

УДК 597.58(269)

Г. А. ШАНДИКОВ

ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ РАССЕЛЕНИЯ РЫБ РОДА *NOTOTHENIOPS* (NOTOTHENIIDAE) В СВЕТЕ ПЕРИОДИЗАЦИИ ИСТОРИИ ПАЛЕОКЛИМАТА АНТАРКТИКИ *

Shandikov G.A. Possible pathways for fishes of the genus *Nototheniops* (*Nototheniidae*) in the light of paleoclimate periodization history of the Antarctic Region (*in Russian*) // Proc. South. Sci. Res. Inst. Mar. Fish & Oceanogr. 1995. Vol. 41, pp. 130-140

Четыре вида остроносых нототений (*Nototheniops* s. str.) известны из всех трех секторов Южного океана (рисунок): атлантического — *Nototheniops larseni* (Lönnerberg) и *N. nybelini* (Balushkin), тихоокеанского — *N. loesha* (Balushkin) и индоокеанского — *N. tchizh* (Balushkin) [Шандиков, 1987; 1990]. Обитают эти придонно-пелагические сублиторально-верхнебатиальные виды на континентальном (только Западная Антарктида) и островных шельфах, а также на талассобатиали подводных гор. Таким образом, современный тип ареала рода *Nototheniops* можно определить как циркумантарктический прерывистый. Виды (и подвиды) нототениопсов, как правило, обитают в довольно ограниченных районах Южного океана, где они распространены аллопатрично, т.е. являются узкими локальными эндемиками этих районов [Шандиков, 1990]. Наиболее широко остроносые нототении распространены в Западной Антарктике, откуда известны 2 вида — *N. larseni* и *N. nybelini*.



Распространение остроносых нототений

Распространение

Ареал наиболее генерализованного вида *N. nybelini* находится в пределах Западноантарктической, или Грэамовой (переходной) провинции Гляциальной подобласти (терминология согласно последней схеме зоогеографического районирования по фауне донных рыб, предложенной А.П.Андрияшевым и А.В.Нееловым [см.: Андрияшев, 1986; 1987] и включает практически все западное побережье Антарктического полуострова с близлежащими островами, районы о-вов Д'Юрвиль, Жуэнвиль, Сноу-Хилл, Петра I, а также острова южной части Южно-Антверпского хребта — Южные Шетландские и Южные Оркнейские (см. рисунок). В районе восточного побережья Антарктического полуострова этот вид обитает, по-видимому, только вблизи северо-восточной оконечности полуострова, и, возможно, граница ареала простирается несколько южнее о. Дж. Росса, т.к. далее на юг расположен мощный ледник Ларсена. Подтверждают эту точку зрения исследования германской антарктической экспедиции в море Уэдделла, не обнаружившие там типичной Западноантарктической фауны рыб [Kock et al., 1984]. В целом, по данным Пермитина [1987], наиболее южной границей проникновения западноантарктических видов в этом районе Антарктического полуострова является примерно 65° ю.ш., где отмечены только 2 западноантарктических вида — *N. nybelini* и *N. nudifrons*. К югу область непрерывного распространения *N. nybelini* простирается вдоль западного побережья Антарктического полуострова примерно до 67° ю.ш. и 70° з.д. ** Далее к западу от Земли Александра I все побережье континента занято шельфовыми ледниками, что, по-видимому, является непреодолимой преградой для расселения этого вида. Только в море Беллинггаузена, на расстоянии около 250 миль от побережья у о. Петра I, обитает изолированная краевая популяция *N. nybelini*.

Вид *N. larseni* распространен у островов северной части Южно-Антверпского хребта (о. Южная Георгия, скалы Шаг, Южные Сандвичевы о-ва, и, возможно, на банках этого хребта между Южными Сандвичевыми и Южными Оркнейскими островами) и у о. Буве, удаленного на довольно значительное расстояние (около 1000 миль) от основного ареала вида, т. е. область распространения вида находится в пределах провинции Южная Георгия Гляциальной подобласти. Границы ареала *N. larseni* почти соприкасаются с таковыми у *N. nybelini*, однако не перекрываются, будучи разобщены расстоянием и глубинами между Южными Сандвичевыми и Южными Оркнейскими о-вами.

Остроносые нототениопсы *N. loesha* и *N. tchizh* обитают в Восточной Антарктике и, по сравнению с предыдущими видами, имеют гораздо меньший по протяженности ареал, особенно *N. loesha*, известный только от островов Баллени из моря Сомова. Это единственный вид из нототениопсов, обитающий в пределах Восточноантарктической, или Континентальной провинции Гляциальной подобласти.

Ареал индоокеанского вида — *N. tchizh* находится в пределах округа Марион-Крозе Индоокеанской провинции Кергеленской подобласти и включает о-ва Принс-Эдуард, Крозе и банки Лена и Обь, где этот вид распадается на 3 подвида [Шандиков, 1987]. В южной части ареала на банках Лена и Обь обитает номинативный подвид, у о-вов Принс-Эдуард — *N. tchizh minutus* Shandikov и у о-вов Крозе — *N. tchizh crozetensis* Shandikov.

Расселение

История формирования современного облика ихтиофауны Антарктики и ее древних корней во многом не ясна, что обусловлено все еще относительно слабой изученностью некоторых районов и практически полным отсутствием палеонтологических материалов. Лишь недавно найденные ископаемые остатки рыбы из позднеэоценовых отложений острова Симор [Grande, Eastman, 1991] были идентифицированы как принадлежащие вымершему нототениоидному виду *Proeleginops grandeastmanorum* [Балушкин, 1994]. Вместе с тем, первые попытки в

решении этой проблемы были предприняты еще в работах Ригена, Андрияшева и ДеВитта [Regan, 1914; Андрияшев, 1964, 1965; DeWitt, 1971]. Однако современное переосмысление этапов и путей становления фауны антарктических рыб началось не так давно, благодаря появлению за последние 20 лет новых данных по палеогеографии и палеоклимату, полученных в основном в ходе выполнения Проекта глубоководного бурения (Deep Sea Drilling Project) в Южном океане и позволивших довольно точно реконструировать основные этапы формирования южного приполярного региона в соответствии с концепцией глобальной тектоники литосферных плит [Кеннет, 1987]. С учетом этих новейших данных морской геологии датский ихтиолог Андерсен [Andersen, 1984] относит время появления предков нототениевых рыб к началу эоцена (около 55 млн. лет назад) и обосновывает их предполагаемые родственные связи и пути расселения. Кок [Kock, 1985] считает, что проникновение нототениевых рыб в Фолклендско-Патагонский район произошло в середине миоцена около 17 млн. лет назад вследствие усиления похолодания в Антарктике и смещения к северу антарктической конвергенции. Андрияшев [1964, 1965, 1986, 1987] обсуждает явление гляциальной субмергенции, возникшее на границе миоцена и плиоцена около 5 млн. лет назад в связи с развитием максимального оледенения Антарктиды. Миллер [Miller, 1987] предполагает, что предковая фауна нототениоидных рыб обитала до финальной фрагментации Гондваны в едином фаунистическом районе — Уэдделловском (название предложено Zinsmeister, Camacho, 1980 [по: Miller, 1987]), простиравшемся от Южной Америки до Южной Австралии.

Сложность интерпретации современных биогеографических сведений по нототениоидным рыбам как в эволюционном аспекте, так и в связи с расселением заключается еще и в том, что до сих пор не было проведено детального изучения ни одного донного или придонного вида (группы близких видов), широко распространенного в Антарктике, на всем протяжении ареала. На необходимость подобных исследований обращал внимание А.П. Андрияшев [1986]. Чем больше будет накапливаться таких данных по разным группам рыб, тем более вероятен успех в реконструировании путей формирования антарктической ихтиофауны. Исследованные нами близкие виды остроносых нототений обладают рядом качеств, необходимых для подобного изучения. Во-первых, они являются относительно мелководными придонными видами, что ограничивает возможности их расселения; во-вторых, имеют циркумполярный ареал (род в целом); в-третьих, обладают сложной внутривидовой иерархией — от подвида до локальных популяций; в-четвертых, распространены в разных климатических зонах Южного океана — от высоких широт с отрицательными температурами до Субантарктики с положительными температурами в течение всего года.

Исходя из современного распространения нототениоидных рыб и представлений о геологическом прошлом Антарктики можно утверждать, что нототениоидные рыбы уже существовали в раннем эоцене до отделения Австралии и Тасмании от Антарктиды (около 55-53 млн. лет назад) [по: Kennet et al., 1974; Вербицкий, Квасов, 1980; Квасов, 1985; Кеннет, 1987]. Подтверждением этому, своеобразным реперным фактом является реликтовый вид примитивного семейства Bovichthyidae — пресноводная рыба конголли — *Pseudaphritis urvillii*, обитающая на Тасмании и в Юго-Восточной Австралии [Regan, 1914; Andrews, 1980; Андрияшев, 1982; 1986; 1987]. Сложнее объяснить присутствие в Новозеландском (не антарктическом) районе, отделившемся от Антарктиды значительно раньше Австралии, около 75-80 млн. лет назад [Kennet et al., 1974; Вербицкий, Квасов, 1980; Квасов, 1985; Кеннет, 1987], таких «...кариологически продвинутых и морфологически (и биологически) специализированных видов» [Природина, Неелов, 1984, с. 35], как *Paranotothenia dewitti*, *Notothenia angustata* и *N. microlepidota*,*** имеющих низкое число хромосом — 22-26 [Природина, 1984; Природина, Неелов, 1984; Doussau de Bazignan, Ozouf-Costaz, 1985; Phan et al., 1987; Ozouf-Costaz, Doussau de Bazignan, 1987]. По мнению Андерсена и Миллера [Andersen, 1984; Miller, 1987], обособление новозеландской ветви нототениевых, давшей современные виды, произошло в раннем третичном периоде и связано, с одной стороны, со спредингом морского дна между Антарктидой

и с другой стороны — плато Кэмпбелл и Австралией. Вместе с тем нельзя исключить вероятность более позднего проникновения нототениевых в Новозеландский район с течениями, переносившими пелагическую молодь этих рыб, на что обратили в свое время внимание Андрияшев и Де Витт [Андрияшев, 1964, 1965; DeWitt, 1970].

С открытием глубоководного пролива между Тасманией и Антарктидой на границе эоцена-олигоцена одолело 35-38 млн. лет назад и возникновением Южного кругового палеотечения — древнего фрагмента АЦТ связывают начало похолодания и рост ледников в Восточной Антарктиде [Kennet et al, 1974; Вербицкий, Квасов, 1980; Гроссвальд, 1980; Квасов, 1985; Кеннет, 1987]. Это дало толчок к перестройке и эволюции морских сообществ, о чем свидетельствует увеличение продуктивности диатомовых водорослей и более тонкие скелеты радиолярий [Зейболд, Бергер, 1984]. Однако климат в Антарктике в этот период был еще достаточно теплым, т. к. в районе моря Росса кустарниковая и древесная растительность существовала, по палеоботаническим данным, до позднего олигоцена [Kemp, 1975 по: Кеннет, 1987]. Дальнейшее похолодание произошло в связи с отделением Южной Америки от Антарктиды и образованием пролива Дрейка, глубоководное открытие которого произошло, по разным данным, от 30-20 млн. лет назад [Лосев и др., 1980; Мягков, 1980; Кеннет, 1987] до 14-11 млн. лет назад [Вербицкий, Квасов, 1980; Квасов, 1985]. По мнению Петрушевской [1983], изучившей радиолярий из скважин глубоководного бурения, Антарктическая конвергенция уже существовала в раннем миоцене (около 24-23 млн. лет назад), т. к. именно в этот период произошло становление наибольшего числа (12) эндемичных видов радиолярий. В этот же период, около 24 млн. лет назад, по предположению Андерсена [Andersen, 1984, fig. 30], происходило отделение ветви нототениопсов (*Nototheniops* + *Lindbergichthys* sensu Andersen, 1984) от ствола нототениевых рыб (триба *Nototheniini*). По нашему мнению, это могло произойти, в зависимости от принимаемой даты глубоководного открытия пролива Дрейка, от 24 до 11 млн. лет назад, когда образование АЦТ и Антарктической конвергенции способствовало обособлению Южного океана и соответственно привело к бурной эволюции нототениоидных рыб.

Предковая форма остроносых нототений, судя по их современному распространению и ареалу наиболее генерализованного вида *N. nybelini* [Шандиков, 1990], обитала в районе Западной Антарктиды, откуда, по-видимому, и началось расселение. Можно предположить, что в пределах континентального района гипотетический ареал анцестральных нототениопсов непрерывно простирался по Тихоокеанскому побережью от Западной Антарктиды, ранее существовавшей, возможно, в виде континентов [Кинг, Даунворд, 1966], примерно до 160° в. д., где расположены острова Баллени. Поворотный этап в эволюции нототениопсов, очевидно, имел место 6.5-5 млн. лет назад, в конце миоцена, в связи с катастрофическим оледенением Антарктиды. В этот период, вследствие тектонических причин, наступило резкое снижение уровня океана на несколько сот метров и началось похолодание [Вербицкий, Квасов, 1980; Квасов, 1985]. Произошло быстрое сдвижение Антарктической конвергенции к северу. Этим же периодом датируют первое появление значительного количества материала ледового разноса в районе Фолклендского плато и смещение на 300 км к северу пояса биогенного кремненакопления [Кеннет, 1987]. Ледниковый щит распространился в пределах современного континентального шельфа, края которого в тот период являлись естественными границами ледника [Воронов, 1960; Вербицкий, Квасов, 1980; Гроссвальд, 1980; Серебряный, 1980]. По подсчетам Вербицкого и Квасова [1980], в районе морей Уэдделла и Росса граница щита могла находиться на 1000 км севернее, чем теперь. Очевидно, именно с этим периодом следует связывать распространение многих видов нототениоидных рыб на север вдоль берегов Южной Америки и по островной дуге Скотия. Сползавшие с континента ледники угнетающе действовали на автохтонную фауну, следствием чего явилось ее частичное уничтожение, а также смещение на большие глубины и образование там вторично-глубоководной фауны [Андрияшев, Токарев, 1958; Андрияшев, 1958; 1979; 1986; 1987; Аверинцев, 1972; Егорова, 1982; Грузов, 1983; 1984]. Таким же образом произошло уничтожение сплошного древнего ареала нототениопсов вдоль Тихоокеанского побережья

Антарктиды. Сохранились лишь формы, мигрировавшие к близлежащим вулканическим островам Баллени и Петра I, куда не дошли языки шельфовых ледников. Из района Антарктического полуострова нототениопсы, сохранившиеся в период оледенения лишь у отдельных островов, расселились посредством течений по всей островной дуге Скотия, а затем в послеледниковую эпоху — и вдоль западного побережья Антарктического полуострова, не занятого шельфовыми ледниками. Вполне возможно, что проникновение нототениопсов к северным островам Южно-Антверпского хребта (до о. Южная Георгия) началось еще до катастрофического оледенения Антарктиды, а 5-6 млн. лет назад имело место вторичное заселение некоторых групп островов, например Южных Оркнейских и Южных Шетландских. Это предположение, во всяком случае, хорошо подкрепляется наличием клины по ряду морфологических признаков между *N. nybelini* и *N. larseni*. Проникновение нототениопсов в индоокеанский сектор можно связать с двумя этапами становления климата в Антарктике. Оно могло начаться задолго до эпохи катастрофического оледенения, либо происходить одной волной в период оледенения, когда климат у островов Крозе и Принс-Эдуард, расположенных севернее Антарктической конвергенции, был более суровым. Наиболее вероятным путем расселения остроносых нототений к островам и банкам индоокеанского сектора, на наш взгляд, является гипотетический мост Африкано-Антарктического хребта, вершины которого в древности, возможно, образовывали цепь банок или островов вплоть до плато Крозе и вулканических островов, превратившихся впоследствии в банки (гайоты) Лена и Обь. Молодь нототениопсов, как и других придонных рыб и бентосных животных, могла переноситься с помощью келпов — плавучих островов, образованных бурыми водорослями *Macrocystis*, которые, будучи оторванными от субстрата, разносятся течениями на многие тысячи километров. На вероятность подобного способа расселения многих групп морских животных, в том числе и нототениоидных рыб, указывали разные авторы [Smith, 1898; Андрияшев, 1964; 1965; 1979; Аверинцев, 1972; 1980; Смирнов, 1978; 1982; Егорова, 1982; Грузов, 1985 и др.]. Не исключен и обычный перенос пелагической молоди водными массами вне келпов, т.к. развитие остроносых нототений, очевидно, не связано с фитастью.

И в заключение несколько слов о загадочном отсутствии нототениопсов в районе островов Кергелен и Херд, который, судя по абиотическим факторам среды и ихтиоцену, включающему практически те же виды нототениевых рыб, что обитают в пределах округа Марион-Крозе, мог бы являться потенциальным ареалом (терминология по: [Никольский, 1980]) рода *Nototheniops*. В качестве одного из возможных объяснений этого факта можно рассмотреть мнение французских ихтиологов [Duhamel et al., 1983], полагающих, что это связано с отсутствием свободной экологической ниши в планктоноядном сообществе рыб. Например, здесь достигают огромной численности популяции таких планктофагов, как кергеленская мраморная нототения *Notothenia rossi*, щуковидная белокровка *Champscephalus gunnari*, а также, не учитывавшиеся ранее, более специализированные по биотопам обитания, белокровные рыбы-планктофаги рода *Channichthys* [Шандиков, 1995]. Кроме того, немаловажным фактором, по-видимому, является и большой пресс хищников в районе округа Кергелен-Херд, в частности — патагонского клыкача *Dissostichus eleginoides* и многочисленной группы видов-хищников рода *Channichthys* [см.: Шандиков, 1995]. В целом же вопрос об отсутствии нототениопсов в Кергеленском районе гораздо сложнее и решение его нуждается в увязке с комплексом более общих проблем становления кергеленской ихтиофауны, эндемизма и особенностей расселения.

С н о с к и :

* В основу настоящей статьи легла глава кандидатской диссертации: Шандиков Г.А. Обзор остроносых нототений рода *Nototheniops* (Pisces, Nototheniidae) Антарктики //С.П.: библиотека С.-Петербургского государственного университета, 407 с.

** В коллекции Зоологического института (ЗИН, С.Петербург) имеется один экземпляр из этого района — № 46049, в этикетке к которому указаны координаты 67°34' ю.ш.,

70°00' з.д. На современных картах точка, соответствующая этим координатам, находится на суше, однако пока трудно судить, вызвано ли это погрешностью в определении координат поимки, либо точностью карт.

*** *P. dewitti* — пелагизированный вид, широко распространенный в Субантарктике [Пермитин, 1966; 1969; 1970; Андрияшев, 1964; 1965; DeWitt, 1970; 1971] (синонимия см. у Балушкина [1990]); *N. angustata* обитает также у берегов Южной Америки, *N. microlepidota* является эндемиком Новозеландского района [DeWitt, 1970; 1971].

ЛИТЕРАТУРА

1. Аверинцев В.Г. Донные многощетинковые черви *Errantia* Антарктики и Субантарктики по материалам Советской Антарктической экспедиции// Исслед. фауны морей. 1972, 11(19). С. 188-293.
2. Аверинцев В.Г. Роль дрейфующих скоплений водорослей в расселении донных полихет//Биол. моря, 1980, №1. С. 80-83.
3. Андрияшев А.П. Ихтиологические исследования Советской антарктической экспедиции (1955-1958) некоторые вопросы зоогеографии Антарктики// Информ. бюлл. Сов. антаркт. эксп., 1958. Т. 3. С. 63-66.
4. Андрияшев А.П. Обзор фауны рыб Антарктики// Исслед. фауны морей, 1964, 18(4). С. 599-604.
5. Андрияшев А.П. О некоторых вопросах вертикальной зональности морской донной фауны// Биологические ресурсы гидросферы и их использование. Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Наука, 1979. С. 117-138.
6. Андрияшев А.П. Проблема географического и батиметрического распространения примитивных (эволюционно отсталых) форм в ареале группы// Тез докл. II Всесоюз. съезда океанол. Ялта, 1982. Вып. 6. Биол. океана. С. 38-39.
7. Андрияшев А.П. Общий обзор фауны донных рыб Антарктики// Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1986. Т. 153. С. 9-45.
8. Андрияшев А.П., Токарев А.К. Ихтиофауна//Тр. Комплексной антаркт. эксп. АН СССР. «Описание экспед. Д/Э «Обь» (1955-1956)». Л., 1958. С. 195-207. Рис. 68-69.
9. Балушкин А.В. Обзор синих нототений рода *Paranotothenia* Balushkin (сем. *Nototheniidae*) с описанием нового вида//Вопр. ихтиологии, 1990, 30(5). С. 752-763.
10. Балушкин А.В. Ископаемая нототениоидная, а не трескообразная рыба *Proeleginops grandeastmanorum* gen. et sp. nov. (Perciformes, Notothenioidei, Eleginopsidae) из позднего эоцена острова Симор (Антарктика)// Вопр. ихтиологии, 1994, 34(3). С. 298-307.
11. Вербицкий М.Я., Квасов Д. Д. Причины оледенения Антарктиды//Антарктика. Доклады междувед. комиссии по изуч. Антарктики. М.: Наука, 1980. Вып. 19. С. 23-38.
12. Воронов П.С. Опыт реставрации ледникового щита Антарктиды эпохи максимального оледенения Земли// Инф. бюл. Сов. антаркт. эксп., 1960. № 3. С. 15-19.
13. Гроссвальд М.Г. Оледенения континентального шельфа Антарктиды// Антарктика. Доклады междувед. комиссии по изуч. Антарктики. М.: Наука, 1980. Вып. 19. С. 54-79.
14. Грузов Е.Н. Биологическая зональность материкового шельфа Антарктиды// Сырьевые ресурсы Антарктической зоны океана и проблемы их рационального использования. Тез. докл. Всесоюз. науч. конф. Керчь: Изд. АзчерНИРО, 1983. С. 25-26.
15. Грузов Е.Н. Следы прошлого оледенения в распределении морских звезд Антарктиды// Антарктика. Доклады междувед. комиссии по изуч. Антарктики. М.: Наука, 1984. Вып. 23. С. 142-154.
16. Грузов Е.Н. Южный океан. Биология. Гл. 6//Северный Ледовитый и Южный океаны. Л.: Наука, 1985. С. 343-364.
17. Егорова Э.Н. Моллюски моря Дейвиса// Исслед. фауны морей. Т. 26 (34). Результаты биол. исслед. Сов. антарктич. экспед. Вып. 7. Л.: Наука, 1982. 144 с.
18. Зейболд Е., Бергер Б. Дно океана. Введение в морскую геологию. — М.: Мир, 1984. 320 с.
19. Квасов Д.Д. Резкие изменения климата в кайнозойе и их влияние на развитие фаун// Климат и фауна кайнозойе. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1985. Т. 130. С. 95-110.
20. Кеннет Дж. Морская геология. - М.: Мир, 1987. Т. 1. 397 с. Т. 2. 384 с.
21. Кинг Л., Даунворд Т. Антарктида и гипотеза мобилизма//Новейшие геологические исследования в Антарктиде. М.: Мир, 1966. С. 56-61.
22. Лосев К.С., Подгорная Л.И., Ушаков С.А. Палеогляциология Антарктиды с позиций тектоники литосферных плит//Антарктика. Доклады междувед. комиссии по изуч. Антарктики. М.: Наука, 1980. Вып. 19. С. 16-22.

23. Мягков С.М. Основы периодизации истории оледенения Антарктиды// Антарктика. Доклады междувед. комиссии по изуч. Антарктики. М.: Наука, 1980. Вып. 19. С. 101-117.
24. Никольский Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. — М.: Пищевая пром-ть, 1980. 184 с.
25. Пермитин Ю.Е. Новые данные о видовом составе и распространении рыб моря Скотия (Скоша) (Антарктика)// Вопр. ихтиологии, 1966, 6(3). С. 424-431.
26. Пермитин Ю.Е. Новые данные о видовом составе и распространении рыб моря Скотия (Скоша) в Антарктике (сообщение второе)// Вопр. ихтиологии, 1969, 9(2). С. 221-239.
27. Пермитин Ю.Е. К исследованию фауны и распространения донных рыб Антарктики // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. М.: Наука, 1987. С. 258-296.
28. Петрушевская М.Г. Время становления эндемичной фауны микропланктона Антарктики// Сырьевые ресурсы Антарктической зоны океана и проблемы их рационального использования. Тез. докл. Всесоюз. науч. конф. Керчь: Изд. АзчерНИРО, 1983. С. 128-129.
29. Природина В.П. Кариотипы трех видов нототениевых рыб// Биология моря, 1984, № 3. С. 74-76.
30. Природина В.П., Неелов А.В. Хромосомные наборы двух видов рыб рода *Notothenia* s. str. (семейство *Nototheniidae*) из Западной Антарктики// Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1984. Т. 127. С. 32-37.
31. Серебряный Л.Р. Оледенение Антарктиды в свете палеогеографических данных// Антарктика. Доклады междувед. комиссии по изуч. Антарктики. М.: Наука, 1980. Вып. 19. С. 39-44.
32. Смирнов И.С. Ризоиды плавающих водорослей приантарктических вод Южного полушария как фактор переноса сублиторальных беспозвоночных// Теоретические и методологические основы комплексного изучения и освоения шельфов. Тез. докл. III симпоз. 6-8 декабря 1978 г. Л., 1978. С. 179-181.
33. Смирнов И.С. Фауна плавающих ризоидов макрофитов из Субантарктики и Патагонского шельфа// Исслед. фауны морей, 1982. Т. 28. С. 108-109.
34. Шандиков Г.А. Обзор остроносых нототений рода *Nototheniops* (*Nototheniidae*) индоокеанского сектора Южного океана// Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1987, т. 162. С. 115-140. (The translation to English was published in USA as: Review of the genus *Nototheniops* (*Nototheniidae*) from the Indian sector of the Southern Ocean. *Journal of Ichthyology*, 1991, 31(9). P. 91-115).
35. Шандиков Г.А. Обзор остроносых нототений рода *Nototheniops* (*Pisces*, *Nototheniidae*) Антарктики. — Автореферат канд. дисс., 1990. Л., Ленинградский государственный университет. 17 с.
36. Шандиков Г.А. К вопросу о видовом составе белокровных рыб рода *Channichthys* (*Channichthyidae*, *Notothenioidae*) в районе островов Кергелен с описанием трех новых видов// Тр. южн. науч.-исслед. ин-та мор. рыбн. хоз. океаногр. (ЮгНИРО), 1995. Спец. вып. № 2. 18 с.
37. Andriashev A. P. A general review of the Antarctic fish fauna/ *Biogeography and ecology in Antarctica*. (Eds: Oye P. van, Miegheem J. van) (*Monographiae Biologicae*, 15.) Junk Publ., The Hague, 1965. P. 491-550.
38. Andriashev A. P. A general review of the Antarctic bottom fish fauna// *V. Congress of European Ichthyologists*, Stockholm, 1985. (Eds: Kullander S.O., Fernholm B.), Stockholm, 1987, 357-372.
39. Andersen N.C. Genera and subfamilies of the families *Nototheniidae* (*Pisces*, *Perciformes*) from the Antarctic and Subantarctic// *Steenstrupia*, 1984, 10(1). P. 1-34.
40. Andrews A. P. Freshwater fishes of Southern-Eastern Australia// *McDowall R.M. (ed.)*, 1980. 123 p.
41. De Witt H.H. A revision of the fishes of the genus *Notothenia* from the New Zealand region including Macquarie Island// *Proc.S.Calif.Acad. Sci.*, 1970, 38(4). P. 299-340.
42. De Witt H.H. Coastal and deep-water benthic fishes of Antarctic// *Antarct. Map Folio Ser. - Amer. Geogr. Soc.* 1971. No 15. P. 1-10.
43. Doussau de Bazignan M., Ozouf-Costaz C. Une technique rapide d'analyse chromosomique appliquee a sept especes de poissons antarctiques// *Cybiurn*, 1985, 8(1). P. 57-74.
44. Duhamel G., Hureau J.-C., Ozouf-Costaz C. Ecological survey of the Notothenioid fishes in the Southern Ocean from Bouvet to Kerguelen Islands// *Mem.Natl.Inst. Polar Res. Spec.Iss.*, 1983, 27. P. 176-182.
45. Grande L., Eastman J.T. A late Eocene gadiform (Teleostei) skull from Seymour Island, Antarctic Peninsula// *Antarct.Sci*, 1991, 3(1). P. 87-93.
46. Kennet J.P., Houts R.E., Andrews P.B., Edwards A.R. et al. Development of the Circum-Antarctic Current// *Science*, 1974, 186(11). P. 144-147.
47. Kock K-H. Antarctic fish// In: *Key environments: Antarctica*. (Eds: Bonner W.N., Walton D.W.H.) Pergamon Press, Oxford, 1985. P. 173-192.
48. Kock K-H., Schneppenheim R., Siegel V. A contribution to the fish fauna of the Weddell Sea// *Arch. FischWiss.*, 1984, 34(2/3). P. 103-120.
49. Miller R.G. Origins and pathways possible for the fishes of the Antarctic Ocean// In: *V. Congress of European Ichthyologists*, Stockholm, 1985. (Eds: Kullander S.O., Fernholm B.), Stockholm, 1987. P. 373-380.

50. Ozouf-Costaz C., Doussau de Bazignan M. Chromosome relationships among 15 species of Nototheniidae // In: V. Congress of European Ichthyologists, Stockholm, 1985. (Eds: Kullander S.O., Fernholm BJ, Stockholm, 1987. P. 413-419.
51. Permitin Yu.E. The consumption of krill by antarctic fishes//Antarctic Ecology (Holdgate M.W. ed). London, Academic Press, 1970, 1. P. 177-182.
52. Phan V.N., Suzuki H., Gomes V., Passos M.J.A. Karyotypes of two Antarctic fishes, *Notothenia gibberifrons* and *Notothenia coriiceps neglecta*// Japan.J.Ichthyol., 1987, 33(4). P. 384-387.
53. Regan C.T. Diagnosis of new marine fishes collected by the British Antarctic («Terra Nova») Expedition// Ann. Mag. Nat. Hist. Ser., 1914, 8(13). P. 11-17.
54. Smith E.A. On a small collection of marine shells from New Zealand and Macquarie Island with descriptions of new species // Proc. Malacol. Soc., 1898, 3(1). P. 20-25.

Поступила в редакцию 14 февраля 1995 г.



© ЮГНИРО

® Издательский Центр ЮГНИРО, Керчь, Украина
1995

© YugNIRO

® YugNIRO Publishing Center, Kerch, Ukraine
Submitted: 14 Feb. 1995

Интернет-версия этой статьи выполнена автором
Internet version of this paper was composed by the author