

## ОСОБЕННОСТИ ФАУНЫ СЕВЕРНОГО ЛЕДОВИТОГО ОКЕАНА И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПОНИМАНИЯ ИСТОРИИ ЕЕ ФОРМИРОВАНИЯ

Донная фауна Северного Ледовитого океана и его краевых морей обладает рядом особенностей, анализ которых приводит к определенным выводам о ее происхождении и истории формирования. Материалы и основные выводы по этому вопросу опубликованы в статьях автора 1932-1957 гг.

Эта фауна весьма оригинальна, самобытна и выделяется в системе зоогеографических подразделений Мирового океана в самостоятельную Арктическую область. Положение ее границ обусловлено рельефом дна и системой постоянных океанических течений северного полушария. На востоке граница этой области проходит через Берингов пролив, или немного южнее - у о. Лаврентия, на западе же, благодаря сильной инвазии бореальной североатлантической фауны Баренцева моря граница между фаунами Арктики и Северной Атлантики, во-первых, очень сложна, а во-вторых, перемещается в многолетнем цикле то на северо-восток, то к западу вследствие изменений напряжения теплого Атлантического течения и его ветвей, омывающих юго-западный район шельфа Северного Ледовитого океана.

Мы проводим линию раздела между бореальной и арктической фаунами, принимая границу К.М. Дерюгина [*Дерюгин, 1924*] - Несиса [*Несис, 1958; 1959; 1962*], от становища Семи островов Восточного Мурмана на север дугой по средней многолетней границе плавающих льдов к  $75^{\circ}$  с.ш.,  $33^{\circ}30'$  в.д. и далее на запад, к краю материкового плато Баренцева моря; оттуда граница идет на север по нижнему краю западного шельфа Шпицбергена до траверза Айсфиорда а на юг - вдоль бровки скандинавского шельфа до порога Томсона; затем, оконтуривая Фарерский канал, проходит по хребту Томсона до Гренландии и поворачивает на север, следуя по нижнему краю западного шельфа Гренландии до порога Хольстенборг - Баффинова Земля и от мыса Вальсингам поворачивает на юг и юго-запад к заливу Св. Лаврентия и свалу Северного Ньюфаундленда. Таким образом, свал юго-западного шельфа Шпицбергена, вся юго-западная часть Баренцева моря, шельф Скандинавии, южные районы Датского и Денисова проливов исключаются из Арктической области, как населенные по преимуществу бореальной североатлантической фауной.

Главная особенность арктической фауны - ее значительная бедность по сравнению не только с бореальными фаунами северных частей Атлантического и Тихого океанов, но и с фаунами Субантарктики и Антарктики. Естественно, что некоторые группы беспозвоночных и рыб, связанных с теплыми водами низких широт, здесь полностью отсутствуют или в редких случаях представлены всего одним - двумя видами (шестилучевые кораллы, брахиоподы, крабы, раки-отшельники, ротоногие раки, морские хитоны, головоногие и многие отряды брюхоногих и двухстворчатых моллюсков, бесчерепные, акулы, скаты, химеры, некоторые отряды костистых рыб), по и другие группы, широко распространенные в самых разнообразных районах Мирового океана, в Северном Ледовитом океане значительно беднее видами (табл. 1).

Таблица 1

Сравнительное разнообразие и богатство видами донной фауны четырех районов Мирового океана. 1 — число семейств, 2 — родов, 3 — видов. 1-я строка — общее количество, 2-я строка — эндемики (%)

Группа	Арктическая область			Бореальная североатлантическая область			Дальневосточная подобласть бореальной североатлантической области			Антарктическая область		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
	Amphipoda	32	123	430	>47	>199	>613	>40	>150	>540	40	140
Gammaridea	нет	11,3	32,0	<1	15	71	10	>12	>40	10	>36	>75
Isopoda	13	42 16,7	160 ~23	13	49	159	12	>45	>130	23 8,6	57 8,2	163 71,2
Cumacea	5 нет	10 нет	46 35	7	29	82	6	17 1	65 35	2 нет	16 нет	30 92
Echinodermata	22 1	41 31,7	89 34,8	59	104	197	48 нет	97 9,2	345 39,4		100 27	256 71
Cephalopoda	5 нет	8 нет	14 14,2	3	38 21	173 26	19	30	45 35	2 100	3 100	25 ~76
Рыбы	17	38	55	81	194	349		250	>620	10	39	97
Teleostomi	нет	13,5	48,1					76	83	20	89	95

Это свидетельствует о тяжелых условиях, в которых формировалась современная фауна Арктики, и о том, что ее становление сопровождалось жестким отбором и вымиранием. На это указывает также присутствие монотипических, эндемичных для Арктики родов у иглокожих (это наименее пластичная группа), десятиногих раков и других беспозвоночных и у рыб. Мы рассматриваем эти роды как «осколки» древней автохтонной морской фауны, некогда населявшей Северный Ледовитый океан и подвергшейся вымиранию в кайнозой (см. приводимую таблицу).

**«Осколочная» фауна Северного Ледовитого океана — эндемичные монотипические роды (Amphipoda Gammaridea, Isopoda Mollusca, рыбы и иглокожие)**

Gammaridea	Рыбы
Paralibrotus	Arctogadus
Phippsia	Boreogadus <sup>2</sup>
Priscillina <sup>1</sup>	Rhodichtys
Gulbarentsia	Ulcina
Arrhis	„Myoxocephalus“ <sup>3</sup>
Aceroides	Lota
Monoculopsis	Иглокожие
Arrhinopsis	Poliometra
Oedicerina	Urasterias
Rozinanta	Icasterias
Atylus	Bathybiaster <sup>1</sup>
Weyprechtia	Elpidia
Goesia	Kolga
Gammaracanthus	Irpa
Pontoporeia	Acanthotrochus
Isopoda	Mollusca
Mesidotea	Portlandia
Katianira	

<sup>1</sup> Биполярный род с двумя видами: в Арктике и в высоких широтах южного полушария.

<sup>2</sup> По Н. А. Световидову, 1959 г. [«О нахождении в Баренцевом море представителя рода *Teggea* в связи с некоторыми вопросами происхождения амфиборсальных тресковых и сельдевых», Зоологический журнал, XXXVIII, 3] подтверждает существование двух видов у этого рода — *B. saida* и *B. agilis* (Reinho) из северных заливов Гренландии.

<sup>3</sup> Самостоятельный род, выделенный из рода *Myoxocephalus* для вида *M. quadricornis*.

Вторая особенность арктической фауны - высокая степень эндемизма и его относительно низкий ранг; в Арктике нет эндемичных семейств, но видовой эндемизм очень высок и достигает 30-40% у шельфовой фауны и 90% - в глубоководных котловинах Арктического бассейна. Родовой же эндемизм примерно такой же, как в бореальных фаунах Атлантического и Тихого океанов. Это весьма примечательно, так как анализ родового состава фауны Арктики показывает высокий процент родов, общих для Арктической, Североатлантической и Северотихоокеанской зоогеографических областей; из имеющихся в Арктике 123 родов бокоплавов (Amphipoda-Gammaridea) 47 родов (38,1%) общие для всех трех океанов, 23 рода (18,8%) общие только для Арктики и Северной Атлантики и 6 родов (4,8%) общие только для Арктики и северной части Тихого океана; остальные являются автохтонными родами Северного Ледовитого океана (19,5%), и из них 14 родов эндемичны для Арктической области.

Общеизвестно, что в плейстоцене наблюдался полный обмен между умеренными фаунами северного полушария через Арктику и ледовитоморская фауна была смешанной [Soot-Rayen, 1932; Дьяконов, 1945; Гурьянова, 1938; 1939; 1951]; по мнению многих

авторов, вторая инвазия бореальных видов в Арктику наблюдалась в период климатического максимума [Дьяконов, 1945; Гурьянова, 1938; 1939; 1951; Андрияшев, 1954].

Таким образом, современная фауна Арктического бассейна по происхождению имеет три корня. Смешанная плиоценовая фауна Северного Ледовитого океана подверглась сильной переработке в плейстоцене; под влиянием смены трансгрессий и регрессий и чередования фаз осолонений и опреснений, потеплений и похолоданий древняя фауна, населявшая Арктику, подверглась вымиранию; немногие формы приспособлялись к смене условий существования; вырабатывались новые виды, которые и являются эндемичными для Арктики. Именно поэтому в современной арктической фауне имеются три группы эндемичных видов, принадлежащие, во-первых, автохтонным североледовитоморским, во-вторых, атлантическим и, в-третьих, тихоокеанским родам.

А.М. Дьяконов [Дьяконов, 1927] еще в 1925 г. на съезде зоологов указывал, что почти вся фауна иглокожих в Арктике тихоокеанского происхождения, и позднее дал детальный анализ этой фауны, наметив время и направления миграционных путей иглокожих из Тихого океана в Северный Ледовитый. Этому вопросу касались многие авторы, разрабатывающие теорию амфибореального распространения видов, начиная с Л.С. Берга [Берг, 1918; 1934; Гурьянова, 1939; 1951].

О вымирании исходной для современной древней фауны Арктики особенно ярко свидетельствуют монотипические арктические эндемичные роды. Значительно большее количество эндемичных арктических видов атлантических родов у бокоплавов, по сравнению с тихоокеанскими родами, указывает на преимущественное влияние на Арктический бассейн Атлантического океана. Еще Н.М. Книпович [Knipowitsch, 1900; 1903] на основании изучения четвертичной ископаемой фауны моллюсков Кольского полуострова объяснял ее изменения колебаниями высоты порога Томсона, обуславливавшими изменения в объеме поступавших в Арктику океанических атлантических вод и, следовательно, изменения условий обитания в Северном Ледовитом океане (температуры и солености поверхностной толщи вод).

Автохтонная и эндемичная фауна Арктического бассейна и его краевых морей обладает еще двумя замечательными особенностями: во-первых, существованием рядов видов, приспособленных к обитанию в разных глубинных поясах при разных степенях солености, и, во-вторых, необычайно широким диапазоном вертикального распространения видов.

Характернейшим примером расщепления автохтонного арктического рода на ряд близких видов, подвидов и форм, образующих один прямой ряд, линию или цепь форм разного таксономического ранга, является морской таракан *Mesidotea* (Isopoda), виды и подвиды которого совершенно закономерно распределяются по глубинам и приспособлены к обитанию в условиях определенного режима солености [Гурьянова, 1939; 1946; 1951]. Этот род представлен четырьмя видами, распадающимися на подвиды. Все они по морфологическим признакам могут быть расположены в одну линию, на одном конце которой абиссальная форма *Mesidotea megalura megalura*, обитающая на глубинах Скандской впадины, а на другом - озерная форма *M. entomon vetterensis*, обитающая в озере Веттерн. Между этими двумя крайними формами в определенном порядке, обусловленном последовательными изменениями морфологических признаков, располагаются все другие виды и подвиды (табл. 2).

В качестве примера последовательного изменения признаков в одну сторону приведем лишь изменения формы хвостового конца тела (тельсона) и уropодов III, образующих крышечку, закрывающую 5 пар передних брюшных ножек (рис. 1). На рисунке отчетливо виден постепенный переход округлого очертания тельсона и крышечки к пентагональному и далее к очень сильно вытянутому узкому трехугольнику.

Таблица 2

Морфолого-экологический ряд видов и подвидов морского таракана рода *Mesidotea* (Isopoda) (взрослые самцы)

	<i>Mesidotea megalura megalura</i> (G. Sars)	<i>Mesidotea megalura polaris</i> Gurjan.	<i>Mesidotea sabini megaluroides</i> Gurjan.	<i>Mesidotea sabini sabini</i> Kr	Исходная морская шельфовая популяция древней формы ряда <i>M. sabini</i>
Глубина обитания (м)	2000—3000	3000	1445	100—300 редко до 500	шельф древнего Арктического бассейна
Условия солености	нормальная океаническая	близкая к океанической норме	нормальная океаническая, стабильная	нормальная океаническая (34—35 <sup>0</sup> /00)	близкая к норме, вероятны сезонные колебания
Условия температуры	низкая отрицательная, слабые сезонные колебания	отрицательная стабильная	низкая, близкая к нулю, стабильная	низкая, положительная, около нуля; слабо колеблющаяся до отрицательных	низкая, положительная, вероятны сезонные колебания
Ареал	Гренландское море (Скандская впадина?)	Центральная впадина к северу от сибирских морей	свал шельфа к северу от Карского моря	шельф Арктической области; почти циркумполярный	древний шельф у Евразии
Максимальная длина тела (мм)	50	56	67	85	?

	<i>Mesidotea sabini robusta</i> Gurjan.	Исходная морская мелководная популяция древней формы ряда <i>M. sibirica</i>	<i>Mesidotea sibirica</i> (Birula) форма верхней части шельфа	<i>Mesidotea sibirica</i> (Birula) мелководная форма опресненных районов	<i>Mesidotea entomon orientalis</i> Gurjan.
Глубина обитания (м)	5—50	шельф древнего Арктического бассейна	20—50	5—30	0—15
Условия солености	пониженная (25—150/00), приливо-отливные и сезонные колебания	пониженная, вероятно приливо-отливные и сезонные колебания	близкая к нормальной, более или менее устойчивая	пониженная (25—100/00), приливо-отливные и сезонные колебания	сильно меняющаяся (от 0 до 29—300/00 в разных районах)
Условия температуры	низкая положительная и отрицательная; приливо-отливные и сезонные колебания	положительная, вероятно приливо-отливные и сезонные колебания	отрицательная, возможны колебания до положительных	сезонные и приливо-отливные колебания (от отрицательных до положительных)	колеблющаяся (от отрицательных до 10°)
Ареал	прибрежные мелководья сибирских морей	мелководья древнего Арктического бассейна	северные мелководья морей Карского и Лаптевых	прибрежные мелководья морей Карского и Лаптевых	прибрежные районы эстуариев Берингова и Охотского морей, Чукотское море
Максимальная длина тела (мм)	105		96	102	81

	<i>Mesidotea entomon glacialis</i> Gurjan.	<i>Mesidotea entomon entomon</i> (L.)	<i>Mesidotea entomon vetterensis</i> Ekman	<i>Mesidotea entomon caspia</i> G. Sars
Глубина обитания (м)	0—5 м	12—225	100—300	> 100
Условия солености	низкая, сильно колеблющаяся (от 0 до 10 <sup>0</sup> / <sub>00</sub> и даже выше)	низкая, меняющаяся (от 5 до 12 <sup>0</sup> / <sub>00</sub> ), в прибрежных районах пресная вода	пресная вода (озерная форма)	аберрантный солевой состав (концентрация около 12 <sup>0</sup> / <sub>00</sub> )
Условия температуры	сильно колеблющаяся (от отрицательных до -7° по сезонам)	сезонные колебания (от 3 до 12°) на побережье до 15—20°	низкая почти стабильная от 3 до 4°	положительная, стабильная, около 6°
Ареал	эстуарии сибирских рек (Обь и Енисей до Колымы)	Балтийское море, заходит в реки (Нева и др.)	озера Южной Швеции и Ладожское озеро	средняя и южная части Каспийского моря
Максимальная длина тела (мм)	89	81	52	54

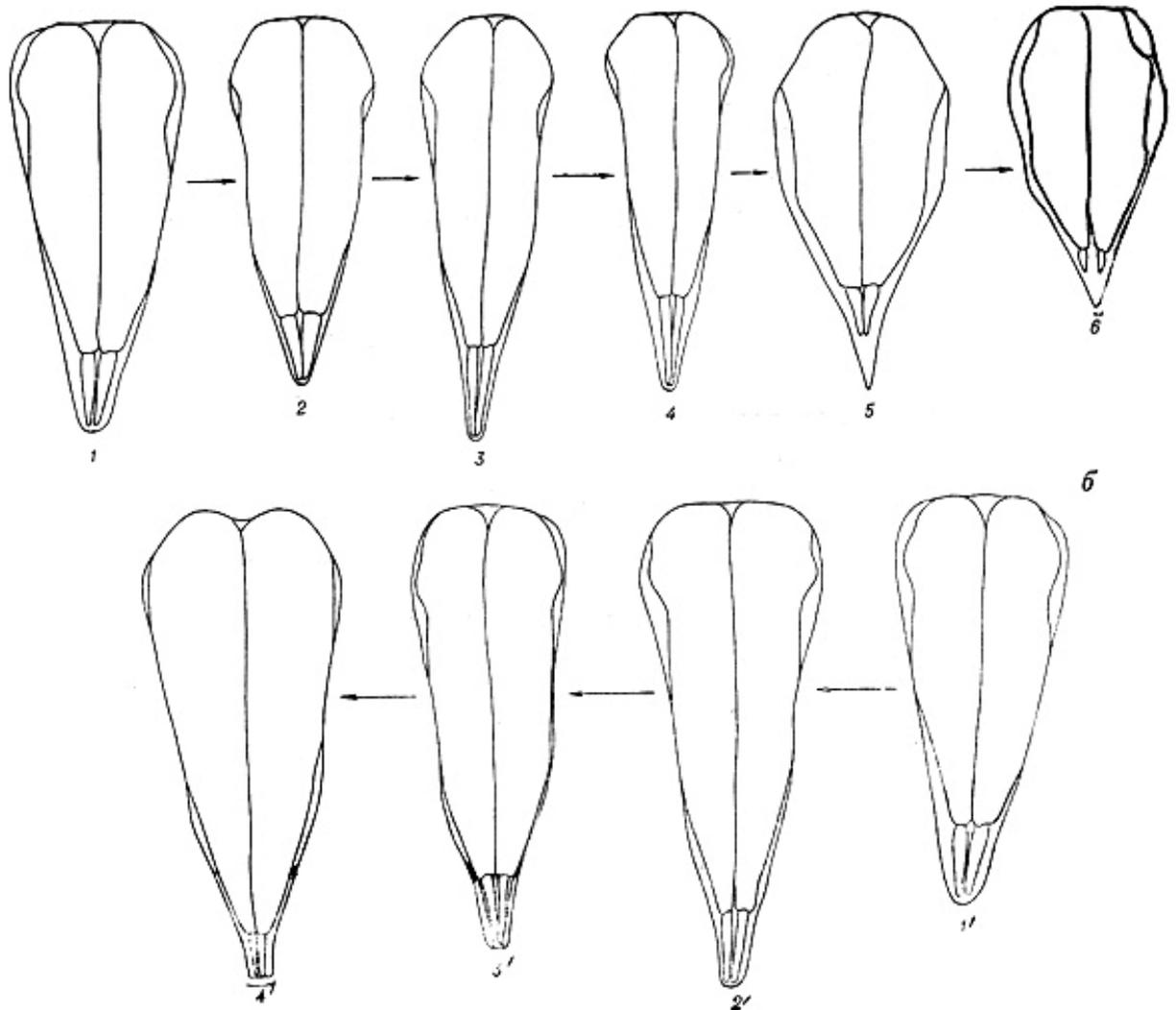


Рис. 1. Изменения формы хвостового конца тела (тельсон вместе с превращенной в крышечку последней парой брюшных ножек) у линейного ряда форм морского таракана: а — с увеличением глубины обитания и солености; б — с уменьшением глубины обитания и увеличением опреснения.

1 — *Mesidotea sibirica* ♂, длина тела 95 мм, Обь-Енисейский залив; 2 — *M. sabini robusta* ♂, длина тела 80 мм, Карское море; 3 — *M. sabini sabini* ♂, длина тела 85 мм, север Карского моря; 4 — *M. sabini megaluroides* ♂, длина тела 70 мм, батиналь к северу от Карского моря; 5 — *M. megalura polaris* ♂, длина тела 31 мм, абиссаль Центральной впадины Арктического бассейна; 6 — *M. megalura megalura* ♂, длина тела 50 мм, абиссаль Скандской впадины; 1' — *Mesidotea sibirica* ♂, длина тела 95 мм, Обь-Енисейский залив; 2' — *M. entomon glacialis* ♂, длина тела 82 мм, устье р. Оби; 3' — *M. entomon entomon* ♂, длина тела 78 мм, Балтийское море; 4' — озерная форма *M. entomon vetterensis* ♂, длина тела 35 мм, Ладожское озеро.

Эти изменения демонстрируют проявление направленной эволюции, возникающей при неуклонном изменении в определенном направлении среды обитания, при котором отсекаются все другие линии возможных физиологических и морфологических изменений в процессе видообразования. Это тот случай, о котором пишет Уоллес [*Wallece, 1885*], когда развитие видов из предковых форм приводит не к многоветвистой, а к простой линии видов. Поэтому названный тип видообразования мы называем линейным, или цепным, противопоставляя его букетному типу, когда изменения признаков идут по разным направлениям и приводят к выработке букетов, или вееров видов, как это имеет место, например, в дальневосточных морях [*Гурьянова, 1951*, табл. XII].

Линейный тип видообразования очень характерен для Арктического бассейна. Он отмечается у 12 родов арктических бокоплавов [Гурьянова, 1951, табл. VII], имеется у автохтонных родов арктических моллюсков, рыб и даже у иглокожих. Так, у арктического рода двустворчатого моллюска *Portlandia*, играющего исключительно важную роль в кайнозойских плейстоценовых отложениях, имеется такая же цепь форм, как и у морского таракана, но только более короткая.

В настоящее время *Portlandia* представлена двумя видами - древним морским автохтоном Северного Ледовитого океана - *P. arctica*, который, имея циркумполярный ареал, заселяет обширными колониями холодноводные районы арктического шельфа, и вторым, более молодым видом *P. aestuariorum*, обитающим изолированными друг от друга колониями в эстуариях крупных рек арктического побережья Евразии от р. Печоры на восток почти до 180° в.д., и представленным также крупной колонией в Анадырском лимане. По материалам л/п Садко» (1935-1937 гг.) описан третий глубоководный вид *P. annenkovae* Gorbunov, 1946, но принадлежность его к роду *Portlandia* еще недостаточно точно установлена.

З.И. Филатова и Н.А. Мосевич [Мосевич, 1928; Филатова, 1951] разработали систематику рода *Portlandia* и дают общую характеристику мест обитания и ареалов видов и внутривидовых подразделений, являющихся следствием адаптивной радиации в условиях Северного Ледовитого океана, сопровождающейся сохранением лишь одной линии эволюции при отсекании других. Каждый из видов порتلандии распадается на подвиды и формы, приспособившиеся к определенным глубинным поясам и режимам солености.

Так, *P. arctica* представлена тремя подвидами с ограниченными ареалами:

1. *P. arctica typica*, наиболее соленолубивая, живет в общем при нормальной морской солености (34,5‰) и распространена от мелководных ковшового типа губ Белого моря с отрицательными придонными температурами и Печорского желоба Баренцева моря на восток до 160° в.д. (северо-западный район Восточно-Сибирского моря).

2. *P. arctica siliqua*, обитающая при солености не выше 33‰ в высоких широтах Баренцева моря, у берегов Новой Земли и вдоль сибирского побережья на глубинах менее 50 м и до 100 м - до приустьевых районов р. Колымы. Этот подвид распадается на две формы - *P. arctica siliqua typica*, распространенная до южной части моря Лаптевых, где обитает на меньших глубинах и при солености ниже 31‰, и *P. arctica siliqua inflata*, заменяющая типичную форму в Восточно-Сибирском море, где живет на глубинах менее 50 м и на мелководьях при соленостях менее 10‰, а в устье Колымы встречается вместе с *P. aestuariorum*, при солености около 1‰. Третий подвид *P. arctica portlandica* обитает лишь на глубинах бассейна Белого моря (до 300 м при соленостях 28‰), этот подвид представлен еще особой формой - *P. arctica portlandica* f. *pseudoportlandica*, которая обитает у подножья ледников возле берегов Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа, в Карском море и в западной части моря Лаптевых в устьях рек Хатанги и Анабары [Филатова, 1951].

Второй вид *P. aestuariorum*, близкий к *P. arctica*, чисто эстуарный и обитает в устьях и дельтовых районах сибирских рек на глубинах от 3 до 20 м при соленостях ниже 10‰; подобно сибирскому морскому таракану *M. entomon glacialis* он образует отдельные, изолированные друг от друга морскими пространствами популяции (расы), приспособленные к разным степеням опреснения, вплоть до пресной воды [Мосевич, 1928]; изолированная крупная колония этого вида *P. aestuariorum anadyrensis* Derjugin обнаружена в Анадырском заливе.

Расщепление видов на формы, обитающие в разных глубинных поясах, одновременно характеризующихся и разными режимами солености, в условиях Арктики наблюдается даже у иглокожих. Так, у эндемичного арктического вида морской звезды *Leptasterias gronlandica* имеются три разные формы: *L. gronlandica typica*, с циркумполярным ареалом и наиболее глубоководная, *L. gronlandica* f. *cribraria*,

обитающая между Таймырским полуостровом и Беринговым проливом, и *L. gronlandica gracilis*, имеющая более ограниченный ареал между Таймыром и Новосибирскими островами [Дьяконов, 1950].

При просмотре систематического карточного каталога, куда заносились все определенные А.М. Дьяконовым виды иглокожих, имеющиеся в отделении иглокожих Зоологического института, оказалось, что из 36 находений типичной формы 24 соответствует глубинам более 100 м, и лишь раз она была встречена на глубине около 30 м. Для *L. gronlandica f. cribraria* указано очень много находений в пределах глубин от 106 до 10 м, а *L. gronlandica f. gracilis* отмечена лишь для 7 точек на глубине 18-20 м.

Таким образом, здесь произошло расщепление вида на подвидовые таксономические категории по глубинным поясам, а так как для сибирской части Арктики характерно закономерное понижение солености в толще воды по направлению от открытого моря к береговой линии, то можно думать, что здесь имеют место также адаптации этих форм к разным режимам солености и степеням опреснения.

А.М. Дьяконов [Дьяконов, 1955] специально отмечает способность иглокожих выдерживать понижение солености ниже морской нормы. Он приводит данные и по арктическим видам, найденным при 27-28‰. Самая низкая из указанных им соленостей наблюдалась у мыса Шелагского (24,6‰), где был встречен целый комплекс видов иглокожих (офиуры, звезды, голотурии). Эта соленость соответствует границе Книповича между морскими и солоноватыми водами, обладающими принципиально разными типами динамики в годовом цикле, обусловленными разницей в соотношениях температуры замерзания и температуры наибольшей плотности морских и солоноватых вод [Книпович, 1938].

Если в цепи видов морского таракана (см. табл. 2) эта граница отделяет морские глубоководные формы группы *M. sabini* от мелководных солоноватоводных видов группы *M. sibirica* - *M. entomon* и совпадает в общем с районом обитания *M. sibirica*, то для иглокожих она служит непреодолимым барьером, препятствующим их выживанию и выработке солоноватоводных форм. Это обстоятельство в сочетании с существованием автохтонных эндемичных «осколочных» монотипических родов иглокожих в высокоарктической фауне иглокожих, несомненно, указывает, что Северный Ледовитый океан в плейстоцене не терял прямой связи с Атлантическим и что его воды под сильно опресненной поверхностной толщей сохраняли соленость не ниже 24‰. Граница Книповича, разделяющая по типу динамики природные воды на морские и солоноватоводные, служит и биологической границей, разделяющей на сибирском шельфе две разные фауны - чисто морскую и эстуарную [Андряшев, 1948]. Эстуарная фауна южных районов морей Карского, Лаптевых и Восточно-Сибирского эндемична для восточной части Арктики. Это мелководный, очень своеобразный комплекс видов, который назван нами иольдиевым комплексом [Гурьянова, 1948а]. В него входят морской таракан и портландия.

Группа иольдиевых ракообразных (*Mesidotea*, *Mysis*, *Gammaracanthus*, *Pontoporeia*) в реликтовом состоянии сохранилась в Балтийском море, в устье Северной Двины, в речках карельского берега Белого моря, в реках Поное и Мезени, в устьях рек Дальнего Востока (Анадырь, Юкон) и в Охотском море (вплоть до Амурского лимана), где образуют особые подвиды. Портландия (*P. aestuariorum anadyrensis*) сохранилась только в Анадырском лимане. Эти подвиды проникли в Каспийское море, где также представлены особыми формами, и в озера Северной Америки и Северо-Западной Европы, сохраняя холодолюбивость. Эти данные позволяют судить не только об условиях обитания в Северном Ледовитом океане в далеком прошлом, но и о древних связях его с географически удаленными районами.

Такие же материалы для суждения об истории формирования фауны Арктики и самого бассейна дают и рыбы, в частности ледовитоморская рогатка и тресковые (*Gadiformis*). Ледовитоморская рогатка - представитель тихоокеанского семейства Cottidae

и ихтиологи относили ее к тихоокеанскому же по происхождению роду *Муохосерphalus*; этот вид - *M. quadricornis* (L.), - по мнению ихтиолога Зоологического института АН СССР А.В. Неелова, которое поддерживает и А.П. Андрияшев, должен быть выделен в самостоятельный род, представленный только одним видом. Работа А.В. Неелова еще не опубликована; морфологические отличия родового значения от всех видов р. *Муохосерphalus* и зеленый, а не оранжевый; цвет икры служат Неелову основанием для выделения рогатки в особый род. Это эндемичный для Арктики монотипический род и, следовательно, он представляет собой «осколок» древней доплейстоценовой фауны Северного Ледовитого океана. По сводкам Л.С. Берга [Берг, 1949] и А.П. Андрияшева [Андрияшев, 1954], этот вид имеет циркумполярный ареал с хиатусом между Новосибирскими островами и дельтой р. Колымы; отсутствует он также в водах Великобритании, Норвегии, Исландии и Шпицбергена, но обитает в опресненных водах Балтики, Белого моря и в пресных озерах двух удаленных друг от друга районов - Северо-Западной Европы и Северной Америки [Андрияшев, 1954]. Вид распадается на три подвида:

1. *M. quadricornis quadricornis*, обитающий в опресненных водах Балтийского и Белого морей, в Кольском заливе (близ устья р. Туломы) и вдоль сибирского побережья до Колымы.

2. *M. quadricornis hexacornis* - аляскинская рогатка, распространенная в западной части арктического побережья Северной Америки (устье р. Макензи, у мыса Барроу и на запад до Берингова пролива), в северной части Берингова моря до Анадыря и отмеченная у о. Беринга и о. Кадьяк [Берг, 1949].

3. *M. quadricornis labradoricus* был описан Girard, 1850, с юго-западного побережья Лабрадора и отмечен Bean, 1881, для Гудзонова залива, но в дальнейшем смешивался с типичным подвигом (*M. quadricornis quadricornis*) и поэтому без дополнительного изучения материала пока нельзя точно установить его систематическое положение и ареал (устное сообщение А.В. Неелова). Об арктическом происхождении ледовитоморской рогатки свидетельствуют не только ее ареал, но и ее биологические особенности: зимний нерест (декабрь-февраль), донная икра, очень сильная изменчивость, отчетливо выраженная тенденция к освоению пресных вод и, как и у других автохтонов Арктики, линейный тип видообразования.

В разных районах циркумполярного ареала вместе с исходной морской формой, по-видимому, независимо существуют эстуарная и пресноводные формы у берегов Европы, Северной Америки и Азии. А.В. Неелов строит пока три линии.

1. Исходная арктическая морская форма → *M. quadricornis quadricornis* Балтийского моря → *M. quadricornis lonnbergi* Ладожского озера → форма озер южной Швеции.

2. Исходная форма → *M. quadricornis* Белого моря → *M. quadricornis relictus* Онежского озера → форма озер Карелии Куйта и Остер.

3. Исходная форма → эстуарная форма района р. Пясины → пресноводная форма озера Кета.

Видимо, имеется и четвертая линия внедрения исходной морской формы в пресные воды у берегов Северной Америки через *M. quadricornis hexacornis* к *M. quadricornis thompsoni* Великих Американских озер (Невольничье, Большое Медвежье), мелких озер между ними и бассейном р. Макензи. Однако для уточнения этих схем необходимо тщательное сравнительно морфологическое изучение всей системы видов и подвигов данного выделяемого рода.

Огромный интерес с точки зрения представлений о происхождении фауны Северного Ледовитого океана и истории формирования Арктического бассейна представляет анализ систематического состава и географического распространения тресковых рыб (сем. Gadidae), проведенный А.Н. Световидовым [Световидов, 1948]. При внимательном рассмотрении его данных прежде всего бросается в глаза, что из общего

числа родов этого семейства (22 рода) 74,4% (17 родов) - роды монотипические, представленные либо одним (6 родов), либо двумя видами (11 родов), и только 5 родов, обитающих в более низких широтах, - с 3 и более (до 7-13) видами.

Такой высокий процент монотипических родов указывает на сильную переработку фауны тресковых и вымирание ее не только в Арктике, где сохранились только три рода (все эндемичные и монотипические), но и в Северной Атлантике, где 13 эндемичных родов тресковых и 10 из них тоже монотипические. Конечно, это связано, так же как и в Арктике, с похолоданием и опреснением северной части Атлантического океана, обусловившими выживание лишь немногих форм.

Световидов [*Световидов, 1948*], ссылаясь на мнение ряда авторов о значительном сходстве фаун северных частей Тихого и Атлантического океанов и о значительно большем богатстве семействами, родами и видами тихоокеанской фауны, дериватом которой эти авторы считают фауну атлантическую, указывает, что и среди рыб почти единственным исключением из этого общего правила является семейство тресковых, которое, наоборот, обладает большим количеством видов и родов, представленных в северной части Атлантического океана. А.Н. Световидов подчеркивает, что холодолюбивость тресковых, преимущественное распространение их в довольно высоких широтах и нерест в холодное время года свидетельствуют о том, что тресковые пришли в Атлантику откуда-то с севера [*Световидов, 1948*], а большое сходство их географического распространения с распространением автохтонных высокоарктических родов бокоплавов (*Onisimus, Acanthostepheia, Pseudalibrotus*) и морского таракана указывает на то, что «тресковые и перечисленные ракообразные выработались в одном и том же бассейне (по-видимому, в Полярном бассейне). Различие же в их распространении произошло позднее и является следствием верхнетретичного похолодания климата и большей подвижности тресковых» [*Световидов, 1948*]. Амфиподы и изоподы имеют прямое развитие, и их яйца и молодь вынашиваются в инкубаторной сумке самками, что сильно ограничивает возможность их естественной радиации из центров происхождения.

Совершенно замечательно также, что из холодолюбивых тресковых в высокой Арктике выжили лишь те, которые могут переносить опреснение (роды *Arctogadus, Voreogadus, Eleginus*), а другие, тоже холодолюбивые, но не переносящие опреснения, тресковые (роды *Gadiculus, Brosme* и др.) были вынуждены вместе с теплолюбивыми уйти в более южные широты, опустившись на большие глубины [*Световидов, 1948*].

Единственный представитель не только семейства тресковых, но и всего отряда трескообразных (*Gadiformis*), приспособившийся целиком к обитанию в пресных водах, - налим - относится к примитивному подсемейству тресковых *Lotinae* и является единственным видом монотипического рода *Lota*. Налим (*Lota lota*) широко распространен в реках и озерах северного склона Евразии и Северной Америки и, имея циркумполярный ареал, расселился в Европе довольно далеко к югу (реки Северной Франции и бассейна р. По), в пресных водах Дальнего Востока до Амурского лимана, рек Сахалина и Шантарских островов, а в Америке - до верховьев Миссисипи и Миссури [*Берг, 1949; Тюльпанов, 1967*].

М.А. Тюльпанов [*Тюльпанов, 1967*] на основе палеонтологических и палеогеографических данных, анализа биологических особенностей и ареала налима приходит к выводу, что он переселился в пресные водоемы Евразии из Полярного бассейна во время четвертичных трансгрессий бореального моря; по его мнению, «Центрально-Сибирский плейстоценовый бассейн, существование которого предполагает П.Л. Пирожников [*Пирожников, 1937*], был одним из основных центров формирования типично пресноводных популяций налима и первичным очагом расселения путем активных миграций в различных направлениях по древним системам палеорек» [*Тюльпанов, 1967*]. Из этого бассейна, по-видимому, проникли северные элементы (бокоплавы рода *Pseudalibrotus*, морской таракан, налим, белорыбица и тюлень) и в Каспийское море [*Тюльпанов, 1967; Гурьянова, 1933*], хотя А.В. Подлесный [*Подлесный,*

1941] считает, что белорыбица проникла в Каспий из бассейна Северной Двины через камско-вычегодское соединение рек Северной и Южной Кельтмы.

Налим подобно ледовитоморской рогатке из разных районов своего циркумполярного ареала, где встречается и в солоноватых водах приустьевых участков сибирских рек (особенно его много близ дельты р. Лены), проник в озера Северо-Западной Европы и Северной Америки (Великие Американские озера, реки Лабрадора, Новой Англии, бассейн Огайо) и образовал три подвида: *Lota lota lota* (европейский налим), *L. lota leptura* (сибирский) и *L. lota maculosa* (североамериканский).

А.Н. Световидов считает, что «переход налима к пресноводному образу жизни происходил, по-видимому, в течение долгого периода времени и в разных местах его распространения. Хотя в ископаемом состоянии налим известен из пресноводных или солоноватоводных отложений окрестностей Вены (нижнего плиоцена), но в основном в пресную воду он ушел, по-видимому, в ледниковое время и из Полярного бассейна» [Световидов, 1948]. Во всяком случае, в плиоценовых отложениях Сибири налим отсутствует. Существование Центрально-Сибирского бассейна, по мнению П.Л. Пирожникова [Пирожников, 1937], было обусловлено перегораживанием ледяной плотинной сомкнувшихся Таймырского и Северо-Уральского ледникового заливов Карского моря, вдававшегося на юг, и подпруживанием сибирских рек, опреснивших этот изолированный от моря бассейн. К такому же выводу, независимо от работы П.Л. Пирожникова приходит и финский карцинолог С.Сегерстрале [Segerstrole, 1962].

Приведенный фактический материал по автохтонной фауне беспозвоночных и рыб Арктической области приводит к важным для палеогеографии Северного Ледовитого океана выводам: во-первых, что этот океан, как морской бассейн, очень древний и, по крайней мере, с раннего мезозоя не терял прямой связи с Атлантическим океаном, иначе в нем не выжили бы эндемичные, чисто морские роды иглокожих и ракообразных. Об этом же свидетельствует и то, что единственное место, где сохранился в Арктике на шельфе амфибореальный вид морской звезды *Gtenodiscus crispatus* и некоторые другие северотихоокеанские стеногалинные беспозвоночные, является западный шельф Гренландии. Во-вторых, что этот бассейн был мелководным и его современные глубины, достигающие 5000 м, геологически молодые, конца третичного - начала четвертичного периода [Гурьянова, 1932; 1938; 1939; 1951]. В-третьих, что Северный Ледовитый океан прошел через ряд фаз опреснений и осолонений, потеплений и похолоданий, связанных с морскими трансгрессиями и регрессиями. Только при этих условиях в нем могли сформироваться линейные цепи, близких видов и форм в различных исконно арктических эндемичных родах [Гурьянова, 1932; 1938; 1939; 1951; Зенкевич, 1933].

Лишь в условиях сильных плейстоценовых похолоданий и развития мощной деловитости бассейна, бывшего в плиоцене сравнительно тепловодным, а также неоднократной смены опреснений осолонениями, связанными с трансгрессиями и регрессиями и изменениями объема поступающих в Северный Ледовитый океан атлантических вод [Гурьянова, 1939; 1951; Knipowitsch, 1900; 1903], могли выработаться специфические для арктических видов биологические особенности и способность к субмергенции. Эти особенности - результат длительного процесса приспособления к сильно меняющимся условиям окружающей среды, сопровождавшегося очень жестким отбором и выживанием только сумевших приспособиться к новым условиям или нашедших убежище в более глубоких слоях толщи воды видов.

Как следствие влияния низких температур на физиологию и биохимические процессы для арктических организмов характерно замедление темпов роста, позднее наступление половозрелости, увеличение продолжительности жизни и в результате крупные размеры особей и их массовость, огромные плотности популяций видов, образующих по выражению натуралиста экспедиции на «Вега» Стуксберга «живые формации». Особенно это характерно для форм, имеющих прямое развитие; например, плотности популяций морского таракана выражаются сотнями особей на 1 м<sup>2</sup>.

Местами, как результат одновременного сосуществования нескольких поколений, живые особи образуют многослойные популяции и буквально забивают тралы и драги при взятии проб. Одновременно наблюдается сильное удлинение эмбрионального и постэмбрионального развития, сокращение личиночных стадий, у рыб - увеличение размеров икринок и низкая плодовитость и, как приспособление к условиям ледовитости, донная икра.

У распространившихся в бореальную область арктических по происхождению видов сохраняется холодолюбивость, и периоды размножения падают на холодное время года (морской таракан, налим). В этом отношении интересна идея Аппеллофа [*Appelloff, 1912*], поддерживаемая рядом авторов, о том что по времени года, на который падает размножение вида, можно судить об его происхождении.

Распределение в Северном Ледовитом океане эндемичных для Арктической области видов позволяет предполагать существование в плейстоцене трех центров формирования шельфовой арктической фауны: 1) карского, расположенного к северу от Карского и моря Лаптевых; 2) чукотско-американского (к северу от Чукотского моря и Канадского Арктического архипелага); 3) сибирского, связанного с мелководьями южных частей Карского и моря Лаптевых, где формировалась солоноватоводная фауна распресненных участков и эстуарных вод [*Гурьянова, 1951*]. В этой работе (табл. VIII) в качестве примера приведены лишь 20 пар.

Кроме того, существовал четвертый более молодой центр, где выработалась эндемичная глубоководная фауна, населяющая Скандскую и Баффинову впадины и глубокий Арктический бассейн.

Характернейшей чертой арктической шельфовой фауны является присутствие парных видов или видов-близнецов [*Гурьянова, 1951*].

Среди бокоплавов здесь насчитывается 69 пар, близкие друг к другу виды или подвиды которых расположены по обе стороны от Новосибирских островов. Это указывает на то, что сравнительно недавно существовала преграда, изолировавшая фауны карского и чукотско-американского центров друг от друга; об этом же свидетельствует также то обстоятельство, что, во-первых, восточная граница ареалов шельфовых видов западного сектора Арктики проходит в районе Новосибирских островов и здесь же лежит западная граница ареала ряда шельфовых видов восточного сектора, а во-вторых, наблюдается общность фауны северо-восточного побережья Гренландии и северных мелководий Карского моря и моря Лаптевых.

Сразу же по окончании обработки коллекций бокоплавов и изопод, собранных высокоширотными экспедициями на л/п «Садко» 1935 и 1937 гг., в ряде докладов на научных семинарах Зоологического института нами высказывалось предположение о существовании сравнительно недавно исчезнувшей преграды, перегораживавшей Арктический бассейн и соединявшей новосибирское мелководье с шельфом Гренландии. Однако только в Трудах Второго географического съезда в 1947 г. это высказывание было опубликовано [*Гурьянова, 1949*].

Ареал ряда видов западной части Арктики в настоящее время образует полукольцо, разорванное глубинами Арктического бассейна, охватывающее шельфы морей Карского и Лаптевых, с одной стороны, и северо-восточный шельф Гренландии, с другой. На недавно исчезнувшую преграду указывает и отсутствие к западу от Новосибирских островов северотихоокеанских иммигрантов, имеющих сплошной ареал от дальневосточных морей до островов Де-Лонга, Беннета, Жаннетты и Генриетты, где они концентрируются у края материкового плато, и куда доходят некоторые североатлантические виды [*Гурьянова, 1948б*]. Это уже постплейстоценовые выходцы из Северного Тихого океана, распространяющиеся главным образом на восток вдоль полярного побережья Аляски, по крайней мере, до мыса Барроу, но некоторая часть видов (например, краб *Hyas coarctatus alutaceus*, морские звезды и др.) распространилась и на запад по сибирскому шельфу. Что же касается эндемичных арктических видов тихоокеанских родов, то это более ранние

иммигранты; они распространились в Арктике далеко на запад и восток, и некоторые виды стали почти циркумполярными; исходные для них формы, вероятно, распространились в Арктику в конце плиоцена, так как в плейстоцене Берингов пролив был закрыт. Однако А.М. Дьяконов [Дьяконов, 1945] считает, что эндемичные арктические виды иглокожих, близкие к современным северотихоокеанским, проникли в Арктику в литориновую эпоху, и что для образования нового вида достаточно 8-10 тыс. лет.

Для суждения (хотя бы приблизительного) о глубинах древнего морского бассейна, бывшего на месте Северного Ледовитого океана, рассмотрим кратко фауну батиали и абиссали Арктического бассейна.

Фауна батиали (глубины от 200 до 1000 м) Арктического бассейна имеет свои особенности. Судя по таблице Г.П. Горбунова [Горбунов, 1946а], из 489 учтенных при расчетах видов 51% составляют эндемичные арктические виды, остальные 49% складываются из видов с более широким ареалом, выходящим за пределы Арктической области; среди них ряд североатлантических видов бокоплавов, которые распространились на восток вдоль свала, омываемого на глубинах 150-300 м течением Нансена, по крайней мере, до меридиана 120° в.д. Эти виды имеют сплошной ареал от Северной Атлантики до высоких широт Карского моря и моря Лаптевых, откуда по желобам Св. Анны, Воронина и желобу у западного побережья Новой Земли проникают в южную часть Карского моря; эти же виды распространились и в пролив Шокальского [Гурьянова, 1934; 1951]. Дальше на восток не было сборов на батиали, а в абиссали они отсутствуют; эти виды встречены на новосибирском мелководье, но не далее 140-145° в.д. и на очень малых глубинах (25-50 м) и ни на одной из станций этого района глубже 50 м не были добыты; вероятно, эти виды (*Calathura brachiata*, *Pardalisca tenuipes*) успели распространиться в западную часть Восточно-Сибирского моря из Карского и моря Лаптевых, где они адаптировались к высокоарктическим условиям шельфа и успели расселиться немного восточнее: почти до островов Де-Лонга.

Совершенно иную картину дает на батиали соотношение глубоководных и шельфовых видов: здесь глубоководные виды составляют всего 28% из 489 учтенных видов, тогда как 72% видов типично шельфовые, распространяющиеся частично даже в абиссаль. В сущности, батимальную фауну западного сектора Арктики можно с полным правом назвать шельфовой лишь с малой примесью глубоководных форм; тихоокеанские иммигранты здесь отсутствуют.

Г.П. Горбунов [Горбунов, 1946а] указывал, что «фауна батиали центральной части Северного Ледовитого океана резко отлична от фауны его абиссали» с крайне незначительным количеством специфических батимальных форм (от 6 до 16%) и на 81% состоит из эндемиков этого океана и независима от фауны батиали Мирового океана; что формы тихоокеанского сектора Арктики здесь отсутствуют; что в этой зоне большинство видов эврибатные; что батимальная зона - нижний предел распространения обитателей шельфа; что фауна батиали и шельфа - это одно целое и что ниже уже встречается специфическая эндемичная фауна абиссали. Это дает нам основание предполагать, что глубины древнего доплейстоценового Арктического бассейна, вероятно, составляли лишь 500-800 м, и что абиссальные глубины свыше 1000 м, достигающие 5 км и более, совсем молодые и сформировались не ранее плейстоцена.

Что же представляет собой донная фауна, населяющая глубокие впадины Северного Ледовитого океана, достигающие глубины свыше 5000 м? В отчетах иностранных экспедиций (Norske Nardhavs Expedition, "Ingolf" Expedition, Chaeticamp Expedition, экспедиция «Гельголанд» и др.) имеются списки видов, населяющих Скандскую и Баффинову впадины. По донной фауне северной части Гренландского моря и центральной части Арктического бассейна имеются материалы советских высокоширотных экспедиций на л/к «Садко» 1935-1940 гг., дрейфа л/к «Г. Седов» и дрейфующих станций «Северный Полюс-3» и «Северный полюс-4» 1954-1958 гг.

[*Материалы...*, 1954-1955]. Анализ фауны ракообразных всех этих районов позволил высказать некоторые соображения о геологическом прошлом Северного Ледовитого океана, об относительной молодости его глубоких впадин и единстве их абиссальной фауны [Гурьянова, 1938; 1939; 1946; 1949; 1951; 1954-1955]. Анализ абиссальной фауны всех добытых в Центральной впадине Арктики беспозвоночных, проведенный Г.П. Горбуновым [Горбунов, 1946а], подтвердил наши данные об очень высокой степени видового эндемизма этой фауны, об отсутствии эндемичных для Арктики абиссальных родов и о примеси к этой фауне шельфовых видов, обладающих широким диапазоном распространения по вертикали. Однако Горбунов стремится доказать древность не только абиссальной арктической фауны, но и древность самих впадин Северного Ледовитого океана и, на наш взгляд, - неудачно [Гурьянова, 1954-1955].

Используя списки видов, приведенные в работе Г.П. Горбунова [Горбунов, 1946а], и списки видов, добытых дрейфующими станциями «Северный полюс-3» и «Северный полюс-4» [Материалы..., 1954-1955], мы получили следующую сравнительную таблицу, отражающую степень эндемизма абиссальной и батимальной фаун Арктического бассейна и степень участия в них шельфовой арктической фауны (табл. 3).

Таблица 3

**Сравнение фаун Центральной и Притихоокеанской впадин Арктического бассейна**

Зоогеографический бионимический характер видов	Центральная впадина		Притихоокеанская впадина	
	абиссаль, глубины 1000—4000 м	батималь, глубины 200—1000 м	абиссаль, глубины 1000—4000 м	батималь, глубины 200—1000 м
Общее число учтенных при анализе видов	94	429	41	15 (4 пелагичес- ческих вида не учиты- вались)
Виды, эндемичные для Арктической области (%) . . . . .	72	51	56	46,6
Виды, выходящие за пределы этой обла- сти (%) . . . . .	28	49	44	53,4
Абиссальные виды (%)	77	28	50	33,3
Шельфовые виды (%)	23	72	50	66,7

Как видно из этой таблицы, основу фауны обеих впадин и их склонов составляют эндемичные для Арктики виды, к которым лишь примешиваются виды с более широким ареалом и виды аллохтонные, по преимуществу атлантического происхождения; примесь неэндемичных форм сильно увеличивается в батии, достигая почти половины всей фауны. Что же касается соотношения видов типично абиссальных и шельфовых, то абиссальная фауна дает обратную картину, чем на батии; если в батии решительно преобладают виды шельфовые, то в абиссали, наоборот, резкое преобладание получают типично абиссальные виды. Материалов по фауне батии и абиссали Притихоокеанской впадины еще слишком мало, но даже и при этой скудости данных тенденция к резкому увеличению шельфовых форм в батии отчетливо проявляется.

В этой связи мы воспользовались списками Горбунова [Горбунов, 1946а, 76, 88], составленными им для новосибирского мелководья, взяв, однако, лишь те группы, которые нам хорошо знакомы с точки зрения их ареалов и отношения к вертикальным

зонам моря (Isopoda, Amphipoda, Decapoda и иглокожие). Из 174 учтенных видов эндемики Арктики составляют 39,4%, а виды с более широким ареалом и аллохтоны преобладают (60,6%); шельфовые виды составляют около 90%, а батинально-абиссальные - не более 10%. Подчеркнем также, что здесь появляются североатлантические виды (*Calathura brachiata*, *Pardalisca tenuipes*, *P. cuspidata*), распространяющиеся из Северной Атлантики по свалу и желобам в Карское море и море Лаптевых и оттуда в Восточно-Сибирское море, и появляются формы тихоокеанского происхождения. Типично абиссальные эндемики Арктики на новосибирском мелководье поднимаются до глубины 12-24 м (*Poliometra*, *Hymenaster pellucidus*) и 6 видов - до 40-80 м.

Таким образом, по степени эндемизма и по соотношению шельфовых и глубоководных форм резкая грань лежит у нижней границы батинальной зоны, т.е. на глубинах 800-1000 м. Нам думается, что это и есть предельные глубины древнего доплейстоценового Арктического бассейна.

Крайне важно, что в абиссали Арктики нет ни одного эндемичного семейства; эндемичных родов немного и у иглокожих почти все эти роды монотипические, т.е. «осколочные». На основании монографий А.М. Дьяконова [Дьяконов, 1950; 1954], его замечательной работы 1945 г. [Дьяконов, 1945] и некоторых других источников нами составлен список эндемичных арктических видов иглокожих, найденных в батинали и абиссали Арктической области с указанием глубин обитания и ареалов (см. приложение). Из 27 родов, представители которых обнаружены в глубинах Арктического бассейна, 14 родов (51,9%) арктического происхождения (10 эндемичных, 3 автохтонных арктических рода и 1 биполярный), 9 родов (33,3%) северотихоокеанских и 4 рода (14,8%) атлантических. Львиная доля родов в глубоководной фауне иглокожих - это древние аборигены Арктики, и все виды этих родов необычайно эврибатны. Они обитают на шельфе, начиная с нескольких метров и до 2000-3000 м и глубже; только 3 вида голотурий - *Kolga hyalina*, *Irpa abyssicola* и *Acanthotrochus theele* - не обнаружены на шельфе и до сих пор найдены только в абиссали, на глубинах свыше 1000 м, а 2 вида - на шельфе, распространяющемся в батиналь; виды северотихоокеанских родов также обладают довольно широким диапазоном вертикального распространения (мелководья шельфа - батиналь) и только один из видов атлантических родов не поднимается на шельф (*Bathycrinus carpenteri*).

Эврибатность арктических видов, по нашему представлению, является результатом выработавшейся в плейстоцене способности к субмергенции в условиях солевых пульсаций. Такая же способность к субмергенции характерна для биполярных родов и многих видов политипических шельфовых родов ракообразных (*Mesidotea*, *Onisimus*, *Monoculodes* и др.), некоторые виды которых проникли на глубины не только Арктики, но и в Северный Атлантический океан. Не случайно подавляющее число биполярных родов - северного происхождения. Их отдельные виды проникли в южное полушарие благодаря субмергенции из Северной Атлантики, также подвергшейся охлаждению и солевым пульсациям в плейстоцене (из атлантическо-полярного бассейна). Знаменательно, что атлантические по происхождению роды представлены в глубоководье Арктики также только одним эндемичным арктическим видом, и поскольку они также широко эврибатны, то, надо думать, что они отщепились от шельфовых исходных форм, входивших в состав плиоценовой смешанной фауны Северного Ледовитого океана. То же касается и эндемичных арктических видов иглокожих тихоокеанских родов; у них даже имеется тенденция к расщеплению на виды по глубинам и степеням солёности (арктические виды *Leptasterias*). Интересен также с этой точки зрения вид *Korethrastes hispidus* - представитель амфибореального семейства морских звезд *Korethrasteridae*.

В этом семействе всего два рода: второй род *Peribolaster* в Тихом океане с двумя видами - в дальневосточных морях и в южном полушарии, у берегов Чили. На основании соображений А.М. Дьяконова о тихоокеанском происхождении почти всей арктической (шельфовой?) фауны иглокожих, можно думать, что все семейство тихоокеанское, но

Korethraster - автохтон Северного Ледовитого океана, сформировавшийся из исходных шельфовых северотихоокеанских форм плиоценовой смешанной фауны подобно другим глубоководным эндемичным арктическим видам иглокожих и ракообразных. Напомним о существовании глубоководных рас у морского таракана (*Mesidotea*), у бокоплавов родов *Onisimus* (*O. sextonae*, *O. leucopis*, *O. abyssi*), *Monoculodes* (*M. coecus*) и других, концентрирующихся во впадинах западной части Арктики. Даже у двустворки *Portlandia* имеется глубоководный вид *P. annenkovae*, описанный Г.П. Горбуновым [Горбунов, 1946б] из абиссали Гренландского моря и центральной впадины Арктического бассейна. З.И. Баранова [Баранова, 1964] подчеркивает, что голотурия эндемичного монотипичного арктического рода *Elpidia glacialis* представлена двумя подвидами - шельфовым и глубоководным. Таким же путем возникли и эндемичные глубоководные виды атлантических родов иглокожих *Bathycrinus*, *Hymenaster*, *Ophiopyren*, *Amphipholis*, *Pourtalesia* (см. приложение), имеющих лишь по одному представителю в Арктике. Из шельфовых исходных форм северотихоокеанских (звезды рода *Leptasterias*) и атлантических (моллюск рода *Cyrtodaria*) отщеплялись при плейстоценовых солевых пульсациях в Северном Ледовитом океане и солоноватоводные виды, в частности, *Cyrtodaria kurriana* [Hecuc, 1964]. То что исходные для эндемичных арктических видов северотихоокеанские и североатлантические формы были шельфовыми, подтверждается геологическими данными о глубинах открывавшегося в плиоцене Берингова пролива и осцилляциях в области порога Томсона [Knipowitsch, 1900; 1903; Davis, 1930], а относительная мелководность древнего Северного Ледовитого океана доказывается характером донных отложений.

Глубоководная эндемичная фауна, населяющая современные глубокие впадины Северного Ледовитого океана, формировалась во всех его частях одним и тем же способом - путем повторных опусканий популяций относительно мелководных видов шельфовой смешанной плиоценовой фауны под влиянием опреснения поверхностной толщи воды при солевых пульсациях и отщеплениях глубоководных видов. Об одном и том же источнике этой фауны свидетельствует единство видового состава батииально-абиссальной фауны Арктики. Еще 40 лет тому назад Мортенсен [Mortensen, 1888] высказал предположение об этом единстве, а нами это предположение было подтверждено [Гурьянова, 1938]. Сейчас мы имеем достаточно материалов, чтобы это установить уже твердо на основании сравнения глубоководных фаун иглокожих, изопод и бокоплавов.

По фауне Баффинова залива имеются данные датских экспедиций, по Скандской впадине (Норвежское и Гренландское моря) - норвежских, датских и советских (л/п «Садко» 1935-1937, д/э «Лена», д/э «Обь» 1955-1958 гг.); по фауне батииали и абиссали Центральной (Приатлантической) впадины Арктического бассейна - данные тех же советских экспедиций [Горбунов, 1946а; Научные результаты..., 1964], немецкой экспедиции «Гельголанд» и другие. Очень скудны сведения по донной фауне глубин Притихоокеанской впадины; здесь работали дрейфующие станции «Северный полюс-2» и «Северный полюс-4», но материалы, собранные ими, обработаны еще только частично. Общность глубоководной фауны (нижней части батииали и абиссали) Баффиновой, Скандской и Центральной впадин иллюстрируется табл. 4. Эта общность очень велика, хотя если подойти формально, на основании цифр, приведенных в таблице, то количество видов изопод, амфипод и иглокожих, общих для всех трех впадин, составит всего 23,6%. Однако прежде всего картину затемняет очень малая изученность глубинной фауны Баффиновой впадины. По существу, при расчетах можно игнорировать эту фауну, так как то, что о ней известно, показывает, что она, как и фауна всего залива к северу от порога, отделяющего залив от глубин Девисова пролива, почти полностью тождественна фауне Скандской впадины, что отмечал еще Мортенсен [Mortensen, 1888].

Таблица 4

Взаимотношение фауны, населяющих Скандскую, Баффинову и Центральную впадины Северного Ледовитого океана на глубинах от 600 м до максимальных

Впадина	Всего	Виды			общие для всех впадин
		условные эндемики	общие с Баффиновой впадиной для Скандской впадины и со Скандской впадиной для Баффиновой и Центральной впадин (%)	общие с Центральной впадиной для Скандской и Баффиновой впадин и с Баффиновой впадиной для Центральной впадины (%)	
Isopoda					
Скандская	30	2	4 (13,3)	24 (80)	4 (13,3)
Баффинова	12	1	4 (33,3)	7 (58,3)	4 (33,3)
Центральная	27	3	24 (88,3)	7 (25,9)	4 (14,8)
Amphipoda					
Скандская	98	1	24 (24,5)	75 (76,5)	22 (22,8)
Баффинова	29	5	24 (82,7)	22 (75,8)	22 (75,8)
Центральная	80	5	75 (93,7)	22 (27,5)	22 (27,5)
Иглокожие					
Скандская	24	2	21 (87,5)	21 (87,5)	15 (62,5)
Баффинова	25	2	21 (84)	19 (76)	15 (60)
Центральная	30	2	21 (70)	19 (63,3)	15 (50)

П р и м е ч а н и е: все три впадины населяют 182 вида Isopoda, Amphipoda и иглокожих, из них 41 вид является общим для всех впадин.

Из 66 видов изопод, амфипод и иглокожих, добытых в Баффиновой впадине на глубинах свыше 600 м, 49 видов, т.е. 74,2%, оказываются общими со Скандской фауной, и, следовательно, ею можно пренебречь при рассмотрении вопроса о единстве глубоководной фауны Северного Ледовитого океана в разных районах западного сектора Арктики и провести сравнение между фаунами Скандской и Центральной впадин. В этих двух районах глубоководья зарегистрировано 167 видов по трем учетным группам беспозвоночных, и из них 120 видов, т.е. 71,8%, оказываются общими. Та же фауна имеет место и в южной части хребта Ломоносова (станции 96-100, л/п «Садко», 1937-1938 гг. [Горбунов, 1946а] - на глубинах от 1125 до 2000 м; станция 101 - на 3700-3880 м). В.М. Колтун [Колтун, 1964] пишет: «Можно утверждать, что в районе хребта Ломоносова океанические воды, по крайней мере до глубины 2000 м, свободно переваливают через подводный хребет, осуществляя обмен глубинными водами, а, стало быть, и фаунами между впадинами центральной части Арктики». В сущности, в этом районе хребта фауна типична для абиссали западного сектора Арктики; так, например, на ст. 99 (л/п «Садко», 1937 г., глубина 1900-1630 м) добыто 35 видов донных животных и из них 16 видов шельфовых (45%), распространенных в сублиторали приатлантической впадины, и 19 видов (54%) абиссальных, обитающих в псевдоабиссали Центральной впадины и имеющих в Скандской впадине, в том числе такие характерные, как *Bathycrinus carpenteri*, *Scalpellum striolatum*, *Gorbunovia malmgreni*, *Eurycope hanseni*, *Paroediceros macrocheir*, *Melita pallida*, *Rhachotropis lomonosovi*, *Bathyarca pectunculoides* и т. д.

Для суждения о донной фауне Притихоокеанской впадины наиболее полные данные имеются в работе В.М. Колтуна [Колтун, 1964]. Сравнивая списки видов, обнаруженных в Приатлантической и Притихоокеанской впадинах, он приходит к выводу об их значительном сходстве; «так, из 30 видов настоящих абиссальных форм (кроме фораминифер), зарегистрированных для центральной части Арктики, 19 являются общими для обеих впадин» (т.е. 63,3%); вместе с тем 9 видов найдены только в котловине Нансена, а 2 вида являются условными эндемиками Притихоокеанской впадины; другими словами, 11 видов (37,7%) характеризуют разницу этих двух фаун, т.е. опять выступает роль хребта Ломоносова как преграды, в известной степени изолирующей абиссальные фауны западного и восточного секторов Арктики друг от друга; видимо, в настоящее время существует некоторый обмен между ними через понижения хребта в определенных его районах. Совершенно необходим дополнительный материал по донной фауне из абиссали, да и батии вместе с нижней частью сублиторали из разных районов к востоку от хребта Ломоносова.

Более заметна разница между районами, расположенными по обе стороны от хребта, в видовом составе зоопланктона. К.А. Бродский [Бродский, 1956] отмечает заметное влияние атлантических вод не только для Скандской впадины, но и в центре Арктики, в районе полюса, где планктон во всей толще воды мало отличается от планктона умеренных морей, но в Притихоокеанской впадине есть эндемичный вид медузы. Планктон в Арктическом бассейне качественно и количественно обеднен, и состав его отражает сильное влияние атлантического планктона и очень слабое влияние тихоокеанского (50% - атлантические виды, 13% - эндемики Арктического бассейна и 1% - северотихоокеанские виды, но только в поверхностном слое). Максимум числа видов находится в слое атлантических вод; все эндемики обитают ниже слоя атлантических вод и распределены неравномерно: больше всего их к востоку от хребта Ломоносова; в глубинном планктоне Притихоокеанской впадины значительно больше эндемичных для нее видов каланид (Copepoda), чем в Приатлантической, где есть свои эндемики, но их меньше. К.А. Бродский прямо пишет о затрудненном обмене планктона между этими районами и о «древности» преграды, изолирующей их, поскольку успели сформироваться эндемичные виды по обе стороны от нее.

К.А. Бродский считает также, что глубины Арктического бассейна частично изолированы от глубин Мирового океана, глубоководная фауна его поэтому обеднена.

Первый барьер для атлантических форм лежит в районе порога Нансена, где существуют сильное перемешивание вод и резкая смена температур и солености; второй барьер изолирует Приатлантическую и Притихоокеанскую впадины друг от друга, и эта изоляция более древняя, чем в районе порога Нансена. Бродский полагает, что глубинная фауна Притихоокеанской впадины тоже древнее, чем Приатлантическая. У нас нет данных по бентосу, чтобы сказать свое слово по этому вопросу, но думается, что обе впадины возникали более или менее синхронно и, судя по рельефу дна, относятся к четвертичному времени; Притихоокеанская впадина, вероятно, более молодая, чем Приатлантическая. Хребет же Ломоносова возникал одновременно с формированием абиссальных глубин в котловинах Арктического бассейна (не ранее самого конца плейстоцена) и на значительном протяжении выступал над уровнем моря; об изоляции не только глубин, но и шельфа Приатлантического и Притихоокеанского секторов свидетельствуют также парные виды, характер ареалов шельфовых видов и существование эндемичных видов в каждом из этих секторов.

В заключение остается сказать, что сформулированные автором в работе [Гурьянова, 1954-1955] представления о происхождении и истории формирования фауны Арктического бассейна сохраняются в силе, а кое-какие новые детали в этих представлениях приведены в тексте данной статьи. Добавлю, что в Северном Ледовитом океане формирование современной глубоководной арктической фауны шло по второму типу и сопровождалось линейным типом видообразования [Гурьянова, 1951]. К новым условиям, создававшимся в возникавших глубинах, приспособлялись лишь отдельные виды самых разнообразных семейств, населявших «соседние районы» (шельф и верхнюю батиналь древнего Северного Ледовитого океана и Северной Атлантики) в плейстоцене; эти виды как бы «надергивались» из ранее сложившейся мелководной, смешанной по происхождению фауны Северного Ледовитого океана, а повторяющиеся неоднократно смены потеплений и похолоданий, опреснений и осолонений (солевые пульсации) в плейстоцене обусловили направленную эволюцию и отщепление глубоководных видов. Это подтверждается тем, что в абиссали Арктики при относительно малом количестве видов они являются представителями разнообразных семейств и родов. Так, например, в абиссальной фауне приатлантической части Арктики [Горбунов, 1946а] родов почти столько же, сколько и видов; только два рода фораминифер, два рода полихет, два рода изопод и три рода моллюсков в абиссали имеют по два вида, все остальные роды представлены там только одним видом каждый.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Андрияшев А.П. (1948). К познанию рыб моря Лаптевых. Тр. ЗИН АН СССР, т. VII, № 3.
2. Андрияшев А.П. (1953). Древнеглубоководные и вторичноглубоководные формы рыб и их значение для зоогеографического анализа. В кн.: «Очерки по общим вопросам ихтиологии».
3. Андрияшев А.П. (1954). Рыбы северных морей СССР. Определители по фауне СССР, т. 53.
4. Баранова З.И. (1964). Иглокожие (Echinodermata), собранные экспедицией на л/п «Ф. Литке» в 1955 г. Тр. ААНИИ, т. 259.
5. Берг Л.С. (1918). О причинах сходства фауны северных частей Атлантического и Тихого океанов. Изв. АН.
6. Берг Л.С. (1934). Об амфибореальном (прерывистом) распространении морской фауны в северном полушарии. Изв. Геогр. о-ва, т. 66, № 1.
7. Берг Л.С. (1949). Рыбы пресных вод СССР, т. III. (Gadidae). Изд-во АН СССР.
8. Бродский К.А. (1956). Жизнь в толще воды Полярного бассейна. Природа, № 5.
9. Горбунов Г.П. (1946). Донное население новосибирского мелководья и центральной части Северного Ледовитого океана. Тр. Дрейф. эксп. Главсевморпути на л/п «Г. Седов», 1937-1940, т. III, Л.
10. Горбунов Г.П. (1946). Новые виды Mollusca и Brachiopoda из Северного Ледовитого океана. Тр. дрейфующей эксп. Главсевморпути на л/п «Г. Седов», 1937-1940 гг., т. III, Л.
11. Гурьянова Е.Ф. (1932). К фауне Crustacea моря Лаптевых. Исследования морей СССР, т. 15.

12. *Гурьянова Е.Ф.* (1933). К фауне Crustacea-Malacostraca Обь-Енисейского залива и Обской губы. Исследование морей СССР, т. 18.
13. *Гурьянова Е.Ф.* (1934). Фауна ракообразных Карского моря и пути проникновения атлантической фауны в Арктику. ДАН, т. 2.
14. *Гурьянова Е.Ф.* (1938). К вопросу о составе и происхождении абиссальной фауны Полярного бассейна. ДАН, т. 20, № 4.
15. *Гурьянова Е.Ф.* (1939). К вопросу о происхождении и истории развития фауны Полярного бассейна. Изв. АН СССР (биол.), вып. 5.
16. *Гурьянова Е.Ф.* (1946). Индивидуальная и возрастная изменчивость морского таракана и эволюция рода Mesidotea Rich. Тр. ЗИН АН СССР, т. VIII, № 1.
17. *Гурьянова Е.Ф.* (1948). Белое море и его фауна. Петрозаводск.
18. *Гурьянова Е.Ф.* (1948). Донная фауна Восточно-Сибирского моря. Научный бюлл. Лен. Гос. ун-та, т. 21.
19. *Гурьянова Е.Ф.* (1949). Фауна Полярного бассейна и пути ее обмена с фаунами соседних районов Мирового океана. Труды Второго геогр. съезда. Москва, февраль 1947.
20. *Гурьянова Е.Ф.* (1951). Бокоплавы морей СССР. (Географическое распространение). Определители по фауне СССР, т. 41.
21. *Гурьянова Е.Ф.* (1954-1955). К зоогеографии Арктического бассейна. Мат-лы наблюдений научной дрейфующей станции «Северный полюс-3» и «Северный полюс-4», т. 1. Л.
22. *Дерюгин К.М.* (1924). Баренцево море по Кольскому меридиану. Тр. Сев. научн.-промысл. эксп., т. 19.
23. *Дьяконов А.М.* (1927). Фауна иглокожих северных частей Тихого океана. Тр. второго съезда зоологии, анатомии и гистологии СССР. 4-10 апреля 1925. М.
24. *Дьяконов А.М.* (1945). Взаимоотношения арктической и тихоокеанской морских фаун на примере зоогеографического анализа иглокожих. Журнал общей биологии, т. 6, № 2.
25. *Дьяконов А.М.* (1950). Морские звезды морей СССР. Определители по фауне СССР, т. 34.
26. *Дьяконов А.М.* (1954). Офиуры морей СССР. Определители по фауне СССР, т. 55. М.
27. *Дьяконов А.М.* (1955). О способности иглокожих выдерживать понижение нормальной морской солености. ДАН СССР, т. 102, № 2.
28. *Зенкевич Л.А.* (1933). Некоторые моменты зоогеографии Северного Полярного бассейна в связи с вопросом о его палеогеографическом прошлом. Зоологический журнал, т. 12, № 4.
29. *Книпович Н.М.* (1938). Гидрология морей и солоноватых вод.
30. *Колтун В.М.* (1964). К изучению фауны Гренландского моря и центральной части Арктического бассейна. Научные рез-ты высокоширотн. океаногр. эксп. в северную часть Гренландского моря и прилегающие районы Арктического бассейна в 1955-1958 гг. Тр. ААНИИ, т. 259.
31. *Материалы* наблюдений научной дрейфующей станции «Северный полюс-3» и «Северный полюс-4», 1954-1955 гг., т. 1.
32. *Мосевич Н.А.* (1928). Материалы к систематике, экологии и распространению современной и ископаемой *Joldia Arctica* (Gr.). Мат-лы комис. по изуч. Якутск. АССР, т. 19.
33. *Научные* результаты высокоширотных океанографических экспедиций в северной части Гренландского моря и прилегающих районах Арктического бассейна в 1955-1958 гг. Тр. ААНИИ, т. 259, 1964.
34. *Несис К.Н.* (1958). Фареро-Исландский порог как зоогеографическая граница для донной фауны. ДАН СССР, т. 122, № 6. М.
35. *Несис К.Н.* (1959). Распределение бореальных донных животных у берегов Западного Шпицбергена. ДАН СССР, т. 127, № 3. М.
36. *Несис К.Н.* (1962). Советские исследования бентоса Ньюфаундлендско-Лабрадорского промыслового района. В кн.: «Советские рыбохозяйственные исследования в сев.-зап. части Атлант, океана».
37. *Несис К.Н.* (1964). Экология *Cyrtodaria siliqua* (Spandel) и история рода *Cyrtodaria* Doudin (*Bivalvia*). Тр. Совещания по изучению моллюсков (20-22 ноября 1961 г.).
38. *Панов Д.Г.* (1946). История развития Полярного бассейна. Научный бюллетень ЛГУ, № 13.
39. *Панов Д.Г.* (1948). Современные проблемы геоморфологии Арктики. Труды Второго геогр. съезда, Москва, февраль 1947.
40. *Пирожников П.Л.* (1937). К вопросу о происхождении северных элементов в фауне Каспия. ДАН, т. 15, № 8, 1937.

41. Подлесный А.В. (1941). Географическое распространение белорыбицы *Stenodes leucichthys* (Güld) и ее происхождение в бассейне Каспия. Зоологический журнал, № 3.
42. Световидов А.Н. (1948). Трескообразные. Фауна СССР, т. IX, вып. 4.
43. Тюльпанов М.А. (1967). К истории проникновения налима в пресные воды. В кн.: «Проблемы экологии», вып. 1. Томск.
44. Филатова З.А. (1951). Некоторые зоогеографические особенности двустворчатых моллюсков из рода *Portlandia*. Тр. ИОАН, т. VI.
45. Appelloff A. (1912). Über d. Bezeichnung zwischen Fortpflanzung und Verbreitung mariner Tiefformen. Verhandb., VIII, Internat. Zool. Kongr.
46. Davis A.M. (1930). Faunae migration since the Cretaceous Period. Proc. geol. Assoc, XL (1929).
47. Книпович Н. (1900). Zur Kenntniss d., geologischen Geschichte d. Fauna d. Weissen und d. Murman Meeres. Зап. Минерал, о-ва, (2), 38.
48. Книпович Н. (1903). Zur Kenntniss d. geologischen Klimate. Зап. Минерал, о-ва, (2), 11.
49. Mortensen. (1888). Echinodermata. Meddel. om Gronland, vol. 79, No 2, 1928.
50. Segerstrole Sv. (1962). The immigration and prehistory of the glacial relicts of Eurasia and North America. Intern. Revue ges. Hydrobiologie, v. 47, 1962.
51. Soot-Rayen. (1932). Migration of Arctic Pelecypods in Tertiary Times. The Norw. North Pol. Exped. with the "Maud" 1918-1919 Scient. Res., vol. 12.
52. Wallece A. (1885). On the law, which has regulated the introduction of species. Ann. Mag. Nat. Hist. (2), 16.

Примечание: Автор чрезвычайно признателен специалисту Зоологического института АН СССР З.И. Барановой, консультациями которой по иглокожим неизменно пользовался; группа иглокожих, вследствие ее малой пластичности, не переносит, за редкими исключениями, понижения солености ниже границы Книповича.

**Ссылка на статью:**



**Гурьянова Е.Ф. Особенности фауны Северного Ледовитого океана и их значение для понимания истории ее формирования. Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Гидрометеиздат, Ленинград, 1970, с. 126-161.**

pdf взят с сайта <http://www.evgengusev.narod.ru/slo/gurjanova-1970.html>

Эндемичные арктические виды иглокожих Северного Ледовитого океана

Характеристика рода по происхождению	Виды	Глубина обитания, м	Ареал вида
Абиссальный атлантический	<p>Морские лилии</p> <p>1. <i>Bathycrinus carpenteri</i></p>	520—4000	Абиссаль Скандской впадины (1360—2815 м); батналь и абиссаль Баффиновой впадины (450—1200 м); абиссали Центральной впадины Арктического бассейна к северу от Карского и моря Лаптевых (520—2965 м); к северу от новосибирского мелководья (1495—3800 м)
Эндемичный арктический монотипический	2. <i>Poliometra proluxa</i>	24—2380	Батналь и абиссаль Скандской и Баффиновой впадин (450—2010 м); высокие широты от Баренцова до Чукотского моря (300—1900 м); новосибирское мелководье (54—162 м)
Монотипический арктический (2 подвида — типичный в Арктике, ssp. <i>maxima</i> в сев. части Тихого океана)	3. <i>Heliometra glacialis</i>	54—1900	Батналь у Лабрадора; Скандская впадина (28—1708 м); Баффинов залив (80—930 м); высокие широты от Баренцева до Чукотского моря (300—1900 м); новосибирское мелководье (54—162 м)
Биполярный арктический автохтонный; монотипический; второй вид в южном полушарии	<p>Морские звезды</p> <p>4. <i>Bathybiaster vexillifer</i></p>	40—2222	Абиссаль Скандской и Баффиновой впадин (223—2222 м); батналь высоких широт от Шпицбергена до 118° в. д. (200—510 м); новосибирское мелководье (40—56 м)

Характеристика рода по происхождению	Виды	Глубина обитания, м	Ареал вида
Автохтонный арктический, 3 вида; третий вид в западном секторе Арктики и в абиссали Сев. Атлантики	5. <i>Poraniomorpha bidens</i>	53—1200	Батиаль и абиссаль Баффиновой (450—1200 м) и Скандской впадин (200—1200 м); Центральная впадина Арктического бассейна (360—510 м); высокие широты от Карского моря до новосибирского мелководья, где поднимается на шельф до 53 м
Атлантический (содержит более 20 видов)	6. <i>P. tumida</i>	53—1200	Батиаль и абиссаль Баффиновой впадины (24—1880 м); Скандская впадина и Фарерский канал (25—2800 м); батиаль Центральной впадины Арктического бассейна (300—869 м); острова Де-Лонга и новосибирское мелководье (12—58 м)
Автохтонный арктический (2 вида); один вид в абиссали Сев. Атлантики, к югу от Ирландии	7. <i>Hymenaster pellucidus</i>	15—3000	Батиаль Скандской впадины (Фарерский канал) и Восточная Гренландия (180—150 м); высокие широты Баренцева и Карского морей до 150° в. д. (батиаль до 1150 м); море Лаптевых и восточно-сибирское мелководье (шельф, поднимается до 85 м)
Эндемичный монотипический арктический	8. <i>Korethraster hispidus</i>	85—1150	Скандская впадина (590—2700 м); высокие широты Баренцева и Карского морей (шельф, поднимается до 79 м)
Амфибореальный северотихоокеанский	9. <i>Tylaster willei</i>	79—2700	Шельф высоких широт от Восточной Гренландии и Баффинова залива (30—790 м) до Шпицбергена (100—360 м); батиаль и абиссаль Скандской впадины (500—1600 м); новосибирское мелководье (54 м)

Характеристика рода по происхождению	Виды	Глубина обитания, м	Ареал вида
Монотипический эндемичный арктический	11. <i>S. squamatus</i>	100—1600	Скандская и Баффинова впадины (500—1600 м); северный район Барен- цева моря и Шпиц- берген (около 100 м)
Монотипический эндемичный арктический	12. <i>Urasterias lincki</i>	30—490	Шельфовый, почти цир- кумполярный от Баф- финова залива (490 м), Лабрадора и Запад- ной Гренландии до Чу- котского моря (30— 380 м), новосибирское мелководье (20—61 м)
Монотипический эндемичный арктический	13. <i>Icasterias panapla</i>	60—930	Шельфовый; Баффинов залив — батиналь (450— 930 м), Западная Грен- ландия (560 м); Кар- ское (61—150 м) море и новосибирское мелко- водье (60—91 м)
Амфибореальный северотихооке- анский	14. <i>Henricia sca- bior</i>	41—510	Скандская впадина; Ба- ренцево море, включая Мурман и Кольский залив (шельф); Земля Франца-Иосифа, Кар- ское и Восточно-Сибир- ское моря до 147° 17' в. д. (шельф). Свал Центральной впадины Арктического бассейна (360—510 м); острова Де-Лонга и новосибир- ское мелководье (41— 45 м)
Северотихоокеан- ский	15. <i>Leptasterias grönladica grönladica</i>	7—790	Шельфовый, почти цир- кумполярный, заходит в северную часть Бе- рингова моря; Баффи- нов залив (47—790 м)
	16. <i>L. grönladica cribraria</i>	10—100	Форма шельфа восточ- ного сектора Арктики.
	17. <i>L. sibirica</i>	Мелководье	Шельфовый вид восточ- ного сектора Арктики; Берингов пролив и южная часть Чукот- ского моря на запад до Колючинской губы

Характеристика рода по происхождению	Виды	Глубина обитания, м	Ареал вида
Северотихоокеанский	18. <i>L. polaris</i>	шельф	Баффинов залив (85 м); сибирские моря, заходит в северную часть Берингова моря
	19. <i>Lofaster jurcifer</i>	48—930	Баффинов залив (180—930 м); свал Центральной впадины Арктического бассейна (300—698 м), острова Де-Лонга (48—59 м)
Атлантический	Офиуры 20. <i>Ophiopyren striatum</i>	698—3680	Абиссаль Скандской впадины (1334—1395 м); батталь и абиссаль Центральной впадины Арктического бассейна (698—3680 м)
Автохтонный арктический род (два вида): первый вид в Северной Атлантике, в абиссали	21. <i>Ophiopleura borealis</i>	7—1600	Баффинова и Скандская впадины (450—1600 м); высокие широты Баренцева, Карского и Лаптевых морей (шельф до 7 м и батталь до 869 м); абиссаль Центральной впадины Арктического бассейна (1180 м); новосибирское мелководье (53—80 м)
Эндемичный арктический монотипический	22. <i>Ophiopus arcticus</i>	40—1200	Скандская и центральная впадины Арктического бассейна — батталь и абиссаль; шельф Гренландии, Шпицбергена, высокие широты Баренцева моря, Земля Франца-Иосифа, Исландия (кроме южной части)
Северотихоокеанский (три вида в сев. части Тихого океана)	23. <i>Amphipholis torelli</i>	6—1800	Батталь Баффинова залива (320 м); Скандская впадина (600 м); Центральная впадина Арктического бассейна (600—1800 м). Очень мелкая форма, вероятно, в Арктике распространена шире

Характеристика рода по происхождению	Виды	Глубина обитания, м	Ареал вида
Северотихоокеанский	24. <i>Gargonocephalus arcticus</i>	70—930	Шельф и батиналь от берегов Северной Америки на восток до 164° в. д., включая Белое море: Баффинов залив (180—930 м)
Эндемичный арктический монотипический вид	25. <i>G. eucnemis</i>  Голотурии  26. <i>Elpidia glacialis</i> <sup>1</sup>	30—939    70—3800	С Лабрадорским течением у Северной Америки до мыса Код; Баффинов залив и Скандская впадина (58—790 м); Северная Норвегия и Гренландия (72—939 м); Баренцево море, Земля Франца-Иосифа, свал к северу от Карского моря (360—580 м) до 160° в. д.; новосибирское мелководье (30 м)  Абиссаль и батиналь Баффиновой (680—1840 м) и Скандской впадин (50—1900 м); Центральная впадина Арктического бассейна (570—3800 м); высокие широты от Карского моря до Новосибирских островов (7—142 м). По З. И. Барановой, 1964, в Арктике представлена двумя подвидами — шельфовым и абиссальным

<sup>1</sup> Все указания на нахождения *Elpidia* и, в частности, *E. glacialis*, имеющиеся в литературе, ошибочны. Так, в коллекциях из Курило-Камчатской впадины северной части Тихого океана, по мнению З. И. Барановой, имеется около 11 новых видов, относящихся по крайней мере к двум, если не к трем, новым родам, но нет ни одной особи, принадлежащей к виду *Elpidia glacialis*.

Характеристика рода по происхождению	Виды	Глубина обитания, м	Ареал вида
Эндемичный арктический моно-типический; отмеченный в литературе второй вид относится к другому роду	27. <i>Kolga hyalina</i>	1000—3800	Абиссаль Скандской (1480—2140 м) и Центральной впадин Арктического бассейна (1510—3800 м); Баффинова впадина — батналь (880 м)
Эндемичный арктический моно-типический	28. <i>Irpa abyssicola</i>	1000—1600	Абиссаль Скандской впадины (1000—1600 м)
Эндемичный арктический моно-типический	29. <i>Acanthotrochus theele</i>	1000—1600	Абиссаль Скандской впадины (1000—1600 м)
Северотихоокеанский (4 вида; один вид с двумя подвидами в Арктике и Сев. Атлантике, остальные в сев. части Тихого океана)	30. <i>Thyonidium pellucidum barthi</i>	45—380	Батналь Баффиновой впадины (320—580 м); Центральная впадина Арктического бассейна, шельф до 160° в. д. (до 380 м); новосибирское мелководье (45—54 м)
Северотихоокеанский	31. <i>Eupyrgus scaber</i>	30—380	Шельфовый циркумполярный до 380 м; острова Де-Лонга (32—68 м); новосибирское мелководье (45—68 м)
Северотихоокеанский	32. <i>Psolus peroni</i>	200—400	Шельфовый циркумполярный вид
	33. <i>P. sadko</i>	510—800	Батналь восточного сектора Арктики; очень близок <i>P. Peroni</i>
Глубоководный атлантический	Морские ежи 34. <i>Pourtalesia jeffreysi</i>	6—2365	Абиссаль и батналь Баффиновой (680—1840 м), Скандской (50—1900 м) и Центральной впадин Арктического бассейна на восток до Новосибирских островов (570—3800 м); высокие широты Карского моря (7—142 м)