

**О ЛИТОРАЛЬНО-СУБЛИТОРАЛЬНОМ ВИДЕ РЫБ
ИЗ ЗАПАДНОЙ АНТАРКТИКИ — АНТАРКТИЧЕСКОМ
ГАРПАГИФЕРЕ *HARPAGIFER ANTARCTICUS* NYBELIN, 1947
(HARPAGIFERIDAE, NOTOTHENIOIDEI, PISCES)**

**СООБЩЕНИЕ 2. БИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ,
РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ПРОИСХОЖДЕНИЕ
И ВЕРОЯТНЫЕ ПУТИ РАССЕЛЕНИЯ ВИДА**

А.В. НЕЕЛОВ, В.П. ПРИРОДИНА

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, e-mail: antarct@zin.ru

Настоящее сообщение является продолжением исследования авторов по антарктическому гарпагиферу, опубликованного в предыдущем номере данного журнала. По собственным и литературным материалам дано описание биологических и экологических особенностей самого южного представителя антарктических гарпагиферов – *Harpagifer antarcticus* от западных берегов Антарктического п-ва и прилежащих акваторий архипелагов Западной Антарктики, единственного вида рода антарктических рыб, которые обитают как в литорали, так и в верхней сублиторали (до 100 м). Основу материала составили рыбы, пойманные на российской антарктической станции Беллинсгаузен в период 2006–2011 гг., и все доступные литературные источники. Рассматриваются вопросы биологии, экологии, распространения и происхождения от возможной предковой формы, обитавшей в прибрежных водах тихоокеанского сектора Антарктики и юга Южной Америки до их разделения. Обсуждаются вопросы вероятного «продвижения» предковых гарпагиферов на восток, их расселения и независимого видообразования на удаленных субантарктических островах и причины невозможности заселения прибрежных вод приконтинентальных морей Восточной Антарктики

Ключевые слова: рыбы, антарктический гарпагифер, *Harpagifer antarcticus*, Западная Антарктика, биология, экология, распространение, происхождение, расселение и видообразование.

ВВЕДЕНИЕ

В предыдущей статье (Сообщение 1) авторы представили результаты детального исследования систематического положения вида, его номенклатуру, морфологическое описание по собственным материалам и сравнительные замечания с другими видами рода *Harpagifer* из различных акваторий Южного океана. В данном сообщении подробно представлена биологическая и экологическая характеристика вида, разобраны особенности его распространения в водах Западной Антарктики. Рассмотрены вопросы происхождения от возможной предковой формы, обитавшей в прибрежных водах тихоокеанского сектора Антарктики и юга Южной Америки до их разделения. Обсуждаются вопросы вероятного пути «продвижения» предковых гарпагиферов на восток, их расселения и независимого видообразования на удаленных субантарктических островах и причины невозможности заселения прибрежных вод приконтинентальных морей Восточной Антарктики.

БИОЛОГИЯ

Размножение. Антарктическому гарпагиферу, как, скорее всего, вообще всем видам рода, свойственна откладка икры в гнездо и охрана ее в течение 5–6 месяцев вместе самцом и самкой (Daniels, 1978, 1979). Подробное описание особенностей размножения в природе и в аквариуме, ход гамето- и эмбриогенеза у *H. antarcticus* от Южных Оркнейских островов дали М. Уайт и П. Баррен (White, Burren, 1992). Нерест, по данным этих авторов, происходит поздней антарктической осенью и в начале зимы (конец мая–июнь), а выклев в ноябре–декабре. Именно поэтому драгой в заливе Адмиралти не удавалось добыть гарпагиферов в течение многих месяцев года или ловились лишь единичные особи, а в ноябре и декабре было поймано соответственно 10 и 9 взрослых рыб длиной до 10 см (Żadrożny, 1996, Tabl. II; Kulezh, 1999), т.е. когда родители покинули гнездо после выклева личинок в поисках пищи. Появление и распределение личинок *H. antarcticus* в пелагиали у Южных Оркнейских о-вов по месяцам и их размер дает А. Келлерманн (Kellermann, 1989). При этом он отмечает, что первое их появление приходится на октябрь, массовое на ноябрь–декабрь (при длине 7–12 мм), очень мало их в январе–феврале, а в марте они полностью отсутствуют, когда, вероятно, они оседают на дно.

Первое описание и изображение личинок *H. antarcticus* под названием *H. bispinis*, пойманных в пелагиали у Port Lockroy тралом Агассица на глубине 30 м в Borge Bay, Signy Isl., было опубликовано И. Эверсоном (Everson, 1968, 1969). По данным этого автора, полный метаморфоз у них заканчивается поздней антарктической осенью. Л.А. Лисовенко (1987) приводит такие данные диаметра икринок для гарпагиферов от Южных Оркнейских о-вов, также под названием *H. bispinis*, — 2,4–2,8 мм (табл. на с. 342) и от о. Южная Георгия — 2,4–2,6 мм (с. 350), что сходно с размерами икринок гарпагиферов от Port Lockroy (Everson, 1968); абс. плодовитость 0,4–2 тыс. икринок для рыб длиной до 10,4 см, нерест — июль, выклев — ноябрь–январь, появление личинок весна–лето (с. 350). Предличинки антарктического гарпагифера, названные *H. georgianus georgianus*, были пойманы В.Н. Ефременко у Юж. Оркнейских о-вов в пелагиали в пределах шельфовых вод над глубинами 120–350 м весной в ноябре–декабре, а «оформившиеся личинки» (вернее, уже мальки) осенью в марте–апреле (Ефременко, 1982, 1987, с. 360, табл., с. 364). Кроме того, Ефременко сообщает также о поимке икринок гарпагифера в пелагиали над указанными выше глубинами. Это ошибочно, так как этого в принципе не может быть, ибо демерсальные икринки гарпагиферов, откладываемые в гнездо на дне или в укрытие и охраняемые самцом или самкой в течение не менее 150 суток, вплоть до выклева личинок (White, Burren, 1992), никак не могут быть пойманы в толще воды.

С. Ван дер Молен и Х. Маталланас (Van der Molen, Matallanas, 2004, с. 104) для вида *H. spinosus* от о-вов Крозе, представив гистологически детальный ход гаметогенеза и развития ооцитов, на основании наличия в яичниках перед и сразу после овуляции (т.е. в IV и VI стадиях зрелости) ооцитов начала трофоплазматического роста, делают заключение о порционном нересте у гарпагиферов. Однако много ранее (Андрияшев, Буцкая, Фалеева, 1979), а затем (Буцкая, Фалеева, 1987) впервые убедительно показали, что для нототениоидных антарктических видов рыб после нереста характерен переход из VI сразу в стадию VI–III зрелости половых продуктов, при единовременном нересте, минуя стадию VI–II, так как в яичниках уже имеются ооциты нереста будущего года в фазе начала трофоплазматического роста, т.е. развитие

ооцитов от начала вителлогенеза до его завершения длится значительно дольше года. Позже эта особенность оогенеза антарктических рыб была подтверждена и развита в специальных работах многими отечественными исследователями для разных видов рыб Антарктики. Например, (Сильянова, 1981) показала, что стадия зрелости VI–III у всех нототениевых видов рыб длится 4–5 месяцев, т.е. до окончания резорбции фолликулов. В частности, по данным (Манило, 2006), у широколобой нототении (*Notothenia coriiceps*) от о. Galindes (Аргентинские о-ва) эта стадия длится с начала апреля по июль. Эти особенности гаметогенеза для разных экологических и систематических групп антарктических видов рыб были обобщены Л.А. Лисовенко (1987).

Размер, точное время и возраст оседания мальков и перехода к донному образу жизни пока остаются до конца не выясненными, но И. Эверсон (Everson, 1968) считает, что пелагическая стадия у гарпагиферов длится приблизительно 6–7 месяцев, а «полуколючие» молодые рыбы *H. antarcticus* длиной 28 мм от Юж. Оркнейских о-вов уже ведут типичный донный образ жизни.

Все виды рода *Harpagifer* проходят пелагическую стадию в своем развитии в обязательном порядке, как и все без исключения виды нототениоидных рыб. Подтверждением этому является «колючий» малёк, т.е. сублиторальной формы, длиной более 1 см у архипелага Кергелен, пойманный в пелагиали над шельфом (Кондрицкая, 1983), к сожалению, не сохраненный, но виденный А.В. Нееловым. С большой долей уверенности можно говорить, что это был малёк *H. nybelini* (Prirodina, 2002a), т.е. кергеленская «рогатая» форма, по А.П. Андрияшеву. То же с уверенностью можно сказать и о пелагическом мальке гарпагифера длиной 24,5 мм, как «личинки» *H. bispinis*, от о. Южная Георгия (Efremenko, 1983, Fig. 23 b), который, как показано нами ранее (Неелов, Природина, 2006), является мальком сублиторального «колючего» вида *H. permitini*.

Питание. В работах аргентинских ихтиологов (Barrera-Oro, Casaux, 1998; Casaux, 1998) подробно изучено питание *H. antarcticus* как типичного засадчика, из двух различных зон обитания (литораль и сублитораль) от Южных Шетландских о-вов. Экземпляры от о. Кинг Джордж (зал. Potter Cove) были пойманы руками на мелководье, и их основным видом питания были эпибентические гаммариды амфиподы, в составе остальной пищи обычны полихеты, гастроподы и изоподы. Однако из желудков бакланов, ныряющих на глубину 46–100 м (пролив Дрейка, о. Нельсон, Юж. Шетландские о-ва) извлекали гарпагиферов, в желудках которых нашли только антарктический криль. Правда, авторы не уверены, с какой точно глубины эти рыбы были бакланами выловлены. В более ранних работах (Moreno, 1971; Richardson, 1975; Showers, Daniels, Laine, 1977; Targett, 1981; Wiansky, Targett, 1981; Daniels, 1982, 1983 и др.) авторы также считали, что основной пищей *H. antarcticus* в разных местах ареала в течение всего года (кстати, так же как и других видов рода) являются гаммариды, в значительно меньшей степени другие представители бентоса и даже водоросли (Daniels, 1982, Fig. 2). В подробной работе о стратегии питания и пищевой предпочтительности антарктического гарпагифера как засадчика (Duarte, Moreno, 1981) особо подчеркивается узкая избирательность питания амфиподами, преимущественно видом *Gondogenia antarctica* даже при наличии в массе других животных. При этом амфиподы составляют 99,6 % от веса пищевого комка, то есть он является ключевым видом в структуре эпибентического сообщества приливно-отливной зоны. Следует уточнить, что в большинстве этих исследований изучали питание рыб, пойманных с глубин 0–20 м. В свою очередь, этот вид гарпагиферов, кроме потребления в пищу

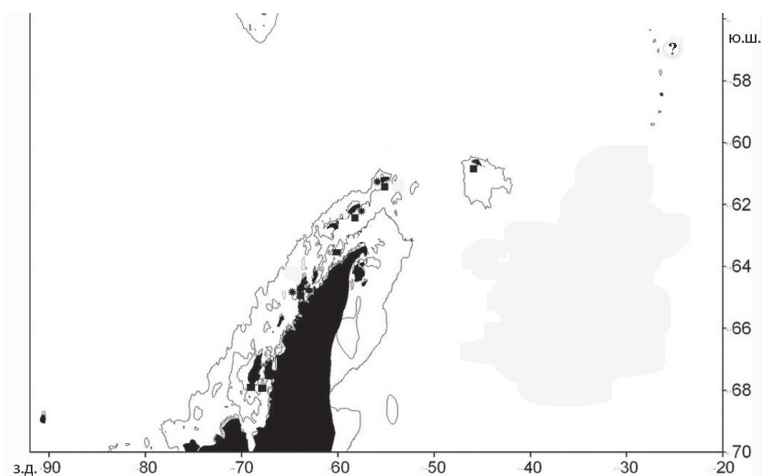


Рис. 1. Места поимок антарктического гарпагифера *Harpagifer antarcticus*.

● — типовое местонахождение вида; * — собственный материал; ■ — находки по литературным источникам; ? — о. Кандлмас, Южные Сандвичевы о-ва, видовая принадлежность к *H. antarcticus* условна. Изобата — 500 м.

бакланами (см. выше), был найден также в желудках широколобой нототении — *N. coriiceps* у о. Galindes (Манило, 2006).

Распространение (рис. 1). *H. antarcticus* достоверно известен пока от западного побережья Антарктического полуострова с прилегающими островами, Южные Шетландские о-ва: о. Кинг Джордж (Ватерлоо), о. Элефант (Мордвинова), Южные Оркнейские о-ва — о. Сайни (Signy Isl.), вероятно, сублитораль о. Кандлмас (гл. 24 и 15–70 м, см. синонимия) и других Южных Сандвичевых о-вов, т.е. не выходит за пределы Грейамовой переходной зоогеографической провинции (Андрияшев, Неелов, 2005) Западной Антарктики (Kuleszh, 1998). Обитает на мелководье от приливно-отливных луж литорали и самой верхней сублиторали до глубины 100 м или несколько более. В нашей коллекции имеется один экз. (ЗИН № 55380), пойманный донным тралом, который проходил на глубинах 115–67–84–85 м. По нашему мнению, рыба была, скорее всего, захвачена тралом на глубине 67–85 м, так как сообщений о поимке этого вида глубже 100 м в литературе не приводится (Tomo, Stadler, 1973; Wyanski, Targett, 1981), за одним исключением — 118 м (Matallanas, 1997, как *H. spinosus*).

У побережья о. Кинг Джордж взрослые особи данного вида были пойманы в лужах среди камней нижней границы отлива в заливе Адмиралти и драгой на глубине до 30 м (Skóra, Neyelov, 1992; Żadrożny, 1996; Kuleszh, 1999), а участниками РАЭ в районе станции Беллинсгаузен и гидробиологами-аквалангистами нашего института как в отливных лужах, так и на глубине 3 и 5 м, т.е. в приливно-отливной, или в литоральной, и в самой верхней сублиторальной зонах. Вместе с тем рыб этого вида вылавливали и, как уже отмечено выше, в верхней сублиторали при драгировке на глубинах до 40 м (Nybelin, 1947; Everson, 1969) и даже до 100 м (Tomo, 1981). При этом в обеих зонах рыбы обычны, во всяком случае в летний период, что для этих районов в этот период года следует считать экологической нормой вида (см. ниже). К сожалению, как уже отмечалось выше, не во всех работах приводятся точные сведения о глубинах поимки рыб этого, а нередко и других видов рода *Harpagifer*, поэтому точный диапазон глубин обитания вида требует дальнейшего уточнения.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Вопросы происхождения *H. antarcticus* от возможной предковой формы

По нашему мнению, *H. antarcticus* является прямой производной формой от предкового вида рода, обитавшего, по-видимому, еще до разделения Антарктики и южной оконечности Южной Америки в общих теплых прибрежных тихоокеанских водах единых тогда континентов. Именно поэтому определенную схожесть в ряде морфологических особенностей у *H. palliolatus*, *H. permitini* и *H. antarcticus*, по нашему мнению, следует рассматривать как проявление их плезиоморфности, оставшейся от общего предка.

После возникновения проливов Дрейка и Брансфилда и разделения Южной Америки и Антарктики в конце миоцена (Кнох, 1960) эволюционная судьба предковой формы по обе стороны пролива сложилась по-разному. Развивающееся выхолаживание антарктических вод, вызванное: 1) образованием Циркумантарктического течения; 2) возникновением локальных прибрежных круговоротов; 3) развитием ледового купола Антарктиды; 4) все большим понижением температуры воды у ее берегов, особенно к востоку от моря Уэдделла, не позволяло предковой форме гарпагифера проникать вдоль континентального берега на восток. Вместе с тем океанологические условия в возникшем море Беллинсгаузена продолжали оставаться менее суровыми, хотя и постепенно также охлаждались, но без образования холодной антарктической шельфовой воды (АШВ) и круглогодичного мощного слоя зимней антарктической водной массы с максимально низкими отрицательными температурами воды (до $-1,9^{\circ}\text{C}$). Такая структура шельфовых вод ныне свойственна прибрежным акваториям вдоль континента от моря Уэдделла до моря Росса на восток включительно, но отсутствует в море Амундсена и особенно в море Беллинсгаузена (Попков, 1980; Антипов, Клепиков, 2010, 2011, 2013; Клепиков, Антипов, 2014). Именно эти акватории, как предполагает П. Конвей с соавторами (Convey et al., 2009), всегда были, есть и будут самыми теплыми прибрежными морями Южного океана. Однако ежегодно происходит образование прибрежного льда в зимний период и понижение зимней температуры поверхностной воды до минимальных минусовых значений на глубинах до 55 м (Krebs, 1974, Fig. 3), хотя в иные годы она не опускалась ниже $-1,4^{\circ}\text{C}$ (Томо, 1969). Такие гидрологические условия приводили, с одной стороны, к необходимости рыбам погружаться глубоко в сублиторальную зону, где ниже на шельфе постоянно присутствовала теплая циркумполярная глубинная вода (ЦГВ) (Антипов, Клепиков, 2010, 2011, 2013; Клепиков, Антипов, 2014), т.е. глубже 55 м; с другой стороны, реализовывать свойственную нототениеидным рыбам возможность выработки антифризов, препятствующих замерзанию жидкостей организма при отрицательных температурах воды, что имеет место у *H. antarcticus* (Tradatti et al., 1983; White, Burren, 1992). В летний период гарпагиферы снова поднимались в верхнюю сублитораль и выше в литоральную зону для откорма, оставаясь надолго там, где температуры на глубинах от 0 до тех же 55 м были уже положительными, а в приливно-отливной зоне даже до $4,5^{\circ}\text{C}$ на глубинах до 3 м. При таких условиях в процессе эволюционных преобразований у современного мелководного *H. antarcticus* постепенно выработались достаточно значительные эврибатность и эвритермность, при сохранении определенных предковых морфологических черт, что проявляется в значительном развитии костных структур скелета и члеников боковой линии туловищной сейсмодатированной системы и сохранении мягких кожных образований на голове. Эврибатность *H. antarcticus* развивалась еще и в связи с тем, что первоначально

мелководные шельфы островов Южноантильской дуги испытывали изостатические вертикальные перемещения, перемежающиеся с трансгрессиями и регрессиями уровня океана, что фактически показано для Южных Шетландских островов (Заморуев, 1976), с уже последующим переуглублением бровки их шельфов до современных 300–350 м (Воронов, 1960; Knox, 1960; Андрияшев, Грузов, 1974). Эти чередующиеся изменения глубины шельфа, вкупе с приливно-отливной амплитудой уровня воды в литоральной зоне в настоящее время до 2,19 м (Clarke, 1996), также сыграли свою роль в развитии эврибатности *H. antarcticus*, что и не «позволило» возникнуть парности видов в пределах известного ныне ареала *H. antarcticus*. Такая парность литоральные – сублиторальные виды свойственна гарпагиферам практически во всех акваториях островных шельфов, насколько это теперь выяснено, более северной и более тепловодной периферии Циркумантарктического течения (Nugeau, 1985; Природина, 2000, 2002a, 2002b, 2004; Нелов, Природина, 2006), хотя детальные исследования рыб многих островных шельфов Южного океана и прилежащих акваторий в этом отношении нуждаются в получении новых достоверных материалов.

Расселение и независимое видообразование на шельфах удаленных субантарктических островов

После становления *H. antarcticus* как самостоятельного вида дальнейшее его проникновение на восток из западных акваторий Антарктического полуострова было возможным лишь вдоль Южноантильской островной дуги (Авилов, Гершанович, 1969) после начала образования проливов Дрейка и Брансфилда: архипелаг Пальмера, Аргентинские острова, Южные Шетландские острова, включая о. Элефант, Южные Оркнейские острова, где океанологические условия уже тогда были или становились сходными с таковыми моря Беллингаузена. Весьма вероятно, что в ряд этого «продвижения» *H. antarcticus* на восток по мелководной тогда талассобатиали банок, вследствие крупных колебаний уровня океана — трансгрессий и регрессий (Линдберг, 1970), возникающего Южноантильского хребта, также могут быть включены южные акватории Южных Сандвичевых островов. И, как выяснено теперь благодаря работам российских гидробиологов-аквалангистов, отсутствие строгой литоральной и самой верхней сублиторальной фауны приконтинентальных морей от моря Уэдделла на восток до моря Росса включительно на глубинах до 2–3 м обусловлено не только отрицательными значениями температуры воды здесь даже в летний период (Клепиков, Антипов, 2014), но и еще двумя абиотическими факторами: истирающим действием приливно-отливной подвижки льда и образованием слоя пресной воды подо льдом в весенне-летний период в результате таяния самого льда и потоков талой воды с берега, из-за чего морская стеногаалинная антарктическая фауна существовать здесь не может (И.А. Мельников, Б.И. Сиренко и С.Ю. Гагаев, личное сообщение). Гидрологические условия прибрежных акваторий о-вов Южноантильской гряды также испытывают в летний период влияние стекающих талых вод прибрежных ледников и распада льда самой акватории, степень развитости которого сильно различается даже в смежные годы (White, 1977, Fig. 1), но гораздо в меньшей степени, что хорошо иллюстрируют исследования в заливе Адмиралти (Саруханян, Токарчик, 1986) и в бухте Ардли (Усов и др., 2012) о. Кинг Джордж. Это, в свою очередь, в эволюции гарпагиферов способствовало выработке большей эвритермности и эвригалинности.

Дальнейшее «продвижение» на восток сублиторальных предков современных гарпагиферов могло происходить как вдоль тогда еще относительно мелководной

талассобатиали (по Андрияшеву, 1979), возникающих океанических хребтов от одной островной акватории к другой, что отмечено выше, так и, по мнению ряда авторов, с «помощью» дрейфа келпов пелагическими личинками и мальками с развивающимся Течением западных ветров вплоть до острова Маккуори (см. выше). Последнее предположение развивается в работах (Кнох, 1960; Miller, 1987, 1993; Eastman, 1991, 1993), а также (Matallanas, 1997). На «невозможность миграций от одной географической точки океана до другой» уже давно указано в работе (Hureau et Tomo, 1976, s. 611).

В результате последовательного заселения каждой следующей островной группы в ее шельфовых водах независимо возникала «мягкая» литоральная форма гарпагифера в не занятой тогда никем свободной мелководной экологической нише с ее богатой пищевой составляющей, обильно представленными здесь амфиподами (DeBroyer et al., 2007). В результате на таких далеко удаленных ныне друг от друга островах или группах островов образовывалась пара близких видов — сублиторальный «колючий или рогатый» и литоральный «мягкий» вид (Nybelin, 1947, 1951; Hureau, 1985; Природина, 2000, 2002, 2002a, 2004; Неелов, Природина, 2006). Абсолютно схожую ситуацию в особенностях видовых островных ареалов обнаруживают пингины и морские котики (Mackintosh, 1960). А сходно направленные морфологические изменения от более или менее «вооруженных» сублиторальных форм к «невооруженным» «мягким» литоральным формам, но никак не наоборот, с полным правом следует считать проявлением закона Луи Долло (Dollo, 1893) о необратимости эволюции, с последующим закреплением новых морфологических структур стабилизирующим отбором (Шмальгаузен, 1969). Эти положения еще раз подтверждают высказанное нами утверждение о происхождении всех литоральных видов гарпагиферов от «вооруженных» сублиторальных предков, если предковым видом считать форму, сходную с современными *H. antarcticus* и *H. palliolatus*, с усилением «вооружения» у всех его сублиторальных потомков.

Весьма вероятно, если исходить из такой концепции расселения и видообразования в роде *Harpagifer*, что виды данного рода из вод о. Маккуори (Природина, 2000) также являются потомками предкового «тепловодного» вида рода, населявшего праморе Беллинсгаузена с прилегающими тихоокеанскими акваториями приконтинентальных антарктических морей, ныне ставшими недоступными для обитания гарпагиферов в силу суровых гидрологических условий, а не попали в акваторию острова Маккуори на келпах с Течением западных ветров, преодолев тысячи миль от архипелага Кергелен до Маккуори в пелагиали, что для этих донных рыб практически невозможно (см. выше).

Удивительным образом особенности ареала видов гарпагиферов повторяют придонно-пелагические сублиторальные виды нототениевых рыб рода *Nototheniops* (сем. Nototheniidae) — остроносые нототении. Согласно работам А.В. Балушкина (1976) и Г.А. Шандикова (1987, 1990, 1995), разные близкие виды и подвиды этого рода, замещающая друг друга, обитают на шельфах различных акваторий Южного океана. При этом предковая форма нототениепсов, как считает Шандиков (1995), была наиболее близка к *N. nybelini*, а ее ареал располагался по Тихоокеанскому побережью Западной Антарктики вплоть до островов Баллени. Эта схема ареала предковой формы нототениепсов практически аналогична выдвигаемой нами концепции ареалов таковой видов гарпагиферов.

Отсюда возникают два интересных вопроса — а есть ли гарпагиферы на шельфе острова Петра I, где обитает *N. nybelini*, и как далеко к югу и юго-западу встречаются

гарпагиферы в самом море Беллинсгаузена? Необходимость и важность исследования до сих пор остающейся практически не изученной ихтиофауны морей Амундсена и Беллинсгаузена подчеркивал А.П. Андрияшев еще 50 лет тому назад (Андрияшев, 1964; Andriashev, 1965), недавно в работе (Matallanas, Olaso, 2007) также особо подчеркнута очень малая изученность фауны рыб этих морей. На эти вопросы не проливает свет и исследование (Томо, 1973) и вышеупомянутых (Matallanas, Olaso, 2007), так как у них в море Беллинсгаузена минимальная глубина тралений была 355 м и, естественно, гарпагиферы в траловых уловах никак не могли там быть, а из шести траловых ловов у о. Петра I в улове трала с глубины 86 м были лишь нототении и трематомы, остальные траления здесь были сделаны также глубже. В траловых сборах Е.Н. Грузова и А.Ф. Пушкина в 1973 г. (13-я САЭ) от о. Петра I гарпагиферов тоже не было. В лаборатории ихтиологии ЗИН РАН также имеется небольшая коллекция рыб из сборов единственной циркумantarктической рыбохозяйственной экспедиции, организованной ТИНРО на судне БМРТ «Пелагида» в 1969–1970 гг., собранных ихтиологом И.И. Серобабой в морях Росса, Беллинсгаузена и от Земли Грейама при промысловых тралениях. Однако гарпагиферов, естественно, в этих сборах также не было и не могло быть. Поэтому особо интересно и важно было бы обнаружение гарпагифера в юго-восточных водах моря Беллинсгаузена, например в прибрежье о. Александра, что реально подтвердило бы развиваемую нами концепцию их происхождения и расселения как часть эволюционного развития автохтонной фауны Антарктики, самой Антарктиды и окружающих ее приконтинентальных морей. Таким образом, результаты ихтиологических исследований не только подтверждают данные океанологов о структуре водных масс на шельфе моря Беллинсгаузена, но и в определенной степени помогают понять их исторический генезис. Именно поэтому так необходимо проведение натурных экспедиционных, тесно связанных между собой биологических и океанографических работ в различных районах тихоокеанского сектора Южного океана, равно как и на шельфах антарктических островов, фауна которых еще не исследована в этом отношении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авилов И.К., Гершанович Д.И. Рельеф дна моря Скотия // Тр. ВНИРО. 1969. Т. 66. С. 34–62.
- Андрияшев А.П. Обзор фауны рыб Антарктики // Исслед. фауны морей. Вып. II (X). Рез. биол. исслед. Сов. антаркт. эксп. (1955–1958 гг.). М.; Л: Наука, 1964. Т. 2. С. 335–386.
- Андрияшев А.П. О некоторых вопросах вертикальной зональности морской донной фауны // Биологические ресурсы Мирового океана / Под ред. П.А. Моисеева. М.: Изд-во «Наука», 1979. С. 117–138.
- Андрияшев А.П., Буцкая Н.А., Фалеева Т.И. Половые циклы антарктических рыб *Trematomus bernacchii* и *Pagothenia borchgrevinki* (Nototheniidae) в связи с адаптацией к условиям обитания // Докл. АН СССР. 1979. Т. 249. № 2. С. 499–502.
- Андрияшев А.П., Грузов Е.Н. Биологические сообщества у берегов Антарктиды // Наука и человечество. М.: Знание, 1974. С. 100–121.
- Андрияшев А.П., Неелов А.В. Карта Б. Зоогеографическое деление Антарктической области. Атлас Мирового океана. СПб.: Изд-во ГКУ ВМФ РФ, 2005. Т. VI. Антарктика. Л. 261. Кальмары. Донные рыбы.
- Антипов Н.Н., Клепиков А.В. Океанографические работы в Южном океане в сезонный период 55-й РАЭ // Российские полярные исследования. 2010. № 1. С. 35–37.

- Антипов Н.Н., Клепиков А.В. Океанографические работы в сезонный период 56-й РАЭ // Информ.-аналит. сборник. 2011. № 2 (4). С. 10–13.
- Антипов Н.Н., Клепиков А.В. Морские научные наблюдения в Южном океане в сезонный период 58-й РАЭ // Российские полярные исследования. 2013. № 2 (12). С. 26–31.
- Балушкин А.В. Обзор видов группы «larseni» рода *Notothenia* Rich. // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16. Вып. 1 (96). С. 3–15.
- Буцкая Н.А., Фалеева Т.И. Сезонные изменения в гонадах и плодовитость антарктических рыб *Trematomus bernacchii* Boulenger, *Trematomus hansonii* Boulenger и *Pagothenia borchgrevinki* (Boulenger) (Nototheniidae) // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27. Вып. 1. С. 114–123.
- Воронов П.С. Опыт реставрации ледникового щита Антарктиды эпохи максимального оледенения Земли // Информ. бюлл. САЭ. 1960. № 23. С. 15–19.
- Грузов Е.Н., Пушкин А.Ф. Результаты подводных гидробиологических исследований // Тр. Сов. антаркт. экспед. 1973. Т. 56. С. 121–134.
- Ефременко В.Н. Распределение личинок нототениевых рыб в антарктической части моря Скотия // Особенности размножения, распределения икры, личинок и молоди массовых видов нототениевых рыб. М.: ВНИРО, 1982. С. 17–26.
- Ефременко В.Н. Видовой состав и распределение ихтиопланктона в Антарктике // Биол. ресурсы Арктики и Антарктики. М.: Изд-во «Наука», 1987. С. 358–373.
- Заморуев В.В. Следы колебаний уровня океана на Южно-Шетландских островах // Колебания уровня мирового океана в плейстоцене. Л.: Географическое общество СССР, 1975. С. 116–121.
- Клепиков А.В., Антипов Н.Н. Особенности формирования и распространения водных масс на шельфе и материковом склоне вокруг Антарктиды // Лед и снег. Морские, речные и озерные льды. 2014. № 4 (128). С. 81–94.
- Кондрицкая С.И. Ихтиопланктон шельфа острова Кергелен // Проблемы раннего онтогенеза рыб: Тез. докл. III Всесоюз. совещ. Калининград, 1983. С. 108–110.
- Линдберг Г.У. Парадоксальные выводы биогеографии в свете новейших данных океанической геологии и геофизики // Зоол. журнал. 1970. Т. XLIX. Вып. 11. С. 1605–1613.
- Лисовенко Л.А. Репродуктивная биология антарктических рыб в связи с условиями их обитания // Биол. ресурсы Арктики и Антарктики. М.: Изд-во «Наука», 1987. С. 337–357.
- Манило Л.Г. Ихтиофауна и морфометрическая характеристика массовых видов рыб прибрежных вод Аргентинских островов (Антарктика) (по материалам зимовки 9-й украинской антарктической экспедиции 2004–2005 гг.) // Збірник праць зоологічного музею. 2006. № 38. С. 5–22.
- Неелов А.В., Природина В.П. Описание *Harpagifer permitini* sp. nova (Harpagiferidae) с сублиторали острова Южная Георгия и переописание литорального *H. georgianus* Nybelin // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46. № 1. С. 5–16.
- Попков В.В. Особенности распределения поверхностной температуры воды в районе моря Беллинсгаузена // Информ. бюлл. САЭ. 1980. № 101. С. 35–38.
- Природина В.П. О систематическом положении литоральных и глубинных видов рода *Harpagifer* (Harpagiferidae, Notothenioidei) от острова Маккуори с описанием двух новых видов // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 4. 2000. С. 438–445.
- Природина В.П. Систематическое положение литоральных и глубинных видов рода *Harpagifer* (Harpagiferidae, Notothenioidei) из Кергеленской зоогеографической подобласти. // Тез. докл. науч. конф. «Исследования и охрана окружающей среды Антарктики», СПб, 13–15 ноября 2002 г. Экспресс-информация № 15. ААНИИ. 2002а. С. 86–87.
- Природина В.П. Переописание литоральных и глубинных видов рода *Harpagifer* (Harpagiferidae, Notothenioidei) из Кергеленского региона (Субантарктика) с описанием нового вида. // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 6. 2002б. С. 731–743.

Природина В.П. *Harpagifer crozetensis* sp. nova (Harpagiferidae, Notothenioidei) – новый вид с литорали островов Крозе (Индоокеанский сектор Антарктики) // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 3. 2004. С. 419–423.

Саруханян Э.И., Токарчик Р. Гидрологические условия в заливе Адмиралти летом 1982 г. // Информ. бюлл. Совет. антаркт. эксп. 1986. № 108. С. 78–85.

Сильянова З.С. Оогенез и стадии зрелости рыб семейства Nototheniidae // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21. Вып. 4. С. 687–694.

Усов Н.В., Неелов А.В., Поважный В.В., Семин В.Л., Тихоненков Д.В. Сезонная и межгодовая динамика видового состава и обилия зоопланктона в бухте Ардли (о. Кинг Джордж, Южные Шетландские острова) // Проблемы Арктики и Антарктики. 2012. № 3 (93). С. 51–65.

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.

Шандиков Г.А. Обзор остроносых нототений рода *Nototheniops* (Nototheniidae) Антарктики: Автореф. дис. ... канд. биолог. наук. Л.: ЛГУ, 1990. 17 с.

Шандиков Г.А. Возможные пути расселения рыб рода *Nototheniops* (Nototheniidae) в свете периодизации истории палеоклимата Антарктики // Тр. Южн. науч.-исслед. ин-та морс. рыбн. хоз-ва и океаногр. 1995. Т. 41. С. 130–137.

Шандиков Г.А. Ихтиофауна Антарктики: история формирования и современный облик // Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології: Матеріали V Міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції. Чернівці: Книги-XXI, 2012. С. 258–263.

Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Изд-во «Наука», 1969. 493 с.

Andriashev A.P. A general review of the Antarctic fish fauna // Biogeography and Ecology in Antarctica /Eds. by P. van Oye & J. van Mieghem. Hagu: Junk, 1965. P. 491–550.

Barrera-Oro E., Casaux R. Ecology of demersal fish species from Potter Cove // The Potter Cove Coastal Ecosystem – Synopsis. 1998. P. 156–167.

Casaux R. The contrasting diet of *Harpagifer antarcticus* (Notothenioidei, Harpagiferidae) at two localities of the South Shetland Islands, Antarctica // Polar Biol. 1998. Vol. 19. P. 283–285.

Clarke A. The distribution of Antarctic marine benthic communities // Foundations for Ecological Research West of the Aantarctic Peninsula. Antarctic Research. Ser. 1996. Vol. 70. P. 219–230.

Convey P., Bindshadler R., Di Prisco G., Fahrbach E., Gutt J., Hodgson D.A., Mayewski P.A., Summerhayes C.P., Turner J. and the ACCE Consortium. Review Antarctic climate change and the environment // Antarctic Science. 2009. Vol. 21. № 6. P. 541–563.

Daniels R.A. Nesting behavior of *Harpagifer bispinis* in Arthur Harbor, Antarctic Peninsula // J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12. P. 465–474.

Daniels R.A. Nest guard replacement in the Antarctic fish *H. bispinis*: Possible Altruistic Behavior // Science. 1979. Vol. 205. № 4408. P. 75–77.

Daniels R.A. Feeding ecology of some fishes of the Antarctic Peninsula // Fish Bull. 1982. Vol. 80. P. 575–588.

Daniels R.A. Demographic characteristics of the Antarctic plunder fish, *Harpagifer bispinis antarcticus* // Mar. Ecol. Progress Ser. 1983. Vol. 13. P. 181–187.

Daniels R.A., Lipps J.H. Distribution and ecology of fishes of the Antarctic Peninsula // J. Biogeogr. 1982. Vol. 9. P. 1–9.

Duarte W., Moreno C. The specialised diat of *Harpagifer bispinis*: its effect on the diversity of Antarctic intertidal amphipoda // Hydrobiologia. 1981. Vol. 80. P. 241–250.

DeBroeyr C., Lowry J.K., Jażdżewski K., Roberts H. Census of Antarctic marine life. Synopsis of the Amphipoda of the Southern Ocean. Vol. 1. (Ed. by C. DeBroeyr) // Bull. de Liinst. Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Brussel. 2007. Vol. 77. 324 p.

- Dollo L.* Les lois de l'évolution // Bull. Soc. belg. géol., paléontol. et hydrol. 1893. Vol. 7. P. 164–166.
- 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.
- Eastman J.T.* Evolution and diversification of Antarctic notothenioid fishes // Amer. Zool. 1991. Vol. 31. P. 93–109.
- Eastman J.T.* Antarctic fish biology: evolution in a unique environment. San Diego: Academic Press, 1993. 322 p.
- Efremenko V.N.* Atlas of fish larvae of the Southern Ocean // Cybium. 1983. Vol. 7. № 2. P. 3–74.
- Everson I.* Larval stages of certain Antarctic fishes // Brit. Antarct. Surv. 1968. Bull. № 16. P. 65–70.
- Everson I.* Inshore fishes from the South Orkney and South Shetland Islands, the Antarctic Peninsula and South Georgia // Brit. Antarct. Surv. Bull. 1969. № 19. P. 89–96.
- Hureau J.-C.* Harpagiferidae // FAO Spec. Identificat. Sheets. Rome. FAO 1985. P. 286–288.
- Hureau J.-C., Tomo A.* Variations morphologiques des especes du genre *Harpagifer* (Teleosteens, Nototheniiformes) en fonction de leur distribution géographique // Rev. trav. Inst. Scient. Trav. Pêch. marit. 1976. Vol. 40. № 3–4. P. 609–611.
- Kellermann A.* The larval fish community in the zone of seasonal pack-ice cover and its seasonal and interannual variability // Archiv für Fischereiwissenschaft. 1989. Vol. 39. S. 81–109.
- Knox G.A.* Littoral ecology and biogeography of the Southern oceans // Proc. Royal Soc., Ser. B, Biol. Sci. London. 1960. Vol. 152. № 949. P. 577–624.
- Krebs W.N.* Physical-chemical oceanography of Arthur Harbor, Anvers Island // Antarctic J. 1974. Vol. IX. № 5. P. 219–221.
- Kulesz J.* Fishes of the Western Antarctic. A Review // Pol. Archiwum Hydrobiol. 1998. Vol. XLV. № 1. P. 103–129.
- Kulesz J.* Ichthyofauna of lagoons of the Admiralty Bay (King George Island, Antarctica) in 1997 // Pol. Archiwum Hydrobiol. 1999. Vol. XLVI. № 2. P. 173–184.
- Mackintosh N.A.* The pattern of distribution of the antarctic fauna // Proc. Royal Soc., Ser. B, Biol. Sci. London. 1960. Vol. 152. № 949. P. 624–631.
- Matallanas J.* Sobre algunos peces con interés biogeográfico de las Islas Orcadas del Sur. // Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología). 1997. Vol. 93. P. 87–92.
- Matallanas J., Olaso I.* Fishes of the Bellingshausen Sea and Peter I Island // Polar Biol. 2007. № 30. P. 333–341.
- Miller R.G.* Origins and pathways possible for the fishes of the Antarctic Ocean / Kullader S.O., Fernholm B. (eds.) // Proc. V Congr. Europ. Ichthyol. Stockholm, 1985. P. 373–380.
- Miller R.G.* A history and atlas of the fishes of the Antarctic ocean. Carson City, Nevada: Foresta Inst. for Ocean and Mountain Studies. 1993. 792 p.
- Moreno C.M.* Somatometria y alimentacion natural de *Harpagifer georgianus antarcticus* Nybelin, en Bahia Filds, Isla Rey Jorge, Antártica // Bol. Inst. Antárt. Chileno. 1971. № 6. P. 9–12.
- Nybelin O.* Antarctic fishes // Sci. Results Norweg. Antarct. Exped. 1927–1928. 1947. № 26. P. 1–76.
- Nybelin O.* Subantarctic and Antarctic fishes // Sci. Results of the “Brategg” Exped. 1947–48. 1951. № 2. P. 1–32.
- Richardson M.* The dietary composition of some Antarctic fish // Brit. Antarct. Surv. Bull. 1975. № 41/42. P. 113–120.
- Showers W.J. Jr., Daniels R.A., Laine D.* Marine biology at Palmer Station, 1975 austral winter // Antarctic Jour. 1977. Vol. XII. № 1, 2. P. 22–25.

- Targett Th. Trophic ecology and structure of coastal Antarctic fish communities // Mar. Ecology – Progress Ser. 1981. Vol. 4. P. 243–263.
- Tomo A.P. Taxonomia y biología de los peces costeros de Puerto Paraíso (Costo de Danco, Peninsula Antarctica) // Contrib. del Inst. Antartico Argentino. 1969. № 110. S. 3–18.
- Tomo A.P. Notas biológicas sobre la Isla Pedro I // Contrib. del Inst. Antartico Argentino. 1973. № 161. S. 1–26, Figs. 1–11.
- Tradatti C.E., Badran A.F., Bussato D. Anticongelantes biológicos en *Harpagifer antarcticus* // Inst. Antarc. Argentino Contrib. 1983. № 301. P. 1–9.
- Van der Molen S., Matallanas J. Reproductive biology of female Antarctic spiny plunderfish *Harpagifer spinosus* (Notothenioidei: Harpagiferidae), from Îles Crozet // Antarctic Science. 2004. Vol. 16. № 2. P. 99–105.
- White M.G. Ecological adaptations by Antarctic Poikilotherms to the Polar Marine Environment // Adapt. within Antarc. Ecosyst.: Proc. Third SCAR Symposium on Antarctic Biology / Ed by G.A. Llano. Washington. 1977. P. 197–208.
- White M.G., Burren P.J. Reproduction and larval growth of *Harpagifer antarcticus* Nybelin (Pisces, Notothenioidei) // Antarctic Sciences. 1992. Vol. 4. № 4. P. 421–430.
- Wyanski D.M., Targett Th.E. Feeding biology of fishes in the endemic Antarctic Harpagiferidae // Copeia. 1981. № 3. P. 686–693.
- Żadrozny T. Fishes of Admiralty Bay caught in 1994 and 1995 (King George Island, South Shetland Islands, Antarctica) // Polskie Archiwum Hydrobiologii. 1996. Vol. 45. P. 347–354.

A.V. NEYELOV, V.P. PRIRODINA

ABOUT THE LITTORAL-SUBLITTORAL SPECIES OF FISH FROM THE WESTERN ANTARCTIC — *HARPAGIFER ANTARCTICUS* NYBELIN, 1947 (HARPAGIFERIDAE, NOTOTHENIOIDEI, PISCES)

REPORT 2. BIOLOGICAL AND ECOLOGICAL PECULIARITIES, DISTRIBUTION PATTERNS, ORIGIN AND PROBABLE PASSWAYS OF DISPERSE OF THE SPECIES

This report is a continuation of the study of *H. antarcticus* by authors published in the previous issue of this magazine. On our and literary data on the most southern representative of the genus *Harpagifer* – *H. antarcticus* from the western coasts of the Antarctic Peninsula and the neighboring waters of the archipelagos of the Western Antarctic a descriptions of biological and ecological peculiarities are given as the only species of the genus inhabiting both littoral and upper sublittoral zones (up to 100 m depth). The base of our materials consists of fishes collected at the Russian Antarctic station Bellingshausen in 2006–2011. Also distribution patterns and problems of the origin of the species from possible ancestor form inhabited in near coast waters of the Pacific sector of the Antarctic and the south parts of the South America up to their division are considered and discussed. The problems of “advance” of harpagifer ancestor, its origin and speciation independent on far distant subantarctic islands and some causes of impossibility to occupy coast waters of the Continental seas of the Eastern Antarctic are discussed.

Keywords: antarctic fishes, antarctic harpagifer, *Harpagifer antarcticus*, biology, ecology, distribution patterns, Western Antarctic, origin, dispersal routes, speciation.