

АКАДЕМИЯ НАУК СССР ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

Я. И. Старобогатов  
ФАУНА МОЛЛЮСКОВ

и зоогеографическое  
районирование  
континентальных  
водоемов  
земного шара

Издательство «НАУКА»  
Ленинградское отделение  
Ленинград 1970  
УДК 791.9 (SS) : S94

**Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Старобогатов Я. И. 1970. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 1—372.**

В книге обсуждается распространение всех семейств моллюсков, отмеченных в континентальных водоемах, специфика закономерностей распространения фауны внутренних водоемов и вопрос о различиях в распространении групп животных, имеющих разную способность к расселению. На основе анализа современных и прошлых ареалов моллюсков, населяющих пресные и солоноватые водоемы земного шара, сделана попытка дать детальное зоогеографическое районирование континентальных водоемов, включающее деление на области, подобласти и провинции. В характеристику каждой области входит краткий обзор сведений по истории ее фауны. Приложение посвящено некоторым вопросам построения системы пресноводных и солоновато-водных *Rissoacea* и наяд (т. е. *Unionacea* в широком смысле). Илл. — 40, табл. — 12, библиограф. — 1033 назв.

Ответственный редактор *А. А. СТЕЛКОВ*

## Предисловие

Предлагаемая книга представляет собой попытку наметить основные черты зоогеографического разделения (районирования) континентальных водоемов земного шара. В этой связи нужно подчеркнуть, что вопросам районирования суши и моря посвящена обширная литература, тогда как по районированию пресных водоемов имеется лишь сравнительно небольшое число исследований, да и то посвященных по преимуществу водоемам северного умеренного пояса и Австралии. Поэтому предлагаемая работа — лишь первая попытка изложить детальное районирование водоемов всех континентов. Задача, поставленная перед собой автором, решалась им на основе анализа распространения моллюсков — группы, богатой видами, обитающей в водоемах почти всех типов и хорошо представленной в ископаемом состоянии. Такой анализ мог быть осуществлен лишь в результате изучения современных и ископаемых фаун нашей страны, а также знакомства с фаунами других стран. Большое значение при этом имела работа с обширной коллекцией моллюсков, хранящейся в Зоологическом институте АН СССР. Здесь автор имел возможность детально ознакомиться с представителями более чем 400 родов моллюсков из 600 с небольшим, населяющих континентальные водоемы мира. Немалое значение имело и знакомство с коллекциями ископаемых моллюсков и прежде всего с крупнейшими из них, хранящимися во Всесоюзном геологоразведочном институте, Палеонтологическом институте АН СССР и Лаборатории континентальных образований Института геологии и геохронологии докембрия.

Районирование в конечном счете — это обобщение результатов зоогеографического исследования современных и вымерших фаун, поэтому при его изложении приходится обсуждать целый ряд наиболее общих вопросов зоогеографии и истории фаун. Чтобы не усложнять изложения, все эти вопросы рассматриваются вместе в особом разделе книги.

Сознавая несовершенство предлагаемой работы, автор надеется, однако, что она будет интересна не только для малакологов, но и вообще для всех лиц, интересующихся распространением пресноводных животных и историей фаун континентальных водоемов, в том числе и для довольно широкого круга лиц, "сталкивающихся в своей работе с палеонтологией и биостратиграфией.

Работа вряд ли могла бы быть завершена без дружеской помощи и советов целого ряда исследователей, из которых в первую очередь следует

назвать Л. А. Зенкевича, В. И. Жадина, Е. Ф. Гурьянову, Я. А. Бирштейна, Г. У. Линдберга, А. Г. Эберзина, М. М. Кожова, Л. А. Невескую, А. А. Стеклова. Большую работу по редактированию рукописи этой книги проделал А. А. Стрелков. Наконец, важное значение имели дружеские дискуссии по поводу тех или иных положений, высказанных в этой работе. Как участников таких дискуссий хочется упомянуть О. Г. Кусакина, А. Н. Голикова, К. Н. Несиса, В. Н. Яковлева, Л. Б. Ильину, С. М. Попову, У. Н. Мадерни. При подготовке рукописи к печати существенную помощь автору оказала Т. А. Платонова. Большую помощь в работе с коллекциями Зоологического института АН СССР автору оказала А. С. Довгялло.

Автор считает своим приятным долгом принести всем перечисленным лицам свою сердечную благодарность.

# Введение

## БИОГЕОГРАФИЯ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ

Общеизвестно, что разные участки поверхности нашей планеты населены неодинаковыми живыми организмами. Это связано не только с тем, что природные условия в разных частях земли очень различны, но также и со сложностью тех процессов, которые, вместе взятые, составляют историю развития живого населения тех или иных районов нашей планеты. Закономерности размещения жизни на земном шаре и в связи с этим историю расселения животных и растений, развитие фауны и флоры земной поверхности изучает биогеография, наука, сформировавшаяся на контакте биологии — науки о жизни, и географии — науки о земной поверхности и разнообразных процессах, происходящих на ней.

В силу исторических особенностей развития науки, в связи с разным подходом к животным и растениям как к различным объектам изучения сложилось деление единой науки биогеографии на две — фито- и зоогеографию. Это деление до некоторой степени условно, поскольку закономерности распространения живых организмов едины. В то же время оно значительно облегчает исследовательскую работу, связывая биогеографию с двумя большими отраслями науки о живой природе — зоологией и ботаникой и в какой-то степени способствуя вовлечению специалистов-зоологов и ботаников в изучение закономерностей географического размещения жизни.

Изучение законов географического распространения организмов, анализ различий между органическим миром разных районов и познание путей и причин возникновения этих различий — один из важнейших вопросов в гигантской проблеме освоения биологических ресурсов нашей страны. Только всесторонне изучив зоогеографические и фитогеографические законы, можно планомерно реконструировать флору и фауну путем акклиматизации новых форм или наиболее полно использовать наличную фауну и флору. Только зная биогеографические особенности различных районов, можно правильно подобрать объекты для акклиматизации. Не менее важны биогеографические, точнее, зоогеографические сведения и для решения ряда проблем ветеринарии и медицины. Ряд мероприятий по борьбе с опаснейшими паразитарными заболеваниями человека и домашних животных невозможен без точного знания географического распространения животных — хозяев данного паразита, а подчас и родственных им видов. Хозяйственное освоение новых районов обычно предусматривает медицинское и ветеринарное исследование их с точки зрения возможных паразитарных инвазий. В этой работе опять же Существенную помощь может оказать знание зоогеографических особенностей осваиваемых районов.

Парадоксом может прозвучать утверждение о важности знания биогеографических закономерностей для разведки полезных ископаемых. Однако на деле это именно так. В изыскательских работах решающую роль играет стратиграфическое расчленение толщ и их синхронизация с другими хорошо изученными пластами. Главный метод, который применяется для этой цели, — биостратиграфический — сопоставление остатков организмов, найденных в пластах. В наиболее простом случае весь набор организмов в сравниваемых слоях оказывается тождественным. Однако чаще наблюдаются различия и обычно тем большие, чем дальше друг от друга встречены сравниваемые пласты. Тут уже без знания биогеографических закономерностей, без представления о путях развития фауны или флоры трудно решить, имеем ли мы дело с синхронными отложениями или последовательными или же с пластами, имеющими лишь случайное сходство. В этой связи особенно показательны, что наибольшее число палеофаунистических и палеозоогеографических исследований по кайнозойским фаунам сделано для важнейших нефтеносных районов юга СССР.

Зоогеография моря и зоогеография суши давно уже выросли в самостоятельные науки, по каждой из которых имеется обширная литература. Менее повезло в этом отношении зоогеографии континентальных водоемов. Долгое время считалось, что распространение организмов, населяющих континентальные водоемы, подчинено тем же закономерностям, что и распространение животных суши. Этот взгляд бытует и по сей час. Однако, как убедительно показали акад. Л. С. Берг (1916, 1923, 1926, 1932, 1933, 1934а, 1934б, 1940а; 1940б, 1949), А. В. Мартынов (1929), Я. А. Бирштейн (Бобринский, Зенкевич, Бирштейн, 1946), такой взгляд легко опровергается анализом распространения пресноводных животных.

Обычно в подтверждение взглядов о том, что распространение наземных и пресноводных животных подчиняется одним и тем же закономерностям, приводят факты совпадения некоторых зоогеографических границ. Такие совпадения не удивительны, поскольку морские проливы и горные хребты — не меньшие препятствия для расселения пресноводных животных, чем наземных. Однако если мы обратим внимание на относительно невысокие, но достаточно устойчивые во времени водоразделы, то выяснится, что последние, будучи в ряде случаев очень значительными границами в пресноводной зоогеографии, малосущественны, а подчас и вовсе незаметны как границы в наземной. В качестве примера можно указать на водораздел, ограничивающий с севера и запада бассейн Амура (в

пресноводной зоогеографии это граница между палеарктической и сино-индийской фаунами) и Смоленско-Московскую гряду (граница распространения балтийских пресноводных видов). Даже морские проливы, если они имеют сложную геологическую историю, могут иметь резко различное значение как границы для наземной и пресноводной фаун. Это нетрудно видеть, если сопоставить степень близости между собой наземных и пресноводных фаун Евразии и Северной Америки.

Существуют и такие закономерности распространения фауны континентальных водоемов, которые вообще не имеют аналогов среди закономерностей, свойственных фауне суши. К числу таких относятся, например, сходство фаун побережий одного океана и заметное различие фаун берегов одного континента, омываемых разными океанами. Другая такая же закономерность — наличие в гигантских озерах сменяющих друг друга по вертикали фаунистических комплексов. Аналоги обоих явлений нужно искать не на суше, а в море.

Таким образом, мы вслед за Л. С. Бергом считаем, что зоогеография континентальных водоемов имеет свои особые закономерности и в связи с этим имеет полное право на существование как отдельная ветвь науки о распространении жизни на Земле. В этой связи и районирование, как суммарное изложение отличий в фауне разных участков поверхности Земли, основанное на изучении современного и прошлого распространения организмов и его закономерностей, должно быть для континентальных водоемов отличным от районирования суши.

Объектом зоогеографического исследования мы избрали моллюсков. Эта группа животных представлена в континентальных водах земного шара значительным числом видов и встречается в водоемах самых различных типов, достигая подчас столь массового развития, что становится главнейшей группой пресноводного бентоса. Кроме того, весьма важно, что моллюски, обладая известковой раковиной, хорошо сохраняются в ископаемом состоянии. Многие из них оказываются для ряда горизонтов руководящими (т. е. пригодными для распознавания горизонта) окаменелостями и поэтому достаточно подробно описаны в палеонтологической литературе.

Таким образом, изучая моллюсков континентальных водоемов, можно получить сведения как о современном их распространении, так и о находках в отложениях прошлых геологических эпох, что существенно облегчает и вскрытие общих зоогеографических закономерностей, и реконструкцию процессов становления фауны.

Не ставя себе непосильной задачи изложить в этой книге все, что известно науке о распространении моллюсков, населяющих континентальные водоемы, мы ограничимся лишь одним — районированием водоемов земного шара, тем более что в процессе изложения основ районирования и предлагаемой нами системы придется в той или иной степени затронуть все важнейшие вопросы зоогеографии континентальных вод. Моллюски в силу медленности их расселения и хорошей сохранности в ископаемом состоянии позволяют легче выявить фаунистические особенности отдельных районов и разработать систему районирования (а в других случаях дополнить или перестроить существующие системы).

Излагая систему районирования континентальных водоемов, мы надеемся, что ознакомление с ней широких кругов гидробиологов, зоогеографов и палеонтологов позволит им в дальнейшем использовать ее при разработке конкретных вопросов истории и распространения региональных фаун и, весьма вероятно, со временем во многом уточнить ее.

Сведения о распространении организмов, населяющих континентальные водоемы, очень многочисленны. Однако такие данные обычно разбросаны в неисчерпаемой систематической литературе как сведения о местонахождениях обсуждаемых там видов и других таксономических единиц. В то же время специальных работ по биогеографии и особенно по районированию континентальных водоемов сравнительно немного. Еще меньше делалось попыток районировать водоемы больших участков земной поверхности, охватывающих несколько континентов. Как пример одной из самых ранних таких попыток можно назвать работу Симпсона (Sinipson, 1900), в которой он на основании изучения крупных двустворчатых моллюсков — наяд (куда относятся наши перловицы и беззубки) предлагает деление земной поверхности на области применительно к континентальным водоемам.

Значительно более результативным оказался опыт районирования Евразии и Северной Америки на основании фауны рыб, изложенный в многочисленных работах Л. С. Берга (1909, 1912, 1916, 1923, 1926, 1932, 1933, 1934а, 1934б, 1.940а, 1949). Для нас особенно важно, что построенная Л. С. Бергом система принята рядом отечественных зоологов и применялась при анализе распространения некоторых других групп организмов, в том числе и моллюсков (В. И. Жадин, 1933, 1935, 1938, 1948, 1952). К сожалению, Л. С. Берг не успел разработать с той же тщательностью свою систему для всех континентальных водоемов мира. Весьма интересная схема районирования пресных вод по фауне ручейников была предложена А. В. Мартыновым (1924).

В зарубежной литературе, кроме работы Симпсона, имеются только попытки районирования отдельных континентов. Некоторые из таких попыток весьма успешны и сохраняют свое значение до настоящего времени. Из числа таких работ следует назвать в первую очередь схему районирования Северной Америки, разработанную Уолкером и Бекером (Baker, 1911), а также уточнения к этому районированию для Дальнего Запада США, предложенные Гендерсоном (Henderson, 1931). Особого

внимания заслуживает также схема районирования континентальных водоемов Австралии, разработанная Айрдейлом и Уитли (Iredale a. Whitley, 1938; Iredale, 1943; Whitley, 1947, 1959; McMichael a. Iredale, 1959) на основе изучения фауны некоторых моллюсков и рыб и широко использованная в дальнейшем при анализе распространения австралийских наяд (McMichael a. Hiscock, 1958). Эта система районирования настолько хорошо согласуется с данными о распространении всех австралийских пресноводных моллюсков, что мы ее принимаем в нашей работе почти без изменений.

Такая малочисленность работ по районированию континентальных водоемов связана прежде всего с обсуждавшимся выше взглядом о том, что самостоятельного районирования для таких водоемов существовать не может, а распространение пресноводных организмов хорошо укладывается в зоогеографическое районирование суши.

В этой связи и работы по зоогеографии моллюсков посвящены наземным и пресноводным формам вместе. К числу таких работ относится обстоятельная сводка Кобельта (Kobelt, 1897, 1898a) по Евразии, работы Пилсбри и Бекерта (Pilsbry a. Bequaert, 1927) и Хааса (Haas, 1936) по Африке, Пилсбри (Pilsbry, 1911) по умеренным широтам Южной Америки и другие менее значительные работы, которые будут упомянуты ниже в соответствующих разделах книги. Примерно с таких же позиций Хаас (Haas, 1938) анализирует распространение пресноводных двустворчатых моллюсков.

Особое место в зоогеографической литературе уделено эндемичным фаунам, свойственным Байкалу, Каспию, Охриду,<sup>1</sup> Танганьике, Тити-каке. Резкие отличия моллюсков этих гигантских озер от тех форм, которые населяют соседние водоемы, давно отмечены исследователями. Это вызвало появление значительного числа работ, ставящих целью выявить родственные связи и происхождение фаун таких озер. Подробнее на этих исследованиях мы остановимся в соответствующих разделах нашей книги.

#### ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ БИОГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ

Биогеографическое районирование может основываться на весьма разных принципах. Можно, например, проводить районирование на основе распространения закономерно повторяющихся экологических комплексов животных и растений, обитающих совместно. В этом случае виды массовые, влияющие на облик такого комплекса, будут более важны, нежели виды редкие и малочисленные. Для такого районирования, очевидно, необходимы количественные данные, а само районирование будет описывать распространение биоценозов и ландшафтов. Такой тип районирования, правда в приложении только к растениям, давно известен в географии растений под названием геоботанического районирования;<sup>2</sup> применительно к общебиогеографическим задачам изучения как растительных, так и животных организмов его лучше было бы назвать ландшафтно-биоценологическим районированием.

Районирование может основываться и на совсем ином принципе: все виды независимо от их обилия и встречаемости считаются равноценными и отражающими те процессы, которые составляют сложную историю генезиса конкретной фауны или флоры. Районирование такого типа в географии растений обычно называют собственно фитогеографическим.

Неправильно было бы думать, что этим и ограничиваются возможные подходы к биогеографическому районированию. Задачи развития такой сложной комплексной науки, как география живых организмов, а подчас и конкретные запросы практики могут заставить обратиться к другим принципам.

Совершенно неправомерен вопрос о том, какой же из этих подходов более правилен. В этом отношении характерен пример ботаников, где такой вопрос уже давно не возникает и где системы, построенные на основе двух столь разных подходов, мирно уживаются в пределах одной географии растений. Явления, описываемые при каждом из этих подходов, различны; не одинаково и теоретическое и практическое применение построенных на их основе систем. Так, при обсуждении путей формирования ландшафтов или возможностей использования каких-то природных комплексов для нужд человека приходится обращаться к районированию первого типа. Напротив, при анализе распространения отдельных видов или при изучении путей становления флор и фаун гораздо большее значение имеют системы второго типа.

Мы ниже будем излагать именно систему второго типа. Это связано с тем, что, во-первых, на основании изучения только одной таксономической группы построить ландшафтно-биоценологическое районирование, на наш взгляд, невозможно, тогда как выявить общие закономерности размещения фаунистических комплексов можно, и, более того, эти закономерности будут в общем справедливы для всех других организмов, обитающих в той же среде. Во-вторых, в количественном отношении жизнь в континентальных водоемах земли изучена сравнительно слабо, и сейчас о системе районирования пресных и солоноватых вод, основанной на количественных характеристиках жизни, говорить пока еще рано.

Использование для биогеографического районирования только одной группы животных таит в себе ту опасность, что какие-то биогеографические границы останутся невыявленными или некоторым границам будет придаваться меньшее значение, чем они имеют в действительности. Опасность эта проистекает из различных способностей организмов к расселению и из разной скорости эволюции систематических групп. Использование моллюсков, по нашему мнению, в этом отношении очень

выгодно, поскольку эти животные расселяются довольно медленно. Впрочем, как читатель увидит далее, мы иногда привлекаем и данные о распространении некоторых других групп, и прежде всего ракообразных.

Сущность всякого описательно-биогеографического исследования сводится к выявлению своеобразия фауны или флоры каких-либо районов, причин этого своеобразия и границ самих районов. Анализируя причины своеобразия фаун или флор, можно подойти к тем общим закономерностям, которым подчинено распространение организмов. С другой стороны, выделение районов приводит к построению системы районирования. Поскольку фауны или флоры отдельных участков земной поверхности проявляют разную степень родства друг с другом, такая система неизбежно должна быть иерархической, т. е. состоять из ряда последовательно подчиненных единиц разного ранга. Для выявления таких участков и сопоставления фаун или флор возможны два подхода, дополняющие друг друга, — от видов или других таксономических единиц и их распространения и от участков и состава их фаун или флор.

Первый путь предусматривает сравнение" ареалов видов или родов, реже других единиц, и выявление общих особенностей в изученных ареалах. Это позволяет установить приуроченность таксонов к определенным частям континентов, обнаружить центры наибольшего богатства и разнообразия каждой группы и дать характеристику ареалов по их приуроченности. Когда это достигнуто, можно уже ставить вопрос о том, в каких районах преобладают виды данной приуроченности и тем самым выделять районы и проводить их границы. Достоинством этого пути является то, что на первом этапе (выявление типов ареалов) здесь не играет решающей роли полнота изученности фаун или флор. Всегда найдется значительное число видов или других единиц, ареалы которых известны достаточно полно, чтобы составить представление о разнообразии типов ареалов. Лишь когда мы переходим ко второму этапу (районированию), полнота изученности фаун или флор приобретает важнейшее значение. Недостаток этого метода тот, что он не позволяет оценить значение отрицательных особенностей фаун или флор (отсутствие видов или иных таксонов).

Второй путь — сопоставление списков фаун или флор — требует известных гарантий полноты сравниваемых списков. Он позволяет должным образом оценить как положительные, так и отрицательные особенности фаун, но условием работы здесь является правильное предварительное выделение районов.

Таким образом, оба эти пути дополняют друг друга, и мы в нашей работе использовали их в равной степени.

Во всех случаях анализ фаун или флор можно производить как простым сличением характеристик распространения и списков, так и более точными статистическими методами. Для зоогеографических целей статистические методы предлагались неоднократно (Ekman, 1940; Schilder, 1956). Их общий недостаток — слишком узкие условия применения. В самом деле, будучи методами точными, они требуют точных исходных данных, и недостаточная полнота списка видов может в конечном счете привести к таким результатам статистических выкладок, которым нельзя доверять. Это ограничивает область применения статистических методов только теми случаями, когда имеются достаточно полные списки или когда есть серьезные основания пренебрегать незначительной неполнотой списков.

Мы в своем исследовании применяли статистические методы только для небольшого круга объектов. Именно в связи с зоогеографическим анализом фауны гигантских озер встает вопрос о вертикальных и горизонтальных границах фаунистических комплексов и о степени изолированности этих комплексов друг от друга. Как удалось установить, для этой цели из существующих статистических методов наиболее пригоден метод Престона (F. W. Preston, 1962), который в первую очередь выделяет значение изоляции и позволяет отделить исторические различия фаун от различий, связанных с разными размерами занимаемой этими фаунами площади.

Смысл построений Престона сводится к следующему. Если мы в пределах фаунистически или флористически однородного района возьмем какой-то участок, то число видов, встреченных на нем, будет, очевидно, меньше, чем во всем районе. Беря последовательно участки все большей площади, мы получим из чисел видов в каждом из них ряд возрастающих величин, большая из которых будет тем ближе к общему числу видов во всем районе, чем больше площадь участка.

В общем виде этот ряд величин можно выразить уравнением:

$$N = K \cdot A^z \quad 10$$

Таблица 1 Таблица для нахождения показателей различия (по F. W. Preston, 1962)

(где  $N$  — число видов на участке,  $A$  — площадь его,  $K$  и  $z$  — постоянные величины, не равные нулю), причем наблюдаемые в природе соотношения будут наиболее точно описываться при  $z = 0.27$ .

Если мы сравниваем два участка, с площадями  $A^1$  и  $A^2$  то число видов в каждом из них ( $N^1$  и  $N^2$ ) будет:

$$N^1 = K A^1 \quad \text{и} \quad N^2 = K A^2$$

Если рассматривать эти участки как части одного района, то правомерно считать, что  $N^1 = K(A^1 + A^2)^z$ ,

причем, если получается действительно фаунистически однородный район, то  $z \approx 0.27$ , а если нет, то  $z > 0.27$ .

Из вышеприведенных уравнений площади всех участков определяются как

$$\frac{LU}{NV} = \frac{N^1 I^1}{N^2 I^2} \sim K^{m^1 z} \sim K^{m^2 z} \sim \dots$$

а так как  $A^1 = A^2 = \dots = A^n$ , то справедливо и

$$L^1 / L^2 = (N^1 / N^2)^{1+z}$$

или, разделив обе части равенства на  $N^1 \{z > 0, N^1, N^2\}$

$$L^1 / L^2 = (N^1 / N^2)^{1+z}$$

$$L^1 / L^2 = (N^1 / N^2)^{1+z}$$

Именно последнюю формулу и предлагается использовать для зоо-гео графического сопоставления фаун. При этом, если  $z=0.27$ , то фауна сравниваемых участков в результате свободного обмена пришла в равновесие, т. е. оба участка стали частями одного фаунистически однородного района. Меньшая величина  $z$  свидетельствует в пользу еще большей однородности фауны, тогда как большая говорит о наличии изоляции, препятствующей свободному обмену и установлению равновесия. Это позволяет называть величину  $z$  показателем различия, а величину, дополняющую ее до единицы ( $1-z$ ), — показателем сходства.

Гораздо сложнее вопрос, как найти эту величину  $z$  по исходным данным о составе фауны сравниваемых районов (т. е. по  $N^1, N^2$  и  $L^1, L^2$ ), используя окончательную формулу (обведенную в изложенных выше рассуждениях рамкой). Для этого Престон предлагает несколько способов, причем наиболее прост и удобен из них табличный. Табл. 1 воспроизведена из работы

Престона. По левому ее краю располагается меньшая из величин — и

$z^1$ , а по верхним — большая; на пересечении каждой строки и столбца —  $z^2$

соответствующее значение  $z$  с точностью до пятого десятичного знака. Величины  $z^1$  и  $z^2$  взяты с интервалом 0.02. Так как таблица симметрична, используется только ее половина. Из двух отношений, по кото-торым мы находим показатель различия, одно всегда будет равно или больше 0.5, поскольку общее число видов в двух сравниваемых участках не может более чем вдвое превышать число видов в более богатом из них.

Таким образом, большая из исходных величин соответствует цифрам верхнего края таблицы, а меньшая — цифрам ее левого края. Операция сравнения фаун складывается из следующих этапов:

1. По спискам фаун сравниваемых участков находим число подвидов, видов (или более крупных таксономических единиц, если сравниваются таковые) в каждом из участков и в обоих вместе (имея в виду, что существуют общие для обоих участков виды или группы), т. е.  $N^1, N^2$  и  $N^1+N^2$ .

2. Получаем соотношения, выражающие долю каждой фауны в фауне

обоих участков вместе, т. е. —

$$N^1 / (N^1 + N^2)$$

3. По табл. 1 находим показатель различия ( $z$ ), а, если нужно, вычитая его из единицы, — показатель сходства ( $1-z$ ). Эти показатели в свою очередь удобно располагать в виде таблицы, где величины  $z$  и  $1-z$  помещаются на пересечении строки и столбца, соответствующих сравниваемым участкам. При этом для единства формы показатели различия лучше писать в верхней правой половине таблицы, а показатели сходства — в нижней левой; диагональ при этом остается пустой и ее можно заполнить величинами, выражающими богатство фауны каждого из участков. Обычно можно довольствоваться только верхней правой половиной таблицы.

В качестве иллюстрации этого метода приведем рассчитанную Престо-ном табл. 2.

Таблица 2

Сопоставление фаун зоогеографических областей суши по числу семейств птиц (F. W. Preston, 1962)

Область	Неотро- пическая	Неаркти- ческая	Палеарк- тическая	Эфиопска я	Ориен- тальная	Австра- лийская
Неотропическая .	95	0.38	0.58	0.58	0.56	0.60
Неарктическая .	0.62	67	0.29	0.48	0.47	0.56
Палеарктическая . . .	0.42	0.71	67	0.29	0.32	0.34
Эфиопская	0.42	0.52	0.71	84	0.15	0.42
Ориентальная .	0.44	0.53	0.68	0.85	74	0.27
Австралийская .	0.40	0.44	0.66	0.58	0.73	73

Примечание. Цифры в верхней правой половине таблицы — величины  $z$ , в нижней левой — величины  $1-z$ , по диагонали — число семейств в каждой из областей.

Описывая зоогеографическое районирование континентальных водоемов, мы, как это обычно принято в зоогеографии, придерживаемся иерархической системы единиц. Основанием для установления ранга той или иной единицы служат: 1) структура фауны, т. е. соотношение групп разного происхождения, и место, которое они занимают в фауне данного района, 2) ранг эндемизма, т. е. ранг наивысших из эндемичных для данного района таксономических единиц, и, наконец, 3) степень эндемизма, т. е. доля эндемиков в фауне данного района.

Ранг эндемизма из этих показателей является наиболее трудно определимым, во-первых, в силу относительной субъективности ранга таксономических групп начиная от рода и выше и, во-вторых, в силу того, что в группах с различным распространением единицы одного и того же ранга могут иметь разное значение. В древних группах со всеветным распространением объединения видов низшего ранга (подрод, секция) могут быть в большей степени связаны с теми историческими процессами, которые определяют облик фауны, чем единицы более высокого ранга (например, подсемейства) в группах с крайне ограниченным распространением. Несмотря на эту трудность, нам все же представляется возможным использовать ранг эндемизма как зоогеографический показатель, поскольку он играет роль при выделении лишь наиболее крупных из зоогеографических единиц (область, подобласть), где оценить этот показатель гораздо легче.

Мы придаем также большое значение отрицательным признакам — отсутствию тех или иных видов или более крупных таксономических единиц. Отрицательные признаки таят в себе ту опасность, что наблюдаемые отличия могут быть связаны не только с историческими причинами, но и с резкими различиями в размерах сравниваемых районов. При оценке значения таких признаков мы вполне учитываем эту опасность и в тех случаях, когда упомянутый выше метод Престона неприменим, мы всегда принимаем во внимание и размеры сравниваемых районов, и развитие их гидрографической сети.

Наивысшая единица, используемая нами в предлагаемой схеме, — область (*regio*). Эта единица характеризуется тем, что основа ее фауны сформировалась обособленно от фауны других единиц того же ранга в результате длительного исторического развития. В связи с этим для каждой области характерны своя структура фауны, наивысший ранг эндемизма (обычно эндемичные семейства, подсемейства, резко обособленные роды) и крайне высокая степень эндемизма — лишь очень немногие широко распространенные виды выходят за пределы области и представлены (очень редко широко) в других областях.

Область делится на провинции (*provincia*), которые характеризуются наличием эндемичных видов и подвидов, или отрицательными признаками (отсутствие ряда видов), или же, наконец, некоторыми особенностями структуры фауны.

В ряде областей структура фауны неоднородна. В одной части области преобладают автохтонные, свойственные области, элементы, тогда как в другой в силу сложных исторических процессов существенную роль играют, хотя и не преобладают, элементы фауны другой области. С этим часто связан также сравнительно высокий ранг эндемизма этих частей области (подсемейства, обособленные роды) и резкие негативные особенности. Такие части областей мы выделяем в самостоятельные подобласти (*subregio*).

Кроме подобласти, в большинстве случаев можно выделить еще одну единицу выше провинции — надпровинцию (*superprovincia*). Так, в силу особенностей истории и сходства фаун 10 провинций, располагающихся по берегам Средиземноморского бассейна и в Передней Азии, их можно объединить в Средиземноморскую надпровинцию, противопоставив ее Северо-европейской, включающей все остальные провинции подобласти, кроме Аральской. Провинции можно также разделить на участки (*districtus*). Однако мы в излагаемой ниже схеме районирования предпочитаем не употреблять последних единиц, чтобы не усложнять построение.

## Глава 1.

## Распространение пресноводных и солоноватоводных моллюсков

Прежде чем обсуждать районирование континентальных водоемов,\* рассмотрим конкретные характеристики распространения родов и семейств пресноводных и солоноватоводных моллюсков. Строго говоря, нам тут следовало бы привести полный список всех видов моллюсков — обитателей континентальных водоемов с подробной характеристикой распространения. Однако такой список, если его и составить, при современном уровне развития малакологии мало что даст, поскольку значительное число видов известно лишь по единичным находкам, а кроме того, систематическое положение многих видов нуждается в тщательном пересмотре. Поэтому мы ограничимся лишь обзором данных о распространении всех современных и вымерших родов и анализом ареалов каждого из семейств.

Этот перечень — обзор большого фактического материала, накопленного зоогеографией пресноводных моллюсков.

Обзор включает все признаваемые нами самостоятельными семейства, роды и подроды современных и вымерших моллюсков — обитателей континентальных водоемов. Для удобства изложения семейства и роды расположены в систематическом порядке. Значительно облегчили составление этого обзора большие малакологические сводки (Thiele, 1929, 1931, 1935; Wenz, 1938-1944; Wenz u. Zilch, 1959-1960), однако в ряде случаев пришлось данные этих сводок серьезно дополнить современными литературными или собственными данными.

Класс *GASTROPODA* Подкласс *CYCLOBRANCHIA*

Отряд *DOCOGLOSSA* Troschel, 1866 Надсем. *TECTUROIDEA*<sup>1</sup>

Gray, 1847

Сем. *TECTURIDAE* Gray, 1847 (syn. *Acmeidae* Carpenter, 1857)

Морское семейство, представленное в континентальных водоемах всего одним родом.  
*Potamactea* Peile, 1922. Ныне: Бирма (дельта Иравади); один вид — *P. fluvialtilis* (Blanf.).

<sup>1</sup> В соответствии с рекомендацией Международного кодекса зоологической номенклатуры мы придаем названию надсемейства суффикс и окончание *-oidea*, а не *-acea*, как обычно принято в малакологической литературе. Другие изменения связаны с положениями о приоритете названий в группе семейства.

## Глава 2. Некоторые общие закономерности распространения фауны внутренних водоемов

### Современные условия и исторические процессы

Причины, определяющие распространение живых организмов на поверхности нашей планеты, легко разделить на две большие категории. Первая — факторы, влияющие на размещение условий, в которых может существовать тот или иной организм. Вторая — совокупность тех исторических процессов, благодаря которым в определенных районах Земли оказались обитающими те или иные организмы. Соответственно этому можно выделить современные и исторические факторы, и именно в результате их взаимодействия и возникает та сложная картина, которая составляет предмет исследования биогеографов. Это взаимоотношение современных и исторических факторов наглядно выступает при анализе распространения животных или растений. На поверхности Земли есть районы, где обитает данный вид, и, следовательно, имеются надлежащие условия для его жизни; есть районы, где таких условий нет и вид отсутствует, но, кроме того, есть и районы, где соответствующие условия имеются, но данного вида нет, потому что он не смог или не успел туда попасть. Последнее обстоятельство играет обычно очень большую роль, причем тем большую, чем меньшими способностями к расселению обладает вид. Лишь очень немногие виды, особенно легко расселяющиеся или непреднамеренно разносимые человеком, населяют все районы Земли, где есть подходящие условия для их существования.

Еще более важно учитывать исторические процессы при анализе распространения целых фаун. Таким образом, зоогеография должна учитывать не только экологические особенности изучаемых ею организмов, но и даже в большей степени — их историю.

К числу главнейших закономерностей распространения жизни по лику Земли относятся географические законы, определяющие зависимость -проявлений жизни на разных участках нашей планеты от закономерного распределения физических условий. Наиболее общие из них — закон широтной зональности, определяющий сходство проявлений жизни в пределах близких широт, закон вертикальной зональности (или поясности), говорящий о сходстве жизненных явлений на одинаковых высотах над уровнем моря или на одинаковых глубинах морей и озер, и закон провинциальности, подчеркивающий значение местных (азональных) особенностей в распределении жизни.

К этим трем главнейшим законам биогеографии нам представляется важным добавить еще один, хорошо известный, но обычно не выделяемый в силу сходства в проявлениях с широтной зональностью — закон биологической симметрии поверхности Земли.

Определяя в первую очередь распределение по планете физико-географических условий, эти четыре закона имеют разное значение для зоогеографического районирования в зависимости от того, анализируем ли мы распространение природных экологических комплексов или же распространение видов и фаун.

При анализе экологических комплексов и ландшафтов мы неизбежно сталкиваемся с тем, что в сходных условиях встречаются сходные по составу или хотя бы только по структуре и облику (в частности, по набору жизненных форм и их роли) комплексы. Это обстоятельство еще резче бросится в глаза, если мы перейдем к более крупным единицам — ландшафтам, где такое сходство проявляется еще ярче.

При анализе распространения фаун проявление этих законов опосредовано сложными историческими процессами расселения и формирования этих фаун. При этом играют роль не только современное проявление этих четырех законов, но и проявление их в предшествующие геологические эпохи, способность животных данной группы расселяться, а также конфигурация материков и их гидрографической сети, определяющая размещение и мощность преград расселению. Если мы пойдем еще дальше и перейдем от фаун к отдельным таксономическим единицам, то увидим, что эти четыре закона, характеризуя современное размещение условий жизни по поверхности Земли, определяют тем самым лишь потенциальные ареалы видов или других таксономических единиц. Фактические же ареалы будут тем меньше потенциальных, чем большее значение в распространении данного вида играют исторические факторы. Иными словами, если мы воспользуемся терминами дисперсионного анализа (Плохинский, 1961) и будем строить дисперсионную схему по встречаемости, то получим

$$C = \sum_{i=1}^n f_i \quad \text{где } C \text{ — величина частных (по факторам) и общей дисперсии, а } S \text{ — площадь.}$$

"спр. -общ. "ист "факт. ареал  
~f<sup>i</sup> ~ ^-^, "общ. -общ. "потенц. ареал

где  $C$  — величины частных (по факторам) и общей дисперсии, а  $S$  — площадь.

Это соотношение словами можно сформулировать следующим образом: площадь фактического ареала данного вида (или другой таксономической единицы) составляет такую долю от площади его потенциального ареала, какую составляет сумма дисперсий встречаемости данного вида, зависящих от проявлений современных факторов, от общей дисперсии встречаемости данного вида. Если исторические факторы не играют никакой роли, то обсуждаемая сумма дисперсий равна общей

дисперсии и, следовательно, фактический ареал равен потенциальному. Из этого соотношения следует, что, зная площади фактического и потенциального ареалов, можно выразить относительное значение современных и исторических факторов<sup>1</sup> в распространении данного вида или рода или (что равноценно) корреляционную зависимость встречаемости от современных и исторических факторов. Зависимость при этом будет выражена корреляционным отношением (f), равным

$$f = \frac{\text{совр.} \cdot \text{ист.}}{\text{совр.} + \text{ист.}}$$

/общ. — "совр. ^обд.

Практическое применение этого соотношения для пресноводных организмов сталкивается с той трудностью, что для большинства из них практически невозможно определить площади потенциального и фактического ареалов (имея в виду под этим не площадь, очерченную на карте как ареал данного вида, а сумму площадей тех акваторий, где живет или может жить данный вид). Однако один очень серьезный вывод из этого сделать все-таки можно. Успех случайных и преднамеренных акклиматизации пресноводных животных — *Potamopyrgus jenkinsi* (Sm.), *Dreissena polymorpha* (Pall.) и некоторых других моллюсков в Европе, *Corbicula* sp. и *Bithynia tentaculata* (L.) и других — в Северной Америке свидетельствует о том, что фактический ареал целого ряда моллюсков много меньше потенциального: для *D. polymorpha* до ее расселения по Европе он, например, составлял заведомо меньше 50% потенциального, примерно то же соотношение получается и для *Lithoglyphus naticoides* (Pf.). Следовательно, относительное значение исторических факторов в распространении моллюсков весьма велико и доходит до 50%, а возможно, и превышает эту величину. Данные примерно того же порядка можно получить на основании анализа ареалов каспийских моллюсков. Если мы возьмем виды, свойственные-только южному Каспию и отсутствующие в среднем, то даже предположив, что их потенциальный ареал ограничивается только Каспием и притом только той вертикальной зоной, где они обитают, то опять же получим для относительного значения исторических факторов величины, близкие к 50%.<sup>2</sup>

Столь большое значение исторических факторов никогда, однако, не может свести к нулю значение современных, описываемых биогеографическими законами. Более того, справедливость этих законов для всех времен существования жизни на Земле приводит к тому, что их действие влияет на ход исторических процессов и как бы опосредуется ими. Это особенно хорошо заметно для тех случаев, когда проявление биогеографических законов на данном участке Земли относительно постоянно во времени. Все это заставляет нас более подробно остановиться на этих законах и приложимости их к анализу распространения пресноводных моллюсков.

Широтная зональность — важная особенность распределения как наземной, так и морской фауны. На суше особенности климата, в частности температура, количество осадков и некоторые другие элементы климата, распределяются в основном в виде протяженных по широте зон, нарушаемых лишь в связи с размерами материка, близостью океанических бассейнов и рельефом. Этой широтной зональности соответствует зональность в распределении растительности и типов почв, а в связи с этим зональность в распространении животных, особенно мелких и менее подвижных, более связанных с почвой или растительностью. Широтно-зональный характер размещения жизни на суше отмечался неоднократно. Детальный анализ этого явления, обнаруженного еще А. Гумбольдтом (Humboldt, 1860), позволил В. В. Докучаеву (1899) сформулировать закон широтной зональности, впоследствии развитый и уточненный Л. С. Бергом (1915, 1931).

Подобное же распределение климатических факторов создает и широтную зональность в распределении фауны в пелагиали и на дне шельфовых участков моря. В связи с резкими различиями в термических свойствах воды и воздуха широтная зональность в море гораздо более сглажена. Однако все же различия между климатическими поясами проявляются и здесь, и прежде всего в температурах воды и как следствие этого — в температурной приуроченности морской фауны.

На фауне континентальных водоемов широтно-зональные факторы сказываются весьма своеобразно. Прежде всего следует отметить, что и в северном полушарии и в южном имеется очень значительное число видов, распространение которых весьма слабо связано с широтным характером распределения климатических факторов. Только фауну водоемов целых континентов или их значительных частей можно характеризовать с точки зрения ее климатической приуроченности. В этом случае фауны Европы,

<sup>1</sup> Деление на современные и исторические факторы несопоставимо прямо с обычным делением факторов среды на абиотические и биотические. Последние (например, наличие определенного набора видов) сами зависят как от современных, так и от исторических факторов. В то же время абиотические условия прошлого являются составным элементом совокупности исторических факторов.

<sup>2</sup> Приблизительный характер подобного рода оценок не позволяет более точно судить о значении исторических факторов, и весьма вероятно, что их относительный вес для моллюсков заметно превышает 50%.

Северной Азии и Северной Америки (к северу от Мексики) можно характеризовать в целом как фауны континентальных водоемов умеренного пояса. Остальные фауны — Центральной и Южной Америки, Африки, Южной и Восточной Азии и Австралии следует тогда считать тропическими. Интересен при этом, что умеренную зону южного полушария — юг Южной Америки, Африки и Австралии, практически почти невозможно характеризовать определенными качественными особенностями пресноводной фауны; те немногие роды и виды (в частности, моллюсков), которые характерны для этой зоны, составляют ничтожное меньшинство в пресноводной фауне соответствующих континентов и почти не влияют на ее облик.

Несмотря на сильную сглаженность широтной зональности в распределении фауны континентальных водоемов, все же можно отметить ряд черт изменения этой фауны от экватора к полюсам.

Если мы рассмотрим моллюсков, то, пожалуй, наиболее бросающаяся в глаза особенность — общее обеднение фауны по направлению к полюсам. Наиболее резко это обеднение сказывается на северных окраинах материков северного полушария и на юге Южной Америки и Тасмании. Если мы возьмем какой-либо меридиональный разрез на территории СССР, например Одесса—Мурманск, то увидим, что на одном из концов этого разреза видов пресноводных гастропод вдвое больше, чем на другом: в окрестностях Одессы известно 38 видов пресноводных гастропод<sup>3</sup>, в Смоленской области их 36, под Ленинградом их 33, а на Кольском полуострове — 19.

Параллельно с этим обеднением довольно резко меняется соотношение легочных и переднежаберных моллюсков. Если под Одессой легочные моллюски составляют около 68% видов гастропод, то под Смоленском их доля поднимается до 72%, под Ленинградом — до 79% и под Мурманском до 84%. Доказательством того, что это изменение величин отражает общую тенденцию, несмотря на наблюдающиеся иногда случайные отклонения, может служить сопоставление этих данных с данными по некоторым другим районам мира. В средней части бассейна Маккензи (Канада) {La Rocque, 1953} легочные моллюски составляют 80% всей фауны гастропод, в Британской Колумбии (по данным того же автора) — 83%, на тихоокеанском побережье США (Hannibal, 1912)—64%, на юго-востоке Канады (La Rocque, 1953) — 65%. В умеренных районах южного полушария наблюдается такое же соотношение. Например, в Патагонии (Pilsbry, 1911) легочные моллюски составляют 83% всех видов брюхоногих. Если для сравнения взять некоторые тропические районы, то заметим, что это соотношение заметно меняется в пользу переднежаберных: на Суматре<sup>4</sup> (W. S. S. Benthin-Jutting, 1959b) легочные моллюски составляют 35%, в западной половине Новой Гвинеи (W. S. S. Benthin-Jutting, 1963)— 50%, в средней части бассейна Конго — район Кисангани (Pilsbry a. Bequaert, 1927) — 28%.

Общее обеднение малакофауны по направлению к полюсам, очевидно, вызвано целым рядом совместно действующих причин. Первой из них, вероятно, следует назвать относительное уменьшение количественного развития жизни в континентальных водоемах от тропиков к Арктике и Антарктике, связанное со специфическим температурным и химическим режимом водоемов северной части северного и соответственно южной частит южного умеренных поясов.

Вторая, не менее важная причина — четвертичное оледенение. Не дискутируя вопрос о числе оледенений в северном полушарии и об их размерах, можно отметить, что похолодание умеренных широт северного полушария: в плейстоцене (а такое похолодание несомненно было) неизбежно должно было привести к исчезновению или оттеснению на юг большинства видов, ранее распространенных на этой территории. Этим же, вероятно, объясняется бедность малакофауны южной половины Тасмании. С другой стороны, при голоценовом потеплении в новые районы попадали в первую очередь легче расселяющиеся легочные моллюски. Это, на наш взгляд, объясняет и изменение относительной роли легочных моллюсков в фауне от тропиков к полюсам. Следует еще раз отметить, что это всего лишь одна из причин явления — оно более сложно и объясняется по всей вероятности совокупным действием многих причин.

Среди моллюсков, обитателей континентальных водоемов, имеется целый ряд систематических групп, приуроченных только к одному из климатических поясов. Семейства *Pilidae*, *Thiaridae* и *Mutelidae* распространены исключительно в тропиках и отсутствуют в умеренных поясах. Большинство групп легочных моллюсков приурочено к умеренным поясам — только в северном умеренном поясе встречаются *Acroloxidae*, *Lancidae*, *Neoplanorbidae*; в семействах *Lymnaeidae*, *Planorbidae*, *Physidae* и *Bulinidae* большинство видов приурочено к северному умеренному поясу и лишь немногие, более примитивные, обитают в тропиках. Такую же северную приуроченность проявляет сем. *Valvatidae*. Наконец, семейства *Chiliniidae* и *Latiidae* ограничены в своем распространении южным умеренным поясом. Можно отметить и более низкие категории (подсемейства, группы родов), привязанные в своем распространении к климатическим поясам.

Случаи соответствия определенных групп родов наяд (*Unionoidea*) в широком смысле

<sup>3</sup> Лиманные виды, чтобы не усложнять картину, сознательно не принимаются в расчет.

<sup>4</sup> Солоноватоводные виды в расчет не принимались. Включение их в эти подсчеты дополнительно уменьшит долю легочных моллюсков, но зато затруднит сравнение приморских районов с районами, расположенными в глубине континентов.

климатическим зонам дали основание Моделлю для разработки теории зонального распространения наяд («Klimazonen Theorie»), из которой он делает ряд совершенно невероятных, на наш взгляд, палео-географических выводов (Modell, 1945). В данном случае, однако, климатическая зональность проявляется не столько в распространении филогенетически единых групп, сколько в распространении жизненных форм. Наличие на трех континентах южного полушария сходных по раковине двусторчатых моллюсков (*Mycetopoda* — в Южной Америке, *Mutela* — в Африке и *Lortietta* — в Австралии) было бы хорошим основанием для обсуждения зональности распространения наяд, если бы их сходство было связано с филогенетическим родством. На деле же они относятся к трем разным надсемействам и семействам (*Mycetopodidae*, *Mutelidae* и *ffyriidae*), являя собой хороший пример конвергенции, столь распространенной среди наяд. Примерно те же раоуждения справедливы и для остальных отмечаемых Моделем случаев зонального распространения наяд (*Sinanodonta* и *Euphrates*, *Pletolophus* и *Gabitolia*, *Unio* и *Nodularia* и т. п.).

Действительная зональная щуроченность таксономических групп, отмеченная выше, касается прежде всего групп достаточно высокого ранга (т. е. достаточно долго расселявшихся, по пресным водам) и связана прежде всего с относительным постоянством климатических зон Земли во времени, т. е. тогда, когда зональность оказалась, опосредованной всей историей расселения данной группы. Не случайно, что в более древних группах (*Pulmonata* и *Valvatidae*) зональность более заметна. Применительно к легочным моллюскам, вероятно, играет роль и другая причина — большая легкость расселения. В пользу такого предположения говорят факты зонального распространения некоторых особенно легко расселяющихся групп пресноводных животных (*Rotatoria*, *Cladocera*).

При обсуждении широтной зональности мы видели, что определенным зонам северного полушария соответствуют сходные с ними по климату и развитию жизни зоны южного полушария. Это само по себе уже создает ряд симметрических явлений, в частности некоторое сходство умеренных или приполярных широт (плоскость симметрии совпадает с плоскостью экватора), а также сходство северных широт западного полушария с южными широтами восточного и наоборот.

Эти симметрические явления обычно не формулируются в виде особого биогеографического закона, а рассматриваются в связи с проявлениями закона широтной зональности. Такое положение было бы вполне оправданным, если бы симметрия в развитии жизни на земном шаре была связана только с этим. Фактически, однако, есть и другие причины возникновения биологической симметрии. Важнейшей из этих причин является в конечном счете вращение Земли. Благодаря ему (под действием сил Кориолиса) теплые течения, направляющиеся от экватора к северу, отклоняются на восток, обогревая западные берега континентов северного полушария. Напротив, холодные течения, движущиеся из Арктического бассейна на юг, прижимаются к восточным берегам континентов и охлаждаются. В южном полушарии, напротив, охлаждаются западные берега континентов и обогреваются восточные. С вращением Земли связаны и направления пассатов, влияющих на жизнь континентов не только через посредство направляемых ими течений, но и сказывающихся на распределении осадков и характере водного питания континентальных водоемов. Именно наличие многих факторов, вызывающих симметрию в распределении жизни на Земле, факторов, в конечном счете обусловленных конфигурацией нашей планеты и характером ее вращения, и заставляет нас считать принцип биологической симметрии самостоятельным биогеографическим законом, приравнивая его по значению к трем другим ведущим принципам биогеографии. Впервые этот принцип применительно к Мировому океану был четко сформулирован Л. А. Зенкевичем (1951). Следует подчеркнуть, что этот закон говорит лишь об определенных тенденциях к симметрическому распределению условий и явлений жизни, а отнюдь не о полной симметрии, которая никогда не наблюдается, так же как никогда не бывает идеально точного соответствия между широтными зонами жизни и климатическими поясами Земли.

Пресноводные моллюски дают не так уж много примеров, иллюстрирующих симметрическое распределение жизни. Мы уже видели, обсуждая широтную зональность, что от экватора к полюсам снижается и общее обилие видов, и доля переднежаберных в фауне брюхоногих моллюсков. При этом сопоставление этой тенденции для Южной Америки с тем, что наблюдается в Северной Америке и Европе, дает отчетливую картину относительной симметрии. Другими примерами симметрии могут быть случаи биполярности в распространении некоторых групп пресноводных моллюсков. Так, надсем. *Latioidea* представлено на севере Евразии и Америки и на о. Южном (Новая Зеландия). Род *Physella* распространен в Северной Америке, Средиземноморье, Передней и Средней Азии, а кроме того (Hubendick, 1956), представлен одним видом в Австралии. Подсем. *Unioninae*, широко распространенное в северной умеренной зоне и частично заходящее с севера в тропики, представлено одним родом (*Caffend*) на крайнем юге Африки. Как это справедливо и в отношении остальных трех биогеографических законов, симметрическое распространение групп наблюдается лишь тогда, когда проявление закона биологической симметрии опосредуется историческими процессами, что в силу большей удаленности друг от друга симметричных биологически районов нашей планеты происходит гораздо реже, чем в случае широтной зональности.

Различия в проявлении действия факторов среды на разных высотах таад уровнем моря и на разных глубинах под водой играют весьма существенную роль в распределении животного и растительного мира по лику Земли. В море наблюдается обычно четко выраженная вертикальная зональность фауны,

отмеченная впервые Форбсом (Forbes, 1856), приводящая к тому, что фауны разных вертикальных зон резко различны по своему систематическому составу, а часто и по происхождению, к тому, что биогеографические границы в пределах разных вертикальных зон не совпадают. Все это заставляет иногда морских биогеографов проводить районирование отдельно для каждой из крупных вертикальных збн моря, лито-рали, сублиторали, батииали и абиссали.

Не менее широко известна и вертикальная зональности суши. Изменения климата с высотой над уровнем моря также приводят здесь к различиям в фауне и флоре и существованию системы поясов, закономерно сменяющихся друг друга по вертикали, что было отмечено еще А. Гумбольдт" том (Humboldt, 1860). Общая тенденция к снижению средних температур воздуха при подъеме в горы создает здесь даже некоторый параллелизм с широтной зональностью, также Неоднократно отмечавшийся в литературе.

В распространении фауны пресных вод можно найти некоторую аналогию вертикальной зональности суши.

Если рассмотреть относительное богатство пресноводной фауны в различных системах водоемов, расположенных в пределах одного широтного пояса, но на разной высоте над уровнем моря, то бросаеуся в глаза следующее обстоятельство. Фауна высокогорных водоемов (свыше 1000—2000 м над ур. м.) крайне бедна; значительно богаче фауна водоемов низменностей (до 200—500 м над ур. м.), но самой богатой, особенно эндемиками, оказывается фауна водоемов низкогорий (500-1000 м над ур. м.). Примеров этой закономерности можно привести мнодеертуо. Сравним, например, фауну моллюсков равнинной части басвейН. *us^ewWV* и лю-

•бого из'трех фаунистически различающихся бассейн^ В горах Адшкдвчи (бассейн Огайо, без Камберленда и Теннесси, басс^йныГ Камберленда ж Теннесси или бассейн Кусы). Во всех трех аппалачских ^ссе&иах фауна моллюсков гораздо богаче, чем малакофауна равнинной' чайти бассейна Мис-сисипи, содержит больше древних элементов и больше юДемиков (Т|а бае-сейне собственно Огайо, и в бассейнах Камберленда я 'Уеннесснг есть целый ряд эндемичных родов, особенно из *Unionoidea* и *Pwhuefiitictw*, а ? бассейне Кусы даже эндемичное семейство — *NeOplanor^fias*). К такому же выводу мы придем, если сравним \*': „ну трех южноамериканских нагорий (Гвианское, Бразильское и плато Мату-Гросу) с фауной Амазонской и Оринокской низменностей. В Африке совервению аналогично можно сравнить фауну моллюсков Уганды с мадакофауао|г остальной части др^ лины Нила. Этот ряд примеров можно было бы продолжить, однако по-лрбуем поискать объяснение наблюдающимся ра^йвчиям v богатство малакофаун водоемов, расположенных на разных выертах.

Бедность фауны высокогорных водоемов, по-видимому, объяснить легко. Причина здесь кроется в своеобразии гидрологичеблого и гидрохимического режимов этих водоемов, препятствующих обильному развитию жизни в них. Кроме того, важной причиной этой бедности могло сказаться и четвертичное похолодание, заметно сказавшееся 4 вмо^ого^Дйх районах.

Гораздо сложнее объяснить большее богатство фауны водоемов низкогорий по сравнению с фауной водоемов низменностей. Крайне заманчиво искать объяснение этому явлению в предпологаемой Г. У. Лйвдбвргом (1955) трансгрессии моря. Можно, однако, попытаться искать причину такого богатства и в особенностях водоемов низкогорий. Нам представляется, что водоемы горных районов по сравнению с равнинными имеют более постоянный (в больших интервалах времени) гидрологический режим. В самом деле, процессам осадконакопления на равнинах, приводящим к изменениям скоростей течения, к изменениям русел и долины рек, соответствуют в горах процессы эрозии, гораздо медленнее меняющие режим водоемов. Более обильное уже не в качественном, а в количественном отношении развитие жизни на равнинах, связанное с выносом туда и биогенных веществ, и даже органики, приводит к таким явлениям, как зарастание водоемов. Иными словами, постоянство условий в горных водоемах — следствие много меньшего осадконакопления и количественно более слабого развития жизни. Если к этому добавить большую изолированность отдельных элементов гидрографической сети горных районов, то, на наш взгляд, это может объяснить и большее качественное разнообразие фауны низкогорий и наличие здесь реликтовых форм.

Можно отметить и другое явление, связанное с вертикальной зональностью, — резкое преобладание легочных в фауне брюхоногих моллюсков высокогорий. Так, в горных районах Центральной Азии, откуда известно около 20 видов гастропод, переднежаберные моллюски представлены всего 2—3 видами. Не менее характерна бедность фауны переднежаберных и для горных районов запада США. Трудно среди моллюсков указать группы, приуроченные только к какой-нибудь одной вертикальной зоне, однако все же можно отметить, например, что *Unionoidea* в высокогорных районах полностью отсутствуют, хотя в водоемах низкогорий встречается немало строго реофильных форм.

Интересно, что если в широтной и вертикальной зональности суши много аналогичного, то при сопоставлении этих типов зональности для пресных вод можно отметить лишь сходство высокогорных водоемов с арктическими и субарктическими; в остальном никакой аналогии между этими типами зональности в распределении пресноводной фауны не наблюдается.

Описанные явления тесно связаны с вертикальной зональностью суши. Однако в континентальных

водоемах наблюдаются и другие, проявляющие аналогию с вертикальной зональностью моря. Подавляющее большинство континентальных водоемов слишком мало для того, чтобы различия в факторах среды по вертикали проявились достаточно резко и стали причиной серьезной разницы в составе фауны. Те различия, которые обычно наблюдаются в континентальных водоемах, связаны или с приуроченностью растительности к малым глубинам, а лишенных растительности биотопов, как правило, — к большим, или же с вертикальной температурной стратификацией воды и соответственно с различием в распределении кислорода, биогенных элементов, органики. Если учесть при этом, что такая температурная стратификация имеет место в озерах умеренных поясов не круглый год, что имеются периоды гомотермии, когда наблюдается перемешивание воды, что за счет создаваемого прибрежной растительностью и фитопланктоном органического материала живет в конечном счете почти весь водоем и, наконец, что в очень значительном числе водоемов в силу их проточности водообмен гораздо более интенсивен, то напрашивается вывод о единстве всех участков обычных континентальных водоемов. Различия между участками с разной глубиной в та<sup>ких</sup> водоемах являются не биогеографическими, а биоценологическими.

В гигантских континентальных водоемах со значительными глубинами, превышающими 100 м, притом только в водоемах, существовавших длительное геологическое время, в силу постоянства в вертикальном распределении факторов среды на протяжении длительной геологической истории водоема в разных вертикальных зонах успела сформироваться различная фауна. Только в таких из континентальных водоемов мы встречаемся; настоящей биогеографической вертикальной зональностью, вполне аналогичной той, что наблюдается в море.

Нужно, однако, отметить одно принципиальное различие вертикальной зональности в гигантских озерах и в море. Если в море в формировании фаун разных вертикальных зон могут участвовать фауны разного происхождения и притом в очень различной степени, то фауна гигантского озера формируется всегда в мелководье, а глубины заселяются уже позже этой мелководной фауной (Кожов, 1936, 1962; Базикалова, 1945; Талиев, 1955), и в связи с этим фауны разных зон при всем их различии в зоогеографическом отношении равноценны. Единственное, пожалуй, исключение из этого правила — проникновение арктических реликтов в Каспии на большие по сравнению с каспийскими автохтонами глубины (Романова, 1960; Зенкевич, 1963). Однако достаточно широкое распространение ряда арктических элементов на меньших глубинах и проникновение некоторых из автохтонов до максимальных глубин не позволяют говорить о резко различной в зоогеографическом отношении природе мелководной и глубинной фаун Каспия. В море аналогией такому процессу становления вертикальной зональности может служить лишь процесс формирования псевдоабиссальной фауны некоторых закрытых морей, например Японского (Дерюгин, 1939).

Вертикальная зональность фауны Каспия неоднократно обсуждалась в литературе (Гримм, 1877; Книпович, 1921). Однако все авторы обращают главное внимание на изменение экологических условий в этом водоеме и в конечном счете объясняют распределение фауны вертикальным расчленением водоема по особенностям гидрологического и гидрохимического режимов. Последний в Каспии был подробно изучен С. В. Бруевичем (1937), предложившим следующее вертикальное расчленение водоема:

Зона расходования биогенных элементов

А. Фотосинтетическая подзона . от 0 до 25—50 м

Б. Нитритная подзона . от 50 до 100 м

Зона накопления биогенных элементов

А. Нитратная подзона . от 100 до 400—600 м

Б. Восстановительная подзона . глубже 400—600 м

Если же посмотреть на распределение каспийской фауны с чисто биогеографической точки зрения, т. е. проанализировать размещение фауны-стических комплексов по вертикали, то выяснится, что оно хотя и связано с экологической зональностью, но совпадает с ней не полностью, что несомненно обусловлено влиянием факторов исторических, и в первую очередь изменениями экологической зональности на протяжении длительной истории озера.

В литературе (Базикалова, 1945) встречаются предостережения против смешения вертикальных и биогеографических различий в особенностях фаун.<sup>1</sup> При этом принимается без доказательства, что вертикальные различия всегда экологические, и тем самым молчаливо отрицается роль истории водоема в формировании фаун разных вертикальных зон. Такой взгляд нам представляется совершенно неверным. Фаунистические комплексы, независимо от того, разграничены они изобатами или границами в пределах одного уровня, являются объектами биогеографического изучения, если эти комплексы сформировались исторически, а об этом можно судить, используя обычно применяемые в биогеографии критерии: степень и ранг эндемизма и структуру фауны.

По вертикали в Каспии сменяют друг друга четыре фауны моллюсков, а если учесть, что на глубинах свыше 500 м моллюсков нет, а есть представители других групп животных, то можно говорить о пяти фаунистических

<sup>1</sup> Если последовательно придерживаться этого взгляда, то становятся невозможными все

сопоставления вертикальных и горизонтальных границ в биогеографии суши, например тот общеизвестный факт, что южная граница зоны лесов в Восточной Сибири лежит много выше, чем северная.

комплексах, разграниченных границами, отмеченными С. В. Брусе от 25 до 500 м, ближе друг к другу, неполным.

Следует отметить, что границы между экологическими границами между мелководной и располагаются несколько выше, чем дагестанского побережья).

В другом гигантском озере гичная вертикальная зональность. предложено ряд схем (Линдгольм, 1947, 1962; Базикалова, 1945; основанных как на составе фауны, ниях экологических факторов (табл. даваемые этими схемами, частично наиболее разработанных из этих схем внимание в первую очередь на зональность экологических факторов, зональность иллюстрируется списком приуроченных к каждой из зон.

Анализ вертикальных фауне бокоплавов Байкала пока- жает фаунистическим комплексом. системе М. М. Кожова), не служит единого мелководного комплекса выше этой изобаты. Изобата 20 м Первой фаунистической границей, очень слабо заметной, да и то не везде, оказывается изобата 50 м. Возможно, однако, что для выявления биогеографического значения этой границы требуется более обширный материал. Столь же нечетка (по крайней мере, по результатам анализа фауны бокоплавов) и граница 500 м, выявляемая лишь по морфометрии озера. Отчетливыми фаунистическими границами, действительно резко разделяющими исторически сложившиеся комплексы животных, оказываются изобаты 1.00 и 250 м. Первая из этих границ примерно совпадает с нижней границей распространения диатомовых — водорослей, наиболее глубоко проникающих в Байкал (около 70 м), а вторая — с верхней границей зоны с постоянными температурами и преобладанием илов. Однако причиной фаунистических различий могут быть здесь не названные экологические особенности, а чисто исторические факторы, в частности последовательность процессов опускания в котловине Байкала и заселения глубин. Какие факторы здесь играли решающую роль, сейчая сказать пока трудно, и задача этого сопоставления — показать неполное соответствие экологической и биогеографической вертикальной зональности озера.

В отличие от Байкала экологическая вертикальная зональность Охрида полностью совпадает с биогеографической. В своей монографии С. Станкович (Станкович, 1959) в соответствии с обычными лимнологическими принципами выделяет в озере литораль — зону растительности (0–20 м), сублитораль (20–50 м) — нижняя граница ее совпадает с положением термоклина, и профундаль — ниже 50 м. Для каждой из зон он приводит своих характерных представителей фауны, в том числе моллюсков. При этом, кроме форм, обитающих только в профундали (реликтовый комплекс С. Станковича), имеются и эврибатные виды, распадающиеся на три викарирующих по вертикали подвида (что рассматривается как свидетельство современного заселения профундали из мелководья), а также ряд пещерных форм.

Совпадение экологической и биогеографической вертикальной зональности здесь свидетельствует, по нашему мнению, об историческом постоянстве существующей экологической зональности, что позволило в каждой из зон обособиться специфичному для данной зоны фаунистическому комплексу.

В другом глубоком озере Ближнего Востока — Тивериадском, имеющем в своей фауне эндемичные виды, вертикальная зональность примерно такая же, как в Охриде. Однако эта экологическая зональность не связана с существованием в каждой из зон обособленных фаунистических комплексов. Большинство видов моллюсков, обитающих в озере, как правило, не эндемичных для него, не встречаются глубже 25–30 м; один эндемичный вид — *Pyrgula barroisi* Prest. обитает на глубинах 25–40 м (Annan-dale, 1916), ниже 40 м в этом озере моллюски не отмечены. Таким образом, процесс

изобатами в среднем и южном Каспии (рис. 13). Границы этих 55, 70–80 и 500 м. Как легко видеть, они в целом совпадают с вичем. Однако если учесть, что фауны, обитающие на глубинах чем к фауне, заселяющей верхние 25 м, то совпадение окажется

между " вертикальными фаунистическими зонами, как и зонами, несколько различны в разных участках Каспия. Так, лежащей ниже зонами у восточного берега среднего Каспия у западного (20— 22 м у Мангишлака и 30—35 м у

Советского Союза — Байкале — наблюдается во многом анало- Для вертикального расчленения донной фауны Байкала 1909; Совинский, 1915; Дорогостайский, 1923; Кожов, 1936,

Рис. 13. Вертикальная зональность Каспия. Верещагин, 1949),

так и на измене- 8). Границы, совпадают. В обращено вертикальную а уже потом эта видов,

изменений в

зывает (табл. 10, 11), что некоторые зоны заняты одними тем Изобата 5 м, отделяющая зону подвижной воды (литораль по фаунистической границей, и лишь немногие виды в пределах проявляют определенную приуроченность к зоне, лежащей также не может быть названа фаунистической границей.

Цифры над жирными горизонтальными линиями — показатели различия между фаунами смежных зон (вычисленные по методу Престона); длина каждой линии пропорциональна показателю различия минус 0.27. Справа изображения характерных для каждой зоны форм: 0—25 м — *Didacna trigonoides*, *Dreis-sena caspia*, *D. elala*, *Turricaspia uralensis*; 25—50 м — *Didacna protracta protracta*, *Dreissena rostriformis distincta*, *Turricaspia andrussovi*; 50—80 М — *Didacna protracta submedia*,

и лишь немногие виды в пределах проявляют определенную приуроченность к зоне, лежащей также не может быть названа фаунистической границей.

зывает (табл. 10, 11), что некоторые зоны заняты одними тем

Изобата 5 м, отделяющая зону подвижной воды (литораль по фаунистической границей, и лишь немногие виды в пределах проявляют определенную приуроченность к зоне, лежащей также не может быть названа фаунистической границей.

Цифры над жирными горизонтальными линиями — показатели различия между фаунами смежных зон (вычисленные по методу Престона); длина каждой линии пропорциональна показателю различия минус 0.27. Справа изображения характерных для каждой зоны форм: 0—25 м — *Didacna trigonoides*, *Dreis-sena caspia*, *D. elala*, *Turricaspia uralensis*; 25—50 м — *Didacna protracta protracta*, *Dreissena rostriformis distincta*, *Turricaspia andrussovi*; 50—80 М — *Didacna protracta submedia*,

и лишь немногие виды в пределах проявляют определенную приуроченность к зоне, лежащей также не может быть названа фаунистической границей.

заселения глубин не привел еще к четкому обособлению фаун вертикальных зон, хотя начальный этап такого обособления здесь заметен очень хорошо.

В глубоких озерах Западной Европы (кроме оз. Охрид), а также в крупных озерах Северной Америки, несмотря на значительные глубины (до 300—400 м), наблюдается только экологическая вертикальная зональность с границами, проходящими по изобатам 20—25 и 50—70 м. Фаунистически эти зоны отличаются лишь негативными признаками (отсутствием определенных видов на глубинах), а сублитораль и профундаль, как например в Женевском озере (Favre, 1927), заселены эврибатными видами *Lymnaea auricularia* (L.), *L. peregra* (Mull.), *Euglesa* sp. sp., крайне мало обособленными морфологически от популяций этих же видов из других водоемов. Это легко объясняется молодостью фаун таких озер. Расположенные в зоне воздействия ледников, эти озера, а тем более их глубины, стали заселяться лишь в голоценовое время.

Аналогичные данные о гигантских озерах Южной Америки, Африки и Восточной Азии очень бедны, однако и по имеющимся отрывочным сведениям можно проследить некоторые проявления вертикальной зональности в них.

В оз. Бива (Annandale, 1916) большинство видов моллюсков обитает на глубинах примерно от 3 до 30 м, только здесь встречаются не менее 16 видов из общего числа около 40. Ниже распространены лишь эврибатные виды, но, кроме того, для этой зоны характерны *Valvafa biwaensis* Prest. и *V. annandalei* Prest.

Для глубоких озер Африки (Танганьика, Ньяса) характерна постоянная стратификация. Отсутствие смены температур воздуха в разное время года исключает состояние гомотермии, во время которого происходит перемешивание воды в озерах умеренного пояса. Ветровое перемешивание на глубинах сказывается слабо. В связи с этим вода в глубоких слоях озера (глубже 300 м) практически лишена кислорода и фауна на этих глубинах почти полностью отсутствует. В оз. Танганьика, которое в фаунистическом отношении изучено много лучше, чем оз. Ньяса, на глубинах до 300 м сменяют друг друга по вертикали два фаунистических комплекса, граница между которыми проходит примерно по изобате 75 м (Dartvelle et Schwetz, 1948b). Эти комплексы отличаются не только видовым (как в других гигантских озерах), но и родовым составом, что свидетельствует об их древности.

Большинство видов, известных из южноамериканского оз. Титикака (Naas, 1955), распространено лишь до глубины 25—30 м, ниже встречаются лишь немногие эврибатные виды. Кроме того, имеется один глубоководный вид — *Littoridina profunda* Naas, обитающий на глубинах 56—82 м. Можно думать, что здесь, как и в других подобных озерах, имеется вертикальная зональность с границами, проходящими примерно по изобатам 25 и 50 м.

Подводя итог этому обзору, можно отметить следующие важные для пресноводной биогеографии моменты.

Существующая во всех озерах, и особенно в глубоких, вертикальная зональность имеет чисто экологический характер, связана с распределением физико-химических факторов в озере и определяет лишь вертикальную смену биоценозов. Обычными границами зон являются изобаты 25—30, 50 и 70—100 м, хотя в разных озерах, расположенных в различных участках земного шара, эти границы и различны.

Чтобы наряду с этой экологической зональностью возникла зональность биогеографическая, требуется длительное протекание исторических процессов специализации животных к обитанию в каждой из вертикальных зон, процессов, приводящих к внутриозерной дивергенции видов и формированию свойственных каждой зоне фаунистических комплексов.

По степени развития биогеографической вертикальной зональности рассмотренные выше озера можно расположить в ряд, начальными членами которого будут глубокие озера Альп, Скандинавии и Северной Америки. Дальше идут озера Тивериадское и Бива — начало формирования обособленных по вертикали фаун здесь отмечается существованием нескольких видов, свойственных средней или глубинной зоне. Еще более развита биогеографическая вертикальная зональность в Байкале. В Охриде, Каспии и Танганьике эта зональность достигает наивысшего развития — здесь каждой зоне соответствует свой вполне обособленный фаунистический комплекс. Положение оз. Титикака в этом ряду в связи со слабой изученностью его фауны, указать довольно трудно, но можно предполагать, что его следует помещать где-то между Бивой и Байкалом. Бросается в глаза, что озера разместятся в той же самой последовательности, если мы будем располагать их по степени заселенности моллюсками доступных для обитания глубин озера. Это не удивительно, поскольку заселение мелководий легче осуществляется фауной, обитающей в соседних с озером водоемах, и только в процессе освоения глубин идет формирование обособленных по вертикали комплексов животных. Скорость заселения глубин и скорость эволюции, неодинаковая для разных групп животных, имеет значение только, если мы сравниваем разные группы. Так, бокоплавы в Байкале образовали по меньшей мере три сменяющих друг друга по вертикали фаунистических комплекса, тогда как моллюски представлены единственным комплексом, едва разделяющимся по изобате 50 м.

Непостоянство во времени экологической вертикальной зональности замедляет процесс вертикального обособления фаун. С другой стороны, некоторые изменения зональности могут усиливать границы между фаунами разных зон, например, в тех случаях, когда фауна мелководий почти

полностью вымирает и затем, при наступлении благоприятных условий, создается заново, но уже из других внеозерных фаунистических комплексов. Тектонические процессы формирования озерных котловин, определяя последовательные этапы заселения глубин, способствуют вертикальному обособлению фаун.

Постепенное заселение вертикальных зон гигантского озера с их весьма различными условиями и с заметной сменой этих условий на границах вызывает распадение эврибатных видов на серии подвидов (батитипов — по терминологии Шильдера (Schilder, 1952)). Дальнейшая эволюция приводит к образованию рядов викарирующих по глубине видов. Этот процесс подробно обсуждается как важный механизм внутриозерного видообразования Бруксом (Brooks, 1950a, 1950b), Станковичем (Stankovic, 1955; Станкович, 1959) и М. М. Кожовым (1962).

Изучая систематику каспийских моллюсков, мы также неоднократно сталкивались с существованием батитипов у эврибатных видов и вертикального викарирования стенобатных. В качестве примера можно привести ряды: *Dreissena rostriformis distincta* (Andr.)—*D. rostriformis grimmii* Andr.—*D. rostriformis compressa* Logv. et Star., *Didacna protracta protracta* (Eichw.)-Z. *protracta submedia* Andr. Подобные же группы подвидов можно выделить и у почти всех эврибатных гастропод. С другой стороны, совершенно четко викарируют, обитая совместно лишь на границе ареалов, *Theodoxus pallasi* Lindh.—*Th. schultzi* (Grimm), *Turricaspia caspia* (Eichw.)—*T. curta* (Nal.) и некоторые другие пары видов.

Этих примеров, на наш взгляд, достаточно, чтобы подчеркнуть роль вертикальной зональности в гигантских озерах как биогеографической и эволюционной их особенности.

Далеко не все особенности распространения живых организмов и даже природных ландшафтов могут быть объяснены действием факторов, распределяющихся по земной поверхности зонально (поясно) или симметрично. Не менее часто встречаются черты, связанные с факторами, действующими только на определенном участке поверхности планеты в пределах ограниченного географического комплекса — провинции. «Каждая ландшафтная провинция — это внутризональный географический комплекс, в котором особенности долготно-климатических и геолого-географических условий накладывают заметный отпечаток на другие элементы ландшафта» (Мильков, 1956, стр. 58). К этому определению можно лишь добавить, что о «внутризональном» характере проявления провинциальных условий можно говорить, лишь признавая большую важность зональных факторов, чем провинциальных, что вполне справедливо для поверхности суши (отметим вскользь, что приведенная выше цитата взята из работы, посвященной анализу районирования Русской равнины). В других случаях действие провинциальных факторов может резко преобладать над действием зональных или, по крайней мере, сильно маскировать последние. Тогда определять провинциальные факторы как действующие внутризонально, а провинцию — как внутризональный комплекс нельзя. Кроме того, как уже говорилось выше, и климатические, и геолого-географические факторы отражаются в распространении животных не непосредственно, а через исторические процессы расселения, приспособления и выживания. Таким образом, провинциальность в распространении организмов можно определить как результат совместного проявления локально действующих аazonальных (геоморфологических, гидрологических, климатических) факторов, опосредованный через историю расселения, приспособления и выживания организмов.

Провинциальность, как важный географический принцип, принималась в той или иной степени практически во всех работах, посвященных ландшафтно-географическому и биогеографическому районированию, однако особая важность этого принципа была подчеркнута впервые С. С. Неуструевым (1918). Это дало основания последующим авторам специально анализировать проявления этого принципа (Мильков, 1956) и даже в виде «закона провинциальности Неуструева» ставить наравне с законами широтной и вертикальной зональностей (Гурьянова, 1962а, 1961).

Провинциальность в распространении животного населения континентальных водоемов — в конечном счете следствие провинциального распределения типов водоемов (имея в виду их гидрологические, гидрохимические и продукционно-биологические особенности).

Провинциальный характер распределения типов континентальных водоемов неоднократно обсуждался в литературе. Конкретное его выражение — схемы типологического (т. е. используя аналогию с сушей — ландшафтно-географического) районирования. Для рек СССР предложено несколько схем, краткий обзор которых дан В. И. Жадиным (Жадин и Герд, 1961). Сам В. И. Жадин использует видоизмененную им схему

-Л. К. Давыдова (1955). Обстоятельная схема районирования озер была разработана С. В. Гердом (Жадин и Герд, 1961).

Хотя все перечисленные схемы заметно отличаются друг от друга, «принцип провинциальности в них проявляется достаточно отчетливо, причем в схемах В. И. Рутковского, М. Д. Семенов а-Тян-Шанского и С. В. Герда провинциальные особенности рассматриваются как внутри-зональные (при этом бассейны рек приходится делить на зональные части),

-а в схеме Л. К. Давыдова—В. И. Жадина — как аazonальные. Это вполне

-естественно, если иметь в виду, что режим озер более связан с зонально климатической характеристикой территории, на которой они расположены, нежели режим рек, протекающих подчас по

нескольким зонам.

- Общие особенности режима рек несомненно азональны (а если и зональны, то в очень широком смысле — реки умеренного пояса, тропические реки), т.н. в каждой из зон, по которой протекает река, на эти общие особенности накладываются черты, специфичные для данной зоны. В частности, в таежной и тундровой зонах наблюдается приток гумифицированных вод

- с высокой окисляемостью, что вызывает на некоторых реках (например, на Оби) зимние заморы. На участках рек, расположенных в степной и полупустынной зоне, отражается резкое снижение питания за счет грунтовых вод, снижение окисляемости в связи с уменьшением поступления органических веществ, наличие засоленных почв. Не менее сильны провинциальные особенности и в озерах. Если мы сравним две озерные области, относимые С. В. Гердом к «зоне степей и лесостепей» — Южную и Барабинско-Кулундинскую, легко видеть существенные их различия. В Южной области озер немного — это или по преимуществу небольшие эвтрофные озера, или лиманы Причерноморья. Барабинско-Кулундинская область, напротив, крайне богата озерами, причем гидрохимические характеристики их весьма разнообразны. Сильно сказывается засушливость

Климата, вызывающая резкие колебания уровней озер. В связи с колебаниями уровня может сильно меняться и химизм озер.

Применительно к водной фауне получается следующая картина. Рео-фильные организмы, обитающие исключительно в руслах рек, в своем распространении мало связаны с широтной зональностью и в большей степени зависят от основных азональных особенностей режима реки. Несколько больше зональных черт несет животный мир водоемов речной долины, однако и тут особенности режима реки играют ведущую роль. К этому следует добавить, что сама природа речной долины имеет в значительной степени азональный характер. Чтобы не быть голословными, вспомним, что виды растений, получающие особенно пышное развитие в степной и лесостепной зонах, проникают в лесную зону по долине Волги вплоть до устья Дубны или даже несколько далее; по долине Оки — по меньшей мере до Серпухова; по долине Клязьмы — до границ Московской области и по реке Москве — до города Москвы, т. е. иными словами — до начала тех участков, где развита широкая, хорошо дренированная долина. Наконец, фауна водоемов, расположенных вне речных долин, имеет наибольшее число зональных черт, причем чем меньше размеры водоема, тем сильнее они выражены.

Один из наиболее ярких примеров провинциального характера распространения моллюсков, зависящего от провинциальной приуроченности и водоемов, — ареал галофильных моллюсков, относимых нами к роду *Caspihydrobia*. Эти виды, достигшие наибольшего разнообразия в Каспии, массовы в соленых озерах Северного Казахстана, Прикаспия и Приаралья (в том числе и в самом Арале), а за пределами очерченного района представлены только в некоторых лиманах Причерноморья (например, *C. eich-waldiana* Gol. et Star. обитала в прошлом веке в лимане Куяльник под Одессой, откуда она была описана Э. И. Эйхвальдом под названием *Hydrobid pusilla*), хотя последний район далеко не беден солеными и солеными водоемами. Провинциальными особенностями можно объяснить и ареал *Margaritifera margaritifera* (L.). Моллюск не редок в Скандинавии, Финляндии и в Карельской АССР, встречается кое-где в Средней Европе, но полностью отсутствует в реках Советской Прибалтики. Почти полностью аналогичную характеристику можно дать для ареала *M. arcuata* (Var-nes), распространенной на крайнем востоке Канады. Довольно ярким примером провинциальности может служить также распространение уховидной формы *Lymnaea stagnalis*. Эта форма спорадически встречается в озерах Западной Европы (в частности, в Боденском, откуда она описана как *L. stagnalis* var. *bodamica* Mill. и *L. stagnalis* var. *lacustris* Stud.), в озерах Советской Прибалтики, но массового развития она достигает лишь на Кольском полуострове и севере Карельской АССР. В последних двух районах обычная форма этого вида почти полностью отсутствует, так что уховидная форма ведет себя как хорошо обособленный подвид, тем более что в водоемах Карелии с севера на юг наблюдается плавный переход от уховидной формы к обычной. Если при этом учесть, что вне Карелии и Кольского полуострова уховидная форма встречается только на камнях в сильно подвижной воде (прибойная зона озер), а в порожистых реках Карелии и Кольского полуострова такие условия наиболее часты, то становится понятным, что преобладание этой формы здесь есть следствие провинциальной специфики водоемов района.

Сравнительная малочисленность «чистых» примеров провинциальности в распространении моллюсков отнюдь не свидетельствует о том, что здесь закон провинциальности играет малую роль. Напротив, более правдоподобно предположить, что его роль очень значительна и его действие наиболее часто опосредуется историческими процессами, давая основу для дивергенции видов по основным речным бассейнам. Однако в конкретных случаях часто бывает трудно отличить провинциальное распространение, связанное с действием этого закона, от провинциального распространения, связанного с затрудненностью расселения.

Подводя итог всему обзору, можно заключить, что основные биогеографические законы играют важную роль в распространении пресноводных организмов, во-первых, определяя их потенциальный ареал, а, во-вторых, опосредуясь историческими процессами, существенным образом влияя на их экологию и фактический ареал. Последнее обстоятельство показывает, что существует тесное взаимодействие между современными условиями и историческими процессами.

## Разновременность вселения организмов в континентальные водоемы

В настоящее время считается общепризнанным, что жизнь возникла или во всяком случае получила свое первоначальное развитие в море. Здесь сформировались все типы животного мира. Животное население суши произошло от морских предков. На суше преимущественного развития достигли представители лишь немногих типов животных — круглых и кольчатых червей, членистоногих, хордовых.

Фауну пресных вод следует считать производной как морской, так и наземной фаун. Соответственно этому различают первичноводных ее представителей, не имеющих даже дальних родственников среди фауны наземной и не проявляющих в той или иной части жизненного цикла каких-либо приспособлений к наземному образу жизни, и вторичноводных непосредственных родственников наземной фауны — в их морфологии или поведении проявляется происхождение от наземных предков. Ко второй категории несомненно относятся водные насекомые, паукообразные и челюстные пиявки; к первой — почти все остальные группы пресноводных животных.

Из моллюсков вторичноводными формами можно считать лишь пресноводных легочных улиток. Представители этой категории встречаются при различных температурах от арктических луж до терм (Жадин, 1937, 1952), в различных типах водоемов от эфемерных водоемов до глубин гигантских озер (три вида *Anisus* встречаются на 160-метровой глубине в Каспии) и от зоны прибрежных зарослей мелких прудов до прибойных каменистых участков озер и быстрин мелких рек и ручьев. Их легкое в равной степени может быть использовано как для воздушного, так и для водного дыхания, а кроме того, служит гидростатическим органом (Hunter, 1953).

В связи с такими широкими экологическими возможностями эта группа легче других преодолевает зоогеографические барьеры и широко расселена по всем континентам при особом разнообразии в северном полушарии.

Третья эколого-биогеографическая категория моллюсков, которую следует выделить, — супралиторальные формы. Эти моллюски (*Assimineidae*, *Truncatellidae*, некоторые *Neritidae*, пресноводные *Littorinidae*) ведут амфибиотический образ жизни по берегам морей или в приморских районах. Они часто встречаются как на влажном грунте, так и в мелких водоемах морского берега (мелкие лагуны, ванны, прибрежные части крупных лагун и эстуариев). Виды, входящие сюда, близко родственны моллюскам морским; некоторые из них имеют даже пелагическую личинку (Sander, 1950). Их распространение во многом повторяет распространение морских моллюсков. Поскольку они встречаются почти исключительно в тропиках, то среди них можно выделить индоевстпацифические и атлантические семейства, группы родов или роды и подроды.

Истинно первичноводных моллюсков до их эколого-зоогеографическим особенностям можно разделить на три группы.

В первую группу входят виды, приспособленные ко всему разнообразию условий жизни в континентальных водоемах, в том числе к пересыханию, недостатку кислорода, колебаниям температуры и т. п. Такая характеристика основывается на многочисленных данных по экологии представителей этой группы, обитающих в Европе (Жадин, 1952; From-Joing, 1956) и Северной Америке (F. C. Baker, 1898). Сюда относятся семейства, не состоящие в близком родстве с морскими (*Viviparidae*, *Pilidae*, *Valvatidae*, *Bithyniidae*, *Pisidiidae*). Широкая приспособленность и отсутствие сколько-нибудь близких морских родичей говорят в пользу того, что это — наиболее древние вселенцы в континентальные водоемы. Это объясняет и широкое географическое распространение семейств первой группы, сходной в своих эколого-биогеографических особенностях с вторичноводными моллюсками. Вслед за Г. Г. Мартинсоном (1958а, 1958б) виды этой группы мы называем палеолимническими.

Во вторую группу попадают виды, обитающие лишь в немногих типах континентальных водоемов. Для этих видов необходимо высокое содержание кислорода в воде и сравнительное постоянство температуры (Краусе, 1949; Fromming, 1956). Благоприятные условия жизни моллюски этой группы находят в быстрых участках рек, подземных водах, родниках и гигантских озерах, даже осолоненных. Эти виды относятся к семействам, близким к морским, или к обособленным родам морских семейств (*Pyrgulidae*, *Lithoglyphidae*, *Emmericiidae*, *Baicaliidae*, *Benedictiidae*, большинство *Littoridinidae*, *Syrnolopsidae*, *Melanopsidae*, *Theodoxus*, *Dreissena*, *Corbicula*). Очевидно, виды второй группы вселились в континентальные водоемы позже видов первой и не успели полностью приспособиться ко всему разнообразию условий жизни в них. С этим же легко связываются ареалы семейств и родов этой группы, часто поясные, приуроченные к районам мезозойских геосинклиналей. Представители этой второй группы были названы Г. Г. Мартинсоном (1958а, 1958б) неолимническими, однако нам кажется более правильным, имея в виду существование третьей группы, называть их мезолимническими<sup>5</sup>.

С некоторыми оговорками сюда же можно отнести *Pachychillidae*, *Paludomidae*, *Thiaridae* и наяд:

<sup>5</sup> В последней работе о происхождении фауны Байкала Г. Г. Мартинсон (1967) говорит уже о трех группах: палео-, мезо- и неолимнической.

Margaritiferidae, Amblemidae, Lampsilidae, Unionidae, Hyriidae, Mutelidae, Mycetopodidae, Etheriidae, Mulleriidae и Pseudomulleriidae. В подавляющем большинстве представители этих групп экологически сходны с мезолимитическими (Жадин, 1938); они также оксифильны и стенотермны, но распространены гораздо шире. Сопоставление их с палеолимитическими формами (Pachychilidae и Thiaridae с Viviparidae, а Unionoidea с Pisidiidae) говорит против их отнесения к палеолимитическим. Моррисон (Morrison, 1954), анализируя систематику меланиид (в широком смысле), приходит к заключению, что Pachychilidae происходят от Cerithiidae, а Thiaridae — от Planaxidae.

Вопрос о морских родственниках наяд еще более сложен. Особенности морфологии раковины и размещение центров формирования отдельных семейств наяд позволяют выдвинуть предположение о независимом происхождении разных пресноводных семейств от морских предков, обитавших в Индопапифике и Атлантике, а также о том, что сами надсемейства *Unionoidea*, *Mallerioidea* и *Etherioidea* в лице их наиболее древних, пока еще не известных форм возникли в море.

Быть может, группу мезолимитических моллюсков следует разделить на три подгруппы: наиболее старые, морское родство которых выражено наименее ясно, — наяды и пресноводные *Planaxoidea*, *Melanopsoidea* и *Cerithioidea* —  $\alpha$ -мезолимитические; средние по времени вселения с уже несомненным морским родством, но достаточно обособленные *Pyrgulidae*, *Lithoglyphidae*, *Emericiidae*, *Baicaliidae*, *Benedictiidae* —  $\beta$ -мезолимитические; наиболее молодые — роды или группы родов морских или солоноватоводных семейств — *Theodoxus*, ряд *Littoridininae*, *Dreissena*, *Corbicula* —  $\gamma$ -мезолимитические.

Третью группу составляют недавние выходцы из моря, часто солоноватоводные виды, весьма требовательные к содержанию кислорода и постоянству температуры. Это — роды морских семейств (*Tecturidae*, большинство *Neritidae*, часть *Littoridinidae* (например, *Potamopyrgus*), *fairbankiidae*, *Tateidae*, *Clea* из *Buccinidae*, *Potamididae*, *Arcidae*, *Mytilidae*, *Cardiidae*, большинство *Corbiculidae*, *Glauconomidae*, *Solenidae*, *Donacidae*, *Tellinidae*, *Aloididae*, *Erodonidae*, *Pholadidae*). В связи с недавним вселением и слабой приспособленностью к жизни в континентальных водоемах эти формы — назовем их неолимитическими — приурочены к зонам кайнозойских трансгрессий моря. При этом их связь с морем проявляется и в общем распространении каждой из групп. Так же как и супралиторальные формы, роды их встречаются по преимуществу в тропиках, причем часть родов приурочена к Индовестпапифике (берега Восточной Африки, Южной Азии и Австралии), а другая — к Атлантике (берега Америки и Западной Африки).

Интересно отметить, что яйцекладущим палеолимитическим гастроподам свойственны кладки с прозрачной слизистой оболочкой, тогда как мезолимитическим — кладки с плотной кожистой оболочкой. Некоторые мезолимитические формы (*Stenomelania* — сем. *Thiaridae*) имеют пелагическую личинку (Ramamoorthi, 1950; Morrison, 1954). У яйцеживородящей *Pseudamnicola reatina* Stella (сем. *Lithoglyphidae*) молодь выходит на очень ранней стадии развития и некоторое время держится на теле матери (Stella, 1961). Палеолимитическим двустворчатым (*Pisidiidae*) свойственно вынашивание молоди до той стадии, когда она приобретает строение взрослого животного, тогда как у мезолимитических чаще имеется либо паразитическая (*Unionoidea*, *Mullerioidea*, *Etherioidea*), либо пелагическая (*Dreissena*) личинка. Как показали исследования В. В. Хлебовича (1965), глосидий *Anodonta piscinalis* Nilss., взятый из жабр, при солёности ниже 5‰ не выживает длительное время, тогда как при солёности от 5‰ и выше он может оставаться живым очень долго. Жидкость именно такой осмотической концентрации окружает глосидий в воспалительном очаге на теле рыбы, и, вероятно, паразитизм наяд связан в значительной степени не только с задачами расселения, но и с необходимостью пребывания эмбрионов в среде определенного солевого состава и концентрации. Возможно, что в этой же связи нужно рассматривать и адаптивные особенности сперматозоидов и яиц *Dreissena* — мезолимитические формы, и *Cardiidae* — неолимитические формы (Карпевич, 1961, 1964).

В связи с крайней скудостью ископаемых остатков моллюсков — обитателей палеозойских и раннемезозойских континентальных водоемов — трудно прямыми палеонтологическими данными подтвердить большую древность палеолимитических форм. Можно все же отметить, что *Viviparidae* известны в континентальных отложениях с палеозоя, а в мезозойских отложениях они встречены уже почти на всех континентах. С другой стороны, мезозойские находки представителей современных мезолимитических групп приурочены к побережьям мезозойских морей, поблизости от современных ареалов этих групп или в пределах этих ареалов. Неолимитические группы вообще не представлены в мезозойских отложениях обитателями континентальных водоемов.

Таким образом, в процессе вселения из моря в континентальные водоемы и приспособления к жизни в них каждая группа становится сперва неолимитической, приуроченной к приморским районам, затем мезолимитической и лишь в результате длительной эволюции в пресных водах — палеолимитической. Именно поэтому палеолимитические группы не могут быть предками мезо- или неолимитических, мезолимитические не могут быть предками неолимитических или дальними предками мезолимитических же. В частности, мезолимитические, судя по их распространению, *Anthracosiidae* карбона вряд ли могли бы быть предками мезолимитических же *Unionidae* или *Mutelidae*. Из других вымерших групп моллюсков *Trigonioididae* были по всей вероятности неолимитическими (судя по данным Г. Г. Мартинсона, 1961а, 1961б), *Ferganoconchidae* и *Pseudocardiniidae* — палеолимитическими (судя по данным Мартинсона, 1959, 1961б).

Интересно в этой связи посмотреть, насколько такое деление пригодно для других групп первичноводных животных обитателей континентальных водоемов. Не обладая исчерпывающими познаниями в отношении всех животных обитателей континентальных водоемов, мы не претендуем на полноту предлагаемого ниже обзора. Однако в связи с обсуждаемыми вопросами попытка такого обзора нам представляется интересной. Сразу же нужно отметить, что чем совершеннее осморегуляторный механизм у представителей данной группы, тем менее заметной должна быть грань между морскими и пресноводными ее представителями, а следовательно, и между палео-, мезо- и неолимитическими формами.

Губки континентальных водоемов, судя по их распространению (Резвой, 1936), в подавляющем большинстве (сем. *Spongillidae*) следует отнести к палеолимитическим формам, несмотря на значительную оксифильность, присущую, очевидно, всем представителям типа. Лишь немногие: *Lubomirskiidae*, *Ochridospongia* и каспийские губки (в отношении которых В. М. Колтун (1962) установил, что они все должны быть отнесены к одному виду — *Metschnikowia tuberculata* Grimm), — несомненно мезолимитические. Одна из важнейших черт биологии губок, говорящая в пользу такого деления, — это наличие у представителей сем. *Spongillidae* геммул.

Из гидроидных (Наумов, 1960) палеолимитическими можно считать лишь представителей сем. *Hydridae*, широко распространенного в пресных водах северного полушария, мезолимитическими — *Craspedacusta sowerby* Lank. и *Limnocyclus tanganyicae* Gunth. Остальные гидроиды, известные из континентальных водоемов (*Cordilophora caspia* Pall., *Blakfordia virginica* Mayer, *Olindias inexpectata* (Ostr.) и виды *Moerisia* и *Pezohydra*), — неолимитические.

Среди полихет (Анненкова, 1930) палеолимитических форм нет. К мезолимитическим следует отнести род *Troglochaetus* и, возможно, род *Manayunkia* (мезолимитический, судя по особенностям его распространения, — Зенкевич, 1935), остальных полихет — обитателей континентальных водоемов, вероятно, нужно считать формами неолимитическими.

Из олигохет (Чекановская, 1962) несомненно первичноводные формы, объединяющиеся в отряд *Naidomorpha*, все относятся к палеолимитическим.

Очень четко прослеживается это деление среди мшанок (Абрикосов, 1959а, 1959в). Отряд *Phylactolaemata* — группа палеолимитическая. В пользу этого говорят как характер распространения и экология его представителей, так и в особенности наличие у них статобластов — своеобразных приспособлений для переживания неблагоприятных условий. Мшанки континентальных водоемов, принадлежащие к подотряду *Stenostomata* отряда *Gymnolaemata*, относятся к мезолимитическим формам, Г. Г. Абрикосов (1959в) делит их на три эколого-биогеографические группы, которые очень хорошо соответствуют нашему делению на  $\alpha$ - (куда принадлежит *Paludicella*),  $\beta$ - (*Pottsiella* и *Hislopia*) и  $\gamma$ - (*Victorella* и *Tanganella*) мезолимитические группы.

К неолимитическим мшанкам относятся лишь представители рода *Bowerbankia*, обитающие в континентальных водоемах.

Наиболее широко распространенный как в море, так и в континентальных водоемах класс животных после брюхоногих моллюсков — ракообразные. В связи со значительным разнообразием представителей этого класса, обитающих в пресных водах, анализ ракообразных, основанный на принципах, изложенных выше, составил бы предмет отдельной большой работы. Поэтому мы лишь вкратце остановимся на представителях этого класса, тем более что для них в силу совершенства их осморегуляторных механизмов солевая граница менее труднопроходима.

Представители отряда Anostraca (Sramek-Husek, Straskraba, Brtek, 1962) несомненно все относятся к палеолимитическим формам. То же самое следует сказать о подавляющем большинстве современных представителей отряда Phyllopoda (Sramek-Husek, Straskraba, Brfcek, 1962). Из трех подотрядов этого отряда виды подотрядов Notostraca и Conchostraca обитают исключительно в пресной воде, причем по преимуществу в мелких водоемах. Многие из них при этом хорошо приспособлены к непостоянству водного режима таких водоемов. Морские представители этих подотрядов известны лишь из кембрийских—девонских отложений (Новожилов, 1960), и таким образом можно считать, что обе эти группы вселились в пресные воды не позже середины палеозоя.

Несколько сложнее дело обстоит с подотрядом Cladocera. Большинство его видов, как и виды *Conchostraca*, несомненно следует относить к палеолимитическим. В пользу этого говорит как их экология, так и распространение. Наличие сидид в море—результат явно вторичного приспособления. Однако в пределах подотряда имеются и группы, несколько отличающиеся от палеолимитических по экологии. Это семейства *Polyphemidae a. lato*, *Leptodoridae*, вероятно, *Holopediidae*. Интересно, что максимального расцвета сем. *Polyphemidae* достигло не в пресных водоемах, а в солоноватых водах Каспия. Морские полифемиды, однако, возможно, пришли в океанические водоемы из континентальных. Особенности экологии этих семейств кладоцер заставляют считать их мезолимитическими формами.

В пределах отряда *Copepoda*, широко распространенного как в море, так и в пресных водах, имеются как палеолимитические, так и неолимитические формы. К первым относится, по-видимому, большинство пресноводных представителей отряда, и в частности виды семейств *Cydopidae* и *Diaptomidae*, тогда как наиболее ярким примером вторых является морской реликт — *Limnocalanus*

*macrurus*. Вероятно, среди видов отряда немало и мезолимнических форм, однако мы затрудняемся привести конкретные примеры.

Столь же сложен анализ видов подкласса *Ostracoda* (Бронштейн, 1947). Пресноводные представители этого подкласса принадлежат к группе *Podocopida* (иногда считаемой самостоятельным отрядом). Часть видов подокопид, например большинство видов сем. *Cypridae*, приурочены именно к тем биотопам, которые обычно бывают заселены только палеолимническими формами (мелкие и эфемерные водоемы, зона зарослей более крупных водоемов и т. п.). Лишь виды подсем. *Candoninae* заметно выделяются по экологии. Более того, именно это подсемейство дало колоссальный расцвет в Байкале. Некоторая стенобионтность *Candoninae* позволяет думать, что их лучше относить к мезолимническим формам. Уже несомненно мезолимническими следует считать *Cythendae* — обитателей континентальных водоемов.

Среди высших ракообразных (Бирштейн, 1960) палеолимнических форм нет. Лишь представителей рода *Asellus*, исходя из экологии *A. aquaticus*, можно было бы считать палеолимническими, однако другие виды этого рода проявляют мало особенностей, свойственных палеолимническим формам, и таким образом этот вопрос нуждается в дополнительном изучении. Целиком из мезолимнических форм состоят небольшие по числу видов отряды *Anaspidacea*, *Bathynellacea*, *Thermosbaenacea* и *Spelaeognathacea*. Обитатели континентальных водоемов, принадлежащие к отрядам *Mysidacea* и *Cumacea*, являются исключительно неолимническими формами. Наконец, в отрядах *Isopoda*, *Amphipoda* и *Decapoda* встречаются как мезо-, так и неолимнические формы. Из *Isopoda* к мезолимническим относятся *Microparasellidae* и, возможно, *Asellidae*, к неолимническим — *Saduria*, *Jaera*; из *Amphipoda* сем. *Gammaridae* — несомненно мезолимническое, а *Corophiidae* — неолимническое. Наконец, из *Decapoda* несомненно мезолимническими следует считать пресноводных *Astacura*, *Aeglidae* и *Potamonidae*, тогда как обитатели континентальных водоемов, принадлежащие к семействам *Sergestidae*, *Palaemonidae* и некоторым другим, относятся к неолимническим формам.

Дать аналогичное деление для рыб нам представляется сейчас затруднительным. Хочется, однако, обратить внимание на значительное сходство между обсуждаемым выше делением и предложенным Майерсом (Myers, 1938, 1949) разделением рыб на три группы: строго пресноводных (primary division), не строго пресноводных (secondary division) и периферических — солевыхносильных (peripheral division). Хотя это деление и не полностью совпадает с нашим (например, осетровые попадают в группу периферических (peripheral division), хотя они явно мезолимнические), но в общем-то наблюдается довольно много случаев соответствия строго пресноводных — палеолимническим (например, *Cyprinidae*), не строго пресноводных — мезолимническим (например, *Cichlidae*) и периферических — неолимническим (например, *Serranidae*).

Различная приспособленность животных к жизни в континентальных водоемах обуславливает своеобразную двойственность исторических закономерностей распространения фауны пресных и солоноватых вод. Неолимнические формы (а надо полагать, что такие были в разное время во всех группах первичноводных обитателей континентальных водоемов) еще сохраняют морские особенности распространения, и в частности приуроченность к большим морским бассейнам (Атлантика, Индоевстпацифика). Именно эти формы в первую очередь обуславливают различия в фауне водоемов разных берегов одного и того же континента и сходство фаун водоемов берегов разных континентов, омываемых одним океаном. Мезолимнические формы еще сохраняют следы этой морской приуроченности, а подчас и более сложной, связанной с прошлой конфигурацией берегов, но в силу того, что они расселяются по внутриконтинентальным бассейнам, приобрели ряд чисто континентальных особенностей в распространении, отражающих связи бассейнов и возможности расселения пресноводных форм на данном континенте. Наконец, палеолимнические формы, как и вторичноводные, имеют чисто континентальную приуроченность, и их распространение отражает исторические условия формирования фауны данного континента.

Особенности каждой из этих трех эколого-зоогеографических групп сильно влияют на структуру фауны водоемов разных частей земного шар.а. Различия в структуре возникают уже вследствие того, что палеолимнические формы и группы форм распространены шире мезолимнических и тем более неолимнических.

Гораздо более интересная картина, связанная с различием в экологии палео-, мезо- и неолимнических форм, наблюдается в гигантских озерах. В таких озерах (Байкал, Каспий, Охрид, Танганьика, Ньяса, Титикака, Бива) мезолимнические формы легко находят оптимальные для своего существования условия. Здесь они успешно противостоят конкуренции вездесущих палеолимнических и вторичноводных форм. Именно в силу этого мезолимнические формы образуют основную и наиболее своеобразную часть фауны таких озер, а кажущееся отсутствие родственников этих форм в окрестностях озера наводит на мысль о происхождении основной части эндемичной фауны из моря. Подобные гипотезы, в частности, предлагались для объяснения своеобразия фауны Байкала (Верещагин, 1930) и «талассоидного комплекса» в Танганьике (Mooge, 1898a, 1899a, 1903), а мнение о морском происхождении каспийской фауны вообще никем даже не оспаривалось. Между тем родоначальники мезолимнических эндемичных форм в гигантских озерах обитали, а часто и обитают по соседству с этими озерами в биотопах, пригодных для заселения мезолимническими видами, — в источниках,

ручьях, быстрых участках рек и, наконец, в подземных водах (Старобогатов, 1962). Из этих биотопов и прежде всего из источников и быстрин рек и ручьев они и попали в гигантское озеро. В ряде случаев возможно попадание и из подземных вод (Базикалова, 1949, 1954; Станковий, 1959). Именно эти формы в силу их меньшей специализации, а не обитатели других гигантских озер и дали начало эндемичным мезолимническим видам.

В Каспии в силу его сложной истории, близости морских водоемов и солености воды, кроме мезолимнических, значительное развитие получили и неолимнические формы. Они-то, не утратившие еще связи с морскими формами (Эберзин, 1949, 1955), и дают основания для заключения о морском генезисе каспийской фауны. На самом деле неолимнических форм в Каспии не так уже много (из моллюсков только *Cardiidae*), а настоящих морских, т. е. видов общих с морями, и вообще считанные единицы, притом появившиеся здесь в самое последнее время.

### Барьеры и пути их преодоления

Как уже говорилось выше, фактический ареал подавляющего большинства пресноводных моллюсков много меньше потенциального, и имеются акватории, в которых данный вид может жить, но его там нет, поскольку он не смог или не успел туда попасть. В таких случаях принято считать, что ареал вида ограничен определенными барьерами, которых *ол* не преодолел.

Ярким доказательством существования подобных явлений могут служить примеры акклиматизации видов в новых районах в результате деятельности человека. Так, вплоть до последних столетий ареал рода *Lithoglyphus* был ограничен бассейнами рек Черного и Азовского морей.<sup>1</sup> С постройкой системы каналов, связывающих реки Черного и Балтийского, а также реки Балтийского и Северного морей, один из видов этого рода — *L. naticoides* — достаточно широко расселился по Европе, а в ряде стран (Франция) расселение его продолжается и поныне. Не менее наглядные примеры дают случаи вселения в Каспий морских эвригаллиных моллюсков *Mytilus lineatus* (Gm.) и *Abra ovata* (Phil.). В частности, одним из результатов вселения *M. lineatus* было вымирание двух видов рода *Dreissena* (Логвиненко, 1965). Особенно, пожалуй, с этой точки зрения интересен случай вселения в Каспий каспийского по происхождению вида *Hypanis colorata* (Eichw.). Исходно *H. colorata* обитала в сильно опресненных (как правило, ниже 5‰) участках Черного и Азовского морей и в близлежащих нижних участках рек, впадающих в эти моря. В Каспии при соленостях, как правило, выше 5‰ (впрочем, нередко

<sup>1</sup> В раннечетвертичное время этот род был распространен также в бассейне Волги, но впоследствии вымер.

и ниже) обитает морфологически очень близкая к ней форма — *H. angusticostata polymorpha* Logv. et Star. Эти формы настолько близки, что другой подвид — *H. angusticostata angusticostata* (Bore.) до последнего времени считался всего лишь формой *H. colorata*. С постройкой Волго-Донского судоходного канала легко выживающая в пресной воде *H. colorata* проникла в нижнюю Волгу, а оттуда в сильно опресненные районы Каспия (Саенкова, 1960; Носова, 1963). Интересно, что в зоне распространения *H. angusticostata polymorpha* *H. colorata* встречается крайне редко и основные местообитания этого вида ограничены внешними частями волжской дельты.

Известны случаи и сверхдальнего успешного расселения моллюсков — обитателей континентальных водоемов, и, пожалуй, наиболее яркий из них — расселение *Potamopyrgus fenkinsi* (Sin.). Основной ареал рода *Potamopyrgus* ограничен прибрежными водоемами Австралии; там же встречаются и многочисленные близкие роды. Лишь *P. fenkinsi* обитает в водах Европы. Время проникновения его сюда до сих пор не установлено, однако можно предположить, что вид завезен человеком. Вопрос о настоящей родине этого вида оживленно обсуждается в литературе, и наиболее правдоподобным сейчас можно считать мнение, что его родина — юг Австралии, где обитают несколько крайне близких к европейскому в морфологическом и биологическом отношении видов этого рода. В Европу он, по-видимому, вселился сразу в несколько пунктов; во всяком случае первые находки этого вида происходят с берегов Южной Франции (Веггер, 1963), Португалии и Англии.

В дальнейшем вид широко расселился вдоль побережий Европы, дойдя на востоке до лиманов Черного моря (Марковский, 1953); на север, однако, дальше Англии он не проникает. Подобных примеров можно было бы привести значительное число не только в отношении моллюсков, но и в отношении других групп водных беспозвоночных, но нам кажется, что и приведенных примеров уже достаточно, чтобы видеть, какую роль в расселении обитателей континентальных водоемов играют барьеры.

Что же может являться барьером для обитателей континентальных водоемов? Прежде всего — суша. Принципиальное отличие континентальных вод от моря и суши — это прежде всего их дискретность. Если все моря и океаны в конечном счете составляют единый Мировой океан, а отдельные его крупные вертикальные подразделения тянутся широкими полосами вдоль континентов, если суша собрана всего в четыре гигантских континентальных массива (в разные эпохи это число менялось, но всегда было небольшим), то континентальные воды представлены огромным числом

сравнительно небольших по площади изолированных речных и озерных бассейнов, разбросанных по обширным просторам суши. В этом отношении они аналогичны не всей суше, а лишь небольшой ее части, представленной островами, разбросанными в морях и океанах. Эта аналогия углубляется еще и тем обстоятельством, что в геологическом отношении отдельные бассейны континентальных вод, как и острова, несравненно менее долговечны, чем гигантские континентальные массивы, поэтому временны, преходящи не только условия жизни в данном бассейне (или на острове), но и само его существование. Сухопутные барьеры для фауны континентальных водоемов и связанные с ними границы весьма многочисленны, а в силу непостоянства речных систем непостоянны. Именно в этом кроется причина того, что барьеры, в физико-географическом отношении одинаковые, могут в одном случае разделять близкие фауны (как, например, фауны по обе стороны гор Аппалачи или северной половины Уральского хребта), а в другом случае быть границей между двумя резко различными по составу и богатству фаунами (водоразделы, ограничивающие с севера и запада бассейн Амура).

Другую группу составляют барьеры морские. Неспособность большинства пресноводных животных выживать сколько-нибудь длительное время в морской воде делает даже небольшие морские проливы непреодолимой преградой. Естественно, что чем долговечнее данный пролив или чем более длителен тот период, в течение которого он на некоторые отрезки времени возникал, тем более значительную фаунистическую границу он собой представляет. Отсюда наиболее резкими границами служат моря и проливы, разделяющие континенты; менее значительными — мелководные проливы внутри больших островных систем (например, в Малайском архипелаге). Оба типа барьеров влияют на расселение не только пресноводной, но также морской и сухопутной фауны. Суша — важнейший барьер для распространения морской фауны, а, кроме того, препятствиями к расселению обитателей отдельных вертикальных зон моря могут служить акватории, где соответствующие глубины отсутствуют — для обитателей литорали и сублиторали препятствиями служат глубокие участки моря, для обитателей абиссали — подводные хребты. Для наземной фауны важнейший барьер — море; сухопутные барьеры оказываются действенными лишь в том случае, если они представлены зонально "иными ландшафтами (горные цепи, пустыни для обитателей лесов или степей). Интересно, что пресноводные бассейны, точнее сказать, речные русла из-за незначительной их ширины и относительной недолговечности лишь в сравнительно редких случаях являются барьерами для сухопутной фауны.

Кроме этих, общих для всей фауны, но по-разному действующих на пресноводную, наземную и морскую фауну барьеров, на распространение обитателей континентальных водоемов оказывают влияние препятствия особого рода. Для примера рассмотрим следующий случай. Фауна двусторчатых моллюсков — наяд — бассейнов рек Камберленда и Теннесси (Сев. Америка) необычайно богата; тут имеется несколько эндемичных родов и значительное число эндемичных видов. В то же время ниже устьев этих рек, в Огайо и еще ниже, в Миссисипи, ни один из этих родов и видов не проникает. У некоторых из камберлендских видов имеются родственные формы, распространенные в бассейне другого притока Миссисипи — Арканзаса. Причина отсутствия камберлендских и арканзасских (точнее Озаркских) эндемиков в Миссисипи неоднократно анализировалась американскими исследователями (Bartsch, 1916; Walker, 1917;

Goodrich, 1921a). Достаточно четко показано, что в плиоцене и раннем плейстоцене эти эндемичные группы были распространены гораздо шире, чем ныне. Мощные потоки воды от таяния ледника со значительным количеством минеральных взвесей, сбрасывавшиеся через долину Миссисипи, привели к вымиранию богатой фауны наяд, которые сохранились лишь в реках низкогорья. Современное расселение большинства видов из этого убежища также затруднено заметными различиями в температурном и кислородном режимах Камберленда и Теннесси, с одной стороны, и Миссисипи — с другой, а также различием в содержании взвесей в воде этих рек. Это объяснение, по-видимому, справедливо не только для наяд, но и для целого ряда других моллюсков и прежде всего для пахикилид. Возможно также, оно вообще — единственно приемлемое объяснение отсутствия в Миссисипи камберлендских видов, принадлежащих к самым различным группам беспозвоночных.

К этой же категории барьеров относятся и порожистые участки рек, крупные водопады и т. д. Так, фауна р» Замбези выше водопада Виктория резко отличается от фауны нижнего участка той же реки. Еще более резки различия в фауне средней и нижней частей бассейна Конго. Нижняя часть бассейна (ниже Хрустальных гор) населена фауной примерно того же типа, что и в остальных реках побережья Гвинейского залива, тогда как средняя населена смешанной фауной, включающей, кроме гвинейских, восточноафриканские и нильско-суданские элементы.

Длительное существование некоторых пресноводных барьеров в сочетании с интенсивными процессами видообразования может подчас серьезно повлиять на состав пресноводной фауны больших районов суши. Общеизвестно, что фауна гигантских озер (Байкала, Танганьики и других) довольно сильно изолирована от фауны окрестных водоемов, в том числе и от фауны рек, вытекающих из этих озер. Для Байкала, в частности, этот факт обсуждался как проблема несмешиваемости байкальской фауны с общесибирской (Верещагин, 1949), причем предлагались самые разнообразные его объяснения. Из них наиболее убедительными нам представляются попытки искать причину несмешиваемости в резких экологических различиях байкальской и общесибирской фауны, возникших в результате длительного приспособления эндемиков к специфическим условиям жизни в этом гигантском озере.

Таким образом, с возникновением гигантского озера как бы возникает барьер между ним и остальными водоемами района, обусловленный прежде всего своеобразным гидрологическим режимом озера. В первые моменты этот барьер, возможно, невелик; в озеро проникает некоторое число видов из окрестных водоемов и расселяется в нем, найдя там подходящие для себя условия. В результате длительного существования такого озера и проходящих в нем процессов видообразования фауна его значительно обогащается. При этом характерны следующие две особенности: 1) все многообразие фауны филогенетически связано со сравнительно малым числом предков (получается как бы «букет» филогенетически близких видов), 2) по разнообразию "приспособлений озерные виды каждой группы оставляют далеко позади внеозерных представителей тех же групп (supraliinal specialization Майерса (Myers, 1960)). Последнее обстоятельство — как бы компенсация того, что в озеро не могли вселиться представители ряда групп пресноводных животных. В результате процессов видообразования изоляция фауны озера возрастает; возникшие в нем виды так приспособлены к его условиям, что уже практически не могут жить за его пределами, а новые вселенцы встречают в озере интенсивную конкуренцию видов, хорошо приспособленных к жизни в нем. В этот момент барьер как бы достигает наибольшего развития. Теперь посмотрим, что произойдет, если озеро по каким-то причинам исчезнет. Естественно, что большая часть его эндемичной фауны полностью вымрет, оказавшись неспособной жить в иных водоемах. Однако меньшая часть (подчас по числу видов очень значительная, так как фауна озера весьма богата) выживает в каких-то участках гидрографической сети, оставшейся на месте озера, что в значительной степени обогатит обычную пресноводную фауну данного района. Что подобные процессы действительно происходят, можно видеть на примере небольшой, почти полностью замкнутой котловины Куатро-Сьенегас в северной Мексике. В ее сравнительно мелких водоемах, по данным Тейлора (Taylor, 1966a), обитает значительное число эндемичных родов и видов брюхоногих моллюсков, причем один из родов (*Mexipyrigus*) включает 6 близких видов. Подобные же процессы привлек и Майерс (Myers, 1960) для объяснения разнообразия видов цихлид в бассейне Амазонки. Оказавшись в пределах обычной гидрографической сети, остатки фауны гигантского озера получают в той или иной степени возможность расселяться по ней, а иногда и за ее пределами. Таким образом, благодаря существованию барьеров, отделяющих гигантское озеро от остальной гидрографической сети, внутриозерному видообразованию и последующему исчезновению этих барьеров с исчезновением озера, фауна пресных водоемов больших участков суши может значительно обогащаться новыми видами и родами. Вполне возможно, что именно этот процесс и обусловил появление в плиоцене юго-востока Европы богатейшей левантинской фауны.

Обзор барьеров, влияющих на распространение фауны континентальных водоемов, будет неполным, если мы не рассмотрим механизмы расселения пресноводных животных и в особенности пути и способы преодоления этих барьеров. Тут прежде всего, естественно, необходимо различать животных, проводящих в воде всю свою жизнь, и животных, находящихся в водной среде лишь на протяжении какой-то ограниченной части жизненного цикла. Первые могут использовать только пути расселения, свойственные водным животным, тогда как вторые, в частности водные насекомые, в течение определенных отрезков времени могут расселяться как животные наземные. Кроме того, разным представителям каждой из этих двух групп свойственна разная способность к расселению — вагильность, зависящая от скорости движения, продолжительности жизни, количества биотопов, в которых они могут обитать, наличия и продолжительности покоящейся стадии, веса организма, находящегося в покоящейся стадии, плавучести и ряда других более мелких факторов. Естественно, что виды второй группы обладают, как правило, большей вагильностью, чем виды первой группы.

В наши задачи не входит подробная характеристика путей, способов и возможностей расселения каждой группы водных животных, и мы остановимся лишь на нашем основном объекте исследования — моллюсках.

Скорость активного перемещения моллюсков весьма незначительна, поэтому в подавляющем большинстве случаев ее можно не принимать в расчет. Лишь при расселении внутри одного водоема, пусть даже такого огромного, как Каспий, она играет некоторую роль. Специальных покоящихся стадий у моллюсков также нет. Лишь некоторые виды, обитающие во временных водоемах, могут длительное время находиться вне воды, плотно заклеив устье эпифрагмами, предотвращающими их полное высыхание. Специальные приспособления к разному течением могут у моллюсков быть очень различны. Все легочные моллюски могут приклеиваться к пленке поверхностного натяжения воды или даже ползать по ней. Таким же свойством обладает молодь некоторых переднежаберных моллюсков — *Viviparus contectus* (Mill.) и двустворчатых — *Sphaerium corneum* (L.). Некоторые легочные пошли по этому пути даже дальше. Так, *Anisus vortex* (L.) можно даже считать нейстонным организмом. Обладая сравнительно легкой раковиной и очень крупной, всегда наполненной воздухом легочной полостью, эти моллюски плавают по поверхности воды и спускаются вглубь лишь по подводным стеблям или другим погруженным в воду предметам. При обследовании моллюсков озера Нарочь (БССР) в конце лета 1958 г. подавляющее большинство особей *A. vortex* было найдено нами плавающими у поверхности воды или в зарослях на глубине не более 10 см. Глубже встречались лишь единичные экземпляры (меньше 5% всех собранных особей). Интересно, что близкий к этому виду *A. vorticulus* (Trosh.) у поверхности вообще встречен не был.

Другое приспособление к пассивному разносу водой — пелагическая» личинка. В отличие от морских у пресноводных моллюсков она встречается довольно редко и свойственна лишь нео- и некоторым мезолимническим;

формам (*Cardiidae*, *Dreissena*, *Stenomelania*). Наяды, во взрослом состоянии имеющие тяжелую нетранспортную раковину, обладают другим мощным способом к пассивному расселению. Их личиночные<sup>1</sup> формы (глохий, лизидий, гаусториальная личинка) ведут паразитический образ жизни на рыбах и вместе со своими хозяевами могут продельвать далекие путешествия. Лишь незначительное число видов наяд фаз-вивается без паразитической стадии.

11&

Наконец, ряд моллюсков может прикрепляться к погруженным в воду частям плавающих предметов, в том числе к днищам судов. Отдельные группы двустворчатых моллюсков (*Dreissemdae*, *Mytilidae*, *Etheriidae*, *Mullerndae*, *Pseudomulleridae*) вообще ведут прикрепленный образ жизни и являются обычными компонентами обрастания. Часто в составе обрастания встречаются и кладки различных пресноводных моллюсков, которые во всех случаях обязательно должны быть отложены на твердый субстрат.

Таким образом, приспособления к расселению у моллюсков весьма разнообразны, более часто расселительную функцию несут молодые стадии или возрасты.

Основной путь расселения пресноводных моллюсков — речные системы. При этом, расселение видов, обитающих в самом русле реки или в ее заводях, совершенно понятно и не требует специального обсуждения. Более сложны процессы расселения вдоль речных долин обитателей поймы. Ведущую роль здесь играют разливы рек, проходящие у рек с разным режимом питания в разные сезоны. У большинства крупных рек СССР питание по преимуществу снеговое и бывает два периода подъема воды — весенний (наиболее высокий подъем) и осенний (много меньший). У рек с преимущественно дождевым питанием (Амур) осенний подъем воды резко преобладает; наконец, у рек с ледниковым питанием подъем воды приходится на самые теплые месяцы. Когда бы ни был подъем воды (если он только не происходит в самое холодное время, как разливы Ангары до постройки Иркутской ГЭС), заливающие пойму воды реки поднимают значительное число растительных остатков и переносят их на большое расстояние по долине. Иногда в наших широтах такие остатки скапливаются на льдинах и переносятся вместе с ними. Иногда всплывают вместе со льдинами и довольно большие куртины водных растений (например, рогоза). Вместе со всеми этими растительными остатками и куртинами живых растений переносятся вдоль долины экземпляры практически всех обитающих здесь моллюсков. Многолетние (1951—1958 гг.) обследования окских паводковых выбросов на левом берегу на участке Лужки— Прилуки и в районе Белых Колодезей (Московская область) показали, что каждый год здесь удается обнаружить 40—43 вида пресноводных моллюсков, тогда как общее число видов, встречающихся в долине Оки, не превышает 50. Значительная широта района, с которого река собирает моллюсков, подтверждается и находками некоторых наземных форм. Кроме значительного числа обычных для приокских районов видов, здесь обнаружены *Acicula polita* (Hartm.), не отмечавшийся ранее для центра европейской части СССР, и *Chondrula tndens* (Mull.), найденная, правда, ранее в окрестностях Серпухова, но, по-видимому, тоже в окских выбросах. Количество экземпляров моллюсков в выбросах столь велико, что есть все основания считать, что если даже вода увлекает в значительном проценте пустые раковины, то живых особей тут хотя и много меньше, но все же достаточно для расселения (обследование выбросов проводилось в мае— июне, когда они уже оказывались высохшими). Имеются аналогичные данные и в литературе, в частности подобная работа была проведена в ГДР (Zeissler, 1963).

Расселение моллюсков вдоль речных долин может осуществляться не только путем сноса паводковыми водами. Наяды, личиночные стадии которых паразитируют на рыбах, могут расселяться в течение всего периода паразитической жизни личинок (у видов, обитающих в реках и озерах европейской части СССР — в мае—июле).

Описанный путь расселения оказывается весьма эффективным в пределах бассейна. Если при этом вспомнить, что речные бассейны в геологическом отношении непостоянны, что между ними возникают и вновь

разрываются связи, то легко видеть, что такой путь может обеспечить расселение моллюсков на обширной территории.

Мы не будем здесь приводить подробные примеры связей бассейнов, отметим лишь, что для рек европейской части СССР они подробно рассмотрены Л. С. Бергом (1949), который, перечисляя ныне существующие связи (Западной Двины и Днепра, Западной Двины и Волги, Волги и Дона, Северной Двины и Волги, Северной Двины и рек Балтийского моря), указывает, что непосредственно после конца оледенения такие связи были развиты гораздо сильнее. Конкретный разбор роли некоторых бассейновых связей для расселения моллюсков будет приведен ниже, при обсуждении истории фауны отдельных зоогеографических областей. Остается лишь добавить, что в течение последнего столетия большое значение для расселения водных животных приобрели каналы. Примеры, иллюстрирующие их роль, мы приводили выше.

Преодоление водными моллюсками сухопутных преград осуществляется путем пассивного

переноса их амфибиотическими и наземными животными. В литературе неоднократно отмечалась возможность переноса моллюсков или их кладок птицами и водными насекомыми (Kew, 1893; Шарлеман, 1914; Fernando, 1954; Pimentel, White a. Idefonso, 1957; McMichael, 1958). При этом существенную роль играет способность моллюсков переносить высыхание, так что в большей степени этот путь эффективен для обитателей временных водоемов. Известную роль в пассивном разnose моллюсков играет и человек. Вместе с мокрой глиной из мелких луж моллюски прилипают к колесам автомобилей и повозок. Нам неоднократно приходилось находить в углублениях протекторов колес грузовых автомобилей наиболее обычные виды моллюсков из наших мелких водоемов — *Lymnaea truncatula* (Mull.), *L. peregra* (Miill.), *Ani-sus spirorbis* (L.). Необходимо, однако, отметить, что расселение через сухопутные преграды идет крайне медленно, что подтверждается своеобразием малакофауны речных бассейнов. Гораздо большую роль этот путь играет в процессах заселения вновь образовавшихся водоемов.

Прежде чем говорить о путях преодоления морских преград, нужно отметить, что в ряде случаев наличие моллюсков по обе стороны морского бассейна следует объяснить не расселением по континентальным водоемам, а независимым выходом из моря. Подробнее на этом мы останавливались раньше, а сейчас лишь отметим, что именно так следует объяснять распространение значительного числа родов и видов, богато представленных в водоемах Малайского архипелага, особенно его восточной части.

Настоящее преодоление морских барьеров, если не считать крайне редких случаев переноса птицами по воздуху или более частых — завоза человеком, практически почти невозможно. Во всех случаях причиной наличия вида по обе стороны морского пролива является связь бассейнов, имевшая место во время регрессии моря. Хорошим подтверждением существования такой связи служит связь подводных русел рек, наблюдающаяся в окраинных морях почти всех континентов. В частности, в качестве примера можно привести общеизвестный факт соединения в Северном море подводных долин Рейна и рек Великобритании. Детально с палеогеографической и биогеографической точек зрения все подобные случаи разбираются в обстоятельной монографии Г. У. Линдберга (1955), который связывает образование этих русел с гигантской (300 м) регрессией моря в верхнем плиоцене, точнее, на рубеже плиоцена и антропогена.

Эти два пути — вселения из моря и расселения по долинам рек во время регрессий — в значительной мере определяют облик малакофауны островов. Там, где преобладал второй путь, малакофауна островов принципно-

117

ально не отличается от фауны прилежащих частей континента (в некоторых случаях может лишь быть несколько беднее). Это — фауна континентального типа, и она характерна для крупных островов, расположенных вблизи материка (Японские острова, о. Тайвань, о. Хайнань, Большие Зондские острова и т. д.). Где преобладал первый тип, фауна очень резко отличается от ближайших участков континентов прежде всего своей структурой (отсутствие палеолимнических и части мезолимнических форм и преобладание неолимнических). Фауна такого типа, назовем его океаническим, обитает на мелких океанических островах; может она быть и на некрупных островах вблизи континента (Андаманские острова) или входящих в состав крупных архипелагов (Малые Зондские острова). Промежуточна по характеру малакофауна Новой Зеландии, правда, и ее лучше отнести к океаническому типу в связи с относительно малым числом вторично-водных и отсутствием в ней палеолимнических форм.

Такое различие в фаунах островов приходится учитывать при их зоогеографическом анализе. Как мы увидим ниже, фауна островов Фиджи, Новые Гебриды и других довольно резко отличается от австралийской и более сходна с фауной островных систем Юго-Восточной Азии. Тем не менее, учитывая особенности истории, и в частности возможные пути расселения, приходится первую рассматривать как океанический вариант австралийской фауны, а третью — как аналогичный вариант синоиндийской. В ряде случаев дело обстоит еще сложнее и о принадлежности фауны ряда островов (например, Гавайских) делать заключения по ее составу крайне трудно.

Обсуждавшиеся выше различия между разными типами барьеров дают основание несколько уточнить понятие вагильности. Очевидно, что у одного и того же вида пресноводных организмов способности к расселению по токам воды, против токов и через непресноводные преграды (т. е. практически по воздуху) резко различны. При этом дело не в абсолютной скорости перемещения (хотя и она играет определенную роль). Скорость переноса моллюсков водными птицами куда больше, чем переноса течением, хотя последний путь много эффективнее, потому что вероятность случайного захвата моллюсков птицами крайне мала. Таким образом, вагильность можно определить "более строго как вероятность появления за определенное время и на определенном расстоянии от исходной популяции в водоеме, пригодном для существования данного вида, такого числа особей, которое достаточно для основания новой популяции. Каждому виду пресноводных животных свойственно не менее трех показателей вагильности (по течению, против течения и через водоразделы), очень сильно различающихся по абсолютной величине. При этом даже для многих водных насекомых эти величины неодинаковы, так как крылатые взрослые формы обычно держатся вблизи водоемов, не совершая длительных перелетов через водоразделы, и только немногие, особенно хорошие летуны, проделывают это. Из предлагаемого определения следует и еще один интересный вывод. При прочих равных условиях гермафродитные, способные к самооплодотворению формы обладают большей вагильностью, чем раздельнополые, так как у первых для основания новой популяции требуется меньшее число

особей, чем у вторых (а иногда и вовсе одна особь). Этим, возможно, объясняется широкое распространение многих наших *Pisidiidae*.

## СХОДСТВО И РАЗЛИЧИЯ В РАСПРОСТРАНЕНИИ РАЗНЫХ ГРУПП ЖИВОТНЫХ

В подавляющем большинстве зоогеографических исследований рассматривается распространение какой-либо одной группы животных. Происходит это потому, что зоогеограф должен быть достаточно компетентен в систематике изучаемых им объектов, чтобы свести к минимуму погрешности своих выводов, связанные с неточностями в оценке систематического положения организмов. Между тем основу биогеографии составляют как раз те закономерности, которые справедливы для всех или большинства групп животных и растений. Получается своеобразное противоречие: каждый исследователь создает «зоогеографию» или «фитогеографию» своей группы организмов и в то же время все эти исследования, несмотря на некоторые разногласия между ними, обеспечивают общий прогресс биогеографии. Сопоставление данных, полученных разными исследователями на различных группах, позволяет отделить общие закономерности от частных особенностей распространения, характерных для каждой отдельной группы. В предыдущих разделах мы обсуждали некоторые зоогеографические закономерности, оперируя в основном данными о распространении моллюсков и лишь изредка и в связи с некоторыми специальными вопросами привлекая материалы по другим группам животных. Ставя перед собой задачу дать зоогеографическое районирование континентальных водоемов нашей планеты, мы считаем важным рассмотреть (разумеется, в меру нашей компетентности), насколько сходны в разных группах животных основные закономерности распространения и насколько обособлены друг от друга по составу фауны разных групп отдельные районы Земли, т.е., иными словами, в какой степени система районирования, построенная на основе изучения моллюсков, приложима к другим группам пресноводных и солоноватоводных животных.

Первая и наиболее бросающаяся в глаза причина различий ареалов пресноводных животных — это неодинаковая экологическая приуроченность последних. Совершенно очевидно, например, что виды, приуроченные к участкам рек с медленным течением, не могут встречаться в горных районах, где таких участков нет. Однако на распространение влияют не частные экологические особенности, а тот их комплекс, который определяет приуроченность животных к определенному типу водоемов. Это обстоятельство значительно уменьшает роль экологических различий. Если мы будем сравнивать большие группы животных, в каждой из которых имеются представители, приуроченные к разным типам водоемов, то такие различия скажутся еще меньше. Типы ареалов представителей сравниваемых групп (при прочих равных условиях) будут совпадать, и различной окажется лишь встречаемость в этих группах таксонов с разными типами ареалов.

Гораздо более существенная причина несходства ареалов — различия в вагильности. Как правило, величины ^вагильности видов, принадлежащих к одной систематической группе не слишком высокого ранга (роду, семейству, отряду), довольно сходны, что позволяет говорить о вагильности группы в целом. Этому не мешает и наличие в пределах одной группы животных с двумя-тремя разными характеристиками вагильности (например, обитателей временных и постоянных водоемов) — тогда можно говорить, что данной группе в целом свойственны две или три разные характеристики вагильности. Как мы видели выше, величины вагильности во многом определяют относительную роль исторических факторов в распространении группы, т.е. насколько фактический ареал отличается от потенциального. Поскольку последний в силу действия

четырёх биогеографических законов имеет вид двух (или одного) вертикально ограниченных неправильных широтных поясов, то в группах с высокими величинами вагильности мы должны встретим преобладание ареалов такого вида. x

Так, среди *Cladocera*, группы, обладающей высокой вагильностью в силу возможностей разноса покоящихся яиц ветром, течением и животными, а также в силу наличия партеногенетических поколений, значительное число видов широко распространено в Евразии и Северной Америке, проявляя при этом заметную широтную и вертикальную зональность (Sramek-Hugek, StraSkriba, Brtek, 1962; Мануйлова, 1964). Напротив, при сравнительно малой вагильности ареалы очень резко отличаются от описанного выше типа. Для примера можно привести узкие, видимым образом не связанные с зональностью ареалы видов речных раков под-сем. *Cambarinae* (Faxon, 1885). Поскольку групп мгновенно расселяющихся не существует, то исторические факторы в какой-то мере сказываются на распространении всех групп. Поэтому природные барьеры для всех групп в какой-то мере являются зоогеографическими границами тем более значимыми (в смысле обособленности фаун по обе стороны барьера), чем меньше вагильность. Если бы все три величины вагильности (по течению, против течения и через водораздел) сохраняли бы у всех групп одно и то же соотношение, то значение разных барьеров в пределах каждой группы оставалось бы одинаковым. На деле эти величины в разных группах имеют разное соотношение. В результате получается, что для одних групп (например, для большинства моллюсков) морской пролив — гораздо более значительный зоогеографический барьер, чем водораздел между двумя соединившимися в недавнем геологическом прошлом бассейнами рек, тогда как для других (*Cladocera*) эти два барьера имеют почти одинаково малое значение. Это обстоятельство приходится учитывать при районировании, поскольку зоогеографический ранг района, ограниченного определенными барьерами, в какой-то мере зависит от значимости этих барьеров. Таким образом, изучая распространение каждой отдельной группы животных, можно выявить все сколько-нибудь

заметные зоогеографические барьеры (или большинство из них, если некоторые при высокой вагильности группы останутся незамеченными), тогда как точно оценить ранг выделяемых единиц можно, строго говоря, лишь изучив распространение всех групп.

Третья причина несходства ареалов организмов — разная степень древности сравниваемых групп. Подробно этот вопрос обсуждался выше. Однако фактор времени может одновременно действовать в двух противоположных направлениях. Во-первых, со временем вероятность того, что организмы смогут преодолеть барьер, повышается. Тем самым оказывается, что чем древнее группа, тем шире ее ареал. С другой стороны, непрерывная эволюция группы, распадение вида на подвиды и далее возникновение на этой основе самостоятельных видов приводит к усилению различий между разделенными барьером акваториями (или территориями).

При сравнении географического распространения разных групп нельзя забывать и еще об одном моменте негеографического порядка — разной таксономической изученности различных групп. Это особенно касается тех групп, представители которых относительно бедны признаками. Так, например, до сих пор считается общепризнанным, что *Pisidiidae* обладают необычайно широкими ареалами, причем это обычно связывают со значительной вагильностью и эврибионтичностью представителей этого семейства. Однако первые попытки ревизии этой группы (Старобогатов и Стрелецкая, 1967) показали, что ареалы видов и родов пизидиид хотя и широки, но все же не более, чем у некоторых других групп пресноводных моллюсков

### 128

(например, у пресноводных *Pulmonata*). Еще более яркий пример — изменение зоогеографических характеристик некоторых морских *Calanoida* в результате таксономической ревизии (Бродский, 1965а, 1965б).

Имея в виду все эти обстоятельства, попробуем на нескольких примерах сопоставить закономерности распространения моллюсков и некоторых других пресноводных животных.

Если мы возьмем группу, близкую к моллюскам по величинам вагильности, то сходство будет поразительным. Так, среди пресноводных крабов Африки (Bott, 1955, 1960, 1965), как и среди моллюсков, выделяются группы, свойственные только северной половине гвинейского побережья (роды *Sudanonautes* и *Liberonautes*) или его южной половине — устье Конго—Бенгела (подроды *Isopotamonautes* и *Potamonautes* s. str. рода *Potamonautes*), и побережью Гвинейского залива и бассейну Конго (подрод *Erimetopus* того же рода), бассейну Конго (подрод *Longipotamonautes* того же рода), востоку Экваториальной Африки (подроды *Lobopotamonautes*, *Arcopotamonautes*, *Gerdalopotamonautes* и другие того же рода и род *Deckenia*). Кроме того, имеются роды, свойственные Мадагаскару (*Hydrothelphusa*) или Мадагаскару и Южной Африке (*Gecarcinautes*). Таким образом, получается картина, почти полностью сходная с той, что наблюдается у моллюсков (рис. 28), и в особенности у мезолимнических групп. Если при этом учесть, что по приуроченности видов каждого из этих подродов Африку можно разделить на те же провинции, которые мы выделили на основе изучения моллюсков, то можно говорить о полном сходстве закономерностей распространения пресноводных крабов и моллюсков.

Такая же картина получается при анализе распространения пресноводных крабов юго-востока Азии (Baiss, 1937; Bott, 1966), восточного Средиземноморья и Передней Азии (Pretzmann, 1962).

Менее полным будет совпадение для Австралии (Riek, 1951), но в основном потому, что пресноводные крабы здесь менее разнообразны, чем мезо-лимнические моллюски. В Центральной и Южной Америке такую же картину дают подсемейства *P' pseudothelphusinae* и *Trichodactylinae* (Rathbun, 1905, 1906). Пожалуй, более разительный пример сходства распространения десятиногих раков и моллюсков дает анализ ареалов видов рода *Aegia* (*Anomura*). На рис. 14 изображены ареалы основных биогеографических групп видов *Aegia* (по: Williamson и Fontes, 1955), а для сравнения — построенные по тому же принципу ареалы наяд. Число таких примеров можно было бы сильно увеличить, но мы остановимся еще всего лишь на одном. Если рассмотреть распространение речных раков Северной Америки, то можно видеть, что Дальний Запад заселен в основном видами подсем. *Astacinae-i* (*Pacifastacus*), свойственного Евразии, тогда как восточнее Скалистых гор обитают *Cambarinae*. Напомним, что из наяд *Lampsilidae* живут лишь восточнее Скалистых гор, а на Дальнем Западе обитают *Heudeanini*. Далее, в пределах ареала *Cambarinae* наибольшее разнообразие родов и видов (как, впрочем, и у наяд) приурочено к югу США и особенно к горам Аппалачи (Faxon, 1885, 1914) и для каждой из выделяемых нами ниже провинций можно привести свой набор видов раков.

Группы, характеризующиеся большей вагильностью, позволяют выявить в общем те же районы, что выделены нами по моллюскам, хотя иногда некоторые границы оказываются недостаточно заметными. Лучшее подтверждение этого — значительное совпадение предлагаемой ниже системы районирования континентальных водоемов с тем, что сделано на основе изучения рыб Л. С. Бергом (1909, 1912, 1916, 1923, 1926, 1932, 1934а, 1934б, 1940а, 1949), Миллером (Miller, 1966) и Айрделом и Уитли (Iredale a. Whitley, 1938; Iredale, 1943; McMichael a. Iredale, 1959). Предложенная

Рис. 14. Распространение наяд (Л — по: Bonetto, 1961b) и десятиногих раков рода *Aegia* (Б — по: Williamson y Fontes, 1955) на юге Южной Америки.

1 и 5 — нижнепаранские виды;

2 — уругвайские виды; 3 — верхне-паранские виды; 4 — чилийско-па-тагонские виды; 6 — южнобразильские виды; 7 — виды крайнего северо-запада Аргентины; 8 — чилийские виды; 9 — патагонские виды.

последними авторами система районирования континентальных водоемов Австралии хорошо подтверждается анализом распространения моллюсков.

Не только свободноживущие организмы континентальных водоемов, но и обитающие на них паразиты проявляют те же закономерности распространения. Так, пригодность системы районирования, предложенной Л. С. Бергом, для анализа распространения паразитов рыб была хорошо доказана работами паразитологов школы В. А. Догеля (Догель и Ахмедов, 1946; Догель, 1947; Петрушевский и Бауер, 1948; Шульман, 1958;

Кулаковская, 1958; Ю. Стрелков и Шульман, 1964).

Насекомые обладают еще большей вагиальностью, поскольку во взрослом состоянии способны по воздуху перелетать из водоема в водоем.

Из водных насекомых особенно интересные и подробные данные имеются по ручейникам (Мартынов, 1923, 1924, 1929). Анализируя географическое распространение ручейников, А. В. Мартынов приходит к выводам, во многом сходным с теми, что излагаются ниже на основе изучения моллюсков. Так, например, он подчеркивает значительную роль восточноазиатских элементов в фауне Сибири и Центральной Азии, существование ряда родов, общих для востока Азии и северо-запада Северной Америки, наличие североамериканских (по принятой здесь терминологии — неарктических) родов в Сибири и, наконец, некоторую обособленность фауны Центральной Азии и Сибири. Из последней ряд видов проникает по северу в Европу (преимущественно в ее северо-восточную часть). В фауне ручейников Западной Европы он находит важные черты сходства с фауной востока США, уменьшающиеся в числе, судя по палеонтологическому материалу, от палеогена до настоящего времени. Охарактеризовав таким образом крупные подразделения, которые, как легко видеть, совпадают с нашими в отношении границ и наиболее существенных моментов истории (но не в отношении ранга, так как ранг их, по А. В. Мартынову, совершенно иной), он останавливается и на зональных особенностях распространения ручейников.

Придавая зональным особенностям большее значение, чем мы (что вполне естественно для группы с большей вагиальностью), он в конечном счете сближает друг с другом фауны более холодных частей умеренных широт (как северной, так и южной) — «Европейско-Сонорское царство», фауны теплых частей северных умеренных широт — «Ангарское царство» и, наконец, фауны тропиков — четыре тропических «царства».

Важно отметить, что более дробного деления — соответствующего провинциям в нашем понимании — А. В. Мартынов не дает.

Того же типа закономерности распространения можно усмотреть и у гораздо лучших летунов — стрекоз. Излагая данные о географическом распространении стрекоз Сибири, Б. Ф. Бельшев (1963) подчеркивает, что «... зоогеография стрекоз не укладывается в рамки зоогеографии, основанной на распространении таких групп животных, как птицы, звери, бабочки, жуки и т. д.» (стр. 21—23). Между тем если мы сравним данные Б. Ф. Бельшева (изложенные в виде сводной таблицы распространения или в виде картосхемы районирования) с нашими данными по моллюскам, то нельзя не отметить значительного их сходства. Если, например, сопоставить схему районирования, изображенную в цитированной работе на стр. 22, с нашей схемой (рис. 15), то можно видеть, что все границы, проведенные Б. Ф. Бельшевым (кроме границы, пересекающей в нескольких местах русло Амура), имеются и у нас. В нашей схеме число фаунистических границ в азиатской части СССР больше, что вполне отражает большие различия малакофаун разных речных бассейнов, являющиеся следствием меньшей вагиальности моллюсков. Интересно, что в таблице распространения, приведенной Б. Ф. Бельшевым в приложении, выделено большее число районов, различающихся по фауне стрекоз; границы этих районов также в значительной степени совпадают с нашими границами провинций.

Для групп с очень высокой вагиальностью характерны обширные ареалы. Так, у пресноводных мшанок подкласса *Phylactolaemata*, способных распространяться с помощью статобластов, ареалы, как правило, обширные, охватывающие целую зоогеографическую область и даже несколько областей. Однако и тут можно наметить группы, приуроченные к определенным биогеографическим единицам. Так, из *Phylactolaemata* востока Азии (Абрикосов, 1959б) несколько видов эндемичны для Амуро-Японской подобласти — *Plumatella vorstmanni* Tor., *Stephanella hina* Oka, другие распространены от Японии до юга КНР и даже до Индонезии — *Plumatella casmiana* Oka, *P. minuta* (Tor.), *Gelatinella toensis* Hoz. et Tor., *Lophopodella carteri* (Rous.), *Pectinatella gelatinosa* Oka, третьи известны только с юга КНР — *Plumatella osburni* (Rod. et Br.). Естественно, что мезолимнические мшанки *Gymnolaemata* с много меньшей (по сравнению с *Phylactolaemata*) вагиальностью имеют и гораздо более ограниченные ареалы (Абрикосов, 1959в). Приблизительно такая же картина наблюдается и для других легко расселяющихся групп, например для *Ostracoda*. Как убедительно было показано З. С. Бронштейном (1947), определенный родовой и видовой состав *Ostracoda* может характеризовать обширные регионы, но выделить более мелкие участки аналогично тому, что сделано на рыбах и моллюсках, не удастся.

К числу организмов с чрезвычайно широкими ареалами относится и большинство представителей пресноводного планктона. Кроме большой вагильности, свойственной им, тут, быть может, еще имеет значение и гораздо большая однородность условий в пелагиали континентальных водоемов. В пользу этого свидетельствует, в частности, тот факт, что население байкальской пелагиали характеризуется довольно низким эндемизмом, причем более высок он для вторично пелагических организмов (*Comephorus*, *Macrohectopus*), тогда как население бентали высоко эндемично. Если мы для примера рассмотрим распространение одной из групп, характерных для планктона континентальных водоемов, например *Stadocera*. (Richard, 1892; Бенинг, 1941; Sramek-Husek, Straekraba, Brtek, 1962; Мануйлова, 1964), то увидим, что подавляющее большинство видов встречается более чем в двух зоогеографических областях и лишь сравнительно небольшое число видов (если исключить каспийские экземпляры) свойственно только одной области или ее части. Почти такая же картина наблюдается и в распространении пресноводных *Cyclopoidea* (Рылов, 1948): 16 из 34 родов этой группы обладают всесветным распространением. Как и в отношении высоковагильных групп пресноводного бентоса, фауной *Cyclopoidea* можно охарактеризовать лишь наиболее крупные зоогеографические подразделения.

Нельзя исключить возможность, что закономерности распространения планктонных организмов в континентальных водоемах крайне своеобразны и требуют создания особой системы районирования.

Подводя итог сказанному, можно отметить, что, изучая группы с возрастающими величинами вагильности, мы получаем все менее детализированную схему районирования, хотя положение всех границ, которые удастся выявить, остается тем же. Получается так, как если бы мы рассматривали детальную зоогеографическую карту со все возрастающего расстояния: на некотором удалении мы потеряли бы из виду границы части провинций, далее остались бы границы подобластей и, наконец, можно было бы видеть только границы областей.

# Глава третья зоогеографическое районирование

## Общие замечания

Континентальные водоемы земного шара мы группируем в девять областей: Палеарктическую, Сино-Индийскую, Эфиопскую, Неарктическую, Неотропическую, Австралийскую, Байкальскую, Понто-Каспийскую (солонатоводную) и Танганьиканскую (см. карту). Все они обладают теми особенностями, которые, как мы говорили выше, должны быть присущи зоогеографической области. Ниже дается подробная характеристика каждой из областей, включающая анализ состава малакофауны, краткий очерк ее истории (насколько позволяют имеющиеся в нашем распоряжении данные) и характеристику составляющих область провинций. Можно отметить, что по степени своеобразия семейственного и родового состава фаун все девять областей столь же обособлены друг от друга, как и зоогеографические области суши. Соответствующие цифры, полученные путем анализа малакофаун, приведены в табл. 3 и 4, причем первая из них легко сопоставляемая с табл. 2 (стр. 12), где приведены аналогичные показатели, полученные на основе анализа орнитофаун зоогеографических областей суши.

Таблица 3

**Сопоставление малакофаун зоогеографических областей по семейственному составу**

Область	Палеарктическая	Неарктическая	Сино-Индийская	Эфиопская	Неотропическая	Австралийская	Понто-Каспийская	Байкальская	Танганьиканская
2б	0.47	0.43	0.44	0.51	0.48	0.45	0.70	0.59	
пные	27	0.47	0.44	0.43	0.57	0.82	0.70	0.52	
	римепоказат	48	0.45	0.49	0.32	0.85	0.76	0.48	
	чаниелираз	" 28	0.35	0.45	0.81	0.77	0.40		
	Первличин		26	0.48	0.82	0.84	0.46		
			24	0.73	0.83	0.51			
		ая цифра в ка величине г).	8	0.92	0.93				
	ЖДОЙСТ	9	0.79						
роке		15							
i число семейств моллюсков, осталь-									

Сопоставление малакофаун зоогеографических областей по родовому составу

Область	Палеарктическая	Неарктическая
95	0.84	0.85
пные	151	0.94
	0.92	0.85

Примечание показано	228	0 88	0.96	0.84	0 °li	0 88	0.94	Сино-Индийская
	ча и гели раз	85	0.1'0	0.90	0 Ч!	0 8S	0 80	Эфиопская
	е Перв личия (	Ль	0 93	1 00	0 9J	0.94		Неотропическая
	ая ци() велич ш	81	0 97	11 Ч''	0 93			Австралийская
	ра в i> Ы 2)	1 i	0 9J	0.94				Нонто-Каспийская
	ан^дои	"	0 8Б					Байкальская
	гiЮh С -	33						Танганьиканская
— число родов моллюсков, осталь-								

Из всех схем районирования, в свою которых анализировалось распространение пресноводных моллюсков, предлагаемая схема более всего сходна со схемой Л. С. Берга (1909, 1912, 1916, 1923, 1926, 1932, 1933, 1934а, 1934б, 1940а, 1949), разработанной на основании изучения пресноводных рыб. Однако мы, имея в виду особенности распространения моллюсков, сильно меняем ранг некоторые зоогеографических районов. В частности, это касается двух «переходных областей» — Амурской и Месопотамской; первую мы рассматриваем лишь как подобласть Сино-Индийской области, вторую — как провинцию Палеарктики. С другой стороны, резкие различия в малакофаунах Евразии и Северной Америки:

заставляют нас вместо единой Голарктической области Л. С. Берга принимать две самостоятельные — Палеарктическую и Неарктическую.

## 126

Зоогеографические области земного шара (для фауны континентальных водоемов).

Палеарктическая область, подобласти: 1а — Европейско-Сибирская, 1б — Охридская, 1в — Нагорноазиатская, 1г — Восточносибирская; 2 — Нонто-Каспийская; 3 — Байкальская область; Сино-Индийская область, подобласти: 4а — Амуро-Японская, 4б — Китайская, 4в — Индийско-Малайская; 5 — Эфиопская область; 6 — Танганьиканская область; Неарктическая область, подобласти: 7а — Тихоокеанская, 7б — Атлантическая; Неотропическая область, подобласти: 8а — Центральноамериканская, 8б — Южноамериканская; 9 — Австралийская область.

Наконец, южные (умеренные) районы континентов южного полушария мы не выделяем в самостоятельные подобласти, так как по составу малакофаун они обособлены от тропических районов тех же континентов не более, чем другие провинции и надпровинции друг от друга.

От схемы Симпсона (Simpson, 1900), разработанной на основе анализа распространения рыб, наша схема отличается тем, что водоемы запада Северной Америки мы относим не к Палеарктике, а к особой подобласти Неарктики.

Наличием трех областей, связанных с гигантскими озерами, наша схема отличается от всех предлагаемых ранее, в которых за исключением схемы Л. С. Берга такие озера обычно не рассматривались вообще и вопрос об их биогеографической оценке оставался открытым.

В отношении деления на провинции предлагаемая схема в общем оказывается более дробной, чем схема Л. С. Берга, что не удивительно, если иметь в виду большее разнообразие и меньшую вагиальность моллюсков по сравнению с рыбами.

Наконец, можно упомянуть схемы районирования континентальных водоемов Северной Америки (Baker, 1911) и Австралии (Iredale a. Whit-ley, 1938; Iredale, 1943; Whitley, 1947, 1959; McMichael a. Iredale, 1959), с первой из них соответствующая часть нашей схемы совпадает лишь частично, а со второй — почти полностью.

### ПАЛЕАРКТИЧЕСКАЯ ОБЛАСТЬ (рис. 15) Общая

#### характеристика

Палеарктическая область занимает всю Европу (включая Исландию), запад Северной Африки (севернее Атласа), Переднюю Азию (кроме юго-востока), Центральную Азию (нагорье Тибет, Синцзян-Уйгурский автономный район КНР, пустыня Гоби) и весь север Азии, исключая бассейны Амура и рек южнее хребта Джугджур. В состав области не входят Байкал и Каспий, а также лиманы и эстуарии крупных рек, впадающих в Черное и Азовское моря (Таганрогский залив, Днепровско-Бугский и Днестровский лиманы, водоемы дельты Дуная и некоторые другие).

Малакофауна области в целом изучена подробнее фаун других областей, хотя и не во всех частях одинаково. Так, фауне почти каждой из стран Европы посвящены одна, а то и две-три большие сводки и

весьма значительное количество статей, с другой стороны, сведения о моллюсках высокогорных районов Азии имеются лишь в немногих работах. Поэтому, давая обзор работ, использованных нами при аоогеографическом анализе, мы ограничимся лишь наиболее важными или достаточно полно охватывающими фауну целых стран или посвященными районам, мало изученным в малакологическом отношении.

К таким относятся работы Исселя (Issel, 1866), Мартенса (1874, Martens, 1882b), Вестерлунда (Westerlund, 1877, 1885, 1886, 1890a—1890c), Невила (Neville, 1878), Клессина (Clessin, 1884, 1894, 1907), Стурани (Sturany, 1900), Меллендорфа (Mollendorff, 1901), Жермена (Сгвгтац, 1908d, 1909g, 1912f, 1913e, 1913f, 1918d, 1921a, 1921b, 1922a, 192.2b, 1923, 1931c, 1936a), Престона (Preston, 1909), Вебера (Weber, 1910, 1913), Б. Дыбовского (B. Dybowski, 1913), Вудворда (Woodward, 1913), Эннендейла и Прасада (Annandale a. Prashad, 1919), Эннендейла (Annandale, 1919), Прасада (Prashad, 1919b), Паллари (Pallary, 1921, 1929b, 1939), Элліса (Ellis, 1926, 1947), Фавра (Favre, 1927), Гейера (Geyer, 1937), Уднера (Odner, 1929), Полинокого (Полински, 1929; Polinski, 1932), В. И. Жади́на (1933, 1935, 1937, 1938, 1952), Мозли (Mozley, 1934, 1936), Б. Г. Иоганзена (1934, 1937a, 1937b, 1950, 1951), Биггса (Biggs, 1937, 1962), Моделля (Modell, 1945), Хубендика (Hubendick, 1947, 1951, 1960, 1961), Мака́на (Macan, 1949), Комаре́ка (Komarek, 1953), Хаджишчк (Hadzisce, 1955, 1959), Радомана (Radoman, 1955b, 1956a, 1956b, 1963), Станкевича и Радомана (Stankovic et Radomen, 1955), Шо́ша (Soos, 1955, 1956), Гроссу (Grossu, 1955, 1956, 1960, 1962), Еке́ля (Jaeckel, 1956, 1961, 1967a, 1967b), Ложе́ка (Lozek, 1956), Еке́ля, Клемма и Майзе (Jaeckel, Klemm, Meise, 1957), Бетге́ра (Bottger, 1957), Штармюльнера и Эдлауэ́ра (Starmuhlner u. Edlauer, 1957), Бентем-Джаттинга (Benthem-Jutting, 1957), В. И. Митропольского (1958), Яцкевич (Jackiewicz, 1959), Хубендика и Радомана (Hubendick a. Radoman, 1959), Ангелова (Angelov, 1959), Шютта (Schutt, 1959, 1960, 1961a—1961c, 1962), Г. Л. Джавелидзе (1959), Кейпера (Kuiper, 1960, 1961, 1962a, 1962b, 1965), Наджима (Najim, 1961), Штармюльнера (Starmuhlner, 1961), Бо́ле (Bole, 1961), Берге́ра (Berger, 1961), Я. И. Старобогатова (1962), Лю (Liu Yuen-ying, 1963), А. И. Лазаревой (1967a, 1967b), И. М. Лихарева и Я. И. Старобогатова (1967), Ю. В. Бутенко (1967), Я. И. Старобогатова и Э. А. Стрелецкой (1967).

Рис. 15. Зоогеографическое районирование Палеарктической области.

Провинции: АР — Аральская, ВАЛ — Балтийская, ВУ — Волго-Уральская, ГИР — Гирканская, ДВ — Двинская, ДИН — Динарская, ДУН — Дунайско-Донская, ЗС — Западносредиземноморская, ИР — Иранская, ИРТ — Иртышская, ЛАП — Лапландская, МЕС — Месопотамская, НОВ — Нижнеобская, ПВЧ — Печорская, ПЭГ — Приэгейская, СИР — Сирийская, ТУР — Туркестанская, ЦА — Центральноанатолийская (Европейско-Сибирская подобласть); ОМ — Охрвдская мелководная, ОП — Охрвдская профундальная, ОС — Охрвдская сублиторальная (Охрвдская подобласть); БЛХ — Балхашская, ЗМ — Западномонгольская, ТАР — Таримская, ТИБ — Тибетская (Нагорноазиатская подобласть); АЛТ — Алтайская, АНГ — Ангарская; КАМ — Камчатская, КОЛ — Колымская, ЛЕН — Ленская, НЕН — Нияшеенсейская, ППРО — Приохотская, САЯ — Саянская, ЧУК — Чукотская (Восточносибирская подобласть). I — граница области; а — границы подобластей; а — границы провинций.

Зоогеографические различия в пресноводной фауне разных частей Палеарктики отмечались многократно, однако обычно пресноводные моллюски рассматривались вместе с наземными и анализировались с точки зрения закономерностей распространения наземной фауны. Специальный анализ распространения моллюсков, как животных пресноводных, приведен в работах В. И. Жади́на (1933, 1935, 1952). В этих работах используется схема районирования севера Евразии, разработанная на основе изучения пресноводных рыб Л. С. Бергом (1909, 1912, 1916, 1923, 1926, 1932, 1933, 1934a, 1934b, 1940a, 1949).

В силу географического положения и степени изученности области малакофауна ее — как бы образец фауны умеренного пояса; заключения:

о широтно-зональной характеристике фаун других областей делаются обычно на основе сравнения их с Палеарктикой. Из обширного семейства *Neritidae* здесь имеется лишь один род *Theodoxus*, распространенный, кроме Палеарктики, в Понто-Каспийской солоноватоводной области. В отличие от остальных родов семейства этот род проникает далеко в пресные воды. Сем. *Viviparidae* представлено в обсуждаемой области лишь подсем. *Viviparinae*, распространенным также на востоке Палеарктики. Широко распространено в Палеарктике сем. *Valvatidae*; здесь оно представлено исключительно под родами *Valvata* s. str., *Cincinna*, *Sibirovalvata*, да родом *Borysthenia*. Сем. *Bithyniidae* представлено родами *Bythynella*, *Marstoniopsis*, *Bithynia* и *Gabbiella*. Первые два рода эндемичны для области; третий, кроме того, обитает на севере и востоке Сино-Индийской области и, наконец, четвертый характерен для Эфиопской области и заходит лишь на юг Палеарктики. Значительное распространение здесь получают *Pyrgulidae* и *Lithoglyphidae* с большим количеством эндемичных родов и подродов. За пределами Палеарктики эти семейства встречаются лишь в Понто-Каспийской солоноватоводной области, где, впрочем, сем. *Pyrgulidae* дает наибольшее количество видов. Очень характерно для Палеарктики (в частности, для ее южных районов) сем. *Me-lanopsidae*, за пределами области обитающее лишь в Индии, на Малайском архипелаге, на о. Новая Каледония и в Новой Зеландии. Из легочных моллюсков характерно для области сем. *Ascoloblae*, за пределами Палеарктики представленное лишь одним видом в горных водоемах запада Северной Америки и двумя видами в бассейне Амура. Из лимнеид для

области также специфичны некоторые группы — *Omphiscola*, *Galba*<sup>^</sup> однако в целом палеарктические представители этого семейства проявляют много общего с неарктическими. Среди *Physidae* можно отметить лишь два практически эндемичных для области рода — *Physa* и *Aplexa*<sup>^</sup>, оба они крайне бедны видами (возможно, даже монотипичны), причем оба они выходят за пределы области и проникают в бассейн Амура. Среди палеарктических *Planorbidae* резко преобладают представители трибы *Planorbini*, которая, за исключением космополитной группы *Gyraulus*, представлена в других областях лишь немногими видами. Из других триб и подсемейств семейства следует упомянуть эндемичные роды *Seg-mentina*, *Ancylus*. Напротив, сем. *Bulinidae*, обильное почти во всех зоогео-графических областях, в Палеарктике включает лишь виды эндемичного рода *Planorbarius*, да один эфиопский вид — *Bulinus truncatus* (Aud.), заходящий на крайний юг области.

В отношении наяд Палеарктика — одна из самых бедных зоогео-графических областей. Здесь имеются лишь представители маргарити-ферид — роды *Margaritifera*, *Pseudunio* (*Margaritiferae*), *Leguminaia* и *Pseudodontopsis* (*Pseudodontinae*), униионид — *Potomida* (*Psilunioninae*), *Unio* и *Grassland* (*Unioninae*), *Anodonta*, *Euphrata* и *Gabillotia* (*Anodon-tinae*), *Pseudanodonta* (*Pseudanodontinae*) и, наконец, из амблемид род *Rhomboidiana* (*Quadrulinae*). Картина будет еще выразительнее, если учесть, что большинство перечисленных родов обитает только на юге области — в Средиземноморье и скольконибудь широко распространены лишь *Margaritifera*, *Unio*, *Crassiana*, *Anodonta* и *Pseudanodonta*. Из других двустворчатых моллюсков следует упомянуть *Dreissena* для районов, исторически связанных с Понто-Каспийским бассейном, для которого этот род характерен, а также многочисленных *Pisidiidae*. Палеарктические представители этого семейства изучены довольно подробно, однако большинство из них пока лишь условно можно считать эндемиками области. Многие из них неоднократно отмечались за ее пределами, что частично объясняется способностью их к расселению, а главным образом неточными определениями в связи с тем, что моллюски этого семейства крайне бедны признаками.

Таким образом, в области богато представлены палео- и мезолимитические, а также вторичноводные группы. Первые (*Viviparidae*, *Valvatidae*, *Bithyniidae*, *Pisidiidae*) включают значительное число эндемичных видов, но роды в большинстве случаев не эндемичны для области; исключение составляют лишь *Bythinella*, *Marstoniopsis* и *Borysthenia*; больше эндемичных родов и подродов среди вторичноводных групп (*Acroloxidae*, *Lymnaeidae*, *Physidae*, *Planorbidae*, *Bulinidae*). Наконец, в мезолимитических группах (*Neritidae*, *Lithoglyphidae*, *Pyrgulidae*, *Melanopsidae*, *Margaritiferae*, *Amblemidae*, *Unionidae*) почти все роды можно было бы считать эндемичными. Если бы некоторые из них не дали значительного разнообразия в Каспии. Неолимитических и супралиторальных форм в области крайне мало.

К первым можно отнести лишь некоторые виды *Hydrobia*, *Potamo-pyrgus J'enkinsi* (Sm.), да условно *Cerastoderma lamarcki* (Rve), ко вторым — виды *Truncatella*, *Paludinella* и, по-видимому, завезенную в историческое время из Азии *Assiminea gray ana* Flem.

## История малакофауны

Мезозойские малакофауны континентальных водоемов на территории европейской части СССР практически неизвестны. Судя по находкам в Западной Европе, в раннем мезозое в континентальных водоемах обитали формы, связанные с палеозойскими и не имеющие родства с современными. формы, принадлежащие к ныне существующим семействам, появляются в конце юрского периода. Для верхнего мела из Западной Европы известно уже значительное число родов (Wenz, 1938—1944; Wenz u. Zilch, 1959—1960): *Viviparus* (*Viviparidae*), *Valvata* (*Valvatidae*),

*Bithynia* и *Lapparentia* (*Bithyniidae*), *Gypsobia* (*Pyrgulidae*), *Hydrobia* (*Hydrobiidae*), *Pseudamnicola* (*Lithoglyphidae*), *Cosinw* (*Paludomidae*<sup>^</sup>),

•*Fascinella* (*Syrnolopsidae*<sup>^</sup>?), *Melanopsis*, *Coptostylus*, *Hadraxon*, *Faunus*, *Stomatopsis* (*Melanopsidae*), *Acroloxus* (*Acroloxidae*), *Lymnaea* (*Lymnaeidae*), *Aplexa*, *Phy-sa* (*Physidae*), *Anisus* (*Planorbidae*), *Ptychorhynchoideus*, *Paludonoida* (*Margaritiferae*), *Sphaerium*, *Pisidium*, *Euglesa* (*Pisidiidae*).

Обращает на себя внимание преобладание в этом перечне мезолимитических групп, что связано частично с тем, что в большинстве местонахождений представлены эстуарные отложения, а частично с тем, что эти группы более разнообразны по родовому составу. Вторичноводные и палеолимитические группы известны и из более древних, в частности юрских, отложений: *Valvata*, *Lymnaea*, *Aplexa*, *Physa*, *Anisus*.

В палеогеновых отложениях (Wenz, 1923a, 1923b, 1926, 1928, 1929a, 1929b, 1930; Modell, 1950a) сохраняется большинство перечисленных родов (за исключением *Lapparentia*, *Gypsobia*, *Cosinia*, *Hadraxon*), и к ним добавляется еще ряд, из которых следует отметить в первую очередь *Theodoxus* (*Neritidae*), *Campeloma* (*Viviparidae*), *Heterovalvata* (*Valvatidae*), *Montjavoultia*, *Allixia* (*Bithyniidae*), *Acrophlyctis*, *Nystia*, *Briartia* (*Pyrgulidae*), *Paludomus* (*Paludomidae*), *Thiara*, *Balanocochlis*, *Tarebia*, *Jacquinotia*, *Pseudopyrgula*, *Melanoides*, *Melanatria* (*Thiaridae*), *Pitharella* (*Lymnaeidae*), *Macrophysa*, *Ferrisia*, *Planorbarius* (*Bulinidae*), *Ancylus*, *Planorbis*, *Berellaia*, *Camptoceratops*, *Segmentina* (*Planorbidae*), *Cumber-landia* (*Margaritiferae*), *Propotomida*, *Pseudanodonta*, *Anodonta*, *Unio* (*Unionidae*), *Vanderschaliea*, *Nephronaias*, *Elliptic*, *Ptychobranhus*, *Li-gumia* (*Lampsilidae*). Хотя появляются эти роды в течение палеогена и в разное время, но для общего обзора нам удобно рассмотреть их вместе.

Общая особенность и позднемезозойской и палеогеновой фаун Европы

•(менее заметная у первой и более — у второй, в связи с большим числом родов) — их смешанный характер. Часть родов, как палеолимитических *u.* вторичноводных, так и тех, которые мы считаем применительно к современной фауне мезолимитическими, проявляют явную близость к палеогеновой и современной фауне Северной Америки, что может быть объяснено существовавшей в течение почти всего мезозоя широкой связью Европы с Северной Америкой (Schuchert, 1955). Наиболее яркими примерами могут служить *Viviparus*, *Ferrisia*, *Cumberlandia*, *Vanderschaliea*, *Nephronaias*, *Elliptic*, *Ptychobranchnus*, *Ligumia*. Другая часть, почти исключительно мезолимитические роды, свидетельствуют о связи с Южной Азией и другими побережьями Индийского океана. Это *Paludomus*, все *Melanopsidae* и *Thiaridae*. Азиатские роды, относимые нами ныне к мезо-лимитическому комплексу, могли распространиться вдоль морского бассейна, омывающего южный берег Европы и Азии, тем более что эти формы в мезозое должны были быть теснее связанными с берегами морей, чем ныне.

Такой смешанный характер европейской фауны сохраняется и до наших дней, только в силу дальнейшей эволюции европейской фауны он оказывается менее заметным.

Можно предположить, что в позднем мезозое и самом начале кайнозоя европейская малакофауна была всего лишь вариантом единой европейско-североамериканской фауны и) лишь в дальнейшем обособилась от нее за счет появления эндемичных групп и проникновения ряда групп с востока. К концу палеогена некоторые американские элементы, в частности *Lampsilidae* и *Campeloma*, вымирают, что еще больше способствует обособлению европейской фауны от североамериканской.

В начале неогена европейская фауна уже имеет современный родовой

•состав, а немногочисленные вымершие роды тесно связаны с ныне существующими.

Характерная особенность миоценовой фауны Европы — пышное развитие некоторых родов, ныне свойственных только Средиземноморью. Это прежде всего *Melanopsis*, *Theodoxus*, *Pseudunio*. Значительное развитие получают также *Viviparus*, *Bithynia*, последние дают в неогене особую ветвь форм с крупными угуг^атая-подобными раковинами (род *Tyio-poma*).

Именно такая фауна характерна для миоценовых отложений юга европейской части СССР (Богачев, 1908а, 1924, 1961в; Яцко, 1949, 1955, 1962). В пресноводных отложениях сарматского и меотического ярусов на Украине, в Молдавии и в Закавказье встречается ряд видов *Viviparus*, *Melanopsis*, *Lymnaea* — в том числе современный *L. glabra* (Mull.), нескольких родов планорбид (*Planorbis*, *Segmentina*, *Anisus*) и весьма значительное количество наяд. Из последних одни относятся к подсем. *Psilu-nioninae*, которое представлено в это время значительным числом родов и видов, другие — к *Unio* и *Crassiana*. Нередко принимаются за *Unio* и имеющиеся здесь виды *Margaritiferae* с развитыми зубами (роды *Pseudunio* и *Plicatibaphia*; к последнему роду относится «*U.*» *flabellatus* Goldf.). Особую группу, родственную восточноазиатским *Ifyriopsis*, составляют роды *Potamoscapha* и *Pseudohyriopsis*. Тонкораквинные *Anodonta* и *Pseudanodonta* обычно указываются в незначительном количестве, что объясняется плохой сохранностью раковин.

Наиболее богатая фауна пресноводных моллюсков известна из плиоценовых отложений Причерноморья. В раннем и среднем плиоцене в пресных участках озер-морей и в низовьях впадающих в них рек продолжают развиваться по преимуществу те же, что в миоцене, группы моллюсков. Перечень найденных здесь форм занял бы слишком много места, тем более что данные о них довольно подробно сведены в обобщающих работах (Богачев, 1924, 1961в; Павлов, 1925; Андрусов, 1929; Габуния, 1953). Для нас в данном случае весьма важно, что на этой основе в позднеплио-ценовое время развилась левантинская фауна. Характерная особенность этой фауны — значительное число сильно скульптурированных форм, в особенности вивипарид и наяд. Обычно авторы усматривают параллели в развитии скульптуры у разных групп верхнеплиоценовых моллюсков (Penecke, 1883; Богачев, 1924, 1961в; Яцко, 1954), однако, на наш взгляд, такое сопоставление довольно рискованно. Преобладание скульптурированных форм среди наяд — это следствие пышного развития видов подсем. *Psi-lunioninae*, ибо только толстостенная раковина последних может давать столь мощное развитие макушечной скульптуры. Вообще говоря, почти:

у всех *P<sup>i</sup> silunioninae* V-образная скульптура выражена хорошо, но в ряде случаев у реофильных форм (Modell, 1942) площадь, занятая ею, расширяется, захватывая значительную часть раковины. Таким образом, преобладание скульптурированных наяд может означать прежде всего то, что *P<sup>i</sup> silunioninae*, жившие в озерах и на участках рек с медленным течением, дали начало видам, приуроченным к быстрому течению. Характерно, что среди унионид сильно развитая макушечная скульптура встречается лишь у низших' представителей (*P silunioninae*, *Acuticostinae*), а среди высших даже у таких реофильных форм, как *Crassiana crassa* (Philips.), она довольно слаба. В этой связи понятно и независимое возникновение «левантинских» наяд в разных районах земного шара — эти формы появляются там, где есть амблемиды или низшие униониды (Северная Америка, Восточная Азия) и где имеется достаточное количество биотопов, пригодных для заселения реофильными формами.

Развитие скульптуры у вивипарид, по-видимому, связано с совершенно противоположными условиями. Из современных вивипарид все сильно скульптурированные формы (*Margarya*, *Torotaita*, *Rectiviviparus*) — озерные, приуроченные к открытым частям крупных и достаточно чистых

озер; реофильные формы, напротив, бывают, как правило, лишены скульптуры. Таким образом, создается противоречие между предположениями, объясняющими появление скульптурированных наяд и вивипарид. Это противоречие в известной степени снимается, если мы обратим внимание на то

обстоятельство, что наяды в левантинской фауне представлены хотя и разнообразными по облику, но легко генетически связываемыми родами, а вивипариды — группой близких видов. Такая особенность их наталкивает на мысль, что наяды и вивипариды произошли в гигантском озере (или озерах) от небольшого числа предков. После исчезновения озера часть уцелевших видов обеих групп нашла себе подходящие биотопы в различных участках рек, а в дальнейшем и расселилась по ним (аналогично предположению Майерса (Myers, 1960) относительно рыб Амазонки). Тогда становится понятным не только состав левантинской фауны, но и ее появление в позднем плиоцене и приуроченность к Придунайским странам. Именно здесь с середины плиоцена шел процесс опреснения и последующего исчезновения двух крупных озерных бассейнов — Паннонского и Дакийского.

За пределами Придунайских стран и северо-западного Причерноморья позднеплиоценовая пресноводная малакофауна гораздо менее разнообразна. На крайнем западе в Парижском бассейне имелся почти тот же набор родов брюхоногих (кроме *Tyriopoma*); вместо подсем. *P' silunioninae* здесь обитал лишь род *Rhomboidiana*, тогда как другие группы наяд были представлены почти тем же набором родов. На северо-востоке Европы значительное количество пресноводных моллюсков обнаружено в верхнеплиоценовых отложениях Прикамья (Павлов, 1925; Кирсанов, 1948; Горецкий, 1956; Богачев, 1961в). Моллюски здесь встречены в ки-нельских слоях (слои Волчьей балки), лежащих под акчагыльскими слоями с солоноватоводной фауной и, следовательно, относящихся к самым верхам среднего плиоцена (кузальник), и в домашкинских слоях, лежащих над акчагылом и синхронизируемых с апшеронскими отложениями. Родовой состав фауны в обоих горизонтах почти одинаков; отсутствует в домашкинских слоях лишь род *Amphimelania*. По сравнению с левантинской фауной Причерноморья набор видов и родов здесь беднее, однако имеется ряд характерных левантинских видов: *Viviparus dresseli* Tourn., *Bithynia spoliata* Stef., *Lithoglyphus neumayri* Stef., *L. rumanus* Stef., *Ebersiniaia biarmica* Vog., *E. tertia* Vog. и др. Эти формы имеются как в домашкинских, так и в кинельских слоях, а, кроме того, около половины отмеченных здесь видов являются общими для обоих слоев (Горецкий, 1956). Интересно наличие в обоих горизонтах *Turricaspia praecovalewskii* (Vog.), свидетельствующее о том, что в реках Каспийского бассейна в до-акчагыльское время жили пиргулиды, родственные современным каспийским.

В целом фауна и домашкинских и кинельских слоев более близка к левантинской (несмотря на отсутствие сильно скульптурированных «левантинских» наяд в домашкинских слоях), чем плиоценовая фауна Франции. Свидетельство тому — наличие ряда общих видов.

Таким образом, пресноводная малакофауна плиоцена Европы была заметно богаче современной, причем если отбросить ряд эндемичных родов наяд, приуроченных к северо-западному Причерноморью, то в целом она по родовому составу довольно однородна на обширной территории от Атлантического океана до Заволжья и от Средиземного моря до широты Москвы. Наибольшее число видов, родственных позднеплиоценовым, мы находим ныне в Средиземноморье и особенно в его восточной части. Все это позволяет нам считать позднеплиоценовую фауну Европы (и ее преемницу — фауну Средиземноморья) родоначальницей современной европейской, т. е. в конечном счете палеарктической фауны.

Пути их расселения при этом были различны. Большая часть видов вернулась из Причерноморья, используя соединения речных бассейнов, возникшие при стоке тающего ледника (Берг, 1949); возможно, часть из них поднималась и вверх по Волге, на что указывают находки *Dreissena polymorpha* (Pall.) в межледниковых отложениях близ Москвы и Рыбинска (Рулье, 1848; Невский, 1960).

Часть моллюсков, характерная ныне только для водоемов Прибалтики проникла, вероятно, на восток Европы с запада, однако пути вселения в данном случае обсуждать пока трудно. Наконец, ряд видов несомненно проник в это же время с востока. К числу таких видов принадлежит *Euglesa lilljeborgi* Cless, известная в Восточной Сибири начиная с нижнечетвертичных отложений. Поскольку этот вид пережил оледенения на территории Восточной Сибири (где не было покровного ледника, но климат был крайне холодным), он мог расселяться на запад вслед за отступающим ледником, используя частично соединения рек, возникшие на осушенном ледовитоморском шельфе, частично соединения, возникшие в результате таяния ледника. Кроме *E. lilljeborgi*, к числу вселенцев с востока относится *E. lapponica*, а возможно, и остальные «аркто-альпийские» пизидииды Европы, в частности *Neopisidium conventus* Cless.

По Днепру проник на север, но уже менее далеко и ряд других при-черноморских видов. Так, в межледниковых пресноводных отложениях близ Посудичей (Брянская область) мы находили наряду со значительным числом широко распространенных видов и видов, характерных для современного среднего Днепра, несколько ныне отсутствующих здесь: *Fagotia acicularis* (Fer.), *F. esperi* (Fer.), *Anisus strauchianus* (Cless.). Первые два вида приводятся и И. В. Даниловским (1955) из межледниковых отложений, вскрытых буровой скважиной на р. Сож у деревни Литвиновичи.

В сводных работах по четвертичным пресноводным моллюскам (Линдгольм, 1933; Бондарчук, 1937; Даниловский, 1941, 1955) имеются данные и о других местонахождениях. Рассмотрение этого материала заставляет считать, что распространение пресноводных моллюсков в европейской части СССР в последнюю межледниковую эпоху было сходным с современным и лишь некоторые виды в бассейне Днепра были расселены несколько шире.

Последнее оледенение не внесло существенных изменений в распространение моллюсков. Ледниковый покров охватывал лишь северо-запад европейской части СССР, а в остальных частях страны на распространение моллюсков могли влиять похолодание климата и повышенная мутность-потоков, получающихся при таянии льда. В течение последнего оледенения г а может быть и раньше, во время предпоследнего оледенения, вымирает лишь *Pisidium astartoides* Sdb.

Ряд наиболее холодолюбивых видов моллюсков (например, *Euglesa lilljeborgi* (Cless.), *Neopisidium conventus*, (Cless.)), двигаясь впереди наступающего ледника, оказался далеко на юге Западной Европы, в

районе-Альп, о чем свидетельствует их современный аркто-альпийский ареал. В послеледниковое время по мере потепления климата восстанавливаются прежние ареалы видов. Ряд форм, появившихся в ледниковое время в южной половине европейской части СССР — например *Choanomphalus rosmaessleri* (Schm.), вновь отходят на север, и место их занимают экологи-, чesки сходные, но более теплолюбивые виды. К началу послеледникового времени следует, по-видимому, отнести и новую волну вселения восточносибирских элементов. Вероятно, в это время в водоемы севера европейской части СССР проникли *Valvata sibirica* Midd., *Lacustrina dilatata* (West.), *Amesoda asiatica* (Mts.). Хотя полное восстановление ареалов вслед за последним оледенением было достигнуто уже в фазу климатического оптимума (атлантическое время), процесс расселения, по-видимому, в какой-то хотя и очень слабой, степени продолжается и в настоящее время, на что указывает, в частности, расширение ареала *Lithoglyphus naticoides* (Pf.) в Западной Европе.

Подводя итоги этому краткому обзору, можно заключить, что в течение кайнозоя в Европе на основе мезозойской европейско-североамериканской фауны формировалась своя — путем развития эндемичных групп, вымирания части американских групп и прихода некоторых групп с восточного фронта. Этот процесс привел в неогене к созданию хорошо обособленной богатой европейской фауны, наивысшее выражение которой можно видеть в левантинской фауне Причерноморья. Резкие изменения климата, происходившие в позднем плиоцене и плейстоцене, привели к серьезному обеднению этой фауны и оттеснению ряда родов на юг — в Средиземноморье. В то же время ледниковое время привело и к некоторому пополнению фауны за счет восточносибирских элементов, ведущих себя в Европе как арктические или аркто-альпийские. Другое следствие ледниковой эпохи — появление многочисленных межбассейновых соединений, что способствовало расселению моллюсков в межледниковое и послеледниковое время и стиранию зоогеографических границ.

По-иному шло развитие малакофауны азиатской части Палеарктики. Как свидетельствуют палеонтологические материалы (Богачев, 19086, 1924, 1960, 1961a, 1961b; Линдгольм, 1932a, 1932b; Раммельмейер, 1940;

Мартинсон, 1951, 1954, 1956; Попова, 1964; Хуан Бао-юй, 1964), в Западной и Восточной Сибири вплоть до миоцена—плиоцена сохранялась фауна, основу которой составляли сино-индийские элементы. При этом в Западной Сибири в миоцене и в большей степени в плиоцене к этому комплексу добавлялось некоторое число видов несомненно европейского происхождения — *Valvata piscinalis* Mull., *Borysthenia pronaticma* Lindh., *Bithynia tentaculata* (L.), *A. spirorbis* (L.), *Planorbis planor-bis* (L.), *Pisidium amnicum* (Miill.). В Сибири обитала как бы смешанная фауна, получившаяся в результате постепенного внедрения западных элементов, начавшегося еще в олигоцене после исчезновения пролива, отделявшего Европу от Азии. В ходе этого внедрения некоторые формы европейского генезиса уже успели обособиться в самостоятельные виды или даже в группы более высокого ранга. Так, в плиоценовых отложениях Убсунурской котловины (Тувинская АССР) встречены наряду с *Valvata piscinalis* Mull. виды, принадлежащие к эндемичному сибирскому подроду *Sibirovalvata* — *V. confusa* West. и *V. brevicula* Kozh. По-видимому, такой же смешанный комплекс существовал в это время и в Нагорной Азии, однако палеонтологические данные по этой части континента пока еще, к сожалению, отсутствуют.

В отличие от Западной Сибири и Центральной Азии, где было больше европейских элементов, в Восточную Сибирь проникали североамериканские формы. Фаунистический обмен между северо-востоком Азии и Северной Америкой, собственно говоря, шел, прерываясь лишь время от времени по меньшей мере с мезозоя. Нам еще о нем придется говорить дальше в связи с историей фаун Сино-Индийской и Неарктической областей. В данном случае нас интересуют лишь плиоценовые и более поздние вселенцы, потомки которых стали элементами фауны тех или иных провинций Палеарктики. По-видимому, в плиоцене в Сибирь из Америки про-никли представители тех групп, которые в дальнейшем обособились в самостоятельные виды. Это были предки современных *Amnicola kolhymensis* Star. et Str., *Amesoda asiatica* (Martens), *Lacustrina dilatata* (West.). Есть основания думать, что некоторые виды, и поныне общие для Евразии и Северной Америки, расселились именно в это время. В пользу такого сравнительно давнего вселения *Sibirenauta elongata* (Say) — вида несомненно американского — говорят значительные размеры азиатской части его ареала. Этим же временем, вероятно, следует датировать и расселение по обоим континентам *Lymnaea stagnalis* (L.).

Процесс превращения мио-плиоценовой фауны севера Азии в современную сибирскую фауну состоял, как нам кажется, из двух этапов. На первом этапе в результате позднеплиоценового (эоплейстоценового) похолодания исчезает часть наиболее теплолюбивых фаунистических элементов. Однако поскольку все эти элементы были несомненно восточно-азиатский природы, такое изменение фауны не могло не сказаться на ее зоогеографическом облике.

Сино-индийский элемент в западносибирской фауне был представлен в основном вивипаридами и наядами. Обе эти группы здесь полностью вымирают в течение позднего плиоцена (Николаев, 1963); из наяд остается лишь европейский иммигрант — *Anodonta cygnea* (L.). Уже в результате этого западносибирская фауна становится по своему облику европейской с небольшим добавлением сино-индийских элементов.

Аналогичный процесс происходит, вероятно, и в Восточной Сибири. Наяды и вивипариды тут также почти полностью вымирают в эоплейстоцене и сохраняются лишь в бассейне Амура и южнее. Интересно, что самая молодая находка наяд в Восточной Сибири (не считая, разумеется, двух современных видов *Anodonta*) датируется рубежом плиоцена и плейстоцена; т. е. концом эоплейстоцена (*Nodularia* sp. на среднем Оленьке). Также стягивается в одну сторону к бассейну Амура, а в другую — к Казахстану и Средней Азии ареал рода *Corbicula*, хотя еще в середине эоплейстоцена этот род был распространен в Восточной Сибири достаточно широко (Логачев и Попова, 1962).

Таким образом, в Восточной Сибири остается наиболее холодолюбивая часть смешанной фауны,

составленная частью претерпевшими довольно сильные изменения сино-индийскими элементами (*Helicorbis*, *Polypylis*), частью — иммигрантами из других областей, главным образом с запада. По сравнению с современной восточносибирской позднелиоценовая фауна была богаче сино-индийскими элементами и была тем самым сходна с современной амурской фауной, отличаясь от нее отсутствием амурских наяд, вивипарид и пахихилид. Европейские виды, доходящие ныне до бассейна Лены, но отсутствующие в бассейне Амура, не были представлены в позднелиоценовой восточносибирской фауне; напротив, европейские виды, отсутствующие ныне в Восточной Сибири, но имеющиеся в бассейне Амура, как например *Aplexa hyphorum* (L.), в плиоцене были распространены в Сибири довольно широко.

Таким образом, если в раннем и среднем плиоцене переходный облик имела только западносибирская фауна, то к концу эоплейстоцена западносибирская фауна, стала вариантом палеарктической, а восточносибирская приобрела переходный облик.

Второй этап переработки фаун связан с более резким, плейстоценовым похолоданием (ледниковая эпоха). В отличие от Европы и Западной Сибири покровного оледенения в Восточной Сибири не было и ледники образовывались лишь по горным хребтам. Это отнюдь не означает, что в Восточной Сибири условия для выживания пресноводных моллюсков были более благоприятны, чем в Европе. Крайне низкие температуры, развитие вечной мерзлоты привело к вымиранию и оттеснению на юг большей части видов. Возможно, на обширных пространствах Восточной Сибири уцелели лишь немногие формы, приспособившиеся к этим суровым условиям и в результате расселения на запад в межледниковые эпохи давшие начало холодолюбивым «европейским» видам, как например *Euglesa lilljeborgi* (Gless.).

Большая часть восточносибирской фауны нашла убежище в бассейне Амура, где сохранялся климат немногим холоднее современного. Не исключена возможность, что было и другое убежище, расположенное в южной части Енисейского бассейна (скорее всего, в Прибайкалье) или на Алтае, где условия были много суровее, чем на Амуре. Предполагать существование этого второго убежища нас заставляет наличие видов, эндемичных для Енисейского бассейна или какой-либо его части.

Заселение Восточной Сибири из Амурского убежища шло через Забайкалье; при этом происходило и формо-, и видообразование. Доказательством тому служат пары: *Bithynia contortrix contortrix* Lindh. — *B. contortrix ussuriensis* Buttn. et Ehrm.; *Lymnaea terebra* West. — *L. lio-gyra* West.

С потеплением климата в межледниковые эпохи в водоемы Восточной Сибири вселялись не только их исконные обитатели — восточносибирские и амурские виды, но и пришельцы. С запада шел мощный поток европейских видов — *Anisus spirorbis* (L.), *A. contortus* (L.), *Armiger crista* (L.) и другие. Кроме того, правда менее интенсивно, шло проникновение видов и с востока. К числу таких видов несомненно можно отнести *Helisoma subcrenatum* (Carp.), обнаруженную в плейстоцене Колымы (Линдгольм, 1932в); вероятно, к ним же следует отнести *Dahurinaia middendorffi* (Ros.) и *Lymnaea nuttaliana* Lea. Это тем более понятно, что на Аляске, по данным американских авторов (применительно к моллюскам, в частности Бекера (F. C. Baker, 1911)), существовало в ледниковое время убежище, правда с довольно суровыми условиями.

Вряд ли следует считать все американские виды в Восточной Сибири плейстоценовыми вселенцами. Некоторые из них, как например *Sibirenauta elongata* (Say), появились в Сибири раньше (самое позднее в эоплейстоцене) и в дальнейшем вели себя в течение плейстоцена так же, как восточносибирские холодолюбивые виды.

В результате этого в течение плейстоцена в Восточной Сибири сформировалась современная восточносибирская фауна, крайне сложная по происхождению и палеарктическая по облику с некоторыми чертами перехода к фаунам соседних областей. Во всех сборах из плейстоценовых и голоценовых отложений Восточной Сибири представлена именно современная восточносибирская фауна, и нельзя точно сказать, является ли отсутствие некоторых видов следствием малочисленности сборов или свидетельствует об их отсутствии в Восточной Сибири в то время.

Какие процессы происходили в течение плиоцена и четвертичного периода в Центральной Азии, сказать очень трудно из-за отсутствия палеонтологических материалов. Однако если иметь в виду смешанный характер фауны горной Азии (правда, со значительным преобладанием здесь палеарктических элементов), можно думать, что здесь шли процессы, аналогичные тем, что протекали в Западной Сибири.

В то же время следует отметить и некоторые отличия. Если в Западную Сибирь европейские элементы могли попадать очень легко и вселялись неоднократно, а на север Западной Сибири легко проникали восточносибирские элементы, то проникновение каких бы то ни было форм в горную Азию сильно затруднено развитием и дальнейшим поднятием горных систем. В силу этого нагорноазиатская фауна претерпевает эндемичное развитие. Эоплейстоценовое и особенно плейстоценовое похолодания, так же как и в остальных районах севера Азии, сильно меняют состав фауны, усиливая ее палеарктический облик. Интересно, что если в Восточной Сибири мы можем отметить подвиды и виды, парные с формами из бассейна Амура, то в горной Азии имеются формы, образующие пары с широко распространенными палеарктическими видами и подвидами: *Valvata piscinalis cucunorica* Stur. — *V. piscinalis piscinalis* (Mull.), *V. stoliczkiiana* Nev. — *V. pulchella* Stud., *Armiger annandalei* (Gerin.) — *A. crista* (L.), *Planorbis sieuersi* Mouss. — *P. planorbis* (L.).

#### Районирование

Значительная неоднородность фауны Палеарктической области заставляет нас выделять здесь четыре подобласти: Европейско-Сибирскую, Охридскую, Нагорноазиатскую и Восточносибирскую.

Европейско-Сибирская подобласть занимает часть Палеарктики западнее бассейна Енисея, оз. Балхаш и горных районов Центральной Азии. В состав подобласти не входит оз. Охрид

По характеру малакофауны это — основная часть Палеарктики, где все элементы, определяющие облик фауны области, представлены наиболее богато. К числу характерных для подобласти групп следует отнести род *Theodoxus*, свойственный, за исключением двух видов, южной и западной ее частям, роды *Viviparus* {*Vivipandae*}, *Bythinella* и *Marstoniopsis* (*Bithynidae*), *Fagotia*, *Melanopsis* и *Amphimelama* (*Melanopsidae*). Очень богато в подобласти представлены *Pyrgulidae* и *Lithoglyphidae*. Эти две группы, впрочем, несмотря на свою многочисленность, не являются преобладающими, и преимущественное развитие они получают лишь в Охридской подобласти и в Понто-Каспийской солоноватоводной области. Из легочных моллюсков для подобласти эндемичны роды *Planorbis*, *Segmentina*, подрод *Anisus* s. str. (*Planorbinae*) и род *Planorbanus* {*Camptoceratmae*}; из двустворчатых моллюсков — роды *Pseudunio*, *Leguminaia*, *Pseudodontopsis* (*Margaritiferae*), *Potomida*, *Unio*, *Crassiana*, *Gabillotia*, *Euphrata* (*Unionidae*) и *Rhomboidiana* (*Amblemidae*) Пизидииды здесь представлены одним эндемичным родом (*Sphaenastrum*) и рядом широко распространенных *Amesoda*, *Sphaenum*, *Muscuhum*, *Pisidium* и *Neopisidium*; род *Odhnenpisidium* проникает лишь на юго-восток подобласти. В целом все же фауна подобласти небогата, и сколько-нибудь заметное разнообразие родов и видов моллюсков приурочено лишь к крайнему югу — к Средиземноморью; севернее легочные моллюски начинают преобладать над переднежаберными, что характерно для стран умеренного пояса; в силу больших возможностей к расселению легочные моллюски имеют обширные ареалы и обуславливают монотонность фаун обширных территорий

Подобласть делится на 18 провинций, которые можно объединить всего лишь в три надпровинции: в первую (Североевропейскую) входят все провинции, связанные с бассейном Ледовитого океана, Балтийская и Волю-Уральская; во вторую — одна аральская солоноватоводная, и в третью (Средиземноморскую) — все остальные провинции подобласти.

**Лапландская провинция** (ЛАП)<sup>x</sup> включает бассейны рек Кольского-полуострова, севера Карелии и Скандинавии, а также Исландии. Малако-фауна провинции бедна и скорее характеризуется отрицательными чертами, например почти полным отсутствием *Unionidae* и *Vivipandae*. Здесь обитают исключительно широко распространенные европейско-сибирские, палеарктические и голарктические виды: из *Pectimbranchw*— *Valvata piscinalis* (Mull.), *Bithynia tentaculata* (L.). Легочные моллюски гораздо более многочисленны: *Lymnaea stagnalis* (L.), представленный уховидной формой; *L. auriculana auriculana* (L.), *L. peregra* (Mull.), *L. palustris* (Mull.), *L. truncatula* (Mull.), *Physa fontinalis* (L.), *Aplexa hypnorum* (L.)» *Planorbis planorbis* (L.), *Anisus vortex* (L.), *A. spirorbis* (L.), *A. albus*, *A. acromcus* (Fer.), *Armiger cincta* (L.), *Segmentina nitida* (L.), *S. complanata* (L.) и некоторые другие, более редко встречающиеся формы. Из дву-

<sup>1</sup> В скобках — обозначения провинций на карте. 140

створчатых характерными для обсуждаемой провинции можно считать лишь *Margaritifera margaritifera* (L.), встречающуюся также спорадически в Балтийской провинции, и *LacMsrwa dilatata* (West.), широко распространенную в Восточносибирской подобласти.

**Двинская провинция** (ДВ) включает бассейны Северной Двины, Онеги и Мезени. Здесь отчетливо чувствуется связь с Волжским бассейном, в частности имеются представители подсем. *Unioninae* — *Unio longirostris defectivus* Shad. и *Grassland crassa ishmensis* (Shad.). Довольно обычны *Anodonta piscinalis* Nilss. и *Pseudanodonta kletti* (Rasm.), тогда как *Margaritifera margaritifera* отсутствует. Здесь нет ни западной *Amesoda subsolida* (Cless.), ни восточной *A. asiatica* (Mts.). Остальной набор моллюсков представлен исключительно широко распространенными пале-арктическими видами.

**Печорская провинция** (ПЕЧ) включает бассейн Печоры. Видовой состав моллюсков тут заметно обеднен, но зато имеется целый ряд восточносибирских видов: *Amesoda asiatica* (Mts.), *Sphaerium rectidens* Star. et Strel., *S. levinodis* West. Из эндемиков можно отметить *Anodonta seisanensis petshorica* Shad.

**Нижнеобская провинция** (НОВ) включает среднюю и нижнюю часть бассейна Оби (исключая бассейн Иртыша). Здесь еще больше восточносибирских видов, чем в Печорской. К трем перечисленным выше видам можно добавить *Lymnaea zaturensis* Mozley, *L. zebrella* (B. Dyb.), *Sibirenata elongata* (Say). С запада сюда заходят *Bithynia troscheli* Paasch и *Viviparus contectus* (Mill.). К числу эндемиков провинции можно отнести *Lymnaea draverti* Mozley. В целом, однако, нужно отметить, что фауна моллюсков провинции изучена крайне слабо.

**Иртышская провинция** (ИРТ) включает бассейн Иртыша (кроме алтайской части) и бессточные бассейны Казахстана, а также, вероятно, бассейн Эмбы и Приаралье. Фауна моллюсков этой провинции во многом сходна с фауной следующей (Волго-Уральской) и состоит в основном из широко распространенных видов, среди которых есть не заходящие далеко на север Европы и Западной Сибири — *Valvata pulchella* (Stud.) и некоторые другие. Восточносибирских видов здесь в отличие от Обской провинции практически нет — исключение составляет лишь *Lymnaea eversa* Mart. Можно отметить некоторое число эндемичных видов легочных моллюсков *Lymnaea tobolica* Laz., *L. saridalensis* Mozley (вид проникает также в Балхашскую провинцию), *L. kazakensis* Mozley, *L. starobogatovi* Laz. Эндемиком провинции можно было бы считать и *Valvata antiquilina* Mozley, но ее систематическое положение нуждается в уточнении.

**Волго-Уральская провинция** (ВУ) включает бассейны рек Каспия до Главного Кавказского хребта на юге и восточной границы Уральского бассейна на востоке. Основу фауны здесь составляют широко

распространенные виды, но к ним добавляется и ряд видов, не свойственных четырем северным провинциям, а распространенных преимущественно в Балтийской и Дунайско-Донской: *Viviparus contectus* Mill., *V. viviparus duboisi-anus* (Mouss.), *Valvata pulchella* Stud., *Choanamphalus riparius* (West.), *Anisus strauchianus* (Cless.), *Lymnaea glutinosa* (Mull.). В то же время здесь отсутствует и ряд видов, характерных для последних двух провинций — *Marstoniopsis steini* (Mts.), *Lymnaea glabra* (Mull.), *L. corvus* (Gin.), *Theodoxus fluviatilis* (L.), *Lithoglyphus naticoides* (Pf.), *Fagotia acicularis* (Fer.), *F. esperi* (Fer.), *Anisus septemgyratus* (Ressin.) и некоторые другие. Можно назвать несколько форм двустворчатых моллюсков, приуроченных в своем распространении преимущественно или даже исключительно к Волго-Уральской провинции. Это *Anodonta ponderosa volgensis* Shad., *Pseudanodonta kletti middendorffi* (Siem.), *Crassiana batava okae* (Kob.), *Unio ovalis gerstfeldtianus* Cless. Таким образом, фауна моллюсков

обсуждаемой провинции характеризуется не столько эндемичными формами, сколько своей структурой, не позволяющей объединить эту провинцию ни с одной из соседних.

**Балтийская провинция** (БАЛ) включает бассейны рек Балтийского и Северного морей, сильно опресненные участки Финского залива, а также реки атлантического побережья Франции, верховья Дуная и Волги. Для провинции характерны *Theodoxus fluviatilis* (L.), *Marstoniopsis steini* (Mts.), *Lymnaea glabra* (Mull.), *L. corvus* (Gm.), *L. glutinosa* (Mull.), *Anisus vorticulus* (Trosch.), *A. leucostoma* (Mill.), *A. perezi* (Graells), *Planorbis carinatus* Mull. Четыре из перечисленных видов, строго говоря, нельзя назвать эндемиками провинции; *Theodoxus fluviatilis* (L.) обычен и в Дунайско-Донской; сюда же заходят, правда в меньшей степени, *Lymnaea glutinosa* (Mull.), *L. corvus* (Gm.) и *Planorbis carinatus* Mull. Последний вид обитает также в оз. Севан и в нескольких озерах среднего Зауралья. *Lymnaea glutinosa* (Mull.) встречается в Волго-Уральской провинции и заходит в Западную Сибирь. Лишь *L. glabra* (Mull.), *Marstoniopsis steini* (Mts.) и *Anisus vorticulus* (Trosch.) за пределами провинции огмечены в единичных пунктах бассейна Волги, причем для *L. glabra* (Mull.) эти указания весьма сомнительны. Для провинции характерны и некоторые формы двустворчатых моллюсков — это прежде всего некоторые подвиды унионид: *Crassiana crassa crassa* (Philips.), *C. batava batava* (Mat. et Rac.), *Unio tumidus tumidus* Phil lips., *U. ovalis ovalis* (M<sup>h</sup>), *U. pictorum pictorum* (L.), *U. longirostris longirostris* Rssni., *Pseudanodonta anatina* (L.), *Anodonta piscinalis piscinalis* Nilss. и ряд других, а также, вероятно, *A. minima* Mill. и *Euglesa pseudosphaerium* (Ehrm.). Основной же фон фауны провинции составляют все те же широко распространенные европейско-сибирские и голарктические виды, к которым добавляются *Choanamphalus riparius* (West.), *Valvata pulchella* Stud., *Viviparus contectus* Mill. и *V. viviparus* (L.), причем последний вид представлен здесь номинативным подвидом и *V. viviparus vistulae* (Kob.).

**Западноевропейская провинция** (ЗЕ) объединяет бассейны рек Средиземного моря на запад от Адриатического моря. В провинции имеется значительное число эндемиков, среди которых можно назвать ряд видов *Theodoxus*, например *T. elongatula* (MorL), *Bithynia umbratica* Frf., роды *Bugesia*, *Paulia*, *Lhotellaria*, *Belgrandia*, *Moitessieria*, ряд видов *Pseudamnicola*, в частности — *P. anatina* Drap., некоторые виды *Me-lanopsis* — *M. cariosa* (L.), *M. dufouri* Fer., *M. etrusca* Villa, *M. epistema* Bourg. Здесь же обитает и широко распространенный в Средиземноморье *M. praemorsa* (L.). Из легочных моллюсков для провинции эндемичен *Planorbis metidjensis* (Forb.). Из двустворчатых моллюсков как эндемиков провинции можно отметить роды *Pseudunio* и *Rhomboidiana*, а также *Anodonta palustris* Fer. и некоторые *Unio*, например, *U. hispanus* Rssm. Нужно отметить, что по составу малакофауны провинция заметно неоднородна и можно выделить здесь четыре участка. Первый включает юг Франции и северо-восточную половину Пиренейского полуострова. Этим районом ограничивается ареал родов *Bugesia*, *Paladilhia*, *Paulia*, *Moitessieria*. Второй участок включает юго-запад Пиренейского полуострова, где уже имеется *Planorbis metidjensis* (Forb.). Третий охватывает Северную Африку (Магриб), где имеется род *Lhotellaria* и виды *Melanopsis epistema*, Bourg., *M. maresi* Bourg., и наконец, четвертый включает водоемы Италии, где встречается *M. isseli* Bourg. и эфиопский вид — *Bulinus truncatus* (Aud.). Возможно, что при более детальном анализе выяснится необходимость придать этим участкам ранг провинций.

**Динарская (западнобалканская) провинция** (ДИН) включает бассейны рек восточного берега Адриатического и Ионического морей и является, по-видимому, наиболее богатой эндемиками провинцией подобласти.

Для нее характерны из брюхоногих *Theodoxus prevostianus* (Pf.), *Viviparus mammillatus* (Kust.), *Valvata klemmi* Schiitt, ряд видов *Bythinella* — *B. opaca* (Frf.), *B. cyclolabris* (Frf.), *B. bosniensis* (Cl.), *B. saturata* (A. J. W.) и другие; роды *Iglica*, *Hadziella*, *Lanzaia*, *Sadleriana*, *Emmericia*, *Costellina*, значительное число видов *Paladilhia*, *Belgrandiella*, *Plagigeyeria*, *Pseudamnicola*, *Horatio*, а также *Pyrgula annulata* (L.), *P. thi-esseana* (God.), *P. schlickumi* (Schiitt.), *Ancylus recurvus* Parr., *Physa fontinalis dalmatina* Kust. Из двустворчатых моллюсков к этому списку следует добавить *Leguminaia compressa* (Menke), заходящую также в оз. Охрид *Anodonta subcircularis subcircularis* Cless. и *Grassland crassa earned* (Kust.).

Следует отметить, что вследствие особенностей геологического строения районов, входящих в эту провинцию, наибольшего богатства и разнообразия здесь достигают троглобионтные формы; однако общее распространение родов, к которым они принадлежат (*Lartetia*, *Paladilhia*, *Belgrandiella*, *Plagigeyeria*, *Horatio*, и некоторых других), шире и охватывает все четыре средиземноморские и Дунайско-Донскую провинции или же, по крайней мере, восточное Средиземноморье.

**Приэгейская провинция** (ПЭГ) включает бассейны рек Эгейского моря и рек южного побережья Малой Азии. Фауна провинции не богата эндемиками. К числу последних относятся некоторые *Pseudamnicola*, например *P. byzantinensis* (Parr.); *Theodoxus anatolicus olivieri* (Mts.), *Crassiana crassa brugueriana* (Bourg.), *Unio pictorum gaudioni* Dr., *U. cilicicus* Kob. et Rol., *Anodonta exulcerata grauida* Dr.; *A. exulcerata cilicica* Kob. et Rol. Кроме широко распространенного в Средиземноморье *Melanopsis praemorsa* (L.), здесь имеется и западноевропейский *M. magocana* (СП.). Наконец, следует

отметить, что сюда заходит из восточных провинций подобласти *Odhneripisidium unnandalei* Prash. (? syn. *O. corcyrense* Favre).

**Центральноанатолийская провинция** (ЦА) включает водоемы Малоазиатского нагорья: бессточные бассейны и верхние части бассейнов рек Средиземного и Черного морей. Сюда же, вероятно, относятся верхние (горные) части бассейнов Евфрата и Тигра и оз. Ван. Фауна провинции изучена довольно слабо, однако, все же можно отметить ряд эндемиков — *Theodoxus anatolicus anatolicus* (Reel.), *Fagotia gallandi* (Bourg.), *F. coutag-niana* (Bourg.), *F. rochebruniana* (Bourg.), *Pseudodontopsis churchillianus* (Bourg.), *Uniohueti* Bourg., *U. sesirmensis* Kob. Наконец, для озер провинции характерна *Dreissenapolyomorpha* (Pall.), представленная, по-видимому, в каждом из озер особым подвидом. Это обстоятельство весьма существенно, так как в водоемах северного Причерноморья и Прикаспия, где этот вид распространен издавна, его популяции настолько сходны, что выделить географические формы не удастся. Очевидно, в Центральной Анатолии вид обитает также давно, но водоемы, занятые им, на протяжении длительного времени были разобщены.

**Дунайско-Донская провинция** (ДУН) охватывает бассейны рек Черного и Азовского морей, кроме верховьев Дуная и верховьев рек Малой Азии. Фауна в пределах провинции распределена несколько неравномерно:

наиболее богата ее западная (придунайская) часть, а к северу, востоку и югу наблюдается обеднение, легко объяснимое историческими причинами. Из эндемиков провинции следует назвать *Theodoxus danubialis* (Pf.), *Viviparus acerosus* Bourg., *Borysthenia naticina* (Menke), *Lithoglyphus' pyrami-datus* (Moll.), *L. naticoides* (Pf.), *Fagotia acicularis* (Per.), *F. esperi* (Per.), *Anisus septemgyratus* (Rssm.), *Pseudanodontacomplanata complanata* (Rssm.), *Anodonta zeilensis micheli* Mod., *Unio longirostris gentilis* Naas, *U. oualis bo-rysthenicus* Kob., *Crassiana batava gontieri* (Bourg.). Некоторые из этих форм ограничены бассейном Дуная, в частности в северной части провинции вместо *Viviparus acerosus* (Bourg.) обитает *V. viviparus duboisianus* (Mouss.), а в юго-восточной и южной — *V. viviparus costae* (Mouss.). Широко рас-

-пространена в пределах провинции *Dreissena polymorpha* (Pall.). Из водоемов этой и Волго-Уральской провинции этот вид расселился по всей Европе.

**Сирийская провинция** (СИР) включает бассейны Иордана, Эль-Аси <(Оронта), а также других рек восточного берега Средиземного моря. Несмотря на сравнительно небольшие размеры и относительно небольшое количество водоемов, фауна провинции довольно богата, причем большую роль здесь играют эндемики. В числе последних следует назвать *Theodoxus jordani jordani* (Sow.), *T. anatolicus bellardii* (Mouss.), *Valvata saalcyi* Bourg., ряд видов *Gabbiella*— *G. sidoniensis* (Mouss.), *G. hawaderiana* (Bourg.);

*Pseudamnicola hebraica* (Bourg.), *P. gaillardati* (Bourg.), *Melanopsis jor-danicensis* Roth, *M. bullio* Part., *M. saulcyi* Bourg. Имеется здесь и ряд эндемичных видов наяд: *Gabillotia pseudodopsis* (Loc.), *Leguminaia mardinensis* (Lea), *L. wheatleyi* (Lea), *L. (Pseudoleguminaia) chantrei* (Loc.), *Potomida semirugata semirugata* (Lam.), *P. homsensis* (Lea), *P. barroisi* (Dr.). Важно отметить, что здесь и в провинциях, расположенных восточнее, отсутствует ряд характерных для Европейско-Сибирской подобласти групп, в частности род *Viviparus*. Зато сюда заходят из Эфиопской области *Biomphalaria alexandrina* (Ehr.) (syn. *Syrioplanorbis libanicus* (West.)) и *BuUnus truncatus* (Aud.) (syn. *B. asiaticus* Germ.). Здесь обитает также характерный для тропиков Старого Света *Melanoides tuberculatus* (Mull.). Озера провинции (Амик, Хомс, Тивериадское) имеют в составе своей фауны ряд видов, отсутствующих в реках, причем фауна первых двух проявляет некоторую близость к фауне Месопотамской провинции. Эндемиков, свойственных какому-либо одному из озер, нет, за исключением *Pyrgula barroisi* Prest., обитающей в Тивериадском озере.

**Месопотамская провинция** (МЕС) включает средние и нижние части бассейнов Тигра и Евфрата. По фауне она во многом сходна с предыдущей, однако здесь имеются и свои эндемики, принадлежащие, правда, к тем же родам, что и виды Сирийской провинции. Эндемичными Месопотамской провинции можно считать *Theodoxus mesopotamicus* (Mouss.), *Th. jordani aber-rans* (Dautz.), *Gabbiella ejecta* (Mouss.), *Melanopsis nodosa* Fer., *M. subtingi-tana* Ann., *Pseudodontopsis opperti* Bourg., род *Euphrata*, *Unio terminalis terminalis* Bourg., *U. tigridis* Bourg. и *Dreissena bourguignati* (Loc.) (возможно, подвид *D. polymorpha*). Последний вид отмечен также из оз. Амик в Сирийской провинции. В Месопотамской, как и в предыдущей провинции, имеются *Melanoides tuberculatus* (Miill.) и *Bulinus truncatus* (Audonin).

**Иранская провинция** (ИР) включает бессточные бассейны Ирана и Афганистана (кроме бассейна Гильменда и оз. Хамун) и бассейны рек северных берегов Персидского и Оманского заливов. При общей бедности малакофауны в качестве эндемиков можно отметить *Theodoxus pallidus* (Dkr.), несколько видов *Pseudamnicola* — *P. uzelliana* (Iss.), *P. kotschyi* (Frf.), *Melanopsis kotschyi* (Phil.) и вид, отмеченный Штармюльнером (Starmuhlner u. Ediauer, 1957) как «*Horatia erythropomatia*». Не менее характерен ряд видов и подвидов, распространенных несколько шире: *Melanopsis doriae* (Issel.), *Planorbis sieversi sieversi* Mouss. В соленых водоемах здесь обитает *Caspihydrobia elata* (Kust.). Европейско-сибирские виды здесь сравнительно малочисленны, но зато обычны средиземноморский *Melanopsis praemorsa* (L.), тропический *Melanoides tuberculatus* (Mull.) и передне-

•азиатская *Corbicula fluminalis* (Miill.).

**Гирканская (Куринско-Атрекская) провинция** (ГИР) включает водоемы южного, юго-западного и юго-восточного побережья Каспия. Фауна провинции содержит лишь незначительное число эндемиков, и основная особенность ее та, что при общем средиземноморском облике здесь отсутствуют многие виды, характерные для соседних провинций. Из видов, типичных для ряда провинций Средиземноморья, здесь обитают

лишь *Melanopsis praemorsa* (L.), *Corbicula oxiana* Mts., *C. hochena-ckeri* Cless. и *Physella acuta* (Drap.). Из Иранской и Сирийской провинций сюда заходят *Melanopsis doriae* Iss., *Planorbis sieuersi sieuersi* Mouss. и *Bythinella longiscata* (Bourg.). С другой стороны, широко распространенных европейско-сибирских видов здесь больше, чем, например, в Иранской провинции. Так, здесь имеются *Valvata piscinalis* (Miill.), *Aplexa hypnorum* (L.), *Ancylus fluviatilis* Mull., отсутствующие в Центральном и Южном Иране. В солоноватых водах здесь встречается понто-каспийско-аральский *Theodoxus pallasi* Lindh., тогда как другие виды этого рода полностью отсутствуют. Эндемитами провинции можно считать лишь несколько видов *Pseudamnicola* — *P. lindholmi* Shad., *P. smaragdowae* Абг. et Zw., а также «*Hydrobia*» *akramowskii* Shad. и *Anodonta exulcerata cyrea* Drouet.

**Туркестанская провинция** (ТУР) включает бассейны Амударьи, кроме самых нижних частей и высокогорных верховьев, и среднюю часть бассейна Сырдарьи. Так же как и в предыдущей провинции, здесь сравнительно мало своих характерных видов. Фауна ее, средиземноморская по облику, бедна восточносредиземноморскими элементами (отсутствует даже *Melanopsis praemorsa* (L.)) и обогащена некоторым числом широко распространенных европейско-сибирских и широко палеарктических видов, в частности *Acroloxus lacustris* (L.), *Planorbis planorbis* (L.). Имеется здесь и такой нагорноазиатский вид, как *Anisus {Gyraulus} ladacensis* (Nov.). Наконец, в эту провинцию проникают сино-индийские и тропические виды: *Lymnaea luteola* (Lam.), *Melanoides tuberculatus* (Mull.). В качестве эндемиков провинции можно назвать лишь несколько видов *Pseudamnicola* — *P. bucharica* Shad., *P. hissarica* (Shad.), *P. archan-gelskii* (Shad.), а также *Sinanodonta bactriana* (Rolle).

**Аральская солоноватоводная провинция** (АР) включает лишь акваторию Арала. Фауна в связи с повышенной соленостью воды лишена палеолимнических элементов, но зато обогащена солоноватоводными нео-лимническими видами. Из мезолимнических следует отметить *Dreissena caspia pallasi* (Andr.), *D. polymorpha aralensis* (Andr.), *Theodoxus pallasi* Lindh. и *Caspiohydrobia conica* (Logy. et Star.), а из неолимнических — *Hypanis (Adacna) minima* (Ostr.) и особый подвид *If. (Adacna) vitrea* (Eichw). Кроме того, имеется общий с солоноватыми водами Европы *Cerastoderma lamarki* (Reeve).

#### Охридская подобласть

Охридская подобласть включает только акваторию оз. Охрид, расположенного на западе Балканского полуострова. Возможно, сюда же следует включить и мелкие источники, располагающиеся по берегам озера.

Это крупное европейское озеро площадью 350 км<sup>2</sup> и с максимальными глубинами в 286 м характеризуется крайне своеобразной фауной, резко отличной от фаун остальных водоемов Палеарктики. Наиболее подробно гидробиологическая характеристика озера приведена в сводке Станковича (Станкович, 1959).

Основную часть малакофауны оз. Охрид составляют виды родов *Pyrgula* (сем. *Pyrgulidae*), *Pseudamnicola*, *Lyhnia* и *Pseudohoratia* (сем. *Lithoglyphidae*). Внутриозерная эволюция этих родов зашла столь далеко, что первые два из них представлены в Охриде несколькими эндемичными под родами. Так, род *Pyrgula* здесь включает под роды: *Neofos-sarulus*, *Chilopyrgula*, *Xestopyrgula*, *Trachypyrgula*, *Stankovicia*, *Ochri-dopyrgula*, *Trachyoehridia*, *Micropyrgula*. Род *Pseudamnicola* включает под роды *Sturanyia*, *Ohridohoratia*, *Ohridohauffenia*, *Karevia* и *Ohrigocea*. В некоторых случаях обособление эндемичных групп пошло еще дальше, о чем говорит наличие хорошо охарактеризованных анатомически ро-

145

дов *Ginaia* (близкого к *Pyrgula*), *Lyhnia* (близкого к *Pseudamnicola*) и *Pseudohoratia* (близкого к *Horatio*).

К этой же группе родов примыкает и *Pyrgohydrobia* (сем. *Pyrgulidae*), а из двустворчатых моллюсков — *Dreissena* (сем. *Dreissenidae*), представленные в озере каждый одним эндемичным видом.

Кроме этих групп, эндемики Охрида принадлежат еще к семи родам брюхоногих: *Valvata* и *Сосед* (сем. *Valvatidae*), *Anisus* (эндемичный под род *Carinogyraulus*), *Planorbis*, *Ancylus* (сем. *Planorbidae*), *Lymnaea* (сем. *Lymnaeidae*) и *Acroloxus* (сем. *Acroloxidae*). Следует также упомянуть и две эндемичные формы из рода *Euglesa* (сем. *Pisidiidae*).

Важно, однако, отметить то, что если сем. *Pyrgulidae*, *Lithoglyphidae* и *Dreissenidae* включают 31 эндемичный для озера вид, то шесть остальных родов брюхоногих и один род двустворчатых — всего 20 эндемичных видов и подвидов.

Широко распространенные виды в озере сравнительно малочисленны, причем они заселяют по преимуществу мелководья, особенно закрытые бухты. Их насчитывается всего 17 видов. Несколько широко распространенных видов могут попадать в озеро из близлежащих водоемов.

Таким образом, фауна озера насчитывает 64 вида моллюсков, а если считать с подвидами, то 67.<sup>1</sup>

#### GASTROPODA Сем. Neritidae

1. *Theodoxus fluviatilis dalmaticus* (Sow.) . ЛИ

#### Сем. Viviparidae

2. *Viviparus viviparus viviparus* (L.) . Л

#### Сем. Valvatidae

\*3. *Valvata stenotrema* Pol. . Л

- \*4. *V. relictata rehcta* (Pol.) . ЛСП  
\*5. *V. relictata interlithonis* Hadz. . Л  
\*6. *V. rhabdota* Stur. . Л  
\*7. *V. hirsutaecostata* Pol. . С  
\*8. *Gocea ohridana* Hadz. . Л

#### Сем. Pyrgulidae

- \*9. *Pyrgula (Neofossarulus) polinskii* Rad. . С  
\*10. *P. (Chilopyrgula) sturanyi* Brus. . ЛИ  
\*11. *P. (Xestopyrgula) dybowskii* Pol. . Л  
\*12. *P. (Trachypyrgula) pavlovici* Pol. . Л  
\*13. *P. (T.) wagneri* Pol. . СП  
\*14. *P. (Stankovicia) baicaliiiformis* (Pol.) . П  
\*15. *P. (Ochridopyrgula) macedonica* Brus. . Л  
\*16. *P. (Trachyochridia) filocincta* (Pol.) . П  
\*17. *P. (Micropyrgula) stankovici* (Pol.) . СП  
\*18. *Ginaia munda* Stur. . ЛС  
\*19. *Pyrgohydrobia grochmalickii* (Pol.) . Л

#### Сем. Lithoglyphidae

- \*20. *Pseiidammicola (Sturanyia) sturanyi* West. . Л  
\*21. *P. (S.) polinskii* Rad. . ЛИ  
\*22. *P. (Ochridohoratia) pygmaea* West. . ЛСИ  
\*23. *P. (O.) carinata* Rad. . Л  
\*24. *P. (Ochridohauffenia) depressa* Rad. . Л  
\*25. *P. (O.) sublittoralis* Rad. . С

<sup>1</sup> В приведенном списке распространение в пределах озера обозначено буквами:

Л — «литераль» (точнее, мелководье 0—20 м), С — сублитераль, П И — источники. Эндемики отмечены звездочкой.

- \*26. *P. (Karevia) ornata* Rad. . Л  
\*27. *P. (K.) sandanskii* (Had?) . Л  
\*28. *P. (Ohngocea) lyhndica* Rad. . ^ . ЛИ  
\*29. ^ . *(O.) samuili* (Hadz.) . Л  
\*30. *P. (O.) karevi* (Hadz.) . Л  
\*31. *P. (O.) miladinorum* (Had/) . Л  
\*32. *Lyhndia hadzn* Had-! . ЛС  
\*33. *L. karamam* Had/ . Л  
\*34. *L. stankovici* Had? . Л  
\*35. *L. sublittoralis* Rad. . П  
\*36. *P. pseudohoratia ochndana* (Pol.) . СП  
\*37. *P. brusinae* Rad. . П  
\*38. *Horatio, kuscen* Hadz. . . ЛИ

#### Сем. Acroloxidae

39. *Acioloxus lacustris* (L.) . Л  
\*40. *A. macedonicus* Hadz. . . С  
\*41. *A. improvisus* (Pol.) . . С

#### Сем. Lymnaeidae

- \*42. *Lymnaea, peregra rehcta* (Pol.) . ЛИ

#### Сем. Bulinidae

43. *Planorbans corneus* (L.) . Л

#### Сем. Planorbidae

44. *Ancylus fluviatilis* MuU. . .>. Л  
\*45. *A. tapirulus* Pol. . С  
\*46. *A. scalanformis* St. et Rad. . С  
\*47. *A. lapidus* Hub. . С  
\*48. *Planorbis macedonicus* Stur. . Л  
\*49. *Anisus, s (Gyraulus) albidus* (Rad.) . Л  
\*50. *A. (Cannogyraulus)^ paradoxus* (Stur.) . Л  
\*51. *A. (C.) lychmidicus* (Hesse) . Л  
\*52. *A (C) trapezoides trapezoides* (Pol.) . Л  
\*53. *A. (C) trapezoides robiistoniidus* (Had/) . Л

#### BIVALVIA Сем. Margaritiferidae

54. *Leguminaia compressa* (Mke.) . Л

#### Сем. Unionidae

55. *Cra.ssia.na atra decurvata* (Rssm.) . Л  
56. *C. crassa carnea* (Kust.) . Л  
57. *Unio tumidus zeiebori* Zeieb. . Л

#### Сем. Dreissenidae

- \*58. *Dreissena* sp. n.<sup>1</sup> . ЛС

Кроме того, для озера отмечены: *Valvata cristata* Mull., *Lymnaea stagnalis* (L.), *L. palustris* (Mull.), *Aplexa hypnorum* (L.), *Planorbis planorbis* (L.), *Armiger crista* (L.), *Segmentina complanata* (L.). Судя по данным Станковича и Радомана (Stankovic et Radoman, 1955), эти виды не свойственны озеру. Они обитают в прибрежных водоемах и попадают в озеро лишь случайно.

Как видно из этого обзора, основное отличие фаун Охридской и Европеевско-Сибирской подобластей заключается в крайне своеобразной структуре первой фауны. Основу ее составляют мезолимнические формы, не играющие большой роли в фауне Европеевско-Сибирской подобласти, тогда как палеолимнические немногочисленны, а часть отмеченных видов этой группы даже не характерна для Охрида.

В связи с такими особенностями структуры может возникнуть вопрос о степени близости охридской и понто-каспиской фаун. Действительно,

мезолимнический комплекс Таблица 5

**Сем. Pisidiidae**

- 59. *Pisidium amnicum* (Müll.) . ЛС
- 60. *Euglesa henslowana* (Shepp.) . Л
- 61. *E. subtruncata* (Malm.) . ЛС
- \*62. *E. recalva* (Kuip.) . ЛС
- \*63. *E. ediaiei* (Kuip.) . Л
- 64. *E. ponderosa* (Stelf.) . Л
- 65. *E. personata* (Malm.)

. Л

66. *Neopisidium tenuilineatum* Stelf. . Л

67. *N. moitessierianum* Palad. . ЛС

<sup>1</sup> Обычно отмечается под названием *D. polymorpha*, однако на самом деле несомненно представляет собой самостоятельный эндемичный вид.

**Показатели различия для фаун моллюсков разных вертикальных зон оз. Охрид**

«Литораль»	Сублитораль	Профундаль	Зона
52	0.72	0.4	«Литораль»
приподвидовая зона озера	20	0.70	Сублитораль
	мелководный моллюск	8	Профундаль
e. 52, 20 и 8 — число видов * (ов в каждой из вертикальных)			

представлен в обеих фаунах довольно сходно: в обоих водоемах представлены семейства *Neritidae* (род *Theodoxus*), *Pyrgulidae*, *Lithaglyphidae*, *Dreissenidae* (род *Dreissena*). Однако при этом следует учесть, что в фауне Охрида играют существенную роль несомненно палеоарктические по происхождению *Valvata*, *Carmogyrulus*, *Ancylus*, *Acroloxus* и полностью отсутствуют столь характерные для Понто-Каспия, в том числе и для почти пресных вод лиманов и эстуариев *Cardiidae*. На наш взгляд, сходство фаун Охрида и Понто-Каспия могло явиться следствием сходных процессов формирования фаун и близости исходных фаун, на основе которых происходило формирование, а различия — это результат крайнего своеобразия истории солоноватоводных бассейнов юго-востока Европы. Сравнение малакофаун Охрида и Понто-Каспия свидетельствует о принадлежности первого к Палеарктике, а второго — к самостоятельной зоогеографической области.

Как и многие озера, Охрид делится по вертикали на три зоны — литоральную, сублиторальную и профундальную, с границами 20 и 50 м, определяющимися размещением растительности и температурной стратификацией воды в озере. Однако в отличие от обычных озер, здесь в каждой из зон сформировалась своя эндемичная фауна. Хорошим доказательством этого могут служить величины показателей различия фаун трех зон, полученные по методу Престона (табл. 5).

Как видно из табл. 5, различия между фаунами крайне велики и много превышают пороговую величину 0.28. По горизонтали в пределах каждой из зон фауна однородна, во всяком случае это отчетливо видно из результатов исследования акваторий оз. Охрид, прилежащих к югославскому

•берегу. Имея в виду различия трех отмеченных выше фаун, в пределах

•Охрида можно говорить о трех провинциях Охридской подобласти:

делководной, сублиторальной и профундальной; термина «литораль» мы в этом случае сознательно избегаем, имея в виду различный

смысл, вкладываемый в него морскими и пресноводными гидробиологами.

**Охридская мелководная провинция (ОМ)** включает прибрежные участки оз. Охрид до глубин около 20 м. Это наиболее богатая в отношении малакофауны провинция подобласти. Для нее характерны *Valvata stenotrema* Pol., *V. relicta interlithonis* Hadz., *V. rhabdota* Stur., *Pyrgula macedonica* (Brus.), *P. sturanyi* (Brus.), *P. dybowskii* (Pol.), *P. pavlovici* (Pol.), *Pyrgo-hydrobia grochmalickii* (Pol.), *Pseudamnicola sturanyi* West., *P. carinata* Rad., *P. lychnidica* Rad., *Lychnidia stankovici* Hadz., *Horatia kusceri* Hadz., все виды подродов *Ohrigocea*, *Karevia*, единственный вид рода *Gocea*, все виды подрода *Carinogyrulus*, *Euglesa ediaueri* (Kuip.), а также все не эндемичные для озера виды моллюсков. Есть здесь и эврибатные виды, проникающие в сублиторальную, а иногда и в профундальную провинции: *Valvata relicta relicta* (Pol.), *Ginaia munda* Stur., *Pseudamnicola pygmaea* West., *P. depressa* Rad., *Lychnidia hadzii* Hadz., *Dreissena* sp. n., *Pisidium amnicum* (Mull.), *Neopisidium moitessierianum* (Pal.), *Euglesa subtruncata* (Malm).

Некоторые из обитающих в Охридской мелководной провинции видов встречаются и в источниках по берегам озера. К ним относятся *Pseudamnicola pygmaea* West., *P. lychnidica* Rad., *Horatia kusceri* Hadz. Кроме того, в источниках обнаружены несколько видов, не отмеченных в озере: *Pseudamnicola (Ohridohoratia) minuta* Rad., *Lychnidia gorgjevici* Hadz., *Pyrgo-hydrobia jablanicensis* Rad., *P. sanctinaumi* Rad., *Anisus crenophilus* (Hub. et Rad.), *A. fontinalis* (Hub. et Rad.).

**Охридская сублиторальная провинция (ОС)** включает часть акватории оз. Охрид, заключенную между изобатами 20 и 50 м. Эндемиками этой провинции можно считать *Valvata hirsutaecostata* Pol., *Pyrgula polinskii* Rad., *Pseudamnicola sublittoralis* Rad., *Ancylus tapirulus* Pol., *A. scala-riformis* St. et. Rad.,

*A. lapicidas* Hub., *Acroloxus improvisus* Pol., *A. mace-donicus* Hadz. Из эврибатных видов, кроме упомянутых выше, можно отметить встречающихся в сублиторали и профундали *Pyrgula wagneri* (Pol.), *P. stankovici* (Pol.) и *P. pseudohoratia ochridana* (Pol.).

**Охридская профундальная провинция** (ОП) включает часть акватории оз. Охрид, лежащую глубже 50 м. Малакофауна здесь довольно бедна и включает четыре эндемичных вида: *Pyrgula baicaliformis* (Pol.), *P. fi-locincta* (Pol.), *P. pseudohoratia brusinae* (Rad.) и *Lyhndia sublitoralis* Rad. и четыре эврибатных вида: *Valvata relictata relictata* (Pol.), *Pyrgula wagneri* (Pol.), *P. stankovici* (Pol.) и *P. pseudohoratia ochridana* (Pol.).

Интересна еще одна особенность фауны этой провинции, отмеченная Станкевичем (Stankovic, 1955; Станковик, 1959). Среди животных, обитающих в профундали Охрида, ряд форм близкородственны троглобион-там, распространенным на западе Балканского полуострова и, вероятно, попавшим в глубины озера с выходами подземных вод. К их числу относятся ракообразные *Niphargus foreli ochridanus* Kar., *Synurella ambulans longidactylus* Kar. и *Centhonectes serbicus* Kar. Первые два вида проникают и в сублитораль, но полностью отсутствуют в мелководье.

#### Нагорноазиатская подобласть

Нагорноазиатская подобласть охватывает горные районы и бессточные бассейны Центральной Азии.

Малакофауна подобласти крайне бедна и слабо изучена, что затрудняет выделение видов и групп, характерных для подобласти в целом. По всей подобласти широко распространены лишь *Valvata piscinalis* (Mull.), четыре вида *Lymnaea* — *L. stagnalis* (L.), *L. auricularia* (L.), *L. peregra* Mull. и *L. truncatula* Mull., дающие здесь ряд своеобразных внутри-

149

видовых форм, и *Anisus (Gyraulus) acronicus* (Per.). Эндемики подобласти и отдельных провинций, также в подавляющем большинстве легочные моллюски палеарктического происхождения. Впрочем, есть здесь и родственники сино-индийских форм, причем число последних, вероятно, по мере дальнейших исследований возрастет.

Подобласть по фауне рыб делится на четыре провинции (Берг, 1949). Скучные данные по моллюскам пока в основном укладываются в это деление.

**Балхашская провинция** (БЛХ) включает бассейн оз. Балхаш и рек Талас и Чу. Река Сары-Су сюда, вероятно, не входит, поскольку в ней до сих пор не обнаружено ни одного характерного для провинции вида, и в то же время там имеются широко распространенные в Центральном Казахстане, но отсутствующие в Прибалхашье *Bithynia inflata* (Nils.) и *Caspihydrobia* sp. Как эндемиков провинции можно упомянуть *Bithynia caeruleans* West., *Lymnaea iliensis* Laz. и *L. heptapotamica* Laz. Остальные отмеченные здесь виды распространены в подобласти более широко. К их числу относятся *Valvata stoliczkiana* Nev., описанная из Яркенда, *Planorbis sieversi tangitarenis* Germ., распространенный широко в пределах подобласти. По-видимому, такое же распространение имеет и *Corbicula tibetensis* Prash. (типовой материал этого вида, вероятно, происходит не из Тибета). Интересно, что ряд форм, характерных для Балхашской провинции, встречается в дельте Амударьи. К их числу относятся *Bithynia caeruleans* West. (syn. *B. moltschanovi* Lindh.), *Lymnaea heptapotamica* Laz. и *Corbicula tibetensis* Prash. В фауне средней и нижней Сырдарьи из этих видов известна только *C. tibetensis*, а кроме того, не обнаруженный в дельте Амударьи *Planorbis sieversi tangitarenis* Germ. Поскольку фауна долины Сырдарьи изучена довольно слабо, можно ожидать, что здесь найдутся и остальные виды балхашского комплекса. Возможно, что в дальнейшем западные границы провинции (а вместе с тем и всей подобласти) придется пересмотреть.

**Таримская провинция** (ТАР) включает бессточные бассейны Синцзян-Уйгурского автономного района КНР, Наньпани и пустыни Гоби, а также водоемы Восточного Памира. Эндемиком провинции можно считать, пожалуй, только *Armiger annandalei* Germ. Остальные формы распространены более широко; кроме встречающихся в Балхашской провинции видов *Valvata*, *Lymnaea*, *Planorbis*, *Anisus*, здесь обитают также *A. lada-censis* (Nev.), вид, отмеченный Невиллем (Neville, 1878) как «*Planorbis complanatus*», и *Odhneripisidium stewarti* (Prest.). Наконец, здесь встречен сино-индийский вид *Lymnaea viridis* Q. et G. Пограничные с Сино-Индийской областью районы, в частности Наньпань, Алашань и оз. Ку-кунор, вероятно, несколько более обогащены сино-индийскими элементами. Здесь, в частности, встречается один из китайских видов рода *Corbicula*.

**Тибетская провинция** (ТИБ) включает бессточные бассейны Тибета, а также верхние горные части бассейнов восточно азиатских рек Инда, Ганга, Брахмапутры, Салуина, Меконга, Янцзы. Как эндемиков провинции можно отметить *Anisus (Gyraulus) stewarti* Germ., *A. (G.) pan-kongensis* (Mts.), *A. (G.) barrackporensis* (Cless.), *A. (G.) nanus* (Bens.). Сюда также заходит сино-индийский *Lymnaea rufescens* Lam.

**Западномонгольская провинция** (ЗМ) включает бассейны крупных озер запада Монголии: Хара-Ус-Нур, Цаган-Нур, Убсу-Нур и Хиргис-Нур. О фауне моллюсков провинции почти ничего не известно. В сборах из этого района мы встретили лишь *Lymnaea auricularia* (L.), *Anisus (Gyraulus)* sp., близкий к тибетским, и *Odhneripisidium popovae* Star. et Strel.

#### Восточносибирская подобласть

Восточносибирская подобласть занимает Восточную Сибирь и север Дальнего Востока от бассейна Енисея до Чукотки, а также Алтай.

Малакофауна ее изучена довольно слабо, и охарактеризовать ее можно следующими чертами. Во-

первых, палеарктическая по своей природе фауна тут заметно обеднена. Целый ряд групп, как например *Viviparidae*, *Lithoglyphidae*, *Segmentina*, *Grassland*, *Unio*, полностью отсутствует. Палеарктические виды, такие как *Planorbarius purpura* (Mull.) (syn. *P. corneus* (L.)—частью), *Planorbis p lanorbis* (L.), *Anisus contortus* (L.) и *A. spirorbis* (L.), заходят лишь в западные части подобласти, а по всем ее акваториям распространены лишь *Lymnaea stagnalis* (L.), *L. auricularia* (L.), *L. peregra* (Mull.), *L. truncatula* (Mull.), *Physa fontinalis* (L.), *Anisus acronicus* (Fer.), *Armiger crista* (L.) и ряд видов пизидиид, как например *Sphaerium corneum* (L.), *Euglesa obtusalis* (Pf.), *E. casertana* (Poll), *E. henslowana* (Shepp.), *E. nitida* (Jen.) и некоторые другие. Вторая составная часть фауны подобласти — американские элементы. Это прежде всего *Sibirenauta elongata* (Say), распространенная по всей подобласти, и три вида, отмеченных лишь на Камчатке: *Lymnaea nuttaliana* Lea, *L. bulimoides* Hald. и *L. modicella* Hald. Из двустворчатых моллюсков американскими можно считать *Anodonta beringiana* Midd. и *Dahurinaia middendorfi* (Ros.). Третья составная часть фауны •(— сино-индийские элементы. К ним пока можно отнести только *Anisus filiaris* (GredL).

Соответственно такому делению и эндемики здесь принадлежат к трем разным зоогеографическим группам. Несомненно палеарктическими по •своему происхождению являются восточносибирские виды *Valvata*. Из них четыре — *V. aliena* West., *V. confusa* West., *V. ssorensis* W. Dyb. и *V. bre-vicula* Kozh. эндемичны для подобласти, а пятый — *V. sibirica* Midd. проникает в пограничные с подобластью районы других подобластей и областей — в Западную Сибирь и на крайний север Европы, в бассейн Амура и в бассейн Юкона. Вероятно палеарктическими по происхождению следует считать и енисейских лимнеид подрода *Stagnicola* — *Lymnaea ventricosella* B. Dyb., *L. zebrella* B. Dyb., *L. terebra* West. Кроме этих видов, несомненно палеарктическими по происхождению следует считать *Anodonta sedakovi* Siem. и *A. seisanensis* Kob.

К эндемикам американского происхождения с несомненностью можно отнести пока только *Annicola kolhymensis* Star. et Strel.

Значительное число эндемиков имеет восточноазиатское происхождение. Важно отметить, что ранг эндемизма в этой группе заметно выше, чем в двух предыдущих. К числу таких эндемиков относятся *Bithynia sibirica* West., *B. contortrix contortrix* Lindh., *Lymnaea eversa* Mts., *L. facutica* Star. et Strel., *Kolhymorbis shadini* Star. et Strel., *Polypylis likharevi* Star. et Strel., *P. sibirica* Star. et Strel., *Helicorbis kozhovi* Star. et Strel.

В ряде случаев сказать что-либо определенное о происхождении тех или иных элементов крайне трудно. Это прежде всего относится к пизи-диидам. Все же можно думать, что большинство восточносибирских *Odhneripisidium* восточноазиатского происхождения, а *Lacustrina dilatata* (West.) — американского.

Подобласть мы делим на девять провинций; из них первые пять можно объединить в одну надпровинцию, а остальные четыре — в другую.

**Нижнеенисейская провинция** (НЕН) охватывает среднюю и нижнюю части бассейна Енисея (в том числе и нижнюю (ниже Братска) половину бассейна Ангары), а также, вероятно, бассейны Пясины и Хатанги. Эндемиков здесь пока не известно, однако структура фауны достаточно характерна. Основную роль здесь играют виды и подвиды, общие для

151

енисейского и ленского бассейнов: *Valvata ssorensis* W. Dyb., *Lymnaea auricularia torquilla* West., *L. eversa* Mts., *L. terebra terebra* West., *Anisus spirorbis* (L.), *A. contortus* L., *Pisidium annicum* (Mull.), виды, свойственные только бассейну Енисея (в том числе и Ангарской провинции):

*Valvata aliena* West., *Lymnaea vertricosela* B. Dyb., *L. zebrella* B. Dyb., *Anisus baicalicus* B. Dyb., *Planorbarius purpura* (Müll.), тогда как виды и подвиды, широко распространенные по всей Восточной Сибири, играют заметно меньшую роль. Часть перечисленных видов заходит в Енисейский и Ленский бассейны из Западной Сибири, а часть встречается в бассейне Амура, так что Нижнеенисейская провинция наряду с Ангарской и Ленской — это провинции с наиболее сложной фауной, проявляющей родство с фаунами нескольких далеких друг от друга зоо-географических единиц.

**Саянская провинция** (САЯ) ограничена верхними, горными частями бассейна Енисея. Будучи сходной по облику с Нижнеенисейской и Ангарской ее фауна дополнительно обогащена видами, обитающими в соседних провинциях. В частности, сюда заходит из Западной Сибири *Anisus vortex* (L.), а из Западномонгольской провинции Нагорноазиатской подобласти *Odhneripisidium popovae* Star. et Str. В то же время здесь отсутствуют некоторые енисейские и восточносибирские элементы: *Valvata aliena* West., *Lymnaea ventricosella* B. Dyb., *Anodonta sedakovi* Siem. В отличие от Нижнеенисейской провинции здесь встречается *Lymnaea terebra lind-holmi* W. Dyb.

**Алтайская провинция** (АЛТ) охватывает верхние части бассейнов Оби и Иртыша. Фауна здесь, сохраняя восточносибирскую природу, обогащается рядом пришельцев с запада (*Lymnaea bolotensis* Mozley, *Anisus (Gyraulus) albus* (Mull.)) и из нагорной Азии (*Lymnaea heptapo-tamica* Laz.). Число эндемиков в связи со слабой изученностью района назвать трудно, но можно отметить такие виды и подвиды, как *Bithynia lind-holmiana* Star. et Str., *Lymnaea auricularia gebleri* Midd., *Anodonta seisa-nensis seisanensis* Kob., *Euglesa shadini* (Joh.). Вероятно, эндемичен и вид, отмечавшийся отсюда неоднократно под названием «*Lymnaea glabra*».

**Ангарская провинция** (АНГ) включает верхнюю половину бассейна Ангары (выше Братска), бассейны всех притоков Байкала и, возможно, прибайкальские и забайкальские участки бассейна Лены. Это наиболее полно изученная и самая богатая видами провинция подобласти. К основному енисейско-ленскому комплексу здесь добавляется ряд видов и подвидов, не отмеченных в других частях енисейского бассейна: *Helicorbis kozhovi* Star. et Str., *Polypylis sibirica* Star. et Str., *Anodonta sedakovi*

Siem., *Euglesa japonica* (Pils. et Hir.), *E. kozhovi* (Star. et Str.), а характерный для нижнего Енисея и Лены *Lymnaea terebra terebra* West-здесь замещен *L. terebra lindholmi* W. Dyb.

На территории этой провинции расположено оз. Хубсугул, из которого известны два эндемичных вида моллюсков, родственных байкальским: *Kobeltocochea michnoi* (Lindh.) и *Choanomphalus mongolicus* Kozh., однако подавляющее большинство обитающих в озере видов не являются его эндемиками. Не исключена возможность, что в дальнейшем это озеро придется считать особой провинцией Восточносибирской подобласти.

**Ленская провинция** (ЛЕН) охватывает бассейны Лены (кроме самых южных частей) и Оленька, и возможно Анабара. В основе фауны лежит тот же енисейско-ленский комплекс, однако здесь отсутствует целый ряд видов, известных из бассейна Енисея — *Lymnaea ventricosella* (B. Dyb.), *L. zebrella* (B. Dyb.), *Planorbarius purpura* (Miill.), *Pla-norbis planorbis* (L.), *Anisus baicalicus* B. Dyb. Кроме того, здесь имеется *Lymnaea jacutica* Star. et Str., свойственная также Колыме.

**Колымская провинция** (КОЛ) включает бассейны Яны, Индигирки и Колымы. В отличие от пяти предыдущих провинций основную роль в фауне-здесь играют виды, широко распространенные по всей Восточной Сибири:

*Valvata sibirica* Midd., *V. con/usa* West., *Bithynia sibirica* West., *Lymnaea stagnalis* (L.), *Physa fontinalis* (L.), *Sibirenauta elongata* (Say), *Anisus ac-ronicus* (Fer.), *A. filiaris* (Gredl.), *Sphaerium capiduliferum* Lindh., *Ame-soda asiatica* (Mts.), *Lacustr'na dilatata* (West.). Много, по-видимому, здесь и колымско-камчатских видов и подвидов, например *Lymnaea auricularia lanuginosa* W. Dyb. Несколько видов пока следует считать эндемиками: *Amnicola kolhymensis* Star. et Str., *Kolhymorbis shadini* Star. et Str., *Polypylis licharevi* Star. et Str., *Odhneripisidium janense* Star. et Str., *O. indigircense* Star. et Str., *O. kolhymense* Star. et Str., *Euglesa czerskii* (Star. et Str.), *E. jacutica* (Star. et Str.), хотя часть этих видов в дальнейшем, вероятно, окажется колымско-камчат-скими. Интересная особенность провинции — полное отсутствие лим-неид подрода *Stagnicola*.

**Камчатская провинция** (КАМ) включает водоемы полуострова Камчатки. К широко распространенным восточносибирским и колымско-камчатским видам здесь добавляется ряд американских видов, частью образующих эндемичные подвиды. К числу эндемиков провинции можно отнести *Lymnaea bulimoides middendorffi* W. Dyb., *L. peregra kamtschatica* Midd., *Euglesa kuiperi* (Star. et Str.); чисто американскими формами следует считать *Lymnaea nuttaliana* Lea, *L. modicella* Say и *Dahurinaia middendorffi* (Ros.).

**Чукотская провинция** (ЧУК) охватывает водоемы полуострова Чукотки. Фауна ее изучена крайне слабо, однако можно думать, что здесь, как и на Камчатке, основу фауны составляют восточносибирские и колымско-камчатские виды, к которым добавляется некоторое, правда меньшее, чем на Камчатке, число американских элементов, как например *Anodonta beringiana beringiana* Midd.

**Приохотская провинция** (ПРО) охватывает бассейны рек северозападного берега Охотского моря. О фауне моллюсков водоемов этой территории не известно решительно ничего, но ее географическое положение-делает крайне маловероятным предположение, что эта фауна тождественна какой-либо из четырех резко разнящихся друг от друга соседних фаун — ленской, колымской, чукотской и амурской и заставляет нас условно. выделять этот район в самостоятельную провинцию.

## ПОНТО-КАСПИЙСКАЯ СОЛОНОВАТОВОДНАЯ ОБЛАСТЬ (рис. 16) Общая

### характеристика

Понто-Каспийская солонатоводная область включает Каспий (кроме-залива Кара-Богаз-Гол), лиманы и устьевые участки рек Черного и Азовского морей (прежде всего Таганрогский залив, Днепровско-Бугский и Днестровский лиманы, водоемы дельты Дуная, оз. Разим).

Сведения о систематическом составе и распространении фауны моллюсков области имеются в работах: Э. Эйхвальда (1829, 1838, 1841, 1855), Исселля (Issel, 1866), Феста (Vest, 1876), О. А. Гримма (1876, 1877), В'. Ды-бовского (W. Dybowski, 1888; Дыбовский, 1933), А. А. Остроумова (1893^ 1905, 1912), Н. И. Андрусова (1897, 1900), Вестерлюнда (Westerlund, 1902), К. О. Милашевича (1908, 1916), Б. Дыбовского и Грохмалицкого (B. Dybowski u. J. Grochmalicki, 1917), В. А. Линдгольма (1924), Ворча (Ворсеа, 1924, 1926а, 1926б, 1930), А. К. Макарова (1938), В. П. Колесни-кова (1939, 1941, 1947, 1951), Н. Н. Спасского (1948), А. Н. Державина (19516), В. И. Жадина (1952), П. В. Федорова (1949, 1953), Ю. М. Мар-15»

Рис. 16. Зоогеографическое районирование Понто-Каспийской солонатоводной области.

Провинции: ЗЧЛ — Западночерноморская лиманная, СК — Северокаспийская, СНС — Среднекаспийская нижнесублитораль СПА — Среднекаспийская псевдоабиссальная, СПР — Среднекаспийская профундальная, ССС — Среднекаспийская среднесублиторальная, СЮВ — Средне-южнокаспийская верхнесублиторальная, ТАГ — Таганрогская, ЮНС — Южнокаспийская нижнесублитор ная, ЮПА — Южнокаспийская псевдоабиссальная, ЮПР — Южнокаспийская профундальная, ЮСС — Южнокаспийская среднесу торальная. *l* — граница области, *s* — границы провинций.

ковского (1953, 1954, 1955), Гроссу (Grossu, 1953, 1956, 1962), А. Волканова (Вълканов, 1957), Л. А. Невеской (1958), А. А. Нейман (1959), А. Н. Голикова и Я. И. Старобогатова (1966), Б. М. Логвиненко и Я. И. Старобогатова (1967, 1969).

Ряд зоогеографических соображений приведен В. К. Совинским (1898, 1904), Ф. Д. Мордухай-Болтовским (1953, 1960а, 1960б, 1961), Б. М. Логвиненко и Я. И. Старобогатовым (1962, 1967), Я. И. Старобогатовым (1966).

Основу фауны области составляют мезо- и неолимитические группы, дающие здесь эндемичные

роды, подроды и группы видов. Палеолимнические формы отсутствуют почти полностью; лишь несколько европейско-сибирских и днепровско-дунайских видов заходят в наиболее опресненные участки области (лиманы Черного и Азовского морей, северный Каспий). То же самое следует сказать и о вторичноводных моллюсках, однако, кроме европейско-сибирских пресноводных видов, в области имеется эндемичный подрод *Andrusovia* (рода *Anisus*), включающий три вида, свойственных Среднему и южному Каспию. Эндемизм наиболее высокого ранга свойствен неолимническим *Cardiidae*; здесь обитают эндемичные подсемейства *Didacninae* и *Hypaninae*, включающие роды *Didacna* и *Hypanis*. Меньший ранг эндемизма у мезолимнических групп, например сем. *Dreissenidae* представлено родом *Dreissena*, из двух подродов которого один — *Ponto-dreissena* — эндемичен для области. Из сем. *Pyrgulidae* в области распространены роды *Turricaspia*, *Caspia* и *Caspiohydrobia*, а из сем. *Lithoglyphidae* — роды *Abeskunus* и *Caspiohoratia*. Остальные роды мезолимнических моллюсков представлены лишь эндемичными видами, близкородственными между собой.

Солоноватая вода (хотя и не такого ионного состава как в море), близость морских бассейнов и связь с ними в разные периоды истории обусловили наличие в области некоторого числа морских эвригаллиных видов. Два из таких видов — оба эндемика Средиземноморско-Лузитанской области Мирового океана — *Mytilaster lineatus* (Gm.) и *Azga ovata* (Phil.) вселились в Каспий в историческое время, причем первый попал туда случайно (Богачев, 1928; Арнольди, 1938; Броккая и Неценгевич, 1941), а второй завезен сознательно с целью повышения кормности каспийского бентоса (Зенкевич, Бириштейн, Карпевич, 1945; Саенкова, 1956; Алигаджиев, 1963). Кроме них среди моллюсков имеется еще два уже не средиземноморских, а скорее средиземноморско-кельтских вида — *Cerastoderma lamarcki* (Reeve) (syn. *Cardium edule* auct. non Linne) и *C. umbonatum* (Wood). Они появляются в Каспии в послехвалыньских отложениях, и вопрос об их происхождении и путях расселения до сих пор остается неясным. Можно отметить лишь то, что хотя ареал *C. lamarcki* приурочен к солоноватым водам Средиземноморско-Лузитанской и Бореальной североатлантической областей, в этих областях он обычно не заходит в воды с соленостью выше 25‰<sup>1</sup> (Petersen, 1958a, 1958b), тогда как во внутренних бассейнах Причерноморья, в Каспии и в водоемах Закаспия и При-аралья встречается в гипергаллиных водах довольно часто.

Средиземноморских вселенцев немало и среди других групп каспийских беспозвоночных, имеются вселенцы и из более дальних районов, проникшие в Каспий через Средиземноморский бассейн (Зенкевич, 1963). Особую группу составляют так называемые арктические иммигранты. Они представлены эндемичными подвидами арктических видов или даже эндемичными видами, но близкими к арктическим. Вопрос об их проникновении в Каспий много обсуждался в литературе (Гримм, 1877; Совинский, 1904;

<sup>1</sup> Хотя может жить и при солености 33‰ (Tulkki, 1961).

Екман, 1916; Sars, 1927; Берг, 1928; Гурьянова, 1933; Пирожников, 1937; Державин, 1939), однако до сих пор его нельзя считать окончательно решенным.

Все приведенные выше данные о морских элементах Понто-Каспийской солоноватоводной области относятся к каспийской части области, не имеющей прямой связи с морскими бассейнами. Понто-Азовские лиманы в силу того, что они непосредственно сообщаются с морем, гораздо более доступны для вселения эвригаллиных морских видов, и ограничивающим фактором здесь может быть только пониженная соленость. Поэтому в составе их фауны имеется некоторое, правда очень незначительное, число морских видов (Воробьев, 1949; Марковский, 1953, 1954, 1955).

### История малакофауны

Об истории развития фаун моллюсков Понто-Каспийского бассейна написано очень много, и мы здесь, не повторяя всего сказанного в литературе по этому вопросу, попытаемся наметить лишь основные вехи процесса формирования эндемичной фауны Понто-Каспия, акцентируя внимание на моментах, более интересных для биогеографии.

В отличие от водных фаун континентов или их больших участков при изучении фаун гигантских озер вопросы происхождения основных элементов фауны и истории всего фаунистического комплекса в целом резко обособлены друг от друга и должны обсуждаться отдельно. Причина кроется здесь в отмеченном выше своеобразии состава и механизма формирования фауны гигантских озер.

В самом общем виде по поводу генезиса основных элементов современной каспийской фауны можно сказать, что мезолимническая часть ее происходит от мезолимнической части фауны Южной Европы (Средиземноморья), а неолимническая — комплекс, сформировавшийся в морских и солоноватых водоемах юго-востока Европы. Действительно, первые-несомненные родственники каспийских пиргулид — *Nematurella* появляются на юге Европы в начале палеогена (Schlickum, 1960) и в течение палеогена, неогена и четвертичного периода получают значительное распространение и достигают большого разнообразия форм. Примерно то же самое справедливо для родов *Abeskunus* и *Theodoxus*. Что же касается дрейссен, то они появляются в миоцене как производное рода *Congeria*, распространенного в то время в солоноватых (прежде всего лагунного типа) водоемах Европы. Непосредственные предки части каспийских кардий обитали в гигантском солоноватоводном озере, существовавшем в плиоцене на месте Черного моря, еще более отдаленные предки — в аналогичных озерах миоцена Венгрии и Австрии, а в конечном счете исходными для всех следует считать лагунных кардий типа современной *Cerastoderma lamarcki* (Эберзин, 1947, 1951, 1955, 1959, 1962, 1965).

Такой ответ будет слишком общим, и для характеристики истории понто-каспийской фауны его следует конкретизировать. Поэтому мы вкратце остановимся на истории гигантских озер Юго-Восточной Европы, попытаемся проследить при этом и предысторию, и историю каспийской фауны. Термин «предыстория» тут мы употребляем потому, что каспийская фауна не связана напрямую с фаунами многих из этих озер, и только отдельные элементы их животного населения, переходя из одного бассейна в другой, поддерживали известную связь между ними. К сожалению, палеонтологами довольно полно изучены лишь двустворчатые моллюски, тогда как по брюхоногим имеются только отрывочные данные.

При обсуждении истории фауны южных замкнутых морей Европы (в том числе и Каспия) обычно молчаливо принимают, что это — моря. Поэтому главное внимание в таких построениях обращено на отличие бассейнов типа Каспия от настоящих морей по солености, в чем и видят основную причину своеобразия их фауны как резко измененной морской. На наш взгляд, дело обстоит как раз наоборот: главная причина своеобразия фауны водоемов, подобных Каспию, в том, что это не моря, а озера, во многом аналогичные гигантским пресным водоемам вроде Байкала и Танганьики и не имеющие аналогов среди морских бассейнов.

Прослеживая историю третичных бассейнов юга европейской части СССР, Н. И. Андрусов (1918) отмечает наличие в этих бассейнах нескольких циклов колебаний солености, начинающихся морской трансгрессией (и, следовательно, нормальной морской соленостью — около 35‰), приносящей богатую морскую фауну, затем в результате изменения солености (опреснения или осолонения) фауна значительно обедняется и изменяется, вплоть до новой морской трансгрессии. Таких циклов Н. И. Андрусов считает три, а последующие авторы довели их число до шести (начиная с верхнего олигоцена — Давиташвили, 1933; Богачев, 1961в). Однако с биогеографической точки зрения между этими схемами имеется существенная разница. Заканчивая описание циклов, Н. И. Андрусов пишет: «Окончание мезотической эпохи знаменует собой совершенно новую эру в истории развития Понто-Каспийского бассейна, а именно появление здесь впервые понтической фауны, прообраза современной фауны Каспия» (Андрусов, 1918, цит. по избранным трудам, т. II, стр. 293). Таким образом, он подчеркивает разницу между бассейном с измененной соленостью {конец цикла} и бассейном типа Каспия, что иногда не учитывается последующими авторами — например, В. В. Богачев в своей

работе (1961в) называет «каспиями» уже любые бассейны конца цикла с сильно измененными соленостью и фауной.

Подчас бывает очень трудно отличить по палеонтологическим находкам солоноватоводный бассейн с эндемичной фауной от гигантской опресненной части моря с преобладанием лагунных видов, редких в других участках и потому не попадающих на глаза палеонтологам.<sup>1</sup>

Если мы рассмотрим конечные стадии шести перечисленных у В. В. Богачева циклов, то увидим, что ни олигоценно-миоценовое «корбулево» море, ни Коцахурский бассейн с *Rzehakia*, ни Чокракский бассейн с *Spa-niodontella*, ни Верхнесарматский бассейн не могут считаться водоемами каспийского типа. Все они обладали резко обедненной фауной, состоящей из лагунных и эвригалинных морских элементов с добавлением (быть может, выносимых реками) нескольких пресноводных видов. Настоящий

-бассейн каспийского типа, как это хорошо подчеркнуто в приведенном выше высказывании Н. И. Андрусова, возникает только в понтийское время и характеризуется он не обеднением, а обогащением фауны и притом за счет крайне близких друг к другу эндемичных видов и родов, образовавшихся в самом бассейне или, частично, в его предшественниках из немногих попавших туда в начале формирования фауны бассейна видов. Именно эта особенность и позволяет отличать водоемы типа Каспия, тогда как господство в бассейне тех или иных групп, в частности тех, которых мы считаем применительно к современной фауне мезо- и неолигоценскими, не дает еще достаточных оснований для суждения о каспийском типе водоема, причем чем дальше от современности, тем более рискованным становится подобное заключение.

Были ли у Понтийского бассейна предшественники на юго-востоке Европы, иными словами, существовали ли водоемы типа Каспия ранее

<sup>1</sup> Насколько это обстоятельство реально, можно судить хотя бы по тому, что из так называемого оз. Чилка (Индия) описан (Annandale, 1924L) ряд видов, не известных за его пределами, хотя наверняка ни один из этих видов не является эндемиком этого водоема.

плиоцена? В принципе на этот вопрос следует ответить утвердительно у прежде всего уже потому, что в нижнепонтийских отложениях появляются сразу представители нескольких близких родов *Limnocardinae* и *Didacnae*: *Limnocardium*, *Prosodacna*, *Pseudocatillus*, а это заставляет предполагать, что они развились ранее в каких-то иных крупных солоноватых озерах. С другой стороны, в процессе развития средиземноморской геосинклинали в течение третичного периода неизбежно должны были формироваться глубокие водоемы, частью сообщающиеся с морем, частью совсем отрезанные от него (Архангельский, 1935), а такие отрезанные от моря глубокие водоемы как раз и становятся ареной развития эндемичной фауны.

Гораздо труднее указать конкретные примеры таких водоемов. Не исключена, например, возможность, что таким водоемом был бассейн, существовавший в верхнем гелльете (средний миоцен) юго-востока Баварии (ФРГ) и Австрии. По данным Шликума (Schlickum, 1963), в конгериевом горизонте этого района обнаружены наряду с обычными пресноводными родами представители родов *Theodoxus*, *Nematurella*, *Congerina*, *Ceras-toderma*, *Eoprosodacna* (syn. *Limnopageta*) и *Succuridacna* (syn. *Limnopappia*) (последние три рода принадлежат к сем. *Cardiidae*), и было бы заманчиво рассматривать обнаруженную фауну как фауну каспийского типа. Однако, кроме двух видов *Cerastoderma* и двух

видов *Congerina*, все остальные роды представлены каждый одним видом, что пока исключает всякую возможность говорить о том, что эта фауна — результат эндемичного развития в самом водоеме.

История развития нижнеплиоценовой фауны Черноморского бассейна заставляет предполагать также существование в самом позднем миоцене солоноватоводного озера на месте современного Эгейского моря (Эберзин, 1949, 1959), однако палеонтологические данные по истории этого бассейна крайне скудны и не дают пока оснований для точных заключений по этому вопросу.

Совершенно несомненно, что солоноватым озером с эндемичной фауной был бассейн, сформировавшийся в среднем сармате на территории нынешней Среднедунайской низменности (Паннонский бассейн). В ранне-сарматское время этот бассейн был морским заливом, однако в начале или:

середине среднего сармата он отшнуровался от моря и здесь возник режим солоноватоводного озера.

На основе лагунной фауны верхнего миоцена, а также разнообразных пресноводных элементов, прежде всего мезолимнических, здесь в позднем сармате и меотисе сформировалась богатейшая эндемичная фауна, содержащая (Андрусов, 1897) значительное число видов *Congerina*, *Dreissenomya*, *Limnocardium*, *Anisus*, *Orygoceras*, *Melanopsis*, *Baglivia*, *Pyrgula*, *Valvata*, *Papyrotheca*, *Theodoxus* (подрод *Calvertia*) и других родов. Явно преобладание (по числу видов) групп, относимых нами ныне к мезо- и неолимническому комплексам, а главное, наличие больших групп близких видов, несомненно развившихся в самом водоеме от общего предка (Brusina, 1874, 1884, 1892; Андрусов, 1897), позволяют считать эту фауну прообразом, а как мы увидим позже, и дальним предшественником каспийской.

В среднемеотическое время бассейн, располагавшийся на месте современного Черного моря, потерял связь с морем и начал опресняться. Этот процесс привел к вымиранию морских элементов, так что к концу меотиса в бассейне существовала очень бедная лагунная фауна с добавлением некоторого количества пресноводных форм (Андрусов, 1906). Интересно, что в это время по бассейну распространяются виды *Pyrgula*, очевидно, пришедшие сюда из пресных водоемов. Конец меотиса, пожалуй» можно счи-

Рис. 17. Раннепонтитское озеро-море (по Эберзину, 1949).

тать началом эндемического развития фауны, однако это очень ранний этап подобного развития.

Движения земной коры на границе меотиса и понта сильно изменили конфигурацию бассейна (рис. 17); возникло сообщение сначала, по-видимому, с Эгейским бассейном, а затем менее регулярное — с Паннонским, что существеннейшим образом повлияло на развитие фауны. При возникновении соединений оказалось, что условия существования во вновь сформировавшемся Понтийском бассейне вполне благоприятны для ряда представителей эгейской и паннонской фауны, а крайняя бедность фауны бассейна обусловила наличие свободных экологических ниш. Естественным результатом изменения конфигурации бассейна явилось, таким образом, обогащение его фауны пришлыми элементами (Андрусов, 1917, Эберзин, 1949, 1959).

По-видимому, из Эгейского бассейна в самом начале понтийского времени вселились в Понтийский бассейн *Prosodacna*, *Limnocardium* (*Euxl-nicardium*), *Didacna*, *Pseudocatillus*, и, возможно, *Chartoconcha*. Вероятно, таким же путем проник в Понтийский бассейн встречающийся в нижнепонтитских слоях род *Parvivenus*. Ряд родов переселился в это время из Паннонского бассейна: *Paradacna*, *Plagiiodacna*. Несомненно, что связь Понтийского и Паннонского бассейнов в раннепонтитское время была весьма ограниченной. Параллельно с обогащением фауны за счет миграций шло и интенсивное эндемическое развитие, которое привело к образованию групп близких видов (Андрусов, 1903).

Более широкий обмен фаунами между Паннонским и Понтийским бассейнами был на границе нижнего и среднего понта. В это время в Чер' номорскую область с запада проникли *Congerina rhomboidea* Horn., *Dreis-senomya*, *Caladacna*, *Phyllocardium*, *Arcicardium* и *Limnocardium* (под-роды *Arpadicardium*, *Tauricardium* и *Bosphoricardium*), а в Паннонский бассейн с востока—*Didacna* и *Prosodacna*.

В среднем и позднем понте площадь Понтийского бассейна сократилась. Связь с Паннонским бассейном прервалась полностью или почти полностью, а черноморская его часть изолировалась от каспийской, с которой она была в раннепонтитское время соединена широким проливом (рис. 18). Остаток этого водоема в каспийской области — Бабаджанское озеро-море продолжает существовать вплоть до начала среднего плиоцена (Андрусов, 1909). В Бабаджанском водоеме жили виды широко распространенных родов, проникших сюда в раннем понте (*Chartoconcha*, *Didacna*, *Pseudocatillus*, *Limnocardium*, *Prosodacna*, *Congerina*, *Dreissena*); в конце понтийского

Рис. 18. Позднепонтитский (по Эберзину, 1947) и Бабаджанский (по А. А. Али-Заде, 1961) бассейны.

времени здесь даже сформировался эндемичный подрод рода *Limnocardium* — *Nargicardium*. Понтийские гастроподы черноморской и каспийской областей изучены гораздо слабее, однако несомненно, что здесь были достаточно многочисленны виды *Theodoxus* и *Turricaspia*.

Дальнейшее эндемическое развитие фауны Понтийского бассейна длится в течение киммерийского и куяльницкого времени (рис. 19), а на-явления развития сохраняются те же, которые намечались в конце понта. Особенно пышно развития в Киммерийском бассейне достигают кардииды (*Limnocardiinae* и *Didacninae*). Из этого семейства сохраняются *see* появившиеся в понте роды, но к ним

добавляется еще ряд возникших уже в киммерийское время: подроды *Ecericardium* и *Moquicardium* рода *Limnocardium*, подрод *Crassadacna* рода *Didacna*, роды *Limnodacna*, *Oxydacna*, *Panticarpaea*, *Oraphocardium*, *Pteradacna*, *Stenadacna* и *Priono-pleura*. Характерная особенность киммерийских кардиид — их крупные размеры, что, по мнению А. Г. Эберзина (1959), говорит об оптимальных для них условиях существования. Колоссального развития в Киммерийском бассейне достигает и род *Dreissena* (Андрусов, 1929). Гастроподы изучены гораздо слабее, однако можно отметить значительное разнообразие неритид, выделяемых часто в особые подроды и роды (Андрусов, 1912; Wenz, 1942; Габуня, 1953). Было здесь и некоторое число пиргу-лид, обычно описываемых под родовыми названиями «*Hydrobia*», «*Pyrgala*,») и «*Prososthenia*» (Wenz, 1942); возможно, что некоторые *Clessiniola-wfs.oQfivie* пиргулиды отнесены и к роду *Bithynia*. Характерно, что это в большинстве своем гладкие пиргулиды, сходные с современными видами подродов *Caspiella* и *Laeucaspia* рода *Turricaspia*, а также килеватые формы типа *Trachycaspia*—*Eurycaspia*. Несомненно их генетическое родство с верхнемиоценовыми пиргулидами. Все же пиргулиды из отложений среднеплиоценовых бассейнов юга европейской части СССР изучены крайне слабо, и несомненно, что их число не уступает числу пиргул в современном Каспии.

В киммерийское время фауна каспийского облика в Паннонском бассейне постепенно вымирает, вероятно, под влиянием неуклонного опреснения. Число видов кардиид быстро убывает, а верх среднего плиоцена представлен «палудиновыми» слоями, в которых резко преобладают ви-

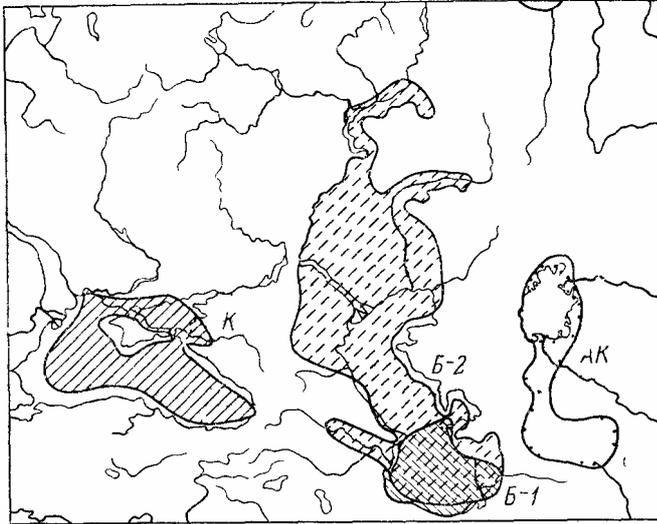


Рис. 19 Куяльницкий (К) (по Эберзину, 1947), Балаханский (Б-1) (наклоненная вправо сплошная штриховка — по Батурину, 1931) и (Б-2) (наклоненная влево прерывистая штриховка — по А. А. Али-Заде, 1961) и гипотетический Арало-Каракумский (ЛЯ) (по А. А. Али-Заде, 1961) бассейны.

випариды и униониды. Таким образом, своеобразная паннонская фауна здесь сменяется европейской

В Куяльницком бассейне шло постепенное обеднение киммерийской фауны, что, возможно, связано с дальнейшим уменьшением площади водоема и его опреснением. Из понтийских и киммерийских кардиид остаются лишь *Limnocardium* (подроды *Euximcardium* и *Ecencardium*), *Arcicardium*, *Chartoconcha*, *Plagiadacna*, *Prosodacna*, *Didacna* (подрод *Pontalmyra*) и *Pseudocatillus*. Также обедняются и другие группы. К концу Куяльницкого времени завершается развитие понтийской фауны в черноморской области, в каспийской оно закончилось раньше, когда остаток Понтийского солонатоводного озера — Бабаджанский бассейн — превратился в бассейн века продуктивной толщи — Балаханское озеро.

Подводя краткие итоги, можно отметить, что в течение позднего миоцена, раннего и среднего плиоцена в гигантских водоемах юго-востока Европы сформировалась эндемичная паннонско-понтийская фауна каспийского типа. В позднем миоцене она была распространена только в Паннонском и, возможно, Эгейском бассейнах, а на рубеже миоцена и плиоцена распространилась в черноморскую и каспийскую области. Вследствие ограниченности связи Паннонского и Понтийского бассейнов зоогеографические различия между их фаунами существовали все время. В дальнейшем в силу большой протяженности последнего и некоторой обособленности его частей возникают зоогеографические различия между каспийской и черноморской частями, а также между западной (гетской) и восточной (колхидской) сторонами черноморской части. Со среднего понтаспийская часть полностью обособляется, и в дальнейшем паннонско-понтийская фауна там вымирает, а в черноморской части, где остается Киммерийский бассейн, и в Паннонском бассейне, изолированных друг от друга, продолжается ее интенсивное развитие. Это развитие завершается в Паннонском бассейне в киммерийское, а в черноморской области —

к концу куяльницкого времени, когда большинство групп, характерных для паннонско-понтийской фауны, вымирает.

В целом паннонско-понтийскую фауна можно назвать фауной каспийского типа, так как в ней преобладают из двустворчатых моллюсков представители солонатоводных кардиид и дрейссенид, а из гастропод — пиргулиды и неритиды. При этом однако следует иметь в виду, что кардииды

представлены в паннонско-понтийской и каспийской фаунах разными родами и подлогами (общего рода *Didacna*), примерно то же следует сказать о неритидах, а дрейссениды и пиргулиды — разными, часто далекими друг от друга видами. Это заставляет считать паннонско-понтийскую фауну скорее аналогичной каспийской, чем родственной ей.

Как уже отмечалось выше, в конце раннего понта южнокаспийский залив полностью обособляется от остальной части бассейна и превращается в замкнутое солоноватоводное озеро (Бабаджанский бассейн). Очень скоро, по-видимому в результате сильного осолонения этого озера, понтийская фауна в нем вымирает.

С началом среднего плиоцена в Южнокаспийской котловине начинается откладываться очень мощная толща осадков, получившая название продуктивной толщи. Не вдаваясь в подробности палеогеографии и режима Балаханского водоема, в котором формировалась эта толща, отметим, что в его фауне эндемичных форм, по-видимому, не было; в нижней части толщи встречаются раковины широко распространенных солоноватоводных и галофильных остракод, в верхней — раковины пресноводных остракод и моллюсков,

На рубеже среднего и верхнего плиоцена этот водоем претерпевает серьезные изменения. Его площадь резко возрастает: если в начале эпохи продуктивной толщи он был ограничен котловиной южного и, возможно, среднего Каспия, то теперь на север он доходит до средней Камы (рис. 20). Меняется и соленость. Сейчас трудно сказать, какие процессы при этом происходили, так как по одним реконструкциям в среднем плиоцене (век продуктивной толщи) водоем на месте Каспия был пресным и на рубеже позднего плиоцена сюда вторглись морские воды, изменив площадь зеркала и уровень, а по другим — среднеплиоценовый водоем был гипер-галинным и его изменения на границе позднего плиоцена связаны с резким возрастанием речного стока. Это изменение размеров Каспийского бассейна получило название акчагыльской трансгрессии, а сам образовавшийся в начале позднего плиоцена водоем — Акчагыльское озеро-море.

В Акчагыльском озере, просуществовавшем всю первую половину позднего плиоцена, развивается богатейшая эндемичная фауна моллюсков, принадлежащих к семействам *Dreissenidae*, *Cardiidae*, *Maclridae*, *Neri-tidae*, *Pyrgulidae*, *Potamididae*, во многом аналогичная паннонско-понтийской и современной каспийской.

Сразу же, однако, следует отметить бросающуюся в глаза особенность акчагыльской фауны: среди ее двусторчатых моллюсков сем. *Cardiidae*, а тем более *Maclridae*, нет форм, родственных паннонско-понтийским. То же следует сказать и о *Potamididae*, которые с миоцена в южных бассейнах Восточной Европы отсутствуют. Некоторое родство акчагыльских и паннонско-понтийских дрейссенид, пиргулид и неритид мало что говорит о связи бассейнов, так как представители этих групп могли независимо вселиться в оба бассейна из пресных вод. Таким образом, акчагыльская фауна не имеет преемственной связи с фаунами бассейнов непосредственно предшествующих эпох и в то же время проявляет значительное сходство с некоторыми группами миоценовой сарматской фауны.

Прежде чем разбирать вопрос о происхождении акчагыльской фауны, и в частности ее «морских», точнее неолимитических, элементов, важно отметить, что все их разнообразие возникло в результате эндемического

Рис. 20. Акчагыльское озеро-море (по А. А. Али-Заде, 1961).

2 развития в самом бассейне и может быть выведено от весьма ограниченного числа предков<sup>1</sup> (Андрусов, 1906; Колесников, 1950; К. А. Ализаде, 1954). Таких предковых форм, вероятно, было 3—4. Это сводит вопрос о происхождении акчагыльской фауны к вопросу — откуда и каким путем проникли в каспийскую область 3—4 солоноватоводных вида.

Разноречивые мнения, которые высказывались в литературе по этому поводу, можно объединить в четыре группы.

1. Гипотеза вселения с севера (Ковалевский, 1933, 1951; Муратов, 1951; Ализаде, 1954). По этой гипотезе предки акчагыльских кардиид, мактрид и потамидид вселились с севера из Ледовитого океана по западному или восточному предуральскому прогибу или же из района Балтийского моря через Белое море и северо-восток Восточноевропейской равнины. По этим путям шла трансгрессия в каспийскую область северных океанических вод, которая и несла с собой морскую фауну.

2. Гипотеза вселения с юга (Архангельский, 1935; Колесников, 1940). По этому взгляду в каспийскую котловину вторглись воды из Персидского залива, что и послужило причиной и осолонения и появления морской фауны.

3. Гипотеза вселения с запада рассматривалась как наименее вероятная всеми авторами, обсуждавшими происхождение акчагыльской фауны. Действительно, если исходные элементы этой фауны вселились в каспийскую область из черноморской, то почему между ними и среднеплиоценовыми фаунами черноморской области нет никакой связи? На основании этого гипотеза вселения с запада категорически отвергалась, и лишь некоторые авторы (Эберзин, 1931, 1936; Гатуев, 1932; Хаин, 1950) допускают эту возможность.

4. Гипотеза «азилей» (Андрусов, 1918; Богачев, 1922; Губкин, 1931; Жуков, 1946; Али-Заде, 1961), по которой представители сарматской или меотической фауны жили где-то в районе Каспия в замкнутых бассейнах (остатках Сарматского или Меотического моря) в течение всего раннего и

\* Лишь А. А. Али-Заде (1961, 1967) придерживается противоположного взгляда. П\* 163

среднего плиоцена и лишь в позднеплиоценовое время попали в Акчагыльский бассейн, дав начало его

фауне. Н. И. Андрусов предполагал найти остатки такого бассейна восточнее или южнее Каспия, И. М. Губкин видит его остатки в бассейне р. Сулак (что убедительно опровергает А. Г. Эберзин (1936)), М. М. Жуков ищет убежище сарматско-меотической фауны в самой каспийской котловине.

Как видим, во всех этих гипотезах акчагыльские кардииды, мактриды и потамидиды рассматриваются как морские элементы или пришедшие прямо из моря или некоторое время до акчагыля жившие во внутренних солоноватых водоемах. Если иметь в виду приуроченность этих форм в акчагыле (а по гипотезе «азилей» и до акчагыля) к солоноватой воде, то их следует рассматривать как представителей лагунного комплекса.

К каким районам может быть приурочен лагунный комплекс, включающий мактрид, кардиид и потамидид? Если мы рассмотрим современное распространение лагунных представителей этих семейств, то увидим, что они приурочены исключительно к берегам морей, включаемых в надоб-ласть тропических и субтропических вод. Палеонтологические данные также не говорят о том, что в прошедшие эпохи этот комплекс был связан с берегами морей иного зоогеографического характера, и все его нахождения за пределами современной тропическо-субтропической зоны свидетельствуют скорее о некоторых изменениях в положении границ этой зоны. При любых изменениях границ в течение кайнозоя моря арктического бассейна никогда не принадлежали к тропическо-субтропической над-области (зоне). Следовательно «морской» элемент акчагыльской фауны никак нельзя вывести из каких-либо форм, обитавших в арктическом бассейне. Конкретные малакологические построения С. А. Ковалевского в вопросе о предках акчагыльской фауны вызывают еще большие сомнения. В частности, весьма трудно принять, что *Pirenella caspia* (Andr.) (syn. *Potamides caspius*) из сем. *Potamididae* возник от *Cerithiopsis costulata* Moll. (сем. *Cerithiopsidae*), особенно если иметь в виду, что представители сем. *Potamididae*, в том числе и рода *Pirenella*, известны и из более древних отложений. Столь же проблематичны и родственные связи *Cerastoderma konschini* (Andr.) с *C. edule* (L.) — акчагыльский вид явно ближе к южноевропейским *C. lamarki* (Reeve), *C. umbonatum* (Wood) и *C. rectidens* (Coen.). Далеки друг от друга также *Aktschagylia subcaspia* (Andr.) *sMactra ellip-tica* Brown (т. е. *Spisula solida* (L.)). Таким образом, гипотеза вселения с севера приходит в неразрешимое противоречие с закономерностями географического распространения моллюсков, и как бы ни была сильна ее геологическая сторона, гипотеза в целом принята быть не может.

Изложенные рассуждения о зоогеографическом характере акчагыль-ского «морского» комплекса не противоречат трем остальным гипотезам, которые выводят этот комплекс в конечном счете из фауны Средиземноморья или Индовестпафики, где всегда господствовала тропическо-субтропическая фауна.

Главные возражения, которые встречает гипотеза вселения с юга, — чисто геологические. Это прежде всего отсутствие связи между плиоценовыми отложениями южного берега Каспия и синхронными им толщами остальной части Ирана, свидетельствующее о существовании в плиоценовое время хребта Эльбурс (быть может, меньшей, чем ныне, высоты), ограничивающего с юга каспийскую котловину. Подробно эти возражения разбираются К. А. Ализаде (1954).

Гипотеза «азилей» (убежищ), которая долгое время господствовала в вопросе о происхождении акчагыльской фауны, столкнулась с главной трудностью — отсутствием каких-либо достоверных следов «азилей». Не останавливаясь подробно на критике этой гипотезы (Эберзин, 1931;

164

Давиташвили, 1933), отметим лишь немногие важные, на наш взгляд, биологические возражения.

Водоем, в котором в течение всего раннего и среднего плиоцена могла сохраняться миоценовая солоноватоводная фауна, неизбежно должен был быть достаточно велик (много крупнее современного Арала); в более мелких водоемах соленость воды в течение столь длительного промежутка времени (несколько миллионов лет) не могла оставаться относительно постоянной. Однако если «азилем» был крупный замкнутый водоем, то в нем обязательно должны были бы идти процессы эндемической эволюции фауны и в конечном счете обитатели «азилия», переселившиеся в Акчагыльское озеро-море, отличались бы от своих миоценовых предков не меньше, чем современные каспийские моллюски от апшеронских. Напомним, однако, что одна из задач гипотезы «азилей» — объяснить наблюдающуюся значительное сходство акчагыльских моллюсков с миоценовыми (сармаюкими).

Предположение о существовании убежища в самой каспийской котловине нам представляется наименее вероятным. Если в поздней половине века продуктивной толщи мелководья были совершенно пресными, а на глубине сохранялась солоноватая вода (что в принципе возможно), то в таком бассейне создались бы заморные условия вследствие отсутствия вертикальной циркуляции воды и дно котловины стало бы мертвой сероводородной зоной, где никакая фауна выжить бы не смогла. С другой стороны, если водоем века продуктивной толщи был солоноватым, то крайняя бедность фауны в прибрежных районах (т. е. в участках, исследованных геологами) могла быть только в том случае, если соленость его воды превышала 50—70‰, а в глубинах такого водоема вряд ли могла бы выжить миоценовая солоноватоводная фауна.

В последнее время был предложен еще один обстоятельно разработанный вариант гипотезы «азилей» (А. А. Али-Заде, 1961). По мнению этого автора, в позднесарматское время в Туркмении обособился замкнутый водоем, содержащий сильно обедненную сарматскую фауну. Располагался он на территории, занятой ныне Аралом, Сарыкамышской впадиной и пустыней Каракум (рис. 19). Вследствие неразвитости гидрографической сети соленость воды этого водоема не уменьшилась, что позволило сохраниться здесь морским формам в течение конца миоцена, всего раннего и среднего плиоцена. Балаханское озеро века продуктивной толщи было пресным и не оставалось неизменным, ограниченным южной котловиной Каспия, но к концу века сильно расширилось, захватив область

северного При-каспия, долины средней Волги и нижней Камы и Белой. Возникшее в начале акчагыльского времени соединение между Балаханским и Арало-Каракумским бассейнами привело к осолонению воды в первом. Однако вселиться в осолонившийся бассейн смогли только наиболее эвригалинные виды, да и те дали угнетенные формы. Такова фауна раннего акчагыла. После некоторого перерыва соединение возникло вновь, когда вселились формы более разнообразные, которые встретили на новом месте уже подходящую для жизни солоноватую воду. Такова фауна акчагыла в период расцвета.

При всех этих построениях остается пока абсолютно неизвестной фауна этого Арало-Каракумского бассейна. А. А. Али-Заде не указывает ни одного местонахождения этой фауны и не приводит ни одной найденной там формы. Это общая беда всех вариантов гипотезы «азилей». В обсуждаемом варианте есть и другая трудность. Поскольку осолонение Балаханского озера произошло всецело за счет Арало-Каракумского бассейна, нетрудно подсчитать, каково должно быть соотношение объемов этих бассейнов при условии полного смешения их вод. Если предположить, что соленость Арало-Каракумского бассейна была даже 40‰ (при более высокой соле-

165

ности фауна вряд ли сохранилась бы), то для создания акчагыльской воды в 16‰ соотношение объемов Балаханского и Арало-Каракумского бассейнов должно было быть 3:2; для солености в 10‰ — 3 : 1 и, наконец, для минимальной солености в 5‰ — 7:1. Если учесть, что перемешивание не могло быть полным, что на запад поступала только часть арало-каракумской воды, то окажется, что для того чтобы в осолонившемся бассейне могли выжить реликты сарматского моря, размеры Арало-Каракумского озера-моря должны были быть много больше, чем предполагает А. А. Али-Заде. При этом, исходя из реконструкций этого автора, более вероятно было бы принять исходную соленость за 40‰, а соленость вод нижнего акчагыла за 5‰, лишь тогда соотношение объемов получается в какой-то степени правдоподобным. Но тогда трудно биологически объяснить быстрый переход форм от жизни при столь высокой солености к жизни на 5‰ (в пределе. Если же снизить первую из этих величин и повысить вторую, то соотношение объемов опять изменится в сторону неблагоприятную для гипотезы.

Таким образом, в отношении вопроса о происхождении солености акчагыльского водоема и его фауны гипотеза А. А. Али-Заде оказывается не более сильной, чем все другие гипотезы «азилей».

Обсуждая гипотезу вселения с запада, мы считаем важным в первую очередь отделить вопрос о происхождении солености от вопроса о предках акчагыльской фауны. Предшествовавший Акчагыльскому озеру-мореу Балаханский водоем, вполне вероятно, был не пресным, а гипергалинным (Квасов, 1966). Тогда остатки пресноводной фауны, изредка находимые в горизонтах продуктивной толщи, — это всего лишь остатки обитателей рек, впадавших в водоем, а солоноватая вода Акчагыльского озера-моря — результат смешения пресной воды возросшего речного стока с соленой водой Балаханского водоема (Квасов и др., 1969). В пользу такого взгляда свидетельствует то, что в Балаханском водоеме, несмотря на значительную продолжительность его существования (несколько миллионов лет) и большие размеры, не сформировалась эндемичная фауна, что свидетельствует о крайне неблагоприятных условиях жизни в нем. Изучая историю фауны современных крупных озер, можно видеть, что 1 млн лет оказывается достаточным для возникновения в озере заметного числа эндемичных видов. В пользу того, что Балаханский водоем был гипергалинным, говорят и списки остракод, обитавших в нем, точнее, вблизи устьев впадавших в него рек (К. А. Ализаде, 1954; А. А. Али-Заде, 1961).

Как говорилось выше, основное возражение против гипотезы вселения с запада заключается в несомненном отсутствии связи между акчагыльской фауной и среднеплиоценовыми фаунами черноморской области. Этого очевидный с первого взгляда довод при детальном рассмотрении оказывается мало убедительным. В самом деле, почему должна быть преемственная связь между эндемичной фауной замкнутого бассейна и лагунным комплексом. Никого, в частности, не удивляет отсутствие такой связи между эндемичной фауной Древнеэвксинского бассейна и средиземноморской морской фауной эпохи карангатской трансгрессии.

Таким образом, в принципе можно допустить, что лагунные формы проникли первоначально из Средиземноморского бассейна в Черноморский, где не получили большого распространения или ввиду наличия здесь эндемичной фауны, или в силу неблагоприятных условий, а далее по руслу стока переселились в Акчагыльское озеро-море. Однако, на наш взгляд, гораздо вероятнее другой путь вселения с запада — минуя черноморскую котловину. Лагунные формы в течение некоторого времени могли жить в солоноватоводных озерах, причем кратковременность (в геологическом смысле) существования таких озер могла компенсироваться их числом. Районом, через озера которого шло вселение, могла быть территория, расположенная к северо-востоку от восточного конца Средиземного моря, тем более что озера там были и к тому же в связи с аридизацией климата (Синицын, 1962) могли осолоняться. Гипотеза происхождения акчагыльских неолимнических моллюсков от лагунных форм плиоцена Средиземноморского бассейна хорошо согласуется с давно отмеченным фактом сходства акчагыльских «морских» форм с сарматскими (Андрусов, 1902).<sup>1</sup> Фауна Сарматского моря в связи с пониженной его соленостью была составлена эвригалинными и лагунными формами Средиземноморского бассейна или их производными. Естественно, что лагунные средиземноморские формы, вселившиеся в акчагыльский бассейн, сохранили сходство с лагунными средиземноморскими формами сармата и меотиса.

Таким образом, гипотеза вселения с запада может быть хорошо увязана с малакогеографическими построениями. Гораздо сложнее с геологическим аспектом этой гипотезы. Не будучи специалистом в этой области, я не могу привести здесь тщательный разбор геологической стороны вопроса. Можно о

метить лишь, что за пределами каспийской области акчагыльские слои с *Aktschagylia subcaspia* (Andr.), *A. ossoskovi* (Andr.), *A. karabugasica* (Andr.), *Cerastoderma dombra* (Andr.), *C. kon/uscheuskii* (Alz.), *Pirenella caspia* (Andr.) и *P. kolesmkovi* (Alz.) встречаются на Таманском полуострове и на востоке Крыма. Во всех случаях фауна очень бедна и составлена формами, близкими к исходным для всех акчагыльских видов. Эти таманские слои обычно рассматриваются как среднеакчагыльские. Возможно, что отсутствие остатков раннеакчагыльской фауны в Черноморском бассейне как раз и свидетельствует в пользу вселения предковых форм через озера Передней Азии.

Малое распростиранение акчагыльских отложений по берегам Азово-Черноморского бассейна можно связывать или с тем, что акчагыльская фауна проникла только в район Азовского моря в связи с его большей соленостью (Квасов и др., 1969), или с размывом акчагыльских отложений на берегах, о чем пишет К. А. Ализаде (1954), обсуждая разрезы этой эпохи на Таманском полуострове.

Гипотеза вселения с запада не исключая полностью гипотез «азилей», (ак как если несколько расширить последнюю, то в сферу ее приложения войдут почти все мезолимитические формы, вселившиеся в акчагыльский бассейн из пресных вод (*Dreissena*, *Pyrgula*, *Theodoxus*).

Таким образом, из четырех гипотез происхождения акчагыльской фауны более вероятными нам представляются гипотеза вселения с запада и гипотеза «азилей», или, иными словами, акчагыльская фауна сформировалась за счет мезо-, а, возможно, и неолимитических форм континентальных водоемов каспийской области, а также за счет неолимитических форм средиземноморского лагунарного комплекса.

Развитие фауны в Акчагыльском озере-море дает типичную картину эндемического развигия фауны в замкнутом бассейне. В начале века, т. е. в нижней части толщи, преобладают несколько *Aktschagylia*, вероятно близких к исходным (*A. subcaspia* (Andr.), *A. ossoskovi* (Andr.)), *Cerastoderma* группы *dombra*, *Pirenella caspia* (Andr.), *Turncaspia (Sumbana) vexatilis* (Andr.) Выше развивается богатейшая фауна из многочисленных *Aktschagylia*, *Avirnaetia*, *Avicardnim* (в том числе и форм, совершенно утративших кардиидный облик), *Pirenella* и особенно обильных, по боль-

<sup>1</sup> Сходство это столь велико, что даже такой опытный малаколог, как Бенц (Wenz, 1942), определяет один из видов потамидид из нижнего мейотиса Румынии как *Pirenella caspia* (Andr.). Однако если окажется справедливой гипотеза вселения с запада, то, быть может, Венц и прав — ведь известно немало случаев длительного существования одного вида в разных условиях; примером тому — *Dreissena rostriformis* (Desh.), известная с понта и доныне в пресноводных отложениях в горизонтах с солоновато-водной фауной каспийского типа, а ныне — в Каспии вплоть до глубин в 200 м.

шей части не описанных до сих пор, пиргулид. В числе последних следует отметить килеватые формы, сходные с апшеронскими *Celekenia*, развивающиеся из видов *Sumbaria* с тенденцией к проявлению периферического угла, как например *Turricaspia (S.) naphthalanica* (Alz.) и особую группу туррикаспий, у которых нижний край устья постепенно вытягивается наподобие сифона *Stenoglossa*, достигая у крайних в этом ряду видов трети высоты раковины (подрод *Alizadella* рода *Turricaspia*).

К середине акчагыльского времени, возможно, возникают также фаунистические различия между разными частями бассейна. К. А. Ализаде (1954) делит бассейн на 7 провинций (Закавказье, Центральная ванна, Северный Кавказ, Тамань-Керчь, Поволжье—Предуралье, Закаспий, Иранское побережье) и приводит данные о распределении видов по этим провинциям. Эти данные, однако, говорят скорее не о зоогеографических различиях, а о разнице в степени изученности фауны. Наибольшее число видов известно из Закавказья, несколько меньше встречено в Закаспий, причем все это те же виды, что и в Закавказье, за исключением одного-двух. Почти столько же видов известны и с северокавказского побережья Каспия, причем лишь два вида известны только из этого района. Незначительное количество видов приводится для Центральной ванны, Поволжья и Иранского побережья — все это виды, известные из трех более полно изученных районов. Все же и горизонтальное и вертикальное зоогеографическое расчленение в Акчагыльском бассейне несомненно существовало. Если предполагать здесь аналогию с современным Каспием, то можно думать, что по фауне выделялась южная часть бассейна (примерно южнее 37° северной широты) и северная часть (севернее 47° северной широты);

средняя часть, возможно, тоже была неоднородна и делилась на две (примерно по 37-й или 40-й, параллелям). Каждая из этих частей делилась и по вертикали. Поскольку в основе вертикальной обособленности фауны лежат, как мы видели выше, гидрологические различия между разными вертикальными зонами озера, можно думать, что существовали границы по изобатам 25, 100 и 500 м. Все это, однако, только предположения, и имеющихся данных о малакофауне пока крайне мало для того, чтобы обсуждать зоогеографическую неоднородность акчагыльской фауны.

К концу акчагыльского века фауна бассейна постепенно начинает обедняться, появляются малорослые формы, что, по мнению большинства авторов, есть следствие опреснения.

Развитие акчагыльской фауны прерывается значительным изменением солености и конфигурации бассейна (рис. 21). Появляется ряд новых групп — измененных потомков акчагыльских форм. Наступает апшеронский век.

Обычно считается, что апшеронская фауна составлена частично потомками акчагыльских видов, а частично — мигрировавшими из Черноморского бассейна потомками среднеплиоценовых видов. В последнее время однако А. Г. Эберзин (1965, 1967), анализируя кардиид, пришел к выводу об акчагыльском генезисе всех апшеронских представителей этого семейства, сходство же со среднеплиоценовыми формами (*Plagiodacnopsis* и *Catilloides* с *P. pseudocatillus* и *Didacnoides* с *Didacnomya*) признается им чисто конвергентным.

Всего в Апшеронском озере-море насчитывается восемь родов, содержащих эндемичные виды моллюсков (по Андрусову, 1923; Колесникову, 1950 и Эберзину, 1965, с некоторыми изменениями):

*Dreissena*, *Hypanis*, *Caspicardium*, *Hyrcania*, *Apscheronia* (с подродом *Parapscheronia*), *Turricaspia* (подроды *Caspiella*, *Celekenia*, *Clessiniola*, *Turricaspia* s. str., *Laeuica-spia*), *Theodoxus*, *Lymnaea*. Из этих родов четыре: *Dreissena*, *Hypanis*, *Turricaspia*, *Theodoxus*, — дают эндемиков и в современной каспийской фауне (при этом часть видов, известных из апшеронских отложений, существует и ныне). Более того, из пяти известных из Апшеронского бассейна подродов рода *Turricaspia* четыре существуют и ныне, а пятый — *Celekenia*, возможно, был представлен вплоть до позднечетвертичного времени, о чем свидетельствует находка пустой раковины *T. (Celekenia) aenigma* Logv. et Star. в современных донных осадках в районе Килязи (Азербайджанская ССР) на глубине 100 м (апшеронские челекении, по данным В. П. Колесникова, были мелководными формами). Имея в виду, что роды и внутри-родовые единицы, охватывающие большинство эндемиков современного Каспия, составляли основной костяк апшеронской фауны, можно считать последнюю одним из самых древних (и поэтому наиболее отличающихся от современного) вариантов современной каспийской фауны.

Таким образом, на смену панноско-понтийской фауне в верхнем плиоцене приходит другая — акчагыльская. Как и Рис. 21. Среднеапшеронское озеро-море первая, она также — фауна каспийского типа, однако и она по систематическому составу весьма далека от современной каспийской. Лишь дальнейшее преобразование ее в апшеронскую фауну приводит к появлению современных каспийских родов.

Синхронные апшеронским отложениям Прикаспия гурийские отложения Черноморского бассейна содержат весьма бедную фауну также современного каспийского типа, но заметно отличающуюся от апшеронской (Ли-венталь, 1931; Эберзин, 1949). Из мезо- и неолимнических двустворчатых моллюсков в гурийских отложениях есть виды *Didacna*, *Hypanis* (или *Pseudocatillus*?), *Dreissena* и *Corbicula* (последний род явно заходит из пресных вод).

Можно думать, что современная каспийская фауна первоначально формировалась как две различные фауны — одна в Каспийском бассейне путем изменения акчагыльской, другая в Черноморском на основе остатков среднеплиоценовой фауны. Поскольку в начале апшеронского века связи между Черноморским и Каспийским бассейнами не было, развитие фаун этих бассейнов шло независимо. С установлением связи в середине апшерона мог возникнуть и обмен, но все же эта связь бассейнов была крайне ограниченной и нерегулярной, и обе фауны развивались относительно независимо. Лишь послеапшеронские связи и миграции в значительной мере обусловили единство фаун обоих бассейнов.

Рассматривая историю апшеронской фауны, обычно выделяют три этапа (Колесников, 1950). Поскольку эти этапы связаны с важными фаунистическими различиями, кратко опишем их. В раннеапшеронское время

169

фауна была довольно бедна и представлена частью измененными потомками акчагыльских форм (*Hyrcania*, *Apscheronia*, *Dreissena carinatocurvata* (Sinz.)), частью формами, проникшими в Апшеронское озеро-море из пресных вод (*D. rostriformis distincta* (Andr.), *Theodoxus pallasi* Ldh., *Streptoce-rella*, *Lymnaea*). В среднем апшероне (рис. 21) появляется еще ряд эндемичных родов и подродов, в частности группы, объединяемые нами в *роц/Лура-нис* (*Adacna*, *Hypanis*, *Monodacna*, *Plagiodacnopsis*, *Catilloides*). В это время фауна бассейна достигает полного расцвета. В результате эндемического развития число видов всех родов резко возрастает. На третьем этапе, к концу апшеронского века, фауна заметно обедняется.

Подробная характеристика апшеронской фауны изложена в монографии В. П. Колесникова (1950). Как и в отношении акчагыла, здесь можно предполагать дифференциацию фауны по районам моря и вертикальным зонам, однако палеонтологические материалы недостаточны пока для обсуждения этого вопроса.

Начало четвертичного периода ознаменовано новым соединением Черноморского и Каспийского бассейнов и связанной с ним новой серией миграций. Возникшие в результате этого чаудинская (в Черноморском бассейне) и бакинская (в Каспийском) фауны гораздо ближе друг к другу, чем фауны им предшествовавшие. Отличаются от современной каспийской фауны они уже много меньше, чем апшеронская.

Строго говоря между чаудинской и бакинской фаунами есть некоторые различия, обусловленные наличием видов, свойственных только одной из этих фаун: *Hypanis cazecae* (Andr.), *Didacna pleistopleura* (David.), *D. plesiochora* (David.), *D. olla* Liv., *D. tschoudae* (Andr.) известны только из чаудинских отложений, а *D. rudis* NaL, *D. catillus* (Eichw.) — только из бакинских. Кроме того, в Черноморском бассейне (Таманский полуостров) встречены слои, лишенные характерных чаудинских видов, но содержащие бакинские виды. Эти слои обычно рассматриваются как бакинские. И те, и другие могли отлагаться одновременно, но при разных гидрологических условиях, чем и объясняются различия в фауне. С другой стороны, наличие в чаудинских слоях *D. tschoudae* (Andr.) — единственного четвертичного представителя подрода *Pontalmyra*, широко распространенного в верхнем плиоцене Черноморского бассейна, может говорить в пользу большей древности этих слоев по сравнению с бакинскими. Этот же факт можно объяснить и иначе — исходя из того, что развитие рода *Didacna* шло в Черноморском бассейне, а в Каспийский попали лишь отдельные представители. Во всяком случае ныне бакинские и чаудинские слои обычно считаются синхронными (Федоров и Гептнер, 1959; Невеская, 1963).

Как и для большинства отложений замкнутых бассейнов юга европейской части СССР, для чаудинских и бакинских отложений довольно хорошо известен состав фауны двустворчатых моллюсков (Андрусов, 1910; Наливкин, 1914; Невеская, 1963), а гастроподы изучены крайне слабо.

Четвертичное время ознаменовалось резкими изменениями в подро-вом составе дидакн. На смену исчезнувшим почти полностью плиоценовым *Pontalmyra* пришли два новых подрода — *Didacna* s. str. и *Protodidacna*. Первый и в чаудинских и бакинских отложениях представлен прежде всего многочисленными формами *D. baeri* Grimm (syn. *D. crassa* Eichw.), а также встречающимися только в чаудинских отложениях *D. olla* Liv. Возможно, сюда же относятся чаудинские *D. pleistopleura* (David.) и *D. plesiochroa* (David.), хотя эти две формы довольно заметно обособлены от остальных представителей подрода. Виды *Protodidacna* приурочены по преимуществу к Каспийскому бассейну — это *D. rudis* NaL, встречающаяся в бакинских слоях обоих бассейнов, и каспийские бакинские *D. cattillus* (Eichw.), *D. vulgaris* Andr., *D. carditoides* Andr. Род *Huypanis* представлен в чаудинских слоях лишь двумя видами подрода *Monodacna*:

*H. cazecae* Andr. и *H. subcolorata* Andr., тогда как в бакинских слоях обоих бассейнов уже есть современные *H. plicata* (Eichw.) (подрод *Huypanis* s. str. и *H. laeviuscula* (Eichw.) (подрод *Adacnd*). Дрейссенны и в бакинских, и в чаудинских слоях были представлены современными видами.

Относительно гастропод можно сказать пока очень мало. В бакинских слоях Каспийского бассейна (по материалам Д. В. Наливкина, хранящимся во ВСЕГЕИ) имеются *Turricaspia curta* (Nal.), *T. caspia* (Eichw.), *T. me-neghiniana* (Iss.), *T. andrussovi* (Dyb. et Gr.), *Theodoxus pallasi* Ldh., а по данным В. П. Колесникова (1947), — кроме того, *Theodoxus schultzi* (Grimin), *Abeskunusbrusiniianus* (Cl. et W. Dyb.), *A. sphaerion* (Mouss.), *Tur' ricaspla variabilis* (Eichw.), *T. triton* (Eichw.), *T. conus* (Eichw.), *T. cincta* (Abich.), *T. dimidiata* (Eichw.). Очевидно, и в Черноморском бассейне фауна гастропод была сходной и состояла частично из тех же видов (возможно, особых подвидов), частично из эндемичных для бассейна видов.

В последующее древнеэвксинско-раннехазарское время (рис. 22) фауна Черноморского и Каспийского бассейнов становится еще более сходной. Это, возможно, было обусловлено усилившимся фаунистическим обменом в верхнебакинское время и вымиранием чаудинских форм. В Каспии в это время уже имеются представители всех современных видов *Didacna*, а вероятно, и *Huypanis*, в Черноморском бассейне — *D. Ba-cri pontocaspia* (PavL), *D. longipes borysphenica* Nevess., *Huypanis p.plicata* (Eichw.), *H. caspia tamanica* (Nevess.) и *H. subcolorata* (Andr.), так что фауна Черноморского бассейна по сравнению с каспийской представляется несколько обедненной. Зато в Черноморском бассейне имеется один вид *Cerastoderma*, по-видимому *C. lamarcki* (Rve). Возможно, в Каспии были в это время и несколько вымерших видов дидакн (Федоров, 1953; Невес-ская, 1958), но систематика четвертичных каспийских дидакн требует коренного пересмотра.

В конце раннехазарского времени начинают проявляться резкие различия в судьбе черноморской и каспийской фаун. В Каспии развитие эндемичной фауны продолжается, тогда как в Черноморском бассейне (узунларский горизонт), видимо, в связи с возникшим соединением с морем появляются эвригалитные морские виды *Mytilaster lineatus* (Gm.), *Abra ovata* (Phil.), *Chamelea gallina* (L.).

Эти изменения явились как бы прологом к решительным перестройкам в фауне Черного моря. В позднехазарское (карангатское) время бассейн соединился с открытым морем широким проливом и соленые средиземноморские воды хлынули в Черное море, неся с собой морскую фауну. Каспийская фауна древнеэвксинско-узунларского озера-моря полностью вымерла, лишь немногие ее представители, вероятно, сохранились кое-где по устьям больших рек. Полностью, по-видимому, исчезли не способные выносить значительное опреснение виды *Didacna*.

В конце карангатского (позднехазарского) времени связь Черного моря со Средиземным вновь прекращается и оно начинает опресняться. Результатом этого было постепенное отмирание морских форм, сначала стеногалитных (соленость Карангатского моря была, вероятно, около 30‰/oo);<sup>a</sup> затем и эвригалитных. Вновь начинает развиваться вышедшая из приустьевых районов каспийская фауна. Этот этап развития Черного моря выражен новозэвксинскими слоями, соответствующими по времени хвальскому ярусу Каспия. Возможно также, что на короткое время вновь возникает черноморско-каспийское соединение, по которому идет слабый фаунистический обмен (Мордухай-Болтовской, 19606).

Фауна двустворчатых моллюсков Новозэвксинского озера-моря была крайне бедна. Кроме дрейссен, здесь отмечены *Huypanis angusticostata* (Borcea), *H. vitrea euxinica* Nev., *H. plicata* (Eichw.) (Невесская, 1963), вероятно, были здесь также *H. colorata* (Eichw.), *H. pontica* (Eichw.), *H. laeviuscula* (Eichw.). О фауне гастропод Новозэвксинского моря можно судить по субфоссильным раковинам, находимым на фазеолиновом иле (Андрусов, 1890, 1893; Милашевич, 1909, 1912; Grossu, 1956; Голиков и Старобогатов, 1966), тут имеются *Turricaspia variabilis* (Eichw.), *T. tri-ton* (Eichw.), *T. caspia lincta* (Mil.), *T. ostroumovi* (Gol. et Star.), *T. kolpsni-koviana* (Logv. et Star.), *T. crimeana* (Gol. et Star.), *T. iljinae* (Gol. et Star.), *T. neveskiae* (Gol. et Star.), *T. borceana* (Gol. et Star.), *T. ismailensis* (Gol. et Star.), *T. elegantula* (Cless et W. Dyb.) — быть может особый подвид, *T. grossui* (Gol. et Star.), *Caspia baeri valkanovi* (Gol. et Star.), *C. gmelini alu-schtensis* (Gol. et Star.), *C. knipowitchi* Mak., *C. makarovi* Gol. et Star., *Theodoxus pilidei lamelliferus* (Mil.), *Th. pallasi* Lindh., *Th. milachevitchi* Gol. et Star.

Как видно из этого списка, часть фауны гастропод — подвиды каспийских видов, другая часть — эндемичные виды, вероятно сохранившиеся с древнеэвксинского, а возможно, и с более раннего времени (*Th. pilidei* известен из нижнелевантийских слоев Румынии). Наконец, часть форм идентична каспийским. Вряд ли во всех случаях тождество каспийских и черноморских форм может быть свидетельством обмена между каспийской и черноморской фаунами в новозэвксинское время, однако в некоторых случаях имеются, по-видимому, довольно убедительные свидетельства такого обмена. Так, *Th. pallasi* ныне встречается только в бассейне Азовского моря, западнее его замещает *Th. euxinus* Cless. В Каспии и При-, аралье этот вид распространен очень широко.

Интересно проанализировать вертикальное и горизонтальное распространение в Каспии видов, общих для Каспия и Новозэвксинского озера-моря (табл. 6). Из табл. 6 видно, что полностью идентичны,

как правило, мелководные формы и все они сохранились ныне в лиманах, тогда как подавляющее большинство форм, приуроченных в Каспии к средним и большим глубинам, были представлены особыми подвидами и вымерли.

Таблица 6

Распространение в Каспии видов общих для Новозвксинского и Каспийского бассейнов

Вид	Горизонтальное	Вертикальное (в м)	Примечание
<i>Caspiohydrobia conuexa</i> *	С, Ср, Ю Ю	0—35 0—10	В Каспии <i>T. c. caspia</i> . В Черном море, возможно, особый подвид. То же. В Каспии <i>C. b. baerii</i> . В Каспии <i>C. g. gmelinii</i> . В Каспии, возможно, особый подвид. Ю — южная часть Каспия Звез-йне и ныне.
<i>Turricaspia vanabilis</i> * . <i>T. triton</i> *	С, Ср, Ю То я:е Ср, Ю Ю Ю Ср, Ю	0—35 0—25 0—25 30— 150 25—120	
	То же	10—60 30— 80 30—Ы	
	» »	50—75	
	ая часть, Ср - Азово-Черном	— средняя, I орском бассе	
<i>Caspia baerii valkanovi</i> . . . <i>C. gmelinii alushtensis</i> * . .			
Примечание С — северн дочкой отмечены виды, живущие в			

Бедность новозвксинской фауны свидетельствует, на наш взгляд, о том, ч'ю она только что восстановилась после морской трансгрессии, но еще не успела развиться. Это развитие было остановлено новым вторжением морских вод. Осолонение при этом шло постепенно, так что в нижних слоях (каламитских) еще встречаются раковины' каспийских видов. Возможно, именно к этому времени относятся и перечисленные выше субфос-силльные раковины, поскольку они попадают в гидробиологических сборах и, следовательно, прикрыты сравнительно тонким слоем осадков. Вторжение морских вод и средиземноморской фауны вновь оттеснило каспийцев в лиманы и устья рек; в первое время часть видов также, возможно, была оттеснена на глубины, где, по-видимому, одновременно с притоком морских вод стал создаваться неблагоприятный кислородный режим.

В Каспии в течение четвертичного времени продолжалось эндемическое развитие фауны (Колесников, 1951). Палеонтологические материалы пока мало что дают для характеристики этого процесса. Известно лишь время появления отдельных форм (точнее, групп форм) в четвертичных отложениях Каспия (Колесников, 1947). Так, сильно измененные *Turricaspia* {*T. elegantula* (Cless. et W. Düb.), *T. concinna* Logv. et Star.) появляются в хазарском веке, виды *Caspiohydrobia* — в хвалынском, наконец, свойственные только Каспийскому бассейну и не имеющие ближайших родственников за его пределами *Turricaspia trivialis* Logv. et Star., *T. nossovi* (KoL), *T. grimmi* (Eichw.) и виды подрода *Eurycaspia* — в новокаспийское время. Изучение современного распространения видов и подвидов позволяет, однако, высказать некоторые предположения о механизме эндемического развития. Дифференциация форм по вертикали, вероятно, шла все время, о чем свидетельствует как наличие ряда разграниченных по вертикали подвидов у эврибатных видов (*Dreissena rostri-formis*, *Didacna protractid*), так и наличие близких видов, сменяющих ДРУ<sup>11</sup> Друга с глубиной. Дифференциация по районам Каспия — явление более позднее, неоднократно нарушавшееся подъемом или падением уровня бассейна. Так, в хвалынское время *Didacna trigonoides praetrigonoides* встречалась в северном Прикаспии, а ныне ее ареал ограничен южным Каспием, тогда как на севере обитает *D. trigonoides trigonoides* (Pall.). Вероятно, аналогичной причиной можно объяснить и сходство некоторых северокаспийских форм с южнокаспийскими (например, *Abeskunus exiguus* (Eichw.) и *A. sphaerion* (Mouss)). Другое обстоятельство, обращающее на себя внимание — обособленность фауны мелководной зоны (0—25 м) и однообразие ее на протяжении всего среднего и южного Каспия. Это можно связывать с заметными изменениями мелководий (опреснение, регрессия), во время которых часть фауны сохранялась в более глубоких участках бассейна, а другая уходила в устья рек, откуда с повышением уровня вновь заселяла опустевшую мелководную зону.

Подводя итог сказанному, можно заключить, что каспийская фауна современного типа сформировалась в результате слияния апшеронской и позднеплиоценовой черноморской фауны. Каждая из названных фаун может считаться наиболее древним вариантом каспийской. Первая из них явилась результатом переработки акчагыльской фауны в Каспийском бассейне, а вторая сформировалась за счет отдельных остатков паннонско-понтийской фауны и вселенцев из пресных вод (преимущественно мезолим-нических). В начале четвертичного периода эволюция фауны шла интенсивно в обоих бассейнах, однако в дальнейшем в Черноморском бассейне она была прервана вторжением морских вод, тогда как в Каспийском она привела к появлению значительного числа эндемич-ных видов.

### Районирование

Вопрос о делении области на провинции достаточно сложен. С одной стороны, область естественно распадается на четыре части: северный Каспий, средний Каспий, южный Каспий и лиманы Понто-Азова. Для каждой из этих частей характерны эндемичные виды, отсутствие некоторых из эндемичных

родов и подродов и особенности структуры фауны, в частности относительная роль понто-каспийских, палеарктических и средиземноморско-лузитанских видов. Кроме того, более глубоководные участки области (средний и южный Каспий) распадаются по вертикали на пять зон или поясов: верхнесублиторальную — от 0 до 25—30 м, среднесублиторальную — от 25—30 до 45—55 м, нижнесублиторальную — от 45—55 до 70—80 м, профундальную — от 70—80 до 500 м и псевдоабиссальную — от 500 м до максимальных глубин (Логвиненко и Старобогатов, 1962<sup>1</sup>). Каждой из этих зон также свойственны эндемичные виды или даже целые подроды, а кроме того, каждую из таких зон можно характеризовать определенными особенностями структуры фауны (рис. 13). Все это заставляет считать фауны каждой части моря и каждой из зон исторически сформировавшимися в данной части или поясе.

Для того чтобы проследить соотношение между фаунами моллюсков разных частей Каспия и разных его вертикальных зон (обособленность фауны понто-азовских лиманов и отсутствие в ней вертикального био-географического расчленения сомнений не вызывает), воспользуемся методом Престона. Нужно отметить, что поскольку в поясе глубин свыше 500 м моллюски практически отсутствуют, фауна этой зоны при расчетах не учитывается. Результаты расчетов приведены в табл. 7. Из приведенных в табл. 7 данных видно, что фауны верхнесублиторальной зоны среднего и южного Каспия в биогеографическом смысле тождественны, а все остальные сравниваемые фауны в этом отношении различаются. Заметно сходны пары фаун одной и той же вертикальной зоны среднего

<sup>1</sup> Названия зон в работе 1962 г. иные: от 0 до 25—30 м — мелководная; от 25—30 до 45—55 м — подзона *Dreissena rostriformis distincta* средней зоны; от 45—55 до 70—80 м — подзона *D. rostriformis gnmni* средней зоны и от 70—80 до 500 м — глубинная зона.

Таблица 7

Показатели различия малакофаун (полученные по методу Престона) для разных участков четырех вертикальных зон Каспия

От 0 до 25—30 м		От 25—30 до 45—55 м		От 45-55 до 70—80 м		От 70—80 до 500 м					
3 я о, ф (Ц © U	:я is! Я ct CD & и	••Si з и а	ss я ss !S Cц U	:я Я я и 2	-в я я-t ф & U	iS з я Я 2	Si я ц: <D а и	'Я з ^ g			
26	0.49	0.49	0.90	0.87	0.91	0.92	0.94	0.94	Северный	От 0 до 25—30 м	
п участк р и м е d. ч а н и е	35	0.19	0.69	0.78	0.86	0.87	0.89	0.91	Средний		
	38	0.76	0.75	0.87	0.87	0.89	0.91	0.91	Южный		
	33	0.34	0.41	0.55	0.68	0.71	0.71	0.71	Средний	От 25—30 до 45—55 м	
	Перв	36	0.57	0.47	0.73	0.67	0.67	0.67	Южный		
	ая цифр	30	0.30	0.48	0.58	0.58	0.58	0.58	0.58	Средний	От 45—55 до 70—80 м
		36	0.56	0.16	0.16	0.16	0.16	0.16	0.16	Южны и	
	д в каждой стр	24	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35	Средний	
	оке — ч	29	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35	Южный	От 70—80 до 500 м
	исло видов и подвидов в пределах										

и южного Каспия, несколько менее — смежных вертикальных зон (начиная с 25 м) одной и той же части моря и фауна северного Каспия с верхнесублиторальной фауной среднего и южного. Еще меньше степень сходства между фаунами всех располагающихся ниже 25—30 м зон среднего и южного Каспия, а также между фаунами верхне- и среднесублиторальной зон. Из этого следует, что участки, сравниваемые в табл. 7, кроме средне- и южнокаспийской частей верхнесублиторальной зоны, нужно считать самостоятельными провинциями Понто-Каспийской соло-новатоводной области.

Таким образом, собственно Каспий следует делить на 10 провинций: Северокаспийскую, Средне-южнокаспийскую, верхнесублиторальную, Среднекаспийскую и

Южнокаспийскую среднесублиторальные, Средне-каспийскую и Южнокаспийскую нижнесублиторальные, Среднекаспийскую и Южнокаспийскую профундальные, а также не указанные в табл. 7 Среднекаспийскую и Южнокаспийскую псевдоабиссальные провинции. Одиннадцатая и двенадцатая провинции области — Западночерноморская лиманная и Таганрогская провинции, охватывающие солоноватые воды бассейнов Черного и Азовского морей.

175

**Северокаспийская провинция (СК)** включает всю акваторию северного Каспия, кроме самых опресненных участков авандельты Волги. Южная граница ее проходит примерно по изобате 5 м от о. Чечень через Жемчужную банку к о. Кулалы. Малакофауна провинции заметно обеднена, что следует связывать и с сильным опреснением, и с резкими годовыми колебаниями солености, связанными с изменениями волжского стока. Среди видов и подвидов моллюсков, свойственных провинции, можно назвать несколько эндемиков: *Turricaspia uralensis* (Logv. et Star.), *T. sajenkovae* (Logv. et Star.), *T. vinogradopi* (Logv. et Star.), *Abeskanus exiguas* (Eichw.), *Hypanis angusticostata polymorpha* Logv. et Star., *H. caspia caspia* (Eichw.), *H. vitrea glabra* (Ostr.), *Didacna' trigonoides trigonoides* (Pall.). Кроме эндемиков, тут имеется некоторое число видов и подвидов, свойственных верхнесублиторальной аон<sup>^</sup> веегб Каспия. Среди них следует назвать пять видов *Caspiohydrobia*, *Twri-caspia variabilis* (Eichw.) и *T. triton* (Eichw.) — последняя, впрочем, в остальных частях Каспия редка, *Theodoxus pallasi* Lindh., ряд двустворчатых — *Hypanis plicata plicata* (Eichw.), *H. vitrea vitrea* (Eichw.)» *Cerastoderma lamarcki* (Reeve) и *Dreissena polymorpha andruswi* (Andi?), образующую здесь массовые скопления. Наконец, здесь обитают и две каспийские эврибатные формы *Hypanis laeviuscula laeviuscula* (Eichw.) и *Turricaspia conus* (Eichw.)» В то же время здесь, отсутствует ряд видов как двустворчатых, так и брюхоногих моллюсков верхней сублиторали среднего и южного Каспия.

В распределении моллюсков в пределах провинции можно отметить заметную неоднородность, связанную с солевым режимом. В более опресненных районах, широкой полосой окаймляющих авандельту Волги, видовой состав Малакофауны беден; зато только здесь встречается *H. vitrea glabra* (Ostr.). Напротив, восток и узкая полоса вдоль южной границы имеют более богатую фауну.

**Средне-южнокаспийская верхнесублиторальная провинция (СЮВ)** включает мелководье среднего и южного Каспия до глубин 25—30 м и ограничена с севера линией: о. Чечень—Жемчужная банка—о. Кулалы, Основу фауны провинции составляют мелководные средне-южнокаспийские виды. Это прежде всего почти все виды *Caspiohydrobia*, из которых лишь немногие проникают в северный Каспий или заходят в следующую вертикальную зону, *Turricaspia meneghiniana* (Iss.), *T. dagestwica* (Logv. et Star.), *T. spica* (Eichw.) ^ *Abe.skun.us sphaerion* (Mousa.)r *Hypanis semipellucida* Logv. et Star., *Didacna barbotdemarnyi* (Grimmi), *D. lonr gipes* (Grimmi), *Dreissena caspia caspia* (Eichw.), *D. elata* ^Andr.). Двб Последние формы к настоящему времени полностью вымерли, и их место занял *Mytilaster lineatus* (Gm.) (Логвиненко и Старобогатов, 1962; Логвиненко, 1965). Другая часть фауны — мелководные виды, распространенные в Каспии шире: *Hypanis vitrea vitrea* (Eichw.), *Я. plicata plicata* {EtcJW.}, *H. minima ostroumovi* Logv. et Star., *Cerastoderma lamarcki* (Re^f^, *C. umbonatum* (Wood), *Dreissena polymorpha andrusovi* (Andr-)» чиеанёварсть которой в этой провинции после -вселения митилиастера ре^ко сократилась, *Turricaspia variabilis* (Eichw.), *T. tnton* (Eichw.), *Theodoxus pallasi* Lindh. Меньшую роль играют оредне-южнокаспийские виды и подвиды, проникающие глубоко в следующую вертикальную зону — *Hypanis caspia filatovae* Logv. et Star., *H. angusticostata acuticosta* Logv. et Star., *Didacna trigonoides praetrigonoides* Nal. et An., *D. baeri* (Crittin), *Turricaspia ebersini* (Logv. et Star.), *T. pseudodimidiata* (Dyb. et Gr.), *T. lenco-ranica* (Logv. et Star.), — а также эврибатные виды: *Hypai^tu^ albida* Logv. et Star., *H. laeviuscula laeviuscula* (Eichw.), *Turricaspia wnus* (Eichw.), *T. pseudospica* (Logv. et Star.), *T. derbentina* (Logv. et Sta<sup>1-</sup>)' *Abeskunus brusinianus* (Cless. et Dyb.).

В пределах провинции можно наметить четыре участка, фаунистические различия между которыми, вероятно, объясняются разницей в гидрологическом режиме. Туркменский участок тянется от восточной части южного берега до мыса Куули, мангышлакский — от мыса Куули до о. Чечень, дагестанский — от о. Чечень до Килязи и азербайджанский — южнее Килязи. Данными о фауне южного берега Каспия мы не располагаем, однако можно предположить, что он по фауне не отличается от азербайджанского участка. Фаунистические различия между этими участками сводятся к разной встречаемости некоторых видов, впрочем есть и виды, обитающие только в двух из этих участков, как например *Abeskunus sphaerion* (Mouss.), отсутствующая в мангышлакском и дагестанском участках.

**Среднекаспийская среднесублиторальная провинция (ССС)** охватывает участок дна среднего Каспия, лежащий между изобатами 25—30 и 45—55 м, с юга она ограничена приблизительно линией Килязи—мыс Куули. Роль эврибатных видов в пределах провинции гораздо значительнее, чем в Средне-южнокаспийской верхнесублиторальной провинции. Кроме перечисленных выше, здесь можно отметить *Turricaspia caspia caspia* (Eichw.), *T. dimidiata* (Eichw.), *T. marginata* (West.), *T. trivialis* Logv. et Star., *Caspiohoratia marina* (Logv. et Star.), *Anisus eichwaldi* (Cless. et Dyb.), *A. kolesmkovi* Logv. et Star. Все эти эврибатные виды распространены, как правило, и в среднем, и в южном Каспии. Средне-каспийских видов немного; это или эндемики провинции — *Turricaspia similis* (Logv. et Star.), *Dreissena rostriformis distmcta* Andr. или виды, проникающие в следующую зону: *Turricaspia concinna* (Logv. et Star.), *T. ovum* (Logv. et Star.), *T. spasskn* (Logv. et Star.).

Имеются, наконец, и виды, свойственные и среднему, и южному Каспию, но только зоне от 25—30 до 45—55 м: *Didacna protracta protracta* (Eichw.), *Turricaspia kowaleivskn* (Cless. et Dyb.), *T. lirata* (Dyb. et

Gr.) или двум смежным зонам от 25—30 до 45—55 м и от 45—55 до 70—80 м — *T. andru-sovi* (Dyb. et Gr.), *T. pulla* (Dyb. et Gr.), *Caspia gmelini gmelinn* Cless. et Dyb., *C. baern baerii* Cless et Dyb., *Theodoxus schultzi* (Gnmm). Роль видов, заходящих из верхней зоны, в общем незначительна.

Провинцию можно разбить на два участка (западный и восточный), аналогичные двум среднекаспийским участкам предыдущей провинции. Разница между этими участками сводится в основном к тому, что в западном больше видов, общих с южным Каспием.

**Южнокаспийская среднесублиторальная провинция** (ЮСС) занимает участок дна южного Каспия (южнее линии Киялизи—мыс Куули), заключенный между изобатами 25—30 и 45—55 м. Фауна этой провинции несколько богаче фауны предыдущей провинции. К числу эндемиков здесь следует отнести *Caspiohydrobia grimmii* (Cless. et Dyb.), *C. curta* (Logv. et Star.), *Turrcaspia cincta* (Abich), *T. columna* (Logv. et Star.). Из эврибатных видов и видов, проникающих в следующую вертикальную зону, кроме перечисленных при характеристике предыдущей провинции, можно указать *Didacna pyramidata* (Grimm), *Dreissena rostriformis pontocaspica* (Andr.), *Turrcaspia elegantula* (Cless. et Dyb.), *T. abichi* (Logv. et Star.), *T. kolesnikoviana* (Logv. et Star.).

В пределах провинции можно выделить два участка с границами, аналогичными границам южнокаспийских участков Средне-южнокаспийской верхнесублиторальной провинции.

**Среднекаспийская нижнесублиторальная провинция** (СНС) занимает участок дна среднего Каспия (севернее линии Киялизи—мыс Куули), заключенный между изобатами 45—55 и 70—80 м. Из эндемиков провинции можно назвать только *Dreissena rostriformis grimmii* (Andr.). Кроме того, имеется ряд видов, общих с вышележащей зоной (перечислены выше)

177

и общих с нижележащей зоной (*Turrcaspia simplex* (Logv. et Star.)). Общими с аналогичной южнокаспийской провинцией являются эвриба'-ные виды, виды распространенные в этой и нижележащей зонах:

*Didacna parallella* Bog., *Hypanis caspia knipowitchi* Logv. et Star.» *Turrcaspia turricula* (Cless. et Dyb.), *T. rudis* (Logv. et Star.), а также виды и подвиды, свойственные только этой вертикальной зоне: *Didacna protracta submedia* Andr., *Caspia derzhavini* (Logv. et Star.) и *C. knipowitchi* Mak. Эти общие виды (кроме *D. protracta submedia*) играют большую роль в западной части провинции, что позволяет и тут выделить два участка.

**Южнокаспийская нижнесублиторальная провинция** (ЮНС) занимает участок дна южного Каспия (южнее линии Киялизи—мыс Куули), заключенный между изобатами 45—55 и 70—80 м. К числу эндемиков провинции можно отнести *Caspia ulskii* Cless. et Dyb., *C. isseli* (Logv. et Star.), *Turrcaspia pseudobacuanana* (Logv. et Star.) и *T. eburnea* (Logv. et Star.). Здесь же встречаются перечисленные выше средне-южнокаспийские и южнокаспийские эврибатные виды, а также заходящие в нижележащую провинцию *Caspia pallasii* Cless. et Dyb. и *C. schorygini* (Logv. et Star.). Восточная часть провинции, с преобладанием белых илов, отличается некоторым своеобразием фауны, тогда как в западной роль элементов общих со средним Каспием заметно больше.

**Среднекаспийская профундальная провинция** (СПР) занимает участок дна среднего Каспия (севернее линии Киялизи—мыс Куули), заключенный между изобатами 70—80 и 500 м. К числу эндемиков провинции, вероятно, можно отнести *Turrcaspia fedorovi* (Logv. et Star.), *T. dubia* (Logv. et Star.), *T. eulimellula* (Dyb. et Gr.). Кроме того, имеется довольно много отмеченных выше эврибатных видов. Видов и подвидов, общих только этой и аналогичной ей южнокаспийской провинции, пять: *Didacna profundicola* Logv. et Star., *Dreissena rostriformis compressa* Logv. et Star., *Turrcaspia nossovi* (Kolesn.), *T. curta* (Nal.), *Caspia sowinskii* (Logv. et Star.).

**Южнокаспийская профундальная провинция** (ЮПР) занимает участок дна южного Каспия (южнее линии Киялизи—мыс Куули), заключенный между изобатами 70—80 и 500 м. Фауна ее, как и вообще фауна всех южнокаспийских провинций, несколько богаче соответствующей среднекаспийской. К числу эндемиков провинции, вероятно, следует отнести *Turrcaspia grimmii* (Cless. et Dyb.), *T. turkmenica* (Logv. et Star.), *Caspia behningi* (Logv. et Star.), *C. nana* (Logv. et Star.). Кроме того, в провинции встречается ряд видов, обитающих и в соседних (как по вертикали, так и по горизонтали) провинциях; они перечислены выше, при обсуждении фауны этих провинций.

**Среднекаспийская и Южнокаспийская псевдоабиссальные провинции** (СПА и ЮПА) занимают глубины двух котловин Каспия от изобаты 500 м до максимальных глубин. Фауна этих двух провинций крайне бедна; моллюски полностью отсутствуют. Не останавливаясь подробно на характеристике этих провинций, отметим лишь, что ведущую роль в их фауне играют виды арктического комплекса и некоторые из наиболее эврибатных каспийских беспозвоночных.

**Таганрогская провинция** (ТАГ) охватывает Таганрогский залив Азовского моря с прилежащим участком дельты Дона и солоноватые водоемы эстуарной системы Кубани. Фауна моллюсков провинции довольно бедна и содержит как понто-каспийские, так и палеарктические и средиземноморско-лузитанские элементы. К первым можно отнести ряд эндемичных видов (*Turrcaspia boltovskoji* (Gol. et Star.), *T. azovica* (Gol. et Star.)), а также общие с мелководными провинциями Каспия *T. variabilis* (Eichw.) и *Theodoxus pallasii* Lindh. Низкая соленость воды позволяет заходить сюда и ряду чисто пресноводных палеарктических видов (*Ug-viparus viviparus duboisianus*, *Unio pictorum* (L.), *U. tumidus* (Phil.), *Pseudanodonta complanata complanata* (Rssm.), *Anodonta subcircularis os-tiaria* Drouet. и некоторые другие виды). Сюда же заходят и немногочисленные виды средиземноморских моллюсков, например *Mytilaster lineatus* (Gm.).

**Западночерноморская лиманная провинция** (ЗЧЛ) включает лиманы и приустьевые участки рек северо-западного побережья Черного моря:

Днепровско-Бугский, Березанский и Днестровский лиманы, водоемы дельты Дуная (в том числе оз. Разим), а также и озера болгарского побережья. Фауна моллюсков в этой провинции богаче, чем в предыдущей. К числу эндемиков можно отнести: *Hypanis jalpugensis* (Bore.), *H. pontica* (Eichw.), *H. luciae* (Bore.), *H. dolosmiana* (Bore.), *H. laevluscule fragilis* (Mil.), *H. plicata relicta* (Mil.), *Dreissena rostriformis bugensis* (Andr.), *Turricaspia caspia lincta* (Mil.), *T. limanica* (Gol. et Star.), *T. ismailensis* (Gol. et Star.), *T. ostroumovi* (Gol. et Star.), *T. pseudotriton* (Gol. et Star.), *Theodoxus euxinus* (Gless.). Ряд видов здесь общий с предыдущей провинцией: *Hypanis colorata* (Eichw.), *Turricaspia milachevitchi* (Gol. et Star.), *Caspia knipovitchi* Mak., *C. makarovi* (Gol. et Star.) и некоторые другие. Любопытно, что здесь отсутствует *Theodoxus pallasi* Lindh. Набор видов моллюсков, заходящих сюда из пресных вод и из моря, примерно тот же, что и в предыдущей провинции.

## БАЙКАЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ (рис. 23) Общая

### характеристика

Байкальская область включает акваторию оз. Байкал и верхний участок р. Ангары (примерно до Иркутска).

В Байкале в силу особенностей его длительной и сложной истории сформировалась богатая и крайне своеобразная эндемичная фауна, представленная различными группами животных, в том числе моллюсками и рыбами. Как и в других гигантских озерах, наибольшего развития здесь достигли представители мезолимитических групп животных; именно они и дали здесь наибольший процент эндемиков. Поскольку параллельно с обособлением озерной фауны в Байкале, в окрестностях озера шел процесс смены восточноазиатской (сино-индийской) фауны палеарктической, байкальские эндемики оказались географически оторванными от своих сино-индийских мезолимитических родичей. Таким образом, байкальская фауна резко выделяется из фауны соседних акваторий крайней специфичностью своей структуры и весьма значительной степенью эндемизма и притом очень высокого ранга, что заставляет выделять Байкал в самостоятельную зоогеографическую область.

Фауна моллюсков области неоднократно привлекала к себе внимание зоологов. Видовому составу и систематике моллюсков Байкала посвящены работы Герстфельда (Gerstfeldt, 1859), В. Дыбовского (Dybowski, 1875, 1885а, 1885б, 1886, 1901а, 1902, 1910, 1913), В. А. Линдгольма (1909, 1912, 1913, 1924б, 1925а, 1927), В. Дыбовского и Грохмалицкого (Dybowski u. Grochmalicki, 1913а, 1913б, 1917, 1920, 1923, 1925), А. Старостина (1928) и М. М. Кожова (1928, 1930). Перу последнего из этих авторов принадлежит большая обобщающая монография (Кожов, 1936) и блестящие анатомо-систематические исследования (Кожов, 1945, 1950, 1951).

Малакофауну Байкальской области прежде всего следует характеризовать наличием значительного числа эндемичных семейств (мезолимитических), родов и подродов (палеолимитических и вторичноводных). Большая часть байкальских моллюсков принадлежит к эндемичному семейству

Рис 23. Зоогеографическое районирование Байкальской области.

Провинции ВМ — Восточнобайкальская мелководная, ЗМ — Западнобайкальская мелководная, ПА — Байкальская псевдоабиссальная, СМ — Северобайкальская мелководная, СС — Северо-среднебайкальская супраабиссальная, ЮМ — Южнобайкальская мелководная, ЮС — Южнобайкальская супраабиссальная. *l* — граница области, *s* — границы провинций

*Baicaliidae*<sup>1</sup> с единственным современным родом *Baicaha*. Кроме юго, эндемичны: сем. *Benedictiidae* (с родом *Benedicta*), род *Pseudancy lastrum* и подроды *Megalovalvata*, *Pseudomegalovalvata* (рода *Valvatd*), *Choanomphalus* s. str. Восточносибирские и палеарктические виды проникают лишь в кутовые части соров, где уже не встречаются байкальские эндемики. На этом основании такие участки лучше относить не к Байкальской области, а к Палеарктике. Напротив, в русле верхнего течения Ангары, на каменистом грунте резко доминировали байкальские виды. Как обстоит дело в настоящее время, после постройки Иркутской ГЭС, покажут работы ближайшего будущего.

В других группах байкальских беспозвоночных (турбеллярии, бокоплавы) подавляющее большинство видов также относится к эндемичным родам.

### История малакофауны

Вопросы происхождения и истории фауны Байкала до последнего времени решались почти исключительно на основании анализа ныне живущих форм. Палеонтологические материалы из отложений древнего Байкала описаны сравнительно недавно (Мартинсон, 1951). Однако они позволяют уже видеть, что ряд особенностей, свойственных современному Байкалу, существовал уже в миоцене. Как и в отношении других гигантских озер, вопросы происхождения основных компонентов фауны Байкала и истории всего его фаунистического комплекса следует рассматривать отдельно.

Первый вопрос оживленно обсуждался в литературе (Берг, 1910, 1934в, 1937, 1940б; Верещагин, 1930, 1940а, 1940б, 1949), причем в качестве

<sup>1</sup> Возможные находки видов *Baicaliidae* вне Байкала лишь несколько снизят ранг эндемизма. Пока для простоты рассуждений мы это семейство рассматриваем как эндемичное.

(цвета на него предлагались две диаметрально противоположные гипотезы. По гипотезе Л. С. Берга, байкальская фауна — реликт широко распространенной в третичное время пресноводной фауны. Г. Ю.

Верещагин в своей гипотезе, напротив, подчеркивает обособленность байкальской фауны от пресноводной фауны третичного времени и выводит первую из постепенно опреснявшихся мезозойских морских бассейнов Азии. Несмотря на крайнюю противоположность и непримиримость обеих гипотез, последующие авторы, обсуждавшие этот вопрос (Кожов, 1936, 1947, 1958, 1962; Мартинсон, 1951, 1955а, 1958а, 1958б, 1960, 1967), заняли в некотором отношении промежуточную позицию, подчеркивая, что в основу байкальской фауны легла третичная пресноводная фауна, но не вся, а небольшая ее часть, приуроченная к озерным бассейнам Монголии; в свою очередь сама эта фауна в отличие от остальных компонентов пресноводной фауны вселилась в континентальные водоемы позже, причем это произошло в реликтовых опресняющихся водоемах внутренней Азии, возможно дериватах столь излюбленного зоогеографами моря Тетис.

В конечном счете эта точка зрения нам кажется наиболее правильной, и мы принимаем ее с некоторыми поправками и небольшими изменениями формулировок.

Выше говорилось, что основу фауны гигартских озер, как правило, составляют мезолимнические элементы, являющиеся компонентом той фауны, которая господствовала в данном районе в момент образования озера. Поскольку Байкал (по крайней мере, его южная котловина) возник в конце мезозоя — начале палеогена, то основу байкальской фауны должен составлять мезолимнический комплекс восточноазиатской (кигаиско-сибирской) фауны, населявшей тогда Восточную Сибирь.

Поскольку мезолимнический комплекс распространен всегда менее широко, чем палеолимнический, и принимая, что по времени вселения из моря первый моложе второго, мы в отношении морского происхождения большинства байкальских эндемиков в некоторой степени согласны с соответствующей частью гипотезы Г. Ю. Верещагина и со всеми авторами, которые эту часть гипотезы принимают. О месте вселения таких мезолимнических элементов сейчас говорить пока трудно.

Можно ли считать фауну Байкала производной от фаун древних крупных озер Монголии? На наш взгляд, это маловероятно. Эндомичная фауна крупных озер строго приспособлена к режиму озера и вряд ли может служить непосредственным исходным фондом для заселения другого озера, а неэндемичная фауна таких водоемов, как правило, содержит крайне мало мезолимнических элементов. Скорее можно предположить, что исходными формами для мезолимнической фауны и Байкала, и древних крупных озер Монголии послужили мезолимнические элементы, распространенные в ручьях, родниках и подземных водах окрестностей этих озер. Принимая, что предки байкальской фауны обитали не в каких-то своеобразных водоемах, а в водоемах обычного типа, мы в этой части до некоторой степени солидаризируемся с гипотезой Л. С. Берга.

Резкое уменьшение числа восточноазиатских форм в Восточной Сибири и обогащение восточносибирской фауны палеарктическими элементами привело к исчезновению предковых мезолимнических форм из окрестностей Байкала (чего не произошло в окрестностях Охрида и Каспия), и байкальская фауна оказалась резко оторванной в зоогеографическом отношении от фауны Сибири.

Кроме мезолимнических элементов, некоторое участие в формировании фауны Байкала приняли и палеолимнические, и вторичноводные моллюски (*Valvata*, *Choanomphalus*, *Pseudancy la strum*). Эти группы, уже в полном согласии с гипотезой Л. С. Берга, можно считать компонентом широко распространенной третичной фауны Восточной Сибири (восточноазиатской по своей природе — добавим мы). Некоторым свидетельством тому служит сходство байкальских *Valvata (Megalovalvata) c*, японской *V. biwaensis* Prest.

Гораздо труднее обсуждать вопрос о развитии байкальской фауны в целом, что в значительной мере связано с бедностью палеонтологических материалов по фауне самого Байкала. Судя по данным Г. Г. Мартинсона (1951), в миоцене в южной котловине Байкала уже существовал эндемичный комплекс, содержащий ряд видов *Baicalia*, к которому добавлялось незначительное количество вивипарид, наяд и лимноцирен, по-видимому более свойственных окрестным озерам, чем самому миоценовому Байкалу.

На дальнейшее развитие байкальской фауны оказали влияние три основных фактора: позднплиоценовое (эоплейстоценовое) похолодание, ледниковый период и формирование больших глубин байкальской котловины.

Первый фактор привел к вымиранию теплолюбивых элементов, в связи с чем в современном Байкале нет эндемичных наяд (как в оз. Танганьика). Среди байкалий в результате процессов похолодания сформировались стенотермные холодолюбивые виды, которые и дожили до нашего времени.

По-видимому, к концу плиоцена или плейстоцену относится формирование в Байкале довольно бедного по видовому составу и потому обычно не выделяемого комплекса неэндемиков — сюда относятся эндемичные байкальские *Pisidiidae* и *Anisus umbiliciferus* (Kozh.). В пользу такого предположения говорит заметная их близость к видам, населяющим пресные воды Восточной Сибири и ныне.

Четвертичное оледенение довольно сильно отразилось на севере Байкала, где имеются хорошо выраженные следы деятельности ледников (Ламакин, 1952). Оно не могло не сказаться на фауне прибрежных участков озера и вызвало обеднение и некоторое обособление северобайкальской фауны. В то же время широкая связь всех трех морфометрических частей Байкала сделала возможным расселение ряда видов в послеледниковое время, что привело к формированию в мелководье озера четырех фаунистически обособленных районов — северного, южного и двух среднебайкальских, характеризующихся в основном разным сочетанием северно- и южнобайкальских видов и подвидов. Интересно в этой связи подчеркнуть общность глубинной фауны северного и среднего Байкала, особенно хорошо заметную на бокоплавах (Баикалова, 1945) и донных рыбах (Талиев, 1955).

Вплоть до позднего плиоцена или плейстоцена Байкал не имел таких гигантских глубин, как ныне,

и предельная его глубина, по-видимому, не превышала 300 м (Кожов, 1962). Начиная с конца плиоцена и особенно в четвертичное время в результате тектонических движений котловина Байкала углубляется. Поскольку большие глубины образовались сравнительно недавно, живые организмы не успели еще полностью заселить их, а тем более не успел сформироваться характерный для глубин фаунистический комплекс. Более других преуспели в этом отношении бокоплавы (Базикалова, 1945); как мы увидим ниже, на глубинах свыше 300 м существует довольно хорошо обособленный комплекс видов. Что касается моллюсков, то эта группа, по-видимому, эволюционирует медленнее и в глубинах обитают пока только эврибатные виды.

### Районирование

Значительная протяженность озера с севера на юг и наличие в нем больших глубин позволяют предполагать, что фауна озера различна в разных его частях, отражением чего должно быть деление Байкальской области на провинции.

Горизонтальное зоогеографическое районирование озера сводится в общем к двум схемам. По первой, предложенной В. Ч. Дорогостайским (1923), М. М. Кожовым (1936), в Байкале следует выделить две части: провинции северную и южную с границей, проходящей от Ольхонских ворот к устью р. Турки (В. Ч. Дорогостайский проводит эту границу несколько южнее). К этой схеме близка и схема В. А. Линдгольма (1909). По второй схеме, предложенной А. Я. Базикаловой (1945), Байкал следует делить на три части — северную, среднюю и южную, причем граница между первой и второй проходит от Ольхонских ворот к выходу из Чивыркуйского залива, а между второй и третьей — по Селенгинскому перешейку. Еще сложнее деление (дальнейшее развитие схемы Базикаловой), данное Д. Н. Талиевым (1955). Мелководья Байкала (0—400 м) он делит на две части, как и М. М. Кожов, с той разницей, что Малое Море он относит к средне-южнобайкальской части, а глубины свыше 400 м разделяет тоже на две части, но с границей по Селенгинскому перешейку.

Обсуждения требует и вертикальное деление фауны. Все занимавшиеся им авторы строили свой анализ на вертикальных изменениях физико-географических, гидрологических и химических условий в озере, и поэтому предложенные ими схемы являются не биогеографическими, а скорее экологическими, отражающими различия в условиях жизни животных.

Не останавливаясь подробно на предложенных схемах, мы ограничимся лишь сопоставлением их (табл. 8).

Таблица 8

Сопоставление схем вертикального расчленения бентали Байкала по разным авторам

Глубина, м	Авторы				
	Совинский (1915)	Дорогостайский (1923)	Кожов (1931, 1947, 1962)	Базикалова (Д/и)	Верещагин (1949)
0	Литораль	Литораль	Верхний отдел литорали	Литораль	Зона прибоя
1.5			Средний отдел литорали		
5					
10 15					
20 50					
70 100					
150	Сублитораль	Сублитораль	Нижний отдел литорали	Сублитораль	
200					
250	Сублитораль				Сублитораль
300					
500	Переходная	Переходная	Сублитораль		
1700					
	Супра-абиссаль	Супраабиссаль (переходная)		Переходная	Переходная'
	Супра-абиссаль		Верхний отдел абиссали		Субабиссаль
	Абиссаль	Абиссаль	Нижний отдел абиссали	Профундаль	
	Абиссаль			Абиссаль	Абиссаль

Для того чтобы выявить, каким частям озера и каким вертикальным зонам соответствуют свои фаунистические комплексы (биогеографическое деление), следует исходить из анализа фауны. Для такого анализа в настоящее время наиболее удобен описанный выше метод Престона. К сожалению, для анализа вертикальной смены фаунистических комплексов в Байкале моллюски мало пригодны,

поскольку они населяют преимущественно глубины до 100 м, а глубже представлены лишь немногими эврибатными видами В связи с этим мы воспользуемся другой досюточно полно изученной группой донных животных Байкала — бокоплагами. Подробные сведения о фауне бокоплавов Байкала взяты из работ А. Я Ла-зикаловой (1945, 1959, 1962).

В табл. 9 приведены полученные методом Престона показатели различия фаун бокоплавов отдельных вертикальных зон северного Байкала

Таблица 9

Показатели различия фаун бокоплавов (полученные по методу Престона) в разных вертикальных зонах Северный Байкал

0-5	5—20	20-50	100—100	100—250	210—500	Свыше 500	Глубины м
90	0 16	0 Л	0 5S	0 71)	0 SS	0 Ч)	0-5
	122	0 К)	0 ib	0 >Ч	0 У)	0 S7	5-20
		12J	0 25	0 47	0 72	0 Б2	20—50
			1 1 i	0 24	0 JJ	0 66	50—100
			Ю я, н	43	0 оО	0 45	100—250
			>i у Б а и	J7	0 22	2^0—500	
		it a i	il	Свыше 500			
0-5	5-20	20—50	50—100	100—250	250—500	Свыше 500	Глубины м
109	0 24	0 38	0 54	0 79	0 и	0 4}	0—)
При в каждой	•136	0 1Ь	0 39	0 С2	0 7S	0 &6	5—20
	м е ч а н и из вертика	42°)	0 27	0 51	0 70	0 79	20—50
		е Первая льных зон	122	0 io	0 50	0 6Ь	50—100
			цифра в к	105	0 24	0 Ю	100—200
				аждон стр	Бо	0 2<)	250—500
	оке обознача	56	Свыше 500				
		ст число видов и подвидов					

184

(севернее Малого Моря и Баргузинского залива) и южного Байкала (южнее Селенгинского перешейка).

Как видно из табл. 9, наиболее резкие границы между вертикальными зонами в обеих частях Байкала проходят по изобатам 100 м и 250 м. Изобаты 50 м и 500 м также, возможно, являются фаунистическими границами, но крайне мало заметными, находящимися на грани достоверности. Другие изобаты, отмеченные выше, фаунистическими границами не являются.

Таким образом, в зоогеографическом отношении Байкал делится на три вертикальных зоны: мелководную (сублиторальную) — 0—100 м, промежуточную (супраабиссальную) — 100—250 м и глубоководную (псевдоабиссальную <sup>1</sup>) — свыше 250 м. Возможно, в дальнейшем первую из этих зон придется разделить на две (0—50 м и 50—100 м) и третью также на две (250—500 м и свыше 500 м), однако данные, которыми мы располагаем, не дают нам права категорически утверждать это.

Теперь рассмотрим горизонтальное деление каждой из вертикальных зон. Соответствующие цифры приведены в табл. 10. Сравнимаемыми участками для глубин до 250 м были: Ангинский (А) — от Селенгинского перешейка (устья Бугульдейки) по западному берегу до Ольхонских ворот; Маломорский (М) — Малое Море; Северобайкальский (С) — от северного конца Малого моря (мыса Замы) до входа в Баргузинский залив;

Баргузинско-Чивыркуйский (Б) — от входа в Чивыркуйский залив до устья р. Турки; Туркинский (Т) — от устья р. Турки до Селенгинского перешейка и Южнобайкальский (Ю) — на юг от Селенгинского перешейка. Для глубин 250—500 м участки те же, кроме Малого Моря, где нет таких глубин. Наконец, для глубин свыше 500 м мы сравниваем три участка — северный (Сев.), средний (Ср.) и южный (Южн.) соответственно трем котловинам Байкала.

Из табл. 10 видно, что хотя фауны смежных участков Байкала и близки между собой, но все же более резкими границами для глубин, не превышающих 100 м, оказываются Селенгинский перешеек, север Малого Моря, район выхода из Чивыркуйского залива и сама котловина Байкала. Для глубин 100—250 м — только Селенгинский перешеек. На глубинах свыше 250 м достоверных границ обнаружить не удается и лишь едва намечается граница по Селенгинскому перешейку.

Все это заставляет нас на основании анализа фауны бокоплавов выделять в пределах Байкальской области семь провинций — четыре мелководных сублиторальных (0—100 м): Северобайкальскую — севернее Малого Моря и входа в Чивыркуйский залив (СМ), Западнбайкальскую — от северной границы Малого Моря до Селенгинского перешейка по западному берегу (ЗМ), Южнбайкальскую — южнее Селенгинского перешейка (ЮМ) и Восточнбайкальскую — от входа в Чивыркуйский залив до Селенгинского перешейка по восточному берегу (ВМ); две супраабиссальных (100—250 м): Северосреднебайкальскую — севернее Селенгинского перешейка (СС) и Южнбайкальскую — южнее Селенгинского перешейка (ЮС) и одну Псевдо абиссальную (глубина свыше 250 м), занимающую глубины всего Байкала (ПА). Весьма вероятно, что в результате дальнейших более детальных исследований байкальских донных животных потребуются добавить к этим семи провинциям еще семь; точнее говоря, Псевдоабиссальная провинция, возможно, будет разделена на четыре самостоятельных (по изобате 500 м и по Селенгинскому перешейку), а каждая из четырех мелководных — на две (по изобате 50 м).

Показатели различия фаун бокоплавов каждой из провинций показаны на табл. 11.

<sup>1</sup> Нам представляется более удобным называть глубины континентальных водоемов не абиссалью, а псевдоабиссалью, имея в виду их аналогию с морской псевдо-абиссалью (Дерюгин, 1939).

**Показатели различия фаун бокоплавов (полученные по методу Прествниа) разных вертикальных зон в различных участках Байкала**

Примечание. Первая цифра в каждой строке обозначает число видов и подвидов в участке.

180

Если мы подобному же анализу подвергнем фауну моллюсков в зоне 0—100 м, то получим картину, во многом аналогичную (табл. 12). Получающиеся при этом показатели различия имеют ту же величину, что и при анализе фауны бокоплавов. Наибольшее несогласие обеих таблиц заключается лишь в том, что фауны бокоплавов Западно- и Восточнбайкальской мелководных провинций достоверно различаются, тогда как в отношении фаун моллюсков такого различия установить не удается.

За пределами Байкала и верхней части Ангары байкальская фауна встречается в русле и дельте Енисея, некоторых озерах полуострова Гыдан, в оз. Таймыр, озерах верхней части бассейна Лены и в оз. Хубсу-

**Показатели различия фаун бокоплавов (полученные по методу Престона) в разных провинциях Байкальской области**

ЮМ	зм	СМ	ВМ	СС	юс	ПА	Провинция	
181	0.33	0.53	0.33	0.78	0.45	0.69	ЮМ	
стр. вин	134	0.28	0.3d	0.55	0.61	0.75	ЗМ	
	При зке обо щии.	меча знача е	154	0.32	0.45	0.57	0.72	см
			н и е т числ	130	0.53	0.59	0.74	ВМ
				Перв г о видо	106	0.31	0.51	СС
					105	0.47	юс	
1Я nmj В И П01	92	ПА	ра в каждой двидов в про-					

Показатели различия фаун моллюсков (полученные по методу Престона) в четырех мелководных провинциях Байкальской области

ЮМ	ЗМ	СМ	ВМ	Провинция
44	0.32	0.57	0.32	ЮМ
п в каш дов и	58	0.28	0.21	ЗМ
	р и м е дон стр подви де	46	0.32	см
		ч а н и оке обоз ы в про	:)4	ВМ
				е Первая цифра начает число ви- вищии

гул (Монголия) (Кожов, 1962). В большинстве случаев байкальские элементы составляют здесь лишь небольшую примесь в сообществах палеарк-тических животных, однако иногда байкальские элементы составляют преобладающую часть сообществ или во всяком случае достигают значительного развития (Пирожников, 19376; Грезе, 1954). В связи с этим не исключена возможность, что после детального эколого-зоогеографического анализа к Байкальской области придется отнести некоторые участки Енисея и, особенно его дельты, а также оз. Хубсугул. Фауна последнего в систематическом отношении изучена сравнительно слабо, но отсюда известны два вида моллюсков, родственных байкальским: *Choanomphalus mongolicus* Kozh. и *Kobeltocochea michnoi* Lindh. (Линдгольм, 19296; Кожов, 1946).

В излагаемых ниже характеристиках отдельных провинций мы будем оперировать почти исключительно данными о фауне моллюсков, прибегая к другим группам лишь в случае необходимости. Данные о распределении бокоплавов по этим провинциям легко найти в сводке А. Я. Базикаловой (1945).

**Южнобайкальская мелководная провинция (ЮМ)** занимает узкую поло су глубин 0—100 м в южной части озера и ограничена с севера по за-

187

падному берегу устьем Бугульдейки и по восточному берегу районом деревди Сухой. К числу эндемиков этой провинции можно отнести *Baicalia stiedae* (W. Dyb.), *B. turiformis* (W. Dyb.), *Choanomphalus amauronius westertundianus* Lindh., *Ch. maacki andrusovianus* Lindh. Две формы — *B. columella* Lindh. и *Kobeliocochlea martensidna martensiana* (W. Dyb.) ограничены в своем распространении этой и Западнбайкальской мелководной провинцией, а другие две — *Valvata piligera nudicarinata* Lindh. и *V. lauta parvula* Kozh. — Южнобайкальской и Восточнбайкальской провинциями. Основная масса видов, обитающих в Южнобайкальской мелководной провинции, распространена гораздо шире и встречается по "всему Байкалу или приурочена к Южно-, Западно- и Восточнбайкальской мелководным провинциям, как *Baicalia coiftata* (W. Dyb.-), *B. angarensis herderiana* Litidh., *B. pulchellapulchella* (W. Dyb.), *B. pulla pulla* (W. Dyb.), *B. vfrzesniowskii wrzesniowskii* (W. Dyb.), *Benedictia limnaeoides limnaeoides* (Schr.), *B. fragilisfragilis* (W. Dyb.),<sup>1</sup> *Choanomphalus schrewki* W. Dyb., *Ch. anomphalus anomphalus* W. Dyb., *Ch. patulaeformis* Lindh. > *Ch. maacki maacki* Gerst-, *Ch. amauronius amauronius* Bourg. ^ *Ch. gerstfelditianus gerstfelditianus* Lindh. /

**Западнбайкальская мелководная провинция (ЗМ)** занимает мелководную зону (0—100 м) западного берега Байкала {от устья Бугульдейки до мыса Зама) и побережья о. Ольхона. Эндемичными провинции можно считать *Baicalia elegantula* Lindh., *B. florii kobeltiana* Lindh., *B. werestscha-gini* Kozh., *B. angarensis pusilla* Lindh. Однако основную часть фауны составляют общепайкальские виды и наряду с ними перечисленные выше виды и подвиды, общие для среднего и южного Байкала. Кроме них, здесь имеется несколько форм, общих с Северобайкальской провинцией — *Benedictia fragilis distinguenda* Lindh., *B. limnaeoides ongurensis* Kozh. (проникающие, впрочем, и вглубь, за пределы мелководной зоны), *Valvata:*

*piligera piligera* Lindh., *Choanomphalus maacki korotnevi* Lindh. и *Ch. anomphalus microtrochus* Lindh., а также *Baicalia bacilliformis* Kozh., свойственная только западному и восточному побережьям среднего Байкала и, наконец, 12 видов и подвидов северного и среднего Байкала, отсутствующих в южном.

**Восточнбайкальская мелководная провинция (ВМ)** занимает мелководную зону (0—100 м) восточного берега Байкала от деревни Сухой (севернее дельты Селенги) до ручья Сухого' у входа в Чивыркуйский залив.

Фауна моллюсков этой провинции довольно сходна с фауной предыдущей. К числу эндемиков можно отнести лишь *Baicalia umbilicifera* Starost. и *B. ouiformis milachevitchi* Lindh. Три формы

свойственны только этой и Северобайкальской мелководной провинциям: *B. elata* (W. Dyb.), *B. du-biosa* Kozh. и *Valvata lauta lauta* Lindh. Как и в других провинциях Байкальской области, основную часть фауны моллюсков здесь составляют общепайкальские и относительно широко распространенные виды и подвиды:

13 видов и подвидов, свойственных среднему и южному Байкалу, и 12— свойственных среднему и северному. В фауне обеих среднебайкальских провинций особенно резко заметна черта, общая у провинций Байкальской области: различия между фаунами проявляются не столько в эндемизме (степень которого весьма невысока), сколько в структуре фаун. Это обстоятельство может быть объяснено лишь тем, что современный состав фауны — результат сравнительно молодых, идущих и поныне процессов видообразования, а степень изоляции между отдельными районами Байкала в прошлом была меньшей, чем ныне.

<sup>x</sup> Обе бенедикции спускаются глубже за пределы мелководной зоны.

**Северобайкальская мелководная провинция (СМ)** занимает мелководную зону (0—100 м) обоих побережий северного Байкала и ограничена на западе мысом Зама, а на востоке ручьем Сухим.

Эндемичных для провинции форм немного: *Baicalia cancellata* Lindh., *B. wrzesniowski profunda* Lindh., *Kobeltocochlea pumyla* Lindh. Значительное число видов приурочено исключительно к этой и двум среднебайкальским провинциям: *Baicalia jentteriana* Lindh., *B. pulchella intermedia* Kozh., *B. pulla tenuicosta* Lindh., *B. macrostoma* Lindh., *B. nana* Lindh., *B. variesculpta* Lindh., *B. angigyra* Lindh., *Choanomphalus gerstfeldtianus striatus* Kozh., *Ch. aiiiuronius eurystomus* Lindh., *Ch. annuliformis* Kozh. Как и в предыдущих провинциях, здесь существенную роль играют общепайкальские виды.

**Северо-среднебайкальская супраабиссальная провинция (СС)** охватывает переходную (100—250 м) зону северной и средней котловины Байкала и ограничена на юге Селенгинским перешейком.

Моллюсков здесь очень мало, причем все они представлены эврибатными видами, распространенными в соответствующих провинциях мелководной зоны. Здесь встречаются: *Valvata piligera nudicarinata* Lindh., *V. bathybia* W. Dyb., *Kobeltocochlea martensiana* (W. Dyb.) (оба подвида), *Benedictia maxima* (W. Dyb.), *B. limnaeoides* (Schr.) (оба подвида), *B. fragilis* (W. Dyb.) (оба подвида), *Baicalia korotnevi* Lindh., *B. angigyra* Lindh., *B. contabulata* (W. Dyb.), *B. godlewskii* (W. Dyb.), *B. pulchella intermedia* Kozh., *B. stiedae* (W. Dyb.).

В отношении фауны бокоплавов эта часть Байкала менее изучена, чем южная, но все же можно назвать двух эндемиков — *Spinacanthus azmatinus ongureni* (Garj.) и *Eulimnogammarus viridiformis* (Sow.).

**Южнобайкальская супраабиссальная провинция (ЮС)** охватывает переходную (100—250 м) зону южной котловины Байкала и с севера ограничена Селенгинским перешейком.

Из моллюсков здесь встречаются *Valvata piligera nudicarinata* Lindh., *V. bathybia* W. Dyb., *Kobeltocochlea martensiana martensiana* (W. Dyb.), все три вида *Benedictia*, *Baicalia korotnevi korotnevi* Lindh., *B. contabulata* (W. Dyb.), *B. godlewskii* (W. Dyb.).

А. Я. Базикалова (1945) приводит для этого района несколько эндемичных видов бокоплавов — *Hyalellopsis latipes* Baz., *Coniurus wadimi* Sow., *Eulimnogammarus virgatus* (Dor.), *E. toxophthalmus* (B. Dyb.), *E. ibex* (B. Dyb.) и некоторых других.

**Псевдоабиссальная провинция (ПА)** включает всю котловину Байкала на глубинах свыше 250 м.

Моллюсков здесь крайне мало: *Valvata bathybia* W. Dyb. и 3 вида *Benedictia*.

Имеется значительное число эндемичных видов бокоплавов — *Homoerisca caudata* Baz., *Boeckaxelia carpenteri profundalis* (Baz.), *Acanthogammarus grewingki* (B. Dyb.), *Coniurus palmatus* Sow., *Ceratogammarus acerus* Baz., *Abyssogammarus gracilis* Sow., *A. swartschewskii* Sow. и другие. Ряд видов свойствен только нижней части этой провинции (глубже 500 м), к числу их относятся *Garjaevia dogieli* Baz., *Poekilogammarus lydiae* Baz., *Polyacanth-hisca calceolata* Baz. и еще несколько видов.

СИНО-ИНДИЙСКАЯ ОБЛАСТЬ (рис. 24) **Общая**

#### **характеристика**

Сино-Индийская область занимает водоемы южной и восточной Азии (восточнее входа в Оманский залив и южнее хребта Джугджур), а также островов Малайского архипелага. Не входят в состав области лишь высокогорные верховья наиболее крупных рек (Инда, Ганга, Брахма-путры, Салуина, Меконга, Янцзы, Хуанхэ) и их горные притоки.

В. И. Жадина (1933, 1938, 1952), Мияди (Miyadi, 1935), Таки (Taki, 1939), Иена (Yen, 1939, 1942), Хабе (Habe, 1942, 1943), Моделля (Modell, 1945), Ф. К. Бекера (Baker, 1945), Чжан Си Чун-Ен Ци (Tchang Si a. Chung Yen Tsi, 1949a, 1949b), Хубендика (Hubendick, 1951, 1954), В. Бентем-Джаттинг (W. S. S. Benthem-Jutting, 1953, 1955, 1956, 1959a, 1959b). И. М. Лихарева (1953), Куроды и Хабе (Kuroda a. Habe, 1954, 1958), Цильха (Zil'ha, 1955), Сун Цен-чуна (Sun Chen-chung, 1959), Сатьямурти (Satyamurti, 1960), Куроды (Kuroda, 1962, 1965), Кейпера (Kuiper, 1965) и Брандта (Brandt, 1968).

По составу фауны моллюсков это, пожалуй, наиболее богатая из зоо-географических областей. Малакофауна области имеет тропический облик;

относящиеся сюда районы умеренных широт населены той же, но в разной степени обедненной фауной тропического происхождения, и лишь на крайнем севере добавляется несколько родов, свойственных исключительно умеренным широтам.

Сем. *Viviparidae* здесь представлено подсем. *Bellamyinae*, причем именно в пределах этой области подсемейство дает наибольшее разнообразие родов и видов. Достаточно сказать, что из 18 современных родов подсемейства здесь обитают 15, причем 12 эндемичны для области или ее частей и лишь широко

распространенный на юге области род *Bellamyia*, да отдельные виды родов *Angulyagra* и *Cipangopaludina* встречаются в других зоогеографических областях. В отличие от вивипарид из сем. *Pilidae* в области распространен лишь один афро-азиатский род *Pila*, да на Филиппинах имеется эндемичный род *Forbesopomus*. Сем. *Valvatidae*, свойственное Палеарктике и Неарктике, представлено лишь 3—4 видами на крайнем севере области. Очень разнообразно в области сем. *Bithyniidae*. Почти все обитающие здесь роды — а число их доходит до 14 — относятся к подсем. *Bithyniinae*, вне области встречается лишь 10 родов подсемейства. Из других семейств надсем. *T' runcatelloidea* в Сино-Индийской области обитают как супралиторальные представители семейств *Trunca-tellidae* (*Truncatella*) и *Stenothyridae* (*Gangetia*, *Stenothyra*), так и чисто пресноводные *Littoridinidae* (*Oncomelania*, *Blanfordia* и другие). Кроме того, для области характерна группа родов, несомненно родственная друг другу, но относимая к *Littoridinidae* пока условно: *Tricula*, *Hypsobia*, *Taihua*, *Pachydrobia*, *Delavaya*, *Paraprososthenia*, и другая группа — *T runcatelloidea* неясного систематического положения (*Lithoglyphopsis*, *Jullienia*, *Fenouilia*, *Lacunopsi's*).

Характерным для приморских районов области можно считать сем. *Fairbankiidae* — лишь два рода его встречаются в Австралийской области. Большого разнообразия в области достигает сем. *Thiaridae*. Здесь встречается большинство родов семейства, тогда как для других областей (кроме Танганьиканской) характерны небольшие группы в 1—3 рода. Напротив, сем. *Pachychilidae* представлено в области всего лишь двумя родами, один из которых (*Juga*) распространен также в Неарктике. Из сем. *Melanopsidae* в области (в южной ее части) имеется всего лишь один монотипический род *Faunus*. Наконец, следует упомянуть сем. *A ssimineidae*, представленное подавляющим большинством родов, роды *Phaneta* и *Chamlongia* из сем. *Tornidae* и род *Clea* из сем. *Buccinidae* (встреченный также и в Эфиопской области).

Из легочных моллюсков в области довольно богато представлены *Lymnaeidae* (главным образом, подрод *Radix*) и *Planorbidae* (преимущественно триба *Segmentinini* из подсем. *Planorbinae*). Из *Balinidae* здесь обитают наиболее примитивные представители — с одной стороны, роды и виды подсем. *Miratestinae* (*Miratesta*, некоторые виды *Physastra*, *Glyp-tophysa*, *Protancylus*), а с другой — роды *Camptoceras* и *Culmenella*, наиболее примитивные в подсем. *Camptoceratinae*. Кроме того, здесь встре-

1!)1

чается род *Indoplanorbis* из подсем. *Bulininae*. Из других ягочаых моллюсков следует отметить лишь *Physa* и *Acrolovus*, обитающих в самых северных провинциях области.

до к рассмотрению фауны двустворчатых моллюсков области прежде всего нужно подчеркнуть наличие здесь пресноводных и эстуарных яред-сдзввний митилид (*Sinomytilus*, *Limn/opema*, *Brachj/edontes*), в других областях, за исключением Австралийской, пресноводных митилид нет.

Очень значительного богатства и разнообразия достигают в обааети наяды. Из сем. *Margaritiferae* для области эндемичны триба *Heudeanini* •III большинство родов подсем. *Pseudodontinae* (*Pseudodon*, *Monodontina*, *JVasnf*, *Obovalis*). Еще более богато представлены *Amblemidae*. Из этого «мейства две трибы и одно подсемейство андемичны для области (*Paq-reysiini*, *Охунaiini* и *Reetidantinae*), а две трибы представлены большим числом родов: *Lamprotulini* (все роды, кроме *Rhottiboidiana*) и *Caelaturini* {роды *Contradens*, *Sprickia* и *Pressidens*). Наконец, из сем. *Iftn(Aiidae* встречается 5 подсемейств из 6, причем два (*Lamellidentinae* и *Лсгйгсо-stin^e*) эндемичны для области, а из двух других здесь обитает большинство родов: из подсем. *Anodontinae* 11 родов (*Prohyriopsis*, *Nipponihyria*, *ffyrwpfis*, *Smohyriopsis*, *Arconaia*, *Chamberlainia*, *Cristaria*, *Lepidodesrnei*, *PletplGiphus*, *Anemina*, *Sinanodonta*), из подсем. *Unianinae* 5 родов (*Cunpop' sis*, *Hhombuniopsis*, *Lanceolaria*, *Pronodularia*, *Nodulario*). Лишь подсем. *Pseadftnodontinae* представлено только тремя эндемичными и, ло-види-мому, самыми примитивными в подсемействе родами (*Physunio*, *Lens* и *Pilsbryoconcha*). Из *Hyriidae* области свойствен лишь один род *Hwiisa-lasma*, составляющий особое подсемейство *Hemisolasminae*.

Очень разнообразны в пределах области представители сем. *Corbicalidae*. Здесь встречаются роды *Geloina*, *Villorita*, *Batiw*, *Cyrenobatissa*, *Cyreno-dfswx* и *Corbie-ula*, причем первые пять андемичаы, а шестой представлен бол&щннством видов. *Pisidiidae*, обитающие в обааети, принадлежат исключительно к широко распространенным родам *Sphaerinova*, *Afro-pisidium* и *Odhneripisidium*.

Наконец, для эстуариев области характерны *Glaucomya* (*Glaworwmi-dae*), *Tany siphon* (*Mdctridae*), *Novaculina*, *Neosolen* (*Solenidae*), *Soletellina*, *Psammotellina* (*Psammobiidae*), *Potamocorbula* (*Aloididae*) и *MARtesia* (*Phola-didae*).

Как легко можно заметить," в области крайне богато представлены и^ палео-, мезо- и неолимнические группы. Первые (*Bellamyinae*, *Val-vatidae*, *Pile.*, *fSithyniinae*, *Pisidiidae*) включают много родов, эндемичных для области, причем для двуз; названных подсемейств область является центром наибольшего разнообразия родов. Среди мезолимнических моллюсков (*Thiaridae*, *Pachyehilidae*, *Paludomidae*, *Melaaapsidae*, *Margaritiferae*, *Amblemidae*, *Unionidae*, *Hyriidae*^ *Corbicula*) встречается у?ке много азиатско-африканских родов, однако все же *Thiaridae* и большинство наяд представлены значительным количеством эндемичных под\* семейств, триб и родов. Наконец, многочисленны неолимнические группы (*JVeritidae*, *Tornidae*, *Fairbankiidae*, *Buccinidae*, *Mytilidae*, *CorbHsalidae*, *Giffuconomidae*, *Psammobiidae*, *Solenidae*, *Aloididae*, *Pholadidae*) представлены или эндемичными родами и видами, причем наибольшее их разнообразие наблюдается на юго-востоке области, или афро-йидо-австра-лийскими родами и даже видами, что обусловлено приурачеиноятыо распространения неолимнических моллюсков Сино-Индийской области к берегам Индовестпацифики.

Среди вторичноводных моллюсков преимущественно сино-индийской можно считать лишь трибу *Segmentinini*; другие группы легочных моллюсков представлены в области небогато и наибольшего разнообразия достигли в соседних областях.

### История малакофауны

Появление пресноводных малакофаун современного типа на обширных территориях Азии, так же как, по-видимому, и на других континентах, следует датировать серединой мезозоя. Судя по имеющимся палеонтологическим данным (Мартинсон, 1961б; Колесников, 1964), вся Северная Азия сплошь до Урала и Прикаспия на запад, а на юг включая по меньшей мере Монголию в ранней и средней юре была населена богатой и относительно однородной фауной, в которой преобладают представители двух родов сем. *Ferganoconchidae* и нескольких родов сем. *Pseudocardiniidae*. Оба семейства известны только из Азии и вымирают в середине мезозоя. Из групп, проявляющих некоторое родство с современными, здесь имеются только *Bithynla*. Менее ясно родство с ныне живущими формами наяд, описанных И. В. Лебедевым (1958) из юры Чулымо-Енисейского бассейна. Все они несомненно относятся к самостоятельным родам (*Itatia*, *Tchulymi-concha*, *Sibirinaia*, *Proarcidopsis*), проявляющим некоторую близость к сем. *Margaritiferidae*. Интересно, что часть этих родов доживает до позднего мела.

В поздней юре и в мелу в массе появляются представители современных семейств; часть форм относится к вымершим родам, а часть—даже к современным. Это связано с двумя причинами: во-первых, с вымиранием ниже- и средне-мезозойских групп моллюсков, из которых остаются немногие, составляющие современные палеолимитический и вторичноводный комплексы, и во-вторых, с постепенным расселением и-мезолимитических форм, которые ранее в силу их ограниченного распространения попадались в отложениях крайне редко. В меловых отложениях Восточной Сибири, Средней Азии, Монголии, Китая и Японии (Suzuki, 1949; Мартинсон, 1961б; Колесников, 1964) появляются уже в большом числе виды надсем. *Unionoidea* (вымершее семейство *Trigonioididae* и ныне живущие *Margaritiferidae*, *Amblemidae* и *Unionidae*), надсем. *Pisidioidea* (вымершее семейство *Neomiodontidae*) и семейства *Vivipandae*, *Valuatidae*, *Bithyniidae*, *Littoridinidae*, *Physidae*. Западной границей всех этих фаун был морской пролив, проходивший в юрское и раннемеловое время по востоку Восточноевропейской равнины, а позже, в палеогене — по западу Западносибирской низменности (рис. 25).

Наряду со значительным сходством меловых фаун перечисленных частей Азии можно наметить и некоторые различия между ними. Так, в Сибири отсутствуют роды несомненно тропического происхождения:

*Brotiopsis*, *Melanoides*, *Siragimelania*, *Schistodesmus*. Фауну Ферганы, несмотря на немногочисленность находок, все же можно считать более близкой к китайской, чем к сибирской, в пользу чего говорит и наличие некоторых родов, общих для мела Ферганы и Китая (например, *Martin-wnella* и *Trigonioides*).

Какими особенностями обладала в меловое время фауна юга Азии, сказать трудно в связи с крайней малочисленностью палеонтологических данных. Однако все же можно отметить, что фауна крайнего юго-востока континента была сходна с восточноазиатской, но заметно богаче, главным образом за счет мезолимитических родов, которые можно связать с современными группами, населяющими тропики Азии (Icke a. Martin, '1906).

Данных по верхнемезозойским и нижнекайнозойским моллюскам Индостана пока еще очень мало. Из мела Индии, например, описаны (Prashad, 1922, 1927; Vredenburg a. Prashad, 1922) три вида *Indonaia*, два *Bithyniidae*, *Lamellidens*, *Parreysia latouchei* Vg. et Prash. Немногим больший список приведен для эоцена Пакистана (Eames, 1952). Он включает *La-nistes (Pseudoceratodes) kohaticus* (Eames), родственник африканским *Pilidae*, 3 вида «*Aplexa*», из которых по меньшей мере один крайне сходен

Рис. 25. Палеогеография Азии в конце мезозоя и начале кайнозоя (по Сеницыну, 1962). Суша заштрихована.

А — поздний мел (турон—сенон).

с *Afrophysa waterloti* (Germ.) и два вида «*Planorbis*», вероятно принадлежащие к роду *Biomphalaria*. Эти очень скудные данные позволяют все же отметить заметную связь эоценовых палеолимитических и вторично-водных моллюсков юга Азии с африканскими. Напротив, мезолимитические формы уже в мелу представлены родственниками тех групп, которые населяют эту часть Азии и ныне.

Такой же вывод можно сделать, анализируя и современную фауну. Большинство восточноазиатских родов палеолимитических моллюсков отсутствует в Индии (за исключением такого пограничного района, как нижняя часть бассейна Ганга). Например, из богато представленного в Сино-Индийской области подсем. *Bellamyinae* в Индии обитает только индо-африканский род *Bellamya*, из подсем. *Bithyniinae* — только широко распространенный на юге Азии род *Allocinma*, да эндемичные для Индостана *Sataria*, *Parabithynia* и *Mysorella*. При этом можно предполагать, что индо-африканское фаунистическое сходство в мезозое и в начале кайнозоя было большим, чем ныне.

Рис. 25 (продолжение). Б — поздний олигоцен.

Таким образом, в силу огромных размеров Азиатского континента появившаяся в позднем мезозое пресноводная фауна довольно быстро становится неоднородной, появляются роды, эндемичные для больших участков Азии. Проявляется, видимо, в некоторой степени и широтная зональность, выражающаяся в обеднении фауны к северу и в приуроченности некоторых родов к южным районам

континента. Интересно, что это эе группы, которые и ныне приурочены к тропическим районам. Напротив, на юге Азии в то же время, вероятно, происходил процесс сближения и как бы «слияния» фаун, различавшихся ранее более сильно. Этот процесс можно связывать с исчезновением морских заливов, отделявших Декан с севера от Азиатского континента.

О фаунистическом обмене с Европой на протяжении позднего мезозоя мы также знаем очень мало. Можно отметить, что в европейской фауне имеются группы, связывающиеся с китайскими. Поскольку они в палеогене уже были широко распространены в Европе, то, по-видимому, их проникновение туда следует датировать мезозоем. При этом часть групп связывается с собственно китайскими и отсутствующими в Индии (*Bi-thynia*, *Unioninae*, *Lamprotulini*), тогда как другая — со свойственными южному побережью континента (*Faunus*). Соответственно этому можно наметить два пути проникновения азиатских групп в Европу: первый — из внутренних областей Китая через Среднюю и Переднюю Азию и, быть может, север Африки на юг Европы и второй — вдоль северного берега Индийского океана и Тетиса. Первый свойствен в основном палеолимитическим и вторичноводным группам, а также части а-мезолимитических, второй — почти исключительно мезолимитическим формам.

Достоверных примеров проникновения пресноводных моллюсков из Европы в Азию в мезозое пока нет, но вот обмен фаунами между Азией и Северной Америкой требует специального рассмотрения. Лучшим доказательством такого обмена служит наличие в мезозое Америки представителей сем. *Amblemidae*, наиболее примитивные представители которого обитают и донныне на востоке и юго-востоке Азии. Кроме того, в Северной Америке обитают высшие представители подсем. *Camptoceratinae*, низшие представители которого (*Culmenella*) населяют восток и юго-восток Азии (рис. 9), здесь же имеется и подсем. *Miratestinae*, от которого *Camptoceratinae* несомненно происходят. Свидетельством такой миграции из Азии в мезозое служит наличие в юре США. рода *Graphophysa*, несомненно близкого к азиатским *Culmenella* и *Pseudophysa* и далекого от современных американских представителей подсемейства. Об этой же связи говорит и близость *Lanistes* (?) *kobayashii* Suzuki к описанному с востока США роду *Mesolanistes* Yen.

Судя по палеогеографическим данным (Schuchert, 1955; Сеницын, 1962), берингийская связь между Азией и Америкой в течение мезозоя неоднократно возникала и вновь прерывалась. Именно этим путем могли проникнуть в Америку булиниды. Что же касается наяд, в частности *Amblemidae*, то здесь пока что нельзя исключить и другой путь, а именно независимое внедрение в пресные воды из прибрежных солоноватых водоемов, ибо объяснить почти одновременное появление во второй половине мезозоя целой серии родов амблемид на разных материках (Азия, Северная Америка, Африка) нельзя без допущения того, что примитивные представители семейства обитали в море или в солоноватых водоемах прибрежий и расселялись вдоль берегов.

Несмотря на то что палеогеновые фауны Азии известны заметно хуже, чем позднемезозойские, все же можно заметить, как продолжается та же описанная выше основная линия развития. По родовому составу палеогеновая фауна севера Азии проявляет близость к позднемезозойской: также представлены роды *Sinotaia*, *Bithynia*; роды *Sibiropyrgula* и *Oncomelania*, по-видимому, можно связывать с мезозойскими *Probaicalia*, *Itomelania* и другими, а род *Cipangopaludina* несомненно близок к *Bellamyia* и *Sinotaia*. С другой стороны, состав фауны двустворчатых моллюсков заметно изменился. Полностью исчезают тригониоидиды, но зато резко увеличивается разнообразие наяд. Если последние в позднем мезозое почти не проникали далеко на север Азии, то в начале кайнозоя здесь уже имелись эндемичные надсемейства и роды. Другой особенностью кайнозойских малакофаун севера Азии можно считать появление бай-калийид и бенедикциид. Если в мезозое из тех групп, которые мы ныне относим к мезолимитическому комплексу, были только а-мезолимитические (наяды и тиарида), то в начале кайнозоя появляются и (3-мезолимитические. Сейчас трудно сказать, какие приморские районы были очагами их вселения в пресные воды, нет даже полной уверенности, что все моллюски, описанные как байкалийиды, действительно относятся к сем. *Baicaliidae*, но все же можно предположить, что вселение, по крайней мере, 'бенедикциид' произошло на восточном побережье Азии.

Если мы сравним палеогеновые фауны моллюсков Сибири и востока Азии, то увидим, что различия между малакофаунами этих частей континента еще более возрастают. На юге Западной Сибири и в Казахстане (Мартинсон и Попова, 1959; Богачев, 1961а, 1961в; Николаев, 1963) формируется комплекс эндемичных родов, не проникающих далее на восток. К их числу, например, относится род *Heterumo* (*Acuticostmae*), свойственный Западной Сибири вплоть до плиоцена, а также крайне своеобразные, толстостенные *Bellamyinae*—*Turgaja*. Кроме того, В. А. Николаев считает, что в это время уже появляется ряд видов, характерных для плиоцена Западной Сибири и выделяемых нами в роды *Bogatschevinaia*, *Sibirumo* и некоторые другие. ЛЗ восточной Азии-(СигиИ, 1949), и в частности на Дальнем Востоке СССР (Suzuki, 1949; Попова, 1964), в палеогене была распространена фауна, представленная почти исключительно родами, живущими и ныне в водоемах Японии и Китая (*Dahunnaia*, *Sina-nodonta*, *Cristana*, *Lepidodesma*, *Hynopsis*, *Arconaia*, *Cuneopsis*, *Lanceo-lana*, *Nodiularia*, *Inversidea*, *Corbicula*, *Cipangopaludina*, *Sinotaia*, *Serni-sulcaspira* и другие) — отличия от современных фаун заключались лишь в видовом составе.

Таким образом в палеогеновой истории фауны севера Азии наблюдаются те же тенденции, которые наметились еще в конце мезозоя. Весь континент (рис. 25, Б) населяет единая фауна, которая в разных его частях представлена хорошо обособленными вариантами. Один из них — западносибирская фауна — расселен на территории юга нынешней Западной Сибири и Казахстана; другой — китайская фауна — на Дальнем Востоке СССР, в Японии и на севере Китая. По-видимому (опять же в силу дальнейшего развития наметившихся в мезозое тенденций), в Восточной Сибири в это время обитала своя восточносибирская фауна; однако ее остатки еще ожидают палеонтологических исследований.

Существует одно свидетельство азиатско-американского фаунистического обмена в самом начале палеогена (Modell, 1957) из *эоценовых* отложений запада США (Вашингтон, Калифорния) описан *Cuneopsis transpacificus* Am. et Hann.—представитель рода, широко распространенного в меловых и палеогеновых отложениях Восточной Азии. В пользу такого обмена говорит и появление в палеогене представителей рода *Dahunnaia* по обоим берегам северной части Тихого океана. Наконец, именно расселением на рубеже мела и палеогена и в течение нижнего палеогена можно объяснить появление в Азии представителей американского рода *Juga* и появление в Америке представителей рода *Pomatiopsis*, несомненно связанного с азиатскими *Oncomelama*.

В миоцене Сибири комплексы моллюсков восточноазиатской природы достигают наибольшего расцвета. В Западной Сибири этим временем (Николаев, 1963) датируется богатая фауна, содержащая много эндемичных родов — *Heterumo*, *Bogatcheuinaia*, *Sibirunio*, *Tuberunio*, *Sculptunio*, *Limnoscapha* и другие. В то же время сюда (очевидно, после исчезновения в олигоцене морского пролива между Европой и Азией) начинают проникать и формы европейского происхождения. Так, в миоплиоценовых отложениях горного Алтая (Девяткин и Старобогатов, 1961)<sup>1</sup> обнаружены *Valvata* (*Cincinna*) и *Armiger* наряду с таким типично восточноазиатским родом, как *Sinotaia*.

В отличие от Западной в Восточной Сибири европейское влияние почти не сказывается. Описанная из южнобайкальской котловины

<sup>x</sup> Датировка отложений, приведенная в упомянутой статье, нам теперь представляется несколько завышенной. По-видимому, эти отложения охватывают большой отрезок времени от миоцена до позднего плиоцена, причем обнажения вскрыта верхняя часть толщи.

и Ангаро-Ленского водораздела (Раммельмейер, 1940; Мартинсон, 1951, 1954, 1956; Попова, 1964; Хуан-Бао-юй, 1964) богатейшая миоценовая фауна почти полностью представлена современными китайскими и амурскими родами (*Cipangopaludina*, *Sindfflia*, *Polypylis*, *Dahurinaia*, *Lampro-tula*, *Acuticosta*, *Pseudobaphia*, *Hyriopsis*, *Sinohyriopsis*, *Nipponihyria*, *Lepidodesma*, *Cristaria*, *Sinanodonta*, *Nodularia*, *Lanceolaria*). Есть, правда, тут и несколько вымерших родов, часть из которых (например, *Tulotomoides*) также известна в ископаемом состоянии из Китая, тогда как другие (например, *Baicalinaia*) за пределами упомянутых сибирских местонахождений неизвестны.

В плиоцене фауна Западной Сибири приобретает еще более отчетливо смешанный характер: наряду с основной частью безусловно восточно-азиатских (*Anulotaia*, *Sinotaia*, *Oncomelania*, наяды), здесь были и элементы несомненно европейского происхождения: *Valvata piscinalis* (Mull.), *Borysthenia pronaticina* (Lindh.), *Bithynia tentaculata* (L.).

Смешанный характер фауны, вероятно, объясняется усилившимся с конца палеогена, когда исчез западносибирский пролив, проникновением европейских элементов на восток. Интересно, что тувинская плиоценовая фауна содержит меньше европейских элементов, но в ней появляются уже современные восточносибирские (например, подрод *Sibirovalvata*).

По-видимому, в плиоцене в то время, как западносибирская фауна обогащалась европейскими элементами, восточносибирская приобретала ряд форм как европейского, так и американского происхождения, составивших впоследствии основу эндемичной фауны северо-востока Азии.

Некоторым свидетельством своеобразия развития восточносибирской фауны служат материалы из нижнего плейстоцена Тункинской котловины (сборы Э. Н. Равского и С. М. Поповой). Здесь наряду с видами, ныне обитающими в Восточной Сибири, встретились *Helicorbis suffunensis* Starob., *Polypylis hemisphaerula* (Venz.) и новый вид рода *Planorbis*.

В то время, как западносибирский и восточносибирский варианты китайско-сибирской фауны в неогене меняли и состав и структуру, более южные районы (бассейн Амура, Япония) остаются населенными той фауной, которую мы теперь обозначаем как китайскую. Это ясно видно из обширного сводного списка неогеновой фауны Китая и Японии (Suzuki, 1949). Список, по крайней мере по родовому составу, мало отличается от современной китайской фауны. Юг Китая, в частности Юньнань, в добавление к современным формам и их ближайшим родичам был населен некоторыми представителями родов, свойственных ныне только Индокитаю (*Idyopomus*, *Eyriesia*), и вымерших родов (*Tulotomoides*, *Kwangsispira*, *Pseudophysa*).

О неогеновом фаунистическом обмене между Азией и Северной Америкой можно сказать пока, к сожалению, довольно мало. Существование в течение всего третичного периода (лишь с перерывами на очень короткое время) сухопутного соединения между двумя названными материками несомненно способствовало такому обмену, но свидетельств его наличия, особенно палеонтологических, весьма мало. К числу последних относится находка одного вида восточноазиатского рода *Lanceolaria* в миоценовых отложениях Аляски (Modell, 1957). Несколько больше можно сказать, обсуждая современные фауны северо-востока Азии, что сделано выше, при анализе истории фауны Палеарктической области.

### Районирование

Сино-Индийская область, протянувшаяся от экватора до 55° с. ш., в зоогеографическом отношении крайне неоднородна, что заставляет нас вслед за Л. С. Бергом делить ее на три подобласти: Амуро-Японскую, Китайскую и Индо-Малайскую.

Амуро-японская подобласть

Амуро-Японская подобласть включает бассейны Амура, Ляохэ, рек Советского Приморья, Корейского полуострова, а также водоемы Сахалина, Курильских и Японских островов.

Характерная особенность подобласти — смешанный («переходный») тип фауны. Наряду с преобладающими здесь сино-индийскими группами имеется и немало видов, относящихся к палеарктическим или голарктическим родам и под родам. Эти виды можно разделить на три группы.

Во-первых, это широко распространенные в Палеарктике виды или эндемичные подвиды и виды, принадлежащие к широко распространенным палеарктическим или голарктическим родам, под родам и группам видов.

• Сюда относятся *Physa fontinalis* (L.) и оба встречающихся в бассейне Амура вида рода *Acroloxus*, *Lymnaea auricularia plicatula* (Bens.), *L. peregra* (Miill.) и *L. truncatula* (Mull.) и, вероятно, ряд пизидиид.

Во-вторых, это европейско-амурские элементы, ныне не преследуемые в Восточной Сибири или заходящие туда не дальше бассейна Лены. К ним относится *Aplexa hypnorum* (L.), полностью отсутствующая в Восточной Сибири, и *Sphaerium radiatum* West., а также, вероятно, еще несколько пизидиид.

В-третьих, это восточносибирские элементы — виды, основной частью ареала которых является Восточная Сибирь, или эндемичные виды,

• близкие к восточносибирским. Сюда относятся *Valvata japonica* Mart., *V. sibirica* Midd., *Bithynia contortrix ussuriensis* Buttn. et Ehrm., *Lymnaea liogyra* West., *L. eversa* Mts. Сюда же примыкают, составляя как бы переходную группу между восточносибирскими и сино-индийскими элементами, восточносибирские виды сино-индийского происхождения. Примером таких видов может служить *Kolymorbis angarensis* (Dyb. et Gr.) (syn. *K. maacki* Star. et Str.); возможно, сюда же, а не в предыдущую группу следует относить и *Bithynia contortrix ussuriensis* Buttn. et Ehrm.

В какой-то мере в Амуро-Японской подобласти представлены и американские (неарктические) элементы. Строго говоря здесь имеется только один вид, вселившийся из Неарктики — *Anodonta beringiana* Midd.;

относительно *Sphaerina compressa* (Mouss.) и дальневосточных маргарити-ферид *Dahurinaia* это сказать уже труднее, а систематическое положение *Ammicola myiadii* Habe нуждается в уточнении. В целом, однако, роль неарктического элемента здесь едва ли больше, чем в фауне всей области.

Сино-индийские элементы в этой подобласти представлены беднее, чем в Китайской, но все же их подавляющее большинство. Сем. *Vivipandae* представлено восточноазиатским родом *Cipangopaludina* и эндемичным родом *Heterogen*; *Bithyniidae* — родами *Parafossarulus* (сино-индийским), *Akyoshia* и *Moria* (эндемиками). Из *Littoridinidae* для подобласти эндеми-чен род *Blanfordia*, а кроме того, здесь имеется китайский род *Oncomelania. fairbankiidae* представлены тремя эндемичными родами (*Wakauria*, *f. luviocingula* и *Sinusicola*). В отличие от остальных частей области здесь полностью отсутствуют *Thiaridae*, зато *Pachychilidae* многочисленны и представлены китайско-американским родом *Juga* и китайско-амурским *Semisulcospira*. Из легочных моллюсков для подобласти характерны род *Culmenella* и некоторые широко распространенные на востоке Азии роды планорбид (*Helicorbis*, *Polypylis*). Двустворчатые моллюски представлены китайско-амурскими родами (*Nodularia*, *Pronodularia*, *Lanceolaria* (с эндемичным подродом *Pericylindrica*), *Cristaria*, *Sinanodonta*, *Anemina*, *Pletolophus*) и эндемичными родами (*Nipponihyria*, *Obovalis*), а также немногочисленными видами *Corbicula*.

Четыре провинции, на которые мы разделяем подобласть, примерно равноценны и не могут быть как-либо сгруппированы. Можно лишь отметить, что фауна самой северной из провинций — Амурской более бедна сино-индийскими элементами.

**Амурская провинция** (АМ) охватывает всю континентальную часть подобласти, кроме п-ова Корея и бассейна Ляохэ, а также о. Сахалин, исключая, возможно, крайний юг. Для провинции характерны *Cipangopaludina praerosa* (Gerst.), *C. ussuriensis* (Gerst.), *Parafossarulus manchouricus manchouricus* (Mouss.), *Semisulcospira laevigata* (Gerst.), *Lymnaea liogyra* West., *L. auricularia plicatula* Bens, *Helicorbis suifunensis* Starob. <sup>1</sup> *Culmenella rezvoji* (Lindh.), *Dahurinaia dahurica* (Midd.), *Nodularia schrencki* West., *Lanceolaria cylindrical*. (Simps.). Только сюда заходят палеарктические и восточносибирские виды: *Physa fontinalis* (L.), *Aplexa hypnorum* (L.), *Lymnaea eversa* Mart., *Kolymorbis angarensis* (Dyb. et Gr.).

**Корейская провинция** (КОР) включает п-ов Корея, Ляодунский полуостров и бассейн Ляохэ. Провинция характеризуется наличием некоторых китайских видов, в частности *Cipangopaludina chinensis* (Gray). Имеются здесь и эндемичные виды (*Semisulcospira gottschei* (Mart.), *S. nodiperda* (Mart.), *S. multisculpta* (Mart.), »S'. coreana (Mart.), *S. forticosta* (Mart.), *S. tegulata* (Mart.), *Juga nodifila* (Mart.)), а из двустворчатых моллюсков — *Lamprotula coreana* (Mart.), *L. gottschei* (Mart.), *Nodularia pliculosa* (Mart.).

В силу пограничного положения провинции ее фауна — как бы переходная между фаунами Амуро-Японской и Китайской подобластей, причем влияние китайской фауны особенно чувствуется в западной части провинции.

**Японская провинция** (ЯП) включает водоемы Японских островов (за исключением оз. Бива) и, по крайней мере, южных островов Курильской гряды. Это — наиболее богатая провинция подобласти. К числу ее эндемиков можно отнести *Cipangopaludina malleata* (Reeve), *C. abbreviata* (Reeve), *C. japonica* (Frff.), *Angulyagra iwakawae* (Pils.), *Sino-taia* (?) *sclateri* (Frff.), *S. (?) h-istrica* (Gould). Богата здесь фауна - *Tsun-catelloidea*, причем заметно преобладают представители сем. *Littoridini' dae*. Из этой группы следует указать эндемичный род *Blanfordia*, несколько видов *Hypsobia* и *Oncomelania nosophora* (Robs.). *Bithyniidae*-представлены небольшим числом видов: это — в первую очередь *Parafossarulus manchouricus japonicus* (Pils.) и два эндемичных пещерных рода *Akiyoshia* и *Moria*. Имеется здесь и несколько эндемичных видов *Semisulcospira* (*Pachychilidae*), например *S. kurodai* Kaj. et Habe. Из легочных моллюсков эндемики — *Culmenella prashadi* Clench, *Camptoceras hirasei* Walk., а из двустворчатых моллюсков — роды *Obovalis*, *Inver-sidens* и ряд видов и подвидов из широко распространенных родов

{*Plefolophus discoides reinianus* (Mart.), *Anemina japonica* (Cless.), *Sinano-donta lauta* (Mart.), *Nipponihyria schlegeli* (Mart.), *Lanceolaria oxyrhyncha* (Mart.), *Pronodularia japonensis* (Lea), *P. haconensis* (Iher.)}.

В связи с географическим положением провинции здесь очень многочисленны неолимнические и супралиторальные моллюски, связанные с морскими побережьями. Среди них можно отметить два эндемичных рода сем. *Fairbankiidae* (*Wakauria* и *Sinusicola*) и значительное число видов сем. *Assiminaeidae*.

Северная часть провинции (Курилы, Хоккайдо) несколько обособлена в связи с наличием здесь некоторых континентальных и сахалинских элементов {*Valvata sibirica* Midd., *Anodonta beringiana taranetzi* Shad., *Dahurinaia sachalinensis* (Shad.)}.

**Биванская провинция** (БИВ) ограничена акваторией оз. Бива (площадь 716 км<sup>2</sup>, максимальная глубина 97 м), в фауне которого наблюдается значительный эндемизм. Из моллюсков следует отметить *Heterogen longi-spira* (Sp.), *Valvata biwanensis* Prest., *Semisulcospira biwae* (Kob.), *S. decipiens* (West.), *iS. nipponica* (Sm.), *Lymnaea onychia* West., *Anisus (Gyraulus) biwaensis* (Prest.), *Nodularia biwae* (Kob.), *N. reiniana* (Kob.). Кроме того, в эту провинцию проникают и японские виды: *Cipangopaludina malleata* (Reeve), *Semisulcospira libertina* (Gould), *Nipponihyria schlegeli* (Mart.), *Pronodularia japonensis* (Lea) и некоторые другие.

#### Китайская подобласть

Китайская подобласть включает бассейны рек Китая (южнее Ляохэ) и севера ДРВ, а также острова Рюкю, Тайвань и Хайнань. В числе особенностей подобласти можно отметить наличие ряда эндемичных родов вивипарид (*Sinotaia*, *Rivulana*, *Margarya*). Из *Truncatelloidea* для подобласти характерны роды *Parafossarulus*, *Tricula*, *Paraprososthenia* (отдельные виды этих родов встречаются и за пределами подобласти), а также эндемичные роды *Delavaya*, *Taihua*, *Fenouilia*, *Lithoglyphopsis*. Очень своеобразно здесь представлен отр. *Entomostoma*. В отличие от Индо-Малайской подобласти здесь резко преобладают виды сем. *Pachy-chilidae*, принадлежащие к родам *Juga* и *Semisulcospira*. Представителей сем. *Thiaridae* здесь много меньше, хотя и принадлежат они к нескольким родам. Они ограничены в своем распространении самыми южными провинциями подобласти. Из легочных моллюсков можно отметить *Lymnaea swinhoei* H. Ad. и род *Polypilis*, заходящий, впрочем, и в Амуро-Японскую подобласть. К числу негативных особенностей можно отнести отсутствие в четырех провинциях подобласти пилид (они имеются только в Северовьетнамской провинции) и отсутствие во всей подобласти рода *Faunus (Melanopsidae)*, весьма широко распространенных в пределах Индо-Малайской подобласти.

Из двустворчатых моллюсков для подобласти эндемичен ряд родов наяд, относящихся преимущественно к сем. *Unionidae*. Так здесь обитает большинство подсемейств: *Acuticostinae* (в том числе эндемики *Acuticosta*, *P. pseudobaphia*, *Protunio*, *Schistodesmus*), *Anodontinae* (в том числе эндемики *Arconaia*, *Lepidodesma* и *Pletolophus*) и *Unioninae* (в том числе эндемики *Cuneopsis* и *Rhombuniopsis*). Эти подсемейства, вместе с трибой *Lamprotu-lini* (сем. *Amblemidae*), представленной здесь эндемичными родами *Lamprotula*, *Diaurora*, *Parunio*, *Gibbosula*, можно считать, учитывая палеонтологические данные, сформировавшимися в Китайской подобласти и характерными для нее. Кроме них, здесь обитают эндемичные роды *Heudeana*, *Ptychorhynchus* и *Nasus (Margaritiferae)*. Из других групп двустворчатых моллюсков следует отметить значительное разнообразие видов рода *Corbicula* (при почти полном отсутствии остальных родов сем. *Corbiculidae*). О пизидидах подобласти почти ничего не известно.

Фауна моллюсков подобласть довольно монолитна; наиболее богата она в южных провинциях и постепенно обедняется к северу, почти не приобретая каких-либо северных элементов. В этой связи провинции подобласти невозможно как-либо объединить в надпровинции. Мы делим подобласть на пять провинций.

**Хуанхейская провинция** (ХНХ) занимает бассейн р. Хуанхэ. Фауна провинции состоит в значительной части из широко распространенных китайских видов: *Cipangopaludina chinensis* (Gray), *Sinotaia quadrata* (Bens.), *Parafossarulus stnatus* (Bens.), *P. longicornis* (Bens.), *P. erimius* (Fr.). Таких видов сравнительно немного, поэтому эта провинция наиболее бедна моллюсками из всех провинций подобласти. Из эндемиков можно отметить *Cipangopaludina chengtenensis* (Taki), *Parafossarulus zenii* P. et Yen.; здесь же широко распространен *Helicorbis cantori* (Gredl.), обитающий также в Амуро-Японской подобласти.

201

**Янцзыцзянская провинция** (ЯН) занимает бассейны р. Янцзы, рек Восточного Китая, впадающих в моря Тихого океана севернее тропика Рака, а также острова Рюкю и Тайвань. Для провинции характерен ряд видов *Rivularia*, прежде всего *R. porcelanea* (Kob.) и *R. ovum* Heude, а также *Cipangopaludina (?) rivularis* (Kob.), *Tricula minutoides* (Gredl.), *T. utaiensis* (Gredl.), *Parafossarulus sinensis* (Neum.), *P. woodi* Walk, *P. subangu-latus* (Mts.), а из пахилид — *Semisulcospira davidi* (Brot), *S. dolicho-stoma* Ann., *S. pacificans* (Heude), *Juga jacquetiana* (Heude), *J. joretiana* (Heude), *J. toucheana* (Heude), *J. moutoniana* (Heude) и некоторые другие. Довольно хорошо изучена фауна двустворчатых. Для провинции характерны роды *Ptychorhynchus*, *Diaurora*, *Pseudobaphia*, *Acuticosta*, *Nasus*, *Cuneopsis*, *Arconaia*. Кроме того, здесь имеется ряд эндемичных видов более широко распространенных родов: *Lamprotula*, *Parunio*, *Pletolophus* и других, а также несколько эндемичных видов *Corbicula*.

**Южнокитайская провинция** (ЮК) включает бассейны р. Сицзян и других рек крайнего юга Китая, а также водоемы о. Хайнань.

По богатству и разнообразию фауны моллюсков эта провинция может сравниться только с предыдущей. Здесь имеется значительное число эндемичных видов вивипарид — *Angulyagra polyzonata*

(Frf.), *A. wilhelmi* {Yen.}, *A. boettgeri* (Heude), *A. thersites* (Reeve), *A. acutecarinata* Kob. Кроме них, можно назвать ряд эндемичных *Truncatelloidea* — *Lithoglyphopsis liliputanus* (Gredl.), «*Bithynia*» *robusta* H. Ad. Здесь наряду с пахихилидами (*Semisulcospira trivolvus* Yen., *S. honkongensis* (Brot)) имеются и тиариды, как эндемичные (*Melanooides schmackeri* (Hartm.), *Antimelania swinhoei* (H. Ad.), *A. squamosa* Yen., *Sulcospira sinensis* (Reeve), *S. biconica* (Brot), *S. ebenina* (Brot), *S. hainanensis* (Brot)), так и распространенные широко в Индо-Малайской подобласти (*Sermyla tornatella* (Lea), *Melanooides scaber* (Mull.), *Antimelania variabilis* (Bens.)). Двустворчатые моллюски здесь представлены преимущественно широко распространенными видами (*Pletolophus discoideus* (Lea), *Sinohyriopsis cumingii* (Lea), *Heudeana murina* (Heude)).

**Юньнаньская провинция** (ЮНН) включает горные части бассейнов Иравади, Салуина, Меконга, Янцзы, Хонгхи, кроме самых верхних высокогорных частей бассейнов Салуина, Меконга и Янцзы, относящихся к Тибетской провинции Палеарктики. В малакофауне провинции отмечено значительное количество эндемиков, среди которых следует упомянуть роды *Margarya*, *Delavaya*, *Fenouillia*, *Rhombuniopsis*. Имеется немало и эндемичных видов, принадлежащих к другим родам. В первую очередь следует назвать *Cipangopaludina lecythoides* (Bens.), *C. ventri-cosa* (Heude), *Bellamya* (?) *doliaria* Gould, *Juga telonaria* (Heude), *Semisulcospira dulcis* (Fult.), *S. inflata* Tchou<sup>^</sup> et Tsi, *S. scrupea* (Fult.), *S. aubryana* (Heude), *S. vultuosa* (Fult.), а также ряд видов *Corbicula* (*C. praeterita* Heude, *C. ferruginea* Heude, *C. yunnanensis* Heude).

**Северовьетнамская провинция** (СВ) включает бассейны рек залива Бакбо (Тонкинское), в том числе средние и нижние части бассейна рек Хонгха и Да. Фауна провинции изучена довольно слабо. Можно отметить здесь наличие видов рода *Pila*, а из числа эндемичных видов следует назвать *Angulyagra duchieri* (Fisch. et D.), *Pachydrobia krempfi* (B. et D.), *P. duporti* (B. et D.), *Lithoglyphopsis tonkiniana* B. et D., *Sulcospira proteus* (B. et D.) и *S. reducta* (B. et D.).

Из двустворчатых моллюсков эндемичны для провинции роды *Pso-tunio*, *Gibbosula*, а также виды и подвиды *Pletolophus discoides inangulatus* Haas, *Oxynaia diespiter* (Mab.), *O. micheloti* (Mts.), *Lanceolaria fruhstoferi* (B. et D.) и *Pilsbryconcha suilla* (Mts.).

Индо-малайская подобласть

Индо-Малайская подобласть включает водоемы юга Афганистана, Пакистана, Индии, Индокитая и Малайского архипелага (до Молуккских островов включительно).

Эндемитами подобласти является большинство сино-индийских родов сем. *Viviparidae* (*Angulyagra*, *Eyriesia*, *Mekongia*, *Taia*, *Idiopomus*). Почти исключительно здесь распространены представители сем. *Pilidae* (один вид *Pila* имеется также в Северовьетнамской провинции Китайской подобласти). Эндемичны для подобласти и большинство сино-индийских родов сем. *Bithyniidae* (*Hydrobioides*, *Wattebledia*, *Sataria*, *Petroglyphus*, *Parabithynia* и некоторые другие). Только этой подобласти свойственны роды *Faunus* (*Melanopsidae*) и *Paludomus* (*Paludomidae*). В отличие от Китайской подобласти *Thiaridae* здесь много богаче и разнообразнее, чем *Pachychilidae*, и представлены видами всех сино-индийских родов. Из более широко распространенных легочных моллюсков для подобласти эндемичен лишь род *Indoplanorbis*; кроме этого, только здесь встречаются представители подсем. *Miratestinae*.

Еще более резко выделяется фауна двустворчатых моллюсков подобласти. Так, для нее эндемично подавляющее большинство родов подсем. *Pseudodontinae* (*Pseudodon*, *Monodontina*), а также подсемейства *Arci-dopsinae*, *Rectidentinae*, *Lamellidentinae*. Только в пределах этой подобласти встречаются представители подсемейств *Caelaturinae* (*Contradens*, *Sprickia*, *Indonaia*, *Nannonaid*) и *Pseudanodontinae* (*Physunio*, *Lens*, *Pilsbry-foncha*).

Кроме того, здесь имеется один род сем. *Hyriidae* (*Hemisolasma*) и, наконец, сем. *Corbiculidae*, представленное в остальных частях области лишь видами *Corbicula*, здесь включает также виды *Geloina*, *Villorita*, *Batissa*. Важная особенность подобласти — наличие значительного количества неолимнических моллюсков индоевстапифического происхождения. Кроме ряда родов и подродов сем. *Neritidae*, здесь можно отметить роды *Potamacmea* (*Tecturidae*), *Phaneta* (*Tornidae*), *Clea* (подроды *Clea* s. str. и *Anentome* — сем. *Buccinidae*), а также немногочисленных обитателей континентальных водоемов, принадлежащих к семействам *Arcidae*, *Glauconomidae*, *Solenidae*, *Pholadidae*, *Mastridae*.

По составу фауны подобласть можно разделить на 23 провинции, которые группируются в четыре надпровинции. Первая включает Индскую, Западногатскую, Деканскую, Южномалабарскую и Цейлонскую провинции, вторая — Гангскую, все провинции Индокитая, Суматранскую, Яванскую, Малозондскую и Калимантанскую, третья — три провинции, приуроченные к Филиппинским островам, и четвертая — три провинции о. Сулавеси и две Молуккские.

**Индская провинция** (ИНД) включает бассейн Инда (кроме высокогорных верховьев), водоемы равнинного побережья Аравийского моря, от устья Инда до Камбейского залива, запада Пакистана и крайнего юго-востока Афганистана. Фауна ее представлена в основном видами, широко распространенными в западных провинциях подобласти — *Bellamya dis-similis* (Mull.), *Paludomus tanschaurica* (Gm.), *Lymnaea luteola* Lam., *L. rufescens* Gray, *Parreysia flavidens* (Bens.), *Corbicula striatella* Desh. и значительно обеднена по сравнению с фауной соседних провинций. Можно, однако, отметить и несколько эндемичных видов и подвидов:

*Bellamya dissimilis sindica* (Nev.), *Culmenella subspinosa* (Ann. et Prsb.), *Polypilis* (?) *sindicus* (Bens.), *Lamellidens marginalis candaharica* (Hanl. et Theob.), *Corbicula cashmirensis* Desh.

С некоторым сомнением мы относим сюда же фауну нижних частей бассейна Гильменда. Здесь отмечены эндемичные виды индийской природы, например *Bellamya helmandica* (Ann.), *B. himlensis* (Kob.), *Lamellidens marginalis rhadineus* (Ann. et Pr.).

**Западногатская провинция** (ЗГТ) включает верхние горные части бассейнов Годавари и Кришны и северную часть Малабарского берега (Индия). К числу эндемиков провинции можно отнести *Pila nux* (Reeve), род *Sataria* с единственным видом *S. evezardi* (Blanf.), *Paludomus obesa* (Phil.) и *Cremnoconchus carinatus* (Lay). Эндемиком провинции следует считать и род *Arcidopsis*.

**Южномалабарская провинция** (ЮМБ) включает водоемы южной половины Малабарского берега и крайний юг Индии, примерно от 15° с. ш. до устья Маханади. Сюда же относятся горные верховья рек, текущих на восток с Западных Гатов южнее 15° с. ш. Фауна провинции содержит значительное количество эндемичных видов, подродов и родов: *Pila ma-labarica* (Phil.), *Allocinma travancorica* (Bens.), *Brotia huegeli* (Phil.), *Paludomus (Paludomus) rotunda* (Blant), *P. (P.) inflata* (Brot), *P. (P.) annandalei* Prest., подрод *Odontochasma* рода *Paludomus*, два вида рода *Cremnoconchus* и род *Pseudomulleria* с единственным видом *P. dalyi* (Sm.). Наконец, только здесь в пределах Индии встречаются представители рода *Vil-lorita*.

**Деканская провинция** (ДЕК) включает бассейны рек, протекающих по плоскогорью Декан на восток и юго-восток, а также бассейны рек Тапти и Нарбада. При значительном количестве включаемых сюда речных систем трудно думать, чтобы фауна по всей провинции была совершенно однородна, однако, к сожалению, имеющийся в литературе материал пока не позволяет говорить о различиях отдельных бассейнов. Можно наметить три района: крайний юг — водоемы Майсурского плато и побережья вплоть до устья р. Пеннару на севере, средняя часть — бассейны Кришны, Годавари, Маханади и Брахмани и север — бассейны Тапти и Нарбады (включая водоемы гор Виндхья и Сатпура). Данные о малакофауне имеются в основном для самого южного из этих трех районов. Здесь имеется несколько эндемичных видов — *Bellamya uariata* (Frf.), *Corbicula regularis* Prime, несколько видов, свойственных этому району и Цейлону — *Mysorella costigera* (Kust.), *Anisus hyptiocyclo* (Bens.), но большинство составляют виды, распространенные по всей Индии или, по крайней мере, в ее восточных частях — от Коромандельского берега до дельты Ганга—Брахмапутры — *Bellamya bengalensis*-(Lain.), *B. dissimilis* (Mull.), *Paludomus tanschaurica* (Gm.), *Lymnaea lu-teola* Lam., *L. rufescens* Gray, *Indoplanorbis exustus* (Desh.), *Parreysia cor-rugata* (Miill.), *Lamellidens marginalis* (Lam.), *L. corrianus* (Lea), или же, наконец, виды распространенные еще шире — *Melanoides tuberculatus* (Miill.), *Faunus ater* (L.) и другие. Один-два вида указываются как эндемики среднего района: *Parreysia wunnegungaensis* (Lea), *P. feddeni* (Theob.). Наконец, для северного из перечисленных районов сколь-нибудь характерных видов моллюсков вообще не приводится.

**Цейлонская провинция** (ЦЕЙ) включает водоемы о. Цейлона. При общем сходстве фауны этой провинции с фауной Деканской, выражающемся в наличии некоторого числа общих видов, например *Mysorella costigera* (Kust.), «*Anisus*» *hyptiocyclo* (Bens.) и ряда более широко распространенных видов, здесь имеется и значительное число эндемиков, относящихся прежде всего к роду *Paludomus*. Здесь обильно представлены виды под-рода *Paludomus* s. str. (*P. sphaerica* Dohrn., *P. constricta* Reeve, *P. fulgurata* Dohrn., *P. palustris* Lay. и другие), а также подавляющее большинство видов подрода *Philopotamis* — *P. decussata* Reeve, *P. bicincta* Reeve, *P. regalis* Lay., *P. nigricans* Reeve; кроме того, имеется и эндемич-ный подрод *Tanalia*. Из других групп моллюсков прежде всего следует отметить *Bellamya ceylonica* (Dohrn.) и некоторых *Pila*, например *P. carinata* (Swains.). Из двустворчатых моллюсков эндемичны для провинции *Lamellidens marginalis thwaitesi* (Lea) и несколько видов *Geloina*, в частности *G. tennentii* (HanL).

**Гангская провинция** (ГАН) включает большую часть бассейна Ганга (кроме высокогорных верховьев) и нижнюю часть бассейна Брахмапутры. Провинция очень богата моллюсками в связи с крайним разнообразием типов имеющихся здесь водоемов. Сюда входят и низко горные водоемы южного склона Гималаев, Ассама, плато Малва и северных склонов гор Виндхья и водоемы востока Индо-Гангской низменности И обширная система водоемов разной солености в дельте Ганга—Брахмапутры. Пограничное положение провинции между районами распространения индо-станского и индокитайско-малайского фаунистического комплексов также обуславливает значительное разнообразие фауны.

Из вивипарид, кроме широко распространенных *Bellamya a bengalensis* (Lam.) и *B. dissimilis* (Mull.), здесь имеются эндемичные *B. crassa* (Hutt.), *Angulyagra oxytropis* (Bens.) и *A. microchaetophora* (Ann.); из *Pilidae* эндемична для провинции *Pila maura* (Reeve). Здесь же обитают четыре эндемичных вида *Truncatelloidea* — *Digoniostoma cerameopoma* (Bens.), *D. pul-chella* (Bens.), *Allocinma orcula* (Bens.) (*Bithyniidae*) и *Tricula montana* (Bens.) (*Littoridinidae*). Палюдомиды представлены эндемичными видами широко распространенного в Индии рода *Paludomus* {*P. globulosa* (Gray), *P. ze-ticulata* Blanf., *P. maurus* Reeve, *P. baccula* Reeve и другими). Очень заметного разнообразия достигают *Thiaridae*. Здесь обитают *Antimelania costula* (Raf.), распространенная довольно широко по Индокитаю и Малайскому архи-пелагу, и эндемичные *A. menkeana* (Lea), *A. spinata* (G.-A.) и *A. goodwini* (Brot), а также *Brotia assamensis* (Nev.).

Легочные моллюски в большинстве случаев не эндемичны для провинции. Однако пока только здесь обнаружены два вида *Camptoceras* — *C. terebra* Bens., *C. austeni* Blanf. и *Culmenella lineata* (Blanf.). Разнообразна фауна двустворчатых моллюсков провинции. Здесь имеется ряд эндемичных видов *Indonaia* — *I. scobina* (Haul.), *I. theobaldi* (Prest.) и *I. lima* (Simps.). Лишь обитающие здесь *I. bonneaudi* (Eyd.) и *I. occata* (Lea) выходят за пределы провинции. Из рода *Lamellidens* эндемичен *L. consob-rinus*. Для провинции характерны также несколько видов *Parreysia* — *P. smaragdites* (Bens.), *P. corbis* (HanL), *P. sikkimensis* (Lea). Кроме этого, здесь имеется и эндемичный род наяд *Hemisolasma (Hyriidae)*. Из *Coz-biculidae* здесь представлены несколько видов *Corbicula*, в частности *C. bengalensis* Desh. В связи со значительным развитием солоноватых водоемов, малакофауна провинции включает большое число неолимнических видов, часть из которых эндемична: *Scaphula celox* Bens., *Tanyisiphon rivalis* (Bens.), *Novaculina gangetica* (Bens.).

**Бирманская провинция** (БИР) включает среднюю и нижнюю части бассейна Иравади. Фауна ее столь же богата, как и фауна соседней Гангской провинции, и имеет ряд общих с ней видов — *Lamellidens marginalis* (Lam.), *Indonaia bonneaudi* (Eyd.) и некоторые другие. Число эндемиков здесь также довольно значительно. Из них нужно в первую очередь отметить *Bellamy a siamensis burmanica* (Nev.), *Idiopomus henzadensis* (Pils.), *Pila winkleyi* Pils., *Hydrobioides turrata* (Bl.), *H. moreletiana* (Nev.), *Paludomus burmanica* Nev., *Antimelania gloriosa* (Anth.), *A. humerosa* (Gould), а из двустворчатых моллюсков — *Radiatula crispisulcata* (Bens.), подрод *Trigonodon* рода *Pseudodon* и ряд видов *Parreysia* и *Lamellidens* {*Parreysia burmana* (Blanf.), *P. pernodulosa* (Prest.), *Lamellidens canefrianus* Simps.), а также *Monodontina aua* (Theob.).

**Шаньская провинция** (ШАН) занимает нижнюю часть бассейна Са-луина. Малакофауна провинции довольно разнообразна и богата эндемиками, в числе которых можно упомянуть виды эндемичного рода *Taia* (*T. naticoides* (Theob.), *T. crassicalosa* Ann. et Rao, *T. shanensis* (Kob.), *T. elitoral* Ann., *T. intha* Ann., *T. theobaldi* (Kob.)), а также *Hydrobioides-nassa* (Theob.), *H. diperistoma* Ann. et Rao, *Parafossarulus nana* Ann., *Pa-rabithynia physcus* (Ann.), *Tricula horae* Ann. et Rao, *Brotia pagodula* (Gould), *Helicorbiscapitis* (Ann.), *Polypilis taia* (Ann. et Prash.). Из двустворчатых моллюсков можно отметить *Pseudodon salwenianus* (Gould). По сравнению даже с Бирманской малакофауна этой провинции исследована довольно слабо, и, видимо, в дальнейшем список эндемичных видов будет увеличен. Имеется здесь и ряд широко распространенных на юго-востоке Азии видов, а также несколько видов, общих только с Бирманской провинцией (например, *Antimelania baccata* (Gould.)).

**Меконгская провинция** (МЕК) включает среднюю и нижнюю части бассейна Меконга, а также бассейны рек юго-восточного берега п-ова Индокитай. К числу эндемиков этой богатой моллюсками провинции следует отнести, по-видимому, роды *Mekongia* и *Eyriesia* и ряд видов *Bel-lamy*: *B. speciosa* (Desh.), *B. cambodgensis* (Mab. et Mesle), *B. thomsoni* (L. MorL), *B. cochinchinensis* (A. Morel.), *B. vignesi* (Jull.) и некоторые другие. Из *TruncateUoidea* для провинции эндемичны роды *Wattebledia*, *Hubendickia*, *Hydrorissoa*, *Jullienia*, *Lacunopsis*, *Wykoffia*. Много здесь и эндемичных видов *Thiaridae*: *Antimelania jullieni* (Desh.), *A. grangeri* (Watt.) и другие. Из двустворчатых моллюсков для провинции характерны род *Sinomytilus*, виды *Pseudodon moreleti* Cm. et Fisch., *P. chaperi* (Morg.), *Mo-nodontina mouhoti* (Lea), *Ensidents mgallsiana* Lea, *Chamberlainia duclerci* (Roch.), *Contradens fischerianus* (L. MorL), *Chrysopseudodon harmandi* (Cr. et Fisch.), *Pilsbryoconcha linguae formis* (A. Morel.), а также роды *Unionetta* и *Physum* (из последнего рода только один вид распространен шире и встречается за пределами провинции).

**Менамо-малаккская провинция** (МЕН) включает бассейн р. Менам и п-ов Малакка. Фауна моллюсков провинции изучена очень слабо и неравномерно. Лучше других районов обследованы центральный Таиланд, бассейн Танинтайи и крайний юг п-ова Малакка, причем в каждом из этих районов отмечены виды, отсутствующие в двух других. Вполне вероятно, что в результате ревизии многие из этих видов будут объединены, но пока недостаточная изученность малакофауны сильно затрудняет характеристику провинции как целой зоогеографической единицы. Есть также основания предполагать, что крайний юг полуострова в дальнейшем придется выделить из этой провинции в самостоятельную или объединить в Суматранской, поскольку там встречается некоторое число суматранских видов, отсутствующих севернее. Из числа эндемиков провинции можно назвать *Bellamy penangensis* (Mts.), *B. martensi* (Desh.), *B. ingall-siana* (Lea), *B. sabinae* (L. MorL), *B. subciliata* (Desh.), а также отмеченные только на юге п-ова Малакка *B. perakensis* (Kob.) и *B. kelantensis* (Kob.). Из тиарид для провинции характерны *Tazebla batana* (Gould.), *Antimelania citrina* (Brot.), а из палюдомид — большинство видов рода *Chlo-rastracia* (*Ch. bocourti* M. ah., *Ch. jousseau* Mab., *Ch. bourguignati* Mab.). Из двустворчатых моллюсков можно отметить ряд эндемичных для провинции (точнее, для центрального Таиланда) видов наяд: *Monodontina ovalis* (L. MorL), *Solenaia emarginata* (Lea), *Trapezioideus misellus* (L. MorL), *Sprickia semidecorata* (L. MorL), *Contradens sobolus* (Fisch.), *Chamberlainia hainesiana* (Loa), *Ch. paviei* (A. Morel.), *Pilsbryoconcha schomburgki* (Mts.), *Sinohyriopsis sutrangensis* (L. MorL.), а также известный лишь из Малайи — *Rectidens perakensis* (Morg.).

**Андаманская провинция** (АНД) включает водоемы Андаманских и Никобарских островов. Фауна этих двух групп островов бедна палеолимническими и вторичноводными элементами, зато мезо- и неолимнические группы здесь достаточно обильны и представлены рядом эндемичных видов. Из тиарид это ряд видов *Stenomelania*: *S. zeiebori* (Brot.), *S. crenulata* (Desh.), *S. clavus* (Lam.), *S. expatriata* (Prest.), *S. charon* (Prest.), *S. multristriata* (Prest.) и *Melanoides* — *M. nicobarica* (Reeve), *M. crebra* (Lea), а из двустворчатых — *Monodontina nicobaricus* (Morch.), *Geloina galathea* (Morch.), ряд видов *Batissa* — *B. inflata* Prime, *B. similis* Prime, *B. capillata* Prest. и *Novaculina andamanensis* Prest.

**Суматранская провинция** (СУМ) включает о. Суматра и прилежащие острова (Банка, Белитунг, Вех, Ментавай и некоторые другие). К числу эндемичных видов можно отнести *Bellamy grossicosta* (Mts.), *Pila scutata* (Mouss.), *Emericiopsis lacustris* (Mts.), *Digoniostoma truncatum* (Eyd. et Soul.), *Thiara amarula* (L.), *Melanoides blatta* (Lea), *Clea bocki* Brot., *Lymnaea bre-vispira* Mts., *Helicorbis thiennemani* (Rensch.) и ряд видов *Physastra*: *Ph. doopi* Prash., *Ph. esau* Rensch, *Ph. stagnalis* (Mts.), *Ph. sumatrana* (Mts.).

Из двустворчатых моллюсков эндемики провинции: *Pilsbryoconcha expressa* (Mts.), *Physunio superbus* (Lea), *Rectidens gracilis* (Strub.), *Contradens semmelinki laticeps* (Mts.), *C. ascia dimotus* (Lea), *Geloina excavata* (Mts.), *G. suborbicularis* (Phil.), *Corbicula gustaviana* Mts., *C. sumatrana* Cless., *C. moltkiana* Prime, *C. lacustris* Mts.

Следует отметить, что восточная оконечность Суматры по фауне значительно ближе к Яванской

провинции, чем западная.

**Яванская провинция** (ЯВ) охватывает водоемы островов Явы, Бали и небольших соседних. Подавляющее большинство видов моллюсков здесь общее с Суматрой или широко распространенные на юго-востоке Азии. Имеется, однако, и ряд эндемичных видов: *Wattebledia insularum* W. B.-J., *Brotia testudinaria* (v. d. Busch), *B. spadicea* (Reeve), *Sulcospira sulcospira* (Mouss.), *Balanocechlis pisum* (Brot.), *Stenomelania maculata* (Born.), *S. arcte<sup>^</sup>cava* (Mouss.), *Anisus terraesacrae* (Rensch). Богата здесь и фауна наяд, включающая, кроме широко распространенных, также ряд эндемичных видов: *Contradens contradens* (Lea), *Elongaria orientalis* (Lea) и *Corbicula pulchella* (Mouss.).

**Малозондская провинция** (МЗ) включает водоемы Малых Зондских островов от Ломбока до Тимора. Фауна моллюсков провинции изучена крайне слабо. Известно, что основную часть фауны здесь составляют виды, широко распространенные по всему Малайскому архипелагу (в основном принадлежащие к неолимитическим и мезолимитическим группам — *Neritidae*, *Thiaridae*). Из видов, распространенных менее широко, можно отметить несколько, свойственных преимущественно Большим Зондским островам: *Stenomelania rustica* (Mouss.), *Clea helena* (Phil.), или известных, кроме Малых Зондских островов, также с Сулавеси: *Stenomelania uniformis* (Q. et G.), *Melanoides perfectas* Mouss. Имеются здесь и эндемичные виды и подвиды: *Melanoides adonarae* (Mts.) — о. Адунара, *Stenomelania turris*, *S. scipio* — о. Бали, *Melanoides wichtmanni* (Mts.), *M. timorensis* (Mts.), *Physastra minahassae timorensis* (Mts.) — о. Тимор. Наконец, здесь полностью отсутствуют наяды. Такой состав фауны не позволяет относить обсуждаемые острова к Яванской провинции, хотя близость здесь и наибольшая. В то же время их нельзя включать и в провинции, занимающие восток Малайского архипелага — Сулавесийскую, Молуккские. Нам кажется наиболее правильным выделить Малые Зондские острова в самостоятельную провинцию, однако подтвердить или опровергнуть этот взгляд можно лишь после детального изучения их малакофауны.

**Калимантанская провинция** (КЛМ) занимает о. Калимантан. Фауна этого острова заметно отличается от фауны Суматры и Явы прежде всего значительным разнообразием наяд. Много здесь эндемиков и из брюхо-ногих моллюсков. К числу последних следует отнести *Bellamyia hamiltoni* (Mete.), *Cipangopaludina semmenlinki* (Shepm.), *Pila borneensis* (Mts.), Pa-207

*Judomys luteus* (H. Ad.), *P. broti* Iss., *P. isseli* (Brot), *A ntimelania brookei* Reeve, *A. circumstriata* (Mete.), *A. clavaeformis* (Brot), *Stenomelania la-buanensis* (Brot), *Clea nigricans* (H. Ad.), *C. costulata* (Schepm.). Здесь же встречается отсутствующая на остальных островах Малайского архипелага и распространенная в бассейне Меконга *Pachydrobia parva* (Lea). Из двустворчатых моллюсков в первую очередь следует назвать эндемичные роды наяд *Schepmannia* и *Ctenodesma* (триба *Heudeanini*), *Discomya* {*Lamprotulini*}, *Caudiculatus* (*Acuticostinae*J). Из подсем. *Caelaturinae* характерным можно считать род *Pressidens*, встречающийся, кроме Калимантана, на о. Палаван из Филиппинских островов.

**Сулавесийская провинция** (СУЛ) включает водоемы о. Сулавеси, кроме оз. Посо и озер бассейна р. Малили. Несмотря на довольно слабую изученность малакофауны острова, все же можно отметить ряд эндемичных для этой провинции видов: *Bellamyia gratiosa* (Mouss.), *Cipangopaludina crassibuca* (Sar. et Sar.), *Allocinma truncata* (Mts.), *Sulcospira robusta* (Mts.), *S. carota* (Sar. et Sar.), >S'. *testudinaria perconica* Sar. et Sar., *S. tomoriensis* Sar. et Sar., *Melanoides striatissimus* Haas, *Physastra ovalina* (Mts.), *Ph. ba-dae* (Boll.), *Ph. minahassae* (Mts.), *Glyptaninus* (?) *sarasinorum* (Boll.), *Cor-bicula celebensis* Mts., *C. subplanata* Mts. и *Limnoperna leucosticta* (Mts.). Здесь же присутствует целый ряд видов, распространенных по Малайскому архипелагу гораздо шире: *Pila ampullacea* (Lam.), *Sermyla s'emico-stata* (Phil.), iS'. *riqueti* (Gra.t.), *Stenomelania uniformis* (Q<sup>^</sup>. etG.), *S. punctata* (Lam.), *S.plicaria* (Born.), >S'. *costellaris* (Lea), *Physastra sumatrana* (Mts.).

Для провинции характерна крайняя бедность фауны двустворчатых моллюсков. Так здесь отсутствуют наяды, представленные на других островах архипелага довольно богато. Даже *Corbiculidae*, достигающие на юго-востоке Азии наибольшего разнообразия, представлены в Сулавесийской провинции всего несколькими видами.

Ряд авторов, в частности Мартене (Martens, 1897), отмечают различия в малакофауне северной и южной частей острова. Эти различия довольно закономерны, если иметь в виду рельеф и геологическую историю острова, однако сводятся они пока что в основном к наличию или отсутствию в северной или южной части острова некоторых широко распространенных на Малайском архипелаге видов, что может быть объяснено недостаточной изученностью фауны. Ввиду этого мы пока рассматриваем весь остров (не считая нескольких глубоких озер) как единую провинцию, не исключая при этом возможности, что в дальнейшем, с накоплением знаний о малакофауне острова северную его часть (п-ов Минахаса) придется выделить в самостоятельную провинцию.

**Посоанская провинция** (ПОС) включает оз. Посо в центральной части Сулавеси и, вероятно, реку того же названия, соединяющую озеро с заливом Томини. Это довольно крупное озеро, достигающее 312 м глубины и полностью изолированное от остальных пресноводных бассейнов острова, населено довольно своеобразной эндемичной фауной. Из вивипарид здесь имеется отсутствующий в остальных частях острова род *Torotaia*, представленный эндемичным видом *T. persculpta* (Sar. et Sar.), а также *Bellamyia lutulenta* (Sar. et Sar.); из битиниид — *Allocinma sarasinorum* (Boll.). Особенного разнообразия в озере достигают *Thiaridae*. Здесь обитают *Sulcospira tordajarum* (Sar. et Sar.), *S. scalariopsis* (Sar. et Sar.), *S. kuli* »(Sar. et Sar.), >S'. *centaurus* (Sar. et Sar.) и виды эндемичного для провинции рода *Tyiomelania* — *T. neritiformis* Sar. et Sar., *T. carbo* Sar. et Sar., *T. porcellanica* Sar. et Sar. Из легочных моллюсков здесь имеется род *Miratesta* с эндемичным видом *M. celebensis* Sar. et Sar., а также род *Pgo-tancylus*, представленный одним видом — *P. pileolus* Sar. et Sar. — здесь и одним в Малилийской провинции. Из двустворчатых моллюсков в пределах провинции отмечена пока лишь

*Corbicula possoensis* Sar. et Sar.

Данные о вертикальном распространении моллюсков в озере отсуг ствуют.

**Малилийская провинция (МАЛ)** включает серию глубоких озер центрального Сулавеси, принадлежащих к бассейну р. Малили, впадающей в залив Бони. Сюда входит пять крупных и мелких озер: Товути (глубина 203 м), Матана (глубина 590 м), Вавонтоа, Махалона (глубина 79 м) и Масапи. Система озер характеризуется богатой и своеобразной энде-мичной фауной, причем моллюски в отличие от других групп представлены в каждом из озер своим набором видов, принадлежащих, правда, к одним и тем же родам (Sarasin u. Sarasin, 1898; Kruimel, 1913). Общие для нескольких озер: *Sulcospira palicolorum* (Sar. et Sar.), обитающая в озерах Товути, Махалона и Вавонтоа, и *Protancylus adhaerensis* Sar. et Sar. из озер Матана и Товути. Для оз. Матана эндемичны *Cipangopaludina rudipellis* (Sar. et Sar.), *Sulcospira patriarchalis* (Sar. et Sar.), *S. gemmifera* (Sar. et Sar.), *S. monacha* (Sar. et Sar.), *iS. molesta* (Sar. et Sar.), *S. zeamais* (Sar. et Sar.) и *Corbicula matannensis* Sar. et Sar.; для оз. Товути — *Sulcospira towutensis* (Sar. et Sar.), *S. towutica* (Kruim.), *S. sarasinorum* (Kruim.), *S. tomingaensis* (Kruim.), *S. insulaesacrae* (Sar. et Sar.), *Corbicula loehensis* (Kruim.) и *C. towutiensis* (Kruim.); для оз. Вавонтоа — *Sulcospira aben-danoni* (Kruim.), для оз. Масапи — *S. masapensis* (Kruim.) и *Corbicula masapensis* Kruim. и для оз. Махалона — *Sulcospira mahalonica* (Kruim.), *S. mahalonensis* (Kruim.) и *Corbicula mahalonensis* Kruim.

Наличие видов, эндемичных для каждого из озер, указывает, что в процессе формирования фауны здесь значительную роль играла изоляция озер друг от друга, что подробно обсуждалось Бруксом (Brooks, 1950b). Следует также отметить, что и в Малилийской и в Посоанской провинциях наибольшее разнообразие видов дают мезолимнические группы (*Thiaridae*, *Corbicula*), что вообще характерно для древних озер с энде-мичной фауной.

**Северомолуккская провинция (СМ)** включает водоемы северных островов Молуккской группы: о. Хальмахера с прилегающими островами (в том числе с островами Моротай и Батьян), а также островов Оби. Большинство видов пресноводных моллюсков, отмеченных здесь, распространено на Малайском архипелаге довольно широко; это прежде всего представители семейств *Nentidae*, *Thiaridae*, *Corbiculidae*. К числу эндемиков относятся лишь представители родов, распространенных на крайнем востоке Малайского архипелага и в Австралии: *Glyptophysa obiana* (Rolle), *G. pli-caxis* (Sykes) и *Miratesta schmalziana* Rolle.

**Южномолуккская провинция (ЮМ)** включает водоемы южных островов Молуккской группы (Буру, Серам, Амбон), а, возможно, и архипелага Сулу. Здесь также, как и в предыдущей провинции, преобладают широко распространенные виды неритид и тиарид. Кроме них, здесь имеется сулавесийская *Physastra ovalina* (Mts.), новогвинейская *Ph. gib-bosa* (Gould.) и два эндемичных вида легочных моллюсков — *Glyptophysa buruana* (Т. В.-J.) и *Lymnaea burnana* Haas. За пределами провинции пока не отмечены также «*Sphaerium*» *buruense* (Т. В.-J.) и «5.» *zanae* Т. В.-J. Имеется, наконец, один вид, свойственный только обеим Молуккским провинциям, — *Stenomelania moluccaensis* (Q. et G.).

**Лусонская провинция (ЛУС)** включает водоемы Филиппинских островов, кроме о. Минданао. Фауна провинции исследована довольно слабо, и в настоящее время трудно сказать, какие виды свойственны лишь нескольким островам, а какие всем, входящим в провинцию. К числу эндемиков провинции можно отнести *Cipangopaludina cumingi* (Reeve), *C. bartschi* (Walk.), *Angulyagra burroughiana* (Lea), *A. polizonata* (Frf.), *Oncomelania quadrasi* (Moll.), *Tricula quadrasi* Moll., значительное число тиарид — *Tarebia impura* (Lea), *T. luzonensis* (Lea), *Sermyla tornatella* (Lea), *Stenomelania philippi* (H. et A. Ad.), *S. punctata* (Lam.), а также *Lymnaea cutningiana* Pf., «*Anisusi quadrasi* (Moll.), *Helicorbis luzonicus* (Moll.), *Glyptophysa pesigani* (Hub.), а из двустворчатых моллюсков — род *Simpsonella* и ряд видов *Pressidens*, населяющих о. Палаван. В пределах этой провинции обитают китайские виды — *Lymnaea swinhoei* Gredl. и *L. viridis* Q. et G., тогда как на о. Минданао оба эти довольно широко распространенных вида отсутствуют. Наличие этих видов и состав фауны тиарид и *Truncatelloidea* сильно сближают эту провинцию с южными провинциями Китайской подобласти; фауна Филиппин (кроме о. Минданао) — как бы переходная между китайской и индо-малайской и вполне возможно, что обсуждаемую провинцию следует относить к Китайской подобласти, выделяя, однако, в особую надпровинцию.

**Минданаоская провинция (МИН)** включает водоемы о. Минданао (Филиппины), кроме оз. Ланао. Из сравнительно небольшого числа видов, известных для водоемов острова, подавляющее большинство — энде-мики. Из них следует назвать *Bellamya zamboangensis* (Bartsch), *B. min-danensis* (Bartsch) (кроме номинативного подвида), *Cipangopaludina ba-luanensis* (Bartsch), *Melanoides enomotoi* Pils., *Anisus mindanensis* (Bartsch) и *Helicorbis mearnsi* (Bartsch). Здесь же встречаются некоторые более широко распространенные виды: *Stenomelania hastula* (Lea), *S. dactylus* (Lea). Несколько видов отмечены только для оз. Майнит: *Torotaia maini-tensis* (Bartsch), *Petroglyphus mindanavicus* Moll., *Tricula hidalgoi* Q. et Moll., *Glyptophysa quadrasi* (Moll.), *G. hidalgoi* (Q. et Moll.). Не исключена возможность, что детальный анализ фауны этого озера заставит выделить его в самостоятельную провинцию.

**Ланаоская провинция (ЛАН)** включает только оз. Ланао, расположенное на северо-западе о. Минданао. Фауна этого крупного озера (площадь 375 км<sup>2</sup>, глубина 300 м), судя по ихтиологическим исследованиям (Myers, 1960), богата эндемиками. Моллюски исследованы очень слабо, но почти все виды, отмеченные здесь, эндемичны для озера. Подробные данные имеются лишь по вивипаридам. Здесь обитают *Bellamya mindanensis mindanensis* (Bartsch), *Torotaia clemensi* (Bartsch), *Angulyagra mearnsi* (Bartsch), *A. misamisensis* (Bartsch), *A. pagodula* (Bartsch), *A. gilliana* (Bartsch), *A. lanaonis* (Bartsch) и представитель эндемичного подрода *Acanthotropis*— *A. (Ac.) partelloi* (Bartsch). Кроме того, отсюда же описан эндемичный род *Forbesopomus* (*Pilidae*). Следует отметить, что в Минданаоской провинции виды *Angulyagra* отсутствуют. Судя по особенностям фаун остальных подобных озер, можно предполагать, что здесь имеется и значительное число эндемичных видов тиарид или других

мезолимнических моллюсков.

### ЭФИОПСКАЯ ОБЛАСТЬ (рис. 26) Общая характеристика

Эфиопская область объединяет водоемы Африки (южнее Сахары), включая бассейн Нила, а также водоемы Мадагаскара и крайнего юго-запада Аравийского полуострова. В состав области не входит оз. Танганьика. Данные о малакофауне области приведены в работах Мартенса (Martens, 1865, 1866a, 1866b, 1867, 1879, 1882a, 1892, 1895), Ангаса (Angas, 1877), Смита (Smith, 1877, 1882, 1888, 1892, 1893), Шепмана (Schepman, 1888), Бургинья (Bourguignat, 1889), Симпсона (Simpson, 1900, 1914), Мелвилла и Понсонби (Melville a. Ponsonby, 1903), Жермена (Germaiii, 1904, 1905b, 1906a-1906e, 1906g, 1907a-1907e, 1908a, 1908b, 1909a-1909f, 1910a, 1911a—1911f, 1912a—1912e, 1913a—1913d, 1916a, 1916b, 1917a—1917c, 1918a—1918c, 1918e, 1918f, 1919a—1919f, 1920a—1920c, 1929a,

Рис. 26. Зоогеографическое районирование Эфиопской области.

Провинции АНГ — Ангольская, ВАФ — Восточноафриканская, ВГВ — Верхнегвинейская, ГАМ — Гамбийская, ГАУ — Гауашская, ЗАМ — Замбезийская, ЗС — Западносуданская, КАМ — Камерунская, КАТ — Катангская, КОН — Конголезская, ЛИЬ — Либерийская, МАД — Мадагаскарская, МЛВ — Малавийская, НГВ — Нижнегвинейская, НИЛ — Нильская, СОМ — Сомалийская, УГ — Угандская, ЧАД — Чадская, ЮАФ — Южноафриканская.

l — граница области, a — границы провинций, з — пустынные районы, тяготеющие к соседним с ними провинциям.

1931a, 1931b, 1932, 1933a, 1933b), 1934, 1936b, 1936c), О. Беттгера (O. Bottger, 1905, 1910a, 1910b), Невийя и Антони (Neuville et Anthony, 1905a, 1905b, 1906a—1906c, 1908), Дауценберга (Dautzenberg, 1908b), Паллари (Pallary, 1909, 1924, 1929a), Кобельта (Kobelt, 1910), Престона (Preston, 1910, 1912), Ц. Беттгера и Хааса (C. Bottger u. Haas, 1915), Каннингтона (Cunnington, 1920), Уолкера (Walker, 1923, 1926), Пилсбри и Бекерта (Pilsbry a. Bequaert, 1927), Ц. Беттгера (C. Bottger, 1927), Конноли (Con-noly, 1927, 1928a, 1929, 1930, 1931a, 1931b, 1941), Хааса (Haas, 1929a, 1929b, 1936), Бекерта и Кленча (Bequaert a. Clench, 1936), Дартевеля vs. Швеца (Dartevelle et Schwetz, 1947, 1948b), Баччи (Vacci, 1951—1952), Кейпера (Kuiper, 1953, 1954, 1961a, 1965, 1966a), Дартевеля (Dartevelle, 1953), Мандал-Барта (Mandahl-Barth, 1954b, 1957a, 1957b, 1968), Биндера (Binder, 1957, 1958, 1961), Веркура (Verdcourt, 1958), Пейна (Pain, 1961),

Пеина и Вудворда (Pain a. Woodward, 1962), Райта и Брауна (Wright a. Brown, 1962), Райта (Wright, 1963a, 1963b), Кроули, Пенна и Вудворда (Crowley, Pain a. Woodward, 1964).

Мачакофауна области имеет целиком тропический облик и напоминает несколько фауну Сино-Индийской области, особенно ее южных районов. Из сем. *Vivipandae* здесь встречается всего один афро-азиатский род — *Bellamyia* (подсем. *Bellamyinae*), включающий, однако, довольно много эндемичных видов. Пилиды здесь гораздо богаче — из четырех родов, обитающих в пределах области, три (*Saulea*, *Afropomus* и *Lanistes*) для нее эндемичны (если не считать немногих видов *Lanistes* в Танганьике), а четвертый (*Pila*) встречается, кроме того, на юге Азии.

Сем. *Valuatidae* имеется только в трех северных провинциях области. Крайне обильное в Сино-Индийской области семейство *Bithyniidae* здесь включает 8 родов: *Soapitia*, *Lobogenes*,<sup>1</sup> *Sierraia*, *Incertihydrobia*, *Jubaja*, *Congodoma*, *Funduella* и *Gabiella*, причем первые семь эндемичны и занимают крайне ограниченные ареалы, а восьмой — широко распространен в Африке и заходит в Переднюю Азию. Сем. *Pachychidae* представлено тремя эндемичными родами (*P. achy me lama*, *Potadoma* и *Potadomoides*), а сем. *Paludomidae* — двумя, один из которых (*Pseudocleopatra*) эндемичен для области, а из другого (*Cleopatra*), кроме того, несколько видов населяют Танганьиканскую область. Сем. *Thiandae* распространено по преимуществу в Восточной половине области, где представлено эндемичным родом — *Melanatna* и афро-азиатским родом *Thiara*. Однако третий род этого семейства — *Melanoides* распространенный по всем тропическим районам восточного полушария, встречается почти по всей области (кроме крайнего юга и запада) и дает в пределах области несколько эндемичных подродов. Из легочных моллюсков имеются прежде всего обширные роды *Bulinus* (*Bulmidae*) и *Biomphalana* (*Planorbidae*, *Biomphala-larinae*). Оба рода не эндемичны для области, не говоря уже о наличии отдельных видов этих родов в оз. Танганьика, *Bulinus* представлен (правда, особый подродом) в Австралийской области, а *Biomphalana* — в Неотропической. Из кланорбид эндемичны для области роды *Segmentorbis*, *Lentor-bis* и *Acutorbis*, а также род *Afrogyrorbis*, куда относятся «*Amsus*» *natalen-sik* (Кг) и «4.» *oasiensis* Dem., из булинид — род *Burnupia*.

-Хараюерная особенность фауны двустворчатых моллюсков области — почти полное отсутствие здесь видов сем. *Unionidae*; они встречаются только в Эфиопии (*Um6*) *tu* на крайнем юге области (*Cafferia*). Наиболее богато из всех семейств найдено сем. *Amblemidae*. К этому семейству относятся значительное число родов, объединяемых в подсем. *Caelatunnae*, представленное, кроме Эфиопской, где обитают 9 родов, тремя родами в Танганьиканской и 6 родами в Сино-Индийской областях. Сем. *Hyrudae* здесь включает эндемичные роды *Pseudodontopsis* и *Mweruella* (подсем. *Pseudospa-thinap*) Виды сем. *Mutelidae*, обитающие в пределах области, относятся к двум африканским подсемействам, населяющим, кроме Эфиопской области, только Танганьику: *Aspatharntae* (5 родов) и *Mutelinae* (2 рода). Эндемично для области и сем. *Ethernidae* с одним крайне полиморфным видом — *Ethna elliptica* (Lain.) — широко распространенным по всей области. *Corbiculidae* представлены широко распространенным в Африке и Азии родом — *Corbicula* и эндемичным родом — *Soleiletia*. Из сем. *Pi-sidndae* в области встречаются семь родов, три из которых эндемичны (*Senatisphaenum*, *Pseudocorbicula* и *Parapisi-dium*), а четыре (*Eupera*, *Sphaennova*, *Euglesa* и *Afropisi-dium*) широко распространены и за пределами области.

<sup>1</sup> Принадлежность родов *Soapitia* vs. *Lobogenes* к сем *Bithyniidae* еще нуждается в подтверждении

Таким образом, палеолимнический комплекс моллюсков здесь сравнительно богат (*Bellamya*, *Pilidae*, *Bithyniidae*, *Pisidiidae*) и содержит много эндемичных родов и видов. Мезолимнические моллюски представлены еще разнообразнее (*Thiaridae*, *Pachychilidae*, *Paludomidae*, *Amblemidae*, *Mutelidae*, *Unio*, *Cafferia*, *Prisodontopsis*). Среди неолимнических форм здесь также имеется ряд эндемичных родов, причем бросается в глаза резкая разница фаун неолимнических моллюсков западного и восточного берегов Африки. К атлантической группе неолимнических форм относится из эндемиков *Egeria*, а из неэндемичных групп — ряд *Pota-mididae*, *Congerina*, *Cyrenoida*, *Iphigenia*. На востоке Африки неолимническая фауна беднее и явно связана с фауной юго-востока Азии, так как имеется ряд индоевстпацифических эстуарных *Neritidae*, а также эндемичный подрод (с одним видом) рода *Clea*, обитающего, кроме Африки, в Бирме и Индонезии. Менее ясны связи южноафриканского неолимнического эндемика — *Tomichia* (*Littoridinidae*).

Супралиторальный комплекс по своему распространению во многом аналогичен неолимническому: имеются атлантические роды (например, *Pseudogibbala*, *Valvatorbis*) и индоевстпацифические (*Assiminea*). Наконец, вторичноводные моллюски здесь столь же обильны, как и в Палеарктической и Сино-Индийской областях, однако, набор групп несколько иной, в частности из сем. *Lymnaeidae* здесь имеются только два вида, а из сем. *Physidae* — один.

### История малакофауны

История малакофауны области сейчас не может быть описана сколько-нибудь подробно, так как сведений об ископаемых пресноводных моллюсках Африки крайне мало (Newton, 1910, 1914, 1920; Germain, 1921a; Con-nolly, 1928b, 1930; Fuchs, 1936, 1939; Cox, 1939; Darteville, 1953; Adam, 1957, 1959; Jodot, 1958), причем касаются они преимущественно форм из четвертичных отложений.

Судя по имеющимся отрывочным данным (Wenz, 1923a, 1923b, 1926, 1928, 1929a, 1929b, 1938—1944; Wenz u. Zilch, 1959—1960), фауна Эфиопской области уже в раннем кайнозое характеризовалась почти теми же чертами, что и ныне, и отличия сводятся к тому, что в палеогене ряд эфиопских родов (*Melanatria*, *Bulinus*, *Lanistes*, *Aspatharia*) был распространен шире и заходил на территорию Северной Африки и современной Европы.

Данные палеогеографии заставляют предполагать, что проникновение пресноводных моллюсков в Эфиопскую область и расселение африканских пресноводных моллюсков за пределы континента шло в основном встречными потоками через аравийскую сушу. Аравия вплоть до неогена была частью Африканского материка (рис. 27). От Азии она была отделена сравнительно узким морским проливом с островами (в раннем триасе, ранней юре, раннем мелу и на рубеже олигоцена—миоцена) или довольно широким участком моря (в средней и поздней юре, позднем мелу и эоцене). К этому следует добавить, что начиная с мелового периода эта часть моря была районом интенсивной вулканической деятельности, а мелководный мезопотамский участок моря претерпевал частые изменения береговых линий. Можно думать, что часть эфиопских родов (*Lanistes*, *Cleopatra*, *Bulinus*, *Aspatharia*, *Eupera*) расселились из Африки в мезозое. Тогда же, вероятно, проникли в Африку и представители некоторых европейско-азиатских групп, давших впоследствии на этом континенте своих эндемиков (например, *Cafferia* из *Unionidae*, *Gabiella* из *Bithyniidae*). Другая волна фаунистического обмена по всей вероятности имела место в неогене. Свидетельством огов о обмена служат широко распространенные афро-азиат-

213

Рис. 27. Палеогеография Аравийского полуострова в конце мезозоя и кайнозое (по Синицыну, 1962). Суша заштрихована.

А — поздний мел (турон—сенон); Б — эоцен; В — рубеж олигоцена и миоцена; Г — плиоцен

ские роды (*Bellamya*, *Pila*), а также африканские представители рода *Unio*. Наличие последних только на Абиссинском нагорье, да в четвертичных отложениях ОАР (Египта) лишний раз подчеркивает значение трансаравийского пути расселения. Наконец, по-видимому ряд видов (например, *Melanoides tuberculatus* (Mull.) проник через Аравию в плиоцене, когда установились близкие к современным очертания материков. Важно отметить, что и афро-азиатские виды и большинство афро-азиатских родов особенно широко расселены по востоку Африки и отсутствуют в ряде районов западной части материка (рис. 28).

Из вопросов, связанных с историей малакофауны области, особенно оживленно обсуждаются в литературе причины довольно значительного сходства фаун большей части речных бассейнов континента. Особенно близки фауны бассейнов Нила и Нигера, а также фауны разных бассейнов Экваториальной Африки. Менее сходны фауны Нила и Конго, однако и тут все же заметна довольно значительная близость. Лишь фауны водоемов крайнего юга континента и небольших рек Гвинейского побережья отличаются от остальных относительно резко (рис. 28).

Рис. 28. Распространение некоторых родов и видов моллюсков в Африке.

1 — *Bellamya unicolor*, 2 — *B. capillata*; 3 — виды *Bellamya s. str.*; 4 — *Pila africana*, 5 — *P. ovata*, 6 — *P. wernei*, 7 — граница ареала рода *Pila*.

Рис. 28 (продолжение).

8 — *Potadoma*, 9 — *Caffeia*, 10 — *Melanoides tuberculatus*, 11 — чакавийские виды *Melanoides*, 12,

граница ареала рода *Melanoides*, 13 — *Iphigenia*

Рис. 28 (продолжение) 14 — *Arthropteron*, 15 — *Afionna*, 16 —

*Melanatria*, 17 — *Nitida*, 18 — *Zawia*, 19 — *Umo*

Судя по результатам биогеографических исследований и работ, касающихся вопросов палеогеографии (Haas u. Schwarz, 1913; Pilsbry a. Bequaert, 1927; Wayland, 1929, 1952; Haas, 1936; Arambourg, 1948; Fischer-Piette, 1948; Grantham, 1952; Nilsson, 1952; Dubief, 1953 — лит. по: Suter, 1953; Alimen, 1955; Leakey, 1955; Кригер, 1962), причина этого однообразия заключается в особенностях плейстоценовой истории континента. Если в Европе плейстоцен характеризуется сменой холодных ледниковых и относительно теплых межледниковых эпох, то в Африке за этот же период сменялось несколько влажных, обильных осадками — пльювиальных и сухих — межпльювиальных эпох. Исследователи, работавшие главным образом по четвертичной геологии района рифтовых озер, устанавливают для Африки четыре пльювиальные эпохи (пльювиала): Кагерскую, Канжерскую, Камасскую и Гемблейскую (Mortelmans, 1956; Кригер, 1962); иногда Камасский и Канжерский пльювиалы считают фазами одного большого Камасского пльювиала (АПШеп, 1955). Несмотря на относительно полную синхронизацию пльювиалов в пределах Экваториальной Африки, до сих пор нет точной увязки между африканскими пльювиалами и европейскими ледниковыми эпохами. Наиболее вероятно (Alimen, 1955), что Кагерский пльювиал соответствует минделю, Камасский (включая Канжерский) — риссу, а Гемблейский — вюрму.

Резкое увеличение количества осадков в пльювиальные эпохи вызывало значительное повышение уровней озер и соответственно заметную перестройку гидрографической сети континента.

Наибольшее повышение уровня внутренних водоемов Африки наблюдалось в течение Кагерского пльювиала. Этой эпохе соответствуют распространенные на значительных площадях озерные отложения Сахары, наиболее высокие (50—40 м) террасы уэдов, 48-метровая терраса Нила. Район рифтовых озер в эту эпоху характеризуется отложениями толщи слоев Кайсо; уровень оз. Виктория был на 300 м выше современного, а озера Альберт, Эдвард и Киву объединились в единое озеро Семлики, занимавшее северную половину западной ветви рифтовой долины и, вероятно, соединенное с оз. Виктория. Восточная ветвь рифтовой долины также была занята гигантским, сильно вытянутым с севера на юг озером, протянувшимся от низовьев р. Омо до оз. Эяси. Отложения этой эпохи в других частях Африки изучены гораздо слабее, но есть основания предполагать, что гигантское озеро «древнее Нгами» было в районе нынешней солончаковой впадины Макарикари и оз. Нгами (Бечуаналенд), а другое, еще больших размеров — в средней, низинной, части бассейна Конго. Существование таких гигантских озер не могло не изменить связи речных бассейнов (рис. 29). Если одни озера некоторое время оставались бессточными, то другие имели сток, отличный от теперешнего. Так, «древнее Нгами», принимавшее воду верхней Замбези и Окованго, судя по особенностям рельефа, могло сбрасывать свои воды через современную долину р. Лимпопо. Озеро в среднем течении Конго было полностью изолировано Хрустальными горами от Атлантического океана, но могло иметь связь через верхнюю Замбези с бассейном «древнего Нгами». Оз. Чад, занимавшее площадь, значительно превышающую нынешнюю, вероятно, было хотя бы временно связано с бассейном Нила и уже более длительно — с бассейном древнего Нигера, включавшего р. Бенуэ, нижний Нигер и ряд уэдов, проходящих от Тас-силин-Аджера и Ахаггара на юго-запад.

Кагерский пльювиал сменился длительной засушливой межпльювиальной эпохой, вызвавшей резкое падение уровней озер, их осолонение и разрыв связей между бассейнами.

Второй и третий — Камасский и Канжерский пльювиалы вызвали много меньший подъем уровней озер. Этим эпохам соответствуют 25- и 10-метровые террасы уэдов Сахары и 22—30-метровые террасы р. Касаи. Озер-

Рис 29 Четвертичная история гидрографической сети Африки.

7 — озера (в моменты максимального их развития) 2 — озера (современные очертания) 3 — современные реки 4 — возможные направления стока по ныне существующим речным чочинам 5 — реки (в плейстоцене) б — районы, залитые морем в периоды трансгрессий

ные бассейны, описанные выше, восстановились вновь, хотя, вероятно, на меньшей площади; в частности, восточная ветвь рифтовой долины по-прежнему была занята гигантским озером Камас.

Последовавшая за Канжерским пльювиалом межпльювиальная эпоха была наиболее засушливой. В это время произошли тектонические изменения на востоке Африки, создавшие современный облик рифтовой долины.

Четвертый, Гемблейский пльювиал был менее значительным, чем три предыдущих. Озеро Гембль, заменившее собой гигантское оз. Камас, включало только озера Наиваша, Эльментейна и Накуру. Уэды Сахары в эту эпоху снова функционируют как реки, образуются 2—5-метровые террасы. Вероятно, этой же эпохе соответствует 9-метровая терраса Нила.

В голоценовое время также наблюдалось чередование сухих и влажных фаз, однако степень увлажнения с каждым разом становилась все меньше, что привело к полной или почти полной ликвидации мелководных озер;

сохранились лишь немногие озера, возникшие в тектонических впадинах, да некоторые более крупные из равнинных озер. К этому времени формируются и современные связи бассейнов Конго «пропиливает» выход

через Хрустальные горы, а верхняя Замбези — через район водопада Виктория.

Хотя плейстоценовые связи бассейнов легко объясняют широкое распространение значительного числа видов, все же последовательность расселения видов в плейстоцене описать очень трудно. В отношении нильско-сенегальских видов можно предположить, что они расселялись из Западного Судана и не были первоначально свойственны нижней части бассейна Нила. Среди пресноводных

моллюсков плейстоценовых и нижнеголоценовых отложений близ Фаюма (Gardner, 1932; Haas, 1936) гораздо больше палеарктических элементов, чем в современной нильской фауне. Здесь отмечены *Unio abyssinicus* Mts., а также несколько видов *Euglesa*: *E. henslowana* (Shepp.), *E. nitida* (Jen.), *E. obtusalis* (G. PL), *E. subtruncata* (Malm.). Сохранение некоторых из этих видов, в частности *Unio abyssinicus*, в верховьях Голубого Нила, Атбары и в бессточных ныне бассейнах Абиссинского нагорья, позволяет предполагать, что фауна Гауашской провинции — как бы переходная от эфиопской к палеарктической; это — плейстоценовая нильская фауна, избежавшая обогашения нильско-сенегальскими элементами. Однако некоторая часть видов, связанных своим происхождением с Палеарктикой и, следовательно, с древним Нильско-Абиссинским бассейном, все же расселилась на запад, о чем свидетельствует наличие в оз. Чад представителя голарктического рода *Valvata*, а также *Euglesa subtruncata* (Malm.) (Kuiper, 1961a). Другое следствие плейстоценовой связи речных бассейнов — своеобразии малакофауны Замбези. В верхней части реки, т. е. той, которая вместе с Окованго впадала в гигантское озеро «древнее Нгами», обитают ангольские виды *Pila occidentalis* (Mouss.), *Afronaia kunenensis* (Mouss.), тогда как нижней части реки свойствен ряд видов и подвидов, не поднимающихся выше водопада Виктория: *Lanistes ovum ellipticus* (Mts.), *L. purpureus* (Jones), *Bellamyia capillata zambesiensis* (Stur.), *Afronaia mossambicensis* (Mts.). Существование огромного озерного бассейна в среднем течении Конго способствовало широкому расселению здесь как широко распространенных видов (роды *Pila*, *Cleopatra*, *Melano-ides*), так и ряда родов и видов, эндемичных для бассейна Конго (*Rhytidonaia*). С атлантического побережья по притокам, впадавшим в это гигантское озеро с северо-запада, сюда проникли и довольно широко расселились в бассейне Конго такие роды, как *Aspatharia*, *Zairia*, *Potadoma*.

В то же время в самой нижней части бассейна Конго уже за пределами озера сохранилась западноафриканская фауна, резко отличная от фауны остальной части бассейна. Лишь немногие представители этой прибрежной фауны смогли подняться вверх по течению после того, как установился современный сток реки в Атлантический океан. Виды среднего течения реки также не смогли проникнуть сквозь порожистую долину в нижнюю часть бассейна.

Таким образом, следствием существования в Африке в плейстоценовые эпохи системы крупных озер является не только фаунистическая связь бассейнов рек, но и различия в фауне между верхними и нижними частями бассейнов наиболее крупных рек.

В связи с обсуждением зоогеографической роли плейстоценовых внутр-ренних бассейнов Африки следует коснуться и зоогеографической принадлежности водоемов двух гигантских пустынь континента. Современная фауна тех немногих водоемов, которые имеются ныне в Сахаре и Калахари, очень бедна и состоит исключительно из широко распространенных видов. Однако данные о находках моллюсков в субфоссильном состоянии заставляют считать, что западную часть Сахары вплоть до Атласа населяла несколько обедненная западносуданская фауна, Центральную, расположенную к югу от нагорья Тибести, — чадская и, наконец, остальную, в том числе и Ливийскую пустыню, — нильская фауна.

Северная половина Калахари принадлежала к бассейну «древнего Нгами», в пользу чего свидетельствуют находки здесь в ископаемом состоянии ангольских видов *Bellamyia*. Южная половина принадлежала к бассейну р. Оранжевой и была населена южноафриканской фауной.

## Районирование

По составу малакофауны Эфиопская область делится на 19 провинций. При этом Нильская, Угандская, Гауашская, Чадская и Западносуданская провинции могут быть объединены в одну надпровинцию; Гамбийская, Либерийская, Верхнегвинейская, Камерунская и Нижнегвинейская — в другую, а из остальных семь, кроме Мадагаскарской и Южноафриканской, занимающих обособленное положение, — в третью.

**Нильская провинция** (НИЛ) занимает среднюю и нижнюю части бассейна Нила, включая низовья Голубого Нила и Атбары и большую часть Белого Нила (ниже Джубы).

К числу эндемиков провинции можно отнести *Lanistes carinatus* (Oliv.), *Valvata nilotica nilotica* Jick., *Cleopatra cyclostomoides cyclostomoides* (K-u.st.), *Biomphalaria alexandrina alexandrina* (Ehr.), *Bulinus truncatus truncatus* (Aud.) *Caelatura aegyptiaca* (Caill.), *Nitida teretiuscula* (Phil.), *Mutela plicata* (Mts.), *Corbicula pusilla pusilla* (Phil.).

Ряд обитающих здесь видов — общий для Нильской, Чадской и Запад-носуданской или даже для большего числа провинций области. К их числу следует отнести *Pila ovata ovata* (Oliv.), *P. we rnei* (Phil.), *Lanistes ovum* (Peters), *Cleopatra bulimoides* (Oliv.), *A rthropteron rubens* (Lam.), *Etheria elliptica* Lam., *Eupera parasitica* (Dosh.). Чаще же, однако, широко распространенные виды представлены в каждой из провинций эндемичными подвидами.

**Гауашская провинция** (ГАУ) включает бессточные бассейны Восточной Эфиопии и горные верхние части бассейнов Голубого Нила и Атбары. Сюда же, вероятно, следует отнести и водоемы юга п-ова Аравия. Одна из характернейших особенностей провинции — наличие здесь двух палеарктических родов, не свойственных водоемам остальных частей области: *Ancylus* и *Unio*.

Эндемиков в фауне провинции немного: *Valvata nilotica scioana* Pall., *Gabiella sennaariensis* (Kust.), *G. adspersa* (Jick.), *Cleopatra bulimoides per-cannata* Bgt., *C. soleilleti* Bgt., *C. pauli* Bgt. Из двустворчатых моллюсков в первую очередь следует отметить два эндемичных вида рода *Unio*: *U. dembae* Sow. и *U. abyssinicus* Mts., эндемичный род *Soleilletia* с единственным видом *S. hamayana* Bgt., ряд видов *Corbicula* — *C. soleilleti* Bgt., *C. gravieri-ana* Bgt., *C. callipyga* Bgt.

Если исключить эндемиков, то остальные встречающиеся здесь виды общие с Нильской провинцией или распр. граничат еще шире: *Bellamyia unicolor unicolor* (Oliv.), *Arthropteron rubens* (Lam.), *Mutela nilotica* (Per.), *Corbicula consobrina* (Caill.) и некоторые другие.

Фауна юга Аравийского полуострова представлена исключительно широко распространенными видами родов *Lymnaea*, *Bulinus*, *Biomphalaria*, а также *Melanoides tuberculatus*. Имеется здесь и один эндемик — *Bulinus beccari* (Pal.), возможно, просто пока еще не найденный на континенте. В связи с этим решить, к какой провинции области следует отнести этот район, довольно трудно. Наличие здесь *Biomphalaria rueppeli* (Dkr.), *Bulinus sericinus* Jick. и *Ancylus fluviatilis* (Mull.) — видов, особенно ха-рак горных именно для Гауашской провинции, заставляет относить южную Аравию к этой провинции.

**Угандская провинция** (УГ) включает водоемы Уганды, верхнюю часть бассейна Нила, озера Виктория, Альберт, Эдуард, Киву и Рудольф.

Фауна озер несколько различается, и ряд распространенных по всей провинции форм представлен в каждом из них особым подвидом или даже несколькими. Иногда разные озера населяют близкие викарирующие виды. Для оз. Виктория, наиболее полно изученного из озер провинции, эндемичны подвиды *Bellamyia unicolor* (Oliv.), объединяемые в три группы вокруг *B. unicolor costulata* (Mts.), *B. unicolor trochlearis* (Mts.) и *B. unicolor constricta* (Mts.), кроме того, *B. jucunda* Mts. с подвидами, *Pila ovata gordonii* (Sm.), *P. ovata eleanorae* Mandahl-Barth, *Gabbiella kichwambae* (Mandahl-Barth), *6?./шт/таеогоха humerosa* (Mts.), *Cleopatra cridlandi* Mandahl-Barth; *C. nyanzae* Mandahl-Barth, *Caelatura introrugata* (Coun.), *C. haut-tecoeuri* (Bgt.) с многочисленными подвидами, *C. alluaudi* (Dautz.), *Nitia monceti* (Bgt.), подрод *Kalliphenga* рода *Caelatura* с единственным видом *C. ruellani* (Bgt.), род *Zairiella* с единственным видом *Z. cridlandi* Mandahl-Barth, *Aspatharia divaricata* (Mts.), *Spathopsis hartmanni bourguignati* (Anc), *Mutela bourguignati* (Bgt.), *P' pseudocorbicula nyanzae* (Sm.), *Euglesa uictoriae* (Mandahl-Barth), *Eupera ovata* (Mandahl-Barth), *E. crassa* (Mandahl-Barth).

О фауне других озер известно меньше. Для оз. Альберт характерны *Bellamyia unicolor rubicunda* (Mts.), *Gabbiella humerosa alberti* (Sm.), *Biomphalaria stanleyi* (Smith.), *Anisus (Gyraulus) bicarinatus* (Mandahl-Barth), *Caelatura bakeri* (H. Ad.), *Nitia acuminata* (H. Ad.); для озера Эдуард — *Bellamyia unicolor conoidea* Mts., *Caelatura stuhlmanni* (Mts.), *Gabbiella humerosa edwardi* (Mandahl-Barth), *Biomphalaria smithi* Prest.; для оз. Ру-дольф — *Gabbiella neumanni* (Mts.), *Caelatura rothschildi* (Neuv. et Anth.), *Nitia chefnexi* (Neuv. et Auth.). Ряд форм, эндемичных для провинции, встречается в нескольких озерах и реках: *Pila ovata stuhlmanni* Mts. (Альберт, Виктория—Нил), *Biomphalaria choanomphala* (Mts.) (Виктория, Альберт), *Burnupia stuhlmanni* (Mts.) (Виктория, Эдуард), *Anisus {Gyraulus} kigeziensis* (Prest.) (Виктория, Альберт, Эдуард), *Spathopsis hartmanni bourguignati* (Anc.) (Виктория, Рудольф), *Sphaerinova victoriae* (Sm.) (Виктория, Альберт, Эдуард). Наконец, в мелких водоемах провинции обитают свои эндемичные виды: *Cleopatra guillemei* Bgt., встречающаяся также в оз. Виктория, *Bulinus ugandae* Mandahl-Barth, *Anisus (Gyraulus) kisumiensis* (Prest.).

В целом провинцию можно характеризовать наличием эндемичных подвидов широко распространенных эфиопских или суданских видов, а также наличием близких к ним эндемичных видов. Из переднежаберных это — подвиды *Bellamyia (Eupala) unicolor* (Oliv.), *Pila ovata* (Oliv.), группы *Gabbiella humerosa* (Mts.), *Cleopatra bulimoides* (Oliv.), *Caelatura aegyptiaca* (Caill.), *Leptospatha petersi* (Mts.) и *Mutela nilotica* Fer. Кроме того, для провинции эндемичен подрод *Biomphalaria* s. str. рода *Biomphalaria*.

**Чадская провинция** (ЧАД) включает бассейн оз. Чад. Для провинции описано довольно много эндемичных форм, однако в результате последующих ревизий число их резко сократилось. К эндемикам провинции, по-видимому, можно отнести *Lanistes gribinguiensis* (Germ.), *Valvata tilhoi* Germ., *Gabbiella tchadiensis* Mandahl-Barth, *G. neothaumaeformis* (Germ.), *Cleopatra cyclostomoides tchadiensis* Germ., «*Planorbis*» *gardei* Germ., *Biomphalaria tchadiensis* (Germ.), *Caelatura lacoini* (Germ.), *Nitia mutelaeformis* (Germ.), *Mutela hardleti* (Germ.), *Corbicula tsadiana* Mts.

Нужно отметить, что почти все эти виды близки к видам соответствующих родов, обитающим в бассейне Нила. Кроме того, в водоемах провинции имеется немало форм, уже совсем не отличающихся от нильских и западносуданских, а часть видов распространена еще шире — почти по всей области.

**Западносуданская провинция** (ЗС) включает бассейны Нигера (с его крупнейшим притоком Бенуэ) и Сенегала. Здесь, как и в трех предыдущих

## 222

провинциях, преобладает нильско-суданский фаунистический комплекс, однако в более обедненном виде. Эндемики провинции также близки к соответствующим формам из Нильской и Чадакской провинции. Число их очень невелико, что следует объяснить меньшей изученностью района, особенно бассейна Нигера. В качестве эндемиков провинции следует отметить *Lanistes senegalensis* Kob., *Bulinus jousseaumei* Dautz., *B. fenegalensis* (Mull.), *Caelatura juliani* Rang, *Iphigenia centralis* Germ.

По-видимому, дальнейшие исследования заметно увеличат этот список эндемиков прежде всего за счет видов и подвидов *Gabbiella*, *Cleopatra*, *Co-rbicula*.

**Гамбийская провинция** (ГАМ) включает бассейны рек крайнего запада Африки от р. Гамбии до р. Конкуре. Фауна этого района изучена довольно слабо, и не всегда ясно, какие виды приурочены в основном к этому району и лишь заходят в бассейн Сенегала, а какие, характерны преимущественно для Сенегала. Во всяком случае здесь в отличие от предыдущих провинций отсутствуют представители *Pila*, *Cleopatra Melanoides* и некоторых других широко распространенных африканских родов. С другой стороны, здесь нет и западноафриканского рода *Potadoma*. В этой, как и в других провинциях западного побережья Африки, род *Bellamyia* представлен номинативным подродом, тогда как виды подрода *Eupala* отсутствуют. К числу характерных для провинции видов следует отнести *Bellamyia duponti* (Rock.).

*Bulinus guernei* (Dautz.), *Caelatura koehleri* Germ., *Mutela pachyodon* (Bgt.), *Egeria truncata* Dunk. Интересно, что неолимитический комплекс запада Африки (*Tympanotonus*, *Egeria*, *Iphigenia*, *Cyreno-ida*, *Congerina*) здесь представлен сравнительно бедно и в основном немногими широко распространенными видами, например *Tympanotonus fuscatus* (L.), *Iphigenia rostrata* Roem.

**Либерийская провинция** (ЛИБ) включает бассейны мелких рек Либерии и Сьерра-Леоне. Фауна провинции хотя и похожа на фауны остальных приатлантических провинций области, но отличается высоким рангом эндемизма. Здесь следует отметить эндемичные монотипические роды:

*Saulea*—*S. vitrea* Born., *Afropomus*—*A. balanoides* (Gould.). Кроме того, эндемиками провинции являются *Sierraia leonensis* (Conn.), *Bellamyia liberiana* (Shepm.), *Potadoma buettlkoferi* (Shepm.), *P. liberiensis* (Shepm.), *P. sanctipauli* (Shepm.), а из двустворчатых моллюсков — *Pleiodon ovatus* (Sw.). Фауна наяд провинции довольно бедна, и многие широко распространенные в области роды (*Mutela*, *Spathopsis*, *Caelatura*) здесь отсутствуют. Нет здесь и родов *Melanooides*, *Cleopatra*, *Pila*. Первые два из них вообще полностью выпадают в провинциях атлантического побережья и известны лишь в виде единичных находок широко распространенных видов, связанных, очевидно, с недавним заносом (Monod, 1958; Binder, 1958).

**Верхнегвинейская провинция** (ВГВ) включает бассейны рек от устья Нигера до р. Кавалли; кроме бассейна р. Кавалли, сюда входят бассейны Сасандры, Бандамы, Вольты и Уэме. Здесь в отличие от двух предыдущих провинций имеются виды родов *Lanistes* и *Pila*, но зато отсутствуют виды *Bellamyia*. Вместо *Spathopsis* тут и в двух следующих провинциях обильно представлены виды *Aspatharia*, а вместо *Caelatura* — виды *Zairia*, которые в основном, если не считать немногих видов в бассейне Конго, ограничены атлантическим побережьем континента. Здесь же встречается свойственная бассейну Конго *Mesaфра mesafricana* (Pils. et Beq.). К числу эндемиков Верхнегвинейской провинции следует отнести *Lanistes libycus libycus* (Morel.), *L. guinaicus* (Lam.), *Sierraia tournieri* Bind., *Pachymelania byronensis* (Wood), *Potadoma rahm i* Bind., *P. vogelii* Bind., *P. funerea* (Prest.), *Pseudo-cleopatra togoensis* Thiele, «*Hydrobia*» *guyenoti* Bind., «*H.*» *lineata* Bind., *Afrophysa waterloti* (Germ.) и *Zairia essoensis* Chap. Эта провинция — основная часть ареала более широко распространенных видов *Pila africana*

223

(Mts.), *Aspathana senegalensis* Lea. Из неолимитических моллюсков для провинции эндемичны лишь два вида *Congena* — *C. lacustris* (Morel.) и *C. gibberosa* (Prest.).

**Камерунская провинция** (КАМ) включает бассейны р. Санага и мелких рек, впадающих в Гвинейский залив между вулканом Камерун и мысом Сан-Хуан. Для провинции, несмотря на крайне слабую изученность ее малакофауны, можно отметить ряд эндемиков: *Potadoma zenken* (Mts.), *P. trochiformis* (Clench), выделяемые в самостоятельные подроды *Rhinomelania* и *Goodnchia*, род *Afroparreyisia* с двумя видами—*A. lobensis* (Friers.) и *A. nyangensis* (Friers.), *Aspathana droueti* (Chap.), *A. camerunensis* (Walk.), *A. rugifera*. Для провинции указаны и два эндемичных легочных моллюска — *Bulmus camerunensis* Mandahl-Barth и *Biomphalaria camerunensis* (C. Voettg.). Наконец, из неолимитических форм для провинции эндемичны *Iphigenia truncata* (Mts.) и *Congena holmi* (d'Aill.). Слабая изученность фауны восточного побережья Гвинейского залива сильно затрудняет проведение границы между этой провинцией и следующей.

**Нижнегвинейская провинция** (НГВ) включает бассейны мелких рек восточного побережья Гвинейского залива от р. Огове до р. Кванзы, а также самую нижнюю часть бассейна Конго (ниже Хрустальных гор). Фауна провинции изучена крайне неравномерно. Наиболее подробные сведения имеются о фауне бассейна Конго, тогда как относительно моллюсков Огове и Кванзы можно встретить лишь отрывочные данные. Это, к сожалению, сильно мешает выяснению степени целостности провинции, поскольку моллюски каждого из бассейнов, несмотря на их крайнюю близость, описаны под самостоятельными видовыми названиями. Эндемики провинции — род *Congodoma*, *Bellamyia leopoldvillensis* (Pils. et Beq.), *Pachymelania aunta* (Mull.), *Potadoma graptoconus* (Pils. et Beq.), *P. schouten-deni* Pils. et Beq., *Lanistes libycus conigicus* Voettg., *Biomphalaria camerunensis manzadica* Mandahl-Barth.

Из наяд для провинции эндемичны *Zairia aequatona* (Moul.) и *Z. gabu-nensis* (Kiist.). Особенно много в этой провинции эндемичных видов *Egeria* и *Iphigenia*; половина их описана для Конго, половина — для Кванзы. Для низовья Конго указаны *Egeria tenuicula* (Phil.), *E. nux* Pils. et Beq., *E. congica* (O. Voettg.), *Iphigenia congo* Pils. et Beq., *I. curta* (Dkr.), *I. rost-raita* Roem., для Кванзы—*Egeria aguiarti* (B.-C.), *E. bengoensis* (Dkr.), *E. biangulata* (Sow.), *E. cumingn* (Born.), *E. pseudoradiata* (B.-C.). Вполне возможно, что при детальной ревизии этой группы число видов, известных из провинции, уменьшится, а распространение окажется более широким. Наконец, для провинции эндемичен один род супралиторальных гастропод — *Pseudogibbula* с единственным видом — *P. duponti* (Dautz.).

**Конголезская провинция** (КОН) занимает среднюю и верхнюю часть бассейна Конго выше Хрустальных гор, исключая бассейн р. Лувуа. Фауна здесь крайне богата и включает значительное число эндемичных видов и подвидов: *Pila ouata congoensis* Pils. et Beq., *Lanistes procerus* (Mts.), *L. grauen* Thiele, *Bellamyia capillata aethiops* (Reeve), *Melanooides langi* Pils. et Beq., *M. nsendweensis* (Dup. et Put.), *At. wagenia* Pils. et Beq., *M. kisangam* Pils. et Beq., *Potadoma alutacea* Pils. et Beq., *P. ignobilis* Thiele, *P. hincincta* (Sin.), *P. ponthiervillensis* (Dup. et Pot.), *P. superba* Pils. et Beq., *P. mungwana* Pils. et Beq., *Cleopatra langi* Pils. et Beq., *C. cara* Pils. et Beq., *C. dautzenbergi* Pils. et Beq., *C. nsendweensis nsendweensis* (Dup. et Put.), *Caelatura (Rhytidonaia) leopoldvillensis* (Put.), *C. (?) gra-neri* (Haas) — подрод эндемичный для провинции, *Zairia (Laevirostris) briarti* (Dautz.), *Z. (Zairia) elegans* (Roch.), *Mesaфра mesafricana stoppers!* (Haas), *Aspatharia protchei* (Roch.).

Все отмеченные виды обитают на западе и севере провинции. Юго-восток провинции (бассейн р.

Касаи) в малакологическом отношении абсолютно неизучен. В целом провинцию можно характеризовать как район смешения фаун. Здесь присутствуют виды суданского комплекса, например, *Pilaovata* (Oliv.), *Mutela nilotica* Fer., центральноафриканского комплекса, например *Leptospatha petersi* (Mts.), *Spathopsis wahlbergi* (Kr.) и западноафриканского — виды *Potadoma* и *Zairia*.

**Сомалийская провинция** (СОМ) включает бассейны рек п-ова Сомали и Кении. Эндемитами провинции являются *Pila speciosa* (Phil.), *Lanistes olivaceus* (Sow.), *Valvata revoili* Bgt., род *Incertihydrobia*, *Gabbiella parvi-pila* (Verde.), *G. verdcourti* Mandahl-Barth, *Cleopatra rugosa* Can., *C. ajanensis* (Morel.), *Thiara amarula coacta* (Meusch.), *Bulinus abyssinicus* (Mts.), *Segmentorbis eussoensis* (Prest.), *Spathopsis hartmanni guillaini* (Reel.). Из супралиторальных моллюсков для провинции эндемична *Assimineia somala* Bisacchi. Характерная особенность провинции — наличие наряду с преобладающим восточноафриканским комплексом — *Pila speciosa*, *P. gradata* (Sm.), *Thiara amarula* (L.), *Segmentorbis*, представителей суданского комплекса — *Lanistes carinatus* (Oliv.), *Cleopatra bulimoides* (Oliv.), *Valvata revoili* Bgt., что хорошо согласуется с пограничным положением провинции на стыке Восточной Африки и Судана. Следует отметить, что в провинции полностью отсутствуют вивипариды как суданской группы *Bellamyia unicolor* (Oliv.), так и восточноафриканской группы *B. capillata* (Frf.).

**Восточноафриканская провинция** (ВАФ) включает бассейны рек востока Экваториальной Африки от юга Кении приблизительно до 10° ю. ш. Из эндемиков провинции следует назвать подрод *Begoya* рода *Lanistes*, лишь один вид которого (*L. graueri* Thiele) встречается в восточных районах Конголезской провинции. Кроме того, здесь имеется несколько эндемичных видов подрода *Meladomus* того же рода — *L. deguerryanus* (Bgt.), *L. nitidissimus* (Bgt.), *L. sinistrosus* (Lea), а также *Bellamyia unicolor spekii* (Sm.), ряд видов *Cleopatra* — *C. cameroni* Bgt., *C. aurocincta* Mts., *C. kynganica* Bgt., *C. letourneuxi* Bgt. Из легочных моллюсков для провинции характерен *Bulinus tropicus zanzebaricus* (Cless.), заходящий также в Катангскую провинцию, а из наяд — *Afronaia ratidota* (Charm.). В отличие от расположенной южнее Замбезийской провинции здесь ветре-чае гся *Etheria elliptica* Lam.

**Катангская провинция** (КАТ) включает бассейн р. Лувуа с озерами Мверу и Бангвеулу. Среди эндемиков провинции следует различать две группы видов: во-первых, формы, характерные для крупных озер и вытекающих из них рек, и во-вторых, обитателей мелких озер и рек провинции. Наиболее богато эндемитами оз. Мверу. Здесь имеются *Bellamyia mweruen-sis* (Sm.), *B. capillata crawshayi* (Sm.), *Melanoides crawshayi* Sm., *M. mweru-ensis* Sm., *M. imitatrix* Sm., *Cleopatra johnstoni* Sm., эндемичные роды *Prisodontopsis* (с видом *P. Johnstoni* (Sm.)) и *Mweruella* с подродами *Kistinaia* (единственный вид — *M. (K.) schoutedeni* (Haas)) и *Mweruella s. str.* (с видом *At. mweruensis* (Sm.)), а также эндемичные виды *Mutela*.

Фауна оз. Бангвеулу много беднее и содержит мало эндемичных форм: *Lanistes ovum bangweolicum* Haas, *Sphaerinova hartmanni bang-weolica* (Haas), *Caelatura choziensis bangweolica* Haas и *Mutela hargergeri schomburgki* Haas. Кроме того, в этом озере встречается свойственный нескольким провинциям востока Африки подвид — *Bellamyia capillata capillata* (Frf.). Наконец, из р. Луапула, соединяющей эти озера, описаны *Mesafra mesafricana stoppers!* (Haas) и *Caelatura choziensis luapulaensis* Prest.; из р. Лувуа, вытекающей из оз. Мверу, — *Cleopatra nsendweensis katangana* Pils. et Beq., а из р. Шамбези, впадающей в\*оз. Банг-

веулу, — *Caelatura choziensis choziensis* Prest. и *Spathopsis dautzenbergi* (Haas). К группе обитателей мелких рек и озер провинции можно отнести эндемичный род *Lobogenes* с двумя видами — *L. spiralis* Pils. et Beq. и *L. michaelis* Pils. et Beq., а также *Gabbiella kisalensis* (Pils. et Beq.) и *Bellamys contracta* Haas. Заметные различия в фауне озер Мверу и Бангвеулу заставляют сомневаться в принадлежности последнего к этой провинции. Фауна оз. Бангвеулу состоит из видов, мало дающих для зоогеографической характеристики, и лишь наличие *Caelatura choziensis* Prest. и *Mutela hargergeri* Sm. позволяет нам, правда условно, включать озеро в Катангскую провинцию.

**Замбезийская провинция** (ЗАМ) включает нижнюю часть бассейна Замбези (ниже водопада Виктория), а также бассейны других рек юго-востока Африки, в первую очередь Саби и Лимпопо. Оз. Ньяса не входит в состав провинции. К эндемикам провинции можно отнести из гастропод *Lanistes zambesianus* Furt., *L. ambiguus* Mts., *L. purpureus* (Jonas), *Bellamyia capillata zambesiensis* (Stur.), *Melanoides crawfordi* (Brot), *M. victoriae* (Dohrn), *Cleopatra morrelli* Prest., *Bulinus africanus africanus* (Kr.), *Bioinphalaria pfeifferi rhodesiensis* Mandahl-Barth, *Burnupia* (?) *uictoriensis* Walk., *B. (7)zambeziensis* Walk., из двустворчатых моллюсков — *Afronaia mossambicensis* (Mts.), *Spathopsis wahlbergi wahlbergi* (Kr.), *Leptospatha petersi* (Mts.), *Corbie-Vila albida* (Kr.), *C. astartina* (Mts.), *C. natalensis* Cless. В отличие от большинства провинций области здесь отсутствует *Etheria elliptica* Lam.

На фауне провинции уже заметно сказывается обеднение, связанное с удалением от экватора. В частности, здесь общее число видов тиарид и ампуляриид много меньше, чем в провинциях, расположенных севернее.

**Ангольская провинция** (АНГ) включает бассейны Кунене, Окованго' и верхнюю половину бассейна Замбези (выше водопада Виктория). Фауна провинции изучена крайне слабо, однако все же можно указать несколько эндемичных видов: *Bellamyia monardi* Haas, *B. passargergeri* (Mts.), *Pila occidentalis* (Mouss.), *Cleopatra, bulimoides welwitschi* Mts., *Lentorbis benguelensis* (Dkr.), а из наяд — *Afronaia kunenensis* (Mouss.) и *Spathopsis wahlbergi welwitschi* Morel. Кроме того, здесь встречается распространенная и в Нижнегвинейской провинции *Aspatharia pfeifferiana* (Born).

В целом, по-видимому, эта фауна во многом сходна с фауной Замбезийской провинции и примерно в той же степени обеднена. Здесь, однако, имеются несколько видов, принадлежащих к западноафриканскому комплексу, в частности представитель рода *Aspatharia*.

**Малавийская провинция** (МЛВ) включает только акваторию оз. Ньяса, максимальная глубина

которого 785 м. В этом гигантском озере сформировался эндемичный комплекс моллюсков, принадлежащих преимущественно к мезолимитическим группам. Это прежде всего три эндемичных подрода рода *Melanoides* — *Nyassia*, *Micronyassia* и *Nyassomelania*. Число видов, относящихся к этим подродам, по данным разных авторов различно. Так, по Каннингтону (Cunnington, 1920) их 7, тогда как по Пилс-бри и Бекерту (Pilsbry a. Bequaert, 1927) — 38, а по Кроули и Пейну (Crowley, Pain a. Woodward, 1964) — всего 5. Дело заключается в том, что первые исследователи, изучавшие малакофауну озера (Smith, 1877; Bourguignon, 1889), считали самостоятельными видами все сколь угодно различающиеся формы, тогда как авторы последней ревизии допускают почти безграничную изменчивость обитающих в озере видов. По всей вероятности число видов *Melanoides* в озере около 10—20. Кроме этого, здесь имеется несколько эндемичных видов наяд: *Nyassunio nyassensis* (Lea), *N. ecclesi* Woodw.,<sup>1</sup> *Grandidieria bloomeri* Woodw., *Mutela alata* Lea, *Spathopsis*

<sup>1</sup> Интересно отметить, что третий вид этого рода — *N. ujijiensis* эндемичен для оз. Танганьика; этими двумя озерами и ограничивается ареал рода.

*nyassensis* (Lea). Имеется в озере и один вид наяд, свойственный Замбезийской провинции, — *Afronaia mossambicensis* (Mts.), дающий здесь лишь слегка уклоняющуюся от типовой форму *lechaptosi* Anc. Палеолимнический комплекс представлен как широко распространенными видами родов *Bellamya* (*B. capillata* (Fr.)), *Pila* и *Lanistes*, так и несколькими эндемиками — *L. solidus* Sm., *L. nyassanus* Dohrn. (образующим эндемичный подрод *Nyassana*), *Neothauma ecclesi* Cr. et Pain, *Gabbiella stanleyi* (Sm.). Среди легочных моллюсков эндемичны *Bulinus nyassanus* (Sm.) и *B. succinoides* Sm.

Важно отметить, что моллюски населяют лишь прибрежные, в особенности укрытые от волн участки озера. По данным Мура (Moore, 1903), на глубинах свыше 35—50 м вообще не удается обнаружить представителей донной фауны, что, вероятно, связано с дефицитом кислорода, вызванным постоянной стратификацией. Таким образом, строго говоря, к провинции принадлежат лишь прибрежные участки озера до глубин 35—50 м.

**Мадагаскарская провинция** (МАД) включает водоемы островов Мадагаскар, Реюньон, Маврикий.

В отличие от наземной фауны, крайне своеобразной и мало похожей на африканскую, пресноводная фауна Мадагаскара отличается от фаун восточных провинций Эфиопской области не так уж резко. Из родов эндемичен только *Melanatria* (сем. *Thiaridae*) с несколькими видами. Остальные эндемики принадлежат к широко распространенным в Эфиопской области родам: *Pila madagascariensis* Sm., *Cleopatra tribonjiensis* Sm., *Bulinus liratius* (Tristr.), *Acutorbis trivialis*<sup>1</sup> (Morel). Здесь же встречается индо-малайская *Thiara amarula amarula* (Lam.) и довольно много неритид, распространенных широко по берегам Индо-Тихоокеанского региона, например *Nentina turrita* (Gm.). Из двустворчатых моллюсков отмечены «*Unio*» *madagascariensis* Sgatz., «*U.*» *geayi* Germ., «*U.*» *malgachensis* Gerna., систематическое положение которых нуждается в уточнении, *Etheria elliptica* Lam., *Corbicula madagascariensis* Sm., *Eupera degorteri* (Kuip.), «*Sphaerium*» *madagascariensis* Tristr. и *Euglesa johnsoni* (Sm.). Важно отметить, что на Мадагаскаре отсутствуют *Viviparidae* и имеющиеся в литературе указания на существование особого вида — *Viviparus madagascariensis* Sm. основаны на ошибке.

Фауна островов Реюньон и Маврикий заметно беднее. Кроме нескольких мадагаскарских видов, на о. Маврикий есть и эндемики *Lymnaea mauritiana* Morel и «*Erinna*» *carinata* Jouss.

**Южноафриканская провинция** (ЮАФ) охватывает бассейны рек крайнего юга Африки, в том числе и самой крупной реки этого района — Оранжевой. Характерно для провинции отсутствие большинства типичных для области семейств и родов моллюсков: здесь нет *Pilidae*, *Viviparidae* (*Bellamya*), *Paludomidae* (*Cleopatra*), *Thiaridae* (*Melanoides*), *Amblemidae* (*Caelaturinae*), *Mutelidae* (*Mutelinae*). Это связано прежде всего с общим уменьшением числа тропических по своей природе групп по мере удаления от экватора и уменьшением относительной роли первичноводных моллюсков. Подавляющее большинство видов, эндемичных для провинции, относится к легочным моллюскам: *Segmentorbis emicans* (M. et P.), «*Fer-risia*» *fontinalis* (Walk.), «*F.*» *burnupi* (Walk.), «*F.*» *connolly* (Walk.), *Bur-nupia stenochoris* (M. et P.), *B. caffra* (Kr.), *B. farquhari* (Walk.), *B. capensis* (Walk.), *B. trapezoidea* (O. Voettg.). Здесь же имеется несколько широко распространенных в области видов *Bulinus* и *Biomphalaria*. Из двустворчатых моллюсков в первую очередь следует отметить *Cafferia caffra* (Kr.),

<sup>1</sup> Для Мадагаскара указаны еще несколько видов *Pila*, *Cleopatra* и *Acutorbis* (syn. *Planorbis*, partim), но можно думать, что в результате ревизии они окажутся синонимами названных.

заходящую в южные районы Замбезийской провинции и *Spathopsis wahl-bergi* (Kr.), распр. граничную на юге Африки несколько шире (кроме Южноафриканской провинции, также в Замбезийской и Ангольской). Кроме этого, можно отметить несколько эндемичных видов *Corbiculidae* и *Pisidiidae*: *Corbicula africana* (Kr.), *Pseudocorbicula capensis capensis* (Kr.), *Eupera ferruginea* (Kr.).

### ТАНГАНЬИКАНСКАЯ ОБЛАСТЬ (рис. 30) Общая

#### характеристика

Танганьиканская область включает только акваторию оз. Танганьика. Крайне своеобразная малакофауна, населяющая это гигантское озеро, давно привлекала внимание исследователей, но несмотря на это, ее до сих пор вряд ли можно считать доскопочно изученной. Сведения о составе и распределении малакофауны Танганьики приведены в работах Смита (Smith, 1880a, 1880b, 1881a, 1881b,

1889, 1890, 1891, 1904, 1906), Кроссе (Crosse, 1881a, 1881b), Мартенса (Martens, 1883, 1895), Бургинья (Bourguig-nat, 1885, 1890), Анси (Апсеу, 1894, 1906), Мура (Moore, 1897, 1898c, 1898e, 1899b, 1899c, 1901), Мартеля и Дауценберга (Martel et Dautzenberg, 1899), Пигби (Digby, 1902), Жермена (Germain, 1905a, 1906f, 1907e, 1908c, 1911g, 1919f), Дауценберга (Dautzenberg, 1908a), Пилсбрии Бекерта (Pilsbry et Bequaert, 1927), Янга (Yonge, 1938), Дартевеля и Швеца (Dartevelle et Schwetz, 1948a), Лелу (Leiour, 1950, 1953).

Относительно двух обособленных сводок последнего автора нужно отметить, что в них проявляется сильная тенденция к крайнему объединению видов. В один вид попадают формы, обитающие вместе и резко несходные по скульптуре (в цитируемой работе 1953 г., рис. 68, A2, C3, F4, H4, а также 93, 14, L1 и 23, 15), или формы, в два-три раза различающиеся по размеру при одном и том же числе оборотов (в работе 1953 г., рис. 105, B и R). В результате такого подхода изменчивость танганьиканских видов получается во много раз большей, чем — побых других пресноводных *Prosobranchia*, хотя всегда виды, обитающие в гиганюких озерах, менее изменчивы, чем обитаюли обычных водоемов, что согласуется с особенностями эволюции фауны в гигантских озерах. Не получается при этом и никакой внутриозерной (горизонтальной или вертикальной) изменчивости, что представляется странным, если учесть протяженность оз. Танганьика с севера на юг и значительный диапазон пригодных для заселения глубин (от 0 до 250—300 м). Поэтому мы следуем сводкам Лелу только в отношении номенклатуры родов (кроме *Edgana* syn. *Lavigena*), а для анализа внутриозерной дифференциации фауны обращаемся к более старым работам, прежде всего к работе Дартевеля и Швеца (Dartevelle et Schroetz, 1948a).

Танганьиканская область, как и другие, связанные с гигантскими озерами, характеризуется резким преобладанием мезолимитических эндемичных форм, причем ранг эндемизма достаточно высок — роды, а иногда даже семейства. Из палеолимитических групп в озере имеется всего шесть родов, принадлежащие к семействам *Pilidae*, *Vimpandae*, *Bithynndae* и *Pisidiidae*. Из этих шести родов четыре предельно широко распространенными в Африке видами, один (*Neothauma* — сем. *Viiupandae*), известный только из озер Танганьика и Ньяса, представлен несколькими эндемичными видами и один род (*Mysorelloides* — сем. *Bithynndae*) эндемичен для Танганьиканской области. Из легочных моллюсков здесь обитают также свойственные почти всей Африке виды и лишь *Pettancylus* (?) *tanganyicensis* (Sm.) — эндемик области.

Среди мезолимитических моллюсков прежде всего следует отметить эндемичное для области семейство *Syrnolopsidae* (с родами *Syrnolopsis*,

Рис. 30. Зоогеографическое районирование Танганьиканской области.

Провинции СТС — Северотанганьиканская сублиторальная, ТПР — Танганьиканская профуя-дальная; ЮТС — Южнотанганьиканская сублиторальная. 1 — границы области, 2 — границы провинций.

*Anceya* и *Martelid*). Другая богатая эндемиками группа — подсем. *Lavigeriinae* сем. *Pachychilidae*; via этого подсемейства лишь резко отличный от остальных род *Semisulcospira* распространен в Сино-Индийской области. В сем. *Paludomidae* подсемейство *Tiphobiinae*, содержащее три рода (*Tiphobw*, *Bathanalia* и *Chytra*), эндемично для Танганьики. Значительное число эндемичных родов и видов относится и к сем. *Thiaridae*. При этом, поскольку анатомия танганьиканских моллюсков изучена слабо, не всегда ясно, к какому из двух последних семейств относится ют или иной род. Сюда принадлежат следующие эндемичные роды: *Bridouxia*, *Tanganyicia*, *Spekia*, *Stanleya*, *Paramelania*, *Limnotrochus*, *Stormsia*. Эти роды настолько своеобразны и отличны от остальных родов названных семейств, что в литературе оживленно обсуждался вопрос об их родстве с морскими формами (Moore, 1898a, 1903; Germain, 1908c). С этим же связано и название, под которым объединяются эти роды, а также *Syrnolopsidae*, *Tiphobiinae* и танганьиканские *Lavigeriinae* — «талассоидные», или «галолимитические», моллюски.

Широко распространенный род тиарид — *Melanoides* в области представлен эндемичным подродом — *fforea*, а также вездесущим *M. tuberculatus* (Mull.). Не эндемичных родов *Entornostoma* в области вообще очень мало, Кроме упомянутого рода *Melanoides*, здесь встречается также *Cleopatra* с несколькими эндемичными формами, довольно близкими к тем, что обитают на востоке тропической Африки.

Другая группа мезолимитических моллюсков — наяды — также представлена довольно богато. Это, между прочим, довольно резко отличает Танганьиканскую область от Байкальской, где наяды хотя и встречаются,

но очень малочисленны и не эндемичны. Среди эндемичных наяд Танганьиканской области в первую очередь нужно указать два рода из подсем. *Pseudospathinae* (сем. *Hyriidae*) — *Pseudospatha* и *Moncetia*. Из подсем. *Caelaturinae* (сем. *Amblemidae*) здесь обитает эндемичный род *Brazzaea*, а также *Nyassumio* и *Grandidiena*, представленные эндемичными видами в озерах Танганьика и Ньяса. К этому же подсемейству относится эндемик Танганьики — *Caelatura horei* (Sm.), близкая к нильской *C. aegyptiaca* (Caill.). Из подсем. *Mutelinae* (сем. *Mutelidae*) можно отметить несколько эндемичных видов *Mutela*, а из *Aspathariinae* (того же семейства) — монотипический подрод *Camezoma* рода *Pleiodon*. Кроме того, из Танганьики указано несколько видов эфиопских наяд: *Mutela erotica* Lmk., *Etheria elliptica* Lmk. Сем. *Corbiculidae* представлено эндемичным подвидом *Corbicula pasilla tanganyicensis* Crosse.

Таким образом, высокий ранг эндемизма фауны области объясняется прежде всего тем, что преимущественное развитие в озере получили мезолимитические формы. Из 32 родов мезолимитических

моллюсков 21 энде-мичен, а из 16 родов остальных групп моллюсков эндемичны всего два.

### История малакофауны

Первыми попытками объяснить своеобразие фауны Танганьики были работы Мура (Moore, 1898a, 1898b, 1899a, 1899c, 1903), выдвинувшего гипотезу о происхождении фауны озера от мезозойской морской фауны, а самого озера — из залива юрского моря. Эта гипотеза была господствующей в прошлом веке, однако уже начиная с 20-х годов нашего века она стала подвергаться серьезной критике и появились веские доказательства пресноводного происхождения танганьиканской фауны (Cunnington, 1920;

Brooks, 1950b; Hubendick, 1952, 1962; Leioup, 1953). Помимо доказательств, связанных с уточнением систематического положения моллюсков, было установлено, что мезозойские морские трансгрессии никогда не доходили до территории, ныне занятой озером (Willis, 1936). Результаты геологических исследований востока Экваториальной Африки, сведенные в цитированной работе Виллиса, показывают, что современный бассейн Танганьики вплоть до конца миоцена был водораздельной возвышенностью 90—150 м высоты, по которой протекали реки, как атлантического, так и индийского бассейнов. Вертикальные перемещения в плиоцене привели к формированию системы трогов африканского рифта, начинающейся желобом Красного моря и кончающейся желобом оз. Ньяса Танганьиканская котловина, сформировавшаяся в западной ветви рифта, превратилась в огромное озеро, которое постепенно заселялось реофильной фауной рек обоих бассейнов. Важно отметить, что с самого начала озерная котловина была достаточно обособленной от других котловин рифта и соединялась разве что только с долиной оз. Руква.<sup>1</sup> Эта обособленность, значительная глубина и отсутствие постоянного стока сыграли важнейшую роль в дальнейшей истории фауны озера. Формирующаяся в нем фауна избегала гибели в сухие межплювиальные эпохи, когда более мелководные озера высыхали, а в плювиальные эпохи широко расселялась по озеру и его заливам. Современная связь с оз. Киву образовалась сравнительно недавно в результате формирования системы вулканов Муфумбиро, отделившей оз. Киву от оз. Эдуард, а сук в бассейн Конго возник чуть ли не в историческое время.

Таким образом, танганьиканская фауна сформировалась за геологически короткий период времени от плиоцена до наших дней за счет фауны,

<sup>1</sup> Это можно заключить по нахождению раковин *Lavigena* (syn. *Edgarl*) в отложениях у северного берега оз. Руква. обитавшей в плиоцене в реках и небольших озерах востока Африки. Состав этой речной фауны, видимо, несколько отличался от современного. На это указывают, в частности, находки видов *Neothauma* и *Grandidieria* в нижнеплейстоценовых отложениях близ озер Рудольф и Эдуард (Fuchs, 1936, 1939). Вероятно, в плейстоцене же вымерли и предки некоторых танганьиканских *Cerithioidea*, в частности *Syrnolopsidae*. К сожалению, данные по ископаемым пресноводным моллюскам Африки крайне бедны и не позволяют указать формы, которые могли явиться предками эндемиков Танганьики. Осложнение вносит еще и то обстоятельство, что эти предковые внетанганьиканские формы были безусловно мало похожи по раковине на своих танганьиканских потомков, облик которых сформировался под действием условий жизни в гигантском озере. Косвенным подтверждением этого служит находка в бассейне Конго представителя подсем. *Lavigerimae*, которого по облику раковины Пилсбри и Бекерт без всяких сомнений отнесли к роду *Melanoides* (Morrison, 1954). Принадлежность к танганьиканскому роду *Spekia* ископаемой формы из плиоцена (!) Европы (Wenz, 1929a), а также принадлежность к *Syrnolopsidae* рода *Fascinella* из верхнемеловых и палеоценовых отложений Южной Европы (Tausch, 1884) сомнительна. В этом случае, как и при сопоставлении танганьиканских форм с ископаемыми из ларамийских отложений США (White, 1882a, 1882b), или танганьиканских форм с морскими (Moore, 1899a), виды сравниваются без учета экологических условий их обитания, без сомнения оказавших влияние на облик раковины.

### Районирование

Современная танганьиканская фауна во всем ее разнообразии сформировалась в самом озере. Этому способствовали не только значительная протяженность береговой линии и обособленность, хотя бы частичная, в засушливые эпохи северной и южной котловин, но и, вероятно, возможность расхождения моллюсков по разным вертикальным зонам (Brooks, 1950b).

Несмотря на то что глубина озера достигает 1435 м, моллюски в Танганьике распространены только до глубин 200—300 м, причем численность их на глубинах свыше 100 м крайне мала. Это можно связывать со свойственной глубоким озерам тропиков постоянной стратификацией, нарушаемой лишь частично ветровым перемешиванием, захватывающим, однако, только поверхностные слои. Глубинные слои воды в связи с этим практически лишены кислорода, что исключает существование донной макрофауны. Этот лишенный кислорода слой воды начинается в разные годы на разной глубине, но фактически глубины свыше 300 м лишены кислорода постоянно.

Если мы рассмотрим вертикальное распределение танганьиканских моллюсков (для которых оно известно), то обнаружим, что значительная часть видов не спускается ниже 70—75 м. С другой стороны, имеется ряд видов, все находки которых расположены ниже изобаты 75 м. К их числу относятся, в частности, *Bathania howesi* Moore и *Anceya admirabilis* Bourg. Таким образом, есть основание считать изобату 75 м границей между двумя сменяющими друг друга по вертикали фаунами.

Почти все виды, отмеченные на глубинах свыше 75 м, известны как из северной, так и из южной части озера; исключение составляют лишь виды *Anceya*, свойственные южной половине. Иная картина

наблюдается на глубинах до 75 м. Из 46 форм этой зоны, для которых Дартевель и Швец приводят батиметрическое распространение, 20 населяют все озеро, 19 свойственны только его южной половине и 7 — только северной. Если добавить сюда виды, батиметрическое распространение которых неизвестно (можно думать, что это мелководные формы, так как глубоководные попадают крайне редко), то число видов, одинаково распространенных

в обеих частях озера, возрастет до 24, форм, свойственных южной половине, — до 26, а свойственных только северной — до 10. Такие различия не могут объясняться разной изученностью частей озера или неполнотой сборов, поскольку ряд массовых видов собран в очень больших количествах. Так, в сборах экспедиции Стаппера, работавшей как в северной, так и в южной половине озера, южнотанганьиканские виды *Syrnolopsis minuta* Sm. и *Reymondia minor* (Sm.) собраны в количествах соответственно 529 и 128 экземпляров, а северотанганьиканского *Stanleya nenti-noides* (Sm.) — найдено 132 экземпляра.

Таким образом получается, что фауна мелководий (до 75 м) северной и южной половин озера различна, причем в южной больше свойственных только ей элементов.

Все это заставляет нас делить Танганьиканскую область на три провинции: границу двух мелководных провинций мы условно проводим по подводному поперечному гребню, делящему озеро на две половины, третья провинция охватывает кольцом все дно озера между изобатами 75 и 300 м.

**Южнотанганьиканская сублиторальная провинция** (ЮТС) включает мелководья (0—75 м) южной половины Танганьики и ограничена на восточном берегу п-овом Кунгве, а на западном — районом Тоа. Эндемичны для провинции *Neothauma tanganyicense bicarinatum* Bgt., *Syrnolopsis minuta* Sm., *S. lacustris* Sm., род *Hirthisia*, *Lavigeria grandis* (Sm.), *L. cras-silabris* (Bgt.), *L. globosa* (Anc.), *L. nassa living stoniana* (Bgt.), *L. singularis* (Bgt.), *Pseudospatha subtriangularis* (Bgt.), *P. stappersi* Pils. et Beq. Этот список можно значительно дополнить, но для остальных южнотанганьиканских форм батиметрические данные недостаточно точны, а часто и вовсе отсутствуют.

**Северотанганьиканская сублиторальная провинция** (СТС) включает мелководья (0—75 м) северной половины Танганьики (севернее п-ова Кунгве и Тоа), эндемиков в этой провинции много меньше, чем в южной:

*Neothauma tanganyicense euryomphalum* Bgt., *Paramelaniacrassiangulata* Sm., *Pseudospatha bequaerti* Leioup, *P. bourguignati* (Bgt.). Таким образом, роль видов, распространенных по всему озеру, — *Mysorelloides multisulcata* (Bgt.), *Tanganyicia rufifilosa* (Sm.), *Lavigeria giraudi* Bgt., *Grandidiera elongata* (Bgt.), *Spekia zonata* (Woodw.), *Limnotrochus thomsoni* Sm., *Pleiodon spekii* (Woodw.) и *Pseudospatha tanganyicensis* Sm. — здесь гораздо более значительна.

**Танганьиканская профундальная провинция** (ТПР) включает участок дна Танганьики, заключенный между изобатами 75 и 300 м. Эндемичных для этой провинции видов совсем мало (*Anceya admirabilis* Bgt., *A. rufocincta* (Sm.), *Tiphobia horei*<sup>1</sup> Sm., *Bathanalia howesi* Moore и *Lavigeria arenarum* Bgt.) и основу фауны составляют эврибатные виды (*Anceya giraudi* Bgt., *Paramelania damani* Sm., *Bythoceras iridescens* Moore, *Chytra kirki* Sm., *Lavigeria nassa* (Woodw.), *L. paucicostata* (Sm.), *Grandidiera burtoni* (Woodw.)).

## НЕАРКТИЧЕСКАЯ ОБЛАСТЬ (рис. 31) Общая

### характеристика

Неарктическая область занимает Северную Америку на юг до 26—27-й параллели и лишь по побережью Мексиканского залива ее граница спускается до северного тропика. По малакофауне отдельных районов области, особенно по фауне территории США, имеется значительное число работ.

<sup>1</sup> По данным Лелу (Leioup, 1953), вид встречается и выше 60—75 м, но здесь он более редок и малочислен по сравнению с остальными видами моллюсков.

232

Рис. 31. Зоогеографическое районирование Неарктической области.

Провинции: КЛМ — Клататская, КЛР — Колорадская, КЛФ — Калифорнийская, НЕВ — Невадская, ОР — Орегонская, ЮК — Юконская, ЮТ — Ютская (Тихоокеанская подобласть);

АРК — Арканзасская, ГР — Гренландская, ДЖР — Джорджийская, КАМ — Камберлендская, КАР — Каролинская, КУС — Кусская, ЛАВ — Лаврентийская, МАК — Маккензийская, МИС — Миссурийская, НМС — Нижнемиссисипская, ОГ — Огайская, ФЛР — Флоридская

(Атлантическая подобласть). / — граница области; s — границы подобластей; з — границы провинций,

В связи с этим мы отметим здесь лишь наиболее важные из фаунистических статей, а также работы сводного характера, охватывающие фауну обширных районов. Здесь следует назвать работы Трайона (Труоп, 1871), Стирнса (Stearns, 1893), Пилсбри (Pilsbry, 1894, 1900, 1910b, 1928), Шика (Schick, 1895), Ванатты (Vanatta, 1895), Симпсона (Simpson, 1896, 1900, 1914), Серджента (Sargent, 1896), Ф. К. Бекера (Baker, 1898, 1902, 1911, 1919, 1928, 1936, 1945), Уолкера (Walker, 1902, 1910, 1913, 1915, 1918, 1925b), Райта и Уолкера (Wright a. Walker, 1902), Долла (Dall, 1896, 1905), Пилсбри и Ферриса (Pilsbry a. Ferris, 1906a, 1909), Ханнибала (Hannibal, 1912), Оттербека (Utterback, 1917), Хинкли (Hinkley, 1920), Гудрича (Goodrich, 1921b, 1928, 1930, 1931, 1932, 1934a—1934c, 1935a,

233

1935b, 1936, 1937, 1938, 1939a, 1939b, 1940, 1941a-1941c, 1942a, 1942b, 1944), Ортмана и Уолкера (Ortmann a. Walker, 1922), Ортмана (Ortmann, 1924a, 1924b, 1925, 1926), Уиттекера (Whittaker, 1924), Кленча (Clench, 1925, 1926), Уинслоу (Winslow, 1926), Фрайерсона (Frierson, 1927), Чем-берлена и

Джонса (Chamberlin a. Jones, 1929), Гендерсона (Henderson, 1931), Гудрича и Схали (Goodrich a. Schalie, 1932, 1939), Читума (Cheatum, 1935, 1939), Г. Схали (H. Schalie, 1939, 1961, 1962), Берри (Berry, 1943), Г. Схали и А. Схали (H. Schalie a. A. Schalie, 1950), Тейлор (Taylor, 1950, 1952, 1960b, 1966a), Хубе-НАНКа (Hubendick, 1951), Ла Рока (La Rocque, 1953), Хааса (Haas, 1954), Дрейка (Drake, 1956), Кларка (Clarke, 1959), Кларка и Берга (Clarke a. Berg, 1959), Херда (Heard, 1961, 1962a, 1962b), Тейлора, Уолтера и Берча (Taylor, Walter, Burch, 1962), Этерна и Кларка (Athearn a. Clarke, 1962), Херрингтона (Herrington, 1962), Шварца и Мередит (Schwartz a. Meredith, 1962), Баша (Basch, 1963).

В целом малакофауна области имеет облик фауны умеренных широт и несколько напоминает палеарктическую. Вивипариды представлены \*здесь как европейско-неарктическим подсемейством *Viviparinae*, из которого здесь имеются широко распространенный род *Viviparus* и эндемичный *Tulotoma*, так и эндемичным подсемейством *Campelominae* с ро-дами *Campeloma* и *Lioplax*. Пилиды, как группа тропическая, здесь отсутствуют; лишь на крайнем юго-востоке встречаются 1—2 вида, принадлежащих к неотропическому роду *Pomacea*. Как и в Палеарктике, здесь довольно богато представлены сем. *Valvatidae* (род *Valvata*), однако, кроме широко распространенного подрода *Cincinna*, здесь имеется и эндемичный подрод *Tropidina*. Особенного расцвета достигает в области сем. *Bithyniidae*. Здесь распространены два эндемичных подсемейства *Nympho-philinae* и *Fontigeninae*, куда относится подавляющее большинство неарктических родов. Кроме этого семейства, из *Truncatelloidea* в Неарктике имеется эндемичное семейство *Lepyriidae* и четыре рода из *Littoridinidae*:

*Pomatiopsis*, относящийся к преимущественно восточноазиатскому подсемейству *Pomatiopsinae*, *Littoridinops* и *Texadina* (на юго-востоке и юге в солоноватых водах), а также *Tryonia* (на западе) из неотропического подсемейства *Littoridininae*. Если Палеарктике свойственно преимущественно сем. *Melanopsidae*, Сино-Индийской области (особенно ее южной части) — *Thiaridae*, то в Неарктике имеются исключительно представители сем. *Pachychilidae*, причем, как и *Bithyniidae*, относящиеся к большинству включаемых в семейство родов {*Pleurocera*, *Juga*, *Ceriphasia*, *Gyrotoma*, *Mudalla*, *Anculosa*, *Euryscaelon*).

Очень богата фауна легочных моллюсков Неарктики. *Lymnaeidae* здесь представлены заметно большим числом видов, чем в Палеарктике;

это же можно сказать и о физидях, которые в большинстве принадлежат здесь к преимущественно неарктическому роду *Physella*. Сем. *Bulinidae* представлено в основном подсем. *Camptoceratinae*, лишь три рода которого не встречаются в пределах Неарктики. Кроме того, к этому же семейству относятся подсем. *Laevapicinae* и триба *Ferrisiini* из подсем. *Miratestinae*. Планорбиды представлены эндемичным подсемейством *Planorbulinae*, голарктическим родом *Armiger*, распространенным по всему миру родом *Anisus*, из которого здесь встречаются как виды широко распространенного подрода *Gyraulus*, так и виды преимущественно неарктического подрода *Torquais*. Наконец, имеются и эндемичные семейства легочных моллюсков {*Lancidae*, *Rhodacmeidae* и *Neoplanorbidae*}.

Основную массу видов двустворчатых моллюсков составляют *Pisidiidae* (виды очень распространенных родов *Amesoda*, *Musculum*, *Sphaeri-nova* и *Euglesa*) и наяды. Из последних прежде всего следует отметить эндемичное семейство *Lampsilidae*, трибу *Quadrulini* и подсем. *Ambleminae* из сем. *Amblemidae*. Остальные семейства наяд представлены немногими родами, большинство из которых — эндемики. Из *Margaritiferae*, кроме родов *Margaritifera* и *Dahurinaia*, здесь имеются *Cumberlandia*, *Schalie-naia* и *Gonidea*, из *Unionidae*, кроме голарктического рода *Anodonta*, — *Arnoldina*, *Utterbackia*, *Utterbackiana* и *Puganodon*. Наконец, можно отметить и несколько солоноватоводных *Corbiculidae* (*Polymesoda*), *Cyrenoididae* (*Cyrenoida*) и *Dreissenidae* (*Congeria*), приуроченных преимущественно к более южным частям области.

. Резюмируя все изложенное, можно отметить, что в пределах области довольно богато представлен как палеолимнический комплекс (*Viviparus*, *Tulotoma*, *Campelominae*, *Valvata*, *Bithyniidae*, *Pisidiidae*), так и мезо-лимнический (*Lepyriidae*, *Pachychilidae*, *Lampsilidae*, *Quadrulini*, *Ambleminae*, *Cumberlandia*, *Gonidea*, *Arnoldina* и другие). Неолимнических моллюсков здесь мало — это как бы осколки богатой тропической фауны, заходящие лишь в южную часть области (*Congeria*, *Cyrenoida*, *Polymesoda* и некоторые другие). То же самое следует сказать и о супралиторальном комплексе. Зато фауна вторичноводных моллюсков чрезвычайно богата, и именно она в значительной мере ответственна за умеренноширотный облик неарктической фауны.

### История малакофлуны

Данных об ископаемых фаунах Неарктики в литературе имеется очень много. Большинство их сведено в работе Уайта (White, 1883) и в обширном каталоге Гендерсона (Henderson, 1935); более новые данные по отдельным местонахождениям представлены в работах Мак Нейла (Mc Neil, 1939), Йена (Yen, 1946, 1949, 1950, 1951, 1952a, 1952b), Моделя (Modell, 1957), Тейлора (Taylor, 1954b, 1957, 1960a, 1963, 1966b), Херринг-тона и Тейлора (Herrington a. Taylor, 1958). Несмотря на обилие данных, до сих пор не имеется ни одной попытки обобщить материалы в палео-биогеографическом смысле. Возможно, некоторые трудности для такого обобщения создает размещение основных местонахождений юрской меловой и палеогеновой фаун. Подавляющее большинство пресноводных отложений, датированных этими периодами, размещено в горных районах запада США, т. е. как раз на границе между двумя современными, пресноводными фаунами.

Прежде чем обсуждать историю неарктической фауны, обратимся к данным о палеогеографии североамериканского континента на протяжении мезозоя—кайнозоя. Из многочисленных карт, приведенных Шу-хертом (Schuchert, 1955), следует, что Северная Америка на протяжении всего этого

времени представляет собой единый континентальный массив (рис. 32). Наименее устойчивая в тектоническом отношении его область, располагающаяся на месте современных хребтов системы Кордильер, в отдельные периоды давала прогибы, где формировались глубоко вдающиеся в континент морские заливы. Впервые в мезозое такой залив, располагавшийся на территории Канады и открывавшийся в Полярный бассейн, возник в самом конце триаса. Исчезнув в ранней юре, он вновь появился в средней и поздней юре и раннем мелу. В позднем мелу (турон) в этой области формируется сквозной морской пролив, соединявший Мексиканский залив с Полярным бассейном. В сеноне этот пролив вновь превратился в два залива — северный и южный; последний просуществовал до палеоцена и доходил на протяжении всего времени своего существования почти до северной границы современной территории США. С североамериканским континентальным массивом все время была соединена часть Центральной Америки, соответствующая современному Мексиканскому нагорью. Связь с другими частями Центральной Америки,

Рис. 32. Палеогеография Северной Америки во второй половине мезозоя и в начале кайнозоя (по: Schuchert, 1955). Суца заштрихована,

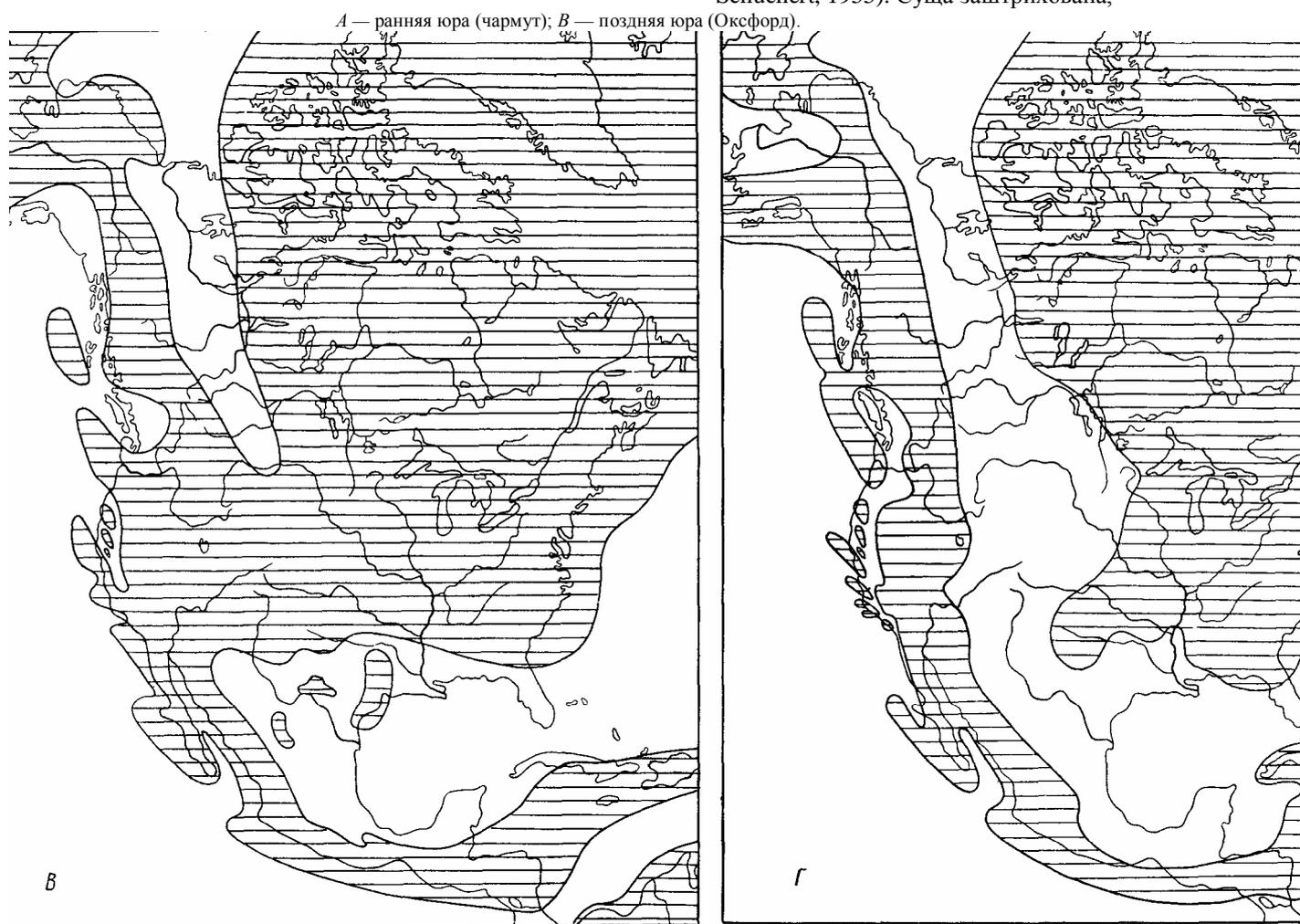


Рис. 32 (продолжение). В — ранний мел (ранний команчи); Г — поздний мел (турон).

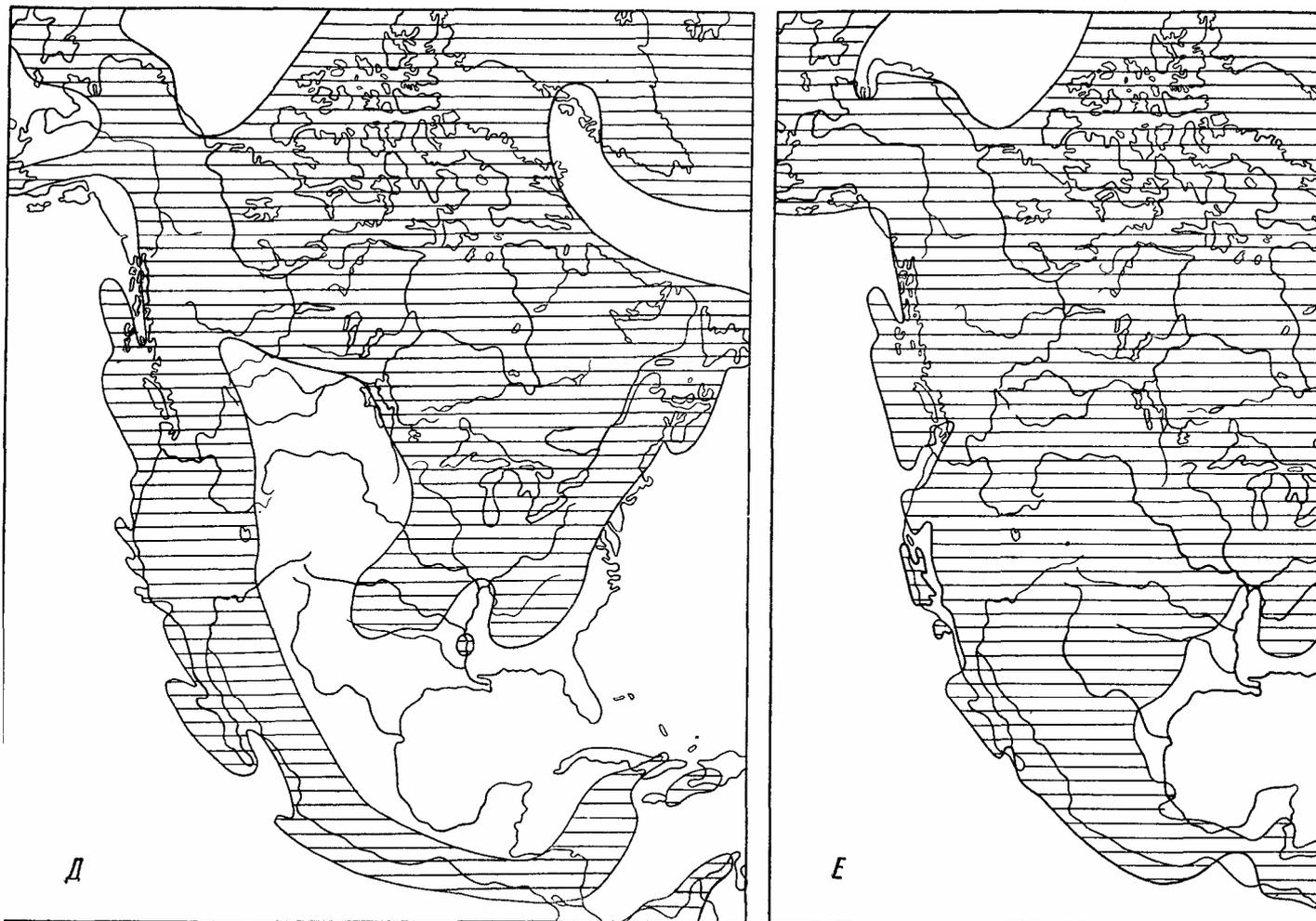


Рис. 32 (продолжение).

Д — поздний мел (кампан); Е — средний эоцен (клейборн).

существовавшими в виде гигантских островов, и далее с Южной Америкой то имела место на протяжении почти всего триаса и всей юры, в позднем мелу (турон, кампан, даний), в палеоцене, в раннем эоцене и в плиоцене, то прерывалась в позднем триасе (норий) и поздней юре (киммеридж), в раннем мелу, в позднем мелу (сенон) и с позднего эоцена по миоцен.

На востоке североамериканский континент был связан с Северной Европой. По-видимому, эта связь существовала почти все время и лишь в неогене участок суши, соединявший эти континенты, значительно сузился, а затем и полностью погрузился под воду. Связь с Азией через Берингскую сушу также существовала в течение длительного времени. Лишь в отдельные периоды эти два континента разделял морской пролив, проходивший на месте современного Берингова пролива (в триасе) или на востоке Аляски (в средней и поздней юре и раннем мелу). В конце неогена в отдельные эпохи вновь стал возникать Берингов пролив.

Посмотрим теперь, как с этой палеогеографической картиной можно связать данные об ископаемых пресноводных малакофаунах континента. Триасовые и юрские малакофауны изучены довольно слабо. Следует лишь обратить внимание, что в эти периоды на континенте были, по-видимому, широко распространены представители неотропических родов, в частности *Diplodon* и *Rhipidodonta*. Вероятно, неотропических элементов здесь было гораздо больше, чем числится в списках ранне- и среднемезозойской фауны, поскольку в более поздних — верхнемеловых — отложениях также найдены представители неотропических родов *Anodontites* и *Calonaia*. Остальные роды, известные из юрских отложений, в большинстве вымершие, принадлежат к семействам, обитающим здесь и ныне: *Lioplacodes*, *Amplovalvata*, *Graptophysa*, *Pentagoniostoma*, *ffadrodon*, *Vetulonaia*, из ныне живущих родов можно назвать *Amnicola*, *Quadrula*, *Elliptic*, *Eurynia*, *Medionidus*, *Glebula*. Интересно отметить, что *Graptophysa* наряду с азиатскими *Culmenella* и *Pseudophysa* составляет наиболее примитивную группу родов подсем. *Camptoceratinae*, возникшего несомненно на юго-востоке Азии. Можно предположить, что на протяжении триаса и юры фауна всего континента, включая Центральную Америку, была в зоогеографическом отношении сравнительно однородной; небольшие различия создавались лишь за счет проникновения в северо-западные районы азиатских форм и в южные — южноамериканских.

Гораздо больше данных о меловой фауне континента. Прежде всего можно отметить широкое распространение, особенно в верхнемеловых отложениях, родов, ограниченных ныне восточной частью области или еще более узко водоемами гор Аппалачи. В меловой фауне запада южной Канады и США представлены роды: *Viviparus*, *Campeloma*, *Pleuronaia*, *Fusconaia*, *Obliquata*, *Quadrula*, *Tritogonia*, *Amphinaias*, *Quincuncinna*, *Orthonymus*, *Cyclonaias*, *Pleurobema*, *Lexingtonia*, *Plethobasus*, *Strophitus*, *Ptychobranchus*, *Venustaconcha*, *Condradilla* и другие. Судя по нахождению их в верхнемеловых

отложениях Монтаны, Вайоминга, Колорадо, они встречались по обе стороны гигантского залива (или пролива), разделявшего Северную Америку на две части. С другой стороны, в это же время появляются и группы, свойственные на всем протяжении их существования исключительно западу континента, что, возможно, следует поставить в связь с возникновением морских преград. Из таких групп можно назвать *Carinifex*, *Vorticifex*, *Perrinilla*. Интересно, что все это легочные моллюски, обычно распространенные шире переднежаберных. Таким образом, к началу палеогена на территории континента стали постепенно складываться две фауны: одна, связанная с азиатской, а через Центральную Америку и с южноамериканской, на западе и другая, связанная с североевропейской, — на востоке. О степени самостоятельности центральноамериканской фауны на протяжении мела и палеогена из-за не-

239

достатка данных судить нельзя, но можно предположить, что обособление этой фауны произошло позже — к концу палеогена.

С исчезновением морского залива в палеогене изоляция между западом и востоком Северной Америки не уменьшилась. На месте залива стали формироваться горные системы. Поэтому в палеогене продолжалось дальнейшее обособление западной и восточной фаун. На западе еще сохраняется значительное количество родов и видов вивипарид, амблемид и лампсилид. Из них как наиболее яркие примеры можно назвать *EHP-tio salissiensis* (Russ.) и *Lampsilis dulyi* (Russ.) из среднего эоцена Британской Колумбии (Канада), однако наибольшее число ископаемых представителей этих групп известно из палеогеновых отложений горных штатов США (Вайоминг, Юта, Монтана, Колорадо), а также из провинции Альберта (Канада). В то же время на западе получают преимущественное развитие группы, свойственные ныне Тихоокеанской подобласти. Из двустворчатых можно также отметить наличие нескольких видов *Dahurinaia*, рода, представленного и ныне несколькими видами здесь и на востоке Азии.<sup>1</sup> В это же время из Азии проникает сюда и род *Cuneopsis*, представленный в эоценовых отложениях Калифорнии и Вашингтона видом *C. transpacificus* (Am. et Harm.). Также из Азии и, вероятно, тогда же сюда проникли и предки рода *Gonidea*. В пользу этого свидетельствует генетическая связь его с восточноазиатским родом *Nasus*, отмеченная Моделлем (Modell, 1957). Ископаемые остатки видов *Gonidea*, однако, известны пока только из неогеновых отложений. В восточной половине континента *Lampsilidae*, *Amblemidae* и *Viviparidae* распространяются чрезвычайно широко. Об этом говорят не только американские находки, но и наличие некоторых представителей *Lampsilidae* в эоценовых отложениях Западной Европы (Modell, 1950a).

К концу палеогена группы, которые ныне составляют характерный комплекс малакофауны Атлантической подобласти, на западе континента полностью вымирают. В частности, из всех наяд, обитающих к западу от Скалистых гор, непосредственное родство с фауной востока Северной Америки проявляет лишь род *Arnoldina*, тогда как все остальные роды, как уже говорилось, — это пришельцы из Азии.

Одновременно с этим происходит заметное обособление центральноамериканской фауны, и таким образом в зоогеографической картине области устанавливаются соотношения, близкие к современным. Сходство неогеновых и современных фаун подчеркивается еще и близким родовым составом: лишь немногие роды (*Brannerillus*, *Payettia*, *Parapla-norbis*, *Planorbifex*) не дожили до наших дней. Главные различия заключаются в том, что ряд родов, ныне ограниченных водоемами США или даже водоемами гор Аппалачи и плато Озарк, были распространены шире. Сужение их ареалов связано с общими климатическими изменениями северного полушария в четвертичное время. Похолодание, наступившее в ледниковую эпоху, привело к полному вымиранию пресноводной фауны в северной половине континента, а мощный сток воды от таявший ледников сильно повлиял и на фауну вне зоны оледенения, особенно на фауну Миссисипской низменности. После отступления ледника освободившиеся акватории стали вновь заселяться моллюсками из районов, не подвергшихся оледенению. Так создалась обедненная малакофауна северных провинций. Часть форм, как например *Lymnaea wahl* Moll., по-видимому, спаслась от губительного действия оледенения где-то в пределах самой ледниковой зоны, о чем свидетельствует значительная обособленность этого вида от других видов рода. Источником для заселения водоемов

<sup>1</sup> *Margaritifera* с востока Америки связывается с европейской и более далека от ископаемых и современных западноамериканских.

## 2W

освободившихся от ледника территорий была не только южная половина Северной Америки. Часть видов, по-видимому, пришла и из Азии. К их числу относятся *Lymnaea truncatula* Mull., *Valvata sibirica* Midd., а возможно и некоторые *Euglesa*. С другой стороны, заселение северных акваторий континента способствовало смешению здесь западной и восточной фаун. Так, представитель рода *Sibirenauta*, распространенного в неогене на западе Северной Америки, — *S. elongata*, (Say) в послеледниковое время занимает ареал, включающий всю Канаду и север США. Характерно, что далеко на юг на востоке континента он не проникает. Вероятно, аналогичным образом объясняется и современное распространение некоторых видов *Valvata* и *Physella*. Расселяясь по северу континента, часть видов проникла и в Азию. На этом моменте мы уже останавливались в разделе, посвященном истории малакофауны Палеарктики.

Значительное своеобразие фаун водоемов южной части гор Аппалачи (в частности плато Камберленд) и плато Озарк связано, по-видимому, прежде всего с тем, что в этих районах в течение длительного времени гидрографическая сеть и основные гидрологические особенности водоемов оставались относительно неизменными. Во время морских трансгрессий (а в течение всего палеогена

морской залив доходил до района устья Огайо) здесь в горных водоемах обитала фауна, давшая впоследствии начало камберлендской, кусской и Каролинской. То же следует сказать и о плато Озарк. Реки обоих этих районов в палеогене впадали прямо в море, и современные связи бассейнов возникли лишь в неогене. Такое объяснение впервые было предложено Уокером (Walker, 1917), но нам кажется, что его нужно дополнить следующим соображением. Почти все эндемики камберлендско-теннессийского, верхнеалабамского и арканзасского бассейнов — наяды, пахихилиды, лепирииды, неопланорбиды — реофильные формы, обитающие в чистых горных водоемах с весьма малой мутностью воды. Поток, образовавшийся в результате таяния ледникового щита и протекавший по долине р. Миссисипи, как и все потоки подобного рода, обладал повышенной мутностью за счет наличия неорганических взвесей. Это не могло не сказаться губительно на апалачских и озаркских формах, обитавших в нижней части долины р. Миссисипи. В то же время этот ледниковый поток не мог оказать воздействия на обитателей горных частей Камберленда, Теннесси и Арканзаса с притоками, где и сохранилась богатая эндемичная фауна.

Особенно привлекает внимание исследователей вопрос о древних связях Миссисипского и Лаврентийского бассейнов, позволивших мис-сисипским моллюскам, особенно наядам, заселить водоемы освободившейся ото льда верхней части бассейна р. Св. Лаврентия и район Великих Озер. Рядом исследователей (Baker, 1911; Walker, 1913; Ortmann, 1924b; Goodrich a. van der Schalie, 1939; van der Schalie, 1945, 1961, 1962; Heard, 1962b) показано, что объяснение современного распространения лимнеид, наяд и пизидиид, а очевидно с ними и других групп пресноводных моллюсков, в этом районе следует искать в особенностях связей бассейнов в плейстоцене (рис. 33). В процессе таяния ледника в районе Великих Озер, у южного края ледового щита образовалась система значительных по своим размерам водоемов. Наиболее крупным из них было оз. Агассиц, располагавшееся на месте оз. Виннипег и соседних с ним озер и тянувшееся узким заливом на юг вдоль долины Ред-Ривер. Западная часть современного оз. Верхнее была занята оз. Дулут, на месте оз. Мичиган существовало оз. Чикаго, на месте оз. Эри — оз. Мауми. Крупное озеро, правда возникшее несколько позже, — Ирокезское, было на месте современного оз. Онтарио. Пути для стока ледниковых вод были: из оз. Агассиц — верховья Ред-Ривер и р. Миннесота, из оз. Дудут — р. Сент-Крой, из оз. Чикаго — р. Фоке, соединявшаяся с долиной р. Висконсин,

Рис. 33. Гидрографическая сеть района американских Великих Озер во время таяния ледника.

а также река, протекавшая по долине Дес-Плейнс—Иллинойс, из оз. Мауми — р. Мауми, выносившая озерные воды через долину р. Уобаш в бассейн Огайо. Таким образом, воды этих четырех озер в конечном счете изливались в долину Миссисипи. Ирокезское озеро в течение некоторого периода сбрасывало свои воды через р. Мохок в Гудзон.

В пределах самой системы озер существовало также соединение р. Гранд-Ривер с заливом Сагино, позволявшее пресноводным организмам расселяться вдоль системы озер. Реки, соединявшие озера с бассейном Миссисипи, позволили проникнуть в Великие Озера ряду миссисипских видов, особенно наяд, связанных в своем распространении с рыбами. Так проникли через р. Мауми *Alasmidonta marginata* (Say), *Actinonaias carinata* (Barn.) и *Lampsilis fasciola* Raf.; этим же путем, а также через систему Иллинойс—Дес-Плейнс — *Euglesa cruciata* (Sterki) и *Sphaeri-nova transversa* (Say); наконец, через систему Висконсин—Фоке — *Euglesa punctifera simplex* (Sterki) и *E. walken* (Sterki). Эта же система соединений позволила ряду северо-восточных видов расселиться в верхней части бассейна Миссисипи. Наконец, именно она в значительной степени, ответственна за биогеографическую однородность пресноводной фауны большей части территории Канады. Связь бассейна Великих Озер с бассейном Гудзона легко объясняет принадлежность пресноводных моллюсков севера Новой Англии (США) к лаврентийской фауне.

Часть этих бассейновых соединений сохранилась и поныне. Так, в крайне богатом водоемами районе севера Небраски бассейн Миссисипи сохраняет связь как с системой Саскачеван—Нельсон, так и с реками, впадающими в оз. Верхнее. Последнее, в свою очередь связано с бассейном р. Олбани, впадающей в южную часть Гудзона залива. Таким образом, связи речных бассейнов в зоне, подвергшейся оледенению, сохранялись весьма длительное время, что позволило широко расселиться самым различным группам пресноводных животных.

Другой важный вопрос позднекайнозойской истории малакофауны "Неарктики — объяснение зоогеографических связей фауны водоемов бессточных областей запада США — бассейна Большого Соленого озера и бассейнов штата Невада — р. Гумбольдт, озер Уолкер, Пирамид, а также оз. Игл в Калифорнии и оз. Малур в Орегоне (рис. 34). Современная фауна этих бассейнов наряду со специфическими чертами проявляет сходство с фауной бассейна р. Кламат. Так, группа западных видов *Pyrgulopsis* (близких к *P. nevadensis* (Steams)) распространена в этом районе в озерах Пирамид, Уиннемакка и Уолкер — *P. nevadensis*, и в оз. Аппер-Кламаг — *P. archimedi* Berry. В верхнеплиоценовых отложениях еще один вид этого рода обнаружен в бассейне р. Снейк. *Juga acutifilasa* (Steams) известна в живом состоянии из бассейна оз. Хони и из верховьев р. Пит (бассейн Сакраменто), а в плиоценовых и плейстоценовых отложениях из бассейна р. Снейк. Еще более ярко эта связь прослеживается на распространении видов и подвидов группы *Carinifex newberryi* (Lea) (рис. 34, А). Моллюски этой группы встречаются в оз. Аппер-Кламаг, в р. Пит, в оз. Тахо (на границе Невады и Калифорнии), в оз. Джэксон (Вайоминг) и оз. Юта. В ископаемом состоянии (плиоценовые и плей-

стоценовые отложения) группа *C. newberryi* обнаружена в ряде пунктов бассейна р. Снейк, близ оз. Бэр и в долине Джентайл (система Большого Соленого озера), в районе оз. Малур, у оз. Кристмас (Орегон), а также у оз. Уолкер. Совершенно аналогичная картина приводится Тейлором (Taylor, 1960b, 1966b) и для ряда других видов, в первую очередь для *Euglesa ultramontana* (Prime) (рис. 34, B). Такой характер распространения ряда пресноводных видов позволил Тейлору высказать предположение о том, что в плейстоцене водоемы этих районов не были бессточными и их воды вливались в бассейн р. Кламат. Позже Тейлор (Taylor, 1966b) отказывается от предположения о стоке через бассейн Кламата. Нам представляется, что в описываемой области были две независимые ветви бассейна Сакраменто (рис. 34, Д)', к северной из них в некоторые моменты принадлежало и оз. Аппер-Кламат. Эта система бассейнов, по-видимому, существовала с перерывами и небольшими изменениями в течение всего плиоцена и плейстоцена, о чем говорит наличие подобных ареалов у плиоценовых форм, вымерших ныне (Taylor, 1966b). Кроме того, это позволяет объяснить наличие некоторых форм, свойственных Большому Бассейну, в плио-плейстоценовых отложениях юга Калифорнии. В ледниковые эпохи в связи со значительным увеличением осадков на территории Большого Бассейна формировались очень крупные озера. Южную ветвь бассейна Сакраменто составляли бассейны юго-запада Невады, где была развита сложная система озер, наиболее крупным из которых было сильно разветвленное озеро Лахонтан, занимавшее бассейны озер Пирамид, Уиннемакка и Уолкер. Сюда же впадала и р. Гумбольдт. Сток отсюда шел через оз. Игл в верхнюю часть р. Пит. Северная ветвь бассейна Сакраменто начиналась гигантским озером Бонвилл, северная часть которого занимала котловину, где ныне расположены Большое Соленое озеро и оз. Юта, а также низовья р. Бэр; южная часть оз. Бонвилл занимала почти целиком бассейн оз. Севир. В районе долины Джентайл воды системы Бонвилла стекали в бассейн р. Снейк. Эта большая река, являющаяся ныне притоком Колумбии, в плиоцене была отделена от бассейна последней. Перед нынешним входом в каньон Хелла река поворачивала и, протекая через оз. Малур и через район оз. Кристмас, несла воды к р. Пит. Распад описанного гигантского бассейна на отдельные части начался, по-видимому, в середине плейстоцена, когда р. Снейк стала притоком Колумбии. В голоцене наблюдается постепенное высыхание внутренних районов и дальнейший распад бассейнов.

#### 34. Распространение некоторых моллюсков и история гидрографической сети Дальнего Запада США.

распространение рода *Carinifex* (по: Baker, 1945; Taylor, 1960b, 1966b); B — распространение *Valvata utahensis* (по: Taylor 1960b, 1966b); В — распространение *Euglesa ultramontana* (по: Taylor, 1960b, 1966b), Г — современная гидрографическая сеть; Д — плио-плейстоценовая гидрографическая сеть в эпоху анатител

Рис. 34 (продолжение).

ного увлажнения; E — основные типы ареалов и районы максимального эндемизма (здесь же показаны находки перечисленных ниже видов в позднем кайнозое юга Калифорнии). 1 — *Carinifex newberry newberry*; 2 — *C. n. malleata*; 3 — *C. n. subrotunda*; 4 — *C. minor*; 5 — *C. occidentalis*; 6 — *C. ponsonbyi*; 7 — *C. jacksonensis*; 8 — *C. atopus*; 9 — находки *Carinifex* (группы *C. newberry*) в ископаемом состоянии; 10 — *Valvata utahensis*; 11 — то же, но в ископаемом состоянии; 12 — *Euglesa ultramontana*; 13 — то же, но в ископаемом состоянии; 14 — наиболее характерный тип ареала плиоценовых форм и групп (по: Taylor, 1966b); 15 — наиболее характерный тип ареала плейстоценовых форм (по: Taylor, 1966b); 16 — участки наибольшего локального эндемизма (по: Taylor, 1966b); 17 — границы речных бассейнов.

### Районирование

По составу фауны область отчетливо делится на две подобласти — Тихоокеанскую и Атлантическую.

#### Тихоокеанская подобласть

Тихоокеанская (Колорадская) подобласть охватывает бассейны западной части Неарктики на восток до Скалистых гор и водораздела Маккензи и Юкона. В южной части она включает также верхнюю часть бассейна Рио-Гранде до устья Пекоса, а также северо-западную часть Мексики.

Подобласть можно характеризовать прежде всего негативными признаками: здесь отсутствуют или представлены крайне бедно многие из характерных для Неарктики групп моллюсков. В частности, здесь нет видов семейств *Viviparidae*, *Lampsilidae*, *Amblemidae*, а также некоторых других семейств (*Lepyriidae*, *Rhodacmeidae*, *Neoplanorbidae*), занимающих незначительный ареал. Из *Truncatelloidea* здесь обитают только виды родов *Ammicola*, *Fonticella*, *Pyrgulopsis* и *Fluminicola* (причем последний род эндемичен для подобласти), а из *Pachychilidae* — только виды рода *Juga*. Эндемичны для подобласти сем. *Lancidae*, а из *Camptoceratinae* роды *Vorticifex* и *Carinifex*. Фауна наяд подобласти очень бедна; обитающие здесь немногочисленные виды относятся к широко распространенным родам *Dahurinaia* и *Anodonta* и к эндемичным *Gonidea* и *Arnoldina*. Такой состав фауны наяд (четыре рода, из которых один голарктический, а второй сходный с палеарктической *Margaritifera*) дал основание Симпсону (Simpson, 1900) считать фауну запада Северной Америки палеарктической. Нам кажется, что для такого вывода нет серьезных оснований.

Фауна запада Северной Америки все-таки ближе к фауне восточной части континента, нежели к фауне Палеарктики, поскольку характерный облик ей придают широко распространенные неарктические группы — *Ammicola*, *Helisoma*, *Planorbulinae*, а ее своеобразие подчеркивается обособлением в самостоятельную подобласть.

Подобласть делится на семь провинций, которые могут быть объединены в три надпровинции. В первую входит только Юконская провинция, во вторую только Колорадская и в третью — все остальные.

**Юконская провинция** (ЮК) включает бассейн Юкона и побережья Аляски и Канады на юг до 55°

с. ш. Малакофауна провинции очень бедна, и как характерные можно отметить лишь *Valvata mergella* West., *Lymnaea atkaensis* Dall и *L. perpolita* Dall. Остальные обитающие здесь виды распространены на севере области (*L. caperata* Say, *Helisoma subcrenatum* (Carp.), *H. trivolvis* (Say), *A. nisus parvus* (Say), *A. deflectus* (Say), *Menetus opercularis planulatus* (Coop.), *Physella gyrina* (Say)) или—в Палеарктике (по крайней мере на востоке) — *Anodonta beringiana* Midd. и *Lymnaea truncatula* (Mull.). Бекер (F. C. Baker, 1911) делит обсуждаемый район на два — Юконский и Аляскинский, охватывающий южное побережье штата Аляска, п-ов Аляска и Тихоокеанское побережье Канады до Ванкувера. Если исключить западное побережье Канады, то различий в фауне моллюсков между этими двумя районами усмотреть не удастся.

**Орегонская провинция** (ОР) включает бассейны Колумбии, а также бассейны других рек, впадающих в Тихий океан севернее (примерно до 55° с. ш.). Не входит в состав провинции верхняя половина бассейна крупного левого притока Колумбии — р. Снейк. К числу эндемиков провинции можно отнести *Fluminicola virens* (Lea), *F. columbiana* Pils., *F. mi-nutissima* Pils., *Juga plicifera* (Lea), *J. silicula* Gould, род *Fisherola* с единственным видом — *F. lancides* Haimib., *Lanxnuttali* Hald., *Anisus vermicularis* (Gould), *Sibirenauta hordacea* (Lea) и ряд форм *Vorticifex effusa*

## 246

(Lea), причем, кроме распространенной относительно широко номинативной формы, здесь имеются и эндемичные, например *V. effusa costata* (Hemph.). По сравнению с бассейном Колумбии фауна бассейна Фрейзера несколько беднее, хотя большинство характерных для провинции групп есть и здесь.

**Кламатская провинция** (КЛА) включает бассейн Кламата, а также, вероятно, и других рек средней части Тихоокеанского побережья США (Ампкуа, Рог, Ил), однако фауна последних известна много хуже, чем фауна Кламата и судить о степени близости моллюсков этих бассейнов пока очень трудно. К числу эндемиков Кламата можно отнести *Fluminicola seminalis seminalis* (Hinds), *Pyrgulopsis archimedis* Berry, *Juga nigrina* (Lea), *Lanx klamathensis* Hannib., *L. alta* (Tr.), *Carinifex ponsonbyi* (Sm.), *Vorticifex klamathensis* (Bak.) и *V. effusa dalli* (Bak.). К этому списку можно добавить также два вида, известных из других рек этой части Тихоокеанского побережья — *Lanx subrotundata* (Tr.) и *Juga draytonii* (Lea). Интересно, что фауна двустворчатых моллюсков во всех трех провинциях Тихоокеанского побережья США сравнительно однообразна.

**Калифорнийская провинция** (КЛФ) включает бассейн Сакраменто за исключением его верхних горных участков (бассейн р. Пит), а также бассейны рек, впадающих в Тихий океан южнее Сакраменто (до Сан-Диего). Эндемичными провинции могут считаться *Juga occata* (Hinds), *Lanx newberryi* (Lea), *L. patelloides* (Lea), *Lymnaea gabbi* (Tr.), *Physella distinguenda* (Tr.), *Ph. traskii* (Lea), *Carinifex minor* Coop., *Menetus opercularis opercularis* (Mog.), *Anodonta californiensis* (Lea.). Интересно, что многочисленные в бассейнах Кламата и Колумбии виды *Lanx*, *Carinifex*, *Vorticifex* здесь представлены беднее. Из последнего рода, в частности, здесь встречается только *V. effusa effusa* (Lea).

**Невадская провинция** (НЕВ) включает бессточные бассейны штата Невада, в особенности его западной части, а также некоторые горные участки бассейна Сакраменто (бассейн р. Пит). С некоторым сомнением (слишком мало данных о малакофауне) мы относим сюда и бассейн р. Гумбольдт. Фауна провинции богата эндемичными {*Fonticella micrococcus* (Pils.), *Fluminicola merriami* Pils. et Bchr., *F. erythropoma* Pils., *F. seminalis dalli* (Call.), *F. nevadensis* Walk., *F. modoci* Hannib., *Pyrgulopsis nevadensis* (Steams), *Tryonia clathrata* (Stimps.), *Juga laurae* (Goodr.), *J. interioris* (Goodr.), *J. acutifilosa* (Steams), *Carinifex newberryi malleata* P11z., *C. occidentalis* Hanna, *Vorticifex nevadensis* (Hend.), *V. moillardii* (Hanna), *V. solida* (Dall)}. Интересно, что наяды здесь отсутствуют полностью, а из пизидид имеется общий с бассейном Кламата *Euglesa ultramontana* (Prime).

**Ютская провинция** (ЮТ) включает бессточные бассейны штата Юта (бассейн Большого Соленого озера), а также верхнюю половину бассейна р. Снейк. Фауна этой провинции заметно беднее предыдущей. Из эндемиков провинции можно назвать *Valvata utahensis* Call, *Amnicola deserta* Pils., *Fonticella robusta* (Walk.), *Lymnaea jacksonensis* Bak., *L. pilsbryi* (Hemph.), *L. montanensis* (Bak.), *L. utahensis* Call, *Carinifex jacksonensis* Hend., *Vorticifex robusta* (Walk.). Следует отметить, что *Lymnaea montanensis*, судя по данным Тейлора, Уолтера и Берча (Taylor, Walter, Burch, 1962), встречается изредка и за пределами провинции (на крайнем юго-западе штата Монтана и в центральной Неваде), однако подавляющее большинство его местонахождений ограничено обсуждаемой провинцией. Здесь же обнаружена свойственная Атлантической подобласти Неарктики *Cincinnatia Integra* (Say).

**Колорадская провинция** (КЛР) включает бассейн р. Колорадо, рек северо-востока Мексики, верхнюю половину бассейна Рио-Гранде и, возможно, водоемы п-ова Калифорния. Фауна моллюсков провинции

изучена довольно слабо, но, судя по тому, что известно, можно отметить следующие ее черты. Во-первых, здесь крайне бедно представлены группы, типичные для Тихоокеанской подобласти. Отсутствует тут, в частности, род *Gonidea* и наяды представлены лишь родом *Anodonta* да эндемичным родом *Arnoldina*. Во-вторых, группы, характерные только для Атлантической подобласти, здесь также отсутствуют полностью. Наконец, имеются здесь и отдельные центральноамериканские виды, например *Biomphalaria havanensis* (P.G.). Из немногочисленных эндемиков этой провинции можно отметить *Valvata humeralis calif ornica* Pils., *Fonticella stearnsiana* (Pils.), *Lymnaea hendersoni* Bak., *Anisus arizonensis* (Pils. et Ferr.). Возможно, эндемичными этой провинции следует считать и три вида *Pyrgulopsis*, описанные Тейлором (Taylor, 1950) из современных отложений пустыни Колорадо.

Арктический архипелаг и Гренландию.

Для Атлантической подобласти характерно наличие вивипарид (*Viui-parus*, *Tulotoma*, *Campeloma*, *Lioplax*), большинства неарктических родов сем. *Bithyniidae* и подавляющего большинства родов иахилид. Из двустворчатых для подобласти характерно значительное разнообразие подсемейств и родов сем. *Lampsilidae*; лишь немногие роды, например *Nephro-naïas*, встречаются за пределами подобласти в Центральной Америке. Из сем. *Amblemidae* того же класса для подобласти эндемичны триба *Quadru-lini* и подсем. *Amblemmae*. Другие семейства наяд представлены в большинстве случаев также эндемичными родами: *Cumberlandia* (*Margaritiferae*), *Utterbackia* и *Utterbackiana* (*Unionidae*) и лишь роды *Margaritifera* и *Anodonta* не эндемичны для подобласти. Кроме перечисленных крупных групп моллюсков для подобласти эндемичны и несколько очень мелких семейств — *Lepyriidae*, *Rhodacmeidae*, *Neoplanorbidae*. Неолимнические моллюски относительно богато представлены лишь на юге подобласти и составляют общий с Неотропической и Эфиопской областями атлантический элемент ее эстуарной фауны (*Congeria*, *Littoridinops* и некоторые другие). Роды легочных моллюсков, а из переднежаберных *Valvata*, *Amnicola*, *Fontigens* и *Pyrgulopsis* — общие для обеих подобластей; в этих родах для каждой подобласти характерны лишь разные наборы видов или подроды, например *Menetus s. str.* (для запада) и *Micromenetus* (для востока) из рода *Menetus* (сем. *Planorbidae*).

Подобласть делится на 12 провинций, которые могут быть объединены в три надпровинции. В первую входят Маккензийская и Гренландская, во вторую — Флоридская, а в третью все остальные.

**Гренландская провинция** (ГР) ограничена Гренландией и островами Канадского Арктического архипелага. Малакофауна здесь представлена немногими видами, из которых один — *Lymnaea wahllei* Moll. несомненно эндемичен.

**Маккензийская провинция** (МАК) включает бассейн Маккензи. Фауна провинции бедна и представлена в основном видами, широко распространенными в Атлантической подобласти: *Valvata tricarinata* Say, *V. lewisi* Curr., *Amnicola emarginata canadensis* Bak., *Helisoma campanulatum* Say, *H. hornii* Tr., *H. trivolvis* Say, *Planorbula armigera* Say, *P. campestris* Daws., *Physella gyrina* Say, *Anodonta kennicottii* Lea, *Lampsilis siliquoides rosacea* De Kay. За пределами провинции до сих пор не были отмечены *Lymnaea kennicottii* Bak., *Physella jennessi* (Dal.).

**Лаврентийская провинция** (ЛАВ) занимает северо-восточную часть континента Северной Америки и включает бассейны р. Бакс и рек, впадающих в Гудзонов залив и Атлантический океан севернее Чесапикского залива. Наиболее подробно исследована малакофауна южной части провинции (бассейн р. Св. Лаврентия, Великие Озера). Малакофауна провинции довольно богата и состоит из групп, типичных для востока североамериканского континента. Значительное число видов здесь общие с бассейном Миссисипи, хотя есть и эндемики, в частности из гастропод: *Valvata bicarinata connectans* Walk., *V. lewisi ontariensis* Bale., *V. perdepressa* Walk., *V. sincera* Say, *Marstonia lustrica* (Pils.), *Amnicola limosa limosa* Say, *A. winkleyi* Pils., *A. pallida* Hald., *Hoyia sheldoni* Pils., *Ceriphasia haldemani* (Tr.), *Lymnaea haldemani* Binn., *L. catascopium* Say, *L. megasoma* Say, *L. emarginata ontariensis* Kus't., *L. emarginata canadensis* Sow., *Physella vinosa* (Gould), *Helisoma corpulentum* Say, *H. whiteavesi* Bak., *H. pilsbryi* Bak., *If. infracari-natum* Bak. Много здесь эндемиков и из двустворчатых моллюсков: *Anodonta brooksiana* Schalie, *A. emarginata* Say, *A. pepiniana* Lea, *Rotundaria leibii* (Lea), *Lampsilis cariosa* Say, *L. radiata* (Sin.), *L. superiorenensis* Marsh., *Ligumia nasuta* Say. Однако подавляющее большинство видов наяд общие с бассейном Миссисипи: *Euryntia dilatata* Raf., *Lasmigona costata* Raf., *Leptodea fragilis* Raf. и другие, — или более узко, с бассейном Огайо:

*Pilaea rangiana* (Lea), *Villosa fabalis* (Lea), *V. ins* (Lea) и другие. Особенно значительное число общих с бассейном Миссисипи видов имеется в реках, впадающих с запада в оз. Мичиган.

Бекер (Ф. С. Baker, 1911) на территории, относимой нами к Лаврентийской провинции, устанавливает четыре зоогеографических района: Канадский (бассейн р. Св. Лаврентия), Гудзонов (бассейн Гудзонова залива) с Лабрадорский (восточный Лабрадор) и Новошотландский (побережье Атлантического океана от о. Ньюфаундленд до Чесапикского залива). Серьезных различий в составе малакофауны этих районов нам отметить не удается. Фауна Гудзонова района отличается от канадской лишь некоторым обеднением, а отличия Канадского и Новошотландского районов сводятся лишь к проникновению в южные части второго некоторых южных видов и к отсутствию здесь ряда озерных видов, приуроченных даже не ко всему Канадскому району, а только к Великим Озерам. Наконец, фауна п-ова Лабрадор изучена очень слабо; судя по тем данным, которые имеются, она составлена из тех же видов, что и канадская, но много беднее в связи с суровостью климата этого района.

**Огайская провинция** (ОГ) включает бассейн р. Огайо, приблизительно до устья Камберленда; бассейн Камберленда, однако, в состав провинции не входит. Фауна провинции не отличается сколь угодно значительным эндемизмом, однако заметно выделяется своеобразием структуры. Во-первых, здесь присутствуют виды, распространенные в бассейне Великих Озер и не заходящие еще дальше на юг: *Amnicola emarginata* (Kust.), *Pyrgulopsis letsoni* Walk., *Ceriphasia acuta* (Raf.), *Cyclonaias tuberculata* (Raf.), *Pilaea rangiana* (Lea), *Truncillopsis triquetra* (Raf.), *Villosa fabalis* (Lea), *V. iris* (Lea) и еще несколько видов. Во-вторых, здесь обитают виды, свойственные бассейну Миссисипи (или, по крайней мере, его верхней половине) и не проникающие дальше на север: *Ceriphasia canaliculata* (Say), *C. semicarinata* (Say), *Plethobasus cyphus* (Raf.), *Ellipsaria lineolata* (Raf.), *Orthonymus cylindricus* (Say) и некоторые другие. В-третьих, здесь имеются виды, приуроченные почти исключительно к водоемам гор Аппалачи и ограниченные в своем распространении бассейном Огайо (включая Камберленд и Теннесси), а также иногда верхними частями бассейна Алабамы: *Pleurocera uerrucosa* (Raf.), *P. obovata* (Say), *Anculosapraerosa* (Say), *Actinonaias orbiculatus* (Hildr.), *Rotundaria retusa* (Lam.), *R. circulus* (Lea), *Cyprogenia irrorata* (Lea), *Fusconaia subrotunda* (Lea). Таким образом,

обсуждаемая фауна имеет смешанный характер, что хорошо согласуется с географическим положением провинции. Есть, однако, здесь и некоторое число эндемиков, среди которых можно отметить *Pleurocera obovata* Say, *Ceriphasia costifera* (Hald.), *C. semicarinata* (Say), *Mudalia trilineata* (Say), подроды *Pilaea* s. str. и *Scalenilla* рода *Pilaea*, *Lampsilis ovata* (Say), *Carun-culina glans* (Lea), *Rotundaria lens* (Lea).

**Миссурийская провинция** (МИС) охватывает верхнюю половину бассейна Миссисипи (приблизительно до устья Огайо); сюда входят бассейн Миссури и верхняя часть бассейна Арканзаса, но не входит бассейн Огайо, который относится к двум другим провинциям. Характерная особенность ^ауны провинции — ее смешанный состав. Часть обитающих здесь видов распространена довольно широко на севере области, но в бассейне Миссисипи не спускается южнее устья Огайо. К этой категории относится, в частности, большинство обитающих здесь лимнеид. Другие виды, например наяды, широко распространены в бассейне Миссисипи и не идут на север дальше западной части района Великих Озер. При таких особенностях структуры фауны эндемиков здесь крайне мало. Большинство свойственных провинции видов проникает по меньшей мере в окраинные районы соседних провинций. Из числа характерных видов следует назвать *Ammicola missouriensis* Pils., *Fontigens aldrichi* (Gall et Beech.), *Ceriphasia potosiensis potosiensis* (Lea), *Leptodea leptodon* Raf., *Pseudoon olivaria* (Raf.), *Proptera alata megaptera* Raf., *Actinonoias ellipsiformis* (Conr.).

**Арканзасская провинция** (АРК) включает среднюю и нижнюю части бассейна Арканзаса и бассейн Уайт-Ривер (приток Миссисипи). Здесь, на плато Озарк, в горах Бостон и Уошито имеется некоторое число эндемиков, сближающих эту провинцию с Камберлендской. Вверх по бассейну Арканзаса число эндемиков уменьшается. Из эндемичных форм, характерных для Арканзасской провинции, следует отметить *Somatogyrus amnicoloides*<sup>1</sup> Walk., *Pyrgulopsis ozarkensis* Hinkl., *Ceriphasia alveare* (Conr.), *C. potosiensis ozarkensis* (Call), *Anculosa arkansensis* (Lea), *A. ozarkensis* (Lea), *Ptychobranthus clintonensis* Simps., *Fusconaia cuneus* (Conr.), *Ligumia hydiana* (Lea) и род *Arkansia*.

**Нижнемиссисипская провинция** (НМС) включает нижнюю часть бассейна Миссисипи (кроме бассейна Арканзаса), нижнюю часть бассейна Алабамы, а также бассейны других рек, текущих с севера и северо-запада в Мексиканский залив. Кроме широко распространенных миссисипских видов, здесь имеется ряд эндемичных родов и видов наяд: *Jugosus*, *Glebula*, *Plectomerus*, *Uniomerus tetralasma* (Say) и некоторые другие. Есть тут и несколько центральноамериканских видов, например *Lymnaea cubensis* PL, *Hebetancylus excentricus* (Mogel.). Можно отметить и некоторую неоднородность фауны провинции. Так, в бассейне Алабамы встречаются виды, отсутствующие западнее: *Pressodonta diversa* (Conr.), *Medionidus acutissimus* Lea, *Proptera alabamensis* (Conr.) и другие. Еще более резко отличается ^ауна рек южного Техаса. Здесь имеются род *Texadina*, *Amphinaias aurea* (Lea), *A. couchiana* (Lea), *Proptera coloradoensis* (Lea), *Carunculina mearnsi* ^Simps.) и еще ряд видов, отсутствующих восточнее. Возможно, что детальный анализ пресноводной малакофауны северного побережья Мексиканского залива заставит выделить в самостоятельные провинции, с одной стороны, бассейн Алабамы (вероятно, даже вместе с несколькими реками, впадающими поблизости) и с другой — нижнюю часть бассейна Рио-Гранде, или шире, несколько бассейнов рек юга Техаса и севера Мексики.

<sup>1</sup> Интересно, что род *Somatogyrus* встречается только в Арканзасской, Камберлендской и Кусской провинциях.

Интересно, что выделение бассейна Рио-Гранде в самостоятельную зоогео-графическую единицу предлагалось Бекером (F. C. Baker, 1911).

**Камберлендская провинция** (КАМ) включает бассейны Камберленда и Теннесси. Эта провинция наряду со следующей является наиболее богатой эндемиками провинцией области. Здесь имеется, в частности, значительное число видов *Somatogyrus*: *S. aureus* Tr., *S. biangulatus* Walk., *S. humerosus* Walk. и другие, из пахилид — род *Eurycaelon* и ряд видов подрода *Strephobasis* via рода *Ceriphasia*, а также ряд родов наяд: *Pleuronaia*, *Lexingtonia*, *Pegias*, *Subtentus*, *Hemistena*, *Dromus*, *Conradilla*. Кроме того, тут встречаются и более широко распространенные роды и виды, заходящие в Кусскую, Огайскую, Миссурийскую и Нижнемиссисипскую провинции или только в одну-две из этих четырех.

**Кусская провинция** (КУС) включает верхние, горные части бассейна Алабамы (в первую очередь, бассейн Кусы). Эндемизм здесь необычайно высок как в отношении степени, так и, что более интересно, в отношении ранга. Это видно хотя бы из следующего списка эндемиков: семейства *Lepyrriidae*, *Neoplanorbidae*, *Rhodacmeidae*, роды *Tulotoma*, *Gyrotoma*, *Clap-pia*, *Walkerilla*. Список эндемичных видов, принадлежащих к не эндемичным родам, занял бы слишком много места, достаточно лишь отметить, что здесь имеются ряд эндемиков из родов *Somatogyrus*, *Ceriphasia* (в том числе и подрода *Strephobasis*), *Alasminota*, а также и из еще более широко распространенных родов пахилид и наяд. Попутно можно отметить, что группы *Strephobasis* и *Alasminota* вообще ограничены водоемами южной половины гор Аппалачи.

**Каролинская провинция** (КАР) включает водоемы Атлантического побережья США от Чесапикского залива до бассейна р. Саванна. К числу эндемиков провинции относятся *Ceriphasia symmetrica* (Hald.), *C. proximo* (Say), *C. catenaria catenaria* (Say), *C. catenaria dislocata* (Rav.), а из двусторчатых — значительное число видов *Elliptic* (*E. catawbensis* (Lea), *E. strumosus* (Lea), *E. purus* (Lea), *E. oblatus* (Lea), *E. burkensis* (Lea), *E. perstriatus* (Lea)), а также некоторые виды других родов — *Ligumia delumbis* (Conr.), *L. uaughanianus* Lea. Часть обитающих здесь видов проникает на юг несколько дальше — в реки штата Джорджия и севера Флориды.

**Джорджийская провинция** (ДЖР) охватывает бассейны рек приатлантической части штата Джорджия и севера океанического побережья Флориды. По фауне эта провинция во многом сходна с предыдущей, о чем свидетельствует наличие целого ряда общих видов. В то же время здесь есть и

заметное количество эндемиков, в том числе роды *Canthyria* и *Bullella* из наяд. Из эндемичных видов и подвидов следует назвать *Ceriphasia catenaria postelii* (Lea), *Elliptic octulgeensis* (Lea), *E. aquilus* (Lea), *E. sagit-tiformis* (Lea), *E. hopetonensis* (Lea), *Lampsilis splendidus* (Lea), *Anodonta hallenbeckii* Lea и *A. dariensis* Lea.

**Флоридская провинция** (ФЛР) включает водоемы юга и запада Флориды, а также бассейны рек юго-запада Джорджии и востока, Алабамы, прежде всего бассейн р. Апалачикола с притоками Флинт и Чаттахучи. Характерной особенностью провинции является наличие здесь некоторого числа центральноамериканских элементов, прежде всего видов рода *Po-macea*, а также *Lymnaea cubensis* Pf., *Physella cubensis* (Pf.), *Biomphalaria glabrata* (Say) и *Hebetancylus excentricus* (Morel.). Есть здесь и ряд эндемиков: *Campeloma floridense* Call, *Lioplax pilsbryi* Walk., *Gillia wetherbyi* (Dall), *Ammicola floridana* Prf., *A. harperi* Dall., *A. johnsoni* Pils., *Ceriphasia clenchi* (Goodr.), *C. curvicostata* (Reeve), *C. mutabilis* (Lea), подрод *Semino-lina* рода *Helisoma*; из наяд род *Quincuncina*, а кроме того, *Medionidus kingi* (Wright), *Elliptic hartwrighti* (Wright), *E. hinkleyi* (Wright), *E. web-steri* (Wright) и *Rotundaria rotulata* (Wright).

Северная низкогорная часть провинции (бассейны рек Чаттахучи и Флинт) имеет несколько своих эндемиков — *Ceriphasia catenaria inclinans* (Lea), *Lampsilis binominatus* Simps., *Ligumia pratti* (Lea), *Carunculina paulus* (Lea), род *Elliptioideus*. Зоогеографическая характеристика этого района остается не вполне ясной, и не исключена возможность, что его следует выделить в самостоятельную провинцию.

### НЕОТРОПИЧЕСКАЯ ОБЛАСТЬ (рис. 35) Общая

#### характеристика

Неотропическая область охватывает водоемы Южной и Центральной Америки (включая Антильские острова). Северная граница области проходит от побережья Калифорнийского залива (примерно у 25° с. ш.), далее по южной границе бассейна Рио-Гранде, а от района Куатро-Сьене-гас (север Мексики) поворачивает на юго-восток, подходя к берегу Мексиканского залива у северного тропика.

Малакофауна области исследована весьма неполно. Сводных работ практически нет, и приходится довольствоваться отдельными, подчас довольно разрозненными данными имеющимися в небольших работах. Из числа исследований, содержащих данные по фауне области или ее частей, следует упомянуть работы Мартенса (Martens, 1868, 1873, 1890—1901), Фишера и Кроссе (Fischer et Crosse, 1870—1902), Дёринга (Doering, 1884), Кузена (Cousin, 1887), Ихеринга (Ihering, 1890, 1891b, 1893a, 1910), Пилсбри (Pilsbry, 1891, 1892, 1896, 1904, 1909, 1910a-1910c, 1911, 1919, 1920a-1920c, 1924, 1925a, 1925b, 1926, 1930a, 1930b, 1951), Гендерсона (Henderson, 1894a, 1894b), Пилсбри и Раша (Pilsbry a. Rush, 1896), Пилсбри и Хинкли (Pilsbry a. Hinkley, 1907, 1910), Хинкли (Hinkley, 1907a, 1907b), Штребеля (Strebel, 1907), Жермена (Germain, 1908a, 1910b), Ф. Бекера (Baker, 1914), Брауна и Пилсбри (Brown a. Pilsbry, 1914), Симпсона (Simpson, 1914), Хааса (Haas, 1916, 1929b, 1930a, 1930b, 1931a, 1931b, 1932, 1949, 1950, 1952, 1955, 1957), Уолкера (Walker, 1919b, 1925a), Маршалла (Marshall, 1920, 1930, 1933), Ортмана (Ortmann, 1921), О. Б. Бекера (H. B. Baker, 1930), Гудрича и Схали (Goodrich a. van der Schalie, 1937), Агвайо (Aguayo, 1938a, 1938b, 1961), В. Бентем-Джаттинг (Benthem-Jutting, 1943), Визе (Biese, 1944, 1947, 1949, 1951), Моррисона (Morrison, 1945, 1946), Схали (van der Schalie, 1948), Моделля (Modell, 1950b), Вурца (Wurtz, 1951), Еккеля (Jaeckel, 1952), Тейлора (Taylor, 1954a, 1966a), Паренси и Десландиса (Paraense a. Deslandis, 1955, 1956a—1956e, 1957a—1957d, 1958a-1958h, 1959, 1960, 1962), Пейна (Pain, 1956a, 1956b), Хил-тон-Скотт (Hylton-Skott, 1957), Паренси (Paraense, 1958, 1966), Блюма (Blume, 1958), Томпсона (Thompson, 1959), Бонетто (Bonetto, 1961a, 1961b, 1962, 1964, 1966), Харри (Harry, 1962), Ричардса и Фергюсона (Richards a. Ferguson, 1962; Ferguson a. Richards, 1963), Пародиза и Бонетто (Parodiz a. Bonetto, 1963), Харри и Хубендика (Harry a. Huben-dick, 1964), Паренси и Ибаньеса (Paraense a. Ibanez, 1964), Хубендика (Hubendick, 1967).

Для области характерно полное отсутствие вальватид и почти полное отсутствие вивипарид. Последние здесь заменяются широко распространенным в тропиках семейством *Pilidae*, дающим в области четыре эндемичных рода. Битинииды представлены почти исключительно на севере области (Центральная и крайний север Южной Америки), и лишь один из относимых сюда родов — эндемик оз. Титикака. Из *Pisidiidae* области свойствен лишь один эндемичный род — *Byssanodonta*; три остальных рода, обитающие здесь (*Eupera*, *Sphaerinova*, *Euglesa*), достаточно богато представлены и в других областях.

Рис. 35. Зоогеографическое районирование Неотропической области.

Провинции: АН — Антильская, ВМ — Восточноамериканская, ГОН — Гондурасская, КС — Куатро-Сьенегаская, ПАН — Панамская, СХ — Санхуанская, ЦМ — Центральноамериканская, ЧПС — Чиापасская, ЮК — Юкатанская (Центральноамериканская подобласть); АМ — Амазоно-Оринокая, ВБ — Восточнобразильская, ГВ — Гвианская, ПАР — Паранская, ПАТ — Патагонская, ПЕР — Перуанская, СА — Североамериканская, ТИТ — Титикакская, ЦБ — Центральнобразильская, ЧИЛ — Чилийская (Южноамериканская подобласть). 1 — граница области; 2 — границы подобластей, 3 — границы провинций.

Очень богат комплекс мезолимнических моллюсков области. Из *Tgun-catelloidea* здесь распространены сем. *Littoridinidae* (подсем. *Littoridininae*), включающее 16 эндемичных родов, и небольшая группа родов неясного систематического положения (*Mexithauma*, *Potamolithus*, *Lithococcus*). Пахикилиды в отличие от Неарктики представлены сравнительно небольшим числом родов (3), однако довольно богатыми видами. Наибольшее их разнообразие наблюдается в северной половине области.

Столь же небогато представлены и тиариды (2 эндемичных рода). Фауна наяд области чрезвычайно богата и своеобразна. Во-первых, здесь распространены два эндемичных семейства — *Mycetopodidae* (12 родов) и *Mulleriidae* (1 род). Сем. *Hyriidae*, широко распространенное в тропиках и в южном полушарии, представлено здесь эндемичным подсемейством *Hyriinae* (9 родов). Наконец, в северной половине области встречаются *Unionidae*, *Amblemidae* и

*Lampsilidae*; два последних семейства также представлены по преимуществу эндемичными родами.

Неолимнический комплекс содержит гораздо меньше эндемичных родов. По преимуществу здесь обитают или роды, распространенные по обоим берегам Атлантического океана (*Egeria*, *Iphigenia*, *Lyrodes*), или даже роды с циркумтропическим распространением (*Clithon*, *Neritina*). Из неолимнических и супралиторальных групп в области имеются *Neritidae*, *Truncatellidae*, *Cyrenoididae*, *Corbiculidae* (3 эндемичных рода), *Donacidae* и *Erodonidae* (1 эндемичный род). Кроме того, к неолимническому относятся неэндемичные роды *Lyrodes* (*Littoridinidae*) и *Congeria* (*Dreissenidae*).

Легочные моллюски представлены эндемичным семейством *Chiliniidae* (один род *Chilina*) и рядом эндемичных подсемейств и триб других семейств — *Gundlachiinae* и *Plesiophysini* (сем. *Bulinidae*), *Acrorbini* (сем. *Planorbidae*). Четыре основных семейства пресноводных *Pulmonata* представлены, кроме перечисленных групп, эндемичным родом *Stenophysa* (*Physidae*) и широко распространенными родами *Lymnaea* (*Lymnaeidae*), *Helisoma* (*Bulinidae*), *Biomphalaria* и *Promenetus* (*Planorbidae*); большинство их, однако, кроме *Lymnaea* и *Biomphalaria*, приурочено к северной половине области. Из этого обзора видно, что фауна области характеризуется очень высоким рангом эндемизма; группы, свойственные соседней Неарктической области, проникают лишь в Центральную Америку. По своему общему облику фауна носит отчетливый тропический характер.

### История малакофауны

Об истории малакофауны области можно сказать сравнительно мало, поскольку данные о моллюсках континентальных отложений Центральной и Южной Америки малочисленны. Моллюски, найденные в третичных отложениях Центральной и Южной Америки (Wenz, 1923b, 1923c, 1926, 1928, 1929a, 1929b, 1930; Marshall, 1928, 1929; Olsson, 1930; Marshall a. Bowles, 1932; Pilsbry a. Olsson, 1935; Parodiz, 1969), или принадлежат к родам, ныне обитающим здесь, или образуют самостоятельные роды (*Pafamolithoides*, *Hannatoma*, *Toxosoma* и другие), близкие к современным неотропическим. Лишь *Viviparidae* ныне в пределах области практически отсутствуют.

При обсуждении биогеографических связей фауны Неотропической области часто обращают внимание на наличие определенного сходства между моллюсками Южной Америки и Африки. Если даже не рассматривать приморские неолимнические группы, среди которых общих родов довольно много, то все же обращает на себя внимание наличие на обоих континентах семейств *Pilidae* и *Thiaridae*, представленных к тому же на западе Африки формами, сходными с американскими. Кроме того, можно усмотреть некоторое сходство между западноафриканскими и центральноамериканскими родами сем. *Pachychilidae*, и, наконец, свойственны только двум обсуждаемым областям роды *Biomphalaria* и *Eurega*. В дополнение к этому южноамериканских *Mycetopodidae* до последнего времени объединяли с африканскими *Mutelidae* в одно семейство. Создается впечатление, что в Неотропической и Эфиопской областях имеется ряд общих групп, указывающих на существование в прошлые геологические эпохи прямой связи между этими областями. Такая связь предполагалась в виде трансатлантического «моста» между востоком Бразилии и Африкой (Ihering, 1907, 1927), иногда для объяснения этой категории фактов привлекали дрейф континентов (Modell, 1942).

Между тем, если подробно проанализировать имеющиеся черты сходства, то окажется, что надобности в привлечении для их объяснения гипотезы трансатлантического соединения Южной Америки с Африкой, собственно говоря, и нет. В самом деле, общий для обоих континентов род *Biompha-*

*laria* в третичное время был распространен гораздо шире и встречался в Северной Америке, Европе и Азии (Wenz u. Zilch, 1959—1960; Попова, 1964), и таким образом современный ареал рода — это остаток некогда более широкого, почти всемирного ареала. То же самое объяснение справедливо и для *Eurega*, отмеченной в третичных отложениях востока Азии (Suzuki, 1949). Таким образом, для объяснения распространения этих двух родов вполне достаточно оказывается существование связи Южной Америки с Северной, поскольку остальное объясняет фаунистический обмен между Северной Америкой и Евразией. Родство африканских *Pilidae*, *Pachychilidae* и *Thiaridae* с центрально- и южноамериканскими требует детального изучения, поскольку сходство между ними может оказаться поверхностным, вызванным конвергенцией в форме раковин (на что, в частности, указывает сходство американского подрода *Limnopomus* не только с африканским родом *Afropomus*, но и с филиппинским *Forbeso-pomus*). Однако если такое родство и подтвердится, то все же расселение через Северную Америку останется наиболее вероятным и для этих групп, тем более что такой характерный неотропический род, как *Pachychilus*, уже найден в эоцене Северной Америки, а *Aylacostoma* — даже в палеоцене Европы. Что касается сем. *Mycetopodidae*, то, как показали Фрайер (Fryer, 1959, 1961) и Бонетто (Bonetto, 1951, 1961a; Parodiz a. Bonetto, 1963; Bonetto e Ezcurra, 1965), оно достаточно резко обособлено от африканских *Mutelidae* и, на наш взгляд, вряд ли более близко к последним, чем к другим семействам наяд.

Более сложен вопрос о связи Неотропической области с Австралийской. На такую связь указывает наличие в обеих областях сем. *Hyriidae* (представленного, правда, разными подсемействами), некоторая близость родов *Corbiculinavi* и *Neocorbicula* (сем. *Corbiculidae*), а также наличие общего семейства речных раков — *Parastacidae*. Для объяснения этого сходства обычно привлекается трансантарктическая связь. По Ихерингу (Ihering, 1891a, 1891b, 1927), с Антарктидой в меловое время была связана лишь западная

часть южноамериканского материка (Архиплата), отделенная от восточных (Архибразилии и Архигвианы) проливом. По этой гипотезе, расселение гириид и парастацид, богато представленных, в частности, по тихоокеанскому побережью Южной Америки, объяснялось расселением через водоемы Антарктики. По Моделлю (Modell, 1942), сходство фауны Австралии и Южной Америки объясняется происхождением их от фауны некогда единого южного континента. Важно отметить, что все группы, общие для Неотропической и Австралийской областей, являются мезолим-ническими (а *Corbicalidae*, вероятнее, даже неолимническими). Это позволяет предполагать, что обсуждаемое сходство могло быть вызвано независимым вселением из моря. Антарктида могла иметь то значение, что вдоль ее берегов распространялись жившие на мелководье и не боявшиеся некоторого опреснения предковые морские формы. Такая гипотеза была предложена Риком (Riek, 1959) для объяснения распространения речных раков сем. *Parastacidae*.

Прежде чем говорить о связях Неотропической и Неарктической областей, кратко рассмотрим некоторые особенности палеогеографии Центральной Америки (рис. 36). Они довольно полно приведены в атласе Шухерта (Schuchert, 1955).

От североамериканского континента Южная Америка на протяжении весьма длительного времени была отделена узким и, вероятно, неглубоким морским проливом, располагавшимся на месте той части материка, где находится Коста-Рика. Пролив этот время от времени исчезал, и материки соединялись сухопутным перешейком. Так было, в частности, в позднем мелу, палеоцене и эоцене. Другой пролив, менее долговечный, проходил примерно вдоль параллели 19° с. ш. Он существовал в позднем триасе

255

Рис. 36. Палеогеография Центральной Америки в мезозое и кайнозое (во: Sebu-chert, 1955).

А — поздний триас (карний); Б — ранний мел (средний команчи); В — поздний мел (поздний Маастрихт); Г — средний эоцен (клеборн); Д — миоцен; Е — плиоцен. Сумма айОтрихоява.

(йорий), юре (киммеридж, лурбек), раннем мелу (комайчи), позднем мелу (се-вон). В эоцене, олигоцене и миоцене вместо этого пролива существовал другой — в районе перешейка Теуантелек. Таким образом, на протяжении мезозоя и кайнозоя Центральная Америка существовала как три времени от времени соединяющихся неравных участка суши. Оид (Панама) был постоянно соединен с Южной Америкой или, по крайней мере, с западной Колумбией. Другой (крайний юг Мексики, Гватемала, Гондурас, Никарагуа вместе с большими Антильскими островами) был в значительной мере обособлен, хотя чаще соединялся с Северной Америкой. В эоцене — миоцене эта часть резко уменьшается в размерах (остаются эдр Гватемалы, Гондурас, Никарагуа), а Антильские острова становятся обособленными. Наконец третий участок, образованный Мексиканским нагорьем или (в южной триасе, поздней юре и мелу), по крайней мере, его северной половиной, был соединен с Северной Америкой или (в мелу) с ее западной частью. Начиная с плиоцена эти три части окончательно соединяются, и Америка приобретает контуры близкие к современным.

Такая картина позволяет предполагать, что Южная Америка всегда была достаточно обособлена, что способствовало независимому развитию

ее фауны. В то же время узкие проливы не могли полностью исключить фаунистического обмена. Другим участком, где шло самостоятельное развитие фауны, была центральноамериканская суша. По мнению Пародиза (Parodiz, 1969), фаунистический обмен шел в два этапа: первый — одностороннее внедрение ряда групп (*Hyriidae*, *Viviparidae*, *Pilidae*, *Pa-chytilidae*, *Thiaridae*, *Potamididae*) из Северной Америки в Южную в позднемеловое время, второй — взаимобмен автохтонными формами между Центральной и Южной Америкой в мио — плиоцене.

Попробуем теперь представить себе в общих чертах картину мезо-зойско-кайнозойской истории фауны Неотропической области. Фауна современного типа, как и в других областях, здесь начинает складываться в середине мезозоя или несколько раньше. Из более древних групп, обитавших здесь, сохранились донные лишь *Chiliniidae*, да, вероятно, заметно обособленные представители буллинид (*Gundlachiinae*) и планорбид (*Acrorbini*). По-видимому, в мезозое в Южную Америку проникает *Plesiohyusa* (или кто-либо из ее непосредственных предков), происходящая от широко распространенных в это время на востоке Азии *Miratestini*. В это же время широко расселяются *Hyriidae* и *Mycetopodidae*, заходящие даже в Северную Америку. В Центральной Америке в это время складывается свой комплекс, наиболее характерный элемент которого — *Stenophyusa*, родственная физидам Северной Америки. Наконец, мезозоем же или еще более ранними эпохами следует датировать развитие в Южной Америке пилид. В развитии неотропических *Entomostoma* несомненно важнейшую роль сыграла центральноамериканская суша, о чем между прочим свидетельствует и тот факт, что именно в этой части области семейства *Pachy-chilidae* и *Thiaridae* достигают наибольшего разнообразия. По-видимому, центральноамериканские пахихилиды выводятся из североамериканских, а их обособление связано с заметной изоляцией центральноамериканской суши (что, впрочем, не помешало им вторично проникнуть в Северную Америку в палеогене). Геологическое непостоянство береговой линии в районе Центральной Америки способствовало вселению здесь из моря в пресные воды ряда *Truncatelloidea*, образующих ныне мезолимнический комплекс; оно, видимо, происходило в палеогене. В дальнейшем эта группа распространилась как на север (в восточные районы США), так и на юг — в Южную Америку.

В течение позднего мезозоя и палеогена в Центральную Америку проникает еще несколько североамериканских групп (*Bithyniidae*, *Amblemidae*, *Lampsilidae*). Их независимая эволюция приводит к образованию здесь целой серии эндемичных родов. В отличие от обсуждавшихся выше, эти роды не

смогли, однако, проникнуть далеко на юг и остаются центральноамериканскими эндемиками. Напротив, более легко расселяющиеся легочные моллюски (*Biomphalaria*) распространились по всей Южной Америке.

Последнюю «волну» фаунистического обмена можно датировать поздним неогеном. В это время из Южной Америки в Центральную вселяются *Anodontites* и *Plesiophysa*, некоторые представители центральноамериканских родов (*Aroapyrgus*, *Pachychilus*) расселяются по северу Южной Америки, и таким образом окончательно формируется то единство, которое заставляет нас считать Центральную и Южную Америку единой областью. В то же время в Центральную Америку вселяется еще ряд неарктических родов (*Helisoma*, *Amblema*, *Pyganodon* и другие).

Плейстоценовые изменения климата мало сказались на фауне области. Лишь на крайнем севере (в Мексиканском нагорье) засушливые эпохи, видимо синхронные межледниковьям, вызвали заметное обеднение фауны. В то же время во влажные эпохи — пльвиалы (соответствующие оледенениям) здесь могли существовать довольно крупные озера, в которых

257

формировалась эндемичная фауна. Свидетельством этому может служить богатая фауна моллюсков, недавно обнаруженная Тейлором (Taylor, 1966a) в котловине Куатро-Сьенегас, которая, судя по ее морфометрии, в пльвиальные эпохи была крупным озером, сбрасывавшим свои воды через Рио-Саладо в бассейн Рио-Гранде.

### Районирование

В силу заметных фаунистических различий между Центральной и Южной Америкой, Неотропическую область мы делим на две подобласти.

#### Центральноамериканская подобласть

Центральноамериканская подобласть включает водоемы Центральной Америки к северу от Дарьенского перешейка, а также водоемы Антильских островов.

Подобласть можно характеризовать прежде всего своеобразием структуры фауны. Наряду с широко распространенными здесь неотропическими родами (*Pomacea*, *Littoridina*, *Aylacostoma*, *Plesiophysa*, *D. repanotrema*, *Anodontites*), здесь встречаются и представители неарктических родов (*Viviparus*, *Physella*, *Helisoma*, *Promenetus*, *Ferrisia*). Среди эндемиков подобласти также можно выделить группы, связанные как с неарктической, так и с неотропической фауной. В отличие от родов, не эндемичных для подобласти, среди эндемиков число родов, связанных с неарктическими родами, больше, чем связанных с неотропическими. С неарктической фауной центральноамериканскую связывают роды семейств *Bithyniidae* (*Nymphophilus*, *Cochliopa*), *Pachychilidae* (*Pachychilus*), *Physidae* (*Steno-physa*), *Amblemidae* (3 рода), *Unionidae* (*Pyganodon*) и *Lampsilidae* (3 ро.; JpB);

с южноамериканской — всего лишь один эндемичный род *Cubaedomus* из сем. *Thiaridae*. Как видно из приведенного перечня, другая особенность подобласти — наличие определенного набора эндемичных родов, а точнее, даже групп родов.

Подобласть делится на 9 хорошо обособленных провинций.

**Антильская провинция** (АН) включает водоемы Антильских островов. Несмотря на заметную разнородность фаун островов, все же можно отметить ряд видов, характерных для провинции: *Stenophysa marmorata* (Guild.), *Physella pilsbryi* (Bak.), *Ferrisia radiata* (Guild.), *F. havanensis* (Pi.). Следует отметить, что все перечисленные виды принадлежат к легочным моллюскам. Другие виды этой же группы распространены в пределах Неотропической области еще шире: *D. repanotrema anatinum* (Orb.), *D. cimex* Moric., *Biomphalaria glabrata* (Say), или даже выходят за пределы области — *B. havanensis* (Pf.), *Lymnaea cubensis* Pf. Среди палео- и мезолимитических моллюсков таких распространенных видов нет и каждый приурочен к одному или немногим островам. Для наиболее богатого в отношении малако-фауны о. Куба можно указать *Viviparus bermondianus* (Orb.), *Pomacea poeyana* (Pils.), *P. cubensis* (Morel.), *Aylacostoma cubaeanum* (Orb.), *Cubaedomus brevis* (Orb.), *Pachychilus attenuatus* (Reeve), *P. fuentesi* Ag, *Nephronaias scamnata* (Morel.), *N. gundlachi* (Dkr.), *Eupera cubensis* (Prime). Провинция богата мезолимитическими и супралиторальными моллюсками. В подавляющем большинстве они распространены очень широко: южное побережье США, Центральная Америка, тропические районы Южной Америки. Среди них в первую очередь следует отметить *Neritina virginea* (L.), ряд видов *Gerithioidea*, *Cyrenoida americana* (Morel.), *Polymesoda maritima* (Orb.) и *Iphigenia brasiliensis* (Lam.). Есть среди них, однако, и эндемики отдельных островов: *Congerina gundlachi* (Dkr.), *C. pfeifferi* (Dkr.), роды *Geo-melania*, *Scalatella*, *Chittia*.

**Центральномексиканская провинция** (ЦМ) охватывает водоемы Мексиканского нагорья, лежащие южнее 25—28° с. ш., исключая бассейны рек, текущих в Мексиканский залив. В нее входят также бассейны всех рек, впадающих в Тихий океан южнее 25° с. ш. (до перешейка Теуантепек). Малакофауна провинции довольно бедна да к тому же слабо изучена. Из числа эндемиков можно отметить род *Durangonella* с четырьмя видами (пятый встречается в следующей провинции), *Tryonia patzcuarensis* (Pils.), *Pachychilus pluristriatus* (Say), *Anodontites chapalensis* Cr. et Fisch. *Anodontites glauca* (ValL.). Легочные моллюски здесь представлены широко распространенными формами, например *Physella virgata* (Gould), хотя есть и эндемики — *Ph. patzcuarensis* (Pils.). На Тихоокеанском побережье имеются эндемичные неолимитические моллюски: *Pseudocyrena mexicana* (Br. et Sow.), *Polymesoda triangula* v. d. Busch, *Neocorbicula convexa* (Desh.).

**Куатро-Сьенегасская провинция** (КС) охватывает мелкие бессточные водоемы долины Куатро-

Сьенегас в штате Коауила в Мексике. Несмотря на небольшие размеры, провинция крайне богата эндемиками, из числа которых следует назвать роды *Coahuilix*, *Mexipyrgus* (6 видов), *Nymphophilus*, *Mexithauma*, *Paludiscala* (возможно, 2 вида). Есть тут и эндемичные виды более распространенных родов: *Durangonella coahuilae* Tayl. Значительное богатство и разнообразие моллюсков провинции, как уже говорилось, можно объяснить сохранением здесь некоторых форм из богатой эндемичной фауны гигантского озера, существовавшего здесь, по крайней мере, в плейстоцене (в плиоценовые эпохи).

**Восточномексиканская провинция (ВМ)** включает бассейн р. Пануко и рек центральной части штата Веракрус (Мексика). • Фауна здесь довольно богата, и основу ее составляют эндемичные виды центральноамериканских и неотропических родов: *Pomacea violacea* (VaL), *Cochliopina compacta* (Pils.), *Littoridinops tampicoensis* (Pils. et Hink.), *Pyrgophorus coronatus* (Anc.), *Pachychilus apis* Lea, *Nephronaias aztecorum* (Menke), *Anodontites cylindracea* Lea и ряд других, а также эндемичные роды *Pterides*, *Emericiella*, *Amnipila*, *Frie-rsonia* и *Disconaias*. Из неолимитических моллюсков для провинции эндемичны лишь немногие, например *Polymesoda germana* Prime. Еще шире распространены обитающие здесь виды легочных моллюсков; эндемиками провинции можно считать лишь *Stenophysa elata* (Gould) и *Helisoma tenue* (Dkr.).

**Юкатанская провинция (ЮК)** занимает водоемы п-ова Юкатан и бассейны рек атлантического склона крайнего юга Мексики и севера Гватемалы (Усумасинты — Грихальвы, Папалоапана, Коацакоалькоса, По-лочика). Это одна из наиболее богатых провинций подобласти и все характерные особенности центральноамериканской фауны здесь выражены наиболее ярко. Из числа эндемиков прежде всего следует отметить несколько родов наяд — *Psoroniaias*, *Delphinoniaias*, *Pachynaias* (последний род заходит также в Санхуанскую провинцию). Здесь обитает значительное число эндемичных видов рода *Cochliopina* — *C. francesae* (Goodr. et v. d. Sch.), *C. hinkleyi* (Pils.), *C. izabal* (Pils.) и другие, несколько эндемичных видов рода *Pyrgophorus* — *P. cisternicolus* (Morel.), *P. cisterninus* (Klist.), ряд эндемичных видов рода *Pachychilus* — *P. dalli* Pils., *P. expli-catus* (Fisch. et Cr.), *P. corvinus* (Morel.), *P. pilsbryi* Mts. и другие, а также *Aylacostoma ruginosam* (Morel.), *Anodontites tabascoensis* (Lea), *A. ciconia* (Gould) и *Eupera yucatanensis* Fisch. et Cr.

**Гондурасская провинция (ГОН)** охватывает бассейны рек Гондураса и Никарагуа, исключая р. Сан-Хуан и реки тихоокеанского склона.;

Фауна провинции изучена чрезвычайно слабо, так что в настоящее время отсюда известно всего лишь несколько видов моллюсков, из которых *Pachychilus oersted!* (Morch), *Barynaias flucki* Bartsch и *Nephronaias reti-*

259.

*culata* (Mts.) эндемичны для провинции, а *Barynaias tehuantepecensis* (Cr. et Fisch.) отмечен, кроме того, в Чиapasской провинции.

**Санхуанская провинция (СХ)** включает бассейн р. Сан-Хуан с расположенными здесь крупными озерами Никарагуа и Манагуа. Провинция по составу фауны во многом сходна с Юкатанской и имеет ряд общих с ней видов. Здесь сказывается, однако, меньшее разнообразие типов водоемов. К числу эндемиков провинции можно отнести род *Micronaias* и ряд видов *Nephronaias* — *N. macnelii* (Lea), *N. nuculina* (Phil.) и *Anodontites* — *A. inaequivalvis* (Phil.), *A. nicaraguae* (Phil.), *A. jewetti* (Lea). Сюда же заходит из предыдущей провинции неолимитический моллюск *Polymesoda solida* (Phil.).

**Чиapasская провинция (ЧПС)** охватывает водоемы тихоокеанского склона Центральной Америки от перешейка Теуантепек до п-ова Никоя (Коста-Рика). Фауна провинции заметно беднее фауны ряда предыдущих и особенно бросается в глаза меньшее число видов наяд. К числу эндемиков провинции можно отнести *Cochliopina guatemalensis* (Morel.), *Pyrgo-phorus hydrobioides* (Anc.), *P. wrighti* (Anc.), *Barynaias championi* (Mts.), *B. dysonii* (Lea) и *B. goascoranensis* (Lea).

**Панамская провинция (ПАН)** включает водоемы Коста-Рики и Панамы от устья р. Сан-Хуан (по атлантическому берегу) и п-ова Никоя (по тихоокеанскому) до Дарьенского перешейка. Здесь еще меньше наяд, чем в предыдущей провинции, но зато имеется значительное число эндемичных *Truncatelloidea*. Из их числа следует назвать роды *Cochliopa*, *Subcochliopa*, *Zetekina* и *Rhachipteron*, несколько видов *Azoaryrgus* — *A. alleei* Morris., *A. chagresensis* Morris., *J. joseanus* Morris., *A. panamensis* (Tr.), значительное число видов *Cochliopina* — *C. australis* Morris., *C. fraternula* Morris., *C. navalis* Morris., *C. zeteki* Morris. и другие, а также *Eupera meridianahs* (Prime).

#### Южноамериканская подобласть

Южноамериканская подобласть включает весь континент Южной Америки с прилегающими островами и самый крайний юг Центральной Америки южнее Дарьенского перешейка. Эндемиками подобласти является большинство неотропических родов сем. *Pilidae* (*Asolene*, *Felipponea*, *Marisa*), большинство родов надсем. *Truncatelloidea* (*Idyopyrgus*, *Potamolithus*, *Lithococcus* и другие), род *Doryssa* из *Pachychilidae*, сем. *Chiliniidae*, подсем. *Hyriinae* из сем. *Hyriidae* и подсемейства *Monocondylaeinae*, *Leilinae* и *Mycetopodinae* из сем. *Mycetopodidae*. Кроме того, для подобласти эндемично сем. *Mulleriidae*. К числу негативных особенностей подобласти следует отнести почти полное или полное отсутствие представителей семейств *Bithyniidae*, *Physidae*, *Amblemidae* и *Lampsilidae*.

По составу малакофауны подобласть можно разделить на 10 провинций, при этом фауны Чилийской и Патагонской провинций в связи с общим изменением состава фауны по мере удаления от экватора сходны, что позволяет их объединить в одну надпровинцию. Другую надпровинцию составят все остальные провинции подобласти, кроме Титикакской, выделяемой в особую надпровинцию.

**Гвианская провинция (ГВ)** включает водоемы Гвианского нагорья, в том числе притоки Ориноко и верховья левых притоков нижнего течения Амазонки. К числу характерных для провинции следует

отнести ряд видов *Doryssa* — *D. atra* (Brug.), *D. devians* (Brot), *D. lamarckiana* (Brot), *D. transversa* (Lea), *D. petechialis* (Brot), *D. hohenackeri* (Phil.) и *D. geijskei* Pain. Из сем. *Pilidae* прежде всего следует назвать эндемичный подрод *Surinamia* (рода *Asolene*) с единственным видом *A. fairchildi* (Cfench). В противоположность пахилидам и тиаридам другие мезо-

-260

лимнические брюхоногие моллюски *Littoridininae* здесь представлены очень бедно (род *Pyrgophorus*). Из наяд можно отметить эндемичный род *Castaliella* с единственным видом — *C. sulcata* (Kt.), а также ряд эндемичных видов и подвидов — *Castalia ambigua ambigua* (Lam.), *C. quadrilatera retusa* (Hupé), *Paxyodon syrmatophorus complanatus* (Hupé) и другие.

**Амазоно-Ориноковская провинция** (АМ) включает равнинные части бассейнов Амазонки и Ориноко. В связи с трудной доступностью этого района его пресноводная малакофауна изучена очень слабо. Все же к числу эндемиков провинции можно отнести несколько видов *Pomacea*, в первую очередь *P. gigas* Spix, немногочисленных *Littoridininae* (несколько видов подрода *Liris* рода *Tryonia*) и значительное число наяд, среди которых в первую очередь следует назвать роды *Mycetopoda delta*» *Bartlettia*, а также виды *Anodontites crispata* (Brug.), *Leila spixii* Iher.-и некоторые другие. Большинство видов наяд выходит за пределы провинции и встречается в водоемах Гвианского нагорья — *Diplodon suavidicus* (Lea) и *Castalia stevenseni* (Bak.), в Перу — *Leila pulvinata* Hupé или-большинство видов — в реках плато Мату-Гросу.

**Центральнобразильская провинция** (ЦБ) охватывает водоемы плато Мату-Гросу и верхние и средние части бассейнов правых притоков нижнего течения Амазонки (Тапажос, Токантинс и других), а также северные участки бассейна Параны. По фауне наиболее сходна с Восточнобразильской и Гвианской провинциями.

К числу характерных для провинции можно отнести род *Sioliella*, ряд видов *Doryssa* — прежде всего *D. inconspicua* Brot, *D. rex* Pils. и *Aylacostoma*, например *A. brasiliense* (Moric.), а из легочных моллюсков — *Gundlachia bakeri* Pils. Из двустворчатых моллюсков к эндемикам провинции можно отнести род *Castilina*, виды и подвиды *Anodontites dalli* Bak., *Diplodon parallelepedon acutirostris* (Lea), *Prisodon obliquus* Sebum. По-видимому, фаунистический комплекс наяд именно этой провинции имеет в виду Бонетто (Bonetto, 1961b) под названием верхнепаранского комплекса. Этот автор в качестве характерных видов приводит *Diplodon expansus* (Kust.) и *Fossula fossiculifera* (Orb.).

**Восточнобразильская провинция** (ВБ) включает водоемы Атлантического побережья Южной Америки от устья Амазонки до Ла-Платы, в том числе самые верхние участки бассейнов Уругвая и Параны. Для провинции характерен эндемичный род *Idyopyrgus* (*Littoridininae*). Здесь же обитает большая часть видов рода *Potamolithus*: *P. chloris* Pils., *P. jacuhyensis* Pils., *P. intracallosus* Pils., *P. ribeirensis* Pils., *P. cata-rinae* Pils., *P. lapidum* (Orb.). Эндемичен и ряд видов наяд из родов *Callonaia*, *Haasica*, а также *Anodontites* (*Glabaris*) *moricandi* (Lea), *Rhipidodonta rotunda* (Wagn.), *Diplodon rhuacoicus* (Orb.), *Monocondylaea mi-nuana* Orb., *Anodontites felix* Pils. и некоторые другие виды. Здесь же обитает большинство южноамериканских видов *Eugea* — *E. bahiensis* (Spix.), *E. tumida* (Cless.).

**Паранская провинция** (ПАР) включает равнинные части бассейнов Параны и Уругвая. Для провинции характерно значительное количество пилид, в том числе видов эндемичных родов *Asolene* и *Felipponea*. Кроме того, можно отметить здесь ряд эндемичных видов *Truncatelloidea*: *Littoridina isabelleana* (Orb.), *Potamolithus felipponei* Iher., *P. bisinuatus*-Pils., *P. gracilis* Pils. В отличие от всех провинций, расположенных севернее, здесь встречается род *Chilina*, представленный эндемиками: *Ch. fluminea* (Mat.), *Ch. globosa* Frf.n *Ch. rushii* Pils. Из наяд также можно отметить ряд характерных видов и подвидов: *Castalia quadrilatera inflata* (Orb.), *Rhipidodonta hylaea guerniana* (Orb.), *Anodontites trigona georginae*-(Gray), *Lamproscapha ensiformis* (Spix).

Границы провинции нуждаются в некотором уточнении. Судя по данным о распространении моллюсков, равнинные части рек бассейна Ла-Платы населены паранской фауной, тогда как мелкие речки возвышенностей и верховья больших рек — восточнобразильской (или, как ее иногда называют, уругвайской) и центральнобразильской (рис. 14).

**Североандийская провинция** (СА) включает водоемы горных районов и западного склона Анд севернее залива Гуаякиль. Провинция свойственна тропическая малакофауна, сходная в некотором отношении с фауной Гвианской провинции, с одной стороны, и с центральноамериканской фауной — с другой. Из характерных особенностей фауны провинции можно отметить наличие значительного числа видов родов *Aylacostoma* (подродов *Aylacostoma s. str.*, *Verena* и *Longiverena*) и *Pomacea*; большинство североандийских видов последнего рода относится к подроду *Pomacea s. str.* — *P. chemnitzii* (Phil.), *P. semitecta* (Mouss.) и некоторые другие. Кроме того, здесь имеется эндемичный вид подрода *Effusa* — *P. planorbula* (Phil.) и два вида подрода *Limnopomus* — *P. superba* (Marsh.), *P. paleana* (Lea). Из *Truncatelloidea* можно отметить эндемичный для провинции род *Lithococcus* и несколько видов *Littoridina* — *L. gaudi-chaudii* Soul., *L. equadoriana* (Mill.), *L. boetzkesi* (Mill.). Двустворчатых моллюсков здесь немного, причем преобладают широко распространенные виды. Из эндемиков можно отметить *Rhipidodonta pazi* (Hid.), *Mycetopoda subsinuata* (Sow.), *M. punctata* (Peest.), «*Sphaerium*» *aequatoriale* Cless., *Euglesa wolfii* (Cless.) и *E. davisii* (Bartsch).

**Перуанская провинция** (ПЕР) включает водоемы горных районов и западного склона Анд от залива Гуаякиль до района оз. Поопо. К числу характерных для провинции групп и видов моллюсков следует отнести подрод *Limnopomus* (рода *Pomacea*), лишь два вида которого встречаются за пределами провинции. Кроме того, здесь имеется несколько эндемичных видов родов *Aylacostoma* и *Littoridina* (например, *L. cuzcoensis* Pils., *L. cumingii* Orb.), наконец, *Chilina dombeyana* Brug. — самый северный представитель рода. К числу эндемиков провинции можно отнести также и некоторых мицетоподид,

например *Mycetopoda soleniformis* (Orb.), которые, правда, встречаются только восточнее главного водораздела Анд, а также несколько видов *Diplodon* (сем. *Hyriidae*) из водоемов всей провинции.

**Титикакская провинция** (ТИТ) ограничена акваторией оз. Титикака и нескольких более мелких озер, расположенных рядом (Лагунилья, Оараоча, Ушайо, озера бассейна Рио-Рампе). Возможно, сюда же относятся средние и нижние участки рек, впадающих в Титикаку, а также Рио-Десагуадеро — единственная река, вытекающая из озера. Озеро Поопо, по-видимому, к этой провинции не относится и принадлежит к Перуанской провинции.

Фауна провинции очень своеобразна и состоит почти целиком из представителей подсем. *Littoridininae*, объединяющихся в ряд эндемичных родов (*Strombopoma*, *Rhamphopoma*, *Heligmopoma*, *Brachypyrghulina*). Кроме того, здесь имеется значительное число эндемичных видов рода *Littoridina*: *L. andecola* (Orb.), *L. berryi* Pils., *L. lacustris* Haas, *L. aperta* (Haas), *L. forsteri* Blume. Из других групп моллюсков в пределах провинции обитают лишь *Biomphalariinae*: *Biomphalaria* <(Taphius) *andecola* (Orb.) — сюда же в настоящее время (Haas, 1955) включают и *B. (Platyaphius) heteropleura* Pils. et Van. и *Gundlachili-nae* — *Anisancylus crequii* (Bav.). Из двустворчатых моллюсков можно назвать только *Euglesa forbesii* (Phil.). По вертикали фауна оз. Титикака довольно однородна и лишь несколько обедняется с глубиной. Ниже 80—100 м моллюски вообще пока не известны.

Фауна оз. Титикака подобно фауне других гигантских озер состоит по преимуществу из мезолимитических моллюсков. Мнение ряда авторов о преемственной связи фауны озера с морской и о формировании озера в результате обособления рукава мезозойского или даже кайнозойского моря (Agassiz, 1876; Scharff, 1911; Haseman, 1912; Poznansky, лит. по: Gregory, 1913) не подтверждается тщательными геологическими исследованиями (Gregory, 1913; Moon, 1939), а эндемичные озерные моллюски и бокоплавывы не более близки к морским, чем β- и γ-мезолимитические моллюски и бокоплавывы других районов Южной Америки. Палеолимитические моллюски представлены здесь только родами *Euglesa* и *Limno-thauma*, что легко связать с общей бедностью водоемов континента палеолимитическими группами.

Возможно, что дальнейшие исследования дадут материал, свидетельствующий о еще большей обособленности фауны провинции, и тогда зоогеографический ранг ее придется повысить.

**Чилийская провинция** (ЧИЛ) включает водоемы горных районов и западного побережья Южной Америки от района оз. Титикака и до южной оконечности материка.

Характернейшая особенность этой и следующей провинций — полное отсутствие пилид и тиарид, кроме того, здесь отсутствуют и мицетопо-диды, так что наяды представлены только сем. *Hyriidae*. Основу фауны моллюсков провинции составляют многочисленные виды *Littoridina* и *Chilina*: *L. santiagensis* Biese, *L. magellanica* Biese, *L. atacemensis* Phil., *Ch. ovalis* Sow., *Ch. fluctuosa* Sow., *Ch. fuegiensis* Sm., *Ch. fusca* Mab. и другие. Кроме того, для провинции указаны «*Ancylus*» *philippianus* Biese, *Physa* (вероятно, *Plesiophysa*) *nodulosa* Biese, *Biomphalaria (Taphius) costata* (Biese) и *B. (T.) thermalis* (Biese). Первый из перечисленных видов *Taphius* Харри (Harry, 1962) объединяет с венесуэльским *B. (T.) prona* (Mts.) и мексиканским *B. (T.) subprona* Mts., что вызывает сомнения, тогда как второй он помещает в группу видов с неясным систематическим положением. Из *Hyriidae* характерны для провинции *Diplodon chilensis* (Gray), *D. solidulus* (Phil.) и *D. stratus* (Sow.). Первый из этих видов проникает в Патагонию в бассейн Рио-Негро. Кроме того, из водоемов провинции известны два эндемичных вида *Euglesa* — *E. chilensis* (Orb.) и *E. magellanica* (DalL).

**Патагонская провинция** (ПАТ) включает равнинные части бассейнов рек, впадающих в Атлантический океан южнее Ла-Платы, и водоемы восточного склона Анд в верхних частях бассейнов этих рек. Фауна этой провинции во многом сходна (особенно по структуре) с фауной Чилийской; здесь также отсутствуют и *Pilidae* и *Thiaridae*. Однако тут практически нет и наяд. Они встречаются лишь в бассейне Рио-Негро, причем представлены как чилийскими *Hyriidae*, так и одним видом сем. *Mycetopodidae*. Взаимоотношения фаун Патагонской и сопредельных провинций хорошо видны на рис. 14, изображающем распространение наяд (Bonetto, 1961b) и десятиногих раков рода *Aegia* (Williamson у Fontes, 1955). Из эндемичных видов следует указать *Littoridina hatcheri* Pils., *L. simplex* Pils., *L. sublineata* Pils., *Chilina patagonica* Sow., *Ch. smithi* Pils., *Ch. fulgurata* Pils., *Ch. tehuelcha* Orb., *Ch. puelcha* Orb., *Ch. portillensis* Hid., *Lymnaea pictonica* Roch. et Mab., *Anodontites puelchana* (Orb.), а также ряд видов *Euglesa* и *Sphaerinova* (?) — *S. patagonica* (Pils.), *S. argentina* (Orb.).

К этой же провинции следует, вероятно, относить и Фолклендские (Мальвинские) острова, в фауне которых имеется два эндемичных вида легочных моллюсков — *Chilina falklendica* Prest. и *Lymnaea peculiaris* Hub.

Рис. 37. Зоогеографическое районирование Австралийской области.

Провинции: ВЛ — Вламингйская, ГМ — Гаймардийская, ГР — Грейская, ЖР — Жардинийская, КР — Крефтийская, ЛС — Лессонийская, ЛХ — Лейххардтийская, МЧ — Митчелийская, НЗ — Новозеландская, НК — Новокаледонская, ПТ — Петтердийская, РХ — Рихийская, СТ — Стуртийская, ТБ — Тобинийская. 1 — граница области; 2 — границы провинций.

## характеристика

Австралийская область включает водоемы Австралии, Тасмании, Новой Гвинеи (с прилежащими островами), Новой Зеландии, Новой Каледонии и островов Фиджи.

Большинство остальных островов Тихого океана (кроме Гавайских) или вовсе лишено пресноводной малакофауны, или населено бедной фауной преимущественно супралиторально-лагунного характера. Основу пресноводной, а чаще фактически солоноватоводной малакофауны Океании составляют *Assimineidae* и *Neritidae*. Палеолимнических и вторично-водных форм здесь почти нет, а из мезолимнических встречаются лишь единичные широко распространенные виды *Thiaridae*, в особенности почти циркумтропический *Melanoides tuberculatus* (Mull.). Такая структура фауны дает очень мало для зоогеографической характеристики, поскольку она свойственна в той или иной степени всем мелким островам Индо-восточной Пацифики независимо от того, какая пресноводная фауна (австралийская или индо-малайская) обитает на прилежащих более крупных массивах суши. Поэтому вопрос о зоогеографической принадлежности малакофауны водоемов Океании мы оставляем открытым. Возможно и что

264

пресные и солоноватые водоемы Океании (исключая водоемы Гавайских островов) следует выделять в особую провинцию Австралийской области, поскольку господствующие здесь формы достигают наибольшего развития на Новой Гвинее и Новой Каледонии, хотя по происхождению их все же следует считать индо-малайскими.

Северо-западной границей области является линия Ренша, проходящая восточнее о. Сулавеси—Молуккских островов (Rensch, 1936). Западнее этой линии заметно преобладает индо-малайский элемент. Проникающие сюда австралийские роды (*Physastra*, *Glyptophysa*) представлены особыми видами, более близкими к видам этих родов с Явы и Филиппин, нежели к австралийским. Восточнее линии Ренша индо-малайский элемент играет очень малую роль и ограничен практически Новой Гвинеей.

Данные о фауне области подробно приведены в работах Адамса и Ангаса (Adams a. Angas, 1864), Смита (Smith, 1882), Таппароне-Ка-нефри (Tapparone-Canefri, 1883), Сутера (Suter, 1893, 1913), Риха (Riech, 1937), Айрдела (Iredale, 1934, 1943), Делла (Dell, 1953, 1956), Франа (Franc, 1956), Хубендика (Hubendick, 1956, 1967), Мак-Майкла (McMichael, 1956, 1958), Мак-Майкла и Хискока (McMichael a. Hiscock, 1958), Солема (Solem, 1959, 1961), Хискока (Hiscock, 1966), Борея и Мак-Майкла (Boray a. McMichael, 1961), В. Бентем-Джаттинг (W. Ben-them-Jutting, 1963), Кейпера (Kuiper, 1966b).

Австралийские авторы (Iredale a. Whitley, 1938; Iredale, 1943; Whitley, 1947, 1959; McMichael a. Iredale, 1959) на территории Австралии, Тасмании и Новой Гвинеи выделяют 11 участков со своей особой «флю-виофауной» (по терминологии этих авторов). Если добавить сюда Новую Зеландию и Новую Каледонию, то получится 13 участков, или провинций. Это деление хорошо согласуется с данными о распространении различных групп животных (моллюсков, рыб, ракообразных), и его следует принять. В качестве небольшой поправки мы добавляем лишь следующее. Судя по составу фауны моллюсков, север Тасмании все же замешо отличается в зоогеографическом отношении ст юго-востока Австралии, и лучше, на наш взгляд, эту часть острова выделить в самостоятельную провинцию, назвав ее в соответствии с принятыми в зоогеографии Австралии традициями Петтердийской (Petterdian) в честь известного исследователя моллюсков Тасмании Петтерда (Petterd).

Малакофауну Австралийской области можно охарактеризовать следующими чертами. Широко распространенное почти на всех континентах семейство *Viviparidae* представлено здесь двумя своеобразными родами *Notopala* и *Larina*, содержащими к тому же незначительное число видов; азиатские роды этого семейства проникают лишь в Новую Гвинею. Свойственная всем тропическим районам группа пресноводных *Entomostoma* представлена в области лишь немногими родами сем. *Thiaridae* (*TThaга*, *Melanoides*, *Sermylasma*, *Fijidoma*) и родом *Zemelanopsis*. *Truncatelloidea* представлены целым рядом эндемичных родов, систематическое положение которых до сих пор не вполне ясно, однако можно думать, что большинство их относится к сем. *Littoridinidae*, причем часть их (*Petterdiana*, *Tasmaniella*, *Valvatasma*, *Fluvidona* и другие) составляет вместе с тиаридами и меланопсидами мезолимнический элемент в фауне гастропод области, а другая, много меньшая (*Potamapyrgus*, *Angrobia*, *Coxiella*),— неолимнический элемент. Кроме представителей *Littoridinidae*, имеется и свойственное исключительно Австралийской области семейство *Tateidae* и заметно обособленный от других *Truncatelloidea* род *Hydrococcus*. Легочные моллюски представлены эндемичным семейством *Latiidae*, незначительным числом видов *Lymnaea*, несколькими видами *Planorbidae*, но основная часть пресноводных видов этого подкласса, обитающих в области, принадлежит к подсем. *Miratestinae* (сем. *Bulmidae*) и объединяется в роды *Physastra*, *Glyptophysa*, *Ancylastrum*, *Patelloplanorbis*. Первые два из этих родов проникают в Индо-Малайскую подобласть Сино-Индийской области (первый род — до Суматры, второй до Филиппин), большинство же видов сосредоточено в Австралийской области. Кроме *Miratestinae*, значительного развития в области достигает род *Bulinus* (подсем. *Bulininae* того же семейства), представленный австралийским подродом *Isidorella*. Настоящих *Physidae* в области практически нет; лишь недавно был обнаружен один вид *Physella* (Hubendick, 1956). Особенно своеобразна фауна двустворчатых моллюсков области. Из *Unionoidea* здесь обитают только виды сем. *Hyrriidae*, представленного эндемичными подсемействами *Velesunioninae* и *Cucumerunioninae*. Другие группы этого надсемейства полностью отсутствуют. Из родов других семейств двустворчатых моллюсков для

континентальных водоемов Австралийской области эндемичны *Corbiculina* (сем. *Corbicalidae*) и *Australpega* (сем. *Pisidiidae*).

Таким образом, палеолимнические моллюски в пределах области представлены всего лишь двумя родами сем. *Viviparidae*, родами *Gabbia* и *Hydrococcus* сем. *Bithyniidae* и несколькими родами сем. *Pisidiidae*. Мезолимнические формы несравненно более многочисленны: *Thiaridae* (с несколькими родами), *Melanopsidae*, а главное — подсем. *Littoridininae* (сем. *Littoridinidae*) и сем. *Hyriidae* с, целым рядом эндемичных родов. Из неолимнических моллюсков можно отметить эндемичное семейство *Tateidae*, несколько родов других семейств (*Pellamora*, *Angrobia*, *Coxiella*, *Corbiculina*), однако многие из обитающих в Австралийской области неолимнических моллюсков широко распространены по солоноватым водам Индо-Тихоокеанского региона, как например большинство *Neritidae* и *Cyganoida*. Столь же широко распространены обитающие здесь виды супралитораляльных моллюсков из семейств *Assimineidae* и *Truncatellidae*. Вторично-водные моллюски многочисленны, однако широко распространенное в Европе, Азии и Америке семейство *Lymnaeidae* представлено здесь 2—3 видами, а основу фауны легочных моллюсков составляют *Miratestinae*.

### История малакофауны

Данные по истории малакофауны Австралии очень скудны, и поэтому о причинах своеобразия австралийской фауны моллюсков и о связях ее с фаунами других континентов можно только строить гипотезы. Обсуждая вопросы формирования австралийской фауны, нужно прежде всего иметь в виду, что по меньшей мере с начала мезозоя Австралия не была соединена какой-либо сухопутной связью ни с одним из континентов южного полушария. Только Индо-Малайский район Азии, точнее восток Малайского архипелага, отграниченный ныне от Новой Гвинеи неширокими, хотя и глубокими проливами, мог (в силу тектонической неустойчивости этого района) образовывать временами сухопутные мосты, пригодные для расселения континентальной фауны. Кроме того, относительная узость проливов, отделяющих Австралию и острова Австралийской области от Малайского архипелага, позволяла некоторым формам моллюсков, способным расселяться при участии птиц и насекомых, проникать в водоемы Австралийской области. Таким образом, есть основания считать, что австралийские моллюски, которые не вселились из моря прямо в водоемы Австралии и прилегающих островов, — это в конечном счете выходцы с юго-востока Азии. Их расселение в пределах области облегчалось уже тем, что Новая Гвинея, Австралия и Тасмания разделены эпи-континентальными морями, глубина которых не превышает 200 м и которые частично могли осушаться во время регрессий (в частности, в плейстоцене). Рельеф дна морей, лежащих к востоку от Австралийского конти-

Рис. 38. Возможные пути расселения моллюсков в Австралийской области.

1 — изобата 200 м, 2 — изобата 2000 м, 3 — направления расселения моллюсков из Азии, 4 — путь проникновения австралийских моллюсков в Новую Зеландию

ента, позволяет допускать возможность существования в прошлом сухопутных связей между Новой Гвинеей, Новой Каледонией и Новой Зеландией (рис. 38). По мнению Дэвида (David, 1950), с начала мезозоя до плиоцена существовала и сухопутная связь между Австралией и Новой Зеландией, хотя большинство авторов и отрицают существование такой связи.

Если рассматривать конкретные черты, сближающие фауну Австралийской области с фаунами других областей, то можно отметить следующее. Обмен фаунами через Малайский архипелаг (или Малайскую сушу) и Новую Гвинею (рис. 38) происходил неоднократно, о чем можно судить по различной степени родства австралийских групп моллюсков с сино-индийскими. На наиболее древнюю связь указывает подсем. *Miratestinae*. Его представители известны в Юго-Восточной Азии (исключая Малайский архипелаг, где они обитают и поныне) лишь из мезозойских отложений. Одновременно с представителями этого подсемейства на востоке Азии появились и крайне еще близкие к ним примитивные представители подсем. *Camptoceratinae*. На более позднюю связь указывают австралийские *Viviparidae*. Наконец, сравнительно молодые, вероятно кайнозойские, связи проявляются в наличии на Новой Гвинее ряда представителей сино-индийских родов и на Малайском архипелаге — представителей австралийских родов.

Близость некоторых групп австралийских пресноводных беспозвоночных к южноамериканским отмечалась уже давно. При обсуждении этого обычно упоминаются из моллюсков *Hyriidae* (или *Mutelidae*, если это семейство понимать шире), а из ракообразных — *Parastacidae*. Действительно *Hyriidae* представлены преимущественно в Южной Америке и Австралии, и лишь пять монотипических родов обитают вне этих континентов (один в Индии и четыре в Экваториальной Африке). Такое распространение обычно объясняют (Ihering, 1891c; Modell, 1942) существованием более широкого ареала в палеозойское время, когда эта группа населяла единый южный континент. Не обсуждая здесь вопросов о существовании континентальной связи между Австралией и Южной Америкой в палеозое, мы все же не считаем такое объяснение удовлетворительным, поскольку все имеющиеся палеонтологические данные позволяют заключить, что пресноводные *Unionoidea* только начали развиваться в самом конце палеозоя, а основное их развитие и расселение приходится на мезозой.

Совершенно иной концепции придерживаются Мак-Майкл и Хискок (McMichael a. Hiscock, 1958) — единственные авторы, учитывавшие в своих построениях данные об ископаемых *Unionoidea* Австралии (McMichael, 1957). По их мнению, оба подсемейства *Hyriidae* сформировались в пределах австралийского континента от общих предков, проникших сюда из Азии в триасе. Эти предковые

формы, судя по древнейшей находке — *Prohyria eyrensis* (Eth.), наиболее близки из современных форм к представителям *Velesunioninae*. В меловое время (верхнемеловые отложения Нового Южного Уэльса) в Австралии уже существовали по меньшей мере две из современных триб: *Velesunionini* — *Velesunio jaqueti* (Newt.) и *Hyridellini* — *Hyridella whitecliffensis* (Newt.). Представители других триб в ископаемом состоянии пока не найдены, но разнообразие мезозойских *Velesunionini* и наличие у них некоторых черт сходства с представителями всех австралийских триб убедительно говорит в пользу того, что эта группа — исходная для австралийских *Hyriidae*. Таким образом, по мнению Мак-Майкла и Хискока, предки австралийских *Hyriidae* были в начале мезозоя расселены достаточно широко в тропиках Старого Света и именно оттуда, а не из Южной Америки, они и попали в Австралию.

Применительно к мезолимническим животным может существовать и еще одно объяснение гигантских разрывов ареалов — независимое проникновение из моря в пресные воды на двух удаленных континентах. Именно так объясняет Рик (Riek, 1959) распространение сем. *Parastacidae*, ареал которого во многом сходен с ареалом *Hyriidae*, хотя и несколько уже.

Имеются основания предполагать, что сем. *Hyriidae* сформировалось где-то вблизи берегов Индийского и Тихого океанов. При этом вполне возможно, что семейство первоначально было представлено сравнительно широко распространенными солоноватоводными формами и лишь на рубеже палеозоя и мезозоя проникло в пресные воды, причем независимо на разных континентах. Такое предположение не противоречит фактам, приводимым Мак-Майклом и Хискоком, но в их построениях не хватает основного звена — доказательства широкого распространения *Velesunio-ninae* или их ближайших предков на юге Азии в триасовое время. С другой стороны, такое предположение, на наш взгляд, хорошо объясняет обилие *Hyriidae* в Южной Америке и Австралии при крайней малочисленности их на других континентах.

Когда речь идет о неолимнических и супралиторальных формах, аналогичное объяснение уже, по-видимому не вызывает сомнений, и сходство фауны *Truncatelloidea* Австралии и Южной Америки следует объяснять именно таким образом.

Обычно в качестве доказательства связи австралийской и африканской пресноводных фаун приводится наличие в Австралии рода *Bulinus*. Можно, однако, с достаточной уверенностью говорить, что этот род проник в Австралию из Азии. Современное распространение подсем. *Buli-ninae*, а также находки видов *Bulinus* в ископаемом состоянии далеко за пределами современного ареала рода заставляют считать, что в палеогене ареал рода был много шире современного. Остаток этого гигантского ареала — область современного распространения *Bulinus* в Австралии.

Вопрос о возникновении различий в фауне внутри области сейчас в связи с недостатком материала решать еще очень рано. Можно лишь предположить, что поскольку дифференциация фауны по провинциям Австралийской области в значительной мере обусловлена различиями в климатических условиях и разобщенностью бассейнов рек, она происходила в конце кайнозоя. В частности, не вызывает сомнений, что сравнительная бедность фауны юга Тасмании и отсутствие там *Hyriidae* связаны с четвертичным, оледенением острова (Keast, 1959).

Новозеландская пресноводная малакофауна, за исключением рода *Latia*, сравнительно молода и сформировалась в условиях изоляции от австралийского континента (McMichael, 1958). Современные новозеландские наяды не обнаруживают сколько-нибудь тесной связи с ископаемыми формами — ни с триасовым *Protovirgus dunstani* (Eth.), ни с олигоценно-вым *Velesunio huttoni* McMich. Таким образом, объяснить особенности современной малакофауны Новой Зеландии можно не прибегая ни к северному (новогвинейскому—новокаледонскому) мосту, ни к южному, вопрос о котором обсуждали Икхеринг (Ikhering, 1891a) и Симпсон (Simpson, 1896, 1900). Семейство *Latiidae* в зоогеографическом отношении загадочно. Оно довольно резко обособлено от остальных моллюсков и проявляет известное родство лишь с сем. *Acroloxidae*, распространенным в северном полушарии (Hubendick, 1962b). Эти два семейства вместе с южноамериканскими *Chilinidae* наиболее примитивны в отряде *Hugrophila*; весьма вероятно, что они же являются и наиболее древними семействами пресноводных легочных моллюсков. Это позволяет предположить, что современные *Latiidae* — остаток некогда более широко распространенной группы, и таким образом проникновение их в Новую Зеландию следует отнести к мезозою или самое крайнее — к раннему кайнозою. Наконец, род *Zemelanopsis*, вероятно, можно связывать с индо-малайскими *Melanopsidae* типа *Faunus*, а распространение его в Новой Зеландии и Новой Каледонии при отсутствии в Австралии прямо указывает на проникновение через «северный мост» (Новую Гвинею) (рис. 38).

### Районирование

Прежде чем давать краткую характеристику провинциям Австралийской области, следует отметить, что по составу фауны они заметно разделяются на две группы: в первую входят провинции умеренной зоны:

Лессонийская, обе провинции, расположенные на Тасмании, и Новозеландская; во вторую — тропические провинции — все остальные, кроме Вламмингской. Этим двум группам провинций можно придать ранг над-провинций. Третью надпровинцию образует одна Вламмингская провинция.

**Вламмингская провинция** (ВЛ) включает водоемы крайнего юго-запада Австралии. Несмотря на слабую изученность фауны моллюсков, можно отметить эндемичные для провинции виды: *Tatea preissi*

(Phil.), *Hydrococcus graniformis* Thiele (эндемичный монотипический род), *Thiara incerta* (Brot), *Bulinus bradshawi* (Ired.), *Physastra quoyi* (Sm.), *Pettan-cylusoccidentalis* Ired. и *Westralunio carter*; Ired. К числу ярких негативных особенностей фауны провинции следует отнести отсутствие здесь представителей семейств *Viviparidae* и *Corbiculidae*, широко распространенных в остальных континентальных провинциях области. Интересна также заметная бедность фауны наяд, представленной здесь единственным видом *Westralunio*. Этот род за пределами провинции встречается лишь на юге Новой Гвинеи (Рихийская провинция).

**Грейская провинция** (ГР) включает водоемы крайней западной оконечности Австралии: от южного конца Эйты Майл Бич до устья р. Мерчи-сон. Провинция выделяется австралийскими авторами на основании изучения ихтиофауны. Данные о моллюсках этого района практически отсутствуют, если не считать немногих видов, обнаруженных в солоноватых водоемах побережья залива Шарк, например *Coxiella pyrhostoma* (Cox.), да отдельных находок в пересыхающих реках этого района, например *Coxielladda mamillata* (Tate).

Эти формы отмечались лишь однократно, и за пределами провинции не известны. Таким образом, характеризовать эту часть континента какими-либо особенностями малакофауны пока еще преждевременно.

Айрдел и Уитли (Iredal a. Whitley, 1938; Whitley, 1947) приводят в качестве характерного для провинции род *Lortiella*, однако Мак-Майкл и Хискок (McMichael a. Hiscock, 1958) утверждают, что эти указания основаны на недоразумении и никаких материалов по *Lortiella* из этой части Австралии в коллекциях нет.

**Стуртгийская провинция** (СТ) охватывает бассейн оз. Эйр, а также, вероятно, ряд других бессточных бассейнов центральной части континента. Для провинции характерен подрод *Centrapala* (рода *Notopala*) с единственным видом — *N. (C.) lirata* (Tate). Кроме того, к числу эндемиков провинции можно отнести несколько видов *Notopala* s. str. — *N. alisoni* (Braz.), *N. barretti* (Cott.), ряд мелких *Truncatelloidea* — *Rivissor pat-tisoni* (Cott.), *Coxielladda gilesi* (Ang.), *Gabbia centralia* Ired., а из легочных моллюсков — *Bulinus newcombi* (Ad. et Ang.), *Physastra subundata* (Sow.), *Pettancylus eremius* (Gott. et Godfr.), *Anisus (Plananinus) isingi* (Cott. et Godfr.) и *Glyptaninus coronus* Ired.

Наяды представлены здесь лишь широко распространенным на севере Австралии видом *Velesunio wilsoni* (Lea), но зато есть два эндемичных вида *Corbiculina* — *C. desolata* Tate и *C. finkeana* Ired.

В связи с центральным положением этой провинции фауна ее является как бы переходной между фаунами Лейххардтской и юго-восточных провинций. С первой ее сближает наличие *Velesunio wilsoni* и некоторых *Physastra*, а со вторыми — наличие *Rivissor* и видов группы *Plananinus*. Сильно сказывается на фауне также засушливость климата этой части Австралии.

**Митчеллийская провинция** (МЧ) включает бассейн Муррея и его правого притока Дарлинга. Фауна моллюсков провинции довольно богата и разнообразна. К числу эндемиков можно отнести *Notopala sublineata* (Cong.), *N. hansleyi* (Frf.), *Thiara balonnensis* (Cong.), *T. tetrica* (Cong.), *Bulinus physopsis* (Cooke), *Glyptophysa aliciae* (Reeve), *Alathyria jacksoni* Ired., *A. condola* Ired. и *Corbiculina angasi* (Prime). Из *Huiriidae*, кроме двух перечисленных видов *Alathyria*, здесь встречается широко распространенный на востоке Австралии (в Лессонийской, Крефтийской и Жардинийской провинциях) *Velesunio ambiguus* (Phil.). Интересно, что в этой провинции, как и в провинциях севера континента, крайне бедна фауна мелких *Truncatelloidea*.

**Лейххардтская провинция** (ЛХ) занимает север Австралии, включая п-ов Арнемленд и западное побережье п-ова Кейп-Йорк. Здесь наиболее богато представлены вивипариды — *Notopala kingi* (Ad. et Ang.), *N. tri-cincta* (Sm.), *N. dimidiata* (Sm.) и другие виды; тиариды — *Sermylasma onca* (Ad. et Ang.) и другие; *Miratestmae* — *Glyptophysa bonushenricus* (Ad. et Ang.), *Physastra badia* (Ad. et Ang.) и другие; *Planorbinae* — *Glyptaninus essingtonensis* (Sm.). Только здесь встречаются представители трибы *Lortiellini* — *Lortiella rugata* (Sow.) и *L. froggatti* Ired.

Кроме лортиел можно назвать и других наяд — эндемиков провинции (*Velesunio wilsonii* (Lea), *V. angasi* (Sow.), *Alathyria pertexta wardi* (Ired.)). Фауна провинции, сохраняя все особенности австралийской фауны, может тем не менее быть охарактеризована ее тропическим обликом — богатством тиарид и вивипарид при относительной бедности легочных моллюсков и полном отсутствии *Littondmidae*; из *Truncatelloidea* здесь имеются лишь эндемичный вид — *Gabbia smithi* (Tate) сем. *Bithyniidae*, да эндемичный род *Pellamora* сем. *Fairbankiidae*.

**Жардинийская провинция** (ЖР) занимает северо-восточное побережье Австралии от бассейна р. Фицрой до мыса Йорк. из известных для провинции эндемичных видов следует назвать *Gabbia affinis* (Sm.), *Thiara subornata* (Ired.), *Sermylasma venustula* (Brot), *Melanoides queenslandicus* (Sm.), *Glyptaninus daemeli* (Cless.), *Helicorbis oppidia* (Ired.). Кроме того, для провинции эндемичен монотипический род *Jardinella* из сем. *Lit-toridinidae*. Эндемичных видов наяд здесь нет; из соседних провинций сюда проникают *Velesunio ambiguus* (Phil.) и *V. wilsonii* (Lea). из представителей других групп двустворчатых моллюсков эндемичны *Corbiculina semara* Ired. и *Sphaerinova queenslandica* (Sm.). Фауна провинции изучена далеко не достаточно, однако основные ее черты все же можно отметить — наряду с основным тропическим фоном, похожим по облику на фауну Лейххардтской провинции, здесь прибавляются отдельные элементы, сближающие ее с умеренной фауной юго-восточного побережья континента.

**Крефтийская провинция** (КР) включает водоемы восточного побережья Австралии приблизительно от широты Брисбена до тропика Козерога. Из эндемиков провинции можно отметить роды *Larina* (сем. *Viviparidae*), *Posticobia*, *Fluvidona* (сем. *Littoridinidae*), виды и подвиды *Tatea ballina* Ired., *Physastra duplicata* (Sow.), *Glyptaninus gilberti* (Dkr.),

*Alathyna pertexta pertexta* Ired., *Cucumerunio novaehollandiae* (Gray), *Cor-biculina prolongata* (Prime). Малая изученность фауны провинции не позволяет дать подробную ее характеристику, но все же по сравнению с предыдущей тут заметно большую роль играют элементы, придающие характерный облик умеренной фауне юго-востока Австралии.

**Лессонийская провинция** (ЛС) занимает водоемы юго-восточного и южной половины восточного побережья Австралии от мыса Нельсон до мыса Байрон. Вивипариды и тиариды здесь отсутствуют, но зато отсюда описано много мелких *T runcatelloidea*: род *Angrobia*, виды *Pota-mopyrgus buccinoides* (Q. et G.), *Pupiphryx grampianensis* (Gabr.), *P. cooma* Ired., *Tatea paradisiaca* Pils., *Gabbia australis* (Tr.). Кроме того, для провинции эндемичны *Glypfophysa cosmata* (Ired.), *Physastra australina* (Conr.), *Bulinus pilosus* (T.-W.), *Anisus* {«*Pygmanisus*») *scotticus* (John.), *Glacidor-bis hedleyi* Ired., *Helicorbis victoriae* (Sm.), *Pettancylus assimilis* (Pett.), из двустворчатых — *Alathyria profuga* (Gould), ряд видов *Hyndella* (*H. australis* (Link.), *H. drapeta* (Ired.), *H. depressa* (Lam.), *H. narracanen-sis* (Cott. et Gabr.), *H. glenelgensis* (Denn.) и некоторые *Corbiculina* — *C. debilis* (Gould.), *C. faba* (Bull.).

Это одна из наиболее полно изученных в фаунистическом отношении провинций области, и список эндемичных видов можно было бы расширить, но ряд видов, вероятно, со временем будет обнаружен и в соседних провинциях. Особенно это относится к легко расселяющимся легочным моллюскам.

**Петтердийская провинция** (ПТ) включает водоемы севера Тасмании. По родовой принадлежности малакофауны эта провинция довольно сходна с предыдущей, с которой ее обычно объединяют, однако здесь имеются и эндемичные роды *Phrantella*, *Petterdiana*, *Beddomena* и *Valva-tasma* (все четыре рода принадлежат к сем. *Littondinidae*). Из эндемичных видов гастропод можно назвать *Potamopyrgus petterdianus* (Braz.), *Rivi-sessor brownii* (Pett.), *Pupiphryx dyeriana* (Pett.), *P. smithii* (Pett.), *Tas-maniella launcestonensis* (John.), *T. minima* (Pett.), *Glyptanisis atkinsoni* (John.), а из двустворчатых моллюсков — *Velesunio moretonicus* (Reeve).

**Тобинийская провинция** (ТБ) занимает юг Тасмании. Фауна ее отличается от фауны предыдущей провинции (например, отсутствием наяд) и заметно обеднена. Для провинции характерно меньшее разнообразие *T runcatelloidea*, основную часть пресноводной фауны составляют *Pulmo-nata*, из которых следует в первую очередь отметить *Physastra tAMIL-lata* (Sow.), *Pettancylus mariae* (Pett.), *P. beddomel* (Pett.) и род *Ancyla-strum*.

Из *T runcatelloidea* эндемичны для провинции *Potamopyrgus niger* (Q. et G.), *P. legrandi* (T.-W.), *Rivissessor turbinatus* (Pett.), *Pupiphryx elongata* (May), *Tatea huonensis* (T.-W.). Интересно отметить то обстоятельство, что в провинции почти нет палеолимитических моллюсков, кроме нескольких *Pisidiidae*, например *Sphaerinova tasmanica* (T.-W.). Причину этого понять пока трудно, но можно предполагать, что она заключается в молодости фауны этой части острова, подвергшейся четвертичному оледенению. При новом заселении на остров попадали в первую очередь *Pulmonata*, а на побережье — солоноватоводные, в основном неолимни-ческие виды.

**Новозеландская провинция** (НЗ) занимает водоемы Новой Зеландии и прилежащих островов. Малакофауна провинции крайне небогата, *Pec-tmibranchia* представлены *Zemelanopsis trifasciata* (Gray) и рядом видов *Potamopyrgus*, проникающих далеко в пресные воды и даже в пещеры, а легочные моллюски — эндемичным семейством *Latiidae* с единственным родом *Latia*, *Physastra variabilis* (Gray) и общим с Австралией видом —

## 272

*Lymnaea tomentosa* (Pi.). Гирииды близки к видам Лессонийской провинции: *Hyridella auclendica* (Gray), *Cucumerinio websteri* (Simps.).

**Новокаледонская провинция** (НК) занимает водоемы Новой Каледонии, о-вов Новые Гебриды и, вероятно, о-вов Фиджи. Для провинции отмечен ряд видов *Melanooides*, например *M. petiti* Phil., *M. macrospira* Mogl.; часть из них общие с фауной Новой Гвинеи и прилежащих островов (*M. arthurii* Brot), ряд видов *Zemelanopsis* — *Z. frustulum* (Morel.), *Z. marie* (Cr.), *Z. fusca* (Gass.), *Z. carinata* (Gass.) и другие, виды *Physastra* — *Ph. nasuta* (Morel.), *Ph. obtusa* (Morel.), *Ph. tetrica* (Morel.) — их насчитывается по сводке Франа (Franc, 1956) 11 — отмечены также *Pettancylus reticulatus* (Gass.), *P. noumeensis* (Cr.) и *Glyptophysa petiti* (Cr.). Немало в провинции и представителей *Truncatelloidea*. Часть их объединяется в эндемичный род *Heterocyclus*, а другие принадлежат к широко распространенным на востоке Азии родам *Truncatella* и *Tahetia*. Из *Tateidae* для провинции эндемичен род *Hemistomia* (два вида). Наконец, довольно разнообразны представители сем. *Neritidae*; они в большинстве случаев представлены видами, широко распространенными в Океании или по побережью Малайского архипелага. На островах Фиджи обитает эндемичный род тиарид — *Fijidoma*. Фауна провинции в силу характера и расположения составляющих ее островов совмещает в себе черты трех групп фаун — фаун севера Австралии и Новой Гвинеи, фаун Новой Зеландии и юго-востока Австралии и, наконец, фауны островов Океании. С первыми ее сближает обилие видов *Miratestinae*, со вторыми — *Zemelanopsis*, *Hemistomia* и *Heterocyclus* и, наконец, с третьей — обилие видов *Neritidae*.

**Гаймардийская провинция** (ГМ) включает водоемы севера и северо-востока Новой Гвинеи, островов Новая Британия и Новая Ирландия, а также Соломоновых островов. К числу характерных видов провинции можно отнести ряд видов *Bellamya*, например *B. novoguineensis* (Lesh.), *Anguliagra tricostata* (Less.), *Physastra keysseri* (Kob.), *Velesunio sentani-ensis* (Haas). Очень широко здесь распространены неолимнические и суп-ралиторальные виды, свойственные Малайскому архипелагу — виды семейств *Neritidae* и *Assimineidae* и рода *Truncatella*. Фауна Соломоновых островов по сравнению с фауной Новой Гвинеи несколько обеднена, однако там имеется небольшое число отсутствующих на Новой Гвинее форм, например *Hyridella guppyi guppyi* Sm.,<sup>1</sup> выделяемая в особый подрод *Nesonaia*.

**Рихийская провинция** (РХ) включает водоемы западной и южной половины Новой Гвинеи. На

малакофауне водоемов Новой Гвинеи, особенно в западной части острова, гораздо больше сказывается азиатское влияние, выражающееся, в частности, в наличии ряда видов индо-малайских подсемейств и родов. К числу эндемиков провинции, нередко проявляющих несомненную индо-малайскую природу, можно отнести несколько видов *Bellamyia* — *B. decipiens* (Т.-С.), *B. kowiayensis* (Braz.), *B. wis-seli* В.-Jutt., *B. fragilis* (Prest.), *Stenomelania epidromoidalis* (Т.-С.), *Chlorostracia paulucciana* (Т.-С.). Из числа видов, общих с фауной Малайского архипелага, кроме многочисленных *Neritidae* (например, *Clithon sowerbianus* (Red.), *C. flavovirens* v. d. Busch, *Neritina sulculosa* Mts.), *Truncatella*, *Stenothyra* и *Assimineae*, можно упомянуть *Faunus ater* (L.), *Thiara amarula* (L.), *Tarebia granifera* (Lam.), *Physastra moluccensis* Less., *Anisus (Gyraulus) convexiusculus* (Hutt.), *Helicorbis caenosus* Bens., *Geloina bengalensis* (Lmk.), *Batissa violacea* (Lmk.) и некоторые другие.

Основной фон фауны провинции составляют австралийские виды,

<sup>1</sup> Место обитания другого подвида — *H. g. aipiana*. (McMichael) точно не известно: он описан по пустой раковине с северо-восточного берега Новой Гвинеи (McMichael a. Hiscock, 1958).

273

по преимуществу эндемики: *Gabbia jamurensis* В.-Jutt., *G. lacustris* В.-Jutt., *Tatea pyramidata* В.-Jutt., *Hemistomia pygmaea* В.-Jutt., *Glyp-tophysa carinata* (H. Ad.), *G. gabrieli* Cott., *G. leopoldi* (Dup.), многочисленные *Physastra*, например *Ph. albertisi* (Cless.), *Ph. novoguineae* (Cless.), *Ph. uestita* (Т.-С.), а также *Patelloplanorbis tigiensis* Hub. (вид эндемичного монотипического рода), *Hyridella misoolensis* (Sherm.), *Virgus beccaria-nus* (Т.-С.), *Westralunio flyensis* (Т.-С.), *W. albertisi* (Clench) и род *Haasodonta*. Австралийские авторы вплоть до работы Мак-Майкла и Хискока (Mc-Michael a. Hiscock, 1958) объединяли эту провинцию с Лейххардтской. Нам кажется, что против такого объединения говорит значительность роли индо-малайских элементов на юге Новой Гвинеи, тогда как на севере Австралии их роль почти неощутима и общими являются лишь индоевст-пацифические *Neritidae*.

Совершенно неясна зоогеографическая характеристика Гавайских островов. Подавляющее большинство моллюсков, обитающих на островах (Sykes, 1900), — эндемики, как например четыре вида *Lymnaea* и ряд тиарид. В то же время можно отметить наличие некоторых родственных связей гавайской малакофауны с фауной Сино-Индийской области. Так, в частности *L. volutata* Gould. близка к *L. viridis* Q. et G., а *Sermyla mauie/isis* (Lea) близка к филиппинским видам этого рода. С другой стороны, никакой связи с фауной Австралийской области отметить не удается. Все это позволяет сближать фауну Гавайских островов с фауной Сино-Индийской области, но ранг фауны Гавайских островов в системе зоогеографического районирования остается неясным.

#### Заключение

Зоогеографическое районирование обычно являеюя результатом, итогом обобщения данных о распространении животных. Это как бы концентрированное и в значительной мере картографическое изложение наиболее существенных черт своеобразия фаун различных участков поверхности нашей планеты. В то же время районирование — начало новых зоогеографических исследований. Подчеркивая своеобразие различных фаун, оно как бы заставляет глубже проникать в историю их формирования, выявлять все более и более глубокие связи между фаунами разных районов, и, наконец, находить общие закономерности размещения животных на Земле.

Единство исторических процессов расселения и выживания в изменчивой гидрографической сети материков позволяет выявить важнейшие закономерности распространения путем изучения какой-нибудь одной группы животных, особенно если эта группа достаточно разнообразна как морфологически, так и экологически и богато представлена в большинстве водоемов.

Именно это и позволило нам говорить в этой книге о зоогеографии континентальных водоемов, хотя наши данные базируются по преимуществу на изучении всего лишь одного типа животных — моллюсков.

Попытки создать районирование, описывающее распространение пресноводных и солоноватоводных моллюсков, привели нас к необходимости проанализировать значение основных биогеографических законов (широтной зональности, биологической симметрии, вертикальной зональности и провинциальности) для районирования, основанного на система-тико-зоогеографическом подходе.

Выяснилось, что эти законы полностью определяют лишь потенциальные ареалы организмов, влияя на фактические ареалы лишь в опосредованной историческими процессами форме. При этом чем меньшую часть составляет фактический ареал от потенциального, тем более значительна роль исторических факторов, и тем менее заметно проявление биогеографических законов, связывающих ареалы с современными условиями. Из общих исторических закономерностей, влияющих на облик фауны континентальных водоемов, наиболее существенна, на наш взгляд, разновременность вселения разных групп животных в водоемы материков. Предложенное в книге деление существенно облегчает

оценку значимости черт сходства и различия малакофауны разных акваторий, что в особенности важно при оценке зоогеографического ранга фаун гигантских озер и океанических островов. Наконец, анализ способов и возможностей расселения пресноводных животных позволил наметить картину постепенного упрощения схем районирования при переходе от таких слабо и медленно расселяющихся форм, как моллюски, ко все более и более легко расселяющимся группам.

Построенная на основе анализа фауны моллюсков схема районирования континентальных водоемов Земли, включает 9 областей: Палеарктическую (4 подобласти, 34 провинции), Понто-Каспийскую (12 провинций), Байкальскую (7 провинций), Сино-Индийскую (3 подобласти, 32 провинции), Эфиопскую (19 провинций), Танганьиканскую (3 провинции), Непарктическую (2 подобласти, 19 провинций), Неотропическую (2 подобласти, 19 провинций), Австралийскую (14 провинций). Для каждой области мы попытались (насколько это позволяют имеющиеся в нашем распоряжении данные) нарисовать общую картину позднемезозойской и кайнозойской истории фауны, т. е. иными словами — истории, начинающейся с той эпохи, с которой можно было проследить преемственность современных фаун.

Заканчивая эту книгу, автор вовсе не считает законченными свои исследования в области зоогеографии. Прделанная работа поставила ряд новых и интересных вопросов относительно распространения моллюсков и других пресноводных животных, в ряде случаев даже требуется уточнение состава малакофаун отдельных районов или систематического положения отдельных групп моллюсков. Если эта книга усилит интерес читателей к зоогеографии континентальных водоемов или побудит уточнить систематическое положение и зоогеографическую характеристику каких-либо пресноводных или солоноватоводных организмов, или же позволит по-иному взглянуть на состав и генезис каких-либо вымерших фаун, то автор сможет считать свою основную задачу выполненной.

## Приложение

### О системе пресноводных и солоноватоводных *Rissoacea*

Принятая в нашей книге система надсемейств, обычно объединяемых под названием *Rissoacea*, требует хотя бы краткого обоснования. Это заставляет нас изложить в виде приложения те мотивы, которые не позволяют нам принять полностью ни одну из существующих систем, и охарактеризовать ее особенности, которые мы кладем в основу системы надсемейств. До настоящего времени система строилась только на основе морфологии раковины и радулы, без учета столь важной группы признаков, как строение половой системы. Между тем вполне вероятны случаи конвергентного сходства и в форме раковины и в строении радулы, связанные со сходством в условиях обитания, в характере питания и т. п. Анатомически исследованы лишь немногие представители группы (около 30 родов), кроме того, для других 15—20 родов приводятся в литературе описания и рисунки копулятивного аппарата.

Часть относимых к этому надсемейству морских групп, например *Omalogyndae* и *Rissoellidae*, несомненно должна быть из него исключена в силу крайне значительных анатомических отличий от представителей всех других семейств (Fretter, 1948; Fretter a. Graham, 1963). Остальные семейства более близки друг к другу и требуют специального рассмотрения.

Прежде всего здесь следует выделить группу морских семейств, у представителей которых (Fretter, 1948; Fretter a. Graham, 1963) паллиальный гонодукт самки представлен двумя отдельными параллельными трубками или каналами, формирующимися за счет разных участков мантии (*Skeneopsidae*, *Cmgulopsidae*). Другую группу составляют семейства, у представителей которых стенки единого паллиального гонодукта самки равномерно утолщенные, железистые (Rao, 1928; Fretter a. Patil, 1961;

Fretter a. Graham, 1963). Семейства этой группы (*Aciculidae*, *Assiminei-dae*—рис. 39, А, *Barleidae*) по анатомии достаточно далеки друг от друга и заслуживают выделения в три отдельных надсемейства, из которых в континентальных водоемах представлено только надсем. *Assimi-neoidea*. Третья группа включает семейства, у представителей которых, как и во второй группе, паллиальный гонодукт самки единый, но яйца по нему движутся вдоль вентрального ресничного канала, тогда как остальные участки стенок утолщенные железистые. Семейства этой, наиболее многочисленной, группы легко разделяются по строению половой системы. Во-первых, заслуживают выделения в особое надсемейство формы с практически незамкнутым женским паллиальным гонодуктом (*Pomatiasidae*); во-вторых, формы только с одной железой в паллиальном гонодукте самки (*Rissoidae* в широком смысле); в-третьих, обособляется группа преимущественно пресноводных форм — с двумя железами в паллиальном гонодукте самки. Именно эту группу мы и рассматриваем как надсем. *Truncatelloidea*. Входящие сюда семейства, представители которых изучены анатомически, можно охарактеризовать следующим образом.

277

Рис. 39. Строение половой системы некоторых *Truncatelloidea*.

А—*Assiminea grayana* (Flem.)—паллиальный гонодукт самки (по: Krull, 1935); Б, В—*Bithynia tentaculata* (L.) — паллиальный гонодукт самки (Б) и дистальные части половой системы самца (В) — ориг.; Г — *Baicaha oviformis* CW. Dyb.) — паллиальный гонодукт самки (по Кожову, 1951); Д — *B. florii* (W. Dyb.) — дистальные части половой системы самца (по Кожову, 1951); Е — *Pyrgula an nulata* (L.) — паллиальный гонодукт самки (по: Radoinan, 1955); ЯГ — *Turricaspia andrusovi* (Dyb. et йг.) — дистальные части половой системы самца (по Кожову, 1951); З — *Kobeltocochlea marteniana* (W. Dyb.) — паллиальный гонодукт самки в продольном разрезе (по Кожову, 1950); И — *Hydrobia acv.ta* (Drap.) — паллиальный гонодукт самки (ориг.); Н — *Truncatella*

*subcylindrica* (L.) — схема половой системы самки (по: Fretter a. Graham, 1963); *Л, М, Н* — *Pomatwpsis cindnatiensis* (Lea) — паллиальный гонодукт самки (Л), его проксимальная часть (М) и дистальные части половой системы самца (Н) (по: Schalie a. Dundee, 1956); *О* — *Pseudohoratia ochridana* (Pol) — паллиальный гонодукт самки (по Radoman, 1955); *Л* — *Pseudammicola pygmaea* (West.) — дистальные части половой системы самца (по: Radoman 1955). *zn* — гоноперикардиальный проток, *дже* — добавочная железа, *жс* — женское отверстие, *ж1* и *ж2* — железы паллиального гонодукта самки, *ко* — копулятивный аппарат, *пр* — простата, *ста* — семеприемник, *ее* — бурса (совокупительная сумка).

Сем. *Bithyniidae* (рис. 39, Б, В). Бурса имеется, но семеприемника нет. Ренальный гонодукт утолщен и имеет вид длинной неправильно изогнутой трубки. Вентральный канал обособлен складками от железистой части, образованной двумя последовательно расположенными железами. Простата в виде плоской ленты из дивертикулов, впадающих в семяпровод. Копулятивный аппарат с 1—2 дополнительными железами.

Анатомически изучены представители родов *Bithynia* (Krull, 1935; Lilly, 1953; наши данные), *Parafossarulus* (наши данные), *Marstoniopsis* (Krull, 1935; наши данные), *Lythinella* (Bregnezer, 1915), *Mysorella* (Seshaiya, 1930).

Только строение копулятивного аппарата описано для *Pyrgulopsis*, *Fontigens*, *Cincinnatia*, *Hoyia*, *Liogyrus*, *Amnicola*, *Cochliopa*, *Birgella*, *Somatogyrus* (Berry, 1943), *Mysorelloides* (Leioup, 1953), *Nymphophilus* (Taylor, 1966a), *Allocinma* (Annandale a. Prashad, 1921a), *Fukuia* (Abbot a. Hunter, 1949).

Сем. *Baicaliidae* (рис. 39, Г, Д). Женская половая система построена по тому же плану, но ренальный гонодукт с несколькими слепыми выростами, заменяющими семеприемник. Простата почковидная из большого числа дивертикулов. Дополнительной железы в копулятивном аппарате нет.

Анатомически изучены представители единственного в семействе рода *Baicalia* (Кожов, 1951).

Сем. *Pyrgulidae* (рис. 39, Е, Ж). Женская половая система построена по тому же плану. Вместо настоящего семеприемника в ренальном гоно-дукте самки имеется карман, гистологически не отличающийся от прилежащих участков гонодукта. Простата почковидная из большого числа дивертикулов. Дополнительной железы в копулятивном аппарате нет.

Анатомически изучены представители родов *Turricaspia* (Кожов, 1951, наши данные), *Pyrgula* (Кожов, 1951; Radogaan, 1955b, 1956a), *Pyrgohyd-robia* (Radoman, 1955a, 1955b), *Ginaia* (Radoman, 1955b).

В число родов этого семейства мы включаем род *Caspihydrobia* Staro-bogatov, gen. n. (типовой вид—*Pyrgohydrobia eichwaldiana* Golikov et Starobogatov, 1967), охватывающий *Hydrobia-uoJspQ-avie* формы Понто-Каспийско-Аральского бассейна с бесцветным прозрачным периостра-кумом и полупрозрачной бесцветной раковиной, анатомически близкие к *Pyrgula*.

Сем. *Benedictiidae* (рис. 39, З). Бурса и семеприемник имеются; они тесно соприкасаются резервуарами и сообщаются здесь протоком, иногда зарастающим. Ренальный гонодукт сравнительно короткий и тонкий. Паллиальный гонодукт с двумя последовательными железами. Вентральный канал отделен лишь складками. Мужская половая система как у *Pyrgulidae*.

Анатомически изучены представители обоих относимых сюда родов — *Benedictia* и *Kobeltocochlea* (Кожов, 1945, 1950).

Сем. *Hydrobiidae* (рис. 39, И). Женская половая система построена по тому же плану, как у *Pyrgulidae*, но ренальный гонодукт короткий, тонкий, почти не извитой. Имеется настоящий семеприемник, не связанный, однако, резервуаром с бурсой. Мужская половая система как у *Pyrgulidae*.

Анатомически изучены представители единственного рода, который с достоверностью можно относить к этому семейству — *Hydrobia* (syn. *Peringia*) (Quick, 1920; Robson, 1922; Krull, 1935; Fretter a. Graham, 1963; наши данные).

Сем. *Emmenciidae*. Паллиальный гонодукт самки с двумя (?) железами и вентральным каналом, отделенным складкой и сильно расширенным в дистальной части. Бурса и семеприемник имеются. Ренальный гонодукт имеет вид длинной и толстой извитой трубки. Простата почковидная, из большого числа дивертикулов. Копулятивный аппарат с двумя дополнительными железами.

Анатомически изучены представители рода *Emmericia* (Radoman, 1967a).

Сем. *I' runcatellidae* (рис. 39, К). Паллиальный гонодукт самки с двумя последовательно расположенными железами и вентральным каналом, отделенным складкой. Бурса и семеприемник имеются. Их протоки связаны друг с другом коротким протоком; проток бурсы, кроме того, сообщается с левой почкой. Мужская половая система такая же, как у *Pyrgulidae*.

Анатомически изучен представитель рода *Truncatella* (Vayssierre, 1885; Fretter a. Graham, 1963).

Сем. *Littoridinidae* (рис. 39, Л, М, Н). Бурса и семеприемник имеются; они связаны коротким протоком. Паллиальный гонодукт самки с двумя последовательными железами. Вентральный канал полностью или только в дистальной половине обособлен от железистой части и замкнут в проток, открывающийся самостоятельным отверстием. Мужская половая система как у *Pyrgulidae*.

Анатомически изучены представители родов: *Oncomelania* (Robson, 1921; Li Fu-ching, 1934; Itagaki, 1955; Roth a. Wagner, 1957; Roth, 1960; Davis, 1967), *Pomatiopsis* (Schalie a. Dundee, 1956; Davis, 1967), *Potamo-pyrgus* (Robson, 1920; Krull, 1935; Patil, 1958; Fretter a. Graham, 1963).

Строение копулятивного аппарата описано для *Littoridina* (Hubendick, 1955), *Tricula* (Abbot a. Hunter, 1949; Sun Chen-chung, 1959), *Mexipyrgus* (Taylor, 1966a), *Blanfordia* (Abbot a. Hunter, 1949).

Сем. *Lithoglyphidae* (рис. 39, О, П). Железистая часть паллиального гонодукта, состоящая из двух желез, отделена от вентрального канала складками. Семеприемники в числе 1—2. Ренальный гонодукт резко утолщен и имеет вид длинной неправильно изогнутой трубки. Мужская половая система как у

### *Pyrgulidae*.

Анатомически изучены представители следующих родов: *Pseudamni-cola* (Radoman, 1955, 1963, 1966a, 1966c; Bole, 1961), *Horatia* (Radoman, 1955, 1963, 1966c), *Lithoglyphus* (Krull, 1935; Krause, 1949; Radoman, 1966b; наши данные), «*Hydrobia*» *gagtinella* (Radoman, 1955a, 1955b), *Iglica* (Bole, 1961), *Lartetia* (Siebold, 1904; Krull, 1935), *Sadleriana* (Radoman, 1965), *Belgrandiella* (Bole, 1967), *Hauffenia* (Bole, 1967), *Pseudoho-ratia* (Radoman, 1967b), *Lyhndia* (Radoman, 1963, 1967b).

Естественно, что при небольшом количестве изученных анатомически родов судить о систематическом положении остальных приходится лишь, сближая их с изученными по обычным признакам раковины и радулы. Конхиологическими же признаками приходится руководствоваться и для вымерших родов. Все же при такой ситуации оказывается возможным разместить большую часть пресноводных и солоноватоводных *Truncatelloi-dea* в эти девять семейств.

Роды, которые мы не можем включить в эти семейства даже условно, распадаются на следующие группы.

1. *Stenothyra*, *Gangetia*, *Rhachipteron* и *Stenothyrella*. Эти роды нередко обособляются в самостоятельное семейство *Stenothyridae*, что, на наш взгляд, вполне справедливо ввиду крайнего своеобразия формы их раковин.

2. *Irauadia*, *Pellamora*, *Chrystella*, *Fairbankia*, *Wakauria*, *Fluviocingula*, *Sinusicola* и *Lucidinella*. Эти роды обособлялись уже давно в самостоятельные группы — *Iravadiinae* (сем. *Hydrobiidae*) и *Fairbankiinae* (сем. *Micro-melaniidae*). Имея в виду, что они резко отличаются по раковине от представителей всех 9 вышеназванных семейств (и в особенности от *Hydrobiidae* и *Pyrgulidae*) и в то же время крайне близки друг к другу, мы выделяем их в самостоятельное семейство *Fairbankiidae*, что в общем не ново, поскольку эта же группа за изъятием *Irauadia*, *Pellamora*, *Chrystella* и *Lucidinella* уже выделялась как самостоятельное семейство (Habe a. Kikuchi, 1960).

3. *Lepyrium*. Этот род был исключен Пилсбри и Олсоном (Pilsbry a. Olsson, 1951) из сем. *Neritidae* и введен в качестве самостоятельного семейства в надсем. *Rissoacea*. Ввиду заметного отличия его от остальных родов, мы согласны с мнением названных авторов и сохраняем за группой *Lepyriidae* ранг семейства.

4. *Hemistomia* и *Tatea*. Эти два близких рода обычно рассматриваются как особое подсемейство *Tateinae* или *Hemistomiinae* сем. *Rissoidae*. Имея в виду, что названное семейство столь же неоднородно, как и *Hydrobiidae*, и резкие отличия этих родов по раковине от обычных риссоид, мы считаем, что лучше пока выделять эти два рода в самостоятельное семейство *Tateidae*.

5. *Lithoglyphopsis*, *Jullienia*, *Fenouilia*, *Lacunopsis* и *Wykoffia*. Эти, несомненно близкие друг к другу восточноазиатские роды также не-удается включить ни в одно из названных семейств. Некоторую близость, судя по раковине и радуле, они проявляют лишь с *Benedictiidae*, однако мы считаем, что данных для включения их в это семейство совершенно недостаточно. Значительную конхиологическую близость к этим родам (особенно к *Lithoglyphopsis*) проявляет западно-североамериканский род *Fluminicola*, выделяемый иногда в самостоятельное подсемейство *Flumini-nicolinae*. Невозможность отнесения этих родов к какому-либо из остальных семейств заставляет нас пока условно объединять их в самостоятельное семейство *Fluminicolidae*.

6. *Potamolithus*, *Lithococcus*, *Potamolithoides* и *Mexithauma*. Эти три южноамериканских рода и один центральноамериканский, судя по особенностям раковины связанные друг с другом, также не могут быть отнесены ни к одной из обсуждавшихся выше групп. Пока вплоть до детального выяснения их анатомии и систематического положения лучше их рассматривать как самостоятельное семейство, используя для него предложенное Тейлором (Taylor, 1966a) для *Mexithauma* название *Mexithaumidae*.

## О СИСТЕМЕ НАЯД — *UNIONACEA SENSU LATO* (С ДИАГНОЗАМИ НОВЫХ ТАКСОНОВ)

В основе использованной в работе системы наяд лежат следующие принципы.

1. Макушечную скульптуру наяд следует рассматривать как рудимент диварикатных ребер, нередких у морских шизодонтных форм, с которыми наяды сходны как принципом построения замка, так и анато-мически.

2. Низшими следует считать тех представителей наяд, которые наиболее близки по строению раковины к морским шизодонтным моллюскам — они имеют округло-треугольную толстостенную раковину с сильно развитой скульптурой (*Раггеузю-поцобные* формы). По мере прогрессивного развития и приспособления к жизни в пресных водоемах скульптура сглаживается, раковина вытягивается и утончается, а замок редуцируется.

3. Эволюция от *РаггеузЮ-подобных* к *Умо-* и Лгеойои<sup>а</sup>-подобным формам шла параллельными независимыми рядами. Для того чтобы разграничить эти ряды, приходится при построении системы прибегать к таким признакам, как строение личинки, приспособления к вынашива-нию яиц и молоди и основной тип макушечной скульптуры, — признакам, независимое развитие которых маловероятно.

4. По строению личинок наяд можно разделить на три большие группы. Поскольку все три формы личинок (глохидий, лазидий и гаусториальная личинка) не могут быть выведены одна из другой, а только из общей всем *Bivalvia* пелагической личинки типа велигер, эти три группы резко обособлены и их следует считать самостоятельными надсемействами *Unionoidea*, *Mullerioidea* и *Etherioidea*.

5. Надсем. *Unionoidea* (личинка представителей которых — глохидий) резко распадается на три группы по месту вынашивания молоди (обе пары полужабр — как у *M' argaritifera* или *Amblema*, только наружные — как у *Unio* и *Lampsilis*, только внутренние — как у *Hy na*).

6. В пределах группы форм, вынашивающих яйца в обеих парах полужабр, можно наметить два независимых ряда, различающихся типом макушечной скульптуры и анатомическими особенностями. Один ряд (*Heudeana—Margaritifera—Pseudodon*) мы рассматриваем как сем. *Mag-garitiferae*, другой (*Parreysia—Amblema—Caelatura*) — как сем. *Amb-lemidae*.

7. В пределах группы форм, вынашивающих яйца только в наружных полужабрах, также можно наметить два независимых ряда, различающихся типом макушечной скульптуры. Один из них (*Potomida—Ano-donta*) мы рассматриваем как сем. *Unionidae*, другой (*Pleurobema — Lampsilis — Alasmidonta*) — как сем. *Lampsilidae*.

8. Формы вынашивающие яйца только во внутренних полужабрах образуют однородную группу, рассматриваемую нами как сем. *Hyriidae*.

9. Аберрантные устрицеподобные формы (*Mulleria, Etheria, Pseudomulleria*) возникли независимо друг от друга от разных групп наяд. *Mulleria* может быть филогенетически связана с сем. *Mycetopodidae*, а *Etheria* и *Pseudomulleria* — с сем. *Mutelidae*. Наличие значительных отклонений от типа в топографии внутренних органов заставляет обособить каждый из этих родов в самостоятельное семейство.

#### Диагнозы новых таксонов наяд

*Blanfordinaia* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio cardiiformis* Blanford, 1883. Раковина округлая, очень массивная, с широкими выступающими макушками, расположенными почти посредине спинного края. Поверхность покрыта очень широкими субрадиальными пликативными ребрами, пересеченными грубыми концентрическими линиями нарастания.

*Indobaphia* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio vicaryi* Blanford, 1883. Раковина удлиненно-овальная, массивная, со слабо выступающими, мало сдвинутыми вперед широкими макушками. Поверхность покрыта субрадиальными пликативными ребрами, сужающимися и ослабляющимися к переднему концу раковины. Закилевое поле с короткими горизонтальными пликативными ребрами. Замок мощный, причем задние зубы уже и длиннее передних.

*Monginella* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Plicatounio flatterensis* Mongin, 1963. Раковина удлиненно-четырёхугольная, с широкими, мало выступающими макушками, мало сдвинутыми вперед. Вдоль килевого перегиба и непосредственно впереди него проходят 4—5 радиальных пликативных ребер. Остальная поверхность раковины гладкая. Передние зубы массивные, сжатые, вертикально исчерченные; из двух задних зубов внешний много длиннее внутреннего.

*Dahunnaia* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio dahuricus* Mid-dendorff, 1850. Раковина сходная с *Margaritifera* и *Ptychorhynchus*. Макушечная скульптура состоит из совпадающих с линиями нарастания ребрышек, прерванных в средней части. Заднее поле с сильно сглаженным радиальным желобком. Замочная площадка мало расширяется к переднему концу. Передние зубы неправильной формы, задние отсутствуют, как исключение — в виде едва заметных рудиментов.

*Itatia* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio barabanouskiensis* Lebedev, 1958. Раковина удлиненно-четырёхугольная, довольно вздутая, с четким задним килевым перегибом и довольно узкими, выступающими макушками, умеренно сдвинутыми назад. Поверхность покрыта очень грубыми линиями нарастания. Замочная площадка слабо и равномерно изогнута.

*Tchulymiconcha* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio kubeko-viensis* Lebedev, 1958. Раковина овально-четырёхугольная, уплощенная, с отчетливым, хотя и не высоким, задним килевым перегибом и широкими, мало выступающими, сдвинутыми вперед макушками. Задний край косо усеченный, образующий с брюшным острым тупым углом. Поверхность покрыта только линиями нарастания.

*Sibirinaia* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio khomentovskii* Lebedev, 1958. Раковина овальная, очень сильно вздутая, с сильно закругленным задним килевым перегибом и широкими, умеренно выступающими макушками, мало сдвинутыми вперед. Замочная площадка плавно изогнута.

*Schalienaiia* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio hembeli* Conrad, 1838. Раковина как у *Margaritifera*, по с отчетливыми пликативными ребрами на заднем поле. Передние зубы массивные, тупые, задние слабые, со следами вертикальной исчерченности.

*Plicatibaphia* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio flabellatus* Goldfuss, 1837. Раковина как у *Margaritifera*, с отчетливым задним килевым перегибом, имеющим вид пликативного ребра. Впереди и позади его имеются еще по 1—3 таких ребра, но боковые слабые. На закилевом поле расходящиеся пликативные ребра, как бы ответвления главных, идущих вдоль перегиба. Замок как у *Pseidiimo*.

*Paraheudeana* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio valdensis* Mantell, 1844. Раковина овальная, уплощенная, массивная, с закругленным, но отчетливым задним килевым перегибом, приближенным к наклонной задней части спинного края. Макушки слабо выступающие, заметно смещенные вперед. Передние зубы массивные, задние пластинчатые, слабо изогнутые.

*Hungaramblema* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Margaritifera hantkeni* Modell, 1950. Раковина укороченно-четырёхугольная, уплощенная, с широкими, заметно выступающими макушками, расположенными почти посредине спинного края, и нижним задним килевым перегибом. Заднее поле с отчетливыми радиально сходящимися узкими ребрами.

Подсем. *Arcidopsinae* Starobogatov, subfam. n. Раковина удлиненно-четырёхугольная с почти прямым брюшным краем. Заднее поле с очень слабыми радиальными ребрышками. Макушечная скульптура почти не заметна и состоит из сходящихся вентральных концами дивергентных ребер. Замок унионидного типа, передние зубы сжатые. Супраанальное отверстие длинное, отделенное от анального

перемычкой. Верхний внутренний край внутренней полужабры на про щ/ь сипи ^ly длины прирастает к внутренностному мешку.

*Proarcidopsis* Starobogatov, gen. n. Типовой иид — *Unio jenissejensis* Lebedev, 1958. Раковина удлинено-четыреугольная, мало вздутая, умеренно толстостенная, с сильно сглаженным задним килевым перегибом и мало выступающими, сильно сдвинутыми вперед макушками. Макушечная скульптура не заметна. Передние зубы мощные, но сжатые, задние — тонкие, длинные.

*Martinsoniconcha* Starobogatov, gen. n. Тшижои вид — *Lamproscarpha mongolica* Martinson, 1957. Раковина сильно уд гиненная, вздутая, довольно тонкостенная, с сильно сглаженным задним килевым перегибом и не выступающими, умеренно сдвинутыми вперс i, макушками. Замочная площадка узкая; передние зубы сжатые.

Триба *Leguminaiini* Starobogatov, tribus n. Раковина с очень сильно уплощенными и ослабленными передними зубами; иногда зубы отсутствуют вовсе. Заднее поле гладкое. Передний конец створки не сужен или сужен очень слабо.

283

*Discunio* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Psilunio krejcu* WenZy 1942. Раковина широко овальная, сжатая, довольно толстостенная, с почти незаметным задним килевым перегибом. Макушки очень широкие, сильно выступающие, расположенные почти посредине спинного края. Макушечная скульптура незаметна.

*Baicalinaia* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio baicalensis* Rammelmeyer, 1940. Раковина округло-треугольная, массивная, с широкими, сильно выступающими макушками, мало сдвинутыми вперед. Макушечная скульптура неизвестна. Замочная площадка резко изогнутая, с массивными, насеченными передними зубами и толстыми и короткими задними.

Триба *Oxynaimi* Starobogatov, tribus n. Раковина удлинено-овальная, заостренная сзади, с отчетливой W-образной скульптурой. Передние зубы сжатые, пластинчатые.

Подсем. *P silunioninae* Starobogatov, subfam. n. Раковина массивная, короткая, округлая, треугольная или четырехугольная. Скульптура в виде широких ребер, образующих W-образную фигуру, заметная по всей раковине или в ее примакушечной части. Марзупии занимают наружные полужабры почти полностью, мантийная перемычка между супраанальным отверстием и анальным сифоном равна по длине супраанальному отверстию. Глохидий округлый, с клювом и фила-ментом.

Подрод *Cyclopotomida* Starobogatov, subgen. n. Типовой вид — *Unio muniери* Stefanescu, 1896. *Psilunio* с округлой раковиной, закругленным задним килевым перегибом и мало смещенными вперед макушками.

*Rugunio* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio condai* Porumbaru, 1881. Раковина округло-четыреугольная, массивная, с почти незаметным задним килевым перегибом и широкими, сильно выступающими, сдвинутыми к переднему краю макушками. Скульптура из толстых ребер, образующих W-образную фигуру, заметная почти по всей поверхности раковины. Передние зубы очень крупные массивные, задние толстые, слабо изогнутые.

*Sulcopotomida* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio subclwosus* Teisseyre, 1911. Раковина овально-треугольная, мало вздутая, с резким задним килевым перегибом и укороченным закилевым полем. Макушки широкие, умеренно выступающие, сильно смещенные вперед. Поверхность створки перед килем образует широкий, очень пологий радиальный желобок. Скульптура из толстых волнистых ребер, ослабляющихся к брюшному краю, а иногда заметных лишь в предкилевой части. Передние зубы массивные, насеченные, задние — толстые пластинчатые, слабо изогнутые.

*Ebersininaia* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio stefanescui* Tournouer, 1879. Раковина неправильно-пятиугольная, уплощенная, с двумя килевыми перегибами: задним (более резким) и другим, проходящим от макушки к середине брюшного края. Между перегибами поверхность створки имеет вид пологого радиального желобка. Макушки довольно широкие, сильно выступающие; макушечная скульптура слабая, состоящая из тонких зигзагообразных ребрышек. Передние зубы массивные, задние пластинчатые, прямые.

Подрод *Uralinaia* Starobogatov, subgen. n. Типовой вид — *Unio janschini* Bogatschev, 1961. *Cuneopsis* с очень сильно удлиненной раковиной, несколько сжатыми передними зубами и скульптурой, состоящей из тонких ребрышек, отходящих от килевого перегиба в виде бородок пера.

*Sinzowinaia* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio subhoernes* Sinzow, 1897. Раковина клиновидная, массивная, вздутая, с закруглен-

284

ным килевым перегибом и широкими, сильно выступающими макушками, сдвинутыми к переднему краю. Скульптура ограничена макушками и состоит из малозаметных волнистых ребрышек. Передние зубы массивные, задние длинные, прямые или очень слабо изогнутые.

Подрод *Pallasinaia* Starobogatov, subgen. n. Типовой вид — *Unio pal-lasi* Martens, 1874. *Heterunio* с вздутой, не уплощающейся кпереди раковиной, с закругленным задним килевым перегибом, толстыми пластинчатыми передними зубами и очень длинными изогнутыми задними.

Подрод *Procuneopsis* Starobogatov, subgen. n. Типовой вид — *Unio heudei* Heude, 1874. *Cuneopsis* с удлинено-треугольной раковиной, резким задним килевым перегибом и макушечной скульптурой из четких ребрышек, образующих W-образную фигуру.

Подрод *Tchangsiniaia* Starobogatov, subgen. n. Типовой вид — *Unio pisciculus* Heude, 1874. *Cuneopsis* с клиновидной, сильно удлиненной раковиной, резким задним килевым перегибом и слабой макушечной скульптурой из тонких прямых ребрышек, идущих почти параллельно линиям нарастания.

*Bogatschevinaia* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio kutschum* Bogatschev, 1924. Раковина

овально-треугольная, сильно вздутая, массивная, со сглаженным задним килевым перегибом и умеренно или сильно выступающими, смещенными вперед макушками. Скульптура из тонких зигзагообразных ребрышек близ макушки и радиально расходящихся ребрышек на заднем поле. Передние зубы массивные, насеченные, задние — длинные пластинчатые, прямые или слегка изогнутые.

Подрод *Betekeia* Starobogatov, subgen. n. Типовой вид — *Unio athleta* Lindholm, 1932. *Bogatschevinaia* с раковиной, имеющей плавно закругленные брюшной и спинной края, не нависающие над передним краем макушки, и плавно изогнутые задние зубы.

*Parptychorhynchus* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio pronus* Martens, 1874. Раковина широко овално-четырёхугольная, с почти незаметным задним килевым перегибом и широкими, мало выступающими макушками, умеренно сдвинутыми вперед. Макушечная скульптура состоит из тонких концентрических ребрышек. Передние зубы массивные, задние — длинные, прямые.

*Pronodularia* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio japonensis* Lea, 1859. Раковина овальная или овално-четырёхугольная, толстостенная, с закругленным задним килевым перегибом и широкими, умеренно выступающими, сдвинутыми вперед макушками. Макушечная скульптура из узловатых ребрышек, образующих W-образную фигуру. Закилевое поле с радиально расходящимися тонкими изогнутыми ребрышками. Передние зубы массивные, слабо сжатые, задние — длинные, довольно толстые, плавно изогнутые.

*Sibirunio* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio betekeiensis* Lindholm, 1932. Раковина сильно удлинённая, мало вздутая, толстостенная, с закругленным килевым перегибом и широкими, слабо выступающими, сильно смещенными вперед макушками. Макушечная скульптура из тонких зигзагообразных ребрышек, вместо которых часто бывают заметны лишь два коротких радиальных ряда бугорков. Передние зубы массивные, резко насеченные, задние — длинные, очень слабо изогнутые.

Подрод *Pristinunio* Starobogatov, subgen. n. Типовой вид — *Unio pristinus* Bielz, 1864. *Grassland* с удлинённо-яйцевидной раковиной и чрезвычайно широкими, но мало выступающими макушками.

*Jazkoa* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio sturdzae* Cobalcescu, 1883. Раковина яйцевидно-треугольная, довольно вздутая, с резким задним килевым перегибом, приближенным к задней части спинного

ного килевого перегибом и широкими, сильно выступающими макушками, сдвинутыми к переднему краю. Скульптура ограничена макушками и -состоит из малозаметных волнистых ребрышек. Передние зубы массивные, задние длинные, прямые или очень слабо изогнутые.

Подрод *Pallasinaia* Starobogatov, subgen. n. Типовой вид — *Unio pal-lasi* Martens, 1874. *Heterunio* с вздутой, не уплощающейся кпереди раковиной, с закругленным задним килевым перегибом, толстыми пластинчатыми передними зубами и очень длинными изогнутыми задними.

Подрод *Procuneopsis* Starobogatov, subgen. n. Типовой вид — *Unio heudei* Heude, 1874. *Cuneopsis* с удлинённо-треугольной раковиной, резким задним килевым перегибом и макушечной скульптурой из четких ребрышек, образующих W-образную фигуру.

Подрод *Tchangsiniaia* Starobogatov, subgen. n. Типовой вид — *Unio pisciculus* Heude, 1874. *Cuneopsis* с клиновидной, сильно удлинённой раковиной, резким задним килевым перегибом и слабой макушечной скульптурой из тонких прямых ребрышек, идущих почти параллельно линиям нарастания.

*Bogatschevinaia* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio kutschum* Bogatshev, 1924. Раковина овално-треугольная, сильно вздутая, массивная, со сглаженным задним килевым перегибом и умеренно или сильно выступающими, смещенными вперед макушками. Скульптура из тонких зигзагообразных ребрышек близ макушки и радиально расходящихся ребрышек на заднем поле. Передние зубы массивные, насеченные, задние — длинные пластинчатые, прямые или слегка изогнутые.

Подрод *Betekeia* Starobogatov, subgen. n. Типовой вид — *Unio athleta* Lindholm, 1932. *Bogatschevinaia* с раковиной, имеющей плавно закругленные брюшной и спинной края, не нависающие над передним краем макушки, и плавно изогнутые задние зубы.

*Parptychorhynchus* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio pronus* Martens, 1874. Раковина широко овално-четырёхугольная, с почти незаметным задним килевым перегибом и широкими, мало выступающими макушками, умеренно сдвинутыми вперед. Макушечная скульптура состоит из тонких концентрических ребрышек. Передние зубы массивные, задние — длинные, прямые.

*Pronodularia* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio japonensis* Lea, 1859. Раковина овальная или овално-четырёхугольная, толстостенная, с закругленным задним килевым перегибом и широкими, умеренно выступающими, сдвинутыми вперед макушками. Макушечная скульптура из узловатых ребрышек, образующих W-образную фигуру. Закилевое поле с радиально расходящимися тонкими изогнутыми ребрышками. Передние зубы массивные, слабо сжатые, задние — длинные, довольно толстые, плавно изогнутые.

*Sibirunio* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio betekeiensis* Lindholm, 1932. Раковина сильно удлинённая, мало вздутая, толстостенная, с закругленным килевым перегибом и широкими, слабо выступающими, сильно смещенными вперед макушками. Макушечная скульптура из тонких зигзагообразных ребрышек, вместо которых часто бывают заметны лишь два коротких радиальных ряда бугорков. Передние зубы массивные, резко насеченные, задние — длинные, очень слабо изогнутые.

Подрод *Pristinunio* Starobogatov, subgen. n. Типовой вид — *Unio pristinus* Bielz, 1864. *Crassiana* с

удлиненно-яйцевидной раковиной и чрезвычайно широкими, но мало выступающими макушками.

*Jazkoa* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio sturdzae* Cobalcescu, 1883. Раковина яйцевидно-треугольная, довольно вздутая, с резким задним килевым перегибом, приближенным к задней части спинного

285

края, и очень широкими, слабо выступающими, сдвинутыми вперед макушками. Макушечная скульптура из едва заметных зигзагообразных ребрышек. Передние зубы массивные, несколько сжатые, задние — длинные, прямые.

*Teisseyrinaia* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio subatavus* Teisseyre, 1907. Раковина удлиненно-треугольная, вздутая, с отчетливым (особенно в верхней части), хотя и закругленным задним килевым перегибом и очень широкими, чрезвычайно сильно выступающими макушками, умеренно смещенными вперед. Макушечная скульптура и замок не известны.

Подрод *Rumanunio* Starobogatov, subgen. n. Типовой вид — *Unio rumanus* Tournoeur, 1879. *Unio* с сильно удлиненной ножевидной раковиной, широкими, едва выступающими макушками, расположенными на границе передней трети или четверти длины створки, и слабой макушечной скульптурой из тонких зигзагообразных ребрышек.

*Modellinaia* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio vectensis* Wood, 1864. Раковина широко овальная, мало вздутая, с почти незаметным задним килевым перегибом и очень широкими, практически не выступающими макушками. Макушечная скульптура состоит из волнистых концентрических ребрышек. Внешний из передних зубов сильно сжатый, внутренний довольно массивный, задние зубы тонкие, длинные.

*Smohynopsis* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio cumingn* Lea, 1852. Раковина округло- или овально-треугольная, с отчетливым, хотя и закругленным задним килевым перегибом, невыступающими макушками, высоким треугольным задним крылом и маленьким передним. Макушечная скульптура из тонких концентрических ребрышек. Передние зубы толстые сжатые, задние — длинные, тонкие, изогнутые.

*Nipponihyria* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Hyriopsis schlegeli* Martens, 1861. Раковина удлиненно-овальная, с отчетливым раздвоенным задним килевым перегибом, невыступающими макушками и невысоким задним крылом. Переднего крыла нет. Передние зубы массивные, треугольные, несколько сжатые, задние — прямые, расставленные.

*Potamoscapha* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Hyriopsis krejci* Wenz, 1931. Раковина удлиненно-овальная, уплощенная, с почти незаметным задним килевым перегибом, невыступающими макушками и невысоким задним крылом. Переднего крыла нет. Макушечная скульптура состоит из концентрических складочек и продолжается более мощной складчатостью почти по всей створке. Передние зубы треугольные; выше и впереди такого зуба лежит еще один тонкий, отделенный глубокой бороздой. Задние зубы тонкие, очень длинные, прямые.

*Pseudohyriopsis* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Anodonta proble-matica* Cobalcescu, 1883. Раковина удлиненно-овальная, довольно тонкостенная, с отчетливым, хотя и закругленным задним килевым перегибом и невыступающими макушками. Заднее крыло высокое, треугольное. Скульптура не заметна. Передние зубы в виде вытянутых бугорков, задние — пластинчатые, короткие.

*Cyclanodonta* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Gabillotia mrazeki* Wenz, 1931. Раковина почти круглых контуров, тонкостенная, уплощенная, с довольно узкими, сильно сдвинутыми вперед макушками. Макушечная скульптура состоит из волнистых концентрических ребрышек. Зубов нет.

*Modelliella* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Anodonta bavanca* Wolff, 1897. Раковина широко овальная, вздутая, довольно тонкостенная, со сглаженным, но заметным задним килевым перегибом и широкими,

умеренно выступающими, сильно сдвинутыми вперед макушками и довольно высоким задним крылом. Макушечная скульптура состоит из многочисленных концентрических ребрышек, заметно вогнутых посредине. Зубов нет.

Триба *Physunionini* Starobogatov, tribus n. Раковина овальная или овально-четырёхугольная, с пластинчатými, тонкими, иногда рудиментарными зубами замка. Макушечная скульптура в виде сильно искаженной и закругленной буквы W. Марзупии занимают лишь средние части наружных полужабр. Супраанальное отверстие небольшое.

*Ensinia* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio sheppardianuy* Lea, 1834. Раковина очень сильно удлиненная, ножевидная, уплощенная, толстостенная, с отчетливым, хотя и закругленным задним килевым перегибом и невыступающими, сильно сдвинутыми вперед макушками. Передние зубы довольно толстые, несколько уплощенные; задние — длинные, тонкие, почти прямые.

Подсем. *Strophitinae* Starobogatov, subfam. n. Раковина с ослабленным или рудиментарным замком. Макушечная скульптура из ребрышек^ идущих почти параллельно линиям нарастания и сзади резко загибающихся вверх. Марзупии занимают наружные полужабры полностью. Вторичные водные трубки в период вынашивания молоди имеются. Каждый овисак разделен поперечными перегородками на ряд камер. Развитие прямое, глохидии не паразитируют на рыбах.

Подсем. *Cyprogeniinae* Starobogatov, subfam. n. Раковина короткая, массивная, с мощным замком.

Марзупии занимают только среднюю часть наружных полужабр и состоят из небольшого числа длинных овиса-ков, вентральные концы которых выдаются за край полужабры и завернуты назад и вверх, а дорсальные расположены у нижнего края полужабры. Вторичных водных трубок не образуется.

Подсем. *Medionidinae* Starobogatov, subfam. n. Раковина овальная или удлинненно-овальная, массивная, с развитым или ослабленным замком. Марзупии занимают среднюю часть наружной полужабры и состоят из большого числа овисаков, сильно выдающихся за брюшной край полужабры. Дорсальные концы овисаков расположены по нижнему краю полужабры. Вторичных водных трубок не образуется.

Триба *Dromini* Starobogatov, tribus n. Раковина с хорошо развитыми массивными зубами. Глохидии располагаются вдоль стенок овисака. Перемычка, отделяющая супраанальное отверстие от анального сифона, очень короткая.

Подсем. *Ptychobranchinae* Starobogatov, subfam. n. Раковина удлиненная, с маленькими передними зубами и довольно массивными задними. Марзупии занимают наружные полужабры почти на всем их протяжении. Овисаки короткие, овальные, расположенные вдоль нижнего края полужабры и почти не выдающиеся за ее край. Марзупиальная полужабра разорвана на несколько складок, загнутых назад.

Подсем. *Friersoniinae* Starobogatov, subfam. n. Раковина удлинненно-овальная, с тонкими зубами. Марзупии занимают наружные полужабры почти на всем их протяжении. Овисаки довольно длинные, сжатые, загнутые назад и сильно выступающие за край полужабры, дорсальные их концы лежат вблизи нижнего края полужабры.

Триба *Glebulini* Starobogatov, tribus n. Раковина округлая, овальная, овально-четырёхугольная или овально-треугольная, массивная, с мощными зубами замка. Перемычка, отделяющая супраанальное отверстие от анального сифона, очень короткая.

Триба *Pilaeini* Starobogatov, tribus n. Раковина овально-четырёхугольная или овально-треугольная, с очень резким половым диморфизмом.

287

Зубы замка довольно мощные. У самок мантийные листки, смыкаясь в задней части, образуют особую камеру.

Подрод *Simpsonunio* Starobogatov, gen. n. Типовой вид — *Unio anodon-toides* Lea, 1831. *Lampsilis* с удлиненной раковиной, напоминающей *Unio*, почти незаметным задним килевым перегибом, широкими, мало выступающими макушками и тонкими, длинными, слабо и плавно изогнутыми задними зубами.

Подрод *Pteromutela* Starobogatov, subgen. n. Типовой вид — *Mutela hargeri* Smith, 1908. *Mutela* с раковиной, имеющей довольно крупное заднее крыло и очень маленькое переднее, так что спинной край резко

•наклонен вперед.

Сем. *Pseudomulleriidae* Starobogatov, fam. n. Раковина устрицеподобная, неравностворчатая, прикрепляющаяся одной створкой, не образующей, однако, отростка. У взрослых особей развит лишь один крупный задний аддуктор. Полужабры не складчатые, частью с развитыми, частью

•с не вполне сформированными септами. Нога отсутствует. Задняя кишка де проходит через желудочек сердца.

Предисловие .

**Введение .**

Биогеография континентальных водоемов и ее значение .

Принципы и методы биогеографического районирования .

**Глава первая. Распространение пресноводных и солоноватоводных моллюсков**

**Глава вторая. Некоторые общие закономерности распространения фауны внутренних водоемов .**

Современные условия и исторические процессы .

Разновременность вселения организмов в континентальные водоемы Барьеры и пути их преодоления .

Сходство и различия в распространении разных групп животных . . .

**Глава третья. Зоогеографическое районирование .**

Общие замечания .

Палеарктическая область .

Понто-Каспийская солоноватоводная область .

Байкальская область .

Сино-Индийская область . .

Эфиопская область .

Танганьиканская область .

Неарктическая область ."

Неотропическая область .

Австралийская область .

**Заключение . ' .**

---

**Приложение .**

О системе пресноводных и солоноватоводных *Rissoacea* .

О системе наяд — *Unionacea sensu lato* (с диагнозами новых таксонов)

Литература .

Указатель латинских названий .

ЯРОСЛАВ ИГОРЕВИЧ СТАРОБОГАТОВ

**Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара**

*Утверждено к печати Зоологическим институтом Академии наук  
СССР*

Редактор издательства Л. Ф. Пухальская. Художник Я. В. Таубвурцель. Технический редактор Н. Ф. Виноградова. Корректоры Н. В. Лихарева и Т. Г. Эдельман

Сдано в набор 25 XII 1969 г. Подписано к печати 15/X 1970г. Формат бумаги 70x108<sup>1/8</sup>„. Бум. л. 11<sup>1/2</sup>„/е. Печ. л. 23<sup>1/4</sup>„-^1 вкл. (1/в печ. л.) = 32.71 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 38.47. Изд. № 3852. Тип. зак. № 650. М-45803. Тираж 1000. Бумага № 1. Цена 3 •руб. Ленинградское отделение издательства «Наука» Ленинград, В-164, Менделеевская лян., д. 1 1-я тип. издательства «Наука».

Ленинград! В-34, 9 линия, д. 12