

НОВЫЕ ДАННЫЕ О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ НЕКОТОРЫХ ГЛУБОКОВОДНЫХ МИЗИД (MYSIDACEA, CRUSTACEA) И ОБ ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИИ В ВОДАХ МИРОВОГО ОКЕАНА

Ю. Г. ЧИНДОНОВА

Акустический институт АН СССР, Москва

Пересмотрена существующая система Mysidacea. Введены подотряды *Petalophthalmina* subor. nov. и *Stygiomysina* subor. nov.; сем. *Boreomysidae* fam. nov. с родом *Birsteiniamysis* gen. nov.; триба *Amblyopsini* tr. nov. (подсем. *Mysinae*), включающая 8 глубоководных родов; описано подсем. *Mysimenziesinae* subf. nov. Рассмотрено батиметрическое и географическое распределение 7 глубоководных родов донных мизид. 4 рода распределены биполярно. Распределение видов в большинстве случаев локально; численность низка. Только род *Mysimenzies* эндемичен для абиссали и ультраабиссали, остальные эврибатны. Виды одного рода из различных батиметрических зон даже в близких географических точках морфологически различаются сильнее, чем обитающие на одинаковых глубинах, разобщенных в пространстве.

New data on systematic position of some deep-sea mysids (Mysidacea, Crustacea) and their distribution in the World Ocean. J. G. Tchindonova (Acustical Institute, Academy of Sciences of the USSR, Moscow, 117036, USSR)

The taxonomic position of Mysidacea was revised. There were established: two suborders *Petalophthalmina* subor. nov. and *Stygiomysina* subor. nov.; the family *Boreomysidae* fam. nov. with the genus *Birsteiniamysis* gen. nov.; and the now tribe *Amblyopsini* tr. nov. (subfam. *Mysinae*), including 8 deep-sea genera. The subfamily *Mysimenziesinae* subf. nov. was established. Bathymetric and geographical distributions were studied in 7 deep-sea benthic genera. Four genera showed a bipolar pattern of distribution. Distribution of species was mostly local, the number of species was low. Only the genus *Mysimenzies* was endemic for the abyssal and ultra-abyssal, other genera were eurybathic.

Species of one genus from various bathymetric zones, even of close geographic areas, differ morphologically more distinctly than do those inhabiting the same depths of geographically remote areas.

Обработка глубоководных донных мизид из сборов 45-го и 57-го рейсов НИС «Витязь», проведенных в северо-западной части Тихого океана, а также 11-го рейса НИС «Академик Курчатов» и 17-го рейса НИС «Дмитрий Менделеев» в субантарктических водах послужили поводом к пересмотру существующей системы отряда Mysidacea. Обсуждение таксономической части будет проведено отдельно и не входит в задачу настоящей работы. Однако упоминание новых таксонов при рассмотрении географического распределения донных мизид побуждает кратко остановиться на полученных результатах.

В основе новой предлагаемой мною системы Mysidacea лежат следующие филогенетические предположения. Морфологические различия между ископаемыми формами и современными мизидами весьма невелики. Основные признаки крупных таксонов этого отряда уже сформировались в карбоне и в пермо-триасе и за прошедшее время практически не претерпели существенных изменений, особенно в самом древнем подотряде *Lophogastrina*, объем которого мною не пересмат-

ривался из-за его обособленности. Мизиды этого подотряда хорошо выделяются по наличию подобранных на грудных ногах и двуветвистых плавательных плеопод с многочленистыми ветвями эндо- и экзоподитов, хорошо развитых в обоих полах. Остальные признаки, характерные для высших таксонов и присущие *Lophogastrina* (7 оостегитов, рудиментарный экзоподит 1-й грудной ноги, сочленение дистальных частей уропод или антеннальной чешуйки) встречаются во всех группах мизид в различных сочетаниях и проявляются в различной степени, последовательно угасая от семейства к семейству по мере филогенетического удаления от более примитивных форм.

Один из существенных признаков высокого таксона — статоцист. Он характерен только для подотряда *Mysina* (в объеме, рассматриваемом мною) и имеет наибольшее развитие в его прогрессивных семействах и родах. В процессе эволюции формирование статоциста на уроподах четко прослеживается у некоторых ископаемых форм, например у *Palaemysis*, найденной в карбоновых отложениях [Peach, 1908], а тонко организованная структура статоцита статоциста выявлена на материале мизид из сарматского яруса Центрального Паратетиса [Voicu, 1978; и др.]. Анализ палеонтологического материала показал, что этот признак был характерен не для всех древних мизид и что хорошо развитый статоцист в подотряде *Mysina* прослеживается с далеких геологических времен. Поэтому существенным доводом в пользу самостоятельности подотряда *Mysina* (с исключением из его состава 3 семейств: *Petalophthalmidae*, *Stygiomysidae* и *Lepidomysidae*) служит наличие статоциста.

Для подотряда *Mysina* характерны как примитивные черты организации, которые проявляют тенденцию ослабления и утраты своего значения у наиболее прогрессивных форм, так и наличие специализированных органов (например, модифицированных плеопод у самцов, выполняющих вспомогательную копулятивную функцию, и др.). У некоторых представителей подотряда *Mysina* наблюдаются различные способы олигомеризации гомологичных органов или их частей, уменьшение числа члеников переопод и оостегитов от 4 до 2, процессы интеграции отдельных частей тела (например, полное слияние дистальных частей уропод и антеннальных чешуек, разделенных поперечным швом у всех ископаемых мизид и сохранившихся лишь у некоторых современных). Все эти черты указывают на прогрессивные пути эволюции в некоторых группах мизид.

Особое положение в системе *Mysidacea* занимают 3 семейства, выделенные из состава подотряда *Mysina*. Наиболее ярко их характеризуют негативные признаки: отсутствие на уроподах статоциста и подобранных на грудных ногах. В схеме родственных отношений отряда мизид семейства *Petalophthalmidae*, *Stygiomysidae* и *Lepidomysidae* занимают промежуточное положение между 2 подотрядами *Lophogastrina* и *Mysina*, сближаясь по отсутствию статоциста с первым из них, а по отсутствию подобранных — со вторым. Самостоятельное положение в ранге подотряда обуславливается совокупностью некоторых важных признаков у *Petalophthalmidae*, с одной стороны, и у *Stygiomysidae* и *Lepidomysidae*, с другой. Характерной особенностью выделенного подотряда *Petalophthalmina subor. nov.*, включающего одно сем. *Petalophthalmidae*, является полная редукция экзоподита на I или на I и II торакоподах. Присутствие 7 пар оостегитов марсупиальной сумки и разделительного шва на дистальной части экзоподита уропод почти у всех представителей этого подотряда, а также отсутствие статоциста указывает на их близость к *Lophogastrina* и к древним ископаемым формам. Однако наличие одноветвистых плеопод у самок и укороченный карапакс, не покрывающий 2 последних грудных сегмента, сближает их с подотрядом *Mysina*.

Специфические черты подотряда *Stygiomysina* subor. nov., включающего 2 семейства — *Stygiomysidae* и *Lepidomysidae*, — обуславливают его четкую самостоятельность благодаря ряду важных признаков: 4 или 7 пар оостегитов (различных в каждом семействе), плевральных (?) выростов на абдоминальных сегментах, сильно развитых и вооруженных зубцами протоподитов уропод, двуветвистых плеопод самцов и самок со слабо расчлененным экзоподитом и одночленистым эндоподитом. Некоторые примитивные черты указывают на филогенетическую древность пещерных мизид, составляющих этот подотряд. По всей вероятности, *Stygiomysina* принадлежат к древним морским вселенцам, в отличие от других пещерных мизид, относящихся к сем. *Mysidae*, у которых наблюдаются только различная степень дегенерации глаз и таксономические особенности только на родовом уровне.

Таким образом, в отряде *Mysidacea* можно различать 4 подотряда: *Lophogastrina*, *Petalophthalmina* subor. nov., *Stygiomysina* subor. nov. и *Mysina* (в новом измененном объеме).

Подотряд *Mysina* включает 2 семейства: *Mysidae*, объем которого пересмотрен и изменен, и *Voreomysidae*.

Единство таксона должно проявляться в общности таксономических признаков. Сем. *Mysidae*, очень разнородное по своему составу, этому требованию не отвечало и не совсем отвечает даже после выделения из него ряда групп. Из сем. *Mysidae* мною исключено подсем. *Voreomysinae*, ранг которого повышен до семейства, благодаря присутствию 7 оостегитов и хорошо развитых двуветвистых плеопод самца с многочисленными экзо- и эндоподитами. Сем. *Voreomysidae* содержит 2 рода: *Voreomysis* G. O. Sars и *Birsteiniamysis* gen. nov.; последний из них включает экологически обособленную группу донных глубоководных мизид со специфическими чертами (род *Voreomysis* обитает в пелагиали).

Сем. *Mysidae* объединяет несколько подсемейств, среди которых очень неоднородное по своему составу подсем. *Mysinae* содержит 4 трибы. К трибе *Erythropini* наряду со многими родами, представители которых обитают сравнительно неглубоко или в мезопелагиали, относятся и роды, виды которых преимущественно обитают на батимальных и абиссальных глубинах. Биотопическое своеобразие глубин океана оказывает непосредственное воздействие на ее обитателей, формируя морфологические особенности, свойственные только этим мизидам. Родовые различия многих глубоководных мизид строятся на многообразии морфоструктуры глаза — органа, наиболее пластичного к действию отбора (или особенно подверженного действию мутаций). 9 родов (*Amblyops*, *Pseudomma*, *Paramblyops*, *Michthyops*, *Calyptomma*, *Dactylamblyops*, *Dacthylerthropops*, *Hyperamblyops* и *Mysimenzies*) выделены из трибы *Erythropini* на основании некоторых морфологических особенностей, отличающих их от других представителей трибы. Род *Mysimenzies*, описанный недавно Баческу [Bacescu, 1970] из Перуанско-Чилийского желоба и найденный мною позднее (другие виды) в желобах Рюкю и Курило-Камчатском, обладают специфическими особенностями, которые обуславливают выделение его в ранг особого подсем. *Mysimenziesinae* subfam. nov. Это подсемейство характеризуется редуцированными, как у самки, плеоподами самца, кроме двуветвистой четвертой пары, несочлененными зубцами боковых краев тельсона, верхней губой с удлинненным отростком и числом оостегит, равным 4 (3 нормально развиты, 1 зачаточный). Остальные 8 указанных выше родов объединяются в новую трибу подсем. *Mysinae* — *Amblyopsini* tr. nov. Основанием для их объединения послужил ряд признаков. Во-первых, редукция обычных стебельчатых глаз и образование вместо них глазных пластин различной формы, слитых или разъединенных (в двух случаях — у родов *Hyperamblyops* и *Dacthylamblyops*, сохрани-

лись дегенеративные стебли глаз), с различной степенью редукции световоспринимающих и диоптрических элементов, но с нормальной их иннервацией, с уменьшением подвижности глазных пластин и развитием сложной микроструктуры поверхности, выполняющей, по всей вероятности, какие-то иные сенсорные функции. Во-вторых, гипертрофия экскреторного органа, который у всех мизид находится в основании антенны II, а у глубоководных видов образует хорошо заметный полый выступ в виде сапожка или перевернутой шляпки гриба. Некоторые роды мизид трибы *Amblyopsini* имеют помимо 3 хорошо развитых оостегитов 4-й, зачаточный. Объединение нескольких родов в самостоятельную трибу *Amblyopsini* продиктовано также их близкородственными отношениями, на что указывают многие черты сходства основных систематических признаков (строение тельсона, антеннальной чешуйки, уropод и ротовых частей).

Каждая эволюционирующая группа представляет собой переплетение примитивных и более прогрессивных черт, причем эта тенденция обнаруживается как в высоких, так и в низких таксонах. В сем. *Mysidae* эта тенденция проявляется особенно сильно как в пределах монотипических подсемейств, так и в отдельных трибах подсем. *Mysinae*. По всей вероятности, дальнейшая ревизия этого семейства позволит уточнить систематическое положение некоторых родов, подсемейств и триб, пересмотреть их объемы и найти им более правильное место в системе этого подотряда.

Переход в новые адаптивные зоны по мере заселения глубин океана повлек за собой под действием отбора схожие изменения некоторых структур в различных филогенетических рядах отряда *Mysidacea*. Конвергентное сходство обнаруживается, например, между строением глаз глубоководных мизид подотряда *Petalophthalmina* (род *Hanseniopsis*) и *Mysina* (род *Mysimenzies*), у которых мизиды имеют сидячие глаза в виде валиков с парой симметричных шиповидных выростов; такое же конвергентное сходство наблюдается между глазами пещерных мизид, устроенных в виде разделенных или слитых пластин, и глазами некоторых глубоководных мизид трибы *Amblyopsini*.

При рассмотрении распределения глубоководных донных мизид обнаруживаются некоторые общие закономерности, свойственные также и другим *Pegacarida*. Их обитание преимущественно связано с умеренно холодными водами Мирового океана. Подавляющая часть видов и наибольшая численность мизид отмечены в прибрежных и мелководных районах, и только 7 родов, включающих около 50 донных или придонных видов (от общего числа видов, равного примерно 500, принадлежащих к 125 родам), составляют глубоководную фауну мизид. По мере увеличения глубин фаунистический состав беднеет. Так, в ультраабиссали обнаружено всего 10 видов, принадлежащих 4 родам *Amblyops*, *Paramblyops*, *Mysimenzies* и *Michthyops*), причем только род *Mysimenzies* эндемичен для абиссальной и ультраабиссальной зон. Другие роды характеризуются различной степенью эврипатности. Неравномерное количественное распределение и смена фаунистического состава мизид хорошо прослеживаются с увеличением глубины. Наибольшее число видов и экземпляров глубоководных мизид было обнаружено на материковых склонах в субантарктических районах Атлантического океана.

Виды рода *Amblyops* встречаются ограниченно и разобщенно в пределах батииали и абиссали, охватывая также верхнюю часть ультраабиссальной зоны, аркто-бореальных и нотально-антарктических вод примерно от 300 до 8500 м. В различных глубоководных желобах (Южно-Оркнейском, Курило-Камчатском, Рюкю, Перуанско-Чилийском) обитают свои эндемики. Степень морфологических различий между абиссально-ультраабиссальными эндемичными видами сравнитель-

но мала и более существенна между этими видами и обитающими на меньших глубинах, что свидетельствует о глубокой видовой дифференциации, в основе которой лежит не только географическая, но и батиметрическая изоляция. Такие факты указывают на возникновение конвергентного сходства под действием специфических условий определенных глубин океана. Из всех глубоководных донных мизид род *Amblyops* наиболее широко распространен: его виды обитают в северной Атлантике, в Антарктике, в южной части Индийского океана (острова Крозе и материковый склон вблизи южноафриканского побережья), в некоторых желобах Тихого океана (Курило-Камчатском, Рюкю, Перуанско-Чилийском).

Сравнительно неглубоководный род *Michthyops*, обитающий в северной части Атлантического океана на шельфе западных берегов Гренландии и на материковом склоне к юго-западу от Ирландии, обнаружен в желобе Рюкю из слоя 8000—0 м. Возможно, что пойманный дефектный экземпляр принадлежит не только к новому виду, но и к новому, весьма близкому к *Michthyops*, роду. Последующие находки из этого района позволят более точно установить систематическое положение нового вида, обитание которого, судя по содержимому желудка, несмотря на поимку в сквозном лове, больше связано с дном, чем с пелагиалью.

Редкий род *Paramblyops* ранее был отмечен только на материковом склоне к югу от Фареро-Исландского барьера на глубине 400—1600 м и в Средиземном море — от 1000 до 2600 м. В нашем материале он впервые обнаружен в северо-западных водах Тихого океана¹ на глубине 7300 и 8700 м. Некоторые специфические черты тихоокеанских экземпляров оказались вполне достаточными для выделения их в самостоятельный вид.

Наиболее интересны находки в желобах Палау, Рюкю и Курило-Камчатском 2 видов (один из которых новый) чрезвычайно редкого рода *Mysimenzies* на глубинах 8000, 7450 и 4500 м соответственно. Описание рода и его типового вида было проведено на материале из

Перуанско-Чилийского желоба с глубины 6400 м [Bacescu, 1971]. Черты наблюдаемой морфологической близости между двумя северо-западными видами определяются, вероятно, их меньшей генетической изолированностью благодаря генезису желобов, расположенных в западной части океана. Степень морфологической обособленности *Mysimenzies* позволила мне выделить этот род в самостоятельное подсемейство — *Mysimenziesinae* subfam. nov., представители которого, как и многие другие глубоководные мизиды, наделены рядом примитивных черт в определенных комбинациях.

Два глубоководных рода — *Hansenomysis* и *Birsteiniamysis* — имеют близкое географическое распределение, хотя характер распределения относящихся к ним видов неодинаков. В большинстве случаев виды этих родов встречаются локально в умеренно холодных водах обоих полушарий, и лишь некоторые из них распределены более широко.

Род *Birsteiniamysis* образован путем выделения из рода *Boegeomysis* 3 видов — *B. inermis*, *B. scurphops* и *B. saeca* — с добавлением новых видов и подвидов. В Антарктике он представлен всеми видами, кроме одного северотихоокеанского (*B. saeca*) и одного нового охотоморского подвида. В Антарктике род распределен циркумполярно: его отдельные виды и подвиды обнаружены в различных местах весьма локально. В Тихом океане род расселен вдоль западного материкового склона американского континента, с разрывом ареала на экваторе, и далее про-

¹ Ошибочно отнесенный к этому роду *P. globorostris* из Курило-Камчатского желоба [Бирштейн, Чиндоноза, 1970] принадлежит на самом деле к роду *Mysimenzies*.

двигается на север вдоль склона Алеутской гряды в сторону Охотского моря и Курило-Камчатского желоба. Это «полукруговое» распределение свойственно только 1 виду — *V. inermis*. Тщательный таксономический анализ экземпляров *V. inermis* выполнен только по материалу из антарктических и северо-западных тихоокеанских вод. Все сборы, проведенные на востоке Тихого океана «Альбатросом», пока не ревизованы. В северной части Атлантического океана к северу от Фареро-Исландского барьера на склонах батиали, вплоть до 80° с. ш., обитает только 1 вид — *V. scurphops*. Интересны распределения *V. inermis* и *V. scurphops*, обитающих в Северном и Южном полушариях. Морфологические отличия между антарктическими экземплярами и бореально-арктическими чрезвычайно малы. Полученный материал позволяет как обсуждать биполярность каждого из указанных видов, принимая более широкое толкование видового сходства, так и рассматривать их северные и южные формы как виды-двойники в понимании Э. Майра [1974]. Незначительные морфологические особенности могут служить дополнительным доказательством самостоятельности южных и северных форм обоих видов с учетом их репродуктивной изоляции друг от друга. Однако для выделения в самостоятельный видовой ранг южной формы *V. scurphops*² и северной *V. inermis* требуется дополнительный материал. Вертикальное распределение *V. scurphops* в Северном полушарии охватывает глубины от 1000 до 2500 м, а в Южном — от 4500 до 7200 м. Различные глубины занимают в северо-западной части Тихого океана *V. inermis*, обитающая в Курило-Камчатском желобе (2000—5700 м), и подвид *V. inermis ochotsckii* subsp. nov. из Охотского моря (900—1200 м). В антарктических водах *V. inermis* обитает на глубине около 1600—2000 м. Аналогичным образом распределен 1 из видов рода *Amblyops* (*A. crozetii*): при морфологическом сходстве, но не абсолютной идентичности этот вид встречен в Антарктике и в северо-западной части Тихого океана.

Характер географического распространения рода *Hansenomysis* в общих чертах соответствует распространению рода *Birsteiniamysis*, т. е. оба они распространены циркумполярно в Антарктике, затем вдоль западного побережья американского континента к северу (с небольшим разрывом в тропических широтах), в северо-западной части Тихого океана и северной Атлантике. Распространение видов этого рода иное: они не обнаруживают тенденции к биполярности (или к образованию видов-двойников), а, наоборот, почти все эндемичны для тех или иных регионов и лишь некоторые распространены циркумполярно в Антарктике, продвигаясь в Перуанско-Чилийский желоб, причем встречаются они не постоянно, а от места к месту. В северной части Атлантического океана обнаружен только 1 вид рода *Hansenomysis* (так же, как в роде *Birsteiniamysis*). После обработки материалов 11-го рейса НИС «Академик Курчатов» фауна антарктических вод пополнилась новыми видами и подвидами этих родов; кроме того, для рода *Hansenomysis* М. Баческу указал 7 новых видов из Перуанско-Чилийского желоба [Bacescu, 1971].

Среди глубоководных мизид род *Pseudomys* относительно мелководный. Наибольшее число видов распространено в аркто-бореальных и нотально-антарктических водах на материковых склонах и на шельфе, а также в пелагиали, и лишь отдельные виды встречаются несколько южнее бореальных и севернее нотальных вод до 1500 м.

Таким образом, расселение умеренно-холодноводных родов мизид происходит не строго широтно, они имеют несколько асимметричный

² В работе по антарктическим мизидам [Бирштейн, Чиндопова, 1962] была допущена ошибка: из-за плохой сохранности экземпляра вид *V. scurphops* нами был отнесен к *V. inermis*.

характер распределения, при котором отдельные виды обнаруживаются к югу от основного ареала в Северном полушарии и к северу в Южном полушарии вдоль континентов, следуя особенностям геоморфологии дна и направлениям придонных течений.

Несмотря на фрагментарность имеющихся данных, затрудняющую их интерпретацию, особенно для малочисленных редких видов, можно сделать одно существенное замечание. Мизиды никогда не являются ведущей группой в донных глубоководных биоценозах, даже в тех случаях, когда их популяции сравнительно многочисленны, как это наблюдается на некоторых участках материковых склонов в антарктических и северных полярных водах. Такие факты, возможно, могут служить косвенным доказательством их низкой конкурентоспособности. Следовательно, некоторые таксоны мизид обнаруживают явную тенденцию к угасанию, которая может привести к вымиранию этих групп. Возможен и другой путь: после уменьшения эволюционного давления на редкие виды их численность может вновь возрасти и они вторично смогут заселять новые биотопы, как это наблюдается в других группах животных [Риклефс, 1979].

Малое число видов, низкая численность, узость и разобщенность ареалов, наличие стойких древних морфологических признаков, свойственных примитивным представителям этого отряда, таким, как *Lophogastrina*, *Petalophthalmina* и *Stygiomysina*, а также некоторым родам и подсемействам подотряда *Mysina*, указывают на замедленный темп эволюции некоторых таксонов мизид [Бирштейн, Чиндонова, 1958].

Многие виды указанных таксонов, кроме пещерного подотряда *Stygiomysina*, связаны с большими океаническими глубинами. Исключение составляют некоторые пелагические виды родов *Lophogaster* и *Petalophthalmus*, мелководные виды рода *Pseudomma* и часть эврибатных видов, наибольшая численность которых, однако, приурочена в основном к глубинам материковых склонов и к абиссальным котловинам. Только немногие виды мизид проникли в ультраабиссаль. Трудно представить, что глубоководная фауна мизид сформировалась после наступления кайнозоя, как это допускается, например, для изопод [Кусакин, 1971], поскольку уже в карбоне и перми — триасе существовали мизиды, близкие к некоторым современным. Архаичных типично мелководных родов в современной фауне нет, и только в отдельных эврибатных родах прослеживается наличие некоторых примитивных признаков. Таким образом, следует допустить, что заселение абиссальных глубин мизидами началось с древнейших геологических времен и, судя по проявляющейся в разной степени филогенетической близости между ископаемыми формами и современными глубоководными видами, это заселение происходило в различных подотрядах в различное время. Как считали Л. А. Зенкевич и Я. А. Бирштейн [1961], глубины океана явились огромным рефугиумом, где сохранились архаичные формы. Некоторые геологи допускают многократное возникновение глубоководных желобов на одном и том же месте в процессе формирования океанов [Богданов, Каплин, Николаев, 1978] или их смещение по мере дрейфа континентов во времена различных тектонических циклонов [Диц, Холден, 1974], что в принципе могло способствовать сохранению глубоководной фауны в течение длительного геологического времени без существенных изменений.

Можно отметить следующие особенности вертикального распределения, свойственные различным подотрядам. В подотряде *Lophogastrina*, включающем наиболее примитивных мизид, отмечены только пелагические представители, обитающие от поверхностных слоев (род *Lophogaster*) до больших океанических глубин, возможно до предельных (род *Gnathophausia*), с преобладанием числа видов всех родов

в абиссали. В подотряде *Petalophthalmina*, совмещающем примитивные и прогрессивные черты, число донных видов резко преобладает над пелагическими (в основном глубоководными); донные виды, среди которых имеются эврибатные, преимущественно абиссальные, но глубже 4500 м они не обнаружены. Подотряд *Stygiomysina* с рядом примитивных черт включает только пещерных представителей, близких по некоторым признакам к морской глубоководной фауне. Распределение видов этого подотряда, найденных в районе Карибского бассейна и Средиземноморья, может указывать на их древнюю связь с морем Тетиса. В подотряде *Mysina*, наиболее прогрессивном, подавляющее число родов обитает на мелководье и в пресных водах, некоторые — в пещерах и на больших глубинах океана. Роды с эврибатным распределением могут охватывать глубины от шельфа до ультраабиссали, а со стенобатным встречаются до 1500—2000 м или от 4500 м примерно до 9000 м. Таким образом, по характеру вертикального распределения и по филогенетической древности мизиды подотряда *Lophogastrina* и *Petalophthalmina* могут считаться, по терминологии А. П. Андрияшева [1953], древнеглубоководными, т. е. такими животными, у которых наблюдается увеличение видового состава к глубинам абиссали, а затем снижение на границе абиссальной и ультраабиссальной зон и широкое географическое распространение (хотя могут встречаться и более ограниченные ареалы, как допускали Л. А. Зенкевич и Я. А. Бирштейн [1961]). Другие особенности характерны для вторичноглубоководных животных, т. е. филогенетически сравнительно молодых групп, получивших развитие в третичное время и имеющих специфическое горизонтальное распространение, при котором им свойственны ограниченные ареалы, связанные с континентальным склоном и прилегающими к ним абиссальными глубинами. Число видов по мере увеличения глубин у них уменьшается. К вторичноглубоководным животным вполне могут быть отнесены глубоководные представители *Mysina*.

Своеобразные условия глубин океана предъявляют определенные требования к обитателям абиссальной и ультраабиссальной зон. Направляющее действие естественного отбора в этих специфических биотопах в различных систематических группах проявляется иногда с противоположными эволюционными тенденциями. В некоторых группах, обитающих на больших глубинах, например в различных семействах отряда *Isopoda*, отмечаются прогрессивные черты: интенсивное видообразование, высокая численность некоторых видов, широкое распространение глубоководных родов, семейств, а иногда и видов [Кусакин, 1971]. Все это характерно для сравнительно недавних вселенцев в абиссальную зону. Как уже отмечалось, в глубоководной фауне донных мизид наблюдается обратная тенденция. Незначительное видовое разнообразие у глубоководных донных мизид, возникновение в некоторых родах подвидовых рангов с нерезкими различиями и отсутствие крупных таксонов, не успевших дифференцироваться в самостоятельные семейства и подсемейства (только 1 новое подсем. *Mysimenziesinae* эндемично для ультраабиссали и абиссали), указывают, с одной стороны, на ее консерватизм, с другой — на то, что процесс заселения предельных глубин океана этой группой животных, несмотря на ее длительное геологическое существование, по-видимому, еще не стабилизировался. Возможно также, что эта группа вытесняется с глубин более конкурентоспособными видами.

Для понимания истории формирования фауны мизид приходится опираться на немногочисленные палеонтологические данные и на распределение современных мизид, а также на их родственные связи с древними формами и между собой. Из многих проблем, связанных с формированием и расселением мизид в Мировом океане, особый ин-

терес представляет вопрос возникновения «биполярных» видов или «видов-двойников», а также биполярность родов.

Тщательный таксономический анализ показывает, что, несмотря на географическую разобщенность холодноводной и умеренного типа фаун Северного и Южного полушарий, не было, по-видимому, полной генетической изоляции между ними. Положение с малочисленной североатлантической фауной глубоководных мизид похоже на обычную ситуацию со многими группами беспозвоночных животных. Исключением, пожалуй, могут быть декаподы, у которых наблюдается обратная картина, т. е. антарктическая фауна беднее североатлантической [Yaldwyn, 1965]. Малое число глубоководных видов в аркто-бореальных водах северной Атлантики указывает на то, что процесс видообразования в этом регионе длится меньшее геологическое время, чем в нотально-антарктических водах. Такие глубоководные роды, как *Hansenomysis* и *Birsteiniamysis*, представлены только единственными видами в северной части Атлантического океана и 2—3 видами в северной части Тихого океана. При сравнении южных и северных фаун многие виды донных мизид обнаруживают большое сходство, а в некоторых случаях почти идентичны, несмотря на их полную репродуктивную изоляцию. Пути заселения северной Атлантики проблематичны и, вероятно, были общими с рядом других групп животных, однако легче представить продвижение популяций отдельных видов через Перуанско-Чилийский желоб и Панамский перешеек, ранее отсутствовавший, и далее по глубокой северо-западной части Атлантического океана на север, чем через северный Тихоокеанский путь. Но для подтверждения такой гипотезы необходимо, чтобы Исландско-Фарерский барьер был частично или полностью проходим в отдаленное геологическое время. Пути расселения донных мизид в водах Тихого океана прослеживаются по ряду родовых ареалов: вдоль американского континента с небольшим разрывом в тропических широтах и далее на север вдоль Алеутского склона и Курило-Камчатского желоба.

Формирование глубоководной фауны происходит под воздействием совокупности различных абиотических факторов, среди которых наибольшее значение придается температуре, высокому гидростатическому давлению, особенностям рельефа, скоростям осадконакопления и отсутствию света [Беляев, 1971]. Как считает Р. Джордж [George, 1979], для процессов метаболизма чрезвычайно существенно влияние высокого давления и температуры. Адаптационная эволюция по этим параметрам проходит на биохимическом уровне. Отсутствие света формирует адаптационные приспособления как гистохимического, так и морфологического характера. Происходит существенная модификация органов чувств у глубоководных мизид, которая идет, с одной стороны, по линии дегенеративных изменений зрительных органов, с другой — связана с развитием иных сенсорных приспособлений, проявляющихся в развитии тонкой микроструктуры на поверхностях малоподвижных, утерявших стебель глаз. Редукционные тенденции специфичны для многих таксонов глубоководных мизид и охватывают различные органы. Кроме того, в ряде родов и семейств прослеживается совмещение различных функций или переход от одной к другой (плавательная функция плеопод совмещается со вспомогательной репродуктивной или заменяется ею; зрительная функция глаз у глубоководных мизид совмещается или полностью заменяется осязательной или, может быть, слуховой). Приобретение новых признаков есть результат новых функций. При этом важна степень преобразований, распространяющихся от низких к более высоким таксонам.

Особенности рельефа дна и осадконакопления для донных или, вернее, придонных мизид, по способу питания детритоидных фильтраторов, имеют большое значение при их расселении. Наибольшие скоп-

ления глубоководных донных мизид обнаруживаются на склонах материков и желобов, а также у подножий материковых склонов, где происходит аккумуляция мягких осадков с высоким содержанием органического вещества.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрияшев А. П. Древнеглубоководные и вторичноглубоководные формы рыб и их значение для географического анализа.— В кн.: Очерки по общим вопросам иктнологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 58—64.
- Беляев Г. М. Фауна глубоководных желобов и пути ее формирования.— В кн.: История Мирового океана. М.: Наука, 1971, с. 90—96.
- Богданов Ю. А., Каплин П. А., Николаев С. Д. Происхождение и развитие океана. М.: Мысль, 1978. 157 с.
- Бирштейн Я. А., Чиндонова Ю. Г. Глубоководные мизиды северо-западной части Тихого океана.— Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1958, т. 27, стр. 258—355.
- Бирштейн Я. А., Чиндонова Ю. Г. Мизиды (Mysidacea), собранные советской антарктической экспедицией на дизель-электроходе «Обь».— Исслед. фауны морей, 1962, вып. 9, с. 58—68.
- Бирштейн Я. А., Чиндонова Ю. Г. Новые мизиды (Crustacea, Mysidacea) из района Курило-Камчатского желоба.— Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1970, т. 86, с. 277—291.
- Диц Р., Холден Дж. Распад Пангеи.— В кн.: Новая глобальная тектоника. М.: Мир, 1974, с. 315—329.
- Зенкевич Л. А., Бирштейн Я. А. О геологической древности глубоководной фауны.— Океанология, 1961, т. 1, вып. 1, с. 110—124.
- Кусакин О. Г. Распространение и некоторые особенности вертикального распределения равноногих ракообразных холодных и умеренных вод Мирового океана: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1971.
- Майр Э. Популяция, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 450 с.
- Риклефс Р. Основы общей экологии М.: Мир, 1979. 157 с.
- V
Bacescu M. Contributions to the Mysid Crustacea from the Peru-Chile Trench (Pacific Ocean).— Anton Bruun Rep., 1970, № 7, p. 1—24.
- V
Bacescu M. Mysidmenzies hadalis g. n., sp. n., a benthic mysid of the Peru Trench... — Rev. Roum. Biol. Ser. Zool., 1971, v. 16, № 1, p. 3—8.
- George R. Y. Behavioral and metabolic adaptation of polar and deep-sea crustaceans: a hypothesis concerning physiological basis for evolution of cold adapted crustaceans.— Bull. Biol. Soc. Washington, 1979, N 3, p. 283—296.
- Peach V. N. The Higher Crustacea of Carboniferous Rocks of Scotland.— Mem. Geol. Surv. Great Britain, 1908, p. 1—82, pl. 1—12.
- Voicu G. Statolitologia, nou criteriu taxonomic in studiul misidelor actuale si fosile (fam. Mysidae, cl. Crustacea).— Ac. Rep. Soc. Rom. Probl. Biol. Evol., Bucuresti, 1978, p. 111—116.
- Yaldwyn Y. J. Antarctic and Subarctic decapod Crustacea.— In: Biogeography and ecology in Antarctica, 1965, v. 15, p. 324—332.