

Internet version

Шандиков Г. А. 1990. Обзор остроносых нототений рода *Nototheniops* (Pisces: Nototheniidae) Антарктики. – Автореферат дисс. канд. биол. наук. Л.: Ленинградский государственный университет. 17 с.

Shandikov G. A. 1990. Review of the sharp-nosed notothen of the genus *Nototheniops* (Pisces: Nototheniidae) of Antarctica. – Abstr. Thesis Cand. Biol. Sci. (Ph. D.). Leningrad: Leningrad State Univ. 17 pp.

ЛЕНИНГРАДСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА
И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

ШАНДИКОВ
Геннадий Александрович

УДК 597.58+591.5+591,9(269)

**ОБЗОР ОСТРОНОСЫХ НОТОТЕНИЙ РОДА
NOTOTHENIOPS (PISCES: NOTOTHENIIDAE)
АНТАРКТИКИ**

Специальность: 03.00.10 — Ихтиология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

ЛЕНИНГРАД

1990

Работа выполнена в лаборатории ихтиологии Зоологического института Академии наук СССР.

Научные руководители: член-корреспондент АН СССР А. П. Андрияшев; кандидат биологических наук А. В. Неелов.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор Н. В. Парин; кандидат биологических наук, ассистент Г. Л. Травкина.

Ведущее учреждение: Атлантический научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии, г. Калининград.

Защита диссертации состоится «12» апреля 1990 г. в «15:30» часов на заседании Специализированного совета Д 063.57.22 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук при Ленинградском ордена Ленина и ордена Трудового Красного Знамени государственном университете по адресу: 199034, Ленинград, Университетская наб., 7/9, биолого-почвенный факультет.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке имени А. М. Горького Ленгосуниверситета.

Автореферат разослан «_____» _____ 1990 г.

Ученый секретарь
Специализированного совета,
кандидат биологических наук

Г. О. Черепанов

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. По современным представлениям, ихтиофауна Антарктической зоогеографической области включает 203 донных и придонных вида рыб, 53% которых принадлежит к эндемичному автохтонному подотряду нототениоидных рыб (Андрияшев, 1986, 1987). До сих пор еще во многом не ясны исторические пути формирования самобытной антарктической фауны рыб, а также процессы видообразования в различных группах. Возникает множество вопросов в связи с многообразием биологических адаптации антарктических рыб к жизни в суровых условиях среды, часто при отрицательных температурах. Кроме того, рациональное использование биоресурсов Антарктики невозможно без всестороннего изучения ихтиофауны этого уникального по степени эндемизма района Мирового океана, без правильной идентификации объектов лова и без точного представления о внутривидовой дифференциации форм в пространственно разобщенных группировках рыб. Хотя промышленный лов рыбы ведется в Южном океане сравнительно непродолжительное время, тем не менее уже в настоящий момент имеются многочисленные примеры серьезного нарушения исторически сложившейся структуры экосистемы, в связи с чем все чаще международным сообществом ставится вопрос о создании в Антарктике биосферного заповедника. Успешное разрешение этих проблем требует самого разностороннего подхода к изучению антарктической ихтиофауны, включая различные морфологические методы, и как можно более полное изучение экологии этих рыб. Это в равной степени относится как к крупным промысловым видам, так и к мелким, не охваченным промыслом, но составляющих довольно значительный процент в уловах и служащих важным компонентом в трофических цепях Южного океана. К последней группе относятся и широко распространенные в Антарктике 4 вида остроносых нототений, или нототениопсов (род *Nototheniops*), для которых в настоящее время еще не ясен вопрос о диапазоне изменчивости их морфологических признаков и об их особенностях образа жизни в различных частях ареала, что приводит к противоречивой оценке разными исследователями статуса их аллопатрических группировок.

Цель работы. Целью настоящей работы было создание обзора, отражающего современный уровень знаний об остроносых нототениях, и основанного на комплексном сравнительном морфобиологическом изучении видов в пределах всего ареала рода.

Задачи работы заключались в выявлении видовой и внутривидовой структуры рода *Nototheniops* (sensu stricto); в детальном изучении

морфологических особенностей и образа жизни видов в различных участках ареала; в выяснении вопросов происхождения, эволюции, филогенетических взаимоотношений и расселения видов.

Научная новизна. Впервые на большом фактическом материале сделан обзор остроносых нототений Антарктики. Детальное сравнительноморфологическое изучение всех 4 видов рода в различных участках ареала выявило значительную географическую изменчивость морфологических признаков. Изучена внутривидовая структура видов, выделено и описано 2 новых подвида, составлена определительная таблица видов и подвигов рода. Впервые в отряде нототениоидных рыб изучено развитие ванной в систематическом отношении структуры – скелета грудного плавника, исследовано развитие скелета хвостового плавника. Обобщены и проанализированы данные по различным аспектам экологии у разных видов. Приведено детальное описание гаметогенеза и полового цикла у *N. tchizh tchizh*, изучена суточная ритмика питания и возрастные изменения в питании этого подвида. На основании сравнительноморфологических данных обсуждены вопросы происхождения современных видов нототениопсов, путей их расселения и формирования ареалов, а также основные пути эволюции.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные результаты могут быть полезны для понимания и дальнейшей разработки вопросов происхождения нототениоидных рыб, их эволюции, расселения и формирования современной морской фауны и экосистем в Антарктике. Особенности распространения, возможность идентификации видов и подвигов, а также сведения об их образе жизни могут быть использованы для организации рационального промысла нототениоидных рыб, для проведения мониторинга и комплекса природоохранных мероприятий в этом уникальном регионе Мирового океана. Данные по сравнительной и эволюционной морфологии, развитию скелета, особенностям гаметогенеза, полового цикла и питания могут быть использованы в курсах лекций по ихтиологии и анатомии животных.

Апробация работы. Материалы диссертации были доложены на научных коллоквиумах в Южном научно-исследовательском институте морского рыбного хозяйства и океанографии – ЮгНИРО (ранее АзчерНИРО, Керчь, 1982–1984, 1988 гг.), на научных семинарах лаборатории ихтиологии Зоологического института АН СССР (ЗИН, Ленинград, 1984–1988 гг.), на отчетной научной сессии ЗИН в 1985 г., на семинарах кафедры ихтиологии и гидробиологии Ленинградского государственного университета (ЛГУ, 1985, 1989 гг.) и лаборатории экологии рыб Петергофского биологического научно-исследовательского института при ЛГУ (Петродворец, 1987 г.), на втором Всесоюзном совещании по сырьевым ресурсам Южного океана (Керчь, 1987 г.), на Всесоюзной конференции по питанию морских рыб (Мурманск, 1988 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 работ.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 407 страницах и включает 150 страниц машинописного текста в основной части, 36 иллюстраций, список литературы и приложения. Текст состоит из введения, 8 глав и выводов. В списке литературы 249 наименований, в том числе 111 на иностранных языках. В приложение вынесено 60 таблиц и 78 страниц машинописного текста.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Обоснована актуальность темы и необходимость комплексного морфобиологического исследования видов остроносых нототений в сравнительном аспекте.

ГЛАВА 1. КРАТКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ, ПОСВЯЩЕННОЙ ВОПРОСАМ СИСТЕМАТИКИ, МОРФОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ ОСТРОНОСЫХ НОТОТЕНИЙ

Показана степень изученности вопроса, дан обзор литературы по истории исследования остроносых нототений, к которым относятся 4 аллопатрических вида – *Nototheniops nybelini* (Balushkin), *N. larseni* (Lönnberg), *N. loesha* (Balushkin) и *N. tchizh* (Balushkin) с тремя подвидами: *N. tchizh tchizh* (Balushkin), *N. tchizh minutus* Shandikov и *N. tchizh crozetensis* Shandikov (Балушкин, 1976а, б; Шандиков, 19876).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

Сравнительноморфологический анализ и описание морфологических особенностей всех видов и подвигов остроносых нототений выполнены по материалам фондовых коллекций ЗИН, Национального музея естественной истории (Париж), Британского музея естественной истории (Лондон) и коллекций, собранных автором и сотрудниками рыбохозяйственных институтов и организаций МРХ СССР. В общей сложности просмотрено, определено и измерено более 3 тыс. экземпляров нототениопсов стандартной длиной (*SL*) 21–195 мм. Из них детальному морфометрическому анализу подвергнуто 815 экз. *SL* 77–194 мм, сгруппированных в 13 выборки из следующих районов. *N. larseni*: о. Южная Георгия, скалы Шаг, о. Буве, о-ва Южный Туле из группы Южных Сандвичевых о-вов; *N. nybelini*: о. Элефант (Мордвинова), и о. Кларенс (Шишкова) из группы Южных Шетландских о-вов, Южные Оркнейские о-ва, о. Д'Юрвиль, о. Петра I; *N. loesha* – о. Стердж (о-ва Баллени); *N. tchizh tchizh*: банка Лена, банка Обь; *N. tchizh minutus* – о. Марион (о-ва Принс-Эдуард); *N. tchizh crozetensis* – о-ва Крозе. Основные методики морфометрической и биологической обработки опубликованы в наших работах (см. список литературы). Исследовано более 80 полных остеологических ализариновых препаратов, очищенных от мягких тканей или просветленных в глицерине по методике Якубовски (1970). Строение нейрокраниумов изучено по 34 экземплярам, исследовано 635 рентгенограмм.

Основу биологических данных составили материалы по *N. tchizh tchizh*, собранные автором в экспедициях в 1982–1984 гг. Общему биологическому анализу (измерение общей – *TL*, стандартной длины и массы рыб, определение стадий зрелости – СЗГ и содержимого желудков) подвергнуто более 1300 экз. рыб этого вида. В том числе питание детально изучено у 661 экз. (см.: Шандиков, 1986; Горелова, Шандиков, 19886). Особенности гаметогенеза и полового цикла *N. tchizh tchizh* изучены с использованием гистологических препаратов (126 самок и 47 самцов). СЗГ определены в большинстве случаев визуально по шкале, разработанной Сакун и Буцкой (1963), с учетом особенностей половых циклов нототениоидных рыб (Андрияшев и др., 1979; Сильянова, 1981, Фалеева, Шандиков, 1986). Возраст определен по чешуе у 142 экз. Расчисление линейного роста проводили по уравнению Берталанффи (Bertalanffi, 1930) методом Хоендорфа (Hohendorf,

1966). Паразитологический анализ выполнен у 162 экз. *N. tchizh tchizh* методом полных гельминтологических вскрытий (Скрябин, 1929). Данные по образу жизни других видов остроносых нототений получены в результате обработки коллекционного материала, а также заимствованы из литературных источников.

ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ РОДА NOTOTHENIOPS

3.1. Форма тела и пластические признаки

В диагностике видов большое значение имеет форма тела, оцениваемая визуально по комплексу экстерьерных характеристик. Принадлежность рыб к тому или иному виду (подвиду, а иногда к конкретной популяции) при достаточном практическом навыке можно, как правило, определить довольно точно. Сравнение всех изученных выборок из различных районов ареалов на внутривидовом уровне (по средним значениям признаков) выявило между ними высокую степень достоверности различий.

Половой диморфизм у нототениопсов отмечен в целом по 11 пластическим признакам.

3.2. Окраска

Видовые отличия и внутривидовой полиморфизм проявляются у нототениопсов в таких особенностях окраски как характер расположения пигментных пятен и полос на плавниках и интенсивность фоновой пигментации туловища и плавников. Выявлен половой диморфизм, выражающийся в интенсивной черной пигментации анального плавника у самцов в период размножения.

3.3. Чешуйный покров

В основу описания новых форм нототениопсов положена группа внешнеморфологических признаков, связанная прежде всего с топографией чешуйного покрова головы (Балушкин, 1976а; Шандиков, 19876) и в частности со степенью очешуения нижней челюсти, рыла, межглазничного пространства и lacrimale. Вместе с тем, детальное изучение топографии чешуйного покрова выявило у *N. larseni*, *N. nybelini* и *N. loesha* значительную внутривидовую изменчивость, вследствие которой альтернативно диагностировать большинство видов (за исключением *N. tchizh*) только по чешуйному покрову невозможно. Для *N. tchizh*, особенно для *N. tchizh minutus*, характерна минимальная степень очешуения головы, для *N. larseni* – максимальная. Что касается очешуения нижней челюсти – основного признака, по которому *N. nybelini* был обособлен от *N. larseni* (Балушкин, 1976а), то у обоих этих видов, а также у *N. loesha* выявлена вся серия перехода от голой нижней челюсти к очешуенной. У *N. nybelini* из всех районов ареала, за исключением Южных Оркнейских о-вов, чешуя на нижней челюсти отсутствует; у *N. larseni* от скал Шаг и от о. Южная Георгия чешуя всегда покрывает нижнюю челюсть кзади от ррm2. У *N. larseni* из района о. Буве и Южных Сандвичевых о-вов рыбы, не имеющие на нижней челюсти чешуи, составляют соответственно 15 и 12%, у *N. nybelini* от Южных Оркнейских о-вов и *N. loesha* подобные экземпляры составляют соответственно 70 и 23,3%.

Анализ изменчивости чешуйного покрова на внутривидовом уровне выявил достоверные отличия между всеми изученными выборками у видов *N. nybelini*, *N. larseni* и *N. tchizh*.

3.4. Сейсмодатчикная система

Число основных пор в головных каналах у нототениопсов, как правило, постоянно и соответствует наиболее распространённому среди нототениевых рыб типу 1А (Якубовски, 1970; Балушкин, 1984). Дополнительные поры встречаются во всех каналах за исключением корональной комиссуры и наиболее часто отмечены в СРМ, ССТ и СЮ. Наибольшая индивидуальная изменчивость по числу дополнительных пор выявлена у форм, обитающих на краю ареала нототениоидных рыб – *N. tchizh minutus* и *N. tchizh crozetensis*. У первого подвида встречаемость дополнительных пор в СРМ достигает 25%, в СЮ – 12,5%, у крозетского подвида наибольшая изменчивость отмечена в СРМ (8,3%) и в СТ (6,7%). У прочих нототениопсов встречаемость дополнительных пор в каналах составляет менее 4%. Подробно описано строение чешуй и иннервация невромастов в боковых линиях.

3.5–3.6. Грудные плавники и их скелет. Брюшные плавники

По числу лучей в *P*, варьирующему у нототениопсов в пределах 22–28, четкий разрыв между видами отсутствует. Наиболее высокое число лучей у *H. loesha* и *N. tchizh tchizh* (25–28), наиболее низкое – у *N. tchizh minutus* (23–24), *N. tchizh crozetensis* (23–26) и *N. nybelini* (22–25), за исключением рыб от Южных Оркнейских о-вов (у которых 24–26 лучей). Достоверные отличия, выявленные между всеми изученными выборками *N. larseni* и подвидами *N. tchizh*, проявляются в изменчивости числа лучей, средних значений признака, а также в характере распределения лучей.

Подробно описано строение и развитие (в приложении) скелета *P* у нототениопсов, отмечено наличие дистального ряда хрящевых *radialia* (птеригиофоров). Прослежен процесс олигомеризации числа проксимальных *radialia* с 4-х до 3-х элементов, при котором самое верхнее 4-е *radiale* входит в комплекс со *scapula* довольно поздно, лишь на стадии малька.

В строении брюшных плавников четких различий между видами не выявлено.

3.7. Спинные и анальный плавники и их скелет

Межвидовые отличия выражены слабо. Наиболее четкие различия (в основном по средним значениям признаков *IID* и *A*) выявлены у внутривидовых форм *N. larseni* и *N. tchizh*. Отмечены также внутривидовые отличия по частоте встречаемости свободного междорсального *interneurale* и совместно внедряющихся 1-го и 2-го или 2-го и 3-го *interneurale*.

3.8. Хвостовой плавник и его скелет

Все нототениопсы имеют сходное строение *C* и его скелета. Отмечены лишь слабые различия у некоторых форм в изменчивости числа краевых лучей. Скелет *C* относится к типу TH_1 по терминологии Балушкина (1984), и характеризуется наличием, как правило, 5 свободных гипуральных элементов. Иногда *hypurale-3* и *hypurale-4* срастаются, образуя комплексную гипуральную пластинку $Hu3+Hu4$. Наиболее часто такое состояние отмечено в популяции *N. larseni* от скал Шаг (20,7%), у других форм – менее 8%. Данные по развитию скелета *C* (приложение) свидетельствуют о том, что у нототениопсов дефинитивный уростилярный позвонок формируется, по крайней мере, из 4-х уральных центров, а тип строения изменяется в онтогенезе от примитивного для нототениоидных типа TH_0 (6 *hypuralia*) к более продвинутому TH_1 , при котором $Hu1$ образует единый комплекс с $Hu2$.

3.9. Позвонки

Нототениопсы относятся к группе нототений с максимальным числом позвонков, изменяющимся в пределах 51–56. Наибольшее число позвонков (54–56) встречается у *N. larseni* и *N. nybelini* (кроме рыб от о. Петра I, у которых 53–55 позвонков), наименьшее – у *N. tchizh minutus*, *N. tchizh crozetensis* (51–53) и *N. loesha* (52–54). Более тонким индикатором оценки различий является число позвонков и их распределение в условных группах, выделяемых в зависимости от места внедрения первых и последних проксимальных птеригофоров *ID*, *IID* и *A*. По этим признакам отмечены различия между всеми изученными выборками.

3.10–3.12. Подглазничные кости. Нейрокраниум. Спланхнокраниум

Четких отличий в строении подглазничных костей и спланхнокраниума у нототениопсов не обнаружено.

Форма нейрокраниума, его относительная длина и высота, как правило, хорошо различаются у разных видов. Довольно слабые различия по этим признакам отмечены лишь между краевыми популяциями *N. larseni* от Южных Сандвичевых о-вов и *N. nybelini* от Южных Оркнейских о-вов. Наиболее четко от других видов отличается *N. loesha*, имеющий относительно длинный невысокий нейрокраниум. У *N. nybelini* от о. Петра I верхний профиль нейрокраниума довольно прямой, что существенно отличается от выгнутого кверху нейрокраниума у *N. nybelini* из других районов и более сходно с таковым у *N. tchizh*. У последнего вида, в отличие от прочих форм нототениопсов, имеются хорошо развитые уплощенные наружные края *frontalia*.

3.13–3.15. Зубы. Жаберные тычинки. Пилорические придатки

Челюстные и глоточные зубы относительно мелкие, щетинковидные. Челюстные зубы наружного ряда крупнее зубов внутренних рядов в 2–3 раза и служат, по-видимому, для направленной охоты за одиночными жертвами. Тычинки внешнего ряда 1-й жаберной дуги гладкие, уплощенные; тычинки внутреннего ряда с костными шпиками, округлые, удлиненные, иногда бугорковидные. Средние значения числа тычинок отличаются у внутривидовых форм.

Пилорических придатков у нототениопсов – (5)6–8, обычно 6–7, длина наибольшего из них изменяется в пределах 5,5–10% *SL*.

ГЛАВА 4. ОБРАЗ ЖИЗНИ

4.1. Размерная характеристика и батиметрическое распределение

Остроносые нототении – относительно мелкие виды нототениевых рыб. Длина самого крупного из нототениопсов – *N. larseni* в районе о. Южная Георгия может достигать 25 см *TL* (Шуст, Пинская, 1978), но обычно не более 23 см, *N. nybelini* – около 22 см, а в районе о. Д'Юрвиль, по-видимому, не превышает 18–19 см. Наиболее мелкий из видов *N. tchizh* достигает в районе банок Лена и Обь (*N. tchizh tchizh*) длины 18 см, а у о. Марион (*N. tchizh minutus*) его длина, вероятно, не более 15–16 см. Нототениопсы являются придонно-пелагическими, сублиторально-верхнебатиальными видами, отмеченными на глубинах 26–640 м. Наибольшее число поимок донными орудиями лова приходится на глубины около 150–300 м.

4.2. Размножение

Исследование процессов гаметогенеза и строения ооцитов на примере *N.*

tchizh tchizh показало, что развитие ооцитов в яичниках протекает сходно с описанным у других видов нототениевых рыб (Everson, 1970; Андрияшев и др., 1979; Сильянова, 1980, 1981; Буцкая, Фалеева, 1983, 1987). Анализ опубликованных данных и наших материалов выявил различия в биологии размножения нототениопсов, которые связаны, прежде всего, со сроками нереста, размерами рыб при которых наступает половозрелость и уровнем плодовитости. Наиболее позднее созревание происходит у самого крупного из видов – *N. larseni* у о. Южная Георгия при TL 17–18 (Пермитин, Сильянова, 1971) – 18–20 см (Лисовенко, 1987). У более высокоширотного *N. nybelini* в районе Ю. Оркнейских и Ю. Шетландских о-вов большая часть особей созревает при TL 15–16 см, а в районе о. Д'Юрвиль – при длине около 13 см, что сходно со впервые созревающими особями *N. tchizh tchizh*. Наименьшая зарегистрированная длина половозрелых рыб – 9–10 см (TL) отмечена у самого мелкого из нототениопсов *N. tchizh minutus*. Нерест у *N. larseni* в районе о. Ю. Георгия скорее всего зимний (июнь – июль). У *N. nybelini* в районе Ю. Оркнейских и Ю. Шетландских о-вов – позднеосенний (апрель – май), у *N. tchizh tchizh* – зимне-весенний (конец июля – сентябрь), у *N. tchizh crozetensis* (по: Duhamel, Pleticosic, 1983), вероятно осенне-зимний (конец марта – июнь). Уровень абсолютной плодовитости у нототениопсов изменяется в соответствии с эколого-географической закономерностью (Андрияшев, 1964, 1965; Расс, 1977), согласно которой у близких форм происходит снижение плодовитости по мере продвижения к полюсам. Максимальная плодовитость отмечена у *N. larseni* в районе Ю. Георгии (6112-17707 икринок), минимальная – у *N. nybelini* от о. Д'Юрвиль (1053–2130).

4.3. Питание

Нототениопсы по типу питания относятся к преимущественным планктофагам и питаются, по-видимому, большей частью вблизи дна. Молодь потребляет зоопланктон в верхних слоях воды. В разделе подробно проанализировано питание *N. tchizh tchizh*. Планктонные организмы составляют основную массу пищевого комка этого вида, обычно не менее 95% по частоте встречаемости и по массе. Но иногда в пище может существенно возрасти доля нектобентоса (до 21% по массе и частоте встречаемости в мае 1983 г.). Отмечены сезонные изменения в питании, связанные с особенностями годового цикла планктона в Антарктике. Летом, в январе, в пищевом комке преобладают сальпы (51,9% по массе и 63,9% по частоте встречаемости) и гиперииды (соответственно 22,3 и 38,5%), в конце осени и зимой резко возрастает потребление копепод (с 1,7% в январе до 92,6% в мае и 100% в июне и августе по частоте встречаемости и более 50% по массе). В январе 1984 г. на банке Лена было выявлено 2 пика накормленности рыб – утренний, с 4 до 8 часов и вечерний – с 20 до 24 часов. По формуле Цейтлина (Tseitlin, 1980) рассчитано время переваривания пищи, составившее в мае 1983 г. 23 часа, в январе 1984 г. – 37 часов. Таким образом, расчетные величины времени переваривания у антарктических рыб (см. также: Горелова, Герасимчук, 1981) скорее приближаются к экспериментальным данным (50-150 часов, по: Crowford, McCleave, цит. по: Targett, 1981), чем к тем, которые следуют из суточной динамики накормленности рыб. В связи с этим выдвинуто предположение, что каждый из 2-х пиков питания в течение суток относится к разным группам рыб, максимум потребления пищи у которых приходится на разное время суток.

4.4. Возраст и рост

Жизненный цикл остроносых нототений средней продолжительности, по-видимому, около 10 лет. У *N. larseni* от о. Ю. Георгия максимальный возраст, рассчитанный по чешуе, составляет 9 лет (Шуст, Пинская, 1978), а по данным

микроструктурного и химического анализа дневных приростов отолитов (Radtke, Targett, 1984) – почти в 2 раза выше. Максимальный возраст, определенный у *N. tchizh tchizh* составляет 7–8 лет. Линейный рост этого вида можно аппроксимировать следующими уравнениями:

$$TL=19,73[1-e^{-2733(t+0,5355)}] \text{ банка Лена}$$

$$TL= 24,98[1-e^{-0,1876(t+0,2954)}] \text{ банка Обь.}$$

4.5. Паразитофауна

Из всех форм нототениопсов паразитофауна изучена лишь у *N. tchizh tchizh*, у которого обнаружено 8 видов гельминтов: 3 вида трематод, по 2 вида цестод и нематод и 1 вид скребней. Между выборками рыб с банок Лена и Обь выявлены различия популяционного уровня в интенсивности и экстенсивности инвазии паразитами.

ГЛАВА 5. ДИАГНОСТИЧЕСКАЯ ЦЕННОСТЬ ИЗУЧЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

Сравнительно-морфобиологический анализ показал, что ни один из изученных признаков или систем признаков не "работает" однозначно в этой группе рыб на видовом уровне. Альтернативно диагностировать виды можно только по комплексу признаков, принимая за основу особенности очешуения (главным образом степень развитости чешуйного покрова на голове), общее число позвонков, лучей *P*, общий габитус тела, форму и относительные размеры нейрокраниума. Эти же признаки можно успешно использовать и в диагностике внутривидовых форм. Кроме того, на внутривидовом уровне к наиболее информативным характеристикам можно отнести частоту встречаемости свободного междорсального *interneurale* и совместно внедряющихся 1-го и 2-го или 2-го и 3-го *interneuralia*, средние значения и распределение числа лучей *P* и позвонков в условных позвонковых группах. Из особенностей биологии для диагностики локальных форм наиболее показательны следующие критерии: максимальная длина тела и размеры, при которых наступает половозрелость или первый нерест, сроки нереста, плодовитость и данные по паразитофауне.

ГЛАВА 6. К ВОПРОСУ О ВНУТРИВИДОВОЙ СТРУКТУРЕ ОСТРОНОСЫХ НОТОТЕНИЙ

Проведенный сравнительный морфобиологический анализ позволил выявить некоторые особенности пространственно разобщенных форм нототениопсов. Все изученные выборки, сравниваемые в объеме каждого из трех видов – *N. larseni*, *N. nybelini* и *N. tchizh*, различаются как минимум на популяционном уровне. Наиболее значимые различия выявлены между 3 аллопатрическими группировками *N. tchizh* из районов банок Лена и Обь (1), о. Марион (2) и о-вов Крозе (3), таксономически обособленных на уровне подвидов.

ГЛАВА 7. СИСТЕМА РОДА *NOTOTHENIOPS*

Даны диагнозы рода, 4-х видов и 3-х подвидов; приводится определительная таблица видов и подвидов остроносых нототений.

ГЛАВА 8. РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ РАССЕЛЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ

8.1. Распространение

Тип ареала рода *Nototheniops* можно определить как циркумантарктический прерывистый. Виды и подвиды нототениопсов, как правило, обитают в

довольно ограниченных районах Южного океана за исключением Западной Антарктики, где они распространены аллопатрично на континентальном (Западная Антарктида) и островных шельфах, а также на талассобатиали некоторых подводных гор. Ареал наиболее генерализованного вида *N. nybelini* находится в пределах Западноантарктической, или Грэмовой переходной провинции Гляциальной подобласти (по схеме А. П. Андрияшева и А. В. Неелова, цит. по: Андрияшев, 1986, 1987). Область распространения *N. larseni* находится в пределах провинции Южная Георгия Гляциальной подобласти. Два других вида обитают в Восточной Антарктике и по сравнению с западноантарктическими видами имеют гораздо меньший по протяженности ареал. *N. loesha* известен лишь от о-вов Баллени, относимых к Восточноантарктической, или Континентальной провинции Гляциальной подобласти. Ареал *N. tchizh* находится в пределах зоогеографического округа Марион-Крозе Индоокеанской провинции Кергеленской подобласти.

8.2. Расселение

Предковая форма остроносых нототений, судя по их современному распространению и ареалу наиболее генерализованного вида *N. nybelini*, обитала в районе Западной Антарктиды. Можно предположить, что в пределах континентального района гипотетический ареал анцестральных нототениопсов непрерывно простирался от современного Антарктического полуострова по тихоокеанскому побережью Антарктиды. В связи с катастрофическим оледенением Антарктиды, имевшем место 6,5–5,5 млн. л. н. в конце миоцена (Вербицкий, Квасов, 1980; Кеннет, 1986 и др.) автохтонная антарктическая фауна была частично уничтожена, сползавшими с континента ледниками (Аверинцев, 1972; Егорова, 1982; Грузов, 1983, 1984; Андрияшев, 1986, 1987). Таким же образом произошло уничтожение сплошного древнего ареала остроносых нототений. Сохранились лишь формы, мигрировавшие к близлежащим вулканическим островам, куда не достигли языки шельфовых ледников. Из района Антарктического полуострова нототениопсы посредством течений расселились по всей островной дуге Скотия, а в послеледниковую эпоху – и вдоль западного побережья Антарктического полуострова, не занятого шельфовыми ледниками. Наиболее вероятным путем проникновения остроносых нототений в индоокеанский сектор 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.

8.3. Эволюция

Принимая во внимание общую тенденцию эволюции нототениоидных, в том числе и нототениевых рыб, от первоначально донных предков к формам, освоившим в той или иной мере пелагиаль (Андрияшев, 1964, 1965; Eakin, 1981; Andersen, 1984; Балушкин, 1984; Iwami, 1985; Воскобойникова, 1986) и, основываясь на выводах Алеева (1963, 1979) и Бурдак (1979), изучавших закономерности изменения формы тела, характера очешуения и окраски в ряду костистых рыб у различных экологических форм, в зависимости от занимаемого ими биотопа, можно определить основную тенденцию эволюции видов *Nototheniops*, а именно преобразование различных морфологических структур в процессе пелагизации. В наибольшей степени примитивные для нототениопсов признаки донных рыб сохранились у *N. nybelini*, вследствие чего этот вид можно считать наиболее генерализованным. Оценивая виды и подвиды остроносых нототений по степени их генерализованности или продвинутости, можно попытаться представить схему их вероятного

филогенетического родства. Центральное место в схеме занимает наиболее генерализованный *N. nybelini*. *N. larseni*, безусловно, дольше всего сохранял связи с предковой формой, вследствие чего он более сходен с *N. nybelini*. Наиболее уклоняющимся, более специализированным видом является *N. loesha*, которому свойственно максимальное число апоморфных признаков. Вид *N. tchizh* по особенностям морфологии стоит несколько ближе к *N. nybelini*, чем предыдущий вид и, по-видимому, филогенетически моложе его.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приводятся таблицы (I), методика морфометрической обработки и список условных обозначений (II), материалы по индивидуальной изменчивости сейсмодатчиков каналов головы (III), описание развития скелета грудного (IV) и хвостового (V) плавников, описание гаметогенеза *N. tchizh tchizh* (VI), характеристика рода *Nototheniops* (VII) и описания видов и подвидов с синонимией и списком изученного материала (VIII).

ВЫВОДЫ

1. В результате проведенной ревизии рода *Nototheniops* подтверждена валидность видов *N. larseni*, *N. nybelini*, *N. loesha* и *N. tchizh*. У *N. tchizh* выделены 3 подвида, 2 из которых описаны как новые.
2. Виды и подвиды остроносых нототений распространены аллопатрично. Тип ареала – циркумантарктический прерывистый, от континентального шельфа Антарктиды до шельфов субантарктических островов и талассобатиали подводных гор.
3. Выявлена популяционная структура *N. nybelini*, *N. larseni* и *N. tchizh tchizh*. Вид *N. nybelini* представлен, по крайней мере, 4 морфологически различающимися популяциями – от Южных Оркнейских, Южных Шетландских (о. Элефант и о. Кларенс), о. Д'Юрвиль и от о. Петра I, причем степень морфологической обособленности рыб от Ю. Оркнейских о-вов и от о. Петра I от прочих популяций достигает подвидового уровня. У *N. larseni* выявлено 4 локальные популяции, которые по степени морфологического сходства можно объединить в 2 группы: первая включает популяции от о. Ю. Георгия и скал Шаг, вторая – популяции от о. Буве и Ю. Сандвичевых о-вов, различия между которыми также достигают подвидового уровня. *N. tchizh tchizh* представлен 2 локальными популяциями банки Лена и банки Обь.
4. Определение видов и подвидов нототениопсов возможно только по комплексу морфологических и биологических признаков.
5. По степени привязанности к грунту остроносые нототении являются придонно-пелагическими, а по особенностям вертикального распределения – сублиторально-верхнебатиальными видами.
6. Максимальный возраст нототениопсов около 9–10 лет. Уровень абсолютной плодовитости средний – до 17–20 тыс. икринок. Трофоплазматический рост ооцитов длится около 2 лет, после нереста яичники переходят в стадию зрелости VI–III. Икрометание единовременное.
7. Нототениопсы – преимущественные планктофаги; в пище взрослых рыб встречаются также нектобентосные и бентосные животные, молодь питается зоопланктоном.
8. Центром возникновения предковой формы рода, по-видимому, является район современного Антарктического полуострова, откуда в дальнейшем нототениопсы расселились благодаря системе течений и океанических

хребтов. Основные эволюционные изменения морфологических структур у остроносых нототений связаны с освоением пелагиали. Предложена схема вероятных филогенетических взаимоотношений видов и подвидов; наиболее генерализованным видом следует считать *N. nybelini*, наиболее специализированным – *N. loesha*.

Материалы диссертации изложены в следующих работах:

1. Шандиков Г.А. Половой диморфизм и плодовитость *Nototheniops tchizh* (Balushkin) из индоокеанского сектора Антарктики в связи с видовыми различиями в роде *Nototheniops* Balushkin // Вопр. ихтиологии. – 1986. – Т. 25. – Вып. 4.-С. 617–625.
2. Фалеева Т.И., Шандиков Г.А. Особенности гаметогенеза и полового цикла нототениопса-чижа *Nototheniops tchizh* (Balushkin) (Nototheniidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1986. – Т. 153. –С. 80–90.
3. Шандиков Г.А. Биологическая характеристика нототениопса-чижа *Nototheniops tchizh* (Balushkin) (Nototheniidae) с банок Обь и Лена, индоокеанский сектор Южного океана // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1986. – Т. 153. – С. 91–109.
4. Шандиков Г.А. О неоднородности нототениопса-чижа *Nototheniops tchizh* на банках Обь и Лена // Сырьевые ресурсы Южного океана и проблемы их рационального использования: Тез. докл. II Всесоюз. совещ. – Керчь: АзчерНИРО, 1987а. – С. 125–127.
5. Шандиков Г.А. Обзор остроносых нототений рода *Nototheniops* (Nototheniidae) индоокеанского сектора Южного океана // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1987б. – Т. 162. – С. 115–140.
6. Шандиков Г.А., Парухин А.М. Популяционная структура нототениопса-чижа *Nototheniops tchizh* банок Обь и Лена (индоокеанский сектор Южного океана) // Вопр. ихтиологии. – 1987. Т. 27. Вып. 4. – С. 558–563.
7. Горелова Т.А., Шандиков Г.А. О возрастных изменениях в составе пищи нототениопса-чижа *Nototheniops tchizh* (Balushkin) в районе банки Лена (индоокеанский сектор Южного океана) // Питание морских рыб и использование кормовой базы как элементы промыслового прогнозирования: Тез. докл. Всесоюз. конф. – Мурманск: ПИНРО, 1988а. – С. 70–71.
8. Горелова Т.А., Шандиков Г.А. О возрастных изменениях в составе пищи и суточном ритме питания нототениопса-чижа *Nototheniops tchizh tchizh* в районе банки Лена (индоокеанский сектор Южного океана) // Вопр. ихтиологии. – 1988б. – Т. 28. – Вып. 3.