

УДК 594+597:591.9(28)

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРЕСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ И ВОПРОС О СУЩЕСТВОВАНИИ НАГОРНОАЗИАТСКОЙ ПОДОБЛАСТИ ПАЛЕАРКТИКИ

З. И. ИЗЗАТУЛЛАЕВ, Я. И. СТАРОБОГАТОВ

На основе изучения состава и распространения пресноводных моллюсков советской Средней Азии и зарубежной Центральной Азии предлагается новая схема районирования континентальных водоемов Центральной Азии. Установлено, что в этом регионе нет единого фаунистического центра, а есть три независимых основных центра — Таримский, Согдийский и Западномонгольский при широком распространении по всему региону (с постепенным обеднением с запада на восток) видов, принадлежащих к фаунистическим центрам Европейско-Сибирской подобласти, — Балтийскому, Средиземноморскому и Переднеазиатскому. Сказанное заставляет отказаться от выделения Нагорноазиатской подобласти и включить этот регион в единую Европейско-Центральноазиатскую подобласть Палеарктики, разделяя его на три надпровинции и 14 провинций (см. карту). Показано, что распространение рыб вполне укладывается в предлагаемую схему. Кратко охарактеризована история пресноводной малакофауны региона.

Обширный регион Центральная Азия включает внутренние части азиатского континента от берегов Каспия на западе до западных границ восточноазиатских равнин на востоке и от горных систем Копетдага, Гиндукуша и Гималаев на юге до северных и западных частей МНР на севере. Западная половина этого обширного региона находится в пределах СССР и обычно называется советской Средней Азией, восточную составляют МНР и внутренние районы КНР (Синцзянь-Уйгурский автономный район, автономный район Внутренняя Монголия, Тибет и некоторые западные провинции собственно Китая). В связи с резко различной гидрофаунистической изученностью в дальнейшем придется в некоторой степени разделять эти части.

На западе Центральной Азии — в советской Средней Азии преобладают бессточные речные бассейны. Это прежде всего водосборный бассейн Арала, включающий крупнейшие реки Средней Азии — Сырдарью и Амударью (вместе с ее бывшими притоками Зеравшаном, Мургабом и некоторыми реками севера Афганистана), водосборный бассейн Балхаша и несколько более мелких бассейнов (Иссык-Куля, Теджена, Чу, Таласа и др.). Бессточные системы преобладают и на западе МНР (система оз. Убсу-Нур и крупных озер запада Монголии) и на западе КНР (системы Тарима, Эдзин-гол и бессточные системы Цайдама и Тибета). Напротив, на востоке водоемы Центральной Азии включены в системы больших северовосточно- и южноазиатских рек: Енисея (Селенга, Орхон), Хуанхэ, Янцзыцзяна, Меконга, Салуэна, Брахмапутры (некоторые водоемы Тибета). Кроме того, окраинные районы Центральной Азии дренируются верховьями Оби с Иртышом (внутренний Алтай) и Атрека (западный и южный Копетдаг). При такой сложности гидрографии этого обширного региона естественно ожидать и его большую гидрофаунистическую и биогеографическую разнородность.

В литературе о зоогеографической природе гидрофауны Центральной Азии имеется несколько различных мнений. Большинство исследователей вслед за Л. С. Бергом (Berg, 1912; Берг, 1949) выделяют большую часть Центральной Азии в особую Нагорноазиатскую подобласть Палеарктики, разделяя при этом ее на несколько провинций. Другие авторы (Догель, Гвоздев, 1945) оспаривают целесообразность выделения этой подобласти. Даже среди авторов, которые признают существование подобласти, нет единого мнения о ее границах, в том числе и на западе, где гидрофауна изучена гораздо лучше. Так, Берг не включает в состав подобласти предгорные и равнинные части Амударьи и Сырдарьи, тогда как Банареску (Banarescu, 1975) на основании изучения тех же рыб проводит западную границу подобласти по Приаралью.

Накопившиеся подробные данные о фауне пресноводных моллюсков Средней Азии (Старобогатов, Иззатуллаев, 1980; Иззатуллаев, 1980, 1982), а также просмотр материалов, собранных в Китае и Монголии экспедициями Потанина, Козлова, Пржевальского и хранящихся в Зоологическом институте АН СССР, заставляют вновь вернуться к вопросу о зоогеографической характеристике пресноводной фауны Центральной Азии и, в частности, к вопросу о реальности выделения Нагорноазиатской подобласти. При этом мы не будем рассматривать солоноватоводную фауну Арала. Старобогатов (1970) относил ее к Европейско-Сибирской подобласти; возможно, правильнее было в то время относить ее к Понто-Каспийской солоноватоводной области. Ныне фауна этого озера в связи с его сильным осолонением настолько изменилась, что вопрос вновь нуждается в анализе на основе изучения фауны, реально существующей в современном Арале.

Прежде всего рассмотрим, какие особенности фауны региона позволяют придавать ему ранг подобласти. Во-первых, очевидно, что подобласть, как и область, должна обладать хотя бы одним главным для нее фаунистическим центром, виды которого, уменьшаясь в разнообразии, проходят по всей подобласти. Во-вторых, по всей подобласти должны быть распространены хотя бы единичные виды того фаунистического центра, который считается главным для всей области, при этом последние виды не должны преобладать над видами главного фаунистического центра подобласти. В-третьих, среди видов главного центра подобласти и видов локальных центров могут встречаться такие, которые не принадлежат к родам и под родам, характерным для данной области, но относятся к родам, характерным для соседних областей (эти виды определяют переходный характер региона).

Совокупность минимальных выделов (т. е. провинций в нашем понимании), объединенную преобладанием видов одного фаунистического центра, мы называем надпровинцией. Тут следует сделать небольшую оговорку. В районах, где плейстоценовые трансформации климата и гидрологического режима привели к резкому обеднению фауны, фаунистических центров мало (по причине молодости фауны), и все приведенные рассуждения могут быть применены к выделам в самом непосредственном виде. Не совсем так обстоит дело в тех районах, где развитие фауны в плейстоцене не прерывалось. Там каждому или почти каждому минимальному выделу соответствует свой (пусть маленький) фаунистический центр. Эти центры, однако, родственными связями своих видов легко объединяются с более древним и, соответственно, более крупным и важным, который в данном случае и следует рассматривать как фаунистический центр надпровинции. При обсуждении фауны водоемов Центральной Азии эта оговорка тем более важна, что в состав региона входят как районы, подвергавшиеся в плейстоцене полному фаунистическому опустошению, так и районы убежищ, где фауна в плейстоцене менялась слабо.

Для начала рассмотрим, как в Центральной Азии распространены

пресноводные моллюски, приуроченные к главному для Палеарктики и ее Европейско-Сибирской подобласти фаунистическому центру — Балтийскому. При этом границу Европейско-Сибирской подобласти с Восточно-Сибирской (или теперь лучше просто — Сибирской) подобластью следует проводить не по западному водоразделу бассейна Енисея (Старобогатов, 1970), а западнее — по западному водоразделу Оби до г. Камень-на-Оби, далее по левобережному приустьевому валу Оби до устья Иртыша, затем по северо-западной границе бассейна Иртыша до Урала и по Уралу и Пайхою до моря. Прежде всего отметим значительное богатство видов Балтийского центра в Центральной Азии. Практически по всему региону (достоверно неизвестны лишь из Тибета) распространены *Lymnaea psilia* Bgt., *L. auricularia* (L.), *Sphaerium corneum* (L.), *Musculium creplini* (Dunker). Другие виды распространены менее широко и заходят лишь в горные районы (внутренний Алтай, Тянь-Шань, Памир). Это *Lymnaea truncatula* (Müll.), *L. oblonga* M.-T., *L. gopili* Put., *L. fontinalis* (Stud.), *L. lagotis* (Schr.), *L. tumida* Held, *Cincinnatia piscinalis* (Müll.), *C. depressa* (C. Pfr.), *Euglesa obtusalis* (C. Pfr.), *E. obliquata* (Cless.), *E. feroense* (Mörch). Наконец, третья группа видов Балтийского центра заходит только в западные и северо-западные части региона. Этих видов много и мы ограничимся лишь примерами: *Cincinnatia klinensis* (Milach.), *Codiella inflata* (Hans.), *Aplexa hypnorum* (L.), *Planorbis purpura* (Müll.), *Planorbis planorbis* (L.), *Hippeutis diaphanella* (Bgt.), *Musculium hungaricum* (Haz.), *Pisidium amnicum* (Müll.), *Euglesa nitida* (Jen.), *E. jedderseni* (West.). Эти виды встречаются по преимуществу на Алтае, в Прибалхашье и в бассейнах Амударьи и Сырдарьи. Таким образом, ясно видно, что виды Балтийского центра распространены по всей Центральной Азии, постепенно убывая в разнообразии с северо-запада на юго-восток.

Виды второго по значению фаунистического центра Европейско-Сибирской подобласти — Средиземноморского — представлены гораздо беднее и проникают только в равнинные части бассейнов Амударьи и Сырдарьи. Это *Lymnaea subangulata* Roff., *Physodon acutum* (Drap.), *Odhneripisidium terekense* Kaz., *O. polytimeticum* Izz. et Star., *O. sogdianum* Izz. et Star., *Euglesa heldreichi* (Cless.), *E. pallida* (Gass.). Характерно, что три средиземноморских *Odhneripisidium* заслуживают выделения в особый подрод, куда из остальных центральноазиатских видов рода относится только *O. issykkulense* Izz. et Star.

Виды Переднеазиатского центра населяют в Центральной Азии те же районы, что и виды Средиземноморского центра. К числу видов Переднеазиатского центра относятся: *L. schirazensis* Küst., *L. thiesseae* Cless., *L. tenera* Küst., *L. rectilabrum* Ann. et Prash., *Planorbis sieversi* Mouss., *Anisus convexiusculus* (Hutt.), *A. euphraticus* (Mouss.), *A. albopersicus* (Germ.), *Corbicula cor* (Lam.), *C. fluminalis* (Müll.), *C. purpurea* Prime, *Odhneripisidium dancei* (Kuip.). К этой группе примыкают семь видов эндемичных для Копетдага: *Turkmenamnicola smaragdovae* (Abr. et Tzv.), *Melanopsis transcaspica* Izz. et Star., *M. turkmenica* Izz. et Star., *M. zarudnyi* Izz. et Star., *M. starostini* Izz. et Star., *M. ashkhabadensis* Izz. et Star., *M. roseni* Izz. et Star.

Из видов Иртышского центра (возможно, правильнее называть его плиоценовым Западносибирским центром) в северо-западную часть рассматриваемого региона — Прибалхашье проникают только три вида *Lymnaea terebra bolotensis* (Moz.), *L. saridalensis* (Moz.), *L. kazakensis* (Moz.).

Из этого обзора легко видеть, что влияние фаунистических центров, приуроченных к Европейско-Сибирской подобласти Палеарктики, весьма велико и многообразно.

Виды, характерные для Сибирской подобласти Палеарктики, в частности, виды Ангарского фаунистического центра, проникают только в

северные районы обсуждаемого региона. Больше всего их в бассейне Селенги, где они вместе с видами Балтийского центра составляют практически всю малакофауну, к которой добавляются лишь *Lymnaea hookeri* Rve. и *L. bactriana* Nutt. Примерно то же характерно и для тувинской части бассейна Енисея, где двух упомянутых выше видов нет, но зато имеется *Odhneripisidium popovae* Star. et Str. В западную Монголию заходит *Lymnaea kurejkae* Gundr. et Star., дальше на юг — до Прибалхашья проникают только два вида: *Lymnaea intercisa* Lindh. и *Euglesa borealis* (Cless.). Как видим, влияние Ангарского центра на малакофауну водоемов Центральной Азии довольно ограничено.

Влияние центров, приуроченных к Синоиндийской области, на малакофауну водоемов Центральной Азии крайне ограничено. Вверх по Хуанхэ выше г. Тангуань (у южного края гигантской излучины этой реки), т. е. в Центральную Азию, заходит *Cipangopaludina chinensis* (Gray) — единственный вид Китайского центра в Центральной Азии. В Тибет по индийским рекам заходит *Lymnaea rufescens* Lam. С юга в бассейн Амударьи (но не в бассейн Сырдарьи) проникают три вида Индийского центра: *Lymnaea impura* (Trosch.), *Trochorbis calathus* (Bens.) и *Digoniostoma kashmirens* (Prest.), да и то два последних вида известны здесь пока только в субфосильном состоянии.

Этим исчерпывается непосредственное влияние внешних по отношению к Центральной Азии фаунистических центров. Собственных центров в Центральной Азии, по меньшей мере, три. Самый мощный из них Таримский. Некоторые его виды, например, *Lymnaea hookeri* Rve. и *L. bactriana* Nutt. проникают далеко за пределы основной области распространения видов этого центра, в частности, оба вида — в бассейн Селенги, а *L. hookeri*, кроме того, — в верхние части бассейнов Амуре и Лены, в западную Монголию и в некоторые пограничные районы Тибета. Однако и этот весьма широко распространенный вид не может считаться общим для всей Центральной (или Нагорной) Азии, поскольку он отсутствует в Цайдаме, в большинстве районов Тибета, в водосборном бассейне Зайсана, на Тянь-Шане (кроме северных склонов Заилийского Алатау) и на Памире, не говоря уже о бассейнах Сырдарьи и Амударьи.

Все остальные виды имеют гораздо более ограниченное распространение. Часть из них распространена от оз. Куку-нор на востоке до низовьев Амударьи и Сырдарьи на западе — это *Corbiculina tibetensis* (Prest.) (следует отметить, что в Тибете ее нет, вопреки видовому названию), *C. ferghanensis* (Kurs. et Star.), *Lymnaea subdisjuncta* Nev., а возможно, и *Cincinna stoliczkiana* (Nev.). Другие известны из бассейна Тарима и Тибета на востоке до среднего течения Амударьи и Сырдарьи на западе, например, *Anisus ladacensis* (Nev.). Третьи — из бассейна Тарима и Зайсана на востоке до Приаралья на западе — *Boreoelona caerulea* (West.). Четвертые — от Ордоса и западной Монголии до Иссык-Куля — *Lymnaea obliquata* Mts. Пятые — из Зайсана, Прибалхашья и бассейна Тарима — *Euglesa crassicaudo* Kriv., *E. irtyskensis* Kriv. Наконец, большинство видов этого центра известны из бассейна Тарима и Прибалхашья или только из бассейна Тарима: *Lymnaea almaatina* Izz., Kr. et Star., *L. tengriana* Izz., Kr. et Star., *L. bowelli* Prest., *Armiger annandalei* Germ., *A. jankowskajae* Izz., *Odhneripisidium prashadi* (Odhn.), *O. kungejense* But. et Star. и некоторые другие.

Возможно, характеристики распространения видов Таримского центра не столь разнообразны, как кажется с первого взгляда, поскольку их распространение в восточной половине Центральной Азии изучено недостаточно. К этой группе примыкают виды, эндемичные для Прибалхашья и, возможно, свидетельствующие о существовании своего (второстепенного) Балхашского фаунистического центра: *Sibirobythinella almaatina* Izz., Sitn. et Star., *Lymnaea iliensis* Laz., *Polypylis almaatina* Mam. et Star. Возможно, свой второстепенный центр есть и в бассейне

Зайсана, о чем свидетельствует наличие там эндемичного вида *Boreoelona lindholmiana* (Star. et Str.). Свои эндемичные виды имеются также в Ордоосе — *Lymnaea potanini* Kr. et Star., *Anisus heudeana* (Ping et Yen), в бассейне Эдзин-гол — *Lymnaea mongolica* (Yen) и в Цайдаме — *L. cucunorica* Möll., *Cincinna cucunorica* (Star.), что также косвенно свидетельствует в пользу существования там своих мелких фаунистических центров.

Характерно, что большинство видов Таримского и связанных с ним центров проявляется, в конечном счете, родство с европейскими и западносибирскими формами. Это — все виды родов *Cincinna*, *Lymnaea* (кроме *L. hookeri*), *Planorbis*, *Armiger*, *Euglesa* и, возможно, *Odhneripisidium*. С синоиндийскими формами связаны лишь виды *Boreoelona*, *Lymnaea hookeri* (относящийся к восточноазиатско-австралийско-африканскому подроду *Orientogalba*), *Polypylis* и *Corbiculina* (род также восточноазиатско-австралийский). Что же касается видов подрода *Gyraulus* рода *Anisus*, то об их связях ввиду всесветного распространения этого подрода говорить пока трудно.

Второй мощный фаунистический центр — Согдийский приурочен к среднему течению Амударьи. Часть видов этого центра — общие для среднего течения Амударьи и Сырдарьи: *Bucharamnicola bucharica* (Shad.), *Martensamnicola brevicula* (Mts.), *M. hissarica* (Shad.), *Colletopterum bactrianum* (Rolle), *C. cyreum sogdianum* (Kob.), *Euglesa turkestanica* Izz. Другие виды (28) известны только из средней части бассейна Амударьи и бассейна Зеравшана. К видам Согдийского центра примыкают эндемики средней части бассейна Сырдарьи: *Valvatamnicola archangeliskii* (Shad.), *V. schahimardanica* Izz., *Martensamnicola kazakhstanica* Izz., Sitn. et Star., *Colletopterum kokandense* Izz. et Star. Очевидно, здесь имеется свой незначительный фаунистический центр — Ферганский. Характерно, что все эти виды относятся к родам, общим для бассейнов Амударьи и Сырдарьи.

Три вида эндемичны для водосборного бассейна Иссык-Куля — они также связаны родовой и подродовой принадлежностью с согдийскими или даже со средиземноморскими: *Pseudocaspia issykkulensis* (Cless.), *Anisus, centralis* (West.) и *Odhneripisidium issykkuiense* Izz. et Star. С Согдийским центром явно связан Памирский. Эта связь хорошо прослеживается по памирским и памиро-тибетским видам *Melanoides* — *M. pamiricus* Lindh. и *M. shahdaraensis* Izz. et Star. На эту же связь указывают памирские *Cincinna* — *C. pamirensis* Star. и *C. gafurovi* Izz., а также памирские и памиро-тибетские *Lymnaea* подрода *Radix* — *L. siriculensis* Nev., *L. solidissima* Kob., *L. narzykulovi* Izz., Kr. et Star. и, кроме того, один вид этого подрода — *L. alticola* Izz., Kr. et Star. общий для Памира и Амударьи. Здесь часто трудно (из-за недостаточной изученности малакофауны Тибета) решить, какие виды можно считать эндемиками Памира, а какие — памиро-тибетскими.

Из обоих районов известны, кроме перечисленных выше *Melanoides pamiricus*, *Lymnaea siriculensis*, *L. solidissima*, также *Anisus stewarti* (Germ.), *A. pankongensis* (Mts.), *Odhneripisidium stewarti* (Prest.) и *Euglesa zugmayeri* (Weber), только с Памира — *Pyrgobaicalia aenigma* Star., *Odhneripisidium gafurovi* Izz. et Star., *O. pamirensis* Izz. et Star., только из Тибета — *Anisus barrackporensis* (Cless.). Как и среди Таримского центра, большинство видов Согдийского и связанных с ним центров проявляют явные связи с видами Европейско-Сибирской подобласти, однако в большей степени — со Средиземноморским и Переднеазиатским центрами. Это прежде всего относится к родам *Martensamnicola*, *Bucharamnicola*, *Sogdamnicola*, *Valvatamnicola* и *Turkmenamnicola* (включающим вместе 13 видов), а также *Armiger*, *Segmentina*, *Colletopterum* и *Euglesa*. Роды *Nurekia*, *Pseudocaspia* и *Kainarella* проявляют синоиндийское родство (с Triculidae), но весьма отдаленное — на уровне

семейств. Несомненные индийские связи проявляют виды *Digonistoma*, *Polypylis*, *Helicorbis* и *Trochorbis*. Существенно, что большинство видов четырех последних родов найдено пока только в субфоссиальном состоянии. Наконец, о связях видов *Melanoides* говорить пока трудно, поскольку этот род представлен и в Индии и в Передней Азии.

Третий основной центр Центральной Азии — Западномонгольский. Виды его ограничены западной Монголией и прилегающими частями бассейна Оби (Чуйская и Курайская котловины, верховья Чулышмана), и лишь *Lymnaea gebleri* Midd. заходит в бассейн Зайсана и в предгорья Алтая. К этому центру принадлежат несколько эндемичных видов *Lymnaea*: *L. nogoonica* Kr. et Star., *L. tsalolikhini* Kr. et Star., *L. mongoliumida* Kr. et Star. и, вероятно, *L. gundrizeri* Kr. et Star. и *L. ulaganica* Kr. et Star., а также три вида *Odhneripisidium*, образующие особый подрод: *O. popovae* Star. et Str., *O. terekholicum* Izz. et Star., *O. tuvaense* Izz. et Star. Характерно, что все лимнеиды проявляют связь с видами плиоценового Западносибирского центра, тогда как *Odhneripisidium* связаны с видами этого же рода из неогена Чуйской котловины (т. е., возможно, с тем же центром).

Из этого подробного обзора ясно видно, что Нагорноазиатская подобласть (даже если мы вслед за Л. С. Бергом исключим из нее бассейн Селенги, средние части бассейнов Амударьи и Сырдарьи и водосборный бассейн Иссык-Куля) не обладает главным фаунистическим центром (первый признак из трех перечисленных в начале статьи). Такую картину можно получить только в том случае, если отбросить западную Монголию и Тибет с Памиром, а, возможно, и с Цайдамом. Тогда останется единственный главный фаунистический центр — Таримский. Но при этом возникает вопрос, почему районы, связанные с Таримским фаунистическим центром, мы выделяем в подобласть, а районы, связанные с Согдийским и обладающие теми же свойствами, — не выделяем. На наш взгляд, гораздо правильнее рассматривать районы, связанные с тремя основными фаунистическими центрами Центральной Азии, как три надпровинции и включать всю Центральную Азию (кроме бассейна Селенги) в Европейско-Сибирскую подобласть Палеарктики, переименовав ее в связи с этим в Европейско-Центрально-азиатскую подобласть.

Районы Центральной Азии, не включаемые в три основные надпровинции этого региона, мы относим к следующим провинциям и надпровинциям. Копетдаг образует Копетдагскую провинцию, четко характеризующую перечисленными выше эндемичными видами. Вероятно, Большой Балхан тоже следует считать отдельной провинцией — Большебалханской. Пресноводная фауна этого района практически не изучена, но отсюда известны два эндемика — моллюск *Allocinma caspica* (West.) и краб *Potamon zarudnyi* Star. et Vassil. Обе эти провинции вместе с Ирано-Анатолийской (из которой, вероятно, следует обособить Хорасанскую) и Куринской образуют Переднеазиатскую надпровинцию. Бассейн Селенги в его монгольской части также следует считать отдельной провинцией — Орхонской, входящей вместе с Ангарской, Хубсугульской, Алтае-Саянской, Тувинской, Среднеобской, Нижнеобской, Среднеенисейской, Нижнеенисейской и Ленской в состав Ангарской надпровинции. Орхонская провинция отличается от наиболее близкой к ней Ангарской наличием в ее пределах по меньшей мере одного из двух отмеченных выше видов Таримского центра.

Три надпровинции Центральной Азии (собственно) делятся на провинции следующим образом.

Западномонгольская надпровинция включает две провинции: Убсунурскую, ограниченную водосборными бассейнами озер Убсунур и Терехоль, для которой эндемичны или субэндемичны три упомянутых выше вида *Odhneripisidium*, и Дзабханскую, ограниченную озерной системой

запада Монголии и самыми верхними частями бассейна Оби (Чуйская и Курайская котловины, верховья Чулышмана), для которой эндемичны или субэндемичны ряд видов *Lymnaea* (*Peregriana*) и *L. (Radix)*, упомянутых выше, а также характерно присутствие сибирского *L. kurejkae* Gundr. et Star. и таримского *L. hookeri* Rve.

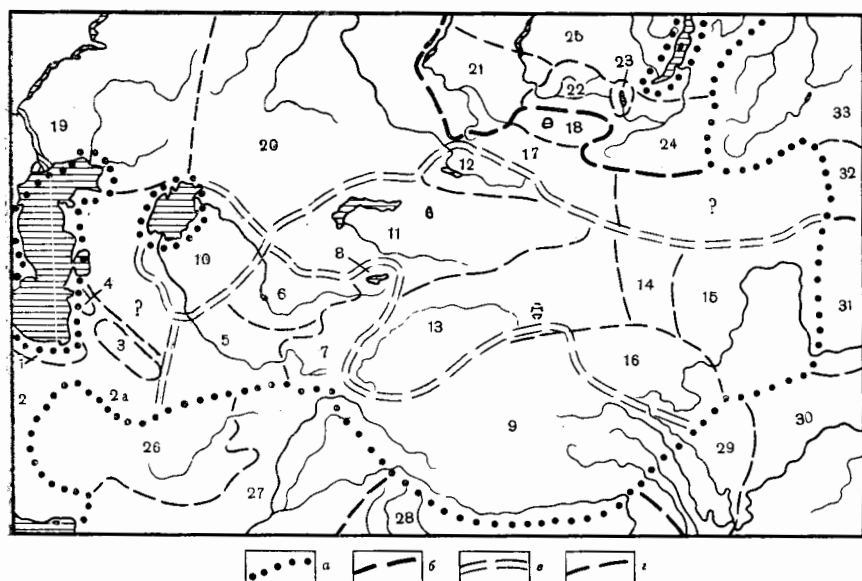
Центральноазиатская надпровинция включает семь провинций. Таримская провинция включает бассейн Тарима и характеризуется значительным числом эндемиков и субэндемиков, перечисленных выше. Эдзинская провинция включает бассейн р. Эдзин-гол; к числу ее эндемиков следует отнести *Lymnaea mongolica* (Yen) и *L. psilia clessini* Neumayr (эндемичный подвид широко распространенного вида). Ордосская провинция включает водоемы Ордоса — района, примыкающего к западной части гигантской излучины Хуанхэ (выше г. Тунгуань). Для этой провинции характерно наличие *Cipangopaludina chinensis* (Gray), *Lymnaea potanini* Kr. et Star. и *Anisus (Gyraulus) heudeana* (Ping et Yen). Цайдамская провинция охватывает Цайдам, верхнее течение Хуанхэ и район оз. Куку-нор; для этой провинции характерно наличие ряда перечисленных выше эндемиков, а также *Corbiculina tibetensis* (Prest.) и *C. ferghanensis* (Kurs. et Star). Зайсанская провинция включает водосборный бассейн оз. Зайсан и верхнее течение Иртыша (выше Калбинского хребта); наиболее характерны здесь эндемичный вид *Boreoelona lindholmiana* Star. et Str., таримско-приаральский *B. caerulans* (West.) и западномонгольский *Lymnaea gebleri* Midd. Балхашская провинция, включающая водосборные бассейны Балхаша, Чу и Таласа, характеризуется, кроме наличия широко распространенных таримских видов, некоторым числом перечисленных выше эндемиков. Приаральская провинция, охватывающая нижние части бассейнов Амударьи и Сырдарьи, является самым западным участком распространения видов Таримского центра. Кроме наиболее широко распространенных видов этого центра (*Boreoelona caerulans*, оба вида *Corbiculina*) и широко распространенных палеарктических видов, здесь есть и один эндемичный подвид *Dreissena polymorpha aralensis* Andrus.

Согдийско-Тибетская надпровинция делится на пять провинций. Согдийская провинция охватывает низкогорные и равнинные части бассейна Амударьи, примерно до района Чарджоу. Она наиболее богата эндемичными видами родов *Pseudocaspia*, *Sogdammicola*, *Bucharamnicola* и др. Некоторые виды, перечисленные выше, общие с Сырдарьей. Наконец, тут имеется и несколько видов переднеазиатского происхождения. Ферганская провинция охватывает низкогорные и равнинные участки бассейна Сырдарьи, примерно до северного конца хребта Каратау. Для нее характерны несколько эндемиков, принадлежащих к родам, общим с амударьинско-зеравшанским бассейном, — они перечислены выше. Иссык-Кульская провинция включает водосборный бассейн Иссык-Куля и характеризуется тремя уже упомянутыми эндемичными видами. Памирская провинция включает высокогорные части бассейна Амударьи и прилежащие высокогорные районы. Кроме памиро-тибетских и памирских эндемиков (о которых уже говорилось), здесь имеется и некоторое число амударьинских — *Lymnaea alticola* Izz. Kr., Star. и даже переднеазиатских видов — *L. tenera* Küst. Тибетская провинция включает водоемы Тибета. Тут есть памиро-тибетские виды (тибетских эндемиков, вероятно, не существует) и более широко распространенные виды, вроде *Anisus ladacensis* (Nev.), и некоторые таримские виды — *Planorbis tangitarsis* Germ., а также заходящий из Индии *Lymnaea rufescens* Lam.

Предлагаемая нами новая схема районирования пресных вод Центральной Азии представлена на картосхеме (рисунок). На рисунке приняты следующие обозначения.

Палеарктическая область. Провинции Европейско-Центральноазиатской подобласти: 1 — Куринская, 2 — Ирано-Анатолийская (2а — Хора-

санский выдел, вероятно, заслуживающий выделения в отдельную провинцию), 3 — Копетдагская, 4 — Большебалханская (все они входят в Переднеазиатскую надпровинцию), 5 — Согдийская, 6 — Ферганская, 7 — Памирская, 8 — Иссык-Кульская, 9 — Тибетская (они входят в Согдийско-Тибетскую надпровинцию), 10 — Приаральская, 11 — Балхашская, 12 — Зайсанская, 13 — Таримская, 14 — Эдзинская, 15 — Ордосская, 16 — Цайдамская (они входят в Центральноазиатскую надпровинцию), 17 — Дзабханская, 18 — Убсунурская (они входят в Западномонгольскую надпровинцию), 19 — Прикаспийская, 20 — Иртышская (они



Зоогеографическое районирование континентальных водоемов Центральной Азии. Границы: а — областей, б — подобластей, в — надпровинций, г — провинций; ? — районы, из которых пресноводные моллюски ныне пока не известны; Байкальская и Понто-Каспийская области отделены только границами и иначе не обозначены; цифрами обозначены провинции Палеарктической и Сино-Индийской областей (см. в тексте)

входят в Североевропейскую надпровинцию). Провинции Сибирской подобласти: 21 — Алтае-Саянская, 22 — Тувинская, 23 — Хубсугульская, 24 — Орхонская, 25 — Ангарская (все они входят в Ангарскую надпровинцию). Сино-Индийская область: 26 — Гильмендская, 27 — Индская, 28 — Гангская (Индомалайская подобласть), 29 — Юннаньская, 30 — Янцзыцзянская, 31 — Хуанхэйская (Китайская подобласть), 32 — Ляохейская (Приморская надпровинция), 33 — Аргунь-Зейская (Амурская надпровинция Амурской подобласти).

Теперь обратимся к материалу, который послужил Л. С. Бергу основой для выделения Нагорноазиатской подобласти, — к фауне рыб. Она значительно беднее, чем малакофауна, да к тому же рыбы обладают более широкими возможностями расселения вдоль водотоков, так что можно ожидать, что картина будет менее четкой. Тем не менее, если мы посмотрим обширные списки видов, указанные в приведенной выше работе Берга (1949), то увидим практически ту же картину, что можно наблюдать и на моллюсках. Прежде всего можно отметить, что в Центральную Азию широко проникают виды европейских фаунистических центров. Тут есть и виды Балтийского центра — *Salmo trutta* L., *Esox lucius* L., *Leuciscus leuciscus* (L.) и другие, причем чем дальше на восток, тем их меньше. Из Ирана в бассейн Амударьи и Сырдарьи проникают виды южноевропейских центров (Средиземноморского, Передне-

азиатского): *Varicorhinus capoeta* (Güld.), *Chalcalburnus chalcoides* (Güld.), *Nemachilus malapterurus* (Val.) и др. Виды Ангарского центра — такие, как *Thymallus arcticus* Pall., проникают только на север региона, в частности, в западную Монголию.

Эндемичные виды рыб, как и виды моллюсков, делятся на три группы, в соответствии с тремя основными центральноазиатскими фаунистическими центрами, причем распространение каждой из групп укладывается в те же три надпровинции, что и распространение эндемичных моллюсков. В Западномонгольской надпровинции есть свои эндемики — *Thymallus brevirostris* Kessl. и *Oreoleuciscus potanini* Kessl., а общим для этого района и расположенной южнее Центральноазиатской надпровинции (если не считать широкораспространенных палеарктических видов) будет только *Nemachilus strauchi* (Kessl.).

Виды Таримского и подчиненных ему центров (например, Балхашского) населяют широкую полосу от Арала до Ордоса. Часть из них распространена довольно широко, как например, уже упоминавшийся *Nemachilus strauchi*, а также *N. sewerzowi* Nik., *N. stoliczkai* (Steind.), *Schizothorax intermedius* McCl., *Sch. pseudaksaiensis* Herz., *Sch. argentatus* Kessl. Есть и более узко распространенные таримские виды, не заходящие в бассейн Балхаша, Чу и Сырдарьи, — *Nemachilus yarkandensis* Day. и род *Aspiorhynchus*.

В средних частях бассейнов Амударьи и Сырдарьи много своих эндемиков, как общих для обоих бассейнов рек, так и ограниченных лишь одним из них: виды рода *Pseudoscaphirhynchus*, а также *Leuciscus lehmanni* Brandt, *Aspiolucius esocinus* (Kessl.), *Alburnoides oblongus* Bulg., *Nemachilus oxianus* Kessl., *N. amudarjensis* Rass, *N. kuschakewitschi* Herz. и др. Иссык-Куль в отношении ихтиофауны более обогащен видами, общими с бассейном Чу и Балхаша, что легко объяснить большей вагильностью рыб, использовавших для расселения последнее соединение Иссык-Куля с Чу. Памирская и тибетская ихтиофауны довольно бедны и практически не связаны с таримской. Виды, общие со средней Амударьей, немногочисленны; есть и эндемики — род *Schizopygopsis* и эндемичные виды родов *Nemachilus* и *Diptychus*.

Этот краткий обзор распространения рыб наглядно показывает, что, во-первых, в Центральной Азии достаточно много широко распространенных палеарктических видов, а, во-вторых, эндемичные виды рыб принадлежат к тем же трем фаунистическим центрам и подчиняются тем же закономерностям распространения, что и моллюски. Большая (по сравнению с малакофауной) бедность ихтиофауны не позволяет пока столь же четко разграничить провинции, однако надпровинции разграничиваются по фауне рыб достаточно четко. Все это свидетельствует о том, что распространение рыб не дает сколько-нибудь веских оснований для обособления Нагорноазиатской подобласти Палеарктики.

Своеобразие распространения моллюсков и рыб в водоемах Центральной Азии нуждается в историческом объяснении. Как известно, в плейстоценовое время в этом регионе было лишь горное оледенение. При этом малакофауна (и, вероятно, ихтиофауна) в долинах сохранялась и, возможно, даже не обеднялась и лишь в Тибете она, вероятнее всего, была уничтожена полностью. На Памире, вполне возможно, было убежище, свободное от покровного оледенения и обогреваемое теплыми источниками (о чем свидетельствует нахождение здесь видов рода *Melanoides*).

В настоящее время вся Центральная Азия относится к аридной зоне и, за исключением некоторых северных и восточных районов, дренируется реками, принадлежащими к бессточным бассейнам. В этой связи важно представить себе, как выглядела гидрографическая сеть Центральной Азии в период максимального увлажнения. Несомненно, в позднекайнозойской истории Азии было несколько таких периодов. Не имея

геологических данных для их точной датировки, мы попробуем представить себе максимально объединенную гидрографическую сеть региона в самом общем виде. Прежде всего, большая часть стока из Центральной Азии направлялась на восток. На севере началом речной системы был водосборный бассейн оз. Убсунур, из которого вода сбрасывалась в систему Дзабхана и далее через южную Монголию (откуда современная пресноводная малакофауна, к сожалению, не известна) в район Саиншанда на юго-востоке Монголии. К системе Дзабхана принадлежали и водоемы Чуйской и Курайской котловин, а также верховья Чулышмана. Вероятно, несколько раньше в системе Убсунура (через Самагалтайский проход) сбрасывала воду и верхняя часть бассейна Енисея (выше порогов на траверсе Западного Саяна).

Другая часть этой же системы начиналась водосборным бассейном Зайсана (выше долины прорыва Иртыша через Калбинский хребет) и также сбрасывала воды в южную Монголию. Еще одна часть этой же водной системы начиналась водосборным бассейном оз. Балхаш, вода из которого сбрасывалась в систему Тарима и далее южнее Гобийского Алтая в район Саиншанда, по дороге принимая в себя воды бассейна Эдзин-гол. Туда же в район Саиншанда сбрасывала воду и верхняя часть бассейна Хуанхэ, выше долины прорыва, расположенной у г. Тунгуань. Куда сбрасывалась вода из района Саиншанда, остается неясным — или в бассейн Пра-Амура или в водоем-испаритель в котловине на востоке МНР, где теперь помещается оз. Далай-нор. Напротив, реки Индии и Индокитая, ныне дренирующие юг Тибета и долины гималайской системы, еще не получали воду оттуда, и Тибет был, в полном смысле слова, бессточной областью (что связано с крайне малым количеством осадков, недостаточным для образования постоянного стока).

Юго-запад региона устойчиво дренировался текущей постоянно в район Каспия системой Амударьи. Однако и она отличалась от современной. Не говоря уже о том, что система Амударьи имела в виде притоков Мургаб, некоторые реки севера Афганистана и Зеравшан, она принимала в себя и воды Сырдарьи, которые протекали через район современного водохранилища Айдар-куль и впадали где-то вблизи тогдашнего устья Зеравшана. Каким образом к этой системе принадлежал район Иссык-Куля, остается неясным, однако возможно, что до прорыва долины р. Чу на стыке Киргизского хребта и Кунгей-Алатау Иссык-Куль и верховья Чу сбрасывали воду по долине, проходящей к северо-западу от оз. Сонг-куль в район нынешнего Токтогульского водохранилища. Подобное предположение оправдано особенностями малакофауны Иссык-Куля.

В дальнейшем гидрографическая сеть Центральной Азии начала сильно меняться. Как известно, изменение гидрографической сети связано в первую очередь с тремя факторами: 1) с вертикальными движениями земной коры, меняющими абсолютные высоты различных частей русел и порогов стока; 2) с размывающим действием верховьев рек, прорезающим горных хребты и перехватывающим участки рек выше этих хребтов; 3) с аридизацией, вызывающей уменьшение поступления и расхода воды. Все эти три фактора, несомненно, действовали и в Центральной Азии.

Теперь посмотрим, как можно себе представить историческое развитие пресноводных фаун Центральной Азии. По-видимому, до конца палеогена этот регион был заселен фауной, родственной современной синоиндийской, о чем свидетельствуют данные Толстиковой (1976) по палеогеновым пресноводным моллюскам востока Казахстана. В миоцене началось интенсивное внедрение в водоемы региона европейских видов (Старобогатов, 1970). Оно продолжалось в течение всего миоцена и плиоцена и привело к полной палеарктизации фауны. В первую очередь, разумеется, проникали легко расселяющиеся легочные моллюски, кото-

рые и получили явное преобладание на большей части территории Центральной Азии. При этом в северные части региона вселялись североазиатские виды (которые мы ныне связываем с Балтийским центром) и эндемики юга Западной Сибири, где в начале плиоцена (а возможно, и раньше) была довольно богатая малакофауна. В южные районы и прежде всего в бассейн Амударьи вселялись южноевропейские и переднеазиатские виды; проникали (но в меньшем числе) туда и индийские, что хорошо можно видеть на примере крабов (Старобогатов, Василенко, 1979).

В то же время уже с начала плиоцена (а возможно, и раньше) главная гидрографическая система региона начала распадаться. Первой (за счет прорыва Западного Саяна верховьями Енисея) отделилась тувинская часть, которая в дальнейшем имела общую судьбу с остальными верхними частями енисейского бассейна. Возможно, что это обстоятельство, а также позднее отделение от Дзабханской системы верхних участков бассейна Оби привело к уменьшению расхода воды и обособило западную Монголию от остальной части гидрографической сети. Дальнейшая аридизация привела к образованию здесь двух изолированных систем. Существенно, что в плейстоцене эндемичная западносибирская фауна полностью или почти полностью вымерла, а ее потомки, обособившиеся на западе МНР, дали начало эндемикам Западномонгольского центра.

По-видимому, также в начале или в середине плиоцена обособился водосборный бассейн Балхаша, получивший в это время сток на запад в Арало-Каспийский бассейн. По этому стоку в Балхаш проникла *Dreissena*, образовавшая здесь особый вид (он вымер, вероятно, в начале плейстоцена), а в обратном направлении проникли несколько таримско-балхашских видов.

В это же время или несколько позже водосборный бассейн Зайсана присоединился к иртышскому (размывающая работа верховьев Иртыша), что вызвало падение уровня озера и перемену направления стока. Довершило распад системы образование современной Хуанхэ — система лишилась богатых водных источников и одной из основных водных артерий, что вместе с различиями между абсолютными высотами котловин Синцзянь-Уйгурского автономного района КНР, русел Ордоса и промежуточного участка между этими районами, а также вместе с общей аридизацией в конце концов привело к обособлению бассейнов Тарима и Эдзин-гола.

На юге тем временем происходили несколько иные процессы. В связи с изменениями уровня и конфигурации береговой линии Каспийского бассейна менялись и русло нижней части Амударьи и ее устье. Это способствовало обособлению Мургаба. Возможно даже, что и Теджен был в какие-то отрезки времени притоком Амударьи. Главное же, что еще в конце плиоцена в результате тектонических движений в центральном Узбекистане Сырдарья присоединилась к стоку, образованному ранее балхашской системой; однако в связи со значительной разницей в гидрологическом режиме водоемов большинство видов, обитающих в средней части ее бассейна, вниз не распространилось.

В плейстоценовое время горное оледенение сильно ухудшило условия в водоемах Памира и Тибета. На первом, однако, существовали убежища, где пресноводная фауна могла сохраниться, тогда как в Тибете она была уничтожена полностью. Стаивание и испарение ледникового щита в Тибете не привели к образованию стока (слишком велико было испарение), и современные сточные районы Тибета и гималайских долин образовались вследствие прорезания гор верховьями индийских и индокитайских рек, что привело к захвату местных мелких бессточных бассейнов. Таким образом, пресноводная фауна Тибета вся сформировалась в голоцене за счет выходцев из соседних районов, пре-

жде всего с Памира, где уже существовала высокогорная фауна, затем из бассейна Тарима и Цайдама, откуда вселялись только формы, способные преодолеть высокогорные хребты, и, наконец, из Индии и Индокитай вверх по речным системам.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С., 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. 3.— В кн.: Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР, 30, М.—Л.: Изд-во АН СССР, 929—1382.
- Догель В. А., Гвоздев Е. В., 1945. О желательности упразднения особой Нагорно-Азиатской подобласти в зоогеографии рыб.— Изв. АН КазССР, сер. зоол., 4, 49—52.
- Иzzатуллаев З. И., 1980. Двустворчатые моллюски семейства Corbiculidae Средней Азии.— Зоол. ж., 59, 8, 1130—1136.— 1982. Моллюски семейства Bithyniidae (Gastropoda, Pectinibranchia) Средней Азии.— Там же, 61, 3, 336—340.
- Старобогатов Я. И., 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов Земного шара. Л.: Наука, 1—372.
- Старобогатов Я. И., Василенко С. В., 1979. К систематике пресноводных крабов семейства Potamidae (Crustacea, Decapoda, Brachyura) Средиземноморья и Передней Азии.— Зоол. ж., 58, 12, 1790—1801.
- Старобогатов Я. И., Иzzатуллаев З. И., 1980. Моллюски семейства Melanoididae (Gastropoda, Pectinibranchia) Средней Азии и сопредельных территорий.— Зоол. ж., 59, 1, 23—31.
- Толстикова Н. В., 1976. Моллюски древних озер Зайсанской впадины (юго-восточный Казахстан, мел, палеоген, миоцен).— В кн.: Ископаемые пресноводные моллюски и их значение для палеолимнологии. Л.: Наука, 57—256.
- Banarescu P., 1975. Principles and problems of zoogeography.— Belgrad, 1—214.
- Berg L. S., 1912. Zusammensetzung und Herkunft der Fischfauna des Amur-Flusses mit Bezug auf die Frage von den zoogeographischen Regionen für die Süßwasserfische.— Zool. Jahrb., Syst. 32, 6, 475—520.

Институт зоологии и паразитологии
АН Таджикской ССР (Душанбе),
ЗИН АН СССР (Ленинград)

Поступила в редакцию
12 декабря 1983 г.

ZOOGEOGRAPHIC CHARACTERISTICS OF THE FRESHWATER MOLLUSCS IN CENTRAL ASIA AND THE PROBLEM OF VALIDITY OF THE MOUNTAIN-ASIAN SUBREGION OF THE PALEARCTIC

Z. I. IZZATULLAEV, Ya. I. STAROBOGATOV

Institute of Zoology and Parasitology, Academy of Sciences of the Tadjik SSR (Dushanbe), and Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad)

Summary

A new scheme of zoogeographic division of the inland waters of Central Asia (USSR and adjacent territories) is based on the analysis of the malacofauna composition and distribution. There is no common faunistic center in this region but there are three independent ones: Tarimian, Sogdian, and West-Mongolian. Besides, the species of the main centers of the European-Siberian subregion are widely distributed diminishing in number from the west to the east. All these facts make us to renounce the isolation of the Mountain-Asian subregion and include this territory in the European-Central-Asian subregion of the Palearctic, dividing it into three superprovinces and 14 provinces (see the map). The distribution of fishes agrees fairly well with the proposed scheme. The history of the regional malacofauna is briefly described.