальные участки. Талласобатиальный ихтиоцен разделен на верхний (от 200 до 600 м) и нижний (от 500 до 1000 м) горизонты [260].

На Западно-Индийском хребте обнаружено более 40 видов рыб, принадлежащих к 22 семействам, в той или иной мере постоянно связанных с поднятиями. В псевдонеритический комплекс рыб входят виды, встречающиеся на шельфе и приспособившиеся к жизни на хребтах. Молодь этих рыб встречается в открытом океане, что, видимо, и способствует их широкому распространению.

Основная часть рыб талласобатиального ихтиоцена придерживается глубин более 500–600 м [260].

Типичными представителями верхнего этажа талласобатиали являются рыба-кабан *Pentaceros richardsoni*, центролуфовые рыбы *Schedophilus ovalis*, *Lepidopus caudatus* и др.

К типичным рыбам нижнего этажа относятся колючие акулы (*Centrophorus*, *Etmopterus*), а также эпигонус *Epigonus robustus* и гипепоглиф *Hyperoglyphe antarctica* [260].

Относительное изобилие поднятий в северной части Тихого океана создало предпосылки для широкого распространения здесь донных и придонных представителей индозападно-тихоокеанской ихтиофауны.

В районе Северо-Западного и Гавайского хребтов обнаруживается значительный фаунистический барьер. Талласобатиальная ихтиофауна Северо-Западной и Северо-Восточной Пацифики оказывается практически полностью разобщенной. Определяющую роль в формировании барьера сыграло отсутствие на большом протяжении к востоку от Северо-Западного и Гавайского хребтов подводных поднятий, по которым могло бы происходить расселение рыб.

В субтропической зоне Южной Пацифики подобный барьер отсутствует. Поднятия расположены на небольших расстояниях. Поэтому многие представители индозападно-тихоокеанской талласобатиальной ихтиофауны обычны для поднятий, находящихся в ее восточной части (хребты Наска, Сала-и-Гомес) [167].

В вертикальном распределении личинок рыб в морях Мирового океана выявлен ряд характерных особенностей. Численность личинок в стометровом слое с глубиной уменьшается, при этом во всех

случаях в дневное время (период их активного питания) сохраняется стратификация в количественном распределении личинок, связанная с послойным распределением пищевых объектов, составляющих основу их рациона. Повышенная численность личинок всегда совпадает с максимальной численностью кормовых организмов [119].

Выделены три группы личинок рыб, различающихся по характеру распределения: 1 — личинки массовых прибрежных видов рыб, обитающие в основном в верхнем продуктивном слое морей (0–75 м) и тяготеющие к прибрежным мелководным участкам (*Gobiidae*, *Engraulidae*, *Sparidae*, *Bothidae*, *Carangidae* и др.); 2 — виды, обитающие во всем трофном слое открытых участков (0–100 м) (*Mystophidae*); 3 — виды, обитающие в поверхностной и переходной зонах (личинки родов *Vinciguerria*, *Cyclothone* и др.).

Вертикальную структуру распределения личинок рыб в морях Мирового океана в целом связано с нахождением организмов, которыми они питаются.

Установлено, что в Мировом океане на самых ранних стадиях развития личинки пелагических рыб или донных рыб с пелагической икрой питаются науплиальными, копеподитными и взрослыми стадиями мелких видов *Copepoda*, *Euphausiacea*, *Appendicularia*. По мере роста типичными планктонофагами остаются немногие — это в основном летучие рыбы *Echocoetidae*. Большинство личинок постепенно переходит к смешанному и хищному способу питания. Питание личинок приурочено к светлому времени суток с усилением интенсивности в утренние и вечерние часы.

Распределение икринок и личинок мезопелагических и донных рыб в прибрежных водах Восточной Антарктиды различно. Икринки и личинки мезопелагических и донных рыб обнаруживаются как над океаническими глубинами, так и над континентальным склоном, вплоть до материкового шельфа. На самом шельфе они обычно отсутствуют. Личинки донных рыб встречаются в основном в области шельфа и прилегающего континентального склона. Распределение личинок донных рыб в указанном районе непосредственно связано с особенностями горизонтальной циркуляции в местах их обитания, чему способствует наличие Антарктического прибрежного течения, препятствующего выносу личинок на север за пределы репродуктивной зоны [123].

А. Д. Гордина [94] исследовала состав и распределение ихтиопланктона над океаническими поднятиями в толще воды на горизонтах

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГЛУБОКОВОДНОЙ ИХТИОФАУНЫ

от 10 до 150 м. В зависимости от высоты столба воды над вершинами были выделены три группы: 1 — глубоководные (от 500 до 1000 м); 2 — среднеглубинные (от 100 до 500 м); 3 — мелкоководные (менее 100 м). К последним отнесены банки Дейвис, Сая-де-Малья, Центурион и Спикере.

Исследования показали, что личинки океанических видов рыб, населяющих эпи-, мезо- и батипелагиаль, являются обычными компонентами ихтиопланктона в районах глубоководных и среднеглубинных подводных гор и банок. Везде преобладают личинки рыб из семейств *Mystophidae* и *Gonostomatidae*, но виды-доминанты меняются в зависимости от географического положения поднятий. В районе подводных гор Хекате, Доброй, Сложной, Майской, расположенных в Атлантике севернее экватора, 90 % численности пришлось на личинок *Maurolicus muelleri*. В районах поднятий, находящихся в субтропических и тропических водах, на смену им приходят личинки *Vinciguerria nimbaria* и личинки рыб из семейства *Mystophidae*, составляющие в сумме 80 % от общей численности личинок всех видов рыб [94].

В ихтиопланктоне мелкоководных банок при явном доминировании океанических видов из семейств *Mystophidae* и *Gonostomatidae* появляются личинки неритических видов рыб. В таких районах по ходу основного течения личинки рыб образуют скопления перед банками и за банками. Перед банками они представлены в основном личинками океанических видов из семейств *Mystophidae* и *Gonostomatidae* и совпадают с зонами подъема вод, образующимися благодаря столкновению потока вод со склонами поднятия. За банками преобладают личинки неритических видов из семейств *Labridae*, *Gobiidae*, *Serranidae*, *Sarangidae*, *Blenniidae* и др., сносимых туда с банок течениями [94].

Пространственное распределение икринок и личинок рыб в районах поднятий дна определяется динамикой вод и наличием локальных циклональных и антициклональных круговоротов над поднятием, вызванных топогенным эффектом. В зонах круговоротов икра и личинки рыб задерживаются. Их численность может достигать таковой в прибрежных водах Атлантического и Индийского океанов [94].

Хотя общее представление о видовом составе и распределении рыб на подводных поднятиях уже сформулированы, тем не менее, это направление требует своего дальнейшего развития.

Считается аксиомой, что жизнь в Мировом океане всегда была богаче у берегов в зоне материковой отмели, а колонизация больших глубин началась очень давно и происходила постепенно [14; 24–26; 65; 82; 135; 164].

Вертикальную зональность Мирового океана проанализировали А. И. Кафанов и В. А. Кудряшов [149]. На рис. 5.1 показана вертикальная зональность океана по А. И. Кафанову и В. А. Кудряшову [149], на рис. 5.2 — по А. П. Андрияшеву [14].

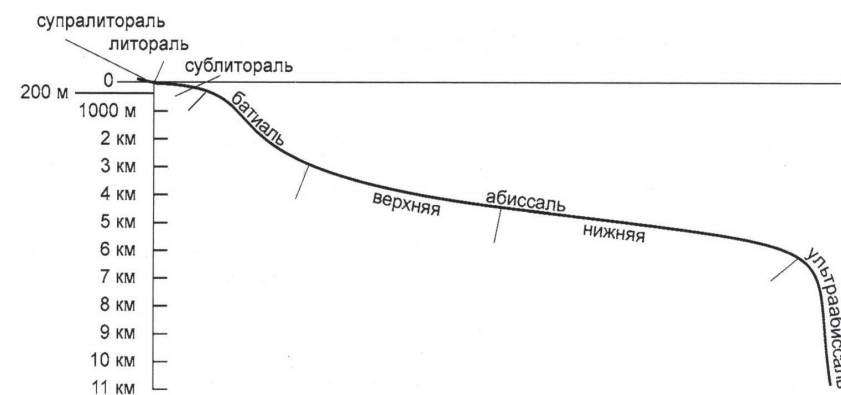


Рис. 5.1. Вертикальная зональность Мирового океана [149]

Мелководная часть океана с глубинами до 200 м составляет около 7 % его площади, с глубинами до 200–3000 м — около 16 %. Свыше 54 % площади океанского дна лежит на глубинах более 4000 м [40].

В морской биогеографии выделяют четыре основных типа структур или систем: шельфовые (включая литораль), материкового склона, приконтинентальные и циркумокеанические абиссальные, а также центральные абиссальные регионы и ультраабиссальное «кольцо» в Тихом океане [299]. Шельфовых кольцевых систем выделено

пять — все они циркумконтинентальные: евразийская, африканская, американская, австралийско-новогвинейская и антарктическая. Систем материкового склона три: американо-евразийско-африканская, австралийско-новогвинейская и антарктическая [299].



Рис. 5.2. Схема морских зон [14]

Площадь материковой отмели оценивается в 26,7 млн км². На ней обитает до 80 % видов морских гидробионтов [146]. В районах морей и океанов с глубинами до 200 м сосредоточено 59 % биомассы донной фауны; на глубины от 200 до 3000 м, т. е. батипелагиаль, приходится 31,1 %, и на районы с глубиной более 3000 м, т. е. абиссаль, — менее 10 % [40].

Для распространения в давние геологические эпохи рыб на большие глубины и в открытые районы Мирового океана имелись как абиотические, так и биотические причины. К числу первых можно отнести, прежде всего, колебания уровня воды в морях и океанах; наступание и отступление суши; движения материков; вулканическая деятельность на дне океанов; образование ледового покрова и др. К биотическим факторам следует отнести: снижение или резкое увеличение кормовых ресурсов для тех или иных рыб на материковой отмели и материковом склоне древних морей; воздействие крупных хищных рыб и головоногих; пресс хищных позвоночных — земноводных, пресмыкающихся, птиц, млекопитающих.

Условия обитания рыб на дне, в придонном слое и в толще воды накладывают ограничения на их размеры и численность. Донные

рыбы населяют преимущественно двухмерное пространство и ведут в основном одиночный образ жизни или образуют небольшие колонии. Придонные рыбы переходят к жизни в узком трехмерном слое воды. Их ярким примером являются коралловые рыбы, часто образующие небольшие стаи. Пелагические (нектонные) рыбы, населяющие широкие вертикальные зоны водной толщи, могут сравнительно легко переходить из одной в другую и при наличии корма образовывать огромные стаи.

К числу придонных с некоторыми оговорками могут быть отнесены рыбы, обитающие вблизи каменных стен, скал и крупных камней, т. е. в биотопах абразионных берегов.

Во всех океанах на глубинах от 200 до 600 м в дневное время зафиксированы так называемые звуко рассеивающие слои, отражающие сигнал эхолотов и создающие иллюзию «ложного дна». В ночное время эти слои перемещаются вверх, т. к. они состоят из живых многочисленных, достаточно подвижных организмов, которые в светлое время суток прячутся в темноте, а ночью всплывают для питания. Оказалось, что важную роль в формировании звуко рассеивающих слоев играют небольшие, обитающие на глубине от 250 до 800 м батипелагические рыбы из семейств *Gonostomatidae*, *Sternoptychidae* и *Mycophidae*.

Одним из факторов, влияющих на вертикальное распределение рыб, является температура. Ее изменения обычно наблюдаются до глубин от 1500—2000 м, а далее она остается почти неизменной.

Верхний перемешанный слой эпипелагиали океанов толщиной до 200 м населен около 30 видами хрящевых и около 120 видами костистых рыб, постоянно там находящихся. В мезопелагиали на глубинах 200—1000 м обитает более 600 видов костистых рыб. В батипелагиали на глубине более 1000 м ихтиофауна представлена немногим более 150 видами [254].

В пелагиали океанов наблюдается распределение рыб по горизонтам. В верхних слоях отмечаются скопления биомассой до 80 мг · м⁻³, в верхней области мезопелагиали — до 10—20 мг · м⁻³, в нижней части мезопелагиали их масса не превышает 10 мг · м⁻³ [252; 254]. В умеренных и высоких широтах наибольшая биомасса рыб приурочена к приповерхностному слою, в тропиках она связана с горизонтом 100—200 м [150, 254].

Гипертрофированные формы рта и желудка у некоторых глубоководных угрей (*Saccopharynx*) и своеобразные выросты тела у некоторых рыб-удильщиков направлены на добывание и максимальное

использование редко встречающихся пищевых объектов в условиях абиссали.

Сами рыбы дают красноречивые свидетельства исторически совершившихся изменений в распределении водоемов и материков, в разрывах и связях их. С этой стороны географическое распространение рыб служит важнейшим дополнением исторической геологии и обладает для нее исключительной ценностью [237; 277; 320].

По мнению Т. С. Расса [277], фауна морских рыб включает в свой состав две основные группы — прибрежную (или неритическую) и океаническую (пелагическую). Таким образом, выделяются нерито-пелагические и океанические пелагические виды рыб. Промежуточное положение между ними занимают нерито-океанические и псевдоокеанические рыбы, проходящие в открытом океане только отдельные этапы жизни.

Сама океаническая пелагическая ихтиофауна представлена отдельными вертикальными группировками — эпипелагической и глубоководными: мезо-, бати- и абиссопелагической. Также имеется интерзональная ихтиофауна, представители которой могут перемещаться из одной вертикальной зоны в другую [277].

В группу голоэпипелагических рыб открытого океана входят рыбы, питающиеся и размножающиеся только в верхних слоях пелагиали (рис. 5.3). Большинство из них имеют плавучую (пелагическую) икру.

Мероэпипелагические рыбы проводят в поверхностных слоях эпипелагиали открытого океана лишь определенную часть своего жизненного цикла.

В систематическом отношении ихтиофауна океанской пелагиали менее разнообразна, чем прибрежные комплексы морских рыб.

Почти все летучие рыбы — типичные обитатели эпипелагиали океана — откладывают димерсальную икру на твердом субстрате разного происхождения, что свидетельствует об их прибрежном происхождении [252].

Т. С. Расс [277] полагал, что процесс заселения эпипелагической зоны океана, возможно, продолжается и в наше время. По оценкам автора и других исследователей, число видов океаническо-глубоководных рыб — около 1500–2000, относящихся к 61 семейству пелагических и 19 семействам бентических.

С глубин свыше 6000 м известно всего 10–15 видов рыб, которые собственно и представляют собой всю абиссальную ихтиофауну.

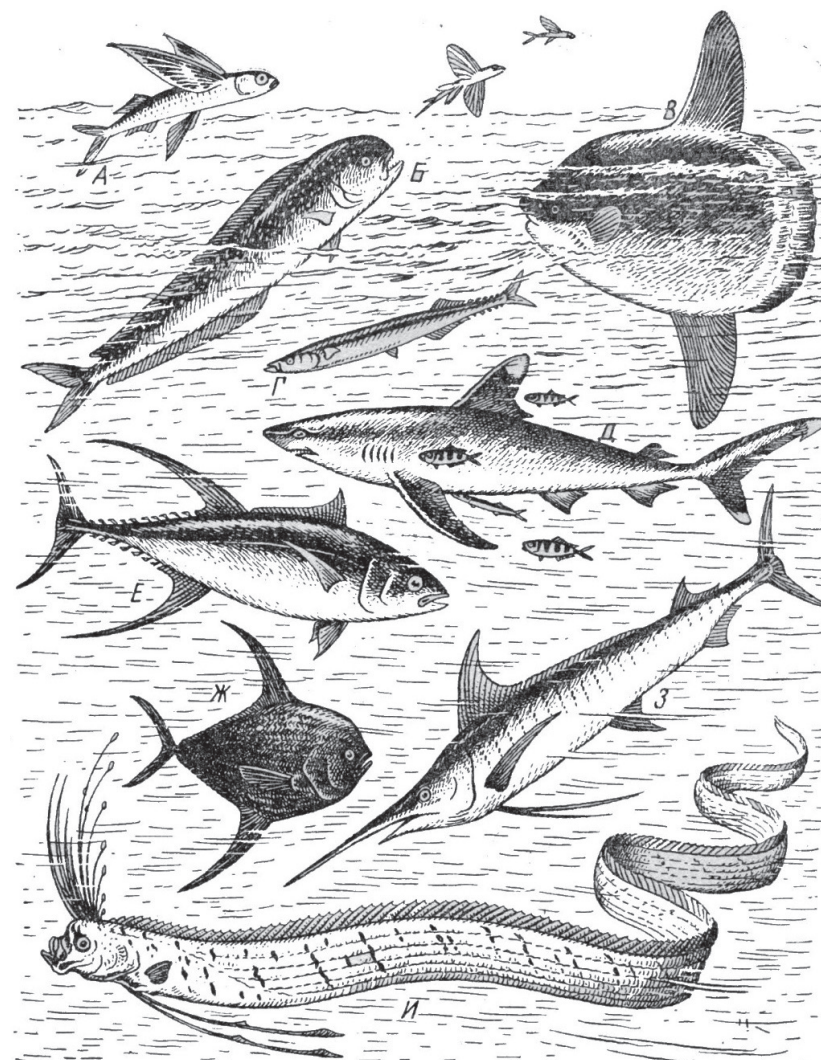


Рис. 5.3. Типичные рыбы эпипелагиали: А — летучая рыба *Hirundichthys speculiger*, Б — корифена *Coryphaena hippurus*, В — луна-рыба *Mola mola*, Г — сайра *Cololabis saira*, Д — длиннокрылая акула *Carcharhinus longimanus*, Е — желтоперый тунец *Thunnus albacares*, Ж — колючий морской лещ *Taractichthys longipinnis*, З — полосатый марлин *Tetrapturus audax*, И — сельдяной король *Regalecus glesne* [237]

5.1. БИОТИЧЕСКИЙ ПРЕСС

Все виды рыб входили в прошлом и входят в настоящее время как систематическая единица и функциональный элемент в ту или иную экосистему, в которой находят для себя благоприятные абиотические условия, достаточное количество доступной пищи и где отсутствуют враги, способные их полностью уничтожить. Все рыбы взаимодействуют с биотическим окружением, формируя прямые и опосредованные связи. Длительное существование вида возможно только тогда, когда отдельный негативный фактор или совокупность нескольких негативных факторов не препятствуют воспроизводству вида в достаточной численности.

Под воздействием различных, варьирующих свою величину факторов, изменяется и численность рыб того или иного вида. Сказанное относится и к их врагам, и пищевым организмам. Внезапное увеличение численности и появление новых врагов могут приводить к полному исчезновению вида рыб или вытеснению его на периферию ареала и в другие биотопы. Подобное происходит не только с отдельными видами, но и с родами, семействами, отрядами и даже классами рыб, о чем свидетельствуют их ископаемые остатки.

На протяжении эволюции морских экосистем происходил непрерывный отбор групп гидробионтов, способных контролировать экосистемы. На начальных этапах становления морских экосистем в них доминировали беспозвоночные животные, питающиеся преимущественно пищей растительного происхождения, детритом и зоопланктоном. С появлением брюхоногих моллюсков они стали выполнять функцию хищников в донных биоценозах. Уже в ордовике в толще морских вод появились головоногие моллюски наутилоидеи (Nautiloidea), ведущие хищный образ жизни и занявшие вершину пищевой пирамиды. В верхнесилурийских морях обитали наутилоидеи, достигавшие в длину 4 м.

Головоногие моллюски (Cephalopoda) возникли в кембрии и до настоящего времени являются наиболее высокоорганизованным классом морских моллюсков. В мезозое и кайнозое эволюция рыб проходила в конкуренции с головоногими. У современных головоногих длина тела измеряется от 1–2 см до 4–5 м и более. Длина тела глубоководных кальмаров рода *Architeuthis* вместе со щупальцами может составлять 15–18 м. Головоногие населяют морские воды на всех глубинах от литорали до ультраабиссали. Они ведут донный, придонный

и пелагический образ жизни. Среди них, как и среди рыб, есть планкто- и бентофаги, но преобладают хищники. Эволюция головоногих, как и рыб, шла в направлении утраты наружного скелета.

В конкуренции с рыбами головоногих моллюсков пока нельзя считать проигравшими. В морских экосистемах они зачастую выполняют функцию рыб. Будучи хищниками, кальмары (Teuthida), осьминоги (Ostropoda) и каракатицы (Sepiida) приобрели приспособления, дающие им некоторые преимущества перед рыбами. Они поедают огромное количество ракообразных, рыб и других гидробионтов и, в свою очередь, сами служат пищей для многих морских позвоночных — рыб, птиц, ластоногих и китообразных [126].

В морях силура в солоноватой воде переживали расцвет представители членистоногих — ракоскорпионы (Eurypterida), вырвавшиеся в длину до 2 м и более. Наиболее крупным представителем ракоскорпионов был *Stylonurus*, достигавший в длину 3 м. Первая пара их конечностей представляла собой огромные клешни. С помощью шестой пары конечностей, напоминающих весла, ракоскорпионы могли плавать. Это были грозные хищники, для которых наружные скелеты древних рыб не были препятствием.

Необходимо отметить, что для групп животных, в тот или иной период господствующих в экосистемах, был свойствен гигантизм. Это относится и к беспозвоночным, и к позвоночным животным, свидетельствуя об обеспеченности пищей и отсутствии врагов.

В целом пресс на рыб хищных членистоногих и в частности ракообразных был меньшим, чем головоногих моллюсков. Он проявлялся в основном на шельфе. Однако ракообразные оказались одним из важнейших кормовых ресурсов рыб. В поисках кормовых ракообразных многие рыбы стали осваивать биоценозы материкового склона и открытые воды океана.

Можно полагать, что на первых этапах своей эволюции на мелководьях морских водоемов рыбы подверглись мощному прессу хищных головоногих моллюсков и членистоногих. Вероятно, головоногие, обитавшие в морской воде, и членистоногие солоноватых вод сыграли свою роль в оттеснении рыб в реки и пресноводные водоемы и все дальше от берегов на большие глубины морей во все более соленую и более холодную воду.

Обладая панцирем, современные крупные ракообразные (омары, крабы, крабоиды) не могут наносить значительный урон ихтиофауне. Они поедали и поедают малоподвижных больных или мертвых

рыб, выполняя, по сути дела, в экосистемах роль своеобразных санитаров.

Одной из важнейших причин, заставлявших рыб осваивать пелагиаль открытых вод и уходить на большие глубины в мезозое и кайнозое, видимо, также был пресс вновь появившихся хищных позвоночных земноводных или амфибий (*Amphibia*), пресмыкающихся или рептилий (*Reptilia*), птиц (*Aves*) и млекопитающих (*Mammalia*). Среди всех новых классов позвоночных были группы, питающиеся рыбой или конкурирующие с разными группами рыб за пищу.

Есть все основания полагать, что на эволюцию и распределение доминирующих в настоящее время костистых рыб в различных широтах на разных глубинах и в разных биотопах оказывал влияние пресс хищных хрящевых рыб, прежде всего акулообразных. Многие виды акул, так или иначе, сохранили связь с прибрежной зоной морей и океанов преимущественно у абразионных берегов. Там они питаются, размножаются и отдыхают. Осморегуляторная система многих типично морских акул, тем не менее, дает им возможность заходить даже в приустьевые участки рек.

В отличие от костистых рыб акулам для нормального дыхания необходимо непрерывно двигаться, либо вода с достаточным содержанием кислорода должна с определенной скоростью обтекать их тело. По этой причине акулы не могли обитать в мелководных, богатых органическими остатками, но бедных кислородом водах. Уходя от хищных акул, кистеперые, двоякодышащие и ряд других древних рыб смогли выжить до нашего времени в водах, непригодных для акул.

В девоне появились настоящие наземные растения и наземные беспозвоночные, могущие стать потенциальной пищей для выходящих на сушу позвоночных животных. Осваивая сушу, не все позвоночные утрачивали связь с водными экосистемами и прекращали питаться рыбой. Некоторые группы сухопутных позвоночных животных по разным причинам стали вторичноводными. В их рационе важную роль играли виды рыб, населявшие преимущественно прибрежные воды.

Рыбами питаются представители всех классов позвоночных животных. Икру и особенно мальков и молодь поедают земноводные. Преимущественно рыбами питаются водные пресмыкающиеся. Многие птицы в той или иной мере питаются рыбами. Немало потребителей рыбы среди млекопитающих. Все вместе они вынуждают рыб искать более безопасные местообитания.

Рассредоточиваясь на большой площади дна, глубоководные бентосные рыбы и в большой объеме воды — глубоководные пелагические рыбы в какой-то момент делают энергетически невыгодной охоту на них хищников. Только в некоторые периоды жизни, связанные с размножением, такие рыбы концентрируются на нерестилищах, увеличивая риск выедания. Некоторые пелагические рыбы, наоборот, образуют большие стаи, что повышает выживаемость и снижает выедание хищниками во много раз.

Освоение суши позвоночными животными началось в конце девона (400—345 млн лет назад) архаичными земноводными. В карбоне (345—280 млн лет назад) у берегов морей, на их берегах и в дельтах рек доминировали примитивные пресмыкающиеся и земноводные. В мезозойскую эру (триас, юра, мел: 230—66 млн лет назад) господствовали пресмыкающиеся. В середине триаса (230—195 млн лет назад) появились динозавры, а в самом конце — млекопитающие. Птицы известны с конца юры (195—136 млн лет назад). В конце мела (136—66 млн лет назад) произошло массовое вымирание многих групп морских и наземных животных, включая динозавров.

Земноводные или амфибии являются первым классом позвоночных, вышедших на сушу. Однако они еще сохранили некоторые черты водных предков. Это самый малочисленный класс позвоночных.

По палеонтологическим данным исходной группой для предков наземных позвоночных животных стали кистеперые или родственные им рыбы — *Rhipidistia*. В среднем девоне (около 320 млн лет назад) от кистеперых рыб обособились земноводные (*Amphibia*), а в середине карбона (около 250—260 млн лет назад) уже от земноводных произошли пресмыкающиеся (*Reptilia*). Древнейшие из известных земноводных (*Ichtyostega*) ближе всех прочих стоят к рыбам.

Земноводные палеозоя относятся к группе стегоцефалов или панцирничеголовых (*Stegoccephalia*). У первых древних земноводных на суше отсутствовали какие-либо опасные враги, но и пищи было меньше, чем в воде. Поэтому не все древние земноводные перешли на питание наземными организмами. Часть из них обитала на границе воды и суши и питалась рыбой.

В течение карбона и перми наблюдался расцвет земноводных. Стегоцефалы достигали большого разнообразия и высокой численности. Почти все крупные земноводные карбона, перми и триаса относятся к лабиринтодонтам (*Labyrinthodontia*). В перми и триасе происходило массовое вымирание стегоцефалов. Начиная с верхней

юры и нижнего мела появляются типичные хвостатые и бесхвостые земноводные.

Лабиринтодонты или лабиринтозубые — подкласс вымерших земноводных. Они известны из верхнего девона — верхнего триаса всех материков. Обитали в дельтах рек и в континентальных водоемах. Руководящие ископаемые палеозоя и триаса.

Лабиринтодонты *Mastodonsaurus* были одними из самых крупных — длина до 5 м — земноводных всех времен. Длина их приплюснутого черепа составляла до 1,25 м. Мастодонзаврус жил в воде и кормился рыбой. Вымер в конце триаса.

Ихтиостеги из группы лабиринтодонтов — наиболее архаичная группа земноводных — известны из верхнего девона. Они достигали длины 1 м и питались рыбой на мелководьях.

К стегоцефалам кроме лабиринтодонтов относят батрахозавров и лепоспондилных земноводных. Батрахозавры, или лягушкоящеры (*Batrachosauria*, *Reptiliomorpha*), известны из девона и перми. Населяли дельты рек и континентальные водоемы. Питались рыбой.

Современные земноводные — это мелкие животные, не способные причинять вред взрослым рыбам. Однако, например, некоторые лягушки и тритоны поедают мальков рыб.

Заменившие в качестве водных хищников в прибрежных экосистемах земноводных, пресмыкающиеся в течение всей мезозойской эры, т. е. более 120 млн лет, господствовали на Земле в морях, пресных водах, в воздухе и на суше. Пресмыкающиеся считаются первыми настоящими наземными позвоночными животными. Исследования показали, что первичные пресмыкающиеся оказываются наиболее близкими к наиболее примитивным лабиринтодонтам, что указывает на их непосредственное родство. Древнейшие пресмыкающиеся, относящиеся к подклассу (отряду) котилозавров или цельночерепных (*Cotylosauria*), известны из среднего карбона, но только в перми они достигли значительного развития, а вымерли в триасе.

Представители батрахозавров (*Batrachosauria*) занимали промежуточное положение между земноводными и котилозаврами, ставши исходной группой, давшей начало всем остальным группам пресмыкающихся. Наиболее примитивной из всех пока известных котилозавров и рептилий вообще считается нижнепермская сеймурия (*Seymouria*), обладавшая рядом признаков, характерных для земноводных.

Котилозавры и черепахи, имеющие цельный черепной панцирь, входят в группу пресмыкающихся анапсид (*Anapsida*), из которой

до нашего времени выжили только черепахи (*Testudines*). От котилозавров отделились морские ископаемые рептилии — ихтиозавры (*Ichthyosauria*) и плезиозавры (*Plesiosauria*). Плезиозавры, став морскими пресмыкающимися, хотя и приспособившись к водной жизни, все еще сохраняли облик наземных животных. Их размеры колебались от 0,5 до 15 м. Ихтиозавры приобрели форму тела, сходную с рыбами и дельфинами. Их длина варьировала от 1 до 15 м.

Котилозавры в среднем имели размеры до 3,0–3,5 м. Они известны с середины карбона до триаса на всех континентах, кроме Австралии. Некоторые группы населяли прибрежные воды и питались рыбой.

Наиболее многочисленной и разнообразной группой пресмыкающихся были динозавры (*Dinosauria*). В средней перми появились зверообразные динозавры (*Therapsida*), от которых впоследствии произошли млекопитающие.

Как уже было отмечено, среди наиболее примитивных сухопутных пресмыкающихся появлялись формы, вторично переходящие к водной жизни. К их числу относится мезозавр (*Mesosaurus*), обитавший в пресноводных водоемах и дельтах рек пермского периода. Это были активно плававшие и нырявшие рыбаодные хищники, но также способные выбираться на сушу. Представители рода тилозавров (*Tylosaurus*) — руководящие ископаемые мела.

Ихтиозавры-рыбоящеры — рыбоплавниковые морские пресмыкающиеся, известные от среднего триаса до мела в Америке, Евразии, Австралии. Достигли расцвета в ранней юре. Из всех пресмыкающихся они были наиболее приспособлены к жизни в воде. Питались преимущественно рыбой. В прибрежной зоне морей обитали *Stenopterygius*, а в открытых водах — *Leptopterygius*. Это руководящие ископаемые морских отложений мезозоя.

Примитивный триасовый ихтиозавр миксозавр (*Mixosaurus*) обитал в море, достигая длины 2 м. Появился в среднем триасе, достиг расцвета в юре и вымер в конце мезозоя.

К морским пресмыкающимся, прекрасно приспособившимся к жизни в воде, в нижнем триасе относятся современники первых ихтиозавров завроптеригии (*Sauropterygia*). Их представитель нотозавр (*Nothosaurus*), длиной до 3,0–3,5 м, питался рыбой, вел земноводный образ жизни и напоминал современных тюленей.

В нижней юре достигли расцвета плезиозавры (*Plesiosauria*). Они появились в среднем триасе и в мелу, были распространены во всех морях. Питались преимущественно рыбой.

Плиоавры (Pliosauroidae) — надсемейство пресмыкающихся подотряда плезиозавров. Достигали длины 15 м, при этом длина черепа была до 4 м. Они могли быстро и долго плавать. Считаются опаснейшими хищниками открытых вод морей юрского и мелового периодов. Являются руководящими ископаемыми морских отложений мезозоя.

Мозозавры (Mosasauridae) — семейство вымерших гигантских морских ящериц, имевших длину до 14 м, населявших в верхнем мелу мелководные моря всех материков, исключая Антарктиду. Питались рыбой.

Примитивные зверообразные рептилии офинакодонты (Ophinaodontia) жили преимущественно в воде и питались рыбой. Известны из отложений нижней перми.

Птерозавры (Pterosauria) подобно птицам и летучим мышам были настоящими летающими животными. Питались крылатые ящеры, главным образом, рыбой и жили по морским берегам на прибрежных скалах. Размах крыльев гигантского птеранодона достигал 7–8 м. Формы, обладавшие перепонкой между пальцами задних конечностей, могли плавать и взлетать с воды. Населяли прибрежную зону морей и дельты рек. Известны из позднего триаса Европы, юры и мела всех материков, кроме Австралии и Антарктиды. Расцвет птерозавров пришелся на конец юры, а к концу мела они вымерли.

К началу юрского периода на песчаных морских берегах уже обитали настоящие крокодилы и в частности *Steneosaurus bollensis* и *Metricorhynchus brachyrhynchus*, а также сформировалась группа морских крокодилов (Thalassosuchia) и еще ряд других групп морских рептилий мезозоя, вымерших уже в начале мела.

Современные крокодилы (Crocodylia) представляют собой остатки некогда большой древней группы. Крокодилы появились в позднем триасе и в большинстве вымерли к началу кайнозоя. Сохранившиеся являются прямыми потомками древних высокоорганизованных пресмыкающихся архозавров (Archosauria). Обитают в пресных и морских водах тропического пояса. Питаются преимущественно рыбой.

Водяные ужи обитают в Европе, Северо-Западной Индии, Северной Африке. Это современные змеи, встречающиеся в прибрежной, мелководной зоне морей. В Черном море уж *Natrix tessellata* охотится, прежде всего, на различных бычков. В желудках среднего размера ужей находили до 40 мелких сазанчиков длиной 2–3 см и небольших пресноводных рыб длиной до 12 см [125]. Гадюковый уж *Natrix maura*

встречается в странах Западного и Южного Средиземноморья. В длину достигает 1 м. Ведет образ жизни, сходный с водяным ужом, и питается рыбой.

Рыба присутствует в рационе крупных удавов, встречающихся в дельтах крупных рек тропического и субтропического поясов. К ним относится и знаменитая анаконда (Eunectes).

Представители семейства морских змей (Hydrophiidae) перешли к водному морскому образу жизни, полностью утратив связь с сушей. Пищей морским змеям служат различные рыбы. Отдают предпочтение угрям и в частности змеевидным угрям рода *Ophichthus*. Морские змеи населяют все тропические моря Тихого и Индийского океанов. Излюбленные места обитания — прибрежные воды в полосе до 5–6 км от берега, особенно близ устьев крупных рек, где змеи находят изобилие пищи в виде рыб. Только некоторые из них заплывают на расстояние от суши более 50 км. Ластохвостые морские змеи (*Hydrophis*) достигают длины 2,0–2,7 м.

Черепahi (Testudines) составляют наиболее отколовшуюся ветвь пресмыкающихся. В тропических морях обитают морские черепахи (*Chelonioidae*). Они прекрасно плавают и способны нырять на глубину до 150–200 м. Питаются морские черепахи различными крупными беспозвоночными и рыбой. Особую группу составляют мягкокожистые черепахи (*Trionchoidea*). Они обитают в пресноводных бассейнах Африки, Северной Америки и Юго-Восточной Азии. В их питании важную роль играет рыба.

В конце мела началось быстрое развитие теплокровных позвоночных — птиц (*Aves*) и млекопитающих (*Mammalia*). По анатомическому строению птицы близки к своим непосредственным предкам — пресмыкающимся. На берегах верхнемеловых морей, омывающих Северную Америку около 70 млн лет тому назад, жили примитивные зубастые рыбацкие птицы ихтиорнис (*Ichthyornis*) и гесперорнис (*Hesperornis*). Последний достигал длины 2 м, не мог летать, но был прекрасным пловцом и хорошо нырял. Ихтиорнис имел крылья и летал. Ихтиорнисы и гесперорнисы вымерли к концу мела.

К плиоценовому периоду 12–13 млн лет назад уже существовали многие группы птиц. К началу плейстоценового периода, около миллиона лет назад, птицы достигли пика своего расцвета на Земле. По некоторым данным тогда существовало до 11 тыс. видов. В ледниковый период началось сокращение видового разнообразия птиц, про-

должающееся и до сих пор [53]. В настоящее время существует около 9 тыс. видов птиц, многие из которых обитают на берегах морей и питаются рыбой.

Плавают и ныряют многие современные птицы: гусеобразные, веслоногие, буревестники, некоторые кулики, крачки, чайки, чистики и др. Большинство ныряющих птиц погружаются на глубину до 5–10 м. Наиболее глубоко ныряющими птицами оказываются пингвины, способные преследовать рыб со скоростью около $10 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$. У поганок скорость в десять раз меньше.

Пингвинообразные (Sphenisciformes) известны с эоцена. Современные пингвины ныряют на глубину от 20 до 150–200 м. Во время кормежки они могут проплыть до 27 км.

Хорошо известны птичьи базары — массовые колониальные гнездовья птиц, обычно расположенные на скалах, круто обрывающихся к морю. Некоторые птичьи базары простираются на десятки километров и насчитывают десятки, а иногда и сотни тысяч гнездящихся птиц. В некоторых скоплениях морских птиц насчитываются миллионы особей, пищей которых являются рыба и некоторые беспозвоночные. Птичьи базары расположены на побережьях Европы, Азии, Северной и Южной Америк, Южной Африки, Новой Зеландии. Также они находятся на многих островах: Новой Земле, Земле Франца-Иосифа, Командорских и Курильских островах.

Крачки (Sterninae), подсемейство чайковых, — обитатели, главным образом, морских побережий. Обычно гнездятся многочисленными (до нескольких сотен тысяч пар) колониями на отмелях. Питаются мелкой рыбой.

Чайки (Laridae) распространены всесветно. Живут на берегах морей, рек и озер. Гнездятся обычно на скалах, отмелях, в зарослях водных и околководных растений. Питаются рыбой, беспозвоночными, яйцами и птенцами некоторых птиц, разного рода отбросами.

Типичными морскими птицами являются чистиковые (Alcidae). К ним относятся: чистики, кайры, люрики, канюги, гагарки, тупики, длинноклювые тупики, топорки, белобрюшки, старики и др. Гнездятся колониями на скалистых морских побережьях северного полушария в районах, примыкающих к полярному кругу. Хорошо плавают и ныряют. Питаются мелкой рыбой.

Птицы отряда аистообразных или голенастых (Ciconiiformes) эволюционно приспособились к жизни на мелководьях. Питаются преимущественно рыбой. К их числу отнесены цаплевые (Ardeidae),

китоглавые (Balaenicipitidae), аистовые (Ciconiidae), ибисовые (Threskiornithidae).

В дельтах рек и на морских побережьях среди рыбадных птиц, специально приспособленных для ловли рыб, выделяются пеликановые (Pelecanidae). Это крупные птицы с размахом крыльев до 3 м. Они имеют внушительный клюв с большим кожным мешком, куда птицы складывают до нескольких килограммов пойманной рыбы. Некоторые виды добывают рыбу сообща, загоняя ее на мелководья. Пеликаны питаются исключительно рыбой. Гнездятся колониями.

Баклановые (Phalacrocoracidae) в ископаемом состоянии обнаружены в миоцене. В верхнем миоцене и плиоцене они были распространены уже так же широко, как и сейчас. Баклановые прекрасно приспособлены к плаванию и нырянию. Они обитают на многих морских побережьях. Это стайные птицы, гнездящиеся колониями. Огромные колонии бакланов наблюдаются на побережье Чили и Перу. Питаются мелкой рыбой.

Олушевые (Sulidae) — рыбадные птицы. Ныряют за добычей, падая вертикально в воду с большой высоты. Обитают на берегах морей и океанов, в основном в субтропиках и тропиках. Образуют большие гнездовые колонии на прибрежных скалах, вершинах островов, на деревьях.

На протяжении тысячелетий бакланы и олуши, благодаря своей жизнедеятельности, образовали огромные залежи гуано. В настоящее время в производстве гуано на побережье Перу ведущую роль играют баклан Бугенвиля (*Phalacrocorax bougainvillii*), перуанская олуша (*Sula variegata*) и бурый пеликан (*Pelecanus occidentalis*). Другие птицы также вносят свой вклад. Общее число их достигает 15 млн особей. За год у побережья Перу все эти птицы потребляют около 5,5 млн т рыбы, в основном — анчоусов. В период Эль-Ниньо из-за смены течения и из-за отсутствия пищи за несколько месяцев погибают до 10 млн птиц.

В прибрежных водах птичьих базаров концентрация органических форм фосфора и азота в 4–130 раз выше, чем в открытом море.

Буревестникообразные или трубконосые (Procellariiformes) являются древней группой. Ископаемые известны с олигоцена. Близки к пингвинообразным и пеликанообразным. Распространены во всех морях. С сушей связаны только во время размножения. Гнездятся на морских берегах, питаются рыбой. При перелетах некоторые виды образуют огромные стаи в сотни тысяч и миллионы особей.

Ныряющие буревестники (Pelecanoididae) обитают на морях южного полушария. За пищей ныряют в воду с налета, под водой гребут крыльями. Гнездятся колониями на морских побережьях. Питаются ракообразными и мелкой рыбой.

Утиные (Anatidae) известны по ископаемым остаткам с начала палеогенового периода. Это всеветно распространенное и наиболее многочисленное семейство водоплавающих птиц из отряда гусеобразных. Хорошо ныряют, добывая пищу в воде или на дне. Утиных подразделяют на три основные группы: речные утки, нырковые утки и крохали.

К нырковым уткам относятся турпаны (*Melanitta*), морянка (*Clangula hyemalis*), нырки (*Netta*), чернети (*Aythya*), каменушка (*Histrionicus histrionicus*).

На протяжении большей части своей эволюции, находясь под прессом разнообразных хищников, рыбы искали и ищут укрытия от врагов в биотопах скал и камней, коралловых рифов, зарослей водорослей-макрофитов, мангровых лесов, закапываясь в мягкие грунты, уходят на большие глубины и в открытые воды Мирового океана. Рыбам грозила в прошлом и грозит в настоящее время опасность нападения сверху из воздушной среды и из приповерхностного слоя воды, снизу на фоне неба и сбоку. Рыбы для снижения опасности от хищников приобрели защитную окраску и форму тела, указывающие на особенности биотопов, в которых они обитают, и являющиеся их индикаторами.

Предполагается, что предками млекопитающих (Mammalia), видимо, были пермские зверозубые пресмыкающиеся (Theriodontia). Древнейшими и примитивнейшими млекопитающими считаются многобугорчатые (Multituberculata). Их ископаемые остатки найдены в верхних триасовых отложениях.

В конце мезозоя в связи с глобальными изменениями в биосфере и резким ухудшением климата большинство земноводных и водных пресмыкающихся вымерло, и у птиц и млекопитающих появилась возможность занять их место в водных экосистемах. В кайнозое водные млекопитающие широко распространились в различных биотопах. Биологический пресс на рыб земноводных и пресмыкающихся сменился прессом птиц и млекопитающих.

Около 70 млн лет назад наземные предки современных китообразных (Cetacea) переселились в воду. Здесь они спасались от наземных врагов и конкурентов за пищевые ресурсы. Первоначально это были

некрупные животные, питавшиеся на мелководьях. Постепенно их размеры увеличились до 15–30 м, и они в поисках пищи стали все дальше уходить от берегов и, в конце концов, полностью утратили связь с сушей. Представитель древних групп млекопитающих, приспособившихся к морской жизни в эоцене, базилозавр (*Basilosaurus*) питался рыбой и имел длину до 25 м.

Древнейшее семейство усатых китов (Cetoteridae) жило в олигоцене. От него ответвились три современных семейства — серые киты (*Eschrichtiidae*), гладкие киты (*Balaenidae*) и полосатиковые (*Balaenopteridae*). Многие усатые киты питаются рыбой.

Из зубатых китов наиболее древняя группа — сквалодонты (*Squalodontidae*). От них в олигоцене и миоцене отделились ныне живущие семейства кашалотовых (*Physeteridae*), дельфиновых (*Delphinidae*), морских свиней (*Phocoenidae*), нарваловых (*Monodontidae*), клюворыловых (*Ziphiidae*).

Рыбу китообразные заглатывают живую целиком, не пережевывая. Зубатые киты хватают рыбу поодиночке, проглатывают по нескольку штук в один прием. Усатые киты захватывают мелкую рыбу большими партиями, процеживая ее через китовый ус.

Семейство дельфиновых (*Delphinidae*) по разным источникам включает 17 родов и до 37 видов. Это — стадные животные, длиной от 1,1 до 10 м, плавающие со скоростью до 55 км · ч⁻¹. Ныряя, дельфины могут погружаться на глубину 200–300 м, а некоторые и глубже. Большинство видов дельфинов питается исключительно рыбой. Дельфины рода афалина (*Tursiops*) могут поедать за сутки до 16 кг рыбы.

Самым крупным из дельфинов является косатка (*Orcinus orca*). Самцы косаток достигают в длину 10 м и имеют массу до 8 т, самки — до 8,7 м длины. Спинной плавник у самцов высокий (до 1,5 м) и почти прямой, у самок — примерно вдвое ниже и загнут. Вид распространен практически по всему Мировому океану, встречаясь как вблизи берегов, так и в открытых водах. Косатка — хищник с широким спектром питания, и каждая отдельная популяция обладает довольно узкой пищевой специализацией. Так, некоторые популяции Норвежского моря специализируются на сельди и каждую осень мигрируют вслед за ней к побережью Норвегии. Другие популяции в том же районе охотятся преимущественно на ластоногих.

Белуха (*Delphinapterus leucas*) — вид зубатых китов белого цвета из семейства нарваловых (*Monodontidae*), обитающий в холодных во-

дах Северного полушария. Крупнейшие самцы достигают 6 м длины и 2 т массы; самки мельче. Основу питания белухи составляет рыба (главным образом стайная) и в меньшей степени — ракообразные и головоногие моллюски. Взрослая особь потребляет в день около 15 кг пищи. В погоне за рыбой (лососевыми на нересте) белуха часто заходит в большие реки, иногда поднимаясь вверх по течению на сотни километров.

К концу палеогена (около 25 млн лет назад) произошел переход некоторых групп хищных млекопитающих к водному образу жизни. По традиции их объединяют в отряд ластоногих (Pinnipedia). Животные этого отряда — средних или больших размеров. Длина самцов наиболее крупного представителя ластоногих — южного морского слона (*Mirounga leonina*) — может достигать 5,8 м, а масса — 3,7 т. В процессе эволюции ластоногие не утратили связь с сушей, где они образуют лежбища и размножаются. Некоторые виды образуют и ледовые лежбища. Ластоногих делят на три семейства: ушастых тюленей (*Otariidae*), моржей (*Odobenidae*) и безухих тюленей (*Phocidae*). Безухие или настоящие тюлени известны со среднего миоцена. Способны погружаться на глубину до 100–150 м. Питаются рыбой, головоногими моллюсками и ракообразными; морские леопарды (*Hydrurga leptonyx*) нападают на пингвинов и других тюленей.

Рыбой питаются как белые, так и бурые медведи. Во время захода лососевых рыб на нерест в реки на их берегах могут скапливаться десятки медведей разного пола и возраста. Рыбой не брезгуют выдры, норки, волки, лисицы и другие хищные млекопитающие.

Пресс различных хищников на рыб распространяется в основном на глубины до 200–300 м и в наибольшей мере сказывается на глубинах до 10–20 м. Глубоководные хищные акулы встречаются на глубинах до 3000 м и более.

Видимо, пресс хищников в прибрежной зоне и в поверхностном слое морских вод, с одной стороны, а также наличие различных подводных поднятий на разном расстоянии от материковых окраин и на разной глубине — с другой, способствовали продвижению рыб в открытые районы Мирового океана и расселению их на большой площади и на разных глубинах.

5.2. ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБ

Наряду с горизонтальным распределением рыб по климатическим зонам в морях и океанах прослеживаются закономерности и в их вертикальном распределении. Эти закономерности связаны, прежде всего, с вертикальными экологическими зонами толщи вод Мирового океана и колебаниями его уровня во времени.

По некоторым данным за мезозой уровень океана по сравнению с концом палеозоя повысился на 400 м. Уровень океана к палеогену-неогену по сравнению с его положением в конце мела мог понизиться на 890 м [183; 185].

Средняя глубина океана в наше время составляет около 4 км. В мезозое она была около 3 км, т. е. уже тогда преобладали глубоководные условия [40].

Тихий океан и прилегающие районы Индийского океана возникли еще в докембрии. Атлантический океан начал формироваться около 120 млн лет назад. Самым молодым является Северный Ледовитый океан. Считается, что к началу палеозоя объем вод Мирового океана уже был близким к современному, и с этого времени его соленость не опускалась ниже 32–34 ‰. В окраинных и внутренних морях соленость вод испытывала значительные колебания. На рис. 5.4 показана схема основных блоков поверхности Земли и омывающих вод в период их расхождения и формирования океанов.

Океаны подразделяются на три основные морфологические единицы: материковые окраины, ложа океанов и срединно-океанические хребты. В каждой из указанных единиц имеются более мелкие морфологические структуры.

В пределах непосредственно материковой окраины выделены три характерные формы рельефа. Сравнительно плоские участки погруженной в воду материковой платформы образуют материковую отмель или шельф. Здесь находится контактная зона «суша — море». Мористее материковой отмели находится более крутой материковый или континентальный склон, начинающийся обычно на глубине 70–200 м и заканчивающийся материковой или континентальной ступенью. Сходная глубина положения нижнего края материковой ступени в различных районах Мирового океана, видимо, объясняется относительно продолжительным в далеком прошлом стоянием уровня океана на глубине около 2000 м [92]. Предполагается, что силы, сформировавшие некогда материковую ступень, те же, что

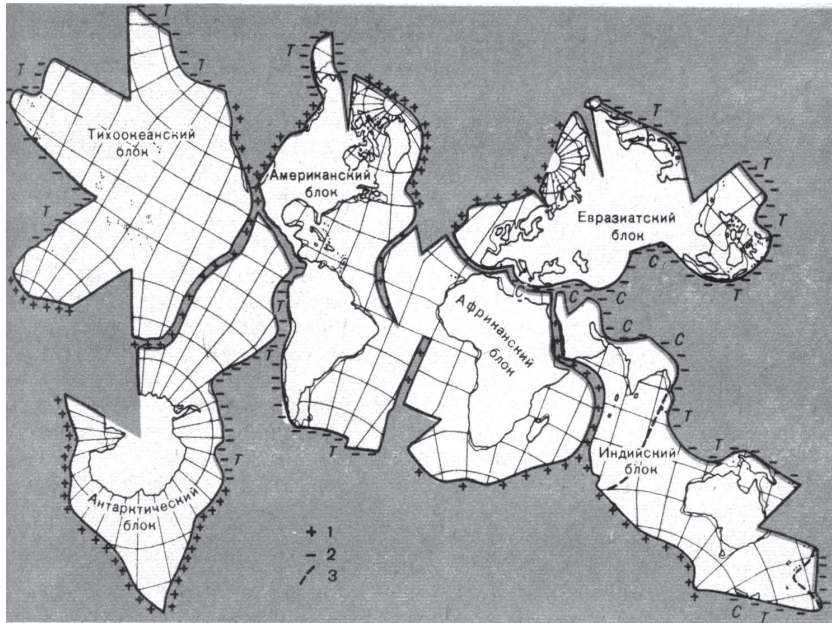


Рис. 5.4. Основные шесть блоков на поверхности Земли по Ле Пишону [64]: 1 — образование нового участка коры, 2 — исчезновение старого участка коры, 3 — возможные границы субблоков, T — глубоководные впадины с напряженной земной корой, C — горообразование при столкновении геоблоков

и образовавшие материковую отмель (приливы и отливы, ураганные шторма, регрессии и трансгрессии).

Материковая окраина включает также материковое подножие, краевые впадины и внешние подводные хребты. Подобные структуры имеются у побережья некоторых крупных островов и их групп. Краевые впадины — это узкие углубления (желоба) на дне, в которых глубины ниже примыкающего дна океана на 2000 м и более. Материковое подножие находится между материковым склоном и абиссальной равниной или абиссальными холмами. Верхняя граница характеризуется постепенным переходом, нижняя часто бывает резкой. Глубина меняется от 1400 до 5100 м. Материковое подножие может быть как очень узким, малозаметным, так и очень широким. Иногда оно имеет ступенчатую поверхность. Склон материковой ступени — это главным образом батимальная зона современного океана.

Основные рыбопромысловые районы в Мировом океане расположены на материковой отмели и материковом склоне, где вылавливается более 90 % мирового улова.

Переходы от материка к океану разнообразны, но огромное их большинство укладывается в рамки трех групп. В первом случае последовательно сменяются материковая отмель, материковый склон, подводный желоб, подводный хребет и собственно ложе океана. Вторая группа отличается наличием окраинного моря и островной дуги между материковым склоном и подводным желобом. Третья группа имеет последовательность: материковая отмель, материковый склон, материковое поднятие и ложе океана (рис. 5.5).

Для рыб, связанных на протяжении жизни с дном, выделяются следующие зоны обитания:

- 1 — литораль — приливно-отливная зона, а в бесприливных морях, как Черное — псевдолитораль;
- 2 — сублитораль — зона материковой отмели до 200–500 м, в которой иногда выделяют верхнюю, среднюю и нижнюю сублитораль;
- 3 — батраль — зона материкового склона от 200–500 до 3000 м;
- 4 — абиссаль — зона океанического ложа и больших глубин (3000–6000 м), которая часто делится на верхнюю и нижнюю абиссаль;
- 5 — ультраабиссаль или хадаль — зона наибольших океанических глубин (6000–11000 м).

В пелагиали морей и океанов выделяются вертикальные зоны обитания: 1 — эпипелагиаль (до 200 м); 2 — мезопелагиаль (до 200–1000 м); 3 — глубоководная пелагиаль (глубже 1000 м), в которой различают подзоны — батипелагиаль, абиссопелагиаль, ультраабиссаль.

Материковая отмель — наиболее мелководная зона и выровненная часть подводной окраины вокруг материков с небольшим уклоном, простирающаяся от берега до резкого перегиба поверхности дна, где оно, круто погружаясь, достигает области больших глубин океанического ложа. Средняя ширина материковой отмели — около 70 км, средняя глубина — около 140 м, хотя фактически она варьирует в широких пределах (200–500 м). У западного побережья Южной Америки шельф практически отсутствует. В Северном Ледовитом океане ширина материковой отмели в некоторых районах составляет 1000–1500 км. Средний уклон дна на шельфе — $2 \text{ м} \cdot \text{км}^{-1}$. После пересечения границы материковой отмели глубины резко возрастают. Материковая отмель в разных районах Мирового океана, видимо, имеет различное происхождение.

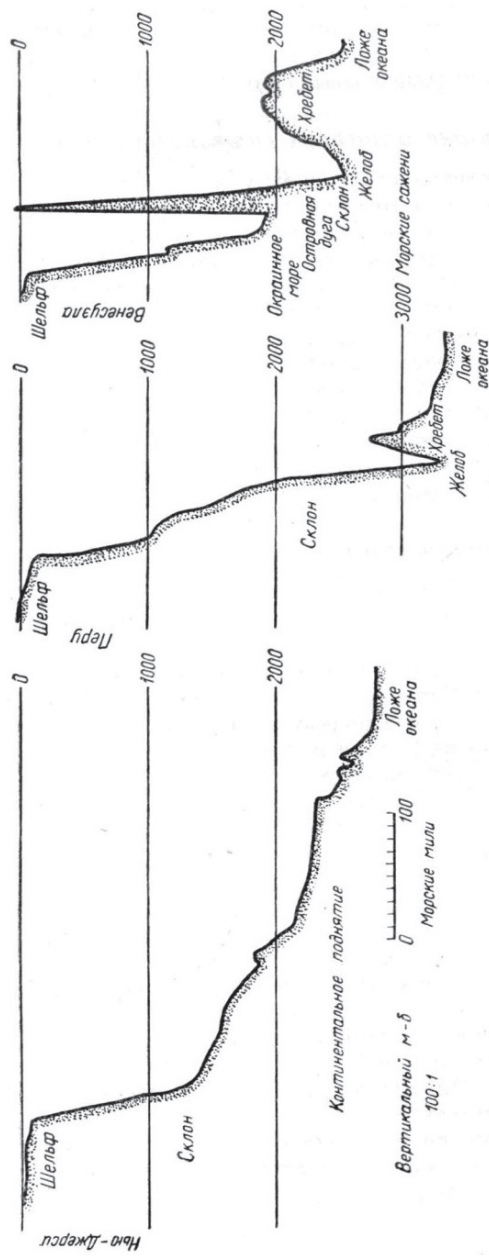


Рис. 5.5. Типы перехода от материка к океану [346]

Материковый склон — относительно крутая (уклон $3-6^\circ$) часть дна, расположенная у внешнего края материковой отмели. Ширина материкового склона обычно — 20–100 км. Глубины над ним колеблются от 100–200 до 1400–3200 м, но иногда и до абиссальных глубин. На материковом склоне крутизна нарастает до $70 \text{ м} \cdot \text{км}^{-1}$.

Во многих районах Мирового океана материковая отмель и верхняя часть материкового склона прорезаны каньонами и затопленными дельтами палеорек.

Батиаль — зона морского дна, соответствующая материковому склону (от 200–500 до 3000 м). Верхняя граница батии зависит от глубины, на которой пологая материковая отмель переходит в более крутой склон. Батиаля окаймляет все материки и занимает около 15 % площади дна океана. В батии облик ихтиофауны изменяется с мелководной прибрежной на глубоководную. Из придонных рыб для нее типичны, например, долгохвостовые или макрурусы *Mascouridae*, угольная рыба *Anoplopoma fimbria*.

В низких и средних широтах в батии температура воды колеблется в пределах $5-15^\circ\text{C}$. В высоких широтах она изменяется в интервале от $+3^\circ\text{C}$ до -1°C . Соленость в батии может колебаться от 34 до 36 ‰.

Абиссаль — зона морского дна, соответствующая глубинам океанического ложа 3000–6000 м. Она занимает более 75 % площади дна Мирового океана. Абиссальные равнины — наиболее ровные поверхности нашей планеты. Объясняется это особенностями процесса осадконакопления. Абиссальные равнины образовались в результате аккумуляции мягких осадков в неровностях рельефа.

Питаются организмы абиссали, как и батии, за счет органических остатков, поступающих из верхних горизонтов водной толщи и материковой окраины (фекалии, детрит, «дождь трупов»).

Фактор, который оказывает существенное влияние на условия обитания, эволюцию и распределение рыб в глубинах океана, — это большая чем в условиях материковой отмели однородность среды на обширных пространствах абиссальных равнин. Установлено, что абиссальные виды обычно имеют широкое распространение и у них отсутствуют локальные формы, характерные для ландшафтов с более гетерогенными условиями на материковой отмели, материковом склоне и материковой ступени.

Глубоководные рыбы зачастую стенобатны, т. к. не могут выдерживать резких и сильных изменений гидростатического давления и

существовать на меньших глубинах. Для абиссальных рыб характерны низкая плодовитость, позднее созревание, большая продолжительность жизни.

Условия обитания в абиссали очень однообразны. Температура воды колеблется от 0 до + 2 °С, в глубоководных окраинных морях она может быть выше. Соленость равна $34,8 \pm 0,2 \text{‰}$.

Важным компонентом геоморфологического строения дна Мирового океана являются глубоководные впадины или желоба, в которых отмечаются наибольшие глубины. Желобами называют сильно локализованные подводные трещины (разломы) в земной коре. Их происхождение объясняется процессами растяжения и расширения Земли [246].

Ультраабиссаль (хадаль) — зона наибольших глубин, приуроченных к океаническим желобам, расположенным вдоль материков (например, Перуанско-Чилийский желоб) или островных цепей (например, Японский, Марианский, Курило-Камчатский, Пуэрто-Риканский). Условия жизни в ультраабиссали не имеют существенных отличий от таковых в абиссали, не считая гидростатического давления.

В геоморфологии океанов, формировании течений и функционирования океанических экосистем важную роль играют срединно-океанические хребты, образующие единую глобальную систему. Срединно-океаническая горная система непрерывна и прослеживается на протяжении свыше 60 тыс. км, опоясывая Землю. Она проходит через Атлантический, Индийский, Тихий и Северный Ледовитый океаны. Площадь всей этой системы — более 15 % площади Мирового океана и лишь незначительно уступает площади всех современных материков (рис. 5.6). По своей протяженности склоны срединно-океанических хребтов превосходят длину береговой линии всех материков. Система срединно-океанических хребтов представляет собой наибольшую горную систему на Земле. Предполагаемый механизм образования срединно-океанических хребтов показан на рис. 5.7.

Срединно-океанические хребты поднимаются на различную высоту над дном и имеют над собой различную толщу воды. Некоторые в виде отдельных островов, групп и цепей островов возвышаются над поверхностью воды. Вокруг таких островов имеются условия для существования шельфовых рыб и рыб материкового склона, рыб батиали и абиссали.

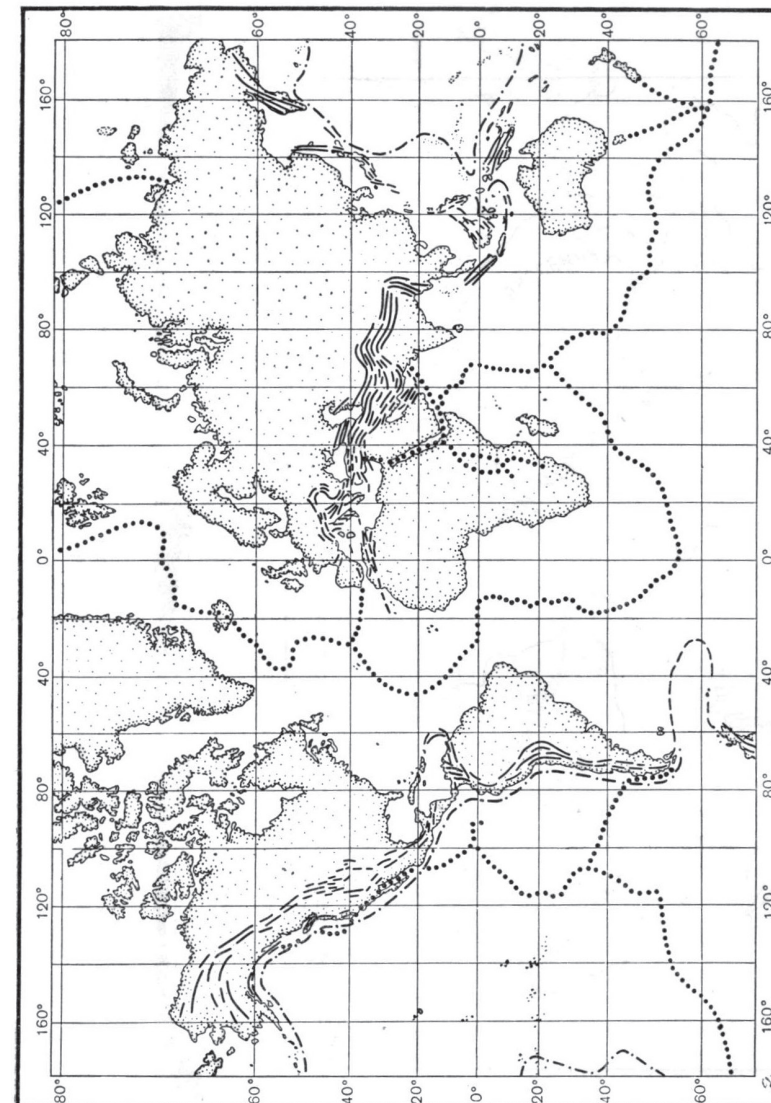


Рис. 5.6. Срединно-океаническая горная система и основные океанические зоны Земного шара [346]

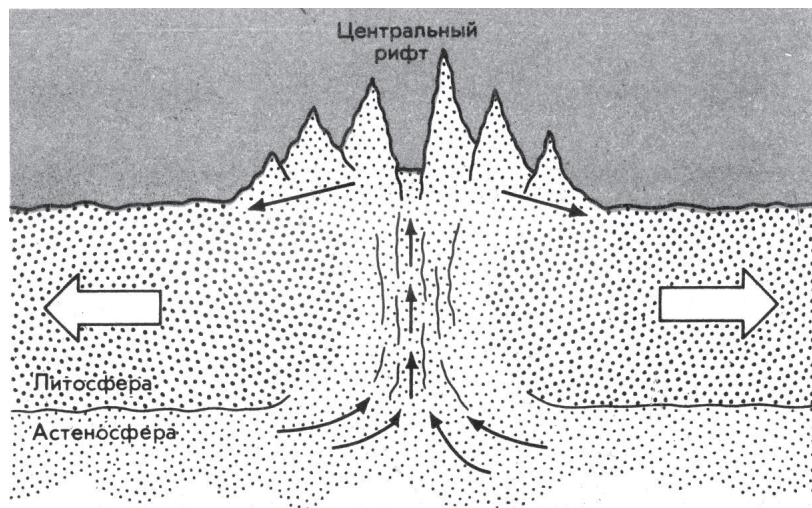


Рис. 5.7. Предполагаемый механизм образования срединно-океанических хребтов [64]

В пределах срединно-океанических хребтов выделяются провинции гребней и склонов. Срединно-океанические хребты имеют сложное строение. Глубокая узкая срединная рифтовая долина или желоб шириной от 35 до 150 км характерна для всех срединно-океанических хребтов. В некоторых местах от срединно-океанических хребтов отходят отроги и параллельные хребты меньших размеров. Провинции гребней срединно-океанических хребтов характеризуются очень разветвленным рельефом и состоят из упомянутых рифтовых долин, рифтовых гор и сильно расчлененного плато.

Рифтовая долина Срединно-Атлантического хребта представляет собой глубокое ущелье (рифт) в гребне. Дно долины лежит приблизительно на 2000 м ниже вершин рифтовых гор, а эти вершины в среднем на 2000 м ниже уровня моря. Склоны рифтовых гор круто спускаются к сильно расчлененному плато, находящемуся на глубине 2900–3900 м.

Рифты — это линейно вытянутые на несколько сотен или тысяч километров структуры растяжения земной коры, а рифты срединно-океанических хребтов завершаются образованием океанов. По сторонам рифтовых гор распространен рельеф с относительными превышениями свыше 700 м и расстояниями между вершинами от 15 до

35 км. Между внешней границей сильно расчлененного плато и дном океанического бассейна расположен непрерывный ряд параллельных наклонных поверхностей. Провинции склонов имеют умеренно расчлененный рельеф. Локальные межгорные впадины имеют плоское дно, заполненное осадками.

Атлантический океан разделен Срединно-Атлантическим хребтом на две части — восточную и западную. Как в восточной, так и в западной части имеются отчетливо выраженные котловины с большими глубинами, поднятия и хребты.

Срединно-Атлантический хребет находится в пределах Атлантического океана. В Индийском океане Центральный Индийский хребет является прямым продолжением Срединно-Атлантического. В юго-восточной части Тихого океана расположен Восточно-Тихоокеанский хребет. От срединно-океанических хребтов в различных направлениях прослеживаются меньшие по размерам поднятия и хребты.

Как и остальные океаны, Северный Ледовитый океан разделяется подводными хребтами на бассейны и котловины. В нем, как в самом молодом и холодном океане, видовое разнообразие гидробионтов наименьшее среди всех океанов.

Подводный хребет Менделеева находится в центральной части Северного Ледовитого океана к северу от острова Врангеля. Его длина — свыше 1500 км. Наименьшая глубина над ним — около 800 м. Расположенный в Северном Ледовитом океане хребет Ломоносова простирается от Новосибирских островов через центральную часть океана к острову Элемир в Канадском Арктическом архипелаге. Длина хребта Ломоносова — свыше 1800 км, ширина — от 60 до 200 км. Возвышается над дном океана на 3300–3700 м. Минимальная глубина над вершинами составляет 900 м.

Наряду с хребтами Ломоносова и Менделеева в Северном Ледовитом океане выделяется хребет Гаккеля и ряд других более мелких поднятий.

Для гребней срединно-океанических хребтов отмечено наличие повышенного теплового потока, что создает более благоприятные условия обитания рыб, чем те, что складываются на участках ложа.

Самые древние породы, поднятые со срединно-океанических хребтов, относятся к миоцену. Возраст различных океанических пород не превышает 5 млн лет. Это указывает на то, что вулканическая деятельность в них продолжается, а породы обновляются.

Наряду со срединно-океанскими хребтами на дне океанов выделяются срединно-океанские плато.

Центральные части океанов — срединно-океанские хребты — являются наиболее древними. Океаническое ложе, входящее в конвекционную систему, разрастается в направлении срединно-океанских хребтов.

Кроме срединно-океанских хребтов в океанах имеются и другие поднятия разного происхождения и масштаба, котловины и желоба. Наиболее глубокие и протяженные желоба опоясывают Тихий океан и находятся в вулканически активных зонах. Чередование котловин, желобов, подводных хребтов, плато, поднятий дна характерно для всех океанов. С каждым геоморфологическим объектом в Мировом океане связан определенный комплекс рыб.

Алеутский желоб находится в северной части Тихого океана и тянется вдоль южных подводных склонов Алеутских островов. Длина — около 4000 км, средняя ширина — 50 км, глубина — до 7855 м.

Перуанский желоб (или Атакамская впадина) расположен в восточной части Тихого океана и протянулся вдоль материкового склона Южной Америки на 1340 км. Средняя ширина — 61 км, глубина — до 6601 м.

Кермадек — желоб в Тихом океане к северо-востоку от Новой Зеландии. Вытянут с севера на юг на 1270 км вдоль восточного края группы островов Кермадек. Средняя ширина — 88 км, глубина — до 10047 м.

Курило-Камчатский желоб расположен у восточных подводных склонов Курильских островов и южной части полуострова Камчатка. Имеет длину около 2200 км. Средняя ширина — 59 км, глубина — до 9717 м.

Марианский желоб находится в западной части Тихого океана к востоку и югу от Марианских островов. Его протяженность — 1340 км, средняя ширина — 59 км, глубина — до 11022 м. Это самый глубокий желоб в Мировом океане.

Желоб Тонга расположен в Тихом океане. Он тянется на 860 км вдоль восточного склона одноименного подводного хребта от островов Самоа и желоба Кермадек. Средняя ширина — 78 км, глубина — 10882 м. Это — наибольшая глубина Мирового океана в южном полушарии, и вторая во всем Мировом океане.

Пуэрто-Рико — желоб в Атлантическом океане к северу от острова Пуэрто-Рико в архипелаге Больших Антильских островов. Он тянется вдоль северных склонов подводного Антильского хребта на

1070 км. Средняя ширина — около 87 км, глубина — до 8742 м. Это — наибольшая глубина в Атлантическом океане.

Подводный рельеф дна Атлантического океана, видимо, наиболее сложный в Мировом океане. Хребты, плато, поднятия делят его на котловины со своими особенностями движений воды.

Срединно-Атлантический хребет протянулся более чем на 18 тыс. км. Отдельные его участки несут собственные названия: хребет Книповича, хребет Мона, Исландско-Янмайенский хребет, хребет Рейкьянес, Северо-Атлантический хребет, Африканско-Антарктический хребет.

Протяженность Северо-Атлантического хребта — около 8200 км, наибольшая ширина — 1500 км, наименьшая глубина над гребнем — 128 м.

Поднятие Триндади — отчетливо выраженный поперечный вулканический хребет, протянувшийся на восток от бразильской провинции Эспириту-Санту на 1200 км. Наибольшей высоты достигает на острове Триндади и рифах Мартин-Вас. Подводный хребет Риу-Гранди протянулся на восток от бразильской провинции Риу-Гранди-Сул на 1500 км.

В Западной и Восточной Атлантике найдено несколько крупных поперечных подводных хребтов. К ним относится Фолклендское подводное плато, вытянувшееся на восток от Аргентинской материковой отмели.

Подводное плато Зеленого Мыса расположено западнее сенегальского побережья Африки и имеет длину около 800 км.

Многие из подводных хребтов, плато и поднятий имеют возвышения над поверхностью вод Атлантического океана в виде групп островов. К ним относятся Антильская или Карибская дуга, Южно-Антильская дуга, Южно-Сандвичева дуга, Азорское поднятие, хребет Мадейра, поднятие Канарских островов, Гвинейский хребет, Китовый хребет и др. Сравнительно крупным поднятием является Большая Багамская банка.

Гвинейский подводный хребет — вулканическое образование и является продолжением вулканического пояса Камеруна. Он проходит через остров Фернандо-По и другие вулканические острова в Гвинейском заливе. Несколько южнее экватора он сближается с северо-восточной частью Срединно-Атлантического хребта.

Китовый хребет или хребет Валвис считается наиболее значительным поперечным хребтом в Южной Атлантике, связываю-

шим Юго-Западную Африку со Срединно-Атлантическим хребтом. Он протянулся, постепенно понижаясь, в направлении островов Тристан-да-Кунья и острова Гоф.

Самая южная поперечная форма рельефа в Атлантике — Капское поднятие. Это — частично вулканический хребет, протянувшийся от мыса Доброй Надежды на юго-запад в направлении острова Буве. Он имеет сглаженный рельеф с отдельными подводными горами.

Благодаря поперечным хребтам Срединно-Атлантический хребет во всех климатических зонах соединяется с материковыми отмелями и склонами Африки и Южной и Северной Америк. Эти поднятия позволяют некоторым шельфовым и батинальным рыбам перемещаться от материковых окраин к Срединно-Атлантическому хребту и наоборот.

Выходящие на поверхность Атлантики и других океанов отдельные острова и их группы обычно являются наиболее возвышенными участками подводных хребтов и плато, где вдали от материков имеются условия обитания, свойственные материковым отмелям.

Океания — часть Тихого океана со скоплением около 10 тыс. островов, расположенных между субтропическими широтами северного полушария и умеренными широтами южного. Острова большей частью сгруппированы в архипелаги субмеридионального простирания. Иногда Океанию рассматривают как особую часть света. Ее подразделяют на Меланезию, Микронезию, Полинезию и Новую Зеландию. По своему происхождению острова преимущественно вулканические (гористые) — Гавайские, Самоа, Маркизские, Общества, Кука (южные), Тубуан, Пасхи и др., а также коралловые (низменные) — Маршалловы, Каролинские, Гилберта, Тувалу, Такелау, Кука (северные), Феникс, Лайн, Туамоту, Науру и др.

Шельф и подводные склоны островов, наряду со склонами и вершинами подводных хребтов играют роль в расселении рыб в Мировом океане, аналогичную сухопутным мостам между материками для наземных животных вроде Берингии — между Азией и Северной Америкой, Панамского перешейка — между Северной и Южной Америкой, островными группами — между Юго-Восточной Азией и Австралией.

Наряду с подводными хребтами на дне Мирового океана выделяются океанические плато.

Подводные хребты, плато, отдельные подводные горы и другие поднятия служили в разные геологические эпохи и служат в настоящее время основанием для поселений рифообразующих кораллов.

Северо-Западный хребет или Императорские горы — подводный хребет на северо-западе Тихого океана. Он вытянулся на 2300 км почти в меридиональном направлении. Ширина хребта — до 350 км, наименьшая глубина над гребнем — 11 м. В хребте находятся около 30 крупных подводных гор.

К северу от Австралии простирается обширная материковая отмель — Большая Австралийская банка, к востоку — плато Кораллового моря, а юго-востоку — плато Баллона. Средняя глубина над обоими плато — около 1000 м. Они не имеют вулканических оснований и сформировались в результате медленного погружения материковой отмели, считаются свидетельством крупномасштабных колебаний уровня Мирового океана. Оба плато изобилуют большими коралловыми атоллами и коралловыми рифами.

Меланезийское краевое плато расположено между восточными островами Вера-Крус до островов Фиджи и до северной оконечности хребтов Тонга и Кермадек. В настоящее время его вершины образуют над поверхностью океана несколько обширных островных дуг (Новая Каледония, Фиджи и др.). Многочисленные коралловые рифы отмечают более высокие участки Меланезийского плато, а некоторые «затоплены» и не достигают поверхности.

В Южно-Китайском море от Парасельских островов на северо-запад до островов Спратли расположены несколько изолированных подводных плато. Подобно атоллам Кораллового моря, рифы островов Спратли поднимаются над подводными плато на 500–1000 м и не имеют вулканических оснований.

Западная часть моря Флорес — межостровного моря Тихого океана, между южной оконечностью острова Сулавеси на севере, островами Сумбава, Банта, Комодо и Флорес на юге — представляет собой подводное плато с глубинами, в основном не превышающими 500 м. На плато имеются многочисленные возвышенности с большими коралловыми рифами и атоллами невулканического происхождения.

Южнее оконечности Малаккского полуострова находится так называемая Большая Азиатская банка или Зондский шельф.

В океанических котловинах с наибольшими глубинами по периферии ложа обнаруживаются абиссальные холмы — сравнительно небольшие возвышенности поднимаются со дна и имеют высоту от нескольких десятков до нескольких сотен метров. Считается, что абиссальные холмы располагаются вблизи срединно-океанических

хребтов, поднятий, глубоководных желобов и имеют вулканическое происхождение.

Маскаренское плато — крупнейшее подводное плато Индийского океана. Оно простирается от Сейшельских островов на севере до острова Реюньона на юге. Длина плато — около 2000 км, ширина — до 400 км, площадь — более 115 тыс. км². Гребень Маскаренского плато — преимущественно плоская или несколько выпуклая поверхность, разделенная неглубокими седловинами на несколько обширных отмелей, глубины над которыми — 200–300 м, а местами — и 8–10 м. Южная часть плато имеет вулканическое основание. Геологическое строение этого плато и топографические данные считаются весомыми доказательствами сухопутных связей между полуостровом Индостан, островом Мадагаскар и Восточной Африкой, являвшихся частями древнего материка Гондваны.

На юге Индийского океана находится подводный хребет Кергелен, разделяющий Австрало-Антарктическую и Африканско-Антарктическую котловины. Его длина — 2600 км, ширина — до 950 км, наименьшая глубина над гребнем — 73 м. Наиболее приподнятые участки образуют острова Кергелен и Херд.

В Индийском же океане находится Чагос-Лаккадивское подводное плато, протянувшееся по дуге более чем на 4000 км. Это район классических сложных коралловых атоллов, поднимающихся с глубины 1000 м. Основания атоллов имеют материковое происхождение.

Кроме упомянутых, в Индийском океане находится ряд подводных плато меньшего размера, маркерами которых являются острова и островные группы как вулканического, так и материкового происхождения.

Все удаленные от материков крупные подводные поднятия, как находящиеся на некоторой глубине, так и возвышающиеся над поверхностью океанов, оказываются для рыб своеобразными резерватами. Прибрежные воды во многих районах Мирового океана зачастую подвергаются различным видам антропогенных воздействий, и рыбы все дальше оттесняются от берегов. На шельфе и подводных склонах островов и на подводных поднятиях обычно сохраняются более благоприятные условия.

Над дном океанов в различных районах возвышаются отдельные подводные горы. Это — изолированные или сравнительно изолированные поднятия глубоководного дна высотой около 1000 м или несколько больше. Выделяют подводные пики, т. е. подводные горы

с остроконечной вершиной, и гайоты — подводные горы с плоской (срезанной) вершиной. При глубине над вершиной подводной горы менее 200 м употребляется термин «океаническая банка».

Гайоты представляют собой потухшие вулканы, верхняя часть которых сглажена силами моря. Установлено, что гайоты и пики заселены типичной флорой и фауной рифов. В результате колебания уровня Мирового океана вершины подводных гор оказались на различном расстоянии от поверхности воды.

Все подводные горы являются непреодолимым препятствием для течений, благодаря чему, как уже отмечалось, формируются локальные вихревые зоны, области конвергенции, вертикальные движения масс воды. Все это способствует повышению продуктивности вод. Биомасса сетного планктона вблизи гор в 2–200 раз выше (в зависимости от района и сезона), чем в окружающих океанических водах [199]. Описано формирование скоплений крупных пелагических хищников в районе г. Экватор в Индийском океане [101].

На гайотах северной части Гавайского подводного хребта обитают беспузирные окуни *Helicolenus fedorovi* и *H. avius*, которые могут считаться их индикаторными видами.

Кораллы, строящие рифы, выживают на глубине около 80–100 м. На гайотах, находящихся на больших глубинах, обнаруживаются только мертвые кораллы. Возраст их ископаемых остатков колеблется от среднего мела до настоящего времени. На протяжении по крайней мере 100 млн лет вулканы поднимались к поверхности океана на небольшие глубины и их вершины выравнивались; на них селились кораллы, а затем они вновь погружались, и так могло происходить многократно.

На дне морей и океанов существуют обширные песчаные банки, привлекающие различных рыб.

Большая Ньюфаундленская банка расположена у восточного побережья Канады. Глубины над ней от 40 до 300 м и более. В Северном море, пресекая его центральную часть с востока на запад, протянулась Доггер-банка. Ее площадь — около 17,6 тыс. км². Глубина моря над банкой колеблется от 15 до 36 м. На севере Северного моря находится банка Викинг. В Балтийском море имеются банки Эланд и Хоборг. В Южной части Барцевого моря также есть песчаные банки. Все это — районы рыболовства.

В морях и океанах как положительные, так и отрицательные формы рельефа дна создают и увеличивают гетерогенность условий оби-

тания гидробионтов, включая и рыб. В распределении рыб вблизи удаленных от материковых окраин островов прослеживаются те же закономерности вертикального распределения.

Наличие в Мировом океане отдельных островов и их групп, разделенных большими водными пространствами и большими глубинами, создает условия для постепенного распространения и очагового распределения рыб, обычно населяющих материковую отмель. Уходящие на большие глубины склоны и основания островов и подводных хребтов могут становиться местообитаниями батимальных и абиссальных рыб.

На просторах океанов в отличие от окраинных морей формирование сплошных ареалов прибрежных рыб в принципе невозможно, и их очаговое или пятнистое распределение оказывается, по сути дела, одним из вариантов сплошных ареалов, а не разорванных, как это кажется на первый взгляд.

Для распространения некоторых рыб с материковых окраин на удаленные острова не обязательно, чтобы это осуществлялось взрослыми рыбами. Многие рыбы, населяющие материковые отмели и материковые склоны, имеют пелагическую икру и личинок, а для размножения поднимаются в приповерхностный слой. Течения могут переносить таких личинок и мальков на значительные расстояния, и какая-то их часть может оказаться вблизи изолированных участков суши.

Расселение прибрежных рыб, не имеющих пелагических стадий в своем развитии, может быть объяснено последовательным заселением доступных подводных поднятий в давние эпохи и при более низком уровне вод Мирового океана.

Способность холодноводных рыб к перемещению и большая стабильность условий в глубоководных зонах создают предпосылки для их широкого распространения по глубинам. Этому же могут способствовать придонные глубоководные течения.

При большой удаленности острова от ближайшей суши и прекращении обмена ихтиофауной с некогда погружившимися на большие глубины соседними островами возникают предпосылки возникновения новых, эндемичных для изолированного острова видов рыб.

В Мировом океане нет ни одного на сколько угодно километров удаленного от ближайшей суши острова, у берегов и на подводных склонах которого не обитали бы те или иные виды рыб, имеющие прибрежное происхождение. Сказанное во многом относится и к

подводным хребтам, отдельным горам, плато, банкам и другим подводным поднятиям, где не обитали бы батипелагические и донные рыбы.

В современном Мировом океане рыбы освоили все вертикальные экологические зоны от литорали (псевдолиторали) до абиссали и ультраабиссали (хадали).

Иногда областями глубоководного дна уже считаются глубины более 1000 м [363].

Ультраабиссальные глубины (более 6000 м) наблюдаются в двух формах рельефа дна — океанические котловины, имеющие более или менее округлую форму, и вытянутые сравнительно узкие желоба. В ультраабиссали умеренной зоны вблизи континентов биомасса выше, чем в центральных зонах океанов, что сказывается на распределении рыб.

Обширная область открытой эпипелагиали Мирового океана населена многими выходцами из прибрежной зоны. Но такие выходцы переселились также и в более глубокие воды батипелагиали и абиссали. Глубоководные рыбы произошли частично от прибрежных бентальных, а частично — от пелагических форм. Продвижение рыб на большие глубины происходило двумя различными путями: по дну и в придонном слое и из приповерхностного горизонта открытых вод.

Принято считать, что освоение глубин началось очень давно и происходило на фоне роста объема воды и глубин в Мировом океане. Среди глубоководных рыб сохранились виды, относящиеся к очень древним формам. Рыбами с архаичными примитивными признаками являются, например, химеровые (*Chimaeridae*), плащеносные акулы (*Chlamydoselachus*), центрофоры (*Centrophorus*).

Наибольшим видовым разнообразием рыб характеризуются биотопы контактной зоны «суша — море». Рассматривая видовой состав рыб материковой отмели или шельфа, необходимо особо выделить рыб, населяющих непосредственно литораль и примыкающую к ней и являющуюся ее продолжением верхнюю сублитораль с глубинами до 30—50 м. Для этой зоны характерно интенсивное перемешивание вод, высокие содержание кислорода, освещенность и температура.

В настоящее время многими исследователями показана закономерность убывания биомассы глубоководной фауны от берегов континентов к центральным областям океанов.

На протяженных участках берегов морей и океанов в литорали и верхней сублиторали формируются два основных типа ихтиоценов:

1 — абразионного скалистого, каменистого берега и 2 — аккумулятивного низменного, песчаного, песчано-ракушечного берега. Их индикаторами являются рыбы с соответствующими, хорошо известными специфическими приспособлениями [81].

В различных районах Мирового океана многие рыбы во время прилива заходят в литоральную зону для откорма. В бесприливных морях в псевдолиторали держатся преимущественно ранние мальки некоторых рыб.

В высоких широтах Арктики и у побережья Антарктиды и ближайших островов литораль мало населена рыбами из-за перетирающего действия льдов. В тропических районах в литорали по причине сильной инсоляции и перегрева ихтиофауна также бедна. Однако в верхней сублиторали формируются богатейшие биоценозы коралловых рифов, скал и камней, зарослевые биоценозы, где находят благоприятные условия множество видов яркоокрашенных рыб небольшого и среднего размера.

В литоральной или псевдолиторальной зоне морей обнаруживаются многие виды рыб из семейств бычковых (Gobiidae) и присосковых (Gobiesocidae), имеющих брюшные присоски, и собачковых (Blenniidae), у которых присоски отсутствуют.

Клиновые или чешуйчатые собачки (Clinidae), широко распространены в тропических и умеренно теплых водах. Они живут преимущественно вблизи скалистых берегов, часто у уреза воды. Многие виды во время отлива остаются в западинах, заполненных водой. Среди клиновых, населяющих тихоокеанское и атлантическое побережья США, выделяются так называемые «четырёхглазые» — мексиканская мниерпа (*Mnierpes macrocephalus*) и галапагосская диаломма (*Dialommus fuscus*). У обоих этих видов через зрачок проходит вертикальная перегородка, делящая глаз пополам. Во время отлива, оставаясь в углублениях, наполненных водой, они обычно лежат у самого уреза воды, выставив голову наружу таким образом, что передняя «пара» глаз осматривает пространство над поверхностью, а задняя «пара» наблюдает за всем, что происходит под водой. Эти подвижные и верткие рыбки, достигающие в длину 10 см, способны некоторое время находиться вне воды и прыгать по скалам.

Обитающие в Средиземном и Черном морях собачковые (Blenniidae) нередко в ранние утренние часы обнаруживаются сидящими на камнях, высунувшись всем телом из воды. Некоторые виды черноморских бычков, как, например, рыжик *Neogobius eurycephalus*, круг-

ляк *N. melanostomus*, песочник *N. fluviatilis*, охраняя кладки икры, при сгоне не покидают свой пост и на протяжении многих часов могут находиться в небольших лужах воды, сохраняющихся вокруг камней с кладками икры. Черноморские присосковые (Gobiesocidae) даже при сильном волнении прикрепляются присоской к нижней стороне камней и не покидают укрытий до прекращения волнения.

Капский корацин (*Coracinus capensis*) из семейства корациновых (Coracinidae) обитает в прибрежных водах Южной Африки и обычен как у песчаных пляжей, так и у скалистых берегов. Особенно типична эта рыба для прибойной зоны.

В Балтийском, Баренцевом и Белом морях обитает пинагор или рыба-воробей (*Cyclopterus lumpus*) из семейства пинагоровых (Cyclopteridae). У него есть мощная присоска в виде диска, образованная брюшными плавниками и способствующая удержанию при приливах, отливах и штормах в каменистой литоральной зоне. Тело у пинагора, как и у бычков, — голое, кожа — толстая, голова — короткая. Икра — донная, клейкая, откладывается среди камней, зачастую на границе прилива. Она может развиваться более двух месяцев и все это время самец охраняет кладку, а затем некоторое время — и выклюнувшихся личинок. Пинагор — типичная литоральная рыба. Он не покидает кладку икры, даже оставаясь в небольшой луже.

Маслюковые (Pholidae) населяют литораль и сублитораль северных и дальневосточных морей, не опускаясь, как правило, глубже 50 м во время отлива, остаются в осушенной зоне под камнями, в зарослях бурых водорослей, в углублениях и щелях.

Криворотовые (Cryptacanthodidae) — донные прибрежные рыбы, населяющие илистые участки приливо-отливной зоны в северной части Тихого океана и Северо-Западной Атлантики. Роют норы в грунте на глубине 3–8 см от поверхности дна.

Бельдюговые (Zoarcidae) известны в Атлантике и в Тихом океане. Европейская бельдюга (*Zoarces viviparus*) многочисленна в Северной Атлантике. Это — прибрежная рыба, держащаяся в литоральной зоне и в верхнем горизонте сублиторали. Часто остается после отлива под камнями.

Лжекрючкорogi (Pseudoblenniinae) — эндемики Японского моря. Глубже 50–60 м не встречаются, часто остаются в лужах после отлива.

К числу литоральных рыб могут быть отнесены антарктические рогатки (Harpagifer) из семейства бородачковых (Harpagiferidae). Они живут в прибрежной зоне у Патагонии, субантарктических и антарк-

тических островов. Во время отлива прячутся под камнями в мелких лужах.

Изовые (Isonidae) — широко распространенные морские прибрежные рыбы длиной 5–8 см с почти прозрачным телом. Особенно обычны эти стайные рыбки в прибойной зоне.

Аргусы (Scatophagus) из семейства аргусовых (Scatophagidae) населяют прибрежную зону у берегов Южной и Юго-Восточной Азии. Они поедают у берега различные отбросы, включая и разлагающиеся. Обычны обитают вблизи портовых городов, канализационных выпусков. Мясо их, как правило, имеет неприятный запах. С греческого языка их название переводится как «пожиратели нечистот».

Песчанковые (Ammodytidae) широко распространены в холодных, умеренных, субтропических и тропических водах Северного Ледовитого, Атлантического, Тихого и Индийского океанов. Они живут стаями у берегов на глубине 5–40 м, и лишь некоторые — до 120 м. Часто питаются вдоль линии заплеска. Способны почти мгновенно закапываться в песчаный грунт.

Лировые, пескарки или морские мыши (Callionymidae) — прибрежные рыбы, приспособленные к жизни на песчаном грунте. Они близки к бычковым (Gobiidae) и звездочетовым (Uranoscopidae). Обитают в умеренной и тропической зонах Атлантического и Тихого океанов. Есть также и в Черном море.

Султанки или барабулевые (Mullidae) — типично донные прибрежные рыбы, обычно обнаруживаемые на глубинах 15–30 м. Придерживаются мягких илистых, песчаных или ракушечниковых грунтов. Изредка встречаются на каменистых грунтах. *Mullus barbatus* обитают в Черном море.

Малакантовые (Malacanthidae) ведут донный и придонный образ жизни на глубинах до 50 м вблизи рифов в тропических и субтропических морях. Роют укрытия в виде желобов в песчаном грунте.

Непосредственно с сублиторалью связаны донные, придонные и пелагические рыбы из самых различных семейств. Кроме уже упомянутых, это — губановые (Labridae), атериновые (Atherinidae), спаровые или морские караси (Sparidae), ставридовые (Carangidae) и др.

Рыбы рода каранкс (*Saranx*) из семейства ставридовых обитают на материковой отмели на глубинах менее 100 м. Одни из каранксов — придонные рыбы, другие держатся в толще воды.

Широко распространены у берегов тропических и субтропических морей на глубине в основном 20–50 м каталуфовые (Priacanthidae) —

хищные рыбы, ведущие, как правило, ночной образ жизни. Держатся у скалистых и коралловых берегов.

Апогоновые или кардиналовые (Arogonidae), обитают у коралловых рифов, среди водорослей и в мангровых лесах.

Рыбы семейства кефалевых (Mugilidae) населяют верхнюю сублитораль морей и океанов в тропических и умеренных водах. Часто держатся на глубинах менее 1 м на илисто-песчаных и илистых грунтах.

С сублиторалью связаны рыбы семейства пальцеперых (Polynemiidae), населяющие прибрежные морские и солоноватые воды в тропической зоне Атлантического и Индийского океанов.

В подотряде строматеевидных (Stromateoidei) объединены морские рыбы, населяющие преимущественно пелагиаль тропических и умеренных вод. Для их мальков характерно совместное проживание с медузами, сифонофорами и пелагическими оболочниками, под которыми они скрываются от хищников подобно тому, как это делают мальки черноморской ставриды *Trachurus ponticus*, прячась под куполом медузы-корнерота *Rhizostoma pulmo*.

Рыбы рода гипероглифов (Hyperoglyphe) из семейства центролофовых (Centrolophidae) обитают в пелагиали на материковой отмели в теплых и умеренных водах океанов. Их молодь держится под дрейфующими водорослями и под плавающим на поверхности мусором. В Черном море подобным образом ведут себя мальки саргана *Belone euxini*.

Сфирены или барракуды (Sphyrnidae) — пелагические хищники, встречающиеся обычно на глубине, не превышающей 100 м.

Непосредственно с материковой отмелью связано большое количество видов акул, ведущих придонный и пелагический образ жизни. У берега акулы питаются, размножаются и отдыхают в гротах и пещерах у скалистых побережий и на песчаных грунтах у аккумулятивных побережий.

Три вида рыб рода люцифуга (*Lucifuga*) из семейства бититовых (*Bythitidae*) обитают в замкнутых известковых пещерах Кубы и Багамских островов. Некогда эти пещеры были связаны с морем. Люцифуги приспособились жить в темноте в соленой и пресной воде. Глаза у них либо очень маленькие, либо полностью утратили свою функцию.

С материковой отмелью связаны преимущественно рыбы неретического комплекса, не отходящие далеко от берегов. В то же время, в разные периоды своей жизни на материковую отмель заходят многие пелагические рыбы открытых вод. Неретические рыбы обнаружива-

ются во всех климатических поясах, но особенно их много в тропиках, субтропиках и умеренных зонах обоих полушарий.

О богатстве ихтиофауны неретической зоны тропических вод говорит то, что только у берегов Новой Гвинеи обнаруживается около 1100 видов рыб, среди которых преобладают виды, населяющие коралловые рифы и скальные биотопы [375].

Понижение температуры воды ниже 22–23 °С и повышение более 30 °С может приводить к гибели рифообразующих кораллов. Губительно для них и загрязнение вод. Разрушение экосистем коралловых рифов запускает механизм снижения видового разнообразия рыб и выпадение из состава биот десятков, а иногда и сотен узкоспециализированных видов рыб. Таким образом, они оказываются индикаторами неблагополучия самых богатых, но весьма уязвимых тропических и субтропических экосистем.

Учитывая масштабы срединно-океанических и других подводных хребтов, плато и иного рода поднятий, есть все основания говорить об их огромной роли в расселении и распределении рыб в Мировом океане. Очевидно, что первичное заселение рыбами срединно-океанических хребтов происходило за счет представителей ихтиофауны материковых окраин, а в дальнейшем их эволюция могла происходить и самостоятельно.

Обыкновенный берикс (*Beryx splendens*) из семейства бериковых (Berycidae) в Атлантике встречается у обоих берегов и на подводных поднятиях от Исландии до Аргентины, а также населяет срединно-океанические хребты и поднятия Индийского и Тихого океанов. Сходное распространение имеет и берикс-альфонс *B. decadactylus*.

Трехперые налимы (Tripterophycis) распространены на подводных хребтах в водах южного полушария на глубинах до 800 м.

Иглороты или стомиевидные (Stomiatoidei) — подотряд морских глубоководных рыб отряда сельдеобразных. У всех есть светящиеся органы. Они обитают в толще воды всех океанов на глубинах до 3000 м. Некоторые, например, *Maurolicus muelleri* из семейства гоностомовых (Gonostomatidae) образуют огромные стаи над материковым склоном и подводными хребтами и плато.

Пентацер (*Pentaceros richardsoni*), относящийся к семейству рыб-кабанов или пентацеротовых (Pentacerotidae), обнаруживается в Тихом океане на поднятиях подводного Императорского хребта.

Меланоновые (Melanonidae) ведут батипелагический образ жизни: обычно ловятся в верхнем слое 100–2500 м над океаническими глу-

бинами. Окрашены в интенсивно черный цвет. Меланон (*Melanonus zigmaeyeri*) обычен над материковым склоном и подводными поднятиями в тропической и субтропической зоне всех трех океанов, кроме Северного Ледовитого.

Ошибневые рыбы (Ophidiidae) из рода *Holcomycteronus* содержат шесть глубоководных видов, известных до глубины свыше 7000 м.

Акантонус вооруженный (*Acanthonus armatus*) из семейства ошибневых (Ophidiidae) ловится в тропической зоне Мирового океана на глубине 1800–4150 м, вдали от берегов, как на материковом склоне, так и на океанических хребтах [124].

Относящаяся также к семейству ошибневых ксиелацита *Xyelacyba myersi* неоднократно вылавливалась донными тралами как на материковом склоне Северо-Западной Африки на глубине 1300–2000 м, так и на подводных поднятиях в Индийском (Маскаренский хребет, плато Эксмут) и Тихом (хребет Маркус-Неккер) океанах на глубине 1260–2000 м.

Тауредофидий Хекста (*Tauredophidium hextii*) известен с материкового склона полуострова Индостан и Восточно-Индийского подводного хребта на глубине 1500–2390 м [124].

Абиссобротула *Abyssoerotula galathea* встречается в широком диапазоне абиссальных и ультраабиссальных глубин от 2330 м (Восточная Пацифика) до 8370 м (желоб Пуэрто-Рико) на материковых окраинах и на подводных хребтах.

Род бассозетус (*Bassozetus*) семейства ошибневых включает 10 видов, обитающих у дна на материковых склонах и в открытых водах на подводных хребтах на глубинах 1500–5600 м.

В подотряд гладкоголововидных (Aerocerphaloidei) входят представители ряда семейств, имеющих давние черты строения, в частности свойственные предкам всех лососеобразных. Все эти океанические глубоководные рыбы — индикаторы материкового склона и подводных поднятий. Многие имеют светящиеся органы.

Талассобатия пелагическая *Thalassobathia pelagica* из семейства бититовых (Bythitidae) обнаружена над Срединно-Атлантическим хребтом.

Атлантический пилобрюх *Hoplostethus atlanticus* из семейства трахихтовых (Trachichthyidae) встречается у обоих берегов Атлантического океана на глубинах до 1500 м, а также на возвышенностях Срединно-Атлантического хребта на Мадагаскарском, Восточно-Индийском и Западно-Австралийском подводных хребтах, на Ново-зеландском плато.

В пелагиали Мирового океана выделяются несколько вертикальных зон или горизонтов, в которых обитают рыбы, имеющие некоторые сходные признаки и приспособления. Ближе к поверхности преобладают рыбы с преимущественно серебристой окраской всего тела, как луна-рыба *Mola mola* и вогмер (*Trachipterus*), и рыбы, спина которых имеет сине-стальные и темно-зеленые оттенки (сельди, макрели). Голубоватые оттенки наблюдаются у рыб, плавающих на глубине до 100–150 м, в частности у сардин, анчоусов, корифен, тунцов, пеламид и др.

Большинство настоящих глубоководных рыб в ходе эволюции приобрело характерные признаки: крайне видоизмененная причудливая внешняя форма тела, различные выросты на теле, телескопические глаза или их отсутствие, светящиеся органы и пр. По устройству рта и зубов глубоководные рыбы в своем большинстве — хищники.

В верхних горизонтах пелагиали Мирового океана отмечаются сходные виды, например, атлантическая и тихоокеанская сельди, атлантическая сардина и иваси в Тихом океане.

Глубже 200–300 м, т. е. в мезопелагиали, распространены рыбы красных оттенков, в частности — императорский луварь *Luvaris imperialis* — вид, населяющий открытые воды всех океанов, но встречающийся повсюду весьма редко.

Среди рыб, обитающих на глубинах более 500–1000 м, т. е. батимальных, начинает преобладать темная окраска.

Батипелагические рыбы встречаются везде в близких либо идентичных условиях во всех океанах, кроме полярной области Атлантики. Часть батимальных рыб ночью поднимается ближе к поверхности: иглрот (*Stomias*), пожиратель (*Chauliodus*), аргиропелек (*Argyropelecus*), рыба-фонарь (*Mycophum*). В их окраске наблюдаются серебристые, синеватые и лиловые тона.

В батииали встречаются: четыреххвостки (*Tetragonuridae*), рыбы-боа (*Stomiidae*), гемпиловые (*Gempylidae*), лепидолеписовые (*Lepidopidae*), пожиратели (*Chiasmodontidae*), большеглазый луфарь (*Pomatomus telescopium*). Из батимальных рыб промышляются красный морской окунь (*Sebastes*), менек (*Brosme brosme*), мольва (*Molva molva*), камбала (*Hypoglossus hypoglossus*) и др.

Рыбы семейства липаровых или морских слизней (*Liparidae*) населяют как прибрежные воды, так и глубины до 7500 м во всех океанах — от Арктики до Антарктики. Если прибрежные виды имеют хо-

рошо развитую, образованную сросшимися брюшными плавниками присоску, то у глубоководных она редуцируется или отсутствует совсем. Липаровые — холодноводные рыбы. В состав семейства включают около 30 родов и 334 вида. Они не представляют интереса для коммерческого рыболовства.

На примере видов рода *Cereproctus* семейства липаровых — донных рыб, обитающих в Атлантическом и Тихом океанах, как на прибрежном мелководье, так и на глубине более 7000 м, прослеживается изменение их окраски с ростом глубины. Виды карепроктов, встречающиеся на глубине до 200–300 м, обыкновенно имеют светлую, ярко-розовую или красную окраску; населяющие глубины до 2500 м — красную, красно-бурую или почти черную. У близкородственного карепрокта псевдолипариса *Pseudoliparis amblystomopsis*, выловленного в Курило-Камчатском желобе на глубине более 7500 м, пигментация полностью отсутствует [124]. В соответствии с глубиной обитания у карепроктов изменяется цвет брюшной части тела. У прибрежно-пелагических видов она — светлая, на глубинах свыше 200–300 м увеличивается количество видов с темной или черной брюшиной, а на глубинах 2500–3000 м обитают только виды с черным брюхом.

Китовидковые (*Cetomimidae*) — редкие рыбы, которых ловят на большой глубине, не менее чем 1500–2000 м. Все они — темно-коричневого или черного цвета, с голой кожей. Глаза — крошечные или отсутствуют.

Лжесельдевые (*Bathyclupeidae*) известны из вод Мексиканского залива и Юго-Восточной Азии до глубины 750 м. Их относят к глубоководным пелагическим рыбам, живущим над свалом материковой ступени и отсутствующим в открытом океане. Глаза у них вполне развиты. Промыслового значения эти редкие рыбы не имеют.

У хлорофтальмуса (*Chlorophthalmus*), встречающегося на глубинах до 500–600 м, глаза хорошо развиты. У батиптероиса (*Bathypterois*), населяющего воды с глубинами до 1000–1700 м, глаза едва развиты. Бентозаурус (*Benthosaurus*) и батимикропс (*Bathymicrops*), обитающие на глубинах более 3000 м, — слепые рыбы. Однако у макруруса (*Macrourus*), халозауруса (*Halosaurus*), алепозомуса (*Aleposomus*), обнаруживаемых на глубинах до 3000–5000 м, глаза вполне развиты [307].

Предполагается, что слепые и с атрофирующимися глазами рыбы обитают в придонном слое батииали и верхней абиссали или на дне.

Рыбы родов коккорела (*Coccorella*) и эверманелла (*Evermannella*) ловятся на глубине 700–1000 м и имеют глаза телескопического строения.

Рыбы семейства серебрянковых (*Argentinidae*) держатся на глубинах до 600 м и более. У североатлантической аргентины (*Argentina silus*) икра — плавучая с красной жировой каплей, и ее развитие происходит в толще воды на глубине 300–400 м. У аргентины глаза расположены по бокам головы. Также у представителя серебрянковых ксенофтальмихта (*Xenophthalmichthys*) глаза имеют телескопическое строение и направлены вперед. В отличие от большинства рыб ксенофтальмихт обладает бинокулярным зрением. Также благодаря тому, что его глаза выступают за края головы, он может смотреть вперед, вверх, вниз и по сторонам.

Батилаги (род *Bathylagus*) из семейства батилаговых (*Bathylagidae*) живут на глубине 400–900 м. Это — мирные обитатели глубин, питающиеся в основном планктоном. Они могут совершать суточные вертикальные миграции. Личинки батилагов держатся в приповерхностном слое. У некоторых видов глаза расположены на стебельках.

У батилихнопса (*Bathylchnops*) из семейства опистопротковых (*Opisthoproctidae*) — огромные цилиндрической формы глаза. Они расположены очень близко друг к другу и направлены вперед и вверх. Они обладают повышенной чувствительностью к свету и не имеют телескопического строения. Каждый из них состоит из двух глазных яблок и представляет собой сразу две оптические системы.

Сельдяные короли или ремень-рыбы (*Regalecidae*) имеют ленто-видное тело, длина которого может превышать 9 м при ширине туловища до 0,25 м. Обитают на глубинах до 700 м и имеют развитые глаза.

Некоторые солнечникообразные (*Zeiformes*) живут на глубинах до 1000 м в придонном слое. У них большие, смещенные в верхнюю часть головы глаза.

Спиношипообразные (*Notacanthiformes*) ведут придонный образ жизни на глубинах до 2500 м. Некоторые виды имеют светящиеся органы.

В плане распространения по глубинам представляют интерес рыбы подотряда стомиевидных (*Stomiatoidei*). Представители семейств гоностомовых (*Gonostomatidae*), меланостомовых (*Melanostomiatidae*), рыбы-топорики (*Sternoptychidae*) и светящиеся анчоусы (*Mycrophidae*) — наиболее широко распространенные рыбы средних слоев толщи Мирового океана. Большинство держится в слоях воды

от 150–200 м до 1500–2000 м. По одной из гипотез, эти рыбы сформировались в те времена, когда уровень Мирового океана был ниже современного на 1500–2000 м, и затем приспособивались к жизни на большой глубине. Эти рыбы имеют давние черты строения и органы свечения. Их считают индикаторами материкового склона и средних глубин Мирового океана.

Абиссальная зона простирается в основном от подножия материкового склона, т. е. на глубинах от 3000 до 7500 м. В ней широкое распространение имеют такие рыбы, как *Bathygadus* и *Cyclothone*. Рыбы абиссали обитают в темноте в условиях слабых движений воды и на мягких грунтах. Как отмечалось выше, многие из них слепы, у некоторых брюшные плавники служат органами осязания, у абсолютного большинства имеются органы свечения — фотофоры, многие имеют непропорционально большую пасть и растягивающийся желудок.

Заселение абиссальных и ультраабиссальных глубин океана многоклеточными, включая и рыб, проходило как минимум в три этапа: в докембрии, карбоне-перми и кайнозое. Каждая предшествующая фауна в значительной степени вымирала в периоды теплого климата [128].

Рыбы из семейства афионовых (*Aphyonidae*) имеют сильно редуцированные глаза, у большинства видов кожа сильно депигментирована. Афионовые населяют тропические и субтропические районы с глубинами до 5300 м. Угреобразные из семейства *Synaphobranchidae* живут на глубине до 4000 м.

В семействе ошибневых (*Ophidiidae*) род *Typhlonus* содержит два вида, один из которых — слепой тифлонус (*T. nasus*) — не имеет глаз. Он обитает в придонных водах Индийского и Тихого океанов на глубине 4000–5100 м.

Рыбы семейства глубоководных удильщиков (*Ceratiidae*) имеют черную окраску и постоянно живут на большой глубине — 1500–3000 м. У некоторых на концах первого спинного плавника находятся светящиеся органы. У ряда родов (*Ceratias*, *Edriolychnus* и др.) самцы паразитируют на теле самок. Карликовые самцы на стадии свободной личинки захватывают своими непропорционально огромными челюстями участки кожи на теле самки и срастаются с ним, питаясь соками тела. Самцы могут прикрепляться к жаберным крышкам, лобной части головы, брюху. Они имеют хорошо развитые сердце и жабры. Органы локомоции и сенсорные системы редуцированы. Такое при-

способность имеется только у глубоководных рыб, держащихся рас-средоточено.

Нерест у глубоководных удильщиков происходит в глубинах в весеннее или летнее время. Развивающиеся икринки постепенно всплывают к поверхности океана. Личинки выклеваются в слое 30–200 м. К моменту метаморфоза они вновь опускаются на глубину более 1000 м.

Насчитывается около 120 видов глубоководных удильщиков, относящихся к 40 родам и 11 семействам. Среди них есть как пелагические, так и донные виды.

У идиакантовых (Idiacanthidae) карликовые самцы во взрослом состоянии не питаются, кишечник у них дегенерирует. Длина взрослых самцов — 5–6 см и в 7 раз меньше, чем у самок. У личинок до прикрепления глаза расположены на длинных (до трети длины тела) тонких стебельках.

Как отмечалось выше, биполярное распространение рыб обычно связывается с их способностью жить на больших глубинах. В Антарктике встречаются виды из родов *Lycenchelys*, *Liparis*, *Cottus*, одинаковые с видами из северного полушария, сумевшие пересечь тропики. По мнению Л. С. Берга [28; 31], происхождение явления биполярности связано, прежде всего, с ледниковым периодом. В связи с явлением биполярности прослеживается процесс экваториального погружения, заключающийся в том, что живущие в холодных водах в поверхностном горизонте рыбы в теплых поясах могут встречаться в батииали и даже — в абиссали.

Из всего количества видов рыб, известных на сегодня, т. е. свыше 34,5 тысячи, настоящими глубоководными в той или иной степени могут считаться около 2 тысяч. На рис. 5.8 показан общий внешний вид некоторых глубоководных рыб.

А. П. Кузнецов [164] подчеркивал, что местообитаниями, из которых могло происходить заселение абиссали океанов, были высокоширотные холодные мелководья.

А. П. Андрияшев [12] среди рыб, населяющих большие глубины, выделил древнеглубоководных или истинноглубоководных рыб и рыб, сравнительно недавно проникших в батиааль и абиссаль, называя последних вторичноглубоководными. Видимо, это — неудачное название, т. к. можно подумать, что глубоководными они уже когда-то были. Вероятно, их лучше называть молодыми, поздними или недавно ставшими глубоководными.

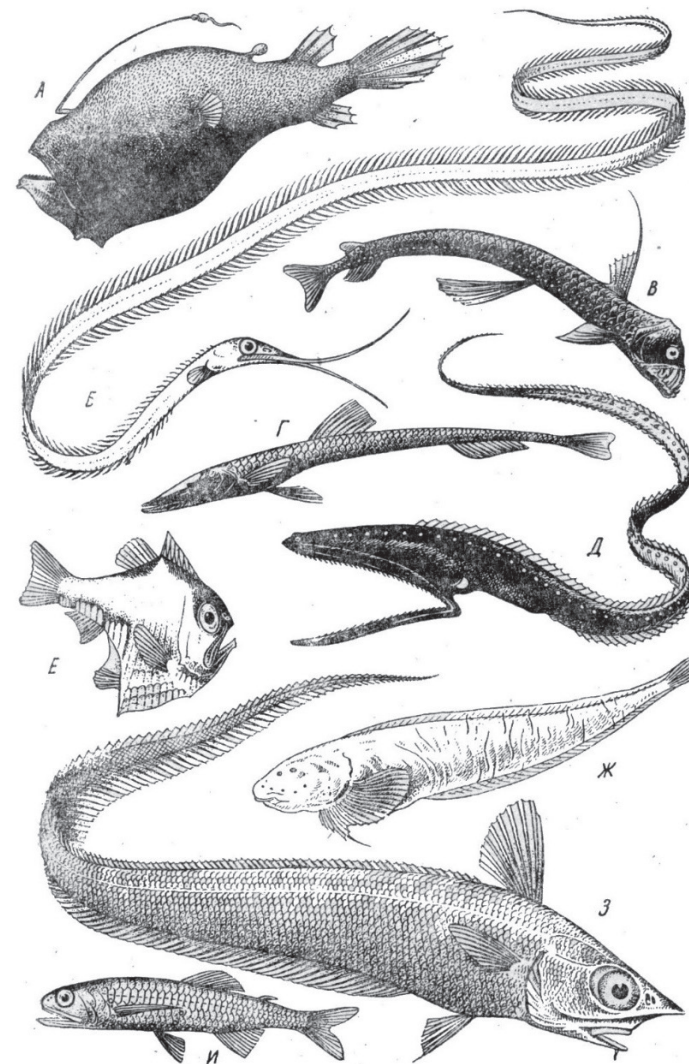


Рис. 5.8. Глубоководные рыбы: А — *Cryptosaruss couesi* (ногоперые), Б — *Nemichthys avocetta* (угреобразные), В — *Chautiodus sloanei* (сельдеобразные), Г — *Ipnotis murrayi* (светящиеся анчоусы), Д — *Gastrostomus bairdii* (угреобразные), Е — *Argyrolepecus olfersii* (светящиеся анчоусы), Ж — *Pseudoliparis amblystomopsis* (окунеобразные), З — *Coelorhynchus carminatus* (долгохвостые), И — *Ceratoscopelus maderensis* (светящиеся анчоусы) [237]

Древнеглубоководные формы принадлежат к семействам и отрядам, все представители которых являются типичными обитателями значительных глубин на дне и батипелагиали и абиссопелагиали Мирового океана. Характерные черты указанной группы глубоководных рыб приводятся ниже.

1. Особенности строения, связанные с приспособлением к специфическим условиям жизни на глубинах, характерны для крупных таксономических категорий порядка отрядов, подотрядов и семейств. К древнеглубоководным рыбам относятся целиком: класс цельноголовых *Holosephali*, отряды: *Bathyclupeiiformes*, *Ateleopiformes*, *Giganturiformes*, *Saccopharyngiformes*, *Macruriformes*, *Holosauriformes*, *Notacanthiformes*, *Icosteiformes*; подотряды: *Stomiatoidei*, *Opisthoproctoidei*, *Nemichthyoidei*, *Ceratoidei* и др.; семейства: *Aleperhalidae*, *Bathylagidae*, *Moridae*; большинство семейств отряда *Scopeliformes* (*Mycophidae*, *Alepisauridae*, *Cetomidae* и др.); *Owstoniidae*, *Chaunacidae* и др. [12; 14].

2. Большинство указанных выше отрядов и семейств относятся к низшим филогенетическим группам *Teleostei* (от сельдеобразных до угре- и трескообразных), что дает основание говорить о сравнительно большой древности их перехода к жизни на глубинах и длительной эволюции в условиях глубоководности.

3. Большинство семейств и даже родов древнеглубоководных рыб имеют широкое космополитное распространение в Мировом океане.

4. Древнеглубоководная ихтиофауна широко распространена не только на глубинах близ материковых окраин, но и в открытых частях Мирового океана вблизи срединно-океанических хребтов.

5. Для большинства древнеглубоководных рыб характерна глубокая специализация к жизни в батииали и абиссали. Это, например, появление органов свечения. Различного рода светящиеся придатки для приманивания добычи имеют *Ceratoidei*, *Stomiatoidei* и др. Для многих батипелагических форм характерно сильное увеличение размера глаз, которые у некоторых приобретают телескопическое строение и смещены вверх (*Argyropelecus*, *Opisthoproctus*, *Macropinna*) или вперед (*Gigantura*, *Winteria*, *Aceratias*). У многих форм из больших глубин наблюдается противоположный процесс — редукция органов зрения вплоть до полной утраты функции. Это имеет место у многих родов подсемейства *Bathypteroinae*, семейства *Suididae* (*Inops*, *Bathypterois*, *Bathymicrops*, *Benthosaurus* и др.), *Cetomidae*, *Saccopharyngiformes*, у некоторых *Ceratoidei* и *Brotulidae* (*Alexeterion*, *Varathronus* и др.) [12].

6. Для древнеглубоководной ихтиофауны характерно видовое богатство и количественное преобладание батипелагических форм и сравнительно малое разнообразие донной ихтиофауны. У некоторых форм наблюдается карликовость и неотения (задержка онтогенеза с приобретением способности к половому размножению на стадиях, предшествующих взрослому состоянию), в частности у *Idiacanthidae*, и даже временный паразитизм карликовых самцов (*Ceratiidae*, *Caulophrynidae*, *Photocorhynidae*, *Linophrynidae*). У батипелагических хищников в связи с трудностями добычи пищи часто наблюдаются приспособления к длительному голоданию и разовому насыщению путем заглатывания очень крупной добычи, иногда превосходящей по размерам обычный объем самого хищника (*Saccopharyngiformes*, многие *Stomiatoidei*, *Ceratiidae* и др.) [12].

Большинство древнеглубоководных форм в батииали и абиссали указывает на длительность их древнеглубоководной эволюции. Процент архаичных форм в батииальной и абиссальной зонах выше, чем на материковой отмели.

У многих глубоководных рыб сигнальную роль окраски выполняют световые органы (фотофоры). Их расположение на теле рыбы и цвет испускаемого ими света специфичны для каждого вида. На теле глубоководных рыб имеются также характерные половые различия, отличающие самца от самки [124].

Молодые, недавно ставшие глубоководными виды и роды рыб принадлежат к обычным семействам материкового склона, лишь отдельные представители которых приспособились к жизни на глубинах.

Большинство сравнительно недавних глубоководных форм относится к филогенетически молодым группам *Teleostei* (преимущественно окунеобразных), получившим развитие в палеогене и неогене.

Сравнительно молодые глубоководные виды и роды рыб имеют довольно ограниченное распространение в Мировом океане, характеризуя преимущественно локальные глубоководные фауны.

В Черном море представителем глубоководной ихтиофауны является изредка обнаруживаемый европейский морской черт *Lophius piscatorius*, относящийся к семейству удильщиковых (*Lophiidae*).

В глубинных водах Мирового океана ихтиофауна, по современным представлениям, состоит из двух основных компонентов: океаническо-глубоководного (собственно глубоководного, древнеглубоководного) и шельфо-глубоководного (материково-глубоководного, вторичноглубоководного) [277].

Океаническо-глубоководный комплекс рыб образуют виды, исторически давно приспособившиеся к существованию в глубинах, выработавшие специальные органы и частично сформировавшиеся в условиях глубин [277]. Шельфо-глубоководный комплекс формируют виды, не имеющие значительных изменений строения и принадлежащие к группам, распространенным преимущественно в зоне материковой отмели. Распространение этих рыб обычно приурочено к краевым морям или к лежащим вблизи берегов впадинам океана. Их ареалы значительно уже ареалов океаническо-глубоководных видов.

Глубоководные формы известны как среди древних хрящевых рыб (Elasmobranchii, Holocephali), так и в особенности среди позднейших костистых (Teleostei). Глубоководные формы отсутствуют у двоякодышащих рыб (Dipnoi) и древних групп Teleostomi (Coelacanthiformes, Polypteriformes, Acipenseriformes, Amiiformes, Lepidosteiformes) [277].

В зоне собственно абиссали или абиссобентали (свыше 2000 м и до 6000 м) встречаются только немногие виды океаническо-глубоководных рыб. Т. С. Расс [277] в составе океаническо-глубоководных рыб зоны абиссобентали отмечает рыб из семейств Bathysauridae, Ipnopidae, Synaphobranchiidae, Stephanoberycidae, Notacanthidae. Эти рыбы не найдены глубже 6000 м, т. е. в зоне ультраабиссали. Для таких глубин известны 15–20 видов.

В отличие от океаническо-глубоководных рыб, шельфо-глубоководные распространены и в самых больших глубинах бентали. Наибольшим количеством видов среди этих семейств в северных водах представлены Zoarcidae и Liparidae, а в водах тропической области — Brotulidae [277].

Типичными представителями глубоководной ихтиофауны, распространенными на глубинах 3000–4000 м во всех океанах, являются слитножаберные или синафобранховые угри (Synaphobranchiidae). Они имеют черную окраску, отличаются своеобразным устройством наружных жаберных щелей и конической головой. В Атлантике слитножаберные угри нерестятся там же, где и европейский речной угорь *Anguilla anguilla*. Однако весь их метаморфоз происходит на глубине. В пресную воду они не заходят. Клюворотки (*Avocettina infans*) относятся к нитехвостым угрям (Nemichthyidae). Окраска тела — темно-коричневая. Живут на глубинах до 1000 м в океанах повсеместно.

Всего в Мировом океане в настоящее время насчитывается около 80 семейств океаническо-глубоководных рыб. Почти все они найде-

ны в Тихом океане. Среди молодых глубоководных видов преобладают донные, а не батипелагические. Икра у большинства — донная, клейкая, малочисленная. Среди них планктофагов и хищников — мало, преобладают бентофаги.

Молодые глубоководные формы заселяют, главным образом, материковый склон. В семействе Cottidae большинство родов выходят за пределы материковой отмели, и только отдельные виды родов *Zesticelus*, *Artediellina*, *Thecopterus*, *Icelus*, *Artediellus*, *Triglops*, *Gilbertidia*, *Cottunculus* и др. перешли к глубоководной жизни. Большое количество молодых глубоководных форм имеется в семействе Zoarcidae. Это — представители родов *Lycenchelys*, *Lycodonus*, *Taranetzel-la*, *Melanostigma*. Много молодых глубоководных форм в семействе Liparidae: роды *Careproctus*, *Paraliparis*, тихоокеанские *Acantholiparis*, *Elassodiscus*, *Gyrinichthys*, *Rhinoliparis*, полярный *Rhodichthys*. В других семействах число молодых глубоководных форм меньше: *Lumpenidae*, *Agonidae*, *Scorpaenidae*, *Gadidae*, *Soleidae*, *Bothidae*, *Gobiidae*, *Nototheniidae*, *Rajidae*, *Torpedinidae* [12].

Как указывалось, в Мировом океане выделяют две основные глубоководные зоны: верхнюю — батиальную и нижнюю — абиссальную. Верхняя граница абиссали проходит большей частью на глубине 2000 м, в ряде районов — на глубинах от 1000 до 3000 м в соответствии с положением изотермы 4 °С, которая разграничивает распределение эндемичных форм.

Позже в глубоководных морях была выделена ультраабиссальная зона (хадаль), находящаяся на глубине более 6000–7000 м (желоба и впадины).

Абиссальная зона — самая большая экологическая единица в мире — занимает три четверти площади Мирового океана и немногим более половины всей площади Земли. Как уже отмечалось, условия существования в абиссальной зоне очень стабильны: температура колеблется от 0 до 2 °С, соленость — $34,8 \pm 0,2 \text{ ‰}$, содержание растворенного кислорода в Атлантическом океане в среднем — $5\text{--}6 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$, в Тихом — $3,5\text{--}4 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$. Питательные вещества поступают в глубоководные районы с суши и из верхних слоев водной толщи. Животные абиссальной зоны обитают в полной темноте, в гидродинамически спокойной среде и на мягком грунте.

Многие рыбы абиссальной зоны имеют либо очень развитые глаза или же слепы. У ряда рыб брюшные плавники стали органами осязания.

Из рыб в абиссальной зоне встречаются Selachii, Holocephali, Teleostei (Bathylagidae, Synaphobranchidae, Macrouridae, Brotulidae, Liparidae, Ceratiidae). Некоторые виды придонных глубоководных рыб из семейств Synaphobranchidae и Ceratiidae имеют личинок, развивающихся в верхней пелагической зоне.

Многие рыбы концентрируются на подводных горах и около них, где придонные течения могут обнажать твердую поверхность или более грубозернистый субстрат, чем ил.

В настоящее время экосистемы материковых окраин и, прежде всего, материковых отмелей испытывают различные формы негативного антропогенного воздействия, которое все более распространяется в открытые воды. Убежищами для многих видов рыб оказываются поднятия срединно-океанических хребтов. Ихтиофауна островных групп становится резерватом для возможного восстановления в будущем некоторых прибрежных шельфовых ихтиоценов материковых окраин.

Некоторые массовые виды рыб в пределах своего ареала образуют так называемые местные расы и стада. Их представители не имеют каких-либо значительных морфологических отличий, но придерживаются определенного района обитания, в пределах которого осуществляют кормовые и нерестовые миграции.

Причинами образования местных рас оказываются способность организма рыб реагировать соответствующими изменениями на воздействие внешней среды и широкое разнообразие условий жизни в водной среде [207].

Рыбы, представляющие местные расы и стада одного и того же вида, являются индикаторами специфических условий в одном из районов общего ареала вида. Считается, что в масштабах геологического времени они могут трансформироваться в самостоятельные виды.

В современном Черноморско-Азовском бассейне условия для существования рыб на глубинах свыше 150 м из-за зараженности глубинных вод сероводородом отсутствуют. Его ихтиофауна представлена преимущественно шельфовыми формами и несколькими видами пелагиали открытых вод [43; 44; 81; 280; 295].

В настоящее время уже достаточно хорошо известны экосистемы гидротермальных глубоководных излияний. Зачастую там наблюдаются богатые оазисы жизни. В состав этих экосистем входят и рыбы, имеющие специфическую розовую окраску [212; 223]. Общая пло-

щадь дна, где наблюдается гидротермальная активность, оценивается в 120 тыс. км² [165]. Обычно гидротермальные экосистемы связаны со срединно-океаническими хребтами. Предполагается, что гидротермальные экосистемы являются одними из древнейших в Мировом океане. В состав их биот входят некоторые виды глубоководных угрей и удильщиковых.

РЫБЫ — ИНДИКАТОРЫ КРУПНОМАСШТАБНЫХ ЯВЛЕНИЙ И ПРОЦЕССОВ В МИРОВОМ ОКЕАНЕ

Одним из важных индикаторов условий обитания рыб является окраска их тела. У большинства рыб спина окрашена темнее боков и брюха. У рыб, населяющих пресные воды, спина обычно бурая или зеленоватая. Такая окраска типична для рыб эпипелагического комплекса.

У рыб открытого моря, как, например, тунцы, летучие рыбы, океанические сельди, спина темно-синяя или фиолетово-синяя. На глубинах от 100 до 200 м окраска рыб обычно серебристая. На глубинах 200–500 м многие рыбы имеют красноватую или красную окраску. На больших глубинах цвета тела рыб бурые, фиолетово-черные и черные. Рыбы абиссальных глубин могут вообще не иметь окраски, как и слепые рыбы, населяющие подводные пещеры.

Прибрежные придонные и донные рыбы имеют очень разнообразную окраску, напрямую связанную с условиями обитания. Чрезвычайно ярко окрашены рыбы, обитающие среди кораллов и скалисто-каменистых побережий с зарослями различных водорослей-макрофитов.

Рыбы, населяющие песчаные и илисто-песчаные грунты, окрашены под цвета субстрата, а многие обладают способностью изменять цвет и рисунок на теле при изменении условий.

Наряду с температурой и соленостью воды на распределение рыб оказывают влияние движения воды (разного рода и масштаба течения), формирование фронтальных зон и апвеллингов, насыщение воды кислородом. Благодаря течениям происходит перемешивание воды и даже в абиссальную зону Мирового океана попадает достаточное для существования рыб количество кислорода. Уже упоминалось, что в глубинных водах Атлантического океана оно составляет в среднем $5\text{--}6 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$, в Тихом — $3,5\text{--}4 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$.

Долгопериодные изменения климата, многолетняя цикличность отдельных процессов в гидросфере, многолетние изменения интенсивности апвеллинга и течений приводят к смещению районов массового распространения отдельных видов рыб и изменению численности их

отдельных популяций. При этом создаются благоприятные условия для увеличения численности одних рыб и, наоборот, неблагоприятные для других, особенно ярко выраженные на периферии их ареалов [113; 122].

С изменением экологических условий область распространения отдельных видов то расширяется, то сокращается. Также происходит перемещение «эпицентра» численности отдельных видов в пределах ареалов [113].

Отсутствие обледенения Антарктики в девоне доказывается присутствием позднедевонских рыб в верхних слоях верхнепалеозойских наземных отложений восточной Антарктики [152].

Все рыбы являются гетеротрофами 2–4 порядка и для поддержания жизнеспособности и воспроизводства своего вида нуждаются в получении энергии за счет питания органическими веществами, которые продуцируются в фотической зоне. Необходимо, чтобы затраты энергии на добывание пищи не превышали энергетическую ценность самой пищи. Распределение пищевых организмов в морях и океанах неравномерно как в пространстве, так и во времени. Наибольшие их концентрации приурочены к районам с повышенным содержанием биогенных элементов. Такими районами оказываются места столкновения различных водных масс, течений, гидрофронты крупных рек, поднятия дна, крупномасштабные апвеллинги. Именно такие районы привлекают многих промысловых рыб, являющихся их индикаторами. В умеренных и полярных зонах формирование пищевых для рыб ресурсов носит сезонный характер, а в тропических — происходит на протяжении всего года [59; 200; 209; 254; 262; 278; 329].

С разного рода течениями в морях и океанах связано такое явление, как миграция рыб. Под миграцией подразумеваются закономерные, часто массовые перемещения рыб между удаленными друг от друга и существенно различающимися зонами обитания. Миграции вызываются изменением условий существования или требований к этим условиям на разных этапах онтогенеза. В умеренной зоне миграции рыб часто связаны сезонными изменениями количества и качества пищевых ресурсов и их дефицитом, а также отсутствием благоприятных условий для размножения.

На изменения глобальных течений в Мировом океане в масштабах геологического времени оказывали влияние движение материков, перераспределение суши, ее регрессии и трансгрессии, образование океанических котловин, разломов, подводных хребтов, оледенения и таяния ледников и т. п.

Рыбы, как и другие животные, постоянно нуждаются в соответствующей пище. Пищедобывательные рефлексы рыб входят в систему их сложного пищевого поведения на уровне организма и групповом уровне. Оно включает поиск, поступление в организм, переваривание пищи, всасывание и усвоение различных химических соединений, используемых для жизнедеятельности, роста и воспроизводства. Все рыбы стремятся к поиску местообитаний с большим запасом пищевых ресурсов, от которых в основном и зависят их численность и биомасса.

В морях у рыб часто чередуются периоды избыточного питания (гиперфагия) и голодания. Многие рыбы потребляют значительно больше пищи, чем это требуется для возмещения текущих энергозатрат. При этом излишки откладываются в виде накоплений жира, который расходуется в неблагоприятные для добывания пищи, но благоприятные по температуре периоды года, образования половых продуктов и миграций к местам нереста.

Таким образом, жизнь рыб связана с постоянным поиском благоприятных внешних условий и борьбой за получение достаточного количества энергии.

В миграциях рыб проявляется основной закон жизни — единство организма и среды, однако это единство внутренне противоречиво, т. к. складывается из палеоединства организма и среды, определившего его филогенетические особенности и консервативную наследственность, и единства организма с его современными условиями, вызывающими необходимость приспособления к ним [200].

У рыб-мигрантов жизненный цикл представляет собой хорошо отрегулированную и взаимосвязанную систему, которая при изменении климатических условий быстро смещается в направлении выбора благоприятных условий. Смещаются места нерестилища, контуры пассивного расселения и активных миграций. Эти изменения у мигрантов происходят синхронно с изменениями гидрологических условий [200]. Гидрологические условия связаны с течениями, и изменения последних неминуемо оказывают влияние на распределение рыб.

Различные по происхождению и масштабу течения оказывают на рыб, находящихся на различных этапах онтогенеза, как прямое, так и опосредованное влияние. Мелкие и средние течения создают гетерогенность гидрологических условий и неоднородность в распределении кормовых объектов в пелагиали и бентали, прежде всего неритических зон, т. е. на материковой отмели [59; 200; 209; 254; 278].

Стоковое поверхностное течение через Босфор в Мраморное море, с одной стороны, выносит икру, личинок и мальков черноморских рыб, а с другой — служит ориентиром для рыб, мигрирующих на нагул в Черное море. С нижнебосфорским течением в Черное море попадают икра, личинки и мальки рыб из Мраморного моря. Аналогичная ситуация — в Балтийских (Датских) проливах, соединяющих Балтийское и Северное моря, и в ряде других мест.

На границах холодных и теплых течений могут происходить резкие изменения их направления, ведущие к эпизодической, но массовой гибели рыб. В частности такие случаи зафиксированы в районе Юго-Западной Гренландии на границе Лабрадорского и Ирмингера течений.

В Мексиканском заливе, когда дуют сильные северные ветры и возникают сильные сгонные течения, происходят неожиданные резкие понижения температуры, вызывающие катастрофическую гибель рыб. По этой причине там каждые 6–10 лет погибает до 8 тыс. т рыбы. Подобные явления меньшего масштаба возникают в различных морях умеренной зоны, включая и Черное море, а также на некоторых открытых участках побережья океанов (Африка, Южная Америка).

С течениями связаны конвергенция (схождение, сближение) и дивергенция (расхождение) водных масс, формирование полярных фронтов, апвеллингов. В поверхностных водах Мирового океана осуществляется преимущественно широтный перенос водных масс, а в придонных — преобладает меридиональный перенос.

6.1. КРУПНОМАСШТАБНЫЕ ТЕЧЕНИЯ

В морях наблюдается тесное взаимодействие между прибрежными экосистемами и экосистемами открытого моря [357].

Морскими течениями называют более или менее устойчивые во времени и в пространстве, имеющие определенный вектор, горизонтальные, вертикальные или круговые перемещения водных масс, вызываемые различными причинами. Течения могут быть постоянными и сезонными, поверхностными и глубинными. Особым типом регулярных течений, имеющих важное значение в жизни и распределении рыб, являются приливно-отливные.

Атлантический и Тихий (или Великий) океаны считаются главными в составе Мирового океана. Они оба простираются от Арктики до

Антарктики и ограничиваются американским и афро-евразийским суперматериками. Тихий океан на юго-западе также ограничивается Австралией и островами Малайского архипелага. Более молодой в геологическом отношении Индийский океан во многом является продолжением Тихого океана. Северный Ледовитый океан имеет ограниченную связь с Атлантическим и Тихим океанами.

Крупномасштабные глобальные течения формируются ветрами.

У Северного полюса ветры дуют с востока. Южнее расположен пояс ветров с преобладанием западного направления. К югу от этого пояса расположены так называемые «конские широты». Еще южнее — пояс пассатов, где восточные ветры отличаются силой и постоянством. Вблизи экватора пассаты ослабевают и переходят в штилевую зону, и снова усиливаются южнее экватора в южном поясе пассатов. Далее к югу расположен пояс западных ветров. Вблизи Южного полюса, как и в северном полушарии, господствуют восточные ветры [64]. Описанная упрощенная схема ветров формирует такие же по направлению движения поверхностные течения (рис. 6.1).

В Мировом океане зональность распределения рыб, связанная с климатом, нередко нарушается течениями. Теплые течения, глубоко проникая в умеренную и даже полярную зоны, позволяют заходить туда и рыбам из теплых вод. При поступлении с течениями в умеренную и субтропическую зоны холодных водных масс из высоких широт холодноводные рыбы могут также спускаться в более низкие широты, чем обычно (рис. 6.2).

Для гидрологической структуры океана характерно существование крупномасштабных круговоротов течений, охватывающих зоны стабильных вод и располагающихся симметрично по отношению к экватору. Эти океанические системы относительно замкнуты в своих географических границах в верхних, наиболее активных слоях [95]. С этими слоями связано распределение эпипелагических рыб, использующих для миграций кольца круговых течений.

Циклонические и антициклонические вихревые образования перемещаются в океане со скоростью нескольких миль в сутки. В теплых и холодных, крупно- и мезомасштабных вихрях продуктивность вод может быть в 2–5 раз выше, чем в прилегающих олиготрофных водах. Особенно заметно влияние вихрей при подъеме глубинных вод, богатых биогенными элементами [61]. Вихри, образованные течением Гольфстрим, называют рингами. Они могут иметь в диаметре десятки и даже сотни миль.

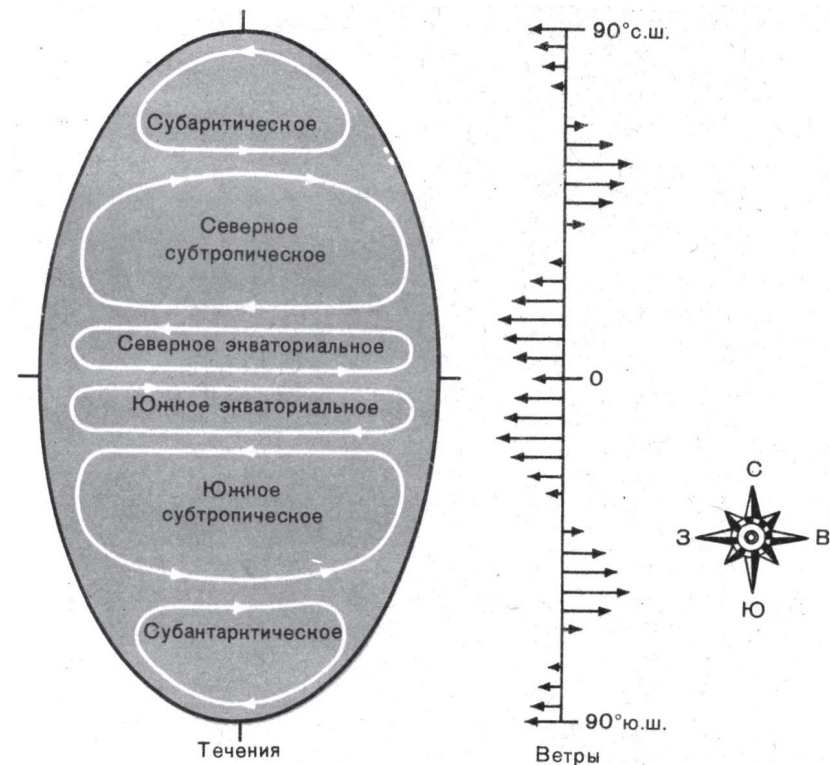


Рис. 6.1. Идеализированная схема поверхностных течений в Мировом океане [64]

Глобальные, региональные и даже местные морские течения перемещают с водными массами и ряд важнейших гидрологических и одновременно экологических факторов, и прежде всего таких, как температура, соленость, содержание растворенного кислорода, а также фито- и зоопланктон, что для многих видов рыб имеет чрезвычайно важное значение.

Идущее из экваториальной зоны Атлантики Атлантическое теплое течение, или Гольфстрим, создает условия для далекого продвижения на север тепловодной ихтиофауны, и в частности летучих рыб (Exocoetidae), морских мышей (Antennariidae) и др.

В то же время холодное Лабрадорское (Гренландское) течение, идущее из пролива Девиса, разделяющего Гренландию и остров

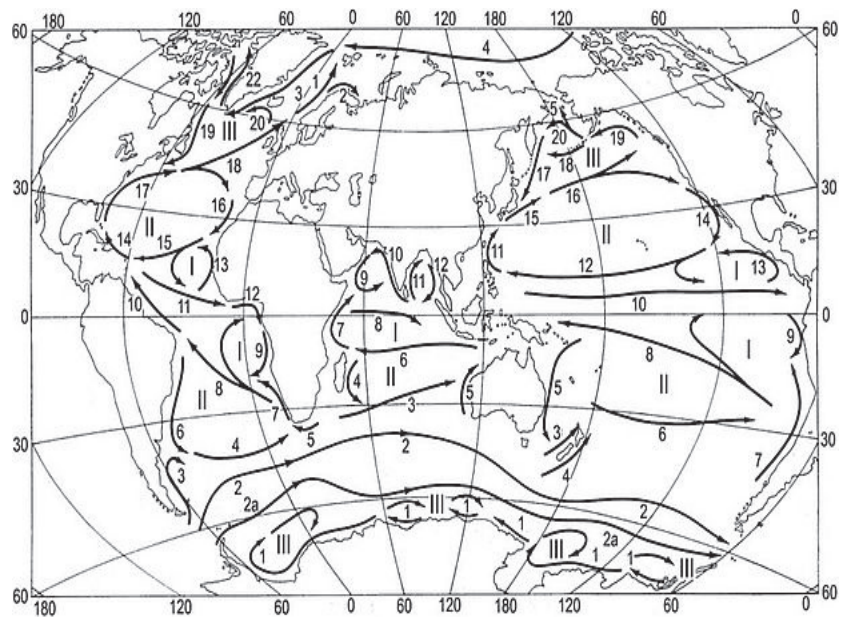


Рис. 6.2. Основные поверхностные течения в Мировом океане [313]: I — циклонические тропические, II — антициклонические субтропические, III — циклонические высокоширотные. **Южный океан:** 1 — Прибрежное Антарктическое, 2 — Антарктическое циркумполярное, 2a — его южная ветвь; **Атлантический океан:** 3 — Фолклендское, 4 — Южно-Атлантическое, 5 — Игольное, 6 — Бразильское, 7 — Бенгельское, 8 — Южное Пассатное, 9 — Ангольское, 10 — Гвианское, 11 — Экваториальное противотечение Ломоносова, 12 — Гвинейское, 13 — Зеленого Мыса, 14 — Антильское, 15 — Северное Пассатное, 16 — Канарское, 17 — Гольфстрим, 18 — Северо-Атлантическое, 19 — Лабрадорское, 20 — Ирмингера, 21 — Баффиново, 22 — Западно-Гренландское; **Индийский океан:** 3 — Южноиндоокеанское, 4 — Мадагаскарское, 5 — Западно-Австралийское, 6 — Южное Пассатное, 7 — Сомалийское, 8 — Экваториальное противотечение Тареева, 9 — Западно-Аравийское, 10 — Восточно-Аравийское, 11 — Западно-Бенгальское, 12 — Восточно-Бенгальское; **Тихий океан:** 3 — Западно-Новозеландское, 4 — Восточно-Новозеландское, 5 — Восточно-Австралийское, 6 — Южно-Тихоокеанское, 7 — Перуанское, 8 — Южное Пассатное, 9 — Перуано-Чилийское, 10 — Экваториальное противотечение Кромвеля, 11 — Минданао, 12 — Северное Пассатное, 13 — Мексиканское, 14 — Калифорнийское, 15 — Куроисио, 16 — Северо-Тихоокеанское, 17 — Оясио, 18 — Алеутское, 19 — Аляскинское, 20 — Восточно-Берингоморское; **Северный Ледовитый океан:** 1 — Норвежское, 2 — Нордкапское, 3 — Восточно-Гренландское, 4 — Западное Арктическое, 5 — Тихоокеанское

Баффинова Земля (Северная Америка), позволяет холодноводным рыбам перемещаться далеко на юг. В северной части Атлантического океана холодное Канарское течение прогревается и сливается с Северным Пассатным (Экваториальным) течением, замыкая круговорот в северном полушарии.

В северо-западной части Тихого океана сходную с влиянием Гольфстрима картину создает теплое течение Куроисио. Здесь от берегов Японии к берегам Камчатки с теплой водой проникают японская скумбрия, сардина иваси и другие теплолюбивые рыбы. Куроисио, миная Японские острова, поворачивает к востоку и подходит к побережью Америки. Далее часть ветвей Куроисио устремляется на юг, а часть — на север в залив Аляска. Опускаясь вдоль берегов Калифорнии, одноименное холодное течение, прогреваясь, постепенно сливается с Северным Пассатным (Экваториальным) течением, образуя круговорот северного полушария.

В северной части Тихого океана холодное течение Оясио (Курильское) также способствует проникновению в теплые воды холодноводных рыб.

В южной части Атлантического океана холодное антарктическое Бенгельское течение вдоль западного побережья Африки поднимается к экватору и, прогревшись, включается в Южное Пассатное (Экваториальное) течение. С этим течением на север из субантарктических вод проникают холодноводные рыбы.

В Тихом океане холодное Перуанское течение, поднимаясь к экватору с юга, прогревается и сливается с Южным Пассатным (Экваториальным) течением. С Перуанским течением вдоль западного побережья Южной Америки в субтропические и тропические воды попадают рыбы умеренных широт южного полушария.

В области стыка теплых вод, приносимых в северные широты Гольфстримом и Куроисио, с холодными водами Лабрадорского (Гренландского) течения и Оясио формируются конвективные процессы, способствующие подъему к поверхности богатых биогенными веществами холодных вод. Такие зоны, благодаря обилию кормовых ресурсов, привлекают различных промысловых рыб, в частности сельдевых и тресковых.

Хотя общей закономерностью в зональном распределении рыб является увеличение числа видов от высоких широт к низким, благодаря течениям, она может несколько нарушаться.

На распределение рыб в морях и океанах существенное влияние оказывает сезонность природных явлений, особенно сильно проявляющаяся в умеренных широтах, куда проникают как теплые, так и холодные течения, смещающие сроки сезонов. В тропиках и экваториальной зоне сезонность проявляется, главным образом, в смене сухого и дождливого сезонов.

С течениями так или иначе обычно связаны разные по масштабу подъемы в поверхностный слой богатых биогенными элементами водных масс, запускающих механизмы формирования высокой биологической продуктивности вообще и рыбопродуктивности в частности.

Повышенные концентрации полурылов и летучих рыб приурочены к зонам апвеллингов и крупных течений. Высокая численность обычно связана с областями подъема вод при температуре 24–27 °С. В открытых районах Центральной и Восточной Атлантики доминируют *Oxyporhamphus micropterus similis*, *Exocoetus volitans*, *Ex. obtusirostris*, *Cheilopogon nigricans* — голоэпипелагические рыбы с пелагической икрой. В западной части Атлантики и в Карибском море преобладают нерито-океанический вид *Hirundichthys affinis* и неритический вид *Parexocoetus brachypterus* [290] (рис. 6.3).

Количественный состав пищи обычно зависит от состава планктона в том или ином районе. Питание молодежи и взрослых летучих рыб осуществляется у поверхности в светлое время суток. Благодаря течениям происходит постоянное пополнение кормовых для рыб ресурсов, связанных с этими потоками водных масс.

В различных течениях скорости перемещения водных масс изменяются в широком диапазоне — от нескольких сантиметров в секунду до 0,5–3,0 м · с⁻¹. В общем, скорость поверхностных течений выше, чем в толще воды или у дна. В обычном течении со скоростью 25 см · с⁻¹ плывущий предмет может пройти 170 км за неделю или 340 км за две недели. У многих рыб время развития икры и личинок составляет 1–2 недели. Течения, подобные Гольфстриму, обладающие скоростью от 1 до 2 м · с⁻¹, при постоянной скорости могут переместить икринки и личинки за указанное время на 700–2500 км.

Крупнейшим в Мировом океане является Антарктическое циркумполярное течение, опоясывающее Антарктиду и на всех глубинах направленное на восток, распространяясь до дна. По расходу воды оно в два раза превосходит Гольфстрим. От Антарктического циркумполярного течения ответвляются: в Атлантическом океане — Фол-

клендское и Бенгельское течения, в Индийском — Западно-Австралийское течение, в Тихом — Перуанское течение.

В масштабах всего Мирового океана силы, возникающие от вращения Земли, поднимают холодную глубинную воду, богатую питательными веществами, вблизи экватора, где благодаря теплу и высокой освещенности осуществляется фотосинтез и повышенное продуцирование живого органического вещества. Известно, что положение географического экватора маркируется дождем органических остатков, оседающих на дно океанов в любое данное время [18].

Наиболее продуктивные районы интенсивного прибрежного апвеллинга наблюдаются в зоне пограничных течений в восточных частях океанов вдоль берегов Перу, Орегона, Сенегала и Юго-Западной Африки. Продуктивность поверхностных вод увеличивается также под влиянием турбулентности в зонах сильных пограничных течений у западных берегов океанов, как в частности в ядре Гольфстрима и Куроисио. Благодаря эффектам турбулентности, связанной с течениями, сравнительно высокая продуктивность отмечается в ряде экваториальных районов.

Ветры, достигая поверхности океана, передают воде часть своей энергии, создавая волны и течения. Аналогичные процессы в меньшем масштабе происходят и в окраинных и внутренних морях.

Как уже отмечалось выше, главные черты поверхностной циркуляции вод Мирового океана определяются ветровыми течениями и стоящими на их пути материками. Движение водных масс в Атлан-

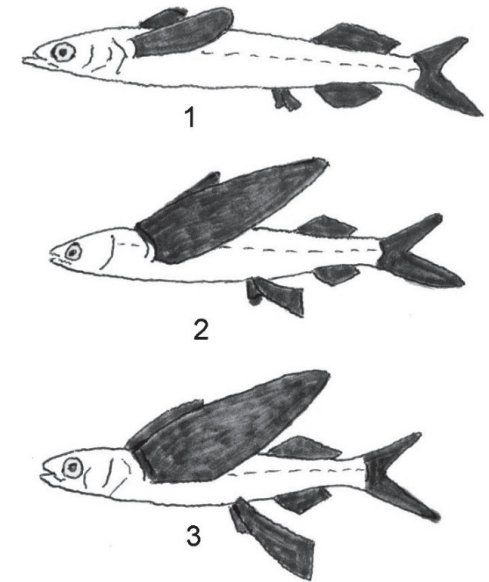


Рис. 6.3. Общий внешний вид летучих рыб: 1 — летучий полурыл *Oxyporhamphus micropterus*, 2 — гигантская летучая рыба *Cheilopogon pinnatibarbus*, 3 — ласточкокрыл Ронделета *Hirundichthys rondeletii* [124]

тическом и Тихом океанах очень сходно. И в том, и в другом существуют два огромных антициклонических круговых течения, разделенных экваториальными противотечениями.

Теплые экваториальные течения в каждом из указанных океанов распространяются на глубину 50–150 м, а ниже их в противоположном направлении идут более мощные холодные противотечения.

Наиболее выраженными в планетарном масштабе являются постоянно дующие с запада на восток в поясе 40–60° широты и с востока на запад вдоль экватора пассаты. В связи с этим основными поверхностными течениями Мирового океана являются широтные. Меридиональные течения возникают, когда широтные встречаются на своем пути препятствия в виде материков, больших островов и их групп. В результате образуются глобальные и региональные антициклонические субтропические круговороты. В них вода движется по часовой стрелке в северном полушарии и против — в южном. В циклонических круговоротах — наоборот. Таких основных течений всего пять. У экватора широтные течения северного и южного круговоротов соединяются в одно Экваториальное Пассатное течение.

В тропических широтах Атлантического, Тихого и Индийского океанов наблюдаются уже упоминавшиеся подповерхностные течения, текущие с запада на восток со скоростью до $5,5 \text{ км} \cdot \text{ч}^{-1}$ на глубинах 50–150 м. Они сходятся на экваторе и приурочены к слою термоклина. Межпассатные подповерхностные противотечения в Тихом и Атлантическом океанах являются постоянными, а в Индийском — течение носит сезонный характер.

Циркуляция в южной части Индийского океана в основных чертах сходна с циркуляцией в южных частях Атлантического и Тихого океанов. Однако в северной части Индийского океана она четко подчиняется муссонным ветрам, где в периоды летнего и зимнего муссонов картина циркуляции полностью меняется.

Течения тропической зоны неразрывно связаны с системой пассатных ветров. В северном полушарии дуют северо-восточные пассаты, а в южном — юго-восточные пассаты. Северное и Южное экваториальные течения западного направления образуют часть основных антициклонических круговоротов течений северного и южного полушарий, создаваемых пассатами. Между двумя системами пассатных ветров находится внутритропическая зона конвергенции со слабыми ветрами неустойчивых направлений. Это — экваториальная штиле-

вая зона шириной 300–500 км. Там проходит экваториальное противотечение, направленное на восток.

Юго-восточные пассаты в тропических широтах создают Южное Пассатное течение, направленное с востока на запад. При подходе к восточному побережью Африки одна его ветвь отклоняется влево и идет вдоль берега. Часть этого потока проходит между Мадагаскаром и Африкой, образуя Мозамбикское течение. Другая часть проходит восточнее Мадагаскара и питает у мыса Игольного течение, направленное к мысу Доброй Надежды.

В центральных тропических и субтропических областях океанов из-за чрезмерного освещения и нагрева поверхностных вод основные массы кормового для рыб планктона опускаются на глубину 50–200 м и глубже. На этих же глубинах держатся и планктоноядные рыбы, а также хищные рыбы, питающиеся планктоноядными. В темное время суток зоопланктонные гидробионты совершают вертикальные миграции к поверхности, вызывая суточные миграции рыб.

Можно предполагать, что Межпассатное подповерхностное противотечение играет определенную роль в переносе рыб с западных материковых отмелей на срединно-океанические хребты и далее на восток.

Вдоль восточного побережья Австралии на юг идет сильное Восточно-Австралийское течение, являющееся западной частью антициклонической циркуляции южной половины Тихого океана. Восточно-Австралийское течение на поверхности несет на юг субтропические воды с температурой 25°C в его северной части и около 15°C — в южной и соленостью более 35 ‰.

Западно-Австралийское течение — северная ветвь течения Западных Ветров — направлено вдоль западных берегов Австралии. Во время действия юго-восточных муссонов (май–сентябрь) у северо-западного побережья Австралии глубинные воды поднимаются на поверхность, т. е. возникает апвеллинг.

В высоких широтах южного полушария находится уже упомянутое Антарктическое циркумполярное течение, идущее на восток. Сложная система течений вокруг Антарктиды формирует антарктическую конвергенцию.

В северном полушарии субарктическая круговая циркуляция состоит из Аляскинского течения, течения Оясио (Курильского) и части Северо-Тихоокеанского течения. В Арктическом бассейне Северного Ледовитого океана проявляется хорошо выраженная область

антициклонического круговорота и Трансарктическое течение, идущее от Чукотского моря до пролива Фрама между Шпицбергом и Гренландией.

В пределах Северо-Европейского бассейна Северного Ледовитого океана перенос вод атлантического происхождения осуществляется Норвежским течением, являющимся продолжением Северо-Атлантического течения, распространяясь на северо-восток вдоль западных берегов Норвегии, Западно-Шпицбергенским (ответвление Норвежского) течением, уходящим на север в Арктический бассейн, и Нордкапским (ветвь Норвежского) течением, уходящим в Баренцево море. Через Берингов пролив в Чукотское море в Арктический бассейн втекают тихоокеанские воды.

Исследования второй половины XX в. со всей очевидностью доказали, что течения со скоростями от нескольких сантиметров до 10–15 см · с⁻¹, а иногда даже до 40 см · с⁻¹ распространяются до глубины 5 км. Наиболее сильные придонные океанические течения отмечены в проливах между островами и материками.

Западные меридиональные течения, формирующиеся у восточных берегов материков, имеют большие скорости, чем формирующиеся у западных. Примерами в Атлантике является Гольфстрим, а в Тихом океане — Куроисио. Указанные и более слабые аналогичные течения переносят теплую воду от экватора в высокие широты. Благодаря водам Гольфстрима температура в Европе оказывается заметно выше, чем на тех же широтах в Азии. Такие же по характеру, но более слабые восточные течения имеются в южном полушарии — Бразильское и Восточно-Австралийское. Вдоль их западных побережий прослеживаются холодные течения — Оясио (Тихий океан) и Лабрадорское (Гренландское) — в Северной Атлантике. Кроме основных течений в восточной части каждого бассейна к северу от основного круговорота находится циклонический круговорот меньшего масштаба.

Западные пограничные течения в северном полушарии — Гольфстрим и Куроисио — лучше развиты, чем их аналоги в южном полушарии. Это сравнительно узкие, быстрые, глубокие потоки. Направленные к экватору течения у восточных берегов океанов, такие как Калифорнийское, Перуанское и Бенгельское, напротив — широкие, медленные и неглубокие потоки.

В зоне восточных пограничных течений главным фактором, определяющим распределение температуры, солености, кислорода, биогенных веществ в поверхностном горизонте, является апвеллинг.

Гольфстрим — теплое поверхностное течение в северной части Атлантического океана. На юге его ширина — около 75 км, толщина потока — 700–800 м, скорость — до 3,0 м · с⁻¹. В районе Большой Ньюфаундлендской банки ширина Гольфстрима достигает 200 км. В узком смысле под Гольфстримом подразумевается течение вдоль восточного побережья Северной Америки от Флоридского пролива до Большой Ньюфаундлендской банки. В широком смысле Гольфстримом часто называют систему теплых течений от полуострова Флорида до Скандинавского полуострова, Шпицбергена, Баренцева моря и Северного Ледовитого океана. Гольфстрим — это мощное струйное течение. Скорость его изменяется в широком диапазоне, быстро уменьшаясь с глубиной. Однако свое влияние Гольфстрим оказывает на глубину до 1000–1500 м.

Представление о Гольфстриме как о теплом течении, проходящем через более холодные воды, справедливо лишь для поверхностного слоя. От Большой Ньюфаундлендской банки и далее течение под названием Северо-Атлантического продвигается вплоть до Северной Европы и Баренцева моря.

Гольфстрим отделяет теплые воды Саргассова моря от более холодных и менее соленых вод материковой отмели. Это приводит к резким горизонтальным градиентам температуры и солености, а также других гидрологических характеристик. Зона больших градиентов наиболее четко выражена у поверхности, где на расстоянии в несколько десятков метров могут наблюдаться различия температуры до 10 °С. Изменения цвета и прозрачности воды могут даже фиксироваться визуально.

Гольфстрим оказывает значительное влияние на распространение рыб в северной части Атлантического океана. Воздействие Гольфстрима испытывает межгодовые колебания, на что рыбы реагируют соответствующими изменениями численности и биомассы.

В западной части Атлантического океана к северу от экватора, между Багамскими и Азорскими островами, Гольфстримом, Канарским и Северным Пассатным течениями, образуется замкнутая антициклоническая циркуляция, названная Саргассовым морем.

Саргассово море в гидродинамическом отношении представляет собой аккумулятор потенциальной энергии. По оценкам, оно хранит количество энергии, достаточное, чтобы поддерживать североатлантическую антициклоническую циркуляцию в течение 1700 дней даже при отсутствии ветра [246].

Устойчивый скачок плотности и термоклин формируются на глубине 400–500 м. В Саргассовом море изотерма 10 °С опускается на глубину 800–1000 м.

Исследованиями установлено большое значение для некоторых рыб и, в первую очередь, для икры и личинок круговых течений (циркуляций). В пределах локальных круговых течений икра и личинки морских промысловых рыб, в частности тихоокеанских сардин, развиваются до стадии подвижного малька. При нарушении круговых течений икра и личинки прямолинейными течениями уносятся далеко от районов нереста, нередко попадая в районы с неблагоприятным гидрологическим режимом, и погибают.

Для многих окраинных и внутренних морей в их центральных частях характерно формирование замкнутых халистатических зон, как, например, в Черном море — восточная и западная. В таких зонах скапливается разного рода плавник природного и антропогенного происхождения, среди которого держатся мальки и взрослые особи некоторых рыб. В Черном море индикатором халистатической зоны считается пелагическая игла-рыба *Syngnathus schmidti*.

В океанических круговоротах течений в последние десятилетия сформировались огромные скопления различного мусора, площадь которых иногда измеряется сотнями тысяч и даже миллионами квадратных километров. Такие скопления стали новым искусственным биотопом для пелагических рыб открытых морских вод. Плавающий длительное время (месяцы, годы) мусор в некотором смысле служит для рыб аналогом скоплений саргассовых водорослей.

С теплыми водами Гольфстрима на север Атлантики перемещаются многие промысловые и непромысловые тепловодные рыбы. Так, являющиеся тепловодными, тунцы часто отмечаются у берегов Норвегии, а иногда заходят и в Баренцево море. Выявлено, что северо-восточные границы ареала атлантическо-скандинавской сельди не являются стабильными и меняются под влиянием активности Нордкапского течения и его ветвей [200].

Лабрадорское течение — холодное поверхностное течение Атлантического океана, направленное на юг. Начинается оно в проливе Девиса, а в море Баффина оно соединяется с северными и западными струями Западно-Гренландского течения. Лабрадорское течение состоит из отдельных потоков, никогда полностью не трансформирующихся в единую водную массу. В районе Большой Ньюфаунд-

лендской банки оно встречается с Гольфстримом и уходит на глубину. Благодаря активным течениям Большая Ньюфаундлендская банка является важным рыбопромысловым районом.

Бенгельское течение — холодное поверхностное течение Атлантического океана, движется с юго-востока на северо-запад вдоль западных берегов Южной Африки примерно между 15 и 35° ю. ш. в 100 милях от берега и представляет собой северную ветвь течения Западных Ветров. Температура поверхностного слоя воды Бенгельского течения у берегов обычно примерно на 10 °С ниже средней температуры, характерной для этих широт. Изотермы обычно идут параллельно берегу, и самая холодная вода наблюдается у берегов. Скорость течения не превышает 25 см · с⁻¹.

В зоне действия Бенгельского течения поднимающиеся из глубин богатые биогенными веществами воды на поверхности хорошо прогреваются и освещаются. Здесь формируется богатый рыбопромысловый район. В случаях, когда по каким-то причинам нормальная циркуляция нарушается, то снабжение кислородом прибрежных вод материковой отмели ухудшается, а содержание органических веществ остается высоким. В этой зоне образуется большое количество сероводорода, который поднимается к поверхности. Запах сероводорода иногда ощущается на расстоянии более 75 км вглубь материка. В таких случаях отмечается массовая гибель рыбы, особенно в бухте Уолфиш-Бей. Гибель рыбы в этом регионе также связывается с явлением «красного прилива», т. е. с массовым развитием фитопланктона.

Перуанское течение, или течение Гумбольдта — холодное поверхностное течение Тихого океана. Оно входит в систему сравнительно неглубоких течений, имеющих генеральное направление в сторону экватора вдоль западных берегов Южной Америки (Перу, Чили). Перуанское течение является восточной частью антициклонической циркуляции южной половины Тихого океана и классифицируется как восточное пограничное течение и ветвь течения Западных Ветров.

Низкая температура поверхностного слоя воды у побережья объясняется подъемом к поверхности вод с глубины нескольких сотен метров, содержащих повышенные концентрации биогенных веществ. Благодаря им район характеризуется высокой биологической продуктивностью и является одним из основных рыбопромысловых районов по добыче анчоуса *Engraulis ringens* и питающихся анчоусом тунцов.

Перуанский анчоус питается преимущественно фитопланктоном и имеет в этом районе мало пищевых конкурентов. Этому же способствует его широкая эвритермность. Температура воды в зоне Перуанского течения изменяется от 16–23 °С летом до 10–18 °С зимой. Большинство пелагических тропических планктофагов избегают таких условий. Перуанский анчоус не совершает значительных миграций. Хищных рыб, питающихся перуанским анчоусом, сравнительно мало и основными его потребителями являются рыбацкие птицы — бакланы, пеликаны, олуши, чайки, образующие на скалистых берегах огромные колонии. В составе гуано рыбацкие птицы выводят из зоны влияния Перуанского течения большое количество соединений азота и фосфора и, таким образом, управляют экосистемой региона.

Каждый год летом в южном полушарии сила пассатов ослабевает, а в результате уменьшается и интенсивность подъема вод у побережья; переходная зона между теплыми тропическими водами и холодным Перуанским течением смещается к югу до 5° ю. ш. В отдельные годы пассаты ослабевают настолько, что тропические воды проникают далеко на юг, образуя вдоль центральной и южной частей побережья Перу полосу теплой соленой воды шириной до 20 км. Обычно это явление приходится на конец декабря и называется Эль-Ниньо. Таким образом, из-за нерегулярных колебаний погодных условий поток теплой воды препятствует подъему и распространению холодных вод. Во время Эль-Ниньо резко уменьшается первичная продукция, и анчоусы утрачивают кормовую базу, что сказывается на всей пищевой цепи, формируемой рыбами и птицами.

В экосистемах Перуанского и Калифорнийского течений с периодичностью 2–7 лет наблюдаются аномальные отклонения океанологических процессов, оказывающих значительное, а часто и катастрофическое влияние на биологические компоненты.

Эль-Ниньо 1972–1973 гг. подорвало популяцию перуанского анчоуса *Engraulis ringens*, который до этого доминировал в рыбном промысле Перу. Эль-Ниньо 1982–1983 гг. по своим масштабам и последствиям оказалось самым интенсивным за предыдущие 100 лет.

Благодаря далекому продвижению на юг вследствие Эль-Ниньо теплых тропических и субтропических вод в этом направлении также смещаются теплолюбивые виды рыб, расширяя свои ареалы и оттесняя тем самым обычных обитателей. Примеры необычно южного распространения некоторых видов рыб позволяют считать их видами-индикаторами периодических глобальных потеплений в вос-

точной части Тихого океана. Среди многих видов рыб индикаторами изменений в окружающей среде у берегов Перу принято считать скумбриевидного тунца *Auxis rochei* и золотистую макрель *Coryphaena hippurus* [97].

Куросои, или Японское течение — теплое поверхностное течение Тихого океана, берущее начало у восточных берегов Японии. В южной части имеет ширину около 170 км и глубину проникновения до 700 м. В северной части Тихого океана Куросои образует систему теплых течений. Вблизи 36° с. ш. оно переходит в Северо-Тихоокеанское течение. На востоке его продолжением становятся теплые Аляскинское и Калифорнийское течения. Это — части дрейфовой антициклонической циркуляции вод северной части Тихого океана.

В области Калифорнийского течения в основном преобладают северо-западные ветры. Под их воздействием и действием отклоняющего влияния вращения Земли происходит сгон поверхностных вод от берега и подъем на смену им к поверхности глубинных, богатых биогенными элементами вод. Район подъема глубинных вод смещается по сезонам в зависимости от силы и направления ветра, что вызывает изменения в распределении рыб.

Курильское течение — холодное поверхностное течение на северо-западе Тихого океана, берет свое начало в водах Северного Ледовитого океана. Оно направлено с севера на юг вдоль восточных берегов Курильских островов и острова Хоккайдо. У 40° с. ш. при встрече с течением Куросои Курильское течение погружается. Южную часть Курильского течения в Японии называют Оясио.

Совершая с помощью тех или иных течений дальние миграции, рыбы объединяют отдельные участки ареала в единую систему. Существенные нарушения в сроках миграций рыб, их ослабление или полное прекращение являются индикаторами, указывающими на негативные изменения в масштабах всей экосистемы. Наибольшее влияние на характер миграций оказывают нерегулярные, но сильные нарушения в режиме течений.

Тихоокеанские лососи нагуливаются во всей северной части Тихого океана вплоть до фронта теплого течения Куросои. Зимой же они держатся в зоне фронта. Тихоокеанские лососи являются индикаторами зоны стыка холодных и теплых вод. Они движутся вслед за пограничной полосой течений, богатой кормовыми ресурсами.

Дальневосточная сардина или иваси *Sardinops sagax melanosticta* распространена у берегов Восточной Азии от Сахалина до Южной

Японии. Область ее распространения в связи с сезонными изменениями температуры воды расширяется летом в теплые годы до Камчатки и сокращается зимой. К таким же последствиям приводят нерегулярные межгодовые колебания температуры. В частности в связи с похолоданием воды в 1940-х гг. вследствие ослабления течения Куросио область распространения иваси на север сократилась, и уловы резко упали. Только через четверть века численность иваси стала быстро увеличиваться. Такие флуктуации наблюдались и в дальнейшем.

Многие данные показывают, что освоение рыбами ареала и распределение в его пределах обычно происходит по течению. Миграционные пути и циклы рыб в отдельных морях и районах океана находятся в тесной связи с происхождением фаунистических комплексов и характером течений [11; 14; 29; 30; 200; 254].

Как уже подчеркивалось выше, причиной массовых миграций рыб являются основные инстинкты — пищевой и размножения, а также необходимость и возможность выбора и способность адаптации к условиям окружающей среды (в первую очередь — температуры и солености). В процессе миграции многие рыбы используют разного рода течения как для сокращения времени перемещения, так и для питания в их более теплых или же наоборот — более холодных водах и для нереста (рис. 6.4).

Так называемые пассивные миграции рыб на ранних стадиях развития охватывают все течения Северной Атлантики, Норвежского, Гренландского и Баренцева морей [200]. Такого типа миграции отмечены в северной части Тихого океана.



Рис. 6.4. Схема миграционного цикла различных рыб [236]

Пассивное расселение течениями эмбрионов, личинок и мальков рыб наблюдается как у рыб неретического комплекса, так и у размножающихся вдали от берегов. Такой перенос отмечен у рыб с пелагической и донной икрой. Пелагические икринки с развивающимися эмбрионами сразу подхватываются течениями. У рыб с донной икрой перенос личинок и мальков происходит после выклева. Личинки и мальки рыб с плавательным пузырем для его первичного заполнения всплывают в приповерхностный слой, где течения проявляются в наибольшей степени. Молодь всех видов рыб, рассредоточение которых происходит в результате пассивного переноса, обладает большой эврибионтностью, т. к. она оказывается в изменяющихся условиях внешней среды. Пассивное расселение течениями морских рыб может продолжаться многие месяцы.

Индикаторами течений могут быть как пассивно перемещающиеся икринки, личинки и мальки рыб, так и взрослые крупные рыбы, как, например, луна-рыба *Mola mola*.

К числу пассивных миграций по течению из рек в моря можно отнести скат после выклева личинок и мальков проходных рыб, в частности сельдей, лососей, осетровых.

Нерестовые миграции проходных рыб из моря в реки также определенным образом связаны со стоковыми течениями. Возвращаясь в те реки, в которых они выклюнулись из икры, рыбы ориентируются по слабым струям речных течений вдали от устьев. Перед наступлением массового захода в реки на нерест, в частности сельдей и лососей, вначале в небольшом количестве появляются передовые особи, являющиеся индикаторами начала нерестового периода, которому обычно предшествуют весенние паводки.

На огромные расстояния течениями переносятся личинки европейского угря *Anguilla anguilla*, мигрирующего для размножения из европейских вод в район Саргассового моря. Размножение вблизи Бермудских островов происходит на больших глубинах (около 400 м). При длине тела 2,5 см личинки-лептоцефалы поднимаются в верхний слой воды, где подхватываются поверхностными теплыми течениями — Антильским и Гольфстримом — и медленно переносятся ими через Атлантический океан к берегам Европы. Совершая пассивную миграцию, личинки европейского угря выступают как индикаторы теплых поверхностных течений.

Примером совмещения пассивных и активных миграций с использованием течений могут служить перемещения трески *Gadus*

morhua у северных берегов Европы. С нерестилищ у берегов Норвегии икра и личинки трески, пикши и ряда других тресковых рыб Гольфстримом переносятся все далее на север к Баренцевому морю, постоянно находясь в его теплых струях.

После нереста трески у Лофотенских островов истощенные рыбы двигаются на восток вдоль берегов по струям Гольфстрима, усиленно питаясь мойвой, сельдью и крупными беспозвоночными. В некоторые годы треска доходит до Новой Земли. С началом охлаждения воды треска вместе с рядом других рыб постепенно по теплым струям течения отходит к западу в более теплые части Атлантики. После созревания икры треска нерестится в районе Ньюфаундлендских банок, банок у берегов Исландии и Фарерских островов, на Рамедальских и Лофотенских отмелях и на отмелях вдоль Скандинавского полуострова на глубинах 20–80 м.

Личинки норвежской сельди морским течением вдоль берегов Норвегии переносятся на север на расстояние 800–1000 км до Лофотенских островов. Будучи слабыми и нежными, личинки, а затем и мальки самостоятельно преодолеть такое расстояние не могут. Они становятся индикаторами струй Гольфстрима.

Интересно, что представители круглоротых — миксины — обитают в морях и океанах в местах прохождения горизонтальных течений.

В Черном море индикаторами прибрежных круговых течений являются икра и личинки таких рыб, как сингиль *Liza aurata*, остронос *L. saliens*, лобан *Mugil cephalus*, барабуля *Mullus ponticus*, ставрида *Trachurus ponticus*. Развитие их эмбрионов и личинок происходит в приповерхностном слое.

Черноморские кефали (*Mugilidae*) обычно размножаются на некотором удалении от берегов в зоне действия основного кругового черноморского течения. Имея направление против часовой стрелки, оно действует по всему периметру Черного моря. Основное круговое течение образует два главных кольца — восточное и западное. Скорости основного течения изменяются обычно в интервале 25–50 см · с⁻¹, но в некоторых местах могут достигать и 100 см · с⁻¹. В прибрежных водах Черного моря часто возникают отрывающиеся от основного потока вихри — антициклонические круговороты. В таких круговоротах происходит развитие пелагической икры не только кефалей, но и других рыб.

Индикатором центральных халистатических областей в Черном море, т. е. там, где вдали от берегов наблюдаются скопления разного

рода плавучего мусора, как уже упоминалось, является пелагическая игла-рыба *Syngnathus schmidti*.

Мальки черноморских кефалей для миграции к берегам в северо-западной части Черного моря используют летние нагонные течения, создаваемые ветрами южных румбов.

Пелагида *Sarda sarda* — одна из наиболее теплолюбивых рыб средиземноморской ихтиофауны, заходящих на нагул в Черное море, где ее пребывание ограничено весенне-летним периодом. На зимовку пелагида, как правило, уходит в Мраморное и Эгейское моря. Пути распространения пелагиды в Черном море определяются направлением поверхностных течений, как проходящих вдоль берегов, так и пересекающих бассейн от берегов Турции по направлению к Крыму. Зафиксировано, что каждый раз при заходе пелагиды в Черном море уменьшались запасы анчоуса, ставриды и скумбрии, что можно связать с их выеданием.

С геологической точки зрения границы течений часто определяют районы максимальной седиментации, так как биологические процессы наиболее интенсивно протекают в зонах конвергенции и подъема глубинных вод на поверхность, что ведет к накоплению различных органических и минеральных остатков биологического происхождения.

На верхней и нижней границах материковой отмели и материкового склона происходит формирование круговых движений воды, энергия рассеивается, находящаяся в воде взвесь в виде осадков выпадает на дно. В таких зонах создаются условия для более высокой биопродуктивности.

6.2. ФРОНТАЛЬНЫЕ ЗОНЫ

Фронтальные зоны представляют собой квазистабильные границы, разделяющие воды с различными физико-химическими характеристиками. Также это — зоны интенсивного горизонтального перемешивания. К фронтальным зонам обычно приурочены зоны повышенной биологической продуктивности и часто — промысловых скоплений рыб.

В местах столкновения теплых и холодных течений образуются зоны, в пределах которых происходят интенсивное вертикальное перемешивание водных масс и обогащение их биогенными веще-

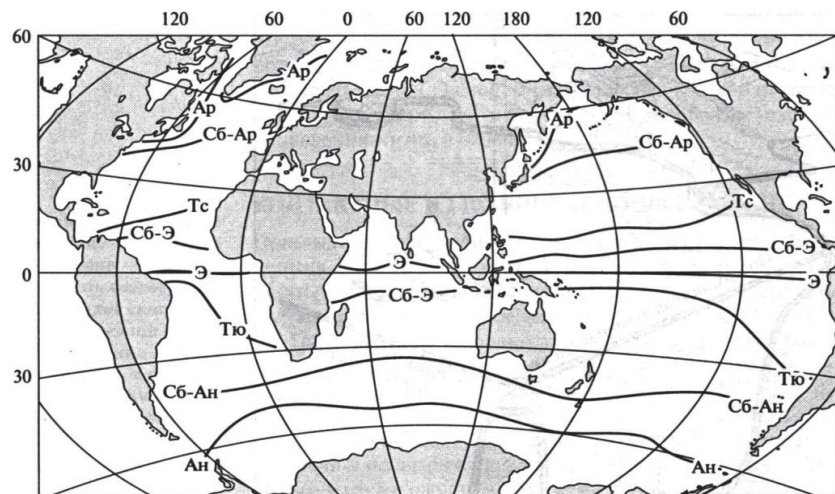


Рис. 6.5. Океанические фронты [313]: Ар — арктический, Ан — антарктический, Сб-Ар — субарктический, Сб-Ан — субантарктический, Тс — тропический северный, Тю — тропический южный, Сб-Э — субэкваториальный, Э — экваториальный

ствами, мощное развитие фито- и зоопланктона, и концентрируются рыбы (рис. 6.5).

Глубинные воды, поднимающиеся к поверхности, обычно создают предпосылки для повышенной рыбопродуктивности. В полярной Атлантике и в Северном Ледовитом океане такие места получили название «полярных фронтов». По линиям полярных фронтов расположены районы, наиболее богатые промысловыми рыбами [200; 236; 237; 320; 329].

В Атлантическом океане выделяются области северного и южно-полярных фронтов. Есть они и в северной и южной частях Тихого океана.

Зона тихоокеанского субарктического фронта — один из основных рыбопромысловых районов Тихого океана.

Полярный фронт расположен на стыке холодных арктических и более теплых атлантических вод.

Полярный фронт Японского моря аналогичен субарктическому фронту северо-западной части Тихого океана и представляет собой многофронтальную зону, занимающую всю центральную часть моря. При весенних миграциях косяки японской сардины-иваси следуют

за северным полярным фронтом, среднемноголетнее положение которого соответствует изотермам 7–8 °С [139].

В приантарктических водах обнаружена зона антарктической конвергенции — фронтальный раздел с теплой водой севернее и холодной — южнее. Он распространяется от поверхностного слоя до придонных вод. Поверхностная граница разных водных масс, как и в северном полушарии, называется океанским полярным фронтом. Антарктическая конвергенция разделяет некоторые группы рыб на антарктические и субантарктические виды. Опускание антарктических поверхностных вод создает по обеим сторонам конвергенции заметно отличающиеся условия. Различные типы водной циркуляции по обеим сторонам могут создавать некоторую изолированность и способствовать концентрации рыб, питающихся определенной пищей и осуществляющих сходные миграции.

Граница между субантарктическими и субтропическими водными массами обычно проходит на 10 ° севернее зоны конвергенции и часто бывает более резкой, чем граница между антарктическими и субантарктическими водами.

В областях полярных фронтов более тяжелые холодные воды погружаются на глубину, а вместе с ними там оказываются и холодно-водные рыбы, способные проникать, таким образом, в придонный слой субтропических и тропических поясов Мирового океана.

Отдельные ветви Гольфстрима проникают в Северное, Норвежское и Баренцево моря, образуя ряд отличающихся более высокой продуктивностью фронтальных зон.

В месте столкновения в проливе Девиса и около берегов Западной Гренландии холодного Лабрадорского течения и вод Атлантики возникает фронтальная зона.

Принято выделять три основных типа фронтов: океанические, края шельфа и прибрежные.

Океанические фронты имеют большой масштаб и разделяют области распространения больших водных масс. Важную роль играют упомянутые выше полярные фронты, находящиеся в районах, где главный термоклин выходит на поверхность. В них высокая продуктивность обеспечивается вертикальным перемешиванием от поверхности до дна.

Установлено, что в океане в зоне фронтов наблюдается снижение богатства видов, что является показателем биотической границы [149].

Обнаружение зоны повышенной первичной продукции на внешней границе материковой отмели является свидетельством существования локальных апвеллингов. Такие зоны называют фронтами края шельфа. Апвеллинги кромки шельфа поддерживают показатели первичной продукции в районе фронта на уровне, характерном для периода вспышки фитопланктона в прилегающих районах моря [128]. Ширина таких фронтов обычно составляет около 20 км. Фронт края шельфа разделяет прибрежные (неритические) и открытые (океанические и морские) зоны пелагиали.

В узкой прибрежной зоне, где действуют приливы, отливы и сильные шторма, возникают как регулярные, так и периодические течения. Они могут охватывать всю толщу воды и взаимодействовать с дном. В результате интенсивного перемешивания происходит обогащение фотического слоя биогенными веществами и создаются условия для повышенной первичной продукции. На границе между прибрежной водной массой и водами открытого моря, собственно говоря, и формируется прибрежный фронт. Его выраженность и положение непостоянны. У океанических берегов в открытых районах прибрежный фронт часто располагается над глубинами 50–100 м. В окраинных и внутренних морях положение прибрежных фронтов связано с глубинами 20–50 м.

6.3. АПВЕЛЛИНГИ

С разного рода течениями, подводными хребтами, плато, горами, поднятиями, банками связано явление апвеллинга.

Апвеллинг, или подъем — это процесс вертикального движения вод в морях и океанах, в результате чего обогащенные биогенными элементами глубинные воды поднимаются к поверхности. В таких местах формируется богатая для рыб кормовая база.

Ограниченный подъем вод развивается у подветренной стороны островов и мысов, выступающих навстречу течению, над банками или подводными горами, в циклонических круговоротах в северном полушарии, на границах водных масс и над подводными поднятиями в открытом море.

Как уже отмечалось ранее, подъем более холодных, более соленых и более плотных глубинных вод к поверхности моря почти всегда связан с районами повышенной биопродуктивности. В районах с повы-

шенной концентрацией фито- и зоопланктона нагуливаются массовые промысловые рыбы.

Процесс апвеллинга вызывается устойчиво дующими ветрами, которые стоняют поверхностные воды в сторону открытого моря, а взамен на поверхность поднимаются воды нижележащих слоев. Ветер, дующий под разными углами вдоль берега, либо нагоняет воду к берегу, либо сгоняет ее от него. При сгоне происходит подъем глубинных вод. Для возникновения вдольберегового апвеллинга ветер должен дуть параллельно берегу, а не от него. В северном полушарии, когда ветер дует вдоль берега, водные массы всегда перемещаются вправо от направления ветра и замещаются водой из нижних слоев, а в южном полушарии — наоборот.

Низкая температура и высокая продуктивность вод у побережья Перу и Чили вызываются не столько холодным течением из района Антарктики, сколько вдольбереговым апвеллингом, возникающим при смещении поверхностных вод влево от материка, т. к. это — южное полушарие.

В основе высокой биологической продуктивности Перуанского шельфа лежат геофизические процессы и явления. Благодаря солнечной радиации происходят приток воздушных масс к экватору, формирование пассатов и пассатных течений, подъем глубинных вод, богатых биогенными элементами, в зону фотического слоя. Интегральным индикатором этих процессов является перуанский анчоус.

Перуанский анчоус (*Engraulis ringens*) считается самой многочисленной рыбой в Мировом океане и имеет сравнительно небольшой ареал (200 тыс. км²), где на 1 км² приходится до 50 т этой рыбы. Район обитания анчоуса на шельфе Перу находится под воздействием пассатных течений, вызываемых пассатными ветрами. Весь жизненный цикл перуанского анчоуса построен так, чтобы не покидать этот богатый пищевыми ресурсами регион.

Зоны крупномасштабных апвеллингов — это наиболее рыбопродуктивные районы Мирового океана. Основные апвеллинги существуют постоянно, но их интенсивность непостоянна. Зона подъема глубинных вод обычно представляет собой ограниченный район, но поднявшиеся воды и их воздействие на океанографические условия и биологические процессы могут распространяться на сотни километров. Апвеллинги меньшего масштаба отмечаются в самых различных районах Мирового океана, создавая гетерогенность условий

обитания рыб. Наиболее характерные зоны апвеллинга приурочены к западным побережьям материков. С апвеллингом связано существование узкой полосы холодных поверхностных вод у тихоокеанского побережья США в районе Калифорнии.

Над Аравийским морем поле ветра под влиянием муссонов существенно меняется в течение года. В январе ярко выраженный апвеллинг отмечается на северо-востоке моря у берегов Пакистана, а в июле — на западе моря, к югу от Аденского залива.

Обильный рост фитопланктона наблюдается в районах дивергенции (расхождения) водных масс, как, например, в экваториальной части Тихого океана и в Норвежском море, где холодные глубинные воды поднимаются на поверхность, компенсируя бедную биогенными элементами воду, относимую от берега ветрами (западное побережье Африки, Центральная и Южная Америки), или где глубинные воды смешиваются с поверхностной водой (Саргассово море).

Рыбы, как биогенные вещества и кислород, являются трассерами апвеллингов и циркуляций.

Рыбы — индикаторы крупных океанических апвеллингов Тихого и Атлантического океанов, создаваемых пассатными течениями. В Тихом океане они берут начало у берегов Перу и Калифорнии, в Атлантическом — у юго-западного и северо-западного берегов Африки. Перуанский апвеллинг расположен на 8–22° ю. ш., Калифорнийский — на 37–24° с. ш., Бенгельский — на 17–35° ю. ш., Канарский — на 3–16° с. ш.

Для всех четырех указанных апвеллингов характерно минимальное количество атмосферных осадков как в самих районах, так и в прилегающих территориях суши. Ни в один из названных районов не впадают крупные реки.

В районах апвеллингов отмечаются более низкие температуры по сравнению со средней для данных широт: в Перуанском апвеллинге отклонения достигают 6–8 °С, в Калифорнийском — 2–3 °С, в Бенгельском — 5–8 °С, в Канарском — 2–3 °С.

В границах апвеллингов в зоне массового развития фитопланктона обычно держатся анчоусы, а дальше распространены сардины и сардинопс.

Апвеллинги вызываются ветровым сгоном поверхностных вод от берега, расходящимися течениями или течениями, отходящими от суши. В местах растекания поверхностных вод в разные стороны (в ветровой тени островов) глубинная вода также поднимается. Регу-

лярный масштабный прибрежный подъем вод наблюдается у берегов Марокко и Австралии.

Апвеллинг наибольшей интенсивности наблюдается у берегов Сомали. Восходящая циркуляция наблюдается у побережий Антарктического материка, Алеутской гряды, в зоне экватора, у северной границы Межпассатного (Экваториального) противотечения.

6.4. РЕЧНЫЕ ГИДРОФРОНТЫ

Высокопродуктивные фронтальные зоны могут формироваться не только на стыке водных масс морского происхождения, имеющих различную температуру и соленость, но и в приустьевых акваториях крупных рек, несущих большое количество растворенных биогенных веществ и органической взвеси. Такие примеры имеются в устьевых зонах Амазонки, Конго, Волги, Дуная, Днепра, Дона и др.

Зоны взаимодействия больших водных масс речного и морского происхождения часто называют речными гидрофронтами [50]. Их положение в море часто маркируется полосами плавника и пены. В зонах гидрофронтов обычно наблюдается изменение цвета воды.

Речные гидрофронты динамичны и непостоянны. Их расположение связано с водностью реки, сезонами года, метеорологическими условиями, степенью зарегулированности стока и пр. Приустьевые акватории рек и их эстуарии в различных морях Мирового океана относятся к числу наиболее продуктивных и привлекательных для рыб различных фаунистических комплексов. Гидрофронты разных рек могут располагаться как далеко от морских берегов, так и непосредственно в их эстуариях и дельтах. Влияние крупнейшей реки в мире — Амазонки прослеживается в открытых водах Атлантического океана на сотни километров от ее дельты.

В зонах, примыкающих к речным гидрофронтам, речные условия сложным образом переплетаются с морскими. На гидрофронтах зачастую проявляется краевой эффект, и состав населения может отличаться большим разнообразием. С морской стороны там преобладают преимущественно морские эвригалитные виды рыб, концентрирующиеся на нагул. С внутренней стороны гидрофронтов преобладают солоноватоводные и пресноводные, достаточно эврибионтные виды рыб.

Внутренние участки речных гидрофронтов, т. е. эстуарии, занимают площадь 1,4 млн км², что составляет менее 0,4 % поверхности

РЫБЫ — ИНДИКАТОРЫ КРУПНЫХ ТИПИЧНЫХ ПРИБРЕЖНЫХ БИОТОПОВ МИРОВОГО ОКЕАНА

Мирового океана. Однако по объему они дают более 4,0 % чистой первичной продукции. По ее концентрации эстуарии не имеют себе равных среди всех морских местообитаний [293]. Эта особенность используется рыбами.

С внешней стороны речных гидрофронтных преобладают пелагические и придонно-пелагические рыбы. В Черноморско-Азовском бассейне к их числу в частности следует отнести хамсу или анчоуса *Engraulis encrasicolus*, черноморскую ставриду *Trachurus ponticus*, сельдей рода *Alosa*.

Многими авторами эстуарии крупных рек рассматриваются как переходные зоны или экотоны между морскими и пресноводными местообитаниями [244].

Кроме собственно речных гидрофронтных в Черноморско-Азовском бассейне фронтальные зоны различных водных масс формируются в Керченском предпроливном пространстве и в Прибосфорском районе. Их индикаторами в первом случае служат типичные для Черного моря представители ихтиофауны, не выдерживающие пониженную соленость Азовского моря. В Прибосфорском районе Черного моря обнаруживаются некоторые типичные для Мраморного и Эгейского морей виды рыб, не выживающих в водах пониженной до 17,0–18,5 ‰ солености. Следует отметить, что положение указанных фронтальных зон также во многом зависит от объема речного стока, сезона года и ветровых ситуаций.

Наряду с перечисленными фронтальными зонами во многих морях формируются хорошо выраженные скачки плотности между поверхностным горизонтом и более глубокими слоями воды, в результате которых в зонах контакта поверхностных и глубинных вод накапливаются взвесь и биогенные вещества. Такие горизонты называются промежуточными.

Благодаря своей повышенной биопродуктивности они привлекают многие виды пелагических рыб, численность которых может достигать огромных величин. В условиях Черного моря индикатором промежуточного слоя обычно служит шпрот *Sprattus sprattus*. На кормежку и для размножения в промежуточный слой в ночное время часто поднимаются различные виды батипелагических рыб.

Даже поверхностный анализ показывает, что в морях по сложности биоценозов мягкие (рыхлые) грунты, как правило, значительно уступают каменистым, а глубоководные биоценозы — прибрежным. Однако в Мировом океане есть несколько типов биотопов, которые наиболее заметно выделяются по биотическому разнообразию. В их число входят: 1 — скально-каменистые; 2 — коралловых рифов и атоллов; 3 — мангровых лесов; 4 — поселений крупных макрофитов (подводные леса); 5 — скоплений плавучих водорослей. Своеобразную биотическую структуру имеют биоценозы мягких грунтов прибрежной зоны в морях, в лиманах и лагунах в приустьевых районах крупных рек.

В большинстве морей на Земле наибольшее видовое разнообразие приходится на глубины до 100–200 м, т. е. на материковую отмель. В Арктике и в Антарктике из-за воздействия льдов оно зачастую сдвинуто на глубины 300–600 м.

Около 75 % береговой зоны современных континентов, свободной ото льдов, занимают песчаные, песчано-каменистые, песчано-илистые, песчано-ракушечные, илистые, илисто-ракушечные грунты. Таким образом, абразионные скально-каменистые участки составляют значительно меньшую протяженность, чем аккумулятивные.

Рыхлые или мягкие грунты характеризуются меньшей гетерогенностью условий, чем твердые. Анализ соотношения площади грунтов на континентальном шельфе на глубинах до 65 м свидетельствует, что илы занимают 37 %, пески — 47 %, скалы, камни, гравий — 6 %. Площади илов во влажных тропиках возрастают до 50 % и снижаются до 10 % в высоких широтах. Площади, занимаемые песками в неэкваториальной тропической зоне, могут достигать до 60 %. Скалы, камни и гравий более обычны в умеренных высоких широтах [365].

Группа скально-каменистых биотопов и группа биотопов мягких грунтов возникли задолго до появления рыб и относятся к числу первичных. В них рыбы эволюционировали около 0,5 млрд лет, находясь под прессом оказывающихся на более высоких ступенях эволюцион-

ной лестницы животных. Все более или менее крупные прибрежные хищники из числа головоногих моллюсков, рыб, амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих вынуждали более мелких и мирных рыб вырабатывать специальные приспособления для выживания в скально-каменистых биотопах, поселениях кораллов, мангровых лесах, зарослях водорослей-макрофитов, где есть твердый субстрат, и биотопах мягких грунтов, как с водной растительностью, так и при ее отсутствии.

Экосистемы скально-каменистых и коралловых прибрежных и барьерных рифов, мангровых лесов, поселений макрофитов, дельт рек, лиманов и лагун являются буферными зонами между сушей и открытым морем. Если экосистемы коралловых рифов и мангровых лесов возникли в тропических и субтропических водах Мирового океана, то остальные формируются и в умеренной зоне, а некоторые — и в полярных областях.

В экосистемах лагун коралловых атоллов, лиманов и лагун, дельт рек, мангровых лесов идет постоянное накопление твердого вещества и происходят постоянные изменения их морфологии (глубина, площадь, линия берега, донные осадки и др.). Биотопы и биоценозы рифообразующих кораллов, мангровых лесов, дельт рек относятся к числу самоформирующихся, выдвигающихся от берега в море.

Контакты различных биот обычно сопровождаются их взаимным проникновением и обогащением.

Экосистемы придаточных водоемов (лиманов, лагун), эстуариев и дельт крупных рек, поселений кораллов, мангровых лесов, водных масс, примыкающих к скальным птичьим базарам, характеризуются повышенной биопродуктивностью и привлекают многих рыб.

Все биотопы Мирового океана можно разделить на две большие группы: во-первых, это биотопы, в которых твердый субстрат отсутствует; во-вторых, биотопы, в которых твердый субстрат присутствует. Роль льда как твердого субстрата для рыб обычно незначительна.

Во всей толще воды, от пленки поверхностного натяжения до самого дна, твердый субстрат, как правило, полностью отсутствует. По этой причине у рыб нет возможности укрыться от более крупных хищников. Однако у рыб пелагиали имеется специальная защитная окраска тела. По этой же причине взрослые рыбы пелагиали либо образуют большие стаи и скрываются среди себе подобных или опускаются в глубокие неосвещенные слои воды и поднимаются ближе к поверхности для питания ночью, либо не поднимаются вообще, проводя в темноте всю жизнь.

Для обеспечения выживаемости пелагические рыбы должны быть малозаметными, достаточно крупными и быстрыми, либо сравнительно мелкими, но образующими большие стаи.

В качестве твердого субстрата для откладывания икры и укрытий некоторые пелагические рыбы используют различные живые организмы и их фрагменты (оболочники, медузы, плавучие водоросли), а также различный мусор природного и антропогенного происхождения.

Из-за опасности быть съеденными на наиболее уязвимых ранних стадиях развития рыбы, обитающие в толще воды, для нереста зачастую подходят к берегу, а их мальки и молодь, только достигнув определенного размера, переходят к полностью пелагическому образу жизни. Некоторые глубоководные пелагические рыбы, а также ряд прибрежных и пресноводных в качестве субстрата для икры используют собственное тело.

Для повышения вероятности того, что какая-то часть эмбрионов, обеспечивающая выживание вида в толще воды, сохранится, большинство пелагических рыб выметывают от десятков тысяч до нескольких миллионов икринок. С энергетической точки зрения, это не очень рационально. В то же время сроки развития пелагической икры, как правило, значительно короче, чем донной.

Наличие того или иного достаточно твердого субстрата, на который рыбы имеют возможность откладывать донную клейкую икру, приводит к резкому сокращению количества выметываемых половых продуктов. Неподвижность субстрата также дает возможность охранять кладки икры, что еще более повышает шансы на выживание личинок и мальков.

Можно констатировать, что среди скал, камней, коралловых рифов, мангров, зарослей макрофитов, в скоплениях плавучих фрагментов водорослей и разного рода мусора на поверхности воды у мальков, молоди и взрослых рыб появляется возможность прятаться от врагов.

Приспособленность прибрежных рыб к обитанию в биотопах абразионного скально-каменистого или аккумулятивного берега имеет очень древние корни, т. к. обычно уже проявляется на уровне родов, семейств и отрядов.

Если у рыб на скально-каменистых участках дна имеется возможность переждать шторм под камнями, в трещинах, гротах, пещерах, то рыбы на мягких грунтах, находящиеся на тех же глубинах, должны отходить на большие глубины, где воздействие волн меньше.

В мелководных заливах, бухтах, лиманах, лагунах многие рыбы находят укрытие от волнения и врагов в зарослях макрофитов мягких грунтов.

Уплощение брюшной части тела, увеличение относительной ширины и уменьшение высоты увеличивают общую обтекаемость течением. Такую форму тела имеют, например, осетровые. Среди рыб, населяющих прибрежные биотопы мягких грунтов в Черном и Азовском морях, имеются виды, входящие в число самых крупных, — камбалы, скаты.

Большинство прибрежных рыб ищет укрытия в различных элементах рельефа дна. Некоторые рыбы закапываются в мягкий грунт. Другие прячутся среди обломков твердых пород. Многие скрываются в зарослях водной растительности. Каждый из основных способов защиты и маскировки требует наличия еще целого ряда специальных приспособлений. Это — соответствующая форма тела и плавников, разного рода выросты, окраска и пр. Внешняя среда, т. е. ландшафт и биотоп, должна соответствовать приобретенным в ходе эволюции приспособлениям у каждого конкретного вида рыб, что и определяет закономерности их распределения [75; 81; 237; 320].

В ихтиофауне абразионных биотопов открытых берегов ведущую роль играют разнообразные донные и придонные рыбы, в то время как среди рыб аккумулятивных берегов уменьшается общее количество видов, и на первый план выходят донные рыбы и рыбы-мигранты, перемещающиеся вдоль берега.

На мягких грунтах многие рыбы приобрели способность закапываться как для укрытия от врагов, так и для того, чтобы внезапно напасть на добычу.

Не считая районов апвеллинга, в удаленных от побережий водах Мирового океана наиболее продуктивными оказываются биотопы и биоценозы контактных зон «море — суша» и «вода — дно». Именно с этими биотопами связано как наибольшее видовое разнообразие рыб, так и разнообразие их экологических групп и эколого-морфологических приспособлений.

К контактной зоне «море — суша» приурочены биотопы и биоценозы: 1 — скальных, каменистых грунтов; 2 — мягких грунтов; 3 — зарослей макрофитов (фитали); 4 — коралловых рифов; 5 — мангров; 6 — приустьевых акваторий рек; 7 — лиманов и лагун; 8 — скоплений плавучих водорослей. Последние наблюдаются как вблизи берегов, так и вдали от ближайшего берега, как, например, в Саргассовом море.

В отличие от биотопов толщи воды, для биотопов контактных зон «море — суша» и «вода — дно» характерна большая гетерогенность условий обитания даже на небольших участках.

Следует отметить, что биотопы скал и камней, как и биотопы мягких грунтов, присутствуют не только в прибрежной зоне Мирового океана, но и на больших глубинах вплоть до абиссали. Однако остальные условия обитания на материковой отмели, материковом склоне и в глубинах океанов имеют большие различия.

Твердый субстрат, представленный в прибрежной зоне горными породами и их обломками, водной растительностью, дает возможность формироваться сообществам перифитонных организмов, что значительно повышает кормовую ценность для рыб таких биогеоценозов. В глубоководных зонах сравнительно молодые горные породы также оказываются субстратом для некоторых организмов-обрастателей, привлекающих рыб.

В прибрежной зоне в последние столетия все большую экологическую роль стали играть различные искусственные сооружения, представляющие собой твердый субстрат или антропоаль.

Ряд подводных или мало возвышающихся над уровнем моря скал на мелководьях, образующихся при разрушении скалистых берегов и дна, называют рифами. Постройки колониальных кораллов называют коралловыми рифами. Функции рифов в прибрежной зоне морей выполняют и различные искусственные сооружения.

7.1. СКАЛЬНО-КАМЕНИСТЫЕ БИОТОПЫ

Главным фактором, воздействующим на береговую линию и прибрежную зону, является волнение. Процесс разрушения коренного берега и переноса сравнительно крупных обломков называется абразией. Противоположный абразии процесс — намыв наносов называется аккумуляцией. Абразия и аккумуляция направлены на выравнивание береговой линии. Приглубые берега подвергаются преимущественно абразии, а отмелье являются аккумулятивными. Разрушение волнами берега, сложенного из рыхлых пород, принято называть не абразией, а размывом.

Берега, сложенные прочными, более или менее монолитными породами, считаются коренными. При их разрушении в прибрежной зоне образуются скопления разных по величине каменных обломков

и из воды могут выступать скалы-останцы. Обломки горных пород в прибрежной зоне являются местообитанием многих прибрежных рыб.

На коренных берегах имеются мысы — участки побережья, вдающиеся окончанием в море. Обычно мысы образованы более прочными породами, чем соседние участки берега, в которых образуются бухты с более мелкими обломками, чем на мысах (галька, гравий, песок разной величины). Каждый абразионный мыс состоит из надводной части разной высоты, более или менее широкой каймы из крупных обломков скал и камней, пояса песка и пояса ила. Из последних могут выступать отдельные скопления камней или одиночные камни.

В районах мысов часто наблюдается резкое изменение направления берега. Для каменных мысов характерно большое количество биотопов, сконцентрированных на относительно небольшой площади дна.

Все стадии образования, эволюции и разрушения мысов связаны с наличием большого количества твердого субстрата и формированием большого разнообразия биотопов и микроиш. Вдоль каменистых подводных и надводных участков, окружающих мысы, образуются пояса гальки, песка и на значительной глубине — ила. В различных щелях и углублениях между скалами и камнями накапливаются тонкие осадки в виде илов — как под действием гравитации, так и благодаря фильтрационной деятельности беспозвоночных. Именно скально-каменистые участки берега обеспечивают максимальную гетерогенность условий в сублиторали.

Твердые субстраты и грубые наносы в прибрежной зоне моря, как правило, связаны либо с современными абразионными берегами либо с существовавшими ранее и давно разрушенными морем. Последние представлены подводными каменистыми продолжениями мысов, каменными банками, рифами, отдельно стоящими скалами, островами. Твердым субстратом являются и участки дна, образованные плитами, лишенными слоя наносов, и даже коренные глины.

Тип ландшафта каменистого берега и дна представлен различными биотопами: 1 — вертикальные каменные стенки; 2 — прибрежные сплошные нагромождения и скопления крупных камней; 3 — скалы и камни, разбросанные на большой площади и разделенные участками дна с мягкими грунтами; 4 — сплошные валунно-глыбовые, галечные и гравийные пляжи; 5 — дно из каменных плит. Твердый субстрат в разных районах и на разных глубинах может обрастать различными

видами макрофитов и бентосных животных, и в нем самом могут поселяться некоторые гидробионты.

Каменистые биотопы в прибрежной зоне могут быть в различных формах и сочетаниях с мягкими донными осадками. В приурезовой зоне вдольбереговые скопления камней могут находиться на гравийных, песчаных, илистых грунтах, нередко с большим содержанием ракуши. Точно так же отдельные нагромождения крупных камней могут обнаруживаться и в удалении от берега на глубинах 10–15 м и более.

С. А. Зернов писал: «Отдельно лежащие камни такого размера, что обычные бури не сдвигают их с места и не переворачивают, дают на своей поверхности приют той же фауне и флоре, как и сплошные скалы» [137].

Между скалами и большими камнями в прибрежной зоне моря образуются лабиринты и разноразмерные щели и полости. В каменных стенках волны вырабатывают волноприбойные ниши, гроты, пещеры, используемые рыбами как укрытия. Крупные обломки твердых пород сохраняют неподвижность даже при сильном волнении, и рыбы находят защиту под ними и в расщелинах между ними.

Каменные стенки, скалы и камни в прибрежной зоне интенсивно обрастают макрофитами, моллюсками, баянусами, мшанками и другими прикрепленными формами. В то же время в составе перифитона присутствуют десятки видов беспозвоночных представителей мейо- и макрозообентоса, служащих рыбам кормом. Зарослевые макрофиты на твердых субстратах образуют как вертикальные, так и горизонтальные поселения, в то время как на мягких грунтах — только горизонтальные.

Для прибрежных донных рыб каменистых грунтов характерно несколько уплощенное в дорзо-вентральном направлении тело, как у многих видов бычков и присосок. У придонно-пелагических рыб уплощение тела происходит в латеральном направлении. Так, относительно высокое тела в Черном море имеют европейский морской карась *Diplodus annularis*, зубарик обыкновенный *D. puntazzo*, спар золотистый *Sparus aurata*, смарида средиземноморская или менола *Spicara maena*, морская ласточка *Chromis chromis*, зеленый губан *Labrus viridis*, зеленушка рулена *Symphodus tinca*.

Для удержания на твердом субстрате при сильных течениях рыбы семейства присосковых (Gobiesocidae) и многие виды бычков (Gobiidae) имеют специальные приспособления-присоски, образо-

ванные сросшимися брюшными плавниками. Присоска нужна не только, чтобы противостоять движениям воды, но и чтобы прикрепляться к верхней поверхности гнезд во время оплодотворения икры и удерживаться на вертикальных каменных стенках.

В биотопах скал и камней не только донные, но и придонно-пелагические рыбы не образуют больших стай, а охотятся и держатся либо поодиночке, либо сравнительно небольшими группами. Большинство хищных рыб, населяющих каменные биотопы, нападают на жертву из засады.

Ихтиоцен валунно-галечных участков прибойной полосы в Черном море простирается от уреза воды до глубины 1,5–2,0 м. Из-за повышенной гидродинамики и подвижности обломков макрофиты и животные-обрастатели часто не успевают на них закрепляться. Для этой зоны в Черном море характерны некоторые виды морских собачек (Blenniidae), присоски (Gobiesocidae), бычок-рыжик *Neogobius eurycephalus*. Вблизи уреза воды на галечном грунте встречаются мелкие виды морских собачек, бычок-цуцик *Proterorhinus marmoratus* и мальки некоторых других бычков.

Во вдольбереговом каменном поясе, образованном сравнительно небольшими камнями, в той или иной мере поросшими водорослями и организмами-обрастателями, в Черном море до глубин 3–5 м, где волнение сказывается в меньшей степени, обитает наибольшее количество видов мелких прибрежных рыб (Gobiidae, Blenniidae, Gobiesocidae, Labridae, Sparidae, Scorpaenidae, Syngnathidae, Atherinidae и др.).

В Черном море на скально-каменном дне на глубинах до 10–15 м, среди и над зарослями цистозиры *Cystoseira barbata* и филлофоры, в глубоких расщелинах и гротах встречаются морские окуни (Serranidae), горбыли (Sciaenidae), морские ласточки (Pomacentridae), спаровые (Sparidae), губаны (Labridae), смариды (Centracanthidae) и др.

Наиболее богатые рыбами в видовом отношении — скальные и скально-каменные ландшафты с зарослями крупных многолетних водорослей. В Черном море в зарослях филлофоры на мягких грунтах могут обнаруживаться до 40 видов рыб. Многие из них приобретают покровительственную розовую или красновато-бурую окраску.

Водоросли рода *Corallina* образуют из твердых известковых члеников кустистые слоевища высотой до 10–12 см и участвуют в образовании известковых рифов. Такие поселения привлекают мелких рыб.

Представители семейства муреновых (Muraenidae) широко распространены в тропических и теплых морях в скально-каменных биотопах и биотопах коралловых рифов. Обитают в узких расщелинах и глубоких норах среди крупных обломков.

В щелях и норах коралловых рифов обитают пестро и ярко окрашенные острохвостые угри (Ophichthyidae).

Рыбы из подсемейства налимообразных (Lotinae), как и другие тресковые рыбы, обитают в холодных и умеренных водах, многие из них — в скально-каменных биотопах. В Черном море средиземноморский треххвостый морской налим *Gaidropsarus mediterraneus* живет на каменном грунте с водной растительностью. Прячется под камнями, в щелях между камнями и узких расщелинах.

Многие рыбы подотряда собачковидных (Blennioidei) из семейств морских собачек (Blenniidae), троеперов (Tripterygiidae), клиновых (Clinidae), стихеевых (Stichaeidae), маслюковых (Pholidae) населяют скально-каменные прибрежные биотопы с водной растительностью.

Батраховые, или рыбы-жабы (Batrachoididae), населяют каменные участки дна с зарослями макрофитов и заросли zostеры. Подобно бычкам (Gobiidae) икру откладывают под камни, в створки раковин моллюсков и на любые твердые предметы подходящей величины и формы.

Присосковые или морские уточки (Gobiesocidae) — донные прибрежные рыбы, распространенные в тропических, субтропических и умеренно теплых водах. Они обитают на каменном дне в литорали и сублиторали в морских и солоноватых водах. Благодаря присоске из сросшихся брюшных плавников могут прочно прикрепляться к твердым поверхностям. Некоторые откладывают икру на водную растительность, но большинство — на камни и раковины моллюсков.

Скорпеновые (Scorpaenidae) — донные и придонные рыбы, живут возле прибрежных рифов и скал. Представители самого большого рода семейства — морские окуни *Sebastes* — предпочитают заросли водорослей.

Терпуговые (Hexagrammidae) обитают вблизи берегов среди подводных скал, рифов и в зарослях водорослей.

Семейство губановых (Labridae) насчитывает более 500 видов. Все губановые — обитатели прибрежной зоны, обычны у каменных и заросших водорослями берегов, а также у рифов.

Рыбы семейств хирургов (Acanthuridae), занкловых (Zanclidae), сигановых (Siganidae) населяют скальные и коралловые рифы, поросшие водной растительностью.

Макрели или королевские макрели (*Scomberomorus*), обитают только в прибрежной пелагиали, вблизи коралловых рифов и у каменистых побережий.

Многие рыбы, населяющие в тропической зоне коралловые рифы, в умеренном поясе обитают в скально-каменистых биогеоценозах. К их числу можно отнести спаровых (*Sparidae*) и бериковых (*Berycidae*) рыб.

7.2. КОРАЛЛОВЫЕ РИФЫ

Не все рифы коралловые и не все кораллы образуют рифы [225]. Коралловые острова являются доказательством крупных колебаний уровня Мирового океана [186].

Рифовые сообщества, включая и рыб, время от времени исчезали на Земле. Видимо, это происходило по разным причинам, прежде всего из-за резких изменений уровня Мирового океана и значительных колебаний температуры и солености.

Строителями настоящих рифов являются или колониальные организмы, или организмы, образующие скопления. Образуют колонии многие кишечнополостные, губки, мшанки и другие беспозвоночные. Рифовые скопления могут формировать известковые водоросли, губки, брюхоногие моллюски, полихеты с известковыми или песчаными трубками, усоногие раки.

Современные коралловые рифовые экосистемы имеют циркумтропическое распределение. Пространственная структура мелководных коралловых рифовых экосистем весьма разнообразна [283].

По количеству видов экосистемы коралловых рифов, как правило, богаче всех остальных типов рифов, образованных другими организмами, и рифов, имеющих скальное происхождение.

Количество видов современных рифообразующих кораллов превышает 500. В начале 1980-х гг. общая площадь коралловых рифов составляла около 600 тыс. км², к 2000 г. она сократилась примерно до 250 тыс. км² (0,07 % площади Мирового океана).

Более 70 % всех рифовых экосистем располагаются в Индо-Пацифике, 24 % — в Атлантическом океане. Более 50 % всей площади

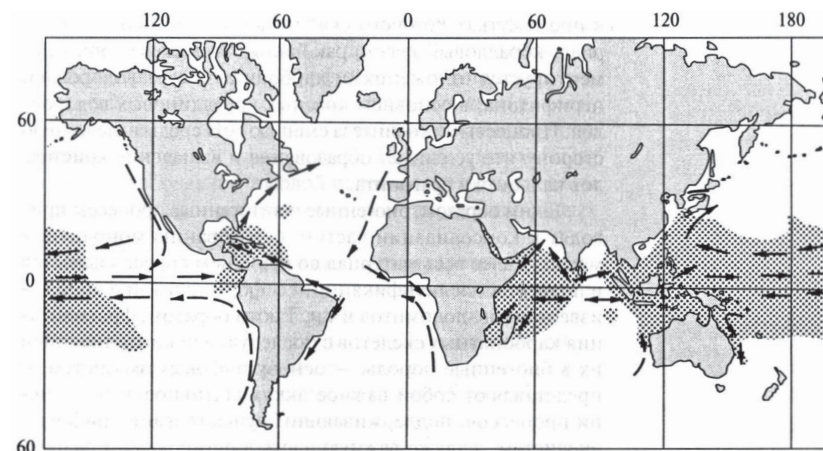


Рис. 7.1. Распространение коралловых рифов в Мировом океане [336]: сплошные стрелки — теплые течения, пунктирные — холодные течения

современных тепло- и мелководных рифов приходится на береговые, барьерные и окаймляющие рифы (рис. 7.1).

Основные массивы рифов расположены в морях Юго-Восточной Азии (45 % мировой площади рифов), около 14 % — в Атлантике, 17 % — в Индийском океане, 18 % — в Тихом и 6 % — в Красном море. Около трети коралловых рифов мира уже погублено. При существующей тенденции некоторые рифы могут быть уничтожены к 2030 г.

Глубины в лагунах коралловых поселений иногда достигают 50 м. В лагунах имеются обширные заросли морских трав.

Мелководные коралловые рифы, которые иногда называют «морскими тропическими лесами» или «подводными садами», образуют одну из самых разнообразных экосистем на Земле. Занимая менее 0,1 % поверхности Мирового океана, равную примерно половине площади Франции, они служат домом для по крайней мере 25 % всех морских видов животных, включая рыб, моллюсков, червей, ракообразных, иглокожих, губок, кишечнополостных и других [128].

Считается, что современные рифовые экосистемы наиболее богаты видами за весь период существования — с кембрия [369]. Основания современные рифов начали формироваться в конце мезозоя — начале кайнозоя. Толщина известковых массивов, образовавшихся за период конец мезозоя — начало триаса, достигает 2 км и более. В прошлые эпохи — в девоне, карбоне, перми, триасе коралловые

экосистемы уже насчитывали десятки тысяч различных видов гидробионтов, многие из которых давно вымерли. С рифами так или иначе связано существование более 6 тыс. видов рыб [309; 338].

Для рифовых коралловых экосистем характерна очень высокая продуктивность на протяжении всего года [308; 309], что в сочетании с постоянно высокими температурами создает условия для видового разнообразия рыб.

Обширные рифовые поселения кораллов впервые в Мировом океане появились еще в силурийский период в теплых водах около 400 млн лет назад. Силурийские и девонские коралловые образования обнаружены во многих частях света. Биоценозы кораллов уже существовали, когда рыбы только начали осваивать Мировой океан.

Распределение поселений кораллов ограничено в основном теми районами Мирового океана, в которых температура воды на поверхности никогда не опускается ниже 20,5–21,0 °С. Одиночные кораллы отмечаются и в более холодных водах. В тропической зоне Мирового океана широко распространены рифообразующие или герматипные кораллы. Коралловые рифы в прошлые геологические эпохи были распространены значительно шире, чем теперь, что определенно указывает на связь с особенностями палеоклимата [225] и антропогенным влиянием.

Установлено, что по числу видов кораллов особенно выделяется Индо-Малайский центр видового разнообразия. Количество встречающихся там видов в десять раз больше, чем в Карибском регионе и в Атлантике в целом [382].

Многие авторы из-за богатства видов животных и растений, яркости красок сравнивают колонии кораллов с оазисами в пустыне. Особенно контрастно они выглядят на фоне малонаселенных вод пелагиали океанов. В настоящее время в Мировом океане те или иные колонии кораллов обнаруживаются не более чем на 30 % его площади.

Различают три основные формы коралловых рифов: береговые, барьерные и атоллы.

Характерная черта береговых рифов — отсутствие лагуны. Обычно береговые рифы имеют небольшую протяженность, но в то же время береговой риф Красного моря имеет длину около 4 тыс. км.

В отличие от берегового, характерным признаком барьерного рифа является наличие прибрежной лагуны, располагающейся между рифом и берегом.

Атоллы формируются на вершинах подводных поднятий и имеют более или менее правильную кольцевую форму. Такая форма атолла обусловлена наличием в центре рифа замкнутой или сообщающейся с водами океана лагуны.

Наиболее распространенной формой коралловых поселений являются береговые окаймляющие рифы и атоллы. Барьерные рифы встречаются реже и имеют большие размеры. Если береговые и барьерные рифы имеют преимущественно линейную структуру, то атоллы — это сооружения, имеющие форму сплошного или разорванного кольца, окружающего сравнительно мелководную лагуну. Основанием для береговых и барьерных рифов служат скальные поднятия на необходимую глубину. Основанием для атоллов обычно служат вершины подводных вулканов или других каменистых подводных поднятий. Атоллы характерны прежде всего для тропических широт Тихого и Индийского океанов. Многие атоллы утрачивают внутреннюю лагуну и превращаются в коралловые острова.

Для успешного роста и развития рифообразующих кораллов необходимо, чтобы вода обтекала их не слишком быстро и не слишком медленно.

Линейная скорость роста кораллов может достигать 10–17 см в год [309]. Коралловые биоценозы, представленные в тропической зоне Мирового океана, обычно образуются от литорали до глубины 50–80 м как вблизи берегов, так и на поднятиях в открытых водах. Наибольшего изобилия жизнь в рифовых биоценозах достигает в некотором удалении от берега.

Условия существования рыб в лагунах атоллов и с их внешней стороны существенно отличаются, что находит свое отражение в возрастном, размерном и видовом составе ихтиофауны. Лагуна атолла Кваджалейн (Меншикова), входящего в состав Маршалловых островов в Тихом океане, имеет длину 120 км и ширину до 30 км. Эта самая крупная в мире лагуна (площадь 2174 км²) предоставляет рыбам разнообразные условия обитания.

Наибольшим поселением рифообразующих кораллов в современном океане является Большой Барьерный риф — гряда из более чем 2900 отдельных коралловых рифов и 900 островов в Коралловом море, тянущаяся вдоль северо-восточного побережья Австралии на 2500 км и имеющая общую площадь 340 тыс. км². Его ширина в северной части — около 2 км, в южной — до 150 км. Большая часть рифов скрыта под водой и обнажается во время отливов. На юге риф отстоит

от берега на 300 км, а дальше к северу приближается к материку на расстояние до 32 км. Ряд рифов под влиянием абразионно-аккумулятивной деятельности моря превратился в коралловые острова. Между материковым берегом и Большим Барьерным рифом находится естественный канал глубиной до 50 м.

Максимум видового богатства в коралловых экосистемах приходится на диапазон глубин 15–40 м [370].

Среди рифов есть полностью погруженные и обнажающиеся, у которых верхние части при отливе выходят на поверхность.

В экосистемах рифов обычно наблюдается поясное распределение биоценозов от поверхности воды и до основания рифа. В соответствии с положением поясов происходит и распределение рыб-обитателей кораллов.

Рифовым биоценозам присуще четкое зональное деление. Организмы рифов в большинстве плохо приспособлены к дальним странствиям в открытом океане, он служит для них таким же непреодолимым препятствием, как и для наземных животных.

По некоторым расчетам, если все поселения коралловых рифов выстроить в цепочку, то она опояшет Земной шар.

Коралловые рифы, по сути дела, являются одним из типов абразионных берегов. Они подвержены сильному воздействию штормовых волн. Внешняя их сторона частично разрушается ураганными штормами. Обломки накапливаются у основания рифа, и во многих случаях глубины там становятся пригодными для поселения и роста кораллов. Рифы разрастаются. В случае с атоллами наблюдаются большие различия в глубинах с внешней стороны кольца и в лагуне. В защищенной от штормов и сильных ветров лагуне с глубинами от одного до нескольких метров складываются благоприятные условия для мальков и мелких рыб. С внешней стороны кольца при глубинах до нескольких десятков, а то и сотен метров, могут обитать крупные рыбы, иногда заходящие в лагуну. При этом вода в лагуне хорошо освещена и прогревается лучше, чем с внешней стороны. В то же время при некоторых ситуациях содержание кислорода в воде лагуны может быть ниже, чем с внешней стороны кольца. На протяженных коралловых рифах всех типов могут формироваться участки с коралловым песком, что позволяет там обитать рыбам, предпочитающим аккумулятивные берега.

Некоторые представители семейств спинороговых (*Balistidae*), единороговых (*Monacanthidae*) и иглобрюховых (*Tetraodontidae*),

питаясь кораллами, размалывают их, пропуская через кишечник в огромном количестве и, таким образом, участвуют в образовании белоснежного кораллового песка.

На рифах Калифорнийского залива желтохвостая рыба-хирург *Prionurus punctatus* питается исключительно мелкими нитчатыми водорослями, как-то *Ceramium*, *Polysiphonia*, *Gracillaria* [375].

Коралловые биоценозы, наряду с биоценозами скал и камней с зарослями макрофитов, покрытых эпифитами, характеризуются наибольшим видовым разнообразием в Мировом океане и населены комплексом близких видов.

Пространства рифов, занятые ветвистыми кораллами, представляют собой прекрасные убежища для рыб коралловых биоценозов, которые обычно держатся неподалеку от зарослей и сразу скрываются в них в случае опасности. Крупные хищники, держащиеся с внешней стороны рифов, не рискуют преследовать добычу среди колючих препятствий из кораллов.

Коралловые губки (*Sclerospongiae*) известны с мезозоя. Образуют колонии шириной до 1 м и высотой до 0,5 м. Всего их — 10 видов. Обитают на мелководье среди коралловых рифов Вест-Индии, в западных частях Тихого и Индийского океанов, а также в Средиземном море.

Представители семейства единороговых (*Monacanthidae*) наряду с другими рыбами не только находят убежище в зарослях кораллов, но и питаются исключительно полипами рифообразующих форм.

Сезонные штормы выносят за пределы коралловых рифов много легкодоступной пищи. Это вызывает соответствующие миграции нектонных организмов, вслед за которыми подходят планктоноядные и хищные рыбы.

Коралловые рыбы относятся к нескольким отрядам и многим семействам и не составляют единой систематической группы. К жизни в биоценозе коралловых рифов эти рыбы перешли в разные геологические периоды. Всех их объединяют экологические условия обитания. Всего известно около 2800 видов рыб, обнаруживаемых непосредственно в составе коралловых биоценозов. Только на одном коралловом атолле Рароиа (Тихий океан) описано около 400 видов рыб, что в 1,5 раза больше, чем во всем Черном море.

В биоценозе коралловых рифов отмечены как крупные донные хищники, нападающие из засады, вроде мурен, так и придонно-пелагические — акулы и ряд других, однако не причисляемых к чис-

лу коралловых рыб. Мурены нескольких видов скрываются в щелях и укрытиях и очень редко выходят из них полностью. Как в лагунах атоллов, так и с наружной стороны рифов всегда держатся акулы. Чаще всего обнаруживается рифовая акула (*Triacodon obesus*), имеющая длину до 2 м. В туннелях и гротах рифов поодиночке укрываются хищные груперы (*Epinephelus*). Как и мурены, эти крупные рыбы также нападают из засады.

Необходимо отметить, что на коралловых рифах использование сетей затруднено или вообще невозможно, что в какой-то степени способствует сохранению рыбного разнообразия.

Обитателями коралловых рифов и подводных скал тропической зоны и индикаторами таких биотопов являются обычно ярко окрашенные рыбы-ангелы из семейства помакантовых (*Pomacanthidae*), рыбы-бабочки из семейства щетинозубовых (*Chaetodontidae*), рыбы-попугаи из семейства скарсовых (*Scaridae*), рыбы-хирурги из семейства хирурговых (*Acanthuridae*) и др. Большинство коралловых рыб ярко и пестро окрашены, некоторые имеют расчленяющую окраску. Ряд коралловых рыб являются ядовитыми.

Индикаторными рыбами коралловых поселений являются амфиприоны (*Amphiprion*), живущие в симбиозе с актиниями, и дасцилусы (*Dascyllus*), молодь которых также находится в симбиозе с актиниями.

У коралловых рыб-попугаев (*Scaridae*) зубы сливаются, образуя подобие клюва, которым они дробят раковины моллюсков и обламывают веточки кораллов.

Коралловые рыбы-бабочки (*Chaetodontidae*) относятся к самым пестрым и ярко окрашенным животным Мирового океана. Все виды этого семейства распространены только в тропической зоне и держатся исключительно на мелководьях. Питаются рыбы-бабочки как полипами кораллов, так и мелкими беспозвоночными, обитающими в их колониях.

Типичными рыбами коралловых рифов являются дасцилус полосатый (*Dascyllus aruanus*), ангел-император (*Pomacanthus imperator*), королевская рыба-ангел (*Pygoplites diacanthus*), длиннорылая рыба-бабочка (*Forcipiger longirostris*), полосатая мурена *Echidna nebulosa* и др. Узкополосая макрель (*Scomberomorus commerson*) особенно обычна в водах Большого Барьерного рифа и других аналогичных биотопов.

Среди рыб, окаймляющих или береговых поселений кораллов Африки, встречаются ярко окрашенные мавританский идол или ро-

гатый занкл (*Zanclus cornutus*) из семейства занкловых (*Zanclidae*) и белоперая кабуба (*Heniochus acuminatus*) из семейства щетинозубых (*Chaetodontidae*), а также разные виды каменных окуней (*Serranidae*), самый крупный из которых промикропс (*Promicrops lanceolatus*) достигает в длину 3,6 м. В протоках рифов обнаруживаются барракуды *Sphyræna jello* и др. С внешней стороны рифов встречаются акулы и скаты, рыбы-парусники (*Istiophorus platypterus*), синие марлины (*Makaira nigricans*).

Одной из наиболее многочисленных групп, населяющих преимущественно прибрежные тропические и субтропические воды Мирового океана, являются представители отряда иглобрюхообразных или ростночелюстных (*Tetraodontiformes*). Они обитают среди коралловых рифов, скал, зарослей водной растительности.

Клоуновые рыбы (*Antennariidae*) — среднего размера и мелкие шаровидные рыбы длиной 5–40 см встречаются повсеместно в теплых тропических и субтропических водах среди коралловых рифов и зарослей водорослей.

Типичными обитателями рифов являются колюшковые *Gasterosteidae*, флейторыловые (*Aulostomidae*), свистульковые (*Fistulariidae*), бекасовые (*Macrorhamphosidae*), кривохвостые (*Centriscidae*), игловые (*Syngnathidae*), трубкарыловые (*Solenostomidae*) и др.

Для мелководных коралловых рифов характерны рыбы-солдаты или рыбы-белки (*Holocentridae*), в окраске которых доминируют красные и серебристые цвета. Это — оседлые придонные рыбы, постоянно живущие на одном и том же рифе на глубине до 10–15 м. Рыбы-солдаты ведут преимущественно ночной образ жизни, а днем их можно обнаружить только в расщелинах и гротах между кораллами, где они скрываются от врагов.

В отличие от взрослых особей серебристые длинноносые мальки рыб-солдат проходят в своем развитии пелагическую стадию и нередко попадают в открытом океане в большом удалении от берегов. Эти мальки в некоторых районах составляют один из обычных компонентов питания океанических тунцов и других хищных рыб.

Снэпперы или рифовые окуни (*Lutianidae*) — прибрежные, в основном морские рыбы, держатся преимущественно вблизи коралловых рифов, у мангровых зарослей, среди скал, где охотятся за рыбой, составляющей основную их пищу. Предпочитают песчаные, песчано-ракушечные, ракушечные и коралловые грунты на глубинах менее 100 м.

Рифовые окуни из рода цезио (*Caesio*) обитают в Индийском океане и в западной части Тихого океана, ведут стайный образ жизни, предпочитая районы коралловых рифов и зарослей подводной растительности.

Летриновые (*Lethrinidae*) — типичные обитатели прибрежных вод тропических областей. Встречаются среди коралловых рифов, скал, нагромождений камней и зарослей подводной растительности.

Сравнение населения коралловых рифов показало, что число видов коралловых рыб в Индо-Пацифике более чем в 3,5 раза превышает таковое в Атлантике, т. е. 2200 и 600 видов соответственно [225]. Хотя в ходе исследований цифры изменяются, однако общая картина сохраняется.

Коралловые рыбы издавна вылавливаются аборигенами для использования в пищу. Многие коралловые рыбы стали исчезать из экосистем коралловых рифов из-за чрезмерного вылова для целей аквариумистики и из-за загрязнения водной среды.

Общую площадь мелководных коралловых рифов оценивают в 0,2 % от площади Мирового океана [372]. Однако большая их часть в настоящее время в той или иной мере повреждена в результате антропогенной деятельности [382].

Кораллиновые (*Corallinaceae*) — это семейство красных водорослей, слоевища которых имеют различную форму и пропитаны известью. Отмечены во всех широтах от Арктики до Антарктики. Кораллиновые водоросли играют важную роль в формировании коралловых рифов.

Колонии мадрепоровых кораллов имеют разнообразную форму и размеры. Основную часть колонии составляет известковый скелет. Известно около 2500 видов, представители которых встречаются во всем Мировом океане кроме Арктики. Заросли глубоководных мадрепоровых кораллов часто называют банками.

В Мировом океане имеются сообщества глубоководных рифов, известных с глубин до 6000 м. Наибольшее количество рифов формируют около 10 видов кораллов. Это, прежде всего, *Lophelia pertusa*, а также *Madrepora oculata*, *Enallopsammia profunda*, *Goniocorella dumosa*, *Oculina varicosa* и др.

В глубоководных рифовых сообществах водоросли, в отличие от тепловодных и мелководных, отсутствуют. Мадрепоровые кораллы *Madreporaria* и *Scleractinia* живут исключительно в глубоководных рифах. Глубоководные коралловые рифы представляют собой заросли

кораллов с крупными полипами, питающимися способом фильтрации. Глубоководные коралловые рифы встречаются в основном при температуре 4–13 °С. Глубоководные кораллы заселяют подводные возвышенности и отсутствуют в понижениях дна. Отдельные рифы могут образовывать протяженные образования длиной в десятки километров. В центре рифа высота зарослей кораллов может достигать 10–30 м. На глубоководных рифах в европейских водах отмечено более 1,3 тыс. видов макрозообентоса [128].

7.3. МАНГРОВЫЕ ЛЕСА

Мангровые леса или мангры — древесно-кустарниковые сообщества, развитые на периодически затопляемых участках морских побережий и устьев рек, прикрытых от сильного волнения коралловыми рифами или прибрежными островами. В них преобладают илестые и песчаные грунты. Мангры расположены в основном во влажных тропиках Южной Азии, Восточной Африки, Австралии и Океании. Западное побережье Африки и тропическое побережье Америки манграми бедны.

В прибрежной зоне тропиков мангровые экосистемы занимают площадь береговой линии тропических и субтропических морей и океанов около 181 тыс. км². Их распространение ограничено зимней изотермой 20 °С [349].

Для обозначения всех деревьев, приспособившихся к жизни в засоленной, пропитанной водой почве и к колебаниям уровня приливов, используется термин «мангры». Вечнозеленые листовые леса, слагающие мангры, — галофиты с пневматофорами (надземные дыхательные корни) и ходильными корнями. Плоды — с воздухоносной тканью, благодаря чему они могут длительное время плавать в воде.

В состав мангровых лесов входят разнообразные растения, приспособившиеся к частой затопляемости приливами, отсутствию кислорода в почве и ее подвижности, а также к повышенной солености воды. «Истинными» манграми (которые встречаются почти всегда только в среде обитания мангров и редко где-либо еще) являются около 54 видов 20 родов, относящихся к 16 семействам. Средняя высота таких лесов — 10–15 м.

Чаще всего они состоят из представителей родов *Rhizophora*, *Sonneratia*, *Bruguiera*, *Avicennia* и др. У ризофор жесткие листья и со-

бренные в чашечки цветы. Виды мангровых восточноафриканского побережья и Мадагаскара близкородственны азиатским видам, которые встречаются и на тропическом побережье восточной части Южной Америки. В мангровых лесах существует своя водная и наземная фауна. Мангры представляют собой буферную зону между сушей и морем, отличающуюся высокой продуктивностью.

Мангровая растительность создает собственное местообитание и постепенно выдвигается в океан в подходящих местах. Ее корневая система задерживает разного рода взвесь. Заросли мангров противостоят морской эрозии. Они наряду с кораллами создают морские берега и являются биотопом для водных животных. В мангровых лесах нет такого обилия красок, как в поселениях рифообразующих кораллов. В то же время корни мангровых деревьев также представляют собой твердый субстрат, но на аккумулятивных берегах, к которым могут прикрепляться как водоросли, так и различные беспозвоночные животные.

Мангровые леса подвержены регулярному воздействию приливов и отливов. Однако воздействие создаваемых ими движений воды на различных участках мангров проявляется по-разному. Наибольшему воздействию подвергается внешняя, морская сторона мангрового леса, резко тормозящая скорость течений при приливе. Во внутреннюю часть мангрового леса течения проникают по протокам, а вне их образуются участки, где горизонтальные движения воды практически полностью отсутствуют и содержание кислорода в воде понижено.

Самая большая мангровая экосистема (более 1 млн га) находится в дельте рек Ганг и Брахмапутра на территории восточной Индии и Бангладеш, на северном побережье Бенгальского залива. Это огромная сеть эстуариев с высотой прилива от 2 до 6 м. В указанной экосистеме отмечено более 150 видов рыб [364].

Представители семейства ризофоровых (*Rhizophoraceae*) из родов *Rhizophora*, *Bruguiera*, *Sesuvium* и *Kandelia* являются главным компонентом в формировании мангровых экосистем. Во время высоких приливов заросли почти полностью оказываются под водой.

Вдоль внутреннего края юго-восточной части Мексиканского залива расположен единственный на востоке Соединенных Штатов мангровый лес. Здесь он вдаётся вглубь суши на 30 км. Некоторые мангровые деревья вырастают в высоту почти на 30 м.

В мангровых лесах происходит накопление органического вещества, которое затем приливно-отливными течениями выносится в более глубокие участки прибрежной зоны.

В затопляемых мангровых лесах складываются благоприятные условия для многих видов моллюсков и ракообразных. Их пелагические личинки, а также молодь являются кормом для мальков и взрослых особей многих прибрежных рыб, которые, в свою очередь, привлекают более крупных хищников. Сплетения воздушных корней затрудняют их выедание хищниками. В мягком грунте обитают различные беспозвоночные, служащие рыбам кормом.

Мангровые леса как биотоп по своей площади заметно уступают скально-каменистым и коралловым рифам и являются местообитанием для рыб преимущественно аккумулятивных берегов. В отличие от коралловых рифов глубины в мангровых зарослях не превышают нескольких метров, освещение ослаблено кроной деревьев, а на дне находятся преимущественно илы и песок. Благодаря тени стоящих в воде деревьев вода меньше прогревается, чем в лагунах атоллов или тыловой части барьерных и прибрежных коралловых рифов. Твердый субстрат в виде корней деревьев приподнят над дном.

В мангровых лесах образуется огромная сеть защищенных водных протоков. В мангровых лесах Мексиканского залива обитают робало или снуки (*Centropomus*) — сильные рыбы длиной до 30–90 см, напоминающие по внешнему виду и биологии обыкновенного судака. В море держатся преимущественно вдоль песчаных пляжей, во множестве встречаются в солоноватых лагунах, но основная зона их обитания — эстуарии. Будучи толерантными к изменениям солености, робало не выносят понижения температуры ниже 28,0–31,5 °С. Основу их питания составляют рыбы, преимущественно мохарровые (*Gerridae*), кефали (*Mugilidae*), головешковые (*Eleotridae*), бычковые (*Gobiidae*), а также ракообразные. Питаются главным образом ночью. Нерестятся робало летом вблизи устьев рек и в солоноватых водах.

На открытых плесах держатся и охотятся на мелких рыб тарпоны из семейства тарпоновых (*Megalopidae*). Как уже упоминалось, внешне они напоминают крупных сельдей, однако не состоят с ними даже в отдаленном родстве. Тарпонов относят к самой примитивной группе костистых рыб — они имеют архаичные черты и соединяют особенности строения сельдеобразных и угреобразных. Плавательный пузырь у тарпонов ячеистый, т. е. они приспособлены к жизни в условиях дефицита кислорода как двоякодышащие рыбы. Их личинки-лептоцефалы напоминают личинок угреобразных, они так же плавают у поверхности и в толще воды до того времени, как приобретут внешний вид взрослых особей.

Длина тела атлантического тарпона (*Megalops atlanticus*) может достигать 2,5 м, масса — 160 кг, продолжительность жизни — 55 лет. Взрослые особи являются хищниками и питаются рыбой (кефалиями, морскими сомами, сельдями, саргановыми). Могут заходить в солоноватоводные заливы, эстуарии и даже в пресноводные устья рек (рис. 7.2).

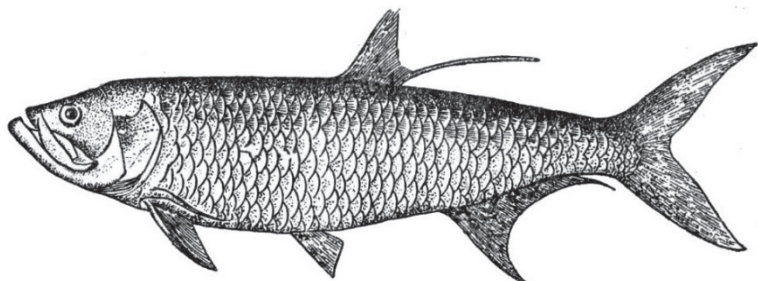


Рис. 7.2. Общий внешний вид атлантического тарпона *Megalops atlanticus* [320]

Близкие к тарпоновым элопсы (*Elops*) также встречаются в мангровых лесах всех океанов. В отличие от тарпонов образуют стаи. Питаются мелкой рыбой и ракообразными.

Прыгуновые (*Periophthalmidae*) обитают на литорали, в устьях рек, заливах, лагунах, в мангровых зарослях. Обыкновенный илистый прыгун (*Periophthalmus barbarus*) распространен в тропиках западной Африки, от Сенегала до Анголы. У илистого прыгуна большие глаза приподняты над головой, расположены близко друг к другу и очень подвижны (рис. 7.3).

На илистом и илисто-песчаном дне мангровых лесов встречаются лентобычковые (угребычковые) рыбы (*Taenioididae*) и микродесмиевые (*Microdesmidae*). Представители лентобычковых для нереста выкапывают глубокие (более 50 см) норы с двумя и более ходами. Микродесмиевые, напоминающие по форме тела червя, также делают в грунте свои ходы.

Филиппинские бычки пандака (*Pandaka pygmaea*) и мистихтис (*Mistichthys luzonensis*) являются самыми маленькими представителями ныне живущих позвоночных животных. Самцы становятся половозрелыми при длине от 7,5–11,0 мм, самки — от 10,5 до 14,0 мм. Эти крошечные рыбки совершенно прозрачны и практически невиди-

мы в воде. Обитают в солоноватой и морской воде лагун, эстуариев, устьев рек и мангровых зарослей.

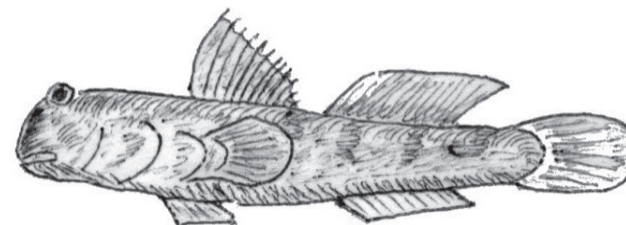


Рис. 7.3. Общий внешний вид индоокеанского илистого прыгуна *Periophthalmus koelreuteri* [124]

В солоноватой воде эстуариев рек между сплетениями корней мангровых деревьев суетятся небольшие желтые рыбки семейства *Toxotidae* с пятью-шестью большими черными пятнами на боках. Они плавают вблизи поверхности, осматривая нависающие ветки. Завидев насекомое, рыбки высовывают голову из воды и выбрасывают тонкие струйки воды, стараясь сбить его в воду и схватить. За эту особенность их называют брызгунами. Полосатый брызгун (*Toxotes jaculatrix*), длиной до 15–20 см, распространен от Ост-Индии до Австралии. Наряду с илистыми прыгунами брызгуны являются индикаторными видами мангровых лесов.

Небольшие (длиной не более 10–20 см), обычно ярко окрашенные и подвижные рыбы семейства апогоновых или кардиналковых (*Arogonidae*) широко распространены в тропической зоне в основном на мелководьях в Индийском и Тихом океанах. Обитают у коралловых рифов, среди водорослей, в мангровых болотах.

В мангровых зарослях обнаруживаются луцианы (*Lutjanus*) из семейства рифовых окуней (*Lutianidae*), где они охотятся за мелкой рыбой, составляющей основу их пищи.

Нередко в протоках, пересекающих мангровые болота, встречается усатая акула-нянька *Ginglymostoma cirratum*, длина которой может достигать 4,3 м.

Многие рыбы, и особенно кефали рода *Mugil*, заходят в протоки мангровых зарослей для питания перифитомом. Здесь отмечены как мальки кефалей, так и их взрослые особи.

В отличие от скально-каменистых биотопов и коралловых рифов, где твердый субстрат в виде обломков горных пород и кораллов со-

четается преимущественно с песчаным грунтом, в мангровых лесах твердый субстрат представлен древесиной, а на дне преобладают илы.

7.4. ПОСЕЛЕНИЯ МАКРОФИТОВ

Одной из самых богатых жизнью прибрежных зон океана является биотоп, названный фиталью, представляющий собой пояс морских водорослей и морских трав, распространяющийся с глубины 1,0–1,5 м и в отдельных местах до 150–180 м. Обычно же поселения макрофитов не отмечаются глубже 30–50 м [141; 169].

Высшие водные растения (морские травы) *Thalassia* и *Posidonia* распространены в тропической области до глубин 90–100 м. Их поселения называют «подводными лугами» в отличие от зарослей бурых водорослей, образующих в умеренных широтах поселения, называемые «подводными лесами» [379].

Поселения некоторых крупных водорослей в прибрежных водах умеренных широт образуют настоящие подводные леса. Часто такие растения простираются от дна к поверхности на 10–25 м и более. Ламинарии и близкие к ним виды макрофитов — самые крупные водоросли. Это представители родов *Laminaria*, *Macrocystis*, *Nereocystis*. Некоторые виды могут достигают длины в несколько десятков метров. Встречаются иногда до глубины 180 м.

Крупными макрофитами являются фукусовые водоросли (*Fucales*): *Ascophyllum*, *Fucus*, *Sargassum* и др.

Гигантские водоросли растут узкой полосой вдоль побережья. Ламинариевые (*Laminariales*) живут в холодной воде. Обычно они распространены в разных частях света, в районах, где летние температуры не поднимаются выше 20 °С. Ламинария или морская капуста (*Laminaria*) имеет талломы длиной до 20 м.

В зарослях макрофитов находят убежище многие донные и придонные рыбы. В толще воды, примыкающей к поселениям гигантских водорослей, держатся акулы.

В тропической зоне обитают многие виды рыб, питающиеся макрофитами и их эпифитами, но с продвижением в высокие широты число таких рыб резко сокращается, а в бореальных водах они отсутствуют. В Черном море растительной пищей питается морской карась ласкирь *Diplodus annularis*.

Фукусы (*Fucus*) имеют многолетние слоевища длиной до 2 м.

Слоевища макроцистиса (*Macrocystis*) длиной до 60 м и более поддерживаются в вертикальном положении при помощи наполненных воздухом пузырьков-пневматоцистов. У основания каждой листовидной пластинки есть небольшие воздушные пузырьки. Одно взрослое растение имеет тысячи таких пузырьков. У некоторых других видов ламинариевых пневматоцисты намного крупнее, особенно у *Nereocystis*. У пелагофикуса (*Pelagophycus*) единственный гладкий плетевидный ствол поднимается к поверхности, где он заканчивается воздушным пузырем-пневматоцистом емкостью до 2,6 литра. Подобно воздушному шару этот крупный пневматоцист поддерживает две расходящиеся массы пластинок, свисающих с поверхности вниз. Среди них находят убежище мелкие рыбы и мальки.

Крупные размеры имеют бурые водоросли из рода цистозира (*Cystoseira*) в заливе Монтерей в Тихом океане у побережья Калифорнии. Они обладают многолетним талломом, поднимающимся над поверхностью дна на 0,5–1,0 м, но ежегодно растение выбрасывает к поверхности репродуктивное слоевище, вырастающее до 10–15 м.

Бурая водоросль *Alaria fistulosa* способна подняться с глубины 20–25 м и образовать под поверхностью своеобразный шатер.

Обычно среди талломов водорослей держатся многие рыбы, питающиеся гидроидами, ракообразными, моллюсками, червями и мшанками, поселяющимися на различных частях макрофитов.

Уже отмечалось, что среди рыб есть виды-фитофаги как, например, желтохвостая рыба-хирург *Prionurus punctatus*, рыбы-попугаи из рода *Scarus*, а также рыбы из родов *Pomacentrus* и *Cyphosus* [375].

Фукоиды (*Fucales*), относящиеся к бурым водорослям, являются доминантами и эдификаторами сообществ литорали и верхнего горизонта морей умеренного пояса. Среди макрофитов тропических морей доминируют саргассовые (*Sargassum*, *Turbinaria*), также представляющие бурые водоросли. На талломах фукоидов и саргассов развивается богатый перифитон. Среди них держатся различные подвижные беспозвоночные. Поселения макрофитов привлекают различных рыб как укрытия от врагов, места, богатые пищей, и как нерестилища (рис. 7.4).

С зарослевыми биоценозами прибрежные рыбы связаны преимущественно топически и трофически. Там рыбы могут скрываться от врагов и оттуда же внезапно нападать на свои жертвы. Исследования

показали, что на слоевищах и талломах макрофитов селится большое количество эпифитов, перифитонных и мейобентосных организмов, служащих кормом для личинок и мальков рыб.

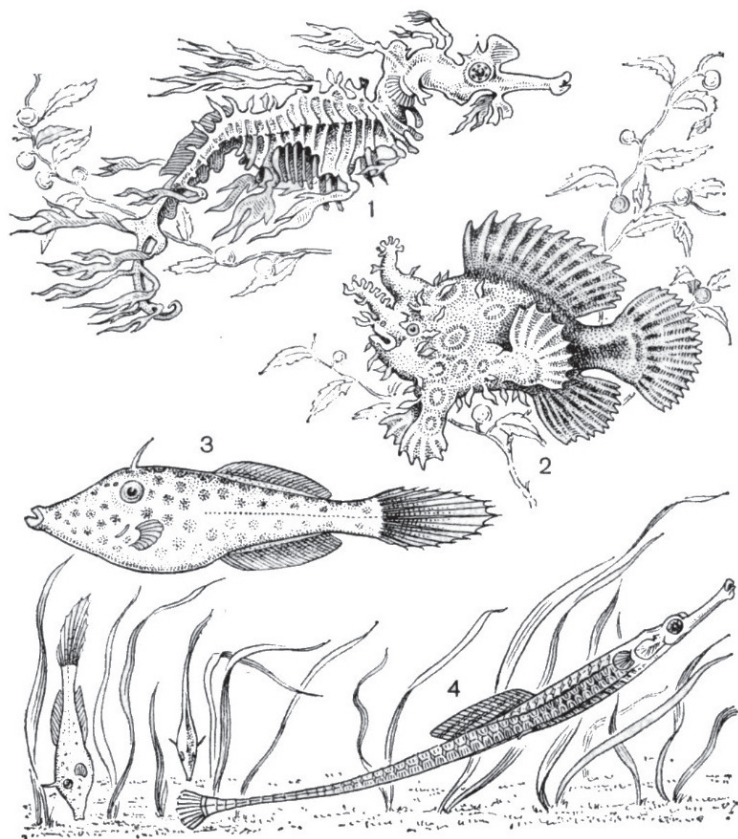


Рис. 7.4. Рыбы зарослевых биотопов: 1 — морской конек-тряпичник *Phycodurus eques*, 2 — саргассовая рыба-клоун *Histrio histrio*, 3 — алютера *Alutera scripta*, 4 — обыкновенная морская игла *Syngnathus acus* [124]

Тип ландшафта зарослей макрофитов представлен биотопами зарослей водорослей-макрофитов на твердых субстратах, имеющих, прежде всего, вдольбереговое поясное распределение, и биотопами зарослей макрофитов-высших водных растений и харовых водорослей, как распространенных вдоль берегов заливов, бухт, лиманов и

лагун с пониженной гидродинамикой, так и зачастую занимающих и большую площадь всего дна на мелководных участках. На каменистых участках — с одной стороны, и на песчаных, илисто-песчаных и илистых грунтах — с другой, формируются разные по составу комплексы макрофитов (во-первых, абразионного берега и каменистого дна; во-вторых, аккумулятивного берега и мягких грунтов). В прибрежной зоне крупные водоросли на твердом субстрате и высшие растения на мягких грунтах сосредоточены в основном на глубинах до 5 м. При определенных условиях и достаточной прозрачности воды водоросли-макрофиты могут распространяться и на большие глубины.

На каменистых грунтах в сублиторали открытых берегов в размещении водорослей-макрофитов наблюдается поясность, а в заливах, бухтах и лиманах — сочетание ассоциаций водорослей и морских трав.

В Черном море, как и в других морях, водоросли-макрофиты делятся на две большие группы. Светолюбивые макрофиты произрастают от уреза воды до глубины 10–15 м. Верхняя граница тенелюбивых водорослей проходит на глубине 5–10 м [141; 142].

На абразионных берегах образуются три основных пояса растительности. Массовые виды зеленых водорослей-макрофитов формируют прибрежный приповерхностный пояс. Цистозировый пояс распространен преимущественно на глубине от 0,5 до 10 м на скальном и валунно-глыбовом субстрате. У берегов Крыма на глубине 10–20 м отмечается филофорный пояс, формирующийся на разреженном каменистом дне.

В Черном море биоценоз морских трав обнаруживается в сравнительно мелководных, защищенных от сильного волнения акваториях, испытывающих значительные сезонные изменения температуры и солености. Чаще всего встречаются два вида морских трав — взморник морской (*Zostera marina*) и взморник малый (*Zostera noltei*).

Наличие зарослей макрофитов на ровных илистых, илисто-песчаных, илисто-ракушечных грунтах, с одной стороны, позволяют рыбам находить там укрытия, а с другой — более полно использовать формирующуюся там кормовую базу.

Заросли макрофитов мягких грунтов используются в Черном море рядом видов придонно-пелагических и пелагических рыб (афия, атерины, сарган) в качестве субстрата для икры. Некоторые рыбы с донной икрой (губаны, смариды) используют фрагменты макрофитов для строительства гнезд, а у колюшек (*Gasterosteidae*) они полностью

состоят из растительных остатков. Колючий скат или морская лисица (*Raja clavata*) откладывает капсулы с яйцами на макрофиты. Так же ведет себя и скат-хвостокол *Dasyatis pastinaca*.

Биоценоз зарослей макрофитов мягких грунтов (*Zostera*, *Ruppia*, *Potamogeton*) в Черном море приурочен к глубинам 0,5–8,0 м и формируется на илисто-песчаных грунтах в акваториях с ослабленной гидродинамикой, достигая максимального развития в весенний и летний периоды и в значительной степени разрушаясь в зимний. В нем основную роль играют представители бычковых (*Gobiidae*), губановых (*Labridae*), атериновых (*Atherinidae*), иглоковых (*Syngnathidae*), лировых (*Callionymidae*).

В северо-западной части Черного моря на глубинах 20–60 м в 1908 г. С. А. Зерновым было обнаружено огромное скопление неприкрепленных водорослей-багрянок рода *Phyllophora*, которое получило название Филлофорное поле Зернова. Его площадь составляла около 11 тыс. км², а биомасса филлофоры определялась в почти 11 млн т. Толщина донных пластов макрофитов достигала 40–50 см. Филлофорное поле формировалось за счет макрофитов, оторванных от субстрата волнами в прибрежной зоне, но продолжающих рост. С. А. Зернов [136] указал для Филлофорного поля более 100 видов беспозвоночных и около 40 видов рыб. Окраска последних имела преимущественно розовые, красные и бордовые оттенки. В зимний период в район Филлофорного поля откочевывают многие прибрежные донные и придонные рыбы.

В результате антропогенной деятельности с 1960-х годов запасы филлофоры стали резко сокращаться, а само поле распалось на отдельные скопления. Кроме основного Филлофорного поля в Черном море обнаружены так называемые малые поля филлофоры в районе Анапы и в Каркинитском заливе. Состав их ихтиофауны сходен с составом Филлофорного поля Зернова.

С зарослевыми биоценозами мягких грунтов в Черном море связаны преимущественно проходные, полупроходные, солоноватоводные и некоторые эвригалитные морские рыбы. В зарослевых биоценозах твердых грунтов в Черном море в основном держатся морские и солоноватоводные рыбы. Некоторые виды прибрежных рыб могут использовать оба типа зарослевых биоценозов. В их числе — морские иглы, морской конек, губаны и др.

Мраморник *Scorpaenichthys marmoratus* (*Scorpaenichthyidae*) распространен по всему тихоокеанскому побережью Северной Амери-

ки. Взрослые рыбы живут у дна в зарослях водной растительности, а молодь держится под самой поверхностью в скоплениях плавающих водорослей.

Саргановые (*Belonidae*) и атериновые (*Atherinidae*) откладывают клейкую икру на донную водную растительность.

Морские иглы и морские коньки (*Syngnathidae*) живут в тропических и умеренных водах, у песчаных берегов среди зарослей морской травы (*Zostera*), среди водорослей в скальных биоценозах и на коралловых рифах.

Рыбы-жабы *Opsanus tau* (*Batrachoididae*) встречаются повсеместно в Атлантическом, Индийском и Тихом океанах. Обычны в зарослях зостеры и среди камней.

Некоторые виды присосковых (*Gobiesocidae*) встречаются на песчаных грунтах с гигантскими водорослями, где прикрепляются к их талломам, в частности ламинарии. Крошечная южноафриканская акулоголовая уточка *Eckloniaichthys scylliorhiniceps* (длина взрослых особей не превышает 3 см) живет в зарослях морской травы у самого уреза воды. Она обычно окрашена в темно-зеленый цвет с многочисленными красно-бурыми полосками и широкой полосой, проходящей через глаз. С помощью присоски они, подобно улиткам, ползают по гладким листьям морской травы и слоевищам водорослей.

7.5. СКОПЛЕНИЯ ПЛАВУЧИХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

В различных районах Мирового океана, в окраинных и даже некоторых внутренних морях оторванные от субстрата макрофиты подхватываются течениями и в местах циркуляции образуют скопления. Наиболее известным местом такого скопления является Саргассово море.

Временные скопления плавучих водорослей отмечаются в различных районах Мирового океана. Эти своеобразные «плоты» заселены различными беспозвоночными. Такие дрейфующие водоросли способствуют расселению многих гидробионтов и привлекают различных рыб как возможностью найти укрытия, так и наличием кормовых объектов.

Оторванные от субстрата плавучие талломы макрофитов с отложенной на них икрой рыб разносятся на большие расстояния. Так,

антарктические рогатки *Narragifer* течением Западных Ветров распространяются над большими глубинами от острова к острову.

Саргассово море — халистатическая область и не имеет берегов. Его вода голубовато-синего цвета, а ее прозрачность достигает 60–62 м. В нем над глубинами от 2 до 7 км образовалось огромное скопление плавающих водорослей, по некоторым оценкам достигающее иногда 11–12 млн т. Саргассовые водоросли в зависимости от скорости и направления ветра образуют отдельные скопления в виде округлых островов или длинных, сравнительно узких полос, между которыми имеются пространства открытой воды.

Обычно талломы саргассов имеют длину 0,5–1,0 м. В их скоплениях обнаружено около 100 видов беспозвоночных и рыб. Обычной для этих организмов является желто-бурая окраска под цвет водорослей.

Саргассово море находится в северной части Атлантического океана в так называемых «конских широтах». Его площадь оценивается в 6–7 млн км². Саргассово море представляет собой застойный центр асимметричной замкнутой антициклонической циркуляции, типичной для субтропических морей, между течениями Гольфстримом, Канарским, Северо-Атлантическим и Северным Пассатным. Границы моря условны и изменчивы из-за сезонных изменений границ течений. Летом температура воды на поверхности — 26–28 °С, зимой — 18–23 °С.

В скоплениях макрофитов Саргассового моря преобладают бурые водоросли рода *Sargassum*, давшие ему имя — саргасс плавающий (*S. fluitans*) и саргасс погруженный (*S. natans*). Слоевища саргассов — одно- и многолетние, кустистые, длиной до 2 м. Они растут на дне у берегов, но, будучи оторванными, плавают на поверхности благодаря специальным приспособлениям и продолжают вегетировать. В круговорот течений вовлекаются саргассы, оторванные в Карибском море.

Скопления плавучих водорослей на большой площади водного зеркала препятствуют возникновению больших волн, гасят сильное волнение, трансформируя его в плавную зыбь, а также ослабляют освещенность и прогрев поверхностного слоя воды.

Необходимо отметить, что воды Саргассового моря имеют высокую соленость (до 36–37 ‰) и не содержат высоких концентраций биогенных веществ. Однако это не относится непосредственно к слою и скоплению плавающих макрофитов. Сами саргассы функци-

онируют, выделяя в воду различные вещества. Отмершие растения также участвуют в этом процессе. На талломах водорослей обитает большое количество организмов-обрастателей, а также связанных с ними свободноплавающих беспозвоночных животных. Все вместе они и создают кормовую базу для рыб.

Ихтиофауна Саргассового моря представлена в основном прибрежными рыбами, адаптированными к жизни среди зарослей водорослей. Здесь они питаются и размножаются. В северную часть моря мигрируют для размножения американские и европейские угри (*Anguillidae*). Обычными являются летучие рыбы (*Exocoetidae*), рыбы-ежи (*Diodontidae*), серый спинорог (*Balistes capriscus*), морские иглы (*Syngnathidae*), морской конек (*Hippocampus*), пелагическая рыба-игла (*Syngnathus pelagica*). Летучие рыбы откладывают икру на плавучие водоросли, в частности на саргассы.

Характерны для Саргассового моря корифеновые (*Coryphaenidae*) — малая корифена (*Coryphaena equiselis*) и большая корифена (*C. hippurus*). Они держатся под скоплениями плавающих водорослей и различных предметов и питаются летучими рыбами и кальмарами.

Обыкновенный саблезуб (*Anoplogaster cornuta*) — хищная рыба, обитающая в тропических, субтропических и умеренных водах всех океанов, но размножается только в субтропических круговоротах течений, в частности в Саргассовом море.

Саргассовый морской клоун (*Histrion histrio*) (рис. 7.5) имитирует водоросли и прекрасно приспособлен к жизни среди плавающих саргассов. Эта рыба — хищник-засадчик. Скопления саргассов дают возможность одним рыбам укрываться от врагов, а другим — нападать на свои жертвы.

Крупная морская игла Саргассового моря *Entelurus aequoreus* встречается среди плавающих саргассов.

У морского конька-тряпичника (*Phycodurus eques*) (рис. 7.6) все тело и голова покрыты зеленоватыми кожистыми листовидными выростами, которые имитируют слоевища саргассов и позволяют ему оставаться незамеченным.

Относящаяся к семейству скумбрышковых рыб (*Scomberesocidae*) сайра (*Cololabis saira*) откладывает клейкую икру на саргассовые водоросли, а в последние десятилетия и на другой плавучий субстрат.

В тропических и субтропических водах открытого океана полурылы (*Hemiramphidae*) встречаются редко, за исключением тех случаев, когда они сопровождают дрейфующие скопления водорослей.

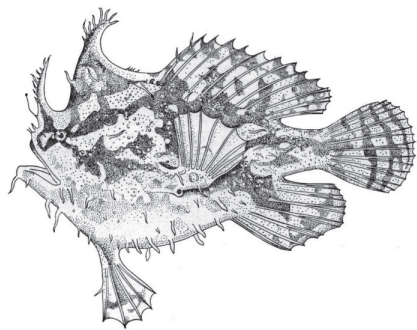


Рис. 7.5. Саргассовый морской клоун
Histrio histrio [235]



Рис. 7.6. Морской конек-тряпичник
Phycodurus equus [237]

7.6. МЯГКИЕ ГРУНТЫ ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ

Аккумулятивным называется берег, образовавшийся в результате накопления прибрежно-морских наносов. Он формируется за счет аккумуляции материала, поступающего в прибойную зону со дна моря (подводного склона), влекомого вдоль берега с потоком наносов, приносимых в береговую зону моря речным стоком, ветрами и пр.

Под воздействием волн твердые породы мысов превращаются в глыбы, валуны, гальку, гравий, песок. Крупные обломки образуют подводное продолжение мысов, а галька, гравий и песок включаются во вдольбереговую поток наносов, перемещаясь иногда на десятки и сотни километров, заполняя вогнутости берега, накапливаясь в заливах и бухтах, формируя многокилометровые песчаные пляжи и выдающиеся в море песчаные и песчано-ракушечные косы. Битая ракуша, как и песок, накапливается в вогнутостях берега и на некотором расстоянии от него.

Наряду с вдольбереговым переносом мягких грунтов — песка, битой ракуши и ила, имеется и вертикальный их перенос от берега на глубину и с глубины к берегу. В процессе сортировки частиц пояс песка формируется вдоль берега, а пояс ила — несколько глубже в зависимости от гидродинамики.

На берегу и на дне прибрежной зоны накапливается рыхлый или мягкий осадок из минеральных и органических частиц (пелит, алев-

рит, песок разной крупности, мелкий гравий, битая и целая ракуша и др.). Частицы менее 0,1 мм — алеврит, менее 0,01 мм — пелит. Песок имеет размеры от 0,5 до 2,0 мм. Обломки твердых пород величиной 2,5–5,0 мм — средний гравий, размером 5–10 мм — крупный гравий. В рыхлые (мягкие) грунты рыбы даже небольших размеров могут легко закапываться. Многие рыбы, питающиеся организмами инфауны, т. е. живущими в грунте, имеют специальные органы осязания в виде усиков для их поиска. В Черном море типичными примерами являются барабуля или султанка *Mullus ponticus* и осетровые (Acipenseridae).

К аккумулятивным берегам приурочены биотопы с мягкими донными грунтами: песок, заиленный песок, ил, ракушечник, заиленный ракушечник.

Биоценоз песка у северных берегов Черного и Азовского морей может начинаться от уреза воды и распространяться в Черном море до глубины 30–35 м, а в Азовском и некоторых лиманах — до 3–5 м. На всех глубинах можно обнаружить те или иные виды бычковых (Gobiidae).

Далеко не все рыбы, обнаруживаемые на мягких грунтах прибрежной зоны Черного моря, имеют четко выраженные приспособления к жизни на дне. Наиболее приспособленными выглядят скаты, камбалы, морской язык, арноглосса, морской черт, тригла, звездочет, большой морской дракончик, песчанка, султанка или барабуля, пескарки, осетровые, бычки рода *Pomatoschistus*. На мягких грунтах экотонных зон, примыкающих к скально-каменистым биотопам, как на кормовых площадках появляются донные и придонные рыбы указанных биотопов, быстро возвращаясь в укрытия при возникновении опасности.

На мягких грунтах обнаруживаются пелагические и придонно-пелагические рыбы, питающиеся донными беспозвоночными (тюлька, мальки и молодь сельдей, кефали, шпрот и др.), что в свою очередь привлекает различных стайных и не образующих стаи хищных рыб (катран, луфарь, пелагида, ставрида, сарган, мерланг и др.).

Абсолютное большинство рыб, постоянно обитающих или обнаруживаемых на мягких грунтах, могут долго неподвижно лежать на дне, а многие могут еще частично или полностью закапываться в грунт. Важным приспособлением рыб, обитающих на мягких грунтах, кроме сплюсненности всего тела или уплощенности грудной и брюшной частей тела, является верхнее положение глаз и наличие большого открывающегося вверх или вбок рта, как у звездочета, морского дракончика, камбалы, морского черта. Для прибрежного ланд-

шафта песчаного и илисто-песчаного дна характерны малоподвижные, скромно окрашенные под цвет грунта рыбы.

Ихтиоцэн мягких грунтов (песок, илистый песок, песок с ракушей) в Черном море так же, как и твердых грунтов, является поясным и расположен глубже скально-каменистого. В нем преобладают донные рыбы семейств Mullidae, Trachinidae, Uranoscopidae, Callionymidae, Bothidae, Scophthalmidae, мелкие бычки рода Pomatoschistus.

Кроме прямых топических и трофических связей с биотопами и биоценозами мягких грунтов, у рыб возникают и опосредованные связи не с теми или иными донными осадками, а с поселениями гидробионтов — растениями и животными, в частности с макрофитами и мидиями, которые и оказываются для них биотопами и субстратом.

Скватиновые акулы или акулы-ангелы (Squatinae) имеют широкое уплощенное тело и внешне похожи на скатов. Все они ведут донный образ жизни в основном на небольших глубинах. Днем часто закапываются в песок. Многие скаты живут на дне у самого берега, но известны и глубоководные виды. Пилорылые скаты (Pristidae) по общему облику больше напоминают акул, чем других скатов. Они обитают на небольших глубинах в придонном слое и питаются донными беспозвоночными и рыбой.

Гитарные скаты или скаты-рохли (Rhinobatidae) проводят свою жизнь, либо лежа на песчаном или илистом дне, либо медленно плавая у дна. Также могут частично закапываться в грунт.

Ромбовые скаты (Rajidae) обитают во всех океанах от Арктики до Антарктики, однако большинство видов живут в умеренных широтах. Их излюбленное местообитание — плоское песчаное или ракушечное дно. Способны закапываться в песок, оставляя на поверхности только часть головы. В Черном море обитает ромбовый скат морская лисица *Raja clavata*.

Скат-хвосток морской кот *Dasyatis pastinaca* держится у дна и часто закапывается в грунт. Обычен у песчаных берегов Черного моря.

К числу обитателей песчаного дна относятся удильщиковые (Lophiidae). В Черном море иногда обнаруживается европейский морской черт *Lophius piscatorius*, придерживающийся больших глубин. У него имеется специальная приманка в виде кисточки на голове (рис. 7.7).

У тауматихта Аксея (*Thaumatichthys axeli*) из семейства глубоководных удильщиков (Thaumatichthyidae), обитающего в восточной части Тихого океана на глубине около 3600 м, во рту имеется светящаяся приманка. Лежа на дне с открытым ртом, он поджидает

добычу. В состав отряда камбалообразных (Pleuronectiformes) входят около 680 видов из 134 родов и 14 семейств. Это — морские донные рыбы, обитающие преимущественно в прибрежной зоне.

Подавляющее большинство видов обитает в субтропических и тропических водах. В умеренных водах их меньше, и лишь немногие заходят в арктические моря. Камбалы обычно лежат на дне, частично закопавшись в мягкий грунт. Европейская речная камбала или глосса *Platichthys luscus* обычна в северо-западной части Черного моря.

Относящиеся к камбалообразным морские языки (Soleidae) обычно держатся на песчаных и илисто-песчаных грунтах на глубинах 20–60 м.

Среди рыб семейства бычковых (Gobiidae) есть виды, обитающие в морской, солоноватой и пресной воде, как на каменистых, так и на мягких грунтах среди водной растительности. Почти все бычковые — донные рыбы, живут на материковой отмели.

Американские бычки гиллихты (*Gillichthys*) обитают на илистых мелководьях бухт и лагун Калифорнии. Их типичным представителем является *Gillichthys mirabilis*.

Лентобычковые или угребычковые (Taenioididae) населяют илистые грунты Атлантического, Индийского и Тихого океанов. Кроме беспозвоночных питаются также илом с его обитателями. Строят иле вертикальные гнезда для нереста и укрытия от врагов.

Бычковые семейства микродесмовых (*Microdesmidae*) распространены у берегов тропических морей в зоне прилива на илистых и песчаных грунтах. Здесь они делают ходы, зарываясь в грунт.

Рыбы из семейства прыгуновых (*Periophthalmidae*) ведут земноводный образ жизни, т. е. часть времени проводят вне воды. Их еще

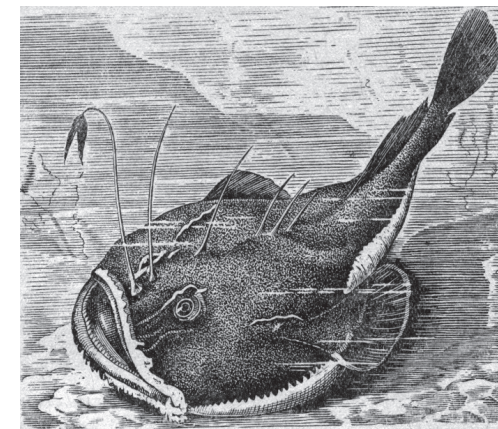


Рис. 7.7. Европейский морской черт *Lophius piscatorius* [320]

называют илистыми прыгунами. Обитают на литорали с мягкими грунтами в защищенных от волнения заливах, лагунах и мангровых болотах. Добывают пищу во время отлива.

Ицелоподобные (Icelinae) распространены в северной части Тихого океана до глубины 500 м и более. Все они предпочитают илисто-песчаные или илистые грунты.

Крючкорого (Artediellinae), живущие на глубинах 500 м и более, предпочитают мягкий грунт, в который могут закапываться.

Бесперые морские иглы (Penetopteryx) не имеют плавников, живут среди обломков кораллов и в случае опасности зарываются в коралловый песок на глубину до 30 см.

Морские дракончики или рыбы-змейки (Trachinidae) особенно многочисленны в прибрежной зоне на песчаных грунтах, в которые закапываются. Большой морской дракончик *Trachinus draco* встречается в Черном море повсеместно.

Звездчатые или морские коровки (Uranoscopidae) — типичные донные рыбы, населяющие песчаные грунты. Обычно закапываются в песок, подстерегая таким образом добычу. В Черном море представлены европейским звездчатом *Uranoscopus scaber*.

Силлаговые (Sillaginidae) встречаются только в прибрежных водах тропических и субтропических районов Индийского и в западной части Тихого океана. Это — типичные обитатели песчаных пляжей, встречаются также и в опресненных приустьевых акваториях. Будучи потревоженными, силлаговые быстро зарываются в песок.

Типичными обитателями песчаных и илисто-песчаных грунтов являются рыбы подотряда песчанковых (Ammodytoidei). Все песчанки живут стаями у берегов, на глубине от 5 до 40, реже до 120 м, мгновенно зарываются в песок при малейшей опасности и если их застанет на мелководье отлив.

С песчаными грунтами связаны лировидные или пескарковидные (Callionymoidae). Так же, как и песчанки, они держатся на песчаном дне, зарываясь в песок при опасности.

Ящероголовые рыбы (Synodontidae) распространены в тропических и теплых морях всех океанов. Известны с глубин 300–350 м и более, однако большинство видов живет у берегов, в районах с илистым или песчаным грунтом, вблизи скал и рифов. У большинства видов ящероголовых прогонистое, почти цилиндрическое тело не превышает в длину 25–30 см. Сравнительно большие глаза расположены у верхнего переднего края головы, очень близко друг к другу. Слегка

приплюснутая, с большим ртом, покрытая чешуей голова этих рыб действительно очень похожа на голову ящерицы. Питаются беспозвоночными и рыбой. Способны мгновенно закапываться в песок, оставляя на его поверхности только глаза. Встречаются при температуре 8–32 °С и солености 14–40 ‰ и выше.

Морские угри, или конгеровые (Congridae), распространены в тропических, субтропических и умеренных водах всех океанов. Излюбленные места обитания — скалистые берега. Большинство держится в расщелинах скал, среди обломков кораллов или в песчаных норках, вырывааемых в грунте. Активны в ночное время.

В песчаных норках живут угри семейства морингиевых (Moringuidae) — небольшие (10–40 см) желтоватые червеобразные рыбки. Виды семейства широко распространены в тропической зоне всех трех океанов, но везде малоизвестны из-за скрытного образа жизни.

Представители семейства острохвостых угрей (Ophichthyidae) также ведут скрытный образ жизни, проводя большую часть времени в норах, выкопанных в песке или в илистом дне.

Индийский плоскоголов *Platycephalus indicus* (Platycephalidae). Обитает в прибрежных водах Индийского и Тихого океанов. Держится на песчаных и илистых грунтах. Способен стоять на дне, опираясь на грудные и брюшные плавники.

Тригловые, или морские петухи (Triglidae) обитают в тропических и умеренных морях всего мира на глубинах до 120 м. Предпочитают илисто-песчаные грунты. Способны «ходить» по дну с помощью лучей грудных плавников, которыми тщательно ощупывают грунт в поисках корма.

Рыбы семейства драконеттовых (Draconettidae) — мелкие (длиной до 12 см) рыбки, живущие на илисто-песчаных грунтах вдоль края материкового шельфа и на подводных поднятиях дна. Широко распространены во всех тропических и субтропических морях, обычно на глубине 200–500 м.

Лактаровые или белянковые (Lactariidae) широко распространены в прибрежных морских водах от Индии до Северной Австралии и Южного Китая. Это — стайные рыбы, живущие в придонных слоях воды у песчаных пляжей, защищенных от прибоя.

Индийская красноглазка *Dipterygonotus balteatus* (Emmelichthyidae) обитает в тропических и субтропических районах Индийского океана. Встречается на глубине 10–15 м на песчаных грунтах и устричных банках.

Обыкновенная мохарра *Eucinostomus argenteus* из семейства мохарровых Gerreidae обитает как у атлантического, так и тихоокеанского берегов Америки. Питается мелкими беспозвоночными, добывая их в песчаном грунте. Часто плавает небольшими группами в полосе прибоя.

Индоеокеанский пятнистый ворчун *Pomadasyus hasta* из семейства помадазиновых, или рыб-ворчунов (Pomadasyidae) — довольно крупная рыба, длиной 46–60 см, обитает в прибрежной зоне на илистых и илисто-песчаных грунтах, часто заходит в лагуны и эстуарии. Наиболее плотные скопления образует в районах, прилежащих к устьям крупных рек.

Красноперый летрин *Lethrinus rhodopterus* (Lethrinidae) в противоположность большинству видов летриновых, обитающих среди камней и кораллов, часто встречается и на ровных песчаных грунтах, особенно в районе острова Шри-Ланка.

Взрослые рыбы семейства барабулевых или султанковых (Mullidae) — обычно стайные, типичные донные рыбы, которые никогда не поднимаются в толщу воды. Широко распространены на прибрежных мелководьях в тропических и субтропических, реже умеренных водах всех океанов. Обитают на илистых и илисто-песчаных грунтах. Пищу, преимущественно полихет, отыскивают с помощью двух длинных усиков, которыми ощупывают грунт. Икра, личинки и мальки султанковых пелагические. При длине тела 3,5–5,0 см переходят к донному образу жизни.

7.7. ПРИУСТЬЕВЫЕ АКВАТОРИИ РЕК

К аккумулятивным берегам приурочены биотопы мягких грунтов, формирующиеся в приустьевых акваториях рек. Наличие там зарослей макрофитов, в которых рыбы находят укрытие, придает им некоторое сходство с зарослевыми биотопами твердых и мягких грунтов. Большинство видов рыб — обитателей аккумулятивных берегов избегает свежих илистых грунтов и отдает предпочтение слежавшимся уплотненным грунтам как при наличии макрофитов, так и без них.

В местах впадения в море одних рек образуются эстуарии, в других случаях они одним или многими рукавами впадают непосредственно в море.

Эстуарии в Мировом океане занимают площадь около 1,4 млн км² [294]. В эстуариях и приустьевых акваториях крупных рек формируются зоны с широким спектром солености, что создает условия для рыб различного происхождения.

Для прибрежных морских экосистем речной сток представляет собой целый комплекс факторов. Это не только пресная вода, но и взвешенные минеральные и органические вещества, биогенные элементы, ионный сток и пр. Разгрузка взвешенных веществ происходит в приустьевых акваториях при взаимодействии речных и морских вод, что ведет к накоплению на взморье тонких донных осадков.

В дельты крупных рек перемещается большое количество взвешенного материала минерального и органического происхождения. Часть его выносится в море, а часть накапливается в дельтах. На берегах и на мелководьях дельт формируются различные растительные биоценозы (камышы, тростник, осока и др.). Эта водная растительность способствует накоплению взвеси и образованию островов, кос, мелководных водоемов и т. д. В результате дельты все дальше выдвигаются в море. В периоды паводков низинные участки берегов дельт затопляются и становятся нерестилищами для пресноводных и полупроходных рыб. Внешний край дельт привлекает мальков и взрослых морских и проходных рыб изобилием кормовых ресурсов. В дельтах рек, находящихся в разных климатических зонах, формируются специфические комплексы рыб [81; 216; 217; 291].

Все виды проходных черноморско-азовских осетровых, сельдей и черноморский лосось *Salmo labrax* мигрируют на нерест в реки, проходя через прибрежную зону с мягкими грунтами, задерживаясь в ней на тот или иной отрезок времени. После выклева из икры на речных нерестилищах их мальки скатываются в приустьевые районы. Здесь, на глубинах 1–2 м, на мягких грунтах они некоторое время подрастают.

В приустьевые акватории рек выходят на нагул многие взрослые полупроходные рыбы. Там же при солености до 3–5 ‰ обнаруживаются и мальки некоторых полупроходных рыб.

В зависимости от абиотических и биотических особенностей низовий, дельты и авандельты той или иной реки многие пресноводные рыбы могут образовывать как оседлые, так и полупроходные формы. Фактически вид пресноводной рыбы может либо реализовать свою соленостную толерантность к повышенной, по сравнению с речной, соленостью авандельты или же не использовать ее. Видимо, решаю-

щее значение при этом имеет наличие в приустьевых акваториях более богатой и подходящей по размерам кормовой базы.

Регулярно опресняемые приустьевые акватории рек прерывают вдольбереговое распределение морских донных и придонных рыб или сдвигают их местообитания мористее.

Богатая кормовая база приустьевых акваторий рек, несмотря на пониженную соленость вод, привлекает сюда на нагул различных морских рыб.

В приустьевых пространствах рек Азии, впадающих в Северный Ледовитый океан, обнаруживается 25–40 видов рыб.

В приустьевых акваториях крупных рек Черноморско-Азовского бассейна отмечается от 84 видов рыб на взморье Днестра до 99 видов — на взморье Дуная, 98 видов — на взморье Днепра с Южным Бугом и 92 вида — на взморье Дона [81].

Присутствие в приустьевых акваториях крупных рек генетически пресноводных рыб и рыб морского происхождения является вполне закономерным. Представители обоих фаунистических комплексов оказываются важными компонентами морских прибрежных экосистем, активно участвующими в процессах трансформации живого и мертвого органического вещества и формировании потоков вещества и энергии в масштабах всего бассейна.

В речной системе Амазонки и связанных с нею протоками реках описано более 2000 видов рыб из 2500 известных в Южной Америке. Только в окрестностях города и наиболее удаленного морского порта Манауса (1600 км до устья) найдено свыше 700 видов рыб. Более других рыб в бассейне Амазонки представлены сомообразные (Siluriformes), харациновые или хараксовые (Characidae) и цихлиды (Cichlidae).

Самой знаменитой рыбой Амазонки признается арапаима или пираруку *Arapaima gigas*. Среди семейства Characidae — широко известные и опасные рыбы Южной Америки — пирани или пирайи (*Serrasalmus*, *Pycocentrus*). Типичны маленькие рыбки, из которых, пожалуй, ярче других окрашен неон-тетра *Paracheirodon innesi*, придерживающийся участков с прозрачной водой в верховьях реки.

С прибрежными опресненными водами и илистыми и илисто-песчаными грунтами связаны рыбы семейства пальцеперых (Polynemidae). Наибольшее число видов обитает в Индийском и в западной части Тихого океана. Некоторые виды заходят в реки, поднимаясь довольно высоко вверх по течению. У разных видов пальцеперов

в грудных плавниках имеется разное количество удлиненных лучей, используемых при поиске пищи в мутной воде. У райского пальцепера *Polynemus paradiscus* — семь свободных лучей грудных плавников, превышающих по размерам длину самого тела более чем в два раза.

Сфирена-гуачанчо *Sphyraena guachancho* из семейства барракудовых (Sphyraenidae), обитающая в Атлантическом океане, ведет стайный образ жизни. Обычно придерживается зоны стыка мутных прибрежных вод с прозрачными океаническими.

Европейская бельдюга (*Zoarces viviparus*) из семейства бельдюговых (Zoaridae) многочисленна у берегов Балтийского и Северного морей и в прилегающих водах. Это — прибрежная хищная рыба, встречающаяся в заливах и бухтах, опресняемых впадающими в них реками, и заходящая в устья рек.

Куртусы (Kurtidae) встречаются только в водах Южной и Юго-Восточной Азии и прилегающих районов. Держатся большими стаями в нижних частях рек и в предустьевых участках моря, предпочитая солоноватую воду.

7.8. ЛИМАНЫ И ЛАГУНЫ

Придаточные водоемы — лиманы и лагуны с различной соленостью имеются на всех материках, кроме Антарктиды, как в умеренных, так и в тропических зонах.

Все лиманы и лагуны в той или иной степени отделены от моря песчано-ракушечными пересыпями или косами. Их размеры варьируют от нескольких до сотен квадратных километров. Обычно глубины не превышают нескольких метров, хотя иногда могут достигать 15–20 м и более. Дно их на большей части покрыто мягкими грунтами, на которых формируются поселения как водорослей-макрофитов, так и высших водных растений. Важной особенностью большинства лиманов и лагун является то, что в них идет накопление минерального и органического вещества. Для лиманов и лагун с соленой водой характерна более высокая прозрачность воды, чем в приустьевых акваториях рек в тихую погоду, и повышенная мутность из-за взмучивания донных осадков при сильных ветрах.

Лиманами называются заливы с извилистыми невысокими берегами, образующимися при затоплении морем устьев и долин равнинных рек. В отличие от них, лагуны — это неглубокие естественные водоемы,

образовавшиеся в результате отделения от моря песчаным баром мелководных заливов и бухт. Они могут иметь постоянное или временное узкое соединение с морем или быть полностью отделенными от него. Необходимо отметить, что до образования лагун там уже существовала определенная морская биота. Также имеются и такие водоемы, как соленые приморские озера, образующиеся в результате скопления талых и дождевых вод на пониженных прибрежных участках суши и вследствие продолжительного испарения в них воды и накопления соли.

В соответствии с современными представлениями, процесс образования лиманов связан как с тектоническими явлениями, так и с трансгрессиями и регрессиями в Мировом океане. Лиманы проходят три этапа (фазы или стадии) развития. На первом — речном, водно-солевой режим определяется, главным образом, речным стоком. Эта фаза названа «потамолимен». На втором — морском, русло реки заполняется наносами, отмирает или отклоняется. При этом главным фактором оказывается влияние моря и связь с ним. Этот этап носит название «талассолимен». На третьем — собственно лиманном этапе связь с морем ослабляется, оказывается временной и прерывается вследствие образования сплошной пересыпи, а солевой состав воды под влиянием комплекса факторов изменяется. Это — стадия «эулимена». Постепенно лиманы и лагуны заносятся веществом и заканчивают свое существование как солончаки.

Для лиманов, находящихся в умеренной зоне, под воздействием сезонных изменений температуры характерны значительные изменения солености и уровня воды, что накладывает свой отпечаток на состав и распределение ихтиофауны.

Чем меньше по площади и мелководнее лиман или лагуна, тем резче и быстрее они реагируют на изменения внешних факторов и антропогенное вмешательство.

Ложе лимана и его размеры во многом обусловлены шириной и глубиной русла реки и ее долины. Они формировались в наиболее многоводные годы на протяжении длительного времени, прежде всего экстремальными паводками. Ложа лиманов имеют наибольшие глубины по осевой линии, а мелководья располагаются по обе стороны вдоль берегов. После затопления устья реки морем мелководья стали местом нагула рыб — как речных, так и приходящих из моря. Мелководья хорошо прогреваются, и там формируются заросли макрофитов.

При каждом экстремальном паводке в настоящее время происходит частичное или полное разрушение некоторых прибрежных дон-

ных биоценозов и омоложение, таким образом, экосистемы лимана в целом.

Наибольшие глубины в лиманах эстуарного типа наблюдаются в средней или нижней частях водоема. В лагунах наибольшие глубины обычно приурочены к центральной части, а их уменьшение происходит в направлении как косы-пересыпи, так и коренного берега.

В мелководных (менее 1,5–2,0 м) лиманах и лагунах олиго-, поли- и гипергалинного типа отсутствуют условия для вертикальной стратификации водной толщи, и благодаря ветровому перемешиванию кислород проникает до дна.

В лиманах и лагунах донные осадки имеют иное распределение, чем на открытом морском берегу. Более тонкие илистые осадки накапливаются в вершинной части, а песчаные и песчано-ракушечные — в нижней.

Благодаря высокому содержанию биогенных веществ и высокой температуре в лиманах и лагунах формируется богатая фауна беспозвоночных, являющаяся кормовой базой для рыб. Основные кормовые для рыб ресурсы сосредоточены в основном на глубинах до 1 м. В умеренной зоне в весенний период в лиманы мигрируют многие прибрежные рыбы, прежде всего нагул и для размножения. В осенний период при похолодании большинство рыб откочевывает из лиманов в море.

Наличие богатой кормовой базы во многих лиманах и лагунах использовалось сотни лет тому назад и используется в настоящее время для ведения марикультуры: разведения, подращивания и доведения до товарного веса различных рыб.

В лиманах и лагунах, находящихся в умеренной и тропической зонах, характерны рыбы из семейств Mugilidae, Atherinidae, Clupeidae, Anguillidae, Syngnathidae, Percidae, Gobiidae, Pleuronectidae и др.

В лиманах Черноморско-Азовского бассейна всего отмечено более 100 видов рыб из различных фаунистических комплексов. К числу наиболее часто встречающихся относятся речной европейский угорь *Anguilla anguilla*, хамса черноморская *Engraulis encrasicolus ponticus*, черноморско-азовская проходная сельдь *Alosa pontica*, азовско-черноморский пузанок *A. tanaica*, черноморско-азовская тюлька *Clupeonella cultriventris*, средиземноморский шпрот *Sprattus sprattus*, сингиль *Liza aurata*, остронос *L. saliens*, пиленгас *L. haematocheilus*, лобан *Mugil cephalus*, черноморская атерина *Atherina pontica*, трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, малая южная колюшка *Pungitius*

platygaster, пухлощекая рыба-игла *Syngnathus nigrolineatus*, окунь обыкновенный *Perca fluviatilis*, судак обыкновенный *Sander lucioperca*, бычковые Gobiidae, европейская речная камбала (глосса) *Platichthys luscus* и др.

К числу индикаторных видов лиманов и лагун могут быть отнесены черноморская атерина *Atherina pontica*, черноморские кефали и ряд видов бычковых рыб (Gobiidae).

Глава 8

РЫБЫ — ИНДИКАТОРЫ АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА ВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

Воздействие на рыб оказывают самые различные виды хозяйственной деятельности людей и их последствия могут проявляться на уровне особей, стад, популяций, видов, экологических группировок рыб. Поскольку рыбы зачастую являются гетеротрофами высших порядков, то изменения в структуре популяций, количественных показателях, видовом разнообразии сказываются на функционировании экосистем водоемов.

Наиболее очевидными являются отклики рыб на нерациональный промысел, гидротехническое строительство, загрязнение водной среды различными веществами, изменение условий обитания, нарушение важнейших абиотических и биотических факторов.

Существенные изменения в составе ихтиофауны уже наблюдаются не только во внутренних водоемах и окраинных морях, но и в удаленных частях Мирового океана. Так, статистика вылова рыбы в шельфовых водах островов Кергелен (южная часть Индийского океана) показала, что даже там промысел оказал большое влияние на динамику их численности. Известно, что интенсивная добыча изменяет соотношение отдельных видов рыб в конкретном районе, влияет на межвидовые и внутривидовые связи, а также на численность неполовозрелых особей [100].

Перестройка ихтиоценов водных экосистем является прежде всего следствием адекватной реакции различных видов рыб, включая трофику и размножение [69; 122].

В водных экосистемах рыбы зачастую испытывают комплексное воздействие различных токсических веществ и форм загрязнения, появление которых обычно связано с антропогенной деятельностью.

По мнению М. М. Камшилова [143], основными индикаторами экологического благополучия водоемов служат компоненты пастбищной подсистемы биотического круговорота, представленные в основном пелагическими ракообразными и рыбами. В связи с этим исследования чувствительности рыб к различным токсическим веществам, содержащимся в сточных водах, для определения предель-

но допустимых концентраций с экологической точки зрения автор считал вполне оправданными.

Черноморско-Азовский регион в отношении видовой разнообразия рыб, промысловых рыбных ресурсов, динамики запасов рыб относится к числу достаточно хорошо изученных. Можно констатировать, что до конца 1950-х — начала 1960-х гг. на запасах важнейших промысловых рыб Черноморско-Азовского бассейна антропогенная деятельность сказывалась мало. Последствия перекрытия рек, распашки земель до уреза воды, химизация сельского хозяйства, сброс неочищенных и недостаточно очищенных промышленных и хозяйственно-бытовых вод, интенсификация промысла стали заметными в 1960-х гг. и затем стали проявляться все четче.

До начала 1950-х гг. промысел рыб в Черном и Азовском морях велся преимущественно в прибрежной зоне. Строительство рыболовного и рефрижераторного флота в 1950–1960-х гг. и использование более уловистых орудий лова позволило облавливать рыб во всех районах, пригодных для этих целей. Большие масштабы промысла, игнорирование законодательства и, по сути дела, браконьерский вылов на фоне все возрастающего загрязнения вод и изъятия нерестовых площадей существенно подорвали запасы рыб, а многих поставили на грань вымирания. Большой урон донным рыбам и биоценозам, с которыми они связаны, нанесло использование донных тралов, а у берегов — применение драг [132].

В XIX в. и первой половине XX в. суммарный годовой промысел всех рыб в Азовском море составлял 250–300 тыс. т. Уловы судака и леща достигали 50–70 тыс. т в год, а осетровых рыб в отдельные годы — 10–15 тыс. т. Определенные спады рыболовства отмечались в 30-е и 50-е годы XX в. В 1990 г. уловы сократились до 5–30 тыс. т. Браконьерский вылов осетровых рыб в 1958–1998 гг. на порядок превысил официальное изъятие [204].

Интенсивная добыча в 1950–1960-х гг. бычков (*Gobiidae*) драгами и тралами, достигавшая 70–90 тыс. т в год, приводила к разрушению важнейших донных биоценозов, в которых были сосредоточены основные кормовые ресурсы осетровых рыб. В то же время молодь бычков является кормовым ресурсом судака, и чрезмерное изъятие бычков стало одной из причин снижения запасов судака, русского осетра и ряда других ценных хищных рыб.

Строительство плотин и водохранилищ на крупных реках, обвалование берегов, сокращение нерестовых площадей на фоне чрез-

мерного промысла и загрязнения резко сократили запасы ценных проходных и полупроходных рыб как в Черноморско-Азовском бассейне, так и во многих других окраинных и внутренних морях.

В Черном море в 1979–1988 гг. вылавливалось около 700 тыс. т рыбы, а в 1990-х г. — всего 70 тыс. т. В Азовском море в 1930–1940 гг. добыча рыбы составляла около 300 тыс. т. В 1990-е гг. она снизилась до 20 тыс. т. Следует отметить, что в Азовском море в 1930–1940 гг. в вылове преобладали ценные виды рыб [311].

В конце XIX — начале XX в. в разных странах начали проводить широкий комплекс исследований, связанных с изучением особенностей и закономерностей размножения, развития и роста важных промысловых видов рыб. Особое внимание уделялось осетровым, лососевым, сельдевым и тресковым рыбам. Исследовали воздействие на рыб различных природных экологических факторов и факторов антропогенного происхождения. Так было установлено, что рыбы могут накапливать канцерогенные и токсические вещества, представляющие опасность для человека, являясь тем самым индикатором загрязнения водной среды [102].

Для оценки качества водной среды, состояния водных экосистем и происходящих в них изменений широко применяются такие методы, как ихтиомониторинг, ихтиоиндикация и их биотестирование. Эти направления исследований тесно переплетены между собой.

В целях мониторинга состояния водных экосистем, в изучении закономерностей их функционирования, в токсикологических исследованиях при установлении предельно допустимых концентраций (ПДК) различных веществ используются рыбы на различных этапах онтогенеза — эмбрионы, предличинки, личинки, мальки, молодь, взрослые особи.

В современной литературе описано использование рыб в качестве индикаторов самых различных процессов, явлений, антропогенных воздействий. Часто рыб-индикаторов подразделяют на экосистемных индикаторов и факторных индикаторов. В первую группу включают рыб — типичных индикаторов биологического разнообразия, а вторую — рыб-индикаторов, с помощью которых оцениваются естественные и антропогенные воздействия на экосистемы. Выделяются рыбы-индикаторы: 1 — предупреждения, 2 — детекторы, 3 — ключевые индикаторы, 4 — индикаторы деградации экосистем.

Например, в качестве индикаторов загрязнения водной среды нефтью и нефтепродуктами рыбы используются с конца XIX в. [16;

17], в XX в. Т. Л. Щекатурина [343] и Н. Д. Мазманиди [192; 193] относят рыб к основным индикаторам загрязнения морской среды углеводородами.

Еще в начале XX в. И. Д. Купцис [170] провел исследования по оценке влияния нефти на рыб Волги, изучил природу и действие так называемого «нефтяного яда», установил летальные и толерантные диапазоны нефтяного загрязнения. Он также отметил появление у рыб таких симптомов, как наркотическое состояние, повышенные рефлексы с последующим наркозом и гибелью.

Большой вклад в понимание закономерностей развития рыб из разных семейств в середине XX в. внесли работы С. Г. Крыжановского [160–162] и В. В. Васнецова [62; 63], а также многих их учеников и последователей. С. Г. Крыжановский [161] подразделил весь онтогенез рыб на четыре периода — эмбриональный, личиночный, мальковый и половозрелый, характеризующиеся определенными морфологическими, экологическими и физиологическими особенностями. В эмбриональном периоде зародыш находится в оболочке яйца (икринки). Личиночный период — выклюнувшаяся личинка с эндогенным, смешанным и исключительно внешним питанием до появления центральных пластинок чешуи. Мальковый период наступает с начала образования первых склеритов на чешуе и длится до наступления половозрелости. Половозрелый период длится с момента наступления половозрелости и до завершения жизненного цикла. В каждом периоде у разных видов рыб выделяется большее или меньшее количество этапов [288]. Без этих знаний, характеризующих особенности развития рыб в нормальных (естественных) условиях, невозможно проведение с помощью икры и личинок рыб ни биоиндикации, ни биомониторинга. В основе этих направлений исследований лежат представления о норме и патологии.

Более 100 лет тому назад Я. Я. Никитинским и В. М. Долговым был предложен метод оценки качества воды и контроля над ним с использованием рыб, получивший название «рыбная проба». Рыб, наиболее чувствительных к вредным веществам, помещали в сетчатые садки, устанавливаемые в водоемы, и вели наблюдение. В другом варианте рыб помещали в аквариумы и добавляли вредные вещества. Для контроля использовались аквариумы с чистой водой. В последующем этот метод в разных вариантах получил широкое применение, используется в настоящее время, особенно при проведении острых и подострых опытов [233].

В процессе дальнейшего развития идеи «рыбной пробы» в разных странах были разработаны положения и методы биомониторинга, биоиндикации, биотестирования, ихтиотоксикологии, водной токсикологии, морской экологической токсикологии и ряд других более узких направлений. Всеми этими науками и направлениями в качестве индикаторов и тест-организмов, так или иначе, используются рыбы.

Различные исследователи предлагают считать индикаторами состояния водной среды различные физиологические и биохимические показатели рыб. В работе [156] рассмотрены особенности продукционно-энергетического подхода в эколого-токсикологических экспериментах на рыбах.

Методы биотестирования достаточно широко используются с целью комплексной оценки качества природных вод. Способы оценки качества водной среды с использованием биологических подходов часто подразделяют на биотестирование и биоиндикацию [93].

Международным центром содействия научным исследованиям, находящимся в Канаде, в 2000 г. предложена специальная программа «WaterTox» (сокращенно от Water Toxicity) и сформированы важнейшие критерии отбора тест-организмов [93].

Агентство по охране окружающей среды (США) в качестве основного объекта для определения качества водных проб использует тесты по выживаемости и росту рыб, в частности — толстоголового гольяна *Pimephales promelas*, на ранних стадиях развития [93]. В качестве стандартных тест-организмов использовались гуппи *Poecilia reticulata*, карп *Cyprinus carpio*, карась серебряный *Carassius gibelio* [93].

Опыт применения разных систем биологической индикации анализировался разными авторами [66; 68; 440; 380]

8.1. ИХТИОМОНИТОРИНГ

Термин «мониторинг» (monitoring), в переводе с английского — «контроль, наблюдение», используется для обозначения комплексной системы наблюдений, оценки и прогноза изменения состояния окружающей среды под влиянием антропогенных воздействий [107]. Мониторинг может осуществляться физическими, химическими, биологическими методами и их сочетанием. Имеется большое количество различных формулировок, что же представляет собой мониторинг [88; 107; 140; 282].

Систему повторных наблюдений одного и более биологических компонентов водных экосистем в пространстве и во времени с определенными задачами и целями в соответствии с заранее подготовленной программой было предложено называть биомониторингом. Этот термин был введен в научный оборот перед проведением Стокгольмской конференции ООН по окружающей среде в июне 1972 г. Биомониторинг качества водной среды с использованием различных биологических объектов (включая рыб) осуществляется двумя основными группами методов — биоиндикацией и биотестированием. В биомониторинге ключевую роль играет продолжительность и регулярность наблюдений, проводимых по одной методике и программе. Результаты и выводы биомониторинга носят общий характер и распространяются на водоем, его отдельные части и регионы, а также на конкретные экосистемы меньшего масштаба.

Теоретическим и практическим аспектам биомониторинга сухопутных и водных экосистем посвящено большое количество обзорных публикаций [19; 38; 102; 121; 140; 172; 178; 208; 248; 287].

Ряд вопросов комплексного биомониторингового характера в начале XXI в. по различным регионам северной части Черноморско-Азовского бассейна рассмотрен во многих монографиях [75; 77; 78; 155; 204; 205; 296; 298; 306; 346; 347].

Те или иные элементы биомониторинга (ихтиомониторинга) и биоиндикации (ихтиоиндикации) имеют многовековую историю. Они использовались давними охотниками и рыболовами. Для наблюдения за началом миграции промысловых рыб в устьях рек, в проливах, на мысах устанавливались специальные наблюдательные вышки и башни. Первые пойманные одиночные рыбы оказывались индикаторами начала массового хода. Упитанность рыб могла свидетельствовать об успешности нереста.

Большие скопления рыбацких птиц на воде указывают на скопления рыб. Концентрация в одном месте и перемещения дельфинов также свидетельствуют о наличии больших косяков рыб.

Распространение рыб-индикаторов и структура их популяций являются одним из признаков экологического благополучия или неблагополучия водоема и могут служить основой экологического нормирования загрязнения водных экосистем [83; 104; 105].

Термин «биомониторинг» имеет широкое значение и применение, так как предполагает использование для наблюдения и контроля за

состоянием водных экосистем самых различных групп организмов и их сообществ в целом. При использовании для этих целей рыб логично называть такие исследования ихтиомониторингом. К слову, термины «ихтиомониторинг», «ихтиоиндикация», «ихтиоиндикаторы», «ихтиотестирование», «ихтиотесты» не являются новыми. Все они так или иначе, использовались и используются в научной литературе [66; 182; 187].

Биомониторинг с использованием рыб Н. Д. Мазманиди прямо назвал ихтиомониторингом [192; 193]. Автор в своей докторской диссертации [192] рассмотрел эколого-токсикологические основы ихтиомониторинга загрязнений морской среды нефтью.

Рыбы как тест-организмы для мониторинга нефтяного загрязнения морских вод рассматриваются в большом количестве разнообразных публикаций [188; 189; 191; 195; 196; 213; 214].

Примером комплексной публикации, посвященной, по сути дела, ихтиомониторингу черноморских бухт, является коллективная монография «Ихтиофауна черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия» [243].

Л. А. Кудерский [163] привел ихтиологические критерии биологической индикации экологических нарушений в водоемах.

Г. Я. Айверсон [3], говоря об использовании биологических индикаторов для мониторинга загрязнения морской среды, имел в виду и рыб. Применение в качестве организмов-индикаторов рыб — это, по своей сути, и есть ихтиоиндикация.

В водоемах под влиянием постоянных загрязнений и эвтрофирования на первом этапе происходят постепенные, вначале малозаметные изменения физических, физико-химических и химических свойств воды. При этом могут меняться солевой, температурный, газовый режимы воды, т. е. важнейшие экологические абиотические факторы. Все они способны резко ухудшать условия существования рыб и их биотического окружения.

За изменениями, связанными с непосредственным воздействием сточных вод на водоем, происходит цепь вторичных процессов, вызывающих дальнейшее ухудшение экологических факторов водной среды. Вторичные изменения обычно обусловлены загрязнением водоемов органическими веществами, поступающими с хозяйственно-бытовыми, сельскохозяйственными и промышленными стоками или продуцируемыми в самом водоеме в чрезмерном количестве. Скопления органики подвергаются деструкции, гниению, брожению,

окислению. При этом образуются новые вторичные загрязнители (сероводород, аммиак, сульфиды, меркаптаны и др.), также весьма токсичные для рыб.

Рыбы, являясь важным компонентом биот водных экосистем, выполняют в них функции гетеротрофов второго-четвертого порядка и формируют потоки вещества и энергии. Для человека рыбы — пищевой продукт, который не может существовать в природных водоемах вне экосистем. В зависимости от того, придается ли в исследованиях главное внимание различным компонентам экосистем или оно фокусируется преимущественно на рыбах и толкуется с рыбохозяйственных позиций, принято использовать термины «биомониторинг» или «ихтиомониторинг».

Методология биомониторинга предполагает не только констатацию фактов, но и выявление связей, закономерностей и взаимозависимостей между многими процессами и явлениями во внешней среде и реакциями организмов.

В случаях применения биоиндикации и биотестирования на первое место обычно выходит установление взаимозависимостей и причинно-следственных связей между воздействием внешнего фактора (факторов) и реакциями организмов и их изменение.

Известно, что организмы и их популяции в водоемах охвачены системой сложных, противоречивых, динамичных и взаимообусловленных отношений друг с другом и с абиотическими факторами среды, и что всякое достаточно интенсивное изменение любого из этих факторов меняет отношение гидробионтов (включая рыб) ко всему комплексу условий существования. Необходимо также учитывать, что экосистемы относятся к биологическим системам со «случайным» управлением, они менее жестко детерминированы по сравнению с биосистемами с центральным управлением (организмы с центральной и вегетативной нервной системой) и поэтому для них первостепенное значение имеют такие характеристики, как сложность и устойчивость [324]. Рыбы относятся к системам, достаточно жестко детерминированным к условиям внешней среды.

Из-за различий в уровне резистентности и толерантности гидробионтов разного систематического положения, разных стадий онтогенеза и физиологического состояния в сообществах возникает сложная цепь биологических реакций и откликов, интегральным и наиболее существенным проявлением которых оказываются изменения устойчивости и гомеостаза экосистемы [325]. Последние обеспе-

чиваются, как известно, биоразнообразием и сложностью видового состава биот [10; 60; 244; 245].

Большинство современных индексов загрязнения водной среды были выведены на основании наблюдений за постепенным исчезновением отдельных компонентов биоты ранее чистого водоема с увеличением нагрузки загрязняющих веществ [322].

Имеется огромное количество публикаций о разнообразном использовании рыб в качестве индикаторов нарушения экологических факторов и токсического загрязнения вод [72; 73; 188; 189; 192; 194; 196; 256].

Мировая практика показала, что только регистрация соответствующих характеристик реагирующего на загрязнение организма или сообщества дает возможность объективно судить о качестве водной среды по условиям жизнедеятельности в ней гидробионтов, определяющих структуру биоценозов конкретного водоема или его крупного региона.

С рыбохозяйственных позиций вред от загрязнения водных экосистем выражается в выпадении отдельных крупных видов и в замене ценных видов промысловых рыб на менее ценные, в снижении запасов этих видов и в утрате ими пищевой ценности (например, приобретение нефтяного запаха и вкуса) [38; 102; 104; 182; 188; 189; 287].

Рыбы-индикаторы могут достаточно точно характеризовать состояние тех или иных экосистем. Однако состояние их популяций, кроме загрязненности среды, также во многом зависит от степени зараженности рыб разного рода паразитами, инфекционных болезней, пресса хищников, промысла и пр.

Поскольку, даже теоретически, в одной экосистеме не может быть двух видов рыб, обитающих в абсолютно одинаковых условиях, то каждый наличный вид является индикатором какого-то специфического уникального сочетания именно таких условий, которые обеспечивают его наилучшую выживаемость.

Однако только сведений о выживаемости взрослых рыб недостаточно для того, чтобы судить о безвредности тех или иных веществ в тех или иных концентрациях для их развивающейся икры и личинок [72; 73; 190; 194; 213; 214].

Наиболее полное представление о состоянии экосистемы может дать мониторинг видового состава всей биоты и особенностей распределения всех видов рыб, входящих в ее состав в предшествующий период и в настоящее время. Это требует многолетних исследований и высокой квалификации специалистов. Использование одного или

нескольких наиболее чувствительных к конкретному фактору видов рыб в качестве биоиндикаторов позволяет в более короткие сроки грубо оценить тенденции в изменениях экосистем.

Например, оценка экологического состояния ряда водоемов Сибири была сделана путем выявления закономерностей иммунореагирования рыб и накопления в их тканях металлов при ихтиоиндикации экосистем [264]. Была установлена прямая зависимость повышенных концентраций тяжелых металлов в абиотических компонентах рек и озер Сибири и содержания этих химических элементов в мышечной ткани рыб, обитающих в этих водоемах. Проведенные исследования подтвердили правомерность использования ихтиомониторинга металлов в качестве одного из методов индикации экологического состояния водоемов [265; 266].

Осуществлявшийся в 1970–1990 гг. на Черном море ихтиомониторинг воздействия нефти и нефтепродуктов позволил исследовать поведение и распределение этих веществ в экосистемах [192; 194; 214]. Лабораторными экспериментами указанных авторов были установлены некоторые механизмы воздействия нефти на рыб.

В 1970–1980-х гг. в Институте морской биологии Национальной академии наук Украины был проведен широкий комплекс работ по оценке опасности высокоминерализованных промышленных стоков для черноморских гидробионтов из разных систематически групп, включая и рыб [72; 73].

Ежесезонное, ежегодное, многолетнее использование индикаторных видов рыб с целью мониторинга состояния водных экосистем позволяет получать более репрезентативные результаты, оценивать тренды и разрабатывать прогнозы их будущего.

По составу и динамике ихтиофауны можно судить об эффективности работы очистных сооружений, когда они есть, о результативности рыбоводных мероприятий, об исполнении рыбоохранного законодательства.

Рыбы обладают чрезвычайно высокой чувствительностью к изменению запаха и вкуса воды, в которой они обитают, и это обстоятельство во многом определяет их распределение в водоемах, тем более что они представляют собой наиболее подвижные компоненты биоты водных систем.

Мониторинговые наблюдения распространяются на водоемы, части водоемов, экосистемы, требуют регулярности и часто могут продолжаться годы или десятилетия. При применении методов био-

индикации и биотестирования требования регулярности и длительности зачастую отсутствуют.

Предполагается, что оценка качества водной среды методами биомониторинга, биоиндикации и биотестирования производится с целью установления предельно допустимых норм воздействия разных факторов. Под последним понимается антропогенная деятельность, связанная с реализацией экономических, рекреационных, культурных интересов и вносящая физические, химические, биологические изменения в природную среду.

Значимость воздействия непосредственно зависит от его вида или природы и силы (шумовое, световое, радиационное, тепловое, химическое и т. д.), а также от времени и условий.

Для многих видов рыб реагирование на антропогенное воздействие, если оно не приводит к летальному исходу, сходно с выработанными в процессе эволюции неспецифическими реакциями на колебания экологических факторов. В процессе адаптации биоценоза к меняющимся условиям включаются компенсационные механизмы и при сублетальных и толерантных воздействиях в популяциях вырабатывается некоторый средний, генетически обусловленный уровень интенсивности воспроизводства за счет «перераспределения факторов смертности». Установлено, что только в случаях, когда пресс антропогенных факторов выводит экосистемы за границы естественной изменчивости, происходит нарушение динамической стабилизации популяционных связей, изменяется генетический состав и идет подавление наиболее генерализованного процесса популяции — воспроизводства потомства.

Физико-химический фон водной среды (температура, соленость, ионный состав, жесткость, pH, содержание кислорода и другие абиотические или экологические факторы) существенно влияет на латентный период, динамику интоксикации и порог устойчивости рыб, как и других гидробионтов, к токсикантам.

Людам свойственно устанавливать прямые и опосредованные связи между процессами и явлениями в природе, особенно тогда, когда от этого зависит жизнь. Так возникали различные местные приметы, связанные с рыбами и рыбным промыслом. В дальнейшем они зачастую находили подтверждение и объяснения в исследованиях специалистов — ихтиологов и гидробиологов.

Для целей био- и ихтиомониторинга в северной части Черноморско-Азовского бассейна в XX в. успешно функционировала

целая сеть гидробиологических и рыбохозяйственных научных учреждений. Этими же проблемами занимались специалисты соответствующих кафедр многих высших учебных заведений. Регулярные крупномасштабные экспедиционные работы на судах проводились для оценки запасов промысловых рыб, их динамики и состояния их кормовой базы. Для этих целей также применялась авиация. Полученная информация о промысловых рыбах позволяла судить об общем состоянии морских экосистем всего бассейна и отдельных его частей.

Наблюдения с самолетов и вертолетов и аэрофотосъемка позволяли обнаруживать и оценивать процессы и явления большего масштаба, чем с судов. Фотосъемки из космоса, дистанционное зондирование поверхностного слоя моря стали новыми инструментами биомониторинга, но не исключили необходимость непосредственного наблюдения за гидробионтами. Новые методы не позволяют оценивать состояние и качество рыб. Поэтому многие исследователи сосредоточили свои усилия на изучении рыб более тонкими методами (физиологическими, биохимическими, иммунологическими и др.).

В качестве примера ихтиомониторинговых исследований можно привести изучение воздействия повышенного содержания биогенных веществ в воде на карповых рыб [159]. Ю. О. Коваленко [154] проанализированы перспективы исследований физиолого-биохимического состояния популяций карповых рыб в водоемах, расположенных в городах, за продолжительный период изменений окружающей среды.

С целью мониторинга исследовалось содержание хлорорганических пестицидов в организмах рыб дельтового участка Днестра и Днестровского лимана [301], содержание цезия-137 у рыб с разным типом питания [86], сывороточных аминотрансфераз [286].

В основе использования рыб в качестве биоиндикаторов и биотестов лежат представления о пределах толерантности, ограниченных экологическими максимумами и минимумами лимитирующих физических и химических факторов среды.

В настоящее время особенно остро стоит вопрос о допустимых уровнях или пределах содержания токсических примесей в морской и речной воде. Для выявления и выделения диапазонов пороговых и токсических концентраций загрязняющих веществ, как уже упоминалось, в качестве биоиндикаторов и биотестов широко используются различные виды рыб.

Сочетание методов биоиндикации и биотестирования (морской экотоксикологии) дает возможность более объективно оценивать процессы, происходящие в природных водных экосистемах. Еще более информативным оказывается использование стандартных лабораторных полноструктурных экосистем, в частности типа «Экотрон». В таких опытах воздействию подвергается целостная экосистема, включающая в свой состав продуцентов, консументов и редуцентов. Среди гетеротрофов высших порядков имеются и рыбы [72; 76; 80].

Проблема выбора рыб-индикаторов состояния водных экосистем теснейшим образом связана с оценкой экологической толерантности того или иного вида или всего ихтиоценоза, а также с проблемой и методикой установления параметров тех или иных экологических факторов и предельно допустимых концентраций загрязняющих и токсических веществ.

Представления об экологической толерантности того или иного вида рыб могут быть получены на основании анализа его распространенности в естественных условиях и в лабораторных экспериментах.

При использовании рыб в качестве биоиндикаторов и биотестов применяются разнообразные критерии: гибель, токсическое действие, размножение, развитие, различные физиологические и биохимические процессы, поведенческие реакции и пр.

8.2. ИХТИОИНДИКАЦИЯ

Несмотря на огромный прогресс в приборостроении, ихтиоиндикация и ихтиотестирование имеют многие преимущества по сравнению с современными аппаратными и аналитическими методами оценки загрязнения и изменения качества водной среды.

Еще начале XX века Я. Я. Никитинский [232] указывал на ведущую роль биологических исследований в санитарной оценке водоемов, сравнивал применение живых организмов в биоиндикации с использованием специальных реактивов.

Пока ни один из созданных до настоящего времени приборов не может сравниться по сложности и тонкости реагирования на изменения абиотических факторов и на токсическую примесь с живыми рыбами, механизмы взаимодействия которых со средой формировались на протяжении многих миллионов лет и тысяч поколений в ходе эволюционного процесса.

При проведении исследований и контроля за качеством воды с помощью различных биоиндикаторов можно выделить два направления: первое, более давнее, требует точного определения до вида всех гидробионтов, в том числе и рыб, имеющих в данной экосистеме, и выяснения требований к абиотическим и биотическим факторам и в целом к качеству воды каждого из них; второе направление основывается на использовании для оценки качества среды группы чувствительных гидробионтов и рыб-индикаторов.

Принцип биологической оценки качества водной среды по составу сообществ, набору организмов (включая рыб) является основой современной биоиндикации [300].

В широком смысле индикация (определение, указание) — это качественное обнаружение и количественное определение химических веществ в объектах окружающей среды (вода, грунты) и в организмах. О загрязнении могут свидетельствовать физические, химические и биологические индикаторы. В совокупности они сигнализируют о наличии, кумуляции, изменениях количественного или качественного состава загрязняющих веществ в окружающей среде [107].

Под биоиндикацией подразумевается обнаружение и определение биологически и экологически значимых природных и антропогенных нагрузок на основе реакций на них живых организмов и их сообществ непосредственно в среде их обитания. В полной мере это относится и ко всем видам антропогенных загрязнений [107; 282].

Биоиндикацию определяют, как совокупность методов и критериев, предназначенных для поиска информативных компонентов экосистем, которые могли бы: 1 — адекватно отражать уровень воздействия измененной среды, включая комплексный характер загрязнения с учетом явлений синергизма действующих факторов; 2 — диагностировать ранние нарушения в наиболее чувствительных компонентах биологических сообществ и оценивать их значимость для всей экосистемы в ближайшем и отдаленном будущем.

Перед биоиндикацией ставятся задачи, которые решить с помощью гидрофизических и гидрохимических методов зачастую невозможно. В основе биоиндикации лежат знания о толерантных диапазонах экологических факторов и о токсичности загрязняющих веществ для организмов и их ответных реакций на воздействия (силу, продолжительность и др.). Ответными реакциями являются: выживаемость, гибель, исчезновение (уход), изменение численности в зоне загрязнения, изменение поведения и физиологических процессов,

изменение качеств и биохимического состава и пр. Присутствие или отсутствие индикаторных видов в экосистемах позволяет более аргументировано судить о качестве воды.

Биоиндикация предусматривает выявление, главным образом, уже проявившегося факта загрязнения водной среды по функциональным характеристикам особей и экологическим характеристикам сообществ организмов. Фактически состав биоты из загрязненных водных экосистем служит итоговой характеристикой экологических условий и токсических свойств водной среды за предшествующий промежуток времени. Он не дает оценки на момент исследований, так как реакции из-за некоторой инертности еще не успевают проявиться, и не позволяет с достаточной точностью прогнозировать ее состояние в будущем. Связано это с большой изменчивостью всех факторов.

К числу важнейших задач биоиндикации относится разработка методов и критериев, которые могли бы в наиболее полной мере отражать состояние водных экосистем. Биоиндикация, как и мониторинг, осуществляется на различных уровнях организации живого вещества и биосферы: макромолекул, клеток, органов и систем органов, популяций, биоценозов, экосистем. Известно, что сложность организации живой материи и характер ее взаимодействия с внешними факторами возрастает по мере повышения ее уровня. В этом процессе биоиндикация на низших уровнях организации должна диалектически включаться в биоиндикацию на более высоких уровнях, где она предстает в новом качестве и может служить для объяснения динамики более высокоорганизованных систем [19; 121; 172, 208]. Наиболее сложную организацию в черноморских экосистемах в настоящее время имеют рыбы и дельфины, поэтому для объяснения изменений в ихтиофауне следует учитывать всю информацию об изменениях в экосистеме на более низких уровнях.

Методы биоиндикации основаны преимущественно на двух принципах: регистрации находок характерных (показательных, или репрезентативных) организмов и анализе видовой структуры биоценозов (ихтиоценозов).

Организмы-индикаторы и индикаторные сообщества могут быть показателями интегрального (общего) состояния условий внешней среды, включающего физические, химические, биологические и иные факторы, их интенсивность, соотношение между собой, скорость и степень изменения.

Для биологической индикации качества вод в природных экосистемах могут использоваться практически все группы организмов, обитающих в них — от простейших до рыб как обитателей подсистем пелагиали, так и бентали. Все из них, выступая в роли биоиндикаторов, имеют свои преимущества и недостатки, что и определяет границы их использования. Делая заключение и выводы по результатам исследований, необходимо использовать всю совокупность данных по конкретной экосистеме.

Методы биоиндикации, дополненные методами биотестирования, позволяют выявлять уже проявившееся и еще накапливающееся воздействие (загрязнение), а также с определенными допущениями экстраполировать результаты на будущее, т. е. прогнозировать последствия.

Имеется ряд достаточно широко распространенных формулировок о том, что же должны представлять собой биоиндикаторы. Так, по Н. Ф. Реймерсу [282] биоиндикатор — группа особей одного вида или сообщества, по наличию или по состоянию которых, а также по их поведению судят о естественных и антропогенных изменениях в среде.

По И. И. Дедю [107], биоиндикатор — это организм, вид или сообщество, по наличию и состоянию которого можно судить о свойствах среды, в том числе о присутствии и концентрации загрязнителей. В дополнение к сказанному отмечается, что биологические индикаторы — организмы, присутствие, количество или интенсивность развития которых служит показателем каких-то естественных и антропогенных процессов или условий среды обитания.

Биологические индикаторы должны обладать признаками, свойственными системе или процессу, на основании которых происходит качественная или количественная оценка тенденций изменений, определение или оценочная классификация состояния экосистем, процессов и явлений.

Индикаторное сообщество — такое сообщество, по скорости развития, структуре и благополучию отдельных популяций микроорганизмов, грибов, растений и животных которого можно судить об общем состоянии среды, включая ее естественные и антропогенные изменения [282].

Виды рыб могут быть прямыми или опосредованными индикаторами. Например, при исчезновении основных кормовых объектов или при исчезновении зарослей макрофитов и в частности цистози-

ры в северо-западной части Черного моря не обнаруживаются и конкретные виды рыб.

Выделены различные группы видов-индикаторов [107; 282]. Биогеографический организм-индикатор — это стенобионтный вид рыб, приспособленный к жизни в данной экосистеме и не живущий в других, что дает возможность отличать одно комплексное природное образование от других [282].

Индикатор сукцессионных процессов — вид рыб, присутствие которого указывает на то, что данное сообщество переживает динамические изменения и еще не достигло климаксовой фазы развития или вышло из нее [282].

Организм-индикатор загрязнения — организм рыбы, подавленное состояние, исчезновение или наоборот усиленное размножение и рост которого сигнализируют о загрязненности среды, а в ряде случаев говорят и о степени загрязненности [282].

Рыба-индикатор загрязнения — живой организм, показания которого определяются на основе изменений поведения (избегание, сужение ареала или его расширение) [282].

При выборе рыб-индикаторов не представляется рациональным использование наиболее крупных долгоживущих видов в связи с сильным воздействием промысла на их популяции. В то же время изменение численности их популяции является четким индикатором антропогенной нагрузки.

Выбирая индикаторные виды, необходимо иметь в виду, что стенобионтные виды более надежны, чем эврибионтные, долгоциклические лучше, чем короткоциклические. Сравнительно крупные организмы, с одной стороны, лучше, чем мелкие, но в лабораторных условиях их содержание затруднено.

Представляется логичным, что для целей детального изучения изменений каждой конкретной экосистемы во времени желательно использовать какую-то одну характерную для нее рыбу-индикатор. При сравнении состояния различных экосистем целесообразно использовать в качестве индикатора общий для всех один вид рыб.

В рыбохозяйственных водоемах нормирование вредных веществ (предельно допустимые концентрации, ПДК) разной природы связано с большими трудностями. Разные виды рыб и их кормовые ресурсы различаются по чувствительности к воздействию одного и того же токсического вещества в одной и той же концентрации [99].

Необходимо четко различать экологические и токсикологические критерии качества воды в природных экосистемах. Нормальная жизнедеятельность рыб, их поведение и воспроизводство в значительной мере определяются экологическими факторами водной среды как абиотической, так и биотической природы. К ним следует отнести соленость воды, ионный состав, температуру воды, концентрацию в ней кислорода, сероводорода и др. Эти важнейшие для рыб абиотические факторы водной среды испытывают резкие изменения — как под влиянием естественных причин, так и под влиянием совместных антропогенных воздействий (химическое, тепловое, биогенное и др.). Пониженная, по сравнению с обычной, или повышенная соленость, экстремально высокая или низкая температура, низкое содержание O_2 , относительно высокое содержание H_2S , низкие величины pH могут сами по себе вызывать гибель рыб, нарушать их воспроизводство и поведение.

Каждый вид рыб в экосистеме моря представлен одной или несколькими популяциями. Их количественные показатели и структура могут испытывать значительные колебания во времени и пространстве только в силу естественных причин. Наложение на них антропогенных воздействий в еще большей мере усложняет картину. Все это придает большую или меньшую субъективность экспертным оценкам показателей и роли вида-индикатора в той или иной экосистеме.

При выборе рыб-индикаторов необходимо точно знать, что они присутствовали в данной экосистеме в предшествующие годы (в какие сезоны и в каком количестве), или же иметь данные о том, что в составе ихтиофауны конкретной экосистемы определенные виды рыб не отмечались вообще или численность их была незначительной и вдруг по каким-то причинам резко возросла. Такие изменения указывают на сукцессионные перестройки в экосистемах водоемов. Напротив, объективные данные о видовом разнообразии рыб, количественных характеристиках, общих запасах — показатель общего благополучия или неблагополучия экосистемы.

Необходимо также учитывать, что распределение рыб в водоемах, в частности в СЗЧМ носит сезонный характер. В зимний период происходит отход большинства видов рыб из прибрежной зоны на большие глубины и миграции в южные более теплые районы Черного моря.

Многочисленными исследованиями показано, что эмбрионы, личинки и мальки рыб обладают более высокой чувствительностью к

колебаниям различных факторов внешней среды и токсическим веществам.

Индикаторная значимость организма определяется экологической толерантностью. В диапазоне толерантности организм способен поддерживать свой гомеостаз и воспроизводить жизнеспособное потомство. Любой фактор, если он выходит за пределы оптимума или экологического комфорта для данного организма, является стрессовым. Такой организм реагирует ответной реакцией различной интенсивности и длительности, появление которой зависит от вида и является показателем индикаторной ценности. Биологические системы (организм рыбы, популяция, вид) реагируют на воздействия среды в целом, а не на отдельные факторы. Амплитуда физиологической толерантности модифицируется внутренним состоянием организма — условиями питания, возрастом, генетически контролируемой устойчивостью.

Временные и пространственные изменения качества воды можно оценивать, сравнивая две или несколько популяций или структур сообществ [332].

В зависимости от выбора видов-индикаторов полученные результаты могут указывать либо на сохранение условий в экосистеме, либо на тренд в том или ином направлении, т. е. как на ухудшение, так и на улучшение. Следует иметь в виду, что в настоящее время мы обычно имеем дело с экосистемами, в той или иной степени нарушенными. Эталонными для нас они были в некотором прошлом. Теоретически, а в некоторых случаях и практически, некоторые важные абиотические факторы в водоеме могут быть приведены к показателям, характерным для периода, выбранного в качестве эталонного.

К методам биоиндикации, которые можно применять при исследовании экосистем, относится выявление в водоеме или его регионе редких и исчезающих видов, обитавших там ранее. Перечень таких организмов фактически представляет собой набор индикаторных видов данной экосистемы к антропогенному воздействию. Индикаторную ценность представляют и виды-вселенцы, ранее избегавшие данную экосистему.

Организмы рыб-биоиндикаторов суммируют влияние всех без исключения биологически важных воздействий и отражают состояние окружающей среды в целом, включая ее загрязнение и другие антропогенные изменения в предшествующий период и в настоящее время. Они фиксируют скорость происходящих событий, указывают

пути и места концентрации в экосистемах разного рода загрязняющих и токсических веществ. Биологические индикаторы загрязнений также называют апробионтами.

Живые индикаторы в условиях хронических антропогенных нагрузок могут реагировать даже на относительно слабые воздействия вследствие кумулятивного эффекта, т. к. реакции проявляются при накоплении некоторых критических значений суммарных дозовых нагрузок.

Между изменениями значения индикатора и измеряемой характеристикой должно устанавливаться эмпирическое или теоретическое доказательство причинно-следственной связи. Для биоиндикации часто рекомендуется выбирать наиболее чувствительные виды и сообщества, характеризующиеся максимальными скоростями отклика и выраженностью параметров.

Ответная реакция биоиндикатора на определенное физиологическое или химическое воздействие должна быть специфичной и четко определяемой, легко регистрироваться визуально и с помощью приборов.

Таким образом, выделяют две формы отклика живых организмов-индикаторов — специфическую и неспецифическую. В первом случае происходящие изменения вызываются действием какого-то одного конкретного фактора и одной реакцией, что случается редко. Неспецифические реакции могут вызываться разными факторами, в том числе и теми, с которыми вид сталкивался в процессе эволюции.

В зависимости от типа ответной реакции биоиндикаторы подразделяют на чувствительные и кумулятивные. Первые реагируют на стресс значительным отклонением от жизненных норм, а кумулятивные, накапливая антропогенное воздействие, значительно превышающее нормальный уровень в природе, — постепенно, без резких изменений.

Индикаторами должны быть виды, типичные для данных условий, имеющие относительно высокую численность в исследуемой экосистеме и обитать в ней в течение длительного периода времени, характеризующиеся положительной корреляцией между концентрацией загрязняющих веществ в организме и окружающей средой.

Считается, что одним из важнейших свойств вида-индикатора должна быть его доступность. Он должен быть репрезентативным, чувствительным и надежным. Как отмечалось выше, индикатор должен отражать какую-то конкретную и специфичную черту, осо-

бенность, процесс, явление. В целом индикаторы должны отражать существенные характеристики экосистем, использование которых в итоге должно способствовать принятию адекватных управленческих решений, направленных на снижение негативных антропогенных воздействий.

Виды-индикаторы описываются обычно с помощью двух основных упомянутых выше характеристик — специфичность и чувствительность.

Проблеме специфичности и неспецифичности показателей и критериев токсичности посвящено большое число монографических и обзорных публикаций [67; 188; 197; 302; 304; 314; 317]. При низкой специфичности индикатор одинаково реагирует на многие факторы, при высокой — только на один. При низкой чувствительности биоиндикатор отвечает только на сильные отклонения фактора от нормы (высокие концентрации, сильные воздействия), при высокой — на незначительные. Также выделяются уже упоминавшиеся кумулятивные (аккумулятивные) индикаторы — долгое время накапливающие воздействия без явных отклонений и нарушений.

Выделяются несколько типов биоиндикаторов: 1 — оценки состояния среды; 2 — раннего оповещения об опасности; 3 — динамики состояния или тенденции развития; 4 — диагностические, дающие возможность выяснить причины изменения экологических факторов; 5 — достижения целей, направленных на улучшение условий и др.

Экологическим индикатором называют фрагмент информации об экосистеме, используемый для исследования ее состояния и для оценки влияния хозяйственной деятельности на данную экосистему. Также выделяются индикаторы внешней или окружающей среды. Термин относится к живым организмам-индикаторам или индикаторным сообществам как показателям интегрального (т. е. общего) состояния внешней среды, включает физические, химические, биологические и иные факторы, их интенсивность, соотношение между собой, скорость и степень изменения [282]. Термины «экологический индикатор» и «индикатор окружающей среды» зачастую употребляются как взаимозаменяемые, однако это не совсем точно. Во множестве индикаторов окружающей среды экологические индикаторы составляют лишь часть, относящуюся непосредственно к экологическим процессам.

При использовании поведенческих индикаторов показания фиксируются на основе нарушений и изменений в поведении. Широко

используются физиологические индикаторы загрязнения, показания которых определяются на основе изменения физиологических процессов в организме. Для более глубокого изучения внутренних процессов в организме используют биохимические и иммунологические индикаторы. В первом случае у индикатора загрязнения показания определяются на основе изменения биохимических процессов в организме [114; 188; 194], во втором — на основе изменения иммунологических реакций [1; 154; 171; 181; 201; 268; 305].

Отдельным направлением в биоиндикации и биотестировании стал поиск стандартных индикаторных видов гидробионтов (например, дафния, артемия, радужная форель и др.), с помощью которых оценивается и сравнивается токсичность воды из разных водоемов и их разных участков.

Негативное воздействие на гидробионты может оказывать не только водная среда, но и вносимые твердые субстраты.

Б. Г. Александровым [7] в качестве биоиндикатора для оценки токсических и иных негативных свойств антропогенных субстратов (бетон, гранит, резина) использовано сообщество организмов-обрастателей и сопутствующих им подвижных организмов, обитающих в северо-западной части Черного моря. Исследования проводились в естественных условиях в зоне берегоукрепительных сооружений города Одессы.

Сообщества организмов-обрастателей оказались биоиндикаторами эффективности корабельных противообрастающих красок, используемых для покраски подводных частей корпусов и балластных цистерн. В состав таких красок и покрытий преднамеренно вводятся сильные токсиканты.

При оценке воздействия инсектицидов на комаров в естественных водоемах «мишенью» и биоиндикатором являются личинки этих насекомых. Как и в случае с противообрастающими красками, в водную среду преднамеренно вносятся токсические вещества. Конечной целью обоих направлений является разработка способов гарантированного отравления гидробионтов, а не его предотвращения, как в большинстве случаев использования биоиндикаторов и биотестов.

Разные виды рыб и их кормовые ресурсы различаются по чувствительности к воздействию одного и того же экологического фактора одной и той же величины или токсического вещества в одной и той же концентрации.

Видами-индикаторами, отражающими общие изменения и состояния экосистем северной части Черноморско-Азовского бассейна, оказались массовые в конце 1950—1960-х гг. рыбы, мигрировавшие туда через Босфор из Мраморного и Средиземного морей до начала 1970-х гг. Это крупные хищные рыбы — тунец, пелагида, крупная ставрида, скумбрия. Они стали индикаторами негативных изменений во всей экосистеме Черного моря.

Распространение рыб-индикаторов является одним из признаков экологического благополучия или неблагополучия экосистемы и может служить основой экологического нормирования загрязнения водоемов.

Редкие у берегов Крыма виды кефалей-рамада *Liza ramada* и губач *Chelon labrosus* — являются индикаторами более благополучного состояния экосистем южного и юго-западного побережий по сравнению с северо-западной частью Черного моря и Азовским морем.

Возвратившийся в экосистему ранее обычный, но затем по каким-то причинам надолго исчезнувший вид, несомненно, является индикатором улучшения экологической обстановки. Такие ситуации наблюдаются в частности в Сухом и Григорьевском лиманах, в лимане Донузлав после строительства судоходных каналов.

Индикаторами биотопов скально-каменистых и мягких грунтов с поселениями макрофитов в Черноморско-Азовском бассейне являются представители семейств иглоковых (Syngnathidae) и губановых (Labridae). В низовьях крупных рек Черноморско-Азовского бассейна к числу индикаторных видов, наряду с проходными и полупроходными рыбами, можно отнести пуголовок рода *Benthophilus*.

Единично обнаруживаемые в Черном море такие рыбы, как голубая акула *Prionace glauca*, рыба-лоцман *Naucrates ductor* или прилипапо обыкновенный *Echeneis naucrates*, не могут использоваться в качестве видов-индикаторов в обычном значении этого термина.

По мере удаления от побережья влияние береговых факторов, включая и источники загрязнения, слабеет. Загрязнение оттесняет рыб от берега на большие глубины. Пелагические рыбы в целом более чувствительны к токсикантам, чем придонные и донные. Быстро плавающие активные рыбы чувствительнее к загрязнению, чем мало-подвижные.

Рыбы аккумулятивных берегов обычно устойчивее к действию неблагоприятных факторов, чем рыбы скалистых и каменистых абразионных берегов. Последние более чувствительны к дефициту кис-

лорода, а среди рыб, обитающих у аккумулятивных побережий и на мягких грунтах, есть виды (глосса, бычок-песочник и др.), устойчивые даже к наличию небольших концентраций сероводорода в придонном слое.

В зависимости от особенностей прибрежной зоны и общего состава ихтиофауны в северной части Черноморско-Азовского бассейна можно выделить три основных региона: 1 — северо-западную часть Черного моря; 2 — южное и юго-западное побережье Крыма; 3 — Керченское предпроливное пространство и акваторию Азовского моря. Для каждого из названных регионов характерны свои ихтиоцены и свои виды рыб-индикаторов. В каждом из регионов имеются участки абразионных и аккумулятивных берегов [81].

Ихтиофауна северной части Черноморско-Азовского бассейна имеет смешанный характер. Основной фаунистический комплекс образуют теплолюбивые рыбы средиземноморского происхождения, а также понто-каспийского, сформировавшиеся в более суровых, чем в Средиземном море, климатических условиях и при более низкой солености. Особую группу образуют проходные рыбы, эволюция которых происходила в условиях, сходных с понто-каспийскими видами. Это прежде всего осетровые (Acipenseridae) и сельдевые (Clupeidae) рыбы. В придельтовых пространствах рек заметную роль играют полупроходные рыбы. В последние годы в составе ихтиофауны появились виды-вселенцы. Часть из них была акклиматизирована преднамеренно, а остальные оказались в бассейне в результате различной антропогенной деятельности. Необходимо подчеркнуть, что среди рыб каждого фаунистического комплекса могут быть выделены свои виды-индикаторы.

Появление в весенний период в море в районе города Одессы леща, карпа, карася, красноперки и других пресноводных рыб указывает на то, что трансформированные воды Днепра достигают Одесского залива и мыса Большой Фонтан. Обнаружение щук, сомов, окуней, судаков вблизи мыса Бурнас свидетельствует, что воды Дуная могут распространяться на север.

Рыбы, полностью выпадающие из состава ихтиофауны региона на годы и десятилетия или появившиеся впервые, являются индикаторами масштабной временной сукцессии.

В состав биоты каждой из прибрежных морских экосистем входят обычно десятки (а иногда и сотни) видов рыб, имеющих различное происхождение — морские, проходные, полупроходные, пресновод-

ные, восточно-атлантическо-средиземноморские, понто-каспийские реликты, акклиматизанты из других районов Мирового океана и внутренних вод. Очевидно, что найти среди них один универсальный индикаторный вид не представляется возможным. Тем более, что каждому основному типу подводных ландшафтов (скалито-каменистый, песчаный, иловый, зарослей макрофитов) соответствует свой комплекс рыб, объединяемых сходными экологическими приспособлениями [334].

Различными исследованиями показано, что даже на акваториях морских портов, подвергающихся разнообразным формам антропогенных воздействий, могут постоянно или эпизодически встречаться десятки видов рыб [41; 44; 46; 75; 77; 78; 81; 243].

Сохранение одного и того же видового состава ихтиофауны на протяжении лет и десятилетий является индикатором стабильного функционирования экосистемы.

В северо-западной части Черного моря относительно благополучными, сохранившимися лучше, чем остальные прибрежные экосистемы, являются воды, омывающие остров Змеиный. Сказанное относится и к ихтиофауне. Экосистема прибрежных вод острова может считаться в настоящее время эталонной.

Рыбы-мигранты являются индикаторами состояния экосистемы всего моря или какой-то его большей части. Оседлые же рыбы, находящиеся на протяжении большей части года на сравнительно ограниченном пространстве, могут быть индикаторами локальных экосистем.

Рыба-ласточка *Chromis chromis* в Черном море является индикатором чистоты морских вод с достаточно высокой (17–18 ‰) соленостью [91]. *Ch. chromis* — характерный, постоянный и массовый вид в ихтиоценах скал прибрежных акваторий Крыма, чутко реагирующий на загрязнение и понижение температуры воды.

В Черноморско-Азовском бассейне индикаторами сравнительно чистых участков скалито-каменистых побережий с соленостью 15–16 ‰ и выше являются представители семейства Blenniidae. Исключение составляет обыкновенная или красная морская собачка *Parablennius sanguinolentus*, выживающая при более низкой солености и в более загрязненной внешней среде.

Индикаторами состояния экосистем песчаных участков дна могут быть признаны барабуля *Mullus ponticus*, черный бычок *Gobius niger*, бычки из рода *Pomatoschistus*, камбала калкан *Psetta maotica*.

В составе ихтиофауны северо-западной части Черного моря отдельно могут быть выделены рыбы-индикаторы экосистем приустьевых акваторий, опресненных и соленых лиманов и лагун, мысов и островов Березань и Змеиный.

При чрезмерном промысле, эвтрофировании и загрязнении водных экосистем из состава их ихтиоценов обычно в первую очередь выпадают наиболее крупные и долгоживущие виды (белуга, русский осетр, севрюга, калкан, пелагида, скумбрия и др.), а их замещают короткоциклические и более мелкие. Таким образом, резкое падение численности крупных видов рыб делает их индикаторами неблагоприятных интегральных процессов в экосистемах.

Индикатором состояния экосистемы может быть прекращение использования донными рыбами для размножения традиционных нерестилищ. Возвращение их после какого-то перерыва на прежние нерестилища может свидетельствовать, с одной стороны, об увеличении численности популяции, а с другой — о благоприятных изменениях в экосистеме.

Индикаторами состояния экосистемы и качества водной среды могут быть не только виды из разных семейств, но и количество видов рыб одного рода или видов и родов одного семейства — от максимального в море до их полного отсутствия. Такой подход позволяет сравнивать экосистемы как в пространстве, так и во времени.

В Черноморско-Азовском бассейне наибольшее количество видов проходных, полупроходных и пресноводных рыб приурочено к опресненным районам северо-западной части Черного моря и Азовскому морю. Там же отмечается наибольшее количество видов рыб из семейства Gobiidae вообще и рода Neogobius в частности.

Наибольшее количество видов рыб из одного рода или представителей родов из одного семейства свидетельствует о наиболее благоприятном для данного семейства сочетании всех экологических условий. Наибольшее количество видов бычков рода Gobius, видов и родов рыб из семейств Blenniidae, Sparidae, Labridae, Syngnathidae связано с южным побережьем Крыма. Убывание числа видов и родов рыб указанных семейств при движении на северо-восток и северо-запад свидетельствует об ухудшении для них условий обитания.

Индикаторами негативных сукцессионных процессов в прибрежных экосистемах оказываются рыбы-вселенцы, в частности солнеч-

ный окунь *Lepomis gibbosus*, амурский чебачок *Pseudorasbora parva*, китайская медака *Oryzias sinensis* и др. Закрепление в экосистемах преднамеренно акклиматизированного пиленгаса *Liza haematocheilus* имеет скорее положительное значение.

Рыбы-индикаторы могут реагировать как на очень быстрые кратковременные события и процессы, так и на медленные, продолжающиеся годами и десятилетиями. Не следует забывать, что рыбы — мобильные организмы и их обычная окружающая среда может существенно отличаться от той, в которой их обнаружили в данный момент, например, в акваториях морских портов.

Изменение статуса вида рыбы в экосистеме, например — с массового обычного на редкого охраняемого, указывает на негативные процессы для популяции данной рыбы и биоты в целом.

Наличие рыб в воде само по себе не дает оснований утверждать, что вода чистая и что в ней отсутствует вредные для них вещества, т. к. действие может проявиться через некоторый период времени или во время эмбрионального и личиночного развития. Считается, что полное отсутствие рыб более красноречиво свидетельствует о качестве воды в экосистеме, чем их наличие.

Крайней степенью проявления загрязнения водоема или его части является полное отсутствие в нем рыбы. Исчезновение рыб из мест, где они раньше регулярно встречались, — обычно прямое свидетельство неблагополучия в экосистеме, и его чаще всего связывают с прямыми или опосредованными проявлениями загрязнения. Однако могут быть одна или несколько причин и другого рода. В частности это могут быть химические изменения среды (соленость, температура, pH, H₂S и др.), бактериальные, вирусные, грибковые инфекции, хищники и т. п. Многие авторы, исследовавшие рыб, полагают, что уже сам факт снижения их видового разнообразия служит индикатором стресса в окружающей среде [352].

Уже само по себе беспокойное поведение рыб по сравнению с контролем является сигналом стрессового состояния по не установленной причине [310].

Случаи, когда рыбы начинают терять ориентировку в пространстве, переворачиваться на бок, плавать вверх животом, уже свидетельствует о серьезных изменениях качества воды.

Симптомом неблагополучия является «кашель» рыб. Таким образом, они стремятся очистить жабры от избытка слизи или от различных загрязнений.

Скопление рыб может быть индикатором высоких концентраций планктона. В то же время низкие концентрации планктона могут указывать не на то, что рыбы нет, а на то, что планктон уже съеден.

В составе ихтиофауны северной части Черноморско-Азовского бассейна имеются рыбы, являющиеся индикаторами пресных, солоноватых и типично морских вод. Наиболее устойчивыми к изменению рапического фактора, т. е. соотношению главных ионов, являются рыбы, обитающие в солоноватых водах [82; 73; 75; 81].

Рыбы могут быть индикаторами отсутствия сероводородного заражения, т. е. чистой воды в конкретном районе и наоборот [334].

Рыбы-индикаторы могут свидетельствовать об отсутствии дефицита кислорода. Есть рыбы-индикаторы чрезмерного эвтрофирования и дефицита кислорода.

Разного рода недостатки в области использования биоиндикации и ихтиоиндикации связаны с теоретическими и практическими трудностями отображения и моделирования предметной области. Оценка антропогенного воздействия на биотические компоненты экосистем во многом осложняется пространственно-временной дифференциацией видовой структуры, т. к. ценопопуляции одного и того же вида, входящие в разные сообщества организмов, характеризуются различными экологическими условиями обитания и их реакции на действие фактора могут отличаться. У видов со слабо выраженными механизмами популяционного гомеостаза эти реакции всегда достаточно четко выражаются в снижении физиологической устойчивости части особей к действию антропогенных факторов и, в конечном счете, в гибели или в нарушении процессов репродукции.

Принято считать, что использование метода биоиндикации дает возможность решать проблемы экологического мониторинга в тех случаях, когда совокупность факторов антропогенного пресса на экосистемы трудно или невозможно измерять непосредственно.

Часто современная практика биоиндикации носит во многом феноменологический характер и состоит в описании наблюдаемых исследователем фактов поведения различных видов организмов в конкретных условиях среды. Нередко выводы сводятся к оценкам типа «благоприятные» или «неблагоприятные» условия, «хорошо» или «плохо», «чисто» или «грязно» и даже — «экосистему нужно лечить».

Рыбы могут быть индикаторами как временных (сезонных, межгодовых, вековых), так и пространственных изменений в водных экосистемах.

8.3. ИХТИОТЕСТИРОВАНИЕ

Использование уже упоминавшегося метода «рыбной пробы» со всей очевидностью доказало факт токсичности различных химических веществ для рыб и других гидробионтов при попадании в водоем. Благодаря своей простоте и наглядности он продолжает применяться для ориентировочного первичного определения токсичности различных веществ. Для выявления более тонких пороговых и предельно допустимых концентраций вредных веществ были начаты поиски физиологических и биохимических реакций и показателей.

Термин «тест» происходит от английского test — испытание, исследование. При оценке качества водной среды и опасности токсических веществ для гидробионтов физические, химико-аналитические, гидрохимические методы часто могут оказываться недостаточно эффективными из-за сравнительно невысокой чувствительности. Живые же организмы-гидробионты способны ощущать и реагировать на чрезвычайно низкие концентрации веществ и их сочетания.

Было установлено, что применение таких интегральных физиологических показателей, как прирост живой массы тела и газообмен отражают токсическое действие разных веществ и, что самое главное — при более низких концентрациях и за более короткий период, чем метод «рыбной пробы» с летальным для рыб исходом.

Е. А. Веселов [66] предложил для оценки влияния токсикантов на рыб около 20 тестов, разбитых на пять групп: 1 — изменение в приросте живой массы рыб; 2 — газообмен рыб (потребление кислорода, ритм дыхательных движений); 3 — пульсация сердца; 4 — тканевые и клеточные реакции; 5 — выживаемость и симптомы отравления.

Как известно, объектом токсикологических исследований является, в первую очередь, особь — организм рыбы, поэтому понимание его нормы имеет первостепенное значение. Обнаружение порогового токсического эффекта и его величины возможно только путем сопоставления экспериментальных организмов с контрольными при всех прочих условиях.

Выявляемые экологические предельно допустимые колебания основных абиотических факторов водной среды не подменяют ПДК (предельно допустимые концентрации токсических веществ), а дополняют их и служат как бы основой регламентации антропогенных нагрузок на водоемы. Они становятся составной частью действующей

щих ныне рыбохозяйственных ПДК — основного инструмента охраны водоемов от загрязнения.

Общепризнано, что при оценке качества воды в рыбохозяйственных водоемах необходимо, прежде всего, определять степень изменения экологического фона, а затем уже — уровень содержания в воде токсических веществ.

Уже в первые десятилетия изучения влияния на рыб различных токсических веществ, кроме выживаемости, использовались такие биологические характеристики, как рост, размножение, эмбриональное развитие, а также физиологические показатели — интенсивность дыхания, газообмен, потребление кормов, показатели крови. В первой половине XX в. все большее внимание стало уделяться оценке реакций рыб на одновременное изменение физико-химических факторов водной среды и токсического эффекта малых концентраций веществ различной природы, и в особенности — тяжелых металлов, нефти, фенолов, многих ксенобиотиков.

Со второй половины XX в. во многих странах мира исследователи стали уделять особое внимание обоснованию представлений о физиологической норме организма рыбы, пороговой и предельно-допустимой концентрации веществ, методологических принципах и способах их определения.

Важными показателями состояния организма рыб являются частота дыхания и ритм сердечных сокращений. На примере русского осетра и севрюги, помещенных в воду, загрязненную стоками сложного состава, было установлено, что дыхание у рыб становится аритмичным и замедленным (20–25 движений в минуту против 110–115 у контрольных). Частота сердцебиений у подопытных рыб была в 2–3 раза ниже, чем у контрольных [188]. Эксперименты по влиянию токсикантов на изменение ритма сердечных сокращений также проводили с развивающимися эмбрионами рыб из семейства Gobiidae — кругляка, песочника, рыжика и других бычков с крупной демерсальной икрой [72].

Считается, что используемые методы оценки токсичности вещества для рыб должны отвечать следующим требованиям: 1 — соответствовать современному уровню науки, т. е. быть гибкими и содержать максимальное число критериев оценки, с помощью которых можно учесть все важнейшие свойства вещества; 2 — учитывать все международные требования и рекомендации; 3 — полученные результаты должны быть воспроизводимыми [21].

В своем обзоре «Рыба как тест-объект» Х. Х. Райхенбах-Клинке [275] сформировал критерии, которым должен отвечать вид рыб при проведении лабораторных токсикологических исследований: быть в достаточном количестве в течение круглого года; иметь небольшие размеры и не слишком быстрый темп роста; обладать средней чувствительностью к недостатку кислорода, токсическим влияниям, освещению, температуре, важнейшим внешним раздражителям; не предъявлять высоких требований к величине объема занимаемого пространства. Выбор рыб должен производиться с учетом указанных условий по характерным для той или иной страны (региона) внешним факторам (тип воды, климат, загрязнение). При этом следует выбрать такой вид рыб, который соответствовал бы наибольшему количеству указанных выше требований, чтобы иметь возможность для сравнения результатов работ в разных странах на «стандартных» видах рыб.

В основу стандартной схемы лабораторных токсикологических опытов в зависимости от продолжительности ставятся острые, подострые и хронические.

Острый опыт обычно проводится для предварительной оценки степени токсичности исследуемого вещества и остротоксичной концентрации вещества, приводящей к летальному для рыб исходу. Оценка токсичности проводится методом «рыбной пробы». Острые опыты продолжаются 24, 48 и 96 часов.

Подострые опыты применяются для установления путей действия токсиканта на рыб и механизмов развития отравления организма для того, чтобы выбрать адекватный метод определения пороговой концентрации исследуемого вещества в хроническом опыте. Для эксперимента выбирается наиболее чувствительный вид рыбы. Длительность его — от 10 до 30 суток. Используется широкий комплекс биологических, физиологических и биохимических показателей, включая физиолого-биохимические индикаторы (показатели белкового, углеводного и жирового обмена, активность важнейших ферментативных систем), электрофизиологические тесты, характеризующие состояние центральной нервной, сердечно-сосудистой и дыхательной систем, гематологические показатели, гуморальные и клеточные факторы врожденного иммунитета, поведенческие реакции и др. [188; 194].

Хронический опыт является заключительным этапом ихтиотоксикологического исследования, проводимого с целью установления

пороговой концентрации веществ, зоны их токсического действия и максимально недействующей концентрации или предельно допустимой концентрации токсических веществ (ПДК). Концентрации экспериментальных растворов подбираются на основании результатов острых и подострых опытов. Хронические опыты с рыбами рекомендуется проводить от одного до трех месяцев [188; 189].

Х. Х. Райхенбах-Клинке [275] выделяет: статистический острый опыт средней продолжительностью до 30 дней; длительный опыт продолжительностью 365 дней. В целом такая классификация соответствует выделению острых, подострых и хронических опытов.

Чрезвычайно важным моментом в токсикологических экспериментах является фиксация начального воздействия. Обычно в острых опытах первичная нервная реакция выражается: в изменении ритма жизненных процессов, таких как частота дыхания, интенсивность плавания, изменения секреции слизи, соотношения между реакцией нападения и защиты; внешние изменения тела (окраска, слизь, кровотечение); изменения, связанные с деятельностью нервной системы (двигательное возбуждение или торможение), и реакции, проявляемые органами чувств (боковой линией, органами вкуса, обоняния, слуха, пигментации). В опытах средней продолжительности (подострых) в организме рыб можно определить изменения в кровеносной системе и гистопатологические (крови, печени, селезенки, почек). В хронических опытах регистрируются биохимические и гистопатологические изменения [187–189; 192; 194; 275].

Многие ксенобиотики накапливаются в организме рыб и в результате длительного воздействия даже малых концентраций этих веществ могут оказывать патологические изменения как в их организмах, так и в организмах потребителей, включая и человека.

Под биотестированием понимается использование в контролируемых условиях биологических объектов (тест-объектов) для выявления и оценки действия факторов (в том числе и токсических) окружающей среды на организм, его отдельную функцию или систему органов. В зависимости от целей и задач токсикологического биотестирования в качестве тест-организмов могут применяться различные организмы от бактерий до позвоночных, включая и рыб.

В целом биотестирование — процесс установления токсичности водной среды с помощью тест-объектов, предупреждающих об опасности независимо от того, какие вещества и в каком сочетании вызывают изменение жизненно важных функций у тест-объектов. Для

оценки параметров среды используются стандартизированные реакции живых организмов (отдельных органов, тканей, клеток или молекул). В тест-объекте, пребывающем контрольное время в условиях загрязнения, происходят изменения физиологических, биохимических, генетических, морфологических или иммунных систем. Объекты извлекаются из среды обитания, и в лабораторных условиях проводятся необходимые анализы. В случае использования рыб в качестве биотестов речь идет об ихтиотестировании.

Иногда нарушение даже физиологических функций, в частности поведения рыб, может оказываться решающим для дальнейшего продолжения существования видовой популяции [188; 189].

Хотя подходы биотестирования и биоиндикации довольно близки по конечной цели исследований, следует учитывать, что биоиндикация в основном осуществляется на уровне организма, популяции и сообщества и характеризует чаще всего изменения экологических факторов и результат загрязнения, а биотестирование может проводиться на уровне молекул, клетки, органов и их систем или организма и характеризует возможные последствия загрязнения среды для конкретных биотических компонентов. Биотестирование является основным методом морской экологической токсикологии, ихтиотоксикологии, разработки предельно-допустимых концентраций загрязняющих веществ, уже поступающих в морскую среду или тех веществ, сброс которых еще предполагается.

Ихтиотестирование и ихтиоиндикация могут осуществляться как с целью биомониторинга и ихтиомониторинга, так и для решения частных задач, связанных с определением допустимых пределов колебаний отдельных экологических факторов и ПДК токсических веществ.

Используя в качестве индикаторов или тест-объектов взрослых рыб, можно получить одни результаты, а эмбрионов, личинок и мальков — совсем другие. Для выживания вида рыб важно сохранение жизнеспособности на всех этапах онтогенеза.

Токсикант — вещество, вызывающее патологию, т. е. отклонение от нормы в организме рыбы. В связи с чем он не может считаться экологическим фактором в прямом смысле этого слова, необходимым для нормального прохождения биологических процессов в водоеме на уровне особи, популяции, экосистемы, даже если он находится там на протяжении многих лет. Любой токсикант, вызывающий изменение нормы, — это уже антропогенный фактор.

Токсикология рыб, или ихтиотоксикология, является частью водной, сравнительной и общей токсикологии. Одной из важнейших задач ихтиотоксикологии как науки является оценка устойчивости рыб к токсическим веществам.

Основные теоретические положения водной токсикологии и их практическое использование рассмотрены С. В. Дудник и М. Ю. Евтушенко [117].

Устойчивость или токсикорезистентность рыб — это способность их организма как можно дольше выживать при длительном воздействии на него малых концентраций токсических веществ или при непродолжительном действии больших концентраций этого вещества за счет включения различных регуляторных механизмов.

Экспериментально доказана более высокая устойчивость рыб к ядам в умеренном климате зимой. Сезонный фактор имеет существенное значение при определении токсикорезистентности рыб.

В последние десятилетия многочисленными исследованиями было подтверждено, что рыбы способны обнаруживать и избегать многих токсических веществ. Исчезновение высокочувствительных видов рыб в загрязненных водоемах или на отдельных их участках может объясняться не только их массовой гибелью, но и уходом из таких вод.

Прогрессирующее загрязнение водоемов влияет на все стороны поведения рыб, нарушает и искажает их стереотипные связи со средой обитания, и если рыбы не могут вовремя выйти из опасной зоны, то раньше или позже это вызовет угнетение одной или нескольких жизненно важных физиологических функций, гибель особей и нарушение структуры популяции вплоть до ее исчезновения в загрязненном водоеме или его части.

При разработке ПДК токсических веществ для рыб наблюдается некоторая неопределенность и вариабельность характеристик биологического эффекта и самого понятия «вредное действие». Вредное действие факторов и веществ на рыб в настоящее время еще не может быть оценено однозначно. Гораздо конкретнее результат — выжил организм-индикатор (тест-объект) или нет, но это — грубая оценка.

В 1969 г. объединенной группой экспертов по научным аспектам глобального загрязнения морей было сформулировано определение, согласно которому под загрязнением понимается «введение человеком прямо или косвенно вещества или энергии в морскую среду (включая и эстуарии), влекущее такие вредные последствия, как ущерб живым ресурсам, опасность для здоровья людей, помехи

морской деятельности, включая рыболовство, ухудшение качества морской воды и снижение ее полезных свойств» [256]. Загрязняющие вещества могут иметь глобальное, локальное или точечное распространение. Установлением ПДК в морской воде занимается морская экологическая токсикология (морская экотоксикология). Не решая проблемы загрязнения, эта отрасль науки дает возможность объективно оценивать существующие и прогнозировать возможные будущие последствия для экосистем и для рыб в частности.

«Наиболее актуальные проблемы морской экотоксикологии включают разработку методов и принципов эколого-токсикологического контроля и нормирования токсикантов в морской среде; исследования сравнительной токсикорезистентности и выделение наиболее чувствительных видов и стадий их онтогенеза; оценку антропогенных аномалий первичного и вторичного биопродуцирования в море; обоснование допустимых пределов содержания загрязняющих примесей в морской воде; анализ и прогноз биологических и экологических последствий загрязнения морей» [256]. Для решения всех перечисленных задач необходимо использование в качестве биоиндикаторов и биотестов рыб

Для речных вод в качестве биоиндикатора и биотеста часто используется радужная форель *Salmo irideus*. Известно, что она чувствительна к дефициту кислорода и различным загрязняющим и токсическим веществам. В водной среде в числе соединений азота нередко обнаруживается аммиак (ион аммония NH_4^+). На примере радужной форели установлено, что ее мальки выдерживают содержание аммиака в количестве $0,3\text{--}0,4\text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$, а взрослые — $0,6\text{--}1,0\text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$ [99].

Токсическое действие аммиака на рыб объясняется его способностью соединяться с кислородом крови, и рыбы погибают от удушья. Концентрация аммиака в воде $1,0\text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$ снижает способность гемоглобина соединяться с кислородом крови, а концентрация даже около $0,3\text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$ уже вызывает заметное уменьшение содержания кислорода в крови рыб [99]. Механизм действия аммиака идентичен и для пресноводных, и для морских рыб.

В разных водоемах ион аммония (NH_4^+) содержится в концентрациях до $0,2\text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$. В водоемы он попадает в результате хозяйственной деятельности со сточными водами различных производств и при смыве с сельскохозяйственных угодий. Концентрация хлорида аммония $6,0\text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$ может оказывать на некоторых рыб токсическое воздействие [99].

Из соединений азота, широко распространенных в природе, для рыб особенно опасны нитриты (NO_2^-). Их токсическое влияние наблюдается при концентрации от $0,14-0,15 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$.

Даже обычные в водной среде элементы в составе тех или иных веществ могут быть опасными для рыб. К их числу относится и входящая в состав живого вещества сера. Например, такое соединение, как сероводород оказывается сильным токсикантом для большинства гидробионтов, включая и рыб. Сероводород попадает в водоемы с разного рода сточными водами и образуется непосредственно в них в результате разложения органического вещества как продукт жизнедеятельности бактерий. У рыб токсическое действие сероводорода наблюдается при концентрациях от $0,5 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$ и выше [72; 99].

В результате образования скоплений сероводорода в прибрежной зоне на сравнительно небольших глубинах рыбы с большой площади дна скапливаются непосредственно в приурезовой зоне. При этом создается обманчивое впечатление об их видовом разнообразии и высокой численности. На самом деле такое поведение рыб часто предшествует массовым заморам. Только сильная волновая деятельность, обеспечивающая интенсивное перемешивание и насыщение воды кислородом, предотвращает крупномасштабный замор и позволяет выжившим рыбам вновь распределяться по большой площади дна.

В Черноморско-Азовском бассейне при понижении содержания кислорода в воде до $1,5-2,0 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$ в ней выживают преимущественно понто-каспийские реликты (Gobiidae) и некоторые проходные виды рыб. Рыбы восточно-атлантическо-средиземноморского происхождения в таких условиях, как правило, не выживают.

Лабораторные исследования показали, что допустимое увеличение концентрации такого обычного элемента в морской воде, как натрий, для эмбрионов бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* в воде с соленостью $12-15 \text{ ‰}$ составляет $2,5 \text{ г} \cdot \text{дм}^{-3}$, а для эмбрионов бычка-песочника *N. fluviatilis* — $1,7 \text{ г} \cdot \text{дм}^{-3}$ [72].

Увеличение в морской воде с соленостью $12-15 \text{ ‰}$ концентрации калия на $0,5 \text{ г} \cdot \text{дм}^{-3}$ оказывает достоверное негативное влияние на эмбрионы трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* и бычка-песочника *N. fluviatilis* [72]. Следует подчеркнуть, что указанное повышение концентрации ионов натрия и калия в морской воде на взрослых рыбах никак не сказывается [72].

В. И. Лукьяненко [188] обосновал использование метода физиолого-биохимических индикаторов, разрешающие способности ко-

торого в десятки раз превосходят таковые методы «рыбной пробы». Метод физиолого-биохимических индикаторов позволяет выявлять токсический эффект исследуемого вещества по состоянию той или иной функциональной системы организма рыбы в значительно более короткие сроки, чем метод «рыбной пробы», т. к. нарушение деятельности отдельных функциональных индикаторных систем наступает задолго до летального эффекта. Так, действие токсикантов определяли по содержанию гликогена в тканях карпа (*Cyprinus carpio* L.) [215] и судака *Sander lucioperca* [269].

Поведенческие реакции используются в качестве первоначальных признаков нарушения нормальной жизнедеятельности рыб, попавших в отравленную среду. Однако эти неспецифические реакции обычно не дают возможности установить, каким конкретно веществом отравлена вода, но являются индикаторами самого факта отравления.

Высокая чувствительность рыб к запахам и вкусу заставляет их реагировать на процессы химических изменений в среде и делает их тонкими индикаторами загрязнения водоемов. Первая основная реакция — это перераспределение вследствие обнаружения и избегания химических агентов. Изменения поведения и распределения — это индикаторы. Распределение рыб как может быть индикатором нормы, так и свидетельствовать о негативных процессах.

Рыбы воспринимают многочисленные химические раздражители, поступающие в воду, хеморецепторами. Химическая рецепция рыб включает, как уже отмечалось, обоняние, вкус и общую химическую чувствительность. С помощью различных методов регистрации (условные рефлексы, поведенческие реакции, электрическая активность) установлено, что рыбы обладают исключительно высокой чувствительностью обонятельных рецепторов. Многочисленными электрофизиологическими исследованиями показано, что обонятельные рецепторы рыб тонко воспринимают различные органические соединения, имеющие запахи.

Установлено, что необонятельная химическая рецепция рыб (вкус и общая химическая чувствительность) также функционирует очень тонко. Рецепторный аппарат вкусовой системы рыб представлен вкусовыми почками, расположенными в слизистой оболочке ротовой полости, на жабрах и наружной поверхности тела. Восприятие химических раздражителей осуществляется также свободными нервными окончаниями тройничного, блуждающего и спинномозговых нервов.

Основными проводниками химической необонятельной рецепции служат блуждающий, языкоглоточный и лицевой нервы [188].

Образовавшиеся в процессе эволюции хеморецепторы позволяют рыбам тонко анализировать и чутко реагировать на изменения в окружающей среде запаха и вкуса. Очевидно, что чем раньше организм рыбы получит информацию о качестве внешней среды, тем быстрее он сможет реагировать.

Высокая чувствительность рыб к химическим раздражителям доказана с помощью метода условных рефлексов.

Показано, что форма и степень нарушения условно-рефлекторной деятельности (поведения) рыб под влиянием минимальных концентраций различных веществ может служить высокочувствительным показателем токсического действия этих веществ, и что сам метод условных рефлексов занял достойное место среди других методов определения ПДК [188; 189].

Выявление методом условных рефлексов изменений функционального состояния центральной нервной системы рыб под влиянием различных токсикантов было подтверждено с помощью электрофизиологических методов исследования, в основе которых лежит регистрация фоновой электроэнцефалограммы и вызванных потенциалов.

К 1970-м гг. сложился метод клинического, патолого-физиологического и патолого-анатомического анализа заболеваний рыб. Первый макроуровень — исследования рыб, по которым на основе массового визуального обследования особей выявляются заболевания, а предварительный диагноз устанавливается по клиническим и патологоанатомическим симптомам отравлений. Визуальное определение признаков интоксикации (макродиагностика) проводится в первый час после отлова рыбы. При внешнем осмотре обращают внимание на интенсивность окраски (состояние пигментных клеток-меланофоров); целостность плавниковой каймы и лучей; общее содержание слизи на теле рыбы; состояние чешуйного покрова, жаберных крышек, ротовой полости, анального отверстия; на случаи гиперемии, подкожных кровоизлияний или появления язв, гидремии тела; деформацию костей черепа и скелета, а также состояние хрусталика и роговицы глаза. При открытых жаберных крышках обследуют жабры, отмечают их цвет, наличие и количество слизи, состояние жаберных лепестков (срастание, слипание, расширение или истощение). Жабры и особенно их респираторный эпителий являются чув-

ствительным органом рыб. Он может повреждаться растворенными в воде веществами, в частности в результате склеивания или заполнения слизью жаберных лепестков или их набухания и разрушения респираторного эпителия.

Под воздействием токсикантов у рыб возникают различные патолого-морфологические и патолого-анатомические изменения, требующие специальной фиксации и анализа. Различными исследованиями показано, что морфологическая картина поврежденных органов оказывается очень похожей у рыб, отравленных различными токсикантами. Это, естественно, затрудняет использование морфологических симптомов для дифференциальной диагностики токсикозов [188].

При отравлении рыб токсикантами различной природы, а также при значительном повышении солености и дефиците кислорода характер поражения жабр одинаков, различна лишь степень регистрируемых структурных изменений. В связи с этим судить о специфичности действия фактора (токсиканта) по состоянию жабр нельзя.

Таким образом, в настоящее время считается доказанным, что патоморфологические изменения в различных органах рыб, вызванные разными по своей природе токсикантами, весьма сходны (т. е. не специфичны), и поэтому патогистологическая картина при отравлениях рыб не может иметь решающего значения в дифференциальной диагностике токсикозов рыб. Однако указанные изменения и поражения являются очевидным индикатором загрязнения водоема и оказываются скорее методами ихтиоиндикации. Установление патолого-морфологических и гистопатолого-морфологических изменений в организме рыб играет важную роль при оценке опасности малых концентраций многих токсических веществ.

Второй — более глубокий уровень обследований (микроуровень) включает в себя гематологические, гистологические, биохимические, инструментальные, физиологические и другие методы. Одновременно отбираются пробы от здоровых особей для установления нормы физиологического состояния в данный период времени, служащие контролем.

Развивавшаяся В. И. Лукьяненко [188] и его последователями концепция физиолого-биохимических основ определения ПДК позволила всесторонне обосновать необходимость применения метода физиолого-биохимических индикаторов, разрешающие способности которого, как уже отмечалось, в десятки раз превосходили таковые методы «рыбной пробы».

Рыб с коротким циклом развития и достаточно многочисленным потомством можно использовать для проведения длительных наблюдений и проследить воздействие фактора на нескольких последующих поколениях.

Слизь на поверхности тела рыб выполняет защитные функции; ее удаление облегчает доступ токсикантам к кожным покровам, жабрам и проникновению во внутренние системы органов. Многие детергенты способны смывать слизь с тела рыб. Отсутствие слизи на поверхности тела рыб также становится причиной заражения их различными бактериальными и грибковыми инфекциями.

Контакт рыб с токсическим веществом происходит через кожные покровы и органы чувств и дыхания. При этом токсикант проникает в защитный слой слизи, затем — в эпидермис, к органам боковой линии и таким образом — в нервную систему, в ротовую полость и жабры, в эпителий жабр, в переднюю и заднюю части пищеварительной системы, затем — в окончания нервов под кожей, далее — в кровеносную систему и внутренние органы. В процессе проникновения токсиканта в организм рыбы возникают различные адекватные реакции, которые и необходимо обнаружить исследователю.

Внешние проявления действия токсического вещества на организм рыб довольно разнообразны. Зачастую прослеживаются две стадии: первоначальное возбуждение, сопровождаемое повышенной двигательной активностью, потерей рефлекса равновесия, перемещением в положении на боку и спиной вниз; следующее за возбуждением — угнетение с потерей двигательной активности, ослаблением дыхания, утратой ориентировочной реакции на механическое раздражение.

Разные по своей химической природе токсиканты вызывают множество изменений в организме рыб. Однако существенным изменением для будущей особи и вида рыб всегда оказываются изменения в пластическом обмене, который является наиболее лабильным [188; 315].

Совершенно очевидным свидетельством воздействия токсических веществ на рыб является их гибель. Однако, как отмечалось выше, имеется большое число не столь явных проявлений отравления, особенно при низких концентрациях и длительных периодах наблюдений как в естественных, так и в лабораторных условиях.

Одним из наиболее тонких показателей неблагоприятного воздействия экологических и токсических факторов водной среды на

рыб является интенсивность газообмена. Она с достаточной полнотой характеризует состояние организма, так как интегрирует в себе показатели уровня окислительных процессов и оказывает влияние на направленность биохимических процессов. Уровень газообмена также отражает энергетические затраты организма рыбы, а, следовательно, и его пищевые потребности, тесным образом связанные со скоростью роста, дифференциацией и др. [104]. При действии на газообмен различных концентраций токсических веществ четко прослеживается общебиологическая закономерность стимулирующего влияния на организмы незначительных и абиотических факторов [66; 104; 303].

В конечном итоге токсикологическая оценка в процессе биоиндикации, как и биотестирования, должна не только содержать в себе информацию о мере опасности токсиканта для отдельных, даже ключевых видов организмов, но и служить основой прогноза хотя бы недалекого будущего всей экосистемы. В связи с этим понятна необходимость экологической интерпретации результатов токсикологических экспериментов и, по крайней мере, дополнения традиционных острых и подострых токсикологических опытов на отдельных видах гидробионтов опытами с более или менее сложными экосистемами, что соответствует положениям диалектики о несводимости свойств целого к свойствам частей [35; 71; 326–328; 353].

Поскольку токсикологические научные эксперименты с естественными морскими экосистемами чаще всего нецелесообразны, понятно стремление исследователей использовать в опытах не всю природную экосистему, а лишь ее часть (части) или вообще — искусственную модельную экосистему, обладающую такими качествами, которые позволили бы перенести результаты эксперимента на природные водоемы [71; 168; 180; 250; 257; 258; 359].

В связи с вышесказанным в 1960–1990-х гг. особым направлением в биоиндикации стало развитие методов индикации с помощью разного рода микро-, мезо- и макрокосмов и лабораторных экспериментальных экосистем. Указанные методы предполагают использование в качестве биоиндикаторов и тест-объектов отдельных в той или иной степени стандартизированных экосистем.

В частности некоторые теоретические и практические аспекты использования микро- и мезокосмов, представляющих собой изолированные части пелагиали морской экосистемы, рассмотрены Г. П. Андрушайтисом [15]. Результатам токсикологических экспериментов в

микро- и мезокосмах, представляющих собой изолированные части водной толщи, посвящено большое количество публикаций [202; 289; 297].

Имеются варианты модельных микро-, мезо- и макрокосмов объемом от нескольких метров до огромных бассейнов и размещаемых в водоемах пластиковых емкостей, изолирующих до 16 тыс. м³ воды [8; 57; 58; 373]. Обычно исследования отклика фито-, зоо- и бактериопланктона на токсическое воздействие вносимого вещества в изолированных экосистемах продолжается от нескольких суток до месяца.

Следует отметить, что идея использования в качестве биоиндикаторов лабораторных микроэкосистем для решения различных токсикологических задач неоднократно рассматривалась многими авторами [8; 56; 57; 58; 360; 362; 381]. Их предлагали применять: во-первых, для оценки действия токсиканта [368; 371], во-вторых, как биологические индикаторы загрязнения [321]; в-третьих, как средство для оценки переноса токсичных веществ [57; 361]. Авторы [57; 358] полагают, что лабораторные микроэкосистемы могут стать своеобразной экологической «белой мышью». Экспериментальные экосистемы также были признаны вполне приемлемым «инструментом» для определения качества водной среды [56; 57; 358; 361].

Метод оценки качества водной среды и опасности токсикантов для биоты, экологического прогнозирования состояния природной экосистемы с помощью экспериментальных экосистем, достаточно полно и точно отражающих их структуру и важнейшие процессы, получил название «экологическое тестирование» [71–73; 79]. Главный инструмент в экологическом тестировании — стандартная экспериментальная экосистема, реагирующая на антропогенное воздействие как целостная система.

Установлено, что для стандартизации исследований необходимо иметь лабораторную экосистему, которая могла бы на протяжении нескольких месяцев и более моделировать нужные свойства конкретной экосистемы, быть полноструктурной и включать в состав биоты мезо- и макроформы животных, быть компактной, обеспечивать воспроизводимость результатов, основные абиотические параметры должны регулироваться. Наиболее перспективными оказались полисекционные микроэкосистемы объемом 50–150 л, работающие в проточном для подсистем, но замкнутом для всей экосистемы режиме. К числу общих принципов конструирования стандартных лабораторных экосистем отнесены: 1 — разделение общего объема на от-

дельные сообщающиеся секции; 2 — интенсификация аэрирования и перемешивания воды; 3 — максимально возможная гетерогенность пространства в секциях; 4 — основу биоты должны составлять трофически универсальные формы; 5 — должен осуществляться контролируемый перенос части биомассы из секции в секцию и контролируемое перемещение организмов [74].

Используемые в Институте морской биологии НАН Украины лабораторные экосистемы «Экотрон» имели объемы около 40–50 л. В качестве прототипа экологической структуры были выбраны два прибрежных биоценоза Черного моря — песчаный и каменистый (скальный). Схема установки «Экотрон» показана на рис. 8.1.

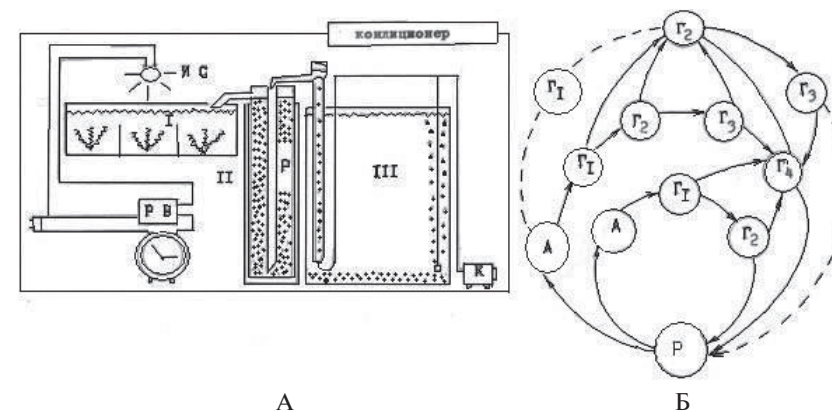


Рис. 8.1. Общая схема (А) и экологическая структура (Б) лабораторной экологической установки «Экотрон» [72]: А: I — аквариум с водорослями-макрофитами, II — бактериальный фильтр, III — аквариум с животными, включая рыб, К — компрессор, РВ — реле времени, Р — раствор, ИС — источник света; Б: А — автотрофы, Г — гетеротрофы, Г₁ — растительноядные, Г₂ — хищники, Г₃ — трупоеды, Г₄ — детритофаги, Р — редуценты

В них обеспечивались: постоянство и контроль температуры (с помощью кондиционера), солености, рН, освещенности, регулируемая продолжительность светового дня, затемнение бактериального реактора или фильтра (подсистема редуцентов), аэрирование, перемешивание и циркуляция воды между подсистемами (афтотрофов, гетеротрофов, редуцентов), разнообразие субстрата. Опыты велись до 150–180 суток. При введении в состав гетеротрофов рыб в общую систему циркуляции воды вставлялся стеклянный аквариум объемом

40 л. Кормление рыб производилось кормовыми объектами, выловленными в море.

О состоянии экосистем судили: 1 — по сохранению главного эко-процесса (продуцирование, трансформация и редукция органического вещества); 2 — по сохранению разнообразия видового состава в каждой из подсистем; 3 — по коэффициенту сходства состава видов и их численности в контрольной и экспериментальной экосистемах; 4 — по микробиологическим показателям (численность сапрофитов, общая численность бактерий в воде в разных подсистемах и в грунте и др.); 5 — по биологическим показателям, характеризующим ключевые виды; 6 — по гидрохимическим показателям (рН, содержание и динамика O_2 , PO_4^{3-} , NO_2^- , NO_3^- и др.).

В настоящее время в разных странах в демонстрационных аквариумах и океанариумах длительное поддержание эталонных условий морской воды достигло очень высокого уровня. Для этих целей разработаны специальные приборы и оборудование, рецепты получения искусственных моделей морской воды. Это создало условия для проведения экспериментальных работ по оценке воздействия различных антропогенных факторов на морские экосистемы и вдали от ближайшего моря.

Создание специального оборудования, позволяющего воспроизводить абиотические факторы и химический состав морских вод в искусственных условиях морских аквариумов, сделало более реальным использование лабораторных экосистем для решения проблем как биоиндикации, так и биотестирования.

Известно, что по мере удаления от побережья в море влияние береговых факторов, включая источники и формы загрязнения, постепенно ослабляется. Установлено также, что пелагические рыбы прибрежных и открытых вод чувствительнее, в частности к нефтяному загрязнению, чем придонные и донные. Эти обстоятельства должны учитываться при выборе рыб-индикаторов или физиолого-биохимических индикаторов состояния рыб [93; 238; 281; 342].

Резюмируя вышеизложенное, необходимо подчеркнуть, что при проведении токсикологических исследований на рыбах всегда необходимо обеспечивать статистическую достоверность и воспроизводимость результатов.

Био- и ихтиотестирование как экспериментальная оценка состояния водной среды по реакции живых организмов используется давно, и возможности этого метода при правильной постановке экспе-

риментов широки. Однако зачастую его применение ограничивалось трудностями, связанными с поддержанием жизнеспособности морских рыб, особенно крупных, в лабораторных условиях. В последние годы совершенствование методов содержания рыб в аквариумах, появление автоматических систем управления условиями содержания и программного обеспечения, а также аналитического оборудования позволяет совершенствовать и развивать и методы биотестирования (ихтиотестирования).

Узаконенные ПДК токсических веществ не должны оказывать токсического эффекта ни на одну из многочисленных функций организма рыбы, т. е. не должны вызывать патологических сдвигов в любой отдельно взятой функциональной системе организма, ибо нарушение любой из них может привести к нарушению физиологической нормы всего организма и его биологического благополучия [188].

Рыбы были, есть и будут основным объектом токсикологических исследований — с целью как биотестирования (изучение острой токсичности) и разработки токсикологических ПДК (изучение хронической токсичности), так и экологического нормирования [189; 256; 339; 345].

8.4. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭМБРИОНОВ, ЛИЧИНОК И МАЛЬКОВ РЫБ В КАЧЕСТВЕ ИХТИОИНДИКАТОРОВ И ТЕСТОВЫХ ОРГАНИЗМОВ (ИКОРНАЯ ПРОБА)

Нормальная жизнедеятельность организма рыб определяется согласованным функционированием многих систем, и нарушение каждой из них неизбежно приводит в случае длительного воздействия токсиканта к отдаленным биологически значимым последствиям как для каждой особи в отдельности, так и для популяции того или иного вида в целом [188].

Токсические вещества проявляют и изменяют свое воздействие на фоне и в условиях изменения величин экологических факторов — как по естественным причинам, так и в результате антропогенной деятельности. Подчеркивается, что токсикант для рыб является патологическим, а не экологическим фактором [188; 189]. То же самое можно сказать и об антропогенных экологических факторах.

В водной и морской экологической токсикологии рыбы используются в качестве тест-организмов и тест-объектов. Это направление,

как уже упоминалось, получило название ихтиотоксикология [188; 189]. Применение рыб на различных этапах онтогенеза с целью оценки токсичности тех или иных веществ также является не чем иным, как их биотестированием [72; 206; 267; 268].

Численность популяций как промысловых, так и непромысловых рыб в природных экосистемах регулируется механизмами, действующими главным образом в раннем онтогенезе.

Для нормального размножения рыб в естественных водоемах необходимо сочетание целого комплекса нерестовых условий: наличие зрелых производителей — как самцов, так и самок, субстрата для откладывания икры (грунт соответствующего гранулометрического состава, водная растительность) оптимальные и субоптимальные значения температуры, солености, рН, содержания кислорода и др.

Эмбрионы, личинки, мальки и ювенильная молодь рыб, развивающихся как в естественных, так и в искусственных условиях, разнообразны по степени выраженности основных признаков и свойств и имеют широкую амплитуду общей фенотипической изменчивости морфологических и физиологических признаков. Среди них определен, иногда высокий процент составляют особи с теми или иными аномалиями развития, снижающими их жизнеспособность на последующих этапах онтогенеза [129]. Исследование причин появления различных аномалий развития — одно из направлений ихтиотестирования.

В литературе можно найти большое количество сведений об использовании ранних стадий развития рыб в качестве биоиндикаторов. Имеются данные как о наблюдениях непосредственно в водоемах, так и об экспериментах в лабораторных условиях.

Показано, что при сборе материала в естественных условиях можно, например, фиксировать как количество выживших личинок и мальков рыб, так и количество различных аномалий в их развитии. Лабораторные экотоксикологические эксперименты позволяют уточнить, какие концентрации токсического вещества и при каких условиях начинают оказывать воздействие, какие приводят к летальному исходу и т. п.

А. Ф. Самылин [292] отметил возможность использования в лабораторных опытах с икрой и личинками рыб наряду с выживаемостью такие индикаторные показатели: линейный и весовой прирост, биение сердца, дыхательный ритм, потребление кислорода, изменение

состава крови, морфологические изменения. Наиболее чувствительными стадиями развития рыб в онтогенезе являются начало гаструляции, начало органогенеза, переход на смешанное питание.

В. Ю. Жилунас [127] предложил состав и структуру прибрежных сообществ молоди рыб рассматривать как метод биологической индикации качества воды.

В онтогенезе рыб происходят закономерные изменения обмена веществ, определяющие в известной степени возрастные изменения во взаимоотношениях особей со средой. Возрастает относительное содержание запасных энергетических веществ, калорийность организма, а, следовательно, двигательная активность, расширяются области обитания рыб, повышается их устойчивость к неблагоприятным факторам среды. До определенного возраста происходит совершенствование механизмов индивидуального гомеостаза [337].

Установлено, что элиминация рыб в естественных условиях происходит преимущественно на ранних стадиях их развития — в эмбриональном и постэмбриональном периодах. Смертность предличинок и личинок зависит как от влияния внешних факторов, так и от качества, жизнеспособности самих предличинок и личинок. Последняя определяется как свойствами, полученными от родителей, так и условиями развития [84; 85].

Ю. С. Баяндиной [22] рассмотрена вариабельность размеров икры и личинок рыб в зависимости от комплекса факторов. Такие же материалы обобщены в монографии В. Н. Жукинского [129].

О. А. Булатов [54] исследовал влияние абиотических факторов на выживаемость икры в экстремальных условиях такой океанической рыбы, как минтай (*Theragra chalcogramma*).

Многочисленными исследованиями установлено, что рыбы на ранних стадиях развития, как правило, оказываются более чувствительными к внешним воздействиям. Не намного позже «рыбной пробы» в различных государствах стали использоваться в лабораторных условиях для токсикологических экспериментов и оценки влияния экологических факторов на эмбрионы, предличинок, личинок и мальков рыб [129; 189; 194]. Отдавая должное инициаторам внедрения «рыбной пробы» в практику и в знак уважения к ним, мы считаем возможным называть комплекс методов оценки качества водной среды с использованием икры и личинок рыб для мониторинга состояния морских прибрежных экосистем, индикации процессов, установления ПДК и т. п. общим термином «икорная проба». Эти методы

могут применяться как в естественных и искусственных водоемах, так и в лабораторных условиях.

Поскольку в частности у черноморских рыб имеется как плавучая, или пелагическая, так и донная, или демерсальная, икра, то необходимо использовать два варианта методов содержания. В водоемах, где происходит естественный нерест, сбор пелагической икры можно производить стандартными орудиями ловли. Некоторые рыбы благополучно выметывают пелагическую икру и в лабораторных аквариумах.

Донную икру рыб можно отбирать в прибрежной зоне с помощью легководолазной техники. Многие донные рыбы при благоприятных условиях содержания выметывают икру в аквариумах, зачастую несколькими порциями.

Очевидно, что если в экосистеме отсутствуют условия для воспроизводства жизнеспособного потомства (эмбрионы, предличинки, личинки, мальки), то через какой-то срок, равный продолжительности жизни рыб данного вида из последнего нормального поколения, популяция прекратит свое существование. Именно так происходит с проходными и некоторыми полупроходными рыбами, когда плотины на реках перекрывают доступ к нерестилищам или же нерестилища уничтожаются.

Препятствием для непрерывного воспроизводства популяции может стать любой внешний абиотический или биологический фактор, приводящий в конечном итоге к тотальному летальному результату для эмбрионов, предличинок и личинок на любой из стадий онтогенеза. Взрослые поколения через некоторое время исчерпывают себя.

Физическое сохранение естественных нерестилищ и благоприятных на них условий для размножения рыб играет ключевую роль в воспроизводстве промысловых и непромысловых видов. Важно также, чтобы яйцеклетки и сперматозоиды достигали своей зрелости, а не резорбировались и не выметывались в неподходящих для этого местах.

Резорбция яйцеклеток у многих видов рыб наблюдается даже в естественных условиях и при отсутствии антропогенного загрязнения. Правда, перекрытие плотинами рек на пути рыб к нерестилищам часто становится антропогенной причиной резорбции. Массовая резорбция зрелых икринок и желтковых ооцитов наблюдается и в случаях нарушения или отсутствия необходимых для нереста условий и является одним из индикаторов неблагоприятной нерестовой

ситуации. У рыб разных видов имеются отличия в процессе резорбции ооцитов разных фаз развития [243]. Часто причиной резорбции ооцитов оказываются резкие колебания экологических факторов и воздействие различных токсических веществ, а также их сочетаний.

Массовая резорбция яйцеклеток у рыб является индикатором качества водной среды и может проявляться в результате ее антропогенного загрязнения. Таким же индикатором оказывается и выметывание половых продуктов в заведомо неподходящих условиях.

Популяции рыб (как и других животных) рассматриваются как сложные по структуре саморегулирующиеся системы с непостоянной, колеблющейся численностью и общей ихтиомассой, динамика которых определяется взаимодействием неразрывной триады процессов: воспроизводства, роста и смертности [129].

Смертность отдельных особей, составляющих популяции промысловых рыб, обусловлена естественной смертностью, гибелью в результате загрязнения водных масс, смертностью, вызванной промыслом, и другими видами хозяйственной деятельности.

Естественную смертность вызывают инфекционные и паразитарные болезни, выедание хищниками, недостаток или отсутствие соответствующей пищи, воздействие физико-химических факторов, антропогенная деятельность. Основная гибель от естественных причин происходит в раннем онтогенезе, в эмбриональном, личиночном и мальковом периодах. От старости погибает лишь небольшая часть популяции.

Эмбрионы (пелагическая и донная икра), предличинки и личинки, мальки и молодь рыб являются важным компонентом прибрежных планктонных и бентосных сообществ в пресноводных, солоноватоводных и морских экосистемах и находятся в различных связях с биотическим окружением.

Кроме плавучести, пелагическая и донная икра значительно отличаются морфологически. Донная икра имеет большие размеры, и ее развитие длится дольше. Она имеет более толстую и прочную оболочку и большие запасы желтка.

Рыбы на разных этапах онтогенеза могут быть представителями гипонейстона, планктона, нектона и бентоса и как индикаторы могут отражать и характеризовать экологические процессы в поверхностном слое, в толще воды и на дне.

Отдельные особи, популяции и виды рыб испытывают прямое и опосредованное влияние сложно взаимодействующих факторов двух

главных категорий: экологических (экзогенных) и физиолого-генетических (эндогенных) [129].

К физико-химическим экологическим абиотическим факторам относятся: 1 — соленость и ионный состав воды; 2 — температура; 3 — содержание кислорода; 4 — концентрация водородных ионов; 5 — освещенность. Это — императивные факторы. Факультативными факторами считаются концентрация: 1 — углекислоты; 2 — сероводорода; 3 — аммиака.

К внешним биологическим императивным факторам относятся: 1 — количество и качество пищи; 2 — хищники. Важнейшими биотическими факторами также зачастую являются инфекционные и инвазионные болезни.

Рыбы обитают не только в оптимуме условий, но и в зоне толерантности — более широкой, чем оптимальная. Между границей оптимальной и толерантной зон можно выделить субоптимальную подзону, а между границами толерантной и летальной зон — сублетальную [129].

Критическими стадиями и этапами в эмбриогенезе многих видов морских и пресноводных рыб оказываются следующие: дробление икры, гастрюляция, хвостовая почка, выклев или вылупление, переход предличинки на смешанное питание, а в постэмбриогенезе — полное рассасывание желточных запасов и переход на внешнее питание, начало формирования чешуйчатого покрова у мальков, переход из пресных в солоноватые или морские воды у молоди проходных и полупроходных рыб и др.

Только пища в достаточном количестве и соответствующего качества (доступность, энергетическая ценность) необходима для развития рыб после перехода личинок на внешнее питание. Хищники разных размеров оказывают особо сильное воздействие на численность икры, эмбрионов, личинок и мальков рыб. Способность избегать хищников появляется после формирования органов зрения и является поведенческой и оптомоторной реакцией.

Абсолютное большинство черноморских рыб размножается в весенне-летний период. Нерест рыб в теплое время позволяет их эмбрионам, предличинкам и личинкам находиться в благоприятных температурных условиях, ускоряя развитие, избегая сильных осенне-зимних штормов, а также находиться в условиях лучшей кормовой обеспеченности. Вымет половых продуктов самцами и самками у черноморских рыб происходит преимущественно порционно. Продолжительность

нерестового периода часто составляет 2—4 месяца и более. Специфика гаметогенеза позволяет участвовать в размножении на протяжении длительного нерестового сезона, что должно способствовать увеличению вероятности выживания мальков и молоди. В Черном море порционный нерест зафиксирован у 104 видов рыб [241; 242].

Отмечены внутривидовые различия пелагических икринок и личинок некоторых черноморских рыб [55; 75; 130]. Такая разнокачественность ведет к тому, что икра и личинки в толще воды оказываются на разной глубине, в разных условиях освещения, при разной температуре и т. п. [111].

Подвижность и оплодотворяющая способность сперматозоидов не только проходных и полупроходных, но и пресноводных рыб выше в солоноватой воде, хотя рыбы из этих экологических групп размножаются и в пресной воде. Возможно, это — свидетельство возникновения рыб в солоноватой воде.

В реакциях сперматозоидов на действие солёности воды достаточно четко проявляется внутривидовая разнокачественность самцов разных подвидов, популяций и генотипов. Важное приспособительное значение имеет разнокачественность сперматозоидов у одного и того же самца.

Разнокачественность спермиев, яиц и эмбрионов рыб становится основой разнокачественности личинок и мальков. Таким образом, создается широкое поле для отбора особей, более жизнеспособных к данному сочетанию условий. Воспроизведение разнокачественности в поколениях обеспечивает длительное существование популяции в изменяющихся условиях внешней среды.

Гибель эмбрионов в яйцевых оболочках можно легко определить по побелению из-за коагуляции белка. Пелагические икринки при этом опускаются на дно. Заиливание губительно влияет и на пелагические, и на донные икринки. В опытах после завершения выклева рекомендуется определять средний процент уродств в течение эмбрионального развития [110]. Показателем физиологического состояния эмбрионов служит работа сердца. Частота биений сердца у эмбрионов увеличивается во время развития и незадолго перед выклевом вновь падает. На частоту сердцебиений эмбрионов влияют экологические и токсикологические факторы внешней среды [110].

В естественных условиях по соотношению живых и мертвых эмбрионов и личинок рыб за ряд лет можно судить о тенденциях изменения той или иной экосистемы.

Донная икра рыб чаще используется в качестве биотестов, чем биоиндикаторов. Икринкам рыб (яйцам или ооцитам), выметанным самками одного и того же вида в различных частях ареала и в разные сроки, свойственна некоторая разнокачественность. Икринки одних и тех же видов в Черном море обычно крупнее, чем в Средиземном, что, видимо, связано с более низкой соленостью черноморской воды. Время нереста черноморских рыб довольно растянуто. Первыми начинают нереститься более крупные особи. Рыбы, растущие быстрее, раньше достигают половой зрелости. Икринки, выметанные в начале, середине и конце нерестового периода, отличаются по размерам. Отличия в общем диаметре, величине перивителлинового пространства, диаметре желтка, размере жировых капель, когда они есть, могут составлять 10–15 %. Такие различия влияют на плавучесть яиц, сроки эмбриогенеза, размеры выклеывающихся предличинок и личинок.

Длительность прохождения отдельных стадий и этапов онтогенеза, одновременность развития органов, их систем и всего организма рыб в целом напрямую связаны с особенностями экологии отдельных видов и экологическими факторами, влияющими на характер и сроки этих процессов. На разнокачественность, обусловленную естественными процессами, накладываются антропогенные воздействия, включая и загрязнение вод токсичными веществами.

В эмбриональном развитии рыб четко прослеживаются видовые особенности. Межвидовые различия касаются времени появления тех или иных органов, формы тела эмбриона, развития и характеристики пигментации. Перед выклевом эмбрион рыбы вместе с желтком свободно поворачивается в яйцевой оболочке, чему способствует перивителлиновая жидкость.

Выклев эмбриона сопровождается существенными изменениями экологии. Он освобождается от оболочки, до этого времени ограничивавшей воздействие на него различных абиотических и биотических факторов среды, и сразу же после выклева приобретает большую или меньшую активную подвижность.

В период эмбрионального развития и некоторое время после выклева пелагические предличинки и донные личинки обеспечены пищей, находящейся в желточном мешке и жировых каплях, когда они есть. После рассасывания желточных запасов у личинок, развивающихся в пелагической (*Mugilidae*, *Mullidae*, *Carangidae* и др.) и крупной донной икре (*Gobius*, *Neogobius*, *Mesogobius* и др.), различия проявляются во все большей степени.

Из пелагической икры, развивающейся обычно от 1,5 до 5–6 суток, выклеваются мелкие пелагические предличинки длиной 2–3 мм. У рыб с мелкой донной икрой и пелагическими личинками последние имеют длину 2–4 мм и по степени развития больше похожи на личинку из пелагической икры (*Labridae*, *Blenniidae*, *Pomatoschistus* и др.).

У рыб с донной икрой эмбриональный период обычно более продолжительный (от 7–8 до 20–30 суток и более). Из крупной донной икры выклеваются лучше сформированные и более крупные личинки (4–8 мм). Рот у них, как правило, прорезан, кишечник сформирован.

Гибель эмбрионов при толерантных значениях абиотических факторов среды и концентрациях токсических веществ антропогенного происхождения не наступает мгновенно. Обычно гибель эмбрионов, предличинок, личинок и мальков рыб под воздействием толерантных факторов проявляется несколько позже в результате необратимых морфологических и функциональных нарушений, вызывающих гибель эмбрионов в разные сроки после начала неблагоприятного влияния.

Повреждающие воздействия неоптимальных величин абиотических факторов могут проявляться как сразу в очевидных уродствах, так и в неявных (летальных и нелетальных) морфофункциональных отклонениях и нарушениях эмбриогенеза и постэмбриогенеза. Сразу видимые глазу уродливые эмбрионы, предличинки и личинки рыб обычно мало жизнеспособны и погибают в процессе дальнейшего развития. В литературе имеется множество примеров аномального уродливого развития тела и отдельных внешних и внутренних органов, легко обнаруживаемых визуально. Уродливо развивающиеся эмбрионы и личинки рыб обнаруживаются как в естественных условиях, где могут служить биоиндикаторами, так и при проведении различных лабораторных экспериментов, где выступают в качестве биотестов.

Сам факт размножения рыб, т. е. появление нормального потомства (эмбрионы, предличинки, личинки, мальки), в конкретной экосистеме является индикатором ее относительного благополучия.

Весь период развития пелагических икринок обычно происходит в той же водной массе, в которой они были выметаны. Экологические факторы, не считая температуры, могут изменяться в небольшом диапазоне. Негативное воздействие может оказывать, прежде всего, чрезмерное волнение, повреждая икринки механически.

Условия развития донной прикрепленной икры из-за смены водных масс могут претерпевать значительные колебания.

Морфологические отклонения в развитии эмбрионов и личинок создают предпосылки для появления поведенческих и физиологических нарушений.

Представления о нормальном развитии икринок и личинок должны быть сформулированы до начала экспериментов, т. к. они являются базой для сравнения.

Икра рыб, попав во внешнюю среду, сразу же активируется водой и может оплодотворяться сперматозоидами. Способность к оплодотворению активированных яиц у большинства рыб сохраняются от нескольких минут до нескольких десятков минут.

У различных рыб сперматозоиды, выметанные в воду, сохраняют свою подвижность и оплодотворяющую способность от десятков секунд до десятков часов. Соленость воды оказывает прямое воздействие как на подвижность сперматозоидов, так и на время их оплодотворяющей способности.

У рыб с пелагической икрой оводнение яиц происходит в два этапа. Основное оводнение наблюдается еще в яичнике самок в результате гидратации желтка. Вторичное оводнение отмечено после вымета и оплодотворения яиц в морской воде. Оводнение яиц вызвано тем, что к моменту вымета икринок должны обладать нейтральной или слабоположительной плавучестью. Она достигается благодаря повышенному содержанию жира в желтке, а также вследствие поступления воды в желток. У многих пелагических рыб в желтке икринок имеются оформленные одна или несколько жировых капель. В период вторичного оводнения в икринках образуется перивителлиновое пространство. Его объем обычно находится в прямой зависимости от солености воды, в которой происходит нерест.

У рыб, имеющих донную и придонную икру, последняя имеет слабо отрицательную плавучесть, а оводнение происходит в один прием только после вымета и оплодотворения [176].

Нормальное развитие эмбрионов, предличинок и личинок происходит при определенных температурах, выше и ниже которых они погибают. Развитие рыб при пороговых или близких к ним температурах сопровождается нарушениями и уродствами у большей или меньшей части особей.

Выбирая в качестве индикатора икру рыб, предпочтение следует отдавать плавучей, т. к. для ее сбора имеются стандартные орудия лова и стандартные методы обработки полученных данных.

Для сбора донной икры применяются более изощренные методы, а наилучшие результаты дают погружения в местах нереста. Например, на нерестилищах бычков можно подсчитывать количество занятых самцами гнезд. В некоторых случаях, переворачивая камни с кладками, можно измерять площадь кладок и затем пересчитывать общее количество икринок в гнезде и т. п. Камни с кладками следует сразу же возвращать на место в то же положение. Если это делать быстро, то самцы не покидают гнезда.

Скопления предличинок и личинок многих видов черноморских рыб нередко обнаруживаются в узком приповерхностном слое воды. Там оказываются личинки, развивающиеся как в плавучей, так и донной икре. В нем найдены личинки хамсы, барабули, ставриды, бурой и серой пескарки, камбалы калкана, морского языка, морского налима, большого морского дракончика, черноморской атерины, саргана, губанов, морских собачек, бычков родов *Gobius*, *Pomatoschistus* и др. [69].

Благодаря поперечным циркуляциям Ленгмюра, осуществляющим при различных ветрах перемешивание воды от пленки поверхностного натяжения до слоя пикноклина, и образованию через несколько десятков метров на поверхности полос конвергенции, которые маркируются обрывками макрофитов, отмершим фито- и зоопланктоном, упавшими в воду насекомыми, пеной и различным мусором, возникший биотоп «плавника» привлекает личинок и мальков рыб. Сохранение у них способности реагировать на наличие плавника в экспериментальных аквариумах можно расценивать как индикатор их состояния.

Одной из самых массовых и повсеместно обнаруживаемых является икра хамсы. Подробное описание развития хамсы приведено Т. В. Дехник [111]. Анчоус европейский или хамса *Engraulis encrasicolus* — типичная пелагическая стайная рыба длиной до 14 см, совершающая кормовые и нерестовые миграции. Ею питаются многие пелагические и придонно-пелагические хищные рыбы. Мигрирует, питается и размножается хамса в поверхностном слое, нерест происходит в теплые месяцы года (конец апреля — конец сентября) как вблизи берега, так и в открытом море. Икра — пелагическая, эллипсоидной формы. Оболочка икринок тонкая, прозрачная. Желток, как у сельдевых рыб, разделен на крупные дольки, жировой капли нет. В воде икринки практически незаметны. Длина продольного диаметра — от 1,2 до 1,9 мм, поперечного — от 0,66 до 1,2 мм. Эм-

бриональное развитие длится 1,5–2,0 суток. Личинки после выклева имеют длину 2,3–2,5 мм. Желточный мешок относительно небольшой, сильно оводненный. Личинки плавают спинкой вниз. Резорбция желтка происходит через 2–3 суток после выклева. Икра хамсы, имеющая тонкую оболочку, раздавливается грузом 0,1 г.

Для икринок хамсы характерен довольно широкий верхний горизонт водной толщи от пленки поверхностного натяжения до глубины 20–25 м. Это может быть объяснено в значительной степени перемешиванием водных слоев, а также колебаниями плотности морской воды в результате изменений температуры и солености. В вертикальном распределении личинок хамсы закономерно прослеживается увеличение их численности в приповерхностном слое. Связано это с лучшей освещенностью, более высокими концентрациями кормовых объектов, необходимостью первичного заполнения плавательного пузыря атмосферным воздухом.

Колебания численности в уловах икринок и личинок хамсы не связаны со временем суток. Для их распределения характерна пятнистость. На распределение влияет формирование стайного поведения. Икринки хамсы в планктоне появляются в конце апреля — начале мая. Личинки в заметном количестве появляются в июне. В сентябре численность икринок низкая. В октябре личинки хамсы встречаются очень редко, а икринки вообще не отмечаются.

При длине 5,3–5,5 мм желточный мешок у шести-семисуточных личинок хамсы резорбируется, глаза пигментированные, происходит переход на внешнее питание. Личинки плавают с открытым ртом и в значительной степени пассивно захватывают мелкие клетки фитопланктона и малоподвижные формы зоопланктона.

Заполнение плавательного пузыря у личинок хамсы наступает при достижении длины 8,5 мм. Глаза у личинок формируются при длине 5,3 мм.

Индикатором нормального развития личинок рыб, имеющих плавательный пузырь, является одновременное с контролем заполнение плавательного пузыря атмосферным воздухом. Для первичного заполнения плавательного пузыря воздухом личинки должны всплывать к пленке поверхностного натяжения. Этому способствует формирование органов зрения и локомоции и самого плавательного пузыря.

У бычков (*Gobiidae*) хорион представлен пучком клейких нитей на анимальном полюсе яйца. Зрелые, не оплодотворенные икринки

бычков — сферические. Через некоторое время после вымета и оплодотворения оболочки яиц бычков набухают и икринки приобретают характерную для вида вытянутую форму. Оводнение икринок бычков кругляка и песочника происходит в течение одного-полутора часов.

Эколого-морфологические особенности развития бычка-кругляка приведены К. Н. Москальковой [224], бычка-песочника — Е. Н. Дмитриевой [112].

В одном гнезде у бычков могут быть одновременно икринки с эмбрионами, находящимися на различных стадиях развития. Связано это с тем, что обычно они выметаны разными самками или одними и теми же самками, но с некоторым интервалом времени. Оболочки икринок кругляка и песочника имеют толщину около 40 мкм. И кругляк, и песочник не имеют плавательного пузыря и у них отсутствуют пелагические личинки.

У крупных видов бычков понто-каспийского происхождения, в частности родов *Neogobius* и *Mesogobius* крупная икра овальной формы длиной 3,5–5,2 мм содержит большой запас желтка. Икра откладывается в специально построенные гнезда и охраняется самцами. Развитие в оболочке при пониженной температуре — до 20 суток. Личиночный период у них отсутствует. Выклюнувшиеся мальки хорошо сформированы, с большим желточным мешком овальной или шарообразной формы. У них развиты плавники, рот прорезан, глаза пигментированы. Грудные плавники служат опорой на грунте. Брюшные плавники образуют присоску. Кишечник функционирует. В течение нескольких суток после выклева ранние мальки питаются запасами желточного мешка, постепенно переходя на внешнее питание. Крупные размеры эмбрионов и продолжительное развитие до выклева делают их удобным лабораторным объектом в биотестировании.

Автохтонные и эндемичные понто-каспийские бычки произошли от морских форм, имевших в онтогенезе свободную личинку, как у родов *Gobius*, *Pomatoschistus* и др.

У личинок бычков родов *Gobius*, *Zosterisessor*, *Pomatoschistus* достаточно широко распространенных у северных берегов Черного моря, имеется плавательный пузырь, и подъем к пленке поверхностного натяжения жизненно необходим. Оставшись без воздуха в плавательном пузыре, личинки погибают.

Выклев эмбрионов у большинства рыб происходит с головного конца. Личинки упираются головой в оболочку, выпячивают, растягивают и разрывают ее. Известно, что выходу личинок из оболочек

в значительной мере способствуют так называемые ферменты вылу-пления, под воздействием которых оболочка утончается, размягчается и теряет упругость.

Перед выклевом все нормально развивающиеся эмбрионы быч-ков поворачиваются головой к неприкрепленной части икринок, т. е. демонстрируют положительный фототаксис. Оболочка яиц размяг-чается, утрачивает прозрачность и упругость, что облегчает выклев. При нормальных условиях мальки резким движением тела разрывают оболочку и выходят наружу. В подкисленной среде и по другим причинам некоторые эмбрионы не могут полностью освободиться от оболочки, и на их голове и передней части тела оболочка остается в виде шлема. Она мешает нормальному дыханию и переходу на внеш-нее питание.

У вышедших из оболочек мальков бычков положительный фото-таксис сменяется на отрицательный, что способствует удержанию в гнезде. Покинув гнездо, они снова положительно реагируют на освеще-ние и распределяются между частицами грунта на мелководье.

Донная икра морских собачек *Blenniidae* откладывается на не-большой глубине, имеет продолжительные сроки развития и вполне может использоваться в лабораторных экспериментах в качестве био-тестов. Из нее выклеваются мелкие личинки, похожие на личинок, развивающихся в плавучей икре. В прибрежном ихтиопланктоне личинки морских собачек являются обычным компонентом. Они обыч-но служат индикатором сравнительно чистых морских вод.

В отличие от бычков, у морских собачек *Blennidae* вторичная студенистая оболочка, затвердевая, покрывает половину оплодо-творенной икринки, которой она прикреплена к субстрату. Верхняя половина — упругая и прозрачная, что позволяет в эксперименте контролировать особенности развития эмбрионов, начало двигатель-ной активности, пигментацию глаз и пр.

Оболочки икры рыб являются производным клеточных мембран и непосредственно участвуют в обмене веществ между эмбрионом и внешней средой. Они имеют сложную микроструктуру, которая пере-страивается по ходу эмбриогенеза в связи с изменениями их функ-ций. Морфологические структурные изменения оказывают большое влияние на физиологические свойства икринок, на образование пе-ривителлинового пространства, на механизм приклеивания икринок к субстрату, прочность и водообмен икринок в разные периоды их эмбрионального развития.

Ультраструктура оболочек икры может быть использована в при-кладных целях как показатель состояния производителей (попу-ляций) разных видов рыб, при оценке среды обитания различных представителей ихтиофауны, выявления влияния на рыб конкретных антропогенных факторов [87].

У всех без исключения видов рыб оболочка икры обнаруживает определенные сходные черты строения. В то же время у них просле-живаются и некоторые видоспецифические особенности, что объяс-няется различиями в условиях обитания и развития.

Обычно в оболочке хорошо различимы два главных слоя: наруж-ный (студенистый, хорион) и внутренний радиальный (*zona radiata*). У донной икры, как например, у *Gobiidae*, *Blennidae*, *Belonidae*, *Atheri-*nidae** и других, может быть и третий клейкий слой, с помощью которо-го икринки прикрепляются к субстрату. Второй — обычно многослой-ный и считается первичным (оболочкой созревающей яйцеклетки).

Оба основных слоя у зрелой неоплодотворенной донной икры обычно пронизаны многочисленными канальцами (у осетровых в первичной оболочке — радиальные волокна). Наружная и вну-тренняя поверхности оболочки икринки покрыты отверстиями упо-мянутых канальцев. После оплодотворения канальцы или перекры-ваются, или исчезают.

У большинства пелагических икринок имеется только первичная оболочка, образуемая самим яйцом (ооцитом). Яйцевые оболоч-ки рыб с пелагической икрой различаются толщиной и структурой (гладкая, сетчатая). Очень тонкая оболочка — у икринок шпрота — 2–3 мкм, у хамсы — 3 мкм. У разных видов она колеблется от 2–4 до 17–18 мкм и более.

Вторичная оболочка (хорион), служащая для прикрепления к суб-страту у рыб с донной икрой, выделяется клетками фолликулярного эпителия самок. Вторичные оболочки снабжены нитевидными выро-стами и обладают клейкостью. Кроме защитной функции они служат еще и для прикрепления к субстрату.

При проведении экспериментов с икрой следует обращать внима-ние как на морфологические изменения оболочки, так и на откло-нения в развитии и появление разного рода уродств у эмбрионов и личинок. Клейкость оболочек икры является важным признаком у различных экологических групп. У одних она слабосклеивающая, у других ее нет, а у третьих она сильноклеивающая. Сильноклеивающая, например, у бычков и морских собачек.

У рыб на ранних этапах онтогенеза имеются специфические морфологические приспособления, обеспечивающие их выживание. К их числу относятся толщина яйцевой оболочки и ее прочность. Ослабление прочности по сравнению с контролем под воздействием внешних факторов является индикатором ухудшения внешних условий.

Икра пинагора (*Cyclopterus lumpus*) из Белого моря развивается в кладке в приливно-отливной зоне моря. Оболочка икринок имеет толщину около 40 мкм и сильноклеякая. Икринки выдерживают груз до 5 кг. Икра трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) развивается в постройных самцами из растительных остатков и охраняемых гнездах. Икра — слабосклеякая, толщина оболочки — около 26 мкм и прочность ее меньше.

Оболочка икринок рыб имеет сложную микроструктуру, которая в ходе эмбрионального развития вследствие изменения функций проницаемости перестраивается.

При оводнении икры оболочка растягивается, и в образующееся перивителлиновое пространство с водой попадает и некоторое количество солей.

Высота икринок бычка-кругляка — 3,6–4,0 мм, ширина — 1,7–2,0 мм. Оболочка выдерживает груз 125–150 г. У бычка-песочника эти показатели несколько отличаются: высота икринок — 4,0–4,3 мм, ширина — 1,7–1,8 мм, диаметр желтка — 1,3–1,5 мм, вес груза, раздавливающего яйца на стадиях формирования эмбриона, — 50–70 г [75].

Зафиксировано изменение прочности оболочек икры рыб под воздействием загрязняющих веществ. Коагулят окиси железа, накапливающийся в виде хлопьев на поверхности икры байкальского омуля, привел к ослаблению прочности оболочки, выдерживавшей груз на раздавливание до 1,5 кг, до такой степени, что икринки стали разрушаться от встряхивания [335].

На оболочку клейкой икры рыб (осетровые) оказывают влияние химические свойства субстрата. Оказалось, что на лотках, покрытых свежесстывшим цементом (3–4 дня после затвердевания) из-за изменения рН наблюдались губительные для икринок воздействия. Икра останавливалась в развитии, сильно раздувалась и изменяла форму. Содержимое икринок превращалось в сплошную студенистую массу серого цвета. Ультраструктура оболочки претерпевала глубокие изменения: отверстия канальцев и их ходы сильно расширились, исчезла слоистость, оболочка становилась рыхлой [87].

При чрезмерном изменении рН в кислую сторону оболочки икринок бычков кругляка и песочника утрачивают упругость и мутнеют. В процессе выклева у части мальков с большим желточным мешком на голове остается часть оболочки в виде шлема. После резорбции желточных запасов такие ранние мальки погибают.

Диаметр оплодотворенных икринок беломорского сига *Coregonus lavaterus piaschian* — около 2,9 мм. Присутствие в воде солей цинка в зависимости от их концентрации может отрицательно влиять на состояние оболочки и развитие эмбрионов сига. При концентрации солей цинка 0,01 мг · дм⁻³ заметных отклонений в развитии отмечено не было. Выклев происходит в те же сроки, что и в контроле, но увеличение концентрации цинка в воде до 0,1 мг · дм⁻³ привело к гибели икры уже на начальных стадиях развития. При этом структура оболочки значительно изменилась, а содержимое икринки приобрело вид студенистой массы и плотно прилипло к оболочке. Изменения структуры оболочки сопровождались и изменением ее механических свойств. При высушивании оболочка расслаивалась и лопалась [87].

Икра мойвы *Mallotus villosus* подвергалась воздействию используемого при нефтедобыче детергента «Первоцел» и ОП-Ю в концентрациях 1,0 мг · дм⁻³ в присутствии нефти в концентрации 0,01 мг · дм⁻³. Оказалось, что детергенты оседали на поверхности оболочек икры в виде шариков, овальных глыбок или бесформенных частиц. Нефть оседала на оболочках в виде мелких овальных комочков или более крупных частиц неправильной формы, соединенных иногда нитевидными тяжами [87].

Изучение влияния на икринки часто встречающегося в опресненных районах морей сазана *Cyprinus carpio* различных веществ, применяемых для обесклеивания, показало, что препараты ПАС-Г, тальк, танин вызывают достоверное увеличение диаметра икринок за счет расширения перивителлинового пространства, которое усиливается при добавлении в обесклеивающий раствор NaCl. Увеличение диаметра икры сопровождается растяжением и утончением ее оболочек, что ведет к преждевременному вылуплению и гибели зародышей [87].

Находящиеся в воде загрязняющие вещества — металлы, детергенты, нефть и другие — могут глубоко нарушить ультраструктуру оболочек икринок и оседать на их поверхности. При определенной концентрации загрязняющих веществ икринки погибают.

Н. Д. Мазманиди [194] в опытах по оценке влияния нефти на эмбрионы рыб определял процент выживаемости и выклева, уродств у

эмбрионов, а также подсчитывалось количество сердечных сокращений на различных этапах. Наблюдения за личинками проводились до полного рассасывания (резорбции) желточного мешка. Учитывался процент выживаемости, патология пигментных клеток, уродства, линейный рост, вес и т. д.

Опыты с мальками кефали сингиля *Lisa aurata* и морского карася ласкиря *Diplodus annularis* показали, что токсическое действие нефти зависит от того, в каком состоянии она находится в воде. Поражающий эффект оказывается выше, когда нефть была эмульгирована, чем, когда она находилась на поверхности в виде пленки.

Нефть не только может оказывать токсическое воздействие, но и оседать на жабрах мальков в виде мельчайших капель, нарушая дыхание.

В опытах с икрой и предличинками камбалы калкана *Psetta maotica* оказалось, что последние, выклюнувшиеся в морской воде, содержащей нефть и нефтепродукты, были аномальными (искривления тела, часто многократные) и нежизнеспособными. Они не могли активно перемещаться, ложились на дно. О том, что они еще живы, можно было судить по сокращениям сердца. При концентрации нефтепродуктов $10\text{--}5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$, количество уродливых предличинок составляло 23–40 %, тогда как в контроле оно не превышало 7–9 % [243].

В условиях эксперимента наблюдалась 100 % гибель предличинок хамсы в черноморской воде, загрязненной нефтью и нефтепродуктами (мазутом) при содержании $0,91\text{--}0,1 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$. Предличинки даже без видимых патологических изменений погибали в более ранние сроки, чем контрольные экземпляры.

Пребывание некоторое время икры хамсы в морской воде, загрязненной нефтепродуктами, ускоряет последующую гибель предличинок.

Использование в опытах предличинок, выклюнувшихся из икры, не находившейся в контакте с нефтью, без всяких патологических отклонений, показало, что к исходу первых суток пребывания в морской воде, содержащей нефтепродукты в концентрации $0,1 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$, все они погибли. При концентрациях $0,01$ и $0,001 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ оставались жизнеспособными 40–90 % предличинок [243].

В экспериментах с икрой ерша *Scorpaena porcus*, находящейся на этапах развития эмбриона, оказалось, что нефть, соляровое масло и мазут в концентрации $0,001\text{--}0,1 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ вызывает ярко выраженный токсический эффект [243].

Перед выклевом из донной икры у личинок рыб проявляется положительный фототаксис. И у пелагических, и у донных личинок и мальков он связан с переходом на внешнее питание. Его нарушение является показателем при тестировании.

Органы зрения у личинок рыб из пелагической икры начинают функционировать только через некоторый период времени после выклева, а у личинок, развивающихся в донной икре, в большинстве случаев — до выклева. Пелагические личинки в возрасте нескольких суток обычно уже различают пищевые объекты на расстоянии 1–3 см и совершают броски в их направлении, а также отскакивают при угрозе. Зрительный аппарат рыб может воспринимать движение и реагировать на него как при хорошем солнечном освещении, так и в сумерках и даже ночью. Дальность видения зависит от прозрачности воды и освещенности. Она во многом связана с размером глаза, следовательно, и размерами тела. Дальность четкого видения у личинок и мальков значительно ниже, чем у взрослых рыб.

Зрение — одна из ведущих систем, ориентирующих рыб в пространстве. Она формируется у многих рыб после выклева из икры, а у таких рыб, как, например, бычки кругляк и песочник — еще до выхода из яичевой оболочки. Особенно важным оказывается зрительное восприятие движения, позволяющее личинкам переходить на внешнее питание и избегать опасности.

Зрительно-двигательные реакции называются оптомоторными. Это компенсаторные движения глаз, туловища или всей рыбы при перемещении в ее поле зрения различных объектов, а также реакция на пищевые объекты и опасность [251]. Оптомоторные реакции носят безусловно-рефлекторный характер и часто используют для изучения на рыбах обширного круга вопросов.

При увеличении температуры воды в толерантном для рыб диапазоне на $5\text{--}10 \text{ }^\circ\text{C}$ скорость оптомоторных реакций возрастает, а при снижении температуры ниже $14\text{--}15 \text{ }^\circ\text{C}$ реакции оказываются более вялыми. У мальков и молодежи, не питавшихся длительное время или утомленных, скорость реакции сильно понижена [251]. Это надо учитывать в лабораторных экспериментах.

Значение зрительно-двигательных реакций у рыб многообразно. Они участвуют в поддержании равновесия, в стайном поведении, в ориентации в потоке воды и питании, избегании опасности. Рыбы ориентируются в ламинарном потоке при помощи зрения и осязании по неподвижным ориентирам.

Допустимое увеличение концентрации различных элементов в черноморской воде (12–16 ‰) для эмбрионов, личинок и мальков рыб [72; 73]

Вид	Показатель	Длительность опытов (сутки)	Допустимое увеличение концентрации, г · дм ⁻³
	натрий		
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	развитие	9	1,3
<i>Neogobius melanostomus</i>	— «—	27	2,5
<i>N. fluviatilis</i>	— «—	8	1,7
	калий		
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	развитие	10	0,5
<i>N. fluviatilis</i>	— «—	10	0,5
	магний		
<i>Neogobius melanostomus</i>	развитие	18	0,39
<i>N. fluviatilis</i>	— «—	8	0,25
<i>Proterorhinus marmoratus</i>	— «—	9	0,39
	кальций		
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	развитие	14	0,45
<i>N. fluviatilis</i>	— «—	9	0,45
	бор		
<i>Neogobius melanostomus</i>	развитие	7	30,0
<i>N. fluviatilis</i>	— «—	18	30,0
<i>Proterorhinus marmoratus</i>	— «—	6	30,0
	аммоний		
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	развитие	6	6,5
<i>N. fluviatilis</i>	— «—	9	10,5
<i>Lisa aurata</i> (мальки)	выживаемость	11	6,5
	барий		
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	развитие	12	0,9
<i>N. fluviatilis</i>	— «—	26	0,9

Токсикологические эксперименты с рыбами могут проводиться со взрослыми особями, эмбрионами или личинками. Выбор ранних стадий онтогенеза рыб обусловлен зачастую не только техническими трудностями содержания и экспериментирования со взрослыми организмами, но и тем, что эмбрионы и личинки зачастую оказываются более чувствительными к действию токси-кантов.

Обнаружение у эмбрионов, личинок и мальков рыб нарушений в развитии в естественных условиях может служить индикатором, а у эмбрионов, личинок и мальков того же вида, но в контролируемых условиях — уже оказывается биотестом.

В ходе индивидуального развития рыбы одного вида могут быть индикаторами различных экосистем. Например, проходные и полупроходные рыбы, личинки и мальки, ведущие пелагический образ жизни, молодь и взрослые особи одного и того же вида, обитающие на дне.

В опытах с эмбрионами рыб в Институте морской биологии НАН Украины в экспериментальных аквариумах отмечались отклонения в выживаемости, развитии, сроках выклева. Отмечалось начало работы и подсчитывался сердечный ритм (количество сокращений за 30 секунд или время десяти сокращений). Отмечалось появление пигмента в глазах, начало движений в оболочке, количество движений жаберной крышки. После выклева велись наблюдения за поведением эмбрионов в толще воды, сроками расходования желточного мешка и заполнения плавательного пузыря, реакцией на свет и пр. [72; 73; 75].

В отличие от бычков с крупной икрой, личинки трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* после выклева ведут пелагический образ жизни и имеют плавательный пузырь.

Выклевающиеся из икры бычков *Neogobius melanostomus*, *N. fluviatilis* и *Proterorhinus marmoratus* личинки хорошо развиты и не имеют пелагических стадий в развитии.

Использованные в опытах мальки кефали сингиля *Lisa aurata* длиной 15–20 мм были пойманы с уже заполненными воздухом плавательными пузырями.

В табл. 8.1 в качестве примера приведены результаты экспериментов с рыбами на ранних этапах онтогенеза, использованные при разработке ПДК токсичных веществ для морских вод соленостью 12–16 ‰ [72; 73].

Проводили исследования влияния комплексных сбросных вод йодо-бромных заводов двух типов: бромного и содового. Важнейшей особенностью исследованных стоков была высокая соленость: от 48,5 до 53 ‰ — первый тип, 195 ‰ — второй тип, до 253 ‰ — третий тип. Сбросные воды разводили дистиллированной водой в соотношении: 1:3,2; 1:10; 1:32; 1:100. Контролем служила чистая морская вода соленостью 15 ‰.

Основным критерием токсичности была принята выживаемость эмбрионов, личинок и мальков. Также определялось влияние стоков

на сроки и особенности развития эмбрионов, продолжительность выклева, частоту сердечных сокращений у эмбрионов, поведение личинок и мальков.

Использовались эмбрионы, личинки и мальки бычков лысуна малого *Pomatoshistus minutus*, черныша *Gobius niger*, бубыря *Knipowitschia caucasica*, цуцика *Proterorochinus marmoratus*, песочника *Neogobius fluviatilis*, кругляка *N. melanostomus*, рыжика *N. cephalarges*. Бычки с более мелкой икрой оказались более чувствительными к действию стоков, чем бычки рода *Neogobius* с более крупной икрой.

Неразведенные стоки первого типа и разведенные в 3,2 раза стоки второго и третьего типов приводили к гибели эмбрионов в течение 1–3 часов. При разведении стоков первого типа в 3,2 раза, второго и третьего в 10 раз наблюдался менее дружный, чем в контроле, выклев, продолжительность его увеличивалась до 1,5–2 суток. Разведение сточных вод первого типа в 10 раз, а второго и третьего типов — в 32 раза не вызывало изменений частоты сердечных сокращений.

Личинки бычков с мелкой икрой оказываются более чувствительными к действию высокоминерализованных стоков, чем эмбрионы, находящиеся в оболочках.

Анализ многочисленных литературных данных, собственные натурные исследования и лабораторные эксперименты позволяют сделать вывод о возможности использования эмбрионов, личинок и мальков рыб в качестве биоиндикаторов и биотестов при комплексной оценке состояния водных экосистем, при биомониторинге и при разработке ПДК токсичных веществ для морских вод. Их можно использовать как для острых и подострых, так и для хронических опытов.

Контроль за количеством и качеством икры, личинок и мальков промысловых рыб в водоеме является фундаментом прогнозирования будущих уловов. Наряду с гидрологическим и метеорологическим прогнозом данные о рыбах на ранних этапах онтогенеза служат индикатором возможных уловов.

Выше были рассмотрены различные аспекты использования рыб в качестве биоиндикаторов. Однако следует особо отметить, что в XXI веке были разработаны и получили распространение новые методы генетики и молекулярной биологии, позволяющие более тонко и глубоко оценивать воздействие различных природных и антропогенных факторов на рыб как целостный организм, на их органы и ткани.

Методы генетики и молекулярной биологии не отменяют, а дополняют широкий спектр методов ихтиотестирования и ихтиоиндикации, накопленных ранее.

Очевидно, что рыбы являются непосредственным объектом охраны от загрязнений и как биологический вид, и как важнейший и наиболее чувствительный функциональный компонент водных экосистем, и как продукт питания человека.

Заключение

В соответствии с утвердившимися в настоящее время представлениями жизнь на Земле зародилась в мелководных участках Мирового океана в солоноватой воде. Многие данные различных отраслей науки указывают также на то, что предки современных рыбообразных и рыб впервые появились в солоноватой воде на небольших глубинах более 450 млн лет назад. Из прибрежных солоноватых мелководий началась экспансия рыб в пресные водоемы, окраинные и внутренние моря и собственно Мировой океан. Особенностью пресноводных водоемов является их прерывистость в пространстве и во времени, в то время как Мировой океан, меняя свои очертания, объем воды, соленость, существует уже миллиарды лет. Эти особенности наложили свой отпечаток и на современную ихтиофауну пресных и морских вод.

Находясь в водной среде и отмирая и погибая по разным причинам, рыбообразные и рыбы попадали в донные осадки, в которых их отпечатки и некоторые окаменевшие остатки сохранялись сотни миллионов лет. Важными артефактами стали зубы древних акулообразных рыб. Будучи приуроченными к тем или иным осадкам, рыбы стали их индикаторами. Также установлено, что рыбы являются индикаторами эволюции геосистем на планете и условий существования, складывавшихся в них в тот или иной период геологической истории.

Все группы рыб, кроме костистых (Teleostei), видимо, достигли наиболее высокого уровня своего развития в отдаленном прошлом. Однако и ископаемые, и современные рыбы являются индикаторами изменений климата на планете, положения климатических зон, температурных, соленостных, кислородных и биотических условий в древних и современных морях и континентальных водоемах.

В наше время рыбы оказываются индикаторами определенных глобальных процессов в Мировом океане и водоемах меньшего масштаба, подводных ландшафтов, биотопов и биоценозов, а также течений, океанических хребтов, поднятий дна, апвеллингов и различных форм антропогенных воздействий на водные экосистемы.

Рыбы являются ценным пищевым продуктом и одновременно играют важную роль в функционировании и управлении морских и пресноводных экосистем. Природные воды естественным обра-

зом разделяются на морские, солоноватые и пресные, а рыбы — на морских, солоноватоводных и пресноводных, в прибрежной зоне Мирового океана и многих морей имеются обширные пространства, где обитают рыбы различных фаунистических комплексов. Прежде всего это лиманы, лагуны, приустьевые пространства крупных рек. Через речные дельты и устья в моря попадают не только биогенные вещества, необходимые для нормального функционирования водных экосистем, но и различные загрязняющие и токсичные вещества. Это может оказывать влияние не только на отдельные акватории и отдельные виды рыб, но и на всю биоту и ихтиофауну того или иного моря в целом. Открытые участки морских побережий также подвергаются различным формам антропогенного воздействия. Зачастую на естественные изменения водных экосистем накладываются результаты таких влияний, как чрезмерный промысел, загрязнение, зарегулирование стока рек и др. В связи со сказанным возникла острая необходимость изучения их механизмов и масштабов с помощью организмов-биоиндикаторов, в качестве которых и выбираются те или иные виды рыб.

О негативном влиянии чрезмерного промысла свидетельствует тот факт, что в период гражданской и Великой Отечественной войн в Черноморско-Азовском бассейне в связи с прекращением промышленного рыболовства происходил рост уровня естественного воспроизводства и запасов промысловых рыб, где эти рыбы выступают в качестве индикаторов.

Рыбы — индикаторы не только в масштабах геологического времени, но и в течение суток, сезонов года, межгодовых изменений.

Более ста лет тому назад академик С. А. Зернов [137] обратил внимание на изменение состава ихтиофауны в районе Севастополя в зависимости от времени года и объяснил это явление с научной точки зрения.

В настоящее время установлены важные закономерности в распределении рыб в Мировом океане — как по горизонтали, так и по вертикали. Они тесно связаны с закономерностями изменения температуры, освещенности, давления.

В гидросфере прослеживается возрастание видового богатства рыб: от больших глубин к прибрежным мелководьям; от высоких широт к тропическим областям; в донных и придонных группировках выше, чем в пелагических; в донных скально-каменистых биотопах выше, чем в песчаных и илистых [146; 244; 338].

В умеренных и высоких широтах наибольшая биомасса рыб приходится на приповерхностный слой 0–100 м, а в тропиках и субтропиках — на глубины 100–200 м.

Эпипелагические рыбы и в неритических районах, и в открытом океане образуют плотные косяки у поверхности воды. На глубинах, измеряемых сотнями метров, те же виды рыб держатся разреженно [249].

Мезопелагические рыбы образуют плотные косяки над грунтом материковых склонов и разного рода подводных поднятий; у поверхности, куда некоторые из них поднимаются ночью, и в толще воды они держатся в разреженных скоплениях [249].

Глубоководные рыбы, как правило, держатся разреженно.

В олиготрофных водах центральной части Северной Атлантики над Срединно-Атлантическим хребтом средняя биомасса мезопелагических рыб не превышала 10 г в 10 тыс. м³, а у островов Зеленого Мыса на тот же объем воды она составляла 32 г [249].

В открытом океане крупные эпипелагические хищники нападают на косяки мелких рыб группами. Так ведут себя тунцы, парусники, марлины и др. Обычно они прижимают косяк к поверхности, отрезая путь в глубину. Там к ним зачастую присоединяются водные птицы.

Антропогенное воздействие на рыб, особенно во внутренних и окраинных морях, как правило, сопровождается для них негативными последствиями.

Сооружение на крупных реках плотин и обвалование берегов привело к существенному сокращению нерестовых площадей многих ценных промысловых проходных, полупроходных и оседлых пресноводных рыб (осетровые, сельди, лососи). В то же время во многих искусственно созданных на реках водохранилищах сложились благоприятные условия для более интенсивного естественного воспроизводства ряда пресноводных видов рыб.

В результате антропогенной деятельности и естественных причин Аральское море почти полностью утратило рыбохозяйственное значение.

Загрязнение вод и чрезмерное изъятие рыбных ресурсов привело к катастрофическим последствиям для промысловой ихтиофауны Черного, Азовского и Каспийского морей. Попытки искусственного воспроизводства ценных промысловых рыб в них зачастую нивелируются несанкционированным изъятием.

До середины XX в. серебряный карась *Carassius carassius gibelio* являлся малочисленным аборигенным компонентом ихтиоценов низо-

вий рек Понто-Каспийского бассейна, затем его численность стала резко возрастать. Время массового появления серебряного карася в дельте Дуная часто связывается с годами высокого уровня воды.

Многочисленными исследованиями показано, что структура популяций рыб, выбранных в качестве индикаторов, определенно свидетельствует о направленности тех или иных процессов в водных экосистемах.

Структура популяции азовско-черноморского пузанка *Alosa tanaica* в Днепро-Бугском лимане использована для оценки динамики экологических условий [83].

В пределах Европы бычковые (Gobiidae) наиболее многочисленны в прибрежных водах Средиземного, Черного, Азовского и Каспийского морей. Всего в Черноморско-Азовском бассейне известно 33 вида Gobiidae, среди которых есть как аборигенные виды, так и виды-вселенцы. Многие из бычковых пригодны для использования в качестве индикаторов.

Не вызывает сомнений принципиальный вывод о том, что альтернативы переходу на модель устойчивого развития для прибрежных морских экосистем и бассейнов внутренних и окраинных морей не существует [109]. Как масштабы, так и количество негативных воздействий на морские экосистемы должны планомерно сокращаться вплоть до допустимых.

Учитывая уровень организации рыб, их положение на эволюционной лестнице, распространенность и видовое многообразие, можно считать, что их роль как индикаторных и тест-организмов в различных отраслях науки о море будет возрастать.

Литература

1. *Абдуллаева Н. М., Рабаданова А. И., Абдуллаев В. Р. и др.* Действие ионов кадмия и свинца на некоторые показатели крови у рыб // Тез. докл. VII Междунар. научно-практ. конф. молодых ученых по проблемам водных экосистем «Pontus Euxinus — 2011», посвящ. 140-летию Института биологии южных морей НАН Украины (24–27 мая 2011 г.). — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. — С. 15–16.
2. *Азовский А. И.* Пространственно-временные масштабы организации морских донных сообществ: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: спец. 03.00.18. — Москва, 2003. — 291 с.
3. *Айверсон Г. Я.* Использование биологических индикаторов для мониторинга загрязнения морской среды // Человек и биосфера. — Москва: Изд-во МГУ, 1979. — Вып. 3. — С. 75–83.
4. *Алеев Ю. Г.* Функциональные основы внешнего строения рыбы. — Москва: Изд-во АН СССР, 1963. — 247 с.
5. *Алеев Ю. Г.* Нектон. — Киев: Наукова думка, 1976. — 391 с.
6. *Алеев Ю. Г.* Экоморфология. — Киев: Наукова думка, 1986. — 423 с.
7. *Александров Б. Г.* Гидробиологические основы управления состоянием прибрежных экосистем Черного моря. — Киев: Наукова думка, 2008. — 343 с.
8. *Алексеев В. В.* Теоретические и экспериментальные исследования экологических систем // Общая экология. Биоценология. Гидробиология. — Москва: ВИНТИ АН СССР, 1980. — 5. — С. 58–104.
9. *Алексеев Ф. Е.* Правило Рассы — Торсона — Маршалла и биологическая структура морских сообществ // Тез. докл. IV съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва (Киев, 1–4 дек. 1981 г.). — Киев: Наук. думка, 1981. — С. 4–6.
10. *Алимов А. Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем. — Санкт-Петербург: Наука, 2000. — 147 с.
11. *Андряшев А. П.* Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. — Ленинград: Изд-во ЛГУ, 1939. — 187 с.
12. *Андряшев А. П.* Древнеглубоководные и вторичноглубоководные формы рыб и их значение для зоогеографического анализа // Очерки по общим вопросам ихтиологии. — Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1953. — С. 58–64.
13. *Андряшев А. П.* Рыбы северных морей СССР. — Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1954. — 566 с.
14. *Андряшев А. П.* О некоторых вопросах вертикальной зональности морской донной фауны // Биологические ресурсы Мирового океана. — Москва: Наука, 1979. — С. 117–138.
15. *Андрушайтис А. Г.* Опыт проведения экотоксикологического эксперимента в Рижском заливе: техническая методика // Экспериментальная водная токсикология. — Рига: Зинатне, 1984. — Вып. 9. — С. 78–88.
16. *Арнольд В. Н.* О влиянии нефти на рыб // Вестник рыбопромышленности. — 1896. — № 4. — С. 167–196.
17. *Арнольд В. Н.* Загрязнение вод нефтяными продуктами и его влияние на рыбные богатства. — Санкт-Петербург, 1903. — 63 с.
18. *Аррениус Г.* Глубоководные океанические осадки в качестве летописи геологических событий // Океанография. — Москва: Прогресс, 1965. — С. 109–124.
19. *Ашихмина Т. Я.* Биоиндикация и биотестирование — методы познания экологического состояния окружающей среды. — Киров: ВятГУ, 2005. — Вып. 4, ч. 3. — 51 с.
20. *Баллард Е. С.* Силы и процессы, действующие в океанических бассейнах // Океанография. — Москва: Прогресс, 1965. — С. 42–50.
21. *Бате Р., Фрай Т.* Попытки со статичными и динамичными тестами // Методы исследования токсичности на рыбах. — Москва: Агропромиздат, 1985. — С. 46–54.
22. *Баяндина Ю. С.* Вариабельность размеров икры и личинок в зависимости от комплекса факторов // Тез. докл. VII Междунар. научно-практ. конф. молодых ученых по проблемам водных экосистем «Pontus Euxinus — 2011», посвящ. 140-летию Института биологии южных морей НАН Украины (24–27 мая 2011 г.). — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. — С. 34–35.
23. *Беклемишев К. В.* Экология и биогеография пелагиали. — М.: Наука, 1969. — 291 с.
24. *Беляев Г. М.* Фауна ультраабиссали // Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 2: Глубоководная донная фауна. Плейстон / под ред. Виноградова Н. Г. — Москва: Наука, 1969. — С. 217–234.
25. *Беляев Г. М.* Глубоководные океанические желоба и их фауна. — Москва: Наука, 1989. — 255 с.
26. *Беляев Г. М., Бириштейн Я. А., Богоров В. Г. и др.* О схеме вертикальной биологической зональности океана // Докл. АН СССР. — 1959. — 129, № 3. — С. 658–661.
27. *Берг Л. С.* Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1940. — 5, вып. 2. — С. 85–517.
28. *Берг Л. С.* Климат и жизнь. — 2-е изд., перераб. и доп. — Москва: Гос. изд-во географ. литературы, 1947. — 356 с.
29. *Берг Л. С.* Об амфибореальном распространении морской фауны в северном полушарии // Очерки по общим вопросам ихтиологии. — Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1953. — С. 7–18.
30. *Берг Л. С.* Биполярное распространение организмов и ледниковая эпоха // Очерки по общим вопросам ихтиологии. — Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1953. — С. 19–46.
31. *Берг Л. С.* Труды по теории эволюции. 1922–1930. — Ленинград: Наука, 1977. — 387 с.
32. *Беренбейм Д. Я.* Влияние температуры воды на сроки нереста морских промысловых рыб. — Москва: Пищевая промышленность, 1971. — 150 с.
33. *Беренбейм Д. Я.* Физико-географические закономерности изменчивости сроков нереста морских промысловых рыб в пределах ареалов // Проблемы морской биогеографии: тез. докл. Всесоюз. совещ. — Владивосток, 1980. — С. 13–14.

34. Бернал Дж. Происхождение жизни в прибрежной зоне океана // Океанография. — Москва: Прогресс, 1965. — С. 84–100.
35. Бертокс П., Радд Д. Стратегия защиты окружающей среды от загрязнения. — Москва: Мир, 1980. — 606 с.
36. Билько В. П., Алексеенко В. Р. К вопросу о выживаемости карповых рыб в раннем онтогенезе под воздействием рН и CO₂ // Вопросы раннего онтогенеза рыб. — Киев: Наукова думка, 1978. — С. 166.
37. Билько В. П., Мокиевский Н. Н. Влияние рН водной среды на воспроизводство рыб. — Ред. Гидробиол. журн. — Киев, 1987. — Деп. в ВИНТИ 06.03.1987. № 1626–В87. — 41 с.
38. Биоиндикация и мониторинг. — Москва: Наука, 1991. — 288 с.
39. Биологический энциклопедический словарь / ред. Гиляров С. М. — Москва: Советская энциклопедия, 1986. — 831 с.
40. Богданов Ю. А., Каплин П. А., Николаев С. Д. Происхождение и развитие океана. — Москва: Мысль, 1978. — 160 с.
41. Болгова Л. В. Изменение ихтиофауны Новороссийской бухты в условиях антропогенного воздействия // Многолетняя динамика структуры прибрежных экосистем Черного моря. — Краснодар: Изд-во Кубанск. гос. ун-та, 1984. — С. 100–107.
42. Болдырев В. З., Дарницкий В. Б., Куликов М. Ю. О широтной симметрии и некоторых особенностях формирования ихтиофауны в районах подводных гор // III съезд советских океанологов (Ленинград, 14–19 дек. 1987 г.): тез. докл. — Ленинград: Гидрометеиздат, 1987. — Ч. 1. — С. 53–54.
43. Болтачев А. Р., Карпова Е. П. Ихтиофауна прибрежной зоны Севастополя (Черное море) // Мор. экол. журн. — 2012. — XI, № 2. — С. 10–27.
44. Болтачев А. Р., Карпова Е. П. Морские рыбы Крымского полуострова. — Симферополь: Бизнес-Информ, 2012. — 223 с.
45. Болтачев А. Р., Карпова Е. П. Первая находка зубана обыкновенного *Dentex dentex* (L., 1758) (Osteichthyes, Sparidae) возле черноморского берега Крыма // Мор. экол. журн. — 2014. — XIII, № 3. — С. 12.
46. Болтачев А. Р., Карпова Е. П., Данилюк О. Н. Эколого-фаунистический анализ ихтиоценозов некоторых бухт Севастополя // Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології: Тез. доп. II Міжнародн. іхтіол. конф. (16–18 вересня 2009 р.). — Севастополь, 2009. — С. 12–15.
47. Болтачев А. Р., Карпова Е. П., Кирич М. П. Первая находка землероя атлантического *Lithognathus mormyrus* (L., 1758) (Osteichthyes, Sparidae) в черноморской прибрежной зоне Крыма // Мор. экол. журн. — 2013. — XII, № 4. — С. 96.
48. Болтачев А. Р., Карпова Е. П., Мачкевский В. К. Натурализация бычка Миллера *Millerigobius macrocephalus* (Perciformes, Gobiidae) в Севастопольской бухте Черного моря // Мор. экол. журн. — 2010. — 9, № 11. — С. 32.
49. Болтачев А. Р., Карпова Е. П., Губанов В. В., Кирич М. П. Находка *Lagocephalus sceleratus* (Gmelin, 1789) (Osteichthyes, Tetraodontidae) в Черном море в Севастопольской бухте, Крым // Мор. экол. журн. — 2014. — XIII, № 4. — С. 14.
50. Большаков В. С. Трансформация речных вод в Черном море. — Киев: Наукова думка, 1970. — 328 с.
51. Брагинский Л. П. Пестициды и жизнь водоемов. — Киев: Наукова думка, 1972. — 225 с.
52. Брагинский Л. П. Экологические подходы к исследованию механизмов действия токсикантов в водной среде // Формирование и контроль качества поверхностных вод. — Киев: Наукова думка, 1977. — Ч. 1. — С. 5–15.
53. Брэдбери У. Птицы морей, побережий и рек. — Москва: Мир, 1983. — 128 с.
54. Булатов О. А. Влияние абиотических факторов на выживаемость икры минтая в экстремальных условиях // III съезд советских океанологов (Ленинград, 14–19 дек. 1987 г.): тез. докл. — Ленинград: Гидрометеиздат, 1987. — Ч. 1. — С. 69–70.
55. Булли Л. И. Эколого-биохимические особенности икры пиленгаса из разных мест обитания // Тр. ЮгНИРО, 1995. — 41. — С. 149–153.
56. Бурдин К. С. Использование искусственных микроэкосистем для решения теоретических и прикладных задач экологии // Человек и биосфера. — Москва: Изд-во МГУ, 1978. — Вып. 2. — С. 124–144.
57. Бурдин К. С. Разработка стандартных лабораторных и полевых экосистемных исследований для определения влияния загрязнения на морскую среду // Человек и биосфера. — Москва: Изд-во МГУ, 1979. — Вып. 3. — С. 66–74.
58. Бурдин К. С., Лямин М. Я. Использование лабораторных и полевых микроэкосистем при изучении водных биогеоценозов // Человек и биосфера. — Москва: Изд-во МГУ, 1980. — Вып. 4. — С. 6–55.
59. Бурков В. А. Общая циркуляция Мирового океана. — Ленинград: Гидрометеиздат, 1980. — 253 с.
60. Бурковский И. В. Морская биоценология: организация сообществ и экосистем. — Москва: Товарищество научн. изд. КМК, 2006. — 285 с.
61. Бурлакова З. П., Кузьменко Л. В., Заика В. Е. Биологическая продуктивность в районах вихревых образований в океане // IV съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва (Киев, 1–4 дек. 1981 г.): тез. докл. — Киев: Наукова думка, 1981. — Ч. 1. — С. 12–13.
62. Васнецов В. В. Дивергенция и адаптация в онтогенезе // Зоол. журн. — 1946. — 25, вып. 3. — С. 185–200.
63. Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. — Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1953. — С. 207–217.
64. Вейль П. Популярная океанография. — Ленинград: Гидрометеиздат, 1977. — 500 с.
65. Верещака А. Л. Глубоководная бентопелагиаль: жизнь у дна. — Москва: Научный мир, 2000. — 240 с.
66. Веселов Е. А. Биологические тесты при санитарно-биологическом изучении водоемов // Жизнь пресных вод СССР. — Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1959. — С. 7–37.
67. Веселов Е. А. Подбор методов и показательных организмов при экспериментальных исследованиях по водной токсикологии // Бюлл. по водному хоз-ву. — СЭВ, 1970. — № 6. — С. 131–135.
68. Винберг Г. Г., Алимов Ф. Ф., Балушкина Е. В. и др. Опыт применения разных систем биологической индикации загрязнения вод // Научные основы

- контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям: тр. Советско-английского семинара (Валдай, СССР, 12–14 июля 1976 г.). — Ленинград: Гидрометеоздат, 1977. — С. 124–131.
69. *Виноградов А. К.* Ихтионейстон Черного моря (эколого-морфологические исследования): автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.105. — Одесса, 1970. — 19 с.
70. *Виноградов А. К.* Океан. — Киев: Наукова думка, 1976. — 138 с.
71. *Виноградов А. К.* Экотестирование и экологический прогноз последствий загрязнения водной среды // Экспериментальная водная токсикология. — Рига: Зинатне, 1984. — Вып. 9. — С. 68–77.
72. *Виноградов А. К.* Токсичность высокоминерализованных стоков для морских гидробионтов. — Киев: Наукова думка, 1986. — 160 с.
73. *Виноградов А. К.* Эколого-токсикологические аспекты соленостной устойчивости фауны Черного моря: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: спец. 03.00.18. — Севастополь, 1987. — 48 с.
74. *Виноградов А. К., Филиппенко В. Е.* Некоторые общие принципы конструирования экспериментальных морских лабораторных экосистем для решения токсикологических задач // Экспериментальная водная токсикология. — Рига: Зинатне, 1984. — Вып. 9. — С. 141–152.
75. *Виноградов А. К., Хуторной С. А.* Ихтиофауна Одесского региона северо-западной части Черного моря (биологические, экологические, эколого-морфологические особенности). — Одесса: Астропринт, 2013. — 223 с.
76. *Виноградов А. К., Белецкий В. И., Моргулис Л. А.* Йодобромная промышленность и охрана морской среды от загрязнения // Биология моря. — Киев, 1977. — Вып. 43. — С. 78–84.
77. *Виноградов А. К., Богатова Ю. И., Синегуб И. А.* Экосистемы акваторий морских портов Черноморско-Азовского бассейна (Введение в экологию морских портов). — Одесса: Астропринт, 2012. — 528 с.
78. *Виноградов А. К., Богатова Ю. И., Синегуб И. А.* Экология морских портов (Черноморско-Азовский бассейн). — Одесса: Астропринт, 2014. — 568 с.
79. *Виноградов А. К., Филиппенко В. Е., Белецкий В. И.* Экотестирование — метод морской токсикологии // II Всесоюзн. съезд океанологов (Ялта, 10–17 дек. 1982 г.): тез. докл. — Севастополь, 1982. — Вып. 5, ч. 2. — С. 6–7.
80. *Виноградов А. К., Белецкий В. И., Марченко А. С., Филиппенко В. Е.* Использование лабораторных морских экосистем «Экотрон» при разработке ПДК некоторых токсических веществ // Экспериментальная водная токсикология. — Рига: Зинатне, 1984. — Вып. 9. — С. 153–161.
81. *Виноградов А. К., Богатова Ю. И., Синегуб И. А., Хуторной С. А.* Экологические закономерности распределения морской прибрежной ихтиофауны (Черноморско-Азовский бассейн). — Одесса: Астропринт, 2017. — 416 с.
82. *Виноградова Н. Г.* Фауна шельфа, материкового склона и абиссали // Биология океана. Биологическая структура океана. — Москва: Наука, 1977. — 1. — С. 178–198.
83. *Вітоков Ю. Є.* Структура популяції пузанка *Alosa tanaica* (Clupeidae) Дніпровсько-Бузької гирлової області // Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы решений-2: материалы Междунар. научн. конф. — Херсон, 2008. — С. 92–96.
84. *Владимиров В. И.* Зависимость качества эмбрионов и личинок карпа от возраста самок, содержания аминокислот в икре и добавок их в воду в начале развития // Разнокачественность раннего онтогенеза у рыб. — Киев: Наукова думка, 1974. — С. 94–113.
85. *Владимиров В. И.* Критические периоды развития у рыб // Вопросы ихтиологии. — 1975. — 15, вып. 6 (95). — С. 955–975.
86. *Волкова О. М., Беляев В. В.* Оцінка радіоекологічного стану водних екосистем за вмістом ¹³⁷Cs у рибках різного типу живлення // Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы решений-2: материалы Междунар. научн. конф. — Херсон, 2008. — С. 96–101.
87. *Воробьева Э. И., Рубцов В. В., Марков К. П.* Влияние внешних факторов на микроструктуру оболочек икры. Атлас микрофотографий, полученных при помощи электронного сканирующего микроскопа. — Москва: Наука, 1985. — 108 с.
88. *Герасимов И. П.* Научные основы современного мониторинга окружающей среды // Изв. АН СССР. Сер. геогр. — 1975. — № 3. — С. 13–25.
89. *Герлах С. А.* Загрязнение морей. Диагноз и терапия. — Ленинград: Гидрометеоздат, 1985. — 263 с.
90. *Гершанович Д. Е., Кочнев Б. Н., Вальчук С. В. и др.* Подводные горы Мирового океана // III съезд советских океанологов (Ленинград, 14–19 дек. 1987 г.): тез. докл. — Ленинград: Гидрометеоздат, 1987. — Ч. 1. — С. 116–118.
91. *Гетьман Т. П.* Особенности распространения, распределения и экологии ласточки *Chromis chromis* (Linnaeus, 1758) у берегов Крыма (Черное море) // Тез. докл. VII Междунар. научно-практ. конф. молодых ученых по проблеме водных экосистем «Pontus Euxinus — 2011», посвящ. 140-летию Института биологии южных морей НАН Украины (24–27 мая 2011 г.). — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. — С. 67–69.
92. *Голиков А. Н.* Значение биогеографического метода и учения о крупных геогидрократических колебаниях уровня Мирового океана для познания закономерностей эволюции и расселения морской фауны // Зоогеография и систематика рыб: сборник статей. — Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР, 1976. — С. 24–36.
93. *Гончарук В. В., Чернявская А. П., Жукинский В. Н. и др.* Экологические аспекты современных технологий охраны водной среды. — Киев: Наукова думка, 2005. — 399 с.
94. *Гордина А. Д.* Ихтиопланктон океанических поднятий Атлантического и Индийского океанов // Гидробиологические исследования на Украине в XI пятилетке: тез. докл. V конф. Украинского филиала Всесоюзн. гидробиол. об-ва (Киев, 2–4 апр. 1987 г.) — Киев, 1987. — С. 29–30.
95. *Грезе В. Н., Ковалев А. В., Лебедева М. Н.* Крупномасштабные океанические круговороты как экологические системы // IV съезд Всесоюзн. гидробиол. об-ва (Киев, 1–4 дек. 1981 г.): тез. докл. — Киев: Наукова думка, 1981. — С. 15.
96. *Грезе В. Н., Ковалев А. В., Финенко З. З.* Биологическая структура и продуктивность пелагиали в районах подводных возвышенностей // III съезд советских океанологов (Ленинград, 14–19 дек. 1987 г.): тез. докл. — Ленинград: Гидрометеоздат, 1987. — Ч. 1. — С. 136.

97. Гречина А. С. Изменения ареалов некоторых рыб и беспозвоночных в периоды «катастрофических» явлений «Эль-Ниньо» в восточной части южной Пацифики // III съезд советских океанологов (Ленинград, 14–19 дек. 1987 г.): тез. докл. — Ленинград: Гидрометеоиздат, 1987. — Ч. 1. — С. 136–138.
98. Гримм О. А. О губительном влиянии нефти на рыб и мерах противодействия этому // Вестник рыбной промышленности. — 1891. — № 12. — С. 379–387.
99. Грушко Я. М. Вредные неорганические соединения в промышленных сточных водах. — Ленинград: Химия, 1979. — 160 с.
100. Губанов Е. П., Соловьев Б. С. О закономерностях динамики численности рыб в шельфовых водах островов Кергелен // III съезд советских океанологов (Ленинград, 14–19 дек. 1987 г.): тез. докл. — Ленинград: Гидрометеоиздат, 1987. — Ч. 1. — С. 142.
101. Губанов Е. П., Тимохин И. Г. Формирование скоплений крупных пелагических хищников в районе г. Экватор // III съезд советских океанологов (Ленинград, 14–19 дек. 1987 г.): тез. докл. — Ленинград: Гидрометеоиздат, 1987. — Ч. 1. — С. 143.
102. Гулич М. П., Роговая А. Б., Крышевич Л. П., Химич Т. Л. Гидробиологические индикаторы загрязнения Мирового океана // III съезд советских океанологов (Ленинград, 14–19 дек. 1987 г.): тез. докл. — Ленинград: Гидрометеоиздат, 1987. — Ч. 1. — С. 144–145.
103. Гусар А. Г., Гетманцев В. А. Черноморский шпрот (распределение, поведение, биологические основы светолова). — Москва: ИЭМЭЖ АН СССР, 1985. — 229 с.
104. Гусев А. Г. Состояние и перспективы научно-исследовательских работ по проблеме охраны рыбохозяйственных водоемов от загрязнения // Вопросы водной токсикологии. — Москва: Наука, 1970. — С. 24–33.
105. Гусев А. Г. Охрана рыбохозяйственных водоемов от загрязнения. — Москва: Пищевая промышленность, 1975. — 367 с.
106. Дажо Р. Основы экологии. — Москва: Прогресс, 1975. — 415 с.
107. Дедю И. И. Экологический энциклопедический словарь. — Кишинев: Гл. ред. МСЭ, 1990. — 408 с.
108. Демченко В. О. Особливості зміни іхтіоценозів водоїм північно-західної частини Азовського моря // Тез. докл. VII Міжнарод. научно-практ. конф. молодих учених по проблемам водних екосистем «Pontus Euxinus — 2011», посвящ. 140-літтю Інститута біології южних морей НАН України (24–27 мая 2011 г.). — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. — С. 95–96.
109. Денисов В. В. Эколого-географические основы устойчивого природопользования в шельфовых морях (экологическая география моря). — Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2002. — 502 с.
110. Детлефсен У. Токсикологические исследования на эмбрионах рыб // Методы исследования токсичности на рыбах. — Москва: Агропромиздат, 1985. — С. 93–103.
111. Дехник Т. В. Ихтиопланктон Черного моря. — Киев: Наукова думка, 1973. — 235 с.
112. Дмитриева Е. Н. Морфо-экологический анализ развития бычка песочника *Neogobius fluviatilis* (Pallas) в течение эмбрионального периода развития // Морфо-экологические исследования развития рыб. — Москва: Наука, 1968. — С. 90–113.
113. Доманевский Л. Н. Влияние климата на распределение и численность рыб в Центрально-Восточной Атлантике // III съезд советских океанологов (Ленинград, 14–19 дек. 1987 г.): тез. докл. — Ленинград: Гидрометеоиздат, 1987. — Ч. 1. — С. 144–145.
114. Дорохова И. Н., Кузьминова Н. С., Граб Ю. А. Использование биохимических маркеров бычка-мартовика *Mesogobius batrachocephalus* (Pallas) для оценки комплексного загрязнения акваторий // Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы решений-2: материалы Междунар. научн. конф. — Херсон, 2008. — С. 139–144.
115. Дрейк Ч., Имбри Дж., Кнаус Дж., Турекман К. Океан сам по себе и для нас. — Москва: Прогресс, 1982. — 469 с.
116. Дубровин И. Я. Пространственное распределение икринок и личинок азовской хамсы // Вопросы раннего онтогенеза рыб. — Киев: Наукова думка, 1978. — С. 134–135.
117. Дудник С. В., Естушенко М. Ю. Водна токсикологія: основні теоретичні положення та їхнє практичне застосування. — Київ: Вид-во Українського фіто-соціологічного центру, 2013. — 297 с.
118. Дука Л. А. Питание шельфовых рыб в морях Средиземноморского бассейна. — Киев: Наукова думка, 1988. — 196 с.
119. Дука Л. А., Гудков И. В. Вертикальное распределение личинок морских рыб в разных экологических условиях // Гидробиологические исследования на Украине в XI пятилетке: тез. докл. V конф. Украинского филиала Всесоюзн. гидробиол. об-ва (Киев, 2–4 апр. 1987 г.). — Киев, 1987. — С. 35–36.
120. Душкина Л. А. Адаптация к солености малопозвонковых сельдей рода *Clupea* в ранние периоды развития // Современные вопросы экологической физиологии рыб. — Москва, 1979. — С. 115–119.
121. Дьяченко Г. И. Мониторинг окружающей среды (экологический мониторинг). — Новосибирск: Изд-во НГТУ, 2003. — 64 с.
122. Елизаров А. А., Гречина А. С., Кузнецов А. Н., Соколов В. А. Структурная перестройка экосистем некоторых районов Мирового океана в связи с изменчивостью природных условий в системе атмосфера — океан // III съезд советских океанологов (Ленинград, 14–19 дек. 1987 г.): тез. докл. — Ленинград: Гидрометеоиздат, 1987. — Ч. 1. — С. 165.
123. Ефременко В. Н. Ихтиопланктонные исследования в высоких широтах Восточной Атлантики // III съезд советских океанологов. Ленинград (14–19 дек. 1987 г.): тез. докл. — Ленинград: Гидрометеоиздат, 1987. — Ч. 1. — С. 170–172.
124. Жизнь животных / под ред. Рассы Т. С. — Москва: Просвещение, 1983. — 4. — 575 с.
125. Жизнь животных / под ред. Банникова А. Г. — Москва: Просвещение, 1985. — 5. — 399 с.
126. Жизнь животных / под ред. Пастернак Р. К. — Москва: Просвещение, 1988. — 2. — 447 с.

127. *Жилонас В. Ю.* Экологический анализ состава и структуры прибрежных сообществ молоди рыб как метод биологической индикации качества воды // Тр. АН ЛитССР. — Вильнюс, 1986. — 1 (93). — С. 66–76.
128. *Жирков И. А., Азовский А. И., Максимова О. В.* Жизнь на дне. Биогеография и био-экология. — М.: Товарищество научн. изд. КМК, 2010. — 453 с.
129. *Жукинский В. Н.* Влияние абиотических факторов на разнокачественность и жизнеспособность рыб в раннем онтогенезе. — Москва: Агропромиздат, 1986. — 248 с.
130. *Зайцев Ю. П.* Внутривидовые морфометрические различия пелагических икринок и личинок некоторых черноморских рыб // Вопросы экологии. — 1958. — Вып. 11. — С. 82–85.
131. *Зайцев Ю. П.* Некоторые особенности диверситологии Понто-Азова // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. — Севастополь, 2011. — Вып. 25, 1. — С. 274–285.
132. *Зайцев Ю. П., Фесюнов О. Е., Синегуб И. А.* Влияние донного тралового промысла на экосистему черноморского шельфа // Докл. АН Украины. — 1992. — № 3. — С. 156–158.
133. *Зенкевич Л. А.* О задачах, объекте и методе морской биогеографии // Зоол. журн. — 1947. — 26, № 3. — С. 201–220.
134. *Зенкевич Л. А.* Биология морей СССР. — Москва: Изд-во АН СССР, 1963. — 739 с.
135. *Зенкевич Л. А., Бирштейн Я. А.* О геологической древности глубоководной фауны // Океанология. — 1961. — 1, № 1. — С. 110–124.
136. *Зернов С. А.* Фауна филофоры (Algae-Rhodophyceae): Филофорное поле в северо-западной части Черного моря // Ежегодник Зоол. музея Имп. акад. наук. — 1909. — 14. — С. 181–191.
137. *Зернов С. А.* К вопросу об изучении жизни Черного моря // Зап. Имп. акад. наук по физ.-мат. отд-нию. — Санкт-Петербург, 1913. — 32, № 1. — С. 1–299.
138. *Зозуля С. А., Попков В. В.* О концентрации миктофид на северо-восточном склоне Большой Ньюфаундленской банки // Тез. докл. VII Всесоюз. конф. по промысловой океанологии, посвящ. 125-летию со дня рожд. Н. М. Книповича (Астрахань, 19–21 мая 1987 г.). — Москва, 1987. — С. 144–145.
139. *Зуенко Ю. И.* Структура полярного фронта Японского моря: концентрации миктофид на северо-восточном склоне Большой Ньюфаундленской банки // Тез. докл. VII Всесоюз. конф. по промысловой океанологии, посвящ. 125-летию со дня рожд. Н. М. Книповича (Астрахань, 19–21 мая 1987 г.). — Москва, 1987. — С. 147–148.
140. *Израэль Ю. А.* Экология и контроль состояния природной среды. — Ленинград: Гидрометеиздат, 1984. — 560 с.
141. *Калугина-Гутник А. А.* Фитобентос Черного моря. — Киев: Наукова думка, 1975. — 247 с.
142. *Калугина-Гутник А. А.* Изменения в донной растительности района Карадага за период 1970–1980 гг. // Многолетняя динамика структуры прибрежных экосистем Черного моря. — Краснодар: Изд-во Кубанск. гос. ун-та, 1984. — С. 85–96.
143. *Камшилов М. М.* Экологические аспекты загрязнения водных объектов и принципиальные пути борьбы с ним // Гидробиол. журн. — 1979. — XV, № 1. — С. 3–10.
144. *Карпевич А. Ф.* Выносливость рыб и беспозвоночных при изменении солености среды и методики ее определения // Тр. Карадаг. биол. станции. — 1960. — Вып. 16. — С. 86–131.
145. *Карпевич А. Ф.* Теория и практика акклиматизации водных организмов. — Москва: Пищевая промышленность, 1975. — 431 с.
146. *Касьянов В. Л.* Морское биологическое разнообразие: изучение, охрана, ценность для человека // Вестник РАН. — 2002. — 72, № 6. — С. 492–504.
147. *Кауфман З. С.* Происхождение биоты континентальных водоемов. — Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 2005. — 258 с.
148. *Кафанов А. И.* Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии. — Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2005. — 208 с.
149. *Кафанов А. И., Кудряшов В. А.* Морская биогеография. — М.: Наука, 2000. — 176 с.
150. *Кашкин Н. И.* Биомасса мезопелагических рыб в восточной части субтропиков Северной Атлантики // IV съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва (Киев, 1–4 дек. 1981 г.): тез. докл. — Киев: Наукова думка, 1981. — Ч. 1. — С. 17–18.
151. *Кирилук М. М.* Современное состояние запасов, биология и перспективы воспроизводства осетровых в северо-западной части Черного моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.105. — Одесса, 1972. — 20 с.
152. *Клауд Р. Е.* Палеобиогеография морской среды // Океанография. — Москва: Прогресс, 1965. — С. 127–165.
153. *Ковалев А. Д., Латогурский В. И., Маклыгин Л. Г. и др.* Пространственные изменения биологических систем Атлантического и Индийского секторов Антарктики // IV съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва (Киев, 1–4 дек. 1981 г.): тез. докл. — Киев: Наукова думка, 1981. — Ч. 1. — С. 18–19.
154. *Коваленко Ю. О.* Перспективи досліджень фізіолого-біохімічного стану популяцій коропових риб за тривалих змін навколишнього середовища в міських водоймах // Біологічні дослідження — 2017: зб. наук. праць VIII Всеукр. науково-практ. конф. з міжнародн. участю (Житомир, 14–16 березня 2017 р.). — Житомир: ПП «Рута», 2017. — С. 121–123.
155. *Комплексный мониторинг среды и биоты Азовского бассейна.* — Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2004. — VI. — 367 с.
156. *Корево Н. И., Гадзюра В. П.* Особливості продукційно-енергетичного підходу в еколого-токсикологічних експериментах на рибах // Біологічні дослідження — 2017: зб. наук. праць VIII Всеукр. науково-практ. конф. з міжнародн. участю (Житомир, 14–16 березня 2017 р.). — Житомир: ПП «Рута», 2017. — С. 84–86.
157. *Коскова Л. А., Козловская В. И.* Токсичность синтетических поверхностно-активных веществ и моющих средств для водных животных // Гидробиол. журн. — 1979. — XV, № 1. — С. 77–84.

158. *Котляр А. Н.* Бериксообразные рыбы материкового склона и талассобатиальной зоны // III съезд советских океанологов. Ленинград, 14–19 дек. 1987 г.: тез. докл. — Ленинград: Гидрометеоздат, 1987. — Ч. 2. — С. 78–80.
159. *Кофонов К.* Вплив підвищеного вмісту біогенів у воді на коропові види риб // Біологічні дослідження — 2017: зб. наук. праць VIII Всеукр. науково-практ. конф. з міжнародн. участю (Житомир, 14–16 березня 2017 р.). — Житомир: ПП «Рута», 2017. — С. 86–88.
160. *Крыжановский С. Г.* Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Cyprinoidei и Siluroidei) // Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцева АН СССР. — 1949. — Вып. 1. — С. 5–332.
161. *Крыжановский С. Г.* Материалы по выращиванию сельдевых рыб (Clupeidae) // Тр. ИМЖ им. А. Н. Северцева АН СССР. — 1956. — Вып. 17. — С. 254 с.
162. *Крыжановский С. Г., Дислер Н. Ц., Смирнова Е. Н.* Эколого-морфологические закономерности развития окуневых рыб (Percioidei) // Тр. ИМЖ им. А. Н. Северцева АН СССР. — 1953. — Вып. 10. — С. 3–138.
163. *Кудерский Л. А.* Ихтиологические критерии биологической индикации экологических нарушений // Материалы II Всесоюзн. совещ. по космической антропоэкологии. — Ленинград: Наука, 1984. — С. 120–125.
164. *Кузнецов А. П.* Глубоководная фауна. Основы адаптаций к глубоководному образу жизни. История формирования // Адаптация организмов к глубоководному образу жизни: тр. Ин-та океанологии им. П. П. Ширшова. — 1989. — 123. — С. 7–22.
165. *Кузнецов А. П.* Происхождение и эволюция гидротермальной экосистемы океана // Биология гидротермальных систем / ред. Гебрук А. В. — Москва: КНК Press, 2002. — С. 456–474.
166. *Кужев Е. И.* Ихтиофауна подводных возвышенностей Северной Атлантики // III съезд советских океанологов (Ленинград, 14–19 дек. 1987 г.): тез. докл. — Ленинград: Гидрометеоздат, 1987. — Ч. 2. — С. 86–88.
167. *Куликов М. Ю., Болдырев В. В.* О фаунистическом барьере в талассобатиали северной Пацифики // III съезд советских океанологов (Ленинград, 14–19 дек. 1987 г.): тез. докл. — Ленинград: Гидрометеоздат, 1987. — Ч. 2. — С. 88–90.
168. *Куликова И. Г., Сейсума З. К., Лейнерте М. П. и др.* Эксперимент ртутью по определению ее влияния на зоо- и фитопланктон Рижского залива в опыте in situ // Экспериментальная водная токсикология. — Рига: Зинатне, 1981. — Вып. 7. — С. 34–44.
169. *Куллини Дж.* Леса моря. Жизнь и смерть на континентальном шельфе. — Ленинград: Гидрометеоздат, 1981. — 280 с.
170. *Купцис И. Д.* Дальнейшие исследования относительно вредных свойств нефти и ее продуктов для рыб и животных // Вестник рыбопромышленности. — 1901. — № 5, 6. — С. 245–379.
171. *Курбатова І. М., Євтушенко М. Ю., Захаренко М. О., Чепіль Л. В.* Активність ферментів плазми крові коропа (*Cyprinus carpio*) за дії альбендазолу // Гидробиол. журн. — 2017. — 54, № 2. — С. 79–84.
172. *Куриленко В. В., Зайцева О. В., Новикова Е. А. и др.* Основы экогеологии, биоиндикации и биотестирования водных экосистем / под ред. Куриленко В. В. — Санкт-Петербург: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. — 443 с.
173. *Курс зоологии* / под ред. Матвеева Б. С. — Москва: Высшая школа, 1966. — 2. — 483 с.
174. *Куртина Н. Д., Зайцева И. И., Новиков Г. Г. и др.* Влияние температуры на некоторые морфофизиологические параметры икры пинагора (*Cyclopterus lumpus* L.) в период эмбрионального развития // Биологические основы рыбоводства. Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. — Москва: Наука, 1984. — С. 66–84.
175. *Кучерук Н. В.* О реконструкции ареала глубоководного вида // III съезд советских океанологов (Ленинград, 14–19 дек. 1987 г.): тез. докл. — Ленинград: Гидрометеоздат, 1987. — Ч. 2. — С. 91–92.
176. *Ланин В. И.* Особенности водного обмена икры некоторых видов тресковых рыб // Вопросы раннего онтогенеза рыб. — Киев: Наукова думка, 1978. — С. 111–113.
177. *Лебедев В. Д.* Неогеновая фауна пресноводных рыб Зайсанской впадины в Западно-Сибирской низменности // Вопросы ихтиологии. — Москва: Изд-во АН ССР, 1959. — Вып. 12. — С. 28–69.
178. *Лебедева Н. В., Кривоуцкая Д. А., Пузаченко Ю. Г. и др.* География и мониторинг биоразнообразия. — Москва: Изд-во Научного и учебно-методического центра, 2002. — 432 с.
179. *Левченко В. Ф., Старобогатов Я. И.* Эволюция экосистем и глобальные экологические катастрофы // Важнейшие биотические события в истории Земли: материалы 39 сессии ВПО. — Таллинн, 1986 — С. 44–45.
180. *Лейнерте М. П., Сейсума З. К., Андрушайтис Г. П. и др.* Применение полиэтиленовых мешков при изучении влияния тяжелых металлов (Zn, Pb) на сообщества фито-, зоо- и бактериопланктона // Экспериментальная водная токсикология. — Рига: Зинатне, 1981. — Вып. 7. — С. 21–33.
181. *Леман И.* Проблема хронической токсичности, физиологическая изменчивость в гематологии рыб // Методы исследования токсичности на рыбах. — Москва: Агропромиздат, 1985. — С. 64–71.
182. *Лесников Л. А.* Теоретические и методические аспекты разработки рыбохозяйственных ПДК // Водные ресурсы. — 1973. — № 4. — С. 154–158.
183. *Линдберг Г. У.* Закономерности распространения рыб и геологическая история дальневосточных морей // Очерки по общим вопросам ихтиологии. — Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1953. — С. 47–57.
184. *Линдберг Г. У.* Четвертичный период в свете биогеографических данных. — Ленинград: Изд-во АН СССР, 1955. — 334 с.
185. *Линдберг Г. У.* Происхождение шельфа в свете крупных колебаний уровня океана // Зоогеография и систематика рыб. — Ленинград: Наука, 1976. — С. 19–23.
186. *Линдберг Г. У.* Коралловые острова как дополнительное доказательство крупных колебаний уровня океана // Зоогеография и систематика рыб. — Ленинград: Наука, 1976. — С. 11–28.
187. *Лукьяненко В. И.* Токсикология рыб. — Москва: Пищевая промышленность, 1967. — 216 с.

188. Лукьяненко В. И. Общая ихтиотоксикология. — Москва: Легкая и пищевая промышленность, 1983. — 284 с.
189. Лукьяненко В. И. Экологические аспекты ихтиотоксикологии. — Москва: ВО Агропромиздат, 1987. — 240 с.
190. Мазманиди Н. Д. Роль и задачи патологической анатомии в ихтиотоксикологии // Вопросы водной токсикологии. — Москва: Наука, 1970. — С. 41–47.
191. Мазманиди Н. Д. Токсикологические «мишени» в системе экологического мониторинга нефтяного загрязнения и биотестирования природных вод // Всесоюз. конф. (Ростов-на Дону, 30 сент. — 4 окт. 1986 г.): тез. докл. — Ростов-на Дону, 1986. — С. 61.
192. Мазманиди Н. Д. Эколого-токсикологические основы ихтиомониторинга загрязнения морской среды: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: спец. 03.00.18. — Севастополь, 1987. — 40 с.
193. Мазманиди Н. Д. Эколого-токсикологический ихтиомониторинг в оценке нефтяного загрязнения прибрежной экосистемы юго-восточного региона Черного моря // Проблемы экологической химии и токсикологии в охране природы. — Байкальск, 1990. — С. 122–123.
194. Мазманиди Н. Д. Экология рыб Черного моря и нефть. — Батуми: Аджара, 1997. — 147 с.
195. Мазманиди Н. Д., Краснов С. К. Основы проведения судебно-ихтиологической экспертизы // Вопросы водной токсикологии. — Москва: Наука, 1970. — С. 53–57.
196. Мазманиди Н. Д., Ковалева Г. И., Котов А. М. Рыбы как объект для мониторинга нефтяного загрязнения морской среды // Человек и биосфера. — Москва: Изд-во МГУ, 1980. — Вып. 5. — С. 158–167.
197. Маляревская А. Я. Обмен веществ у рыб в условиях антропогенного эвтрофирования водоемов. — Киев: Наукова думка, 1979. — 353 с.
198. Манило Л. Г. Рыбы семейства бычковые (Perciformes, Gobiidae) морских и солоноватых вод Украины. — Киев: Наукова думка, 2014. — 243 с.
199. Маркина Н. П., Дарницкий В. Б., Федосова Р. А. Условия формирования продуктивных зон в районах подводных поднятий Тихого океана // IV съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва (Киев, 1–4 дек. 1981 г.): тез. докл. — Киев: Наукова думка, 1981. — Ч. 1. — С. 23–24.
200. Марти Ю. Ю. Миграции морских рыб. — Москва: Пищевая промышленность, 1980. — 248 с.
201. Марценюк В. М. Активність аденозинтрифосфагази як показник адаптивної відповіді риб на дію підвищеної температури води // Біологічні дослідження — 2017: зб. наук. праць VIII Всеукр. науково-практ. конф. з міжнародн. участю (Житомир, 14–16 березня 2017 р.). — Житомир: ПП «Рута», 2017. — С. 132–133.
202. Марцинкевич С. Я. Влияние цинка на различные физиологические группы водных микроорганизмов Рижского залива в экспериментальных экосистемах // Экспериментальная водная токсикология. — Рига: Зинатне, 1984. — Вып. 9. — С. 89–107.
203. Матишов Г. Г. Мировой океан и оледенение Земли. — Москва: Мысль, 1987. — 268 с.
204. Матишов Г. Г., Абраменко М. Н., Гаргона Ю. М. и др. Новейшие экологические феномены в Азовском море (вторая половина XX века). — Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2003. — 441 с.
205. Матишов Г. Г., Кренева С. В., Муравейко В. М. и др. Биотестирование и прогноз. Изменчивость водных экосистем при антропогенном загрязнении. — Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2003. — 468 с.
206. Медведев В. М., Рыжков Л. П., Попова Э. К. О токсичности аммиака для икры рыб // Экологическая физиология и биохимия рыб. — Астрахань, 1979. — Ч. 2. — С. 133–134.
207. Мейснер В. И. Промысловая ихтиология. — Москва; Ленинград: Снабтехиздат, 1933. — 191 с.
208. Мелехова О. П., Егорова Е. И., Евсеева Т. И. и др. Биологический контроль окружающей среды: биоиндикация и биотестирование. — Москва: Изд. центр «Академия», 2007. — 288 с.
209. Микулин А. Е. Зоогеография рыб. — Москва: Изд-во ВНИРО, 2003. — 436 с.
210. Мильштейн В. В. Мальковый период развития молоди осетровых // Вопросы раннего онтогенеза рыб. — Киев: Наукова думка, 1978. — С. 46–47.
211. Миронов А. Н. Донные фаунистические комплексы океанических островов и подводных поднятий // Тр. Ин-та океанологии РАН. — 1994. — 129. — С. 7–16.
212. Миронов А. Н., Гебрук А. В., Москалев Л. И. География гидротермальных систем // Биология гидротермальных систем / ред. Гебрук А. В. — Москва: КНК Press, 2002. — С. 410–434.
213. Миронов О. Г. Развитие некоторых рыб в морской воде, загрязненной нефтепродуктами // Вопросы ихтиологии. — 1969. — 11, вып. 6. — С. 1136–1139.
214. Миронов О. Г. Нефтяное загрязнение и жизнь моря. — Киев: Наукова думка, 1973. — 85 с.
215. Миронюк М. А. Содержание гликогена в тканях карпа (*Cyprinus carpio* L.) под влиянием хлор- и фосфорорганических соединений // Тез. VII Междунар. научно-практ. конф. молодых ученых по проблемам водных экосистем «Pontus Euxinus — 2011», посвящ. 140-летию Института биологии южных морей НАН Украины (24–27 мая 2011 г.). — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. — С. 173–174.
216. Михайлов В. Н. Устья рек России и сопредельных стран: прошлое, настоящее и будущее. — Москва: ГЕОС, 1997. — 413 с.
217. Михайлов В. Н. Гидрология дельты Дуная. — Москва: ГЕОС, 2004. — 448 с.
218. Мовчан Ю. В. Риби України (визначник-довідник). — Київ: Золоті ворота, 2011. — 420 с.
219. Моисеев П. А., Азизова Н. А., Куранова И. И. Ихтиология. — Москва: Легкая и пищевая промышленность, 1981. — 383 с.
220. Монин А. С. Популярная история Земли. — Москва: Наука, 1980. — 224 с.
221. Мончадский А. С. О классификации факторов окружающей среды // Зоол. журн. — 1958. — 37, № 5. — С. 680–692.
222. Морская радиоэкология / под ред. Поликарпова Г. Г. — Киев: Наукова думка, 1970. — 286 с.

223. *Москалев Л. И.* Открытие и исследование гидротерм и холодных высачиваний сероводорода и метана на дне Мирового океана // Биология гидротермальных систем / ред. Гебрук А. В. — Москва: КНК Press, 2002. — С. 25–58.
224. *Москалькова К. И.* Развитие азовского бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas) в связи с особенностями его существования в индивидуальном и историческом развитии // Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования развития рыб. — Москва: Наука, 1978. — С. 72–88.
225. *Наумов Д. В., Пропп М. В., Рыбаков С. Н.* Мир кораллов. — Ленинград: Гидрометеиздат, 1985. — 360 с.
226. *Наумов Н. П., Карташев Н. Н.* Зоология позвоночных. — Москва: Высшая школа, 1979. — Ч. 1. — 333 с.
227. *Невеская Л. А.* Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Мезозой. Кайнозой // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. — Москва: Наука, 1999. — 274. — 502 с.
228. *Невеская Л. А.* Пермо-триасовый и мел-палеогеновый кризисы биоты: различие и сходство // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. — Москва: Палеонтол. ин-т РАН, 2004. — Вып. 6. — С. 51–56.
229. *Недовесова З. П.* О взаимотборе гамет в процессе оплодотворения (на примере рыб). — Ред. Гидробиол. журн. — Киев, 1986. — Деп. в ВИНТИ 20.01.1987. № 423–В87. — 44 с.
230. *Нельсон Д. С.* Рыбы мировой фауны / науч. ред. Насека А. М., Герд А. С. — Москва: Книжный дом «Либроком», 2009. — С. 217–229.
231. Несис К. Н. Океанические головоногие моллюски. Распространение, жизненные формы, эволюция. — Москва: Наука, 1985. — 286 с.
232. *Никитинский Я. Я.* Некоторые итоги в области санитарно-технической гидробиологии // Микробиология. — 1938. — VII, № 1. — С. 3–35.
233. *Никитинский Я. Я., Долгов В. Н.* Отчет микробиологической лаборатории / Отчет временного комитета по изысканию мер к охране водоемов Московского промышленного района от загрязнения сточными водами и отбросами фабрик и заводов за 1912 г. — Москва, 1913. — 117 с.
234. *Никольский Г. В.* О некоторых закономерностях динамики плодовитости рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. — Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1953. — С. 199–206.
235. *Никольский Г. В.* Частная ихтиология. — Москва: Высшая школа, 1971. — 472 с.
236. *Никольский Г. В.* Теория динамики стада рыб. — Москва: Пищевая промышленность, 1974. — 447 с.
237. *Никольский Г. В.* Экология рыб. — Москва: Высшая школа, 1974. — 367 с.
238. *Новоселова Ю. В., Дорохова И. И.* Физиолого-биохимические показатели морского ерша (*Scorpaena porcus*) как индикатора хронического загрязнения окружающей среды // Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы решений — 2: материалы Междунар. науч. конф. — Херсон, 2008. — С. 302–307.
239. *Обручев Д. В.* Рыбы и бесчелюстные // Стратиграфия СССР. — Москва: Недра, 1965. — 4: Силурийская система. — 530 с.
240. *Обручев Д. В., Новицкая Л. И., Гликман Л. С. и др.* Бесчелюстные рыбы / ред. Обручев Д. В. — Москва: Наука, 1964. — 522 с.
241. *Овен Л. С.* Особенности овогенеза и характер нереста морских рыб. — Киев: Наукова думка, 1976. — 131 с.
242. *Овен Л. С.* Особенности гаметогенеза и типы нереста морских рыб: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: спец. 03.00.10 — Москва, 1978. — 50 с.
243. *Овен Л. С., Гордина А. Д., Миронов О. Г. и др.* Ихтиофауна черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия / под ред. Овен Л. С. — Киев: Наукова думка, 1993. — 147 с.
244. *Одум Ю.* Основы экологии. — Москва: Мир, 1975. — 1. — 741 с.
245. *Одум Ю.* Экология. — Москва: Мир, 1986. — 2. — 376 с.
246. *Океанографическая энциклопедия.* — Ленинград: Гидрометеиздат, 1974. — 631 с.
247. *Опарин А. И.* Возникновение жизни в океане. — Москва: Изд-во АН СССР, 1975. — 456 с.
248. *Опекунова М. Г.* Биоиндикация загрязнений: учебное пособие. — Санкт-Петербург: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2016. — 299 с.
249. *Осинов В. Г.* Пространственные и пищевые взаимоотношения эпипелагических и мезопелагических рыб // IV съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва (Киев, 1–4 дек. 1981 г.): тез. докл. — Киев: Наукова думка, 1981. — Ч. 1. — С. 31–32.
250. *Основы теории подобия и моделирования. Терминология.* — Москва, 1973. — Вып. 88. — 22 с.
251. *Павлов Д. С.* Особенности оптомоторных реакций рыб // Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. — Москва: Наука, 1965. — С. 179–195.
252. *Парин Н. В.* Общая характеристика эпипелагической ихтиофауны // Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. III: Рыбы открытых вод / под ред. Рассе Е. С. — Москва: Наука, 1967. — С. 26–42.
253. *Парин Н. В.* Ихтиофауна океанической пелагиали. — Москва: Наука, 1968. — 185 с.
254. *Парин Н. В.* Некоторые особенности пространственного распределения рыб океанической пелагиали // Биологические ресурсы Мирового океана. — Москва: Наука, 1979. — С. 102–112.
255. *Парин Н. В., Миронов А. Н.* Формирование фауны подводных поднятий в открытом океане // III съезд советских океанологов (Ленинград, 14–19 дек. 1987 г.): тез. докл. — Ленинград: Гидрометеиздат, 1987. — Ч. 3. — С. 15–16.
256. *Патин С. А.* Влияние загрязнения на биологические ресурсы и продуктивность Мирового океана. — Москва: Пищевая промышленность, 1979. — 303 с.
257. *Патин С. А., Ибрагим А. М.* Влияние микроэлементов группы металлов на первичную продукцию фитопланктона Средиземного и Красного морей // Океанология. — 1975. — 15, вып. 4. — С. 886–890.
258. *Патин С. А., Ткаченко В. Н.* О действии металлов на фотосинтез морского фитопланктона // Научн. докл. высшей школы. Биологические науки. — 1975. — № 5. — С. 57–70.

259. Пахоруков Н. П., Головань Г. А. Морфологические различия беспузырного окуня на подводных горах хребта Наска // III съезд советских океанологов (Ленинград, 14–19 дек. 1987 г.): тез. докл. — Ленинград: Гидрометеиздат, 1987. — Ч. 3. — С. 22–23.
260. Пиотровский А. С., Иванин Н. А. Ихтиофауна Западно-Индийского хребта (состав, сообщества, некоторые вопросы экологии) // III съезд советских океанологов (Ленинград, 14–19 дек. 1987 г.): тез. докл. — Ленинград: Гидрометеиздат, 1987. — Ч. 3. — С. 27–29.
261. Поликарпов Г. Г. Радиоэкология морских организмов. — Москва: Атомиздат, 1964. — 295 с.
262. Полонский А. С. Рыбные ресурсы батиали Мирового океана // Биологические ресурсы Мирового океана. — Москва: Наука, 1979. — С. 138–150.
263. Поннамперума С. Происхождение жизни. — Москва: Мир, 1977. — 172 с.
264. Попов П. А. Оценка экологического состояния водоемов методами ихтиоиндикации — Новосибирск: Из-во Новосиб. нац. исслед. гос. ун-та, 2002. — 270 с.
265. Попов П. А. О некоторых теоретических аспектах ихтиомониторинга // Сибирский экологический журн. — 2004. — 11, № 4. — С. 507–512.
266. Попов П. А., Андросова Н. В. Индикация экологического состояния водных объектов Сибири по содержанию тяжелых металлов в рыбах // География и природные ресурсы. — 2008. — № 3. — С. 36–41.
267. Потрохов А. С. Разнородность выживаемости карповых рыб при токсическом действии аммония // Гидробиол. журн. — 2010. — 46, № 4. — С. 75.
268. Потрохов А. С., Зинковский О. Г., Киризий Т. Я. и др. Изменение ряда морфо-физиологических показателей карпа под действием повышенной концентрации минерального азота в воде // Гидробиол. журн. — 2006. — 42, № 6. — С. 71–90.
269. Причепя М. В., Потрохов А. С., Зинковский О. Г. Вплив референтних токсикантів на деякі біохімічні показники судака *Sander lucioperca* // Гидробиол. журн. — 2018. — 54, № 1. — С. 109–118.
270. Проссер Л. Сравнительная физиология животных. — Москва: Мир, 1977. — 1. — 607 с.
271. Протасов А. А. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. — Киев: Академперіодика, 2011. — 704 с.
272. Протасов П. Р. Некоторые особенности зрения и их приспособительное значение в жизни девяти видов рыб Черного моря // Тр. ИМЖ им. А. Н. Северцева АН СССР. — 1961. — Вып. 39. — С. 72–95.
273. Рабченко О. А. Вплив підвишених концентрацій феруму у воді на метаболічні процеси в організмі коропа та щуки: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.10. — Київ, 2019. — 24 с.
274. Радаков Д. В. Стайность рыб как экологическое явление. — Москва: Наука, 1972. — 174 с.
275. Райхенбах-Клинке Х. Х. Рыба как тест-объект // Методы исследований токсичности на рыбах. — Москва: Агропромиздат, 1985. — С. 7–9.
276. Расс Т. С. Глубоководные рыбы // Итоги науки. Достижения океанологии. — 1959. — Вып. 1. — С. 285–315.
277. Расс Т. С. Общая характеристика глубоководной ихтиофауны. Некоторые закономерности распределения глубоководных рыб // Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 3: Рыбы открытых вод. — Москва: Наука, 1967. — С. 139–144, 228–246.
278. Расс Т. С. Биогеографическая основа районирования рыбопродуктивных зон Мирового океана // Биологические ресурсы Мирового океана. — Москва: Наука, 1979. — С. 48–83.
279. Расс Т. С. Основы ихтиогеографии: направления и перспективы, их теоретическое и практическое значение // IV съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва (Киев, 1–4 дек. 1981 г.): тез. докл. — Киев: Наукова думка, 1981. — Ч. 1. — С. 35–36.
280. Расс Т. С. Современное представление о составе ихтиофауны Черного моря и его изменениях // Вопросы ихтиологии. — 1987. — 27, вып. 2. — С. 179–187.
281. Реакция иммунной системы рыб на загрязнение воды токсикантами и закисление воды. — Москва: Наука, 2001. — 127 с.
282. Реймерс Н. Ф. Природопользование: словарь-справочник. — Москва: Мысль, 1990. — 637 с.
283. Рифы и рифообразующие кораллы / отв. ред. Соколов Б. С., Ивановский А. Б. — Москва: Наука, 1987. — 293 с.
284. Романенко В. Д. Основы гидроэкологии. — Киев: Генеза, 2004. — 644 с.
285. Ромер А. Ш. Палеонтология позвоночных. — Москва; Ленинград: Гос. научно-техн. изд-во нефтяной и горно-топливной лит-ры, 1939. — 416 с.
286. Рощина О. В. Применение сывороточных аминотрансфераз рыб для оценки экологического состояния акваторий // Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы решений — 2: материалы Междунар. научн. конф. — Херсон, 2008. — С. 374–378.
287. Руднева И. И. Применение биомаркеров рыб для экотоксикологической диагностики водной среды // Рибне господарство України. — 2006. — № 1. — С. 20–23.
288. Рыжков Л. П. Основные морфофизиологические закономерности раннего онтогенеза пресноводных рыб // Биологические основы рыбоводства. Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. — Москва: Наука, 1984. — С. 6–27.
289. Рясинцева Н. И., Савин П. Т., Малышкина В. В. и др. Опыт контроля кинетики превращения загрязняющих веществ в биотоксикологических экспериментах in situ // Экспериментальная водная токсикология. — Рига: Зинатне, 1984. — Вып. 9. — С. 135–140.
290. Салехова Л. П., Лущина В. Г. Распределение и биология полурьловых и летучих рыб Атлантики // Гидробиологические исследования на Украине в XI пятилетке: тез. докл. V конф. Украинского филиала Всесоюз. гидробиол. об-ва (Киев, 2–4 апр. 1987 г.). — Киев, 1987. — С. 69–70.
291. Самойлов И. В. Устья рек. — Москва: Географгиз, 1952. — 525 с.
292. Самылин А. Ф. Возникновение уродств при эмбриональном развитии рыб под влиянием гексахлорана // Вопросы водной токсикологии. — Москва: Наука, 1970. — С. 106–111.

293. Сафьянов Г. А. Береговая зона океана в XX веке. — Москва: Мысль, 1978. — 263 с.
294. Сафьянов Г. А. Эстуарии. — Москва: Мысль, 1987. — 190 с.
295. Световидов А. Н. Рыбы Черного моря. — Москва; Ленинград: Наука, 1964. — 550 с.
296. Северо-западная часть Черного моря: биология и экология / отв. ред. Зайцев Ю. П., Александров Б. Г., Миничева Г. Г. — Киев: Наукова думка, 2006. 701 с.
297. Сейсума З. К., Легздиня М. Б., Марцинкевич С. Я. и др. Воздействие свинца и цинка на планктон Рижского залива в эксперименте *in situ* // Экспериментальная водная токсикология. — Рига: Зинатне, 1984. — Вып. 9. — С. 120–134.
298. Селифонова Ж. П. Экосистемы акваторий черноморских портов Новороссийска и Туапсе. — Санкт-Петербург: Наука, 2012. — 227 с.
299. Семенов В. Н. Кольцевые структуры в морской биогеографии // IV съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва (Киев, 1–4 дек. 1981 г.): тез. докл. — Киев: Наукова думка, 1981. — Ч. 1. — С. 38–39.
300. Семерной В. П. Санитарная гидробиология. — Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. ун-та, 2005. — 203 с.
301. Ситник Ю. М., Арсан О. М., Засекин Д. А. Вміст хлорорганічних пестицидів в організмі риби гирлової ділянки Дністра та Дністровського лиману // Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы решений — 2: материалы Междунар. научн. конф. — Херсон, 2008. — С. 405–411.
302. Скадовский С. Н. Некоторые вопросы современной гидрофизиологии // Ученые записки МГУ. Биология. — 1936. — Вып. 8. — С. 5–15.
303. Скадовский С. Н. К вопросу об эколого-физиологическом изучении водных животных // Памяти академика С. А. Зернова. — Москва: Изд-во АН СССР, 1948. — С. 48–55.
304. Скадовский С. Н. Экологическая физиология водных организмов. — Москва: Советская наука, 1955. — 338 с.
305. Скуратовская Е. Н., Кузьминова Н. С., Дорохова И. И. Применение биохимических показателей крови для оценки состояния ставриды в прибрежных районах Черного моря // Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы решений — 2: материалы Междунар. научн. конф. — Херсон, 2008. — С. 422–427.
306. Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / под ред. Еремеева В. Н., Гаевской А. В.; НАН Украины, Институт биологии южных морей. — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. — 511 с.
307. Солдатов В. К. Промысловая ихтиология. — Москва; Ленинград: Снабтехиздат, 1934. — 319 с.
308. Сорокин Ю. И. Вопросы продуктивности, трофологии и энергетического баланса экосистемы кораллового рифа // Биология моря. — 1986. — № 6. — С. 3–14.
309. Сорокин Ю. И. Экосистемы коралловых рифов. — Москва: Наука, 1990. — 503 с.
310. Спайзер О. Г. Критерий биотестирования на рыбах со специальным рассмотрением поведенческих реакций // Методы исследования токсичности на рыбах. — Москва: Агропромиздат, 1985. — С. 93–99.
311. Среда, биота и моделирование экологических процессов в Азовском море / отв. ред. Матишов Г. Г. — Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2001. — 413 с.
312. Старобогатов Я. И. Эволюция пресноводных экосистем // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. — 1984. — Вып. 223. — С. 24–32.
313. Степанов В. Н. Мировой океан. Динамика и свойства вод. — Москва: Знание, 1974. — 256 с.
314. Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. — Москва: Изд-во МГУ, 1962. — 1. — 444 с.
315. Строганов Н. С. Загрязнение вод и задачи водной токсикологии // Вопросы водной токсикологии. — Москва: Наука, 1970. — С. 11–23.
316. Строганов Н. С. Методика определения токсичности водной среды // Методика биологических исследований по водной токсикологии. — Москва: Наука, 1971. — С. 14–60.
317. Строганов Н. С. Сравнительная чувствительность гидробионтов к токсикантам токсичности водной среды // Общая экология. Биоэкология. Гидробиология. — Москва: ВИНТИ АН СССР, 1976. — 3: Водная токсикология. — С. 151–176.
318. Строганов Н. С. Биологические аспекты проблемы нормы и патологии в водной токсикологии // Теоретические проблемы водной токсикологии. Норма и патология. — Москва: Наука, 1983. — С. 5–21.
319. Сырьевые ресурсы Черного моря. — Москва: Пищевая промышленность, 1979. — 323 с.
320. Третьяков Д. К. Рыбы и круглоротые. Их жизнь и значение. — Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1949. — 419 с.
321. Уилкс Ф. Г. Микрокосмы как биологические индикаторы загрязнения морской среды // Человек и биосфера. — Москва: Изд-во МГУ, 1979. — Вып. 3. — С. 174–175.
322. Ушаков П. В. Фауна Охотского моря и условия ее существования. — Москва: Изд-во АН СССР, 1953. — 459 с.
323. Федоров В. В. Ландшафты подводных гор // III съезд советских океанологов (Ленинград, 14–19 дек. 1987 г.): тез. докл. — Ленинград: Гидрометеиздат, 1987. — Ч. 3. — С. 131–132.
324. Федоров В. Д. Устойчивость экологических систем и ее измерение // Изв. АН СССР. Серия: Биология. — 1974. — № 3. — С. 402–415.
325. Федоров В. Д. Биологический мониторинг: обоснование и опыт организации // Гидробиол. журн. — 1975. — 11, № 5. — С. 5–11.
326. Федоров В. Д. Проблемы оценки нормы и патологии состояния экосистем // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. — Ленинград: Гидрометеиздат, 1977. — С. 6–12.
327. Федоров В. Д. Загрязнение водных экосистем. Принципы изучения и оценка действия // Самоочищение и биоиндикация загрязненных вод. — Москва: Наука, 1980. — С. 21–38.

328. Федоров В. Д., Максимов В. Н., Сахаров В. Б. Количественный способ оценки внешних воздействий на экологические системы // Человек и биосфера. — Москва: Изд-во МГУ, 1980. — Вып. 5. — С. 12–23.
329. Флинт М. В. Роль шельфовых фронтов в формировании биологической продуктивности: на примере Берингова моря: автореф. дис. ... докт. биол. наук: спец. 03.00.18. — Москва, 2005. — 56 с.
330. Хайдер Г. Поражение крови рыб при поражении тяжелыми металлами / Методы исследования токсичности на рыбах. — Москва: Агропромиздат, 1985. — С. 71–74.
331. Хатчинсон Г. Е. Постановка некоторых проблем с точки зрения биолога // Океанография. — Москва: Прогресс, 1965. — С. 77–83.
332. Хеллауэл Дж. М. Сравнительный обзор методов анализа данных в биологическом надзоре // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям: тр. советско-английского семинара (Валдай, СССР, 12–14 июля 1976 г.). — Ленинград: Гидрометеоздат, 1977. — С. 108–124.
333. Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. — Ленинград: Наука, 1974. — 236с.
334. Хуторной С. О. Структура прибрежных іхтіоценозів північно-західної частини Чорного моря: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.17 — Одеса, 2021. — 17 с.
335. Цокур А. Г. Первая находка икринок центраканта *Centracanthus cirrus Rafinesque* в Черном море // Вопросы ихтиологии. — 1988. — 28, вып. 2. — С. 329–330.
336. Черняев Ж. А. О механизме действия растворенного в воде железа на икру байкальского омуля // Вопросы водной токсикологии. — Москва: Наука, 1970. — С. 211–213.
337. Шатуновский М. И. Экологические закономерности возрастной и сезонной динамики обмена веществ у рыб // Биологические основы рыбоводства. Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. — Москва: Наука, 1984. — С. 28–44.
338. Шеннард Ч. Жизнь кораллового рифа. — Ленинград: Гидрометеоздат, 1987. — 183 с.
339. Шеханова К. А. Радиоэкология рыб. — Москва: Легкая промышленность, 1983. — 207 с.
340. Шиманский В. Н. История развития биосферы // Эволюция и биоценологические кризисы. — Москва: Наука, 1987. — С. 5–64.
341. Шмидт П. Ю. Рыбы Охотского моря. — Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1950. — 370 с.
342. Шойбель Е. Экспериментальная среда для гидробиологических исследований. Общие аспекты, касающиеся природных поверхностных вод // Методы исследования токсичности на рыбах. — Москва: Агропромиздат, 1985. — С. 12–36.
343. Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические индикаторы состояния рыб // Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології: тез. доп. II Міжнародн. іхтіол. конф. (Севастополь, 16–18 вересня 2009 р.). — Севастополь, 2009. — С. 204–205.
344. Щекатурина Т. Л. Рыбы как индикаторы загрязнения моря углеводородами // Самоочищение и биоиндикация загрязненных вод. — Москва: Наука, 1980. — С. 134–148.
345. Экологические последствия загрязнения океана. — Ленинград: Гидрометеоздат, 1985. — 262 с.
346. Экосистема Григорьевского (Малого Аджалыкского) лимана / научн. ред. Виноградов А. К. — Одесса: Астропринт, 2008. — 263 с.
347. Экосистемные исследования Азовского моря и побережья. — Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2002. — 4. — 447 с.
348. Юнг М., Лэндисмен М. Очертания и строение океанических бассейнов // Океанография. — Москва: Прогресс, 1965. — С. 15–41.
349. Alderdice D. F., Velsen F. P. J. Some effects of salinity and temperature on early development of Pacific herring (*Clupea palassi*) // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. — 1971. — 28. — P. 1545–1562.
350. Alongi D. M. Present state and future of the world's mangrove forests // Environmental Conservation. — 2002. — 29, № 3. — P. 331–349.
351. Balon E. K. Prelude: the mystery of persistent life form // Environmental Biology of Fishes. — 1991. — 32, № 1–4. — P. 9–13.
352. Bechtel T. J., Copeland B. J. Fish species diversity indices as indicators of pollution in Galveston Bay, Texas // Contrib. Mar. Sci. Univ. Tex. — 1970. — 15. — P. 103–132.
353. Beyle J. Ecotoxicity in Canada with reference to Australian conditions // PACE. — 1980. — 33, № 10. — P. 33–34.
354. Boltachev A. R., Karpova E. P., Danilyuk O. N. Findings of new and rare fish species in the coastal zone of the Crimea (the Black Sea) // Journal of Ichthyology. — 2009. — 49, № 4. — P. 277–291.
355. Briggs J. C. Global biogeography. — Elsevier: Science, 1995. — 451 p.
356. Briggs J. C. Marine biogeography and ecology: invasions and introductions // Journal of Biogeography. — 2007. — № 34. — P. 193–198.
357. Coastal-offshore ecosystems interaction / Ed. by B.-O. Jansson. — Berlin etc.: Springer Verlag, 1988. — 367 p.
358. Coker J. D. Aquatic laboratory microecosystems and communities // The structure and functions of freshwater microbiological communities / Ed. by G. Cairns. — Blacksburg: Polytech. Inst., 1971. — P. 47–85.
359. Davies J. M., Gamble J. C., Steele J. H. Preliminary studies with a large plastic enclosure // Estuarine research / Ed. By L. E. Cronin. — New York: Academic Press, 1975. — 1. — P. 251–264.
360. Devis W. P. F., Hester B. S., Yoakum R. L., Domey R. G. Marine ecosystem testing units: Design for assessment of benthic organism responses to low-level pollutants // Helgolander Wiss. Meeresunters. — 1977. — Bd. 30, № 1/4. — S. 673–681.
361. Draggan S. The microcosm as a tool for estimation of environmental transport of toxic materials // Intern. J. Environment Studies. — 1976. — 10, № 1. — P. 65–70.
362. Evans E. C. Microcosm responses to environmental perturbants // Helgolander Wiss. Meeresunters. — 1977. — Bd. 30, № 1/4. — S. 144–157.
363. Glover A. G., Smith C. R. The deep-sea floor ecosystem: current status and prospects of anthropogenic change by the year 2025 // Environmental Conservation. — 2003. — 30, № 3. — P. 219–241.

364. *Gopal B. H. R., Chauhan M.* Biodiversity and its conservation in the Sundarban Mangrove Ecosystem // Aquatic Sciences. — 2006. — 68, № 3. — P. 338–354.
365. *Hall J.* The continental shelf benthic ecosystem: current status, agents for change and future prospects // Environmental Conservation. — 2002. — 29, № 3. — P. 350–374.
366. *Hillebrand H., Azovsky A. I.* Body size determines the strength of the latitudinal diversity gradient // Ecography. — 2001. — 24, № 3. — P. 251–256.
367. *Holder M. T., Erdmann M. V., Wilcox T. P. et al.* Two living species of coelacanth? // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. — 1999. — 96, № 22. — P. 12616–12620.
368. *Hueck H. G., Adema D. M. M.* Toxicological investigations in an artificial ecosystem. A progress report on copper toxicity towards algae and daphniae // Helgolander Wiss. Meeresunters. — 1968. — Bd. 17. — P. 188–199.
369. *Jensen S., Jernelov A., Lange R., Palmork K. H.* Chlorinated byproducts from vinyl chloride production: a new source of marine pollution // Marine Pollution and Sea Life. — London: Fishing News (Books) Ltd, 1972. — P. 242–244.
370. *Karlson R. H.* Dynamics of coral communities. — Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1999. — 250 p.
371. *Kersting K.* The use of microsystems for the evaluation of the effect of toxicants // Hydrobiol. Bull. — 1975. — 9. — P. 102–108.
372. *Kleypas J. A.* Modeled estimates of global reef habitat and carbonate production since the Last Glacial Maximum // Paleoceanography and Paleoclimatology. — 1997. — 12, № 4. — P. 193–198.
373. *Lassiter R. R.* Microcosm as ecosystems for testing ecological models // State-of-the-art in ecological modeling / Ed. by S. E. Jorgensen. — Oxford: Pergamon Press, 1979. — P. 127–161.
374. *Mironov A. N., Krylova E. M.* Origin of the fauna of the Meteor Seamounts, north-eastern Atlantic // Biogeography of the North Atlantic Seamounts / Ed. by A. N. Mironov, A. V. Gebruk, A. J. Southward. — Moscow: KMK Scientific Press Ltd, 2006. — P. 22–57.
375. *Montgomery W. L., Gerrodette T., Marshall L. D.* Effects of grazing by the yellowtail surgeonfish, *Prionurus punctatus*, on algal communities in the Gulf of California, Mexico // Bull. Mar. Sci. — 1980. — 30, № 4. — P. 901–908.
376. *Munro I. S. R.* The fishes of New Guinea. — Sydney: Department of Agriculture, Stock and Fisheries, 1967. — 650 p.
377. *Nelson J. S., Grande T. C., Wilson M. V. H.* Fishes of the World. — 5th ed. — Hoboken; New Jersey: John Wiley & Sons, 2016. — 752 p.
378. *Parin N. V., Mironov A. H., Nesis K. N.* Biology of the Nazca and Sala y Gomez submarine ridges, an outpost of the Indo-West Pacific fauna in the Eastern Pacific Ocean: composition and distribution of the fauna, its communities and history // Advances in marine biology. — 1993. — 32. — P. 145–242.
379. *Steneck R., Gracham M., Borque B. et al.* Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future // Environmental Conservation. — 2002. — 29, № 4. — P. 436–459.
380. *Stirn J., Avein A., Kerzon I. et al.* Selected biological methods for assessment of marine pollution // Marine pollution and marine waste disposal: Proc. 2nd Intern. Congr. San Remo, 17–21 Dec. 1973. — Pergamon Press, 1975. — P. 307–327.
381. *Taub F. B.* Demonstration of pollution effects in aquatic microcosm // International Journal of Environmental Studies. — 1976. — 10, № 1. — P. 23–33.
382. *Veron J. E. N.* Corals of the world // Australian Institute of Marine Science, Townsville, Queensland, 2000. — 1–3. — 1410 p.
383. *Waller W. T., Cairns J.* The use of fish movement patterns to monitor zinc in water // Water Res. Bull. — 1972. — 6, № 3. — P. 257–269.

Содержание

<i>Введение</i>	3
-----------------------	---

Глава 1

ИСКОПАЕМЫЕ РЫБЫ — ИНДИКАТОРЫ КРУПНЫХ ОТРЕЗКОВ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ВРЕМЕНИ, ГЛОБАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ПОВЕРХНОСТИ ЗЕМЛИ, ГИДРОСФЕРЫ И БИОСФЕРЫ	12
1.1. Краткая история эволюции рыб	15
1.2. Ископаемые рыбы — индикаторы крупных этапов геологического времени	28
1.2.1. Палеозойская эра	29
1.2.2. Мезозойская эра	35
1.2.3. Кайнозойская эра	39
1.2.4. Особенности современной ихтиофауны Черноморско-Азовского бассейна	47

Глава 2

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ РЫБ КАК ИНДИКАТОРНЫХ ОРГАНИЗМОВ	66
2.1. Сенсорные органы и системы	74
2.2. Органы движения	85
2.3. Особенности размножения рыбообразных и рыб	93
2.3.1. Особенности строения яиц рыб	95
2.3.2. Особенности размножения рыбообразных и рыб в процессе эволюции	98

Глава 3

РЫБЫ — ИНДИКАТОРЫ ЕСТЕСТВЕННЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ВАЖНЕЙШИХ АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ ВОДНЫХ МАСС	113
3.1. Абиотические факторы	115
3.1.1. Соленость	117
3.1.2. Температура	126
3.1.3. Кислород	128
3.1.4. Водородный показатель (рН)	137
3.1.5. Оксид углерода (CO ₂)	140
3.1.6. Аммиак (NH ₃)	141
3.1.7. Сероводород (H ₂ S)	143
3.2. Биотические факторы	144
3.2.1. Пища	147
3.2.2. Хищники	159

Глава 4

РЫБЫ — ИНДИКАТОРЫ ГЛОБАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ПОВЕРХНОСТИ ЗЕМЛИ И КЛИМАТИЧЕСКИХ ПОЯСОВ	166
4.1. Геологические преобразования поверхности Земли	168
4.2. Климатические пояса	183
4.3. Особенности ихтиофауны подводных поднятий	197

Глава 5

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГЛУБОКОВОДНОЙ ИХТИОФАУНЫ	203
5.1. Биотический пресс	208
5.2. Вертикальное распределение рыб	221

Глава 6

РЫБЫ — ИНДИКАТОРЫ КРУПНОМАСШТАБНЫХ ЯВЛЕНИЙ И ПРОЦЕССОВ В МИРОВОМ ОКЕАНЕ	256
6.1. Крупномасштабные течения	259
6.2. Фронтальные зоны	277
6.3. Апвеллинги	280
6.4. Речные гидрофронты	283

Глава 7

РЫБЫ — ИНДИКАТОРЫ КРУПНЫХ ТИПИЧНЫХ ПРИБРЕЖНЫХ БИОТОПОВ МИРОВОГО ОКЕАНА	285
7.1. Скально-каменистые биотопы	289
7.2. Коралловые рифы	294
7.3. Мангровые леса	303
7.4. Поселения макрофитов	308
7.5. Скопления плавучих водорослей	313
7.6. Мягкие грунты прибрежной зоны	316
7.7. Приустьевые акватории рек	322
7.8. Лиманы и лагуны	325

Глава 8

РЫБЫ — ИНДИКАТОРЫ АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА ВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ	329
8.1. Ихтиомониторинг	333
8.2. Ихтиоиндикация	341
8.3. Ихтиотестирование	357
8.4. Использование эмбрионов, личинок и мальков рыб в качестве ихтиоиндикаторов и тестовых организмов (икорная проба)	373

<i>Заключение</i>	396
-------------------------	-----

<i>Литература</i>	400
-------------------------	-----

Виноградов А. К.
В493 Рыбы — индикаторы времени, пространства, условий обитания : монография / А. К. Виноградов, Ю. И. Богатова, И. А. Синегуб, С. А. Хуторной. — Одесса : Астропринт, 2021. — 428 с.

ISBN 978–966–927–787–9

В монографии рассмотрены различные аспекты использования рыб в качестве индикаторов времени, пространства и условий обитания. Рыбы оказываются индикаторами крупных отрезков в масштабах геологического времени, межгодовых, сезонных и суточных процессов. Показаны закономерности перестроек видового состава и распределения рыб в связи с глобальными изменениями поверхности Земли и климатических поясов, а также особенности формирования глубоководной ихтиофауны. Рыбы — показатели крупномасштабных явлений и процессов, происходящих в настоящее время, и крупных типичных прибрежных биотопов в Мировом океане, окраинных и внутренних морях. Особое внимание уделено использованию рыб в качестве индикаторов различных форм антропогенных воздействий на водные экосистемы.

Книга может быть полезна ихтиологам, экологам, гидробиологам, преподавателям и студентам высших учебных заведений.

УДК 502.74:556:574.5:597.08

О. К. Виноградов, Ю. И. Богатова, И. О. Синьгуб, С. О. Хуторной. Рыбы — индикаторы času, простору, умов існування

У монографії розглянуто різні аспекти використання риб в якості індикаторів часу, простору та умов проживання. Риби є індикаторами великих відрізків у масштабах геологічного часу, міжрічних, сезонних і добових процесів. Показано закономірності перебудови видового складу та розподілу риб у зв'язку з глобальними змінами поверхні Землі та кліматичних поясів, а також особливості формування глибоководної іхтіофауни. Риби є індикаторами великомасштабних явищ і процесів, що відбуваються в теперішній час, і великих типових прибережних біотопів у Світовому океані, окраїнних і внутрішніх морях. Особливу увагу приділено використанню риб в якості індикаторів різних форм антропогенних впливів на водні екосистеми.

Книга може бути корисною іхтіологам, екологам, гідробіологам, викладачам і студентам вищих навчальних закладів.

A. K. Vinogradov, Yu. I. Bogatova, I. A. Synegub, S. A. Khutornoy. Fish as indicators of time, space, environmental conditions

The present monograph examines various aspects of fish use as indicators of time, space and environmental conditions. Fish are indicators of processes over geological time and on interannual, seasonal and diurnal scales. The patterns of transformation of species composition and distribution of fish in connection with global geological changes of the Earth surface and climate zones were shown along with the peculiarities of deep-sea ichthyofauna formation. Fish are also indicators of ongoing large-scale phenomena and processes in large typical nearshore biotopes in the World Ocean, peripheral and internal seas. Special attention is given to the use of fish as indicators of various forms of anthropogenic impact on aquatic ecosystems.

The present book is targeted to ichthyologists, ecologists, hydrobiologists, lecturers and students of high educational institutions.

Наукове видання

**ВИНОГРАДОВ Олександр Костянтинович
БОГАТОВА Юлія Іллівна
СИНЬОГУБ Іван Олександрович
та ін.**

**РИБИ — ІНДИКАТОРИ ЧАСУ,
ПРОСТОРУ, УМОВ ІСНУВАННЯ**

Монографія

Російською мовою

Завідувачка редакції *Т. М. Забанова*
Редактор *Н. Я. Рихтік*
Технічний редактор *М. М. Бушин*
Дизайнер обкладинки *О. А. Кунтарас*
Коректор *І. В. Шепельська*

Формат 60x84/16. Ум. друк. арк. 24,88.
Тираж 300 прим. Зам. № 423 (97).

Видавництво і друкарня «Астропринт»
65091, м. Одеса, вул. Разумовська, 21
Тел.: (0482) 37-14-25, 33-07-17, (048) 7-855-855
e-mail: astro_print@ukr.net; www.astroprint.ua; www.stranichka.in.ua
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 1373 від 28.05.2003 р.