

Г.А. Шандиков

ИХТИОФАУНА АНТАРКТИКИ: ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ И СОВРЕМЕННЫЙ ОБЛИК

Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина, пл. Свободы, 4, 61022 Харьков, Украина, e-mail: fishingnet@ukr.net

Воды Южного океана, омывающего Антарктику, и граничащие с ним нотальные воды у южных континентов, островов и подводных поднятий населяет около 156 видов (с подвидами), принадлежащих автохтонному антарктическому подотряду нототениевидных рыб (Perciformes: Notothenioidei), включающему около 48 родов и 8 семейств: бовихтовые *Vovichtidae* (около 10 видов, 3 рода), конголлиевые *Pseudaphritidae* (1 вид, 1 род), патагониевые *Eleginoripidae* (1 вид, 1 род), нототениевые *Nototheniidae* (около 61 вида, около 16 родов), харпагиферовые *Harpagiferidae* (11 видов, 1 род), бородачковые *Artedidraconidae* (более 30 видов, 4 рода), батидраковые *Bathydraconidae* (около 17 видов, 11 родов) и белокровковые *Channichthyidae* (около 25 видов, 11 родов). Уникальность группы нототениевидных рыб связана с длительной историей изоляции, возникшей в процессе постепенного отделения Антарктиды от Гондваны и, в конечном итоге, образования Циркумполярного антарктического течения, сформировавшегося после финальной фрагментации южного суперконтинента – отделения Южной Америки, а также с миллионами лет эволюции в экстремально холодных условиях среды на грани замерзания воды (до $-1,9^{\circ}\text{C}$), к которым были вынуждены адаптироваться обитавшие здесь рыбы. История формирования современного облика ихтиофауны Антарктики и ее древних корней во многом еще не ясна. Это, в основном, обусловлено практически полным отсутствием палеонтологических материалов, а также относительно слабой изученностью некоторых районов и, особенно, глубоководных зон, заселение которых, очевидно, произошло в эпоху заметного снижения уровня океана и катастрофического оледенения, имевшего место около 5-6,5 млн. лет назад (Вербицкий, Квасов, 1980). В эту эпоху заметного понижения уровня океана антарктический ледниковый щит распространился далеко на север (до 1000 км) в пределах современного шельфа Антарктиды, вызвав явление так называемой гляциальной субмергенции, обусловившей возникновение вторично-глубоководной фауны (Андряшев, 1986), прерывистость ареалов предковых форм и

вытеснение некоторых из них в районы современных субантарктических островов, как, например, это произошло с некоторыми видами остроносых нототений рода *Nototheniops* (Шандиков, 1987, 1995). Вероятное происхождение предковой формы нототениевидных рыб, согласно последним филогенетическим исследованиям (Near et al., 2012), основанным на анализе митохондриальной и ядерной ДНК у 83 видов, а также исследовании происхождения биологических антифризов у рыб в корреляции с изменениями палеоклимата, датируется возрастом около 42 млн. лет. Вместе с тем, согласно этим данным, основное видообразование среди антарктических рыб, основанное на адаптивной радиации, началось лишь около 10 млн. лет назад, т.е. спустя примерно 10 млн. лет после начала очередного похолодания в миоцене.

Основные эволюционные преобразования у антарктических рыб, главным образом, можно охарактеризовать тремя, в различной степени взаимосвязанными адаптивными направлениями: 1) процессами пелагизации, происходившими, в основном, путем облегчения и редукции скелета, обводнения мышц и образования своеобразных поплачков подкожных и внутримышечных липидных мешков – от первоначально типично донных беспузырных рыб – к придонным, вторично-пелагическим и криопелагическим видам с нейтральной плавучестью; 2) освоением разнообразных пищевых ниш – от донных видов бентофагов, хищников и некрофагов, населяющих литораль, неритическую, талассобатальную, псевдоабиссальную и батальную зоны до глубин более 2,5 тыс. м, до зоопланктофагов и хищников, постоянно обитающих или периодически встречающихся в пелагиали; 3) физиологическими адаптациями, вплоть до молекулярного уровня и геномных перестроек, блокирующих некоторые участки ДНК, к чрезвычайно холодным условиям среды, обусловившим возникновение биологических антифризов и уменьшение содержания гемоглобина и эритроцитов в крови, а также миоглобина в мышцах вплоть до их полной редукции у белокровковых рыб. К наиболее древним и примитивным представителям нототениевидных, согласно сравнительно-морфологическим, молекулярно-генетическим и отчасти кариологическим данным, относятся периантарктические донные аборигены – бовихтовые, конголлиевые и патагониевые (Андряшев, 1986; Воскобойникова, 2010; Природина, 2010; Near et al., 2012), подавляющее большинство которых в настоящее время вытеснены за пределы Антарктики – в нотальные воды Патагонского шельфа

Южной Америки, к берегам Австралии, Тасмании и Новой Зеландии, а единственный представитель конголлиевых – маленькая рыбка конголли *Pseudaphritis urvillii* (Valenciennes, 1832) является и единственным пресноводным (катадромным) видом, населяющим реки Тасмании и юго-восточной Австралии (Andrews, 1980). У истинных антарктических аборигенов более специализированными и наиболее молодыми группами являются белокровковые и бородатковые рыбы, обособившиеся, согласно молекулярно-генетическому анализу ядерной ДНК (Near et al., 2012), соответственно, около 5-6 и 3 млн. лет назад, среди которых к наиболее молодой ветви, имеющей возраст около 1,5 млн. лет, принадлежат представители бородатковых – жабовидные бородатки рода *Pogonophryne*.

За прошедшие 25 лет после последнего фундаментального обзора А.П. Андрияшева (1986) фауны донных рыб Антарктики видовой состав подотряда нототениевидных рыб пополнился 37 новыми видами и подвидами в 6 семействах: бородатковые (14), нототениевые (9), белокровковые (6), харпагиферовые (5), бовихтовые (2) и батидраковые (1). Из них за последние 10 лет из различных районов Антарктики было описано 9 новых видов, среди которых 4 глубоководных донных вида семейства бородатковых рода *Pogonophryne* (Eakin et al., 2008; Eakin et al., 2009; Балускин и др., 2010; Shandikov et al., *in print*), 2 литорально-сублиторальных вида харпагиферовых рода *Harpagifer* (Prirodina, 2004; Neyelov, Prirodina, 2006), 2 вида талассобатиальных донных рыб семейства белокровковых рода *Channichthys* (Shandikov, 2008, 2011) и один вид криопелагических рыб семейства нототениевых рода *Cryothenia* (Cziko, Cheng, 2006).

Вместе с тем, следует отметить невыясненные или слабоизученные аспекты происхождения, таксономии, общей биологии и особенностей распространения некото-рых антарктических рыб. Так, в семействе нототениевых крайне мало данных по таким вторично-пелагическим высокоширотным видам, обитающим к югу от Южного полярного фронта, как известная лишь по голотипу *Cryothenia amphitreta* Cziko et Cheng, 2006, длиннопёрая нототения *Aethotaxis mitopteryx* DeWitt, 1962 и особенно гвоздарь Световидова *Gvozdarus svetovidovi* Balushkin, 1989, который уже более двух десятилетий известен только по 2 крупным взрослым самкам, пойманным в 1970 и 1988 гг. (Шандиков, Краткий, 1990), а валидность второго вида гвоздаря – *G. balushkini* Voskoboinikova et Kellermann, 1993, описанного по мальку стандартной длиной 29,2 мм, и самостоятельность особого подвида длиннопёрой

нототении – *Aethotaxis mitopteryx pawsoni* Miller, 1993, нуждаются в подтвержде-нии. У белокровковых рыб до сих пор остается невыясненным статус 2 видов, относимых к роду *Cryodraco* – *C. pappenheimi* Regan, 1913 и *C. atkinsoni* Regan, 1914, последний обычно считают младшим сино-нимом *C. antarcticus* Regan, 1914. Необходимы новые данные по цир-кумантарктическому виду – глубинной белокровке *Chionobathyscus dewitti* Andriashev et Neyelov, 1978, а также носорогим белокровкам рода *Channichthys* – локальным эндемикам островов и подводных поднятий подводного хребта Кергелен-Хёрд. Особенно интересными в этом отношении могут быть сведения о видовом составе носорогих белокровок в неизученной южной части ареала рода – районе островов Хёрд и Макдоналдс. Крайне скудны сведения, особенно из глубоко-водной зоны, по жабовидным бородаткам рода *Pogonophryne* – наибо-лее крупному роду среди всех нототениевидных, насчитывающему более 21 вида, из которых половина видов известны всего лишь по одному или двум типовым экземплярам (Shandikov et al., *in print*).

Относительно генеральных перспектив в изучении антарктических рыб следует отметить важность первичного накопления данных по биологии, особенно по размножению, и мониторинга запасов рыб, которые в последние два десятилетия поступают, главным образом, от национальных и международных научных наблюдателей ССАМЛР (АНТКОМ) с глубоководного донного ярусного промысла клыкачей рода *Dissostichus*, а также с пелагического тралового промысла антарктического криля *Euphausia superba*.

Чрезвычайно важными остаются дальнейшие исследования биологического разнообразия, особенно в малоисследованных глубоководных зонах Южного океана, которые могут быть реализованы только благодаря новым сборам и пополнению существующих коллекций рыб. Важная роль на современном этапе отводится молекулярно-генетическим исследованиям, результаты которых во многих случаях позволяют судить не только о степени обособленности отдельных видов или их родственных отношениях, но и, в целом, о процессах эволюции, особенностях видообразования и происхождения предковых форм.

Литература

1. Андрияшев А.П. 1986. Общий обзор фауны донных рыб Антарктики. В кн.: Морфология и распространение рыб Южного океана. – Труды Зоологического института АН СССР. Т. 153. С. 9-45.

2. Балушкин А.В., Петров А.Ф., Прутько В.Г. 2010. *Pogonophryne brevibarbata* sp. nov (Arteidraconidae, Notothenioidei, Perciformes) – новый вид жабовидной бородачки из моря Росса, Антарктика. – Труды Зоологического института РАН. Т. 314. № 4. С. 381-386.
3. Вербицкий М.Я., Квасов Д.Д. 1980. Причины оледенения Антарктиды. В кн.: Антарктика. Доклады межведомственной комиссии по изучению Антарктики. – М: Наука. Вып. 19. С. 23-38.
4. Воскобойникова О.С. 2010. Онтогенетические основы происхождения, эволюции и родственных отношений нототениевидных рыб. – Серия: Исследования фауны морей. Т. 64(72). СПб: Наука. 319 с.
5. Природина В. П., 2010. Кариотипическое и таксономическое разнообразие нототениеидных рыб подотряда Nototheniidae (Perciformes) из Южного океана. – Труды Зоологического института АН СССР. Т. 162. № 4. С. 411-432.
6. Шандиков Г.А. 1987. Обзор остроносых нототений рода *Nototheniops* Balushkin (Nototheniidae) индоокеанского сектора Южного океана. – Труды Зоологического института АН СССР. Т. 153. С. 115-140.
7. Шандиков Г.А. 1995. Возможные пути расселения рыб рода *Nototheniops* (Nototheniidae) в свете периодизации палеоклимата Антарктики. – Труды ЮгНИРО. Т. 41. С. 130-140.
8. Шандиков Г.А., Краткий В.Е., 1990. О поимке второго экземпляра *Gvozdarus svetovidovi* (Nototheniidae) в море Содружества (Восточная Антарктика). – Вопросы ихтиологии. Т. 30. Вып. 3. С. 505-508.
9. Andrews A.P. 1980. Family Bovichthyidae. Congolli. In: Freshwater fishes of South-eastern Australia. P. 167-168.
10. Cziko P.A., Cheng C.-H.C. 2006. A new species of nototheniid (Perciformes: Notothenioidei) fish from McMurdo Sound, Antarctica. – Copeia. 4. P. 752–759.
11. Eakin R.R., Eastman J.T., Matallanas J. 2008. New species of *Pogonophryne* (Pisces, Arteidraconidae) from the Bellingshausen Sea, Antarctica. – Polar Biology. 31. P. 1175–1179.
12. Eakin R.R., Eastman J.T., Near T.J. 2009. A new species and a molecular phylogenetic analysis of the Antarctic fish genus *Pogonophryne* (Notothenioidei: Arteidraconidae). – Copeia. 4. P. 705–713.
13. Near T., Dornburg A., Kuhn K.L., Eastman J.T., Pennington J.N., Patarnello T., Zane L., Fernandez D.A., Jones C.D. 2012. Ancient climate change, antifreeze and the evolutionary diversification of Antarctic fishes. – PNAS. 109(9). P. 3434-3439 + Supplement 1-3pp.
14. Neyelov A.V., Prirodina V.P. 2006. Description of *Harpagifer permitini* sp. nova (Harpagiferidae) from the sublittoral zone of South Georgia and redescription of the littoral *H. georgianus* Nybelin. – J. Ichthyol. 46(1). P. 1-12.
15. Prirodina V.P. 2004. *Harpagifer crozetensis* sp. nova (Harpagiferidae, Notothenioidei) – a new species from the littoral of the Crozet Islands (Indian Ocean Sector of Antarctic). – J. Ichthyol. 44 (5). P. 395–399.
16. Shandikov G.A. 2008. *Channichthys mithridatis* sp. n., a new species of icefishes (Perciformes: Notothenioidei: Channichthyidae) from the Kerguelen Islands area, East Antarctica, with comments on the taxonomic status of *Channichthys normani* – Journal of V.N. Karazin Kharkiv National University. Series: Biology. Kharkiv. 7(814). P. 123–131.
17. Shandikov G.A. 2011. *Channichthys richardsoni* sp. n., a new Antarctic icefish (Perciformes: Notothenioidei: Channichthyidae) from the Kerguelen Islands area, Indian sector of the Southern Ocean. – Journal of V.N. Karazin Kharkiv National University. Series: Biology. Kharkiv. 14(971). P. 125–134.

18. Shandikov G.A., Eakin R.R., Usachev S. (*in print*). A new species of Antarctic plunderfish genus *Pogonophryne* (Perciformes: Notothenioidei: Artedidraconidae) from the deep Ross Sea with new data on the closely related *P. brevibarbata*.

G.A.Shandikov

ANTARCTIC FISH FAUNA: THE ORIGIN AND MODERN ASPECTS

Department of zoology and animal ecology, V.N.Karazin Kharkiv National University

A review provides new data on Antarctic notothenioid fish fauna in comparative aspect for the last 25 years. The perciform suborder Notothenioidei, composed of 8 families and about 48 genera of fishes, numbers about 156 currently recognized species and subspecies among which 10 species have been described during the last 10 years. Several aspects of the origin and current distribution of autochthonous Antarctic fish fauna, adaptations of fishes to the extremely cold environment and evolutionary trends of their adaptive radiation are discussed.