

На правах рукописи

БАННИКОВ Александр Федорович

**ИСКОПАЕМЫЕ КОЛЮЧЕПЕРЫЕ РЫБЫ
(АСАНТНОРТЕРУГИ): СИСТЕМАТИКА,
ФИЛОГЕНИЯ И РОЛЬ В КАЙНОЗОЙСКИХ
ИХТИОКОМПЛЕКСАХ ТЕТИСА
И ПАРАТЕТИСА**

Специальность 25.00.02 – палеонтология
и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва - 2009

Работа выполнена в Палеонтологическом институте
им. А.А. Борисяка Российской академии наук

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Васильева Екатерина Денисовна,
Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова

доктор биологических наук Ивахненко Михаил Феодосьевич,
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

доктор биологических наук Котляр Александр Николаевич,
Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН

Ведущая организация: Зоологический институт РАН

Защита состоится 20 января 2010 г. в 15-00 на заседании
Диссертационного совета Д.002.212.01 при Палеонтологическом
институте им. А.А. Борисяка РАН по адресу: 117647, Москва,
Профсоюзная ул., 123, конференц-зал.

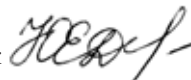
С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ОБН
(Москва, Ленинский проспект, 33)

Автореферат разослан « ____ » декабря 2009 г.

Ученый секретарь

Диссертационного совета,

кандидат геолого-минералогических наук



Ю.Е. Демиденко

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Костистые рыбы (Teleostei) преобладают среди рыб в кайнозойских и позднемезозойских комплексах и в современной ихтиофауне. Их обильные, полные, хорошо сохранившиеся остатки являются высоко информативным источником морфологических данных (особенно если возможна препаровка материала методом переноса), и они также важны для палеобиогеографии и стратиграфии. По примерным оценкам большинства авторов, насчитывается около 26000 современных видов костистых. Acanthopterygii (Percomorpha), или колючеперые рыбы (группировка наиболее филогенетически продвинутых отрядов Teleostei) – самая крупная и разнообразная группа костистых рыб, включающая около 15000 современных видов, сгруппированных в примерно 275 семейств, что приближается к 60 % современных Teleostei или около трети всех ныне живущих позвоночных. Подавляющее большинство семейств колючеперых являются исключительно или преимущественно морскими; не более четверти видов современных колючеперых обитают в пресных водах. С начала кайнозоя Acanthopterygii начинают преобладать по числу таксонов в комплексах морских костистых рыб; большинство их отрядов впервые появляются в позднем мелу, а самый молодой из современных отрядов, Scorpaeniformes, известен в ископаемом состоянии начиная с ипра (ранний эоцен). Интенсивная адаптивная радиация колючеперых привела к освоению ими большинства экологических ниш (кроме батиали) уже в начале кайнозоя. Основные местонахождения морских колючеперых приурочены к отложениям Тетиса – Паратетиса, в том числе богатейшее из известных местонахождений морских кайнозойских костистых рыб в нижнем-среднем эоцене Северной Италии (Монте-Болька). Наиболее представительные местонахождения морских рыб другого возраста расположены в основном на территории юга европейской части России и сопредельных стран – танет Туркменистана, бартон, рюпель (нижний майкоп) и аквитан-бурдигал (верхний майкоп) Северного Кавказа, сармат Молдавии. Ряд ассоциаций кайнозойских рыб Западной Европы описаны только по отолитам. Несмотря на то, что кайнозойская история морских рыб наилучшим образом документирована в отложениях Тетиса и Паратетиса, недостаточная изученность таксономического состава палеоген-неогеновых колючеперых и их распространения во времени и пространстве препятствовала определению и обоснованию филогенетических связей между их вымершими и современными группами. Отсюда вытекает актуальность изучения кайнозойских Acanthopterygii Тетиса и Паратетиса.

Цель работы. Главная цель работы состояла в характеристике кайнозойского этапа в развитии колючеперых рыб на материале Тетиса и Паратетиса; изучении разнообразия Acanthopterygii и их роли в комплексах морских Teleostei, выявлении их происхождения и филогенетических связей, распространения во времени и пространстве. В связи с этой целью поставлены и решены следующие конкретные задачи:

1. Ревизия систематической принадлежности, стратиграфического и географического распространения известных находок кайнозойских колючеперых рыб Тетиса и Паратетиса и определение их роли в ископаемых фаунах костистых рыб.

2. Описание новых материалов по морским кайнозойским колючеперым рыбам, существенно дополняющих сведения о палеоген-неогеновом этапе эволюции этих рыб.

3. Анализ филогении крупных групп Acanthopterygii, наиболее полно представленных в ископаемой летописи, с целью прослеживания их эволюционной истории в кайнозое.

4. Определение этапности в развитии групп колючеперых в связи с изменениями климата и физико-гидрологической обстановки в бассейнах Тетиса и Паратетиса в течение кайнозоя.

Материал и методы. Основой работы послужили коллекции Палеонтологического института им. А.А. Борисьяка РАН (несколько тысяч экз.), собранные автором в 1978-2007 гг. в среднем эоцене – среднем миоцене Северного Кавказа и Крыма, сармате Молдавии, а также сборы П.Г. Данильченко, А.А. Свиченской, Е.К. Сычевской, И.В. Киселева, А.К. Рождественского и др. из верхнего палеоцена Туркменистана, среднего эоцена Грузии, олигоцен-миоцена Северного Кавказа, Азербайджана и Абхазии, миоцена Крыма, олигоцена Украинских Карпат, сармата Молдавии и среднего эоцена Казахстана. Колючеперые рыбы имеются в переданных в Лабораторию палеоихтиологии ПИН сборах разных лет сотрудников ПИН (Я.М. Эглон, Р.Л. Мерклин, И.А. Гончарова) и геологов различных организаций, открывших большинство местонахождений рыб (К.П. Калицкий, В.В. Богачев, В.П. Смирнов, Н.М. Леднев, И.А. Собиев, А.К. Богданович, В.А. Гроссгейм, О.С. Вялов и др.). Во время научных командировок были изучены коллекции ископаемых рыб (мел-плиоцен) Средиземноморья и Средней Европы из музеев Италии (Верона, Падуа, Милан, Пиза, Триест, Болька), Польши (Вроцлав), Румынии (Пьятра-Нямц), Германии (Дармштадт), США (Вашингтон, Чикаго, Нью-Йорк), Франции (Париж) и из частных коллекций Ф. Баккья (F. Bacchia, Триест) и Л. Капассо (L. Capasso, Кьети). Кроме того, автору были присланы для изучения несколько образцов с раннемиоценовыми рыбами из Индии и олигоценовыми рыбами из Румынии. Исследование ископаемых костистых невозможно без сравнения с современными формами. Автором использованы данные, полученные при работе с сухими скелетами современных рыб, осветленными и окрашенными ализариновыми препаратами и рентгенограммами рыб из коллекций Смитсоновского института (Вашингтон), Зоологического института РАН (С.-Петербург), Естественноисторического музея Вероны, Зоологического музея МГУ, Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН и ВНИРО (Москва), и собственной остеологической коллекции.

При обработке ископаемого материала по рыбам использовались общепотребительные методы. При препарировании материала в ряде случаев использован недавно предложенный метод переноса для кислотного препарирования (материал из Монте-Больки, Италия) и размачивания глины в воде (олигоценый материал из Северного Кавказа).

Личный авторский вклад в работу. Автором определена цель работы и поставлены задачи, направленные на решение самостоятельно сформулированных научных проблем. В основу диссертации положены авторские исследования, проводившиеся на протяжении последних 30 лет. Большая часть материалов собрана автором в экспедициях 1978-2007 гг. в эоцен-миоценовых отложениях Кавказа, Крыма и Молдавии. Тонкое препарирование образцов, большая часть иллюстраций и фотографий выполнены автором.

Научная новизна работы. Работа представляет собой первое крупное монографическое исследование, посвященное кайнозойским колючеперым рыбам Тетиса и Паратетиса в целом (ранее изучались лишь отдельные их группы). Систематика многих таксонов существенно пересмотрена, восстановлена валидность отдельных ископаемых родов, долгое время считавшихся синонимами современных родов, таких как трихиурод *Anenchelum* Blainville и капроид *Proantigonia* Kramberger. Присутствие многих таксонов колючеперых разного ранга в кайнозое юга европейской

части России (Предкавказье), сопредельных территорий и Италии не подтвердилось, а ряд из них сведены в синонимию. Существенно новыми являются выводы о филологии ряда групп *Acanthopterygii*. Автором описаны 90 новых видов колючеперых (Сев. Кавказ – 33; Крым – 4; Туркменистан – 7; Азербайджан – 5; Молдавия – 6; Абхазия – 1; Украинские Карпаты – 1; Казахстан (Мангышлак) – 1; Италия (Монте-Болька) – 23; Польша – 3; Румыния – 6), установлено 54 новых рода, 7 подсемейств и 12 семейств. Тем самым известное таксономическое разнообразие колючеперых рыб Тетиса и Паратетиса существенно увеличено.

Основные защищаемые положения: 1. *Acanthopterygii* доминировали в шельфовых кайнозойских фаунах рыб Тетиса и Паратетиса: их доля составляла от 66-67 % костистых рыб в фаунах чокрака и хадума Восточного Паратетиса (Сев. Кавказ) до 86 % – в баргонской фауне Тетиса (Сев. Кавказ) и 88 % – в сармате Паратетиса (Молдавия). С территории юга России и сопредельных стран по остеологическим остаткам известно не менее 220 видов колючеперых рыб, представляющих 73 семейства и роды *incertae sedis* 11-ти отрядов.

2. Сравнение предложенных новых схем филогенетических и таксономических отношений крупных групп *Acanthopterygii*, достаточно полно представленных в ископаемой летописи (семейства *Zeidae* и *Sarangidae*, подотряды *Acanthuroidei* и *Scombroidei*), с результатами кладистического анализа родственных отношений различных групп рыб свидетельствует о том, что включение даже неполных ископаемых материалов в кладистический анализ, привнося уникальную информацию о биологической истории клады, позволяет увеличить точность кладограммы.

3. Согласно палеонтологическим данным, семейство *Sphyraenidae* не может входить в состав подотряда *Scombroidei*, а мечерыловидные не являются терминальной кладой в эволюции *Scombridae*, а представляют особый подотряд *Xiphoidei* в составе *Perciformes*; длительность эволюционной истории мечерыловидных никак не меньше таковой скумбриевых. Это противоречит кладограмме, основанной на неонтологических данных, без анализа генезиса апоморфных признаков.

4. В истории развития ихтиофауны Тетиса на естественную неполноту палеонтологической летописи рыб накладывается пробел длиной примерно в 20 млн. лет (с конца кампана до конца танета), приходящийся на время становления основных групп окунеобразных и многих других отрядов *Acanthopterygii*. В позднем танете из надсемейственных категорий колючеперых существовали уже все отряды, кроме *Scorpaeniformes* и *Pleuronectiformes*, впервые появившихся в ипре. Большинство из 20 диагностируемых подотрядов *Perciformes* известны уже с конца палеоцена (*Percoidei*, *Acanthuroidei*, *Scombroidei*, *Xiphoidei*, *Stromateoidei*) и с эоцена (*Labroidei*, *Callionymoidei*, *Channoidei* – с ипра, *Trachinoidei* – с бартона, *Gobioidei*, *Notothenoidei* – с приабона).

5. Подотряд *Percoidei*, крупнейший из подотрядов *Perciformes*, представляет собой гетерогенную и не монофилетическую группировку. Из-за огромной адаптивной пластичности перкоидных рыб многие их морфологические особенности обусловлены параллельной и конвергентной эволюцией, что затрудняет оценку их филогенетического значения. Поскольку у ископаемых перкоидов для изучения доступен ограниченный набор признаков, при их описании следует проводить сравнительный анализ всех морфологических особенностей, даже таких с неопределенным таксономическим и филогенетическим значением. Если ископаемые таксоны базальных перкоидов известны неполно, и они не могут быть недвусмысленно отнесены к какой-либо из современных монофилетических групп, следует употреблять категорию *incertae sedis*.

6. Из ихтиофауны крупнейшего эоценового тетического местонахождения Монте-Болька (Италия) должны быть исключены рыбы семейств Ogcosephalidae, Serranidae, Moronidae, Percidae, Terapontidae, Haemulidae, Mullidae, Chaetodontidae, Euploidae, Trachinidae и Blenniidae и современных родов *Caranx*, *Apogon*, *Antigonia* и *Auxis*. В то же время список рыб Монте-Больки должен быть дополнен представителями семейств Gerreidae, Apolectidae, Lutjanidae, Euzaphlegidae, Palaerhynchidae, Centrolophidae и новых ископаемых семейств Rhamphognathidae, Mesogasteridae, Quasimullidae, Eocottidae, Tortonesidae, Sorbinipercidae, Zorzinichthyidae, Acanthonemidae, Massalongiidae.

Теоретическое и практическое значение. Результаты исследований вносят вклад в изучение эволюции биологического разнообразия колючеперых рыб в кайнозое, когда они доминируют в фауне морских рыб; в дальнейшую разработку системы костистых рыб, морфологии и филогении таксономических групп Acanthopterygii разного ранга и отрядов Lampridiformes, Zeiformes, Perciformes и Tetraodontiformes в целом. Результаты диссертации могут быть использованы для корреляции разновозрастных осадочных толщ и в курсах ихтиологии для студентов высших учебных заведений. Описания и иллюстрации, включенные в диссертацию, могут являться практическим пособием по определению ископаемых колючеперых специалистами различного профиля.

Апробация и публикация результатов. Основные результаты исследования были представлены и доложены на Всесоюзном палеоихтиологическом совещании (Москва, 1977 г.), заседаниях Московского общества испытателей природы (1977, 1979 гг.), конференциях, посвященных 80-летию (Москва, 1980) и 90-летию (Москва, 1990) со дня рождения Д.В. Обручева, международной конференции «Монумент Месельские копи – перспективы и отношения» (Дармштадт, 1991), VIII международном симпозиуме «Первые позвоночные / низшие позвоночные» (Париж, 1995), IX международном конгрессе европейских ихтиологов (СЕИ 9) «Биоразнообразие рыб» (Триест, 1997), IV Международном симпозиуме по мезозойским рыбам (Мирафлорес-дела-Сьерра, Испания, 2005), семинаре в ЗИН РАН (2008).

По теме диссертации опубликовано 109 работ, в том числе 7 монографий, из общего списка публикаций в 129 названий. Ссылки на статьи диссертанта приведены цифрами, соответствующими номерам в списке основных публикаций.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения и приложения. Работа изложена на 386 стр. машинописного текста. Приложение включает список литературы из 651 наименований (из них 478 на иностранных языках), 30 фототаблиц, 98 рисунков, объяснения к иллюстрациям и 3 таблицы. Объем приложения – 149 стр. Структура автореферата соответствует структуре диссертации.

Благодарности. Автор считает приятным долгом отметить вклад в изучение ископаемых костистых рыб А.А. Свиценой и П.Г. Данильченко, в течение многих лет в 1950-е – 1970-е гг. собравших в ПИН огромную их коллекцию. За неоценимую помощь при совместных полевых раскопках автор признателен А.И. Тарлецкову, В.В. Есину, В.А. Тыбольчуку, В.Ф. Федотову, Д.О. Чижову, А.В. Захарову, Н.И. Крупиной, Д.-С. Бачу и многим другим. Гранты National Geographic Society (США) №№ 5037-93, 6555-99, 6949-01 и 7443-03 оказали автору финансовую поддержку при полевых работах на Северном Кавказе. При написании диссертации автор пользовался поддержкой нескольких грантов РФФИ (96-05-64280, 00-07-90067, 01-04-48673, 05-05-65184, 09-05-00170 и 08-05-00654) и PalSIRP Sepkoski. При изучении материала по ископаемым рыбам в зарубежных музеях автору в разные годы содействовали Л. Сорбини,

Р. Дзордзин и А. Ваккари в Вероне, Дж. Теруцци в Милане, В. Ландини и К. Сорбини в Пизе, Н. Миклих в Дармштадте, Д. Гуже и М. Веран в Париже, Д.-С. Бачу в Пятра-Нямце, А. Ежманьска и Я. Щвидницки во Вроцлаве, Р. Пёрди в Вашингтоне, Л. Гранде в Чикаго. В изготовлении фотографий автору помогали А.В. Мазин, М.Н. Бочаров и другие. При работе над текстом диссертации ценные замечания получены от А.В. Лопатина, Е.К. Сычевской, С.В. Попова, Е.Н. Курочкина и Н.В. Парина. Особая благодарность директору ПИН акад. А.Ю. Розанову за стимулирование настоящей работы.

Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ КОЛЮЧЕПЕРЫХ ИЗ МОРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

Первая регистрация ископаемых Acanthopterygii с территории Российской империи датируется 1841 годом, когда Г. Фишер фон Вальдгейм описал мелового берикса *Beryx dinolepidotus* по фрагментам тела, происходящим из писчего мела Воронежской губернии. Впоследствии находки меловых Beryxiformes еще несколько раз регистрировались из Центральной России (Eichwald, 1853-1861; фон-Петц, 1912) и Украины (Рогович, 1870). Из эоценовых глин окрестностей Киева А.С. Рогович (1870) описал целый комплекс рыб по большей частью фрагментарному материалу. Материал Роговича либо в значительной части утрачен, либо недоступен, а позднейшие попытки обнаружить под Киевом местонахождение эоценовых рыб были безуспешными (личн. сообщ. И.В. Киселева). Концом XIX века датируются первые описания кайнозойских рыб с территории Кавказа (Симонович и др., 1875).

В первой трети прошлого века начинается активное изучение олигоценых и миоценовых рыб Кавказа, преимущественно из майкопских отложений; отсюда появляются первые описания новых таксонов колючеперых (Леднев, 1914; Богачев, 1933, 1936, 1938; Смирнов, 1936). В.В. Богачев (1942, 1955) приводит первые данные о рыбах сарматских и эоценовых фаун. Описания отдельных таксонов колючеперых принадлежат академикам Л.С. Бергу (1941) и В.В. Меннеру (1948). Огромный вклад в изучение ископаемых рыб Тетиса и Паратетиса П.Г. Данильченко. Им описаны фауны рыб из майкопа Кавказа (Данильченко, 1960), эоцена Грузии (Данильченко, 1962) и верхнего палеоцена Туркменистана (Данильченко, 1968); в каждой из них по таксономическому разнообразию преобладают колючеперые. Отдельные группы ископаемых морских колючеперых ревизовали А.К. Рождественский (1950) и А.А. Свиценой (1973); несколько новых видов описали Ж.Д. Джафарова (1966, 1976а) и Ц.Д. Габелая (1976а, б).

Опубликование сводки «Ископаемые костистые рыбы СССР» (1980), основным автором которой был Данильченко, подвело итог изучению в СССР Teleostei вообще, и Acanthopterygii в частности, на конец 70-х годов прошлого века. С этого времени начинается интенсивное изучение колючеперых Тетиса и Паратетиса диссертантом: описан ряд новых видов, родов и семейств, пересмотрено систематическое положение ранее известных таксонов; всеобъемлюще ревизованы ископаемые представители семейств Scombridae (10), Carangidae (21), Exelliidae (37), Siganidae (44), Caproidae (69), Zeidae (73), и надсемейства Luvagoidea хирурговидных (39). Ряд таксонов колючеперых описан из нового местонахождения бартонских рыб на Северном Кавказе (29, 30, 32, 38, 41, 45, 46, 52, 56, 60, 63, 75 и др.); охарактеризовано новое местонахождение сарматских рыб на Северном Кавказе (78). В последние годы появились первые описания колючеперых Тетиса и Паратетиса Н.Н. Парина (1992а-в), Е.К. Сычевской и А.М. Прокофьева (Сычевская, Прокофьев, 2002, 2003, 2005, 2007; Prokofiev, 2002а-с).

Глава 2. КОНЦЕПЦИЯ ACANTHOPTERYGII

Acanthopterygii, или колючеперые рыбы, являются наиболее эволюционно продвинутой группой костистых рыб. Для них характерно наличие шипов в спинном, анальном и брюшных плавниках (по меньшей мере у наиболее примитивных представителей отрядов), первично грудное положение брюшных плавников, связь грудного пояса лигаментом с базикранием, относительно высокое положение грудных плавников, не более 4-х пекторальных *radialia*, отсутствие мезокоракоида, частое наличие подглазничной полочки, преобладание ктеноидных чешуй. В эволюции колючеперых имеется тенденция к олигомеризации хвостового скелета и редукции некоторых костей черепа, в первую очередь орбитосфеноида, а также числа лучей в хвостовом и брюшных плавниках. Локомоция колючеперых усовершенствована посредством усиления зигапофизов позвонков; верхние глоточные зубы диверсифицированы; *maxillare* из кости с зубами превратилось в структуру, помогающую движению *praemaxillare*. Интенсивная адаптивная радиация колючеперых в кайнозой привела к огромному морфологическому разнообразию этих рыб.

В своей предварительной классификации современных костистых рыб П. Гринвуд и др. (Greenwood et al., 1966) впервые выделили надотряд Acanthopterygii колючеперых рыб (включающий отряды Beryciformes, Zeiformes, Lampridiformes, Gasterosteiformes, Channiformes, Synbranchiformes, Scorpaeniformes, Dactylopteriformes, Pegasiformes, Perciformes, Pleuronectiformes и Tetraodontiformes) и предприняли попытку охарактеризовать его. Одновременно они выделили надотряды Paracanthopterygii и Atherinomorpha для части «колючеперых». Впоследствии, с широким внедрением методов кладистического анализа в систематику рыб, концепция Acanthopterygii трактовалась по-разному разными авторами. Д. Розен (Rosen, 1973) назвал Acanthopterygii Гринвуда и др. «серией Percomorpha», включив в свой надотряд Acanthopterygii также серию Atherinomorpha, а этот надотряд вместе с надотрядом Paracanthopterygii выделив в секту Acanthomorpha. В дальнейшем ряд авторов пытались охарактеризовать эти очень плохо определяемые таксоны и отряды внутри «Percomorpha», доказать их монофилию и выяснить пределы, обычно используя весьма ограниченный набор признаков (Lauder, Liem, 1983; Rosen, 1984, 1985; Stiassny, 1986, 1993; Patterson, Rosen, 1989; Stiassny, Moore, 1992; Parenti, 1993; Johnson, 1993; Springer, Orrell, 2004), однако согласия между ними не достигнуто. Последняя серьезная попытка выявить методами кладистического анализа филогенетические отношения высоких таксонов Acanthomorpha (Johnson, Patterson, 1993) привела к распознаванию семи монофилетических терминальных таксонов, один из которых, Smegmamorpha, новый и включает Synbranchiformes, Gasterosteiformes, Mugiloidei, Atherinomorpha и род *Elassoma*. При этом для трех высших кладистических таксонов предложены новые названия: Euacanthomorpha, Holacanthopterygii и Eucanthopterygii, а еще один не назван (рис. 1А). В третьем и четвертом изданиях «Fishes of the World» Дж. Нельсон (Nelson, 1994, 2006) приводит собственную иерархию высших категорий рыб, в которой «Acanthomorpha» Розена соответствуют надотряды Lampriomorpha, Polymixiomorpha, Paracanthopterygii и Acanthopterygii, а последний подразделен на серии Mugilomorpha, Atherinomorpha и Percomorpha (рис. 1Б).

В последнее время предпринимаются попытки выявить филогенетические отношения высоких таксонов Acanthomorpha с использованием как морфологических, так и молекулярных данных (Wiley et al., 1998, 2000; Smith, Wheeler, 2004), заканчи-

вающиеся обычно построением нескольких «равно экономных кладограмм» и дающие некоторые неожиданные результаты. Так, по молекулярным данным, Zeiformes наиболее родственны Gadiformes (Wiley et al., 2000; Miya et al., 2003, 2005; Chen et al., 2003), а Lophiiformes относятся к продвинутым Acanthomorpha (Miya et al., 2005), что не подтверждается морфологическими и палеонтологическими данными.

Кладистика не может быть единственным методом построения системы и реконструкции филогенеза (Maug, 1997). Применение вертикального принципа классификации, умножение числа таксонов, выделяемых по отдельным апоморфиям, делают кладистическую иерархию высших категорий рыб крайне громоздкой и неудобной, а отсутствие анализа генезиса апоморфных признаков часто искажает реальную картину эволюции. Поскольку понятие «сестринская группа» не вполне объективно, по отношению к одному и тому же таксону в качестве таких групп иногда выделяют различные таксоны. Кладограммы, построенные с использованием разных признаков, обычно отличаются друг от друга. Показано (Carpenter et al., 1995), что кладограммы нестабильны из-за различных правдоподобных интерпретаций кодировки особенностей: незначительное изменение в кодировке единственной особенности приводит к существенному изменению кладограммы. Поэтому автор не считает, что

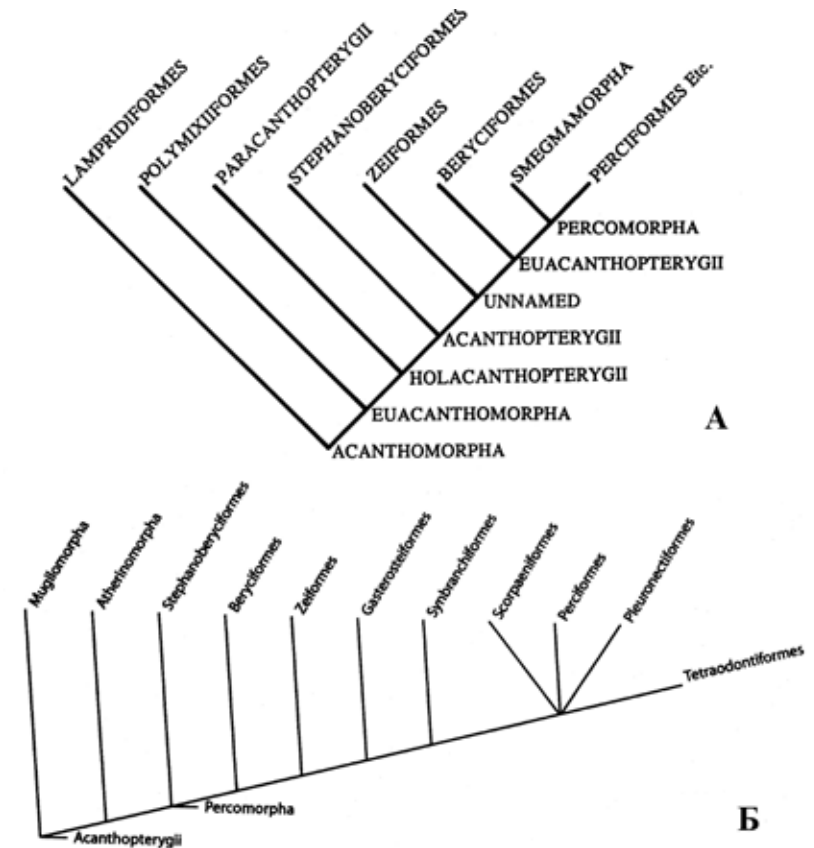


Рис. 1. Кладограммы родственных отношений Acanthomorpha: А – по Johnson, Patterson, 1993; Б – по Nelson, 2006.

со времени работы Гринвуда и др. (Greenwood et al., 1966) достигнут существенный прогресс в классификации высоких таксонов Acanthomorpha.

Неоднократно отмечалось (Patterson, 1964; Greenwood et al., 1966; Stankovic et al., 2005 и др.), что крупнейший отряд колючеперых, Perciformes, имеет полифилетическое происхождение и, таким образом, является не естественной категорией, а эволюционным уровнем. То же самое, вероятно, справедливо и для Scorpaeniformes (Quast, 1965; Greenwood et al., 1966; Smith, Wheeler, 2004; Stankovic et al., 2005). После выявления полифилетичности происхождения отряда Beryciformes в традиционном его понимании (Rosen, Patterson, 1969; Rosen, 1973; Zehren, 1979), выделение подотряда Polymixioidei в особый отряд (и даже более высокую категорию) стало почти общепринятым.

В настоящей работе к колючеперым отнесены Acanthopterygii и Atherinomorpha Гринвуда и др. (Greenwood et al., 1966).

Глава 3. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

3.1. Описание колючеперых с территории юго-запада России и сопредельных стран

Представлены диагнозы 179 видов, 123 родов и 71 семейства, а также характеристика более высоких таксонов (надсемейств, подотрядов) 11 отрядов колючеперых рыб из морских и солоноватоводных кайнозойских отложений России, Украины, Молдавии, Туркменистана, Казахстана, Узбекистана и закавказских республик; приведены также данные о сомнительных видах и формах, описанных в открытой номенклатуре.

Систематика многих таксонов существенно пересмотрена; восстановлена валидность ископаемых родов *Anachelum* (Trichiuridae) и *Proantigonia* (Caproidae) (41, 69), долгое время считавшихся синонимами современных родов *Lepidopus* и *Capros* соответственно. Род *Caprovesposus* перенесен из Caproidae сначала в особое семейство (9), а затем в Acanthuridae в качестве пелагической личиночной стадии «асронигус» (31). Вид *Myersiscus grossheimi* Dan. перенесен из Chiasmodontidae в Champsodontidae, род *Champsodon* (48), а *Pelates islamdagicus* Prok. – из Terapontidae в Centracantidae, род *Spicara* (74). *Larimus ignotus* (Smirn.) (Sciaenidae) перенесен в род *Otolithoides* (?) того же семейства, а *Priacanthus artus* Dan. (Priacanthidae) – в род *Cookeolus* (?). Род *Lednevia* Dan. перенесен из Haemulidae в семейство Pomatomidae (19), а род *Karelinia* Sytch. et Prok. – из Centrolophidae в Carangidae, где он признан синонимом рода *Seriola*. Два вида, описанных как камбалообразные – *Protopsetta daniltshenkoi* Dzhaf. и *Hippoglossoides bogatshevi* Dzhaf. – на самом деле относятся к окунеобразным (57).

Показано, что материал по *Proluvarus necopinatus* Dan. объединяет три вида луваревых двух родов, при этом род *Proluvarus* является синонимом современного рода *Luvarus* (39). Присутствие многих таксонов колючеперых разного ранга в кайнозойе юга европейской части России (Предкавказье) и сопредельных территорий не подтвердилось, а ряд из них сведены в синонимию. Так, род *Apscheronichthys* Prokofiev, 2001 признан синонимом *Reproca* Bannikov, 1991, а вид *A. bogatschovi* Prok. – синонимом *R. sumgaitica* Bann. Род *Eurasialates* Averianov et al., 1993 условно отнесен в синонимию *Eolates* Sorbini, 1970. Семейство генерализованных перкоидов Asianthidae Sytch. et Prok. признано недостаточно обоснованным, а род *Asianthus* Sytch. et Prok. отнесен к Percoidae *inc. sed.* (79). Родовое название *Eosasia* Sytch. et Prok. отнесено в синонимию рода *Asianthus*, а виды этого рода признаны синонимами *A. celebratus* (Dan.). Для олигоценовых видов «серрановых» *Serranus comparabilis* Dan.

и *S. budensis* (Heckel) выделен новый род Percoidae *inc. sed.* *Oliganodon* gen. nov. Вид *Atherina sumgaitica* Switchenska, 1973 отнесен в синонимию *A. prima* Switchenska, 1959, *Mugil ordinatus* Switchenska, 1960 признан синонимом *M. demissus* Switchenska, 1960, а *Palimphytes longirostratus* Daniltshenko, 1980 – синонимом *P. chadumicus* Daniltshenko, 1960. Показано, что роды *Sarmata* Bogatshov, 1933 и *Ulylyachthys* Prokofiev, 2002 невалидны, поскольку голотипы их типовых видов скомбинированы. Вид *Scomberomorus akkumensis* Averianov et al., 1993 отвергается из-за неудачно выбранного голотипа.

3.2. О систематике ископаемых отолитов

Отолиты (ушные камни) ископаемых рыб могут захороняться как *in situ* в чрепах, так и отдельно; при этом для захоронения отолитов нередко не требуются особые условия на дне бассейна, такие как бескислородная среда, что является определенным тафономическим преимуществом перед остеологическими остатками. Западноевропейские ученые в настоящее время широко используют ассоциации дисперсных отолитов для расчленения «немых» в другом отношении толщ. На территории бывшего СССР подобные работы почти не предпринимались. В.М. Победа (1954) и Л.Н. Клейн (1960) описали отолиты некоторых рыб из разных уровней миоцена Азербайджана. Об этих видах Нольф (Nolf, 1985) написал, что их невозможно оценить на основании иконографии. В 2006 г. опубликована посмертная монография Ж.Д. Джафаровой с ревизией таксономии и распространения отолитов в неогене Азербайджана. К сожалению, архаический уровень описаний и изображений не позволяет считать бесспорными определения Джафаровой. Недавно появились данные об отолитах костистых из верхнего эоцена Украины (Днепропетровская область) (Müller, Rozenberg, 2003b) и олигоцена Крыма (Müller, Rozenberg, 2003a).

При описании основанных на отолитах видов их авторы обычно относят их к современным родам, реже к новым родам или формальным таксонам, прибавляя «agum» к названию семейства или «ogum» к названию отряда. При этом нередко авторы не только не имеют представительных серий отолитов каждого видового таксона, а располагают одним или считанными экземплярами, но и сравнивают исследованные ими ископаемые отолиты с отолитами одного избранного ими современного вида, опуская все остальные виды и фактически не аргументируя свое определение (21). Между тем, давно показано, что у отолитов велика онтогенетическая и внутривидовая изменчивость, и для достоверного их определения «...необходим набор отолитов всех ныне живущих родов и видов данного семейства или ряда близких семейств, причем каждый из видов должен быть представлен достаточно полной серией, чтобы можно было учесть внутривидовую изменчивость отолитов» (Барсуков, 1975, с. 89).

Имеется очень «...небольшая корреляция между ископаемыми родами костистых, установленных на основании скелетных остатков и отолитов... Отолиты указывают на непрерывное существование большинства родов костистых с эоцена» (Stinton, 1968, p. 159), что никак не подтверждается скелетными остатками. К примеру, в соответствии с последними данными автора, число ископаемых родов костистых в фауне Монте-Больки, наиболее разнообразной из известных эоценовых фаун рыб, более чем в пять раз превышает число современных родов в этой фауне. Остеологически документированная меловая летопись Acanthomorpha состоит исключительно из ископаемых семейств, кроме Polymixiidae. В то же время, по данным Нольфа (Nolf, 2003), североатлантические поздне меловые ассоциации отолитов замечательны большим числом таксонов окунеобразных, и по сравнению с одновозрастными фаунами, известными по скелетам рыб, позднесантонская фауна, реконструируемая

по отолитам, выглядит необычно современной. Нольф привел список из 31 современного семейства в позднем мелу северной Атлантики, из которых 11 семейств принадлежат окунеобразным. Казалось бы, данные по отолитам приводят к полностью новому взгляду на ископаемую летопись костистых: они показывают позднемеловую фауну рыб с семействами, которые можно проследить намного дальше в прошлое, чем было известно ранее, и изобилие окунеобразных рыб, не документированных остеологически. Однако этот вывод Нольфа преждевременен в связи с возможными и даже вероятными явлениями конвергентного сходства отолитов разных групп, и сенсационное нахождение в мелу эволюционно продвинутых семейств окунеобразных основано, скорее всего, на неправильном определении (71). Сами по себе «отолиты... не допускают какой-либо непосредственной интерпретации природы рыб как таковых» (Schwarzhan, 1996, p. 417), поэтому только в ассоциации с остеологическим материалом их идентификация в естественной системе может считаться бесспорной.

Как показано ниже, с увеличением геологического возраста комплексов рыб, документированных остеологическими остатками, падает доля в них современных родов: от 84 % в сармате до 17 % в танете Туркменистана. Таким образом, если относительно молодые (голоцен-миоценовые или, более проблематично, олигоценые) отолиты, не ассоциированные со скелетами рыб, еще можно с большой долей достоверности относить к современным таксонам различного ранга, то систематику эоценовых, палеоценовых и меловых отолитов следует считать формальной, а не естественной (71).

3.3. Проблема классификации ископаемых перкоидных рыб

Percoidei, крупнейший из подотрядов отряда Perciformes, включает более 70 современных семейств, много *incertae sedis* родов, около 2900 современных видов и огромное число ископаемых видов. Несмотря на то, что необходимость выделения Percoidei обычно не оспаривается, ряд морфологических и молекулярных свидетельств с очевидностью указывают, что этот подотряд представляет собой гетерогенную и не монофилетическую группировку. Джонсон (Johnson, 1984) отметил, что систематический статус этой группы является примером неадекватности, характеризующей систематику Perciformes. Ч. Риген (Regan, 1913) в попытке представить обоснованную классификацию перкоидов пришел к выводу, что этот подотряд определяется «отсутствием особых свойств, характеризующих другие подотряды Perciformes». За без малого 100 лет исследований в систематической ихтиологии так и не выработано более адекватного определения Percoidei. Поскольку ни единой общей специализации не объединяет Percoidei, эта группировка определяется симплезиоморфиями, а ее пределы и систематический состав время от времени подвергались изменениям. У многих даже из современных генерализованных перкоидных семейств внутренняя анатомия остается неизвестной. Из-за огромной адаптивной пластичности перкоидных рыб многие их морфологические особенности подвержены параллельной и конвергентной эволюции, что затрудняет оценку их филогенетического значения. Не помогают здесь и палеонтологические данные, т.к. на естественную огромную неполноту палеонтологической летописи рыб накладывается пробел длиной примерно в 20 млн. лет, с конца кампана до конца танета, приходящийся на время становления основных групп окунеобразных.

За 40 лет, прошедших со времени опубликования предварительной классификации современных костистых рыб Гринвуда и др. (Greenwood et al., 1966), оказавшей большое влияние на последующих систематиков, достигнут определенный прогресс в понимании перкоидных рыб, благодаря работам, посвященным обзору отдельных

особенностей или их комплексов у Percoidei (напр., Monod, 1968; Rosen, Patterson, 1990; Fujita, 1990; Springer, Johnson, 2004) и определению монофилетических семейств или групп семейств (напр., Fraser, 1972; Vari, 1978; Johnson, 1980; Starnes, 1988; Kim, 2002; Otero, 2004). Появились новые данные о сравнительной миологии (напр., Johnson, 1980), нейроанатомии (напр., Freihofer, 1978) и ранней онтогении перкоидов (Johnson, 1984; Baldwin, 1990; Baldwin, Johnson, 1993), неприменимые, впрочем, при анализе ископаемых находок. Тем не менее, некоторые аспекты анатомии перкоидных рыб до сих пор не исследованы, филогения на уровне выше семейств не выявлена, многие вопросы систематики генерализованных перкоидов остаются открытыми, а многие роды либо не вполне удачно распределены по семействам, либо интерпретированы как *incertae sedis* (Johnson, 1993). Таким образом, филогения перкоидов представляет собой одну из основных нерешенных проблем ихтиологии.

Неполнота сведений об анатомии перкоидных рыб и неадекватность их систематики приводят к огромным трудностям, с которыми сталкиваются палеонтологи в попытке классифицировать ископаемых рыб с современными представителями этой гетерогенной группы. Ряд признаков, широко применяющихся в систематике Percoidei, неприменимы для ископаемого материала, а степень сохранности ископаемых часто не позволяет распознавать многие остеологические особенности, скрытые при налегании одних костей плоских отпечатков на другие (52, 79), либо связанные с тонкими структурами хвостового скелета. Поэтому в ряде случаев лишь косвенные признаки служат для классификации ископаемых перкоидных рыб. Ошибки в интерпретации доступных признаков ископаемых, как правило, приводят к неверному определению систематического положения рыб. Даже кладисты признают, что адекватно описанные и датированные ископаемые при включении их в кладистический анализ могут помочь в установлении минимального возраста групп, в предсказании последовательности возникновения гомологий вершинных (голофилетических) групп, и в увеличении информации по распространению в пространстве (см. Patterson, 1981). Несмотря на то, что в последнее время предпринят ряд детальных исследований морфологии и филогении разных перкоидных групп, очень немногие из них включают как современных, так и ископаемых рыб (Day, 2003; Otero, 2004). При этом работа по Sparidae (Day, 2003) изобилует ошибками в интерпретации ископаемых, девальвирующими филогенетические выводы автора. Сравнительный анализ морфологии современных рыб нередко выявляет такие их признаки, которые, будучи бесполезными в кладистическом анализе, являются полезными для определения ископаемых окунеобразных (79). В случае, если ископаемые таксоны базальных перкоидов известны неполно и их невозможно недвусмысленно отнести к какой-либо из современных монофилетических групп, следует употреблять категорию *incertae sedis*, согласно рекомендации Паттерсона и Розена (Patterson, Rosen, 1977).

Глава 4. РОЛЬ КОЛЮЧЕПЕРЫХ РЫБ В ИСКОПАЕМЫХ КОМПЛЕКСАХ КОСТИСТЫХ РЫБ ТЕТИСА И ПАРАТЕТИСА

Впервые в ископаемой летописи колючеперые рыбы появляются в морском сеномане (начало позднего мела) Тетиса, где они сразу становятся существенным компонентом комплексов морских костистых рыб. Наилучше изученные фауны сеноманских костистых рыб известны из Англии, Марокко, Сев. Италии и Ливана (Хакель и Хаджула). Изучение других сеноманских комплексов морских костистых находит-

ся на начальных стадиях. По-видимому, образование сеноманских местонахождений Тетиса связано с «глобальным» эпизодом стагнации океанических вод (Arthur, Schlanger, 1979; Банников и др., 1982), что создало условия для захоронения костистых рыб. Туронские и сеноманские комплексы морских костистых известны из местонахождений в бывшей Югославии, сантонская фауна – из Ливана (Сахель-Алма), а кампанские комплексы – из Вестфалии (Германия) и Апулии (Италия). Число родов колючеперых рыб в сеноман-кампанских комплексах Тетиса обычно составляет 20-30 % от общего числа родов костистых рыб (в среднем 25 %) (Patterson, 1993).

Сеноманские колючеперые рыбы представлены родами отрядов Polymixiiformes, Beryciformes (Trachichthyoidei, Holocentroidei и *inc. sed.*), Tetraodontiformes и так называемыми «Dinopterygoidei», отнесенными в последнее время к Acanthomorpha *inc. sed.* *Microcapros* Gayet, 1980 и *Palaecocyttus* Gaudant, 1978, описанные М. Гайе как капрюид и зеюид соответственно, в действительности являются бериксообразными (26; Tyler et al., 2003; Bannikov, Sorbini, 2005). В кампане к колючеперым перечисленных отрядов добавляются представители Paracanthopterygii (*Sphenocephalus*) (Вестфалия), Lampridiformes (*Nardovelifer*), Gasterosteiformes (*Gasterorhamphosus*), Zeiformes (*Cretazeus*) и Perciformes (*Nardoichthys*) (все – Апулия). Особенно интересна находка последнего. Среди наиболее ранних окунеобразных можно было ожидать находку примитивных перкоидов, а между тем *Nardoichthys francisci* Sorb. et Bann., 1991 является весьма специализированным таксоном (Sorbini, Bannikov, 1991), на что указывает строение его хвостового скелета, редукция шипов в анальном плавнике и очень длинный восходящий отросток праемахиллаге. К мечерыловидным окунеобразным часто относят также рыб семейства Blochiidae, первые находки которых (род *Cylindracanthus*) известны из сеномана. Иногда род *Cylindracanthus*, известный лишь по обломкам ростра, исключают из этого семейства (Fierstine, Monsch, 2002).

На территории России и сопредельных стран меловые костистые рыбы в основном представлены лишь случайными находками. К колючеперым относятся фрагменты скелетов бериксообразных, время от времени указывавшиеся из мела центра Европейской России (Fischer, 1841; Eichwald, 1861; фон-Петц, 1912).

Мезозойская летопись остеологически документированных колючеперых рыб охватывает промежуток времени около 20 млн. лет – с начала сеномана (95 млн. л.н.) до конца кампана (75 млн. л.н.). Следующие по времени представительные комплексы морских костистых рыб датируются терминальным палеоценом (верхи танета), т.е. имеют возраст около 55 млн. лет (53-58 млн. лет согласно датировкам разных авторов). Таким образом, на естественную огромную неполноту палеонтологической летописи рыб накладывается пробел протяженностью более пятой части общей истории колючеперых, приходящийся как раз на время интенсивной адаптивной радиации наиболее крупного отряда колючеперых рыб – Perciformes. Это крайне затрудняет выявление палеонтологической истории и эволюции очень многих групп Acanthopterygii.

В маастрихте, дании и монте пока не обнаружено сколько-нибудь репрезентативных комплексов морских рыб. Наиболее древние из известных представительных кайнозойских комплексов морских костистых рыб имеют позднеданетский возраст и приурочены к формации Фур Дании и данатинской свите Туркменистана (местонахождение Уйля-Кушлюк в предгорьях Западного Копетдага: рис. 2). Возраст рыбоносного горизонта данатинской свиты довольно проблематичен. Чаще всего стратиграфиями принимался его раннеэоценовый возраст (см., напр., Палеоген Туркмении, 1975; Музылев и др., 1987), однако впоследствии Н.Г. Музылев (1994) предположил,

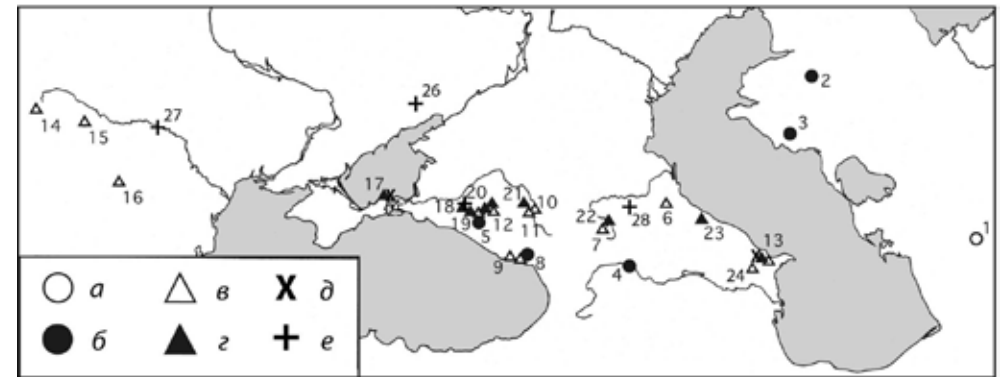


Рис. 2. Основные местонахождения кайнозойских рыб на территории юго-запада России и сопредельных государств: 1 – Уйля-Кушлюк, 2 – Западный Устюрт, 3 – Мангышлак, 4 – Тбилиси, 5 – р. Пшеха, 6 – р. Сулак, 7 – р. Скумей-Дон, 8 – р. Гумиста, 9 – Ахали-Афони, 10 – р. Кубань, 11 – р. Малый Зеленчук, 12 – р. Белая, 13 – р. Сумгаит, 14 – Верховина Быстрая, 15 – Украинское Прикарпатье, 16 – Пьятра-Нямц, 17 – м. Тархан, 18 – Восковая гора, 19 – Ширванская, 20 – р. Курджипс, 21 – р. Уруп, 22 – р. Черная, 23 – р. Уллу-Чай, 24 – р. Пирсагатчай, 25 – ур. М. Камышлак, 26 – Амвросиевка, 27 – Наславча, 28 – окрестности Грозного. Обозначения: а – верхний палеоцен, б – эоцен, в – олигоцен, г – нижний миоцен (верхний майкоп), д – нижний-средний миоцен (тархан-чокрак), е – средний-верхний миоцен (сармат).

что этот горизонт синхронен верхнетанетскому сапропелю более западных регионов, отвечающему глобальному позднепалеоценовому аноксическому событию.

В данатинской свите Туркменистана выявлен следующий комплекс костистых рыб (Данильченко, 1968; 34; 43; Прокофьев, 2007; и др.):

Отряд Osteoglossiformes: Сем. Osteoglossidae: *Opsithrissops osseus* Daniltshenko, 1968. **Отряд Crossognathiformes:** Сем. Pachyrhizodontidae: *Platinx cognitus* Daniltshenko, 1968. **Отряд Anguilliformes:** Сем. Geogidontidae: *Geogidens nikolskii* Sytchevskaya et Prokofiev, 2004. Сем. Ophichthyidae: *Asanaoa kushlukensis* Sytchevskaya et Prokofiev, 2004. **Отряд Clupeiformes:** Сем. Clupeidae: *Primisardinella genetrix* Daniltshenko, 1968. **Отряд Gonorynchiformes:** Сем. Chanidae: *Chanos torosus* Daniltshenko, 1968. **Отряд Stomiiformes:** Сем. *Inc. sed.*: *Idrissia turkmenica* Prokofiev, 2005. **Отряд Aulopiformes:** Сем. Halecidae: *Goodya danatensis* Prokofiev, 2005. **Отряд Myctophiformes:** Сем. Neoscopelidae: *Neocassandra mica* Daniltshenko, 1968. **Отряд Ophidiiformes:** Сем. *Inc. sed.*: *Eolamproprogrammus senectus* Daniltshenko, 1968.

Отряд Lampridiformes: Сем. Turkmenidae: *Turkmenia finitimus* Daniltshenko, 1968; *Danatinia casca* Daniltshenko, 1968. **Отряд Gasterosteiformes:** Сем. Macrorhamphosidae: *Protorhamphosus parvulus* Daniltshenko, 1968. Сем. Urosphenidae: *Urosphenopsis sagitta* Daniltshenko, 1968. **Отряд Perciformes:** Сем. *Inc. sed.*: *Asianthus celebratus* (Daniltshenko, 1968); *Pauranthus argutulus* Sytchevskaya et Prokofiev, 2003. Сем. Acropomatidae: gen. et sp. indet. Сем. Carangidae: *Archaeus oblongus* Daniltshenko, 1968; *Seriola paleocenica* (Sytchevskaya et Prokofiev, 2005). Сем. Apolectidae: *Trachicaranx tersus* Daniltshenko, 1968. Сем. Menidae: *Mene triangulum* Daniltshenko, 1968. Сем. Caesionidae: *Caesio* (?) *breviuscula* Bannikov, 2000. Сем. Exelliidae: *Exellia proxima* Daniltshenko, 1968. Сем. Luvaridae: *Avitoluvarus diana* Bannikov et Tyler, 1995; *A. mariannae* Bannikov et Tyler, 1995; *Luvarus necopinatus* (Daniltshenko, 1968). Сем. Kushlukidae: *Kushlukia permira* Daniltshenko, 1968. Сем. Siganidae: *Siganopygaeus*

rarus Daniltshenko, 1968. Сем. Euzaphlegidae: *Palimphytes palaeocenicus* Daniltshenko, 1968. Сем. Gempylidae: *Argestichthys vysotzkyi* Prokofiev, 2002. Сем. Scombridae: *Auxides turkmenicus* (Daniltshenko, 1968); *Eocoelopoma portentosum* Bannikov, 1985; *Scomberomorus avitus* Bannikov, 1985; *Palaeothunnus parvidentatus* Bannikov, 1978. Сем. Hemingwayidae: *Hemingwaya sarissa* Sytchevskaya et Prokofiev, 2002. Сем. Blochiidae (?): gen. et sp. indet. **Отряд Tetraodontiformes:** Сем. Eospinidae: *Eospinus daniltshenkoi* Tyler et Bannikov, 1992.

Кроме того, из данатинской свиты Туркменистана известны зубы акул и морская змея *Archaeophis turkmenicus* Tatarinov, а также фрагмент тела вероятного представителя Ruscodontiformes. По обилию находок в ихтиофауне преобладают *Primisardinella genatrix*, *Chanos torosus* и *Mene triangulum*. Подавляющее большинство рыб определенно являются пелагическими; по аналогии с современными формами соответствующих семейств, придонный образ жизни можно предположить для *Eolamprogamus senectus* и *Asanoa kushlukensis*, находки которых относительно редки. Из 38 форм костистых рыб, с достоверностью отмеченных из местонахождения Уйля-Кушлюк, 27 относятся к Acanthopterygii, что составляет без малого три четверти (71%) всего комплекса. Не более шести родов (17% общего их числа) туркменских рыб доживают до настоящего времени: *Chanos*, *Seriola*, *Luvarus*, *Mene*, *Scomberomorus* и, возможно, *Caesio*. От поздне меловых фаун унаследованы семейства Pachyrhizodontidae, Halecidae и, вероятно, Neoscopelidae, Macrorhamphosidae и Blochiidae; от датских – Osteoglossidae и Menidae. Остальные семейства костистых туркменской фауны, ископаемые и современные, в местонахождении Уйля-Кушлюк имеют своих древнейших либо единственных (эндемичные Georgidentidae и Hemingwayidae) представителей. Позднепалеоценовая ассоциация рыб Туркменистана необычна довольно большим разнообразием лувароидных рыб (четыре вида) (39), которые в современной фауне представлены единственным чрезвычайно редким видом *Luvarus imperialis*.

Фауна рыб формации Фур Дании, одновозрастной туркменской, хотя и давно известна (Bonde, 1966), монографически до сих пор не описана. Согласно данным, приведенным Н. Бонде (Bonde, 1987), две позднеданетские фауны рыб сближает наличие угребразных, сельдевых, иглообразных, мечерыловидных, а также общих семейств Osteoglossidae, Chanidae, Turkmenidae, Carangidae, Exelliidae, Gempylidae и Scombridae. На относительно более холодный климат Датского бассейна, по видимому, указывает отсутствие там находок тропического рода *Mene*, доминировавшего в Туркменском бассейне и, наоборот, присутствие холодолюбивых трескообразных (род *Rhinocephalus*). Рыбы более молодой, ипрской фауны Лондонских глин (Casier, 1966) имеют неполную сохранность, что затрудняет их сравнение с рыбами позднеданетских и других фаун.

Самое богатое из известных кайнозойских местонахождений костистых рыб Монте-Болька (Blot, 1980) расположено в Северной Италии и имеет ранне-среднеэоценовый возраст (конец ипра – начало лютета, зона *Discoaster subloboensis*) (Medizza, 1975), либо позднеипрский (Papazzoni, Trevisani, 2006). По последним данным автора, из Монте-Больки известно не менее 193 видов костистых (без Ruscodontiformes), относящихся к 166 родам 84 семейств (не считая роды *incertae sedis*) 18 отрядов. Из них 165 видов (85 % всего биоразнообразия Teleostei) относятся к Acanthopterygii. Местонахождение Монте-Болька представляет древнейшую и самую богатую из известных ассоциацию коралловых рыб современного типа (Bellwood, 1996), с доминированием окунеобразных (см. следующую главу). Несмот-

ря на гораздо более высокое разнообразие фауны рыб Монте-Больки по сравнению с позднепалеоценовой фауной Туркменистана, можно отметить некоторое сходство этих ихтиофаун, выражающееся в наличии в них близких видов общих родов *Platinx*, *Chanos*, *Trachicarax*, *Mene*, *Exellia* и *Auxides*. Таким образом, эти роды в конце палеоцена – начале эоцена были широко распространены в водах Тетиса.

Среднеэоценовый (вероятно, лютетский) возраст имеет комплекс рыб из дабаханской свиты Грузии, соответствующей верхам симферопольского яруса Крыма (Стратиграфия СССР, 1975). Местонахождение дабаханских рыб приурочено к осадочно-туфогенной толще, обнажающейся в Дабаханском ущелье в пределах г. Тбилиси (Данильченко, 1962; 34; 43; Прокофьев, 2007) (рис. 2). Состав дабаханского комплекса рыб:

Отряд Aulopiformes: Сем. *Inc. sed.:* *Dabachania nebulosa* (Daniltshenko, 1962). **Отряд Stomiiformes:** Сем. Sternoptychidae: *Polyipnoides levis* Daniltshenko, 1962. Сем. Phosichthyidae: *Sytchevskia distincta* (Daniltshenko, 1962). Сем. Stomiidae: *Azemoiestes praevius* (Daniltshenko, 1962). **Отряд Myctophiformes:** Сем. Neoscopelidae: *Beckerophotus gracilis* (Daniltshenko, 1962). **Отряд Gadiformes:** Сем. Bregmacerotidae: *Bregmaceros filamentosus* (Priem, 1908). **Отряд Lampridiformes:** Сем. Lophotidae: *Eolophotes lenis* (Daniltshenko, 1962). **Отряд Perciformes:** Сем. Percoidei *inc. sed.:* gen. et sp. indet. Сем. Carangidae: gen. et sp. indet. Сем. Acanthuroidei *inc. sed.:* gen. et sp. indet. Сем. Euzaphlegidae: *Palimphytes pinnatus* Daniltshenko, 1962. Сем. Trichiuridae: *Anenichelum eocaenicum* (Daniltshenko, 1962). Сем. Scombridae: *Auxides devius* (Daniltshenko, 1962). Сем. Palaeorhynchidae: *Palaeorhynchus senectus* Daniltshenko, 1962.

По обилию находок в ихтиофауне преобладают *Sytchevskia distincta*, *Beckerophotus gracilis* (Данильченко, 1962; Прокофьев, 2007) и неописанный пока перкоид. Все дабаханские рыбы определенно являются эпи- и мезопелагическими (коралловая хирурговидная рыба представлена пелагической личинкой: 31); обращает на себя внимание полное отсутствие сельдевых, неперменного компонента всех других известных комплексов морских кайнозойских рыб. Из 14 форм костистых рыб, с достоверностью отмеченных из местонахождения в Грузии, 8 относятся к Acanthopterygii, что составляет 57 % всего известного биоразнообразия комплекса. Лишь один род (*Bregmaceros*) из 11 определенных доживает до настоящего времени, он указывает на близкий к тропическому климат дабаханского бассейна. Лишь 2 рода, *Palimphytes* и *Auxides*, являются общими для среднеэоценового грузинского и позднепалеоценового туркменского комплексов. Высокий процент мезопелагических рыб (представители Aulopiformes, Stomiiformes, Myctophiformes, возможно, также *Bregmaceros* и *Anenichelum*) позволяет предположить, что рыбы дабаханской свиты населяли континентальный склон (либо подводное поднятие). С этим определенно связано гораздо меньшее относительное разнообразие Acanthopterygii, чем в шельфовых фаунах, и полное отсутствие сельдевых, обычно многочисленных в ископаемых ихтиофаунах. Литология вмещающих осадочно-вулканогенных пород указывает на то, что гибель дабаханских рыб, возможно, была вызвана явлениями подводного вулканизма (34). А.М. Прокофьев (2006) связывает дабаханскую фауну рыб с тектонически активным подводным хребтом. Все виды дабаханского комплекса эндемичны. Состав комплекса указывает на нормальную соленость бассейна.

Относительно недавно открыто крупное местонахождение среднеэоценовых рыб на р. Пшеха в Краснодарском крае выше хут. Горный Луч (34, 43) (рис. 2). Рыбоносный слой приурочен здесь к верхней части кумского горизонта (бартон). Изучение

рыб кумской ассоциации далеко от завершения, на сегодняшний день состав комплекса рыб из Горного Луча выглядит так:

Отряд Elopiformes: Сем. Elopidae: *Lyrolepis caucasica* Romanovsky, 1886. **Отряд Anguilliformes:** Сем. Muraenidae (?): gen. et sp. indet. **Отряд Clupeiformes:** Сем. Clupeidae: «*Sardinella*» sp. Сем. Dussumieriidae: *Paretrumeus* sp. **Отряд Stomiiformes:** Сем. Gonostomatidae: *Primaevistomias weitzmani* Prokofiev et Bannikov, 2002. **Отряд Gadiformes:** Сем. Bregmacerotidae: *Bregmaceros* cf. *B. filamentosus* (Priem, 1908). **Отряд Lophiiformes:** Сем. Lophiidae: *Eosladenia caucasica* Bannikov, 2004. **Отряд Lampridiformes:** Сем. Turkmenidae: *Analectis* (?) sp. Сем. Lophotidae: gen. et sp. indet. Сем. Trachypteridae: gen. et sp. indet. **Отряд Gasterosteiformes:** Сем. Aulostomoidei *inc. sed.:* gen. et sp. indet. Сем. Aulostomidae: *Jungersenichthys* sp. Сем. Urosphenidae: *Oligosphenopsis* (?) sp. Сем. Centriscidae: *Paraeoliscus bannikovi* N.N.Parin, 1992. Сем. Syngnathidae: gen. et sp. indet. Сем. Aulorhamphidae: *Aulorhamphus causicus* Bannikov et Tyler, 2006. **Отряд Perciformes:** Сем. Priacanthidae: «*Priacanthus*» sp.; «*Pristigenys*» sp. Сем. Acropomatidae: *Cottopsis steparenkorum* (Bannikov, 2002). Сем. Malacanthidae: *Hoplotalilus visendus* Bannikov, 1997. Сем. Carangidae: *Quasioligoplites mirus* Bannikov, 1995; *Seriola natgeosoc* Bannikov, 2002; *S. fragosa* Bannikov, 2002. Сем. Percoidae *inc. sed.:* gen. et sp. indet. 1; gen. et sp. indet. 2; gen. et sp. indet. 3; gen. et sp. indet. 4; gen. et sp. indet. 5. Сем. Champsodontidae: *Eochampsodon elongatus* Bannikov, 2004; *Champsodon* sp. nov. Сем. Caproidae: «*Antigonina*» sp. Сем. Luvaridae: *Avitoluvarus eocaenicus* Bannikov et Tyler, 2001. Сем. Siganidae: *Eosiganus kumaensis* Tyler et Bannikov, 1997; gen. et sp. indet. 1; gen. et sp. indet. 2. Сем. Acanthuridae: *Caprovesposus* cf. *C. parvus* Daniltshenko, 1960. Сем. Acanthuroidei (?) *inc. sed.:* gen. et sp. indet. Сем. Euzaphlegidae: *Palimphytes pshekhaensis* Bannikov, 1993; gen. et sp. nov. Сем. Gempylidae: gen. et sp. nov. Сем. Trichiuridae: *Anenchelum paucivertebrale* Bannikov et Parin, 1995. Сем. Scombridae: *Auxides* sp.; *Sarda* sp.; *Thunnus abchasicus* Daniltshenko, 1951. Сем. Palaeorhynchidae: *Palaeorhynchus parini* Bannikov, 1992. Сем. Nomeidae: *Rybapina caucasica* Bannikov, 1993. **Отряд Tetraodontiformes:** Сем. Balistidae: *Gornylistes prodigosus* Bannikov et Tyler, 2008. Сем. Tetraodontidae: *Eotetraodon gornylutshensis* Bannikov et Tyler, 2008. Сем. Diodontidae: *Pshekhadiodon parini* Bannikov et Tyler, 1997. Сем. Molidae: *Eomola bimaxillaria* Tyler et Bannikov, 1992.

Кроме того, из кумского горизонта Северного Кавказа известны зубы акул, стрижеобразная птица *Argornis causicus* Karhu и морская черепаха. Пелагическая личинка «*tholichthys*» представляет чешуеперых – Chaetodontidae или Scatophagidae. По обилию находок в ихтиофауне доминирует *Bregmaceros* cf. *B. filamentosus*; *Lyrolepis caucasica*, «*Sardinella*» sp., *Cottopsis steparenkorum*, *Palimphytes pshekhaensis* и *Anenchelum paucivertebrale* также весьма обычны. Подавляющее большинство рыб определенно являются пелагическими; по аналогии с современными формами соответствующих семейств, придонный образ жизни можно предположить для Muraenidae (?) gen. et sp. indet., *Eosladenia caucasica*, *Paraeoliscus bannikovi*, *Hoplotalilus visendus* и сигановых, находки которых единичны или редки. Коралловая хирурговая рыба *Caprovesposus* cf. *C. parvus* представлена пелагическими личинками стадии «астонигус» (31). *Bregmaceros* и, возможно, *Paraeoliscus* указывают на близкий к тропическому климат кумского бассейна. Из 50 форм костистых рыб, с достоверностью отмеченных из местонахождения Горный Луч, 43 относятся к Acanthopterygii, что составляет почти 6/7 (86 %) всего комплекса. Из 33 определенных до рода форм северокавказских рыб не менее восьми (24 % общего их числа) до-

живают до настоящего времени. От близкого по возрасту и территориально дабаханского комплекса кумский отличается существенно: лишь пять родов – *Bregmaceros*, *Palimphytes*, *Anenchelum*, *Auxides* и *Palaeorhynchus* – являются общими для этих фаун. Некоторое сходство ассоциации Горного Луча с таковой танета Туркменистана выражается в наличии в этих фаунах общих родов *Seriola*, *Avitoluvarus*, *Palimphytes* и *Auxides*, а также близких родов ископаемых семейств Turkmenidae и Urosphenidae. Систематический состав бартонской фауны Горного Луча в целом весьма отличен от такового позднеипрской фауны Монте-Больки, тем не менее четыре рода, считавшиеся эндемичными для Монте-Больки (*Jungersenichthys*, *Paraeoliscus*, *Aulorhamphus* и *Eotetraodon*), обнаружены и в фауне Горного Луча. Кумская ассоциация тетических рыб совершенно отлична от одновозрастного бартонского комплекса североморских рыб, известного по фрагментарным остаткам из Англии и Бельгии. Определенное сходство бартонский комплекс Горного Луча обнаруживает с рупельской фауной Ирана (Arambourg, 1967) по обилию *Bregmaceros* cf. *B. filamentosus*, наличию родов *Cottopsis*, *Caprovesposus* и *Rybapina*, в дополнение к широко распространенным эпипелагическим родам *Palimphytes* и *Palaeorhynchus*. Семейства Malacanthidae, Champsodontidae, Balistidae и Molidae имеют своих древнейших представителей в местонахождении Горный Луч. Собственно мезо- и батипелагических видов среди кумских рыб немного – к ним, видимо, можно отнести представителей Gonostomatidae, Bregmacerotidae, Acropomatidae, Trichiuridae и, вероятно, Euzaphlegidae. Однако суммарное число их находок превосходит число находок эпипелагических и придонных рыб, а *Bregmaceros* cf. *B. filamentosus* численно доминирует. Большая часть таксонов кумских рыб принадлежит к неритической группировке, однако не менее четырех видов явно являются океаническими (*Thunnus abchasicus*, *Palaeorhynchus parini*, *Rybapina caucasica* и *Eomola bimaxillaria*) и указывают на нормальную соленость бассейна. Видовые таксоны кумских рыб в основном эндемичны. Осадочная среда местонахождения Горный Луч, локализована во внутреннем шельфе. Отсутствие биотурбации, наличие заметной параллельной слоистости в битуминозном мергеле кумского горизонта, высокое содержание органического материала и пиритизация осадка являются указателями на бескислородную среду у дна.

Из верхнеэоценовых (приабонских) отложений юго-запада России и сопредельных государств пока не известно представительных местонахождений рыб. На Северном Кавказе этот возраст имеет белоглинский горизонт, в мергелях которого довольно обычны находки чешуй крупной тарпонообразной рыбы *Lyrolepis caucasica*. А. Мюллер и А. Розенберг описали комплекс отолитов из приабона Украины (Днепропетровская область) (Müller, Rozenberg, 2003b), состоящий из 34 таксонов костистых рыб, 20 из которых принадлежат Acanthopterygii. Многие из документированных отсюда семейств отмечены либо в более древних бартонских (Acropomatidae), либо в более молодых олигоценовых (Congridae, Merlucciidae, Vuthitidae, Hemiramphidae, Trachichthyidae, Sparidae, Trachinidae) комплексах рыб изученной территории, а Bregmacerotidae найдены и в бартоне, и в рупеле. Преобладает в приабоне Украины род *Apogon* (Müller, Rozenberg, 2003b), тогда как остеологически документированные Arogonidae вовсе не известны ни из бартона, ни из олигоцен-миоцена Паратетиса. Если определение Мюллера и Розенберга корректно, это можно объяснить экологическими причинами: виды рода *Apogon* прибрежные, тогда как для захоронения скелетов рыб на изученной территории благоприятствовала более глубоководная среда.

Наиболее разнообразный комплекс морских рыб на территории бывшего СССР приурочен к нижнему хадуму (пшехский горизонт, нижний майкоп) Северного Кавказа и его аналогам в Абхазии и Азербайджане. Пшехский горизонт (региорус) соответствует нижней части рюпельского яруса олигоцена (Попов и др., 1993; Попов et al., 2002). Основные местонахождения раннехадумских рыб расположены на Северном Кавказе, в Абхазии и в Азербайджане (рис. 2). В основных чертах состав фаун рыб этих территорий один и тот же, однако отдельные таксоны характеризуют какое-то одно или несколько местонахождений, отсутствуя на других. Кроме того, некоторые таксоны встречаются только в нижней части пшехского горизонта (планорбелловые слои по Данильченко, 1960), а некоторые – только в верхней. По систематическому составу рыб во вмещающих отложениях сделана попытка разделения комплекса рыб планорбелловых слоев на два подкомплекса, и выделения подпланорбелловых слоев (Попов et al., 2002). В целом комплекс рыб раннего хадума Кавказа имеет следующий состав:

Отряд Anguilliformes: Сем. Congridae: *Pavelichthys daniltshenkoi* Fedotov et Bannikov, 1984. **Отряд Clupeiformes:** Сем. Clupeidae: *Sardinella rata* Daniltshenko, 1959; *Pomolobus curtus* Daniltshenko, 1960; *P. facilis* Daniltshenko, 1960. Сем. Dussumieriidae: *Paretrumeus avitus* Daniltshenko, 1980. **Отряд Argentiniformes:** Сем. Inc. sed.: *Proargentina inclinata* Daniltshenko, 1960. Сем. Argentinidae: *Glossanodon confusus* Prokofiev, 2005. **Отряд Salmoniformes:** Сем. Osmeridae: *Austromallotus musceli* (Paučá, 1929). **Отряд Stomiiformes:** Сем. Gonostomatidae: *Scopeloides glarissianus* (Agassiz, 1833-1844). Сем. Sternoptychidae: *Archaeolicus strictus* (Daniltshenko, 1960); *Eknomodophos aenigma* Prokofiev, 2005; *Polyipnus* sp. Сем. Phosichthyidae: *Eovinciguerrria obscura* (Daniltshenko, 1946). **Отряд Aulopiformes:** Сем. Paralepididae: *Holosteus mariae* (Menner, 1948). **Отряд Mucrophiformes:** Сем. Mucrophidae: *Eomyctophum koraense* Daniltshenko, 1947; *Oligophus moravicus* (Paučá, 1931). **Отряд Gadiformes:** Сем. Bregmacerotidae: *Bregmaceros filamentosus* (Priem, 1908). Сем. Moridae: *Eophycis pshekhensis* Rozenberg et Prokofiev, 2004. Сем. Merlucciidae: *Palaeogadus crassus* (Agassiz, 1833-1844); *P. intergerinus* Daniltshenko, 1947; *P. germanus* Fedotov, 1970; *P. rarus* Novitskaya, 1961; *P. eximius* Novitskaya, 1961. **Отряд Ophidiiformes:** Сем. Bythitidae: *Protobrotula sobijevi* (Daniltshenko, 1953). **Отряд Lampridiformes:** Сем. Turkmenidae: *Analectis pala* Daniltshenko, 1980. Сем. Lophotidae: *Oligolophotes fragosus* Bannikov, 1999. **Отряд Polymixiiformes:** Сем. Digoriidae: *Digoria ambigua* Daniltshenko, 1980. **Отряд Beloniformes:** Сем. Hemiramphidae: «*Hemiramphus*» sp. **Отряд Beryciformes:** Сем. Trachichthyidae: *Gephyroberyx robustus* (Bogatshov, 1933). **Отряд Zeiformes:** Сем. Zeidae: *Zenopsis clarus* Daniltshenko, 1960. **Отряд Gasterosteiformes:** Сем. Urosphenidae: *Oligosphenopsis gracilis* N.N. Parin, 1992. Сем. Fistulariidae: *Fistularia contermina* Daniltshenko, 1960. Сем. Centriscidae: *Aeoliscus heinrichi* (Heckel, 1850). Сем. Syngnathidae: *Maroubriichthys serratus* N.N. Parin, 1992; *Doryrhamphus squalidus* (Daniltshenko, 1960); *D. incolumnis* (Daniltshenko, 1960); *Syngnathus incertus* Daniltshenko, 1960. **Отряд Scorpaeniformes:** Сем. Scorpaenidae: «*Scorpaena*» sp. Сем. Triglidae: gen. et sp. nov. **Отряд Perciformes:** Сем. Percoidei inc. sed.: *Oliganodon comparabilis* (Daniltshenko, 1960). Сем. Priacanthidae: *Priacanthus spinosus* (Blainville, 1818). Сем. Carangidae: *Selar quassus* Bannikov, 1990; *Caranx daniltshenkoi* Bannikov, 1990. Сем. Leiognathidae: *Leiognathoides altapinnus* (Weiler in Hess et Weiler, 1955). Сем. Sparidae: *Sparus priscus* Switchenska, 1979. Сем. Platycidae (?): *Paraplatax absyrtus* Bogatshov, 1938. Сем. Champsodontidae: *Champsodon grossheimi* (Daniltshenko, 1960). Сем. Trachinidae: *Trachinus rusticus* Bannikov, 1986. Сем. Ammodytidae: *Ammodytes*

antipai Paučá, 1929. Сем. Caproidae: *Capros caprosoides* (Cosmovici, 1887); *C. rhenanus* (Weiler, 1920). Сем. Acanthuridae: *Caprovesposus parvus* Daniltshenko, 1960. Сем. Euzaphlegidae: *Palimphytes chadumicus* Daniltshenko, 1960. Сем. Gempylidae: *Abadzekhia tarletskovi* Bannikov, 2005. Сем. Trichiuridae: *Anenchelum angustum* (Daniltshenko, 1980); *A. glarissianum* Blainville, 1818. Сем. Scombridae: *Auxides cernegurae* (Ciobanu, 1970); *Sarda rara* Bannikov, 1979; *Thunnus* sp.; *Thunninae* gen. indet.; gen. et sp. indet. Сем. Palaeorhynchidae: *Palaeorhynchus zitteli* (Kramberger, 1879); *Homorhynchus colei* (Agassiz, 1833-1844). Сем. Propercarinidae: *Propercarina* sp. Сем. Nomeidae: *Rybapina caucasica* Bannikov, 1993; *Psenicubiceps alatus* Daniltshenko, 1980. Сем. Stromateidae: *Pinichthys pulcher* Bannikov, 1988; *Pinichthys* sp. **Отряд Tetraodontiformes:** Сем. Balistidae: *Oligobalistes robustus* Daniltshenko, 1960. Сем. Tetraodontidae: *Archaeotetraodon winterbottomi* Tyler et Bannikov, 1994.

Кроме того, из пшехского горизонта Северного Кавказа известны зубы (реже отпечатки тела) акул, жаберные тычинки Cetorhinidae и очень редкие остатки птиц. По обилию находок в целом в ихтиофауне доминируют сельдевые *Sardinella rata*; *Palimphytes chadumicus*, *Anenchelum angustum*, *Auxides cernegurae*, *Zenopsis clarus* и оба вида Palaeorhynchidae также весьма обычны. Кроме того, в нижнем подгоризонте, отвечающем максимуму регрессии Паратетиса, обильны виды рода *Palaeogadus* и *Pomolobus curtus*, встречены серебрянковидные *Proargentina inclinata* и *Glossanodon confusus* и гемпиловые *Abadzekhia tarletskovi*, отсутствующие в более молодых отложениях. В верхнепшехском подгоризонте появляются *Aeoliscus heinrichi*, обильны мезопелагические *Eovinciguerrria obscura*, *Eomyctophum koraense* и *Scopeloides glarissianus*, встречены *Sparus priscus*, *Champsodon grossheimi*, *Rybapina caucasica* и редкие *Bregmaceros filamentosus*, *Doryrhamphus squalidus* и *Syngnathus incertus* (Данильченко, 1960; 10; Попов et al., 2002). Состав фауны рыб указывает на субтропический климат пшехского времени, холоднее чем в бартоне, что согласуется с данными по моллюскам и флоре (Попов и др., 1993), а появление *Aeoliscus*, *Fistularia* и *Bregmaceros* маркирует потепление в середине пшехского времени. Подавляющее большинство рыб определено являются пелагическими; придонный образ жизни можно предположить для *Pavelichthys daniltshenkoi*, *Protobrotula sobijevi*, *Aeoliscus heinrichi*, «*Scorpaena*» sp., Triglidae gen. et sp. nov., *Trachinus rusticus* и *Ammodytes antipai*, находки большинства из которых единичны или редки, либо ограничены ювенильными экземплярами («*Scorpaena*» sp. и *Trachinus rusticus*). Коралловая хирурговая рыба *Caprovesposus parvus* представлена пелагическими личинками стадии «асконугус» (31). Из 70 форм костистых рыб, с достоверностью отмеченных из пшехского горизонта, 46 относятся к Acanthopterygii, что составляет две трети (66 %) всего комплекса. Из 53 определенных до рода форм северокавказских рыб не менее 20 (38 % общего их числа) доживают до настоящего времени. От кумского комплекса пшехский унаследовал три вида (*Bregmaceros filamentosus*, *Caprovesposus parvus* и *Rybapina caucasica*) и не менее десяти родов. Здесь также преобладают пелагические, преимущественно неритические рыбы, но чаще других встречаются сельдевые, а не брегмацеры, как на местонахождении Горный Луч.

Анаэробная среда на дне раннемайкопского моря начиналась глубоко, не менее 300-400 м верхней толщи воды были пригодны для жизни рыб. На это указывает наличие около 20 видовых таксонов мезо- и батипелагических рыб, что составляет около 30 % общего числа видов раннемайкопской ихтиофауны. В раннем майкопе (хадум) на исследованной территории впервые появились представители

Merlucciidae, неперенные компоненты большинства последующих морских фаун рыб. Раннемайкопский комплекс обнаруживает значительную общность в родовом и даже видовом составе с рюпельскими фаунами рыб Карпат, Швейцарии и Рейнского бассейна, что говорит о наличии связей между бассейнами. Так, из 23 родов костистых, отмеченных в самом географически удаленном рюпельском комплексе северо-западной (французской) части Рейнского грабена (Pharisat, 1991), лишь шесть родов отсутствуют на Кавказе. Пять видов являются общими для двух фаун. Соседнее с французским местонахождение в том же Рейнском грабене (Фрауэнвайлер в Германии), несмотря на несколько более поздний возраст (зоны NP23-NP24 против NP21-NP22 для пшехского горизонта: Popov et al., 2002), обнаруживает еще большее сходство состава рыб с хадумской кавказской ассоциацией (Pharisat, Micklich, 1998; личные наблюдения автора в музее Дармштадта): к общим таксонам добавляются роды *Propercarina* и *Rybapina* и вид *Pinichthys pulcher* Vannikov, 1988. Еще один вид, *Abadzekhia marinae* Vannikov, 1985, на Кавказе появляется, возможно, несколько позже, чем в Германии. Напротив, географически относительно близкий рюпельский комплекс рыб Ирана (Arambourg, 1967) резко отличается от раннемайкопского родовым и видовым составом. Такое различие двух фаун объясняется вероятным отсутствием непосредственной связи между двумя бассейнами и тем, что иранская фауна является тропической, а не субтропической. Сравнение систематического состава обширного полузамкнутого раннемайкопского бассейна Кавказа с таковым современного полузамкнутого бассейна – Средиземноморья показывает, что раннеолигоценовый комплекс рыб относительно полно отражает только пелагическую (эпи- и мезо-) компоненту ихтиофауны раннего Паратетиса. Исходя из данных по ихтиофауне, соленость раннемайкопского бассейна была нормальной.

Недавно остатки рыб (зубы и отолиты) отмечены из низов олигоцена Крыма (кызыл-джарские и зубакинские слои) (Müller, Rozenberg, 2003a). Отолитовая ассоциация из Крыма весьма отлична от одновозрастной и близкой географически фауны рыб из пшехского горизонта Кавказа: только один род костистых, *Palaeogadus*, является общим для двух комплексов. Частично это можно объяснить более мелководными условиями накопления крымских осадков, а частично – ошибочным отнесением некоторых из отолитовых таксонов к современным родам.

Во второй половине раннего олигоцена (время накопления отложений соленовского горизонта) Восточный Паратетис замкнулся и опреснился, однако в позднем олигоцене этот бассейн вновь характеризуется морскими условиями. В отличие от раннеолигоценовых, позднеолигоценовые рыбы Северного Кавказа и Закавказья значительно менее обильны и разнообразны, часто имеют фрагментарную сохранность и хуже изучены. По последним данным (Попов и др., 1993; Popov et al., 2004a), верхнему олигоцену Паратетиса отвечает калмыцкий горизонт (региоарус), соответствующий хатту. В центральном Предкавказье этот горизонт сложен (снизу вверх) верхней подсвитой свиты Морозкиной балки, баталпашинской, септариевой и зеленчукской свитами майкопской серии. Имеющиеся в колл. ПИН позднеолигоценовые рыбы происходят из баталпашинской и септариевой свит, однако, возможно, что также частично и из двух других свит. Ранние сборы А.А. Свиченской и П.Г. Данильченко трудно привязать к конкретным свитам, поскольку стратиграфическое расчленение верхнего олигоцена Кавказа последнее время неоднократно менялось. Поэтому приведенный ниже список включает всех позднеолигоценовых рыб, найденных на Северном Кавказе и Апшеронском полуострове, без указания конкретных свит:

Отряд Clupeiformes: Сем. Clupeidae: *Sardinella* cf. *S. sardinites* (Heckel, 1850); *Suchumia caucasica* Menner in Menner et Riabinin, 1949. **Отряд Gadiformes:** Сем. Merlucciidae: *Palaeogadus latebrosus* Daniltshenko, 1960; *P. simionecui* Daniltshenko, 1950; *Merluccius inferus* Daniltshenko, 1947. **Отряд Syngnathiformes:** Сем. Centriscidae: *Aeoliscus* sp. Сем. Syngnathidae: *Hipposyngnathus convexus* Daniltshenko, 1960. **Отряд Perciformes:** Сем. Percoidei inc. sed.: *Oliganodon budensis* (Heckel, 1856); *Pirsagatia sytchevskayae* Prokofiev, 2002; *Epibatichthys corruptus* Prokofiev, 2002; gen. et sp. indet. Сем. Priacanthidae: *Cookeolus artus* (Daniltshenko, 1980). Сем. Repropcidae: *Repropca sumgaitica* Bannikov, 1991. Сем. Chaetodontidae: *Chaetodon* (?) *penniger* Bogatshov, 1964. Сем. Caproidae: *Capros longispinatus* Daniltshenko, 1960. Сем. Acanthuridae: *Caprovesposus* sp. Сем. Gempylidae: gen. et sp. indet.; *Abadzekhia marinae* Bannikov, 1985. Сем. Scombridae: *Scomber cubanicus* Daniltshenko, 1960; *Sarda remota* Daniltshenko, 1980. Сем. Palaeorhynchidae: *Pseudotetrapturus luteus* Daniltshenko, 1960. Сем. Propercarinidae: *Propercarina* sp. **Отряд Pleuronectiformes:** Сем. Soleidae (?) : gen. et sp. indet.

С большой долей вероятности можно предположить, что *Hipposyngnathus convexus*, *Oliganodon budensis*, *Abadzekhia marinae*, *Sarda remota* и, вероятно, *Chaetodon* (?) *penniger* происходят только из низов верхнего олигоцена (верхи свиты Морозкиной балки и баталпашинская свита и их аналоги), а *Cookeolus artus*, *Repropca sumgaitica*, *Capros longispinatus*, *Caprovesposus* sp., *Scomber cubanicus*, *Pseudotetrapturus luteus* и *Propercarina* sp. – из верхов верхнего олигоцена.

По обилию находок в целом в позднеолигоценовой ихтиофауне доминируют сельдевые *Sardinella* cf. *S. sardinites*. Кроме того, в разных частях Восточного Паратетиса разные таксоны были субдоминантами: *Cookeolus artus* и *Repropca sumgaitica* в Азербайджане, *Capros longispinatus* на Адыгейском поднятии и в Абхазии. Степень тепловодности позднеолигоценового и пшехского водоемов «не очень заметно отличалась» (Попов и др., 1993, с. 29). Подавляющее большинство рыб определенно являются пелагическими; придонный образ жизни можно предположить лишь для *Aeoliscus* sp. и Soleidae (?) gen. et sp. indet., находки которых единичны. Фауна рыб позднего олигоцена Восточного Паратетиса выглядит явно обедненной, автохтонной, из 23 форм костистых рыб, с достоверностью отмеченных из калмыцкого горизонта, 18 относятся к Acanthopterygii, что составляет 78 % всего комплекса. Из 18 определенных до рода форм кавказских рыб не менее восьми (44 % общего их числа) доживают до настоящего времени. От пшехского комплекса калмыцкий унаследовал 8 родов. *Pseudotetrapturus* является самым поздним таксоном вымершего семейства Palaeorhynchidae.

Анаэробная среда на дне позднеолигоценового моря начиналась, по-видимому, относительно неглубоко. На это указывает полное отсутствие мезо- и батипелагических светящихся рыб. Большинство видовых таксонов позднеолигоценовых рыб Восточного Паратетиса относятся к стеногалинным родам и не могли переносить значительного опреснения. Можно предположить, что низкое биоразнообразие позднеолигоценовых рыб Восточного Паратетиса связано как с недостаточной их изученностью, так и с довольно неблагоприятными условиями для жизни рыб. Имеющихся данных явно недостаточно, чтобы судить об истинном биоразнообразии шельфовых рыб позднего олигоцена Паратетиса.

В позднеолигоценовом Карпатском бассейне Центрального Паратетиса, по-видимому, условия для жизни рыб были более благоприятными. В олигоцене Польских Карпат в 1980-е гг. выделено шесть ихтиофаунистических зон (Jerzmańska, Kotlarczyk, 1981; Kotlarczyk, Jerzmańska, 1988); три верхние из них, IPM4 – IPM6

соответствуют верхнему олигоцену. В Румынских Карпатах фауна рыб наилучше представлена в олигоценовых отложениях надвига Вранча, в трех пачках (снизу вверх): битуминозный мергель, нижние дизодилиевые слои и верхние дизодилиевые слои. Первые две пачки М. Чобану (Ciobanu, 1977) датировал рюпелем, а третью верхним олигоценом. В действительности к верхнему олигоцену, по-видимому, относятся лишь нижние дизодилиевые слои, тогда как битуминозный мергель действительно имеет рюпельский возраст. Верхние дизодилиевые слои по составу фауны рыб следует относить к нижнему миоцену (бурдигал: Rusu et al., 1996). В районе г. Пятра-Нямц имеются три местонахождения с представительной фауной рыб в отложениях нижних дизодилиевых слоев (Пьетричика, Козла и Агырчия), причем все они различаются по систематическому составу рыб и определенно сформированы в разных обстановках (61, 62). Во внутренней зоне Предкарпатского прогиба (Западная Украина) слои с рыбными остатками характеризуют нижнемелитовые отложения, от нижнего кремневого горизонта до головецкого горизонта полосчатых известняков (Объяснительная записка..., 1984), то есть имеют рюпельский возраст. В хаттских фаунах Карпатского бассейна не менее 20 родов рыб (в том числе *Digoria*, *Zenopsis*, *Palimphytes*, *Anenichelum*, *Palaeorhynchus*, *Homorhynchus* и др.) унаследованы от рюпельских фаун Паратетиса: гораздо больше, чем в позднеолигоценовых ихтиофаунах Кавказского бассейна. Это указывает на возможность того, что опреснение соленовского времени относительно слабо затронуло Центральный Паратетис, и на затрудненные связи Карпатского и Кавказского водоемов в позднем олигоцене.

В верхнем майкопе (сакараульский горизонт, соответствующий верхам аквитана и низам бурдигала: Попов и др., 1993; Popov et al., 2004) Кавказа и Крыма обнаружен богатый и довольно разнообразный комплекс морских рыб. Позднемайкопские рыбы найдены в целом ряде местонахождений Северного Кавказа и Азербайджана (рис. 2). В каждом местонахождении комплекс рыб имеет свое своеобразие (к примеру, *Bregmacerina antiqua* обнаружена только в двух северокавказских местонахождениях, а *Priacanthus longispinus*, напротив, обилен в Крыму и Азербайджане и не встречен на Северном Кавказе), однако в общих чертах он един. Некоторые различия в составе позднемайкопских комплексов рыб разных местонахождений привели к предположению об их разновозрастности и попыткам датировать их соответственно верхним кавказием (10) (или аквитаном: Popov et al., 2004; Sytchevskaia, 2005) и сакараулом (10) (или бурдигалом: Popov et al., 2004; Sytchevskaia, 2005). Учитывая, однако, преобладание общих форм, уместно полагать их одновозрастность (сакараульский возраст) (21), а различия в составе ассоциаций объяснять их разной фациальной приуроченностью. В целом позднемайкопский комплекс имеет следующий состав (43, с дополнениями):

Отряд Clupeiformes: Сем. Clupeidae: *Sardinella brevicauda* (Menner, 1949); *Pomolobus antiquus* (Smirnov, 1936); *Alosa genuina* Daniltshenko, 1960. **Отряд Argentiniformes:** Сем. Argentinidae: *Glossanodon adolescens* Prokofiev, 2005. **Отряд Gadiformes:** Сем. Merlucciidae: *Merluccius lednevi* Bogatshov, 1933; *M. errans* (Smirnov, 1936). Сем. Gadidae: *Palaeomolva smirnovi* (Daniltshenko, 1953); *P. monstrata* Fedotov, 1974; *Bregmacerina antiqua* (Smirnov, 1936); *Onobrosmius sagus* (Fedotov, 1974); *O. parvus* (Daniltshenko, 1960); *O. oligocaenicus* (Bogatshov, 1933). **Отряд Beloniformes:** Сем. Belonidae (?): «*Belone*» *crior* Smirnov, 1936. **Отряд Beryciformes:** Сем. Holocentridae: gen. et sp. indet. **Отряд Gasterosteiformes:** Сем. Centriscidae: *Aeoliscus apsheronicus* (Lednev, 1914). Сем. Aulostomidae: *Aulostomus fractus* Daniltshenko, 1960. Сем. Syngnathidae: *Syngnathus altus* Daniltshenko, 1960; *Nerophis gracilis* Sergienko, 1971.

Отряд Perciformes: Сем. Percoidae *inc. sed.*: gen. et sp. indet. Сем. Priacanthidae: *Priacanthus longispinus* Lednev, 1914. Сем. Pomatomidae: *Lednevia oligocenica* (Smirnov, 1936). Сем. Echeneidae: *Echeneis urupensis* Daniltshenko, 1958. Сем. Carangidae: *Seriola* sp.; *S. smithyanizi* Bannikov, 1996; *Scomberoides spinosus* (Smirnov, 1936); *Selar fedotovi* Bannikov, 1990; *Alepes pin* Bannikov, 1985; *Caranx quietus* Bannikov, 1990; *Decapterus praegracilis* Bannikov, 1990; *D. fusiformis* Bannikov, 1996; Caranginae gen. indet. Сем. Leiognathidae: *Leiognathoides minutus* Daniltshenko, 1980. Сем. Sparidae: «*Sparus*» sp. Сем. Centranchidae: *Spicara islamdagica* (Prokofiev, 2001). Сем. Sciaenidae: *Otolithoides* (?) *ignotus* (Smirnov, 1936). Сем. Mugilidae: *Mugil latus* Switchenska, 1957. Сем. Blenniidae: «*Blennius*» sp.; *Bestiolablennius eugeniae* Prokofiev, 2001. Сем. Gobiidae: gen. et sp. indet. Сем. Acanthuridae: *Caprovesposus* sp. Сем. Gempylidae: gen. et sp. indet.; *Hemithyrsites maicopicus* Daniltshenko, 1960. Сем. Trichiuridae: *Anenichelum lednevi* (Menner, 1949). Сем. Scombridae: *Scomber gnarus* Bannikov, 1979; *Sarda memorabilis* Daniltshenko, 1980. Сем. Stromateidae: *Pinichthys fractus* Bannikov, 1985. **Отряд Pleuronectiformes:** Сем. Bothidae: *Arnoglossus distinctus* Switchenska, 1981. Сем. Soleidae: *Buglossidium apsheroniense* Bannikov, 2001.

Кроме того, из верхнего майкопа Кавказа и Крыма известны очень редкие зубы акул и остатки птиц. По обилию находок в целом в ихтиофауне доминируют сельдевые *Sardinella brevicauda*, мерлузовые *Merluccius errans*, луфаревые *Lednevia oligocenica* и скумбриевые *Scomber gnarus*. Местонахождения Черная речка в Северной Осетии, р. Уруп в Краснодарском крае и мыс Тархан (более верхние слои батисифоновой свиты) в Крыму, где доминируют иглообразные *Aeoliscus apsheronicus* и *Syngnathus altus*, имеют ярко выраженный прибрежно-мелководный фациальный облик. Другие местонахождения, такие как, например, Ширванская в Краснодарском крае и мыс Тархан (более нижние слои батисифоновой свиты), характеризуются почти полным отсутствием прибрежно-мелководных форм; здесь преобладают пелагические Clupeidae, Merlucciidae, Gadidae, Pomatomidae и Scombridae. Состав фауны рыб указывает на близкий к тропическому климат позднемайкопского времени (наличие рода *Aeoliscus*), что согласуется с данными по моллюскам и палеонтологии (Попов и др., 1993). Большинство рыб определенно являются пелагическими, однако в сакараульской фауне впервые для Восточного Паратетиса появляются придонные морские собачки (Blenniidae) и бычки (Gobiidae), относительно многочисленными становятся камбалообразные (Bothidae и Soleidae), которые, впрочем, представлены в основном пелагическими личинками, как и коралловая хирурговая рыба *Caprovesposus* sp. Из 48 форм костистых рыб, с достоверностью отмеченных из сакараульского горизонта, 36 относятся к Acanthopterygii, что составляет 3/4 (75 %) всего комплекса. Из 34 определенных до рода форм северокавказских рыб 24 (71 % общего их числа) доживают до настоящего времени. Большинство видовых таксонов раннемиоценовых рыб Восточного Паратетиса относятся к стеногалинным родам и не могли переносить значительного опреснения. От позднеолигоценового Кавказского комплекса раннемиоценовый унаследовал лишь шесть родов рыб. Здесь также преобладают пелагические, преимущественно неритические рыбы, а типичные мезо- и батипелагические рыбы отсутствуют, за исключением очень редких находок Trichiuridae и Gempylidae. Для раннемиоценовой фауны очень характерен хек *Merluccius errans*, но его находки отмечены и в явно мелководных фациях, поэтому едва ли можно предположить, что он обитал на большой глубине. Очевидно, уровень анаэробной зоны Восточного Паратетиса в раннем миоцене был близок к таковому

современного Черного моря (т.е. около 150-200 м), где также обитает хек. Гипоксия во время гибели рыб подтверждается открытыми ртами большинства их экземпляров, собранных в местонахождениях: причиной массовой гибели рыб, по-видимому, явился апвеллинг зараженных сероводородом вод.

В Черном море обитает 33 вида сугубо пелагических костистых рыб (Световидов, 1964) (27 % всего разнообразия костистых); 45 % ихтиофауны костистых составляют типично донные рыбы, а 28 % – прибрежно-мелководные или преимущественно донные виды. Биоразнообразии пелагических видов в раннем миоцене Восточного Паратетиса составляет 18 видов (менее 2/3 от такового Черного моря), или 38 % всей ихтиофауны костистых. Типично донные виды (5) составляют лишь 10 % фауны, а 52 % являются прибрежными или преимущественно донными видами (всего 25 видов). Таким образом, наиболее близко к реальному биоразнообразию пелагических, прибрежных и преимущественно донных таксонов Восточного Паратетиса, и совсем незначительная часть разнообразия типично донных рыб отражена в палеонтологической летописи.

Позднемайкопский комплекс обнаруживает значительную общность в родовом составе с вероятно одновозрастной фауной рыб верхних дизодилиевых слоев Румынских Карпат, где также преобладают виды родов *Sardinella*, *Merluccius*, *Syngnathus* и *Scomber*. Предполагаемая связь Кавказско-Копетдагской провинции Восточного Паратетиса с восточнотурецкими и иранскими бассейнами в сакарауле (Попов и др., 2005) подтверждается наличием здесь индо-тихоокеанских родов рыб *Scomberoides*, *Alepes* и (?) *Otolithoides*.

В коцахурское время Восточный Паратетис опреснился, а в тархане и ранней половине чокрака (конец раннего – начало среднего миоцена; верхи бурдигала – лангий) этот бассейн вновь характеризуется морским или полуморским режимом; в связи с тарханской трансгрессией в Восточном Паратетисе восстановилась морская биота средиземноморско-атлантического происхождения (Попов и др., 2005). В тарханских отложениях прикавказского бассейна впервые после нижнего олигоцена появляются мезопелагические светящиеся рыбы (род *Vinciguerria* из семейства Phosichthyidae), что свидетельствует об отсутствии сероводородного заражения или значительном понижении границы безжизненной зоны по сравнению с верхним майкопом.

Находки рыб приурочены к глубоководным фациям тархана и чокрака (спириалисовым глинам, верхам зоны NN4 и низам зоны NN5), где граница двух горизонтов вызывает некоторые разногласия (Невеская и др., 1975). В связи с этим ниже приведен общий тархан-чокракский комплекс рыб. Основное местонахождение тарханских рыб находится на северном берегу Керченского полуострова (рис. 2). Рыбы из спириалисовых глин встречаются на нескольких кавказских местонахождениях. В целом тархан-чокракский комплекс морских рыб спириалисовых глин Восточного Паратетиса включает следующие виды (43):

Отряд Clupeiformes: Сем. Clupeidae: *Clupeonella humilis* (Meyer, 1851); *Sardina prisca* W. Daniltshenko, 1969; *Pseudohilsa brevicauda* (Lednev, 1914). **Отряд Stomiiformes:** Сем. Phosichthyidae: *Vinciguerria merklini* Daniltshenko, 1946. **Отряд Gadiformes:** Сем. Bregmacerotidae: *Bregmaceros* cf. *B. filamentosus* (Priem, 1908). Сем. Merlucciidae: *Palaeogadus atropatanus* (Bogatshov, 1933). Сем. Gadidae: *Palaeomolva andrussovi* (Bogatshov, 1933); *P. tarchanica* Daniltshenko, 1947. **Отряд Beloniformes:** Сем. Hemiramphidae (?): gen. et sp. indet. **Отряд Beryciformes:** Сем. Holocentridae: *Myrripristis sorbini* Bannikov, 1987. **Отряд Perciformes:** Сем. Priacanthidae: *Priacanthus fortis* Daniltshenko, 1980. Сем. Pomatomidae: «*Lednevia*» sp. Сем. Carangidae: *Scom-*

beroides spinosus (Smirnov, 1936); *Selar weileri weileri* (Bogatshov, 1933); *Selar weileri ampliscutulatus* Bannikov, 1990; *Decapterus abbreviatus* (Bogatshov, 1933). Сем. Sphyraenidae: *Parasphyraena apsheronica* Switchenska, 1968. Сем. Blenniidae: *Mioblennius fraudulentus* Bannikov, 1998. Сем. Ammodytidae: *Ammodytes* sp. Сем. Callionymidae: «*Diplogrammus*» sp. Сем. Gobiidae: gen. et sp. indet. Сем. Trichiuridae: *Lepidopus lateralis* Daniltshenko, 1980. **Отряд Pleuronectiformes:** Сем. Bothidae: *Arnoglossus sumgaiticus* Switchenska, 1981. **Отряд Tetraodontiformes:** Сем. Tetraodontidae: *Archaeotetraodon jamestyleri* (Bannikov, 1990).

Из этого списка сугубо тарханскими являются *Vinciguerria merklini* и *Archaeotetraodon jamestyleri*. По обилию находок в целом в ихтиофауне доминируют сельдевые и (по крайней мере, в тархане Крыма) *Vinciguerria merklini*. Поскольку спириалисовые глины являются глубоководными фациями тархана и чокрака, прибрежно-мелководные иглообразные (Syngnathoidei) отсюда пока не известны. Состав фауны рыб указывает на близкий к тропическому климат тархан-чокракского времени (наличие рода *Bregmaceros*). Большинство рыб определено являются пелагическими, однако имеются и находки придонных Blenniidae, Ammodytidae, Callionymidae, Gobiidae и Bothidae, которые, впрочем, представлены в основном молодью. Отсутствие в спириалисовых глинах эпипелагических скумбриевых рыб, непременно компонента всех предшествовавших морских фаун Тетиса и Паратетиса, вероятно, связано с недостаточно представительными сборами. Из 24 таксонов костистых рыб, с достоверностью отмеченных из тархана и чокрака, 16 относятся к Acanthopterygii, что составляет две трети (67 %) всего комплекса. Из 18 определенных до рода форм крымско-кавказских рыб 12 (67 % общего их числа) доживают до настоящего времени. Большинство видовых таксонов тархан-чокракских рыб Восточного Паратетиса относятся к стеногалинным родам и не могли переносить значительного опреснения. Родовой состав рыб тархан-чокракского бассейна сильно изменился по сравнению с позднемайкопским – от сакараульского комплекса рыб тархан-чокракский унаследовал лишь роды *Palaeomolva*, *Priacanthus*, *Selar*, *Decapterus*, *Arnoglossus* и, вероятно, *Lednevia*. Здесь также преобладают пелагические, преимущественно неритические рыбы, но появляются и типичные мезо- и батипелагические рыбы *Vinciguerria* и *Lepidopus*. Большинство тархан-чокракских видов эндемичны для Крыма и Кавказа, лишь *Clupeonella humilis* найден также в Вюртемберге, а *Decapterus abbreviatus* – в Турции. Чокракский бассейн Восточного Паратетиса соединялся с открытыми водами на юго-востоке (Попов и др., 2005), из рыб это подтверждает лишь находка в спириалисовых глинах Азербайджана индо-тихоокеанского рода *Scomberoides* (5). Биоразнообразие тархан-чокракских рыб не вполне отражает истинное биоразнообразие ихтиофауны этого времени.

К концу чокрака соленость Восточного Паратетиса вновь понизилась, и в дальнейшем лишь в конкское время характер бассейна приблизился к нормальному морскому, однако сведения о конкских рыбах скудны. По-видимому, гидрологические условия в Восточном Паратетисе в конкское время в основном не были благоприятными для захоронения рыб. Из полуморского караганского бассейна, предшествовавшего конкскому, известны эндемичные эвригалинные сельдевые, атерины *Atherina prima* Switchenska, 1959, кефали *Mugil karaganicus* Switchenska, 1973 и арноглоссы *Arnoglossus ovalis* Switchenska, 1981. От чокракской фауны унаследована барракуда *Parasphyraena apsheronica*. Из конки известны сельдь *Clupeonella* sp., кефаль *Mugil finitimus* Switchenska, 1973 и морская мышь *Protonymus gontsharova* Sytchevskaya et Prokofiev, 2007.

Сарматские рыбы Восточного Паратетиса известны лучше, чем караганские и конкские. Отдельные находки костистых из ниже-среднесарматских отложений известны из разных мест Северного Кавказа, Украины и Молдавии, однако систематические сборы сарматских рыб сотрудниками ПИН предприняты лишь в двух нижесарматских местонахождениях: на р. Пшеха в Краснодарском крае и на севере Молдавии (с. Наславча) (рис. 2). Комплексы рыб, выявленные в этих местах, существенно разнятся по систематическому составу. На левом берегу р. Пшеха у с. Цуревский собраны следующие рыбы (78, с дополнениями):

Отряд Clupeiformes: Сем. Clupeidae: *Sardinella sardinites* (Heckel, 1850); «*Clupea inflata* Vukotinović, 1870. **Отряд Gadiformes:** Сем. Gadidae: *Micromesistius* sp. nov. **Отряд Gasterosteiformes:** Сем. Syngnathidae: gen. et sp. indet. **Отряд Perciformes:** Сем. Carangidae: gen. et sp. indet. Сем. Mullidae: *Mullus* sp. Сем. Mugilidae: *Mugil* cf. *M. minax* Bogatshov, 1933. Сем. Trachinidae: *Trachinus* sp. Сем. Callionymidae: *Callionymus* cf. *C. macrocephalus* Gorjanović-Kramberger, 1882. Сем. Gobiidae: *Pomatoschistus* sp. Сем. Caproidae: *Proantigonia* sp. Сем. Scombridae: *Scomber* aff. *S. caucasicus* (Bogatshov, 1933). **Отряд Pleuronectiformes:** Сем. Bothidae: *Bothus* sp. nov. Сем. Soleidae: gen. et sp. indet.

Из оврага Карпов Яр на севере Молдавии (с. Наславча) известен следующий комплекс рыб:

Отряд Clupeiformes: Сем. Clupeidae: *Sardinella sardinites* (Heckel, 1850); gen. et sp. indet. **Отряд Cyprinodontiformes:** Сем. Cyprinodontidae: «*Prolebias*» sp. **Отряд Atheriniformes:** Сем. Atherinidae: *Atherina suchovi* Switchenska, 1973. **Отряд Gasterosteiformes:** Сем. Syngnathidae: gen. et sp. indet. **Отряд Perciformes:** Сем. Percoidei inc. sed.: gen. et sp. indet. Сем. Centropomidae: *Lates gregarius* Bannikov, 1992. Сем. Moronidae: *Morone ionkoi* Bannikov, 1993. Сем. Sparidae: *Sparus brusinai* (Kramberger, 1882). Сем. Centranchidae: *Naslavcea fundata* (Bannikov, 1990). Сем. Mullidae: *Mullus moldavicus* Switchenska, 1959. Сем. Polynemidae: *Polynemus frivulus* Bannikov, 1989. Сем. Mugilidae: *Mugil acer* Switchenska, 1959. Сем. Labridae: *Symphodus salvus* Bannikov, 1986. Сем. Clinidae: *Clinitrachoides gratus* (Bannikov, 1989). Сем. Gobiidae: *Pomatoschistus* sp.; *Gobius* sp. **Отряд Pleuronectiformes:** Fam., gen. et sp. indet.

По биоразнообразию в обоих комплексах резко преобладают колючеперые рыбы: Acanthopterygii составляют 79 % в комплексе Цуревского и 89 % в комплексе Наславчи. В то же время в первом доминирует вид сельдевых *Sardinella sardinites*, многочисленны также тресковые *Micromesistius* sp. nov. и мальки ботусовых камбал *Bothus* sp. nov., тогда как во втором преобладает атерина *Atherina suchovi*, а сельдевые занимают в лучшем случае второе место по числу находок; относительно многочисленны бычки *Pomatoschistus* sp. и *Gobius* sp. и морские караси *Sparus brusinai*. Тресковых в сармате Наславчи нет, равно как и отмеченных на Северном Кавказе *Trachinus*, *Callionymus* и *Scomber*; Syngnathidae gen. et sp. indet. и камбалообразные крайне редки. Общими для двух комплексов являются роды *Sardinella*, *Mullus*, *Mugil* и *Pomatoschistus*, причем два последних рода определенно представлены разными видами. Таким образом, связь между Северокавказским и Молдавским бассейнами в раннем сармате была затруднена (не исключено, что разнофациальностью комплексов объясняется различие состава фаун рыб Цуревского и Наславчи). Более западный сарматский бассейн бывшей Югославии (Andelković, 1989) отличается присутствием семейств Scorpaenidae, Carangidae, Blenniidae, в то же время он

обнаруживает черты сходства как с Северокавказским бассейном (наличие Gadidae, Trachinidae, Callionymidae, Caproidae, Scombridae и Bothidae), так и с Молдавским (наличие Labridae, общих родов *Atherina*, *Morone* и вида *Sparus brusinai*).

На основании данных по двустворчатым моллюскам ранне-среднесарматский бассейн Восточного Паратетиса был классифицирован как полуморской (миксомезогалинный), эпизодически соединявшийся с открытыми водами (Невесская и др., 2005). Фауна рыб в основном подтверждает эту классификацию, будучи явно обедненной по систематическому составу и с преобладанием эвригалинных таксонов. В то же время *Bothus*, *Mullus* и, видимо, *Clinitrachoides*, являются стеногалинными родами, не выносящими значительного опреснения, а некоторые эвригалинные роды (*Mugil*, *Symphodus*, *Sparus*, *Scomber*), хотя и могут жить длительное время в солоноватых водах, для завершения жизненного цикла нуждаются в морской среде. Таким образом, по рыбам Восточный Паратетис можно классифицировать как миксополигалинный бассейн, с соленостью выше 18 ‰ (верхняя граница солености мезогалинных бассейнов). Химизм вод сарматского бассейна характеризовался повышенной щелочностью и перенасыщением карбонатом (Pisera, 1996; 78); на последнее указывает сохранение отолитов *in situ* у всех сарматских рыб. Таким образом, обедненность систематического состава сарматских рыб Восточного Паратетиса объясняется не столько низкой соленостью вод, сколько их неблагоприятным химизмом. Раннесарматская растительность Наславчи указывает на теплоумеренный муссонный климат при 15-16° средней годовой температуры (Якубовская, 1952).

Помимо комплексов Цуревского и Наславчи, сарматские рыбы отмечались из разных местонахождений Северного Кавказа (Богачев, 1933; Данильченко, 1980; 69), Азербайджана (Леднев, 1914; Джафарова, 1976), Молдавии (Унгены) (Федотов, 1971), Армении (Богачев, 1936) и Украины (Амвросиевка) (Богачев, 1955), но систематических раскопок там не предпринималось. Заслуживает внимания наличие в сармате Амвросиевки и окрестностей Грозного находок Sciaenidae, неизвестных пока из лучше изученных комплексов Цуревского и Наславчи. Интересна находка вида капроидов рода *Proantigonia*, характерного для сармата более западных регионов (Хорватия, Румыния) в Дагестане (69), единичная находка *Proantigonia* sp. известна и из комплекса Цуревского. В целом ранне-среднесарматские бассейны Восточного Паратетиса характеризует высокий видовой эндемизм рыб.

В начале позднего миоцена (позднем сармате) Восточный Паратетис полностью замкнулся, а в раннем мэотисе вновь эпизодически соединялся с открытыми водами (Невесская и др., 2005). Мэотические рыбы пока изучены очень плохо: Богачев (1942) отметил из мэотиса Восточного Паратетиса две формы сельдей, проблематичного *Lepidopus*, и кратко описал (без изображений) четыре новых вида – *Matarchia* (= *Scomber*) *spuria*, *Chrysophrys* (= *Sparus*) *diatomacea*, *Merluccius maeoticus* и *Labrax* (= *Morone*) *vogdti*. Из типовых экземпляров Богачева в колл. ПИН имеются только голотипы *C. diatomacea* и *M. maeoticus*. Несмотря на их неполноту, наличие морских родов *Sparus* и *Merluccius* в мэотисе Тамани можно подтвердить. Морские фауны рыб не известны из более молодых отложений Восточного Паратетиса. Из понта (верхний миоцен) Абхазии описан солоноватоводный комплекс рыб в составе 11 видов (Габелая, 1976): 5 видов Clupeidae, *Atherina colchidica* (Atherinidae), *Mugil editus*, *M. nodosus*, *M. ordinatus* и *M. demissus* (Mugilidae) и *Sciaena impropria* (Sciaenidae). Три вида солоноватоводных сельдей характеризуют акчагыльские отложения Азербайджана и Туркменистана (Данильченко, 1980).

Глава 5. СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЭОЦЕНОВОЙ ФАУНЫ РЫБ МОНТЕ-БОЛЬКИ

Фауна рыб местонахождения Монте-Болька в Северной Италии является наиболее разнообразной из известных кайнозойских ихтиофаун, она дает наиболее полное представление о мелководной фауне Тетиса в первой половине эоцена. Рыбы Монте-Больки известны со средних веков, они собраны из двух точек: Пешара и Монте-Постале. Возраст фауны рыб Монте-Больки датируется верхами нижнего – низами среднего эоцена (см. выше).

В отличие от большинства остальных известных комплексов ископаемых морских рыб, обычно относительно полно отражающих только состав пелагической компоненты фауны, в ассоциации рыб из Монте-Больки достаточно широко представлены и придонные рыбы. К последним можно отнести рыб современных семейств Congridae, Ophichthyidae, Ophidiidae, Lophiidae, Brachionichthyidae, эоценовых родов опахообразных *Bajaichthys* Sorbini, 1983 и камбалообразных *Eobothus* Eastman, 1914, а также ископаемого семейства Eocottidae, представители которого являются эоценовыми аналогами и предшественниками более поздних бычков (Gobiidae) и керчаков (Cottidae) (65). Местонахождение Монте-Болька представляет древнейшую и самую богатую из известных ассоциацию коралловых рыб современного типа (Bellwood, 1996), с доминированием окунеобразных. В отличие от современных коралловых рифов, где обычно преобладают Pomacentridae, Arogonidae, Gobiidae, Labridae и Chaetodontidae, в среднеэоценовой фауне Больки из коралловых рыб численно доминируют Holocentridae, а таксономически чрезвычайно разнообразны Acanthuridae (11 родов). Семейство Arogonidae и подотряд Labroidei представлены здесь четырьмя монотипными родами каждое, а Pomacentridae крайне редки. Достоверных среднеэоценовых Gobiidae и Chaetodontidae пока не известно. От фаун меловых коралловых рыб в ассоциации Монте-Больки сохранились немногочисленные реликты – 4 рода пикнодонтов, позднейшая регистрация Rysnodontiformes в палеонтологической летописи. А. Тинтори и др. (Tintori et al., 2005) возражают против реконструкции Монте-Больки как тропической зарифовой лагуны, поскольку следы эоценовых рифов в Предальпах пока не найдены, считая, что местонахождение сформировано на мелководном внутреннем шельфе с богатой донной растительностью (типа современных посидониевых лугов). Ч. Пападзони и Э. Тревизани (Papazzoni, Trevisani, 2006) реконструируют среду лагерштетта Пешары (основная точка местонахождения Монте-Болька) как мелководную морскую «лагуны» с ограниченной циркуляцией вод и преобладающей микритовой седиментацией, недостаточной оксигенизацией дна (возможно, с бактериальными матами типа строматолитов), спорадически прерываемой короткими эпизодами колонизации дна бентосом.

Первая монография с описанием рыб из Монте-Больки была опубликована еще в конце XVIII в. (Volta, 1796). А. Вольта описал около 100 видов, большинство из которых были ошибочно отождествлены с современными, и лишь один род *Blochius* и 14 видов описаны как новые. Большая часть материала, описанного в Италии Вольта, вскоре была вывезена в Париж Наполеоном Бонапартом, и там переописана Л. Агассицем (Agassiz, 1833-1844), который признал лишь один вид Вольта, *Blochius longirostris*, остальные описал как новые. Список рыб из Монте-Больки пополнился описаниями новых таксонов в XIX в., и начале XX в. стал включать не менее 135 номинальных видов костистых (Leriche, 1906). Во второй половине XX в., благодаря работам Ж. Бло

и Л. Сорбини, многие видовые названия сведены в синонимы, описан ряд новых родов и видов. Список рыб из Монте-Больки Бло (Blot, 1980) включает 72 семейства, 117 (плюс ряд неописанных) родов и 208 (включая еще не описанные) видов. Впоследствии систематический состав фауны рыб Монте-Больки ревизован и пополнен работами ряда ученых, преимущественно Дж. Тайлера, Л. Сорбини и автора (6-8, 12, 21, 23-25, 37, 44, 46, 50, 51, 53, 54, 58, 59, 64-67, 69-72, 77, 79-86).

Согласно последним исследованиям автора, из ихтиофауны Монте-Больки должны быть исключены рыбы семейств Ogcocerphalidae и Mullidae, включенные в систематический каталог Бло (Blot, 1980) на основании неописанных таксонов (nov. gen.-nov. sp.). Непосредственное изучение предложенных Бло типовых экземпляров для этих таксонов показало, что тип нового таксона Ogcocerphalidae принадлежит *Lophiomus brachysomus* (Ag.) (Lophiidae), а тип Mullidae – лаброиду *Sorbinia caudopunctata* Bellwood (82).

Также из ихтиофауны Монте-Больки исключены приведенные Бло (Blot, 1980) современные семейства Serranidae, Percidae, Terapontidae, Haemulidae (=Pristipomidae), Chaetodontidae, Enoplosidae, Moronidae, Trachinidae и Blenniidae. Показано, что «серранид» *Serranus rugosus* Heckel является синонимом *Veranichthys ventralis* (Ag.) (Lutjanidae), а *Pristipoma furcatum* Ag. – синонимом *Sparnodus elongatus* Ag. (Sparidae) (77); «моронид» *Labrax schisurus* Ag. является типом нового рода *Percoidei inc. sed. Veronabrax* (81); «перцид» *Dules temnopterus* Ag. и «терапонтид» *Pelates quindecimialis* Ag. также относятся к новым родам *Percoidei inc. sed. – Jimtylerius* и *Parapelates*, соответственно (79, 83). Род *Callipteryx* из Trachinidae следует выносить в особое семейство Callipterygidae, а род *Oncolepis* – из Blenniidae в Acanthopterygii *inc. sed. Enoplosus pygopterus* Ag. из Enoplosidae перенесен в семейство Arogonidae, род *Eosphaeramia* Sorbini, 1983, а синонимом этого вида признан *Eosphaeramia margaritae* Sorbini, 1983 (84). Ревизия таксонов из Монте-Больки, относившихся ранее к Chaetodontidae (66), показала, что ни один из них не является близко родственными этому семейству: род *Acanthopygaeus* Leriche, 1906 следует считать Siganidae, роды *Pygaeus* Agassiz, 1838 и *Malacopygaeus* Leriche, 1906 – *Percoidei inc. sed.*, а род *Parapygaeus* Pellégrin, 1907 – *Perciformes inc. sed.* 4 экз. из коллекции Музея естественной истории Вероны были предложены Бло (Blot, 1980) в качестве типов еще не описанных таксонов Chaetodontidae. Непосредственное изучение показало, что ни один из них не имеет отношения к рыбам-бабочкам (66): два принадлежат генерализованным перкоидам, один – хирурговой рыбе, еще один – *Quasicichla mucistonaver* Bannikov, 2004 (*Perciformes inc. sed.*).

Современный род ставридовых *Caranx* заменен в фауне рыб Монте-Больки новым монотипным ископаемым родом *Eastmanalepes* с типовым видом *Caranx primaevus* Eastman, 1904 (6), а для двух своеобразных родов Carangidae – *Vomeropsis* Heckel и *Ceratoichthys* Blot – выделено особое подсемейство *Vomeropsinae* (8). Современный род капросовых *Antigonia* заменен в фауне рыб Монте-Больки новым монотипным ископаемым родом *Eoantigonia* с типовым видом *Antigonia veronensis* Sorbini, 1983 (69). Вид скумбриевых *Auxis ? propterygius* (Ag.) отнесен к ископаемому роду *Auxides* Jordan, 1919 (= *Scombrosarda* Daniltshenko, 1962) (7). *Apogon spinosus* Ag. признан синонимом акропоматида *Acropoma lepidotum* (Ag.) (84), а в семействе Arogonidae, кроме *Eosphaeramia pygopterus* (Ag.), описаны 3 новых монотипных рода – *Eoapogon*, *Bolcapogon* и *Apogoniscus* – образующих особую трибу Eoapogonini (71). Восстановлена валидность рода Diodontidae *Heptadiodon* Bronn, 1855, ранее считавшегося синонимом *Diodon* (46). Список рыб из Монте-

Больки дополнен представителями семейств Gerreidae: *Aspesiperca ruffoi* Bann. (Bannikov, 82); Apolectidae: *Trachicaranx pleuronectiformis* (Blot) (Банников, Федотов, 1984); Lutjanidae: *Ottaviana mariae* Sorbini, *O. leptacanthus* (Ag.), *Veranichthys ventralis* (Ag.) и *Goujetia crassispina* (Ag.) (67, 77); Euzaphlegidae: *Veronaphleges brunae* Bann. (86); Palaeorhynchidae: *Palaeorhynchus zorzini* Fierstine, Bann. et Monsch (80); Centrolophidae: *Zorzinia postalensis* Bann. (54).

Из фауны рыб Монте-Больки автором описаны восемь новых ископаемых семейств: Rhamphognathidae для рода *Rhamphognathus* Ag. с видом *R. paralepoides* Ag. (85), Mesogasteridae для родов *Mesogaster* Ag. с видом *M. sphyraenoides* Ag. и *Latellagnathus* Bannikov с видом *L. teruzzii* Bannikov (85), Quasimullidae для рода *Quasimullus* Bannikov с видом *Q. sorbinii* Bannikov (50), Eocottidae для родов *Eocottus* Woodward с видом *E. veronensis* (Volta) и *Bassanichthys* Bannikov с видом *B. pesciaraensis* (Bannikov) (65), Tortonesidae для рода *Tortonesia* Sorbini с видом *T. esilis* Sorbini (23), Zorzinichthyidae для рода *Zorzinichthys* Tyler et Bannikov с видом *Z. annae* Tyler et Bannikov (59), Acanthonemidae для рода *Acanthonemus* Ag. с видом *A. subaureus* (Blainv.) (26) и Massalongiidae для рода *Massalongius* Tyler et Bannikov с видом *M. gazolai* (Massalongo) (70). Кроме Vomeropsinae, для таксонов из Монте-Больки описаны подсемейства Rhamphexocoetinae (12), Metaveliferinae (25) Ruffoichthyinae (58), Eocottinae и Bassanichthyinae (65) и ряд новых родов и видов. Многие видовые названия сведены в синонимиию.

По типовым материалам из Парижского музея Естественной истории ревизованы окунеобразные рыбы семейства Sparidae, описанные Агассицем (Agassiz, 1833-1844) и последующими авторами из Монте-Больки (77). В роде *Sparnodus* оставлено 2 валидных вида. Показано, что *Dentex* в фауне Монте-Больки отсутствует: один из его видов оставлен *nomen dubium*, а два других отнесены к семейству Lutjanidae, родам *Ottaviana* Sorb. и *Goujetia* Bann. Аргументирована синонимичность родов *Odonteus* и *Pseudosparnodus* (77).

По последним данным автора, известные Teleostei в фауне Монте-Больки принадлежат на сегодня 18 отрядам, 84 семействам, 166 родам (семейственная принадлежность 31 из которых не определена) и не менее чем 193 видам. Если в списке рыб из Монте-Больки, опубликованном Бло (Blot, 1980) подавляющее число семейств современные (56, включая три сомнительных), а ископаемых только 15 (систематическая принадлежность 10 родов, включая 4 неописанных, неопределена), то последующие исследования сократили долю современных семейств костистых до 48 (включая Gerreidae и Centrolophidae под вопросом). При этом число ископаемых семейств в фауне Монте-Больки выросло до 35, а систематическая принадлежность 31 рода неопределена: большинство из них определено также принадлежат ископаемым семействам.

Глава 6. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ГРУПП ACANTHOPTERYGII

Многие семейства колючеперых и группы более высокого ранга либо вовсе неизвестны в ископаемом состоянии, либо слабо представлены в ископаемой летописи. Исследования филогении таких групп пока не могут в сколько-нибудь существенной степени опираться на данные об их ископаемых представителях. Однако имеется ряд групп Acanthopterygii, достаточно полно представленных в ископаемой летописи. В этих случаях оказывается возможным проследить эволюционную историю групп колючеперых в кайнозой, либо привлечь данные об их ископаемых предста-

вителях наряду с современными при кладистическом анализе родственных отношений. К числу таких групп принадлежат семейства Zeidae (Zeiformes) и Carangidae (Perciformes), а также подотряды Acanthuroidei и Scombroidei окунеобразных.

6.1. Филогенетические отношения рыб семейства Zeidae

По Дж.Тайлеру и др. (Tyler et al., 2003), отряд Zeiformes представляет собой монофилетическую группу, включающую шесть семейств. Семейство Zeidae состоит из двух родов, *Zeus* и *Zenopsis*, каждый из которых представлен в палеонтологической летописи тремя видами из Паратетиса и Средиземноморья (73). Используя 45 информативных признаков (в основном, остеологических), кладистически проанализированы родственные отношения всех 12 известных видов Zeidae, как современных, так и ископаемых (76). Таксон-признаковая матрица была построена с использованием WINCLADA (Nixon, 2002), и проанализирована с использованием NONA (Goloboff, 1999). Зенионтид *Zenion* был избран первой внешней группой, а граммиколепидид *Xenolepidichthys* – второй. Признаки рассматривались как имеющие равный вес, а особенности с несколькими состояниями не ординовались априорно.

Анализ таксон-признаковой матрицы привел к построению двух равно экономных деревьев (L 85, CI 0.76, RI 0.80). Топология результирующего согласованного дерева (рис. 3) поддерживает монофилию Zeidae с высоким значением индекса разложения (Bremer, 1994), равным 9, и иллюстрирует наличие клады, образованной современными и ископаемыми видами *Zenopsis*, тогда как род *Zeus* выглядит парафилетическим. Более того, два современных вида *Zeus*, *Z. faber* and *Z. capensis*, никогда не образуют монофилетическую группу, а последний выглядит более базальным, чем *Z. faber*. Родственные отношения олигоценового *Z. robustus*, известного по очень неполному материалу, весьма проблематичны: положение этого вида на кладограммах сильно варьирует. Отношения видов рода *Zenopsis* стабильны, хотя и с низким значением индекса разложения внутри клады *Zenopsis* (что можно объяснить большим числом неизвестных модальностей признаков у ископаемых видов). Распознаются две субклады внутри клады *Zenopsis*: одну образуют современные *Z. conchifer* и *Z. nebulosus*, а другую *Z. oblongus* плюс три ископаемых вида. Внутри этой последней субклады, *Z. oblongus* является сестринской группой *Z. hoernesi* + (*Z. clarus*, *Z. tyleri*).

Исключение из набора данных наиболее неполного *Zeus robustus* не помогает разрешить родственные отношения видов внутри рода *Zeus*; напротив, число равно экономных деревьев увеличивается до пяти. При удалении всех ископаемых таксонов Zeidae из матрицы выявляются три равно экономных дерева. Результирующее согласованное дерево по-прежнему поддерживает монофилию *Zenopsis*, хотя родственные отношения его видов разрешаются хуже; род *Zeus* все еще выглядит парафилетическим. Поддержка для монофилии Zeidae очень сильная (индекс разложения 19), а для монофилии *Zenopsis* относительно неплохая (индекс разложения 3, что равно немногим более 4 % длины дерева) (76).

Еще основоположник кладистического метода (Hennig, 1966) указал, что он применим только для синхронных организмов. Однако, если сильный филогенетический сигнал присутствует в наборе данных, включение даже неполных ископаемых материалов в кладистический анализ не препятствует выявлению филогении. Более того, поскольку ископаемые привносят уникальную информацию о биологической истории клады, в некоторых случаях даже неполные ископаемые данные увеличивают, а не уменьшают точность кладограммы. Родственные отношения между современными видами *Zenopsis* не меняются при включении в анализ ископаемых материалов.

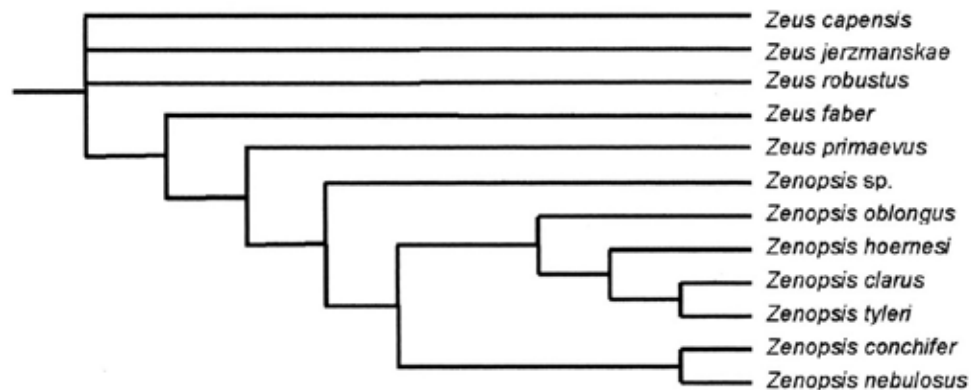


Рис. 3. Результирующее согласованное дерево, полученное при анализе таксон-признаковой матрицы 12 видов Zeidae.

Род *Zeus* – естественный таксон, он надежно диагностируется, отличаясь от *Zenopsis* гладкими (а не ребристыми) костными пряжками с двумя (а не одним) шипиками каждая, наличием 4-5 (а не 3) шипов в анальном плавнике и 7-8 (а не 5) лучей в брюшных плавниках, меньшим числом позвонков (28-32 против 34-36) и чешуей на теле (отсутствует у *Zenopsis*). То, что при кладистическом анализе род *Zeus* выглядит парафилетическим, мы склонны объяснять недостатком методологии кладистического анализа, а не сборностью этого таксона. Более базальное положение *Zeus* на кладограмме может свидетельствовать о его большей близости к предкам Zeidae, чем *Zenopsis*.

6.2. Филогенетические отношения рыб семейства Carangidae (Percoidei)

Попытка установления филогенетических отношений семейства Carangidae типологически, без использования кладистического анализа привела к распознаванию шести подсемейств ставридовых (Seriolinae, Archaeinae, Vomeropsinae, Trachinotinae, Scomberoidinae и Caranginae), обособившихся уже в эоцене (21) (рис. 4), и к предположению, что происхождением Carangidae связаны с более генерализованными перкоидами – Pomatomidae или формами, ведущими к ним. Рыбы подсемейств Seriolinae и Archaeinae наиболее генерализованы: они имеют плезиоморфные для ставридовых признаки – невысокое, слегка сжатое с боков тело, боковую линию без щитков, невысокий лобно-затылочный гребень, supramaxillare в выдвижной верхней челюсти, не связанные крепко друг с другом гемальный отросток первого хвостового позвонка и первый анальный лученосец, относительно короткий анальный плавник, три epuralia в хвостовом скелете.

Ископаемое подсемейство Vomeropsinae выделено (8) для двух монотипных родов своеобразных среднеэоценовых рыб из местонахождения Монте-Болька в Италии – *Ceratoichthys* Blot и *Vomeropsis* Heckel. В морфологии этих рыб мозаично сочетаются плезиоморфные и апоморфные особенности. К первым относятся базальная для ставридовых позвонковая формула (10+14) и примитивное строение хвостового скелета (с пятью epuralia), а ко вторым – крепкая связь гемального отростка первого хвостового позвонка и мощного первого анального лученосца, длинные брюшные плавники при коротких грудных, единый спинной плавник с очень короткой жесткой частью, и хвостовой плавник, не вырезанный сзади. Предполагается наличие у Vomeropsinae и Seriolinae общих или близких предковых форм, а сходство формы

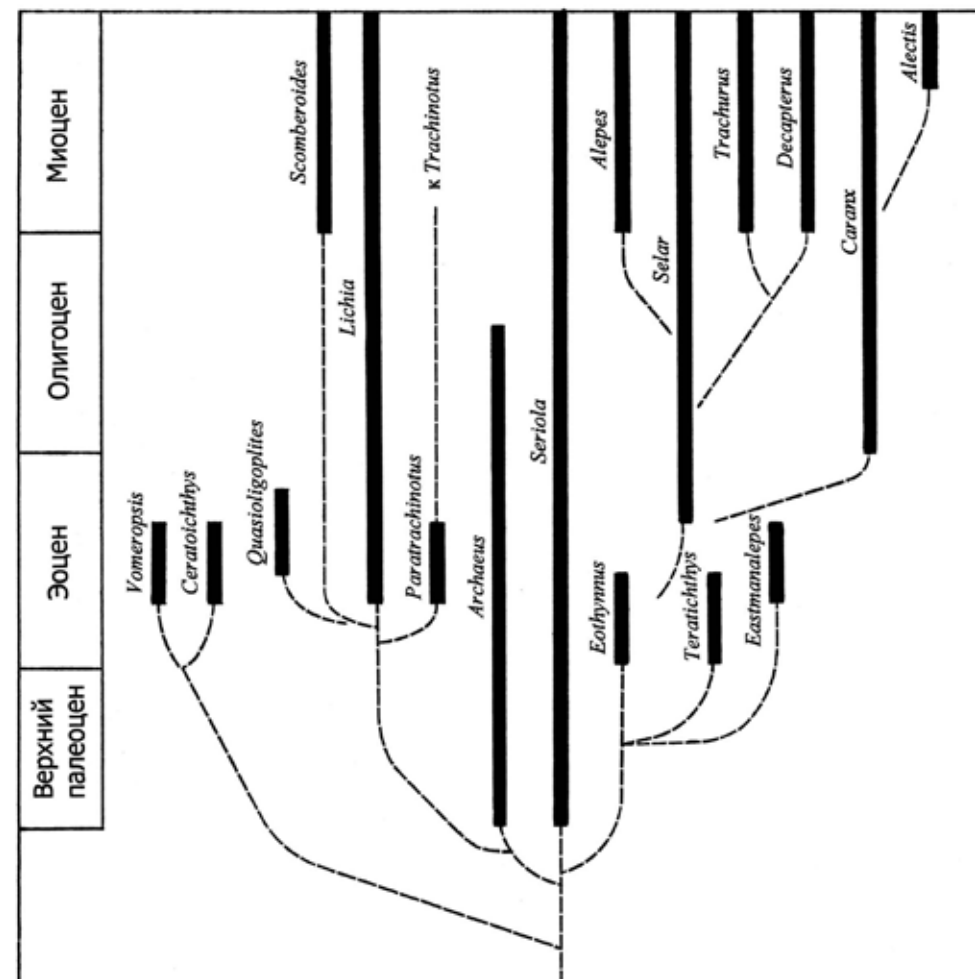


Рис. 4. Схема вероятной филогении ископаемых Carangidae (по Банников, 1990, с изменениями).

тела вомеропсовых и высокотелых Caranginae имеет место вследствие параллельного развития двух групп (21).

Подсемейство Trachinotinae включает современный род *Trachinotus*, ископаемый *Paratrachinotus*, и род *Lichia* (эоцен-ныне). Последний, имея уже характерные для подсемейства крепкую связь гемального отростка первого хвостового позвонка с мощным первым анальным лученосцем и невысокий жесткий спинной плавник без перепонки между колючками, в других отношениях более генерализован, чем *Paratrachinotus* и *Trachinotus* с их ромбическим телом, более мелкими зубами, отсутствием supramaxillare и серповидными лопастями в начале мягких непарных плавников. *Lichia*, по-видимому, связан происхождением с древними Seriolinae или Archaeinae, а эоценовый *Paratrachinotus* филогенетически связывает *Lichia* и *Trachinotus* (21).

Рыбы подсемейства Scomberoidinae характеризуются в типичном случае невыдвижными праemaxillaria без постмаксиллярного отростка, увеличенным числом radii branchiostegi (8-9) и хвостовых позвонков (16-17); лобно-затылочный гребень их низкий, а гемальный отросток первого хвостового позвонка и первый анальный лученосец крепко связаны. Специализация чешуи Scomberoidinae выражена в ее форме: овальной, ланцетовидной или игловидной. В современной фауне известны три рода скомбероидовых (*Scomberoides*, *Oligoplites* и *Parona*), первый представлен в миоцене Кавказа и Японии. Аберрантный род вероятных Scomberoidinae *Quasioligoplites* описан недавно (38) из среднего эоцена Кавказа. Наличие или отсутствие некоторых синапоморфий Scomberoidinae у этого рода невозможно распознать вследствие сохранности голотипа типового вида, а число хвостовых позвонков не увеличено. Аутопоморфией *Quasioligoplites* является крайняя редукция жесткой части спинного плавника, что не позволяет считать этот род предковым для какого-либо из других Scomberoidinae, скорее он произошел от общего предка *Scomberoides* и *Oligoplites*. Род *Parona*, утративший брюшные плавники, также является аберрантным в составе Scomberoidinae. Что касается *Scomberoides* и *Oligoplites*, эти два рода очень близки, причем *Oligoplites* явно более специализирован, утратив supramaxillare и энтоптеригоидное озубление, и имея увеличенное число supraneuralia (с 3-4 до 4-6), коррелированное с редукцией числа колючек спинного плавника (с 6-7 до 4-6). Происхождением подсемейство Scomberoidinae связано с родом *Lichia*, либо имеет общих с ним предков (21).

Подсемейство Caranginae включает около 18 современных родов и 4 ископаемых. Чешуи боковой линии у рыб этого подсемейства преобразованы в костные щитки (в разной степени развитые обычно в задней, прямой части боковой линии), гемальный отросток первого хвостового позвонка и первый анальный лученосец крепко связаны, имеется только 2 epuralia в хвостовом скелете. У наиболее специализированных родов карангин тело крайне уплощено с боков, а число хвостовых позвонков иногда увеличено до 15-16. Попытка выявления филогенетических отношений Caranginae (16, 21) привела к предположению, что известный по краниальным остаткам из нижнего эоцена Англии род *Eothenmus* является наиболее генерализованным из древних карангин. Два других эоценовых рода – *Eastmanalepes* и *Teratichthys* – несут черты заметной специализации: у первого очень сильное развитие получило вооружение боковой линии, а у второго сильно увеличилась высота тела.

Из современных родов Caranginae наиболее генерализованным является известный начиная с эоцена *Selar* (16, 21) с его относительно удлиненным телом, непарными плавниками без серповидных лопастей в передней части, умеренными грудными плавниками, низким лобно-затылочным гребнем и однорядным озублением. В олигоцене появляются и первые находки достоверных карангов рода *Caranx*, филогенетически связанного с древними представителями *Selar*, и связующего этот род с более специализированными в отношении приспособления к неритическому образу жизни родами Caranginae (16, 21), такими как *Alectis*, *Scyris* и *Selene* (первый из них известен из миоцена Крита). В олигоцене и миоцене каранги представлены несколькими менее специализированными, чем современные, видами: в частности, у них короче грудные плавники и слабо развиты серповидные лопасти мягких спинного и анального плавников. Род *Alepes*, единственный ископаемый вид которого, *A. pin*, известен из нижнего миоцена Крыма, наиболее близок к *Selar*, настолько, что эти роды иногда считали синонимами (см. 21), и филогенетическая связь этих родов вполне очевидна.

Группа пелагических карангин включает роды *Decapterus*, *Trachurus* и *Megalaspis*. В ископаемом состоянии, начиная с миоцена, известны только первые два из них. Показано (21), что филогенетически *Decapterus* связан не с *Caranx*, как считалось ранее (Алеев, 1957), а с *Selar*, при этом тело у *Decapterus* становится более вытянутым и удобообтекаемым, а задний луч второго спинного и анального плавников отделяется от предшествующих и преобразован в «рулевого плавничок». *Trachurus* и *Megalaspis* выделяются среди современных ставридовых сильнее развитыми щитками вдоль всей боковой линии (а не только ее прямой части).

Попытки выявления филогенетических отношений современных родов Carangidae методом кладистического анализа трудно назвать успешными. В кладограмме, построенной У. Смит-Вэнизом (Smith-Vaniz, 1984) на основании 40 признаков, современные Scomberoidinae образуют нерешенную трихотомию с Trachinotinae и Caranginae + Seriolinae, а их роды образуют последовательность (*Parona* (*Scomberoides* + *Oligoplites*)). Кладистический анализ С. Гусикена (Gushiken, 1988) с использованием 25 признаков показал, что Trachinotinae + Scomberoidinae образуют сестринскую группу с Caranginae + Seriolinae. При этом на кладограмме Гусикена выявляются и некоторые филогенетические последовательности внутри Caranginae и Seriolinae, а Caranginae представляет 4 гипотетические монофилетические группы (Gushiken, 1988). Одна из этих групп – род *Parastromateus* (= *Apolectus*) – является сестринской для трех других. Нами показано (21), что *Apolectus* следует относить к особому семейству Apolectidae.

6.3. Филогенетические отношения рыб подотряда Acanthuroidei

Кладистический анализ Дж.Тайлера и др. (Tyler et al., 1989) родственных отношений современных рыб подотряда Acanthuroidei отряда Perciformes привел к распознаванию филетической последовательности Siganidae-Luvaridae-Zanclidae-Acanthuridae, со Scatophagidae и Ephippidae как соответственно первая и вторая внешние группы среди высших чешуекрылых (подотряд Percoidae). Дальнейшими исследованиями (Winterbottom, 1993, и др.) подтверждена эта последовательность и предложена родовая филогения современных Acanthuridae. Автором (26) предположено родство Cargidae и эоценовых Acanthonemidae с акантуроидами.

Исследования ископаемых акантуроидов, предпринятые автором и Тайлером в последние годы (39, 44, 58, 70), привели к выделению надсемейств Luvaroidea и Zancloidea и выявлению филогенетических отношений рыб этих надсемейств и семейства Siganidae. При этом предложенная Тайлером и др. (Tyler et al., 1989) филетическая последовательность остается неизменной.

6.3.1. Филогенетические отношения рыб семейства Siganidae. К настоящему времени описаны пять ископаемых родов Siganidae (позднепалеоценовый *Siganopygaeus* Daniltshenko, 1968, эоценовые *Ruffoichthys* Sorbini, 1983, *Eosiganus* Tyler et Bannikov, 1997 и *Aspesiganus* Bannikov et Tyler, 2002 и олигоценый *Protosiganus* Whitley, 1935, в дополнение к единственному современному роду *Siganus* (44, 58). Из 13 аутопоморфий взрослых *Siganus* (Tyler et al., 1989: признаки № 12-24) не все распознаваемы на ископаемом материале, однако все пять ископаемых родов Siganidae имеют редуцированное относительно других акантуроидов число лучей в спинном и анальном плавниках (признак 12), ребра первой пары связанные со вторым позвонком (признак 17) и мелкую циклоидную чешую, когда она известна (у *Ruffoichthys* и *Siganopygaeus*) (признак 13) (44). В редком случае, когда оказалось возможным распознать palatinum у ископаемого вида сигановых (*Ruffoichthys spinosus*), оно оказалось состоящим из двух окостенений, как у *Siganus* (признак 15).



Рис. 5. Кладогрaмма родственных отношений пяти родов семейства Siganiidae, полученная при анализе 12 признаков (по Tyler, Bannikov, 2005).

Четыре из пяти ископаемых родов (кроме *Ruffoichthys*) имеют внутренний шип в брюшном плавнике, как у *Siganus*.

Используя 12 информативных остеологических признаков, кладистически проанализированы (44) родственные отношения четырех ископаемых (кроме *Aspesiganus*, хуже других охарактеризованного материалом) и современного рода Siganiidae. Таксон-признаковая матрица была проанализирована с использованием программы PAUP. Признаки поляризованы с использованием метода сравнения внешних групп. Первой внешней группой избрана последовательность (Luvaroidea (Zanclidae+Acanthuridae)), а другими – Scatophagidae и Ephippidae. Признаки рассматривались как имеющие равный вес, а особенности с несколькими состояниями проанализированы как 1) неордированные априорно и 2) ордированные трансформационные серии (с заданной полярностью).

При трактовке всех четырех признаков с несколькими модальностями как ордированные трансформационные серии получено единственное согласованное дерево длиной (L) 22 шага и с индексом совместимости (CI) 0.773 (рис. 5). На этом дереве имеются две реверсии (появление supraneurale у *Siganopygaeus* и уменьшение до 6-ти числа шипов в анальном плавнике *Protosiganus*) и три независимых приобретения (зубов с вырезкой у *Ruffoichthys* и *Siganus*, а также 9-10 лучей в спинном плавнике и длинного первого сверхштатного дорсального шипа у *Ruffoichthys* и предка *Protosiganus* + *Siganus*). Трактовка всех четырех признаков с несколькими модальностями как неордированные привела к образованию четырех равно экономных деревьев, у каждого L 20 и CI 0.85 (44, fig. 21).

Позже в семейство Siganiidae был добавлен новый эоценовый род *Aspesiganus* (58), лишенный такой синапоморфии терминальной клады *Protosiganus* + *Siganus*, как контакт дистального конца postcleithrum с антеровентральным отростком первого анального птеригофора. *Aspesiganus* явно ближе к позднепалеоценовому *Siganopygaeus* и эоценовому *Eosiganus*, с каждым из которых он разделяет одну апо-

морфию (наличие supraneurale – с *Siganopygaeus*, а редукцию числа лучей в анальном плавнике до семи – с *Eosiganus*). От всех сигановых, имеющих 23 (10+13) позвонка, *Aspesiganus* отличается уникальной позвонковой формулой (9+15=24).

6.3.2. Филогенетические отношения рыб надсемейства Luvaroidea. Семейство Luvaridae в современной фауне представлено единственным весьма редко встречающимся эпипелагическим видом *Luvarus imperialis* Rafinesque, 1810. Луваря обычно относили к скомброидам, пока Тайлер и др. (Tyler et al., 1989) не поместили его на кладогрaмму Acanthuroidei между Siganiidae и Zanclidae. В ископаемом состоянии Luvaridae более разнообразны. Из позднего палеоцена Туркменистана известны (39) 3 вида: *Luvarus* (= *Proluvarus*) *necopinatus* (Daniltshenko, 1968), *Avitoluvarus diana* Bannikov et Tyler, 1995 и *A. mariannae* Bannikov et Tyler, 1995. Еще один вид, *A. eocaenicus* Bannikov et Tyler, 2001, описан из среднего эоцена Кавказа (56). Монотипное семейство родственных луварям рыб Kushlukidae с видом *Kushlukia permira* Daniltshenko, 1968 описано из позднего палеоцена Туркменистана (Данильченко, 1968); *Kushlukia* sp. отмечена также из эоцена Индии (39).

Узел (*Luvarus*(Zanclidae+Acanthuridae)) Тайлер и др. охарактеризовали 8 синапоморфиями (Tyler et al., 1989: признаки № 25-32). Из них три не распознаваемы на ископаемом материале, две отсутствуют у *Kushlukia*, а три применимы для всей Luvaridae + Kushlukidae клады так же, как прежде лишь для *Luvarus imperialis*. Анализ распределения 52 остеологических признаков Luvaridae и Kushlukidae показывает, что монофилия этих семейств поддержана девятью несомненными синапоморфиями (39) (рис. 6), что дало возможность распознавать надсемейственную кладу Luvaroidea. Эти синапоморфии: 1) шовное сочленение лученосцев спинного и анального плавников; 2) число шипов спинного плавника редуцировано до двух, либо шипы отсутствуют у взрослых рыб; 3) анальный плавник без шипов; 4) лучи спинного и анального плавников нечленистые; 5) дистальный конец первого анального птеригофора с длинным передним отростком; 6) анальное отверстие смещено далеко вперед; 7) hypuralia 1-4 слиты в единую пластинку; 8) сильно развита гипуростегия; 9) с увеличением размера тела брюшной плавник редуцируется или исчезает.

Распознано 12 несомненных синапоморфий семейства Kushlukidae (39). Аутапоморфией *Kushlukia permira* является наклон гемальных отростков большинства хвостовых позвонков антеровентрально. *Kushlukia* sp. из эоцена Индии известна по фрагментам, ее аутапоморфией является более протяженные, чем у *K. permira*, швы, соединяющие соседние лученосцы непарных плавников.

Монофилия Luvaridae поддержана шестью синапоморфиями (39): 1) гемальные отростки двух передних хвостовых позвонков сближены в средней части; 2) нет парapoфизов; 3) относительно широкая жаберная крышка; 4) относительно крупное angoloarticulare; 5) невральные и гемальные отростки очень тонкие; 6) проксимальные части лученосцев спинного и анального плавников узкие и не соприкасаются друг с другом. К синапоморфиям *Luvarus* относятся низкое положение глаза, относительно короткое postcleithrum, видоизменение 9-го и 10-го туловищных позвонков в виде «якоря» для птеригофорной балки спинного и анального плавников и «штифта» для хвостового стебля соответственно, узкий и короткий проксимальный отросток первого анального птеригофора и относительно широкие ребра.

Несомненными синапоморфиями *Avitoluvarus* являются узкая птеригофорная балка спинного и анального плавников и большое число (7-11) птеригофоров анального плавника, заходящих в первые два межгемальных промежутка (39). *Avitoluvarus*

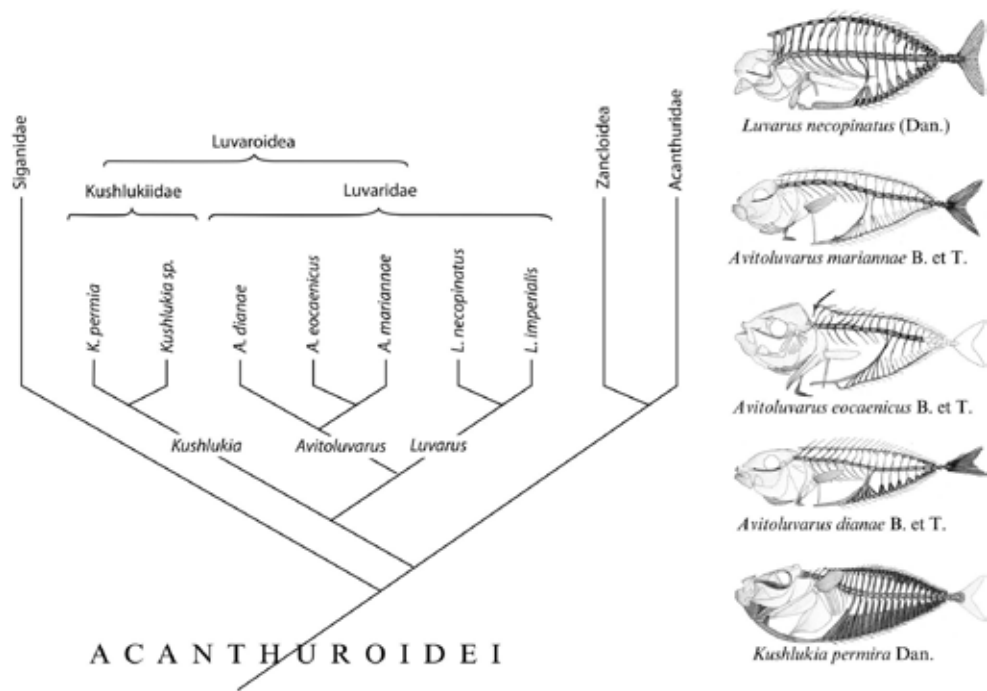


Рис. 6. Кладогамма родственных отношений рыб надсемейства Luvaroidea, полученная при анализе 52 признаков (по Bannikov, Tyler, 1995, 2001).

dianae представляет собой базальный сестринский таксон для клады *A. mariannae* + *A. eocaenicus*. К синапоморфиям клады *A. mariannae* + *A. eocaenicus* относятся относительно большое число (8-11) птеригофоров анального плавника, заходящих в первые два межгемальных промежутка, короткие и тонкие ребра и очень узкая вентральная птеригоформная балка (анального плавника) (56). Распознаны по одной аутапоморфии у *A. mariannae* и *A. eocaenicus*.

6.3.3. Филогенетические отношения рыб надсемейства Zancloidea. Новое семейство Massalongiidae, выделенное для монотипного эоценового рода *Massalongius* (70) с видом *M. gazolai* (Massalongo, 1859) из местонахождения Монте-Болка в Италии, оказалось филогенетически близким к семейству Zancloidea, включающему два рода – современный (*Zanclus*) и эоценовый (*Eozanclus*). Узел *Zanclus*+*Acanthuridae* охарактеризован 5 синапоморфиями (Tyler et al., 1989: признаки № 40-44). Из них три не распознаваемы на ископаемом материале, а другие две (признаки № 40, 43) применимы и для эоценовых родов *Massalongius* и *Eozanclus*. К ним относятся: вакантный третий межневральный промежуток и ребристый медиальный фланец первого дорсального птеригофора для запирания первого шипа спинного плавника в торчащем положении.

Для Zancloidea Тайлер и др. перечислили семь признаков взрослых рыб как аутапоморфии современного *Zanclus cornutus*, единственного современного вида семейства (Tyler et al., 1989: признаки № 45-51). Три из них (костные выросты frontalia над орбитами, нитевидное продолжение шипов спинного плавника и единственный сверхштатный шип спинного плавника) являются специализациями *Zanclus*, тогда как у *Eozanclus* и *Massalongius* состояние этих признаков плезиоморфное. Четыре

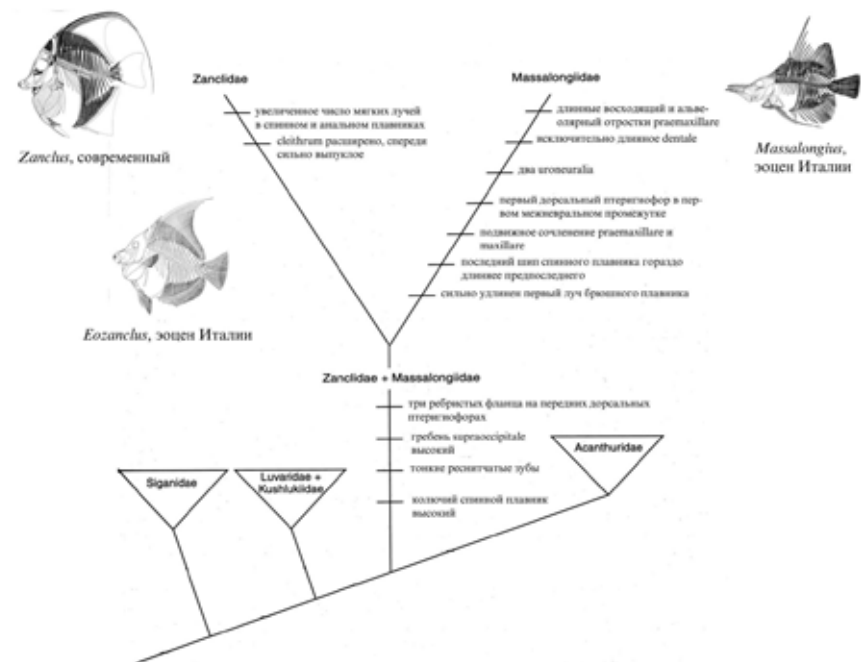


Рис. 7. Кладогамма признаков, поддерживающих родственные отношения рыб надсемейства Zancloidea (по Tyler, Bannikov, 2005).

других признака (ребристые медиальные запирающие фланцы для первых трех шипов спинного плавника, наличие одного supraeurale, заостренный высокий гребень supraoccipitale, увеличенное число мягких лучей в спинном [38-42] и анальном [31-35] плавниках) характеризуют, как *Zanclus*, так и *Eozanclus*, тогда как у *Massalongius* число лучей в спинном и анальном плавниках не увеличено (по 20).

Анализ распределения остеологических признаков Zancloidea и Massalongiidae показывает, что монофилия этих семейств поддержана четырьмя несомненными синапоморфиями (70) (рис. 7), что дало возможность распознавать надсемейственную кладу Zancloidea. Кроме признаков 47 и 51 Тайлера и др., синапоморфиями клады Zancloidea являются высокая колючая часть спинного плавника (низкая у остальных Acanthuroidei s. str.) и тонкие зубы в челюстях, сгруппированные в щетинковидную полосу.

С включением в состав Zancloidea относительно плезиоморфного эоценового рода *Eozanclus* список несомненных синапоморфий, характеризующих это семейство, сократился до двух (70): помимо увеличения числа лучей в непарных плавниках, это расширение нижней части cleithrum, которая у занклид сильно выпукла вперед. Список апоморфий сестринского для Zancloidea таксона, семейства Massalongiidae, существенно длиннее (7 апоморфий), поскольку он является списком аутапоморфий единственного вида *Massalongius gazolai*.

6.4. Филогенетические отношения рыб подотряда Scombroidei

Попытка установления филогенетических отношений семейства Scombridae без использования кладиического анализа привела к распознаванию трех подсемейств скумбриевых (Scombrinae, Scomberomorinae и Thunninae), обособившихся

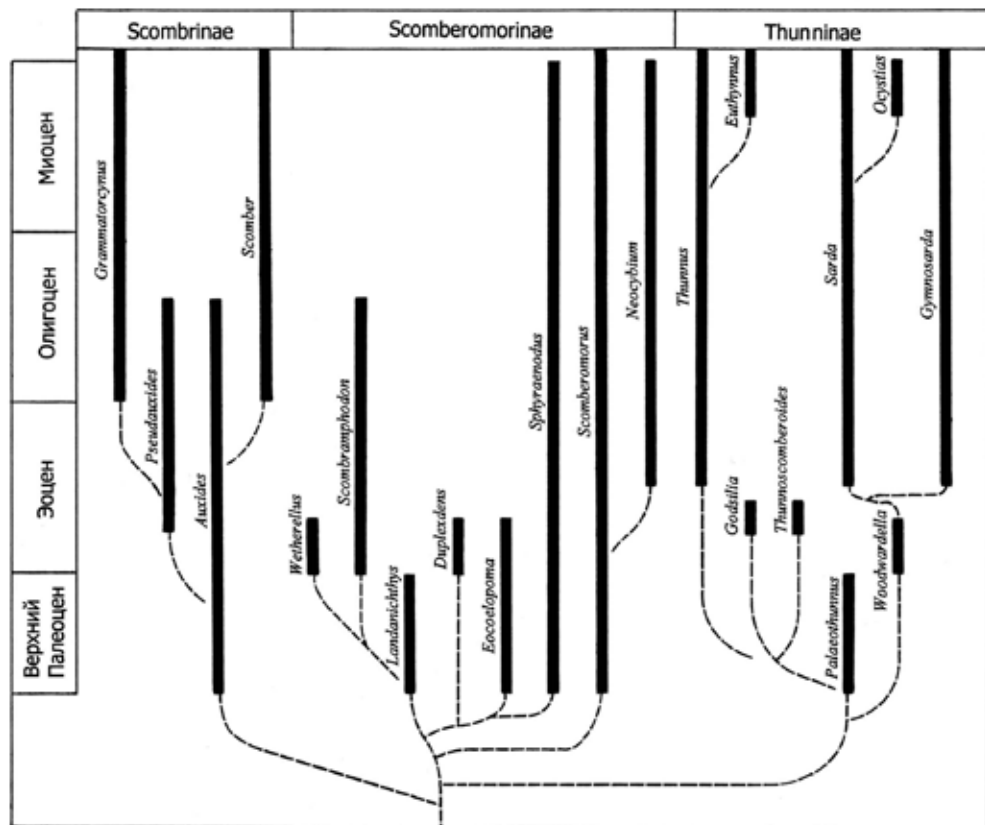


Рис. 8. Схема вероятной филогении ископаемых Scobrini (по Банников, 1985, с изменениями).

уже в позднем палеоцене (10) (рис. 8). Рыбы подсемейства Scobrini наиболее генерализованы: они имеют относительно малое число позвонков (всегда 31), слабо укороченные тела ru_2 и ru_3 и не слитые воедино эпаксиальную и гипаксиальную гипуральные пластинки. Базальный таксон Scobrini – род *Auxides* (= *Scombrosarda*) (поздний палеоцен – ранний олигоцен), от которого происходят роды *Scomber* и *Grammatocynus* (оба – олигоцен – ныне). В отличие от *Auxides*, у *Scomber* спинные плавники широко разделены (а не сближены), а у *Grammatocynus* озубление более сильное. Возможно, *Grammatocynus* связан с *Auxides* не непосредственно, а посредством рода *Pseudauxides*, выделенного недавно (Monsch, 2006) для эоценового вида *P. speciosus* (Agassiz) из Италии. Современный планктоноядный род *Rastrelliger* происхождением связан со *Scomber*.

К древнейшим Scomberomorini отнесен (10) палеоценовый род *Landanichthys* Darteville et Casier, 1949 из Кабинды (Ангола), известный преимущественно по краниальному материалу. У этого рода, в отличие от представителей Scobrini, череп шире в средней части и у этмоидов, нижняя челюсть массивная, жаберная крышка более широкая, позвонки укорочены, зубы сильнее. Целый ряд родов макрелевых с коническими зубами из ипра Лондонских глин (Англия) (*Eocoelopoma* Woodward, 1901, *Duplexdens* Monsch, 2005, *Microrhatus* Monsch, 2005, *Wetherellus*

Casier, 1966, *Scomberphodon* Woodward, 1901 и *Sphyrainodus* Agassiz, 1844), известных преимущественно по краниальному материалу, в той или иной степени сходны с *Landanichthys* и, возможно, связаны с ним родством. В хвостовом скелете макрелевых гипуральные пластинки сливаются воедино с терминальным телом.

Королевские макрели современного рода *Scomberomorus* известны в ископаемом состоянии начиная с позднего палеоцена. В отличие от *Landanichthys* и близких ему родов, гребень supraoccipitale продолжается у *Scomberomorus* на frontalia, зубы сжатые с боков, кинжаловидные, а восходящий отросток протяженный, слит с сочленовным отростком и имеет скошенный передний край (10). Эоцен-миоценовый род *Neocybium* сходен с океаническим родом *Acanthocybium* (миоцен-ныне) почти идентичным озублением и наличием двух продольных латеральных гребней на позвонках, что, вероятно, говорит об их родстве. По сравнению со *Scomberomorus*, зубы этих родов существенно мельче и более многочисленные, оставаясь при этом приплюснутыми с боков. *Acanthocybium* имеет самое большое среди известных скумбриевых число позвонков (64), а его parhypurale слито с гипуральной пластинкой.

В отличие от Scobrini и Scomberomorini, рыбы подсемейства Thunnini имеют «корсет» из увеличенных чешуй в районе грудных плавников и гипуральную пластинку без задней выемки (кроме *Gymnosarda*). Крайняя степень приспособления к активному плаванию привела к редукции или потере чешуи позади «корсета»; на хвостовом стебле образовался костный медиальный киль, тела ru_2 и ru_3 резко укоротились, а хвостовой плавник приобрел полулунную форму. У рыб из позднего палеоцена (*Palaeothunnus*) и раннего эоцена (*Woodwardella*), условно отнесенных к Thunnini, эти признаки еще не оформились, в отличие от среднеэоценовых и более поздних тунцовых. Два вида среднеэоценовых тунцов из Италии относили к современному роду *Thunnus*, пока К. Монш (Monsch, 2006) не выделил их в новые роды *Thunnoscomberoides* и *Godsilia*. Уже из эоцена известны первые находки современных родов *Thunnus*, *Sarda* и *Gymnosarda*. Таким образом, уже с этого времени филогенетические ветви тунцов и пелагид разошлись в палеонтологической летописи. Из верхов миоцена Калифорнии по посткранию описана пелагида, отнесенная к ископаемому роду *Ocyrtias* – *O. sagitta* Jordan et Gilbert (David, 1943).

Банников (10) предположил, что скумбриевые произошли от меловой карангоидной рыбы с первично удлинённым телом, без костных пластинок по бокам и с невысоким фронтальным гребнем.

В последние годы неоднократно предпринимались попытки выявления родственных отношений скумбриевых методом кладистического анализа, без привлечения данных по ископаемым скумбриевым. Б. Коллетт и др. (Collette et al., 1984) построили кладограмму Scombroidei, используя 40 преимущественно остеологических особенностей и рассматривая Scombroidei в качестве сестринской группы для остальных скумбриевых. На этой кладограмме не разрешены родственные отношения трихиуровидов и пелагид; мечерыловидные и скумбриевые представляют собой сестринские группы, внешней группой для которых выступает одна из линий парафилетических Gempylidae.

Подвергнув критике кладограмму Коллетта с соавторами, Джонсон (Johnson, 1986) предложил собственную гипотезу кладистических отношений Scombroidei, основанную на 49 преимущественно остеологических особенностях. Он вынес Scombroidei из Scombroidei, зато включил в этот подотряд Sphyrainidae в качестве сестринской группы для остальных скумбриевых. На основании выявленной последовательности: волосохвостовидные – скумбриевые – мечерыловид-

ные Джонсон (Johnson, 1986) предложил новую, кладистическую систему подотряда Scombroidei. Волосохвостовидные определены им в семейство Gempylidae с подсемействами Lepidocybiinae, Gempylinae и Trichiurinae; мечерыловидные включены в состав семейства Scombridae, в результате чего это семейство подразделено на восемь триб: Scombrini, Grammatorcynini, Sardini (Sardini+Thunnini), Scomberomorini, Acanthocybiini, Istiophorini и Xiphiini, согласно узлам на кладограмме, и Gasterochismatini, родство которых не разрешено. Сам Джонсон (Johnson, 1986, p. 38) не сомневался, что предложенная им филогения скумбриевидных в дальнейшем будет видоизменена. Однако из-за высокого его авторитета систему Джонсона впоследствии принимали целиком (Patterson, 1993) или с небольшими изменениями (Nelson, 2006), без попыток критического анализа.

Два важных постулата теории Джонсона вызывают серьезные сомнения. Прежде всего, это включение Sphyraenidae в состав Scombroidei: шесть перечисленных Джонсоном синапоморфий Sphyraenidae и Scombroidei не выглядят очень убедительными. Четыре из них относятся к жаберному скелету. Не все они вполне объективны и очевидны, наряду с пятой «синапоморфией» (развитие выемки для dilatator operculi), они могут объясняться конвергентным приспособлением для усовершенствования дыхания рыб, ведущих сходный образ жизни: активное плавание в толще воды. Еще одна «синапоморфия» Джонсона, невидимая верхняя челюсть, также высоко адаптивна и не уникальна для Sphyraenidae и Scombroidei. Таким образом, отмеченное Джонсоном некоторое сходство не выглядит достаточным для обоснования родства Sphyraenidae и Scombroidei, учитывая фундаментальные отличия Sphyraenidae от скумбриевидных (утрата непосредственной связи тазовых костей и cleithrum; наличие supraneuralia, соединяющихся дистально друг с другом; малое число позвонков (24); высокий хвостовой стебель; бахромчатый, выступающий назад гребень supraoccipitale; и т.д.). Выделение отдельного подотряда Sphyraenoidei в отряде Perciformes для семейства Sphyraenidae (см. De Sylva, 1984) представляется более уместным.

Второй смнительный постулат теории Джонсона (Johnson, 1986) – это трактовка мечерыловидных как терминальной кланды в эволюции Scombridae. Такая интерпретация не выдерживает никакой критики по следующим причинам. Прежде всего, при таком положении мечерыловидных на кладограмме в их характеристике возникает слишком много реверсий к примитивной модальности. Более того, ископаемая летопись показывает развитие мечерыловидных по крайней мере с палеоцена, а возможно, и с позднего мела (если *Cylindracanthus* относится к Blochiidae), то есть длительность их эволюционной истории никак не меньше таковой скумбриевых. Отметив интенсивное видоизменение, которому подверглись мечерыловидные в течение их эволюционной истории, Джонсон (Johnson, 1986) тем не менее никак таксономически не обособил их в своей системе, поместив в две трибы (Istiophorini и Xiphiini) в составе Scombridae.

Еще Дж. Конрад (Congrad, 1938) отверг возможность генетического родства *Acanthocybium*, наиболее aberrантного рода скумбриевых, с мечерыловидными, отметив существенное различие в строении их позвоночника. Некоторое сходство двух групп объясняется приспособлением крупных, быстро плавающих рыб к требованиям гидродинамики (Gosline, 1968), выделение особого подотряда Xiphoidei в составе Perciformes для мечерыловидных поддержано молекулярными систематиками (Collette et al., 2001). Ископаемые семейства Xiphoidei включают как рыб с небольшим числом позвонков, подобно современным Istiophoridae и Xiphiidae, – Blochiidae, так и многопозвонковых, подобно скумбриевым – Palaeorhynchidae и Hemingwayidae. Родство между

собой разных семейств Xiphoidei подчеркивается не только развитием у них мечевидного рostrа, но и своеобразным рostrо-каудальным расширением остистых отростков позвонков (кроме Blochiidae), выраженным в разной степени у разных таксонов.

Включение волосохвостовидных в состав Scombroidei является общепризнанным, обычно в ранге надсемейства Trichiuroidea. Однако семейство Gempylidae во всех кладистических анализах (Collette et al., 1984; Johnson, 1986; Carpenter et al., 1995) выглядит парафилетическим, тогда как монофилия Trichiuridae обычно поддерживается (Gago, 1997, 1998). Монофилия ископаемого семейства трихиуроидов Euzaphlegidae на настоящее время нуждается в подтверждении.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Проведенные исследования показали, что колючеперые рыбы доминировали в шельфовых кайнозойских фаунах рыб Тетиса и Паратетиса; среди костистых рыб их доля составляла 71 % в позднепалеогеновой фауне Туркменистана, 85% в пограничной позднепалеогеновой-раннепалеогеновой фауне Сев. Италии, 86% в бартонской фауне Тетиса (Сев. Кавказ), 66 % в фауне рыб хадума Восточного Паратетиса (Кавказ), около 78 % в хуже изученных позднеолигоценовых фаунах того же бассейна, 75 % в раннемиоценовой (верхний майкоп) фауне Восточного Паратетиса (Сев. Кавказ и Крым), 67 % в тарханчокракской фауне того же бассейна, и от 79 % до 89 % в различных комплексах сармата Паратетиса (Сев. Кавказ и Молдавия). Гораздо меньшее относительное разнообразие Acanthopterygii (57 %) среди рыб среднеэоценовой дабаханской свиты Грузии объясняется тем, что эти рыбы населяли континентальный склон (либо подводное поднятие). Всего с территории юга России и сопредельных стран по остеологическим остаткам известно не менее 220 видовых таксонов колючеперых рыб, представляющих 73 семейства и роды *incertae sedis* 11-ти отрядов. Из богатейшего эоценового местонахождения Монте-Болька в Сев. Италии на настоящее время известно 170 видов колючеперых рыб, представляющих 68 семейства и роды *incertae sedis* (всего 140 родов) девяти отрядов.

2. В результате проведенных исследований систематика многих таксонов Acanthopterygii существенно пересмотрена; восстановлена валидность ископаемых родов *Anencheilum* (Trichiuridae) и *Proantigonia* (Caproidae), долгое время считавшихся синонимами современных родов *Lepidopus* и *Capros* соответственно. Род *Caprovesposus* перенесен из Caproidae в Acanthuridae в качестве пелагической личиночной стадии «acronurus». Вид *Myersiscus grossheimi* Dan. перенесен из Chiasmodontidae в Champsodontidae, род *Champsodon*, а *Pelates islamdagicus* Prok. – из Terapontidae в Centracantidae, род *Spicara*. *Larimus ignotus* (Smirn.) (Sciaenidae) перенесен в род *Otolithoides* (?) того же семейства, а *Priacanthus artus* Dan. (Priacanthidae) – в род *Cookeolus* (?). Род *Lednevia* Dan. перенесен из Naemulidae в семейство Pomatomidae, а род *Karelinia* Sytch. et Prok. – из Centrolophidae в Carangidae, где он признан синонимом рода *Seriola*. Два вида, описанных как камбалообразные – *Protopsetta daniltshenkoi* Dzhan. et Prok. и *Hippoglossoides bogatshevi* Dzhan. – на самом деле относятся к окунеобразным.

Показано, что материал по *Proluvarus necopinatus* Dan. объединяет три вида луваревых двух родов, при этом род *Proluvarus* является синонимом современного рода *Luvarus*. Присутствие многих таксонов колючеперых разного ранга в кайнозое юга европейской части России (Предкавказье) и сопредельных территорий не подтвердилось, а ряд из них сведены в синонимию. Так, род *Apscheronichthys* Prokofiev, 2001 признан синонимом *Repropca* Bannikov, 1991, а вид *A. bogatschovi* Prok. – синонимом

R. sumgaitica Bann. Род *Eurasialates* Averianov et al., 1993 условно отнесен в синонимию *Eolates* Sorbini, 1970. Семейство генерализованных перкоидов *Asianthidae* Sytch. et Prok. признано недостаточно обоснованным, а род *Asianthus* Sytch. et Prok. отнесен к *Percoidae inc. sed.* Родовое название *Eosasia* Sytch. et Prok. отнесено в синонимию рода *Asianthus*, а виды этого рода признаны синонимами *A. celebratus* (Dan.). Для олигоценовых видов «серрановых» *Serranus comparabilis* Dan. и *S. budensis* (Heckel) выделен новый род *Percoidae inc. sed. Oliganodon* gen. nov. Вид *Atherina sumgaitica* Switchenska, 1973 отнесен в синонимию *A. prima* Switchenska, 1959, *Mugil ordinatus* Switchenska, 1960 признан синонимом *M. demissus* Switchenska, 1960, а *Palimphytes longirostratus* Daniltshenko, 1980 – синонимом *P. chadumicus* Daniltshenko, 1960. Показано, что роды *Sarmata* Bogatshov, 1933 и *Ulylaichthys* Prokofiev, 2002 невалидны, поскольку голотипы их типовых видов скомбинированы, а вид *Scomberomorus akkumensis* Averianov et al., 1993 следует отвергнуть из-за неудачно выбранного голотипа.

3. Из ихтиофауны местонахождения Монте-Болька (Италия) исключены рыбы семейств *Ogcocephalidae*, *Serranidae*, *Moronidae*, *Percidae*, *Terapontidae*, *Haemulidae*, *Mullidae*, *Chaetodontidae*, *Enoplosidae*, *Trachinidae* и *Blenniidae* и современных родов *Caranx*, *Apogon*, *Antigonia* и *Auxis*. Восстановлена валидность рода *Heptadiodon* Bronn, 1855. Список рыб из Монте-Больки дополнен представителями семейств *Gerreidae*, *Apolectidae*, *Lutjanidae*, *Euzaphlegidae*, *Palaeorhynchidae*, *Centrolophidae*, новых ископаемых семейств *Rhamphognathidae*, *Mesogasteridae*, *Quasimullidae*, *Eocottidae*, *Tortonesidae*, *Sorbinipectidae*, *Zorzinchthyidae*, *Acanthonemidae*, *Massalongiidae*, и ряда новых родов. Многие видовые названия сведены в синонимию.

4. Предложены новые схемы филогении и классификации крупных групп *Acanthopterygii*, достаточно полно представленных в ископаемой летописи: семейства *Zeidae* (*Zeiformes*) и *Carangidae* (*Perciformes*), а также подотряды *Acanthuroidei* и *Scombroidei* окунеобразных. Используя 45 информативных признаков (в основном, остеологических), кладистически проанализированы родственные отношения всех 12 известных видов *Zeidae*, как современных, так и ископаемых. Анализ таксономической матрицы привел к построению двух равно экономных деревьев. Топология результирующего согласованного дерева поддерживает монофилию *Zeidae* и иллюстрирует наличие клады, образованной современными и ископаемыми видами *Zenopsis*, тогда как род *Zeus* выглядит парафилетическим. Последнее объясняется недостатком методологии кладистического анализа, а не сборностью этого таксона.

Установление филогенетических отношений семейства *Carangidae* типологически, без использования кладистического анализа привело к распознаванию шести подсемейств ставридовых (*Seriolinae*, *Archaeinae*, *Vomeropsinae*, *Trachinotinae*, *Scomberoidinae* и *Caranginae*), обособившихся уже в эоцене. Рыбы подсемейств *Seriolinae* и *Archaeinae* наиболее генерализованы, а *Scomberoidinae* и *Caranginae* эволюционно наиболее продвинуты.

Привлечение ископаемого материала при установлении филогенетических отношений рыб подотряда *Acanthuroidei* привело к распознаванию двух надсемейств – *Luvaroidea* и *Zancloidea* – и выявлению филогении семейства *Siganidae*. Используя 12 информативных остеологических признаков, кладистически проанализированы родственные отношения четырех ископаемых родов сигановых и современного рода *Siganus*; выявлена последовательность (*Ruffoichthys* (*Eosiganus* (*Siganopygaeus* (*Protosiganus*+*Siganus*))). Анализ распределения 52 признаков *Luvaridae* и *Kushlukidae* показал, что монофилия этих семейств поддержана девятью синапоморфиями,

давшими возможность распознавать надсемейственную кладу *Luvaroidea*. Внутри надсемейства монофилия семейства *Luvaridae* поддержана шестью синапоморфиями, а монофилия *Kushlukidae* – 12 синапоморфиями. Среди луваревых 5 синапоморфий характеризуют *Luvarus*, а 2 синапоморфии – ископаемый род *Avitoluvarus*. Анализ распределения остеологических признаков *Zanclidae* и установленного диссертантом эоценового семейства *Massalongiidae* показывает, что монофилия этих семейств поддержана четырьмя несомненными синапоморфиями, что дало возможность распознавать надсемейственную кладу *Zancloidea*. Семейство *Zanclidae* определяют две синапоморфии, а *Massalongiidae* – семь аутапоморфий.

Попытка установления филогенетических отношений семейства *Scombroidei* типологически привела к распознаванию трех подсемейств скумбриевых (*Scombrinae*, *Scomberomarinae* и *Thunninae*), обособившихся уже в позднем палеоцене. Недостатки методологии кладистического анализа, и прежде всего отсутствие анализа генезиса апоморфных признаков, приводит к искажению реальной картины эволюции. Показано, что 1) палеонтологические данные отрицают возможность популярного ныне среди неонтологов включения *Sphyraenidae* в *Scombroidei* и 2) мечерыловидные не являются терминальной кладой в эволюции *Scombroidei*, а представляют особый подотряд *Xiphoidei* в составе *Perciformes*, длительность эволюционной истории которого никак не меньше таковой скумбриевых. Сравнение филогенетических схем, построенных типологически, с таковыми, полученными при кладистическом анализе родственных отношений различных групп, показали, что если сильный филогенетический сигнал присутствует в наборе данных, включение даже неполных ископаемых материалов в кладистический анализ не препятствует выявлению филогении. Более того, поскольку ископаемые привносят уникальную информацию о биологической истории клады, в некоторых случаях даже неполные ископаемые данные увеличивают, а не уменьшают точность кладограммы.

5. Подотряд *Percoidae*, крупнейший из подотрядов отряда *Perciformes*, представляет собой гетерогенную и не монофилетическую группировку. Из-за огромной адаптивной пластичности перкоидных рыб многие их морфологические особенности подвержены параллельной и конвергентной эволюции, что затрудняет оценку их филогенетического значения. Поскольку у ископаемых перкоидов для изучения доступен ограниченный набор признаков, при их описании следует проводить сравнительный анализ всех морфологических особенностей, даже таковых с неопределенным или небольшим таксономическим и филогенетическим значением. В тех случаях, когда ископаемые таксоны базальных перкоидов известны неполно, и когда они не могут быть недвусмысленно отнесены к какой-либо из современных монофилетических групп, следует употреблять категорию *incertae sedis*.

6. С увеличением геологического возраста в ихтиокомплексах все более падает доля современных таксонов костистых: к примеру, лишь 17 % от общего числа родов рыб из танета Туркменистана доживают до настоящего времени. В то же время дисперсные отолиты указывают на непрерывное существование большинства родов костистых с палеоцена-эоцена, а многих семейств – с позднего мела. Поскольку сами по себе отолиты не допускают непосредственной интерпретации природы оставивших их рыб, систематику эоценовых, палеоценовых и меловых отолитов следует считать формальной, а не естественной. Относительно молодые (голоцен-миоценовые) отолиты, к которым более применим принцип актуализма, можно с большой долей достоверности относить к современным таксонам различного ранга.

Основные публикации по теме диссертации

1. Банныков А.Ф. Новый род скумбриевых из верхнего палеоцена Туркмении // Палеонтол. журн. 1978. № 3. С. 79-83.
2. Банныков А.Ф. Тунцовые и их филогенетические отношения // Палеонтол. журн. 1979. № 3. С. 97-107.
3. Банныков А.Ф. Систематическое положение, состав и происхождение семейства Scombridae // Вопр. ихтиол. 1981. Т. 21. Вып. 2 (127). С. 200-208.
4. Банныков А.Ф. Новый вид макрели из верхнего эоцена Мангышлака // Палеонтол. журн. 1982. № 2. С. 143-146.
5. Банныков А.Ф. Род *Scomberoides* (Teleostei) в миоцене Кавказа // Палеонтол. журн. 1984. № 1. С. 108-110.
6. Банныков А.Ф. Эоценовый род ставридовых подсемейства Caranginae // Палеонтол. журн. 1984. № 3. С. 133-135.
7. Bannikov A.F., Sorbini L. On the occurrence of genus *Scombrosarda* in the Eocene of Bolca // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 1984. V. IV. P. 307-317.
8. Bannikov A.F. The new subfamily of carangid fishes // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 1984. V. IV. P. 319-321.
9. Банныков А.Ф., Федотов В.Ф. Новое семейство ископаемых колючеперых рыб // Докл. АН СССР. 1984. Т. 276. № 3. С. 708-710.
10. Банныков А.Ф. Ископаемые скумбриевые СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1985. Т. 210. 111 с.
11. Банныков А.Ф. Находка рода *Alepes* (Teleostei) в миоцене Крыма // Палеонтол. журн. 1985. № 1. С. 101-107.
12. Банныков А.Ф., Парин Н.В., Пинна Дж. *Rhamphexocoetus volans*, gen. et sp. nov. – новая ископаемая рыба (Beloniformes, Euxocoetoidei) из нижнего эоцена Италии // Вопр. ихтиол. 1985. Т. 25. Вып. 2. С. 343-346.
13. Банныков А.Ф. Ископаемые строматеевидные рыбы (Teleostei) Кавказа // Палеонтол. журн. 1985. № 3. С. 77-83.
14. Банныков А.Ф. Первая находка ископаемых рыб-зеленушек (Teleostei) в сармате Молдавии // Палеонтол. журн. 1986. № 1. С. 78-83.
15. Банныков А.Ф. Первая находка голоцентровых рыб (Beryciformes) в миоцене Кавказа // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 86-93.
16. Банныков А.Ф. О филогенетических отношениях ставридовых рыб подсемейства Caranginae // Палеонтол. журн. 1987. № 3. С. 48-59.
17. Банныков А.Ф. Новый вид строматеевых рыб (Perciformes) из нижнего олигоцена Кавказа // Палеонтол. журн. 1988. № 4. С. 108-113.
18. Банныков А.Ф. Первая находка чешуйчатых собачек (Teleostei) в сармате Молдавии // Палеонтол. журн. 1989. № 2. С. 64-70.
19. Банныков А.Ф., Федотов В.Ф. О систематическом положении окунеобразных родов *Lednevia* и *Abadzekhia* из майкопа юга СССР // Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. геол. 1989. Т. 64. Вып. 5. С. 85-90.
20. Банныков А.Ф. Новая смаридовая рыба (Perciformes, Centracanthidae) из сармата Молдавии // Палеонтол. журн. 1990. № 2. С. 97-101.
21. Банныков А.Ф. Ископаемые ставридовые и ворон-рыбы СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 244. 108 с.
22. Банныков А.Ф. Первая находка иглобрюхих рыб (Tetraodontidae) в миоцене СССР // Палеонтол. журн. 1990. № 4. С. 75-80.
23. Sorbini L., Boscaini E., Bannikov A.F. On the morphology and systematics of the Eocene fish genus *Tortonesia* Sorbini from Bolca // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 1990. V. VI. P. 115-132.
24. Bannikov A.F., Sorbini L. *Eocoris blotti*, a new genus and species of labrid fish (Perciformes, Labroidei) from the Eocene of Monte Bolca, Italy // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 1990. V. VI. P. 133-148.
25. Bannikov A.F. An Eocene veliferoid (Teleostei, Lampridiformes) from Bolca // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 1990. V. VI. P. 161-174.
26. Банныков А.Ф. О систематическом положении семейства Cargoidae в связи с морфологией эоценового рода *Acanthonemus* // Вопр. ихтиол. 1991. Т. 31. Вып. 2. С. 179-188.
27. Банныков А.Ф. Новое семейство олигоценовых окунеобразных рыб // Палеонтол. журн. 1991. № 4. С. 88-94.
28. Tyler J.C., Bannikov A.F. A remarkable new genus of tetraodontiform fish with features of both balistids and ostraciids from the Eocene of Turkmenistan // Smithson. Contrib. Paleobiol. 1992. No. 72. 14 p.
29. Банныков А.Ф. Новый вид рода *Palaeorhynchus* (Perciformes, Palaeorhynchidae) из верхнего эоцена Северного Кавказа // Вопр. ихтиол. 1992. Т. 32. Вып. 6. С. 27-32.
30. Tyler J.C., Bannikov A.F. New genus of primitive ocean sunfish with separate premaxillae from the Eocene of Southwest Russia (Molidae, Tetraodontiformes) // Copeia. 1992. No. 4. P. 1014-1023.
31. Bannikov A.F., Tyler J.C. *Caprovesposus* from the Oligocene of Russia: the pelagic acronurus presettlement stage of a surgeonfish (Teleostei: Acanthuridae) // Proc. Biol. Soc. Wash. 1992. V. 105. No. 4. P. 810-820.
32. Банныков А.Ф. Позднеэоценовый вид Palimphyes (Teleostei, Perciformes) из Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 1993. № 2. С. 72-78.
33. Tyler J.C., Jerzmańska A., Bannikov A.F., Świdnicki J. Two new genera and species of Oligocene spikefishes (Tetraodontiformes: Triacanthodidae), the first fossils of the Hollardiinae and Triacanthodinae // Smithson. Contrib. Paleobiol. 1993. No. 75. 27 p.
34. Bannikov A.F. The succession of the Tethys fish assemblages exemplified by the Eocene localities of the southern part of the former USSR // Kaupia. Darmst. Beitr. Naturgesch. 1993. Heft 2. P. 241-246.
35. Банныков А.Ф. Об ископаемых строматеевидных рыбах (Perciformes) семейств Nomeidae и Ariommidae // Палеонтол. журн. 1993. № 4. С. 87-96.
36. Tyler J.C., Bannikov A.F. A new genus of fossil pufferfish (Tetraodontidae: Tetraodontiformes) based on a new species from the Oligocene of Russia and a referred species from the Miocene of Ukraine // Proc. Biol. Soc. Wash. 1994. V. 107. No. 1. P. 97-108.
37. Банныков А.Ф., Тайлер Дж.Ч. Ревизия семейства эоценовых рыб Exelliidae (Perciformes) // Палеонтол. журн. 1994. № 3. С. 103-113.
38. Банныков А.Ф. Находка нового среднеэоценового рода ставридовых рыб (Perciformes) на Северном Кавказе // Палеонтол. журн. 1995. № 2. С. 133-139.
39. Bannikov A.F., Tyler J.C. Phylogenetic revision of the fish families Luvaridae and †Kushlukidae (Acanthuroidei), with a new genus and two new species of Eocene luvarids // Smithson. Contrib. Paleobiol. 1995. No. 81. 45 p.
40. Bannikov A.F. Morphology and phylogeny of fossil stromateoid fishes (Perciformes) // Geobios. 1995. Mem. spec. No. 19. P. 177-181.
41. Банныков А.Ф., Парин Н.В. Описание нового вида хвостатой рыбы-сабли (Aphanopinae: Trichiuridae) из среднего эоцена Северного Кавказа с восстановлением валидности ископаемого рода *Anencheilum* // Вопр. ихтиол. 1995. Т. 35. № 6. С. 725-731.
42. Банныков А.Ф. Новые ставридовые рыбы (Perciformes) из верхнемайкопских отложений Краснодарского края // Палеонтол. журн. 1996. № 1. С. 68-76.
43. Банныков А.Ф., Парин Н.Н. Список морских рыб из кайнозойских (верхний палеоцен - средний миоцен) местонахождений юга европейской части России и сопредельных стран // Вопр. ихтиол. 1997. Т. 37. № 2. С. 149-161.
44. Tyler J.C., Bannikov A.F. Relationships of the fossil and recent genera of rabbitfishes (Acanthuroidei: Siganidae) // Smithson. Contrib. Paleobiol. 1997. No. 84. 35 p.
45. Банныков А.Ф. Первая находка окунеобразных рыб семейства Malacanthidae в среднем эоцене Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 1997. № 5. С. 104-107.
46. Банныков А.Ф., Тайлер Дж.Ч. Первая находка рыб-ежей (Tetraodontiformes) в эоцене Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 1997. № 6. С. 81-85.
47. Банныков А.Ф. Новые собачковидные рыбы семейств Blenniidae и Clinidae (Perciformes) из миоцена Паратетиса // Палеонтол. журн. 1998. № 4. С. 63-67.
48. Банныков А.Ф. О принадлежности к семейству Champsodontidae (Perciformes) кавказского олигоценового вида, ранее относимого к семейству Chiasmodontidae // Вопр. ихтиол. 1998. Т. 38. № 4. С. 550-552.
49. Банныков А.Ф. Обзор находок ископаемых Lampridiformes (Teleostei) с описанием нового рода и вида Lophotidae из олигоцена Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 1999. № 1. С. 67-75.
50. Bannikov A.F. Unusual new percoid fish from the Eocene of Bolca // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 1999. V. VIII. P. 117-128.
51. Bannikov A.F., Tyler J.C. *Sorbiniacprosa*, a new second taxon of the caproid-related fish family Sorbinipercidae, from the Eocene of Monte Bolca, Italy // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 1999. V. VIII. P. 129-142.
52. Банныков А.Ф. Новые данные о позднепалеоценовых морских перкоидах (Perciformes) Туркменистана // Вопр. ихтиол. 2000. Т. 40. № 5. С. 593-599.
53. Tyler J.C., Bannikov A.F. A new species of the surgeon fish genus *Tauichthys* from the Eocene of Monte Bolca, Italy (Perciformes, Acanthuridae) // Boll. Mus. Civ. Stor. Natur. Verona. Geol. Paleontol. Preist. 2000. V. 24. P. 29-36.
54. Bannikov A.F. A new genus and species of putative centrolophid fish (Perciformes, Stromateoidei) from the Eocene of Bolca, northern Italy // Boll. Mus. Civ. Stor. Natur. Verona. Geol. Paleontol. Preist. 2000. V. 24. P. 37-46.
55. Банныков А.Ф. Новый ископаемый род серебробрюшковых рыб (Perciformes, Leiognathidae) // Вопр. ихтиол. 2001. Т. 41. № 1. С. 122-124.
56. Bannikov A.F., Tyler J.C. A new species of the luvarid fish genus †*Avitoluvarus* (Acanthuroidei, Perciformes) from the Eocene of the Caucasus in Southwest Russia // Proc. Biol. Soc. Wash. 2001. V. 114. No. 3. P. 579-588.
57. Банныков А.Ф. Первая находка солевых камбал (Pleuronectiformes, Soleidae) в миоцене Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2001. № 6. С. 61-65.
58. Bannikov A.F., Tyler J.C. A new genus and species of rabbitfish (Acanthuroidei: Siganidae) from the Eocene of Monte Bolca, Italy // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 2002. V. IX. P. 37-45.
59. Tyler J.C., Bannikov A.F. A new genus and species of deep-bodied perciform fish (Teleostei) from the Eocene of Monte Bolca, Italy, representing a new family, the Zorzinchthyidae, related to the caproid- and sorbinipercid-like clades // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 2002. V. IX. P. 23-35.

60. Банников А.Ф. Новый среднеэоценовый морской перкоид (Perciformes, Percoidae) из Северного Кавказа // Вопр. ихтиол. 2002. Т. 42. № 6. С. 725-730.
61. Бачу Д.-С., Банников А.Ф. *Pausaicthys neamtensis* gen. et sp. nova – первая находка морских лещей (Bramidae) в олигоцене Румынии // Вопр. ихтиол. 2003. Т. 43. № 5. С. 624-628.
62. Бачу Д.-С., Банников А.Ф. Новые строматеевидные рыбы (Perciformes, Stromateoidei) из нижнего олигоцена Румынии // Вопр. ихтиол. 2004. Т. 44. № 2. С. 162-170.
63. Банников А.Ф. Находка хампсодонтид (Pisces, Teleostei, Perciformes) в эоцене Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2004. № 3. С. 76-80.
64. Bannikov A.F., Zorzini R. A new genus and species of percoid fish (Perciformes) from the Eocene of Bolca, northern Italy // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 2004. V. X. P. 7-16.
65. Bannikov A.F. Eocottidae, a new family of perciform fishes (Teleostei) from the Eocene of northern Italy (Bolca) // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 2004. V. X. P. 17-35.
66. Bannikov A.F. Fishes from the Eocene of Bolca, northern Italy, previously classified with the Chaetodontidae (Perciformes) // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 2004. V. X. P. 55-74.
67. Bannikov A.F., Zorzini R. Redescription and affinities of the Eocene percoid fish *Ottaviana mariae* Sorbini, 1983 from Bolca, northern Italy // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 2004. V. X. P. 75-82.
68. Банников А.Ф. Новый вид змеиных макрелей рода *Abadzekhia* (Perciformes, Gempylidae) из нижнего олигоцена Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2005. № 1. С. 65-68.
69. Baciú D.-S., Bannikov A.F., Tyler J.C. Revision of the fossil fishes of the family Caproidae (Acanthomorpha) // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 2005. V. XI. P. 7-74.
70. Tyler J.C., Bannikov A.F. *Massalongius*, gen. & fam. nov., a new clade of acanthuroid fishes (Perciformes, Acanthuroidei) from the Eocene of Monte Bolca, Italy, related to the Zanclyidae // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 2005. V. XI. P. 75-95.
71. Bannikov A.F. New cardinalfishes (Perciformes, Apogonidae) from the Eocene of Bolca, northern Italy // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 2005. V. XI. P. 119-140.
72. Bannikov A.F. A new species of *Psettopsis* (Perciformes, Monodactylidae) from the Eocene of northern Italy (Bolca) // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 2005. V. XI. P. 141-148.
73. Baciú D.-S., Bannikov A.F., Tyler J.C. Revision of the fossil fishes of the family Zeidae (Zeiformes) // Boll. Mus. Civ. Stor. Natur. Verona. Geol. Paleontol. Preist. 2005. V. 29. P. 95-128.
74. Банников А.Ф. О миоэоценовых Centracanthidae (Teleostei, Perciformes) Восточного Паратетиса // Палеонтол. журн. 2006. № 1. С. 95-97.
75. Bannikov A.F., Tyler J.C. A new species of the genus *Aulorhamphus* (Gasterosteiformes: Aulorhamphidae) from the Eocene of the Caucasus in southwestern Russia // Proc. Biol. Soc. Wash. 2006. V. 119. No. 1. P. 143-149.
76. Santini F., Tyler J.C., Bannikov A.F., Baciú D.-S. A phylogeny of extant and fossil buckler dory fishes, family Zeidae (Zeiformes, Acanthomorpha) // Cybium. 2006. V. 30. No. 2. P. 99-107.
77. Bannikov A.F. Fishes from the Eocene of Bolca, northern Italy, previously classified in the Sparidae, Serranidae and Haemulidae (Perciformes) // Geodiversitas. 2006. V. 28. No. 2. P. 249-275.
78. Carnevale G., Bannikov A.F., Landini W., Sorbini C. Volhynian (early Sarmatian sensu lato) fishes from Tsurevsky, North Caucasus, Russia // J. Paleontol. 2006. V. 80. No. 4. P. 684-699.
79. Bannikov A.F., Carnevale G. The Eocene «*Dules*» *temnopterus* Agassiz, 1836 from Monte Bolca, and problem of classifying fossil percoid fishes // Palaeontogr. Ital. 2007 (2005). V. 91. P. 69-84.
80. Fierstine H.L., Bannikov A.F., Monsch K.A. A new species of the palaeorhynchid fish genus *Palaeorhynchus* from the late early Eocene of Bolca in northern Italy (Xiphioidei, Palaeorhynchidae) // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 2008. V. XII. P. 7-28.
81. Bannikov A.F. Two new genera for long known percoid fishes (Perciformes) from the Eocene of Bolca, Italy // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 2008. V. XII. P. 29-44.
82. Bannikov A.F. A new genus and species of percoid fish from the Eocene of Bolca in northern Italy, a putative mojarrá (Perciformes, Gerreidae) // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 2008. V. XII. P. 45-55.
83. Bannikov A.F. Redescription of «*Pelates*» *quindecimalis* Agassiz, 1836, percoid fish (Perciformes) from the Eocene of Bolca, Italy // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 2008. V. XII. P. 57-64.
84. Bannikov A.F. Revision of some Eocene fishes from Bolca, northern Italy, previously classified with the Apogonidae and Enoplosidae (Perciformes) // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 2008. V. XII. P. 65-75.
85. Bannikov A.F. Revision of the atheriniform fish genera *Rhamphognathus* Agassiz and *Mesogaster* Agassiz (Teleostei) from the Eocene of Bolca, northern Italy // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 2008. V. XII. P. 77-97.
86. Bannikov A.F. A new genus and species of putative euzaphlegid fish from the Eocene of Bolca in northern Italy (Perciformes, Trichiuroidea) // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona. 2008. V. XII. P. 99-107.