

УДК 567.5:551.77(576.12)

ОБ ЭВОЛЮЦИИ НЕКОТОРЫХ ГРУПП МОРСКИХ КОСТИСТЫХ РЫБ В КАЙНОЗОЕ ТЕТИСА И ПАРАТЕТИСА

© 2023 г. А. Ф. Банников^{а, *}, И. Г. Еребака^{а, б, **}

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

^бМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

*e-mail: aban@paleo.ru

**e-mail: erebakan.ivan@mail.ru

Поступила в редакцию 21.03.2023 г.

После доработки 14.04.2023 г.

Принята к публикации 17.04.2023 г.

Приведены данные об основных кайнозойских местонахождениях морских костистых рыб (представленных скелетными остатками, а не отолитами) с территории развития Тетиса и Паратетиса. Прослежено историческое развитие многих надродовых таксонов высших Teleostei (колючеперых) в кайнозойских бассейнах Тетиса и Паратетиса. Имеющиеся палеонтологические данные не подтверждают появления большинства линий “крановых Acanthomorpha” (и даже “крановых Percomorpha”) уже в конце мела, на что указывает молекулярная филогения, откалиброванная по времени.

Ключевые слова: Teleostei, Percomorpha, эволюция, Тетис, Паратетис, палеоген, неоген

DOI: 10.31857/S0031031X2305001X, **EDN:** XMSASP

ВВЕДЕНИЕ

Вымирание рыб на границе мела и палеогена, по-видимому, не было катастрофическим в континентальных экосистемах (Friedman, Sallan, 2012 и др.) и, напротив, ознаменовало глубокие изменения в структуре сообществ морских рыб по всему земному шару. Крупнотелые и хищные таксоны, по-видимому, особенно сильно пострадали как среди акул, так и лучеперых (Friedman, Sallan, 2012 и др.), а новые группы рыб возникли, чтобы заполнить освободившиеся экологические ниши в раннем палеогене. Наиболее заметным явлением эволюции рыб в начале кайнозоя оказывается взрывная радиация колючеперых костистых рыб (Acanthomorpha sensu Rosen, 1973) – группы, которая в настоящее время насчитывает почти треть ныне живущих видов позвоночных (Stiassny et al., 2004; Friedman, 2010; Friedman, Sallan, 2012). “Эволюционный успех колючеперых рыб является кульминацией множества богатых видами и фенотипически несопоставимых линий, независимо диверсифицирующихся по всему миру в широком диапазоне экологических условий” (Ghezlyagh et al., 2022, с. 1211).

Молекулярная филогения, откалиброванная по времени, указывает на появление большинства линий “крановых Acanthomorpha” (и даже “крановых Percomorpha”) уже в конце мела (Chen et al., 2014; Alfaro et al., 2018 и др.), что не вполне подтверждается палеонтологическими данными.

Лишь немногие отряды перкоморфов регистрируются в позднем мелу по скелетным находкам (см. Carnevale, Johnson, 2015): Perciformes, Syngnathiformes, Ophidiiformes, Batrachoidiformes и Tetraodontiformes, и все они представлены вымершими семействами либо родами неясной семейственной принадлежности. По остеологическим данным, из базальных Acanthomorpha с позднего мела до настоящего времени доживают лишь два семейства – Polymixiidae (отряд Polymixiiformes) и Veliferidae (отряд Lampridiformes). Совершенно другая картина выявляется по находкам отолитов: Д. Нольф (Nolf, 2013, табл. 1) протягивает в поздний мел “древнейшую отолитовую летопись” 21 современного семейства Acanthomorpha. Для захоронения отолитов не требуются столь же специфические условия палеообстановки (явления гипоксии или аноксии, либо сероводородное заражение дна бассейна), как для захоронения скелетов рыб, и все же данные Нольфа представляются преувеличенными. Имеется очень “... небольшая корреляция между родами ископаемых костистых, установленными по свидетельствам скелетных остатков и отолитов... Отолиты указывают на непрерывное существование большинства родов костистых с эоценового периода” (Stinton, 1968, с. 159), что совершенно не подтверждается остеологическими данными (Bannikov, 2005; Банников, 2010): подавляющее большинство эоценовых видов, известных по скелетным

остаткам, относятся к вымершим родам. “Отолиты... не допускают какой-либо прямой интерпретации природы самой рыбы” (Schwarzahns, 1996, с. 417), поэтому их идентификация сомнительна (напр., Bellwood et al., 2017) и может считаться бесспорной, только если древние отолиты связаны с остеологическим материалом. Если относительно молодые (голоцен—миоценовые или, более проблематично, олигоценные) отолиты, не ассоциированные со скелетами рыб, еще можно с большой долей достоверности относить к современным таксонам различного ранга [к примеру, состав отолитовой фауны рыб сармата Крыма (Bratishko et al., 2023) довольно сходен с сарматским комплексом рыб Сев. Кавказа, известным по остеологическим находкам (Carnevale et al., 2006 и др.)], то систематику эоценовых, палеоценовых и меловых отолитов следует считать формальной, а не естественной (Банников, 2005; Банников, 2010). По этой причине мы рассматриваем далее только комплексы кайнозойских рыб Тетиса и Паратетиса, представленные остеологическим материалом.

МАТЕРИАЛ

Материалом для работы являются многолетние сборы ископаемых костистых рыб с территории юго-запада бывшего СССР, хранящиеся в коллекции Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН). Также использованы коллекции рыб Тетиса и Паратетиса из различных естественноисторических музеев Европы и США и литературные данные. Систематика высших таксонов рыб в основном дается по Дж. Нельсону (Nelson, 2006), хотя она в корне отличается от различных версий молекулярной систематики, используемых в более поздних работах (к примеру, Chen et al., 2014; Alfaro et al., 2018; Ghezelyagh et al., 2022 и др.).

КОМПЛЕКСЫ КАЙНОЗОЙСКИХ РЫБ ТЕТИСА И ПАРАТЕТИСА

Палеоценовый период, время интенсивной адаптивной радиации наиболее крупной кланды колючеперых рыб (Percomorpha) протяженностью 10 млн лет после мел—палеогенового вымирания, к сожалению, почти полностью выпадает из летописи остеологически документированных рыб, т. к. в палеоцене пока не обнаружено местонахождений представительных комплексов морских костистых рыб (см., напр., Argüiou, Davesne, 2021). Лишь отдельные их находки известны из датских и зеландских отложений различных мест (Тунис, Перу, ангольский анклав Кабинда и др.). В датском известняке Дании и Юж. Швеции (рис. 1) изредка встречаются остатки позвоночных, в т.ч. лучеперых: четыре их так-

сона известны по неполным скелетам и 13 — по отолитам (Adolfson et al., 2017). Недавно открыто новое местонахождение рыб на юго-западе Мексики (Чапас) датского возраста (Alvarado-Ortega et al., 2016). Эта находка крайне важна, поскольку представляет древнейшую известную кайнозойскую морскую ассоциацию рыб своеобразного облика, включающую в себя Pycnodontiformes, Osteoglossiformes, Anguilliformes, Clupeiformes, Gasterosteiformes и Perciformes. Изучение этой фауны пока только начато (Cantalice, Alvarado-Ortega, 2016; Cantalice et al., 2018 и др.).

Возраст двух Тетических местонахождений лучеперых рыб, первоначально отнесенных к палеоцену, впоследствии был изменен. Местонахождение Требичиано близ Триеста (Италия) считалось датским (Sorbini, Bannikov, 1996; Bannikov, Sorbini, 2000), но вскоре было отнесено к кампану—маастрихту (Dalla Vecchia, 2008; Carnevale, Johnson, 2015). Представительный комплекс морских костистых рыб описан из данатинской свиты Туркменистана, близ с. Уйля-Кушлюк в предгорьях Копетдага (Данильченко, 1968); он приурочен к глобальному аноксическому событию. Возраст рыбоносного горизонта, связанного с этим событием, часто принимался стратиграфами как позднеданатинский (напр., Музылев, 1994), однако в последнее время считается, что этот сапропель образовался в ответ на парниковые условия, связанные с палеоцен—эоценовым термальным максимумом (PETM), случившемся в начале ипра (Gavrilov et al., 2003; Sluijs et al., 2008; Shcherbinina et al., 2016; и др.). Из данатинской свиты Туркменистана известно 38 форм костистых рыб из 13 отрядов; в фауне резко преобладают колючеперые отряды Lampridiformes, Gasterosteiformes, Perciformes и Tetraodontiformes — их 27 форм, что составляет без малого три четверти (71%) всего комплекса (Банников, 2010).

Фауна рыб формации Фур Дании, одновозрастной туркменской и также связанной с PETM, хотя и известна достаточно давно (Bonde, 1966), монографически до сих пор не описана. Она включает в себя до 60 видов костистых рыб исключительной сохранности (Schröder et al., 2022). Согласно данным, приведенным Н. Бонде (Bonde, 1987), раннеэоценовые фауны рыб Дании и Туркменистана сближает наличие угреобразных, сельдевых, иглообразных, мечерыловидных, а также общих семейств Osteoglossidae, Chanidae, Turkmenidae, Carangidae, Exelliidae, Gempylidae и Scombridae. На относительно более холодный климат Датского бассейна, по-видимому, указывает почти полное отсутствие там находок тропического рода Меле, доминировавшего в Туркменском бассейне, и наоборот, присутствие холодолюбивых трескообразных (род *Rhinocephalus*) (Банников, 2010).

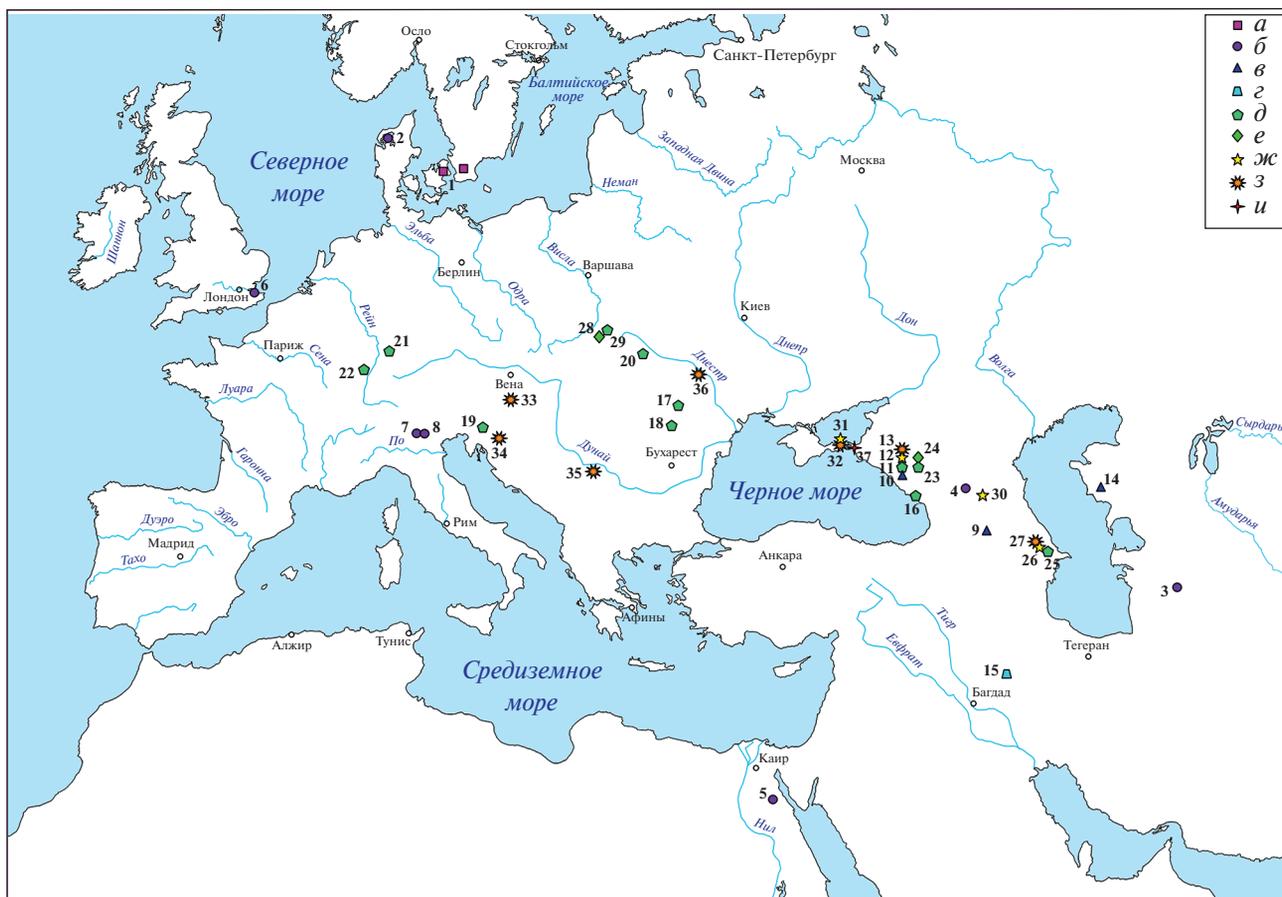


Рис. 1. Основные местонахождения кайнозойских морских рыб Тетиса и Паратетиса: 1 – даний Швеции и Дании; 2–5 – базальный ипр: 2 – о. Фур, Дания, 3 – Уйля-Кушлюк, Туркменистан, 4 – Герпегеж, Кабардино-Балкария, 5 – Рас-Гариб-А, Египет; 6 – ипр Лондонских глин, о. Шеппи; 7, 8 – верхний ипр: 7 – Монте-Солане, 8 – Монте-Болька; 9 – лютет, г. Тбилиси; 10–13 – р. Пшеха: 10 – бартон, 11 – рюпель, 12 – нижний миоцен, 13 – средний миоцен; 14 – бартон Мангышлака; 15 – приабон (?) Ирана; 16 – рюпель Абхазии; 17 – рюпель Пьятра-Нямц, Румыния; 18 – рюпель Суслэнешть, Румыния; 19 – рюпель Словении; 20 – рюпель Украинского Прикарпатья; 21 – рюпель Рауэнберга, Германия; 22 – рюпель Фруадфонтена, Франция; 23, 24 – р. Белая; 23 – рюпель, 24 – хатт; 25–27 – р. Сумгаит, Азербайджан: 25 – рюпель, 26 – нижний миоцен, 27 – средний миоцен; 28, 29 – рюпель и хатт Польских Карпат; 30 – нижний миоцен Черной речки; 31 – нижний миоцен м. Тархан; 32 – средний миоцен Керченского п-ова; 33 – бадений Бургенланда, Австрия; 34 – сармат Хорватии; 35 – сармат Белграда; 36 – сармат Наславчи, Молдова; 37 – мэотис Тамани. Обозначения: а – палеоцен, б – нижний эоцен, в – средний эоцен, г – верхний эоцен, д – нижний олигоцен, е – верхний олигоцен, жс – нижний миоцен, з – средний миоцен, и – верхний миоцен.

На р. Хеу на Северном Кавказе (Кабардино-Балкария, местонахождение Герпегеж) недавно также обнаружены раннеипрские рыбы, приуроченные к РЕТМ, но эта фауна пока изучена слабо. Предварительный обзор материала, собранного из сапропелевого слоя р. Хеу показал наличие угреобразных, сельдеобразных и нескольких перкоморфов, многие из которых представлены личинками или ювенильными экземплярами (Банников, 2016, 2017). К сожалению, большинство экземпляров рыб сильно повреждено пиритом, который обычно замещает оригинальное костное вещество в сапропелевом слое. Это обычно затрудняет распознавание многих важных остеологических признаков. Чем крупнее образец, тем, как правило, сильнее он поврежден. предвари-

тельный список раннеэоценовой фауны костистых рыб Герпегежа включает в себя не менее 21 таксона (формально описаны из них к настоящему времени лишь представители новых семейств *Gasterosteiformes* – *Gerpegezhus pavai* Bannikov et Carnevale, 2012 и *Tetraodontiformes* – *Balkaria histiopterygia* Bannikov et al., 2017). По составу фауна, в которой также преобладают колючеперые, значительно отличается от таковых как Дании, так и Туркменистана, хотя наличие родов *Mene*, *Avitoluvarus*, *Kushlukia* и *Eospinus* показывает определенное сходство с последней.

Недавно появились данные еще об одном местонахождении морских рыб, приуроченном к РЕТМ (El-Sayed et al., 2021), – палеотропическом Рас-Гариб-А (Ras Gharib A) в Египте. Комплекс

рыб оттуда пока не описан, но Мене определенно присутствует и там; интересна находка относительно глубоководного *Sternoptychinae*.

Рыбы несколько более молодой ипрской фауны Лондонских глин (Casier, 1966; Friedman et al., 2016) имеют неполную сохранность (объемные черепа, но неполные посткраниальные скелеты), что затрудняет их сравнение с имеющими сжатые скелеты рыбами базального ипра и других фаун. Некоторые авторы подвергали сомнению установленную Э. Казье (Casier, 1966) надродовую принадлежность рыб из Лондонских глин без какого-либо существенного повторного анализа или повторного описания соответствующего материала (Friedman et al., 2016).

Позднеипрский возраст имеют две фауны рыб из северо-итальянских местонахождений – Монте-Солане и Монте-Болька. Палеоэкологические данные, основанные как на микрофоссилиях, так и на ихтиофауне, указывают на то, что отложения Монте-Солане образовались в верхней батияльной зоне, вероятно, между 300 и 600 м (Zorzini et al., 2011; Giusberti et al., 2014). Таким образом, это местонахождение является одним из редких и ценных эоценовых лагерштеттов, образовавшихся в глубоководных условиях. Местонахождение Монте-Солане содержит древнейшую кайнозойскую ихтиофауну, в которой преобладают мезобатипелагические таксоны: из 12 отмеченных отсюда форм резко преобладают *Stomiiformes*, реже встречаются *Mystophiformes*, а остальные таксоны представлены одним-тремя экземплярами (Giusberti et al., 2014).

Являясь самым богатым из известных кайнозойских местонахождений костистых рыб, Монте-Болька дает картину жизни в теплой мелководной морской среде в раннем эоцене. По последним данным (Bannikov, 2014; Carnevale et al., 2014 и др.), из местонахождения Монте-Болька известно не менее 240 видов костистых, относящихся к более чем 200 родам 95 семейств (не считая роды *incertae sedis*) 21 отряда. Только три рода – Мене, *Lichia* и *Seriola* – с достоверностью доживают до настоящего времени; отнесение некоторых видов из Монте-Больки к *Chanos*, *Atherina*, *Hemiramphus*, *Syngnathus*, *Ophidium*, *Acropoma* и *Sphyraena* требует проверки. Хотя по числу находок преобладают сельдевые *Bolcaichthys* *catorygopterus* (Woodward), подавляющее большинство видов костистых (не менее 210, или около 88% всего биоразнообразия *Teleostei*) относятся к *Acanthomorpha*. Разнообразие комплекса рыб Монте-Больки предвосхищает таковое современной ихтиофауны. Низшие лучеперые отряда *Rypnodontiformes*, расцвет которого приходится на мел, имеют здесь своих позднейших представителей. С более древними фаунами РЕТМ комплекс рыб Монте-Больки связывает наличие общих родов *Platinx*,

Chanos, *Trachicaranx*, Мене, *Exellia*, *Auxides* и *Seriola*; также здесь впервые появляются представители ископаемого семейства пелагических рыб *Palaeorhynchidae*, играющие впоследствии заметную роль в ихтиофаунах Тетиса и Паратетиса (Банников, 2017). В отличие от большинства остальных известных комплексов ископаемых морских рыб, обычно относительно полно отражающих только состав пелагической компоненты фауны, в ассоциации рыб из Монте-Больки достаточно широко представлены и придонные рыбы (но совершенно отсутствуют мезо-батипелагические таксоны, в отличие от Монте-Солане).

Большинство ископаемых из Монте-Больки происходят из точек Пешара и Монте-Постале (*Pesciara*, *Monte Postale*), которые содержат похожие фоссилии, но характеризуются несколько иными тафономическими и экологическими характеристиками (Marramà et al., 2016; Friedman, Carnevale, 2018). Эти два местонахождения имеют разные полиспецифические комплексы рыб и различные условия осадконакопления. Высококачественная сохранность рыб из Пешары позволяет определить большинство их экземпляров, обеспечивая хорошее разрешение палеоэкологического спектра. Комплекс рыб Пешары определяется как резкая олигархическая структура с явным преобладанием планктоноядных таксонов. Тафономические особенности подтверждают, что отложения были накоплены во внутриплатформенном бассейне, в котором бескислородные условия на дне и развитие био пленки способствовали высокому качеству сохранности ископаемых (Marramà et al., 2016). С другой стороны, умеренное качество сохранности рыб из Монте-Постале не позволило определить большинство экземпляров, что затрудняет интерпретацию экологических и трофических отношений внутри этой ассоциации. Тем не менее, обилие морских и наземных растений, в сочетании с большим количеством остатков беспозвоночных, согласуется с предположением, что отложения Монте-Постале, вероятно, накопились поблизости от прибрежной зоны, характеризующейся мангровыми зарослями, водорослями и коралловыми рифами с по меньшей мере периодическими аэробными условиями на дне (Marramà et al., 2016).

Пешара представляет древнейшую и самую богатую из известных ископаемую ассоциацию коралловых рыб современного типа (Bellwood, 1996; Банников, 2010; Bellwood et al., 2017 и др.), с доминированием *Percomorpha*. В отличие от современных коралловых рифов, где обычно преобладают *Gobiidae*, *Pomacentridae*, *Labridae*, *Serranidae*, *Arogonidae* и *Chaetodontidae*, в ранне-среднеэоценовой фауне Монте-Больки из коралловых рыб численно доминируют *Holocentridae*, а таксономически чрезвычайно разнообразны *Acanthuridae* (14 родов). Семейства *Apogonidae* и *Labri-*

dae представлены здесь соответственно пятью и шестью монотипными родами каждое, Pomacentridae крайне редки, а Gobioidae вовсе известны по единственной находке миниатюрного экземпляра (Bannikov, Carnevale, 2016). Достоверные эоценовые Chaetodontidae пока неизвестны (Bannikov, 2004; Bellwood et al., 2017).

Предположительно лютетский возраст имеет комплекс рыб из дабаханской свиты Грузии (Данильченко, 1962; Банников, 2010), рыбы которого определены являются эпи- и мезопелагическими. Из 14 форм костистых рыб, с достоверностью отмеченных из местонахождения в Дабаханском ущелье, восемь относятся к колючеперым, однако по числу находок здесь преобладают светящиеся рыбы отрядов Stomiiformes и Mypophiiformes; обращает на себя внимание полное отсутствие сельдевых, неперменного компонента всех других известных комплексов морских кайнозойских рыб. Лишь один род (*Bregmaceros*) из 11 определенных доживает до настоящего времени, он указывает на близкий к тропическому климат дабаханского бассейна. Предполагается, что рыбы дабаханской свиты населяли континентальный склон (либо подводное поднятие) (Банников, 2010). Литология вмещающих осадочно-вулканогенных пород указывает на то, что гибель дабаханских рыб, возможно, была вызвана явлениями подводного вулканизма (Bannikov, 1993).

Бартонские рыбы Тетиса наилучше известны из кумской свиты Северного Кавказа (р. Пшеха выше хут. Горный Луч: Банников, 2010, 2017, 2018a). Из 50 форм костистых рыб, с достоверностью отмеченных из местонахождения Горный Луч, 43 относятся к колючеперым, что составляет почти 6/7 (86%) всего комплекса. Из 33 определенных до рода форм северокавказских рыб не менее восьми (24% общего их числа) доживают до настоящего времени. Преобладание *Bregmaceros* указывает на близкий к тропическому климат кумского бассейна. Подавляющее большинство северокавказских рыб определены являются пелагическими; по аналогии с современными формами соответствующих семейств, придонный образ жизни можно предположить для *Muraenidae* (?) indet., *Eosladenia caucasica*, *Noplolatilus visendus*, двух видов *Champsodontidae* и трех видов *Siganidae*, находки которых единичны или редки. Мезо- и батипелагических видов среди кумских рыб немного – к ним, видимо, можно отнести представителей *Gonostomatidae*, *Bregmacerotidae*, *Acropomatidae*, *Trichiuridae* и, вероятно, *Euzaphlegidae*. Однако суммарное число их находок превосходит число находок эпипелагических и придонных рыб. Распознанный ориктоценоз позволяет определить осадочную среду местонахождения Горный Луч, локализованную во внутреннем шельфе.

Значительное сходство бартонский комплекс Горного Луча обнаруживает с фауной Ирана, считавшейся рюпельской (Arambourg, 1967), по обилию *Bregmaceros* cf. *B. filamentosus*, наличию родов *Cottopsis*, *Caprovesposus*, *Caucasiganus* и *Rybarina*, в дополнение к широко распространенным эпипелагическим родам *Palimphyes* и *Palaeorhynchus*. Это сходство свидетельствует в пользу более древнего, средне-позднеэоценового возраста рыб Ирана (Haghipour, Brants, 1971; Afsari et al., 2014). По сравнению с северокавказским, иранский комплекс рыб носит более глубоководный облик (обилие *Stomiiformes*).

Из верхнеэоценовых (приабонских) отложений юго-запада России и сопредельных государств пока не известно представительных местонахождений полноскелетных костистых рыб, встречаются лишь отдельные их находки (*Lygolepis caucasica*, *Paraeoliscus bannikovi*, *Percoidei* indet.). Помимо отмеченных выше местонахождений, находки эоценовых рыб Тетиса известны еще из ряда мест (Бельгия, Франция, Украина, Мангышлак).

С началом олигоцена от Тетиса обособился внутриконтинентальный бассейн – Паратетис – с изменчивым физико-гидрологическим режимом, зависящим от наличия или отсутствия связи с мировым океаном, и обычно с аноксией на дне (Попов и др., 2019). Наиболее разнообразный комплекс олигоценовых морских рыб на территории бывшего СССР приурочен к нижнему хадуму (нижний майкоп, пшехская свита) Северного Кавказа и его аналогам в Абхазии и Азербайджане (Банников, 2010). Основные местонахождения раннехадумских рыб расположены: на Северном Кавказе – на реках Белая и Пшеха; в Абхазии – по реке Гумисте напротив г. Сухум; в Азербайджане – на Апшеронском п-ове, в низовьях р. Сумгаит. В основных чертах состав фаун рыб Абхазии, Северного Кавказа и Азербайджана один и тот же, однако отдельные таксоны характеризуют какое-то одно или несколько местонахождений, отсутствуя на других. Кроме того, некоторые таксоны встречаются только в нижней части пшехской свиты и ее аналогов (планорбелловые слои по: Данильченко, 1960; наннопланктоновая зона NP21 по: Попов и др., 2019), а некоторые – только в верхней (эолисковые слои по: Данильченко, 1960; зона NP22 по: Попов и др., 2019). Из 77 форм костистых рыб, с достоверностью отмеченных из пшехских отложений, 52 относятся к *Acanthomorpha*, что составляет две трети (67.5%) всего комплекса. Из 60 родов кавказских рыб не менее 20 (треть от общего их числа) доживает до настоящего времени. От кумского комплекса пшехский унаследовал три вида (*Bregmaceros filamentosus*, *Caprovesposus parvus* и *Rybarina caucasica*) и не менее десяти родов. Здесь также преобладают пелагические, преимущественно не-

ритические рыбы, но чаще других встречаются сельдевые, а не брегмацеры, как на местонахождении Горный Луч. Состав фауны рыб указывает на субтропический климат пшехского времени, холоднее чем в бартоне, а появление *Aeoliscus*, *Fistularia* и *Vregmaceros* маркирует потепление в середине пшехского времени. Анаэробная среда на дне раннемайкопского моря начиналась глубоко, не менее 300–400 м верхней толщи воды были пригодны для жизни рыб. Раннемайкопский комплекс обнаруживает значительную общность в родовом и даже видовом (*Aeoliscus heinrichi*, *Priacanthus spinosus*, *Leiognathoides altarpinna* и *Carpos rhenanus*) составе с рюпельскими фаунами рыб Карпат, Швейцарии и Рейнского бассейна, что говорит о наличии связей между бассейнами (Банников, 2010). Некоторые виды общих родов распространены в это время в Паратетисе аллопатрически. Местонахождения, сформированные на Рейнском грабене (Германия, Франция), и ряд олигоценовых карпатских местонахождений (разновозрастных: Ciobanu, 1977; Kotlarczyk et al., 2006; и др.) несколько моложе кавказских местонахождений из “планорбелловых слоев” (нижнепшехской подсвиты).

Во второй половине раннего олигоцена (время накопления отложений полбинского пласта; зона NP23 по: Попов и др., 2019) Восточный Паратетис замкнулся и опреснился, однако в конце раннего и в позднем олигоцене этот бассейн вновь характеризуется морскими условиями. В отличие от раннеолигоценовых, позднеолигоценовые рыбы Северного Кавказа и Закавказья значительно менее обильны и разнообразны, часто имеют фрагментарную сохранность и хуже изучены (Банников, 2010); в основном они собраны на р. Белая в районе ст. Абдзехская (Адыгея) в отложениях двух свит – Морозкиной балки (зона NP24 по: Попов и др., 2019) и септариево-зеленчукской (Попов и др., 2019) (зона NP25). Можно предположить, что невысокое биоразнообразие позднеолигоценовых рыб Восточного Паратетиса связано как с недостаточной их изученностью, так и с довольно неблагоприятными условиями для захоронения рыб. В разновозрастных внешнекарпатских бассейнах Центрального Паратетиса (Польша, Румыния), по-видимому, эти условия были более благоприятными. Анаэробная среда на дне позднеолигоценового моря Восточного Паратетиса начиналась, по всей вероятности, относительно неглубоко. На это указывает полное отсутствие там мезо- и батипелагических светящихся рыб.

В верхнем майкопе (сакараульский региоюр, соответствующий низам бурдигала: Popov et al., 2022) Кавказа и Крыма обнаружен богатый и довольно разнообразный комплекс морских рыб, откуда отмечено не менее 49 форм (Банников, 2010), из которых 36 относятся к колючеперам,

что составляет 3/4 (73%) всего комплекса. Из 35 родов северокавказских рыб 25 (71% общего их числа) доживают до настоящего времени. Здесь преобладают пелагические, преимущественно неритические рыбы (по числу находок доминируют сельдевые *Maicoriella brevicauda*, обильны и мерлузовые *Merluccius errans*), а типичные мезо- и батипелагические рыбы отсутствуют, за исключением очень редких находок *Trichiuridae* и *Gempylidae*. В сакараульской фауне впервые для Восточного Паратетиса появляются придонные морские собачки (*Blenniidae*) и бычки (*Gobiidae*), относительно многочисленными становятся камбалообразные (*Bothidae* и *Soleidae*), которые, впрочем, представлены в основном пелагическими личинками (Банников, 2010). На каждом верхнемайкопском местонахождении комплекс рыб имеет свое своеобразие, однако в общих чертах он един.

В коцахурское время Восточный Паратетис опреснился, а в тархане и ранней половине чокрака (начало среднего миоцена; зона NN5 по наннопланктону, по: Popov et al., 2022) этот бассейн вновь характеризуется морским или полуморским режимом. В тарханских отложениях прикавказского бассейна впервые после раннего олигоцена появляются мезопелагические светящиеся рыбы (род *Vinciguerrgia*), что свидетельствует об отсутствии сероводородного заражения или значительном понижении границы безжизненной зоны по сравнению с верхним майкопом. В глубоководных фациях тархана и чокрака (спириталисовые глины) отмечено немногим более 30 видов костистых, большинство которых относятся к стеногалинным родам и не могли переносить значительного опреснения. Помимо доминирующих *Vinciguerrgia merklini* и сельдевых, в тархане относительно многочисленны трескообразные и бычковые, реже встречаются ставридовые и пелагические личинки камбалообразных; находки остальных таксонов более редки (Банников, 2020).

К концу чокрака соленость Восточного Паратетиса вновь понизилась, и в дальнейшем лишь в конкское (позднебаденийское: Popov et al., 2022) время характер бассейна приблизился к нормальному морскому. Однако сведения о конкских рыбах весьма скудны. По-видимому, гидрологические условия в Восточном Паратетисе в конкское время в основном не были благоприятными для захоронения рыб. Из полуморского караганского бассейна (коррелируется с серединой бадения: Popov et al., 2022), предшествовавшего конкскому, известно около шести видов эвригалинных рыб, по числу находок преобладают сельдевые. Фауна рыб, разновозрастная караганской и конкской, известна из Центрального Паратетиса (Schultz, 2013) Австрии (бадений Бургенланда); судя по систематическому составу рыб комплек-

са, этот бассейн характеризуется морским или полуморским режимом.

Основание сармата по палеомагнитным данным датируется 12.65 млн л. (см. Popov et al., 2022). Сарматские рыбы Восточного Паратетиса известны лучше, чем караганские и конкские, при этом имеются два богатых местонахождения раннесарматских костистых, сильно разнящихся по составу: одно из Северной Молдавии у с. Наславча, а другое на р. Пшеха у хут. Цуревский в Краснодарском крае (Банников, 2010, 2019). В первом из них известно не менее 25 таксонов; преобладает атерина *Atherina suchovi*, а сельдевые занимают в лучшем случае второе место по числу находок; относительно многочисленны морские караси *Sparus brusinaei* и бычки, необычно разнообразные по систематическому составу (не менее семи видов). Из местонахождения на р. Пшеха отмечено около 20 форм Teleostei, из которых доминирует вид сельдевых *Sarmatella tsurevica*, многочисленны также тресковые *Palimphemus* sp. и мальки ботусовых камбал *Bothus* sp. (Carnevale et al., 2006). Таким образом, связь между Северокавказским и Молдавским бассейнами в раннем сармате, по-видимому, была затруднена. Кроме того, два местонахождения рыб были сформированы в разной обстановке, на что указывает литологический состав вмещающих пород. Если на севере Молдавии местонахождение раннесарматских рыб приурочено к лагунным отложениям, с периодическими заморными событиями, то одновозрастное местонахождение на Северном Кавказе сформировалось в более мористых условиях (Банников, 2019). Помимо комплексов Цуревского и Наславчи, сарматские рыбы отмечались из разных мест Северного Кавказа, Азербайджана, Молдавии и Украины, но систематических раскопок там не предпринималось. Также сарматские рыбы, начиная с XIX в., известны из Центрального Паратетиса – с территории бывшей Югославии (из Хорватии и Сербии) (Anđelković, 1989). Несколько родов костистых и один вид – *Sparus brusinaei* – являются общими для Центрального и Восточного Паратетиса.

В начале позднего миоцена (позднем сармате) Восточный Паратетис полностью замкнулся, а в раннем мзотисе (коррелируется с мессинием) вновь эпизодически соединялся с открытыми водами. Мзотические рыбы пока изучены очень плохо, отмечено около 10 их видов, большая часть из которых происходит с Таманского п-ова. Из более молодых отложений Восточного Паратетиса морские фауны рыб неизвестны. Из понта (терминальный миоцен) Абхазии описан солоноватоводный комплекс рыб в составе 11 видов (Габеля, 1976).

ЭВОЛЮЦИЯ КОЛЮЧЕПЕРЫХ РЫБ В КАЙНОЗОЕ ТЕТИСА И ПАРАТЕТИСА

При изучении истории развития ископаемых рыб следует иметь в виду огромную неполноту ископаемой летописи лучеперых. Если для захоронения зубов акул не требуется особых условий, то скелеты лучеперых, за редчайшими исключениями, могут захораниваться только на безжизненном дне бассейна. Отложение несущих рыб осадков обычно связано либо с постоянной аноксией (сероводородным заражением дна бассейна), либо с аноксическими или гипоксическими событиями, такими как вредоносное цветение водорослей (“красные приливы”). Большинство рыб обитали вне бассейнов такого типа, следовательно, их захоронение невозможно, и они выпадают из ископаемой летописи. Наибольший шанс на сохранение в ископаемом состоянии имеют эпипелагические рыбы, а наименьший – придонные и батипелагические. Кроме того, обычно имеется избирательность в захоронении рыб, связанная с их размером. К примеру, на тарханском кавказском местонахождении на р. Пшеха могут захораниваться только мальки и юные экземпляры костистых, и только в тонком слое в самом основании последовательности тарханских глин имеются находки крупных экземпляров.

Как упоминалось выше, по остеологическим данным, из базальных *Acanthomorpha* с позднего мела до настоящего времени доживают лишь два семейства – *Polymixiidae* и *Veliferidae*. Палеоценовые представители этих семейств выпадают из ископаемой летописи, а в ипре они представлены вымершими родами *Polyspinatus* Schröder et al. (*Polymixiidae*), *Veronavelifer* Bannikov и *Wettonius* Carnevale et Bannikov (*Veliferidae*). В более молодых отложениях *Polymixiidae* не известны вовсе (хотя в олигоцене Паратетиса имеются находки представителей ископаемого семейства *Digoriidae* того же отряда *Polymixiiformes*), а *Veliferidae* представлены редкими находками олигоценового рода *Oechsleria* Micklich et Bannikov в Рейнском бассейне. В эоцене (базальный ипр) Тетиса высокотелье *Lampridiformes* (подотряд *Veliferoidei*), помимо *Veliferidae*, представлены и двумя ископаемыми семействами – *Turkmenidae* и *Palaeocentrotidae*, последние представители которых доживают в Восточном Паратетисе до раннего олигоцена – роды *Analectis* Daniltshenko и *Natgeosocus* Bannikov (Банников, 2014), соответственно. Наиболее ранняя находка низкотелье *Lampridiformes* (подотряд *Trachipteroidei*) сделана в дабаханской свите Грузии (род *Eolophotes* Daniltshenko), редкие *Lophotidae* отмечены также в бартоне (и приабоне?) Тетиса и рупеле Паратетиса.

Палеонтологическая летопись отряда *Berycoformes* (sensu Nelson, 2006) в кайнозое Тетиса и Паратетиса довольно скудна: подотряд *Berycoidei*

отсюда достоверно не известен, *Trachichthyoidei* представлен в Паратетисе олигоценым видом *Gephyroberyx robustus* (Bogatshov), и лишь подотряд *Holocentroidei* известен по нескольким родам семейства прибрежных ночных хищников *Holocentridae*. Древнейший из них, *Iridopristsis* Andrews, Schein et Friedman указан недавно по редким находкам из дания Нью-Джерси (США). Рыбы трех монотипических родов *Holocentridae* – *Berybolcensis* Sorbini, *Eoholocentrum* Sorbini et Tirapelle и *Tenuicentrum* Sorbini – численно доминируют среди коралловых рыб в ипрской фауне Монте-Больки (Италия). Ископаемые виды современного рода *Mugilpristsis* Cuvier отмечены в олигоцене и нижнем миоцене Паратетиса (Карпаты и Кавказ). Позднеэоценовый (?) род *Beryciformes* неопределенного систематического положения *Berysomogus* описан по единственному экземпляру из Ирана (Arambourg, 1967).

Рыбы отряда *Atheriniformes* впервые появляются в палеонтологической летописи в ипре, причем в комплексе Монте-Больки известно сразу три их семейства – два представляют вымершие семейства довольно крупных хищников *Rhamphognathidae* и *Mesogasteridae* (Bannikov, 2008), а одно – дожившее до настоящего времени семейство небольших прибрежных рыб *Atherinidae*. Впоследствии атерины выпадают из палеонтологической летописи вплоть до среднего миоцена, когда они появляются в Паратетисе, а на сарматском местонахождении Наславча в Молдавии даже численно доминируют (Банников, 2010, 2019). Отсутствие находок прибрежных ископаемых *Atherinidae* со среднего эоцена по ранний миоцен определенно связано с их специализацией на среде обитания, не способствующей фоссилизации.

Рыбы отряда *Beloniformes* довольно редки в палеонтологической летописи, они также впервые появляются в ипре Монте-Больки, откуда по считанным находкам известны как полурьлы (*Hemiramphidae*), так и летучие рыбы (*Echsoetidae*) (Bannikov, 2014). Впоследствии полурьлы, как и *Belonidae*, появляются в олигоцене и миоцене Паратетиса.

Солнечники, преимущественно глубоководные рыбы отряда *Zeiformes*, известные по редким находкам уже из верхнего мела Италии и базального эоцена Дании (Tyler et al., 2000), почти не попадают в палеонтологическую летопись Тетиса: исключение составляет лишь единственная находка в ипре Монте-Больки необычного *Vajaichthys elegans* Sorbini – вида, некоторое время относимого к *Lampridiformes* (Банников, 2014). Остальные находки солнечников датируются олигоценом и миоценом и представляют виды современных родов *Zenopsis* и *Zeus* семейства *Zeidae* (Vaciú et al., 2005).

Рыбы отряда *Syngnathiformes* (*Gasterosteiformes sensu Nelson, 2006*), отмеченные уже из верхнего мела Италии и палеоцена Мексики, в кайнозойе Тетиса появляются во время палеоцен–эоценового термального максимума (РЕТМ) в начале ипра: из Туркмении известны *Protorhamphosus parvulus* Daniltshenko (*Macroramphosidae*) и *Urosphenopsis sagitta* Daniltshenko (*Urosphenidae*) (Данильченко, 1968), из Кабардино-Балкарии – *Aulostomoidei* indet., *Syngnathidae* indet. и *Gerpegezhus paviai* Bannikov et Carnevale (Банников, 2016), а из Дании – *Rhamphosus rosenkrantzi* Nielsen и неописанная пока форма (Bonde, 1987). Весьма разнообразными становятся *Syngnathiformes* в ипре Монте-Больки: отсюда известны 28 их видов из 21 рода, 10 семейств (шесть из которых вымершие) и четырех надсемейств (Bannikov, 2014; Carnevale et al., 2014). От фауны РЕТМ здесь унаследованы семейства *Urosphenidae* и род *Rhamphosus*; семейства *Parasynarcuroidae* и *Fistularioididae* известны только из Монте-Больки. Игольчатые являются неизменным компонентом почти всех более поздних комплексов морских рыб (кроме глубоководных) Тетиса и Паратетиса – от бартоня до сармата (лишь в тархане Северного Кавказа и Крыма они пока не отмечены), однако систематическое разнообразие *Syngnathiformes* там обычно невелико. Ископаемые семейства, впервые появившиеся в фауне Монте-Больки, доживают: *Aulorhamphidae* – до бартоня, а *Paraeoliscidae* – до приабона. *Urosphenidae* известны с начала эоцена до рюпеля.

Окунеобразные (*Perciformes sensu Nelson, 2006*), наиболее разнообразный отряд не только рыб, но и позвоночных в целом, впервые появляется в конце мела, но там, равно как и в палеоцене, остеологически документированная летопись *Perciformes* весьма скудна, что связано с их специализацией на среде обитания, не способствующей фоссилизации: число местонахождений ископаемых морских рыб этого возраста очень ограничено. Крупнейший подотряд окунеобразных, *Percoidae*, “базальная эволюционная группа, от которой ... произошли другие группы окунеобразных” (Nelson, 2006, с. 341), в позднем мелу представлен ископаемыми семействами либо родами неясной систематической принадлежности, а в палеоцене некоторые находки перкоидов отнесены уже к современным семействам (*Serranidae*, *Menidae*). Семейство *Menidae*, включающее в себя ныне единственный индо-тихоокеанский род и вид *Mene maculata* (Bloch et Schneider), имеет необычно длинную историю (около 58 млн лет), причем все семь его ископаемых видов отнесены к одному и тому же роду *Mene Lacépède*. *M. triangulum* Daniltshenko и *M. rhombea* (Volta) являются обычными видами для ипрских фаун Туркменистана и Монте-Больки, соответственно, а после ипра *Menidae* выпадают из ископае-

мой летописи, если не считать единственную находку в олигоцене Антигуа (Банников, 2010).

Помимо Menidae, в связанных с РЕТМ раннеипрских фаунах (Туркменистан, Кабардино-Балкария, Дания) появляются такие перкоиды, как Acropomatidae, Priacanthidae, Carangidae, Caesionidae и Exelliidae. Настоящий взрыв разнообразия Percoidae отмечен на местонахождении Монте-Болька, откуда известно более 50 их видов. Перкоиды Монте-Больки представлены как современными (Latidae, Percichthyidae, Acropomatidae, Priacanthidae, Apogonidae, Pomatomidae, Carangidae, Menidae, Leiognathidae, Lutjanidae, Sparidae, Monodactylidae, Ehippididae, Platacidae, Scatophagidae, Pomacentridae), так и вымершими семействами (Ductoridae, Exelliidae, Quasimullidae, Carangodidae, Eocottidae, Robertanniidae, Paravottiidae), а систематическая принадлежность около 15 родов неясна — они также явно представляют особые надродовые таксоны. Вымершие семейства включают в себя один—два рода каждое и (кроме Exelliidae) являются эндемиками местонахождения Монте-Болька. Из современных семейств Percoidae Монте-Больки наиболее разнообразными являются Lutjanidae (4 рода, 6 видов), Apogonidae (5 родов, 5 видов), Sparidae (5 родов, 6 видов) и Carangidae (7 родов, 7 видов). В отличие от Sparidae и Carangidae, остеологически документированная ископаемая летопись Lutjanidae и Apogonidae Тетиса и Паратетиса весьма скудна. Sparidae представлены редкими находками в эоцене Крыма и окрестностей Киева и в рюпеле Северного Кавказа и Словении. Более обильны находки морских карасей в миоцене Паратетиса — бадений Венского бассейна, сармат Кавказа, Молдавии, бывшей Югославии и Турции, и мэотис Таманского п-ова (Банников, 2010 и др.).

Ископаемые ставридовые рыбы (семейство Carangidae) известны с территории Тетиса, начиная с базального эоцена: в связанной с РЕТМ раннеипрской фауне Туркменистана описано три их вида, не описанные пока ставридовые отмечены и из разновозрастных отложений Дании. Два из трех родов туркменских Carangidae (Seriola и Trachicaranx) унаследованы фауной Монте-Больки, в которой отмечается вспышка разнообразия ставридовых. Впоследствии Carangidae являются неизменным компонентом большинства морских фаун рыб Тетиса и Паратетиса, хотя их обилие и разнообразие до начала миоцена там обычно невелико. Так, в бартоне и рюпеле Кавказа отмечено по три вида Carangidae, известных по одному либо считаемым экземплярам. В иранской фауне конца эоцена указывался один экземпляр ставридовой рыбы (Arambourg, 1967), но это определение ошибочно (Банников, 1990). Из верхнего олигодена Северного Кавказа Carangidae неизвестны, хотя они присутствуют в одно-

возрастных отложениях Карпат (Kotlarczyk et al., 2006). В раннем миоцене Восточного Паратетиса (верхний майкоп) обитало не менее восьми видов ставридовых (Банников, 2010), хотя число их известных экземпляров невелико. Carangidae играли заметную роль и в среднем миоцене (тарханчокрак и сармат Северного Кавказа, сармат бывшей Югославии), причем в тархане Северного Кавказа число находок Selar уступает только таковым сельдевых и Vinciguerria.

Остеологически документированная ископаемая летопись многих подотрядов Perciformes весьма скудна, что связано с их специализацией на среде обитания, не способствующей фоссилизации. К примеру, находки наиболее древних прибрежных морских собачек подотряда Blennioidei появляются с началом неогена, а бычковидные (Gobioidei), хотя и известны с эоцена, по-настоящему многочисленными на некоторых местонахождениях становятся также в неогене. Напротив, губаны (Labroidae), появляясь впервые в ископаемой летописи в ипре Монте-Больки, сразу становятся разнообразными (шесть монотипических родов в семействе Labridae и два — в Tortonesidae), хотя и немногочисленными. Впоследствии ископаемые Labridae в основном отмечаются по челюстным и глоточным зубам, а целносkeletalные их находки ограничены средним миоценом Центрального и Восточного Паратетиса.

На родовом уровне разнообразие древних хиргурговидных (Acanthuroidei) рыб превосходит таковое современных акантуроидов. На сегодняшний день в ипре Монте-Больки отмечены многочисленные коралловые рыбы — 14 родов Acanthuridae, по одному роду и виду Zanclidae и Massalongiidae — и три рода растительноядных Siganidae (Bannikov, 2014; Carnevale et al., 2014). Комплексов коралловых рыб в более молодых отложениях Тетиса и Паратетиса не отмечено (хотя из олигодена Средиземноморья таковой известен: Marramà et al., 2022), а Acanthuridae представлены лишь их пелагическими личинками стадии “acronurus” (Bannikov, Tyler, 1992). Siganidae известны по редким находкам трех их родов в бартоне (Сев. Кавказ, Иран), а в дальнейшем выпадают из ископаемой летописи Тетиса и Паратетиса (но встречаются в рюпеле Швейцарии). Пелагические Acanthuroidei не связаны с рифами, в современной фауне они представлены единственным эпипелагическим видом *Lugarus imperialis* Rafinesque. При первом своем появлении в базальном эоцене Туркменистана пелагические Acanthuroidei уже относительно разнообразны — два семейства (монотипическое Kushlukiidae и Luvaridae), три рода и четыре вида [*Kushlukia permira* Daniltshenko, *Lugarus necopinatus* (Daniltshenko), *Avitolugarus diana* Bannikov et Tyler и *A. mariannae* Bannikov et Tyler] (Банников, 2010).

Две не определенных до вида формы известны и из одновозрастного местонахождения в Кабардино-Балкарии (Банников, 2016), а позднейшая находка *Avitoluvargus* датируется бартоном.

Семейство капровых рыб *Carpoideae* разные авторы относили к *Zeiformes* или *Perciformes*, подотрядам *Percoidae*, *Acanthuroidei* или собственно подотряду *Carpoidei* (как принято Нельсоном: Nelson, 2006). Древнейшая находка *Carpoideae* сделана в ипре Монте-Больки (*Eoantignonia veponensis*), там же отмечены явно родственные капровым вымершие семейства — монотипические *Acanthonemidae* и *Zorzinchthyidae*, и *Sorbinipercidae*, включающее в себя два рода (Bannikov, 2014; Carnevale et al., 2014). В дальнейшем, за исключением находки “*Antignonia*” sp. в бартоне, *Carpoideae* в Тетисе неизвестны, но местами обильны в Паратетисе: три вида рода *Carpos Lacépède* известны из олигоцена Кавказа, Карпат и Рейнского грабена, а вымерший род *Proantignonia Kramberger* представлен олигоценным карпатским видом и тремя среднемиоценовыми — из сармата Хорватии, Румынии и Дагестана (Банников, 2010 и др.).

Подотряд пелагических рыб *Scombroidei* s. str. (sensu Банников, 2010) по сравнению с другими окунеобразными относительно неплохо представлен в ископаемой летописи. Надсемейство *Trichiuroidea* (sensu Monsch, Bannikov, 2012) в современной фауне включает в себя мезо- и батипелагических хищников с удлинённым телом, такой же образ жизни предполагается и для по меньшей мере большинства их ископаемых представителей. Первое появление трихиуроидов отмечено в базальном эоцене Туркменистана (роды *Palimphyes* и *Agrestichthys*), Дании и Кабардино-Балкарии (*Gempylidae* indet.). *Palimphyes* представляет ископаемое семейство *Euzaphlegidae* — наиболее дистальную ветвь трихиуроидного ствола (Monsch, Bannikov, 2012). Помимо рода *Palimphyes*, в котором описано до 10 видов из нижнего эоцена — олигоцена Тетиса и Паратетиса, семейство *Euzaphlegidae* включает в себя четыре монотипических рода — раннеэоценовый *Veronaphleges* из Италии и три миоценовых рода из Калифорнии (Банников, 2010). В отличие от рода *Palimphyes*, некоторые виды которого являются кодоминантами в комплексах рыб (как, например, *P. chadimicus* Daniltshenko в низах олигоцена Сев. Кавказа), ископаемые змеиные макрели (семейство *Gempylidae*) всегда относительно немногочисленны и часто представлены молодью либо только зубами. По крупным экземплярам известен олигоценный род *Abadzekhia* из Восточного Паратетиса и Рейнского грабена. Многие ископаемые *Gempylidae* пока формально не описаны (в частности, таковые из глубоководной ипрской фауны Монте-Солане: Giusberti et al., 2014). Из семейства рыб-сабель (*Trichiuridae*) наилучшим образом представлен в ископаемом состоянии

эоцен–раннемиоценовый род *Anenchelum* (еще три эоценовых рода известны не по цельноскелетным, а по фрагментарным остаткам). Помимо неопisanного экземпляра из ипра Монте-Солане, два вида *Anenchelum* последовательно сменяют друг друга в эоцене Кавказа (лютетский *A. eo-saenicum* и бартонский *A. paucivertebrale*); несколько видов указано из олигоцена Паратетиса и Швейцарии и один (*A. lednevi*) — из раннего миоцена Кавказа (Банников, 2010). Из более поздних отложений известен уже современный род *Lepidopus* (с которым одно время синонимизировали *Anenchelum*). *Musculopedunculus micklichi* Parin et Astakhov, 2007 из нижнего олигоцена Германии описан в составе особого семейства.

Надсемейство эпипелагических рыб *Scombroidea* (sensu Monsch, Bannikov, 2012, с единственным семейством *Scomberidae*) известно из подавляющего большинства кайнозойских местонахождений морских рыб: образ жизни скумбриевых благоприятствовал их попаданию в ориктоценоз. Древнейшая находка скумбриевых датируется базальным зеландием (Solé et al., 2019): из анклава Кабинда (Ангола) по остаткам черепа и части посткrania описано два вида вымершего рода *Landanichthys Darteville et Casier*, 1949. Уже в начале ипра *Scomberidae* отмечены из всех четырех местонахождений, связанных с РЕТМ (см. выше), хотя описаны они пока только из Туркменистана, откуда известно четыре вида родов *Auxides*, *Eosoelopoma*, *Scomberomorus* и *Palaeothunnus* (Банников, 1985; Monsch, Bannikov, 2012 и др.). Также четыре вида родов *Auxides*, *Pseudauxides*, *Godsilia* и *Thunnoscomberoides* описаны из ипра Монте-Больки (Monsch, 2006). Несколько сомнительных таксонов скумбриевых известно по материалу неполной сохранности из ипрской фауны Лондонских глин (Friedman et al., 2016). Впоследствии подсемейство мало позвоночных скумбриевых *Scomberinae* было непрелюбимым компонентом морских комплексов Тетиса и Паратетиса, будучи представлено видами вымершего рода *Auxides* [лютетский *A. devius* (Daniltshenko) из Грузии, бартонский *Auxides* sp. с Кавказа, рюпельский *A. segnegurae* (Ciobanu, 1970) с Кавказа, Карпат и из Рейнского бассейна] и современного рода *Scomber* [около десяти видов из верхов эоцена — среднего миоцена Ирана, Восточного и Центрального Паратетиса (Кавказ, Карпаты, Австрия, Хорватия, Сербия)] (Банников, 1985; Monsch, Bannikov, 2012 и др.). Королевские макрели (триба *Scomberomorini* или подсемейство *Scomberomorinae*) известны по материалу неполной сохранности из бартона Казахстана (*Scomberomorus saevus* и *Neocybium parvidentatum*) и Европы (несколько видов *Scomberomorus* из Англии, Бельгии и Германии) и по более полному материалу из нижнего олигоцена (*Neocybium lingulatum* и *Scomberomorus* sp. из Рейн-

ского грабена и *Saucombrus histiopterygius* с Кавказа). Пелагиды (триба *Sardini*) крайне редки в эоцене, но становятся довольно разнообразными (хотя и обычно нечасто встречающимися) в олигоцене и раннем–среднем миоцене Паратетиса (два олигоценых вида *Gymnosarda* из Венгрии и Румынии и пять видов *Sarda* в олигоцене и миоцене Бельгии, Франции, Германии и Кавказа) (Банников, 2010, 2020). Ископаемые тунцы (триба *Thunnini*) Тетиса и Паратетиса отнесены к современному роду *Thunnus* и описаны из среднего–верхнего эоцена (*T. abchasicus*, Кавказ) и олигоцене (*T. secretus*, Карпаты; *T. krambergeri*, Австрия; *T. komposchi*, Словения; возможно, *T. albi*, Румыния). Миоценовые тунцовые пока известны только за пределами Паратетиса.

Мечерыловидных рыб долгое время сближали со скумбриевидными (напр., Nelson, 2006), однако еще У. Гослайн (Gosline, 1968) объяснил некоторое сходство двух групп приспособлением крупных, быстро плавающих рыб к требованиям гидродинамики, и выделил особый подотряд *Xiphioidi* в составе *Perciformes* для мечерыловидных (что поддержано молекулярными систематиками: Alfaro et al., 2018; Ghezelyagh et al., 2022 и др.). Ископаемые семейства *Xiphioidi* включают в себя как рыб с небольшим числом позвонков (24), подобно современным *Istiophoridae* и *Xiphiidae*, – *Blochiidae*, так и многопозвонковых (40–61), подобно скумбриевым, – *Palaeorhynchidae* и *Hemingwayidae*. Родство между собой разных семейств *Xiphioidi* подчеркивается не только развитием у них мечевидного роостра, но и своеобразным роостро-каудальным расширением остистых отростков позвонков (кроме *Blochiidae*), выраженным в разной степени у разных таксонов (Банников, 2010). Из многочисленных таксонов ископаемых *Xiphioidi* большинство (виды родов *Aglyptorhynchus*, *Congorhynchus*, *Cylindracanthus*, *Enniskillenus* и др.) основано на фрагментах роостров, что вызывает разногласия в вопросе об их родстве с современными мечерыловидными. Так, древнейший род предполагаемых *Xiphioidi*, мел–палеогеновый *Cylindracanthus*, относили либо к *Blochiidae* (Schultz, 1987 и др.), либо к *incertae familiae* (Fierstine, Monsch, 2002 и др.). Если не считать находки современных меч-рыбы (скелет *Xiphias gladius* L. в плиоцене Италии; Fierstine, 2006 и др.) и марлина (череп *Macaira nigricans* Lac. в верхнем миоцене Калифорнии; Fierstine, 2008), другие находки, ассоциированные с ископаемыми *Xiphiidae* и *Istiophoridae*, крайне фрагментарны. В то же время, уже в ипре имеются полноскелетные находки трех ископаемых семейств мечерыловидных. Два из них монотипические – *Hemingwayidae* и *Blochiidae*. Первое известно по единственному виду *Hemingwaya sarissa* из базального ипра Туркменистана (Monsch, Bannikov, 2012 и др.), а второе – по роду *Blochius* с одним

или двумя видами из местонахождения Монте-Больша (Fierstine, Monsch, 2002 и др.). Впрочем, фрагмент черепа и передней части тела плохой сохранности из базального ипра Туркменистана, возможно, также принадлежит *Blochiidae* (Monsch, Bannikov, 2012, рис. 46). Из ипра Монте-Больша известен древнейший представитель эоцен–олигоценового семейства *Palaeorhynchidae* – *Palaeorhynchus zorzini*. Впоследствии виды рода *Palaeorhynchus* были неперенным компонентом почти всех фаун морских рыб Тетиса и Паратетиса со среднего эоцена до начала позднего олигоцене (около семи видов из Грузии, Ирана, Сев. Кавказа, Карпат и Центральной Европы: Банников, 2010). В верхнем олигоцене Абхазии и Сев. Кавказа известен самый молодой род палеоринхид, монотипический *Pseudotetrapturus*. В отличие от упомянутых двух родов *Palaeorhynchidae* с челюстями равной длины, у третьего рода, *Homorhynchus*, верхняя челюсть значительно длиннее нижней. Этот род известен по трем видам – среднеэоценовым *H. bruxellensis* из Бельгии и *H. deshayesi* из Франции, и раннеолигоценовому *H. coleii* из Швейцарии, Румынии и с Кавказа (Банников, 2010).

Рыбы подотряда эпипелагических (и донно-пелагических) рыб *Stromateoidei* (sensu Nelson, 2006) долгое время считались крайне редкими в ископаемом состоянии, но в последнее время их палеонтологическая летопись существенно пополнилась. Из строматеевидных только монотипное семейство *Amarsipidae* неизвестно в ископаемом состоянии. Четыре монотипных ископаемых рода предположительно отнесено к *Centrolophidae*: *Butyrumichthys* Schröder et al. из базального ипра Дании, *Zorzinia* Bannikov из ипра Монте-Больша, *Petrodavia* Baciu et Bannikov и *Agarcia* Baciu et Bannikov из олигоцене Румынии. Семейство *Tetragonuridae* в ископаемой летописи представлено единственной находкой *Tetragonurus* sp. в плиоцене Италии. К особому семейству *Propetcarinidae* предположительно *Stromateoidei* s. str. отнесен олигоценый род *Propetcarina* Paucă (Přikryl et al., 2014 и др.), описанный в составе трех видов из Паратетиса (Румынские, Украинские и Польские Карпаты); неописанные находки *Propetcarinidae* имеются также в Германии и на Сев. Кавказе (возможно, и в ипре Монте-Солане, Италия). Ископаемым родом *Pinichthys* Bannikov из Паратетиса ограничена ископаемая летопись семейства *Stromateidae*: из олигоцене Кавказа, Германии и, вероятно, из Польши известен вид *P. pulcher* Bannikov, а еще два вида – из миоцена (раннемиоценовый *P. fractus* Bannikov из Азербайджана и Крыма и среднемиоценовый *P. shirvanensis* Bannikov с Сев. Кавказа) (Банников, 2021 и др.). Также Паратетисом в основном ограничена ископаемая летопись семейств строматеевидных *Nomeidae* и *Ariommatidae*, хотя бо-

лее древние номеевые известны по единичным находкам из приабона (?) Ирана [*Psenes ? macrolepis* Arambourg и *Rybarina orientalis* (Woodward)] и бартона Сев. Кавказа (*Rybarina caucasica* Bannikov) (Arambourg, 1967; Банников, 20186 и др.). Последний вид более обилён в олигоцене Кавказа (и, возможно, Германии), где известен также *Psenicubiceps alatus* Daniltshenko. Ariommatidae в олигоцене представлены родом *Isurichthys* с видами *I. macrurus* (Agassiz) из кантона Гларус (Швейцария), *I. goumanus* Vaciu et Bannikov из Румынских Карпат, *I. breviusculus* Bannikov с Северного Кавказа и *Isurichthys* sp. из Украинских Карпат (Банников, 2010 и др.), а в миоцене – современным родом *Ariomma* (с не описанным пока видом из тархана Кавказа и *A. geslini* Carnevale et Bannikov из мессиния Алжира). Сохранность олигоценового *Subariomma yanakuzmina* Bannikov с Сев. Кавказа не позволяет однозначно классифицировать его внутри *Nomeidae* или *Ariommatidae*, и этот таксон оставлен *incertae sedis* внутри *Stromateoidei* (Банников, 20186).

Камбалообразные рыбы (отряд *Pleuronectiformes*) ведут придонный образ жизни, что затрудняет их сохранение в ископаемом состоянии, поскольку скелеты лучеперых, за редчайшими исключениями, могут захораниваться только на безжизненном дне бассейна. В ипрской фауне рыб Монте-Больки имеются редкие находки *Pegsomorpha* с начальной краниальной асимметрией (стволовые *Pleuronectiformes*: Friedman, 2012) (роды *Amphistium* Agassiz, *Heteronectes* Friedman, *Quasinectes* Bannikov et Zorzin и *Anorevus* Bannikov et Zorzin), а также наиболее древние истинные *Pleuronectiformes* – *Eobothus minimus* (Agassiz). Отдельные находки камбалообразных известны из среднего эоцена Узбекистана (*E. vialovi* Berg) и Египта (три монотипичных рода: Chanet, 1997) и олигоцена Паратетиса (напр., *Oligobothus* Vaciu et Chanet). В миоцене Паратетиса камбалообразные становятся довольно обычными на многих местонахождениях, будучи представленными семействами *Bothidae* (роды *Arnoglossus*, *Miobothus* и *Bothus*), *Pleuronectidae* (род *Platichthys*) и *Soleidae* (роды *Buglossidium* и *Parasolea*, не считая выделенных по отолитам) (Банников, 2010 и др.). Однако подавляющее большинство их находок представляет собой пелагических мальков, еще не опустившихся на дно.

Своеобразные морфологически иглобрюхообразные рыбы (отряд *Tetraodontiformes*) представлены в ископаемой летописи относительно полно. Древнейшая клада *Tetraodontiformes*, надсемейство *Plectocretacicoidea*, известна из позднего мела и включает в себя четыре вида из Италии, Ливана и Словении, составляющие три семейства (Tyler, Křižnar, 2013 и др.). Все три подотряда *Tetraodontiformes* (sensu Santini, Tyler, 2003) известны в ископаемом состоянии, но с различной

полнотой. Ископаемые находки *Triacanthodidae*, единственного семейства подотряда *Triacanthoidei*, отмечены пока только в олигоцене Паратетиса (Польские Карпаты) (Tyler et al., 1993; Kotlarczyk et al., 2006). Все четыре современных семейства подотряда *Balistoidei* известны в ископаемом состоянии; помимо этого, различают пять монотипических ипрских семейств (Santini, Tyler, 2003; Arcila, Tyler, 2017), что отражает вспышку разнообразия спинорогообразных в это время. Три из этих семейств, *Bolcabalistidae*, *Spinacanthidae* и *Protobalistidae*, отмечены в фауне рыб Монте-Больки (Италия), а еще два – в связанных с ПЕТМ фаунах базального ипра Дании (*Moclaybalistidae*) и Туркменистана (*Eospinidae*). Анализ Д. Арсила и Дж. Тайлера (Arcila, Tyler, 2017) выявил крупное массовое вымирание иглобрюхообразных во время палеоцен–эоценового термального максимума, за которым последовало заметное увеличение скорости видообразования. Из Монте-Больки известны также древнейшие троешипы *Triacanthidae* (два вида *Protacanthodes*) и кузовки *Ostraciidae* [*Proaracana dubia* (Blainv.) и *Eolactoria sorbinii* Tyler] (Tyler, Santini, 2002; Arcila, Tyler, 2017). Оба эти семейства отмечены в олигоцене: *Triacanthidae* в Швейцарии и Румынии, а *Ostraciidae* в Чехии; разрозненные бугорчатые щитки, иногда встречаемые в различных кайнозойских местонахождениях, могут также принадлежать *Ostraciidae* (Tyler, Santini, 2002). Древнейшие спинороговые (*Balistidae*) известны из бартона Сев. Кавказа (*Gornylistes prodigiosus* Bannikov et Tyler); в олигоцене семейство представлено тремя видами рода *Balistomorphus* Gill из Швейцарии и *Oligobalistes robustus* Dan. с Сев. Кавказа (Банников, 2010 и др.). Ископаемые единороговые (*Monacanthidae*) известны пока только из плиоцена Италии. У рыб подотряда *Tetraodontoidei* (*Gymnodontes*) маргинальные челюстные зубы слиты; челюсти имеют режущие края, правое и левое *dentale* обычно срастаются, образуя “клюв” (реже срастаются *praemaxillaria*). В ископаемом состоянии иногда находят только клювовидные челюсти гимнодонтов неопределенного систематического положения; наиболее древние находки датируются маастрихтом (Бразилия: Gallo et al., 2009), а по нижним челюстям со своеобразным озублением из эоцена Индии описано семейство *Avitoplectidae* Bemis et al., 2018. Большинство *Tetraodontoidei* утрачивают первый спинной плавник, однако у ипрских родов *Balkaria* Bannikov et al. (Кабардино-Балкария), *Eoplectus* Tyler (Монте-Болька) и *Stenoplectus* Close et al. (Лондонские глины) этот плавник еще хорошо развит, причем у *Balkaria* он парусовидный (Bannikov et al., 2017). Из фауны рыб Монте-Больки известны также вымершее семейство *Zignoichthyidae* (доживающее до олигоцена) и древнейшие бесспорные *Tetraodontidae* и *Diodontidae* (Tyler, San-

тини, 2002). Иглобрюхи (Tetraodontidae) там представлены двумя видами рода *Eotetraodon*, еще один вид которого описан из бартона Сев. Кавказа (Банников, 2010). Другой ископаемый род, *Archaeotetraodon*, известен по двум видам из Паратетиса [*A. winterbottomi* Tyler et Bannikov из нижнего олигоцена Сев. Кавказа и Западной Украины, *A. jamestyleri* (Bannikov) из среднего миоцена (тархан) Крыма и Сев. Кавказа] и четырьмя из миоцена Средиземноморья. Также из Паратетиса (бадений Австрии) отмечен неполный скелет *Leithaodon sandroi* Carnevale et Tyler, 2015. Если иглобрюхи ипра Монте-Больки описаны по единичным находкам, то рыбы-ежи (Diodontidae) там более многочисленны; отмечено четыре их вида из трех родов (Tyler, Santini, 2002). Помимо Монте-Больки, лишь два вида ископаемых рыб-ежей описано по скелетному материалу – *Pshekhadiodon parini* Bannikov et Tyler из бартона Северного Кавказа и *Chilomyxterus acanthodes* (Sauvage) из миоцена Сицилии; остальные находки кайнозойских Diodontidae представляют собой их челюсти. Семейство трехзубов (Triodontidae) ныне включает в себя единственный глубокоководный бентический вид *Triodon macropterus* Lesson из Индо-Пацифики; ископаемые находки трехзубов в основном представлены челюстями *T. antiquus* Legiche из ипра-бартона Европы, наиболее полный экземпляр этого вида найден в Лондонских глинах о. Шеппи (Tyler, Patterson, 1991). Molidae, небольшое семейство пелагических океанических рыб, включает в себя три современных рода – *Mola* (луна-рыба), *Masturus* и *Ranzania*. Древнейшая ископаемая находка луны-рыбы датируется бартоном или приабном: с р. Пшеха на Сев. Кавказе описана по нескольким черепным костям *Eomola bimaxillaria* Tyler et Bannikov, 1992 (Carnevale et al., 2021 и др.). У этого таксона единственного из Molidae праемаксиллярии не слиты между собой. Более поздняя ископаемая летопись Molidae ограничена неогеном и представлена почти исключительно разрозненными челюстями и кожными пластинками (Carnevale et al., 2021 и др.); фрагменты скелетов *Ranzania* известны из миоцена Японии и Средиземноморья, а три неполных скелета *Austromola* Gregorová et al., 2009 – из аквитания Центрального Паратетиса (Австрия, близ Линца) (Schultz, 2013; Carnevale et al., 2021 и др.).

Относительная полнота ископаемой летописи иглобрюхообразных позволила Э. Тройер и др. (Trojer et al., 2022) проанализировать большой набор данных, включающий в себя все ископаемые таксоны Tetraodontiformes и современные таксоны отряда, чтобы продемонстрировать влияние палеоклимата на эволюцию размеров тела. В результате подтверждены правила как Бергмана, так и Коупа (тенденция к увеличению размеров тела в более прохладном климате и с течением эволюционного времени).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как видно из вышеизложенного, ископаемая летопись морских костистых рыб, основанная на остеологических находках, весьма скудна. За редчайшими исключениями, ориктоценозы лишь в незначительной степени отражают истинные фауны костистых того или иного времени. Тем не менее, историческое развитие многих надродовых таксонов Teleostei можно проследить в кайнозойских бассейнах Тетиса и Паратетиса. Имеющиеся палеонтологические данные не подтверждают появления большинства линий “крановых Acanthomorpha” (и даже “крановых Percomorpha”) уже в конце мела, на что указывает молекулярная филогения, откалиброванная по времени. Напротив, они свидетельствуют о появлении большинства подотрядов Perciformes s.l. в палеоцене, эоцене или еще позже, а отрядов Atheriniformes, Beloniformes и Pleuronectiformes – в начале ипра.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-27-00162, <https://rscf.ru/project/22-27-00162/>.

Комментарии А.Н. Котляра, М.В. Назаркина и Дж.Ч. Тайлера позволили улучшить текст статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банников А.Ф. Ископаемые скумбриевоподобные СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1985. Т. 210. 111 с.
- Банников А.Ф. Ископаемые ставридовидные и ворон-рыбы СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 244. 108 с.
- Банников А.Ф. Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые колючеперые рыбы (Teleostei, Acanthopterygii). М.: ГЕОС, 2010. LXI+244 с.
- Банников А.Ф. Новый род семейства Palaeocentrotidae (Teleostei, Lampridiformes) из олигоцена Северного Кавказа и замечания о других ископаемых Veliferoidei // Палеонтол. журн. 2014. № 6. С. 50–58.
- Банников А.Ф. Фауна рыб из базального эоцена Кабардино-Балкарии (р. Хеу) // 100-летие Палеонтологического общества России. Проблемы и перспективы палеонтологических исследований. Матер. LXII сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2016. С. 217–218.
- Банников А.Ф. Развитие и смена фаун костистых рыб в эоцене Тетиса // Геология и биоразнообразие Тетиса и Восточного Паратетиса. Матер. Всеросс. научно-практич. конф. 23–26 июля 2017 г., Горячий Ключ / Ред. Попов С.В. Горячий Ключ, 2017. С. 7–10.
- Банников А.Ф. Фауна костистых рыб из бартона (верхи среднего эоцена) Северного Кавказа (р. Пшеха) // Тр. Палеонтол. об-ва. Т. 1 / Ред. С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН, 2018а. С. 7–14.
- Банников А.Ф. Новый род и вид строматеевидных рыб (Perciformes, Stromateoidei) из нижнего олигоцена Се-

- верного Кавказа // Палеонтол. журн. 20186. № 6. С. 41–49.
- Банников А.Ф.* Раннесарматские (волынские) костистые рыбы Восточного Паратетиса // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Матер. LXV сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2019. С. 207–209.
- Банников А.Ф.* Новое местонахождение тарханских (нижний–средний миоцен) костистых рыб на Северо-Западном Кавказе // Биогеография и эволюционные процессы. Матер. LXVI сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2020. С. 214–216.
- Банников А.Ф.* Новый вид строматеевых рыб (Perciformes, Stromateoidei) рода *Pinichthys* из тархана (низы среднего миоцена) Северо-Западного Кавказа // Палеонтол. журн. 2021. № 6. С. 84–90.
- Габелая Ц.Д.* Рыбы плиоценовых отложений Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1976. 112 с.
- Данильченко П.Г.* Костистые рыбы майкопских отложений Кавказа // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1960. Т. 78. 208 с.
- Данильченко П.Г.* Рыбы дабаханской свиты Грузии // Палеонтол. журн. 1962. № 1. С. 111–126.
- Данильченко П.Г.* Рыбы верхнего палеоцена Туркмении // Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных / Ред. Обручев Д.В. М.: Наука, 1968. С. 113–156.
- Музылев Н.Г.* Аноксические события палеоцена–среднего эоцена // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1 / Ред. Розанов А.Ю., Семихатов М.А. М.: Недра, 1994. С. 160–166.
- Попов С.В., Табачникова И.П., Банников А.Ф. и др.* Лектостратотип майкопской серии по р. Белая выше г. Майкопа (Западное Предкавказье) в его олигоценовой части // Стратигр. Геол. корреляция. 2019. Т. 27. № 3. С. 70–92.
- Adolfson J.S., Milàn J., Friedman M.* Review of the Danian vertebrate fauna of southern Scandinavia // Bull. Geol. Soc. Denmark. 2017. V. 65. P. 1–23.
- Afsari S., Yazdi M., Bahrami A., Carnevale G.* A new deep-sea hatchetfish (Teleostei: Stomiiformes: Sternoptychidae) from the Eocene of Ilam, Zagros Basin, Iran // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 2014. V. 53. № 1. P. 27–37.
- Alfaro M.E., Faircloth B.C., Harrington R.C. et al.* Explosive diversification of marine fishes at the Cretaceous–Palaeogene boundary // Nature Ecol. Evol. 2018. V. 2. P. 688–696.
- Alvarado-Ortega J., Cuevas-García M., Melgarejo-Damián M.P. et al.* Paleocene fishes from Palenque, Chiapas, southeastern Mexico // Palaeontol. Electron. 2016. 18.2.39A. P. 1–22.
- Andelković J.S.* Tertiary fishes of Yugoslavia. A stratigraphic-paleontologic-paleoecological study // Palaeontol. Jugosl. 1989. Sv. 38. S. 1–121.
- Arambourg C.* Résultats scientifiques de la Mission C. Arambourg en Syrie et en Iran (1938–1939). II. Les poissons oligocènes de l'Iran // Notes Mém. Moyen-Orient. 1967. T. 8. P. 9–210.
- Arcila D., Tyler J.C.* Mass extinction in tetraodontiform fishes linked to the Palaeocene–Eocene thermal maximum // Proc. Roy. Soc. B. 2017. V. 284: 20171771. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1771>
- Argyriou T., Davesne D.* Offshore marine actinopterygian assemblages from the Maastrichtian–Paleogene of the Pindos Unit in Eurytania, Greece // PeerJ. 2021. 9:e10676. <https://doi.org/10.7717/peerj.10676>
- Baciu D.-S., Bannikov A.F., Tyler J.C.* Revision of the fossil fishes of the family Zeidae (Zeiformes) // Boll. Mus. Civ. Stor. Natur. Verona. Geol. Paleontol. Preist. 2005. V. 29. P. 95–128.
- Bannikov A.F.* The succession of the Tethys fish assemblages exemplified by the Eocene localities of the southern part of the former USSR // Kaupia. Darmst. Beitr. Naturgesch. 1993. Heft 2. P. 241–246.
- Bannikov A.F.* Fishes from the Eocene of Bolca, northern Italy, previously classified with the Chaetodontidae (Perciformes) // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona, 2004. V. 10. P. 55–74.
- Bannikov A.F.* New cardinalfishes (Perciformes, Apogoniidae) from the Eocene of Bolca, northern Italy // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona, 2005. V. 11. P. 119–140.
- Bannikov A.F.* Revision of the atheriniform fish genera *Rhamphognathus* Agassiz and *Mesogaster* Agassiz (Teleostei) from the Eocene of Bolca, northern Italy // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona, 2008. V. 12. P. 77–97.
- Bannikov A.F.* The systematic composition of the Eocene actinopterygian fish fauna from Monte Bolca, northern Italy, as known to date // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona, 2014. V. 15. P. 23–33.
- Bannikov A.F., Carnevale G.* †*Carlomonnus quasigobius* gen. et sp. nov.: the first gobioid fish from the Eocene of Monte Bolca, Italy // Bull. Geosci. 2016. V. 91. № 1. P. 13–22.
- Bannikov A.F., Sorbini C.* Preliminary note on a Lower Paleocene fish fauna from Trebiciano (Trieste – North-eastern Italy) // Atti Mus. Civ. Stor. Natur. Trieste. 2000. V. 48. P. 15–30.
- Bannikov A.F., Tyler J.C.* *Caprovesposus* from the Oligocene of Russia: the pelagic acronurus presettlement stage of a surgeonfish (Teleostei: Acanthuridae) // Proc. Biol. Soc. Wash. 1992. V. 105. № 4. P. 810–820.
- Bannikov A.F., Tyler J.C., Arcila D., Carnevale G.* A new family of gymnodont fish (Tetraodontiformes) from the earliest Eocene of the Peri-Tethys (Kabardino-Balkaria, northern Caucasus, Russia) // J. Syst. Palaeontol. 2016 (2017). V. 15. № 2. P. 129–146. <https://doi.org/10.1080/14772019.2016.1149115>
- Bellwood D.R.* The Eocene fishes of Monte Bolca: the earliest coral reef fish assemblage // Coral Reefs. 1996. V. 15. P. 11–19.
- Bellwood D.R., Goatley C.H., Bellwood O.* The evolution of fishes and corals on reefs: form, function and interdependence // Biol. Rev. 2017. V. 92. P. 878–901.
- Bonde N.* The fishes of the Mo-Clay formation (Lower Eocene) // Medd. Dan. Geol. Foren. 1966. Bd 16. P. 198–202.
- Bonde N.* Moler – Its Origin and Its Fossils Especially Fishes. Nykøbing Mors: SKAMOL, 1987. 52 p.
- Bratishko A., Schwarzshans W., Vernyhorova Y.* The endemic marine fish fauna from the Eastern Paratethys reconstructed from otoliths from the Miocene (middle Sarmatian s.l.; Bessarabian) of Jurkine (Kerch Peninsula, Crimea) // Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 2023. V. 129. № 1. P. 111–184.
- Cantalice K.M., Alvarado-Ortega J.* *Eekaulostomus cuevasae* gen. and sp. nov., an ancient armored trumpetfish (Aulostomoidea) from Danian (Paleocene) marine deposits of

- Belisario Domínguez, Chiapas, southeastern Mexico // *Palaeontol. Electron.* 2016. 19.3.53A. P. 1–24.
- Cantalice K.M., Alvarado-Ortega J., Alaniz-Galvan A.* Paleoserranus lakamhae gen. et sp. nov., a Paleocene seabass (Perciformes: Serranidae) from Palenque, Chiapas, southeastern Mexico // *J. South Amer. Earth Sci.* 2018. V. 83. P. 137–146.
- Carnevale G., Bannikov A.F., Landini W., Sorbini C.* Volhynian (early Sarmatian sensu lato) fishes from Tsurevsky, North Caucasus, Russia // *J. Paleontol.* 2006. V. 80. № 4. P. 684–699.
- Carnevale G., Bannikov A.F., Marramà G. et al.* The Pesciara-Monte Postale *Fossil-Lagerstätte*: 2. Fishes and other vertebrates // *The Bolca Fossil-Lagerstätten: A window into the Eocene World*. Modena, 2014. P. 37–63 (*Rend. Soc. Paleontol. Ital.* № 4).
- Carnevale G., Johnson G.D.* A Cretaceous cusk-eel (Teleostei, Ophidiiformes) from Italy and the Mesozoic diversification of percomorph fishes // *Copeia*. 2015. V. 103. № 4. <https://doi.org/10.1643/CI-15-236>
- Carnevale G., Pellegrino L., Tyler J.C.* Chapter 1. Evolution and fossil record of the ocean sunfishes // *The Ocean Sunfishes: Evolution, Biology and Conservation* / Eds. Thys T.M., Hays G.C., Houghton J.D.R. Boca Raton: CRC Press, 2021. P. 1–17.
- Casier E.* Faune ichthyologique du London Clay. L.: Trustees of the Brit. Mus. (*Hatur. Hist.*), 1966. 403 p.
- Chanet B.* A cladistic reappraisal of the fossil flatfishes record consequences on the phylogeny of the Pleuronectiformes (Osteichthyes: Teleostei) // *Ann. Sci. Natur. Zool.* 13 sér. 1997. V. 18. Fasc. 3. P. 105–117.
- Chen W.-J., Santini F., Carnevale G. et al.* New insights on early evolution of spiny-rayed fishes (Teleostei: Acanthomorpha) // *Frontiers in Mar. Sci.* 2014. V. 1. Art. 53. <https://doi.org/10.3389/fmars.2014.00053>
- Ciobanu M.* Fauna fosilă din Oligocenul de la Piatra Neamț. București: Acad. R.S.R., 1977. 159 p.
- Dalla Vecchia F.M.* I dinosauri del Villaggio del Pescatore (Trieste): Qualche aggiornamento // *Atti Mus. Civ. Stor. Natur. Trieste*. 2008. V. 53 suppl. P. 111–130.
- El-Sayed S., Friedman M., Anan T. et al.* Diverse marine fish assemblages inhabited the paleotropics during the Paleocene-Eocene thermal maximum // *Geology*. 2021. V. 49. № 8. P. 993–998.
- Fierstine H.L.* Fossil history of billfishes (Xiphoidei) // *Bull. Mar. Sci.* 2006. V. 79. № 3. P. 433–453.
- Fierstine H.L.* A fossil skull of the extant blue marlin (*Makaira nigricans* Lacepède, 1802) from the late Miocene of Orange County, California // *Bull. S. Calif. Acad. Sci.* 2008. V. 107. № 2. P. 45–56.
- Fierstine H.L., Monsch K.A.* Redescription and phylogenetic relationships of the family Blochiidae (Perciformes: Scombroidei), Middle Eocene, Monte Bolca, Italy // *Studia. giacim. terz. Bolca. Verona*, 2002. V. 9. P. 121–163.
- Friedman M.* Explosive morphological diversification of spiny-finned teleost fishes in the aftermath of the end-Cretaceous extinction // *Proc. Roy. Soc. B.* 2010. V. 277. P. 1675–1683.
- Friedman M.* Osteology of †*Heteronectes chaneti* (Acanthomorpha, Pleuronectiformes), an Eocene stem flatfish, with a discussion of flatfish sister-group relationships // *J. Vertebr. Paleontol.* 2012. V. 32. P. 735–756.
- Friedman M., Carnevale G.* The Bolca Lagerstätten: shallow marine life in the Eocene // *J. Geol. Soc.* 2018. V. 175. № 4. P. 569–579.
- Friedman M., Beckett H.T., Close R.A., Johanson Z.* The English Chalk and London Clay: two remarkable British bony fish Lagerstätten // *Arthur Smith Woodward: His Life and Influence on Modern Vertebrate Palaeontology* / Eds. Johanson Z., Barrett P.M., Richter M., Smith M. L., 2016. P. 165–200 (*Geol. Soc. Lond. Spec. Publ.* № 430).
- Friedman M., Sallan M.C.* Five hundred million years of extinction and recovery: a phanerozoic survey of large-scale diversity patterns in fishes // *Palaeontology*. 2012. V. 55. Pt 4. P. 707–742.
- Gallo V., Salgado de Carvalho M.S., Souto A.A.* A possible occurrence of Diodontidae (Teleostei, Tetraodontiformes) in the Upper Cretaceous of the Paraíba Basin, northeastern Brazil // *Cret. Res.* 2009. V. 30. P. 599–604.
- Gavrilov Yu.O., Shcherbinina E.A., Oberhänsli H.* Paleocene-Eocene boundary events in the northeastern Peritethys // *Causes and consequences of globally warm climates in the Early Paleogene* / Eds. Wing S.L., Gingerich P.D., Schmitz B., Thomas E. Boulder, Colorado, 2003. P. 147–168 (*Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.* № 369).
- Ghezlyagh A., Harrington R.C., Burress E.D. et al.* Prolonged morphological expansion of spiny-rayed fishes following the end-Cretaceous // *Nature Ecol. & Evol.* 2022. V. 6. P. 1211–1220.
- Giusberti L., Bannikov A.F., Boscolo Galazzo F. et al.* A new *Fossil-Lagerstätte* from the Lower Eocene of Lessini Mountains (northern Italy): A multidisciplinary approach // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2014. V. 403. P. 1–15.
- Gosline W.A.* The suborders of perciform fishes // *Proc. U. S. Natl. Mus.* 1968. V. 124. P. 1–78.
- Haghipour A., Brants A.* Eocene fish remains from the Pabdeh Formation north of Ilam // *Rep. Geol. Surv. Iran.* 1971. № 4. P. 81–107.
- Kotlarczyk J., Jerzmańska A., Świdnicka E., Wiszniowska T.* A framework of ichthyofaunal ecostratigraphy of the Oligocene–Early Miocene strata of the Polish Outer Carpathian basin // *Ann. Soc. Geol. Pol.* 2006. V. 76. № 1. P. 1–111.
- Marramà G., Bannikov A.F., Tyler J.C. et al.* Controlled excavations in the Pesciara and Monte Postale sites provide new insights about the palaeoecology and taphonomy of the fish assemblages of the Eocene Bolca Konservat-Lagerstätte, Italy // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2016. V. 454. P. 228–245.
- Marramà G., Giusberti L., Carnevale G.* A Rupelian coral reef fish assemblage from the Venetian Southern Alps (Berici Hills, NE Italy) // *Riv. Ital. Paleontol. Stratigr.* 2022. V. 128. № 2. P. 469–513.
- Monsch K.A.* A revision of scombrid fishes (Scombroidei, Perciformes) from the Middle Eocene of Monte Bolca, Italy // *Palaeontology*. 2006. V. 49. Pt 4. P. 873–888.
- Monsch K.A., Bannikov A.F.* New taxonomic synopses and revision of the scombrid fishes (Scombroidei, Perciformes), including billfishes, from the Cenozoic of territories of the former USSR // *Earth Environ. Sci. Trans. Roy. Soc. Edinburgh.* 2012 (2011). V. 102. P. 253–300.
- Nelson J.S.* *Fishes of the World*. 4th ed. Hoboken, NJ: Wiley, 2006. 601 p.

- Nolf D.* The Diversity of Fish Otoliths, Past and Present. Brussels: Roy. Belg. Inst. Natur. Sci., 2013. 222 p.
- Popov S.V., Golovina L.A., Palcu D.V. et al.* Neogene regional scale of the Eastern Paratethys, stratigraphy and paleontological basis // *Paleontol. J.* 2022. V. 56. № 12. P. 1557–1720.
<https://doi.org/10.1134/S0031030122120024>
- Přikryl T., Bannikov A.F., Grădianu I. et al.* Revision of the family Propercariidae (Perciformes, Stromateoidei) with description of a new species from the Oligocene of the Carpathians // *C. R. Palevol.* 2014. T. 13. Fasc. 8. P. 691–700.
- Rosen D.E.* Interrelationships of higher euteleostean fishes // *Interrelationships of fishes* / Eds. Greenwood P.H. et al. L.: Acad. Press, 1973. P. 397–513 (*Zool. J. Linn. Soc.* V. 53. Suppl. 1).
- Santini F., Tyler J.C.* A phylogeny of the families of fossil and extant tetraodontiform fishes (Acanthomorpha, Tetraodontiformes), Upper Cretaceous to Recent // *Zool. J. Linn. Soc.* 2003. V. 139. P. 565–617.
- Schröder A.E., Rasmussen J.A., Møller P.R., Carnevale G.* A new beardfish (Teleostei, Polymixiiformes) from the Eocene Fur Formation, Denmark // *J. Vertebr. Paleontol.* 2022. e2142914.
- Schultz O.* Taxonomische Neugruppierung der Überfamilie Xiphioidea (Pisces, Osteichthyes) // *Ann. Naturhist. Mus. Wien.* A. 1987. Bd 89. S. 95–202.
- Schultz O.* Catalogus fossilium Austriae. Bd 3. Pisces / Ed. W.E. Piller. Wien: Verl. Österr. Akad. Wiss., 2013. 576 s.
- Schwarzhan W.* Otoliths from the Maastrichtian of Bavaria and their evolutionary significance // *Mesozoic fishes – systematics and paleoecology* / Eds. Arratia G., Viohl G. München: Verlag Dr. F. Pfeil, 1996. P. 417–431.
- Shcherbinina E., Gavrilov Y., Iakovleva A. et al.* Environmental dynamics during the Paleocene–Eocene thermal maximum (PETM) in the northeastern Peri-Tethys revealed by high-resolution micropaleontological and geochemical studies of a Caucasian key section // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2016. V. 486. P. 60–81.
- Sluijs A., Brinkhuis H., Crouch E.M. et al.* Eustatic variations during the Paleocene–Eocene greenhouse world // *Paleoceanogr. Palaeoclimatol.* 2008. V. 23. № 4. PA4216.
<https://doi.org/10.1029/2008PA001615>
- Solé F., Noiret C., Desmares D. et al.* Reassessment of historical sections from the Paleogene marine margin of the Congo Basin reveals an almost complete absence of Danian deposits // *Geosci. Frontiers.* 2019. V. 10. P. 1039–1063.
- Sorbini L., Bannikov A.* A new percopsiform-like paracanthopterygian fish from the Early Paleocene of Trieste province, North-Eastern Italy // *Atti Mus. Civ. Stor. Natur. Trieste.* 1996. V. 47. P. 309–317.
- Stiassny M.L.J., Wiley E.O., Johnson G.D., de Carvalho M.R.* Gnathostome fishes // *Assembling the Tree of Life* / Eds. Cracraft J., Donoghue M.J. N.Y.: Oxford Univ. Press, 2004. P. 410–429.
- Stinton F.-C.* On the study of Tertiary fish otoliths // *Colloque sur l'Éocène.* Paris, Mai 1968. P., 1968. P. 153–163 (*Mém. Bureau Rech. Géol. Min.* № 58).
- Troyer E.M., Betancur R.R., Hughes L.C. et al.* The impact of paleoclimatic changes on body size evolution in marine fishes // *PNAS.* 2022. V. 119. № 29. e2122486119.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2122486119>
- Tyler J.C., Bronzi P., Ghiandoni A.* The Cretaceous fishes of Nardò 11°. A new genus and species of Zeiformes, *Cretazeus rinaldii*, the earliest record for the order // *Boll. Mus. Civ. Stor. Natur. Verona. Geol. Paleontol. Preist.* 2000. V. 24. P. 11–28.
- Tyler J.C., Jerzmańska A., Bannikov A.F., Świdnicki J.* Two new genera and species of Oligocene spikefishes (Tetraodontiformes: Triacanthodidae), the first fossils of the Holaridiinae and Triacanthodinae // *Smithson. Contrib. Paleobiol.* 1993. № 75. 27 p.
- Tyler J.C., Križnar M.* A new genus and species, *Slovenitriacanthus saksidai*, from southwestern Slovenia, of the Upper Cretaceous basal tetraodontiform fish family Cretatriacanthidae (Plectoretacicoidea) // *Boll. Mus. Civ. Stor. Natur. Verona. Geol. Paleontol. Preist.* 2013. V. 37. P. 45–56.
- Tyler J.C., Patterson C.* The skull of the Eocene *Triodon antiquus* (Triodontidae; Tetraodontiformes): similar to that of the Recent threetooth pufferfish *T. macropterus* // *Proc. Biol. Soc. Wash.* 1991. V. 104. № 4. P. 878–891.
- Tyler J.C., Santini F.* Review and reconstructions of the tetraodontiform fishes from the Eocene of Monte Bolca, Italy, with comments on related Tertiary taxa // *Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona.* 2002. V. 9. P. 47–119.
- Zorzin R., Bannikov A.F., Fornaciari E. et al.* Il giacimento a pesci e piante fossili dell'Eocene inferiore di Monte Solane (Verona) // *Boll. Mus. Civ. Stor. Natur. Verona. Geol. Paleontol. Preist.* 2011. V. 35. P. 57–64.

On the Evolution of Some Groups of Marine Bony Fishes in the Cenozoic of the Tethys and Paratethys

A. F. Bannikov¹, I. G. Erebakan^{1, 2}

¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

²*Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Moscow, 119991 Russia*

Data on the principal Cenozoic localities of marine bony fishes (represented by skeletal remains, not otoliths) from the territory of the development of the Tethys and Paratethys are presented. The historical development of many supra-generic taxa of the higher Teleostei (spiny-rayed) in the Cenozoic basins of the Tethys and Paratethys has been traced. The available paleontological data do not confirm the appearance of most lineages of “crown Acanthomorpha” (and even “crown Percomorpha”) already at the end of the Cretaceous, as indicated by the time-calibrated molecular phylogeny.

Keywords: Teleostei, Percomorpha, evolution, Tethys, Paratethys, Paleogene, Neogene