

И. М. Лихарев

## Особенности распространения моллюсков Приморского края

Материалом для настоящей работы послужили проведенные нами исследования малакофауны Приморья за период 1946—1948 гг. За это время были сделаны две поездки на юг края в район Супутинского заповедника и в район заповедника «Кедровая падь». Кроме того, автором были обработаны многочисленные материалы из коллекции Зоологического института АН СССР.

В итоге этих исследований для Приморского края установлено 81 вид и подвид континентальных моллюсков, из них 38 пресноводных, 4 солоноватоводных и 39 наземных.

## СОСТАВ ФАУНЫ

Малакофауна Приморья складывается из трех основных зоогеографических групп: бореальной, восточноазиатской (китайской) и тропической.

К бореальным моллюскам относятся виды, ареалы которых кроме Приморья занимают таежные области Голарктики, хотя некоторые из них как интразональный элемент проникают достаточно далеко в степь и тундру. Кроме того, в эту группу входят эндемики Приморья, принадлежащие к бореальным родам. В зависимости от характера ареала внутри бореальной группы можно наметить ряд подгрупп.

1. Голарктические виды, т. е. моллюски, распространенные по всей Голарктике. Сюда относятся: водные — *Limnaea stagnalis* L., *Galba truncatula* Mill., *Aplexa hypnorum* L.; наземные — *Cochlicopa lubrica* Müll., *Pupilla muscorum* L., *Columella edentula* Drap., *Retinella hammonis* Ström., *Helicolimax pellucidus* Müll., *Euconulus fulvus* Müll.

2. Европейско-сибирские виды: водные — *Radix lagotis* Schr., *Physa fontinalis* L., *Acroloxus lacustris* L., *Valvata sibirica* Midd., *Pisidium casertanum* Poli, *Sphaerium asiaticum* Mart.; наземные — *Succinea putris* L., *Vertigo alpestris* Ald., *Zenobiella rubiginosa* A. Schm., *Agriolimax agrestis* L.

3. Сибирские: наземные — *Vallonia tenuilabris* Al. Br., *Goniodiscus ruderatus* ssp. *depressa* A. Ad., *Arion subfuscus* ssp. *sibiricus* Simr., *Agriolimax hyperboreus* West., *Zenobiella nordenskiöldi* West., *Perforatella gerstfeldti* Dyb.

4. Виды, характерные для Тихоокеанской провинции Голарктики: водные — *Galba liogya* West., *Anodonta beringiana* Midd.

5. Циркумбореально-альпийские виды: наземный моллюск *Acanthnula harpa* Say.

6. Эндемики: водные — *Valvata stelleri* Dyb., *Bithynia ussuriensis* Ehrm., *Gyraulus centrifugus* West., *Margaritana dahurica* Midd., *Musculium compressum* Mouss., *Pisidium amnicum* ssp. *amurensis* ssp. nov. *P. chan-kaense* ssp. nov.; наземные — *Vallonia costata* ssp. *amurensis* St., *Punctum pygmaeum* ssp. *ussuriensis* Lich. et Ramm., *Zenobiella notophila* Cock., *Z. amatoris* Cock., *Z. kudiensis* Cock.

Следовательно, группа бореальных моллюсков складывается из 40 видов, в том числе 12 эндемичных; из этих 40 видов 18 пресноводных и 22 наземных. Характерной чертой бореальной группы является то, что ее пресноводная часть составлена из моллюсков, обитающих в стоячих водоемах (за исключением реобиионта *Margaritana dahurica*), а наземная часть состоит из моллюсков, обитающих в лиственной подстилке (за исключением *Succinea putris* и *Zenobiella nordenskiöldi*).

Восточноазиатскую группу образуют моллюски, которые кроме СССР (Приморье, бассейн Амура) обитают в Китае, Корее и Японии. Кроме того, сюда входят эндемики Приморья и Приамурья, принадлежащие к восточноазиатским родам. Экологически пресноводная часть данной группы связана с речными бассейнами имеющими амурский водный режим (Львович, 1945), а наземная часть — с китайско-японскими листовными лесами и маньчжурской смешанной тайгой. В зависимости от характера распространения, внутри восточноазиатской группы можно наметить несколько подгрупп.

1. Виды, обитающие как в материковых, так и в островных районах Восточной области: водные — *Bithynia striatula* Bens., *Semisulcospira cancellata* Bens., *Galba pervia* Mart., *Polypilis hemisphaerula* Bens., *Unio douglasiae* Gr. et Pidg., *Anodonta woodiana* Lea, *Cristaria plicata* Leach.

2. Виды, обитающие только в материковых районах: водные — *Radix auricularia* ssp. *plicatula* Bens., *R. costata* Mart., *Galba kingi* Ping et Yen. *Pseudosuccinea mongolica* Yen, *Unio continentalis* Haas, *Lanceolaria grayana* Lea, *L. cylindrica* Simpson, *Anodonta arcaeformis* Heude, *A. euscaphys* Heude; наземный моллюск *Eulota radiata* Bens.

3. Виды, обитающие только в прибрежных районах (корейско-японские виды): наземные — *Carychium sibiricum* West., *Vertigo japonica* Pils. et Hir., *Gastropoda theeli* West., *Strobilops coreana* Pils., *Hawaiiia minuscula* Binney, *Philomycus bilineatus* Bens., *Eulota fragilis* Pils. Отнесенная в последнюю подгруппу *Hawaiiia minuscula* отличается от остальных тем, что кроме восточной Азии обитает еще в атлантических штатах США и в Вест-Индии.

4. Эндемики: водные — *Viviparus praerosus* Gerstf., *V. ussuriensis* Gerstf., *Semisulcospira laevigata* Gerstf.; наземные — *Eulota arcasiana* Cr. et Deb., *E. maacki* Gerstf., *E. middendorffi* Gerstf., *E. ussuriensis* West., *E. dieckmanni* Mouss., *E. schrencki* Midd., *E. salskii* Gerstf. *Eulota schrencki* кроме бассейна среднего и нижнего Амура встречается по всей лесной зоне Сибири. Это единственный сибирский вид восточноазиатского рода.

Тропическую группу образуют 7 видов, принадлежащих к тропическим родам. Сюда входят: солоноватоводные — *Truncatella tatarica* Schr., *Stenothyra recondita* Lindh., *Assiminea japonica* Mart., *Corbicula fluminea* Müll.; пресноводная *Bulinus rezvoji* Lindh.; наземные — *Palatina amurensis* Mouss., *Kaliella sinapidium* Reinh. Кроме *Corbicula fluminea* и *Kaliella sinapidium* все остальные виды, образующие данную группу, являются эндемиками Приморья и Приамурья.

В итоге приведенного зоогеографического анализа малакофауны Приморья мы имеем 40 видов бореального, 34 вида восточноазиатского

и 7 видов тропического происхождения. Одновременное присутствие трех зоогеографических групп разного происхождения указывает на смешанный характер фауны, позволяя рассматривать ее как переход от фауны Европейско-Сибирской подобласти Палеарктики к фауне Китайской подобласти Восточной области. Как известно, эти особенности имеют место и у других групп фауны Приморского края (Берг, 1909, 1949; Шулпин, 1931; Семенов-Тянь-Шанский, 1935; Куренцов, 1936, 1941).

Среди 81 вида моллюсков, известных для Приморского края, 28 видов являются эндемиками. Характерно отсутствие в малакофауне края эндемичных родов и семейств, что указывает на сравнительную ее молодость.

#### РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МОЛЛЮСКОВ ПО ТЕРРИТОРИИ КРАЯ

В связи с тем, что малакофауна Приморья состоит из двух основных экологических групп — наземной и пресноводной — распределение обеих групп по территории края носит различный характер.

#### Пресноводные моллюски

Подобно рыбам, пресноводные моллюски Приморья и бассейна Амура распределяются между двумя зоогеографическими округами, установленными Бергом (1949). Наибольшие отклонения от границ указанных округов обнаруживают только некоторые моллюски, обитающие в стоячих водоемах. Но большинство тяготеет к Амурскому или к Приморскому округам.

Амурский округ характеризуется следующими речными моллюсками: реофилы — *Viviparus praerosus* Gerstf., *Semisulcospira cancellata* Bens., *Unio douglasiae* Gr. et Pidg., *Cristaria plicata* Leach, *Sphaerium asiaticum* Mart.; реобионты — *Semisulcospira laevigata* Gerstf., *Margaritana dahurica* Midd.

Озеро Ханка, входящее в состав Амурского округа, кроме названных моллюсков имеет еще следующие виды: *Lanceolaria cylindrica* Simps., *L. grayana* Lea, *Pisidium chankaense* nov. sp. Первые два вида встречаются также и в Уссури.

Следующие лимнодрофильные моллюски присущи только Амурскому округу: *Limnaca stagnalis* L. (редка), *Radix lagotis* Schr., *Bithynia striatula* Bens., *Valvata stelleri* Dyb., *Pisidium amnicum amurense* nov. ssp.

Приморский округ как в отношении моллюсков, так и рыб имеет сходные особенности. Малакофауна этого округа представляет собой обедненную амурскую фауну. В наиболее крупной и богатой моллюсками реке этого округа, Суйфуне, найден всего лишь один вид, не имеющийся в бассейне Амура — *Unio continentalis* Haas. В то же время здесь отсутствует ряд обычных амурских видов — *Viviparus praerosus* Gerstf., оба вида *Lanceolaria* и *Cristaria plicata* Leach.

Но Суйфун не является типичной рекой Приморского округа. Мелкие горные реки, составляющие большинство рек этого округа, имеют не более двух видов моллюсков — реобионтов *Semisulcospira laevigata* Gerstf. и *Margaritana dahurica* Midd.

Относительное богатство малакофауны Суйфуна по сравнению с остальными реками Приморского округа объясняется тем, что в нижнем течении эта река течет сравнительно медленно по широкой долине, поэтому аккумуляция органических веществ на дне здесь больше, чем в горных реках. Сходство малакофауны Суйфуна с таковой Амура можно объяснить древним соединением обоих бассейнов (Линдберг, 1946, 1947).

Бедность рек Приморского округа моллюсками (как и типично-пресноводными рыбами) стоит в связи с тем, что реки этого округа представляют собой верхние участки более крупных рек, нижние и средние участки которых опустились на дно Японского моря в одну из последних трансгрессий четвертичного периода (Линдберг, 1946, 1947).

Приморский округ характеризуется следующими лимнодрофильными видами: *Radix costulata* Mart., *Galba kingi* Ping et Yen, *G. pervia* Mart., *G. liogyra* West., *Pseudosuccinea mongolica* Yen. *Anadonta beringiana* Midd. Два последних вида встречаются в Тихоокеанской провинции Голарктики. Присутствие таких видов также является характерной чертой ихтиофауны Приморского округа (Берг, 1949).

### Наземные моллюски

Наиболее законченную схему зоогеографического районирования наземной фауны Приморья предлагает Куренцов (1947). В ней автор устанавливает 7 зоогеографических округов, объединяющихся в 5 провинций. Эта схема вполне согласуется с более ранними попытками Куренцова и других авторов в области зоогеографического районирования Приморья (Штегман, 1930; Шульбин, 1931; Куренцов, 1936, 1941). Данные в отношении распространения наземных моллюсков, которыми мы располагаем, касаются в основном двух самых южных округов Куренцова — Южно-Приморского и Зауссурийского. По остальным округам имеются лишь единичные сведения.

Южно-Приморский округ располагается на крайнем юге края. По форме рельефа округ является горным. Климат имеет ясно выраженный морской характер. Для лесной фауны экологическими станциями являются главным образом пихтово-грабовые леса с кедром. Фауна и флора округа отличаются двумя особенностями: 1) присутствием многих южных форм, которые либо совершенно не идут дальше к северу (пятнистый олень, хомяк Черского, из моллюсков — *Vertigo japonica* Pils. et Hir., *Strobilops coreana* Pils., *Eulota fragilis* Pils.), либо проникают на север, но только до Зауссурийского округа (леопард, красный волк, из моллюсков — *Palaina amurensis* Mouss., *Eulota ussuriensis* West.); 2) в одних и тех же экологических условиях встречаются виды, которые дальше к северу являются обитателями не только различных стадий, но и разных фаунистических зон. Примером последней особенности округа среди растений являются пихтово-грабовые леса, которые в северных округах приурочены к определенным горизонтам, а в данном округе встречаются от подножья гор до высоты в 500 м. Аналогичная картина наблюдается и среди наземных моллюсков округа. В заповеднике «Кедровая падь», который располагается на территории этого округа, нам не удалось заметить в распределении моллюсков никаких признаков вертикальной зональности.

Данную характерную черту в распределении фауны и флоры округа мы объясняем отсутствием ясных климатических различий между горизонтами. Рельеф округа построен из сравнительно коротких речных долин, разделяемых невысокими водоразделами. Морские туманы — основной климатический фактор Южно-Приморского округа — проникают до самых отдаленных уголков долин, переваливают через водоразделы и обуславливают равномерные условия температуры и влажности. Поэтому здесь отсутствует климатическая зональность, а следовательно и зональность в распределении флоры и фауны.

Зауссурийский округ занимает бассейны рек, впадающих в залив Петра Великого, а также бассейн левых притоков Суйфуна и верхнего течения реки Лефу. В отличие от предыдущего округа в лесах данного округа характерно присутствие вертикальной климатической зональности. Она выражается в том, что в долинах имеют место значительные суточные и годовые колебания температуры, поэтому климат здесь носит резко континентальный характер. На высотах 300—500 м, в зоне пихтово-грабовых лесов сильно сказывается влияние моря и туманов. Благодаря этому при влажности, более высокой, чем в долинах, температура здесь колеблется меньше и средняя величина ее больше, чем внизу. Поэтому в этой зоне климат сходен с климатом Южно-Приморского округа, т. е. морского типа.

На больших высотах (500—700 м), располагающихся главным образом в северо-восточной части округа, высокая влажность сочетается с более низкими годовыми и сезонными температурами, чем в предыдущих зонах. Эти высоты покрыты елово-кедровыми лесами, являющимися переходом от маньчжурской смешанной тайги к охотской тайге горных районов Сихотэ-Алиня.

Ярко выраженная вертикальная зональность климата и флоры Зауссурийского округа сказывается на его фауне. Южные элементы фауны придерживаются главным образом пихтово-грабовых лесов. Из моллюсков здесь найдены два южноприморских вида — *Palaina amurensis* Mouss. и *Eulota ussuriensis* West. Наибольшее разнообразие в Зауссурийском округе достигает фауна долинных кедрово-широколиственных лесов, которая дает основной фон всей фауне края. Из наземных моллюсков здесь особенно характерны следующие виды: *Carychium sibiricum* West., *Gastrocopta theeli* West., *Vallonia patens* Reinh., *Hawailia minuscula* Binney, *Kaliella sinapidium* Reinh., *Eulota maacki* Gerstf., *E. middendorffi* Gerstf., *E. dieckmanni* Mouss. Зона елово-кедровых лесов отличается одновременным присутствием некоторых наземных моллюсков, свойственных долинным лесам (*Carychium sibiricum* West., *Kaliella sinapidium* Reinh., *Eulota maacki* Gerstf., *E. middendorffi* Gerstf., *E. ravidia* Bens.) и видов бореального происхождения, проникающих на юг края вдоль Сихотэ-Алиня.

Некоторые бореальные моллюски найдены только у северных границ Приморья и в области нижнего Амура, как, например: *Pupilla muscorum* L., *Columella edentula* Drap., *Helicolimax pellucidus* Müll., *Vallonia tenuilabris* Al. Br., *Zenobiella nordenskiöldi* West., *Z. rubiginosa* A. Schm., *Perforatella gerstfeldti* Dyb.

Кроме указанных бореальных видов, обитающих только в северных и горных районах края, ряд других бореальных моллюсков встречается по всему краю. За исключением *Succinea putris* L. все они живут в листовенной подстилке или, как слизни, проводят в ней дневное время.

Лиственная подстилка представляет для своих обитателей значительные преимущества по сравнению с открытым воздухом, так как она смягчает влияние изменений климата и в этом отношении уступает только водной среде. Благодаря достаточно высокой влажности воздуха и почвы уссурийской тайги моллюски, обитающие в подстилке, находят подходящие условия во многих типах лесного ландшафта. Поэтому большинство видов, населяющих подстилку, имеют очень широкое распространение не только в пределах края, но и по всей Голарктике.

У некоторых бореальных моллюсков южные границы ареалов проходят на юге Приморья. К числу таких видов принадлежат *Vertigo alpestris*

Ald. и *Agriolimax hyperboreus* West., которые, встречаясь в Зауссурийском округе, отсутствуют в Южно-Приморском.

#### ПУТИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ МАЛАКОФАУНЫ ПРИМОРЬЯ

В данном разделе мы пытаемся наметить основные пути происхождения некоторых групп, слагающих континентальную малакофауну Приморского края, а также указать приблизительную древность этих групп. С этой целью здесь делается сопоставление распространения некоторых родов и видов моллюсков с палеонтологическими данными по тем же группам. Это сопоставление производится на фоне имеющихся в настоящее время сведений о климате и флоре Дальнего Востока в различные геологические эпохи, начиная с верхнего мела (Криштофович, 1932, 1936; Сочава, 1946).

Выше, касаясь зоогеографического состава малакофауны Приморья, мы разделили все виды моллюсков на три основные группы: тропические, восточноазиатские, или китайские, и бореальные. В данном разделе мы стремимся показать, что эти группы отвечают не только современным экологическим условиям в тех или иных областях суши, но и имеют различное происхождение, т. е. являются историческими категориями.

#### Т р о п и ч е с к и е   в и д ы

Как указывалось выше, в эту группу входят 4 солоноватоводных вида, 1 пресноводный и 2 наземных. Рассмотрим современные ареалы родов, к которым принадлежит указанные виды и данные о нахождении их в ископаемом состоянии.

1. Род *Truncatella*. Этот род распространен по всему побережью тропических и частично умеренных областей суши. Ископаемые остатки его найдены в палеоцене Европы (Wenz, 1923—1930).

2. Род *Assiminea*. Имеет аналогичное распространение с предыдущим, за исключением того, что нет сведений об обитании его в настоящее время в западном полушарии. Ископаемые остатки найдены в олигоцене—плиоцене Молдавии, Флориды и Бразилии (Wenz, 1923—1930).

3. Род *Corbicula*. Ареал этого рода ограничен восточным полушарием. Ископаемые остатки найдены в третичных отложениях Европы и в миоцене Камчатки.

4. Род *Stenothyra*. Ареал этого рода в настоящее время ограничен берегами Восточной и Австралийской областей, а также Японии и Приморья. Ископаемые остатки найдены в палеоцене—плиоцене Европы и в эоцене—плиоцене Китая (Wenz, 1923—1930; Yen, 1943).

5. Род *Bulinus*. Этот род распространен в тропиках восточного полушария, в Средиземноморской подобласти, Приморье и в Японии. В западном полушарии он найден лишь в Вест-Индии. Ископаемые остатки найдены в палеоцене Франции, в верхнем плиоцене Марокко, Флориды и Южного Китая (Wenz, 1923—1930; Yen, 1943).

6. Род *Palaina*. Современный ареал занимает кроме юга Приморья всю гирлянду островов восточной Азии, Зондский архипелаг, часть Австралии и Океании. Ископаемые остатки найдены в верхнем миоцене Германии.

7. Род *Kaliella*. Ареал этого рода занимает Приморье, Корею, Японию, восточный и южный Китай, индо-малайские страны и тропическую Африку.

Для всех разобранных родов моллюсков характерно, что в основном они распространены в тропиках и только некоторые виды этих родов обитают в умеренных широтах. Другой отличительной особенностью большинства этих родов является то, что в третичном периоде, особенно в палеогене, они имели более широкое распространение, чем теперь. Они обитали в Европе, климат которой в палеогене имел субтропический характер, а также в Китае. Похолодание в миоцене и особенно ледниковый период привели к исчезновению указанных тропических групп в Европе. Более плавный темп изменений климата восточной Азии в третичное время и отсутствие непосредственного воздействия четвертичных оледенений, позволили здесь сохраниться некоторым тропическим элементам. В Приморье сохранению тропических видов благоприятствовала также близость моря.

Таким образом, в тропических моллюсках Приморья мы имеем реликты времен палеогена.

#### Восточноазиатские (китайские) виды

Все разнообразие форм ареалов, которое мы наблюдаем в данной группе, можно в первую очередь свести к двум типам: 1) виды или роды, обитающие в восточной Азии и в атлантических штатах США; 2) виды и роды с ареалом в пределах Европы и Азии.

#### Моллюски с восточноазиатско-американским ареалом

1. Род *Philomycus*. Этот род распространен в СССР (Приморье и бассейн нижнего Амура), в Индонезии, Индокитае, южном и восточном Китае, Корее, Японии, в атлантических штатах США, Центральной Америке и в Чили. Кроме того, он, повидимому, завезен на Гавайи.

2. Род *Strobilops*. Современный ареал этого рода занимает в СССР юг Приморского края, Филиппины, побережье восточного Китая, Корею, Японию, а также атлантические штаты США, ряд пунктов Центральной и Южной Америки. Ископаемые остатки найдены во многих пунктах Европы в отложениях третичного периода, начиная с эоцена.

3. *Hawaii minuscule* Binney. Этот вид распространен помимо южного Приморья, Кореи, Японии, Тайвана, с одной стороны, и атлантических штатов США, Мексики и Вест-Индии, с другой, также на Алеутских островах, на берегах Аляски и на острове Ванкувер. Следовательно, здесь не намечается такого резкого разрыва, как у *Philomycus* и *Strobilops*. Тем не менее данный вид нельзя рассматривать вместе с видами животных и растений, обитающих как в сибирской, так и американской тайге, так как *H. minuscule* является обитателем широколиственных лесов Азии и Америки. Повидимому, присутствие этого вида на Алеутских островах и в северо-западной Америке объясняется тем, что соседство этих областей с морем способствовало сохранению здесь в четвертичное время некоторых плиоценовых форм.

Три разобранных ареала указывают на фаунистические связи между Америкой и Азией, которые существовали в третичное время в периоды материкового соединения обоих континентов. При этом происходил обмен фаунами, особенно интенсивный в палеогене. С охлаждением северо-востока Сибири в миоцене обмен между теплолюбивыми фаунами обоих континентов в основном прекратился. Но в меньшей степени этот обмен, повидимому, продолжался вдоль прибрежной полосы, где климат был

значительно мягче. За это говорит сохранение указанных моллюсков и в настоящее время главным образом вдоль прибрежной полосы Азии. В теплые межледниковые эпохи, которых на Дальнем Востоке было две, такой обмен вряд ли был возможен, так как, повидимому, потепления сопровождались трансгрессиями моря и образованием Берингова пролива.

Восточноазиатские моллюски с ареалом в преде  
Европы и Азии

1. Род *Eulota*. Основная масса видов этого рода обитает в восточной и центральной Азии, на Курильских островах, Сахалине, в Японии и Филиппинах. В Европе обитает всего один вид данного рода — *E. fruticum* Müll., а в Сибири род представлен *E. schrencki* Midd. Ископаемые остатки *E. fruticum* найдены в плиocene Англии (Wenz, 1923—1930).

2. Ареал подрода *Sinalbinula*. Род *Gastrocopta* в умеренной зоне Евразии представлен подродом *Sinalbinula*, основная масса видов которого обитает в восточной Азии. К западу известен всего лишь один вид — *G. theeli* West., который кроме южного Приморья, окрестностей Енисейска и Закавказья, найден в Корее. Ископаемые остатки подрода найдены в верхнем олигоцене — среднем плиocene Европы.

3. Подрод *Nodularia*. Ареал восточноазиатских видов рода *Unio*, образующих подрод *Nodularia*, в настоящее время охватывает кроме Амурской переходной области, также восточный Китай и прилегающую гирлянду островов. В Сибири род *Unio* отсутствует. Но в третичных отложениях Забайкалья найдена не только целая группа видов, принадлежащих к подроду *Nodularia*, но в том числе и *U. (N.) douglasiae* Gr. et Pidg., распространенный и сейчас в бассейне Амура, в реках Приморья, а также в Китае (Раммельмейер, 1940; Мартинсон, 1948).

Следовательно, у рассмотренных восточноазиатских групп моллюсков как современные ареалы, так и находки в ископаемом состоянии, указывают, что эти группы в плиocene имели более широкое распространение, чем в настоящее время. Такие моллюски, как *Eulota* и *Sinalbinula*, были распространены по всей умеренной зоне Евразии, а другие занимали значительно большие пространства в северной и восточной Азии (*Nodularia*).

С наступлением ледникового периода судьба восточноазиатских моллюсков в Сибири оказалась различной. Наземные моллюски, в некоторых случаях (*Eulota*, *Sinalbinula*) пережили ледниковый период в оазисах, сохранившихся посреди ледников. Аналогичные островки третичных растительных реликтов Сибири давно известны ботаникам. После окончания ледникового периода такие моллюски, как *Eulota*, вновь восстановили свой единый ареал. Такие же, как *Sinalbinula*, так и не смогли восстановить первоначально единый ареал.

В противоположность наземным моллюскам, *Unio* и другие реофилы, населявшие в плиocene реки Восточной Сибири, в ледниковую эпоху нацело исчезли из сибирских рек и после окончания оледенения сюда уже не вернулись. Причиной исчезновения, повидимому, было не похолодание климата, а ухудшение режима рек в связи с заносом их продуктами эрозии ледников и ледниковых потоков. Возвращению китайских реофилов в реки Сибири после окончания оледенения препятствовали, с одной стороны, пустыни центральной Азии, а с другой — горные системы Яблонового и Станового хребтов.

В то время как на малакофауне Сибири сказалось сильное и непосредственное воздействие ледниковой эпохи, в Приморском крае, где не было

значительных оледенений, а происходили в основном лишь похолодания климата, малакофауна оказалась в лучших условиях. Тем не менее похолодания климата должны были отразиться и на моллюсках. Для пресноводных моллюсков похолодания сопровождались сильным изменением водного режима в связи с замерзанием рек зимой. Ледяной покров играл, пожалуй, большую роль в изменениях водной фауны, чем сами похолодания климата. На наземных моллюсках похолодания климата отражались не только непосредственно, но, что не менее важно, изменили состав окружающей их растительности. В итоге как среди наземных, так и среди водных моллюсков, повидимому, шло образование и отбор холодостойких видов. Этим и можно объяснить значительное количество эндемиков в малакофауне Приморья (около 35%) при их сравнительной молодости (не старше вида). Характерно, что большинство эндемиков принадлежит к китайским родам.

Одновременно шло наступание с севера бореальных элементов и отступление южных форм на юг края, где их до сих пор больше всего сохранилось.

### Б о р е а л ь н ы е в и д ы

Данная группа составляет основной фон малакофауны Европы и Сибири, особенно зоны тайги. Подавляющее большинство современных бореальных моллюсков Евразии известно из плиоценовых отложений Европы (Wenz, 1923—1930). Это заключение трудно распространить на Сибирь, так как плиоценовая малакофауна ее слабо изучена (Линдгольм, 1932а, 1932б; Раммельмейер, 1940; Мартинсон, 1948). Из бореальных моллюсков, встречающихся в Приморье, следующие виды найдены в плиоцене Европы: *Limnaea stagnalis* L., *Radix auricularia* L., *Galba truncatula* Müll., *Physa fontinalis* L., *Acroloxus lacustris* L., *Cochlicopa lubrica* Müll., *Pupilla muscorum* L., *Columella edentula* Drap., *Retinella hammonis* Ström, *Succinea putris* L., *Zenobiella rubiginosa* A. Schm., *Valonia tenuilabris* Al. Br., *Pisidium amnicum* Müll., *P. casertanum* Poli, *Sphaerium asiaticum* Mart. Последний вид найден в плиоцене Западной Сибири.

Следовательно, около половины современных бореальных моллюсков Приморья имеют плиоценовый возраст.

В современной малакофауне Китая бореальные моллюски представлены незначительным количеством видов. В наиболее полной сводке по малакофауне Китая (Yen, 1939) из 854 видов только 7 имеют бореальное происхождение. Характерно также то, что, как показывают палеонтологические работы по северному Китаю (Yen, 1943), бореальные моллюски совершенно отсутствовали в плиоцене Китая, и лишь немногие виды появились здесь уже в плейстоцене, т. е. тогда, когда на севере, в Сибири, начался ледниковый период.

К сожалению, вследствие слабой изученности малакофауны континентальных отложений третичного периода нашего Дальнего Востока и Восточной Сибири мы не можем привести прямых доказательств присутствия на указанных территориях в плиоцене бореальных моллюсков. Тем не менее следующие косвенные данные позволяют дать по этому вопросу положительный ответ: 1) наличие в Приморье и в бассейне Амура голарктических видов, известных также из плиоценовых отложений Европы и Северной Америки; 2) находки некоторых бореальных видов в плиоцене Западной Сибири и в плейстоцене северного Китая; 3) общее

сходство в плиоцене климата и флоры Европы и средней полосы Сибири (Криштофович, 1936).

Отсутствие бореальных моллюсков в плиоцене Китая позволяет нам заключить, что в это время в восточной Азии имелись два типа малакофаун: северный и южный. Первый характеризовался присутствием бореальных моллюсков, а также маньчжурских элементов; второй — присутствием большинства современных китайско-японских видов и групп, значительным количеством тропических элементов и отсутствием бореальных моллюсков. Южный тип сохранился до наших дней почти неизменным на территории Китая и Японии; северный тип подвергся коренной ломке в Сибири и в меньшей степени изменился у нас в Приморье и в Приамурье. Малакофауна южного Приморья представляет наиболее сохранившийся остаток северного типа плиоценовой малакофауны восточной Азии.

Среди бореальных моллюсков Приморья имеется значительная группа видов, присутствие которых в плиоценовых фаунах Евразии и Америки не доказано. Характерно, что большинство этих видов распространено в Сибири или является эндемиками Приморья и Приамурья. Это обстоятельство как будто позволяет предполагать, что эти виды произошли из «берингийского» центра или населяли Восточную Сибирь и наш Дальний Восток еще в плиоцене.

Из этой группы следует сделать исключение для *Arion subfuscus* ssp. *sibiricus* Simr., *Zenobiella notophila* Cock., *Z. kudiensis* Cock., *Z. amatoris* Cock., *Z. nordenskiöldi* West., *Z. rubiginosa* A. Schm. и *Perforatella gerstfeldti* Dyb. Первый вид принадлежит к европейскому роду *Arion*, а остальные виды — к обширному европейскому семейству *Helicidae*. Таким образом, эти виды являются единственными представителями своих семейств или родов в Сибири и на Дальнем Востоке и европейское происхождение их несомненно.

Нет никаких оснований предполагать, что указанные 7 видов проникли из Европы на восток в четвертичном периоде. За это говорит как отсутствие аналогичных примеров из других групп животных и растений, так и наши знания о ледниковой эпохе и ксеротермическом периоде. Мало вероятно, чтобы в ксеротермическую эпоху эти влаго- и холодолюбивые виды перемещались с запада на восток. Скорее всего они проникли на восток в эпоху тургайской флоры и фауны, когда вообще был интенсивный обмен фауной между Европой и Азией, т. е. в неогене. За это говорит также и то, что за исключением *Zenobiella rubiginosa* остальные виды являются эндемиками Сибири или Дальнего Востока. В неогене же проникли в Европу некоторые восточноазиатские моллюски, как *Eulota fruticum* Müll. и группа видов подрода *Sinalbinula*.

Большинство бореальных моллюсков имеет единый, неразорванный ареал. Среди приморских бореальных моллюсков исключением из указанного правила являются *Acanthinula harpa* Say и род *Margaritana*, представленный в Приморье *M. dahurica* Midd. (даурская пресноводная жемчужница). Род *Margaritana* распространен в северной и Западной Европе, в бассейнах рек Амура и Приморья, на Камчатке, Сахалине, в Японии и вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки. Таким образом, ареал пресноводной жемчужницы, в настоящее время характеризуется широким разрывом в Евразии, т. е. имеет амфибореальный облик.

Все виды пресноводной жемчужницы населяют участки рек с быстрым течением и с водой, содержащей малое количество продуктов эрозии и де-

нудации. В связи с этими экологическими особенностями и рассматривают исчезновение этой группы на значительной территории Евразии. Ледник не только сам непосредственно уничтожал *Margaritana*, но, заполняя реки продуктами эрозии, тем самым способствовал исчезновению реофильной и реобионтной фауны на территориях, значительно отстоящих от переднего края ледника (Жадин, 1938). Но в тех случаях, когда верховья рек оставались вне сферы влияния эрозионной деятельности ледника, эти моллюски могли уцелеть даже внутри зоны оледенения (Карелия).

Как и род *Margaritana*, другой бореальный моллюск Приморья, *Acanthinula harpa* Say, также обладает разорванным ареалом, но по другой исторической причине, чем *Margaritana*. *A. harpa* населяет северные области Евразии и Северной Америки, а также небольшие ареалы этого вида имеются в Альпах, на Большом Кавказе и в горах Эльбурса (Иран).

В настоящее время большинство авторов склоняется к тому, что Кавказ даже в периоды максимальных четвертичных оледенений не имел связи с тайгой. В таком случае напрашивается вывод, что присутствие *A. harpa* на Кавказе, а тем более еще южнее, является первичным. Повидимому, появление этого вида в таежной зоне обязано тому, что во время похолоданий климата, предшествовавших оледенениям в средней Европе, высокогорная фауна спускалась вниз и смешивалась с фауной тайги и тундры. С наступлением ксеротермической эпохи холодолюбивые виды отступали либо на север вместе с тайгой и тундрой, либо в верхние горизонты гор. \*Некоторые из них, в том числе и *A. harpa*, нашли убежище как на севере, так и в горах более южных областей. Следовательно, в то время как у *Margaritana* разорванный характер ареала обязан ледниковой эпохе, у *A. harpa* та же особенность распространения стоит в связи с потеплением и сухостью климата послеледникового времени.

В заключение нашего разбора истории трех основных зоогеографических групп, слагающих малакофауну Приморья, можно сделать некоторые выводы о судьбе плиоценовых моллюсков в ледниковое время.

В это время особенно сильному уничтожению подверглись теплолюбивые листовенные улитки и речные моллюски. Первые, кроме общего ухудшения климата, испытали трудности, связанные с утерей своего биотопа — широколиственных лесов. На речных моллюсков сильнее всего повлияло в отрицательную сторону ухудшение водного режима в связи с заносом рек продуктами эрозионной деятельности ледников и ледниковых потоков.

В лучших условиях были припочвенные улитки и моллюски, населявшие мелкие стоячие водоемы и верховья рек, т. е. большинство современных бореальных моллюсков. Припочвенные улитки, обитавшие в листовенной подстилке и под другими предметами, были лучше защищены от воздействия низких температур, чем листовенные формы. Мелкие стоячие водоемы и верховья рек при удачном топографическом положении могли остаться вне области влияния эрозионной деятельности ледника, и населявшие их холодолюбивые виды благодаря этому могли пережить ледниковый период.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Б е р г Л. С. 1909. Рыбы бассейна Амура. Зап. Акад. Наук, СПб., сер. 8, физ.-мат. отд., 24, 9 : 270.
- Б е р г Л. С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. III. Определители по фауне СССР, изд. Зоолог. инст. АН СССР, 29 1234—1274.
- Ж а д и н В. И. 1938. Сем. *Unionidae*. Фауна СССР. Моллюски, IV, 1 170.
- Ж а д и н В. И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Определители по фауне СССР, изд. Зоолог. инст. АН СССР, 46 376.

- Криштофович А. Н. 1932. Геологический обзор стран Дальнего Востока. Н.-т. геол. разв. изд.: 332.
- Криштофович А. Н. 1936. Основные пути развития флоры Азии. Учен. зап. Ленингр. Гос. унив., 9, сер. геолог.-почв.-географ., 2 : 95—113.
- Куренцов А. И. 1936. Чешуекрылые Сихотэ-Алиня и вопрос о происхождении его фауны. Вестн. Дальневосточн. фил. АН СССР, 20 : 137—172.
- Куренцов А. И. 1941. Короеды Дальнего Востока СССР. Изд. АН СССР : 234.
- Куренцов А. И. 1947. О зоогеографических округах Приморского края. Изд. Дальневосточн. базы АН СССР : 32.
- Линдберг Г. У. 1946. Геоморфология дна окраинных морей Восточной Азии и распространение пресноводных рыб. Изв. Всесоюзн. Географ. общ., 78, 3 : 279—300.
- Линдберг Г. У. 1947. Происхождение фауны типично-пресноводных рыб бассейна Японского моря. Бюлл. Московск. общ. испыт. прир., отд. биолог., LI, 3 : 11—27.
- Линдгольм В. А. 1932а. Моллюски из среднеплиоценовых пресноводных отложений юго-западной Сибири. Труды Всесоюзн. геолого-развед. объедин., 238 : 49.
- Линдгольм В. А. 1932б. Пресноводные моллюски из плиоценовых отложений по р. Иртышу. Труды Всесоюзн. геолого-развед. объедин., 239 : 27.
- Лихарев И. М. и Е. С. Раммельмейер. 1952. Наземные моллюски фауны СССР. Определители по фауне СССР, изд. Зоолог. инст. АН СССР, 43 : 511.
- Львович М. И. 1945. Элементы водного режима рек земного шара. Труды научно-исслед. учрежд. Главн. управл. гидрометеослужбы СССР, сер. IV, гидрология суши, 18 : 125.
- Мартинсон Г. Г. 1948. Ископаемая фауна беспозвоночных древних континентальных водоемов Забайкалья. Труды Байкальск. лимнолог. ст., XII : 82—106.
- Раммельмейер Е. С. 1940. Ископаемые моллюски пресноводных отложений Прибайкалья. Труды Байкальск. лимнолог. ст., X : 399—423.
- Семенов-Тянь-Шанский А. П. 1935. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых. Труды Зоолог. инст. АН СССР, II, 2—3 : 397—410.
- Сочава В. Б. 1946. Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса. Матер. по истории флоры и растительн. СССР, II : 283—320.
- (Штегман Б. К.) Stegmann B. 1930. Zur Ornithogeographie und Faunengeschichte Süd—Ost-Sibiriens. Proc. VII Internat. Ornitholog. Congr. Amsterdam : 466—478.
- Штегман Б. К. 1931. О происхождении орнитофауны тайги. Докл. АН СССР, 13 : 350—357.
- (Шульпин Л. М.) Schulpin L. M. 1931. Uebersicht der Verbreitung der an der Wald gebundenen Vögel aus Gebiete des Sichota—Alin-Bergrückens. Zool. Anz., Bd. 93, 3—4 : 65—77.
- Martens E. 1864. Fossile Süßwasser-Conchylien aus Sibirien. Zeitschr. Deutsch. Geolog. Ges., XVI, 2 : 345—351.
- Martens E. 1874. Fossile Süßwasser-Conchylien aus Sibirien. Zeitschr. Deutsch. Geolog. Ges., XXVI : 741—751.
- Wenz W. 1923—1930. Gastropoda extramarina tertiaria. I—XI. In «Fossilium catalogus» : 3387.
- Yen T.-C. 1939. Die chinesischen Land- und Süßwasser-Gastropoden des Natur-Museum Senckenberg. Abh. Senckenb. Naturf. Ges., 444 : 234.
- Yen T.-C. 1943. Review and summary of Tertiary and Quaternary non-marine molluscs of China. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. 95 : 267—309.