

ности управления этими процессами и в то же время требует выработки критериев социальной оценки — степени соответствия состояния озер интересам рационального природопользования (Константинов, 1981, 1983).

Итак, многообразие экосистем озер является результатом эволюции озер в конкретных условиях окружающей среды, воздействия на них всей совокупности зональных и аazonальных факторов. Это многообразие возрастает в результате антропогенного изменения водных экосистем. В настоящее время актуальными являются как проблемы выявления закономерностей формирования экосистем в зависимости от ландшафтных условий, так и проблемы перестройки водных экосистем в результате антропогенного воздействия на основе детального изучения процессов накопления вещества в озерах. Учет этих важнейших факторов развития озер позволяет обоснованно судить о том, что приводит к изменению состояния озера — изменение внешних условий или процессы, происходящие в самом озере при относительно постоянных условиях.

#### Глава 4

#### ФАУНА ОЗЕР КАК ИСТОЧНИК СВЕДЕНИЙ ОБ ИХ ИСТОРИИ

В литературе имеются многочисленные сведения по биогеографии озер, истории формирования и развития их флоры и фауны. Эти сведения чрезвычайно важны для выяснения истории озер. Наибольшее значение имеют три раздела биогеографии континентальных водоемов: учение о разновременности вселения организмов в континентальные водоемы, систематическая (биотагенетическая) биогеография и экологическая биогеография. Использование идей и методов каждого из этих разделов биогеографии позволяет выявить различные стороны истории озер.

Разновременность вселения организмов в континентальные водоемы рассматривается во многих работах. Хорошо известно, что часть организмов проникла в континентальные водоемы из моря, где когда-то жили их предки, тогда как другая вселилась с суши. Первых принято называть первичноводными, вторых — вторичноводными. Примером последних могут служить многочисленные водные насекомые, а также легочные моллюски.

У первичноводных организмов разновременность вселения из моря можно проследить по ряду особенностей и в первую очередь по степени их таксономического родства с морскими формами и по степени освоения группой разнообразия условий, имеющих в континентальных водоемах. Подразделение пресноводных моллюсков на этой основе было разработано Г. Г. Мартинсоном (1958, 1967) и Я. И. Старобогатовым (1970). Нечто подобное (хотя

и с использованием других терминов) разработали Майерс (Myers, 1938, 1949) и Банареску (Banarescu, 1975). Я. И. Старобогатов и П. Банареску пытаются распространить принятые ими схемы на все группы первичноводных животных.

Рассмотрим сначала схему Мартинсона—Старобогатова, введя в нее некоторые добавления в связи с накоплением новых фактов. Самые первые вселенцы в континентальные водоемы из моря (археолимнические организмы) проявляют самые слабые таксономические связи с морскими организмами. Чаще такие связи вообще отсутствуют. Так, среди одноклеточных пресноводных фотосинтезирующих организмов, обычно называемых водорослями, имеются целые таксоны высокого ранга (у ботаников они зовутся отделами и по рангу примерно соответствуют типам в зоологии), совершенно не представленные в море. К их числу относятся отделы *Cryptophyta*, *Vacuoliariphyta*, *Eustigmatophyta*, *Euglenophyta* и некоторые другие. Выявление их связей с морскими организмами будет одновременно и выявлением связей между отделами. В сущности, почти не связан с морскими организмами и класс зеленых водорослей *Euchlorophyceae*. Его морские представители попали в море уже из пресных вод (Виноградова, 1984). Кроме водорослей к этой же категории, возможно, относятся и некоторые группы простейших, таксономические связи которых обсуждать еще труднее.

В экологическом отношении названные выше организмы освоили практически все разнообразие условий в континентальных водоемах, а в географическом широко распространены по всем континентам. Правомерно предположить (палеонтологических данных по этим группам нет), что археолимнические организмы вселились в континентальные водоемы до девона и прошли в них длительную эволюцию. Одна из наиболее характерных особенностей археолимнических организмов заключается в том, что они в активном (вегетирующем) состоянии гаплоидны, а диплоидны у них лишь покоящиеся стадии.

Организмы второй группы (палеолимнические) проявляют лишь слабое родство с морскими. Это крупные таксоны, обитающие исключительно в пресных водах (или лишь вторично проникающие в море). К их числу относятся классы и подклассы: мшанки класса *Phylactolaemata*, коловратки подкласса *Eurotatoria*, листоногие раки — *Phyllopoda*; отряды, представленные почти исключительно в пресных водах: отряд *Naidomorpha* (из малощетинковых червей); хорошо обособленные семейства или группы семейств: *Spongillidea* (из губок), *Hydridae* (из гидроидных), надсемейство *Cypridacea* (из ракушковых ракообразных), надсемейство *Viviparoidae*, *Valvatoidea*, *Piloidea*, *Bithynioidea* (из брюхоногих моллюсков), надсемейство *Pisidioidea* (из двустворчатых моллюсков). Из рыб в эту категорию попадают только двоякодышащие да, вероятно, *Amia*, тогда как все остальные пресноводные группы несомненно вселились в континентальные водоемы (вопреки распространенному мнению) не ранее мезозоя. Но отдельные таксоны рыб, например некоторые *Cyprinidae*, во многом

похожи по адаптивной характеристике на формы этой группы. Палеолимнические организмы почти столь же полно освоили условия жизни в континентальных водоемах, как и археолимнические формы, и распространены почти столь же широко. Они вселялись в континентальные водоемы в течение длительного отрезка времени, с девона по пермь, причем для тех групп, остатки которых можно встретить в ископаемом состоянии (например, ракообразные или моллюски), это во многих случаях строго доказано.

Третью группу (мезолимнические организмы) составляют виды, относящиеся к семействам, близким к морским или даже к обособленным родам морских семейств. Из брюхоногих моллюсков сюда относятся семейства *Pirgulidae*, *Litoglyphidae*, *Baicaliidae*, *Benedictiidae*, *Horatiidae*, *Melanopsidae*, *Thiaridae*, *Melanoididae*, *Pachychilidae* и другие, а также род *Theodoxus*; из двустворчатых — наяды (надсемейства *Unionoidea*, *Etherioidea*, *Mullerioidea*), роды *Dreissena*, *Corbiculina* и *Corbicula*; из губок — *Lubomirskiidae*; из мшанок — пресноводные представители *Gymnolaemata*; из ракушковых ракообразных — пресноводные представители надсемейства *Cytheracea*; из высших раков — некоторые бокоплавы и равноногие раки, в частности семейства *Gammaridae* и *Asellidae*; из рыб — многие пресноводные семейства *Cyprinidae*, *Esocidae* и другие, а также *Acinenseridae*, *Salmonidae*, *Cichlidae*. Представители этой группы обитают лишь в немногих типах континентальных водоемов, поскольку для них необходимо высокое содержание кислорода в воде и относительное постоянство температуры. Благоприятные условия для своей жизни они находят на быстрых участках рек, в подземных водах, родниках и крупных озерах. Мезолимнические организмы вселились в континентальные водоемы в мезозое и в начале кайнозоя. Ареалы представителей этой группы часто поясные.

Поскольку вселение представителей этой группы произошло относительно недавно, следы вселения еще не стерлись. Это позволяет определить степень связи ее представителей с морскими родичами и разделить мезолимническую группу по времени вселения на три подгруппы, обозначаемые греческими буквами  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\gamma$  (соответственно последние будут самыми молодыми). Из перечисленных выше групп моллюсков  $\alpha$ -мезолимническими будут наяды — *Melanopsidae*, *Thiaridae*, *Melanoididae*, *Pachychilidae*;  $\beta$ -мезолимническими — остальные 5 перечисленных семейств брюхоногих, а  $\gamma$ -мезолимническими — *Theodoxus*, *Dreissena*, *Corbiculina*, *Corbicula*. Первые из них имеют широкие ареалы, подобные ареалам палеолимнических форм, и наименее требовательны к кислороду и постоянству температуры; последние имеют узкие ареалы и отличаются наибольшей требовательностью.

Четвертую группу (неолимнические организмы) составляют отдельные роды (чаще даже монотипические) или виды морских семейств. Из брюхоногих моллюсков — это представители семейств *Tecturidae*, *Neritidae* (кроме *Theodoxus*), *Buccinidae*, *Potamididae*, *Irawadiidae* и другие. Из двустворчатых — *Septiferidae*,

*Lymnocypridae*, *Corbiculidae* (кроме *Corbiculina* и *Corbicula*), *Dreissenidae* (кроме *Dreissena*), *Aloididae*, *Glaucomyidae* и др. К этой же группе относятся почти все пресноводные представители высших раков (кроме *Gammaridae* и *Asellidae*), из рыб — пресноводные представители семейств *Serranidae*, *Gadidae*, *Anguillidae*. В связи с недолгим существованием в континентальных водоемах представители этой группы наиболее требовательны к содержанию кислорода и постоянству температуры. Они вселялись в континентальные водоемы начиная с позднего палеогена. Их ареалы приурочены к зонам кайнозойских трансгрессий моря, причем заметна определенная приуроченность родов и групп родов к океаническим бассейнам. Так, в тропиках одни из родов этой группы тяготеют к берегам Тихого океана и Вост-Индии, другие — к обоим берегам Атлантики. Как и предыдущую группу, эту также можно разделить по времени вселения на  $\alpha$ -,  $\beta$ - и  $\gamma$ -неолимитическую подгруппы.

Схема Майерса—Банареску основана исключительно на отношении рыб к солености. Первоначально Майерс выделял 3 группы: строго пресноводных (*Primary division*), не строго пресноводных (*Secoudary division*) и периферических — солевыхосливных (*Peripheral division*). Позже Банареску разделил третью группу на 4: диадромных (*diadromous*), викарирующих (*vicarious*), комплиментарных (*complimentary*) и спорадических (*sporadic*). Однако поскольку отношение к солености в пределах одной группы связано с временем вселения, между обеими схемами наблюдается определенное соответствие. Исключение составляет только категория диадромных, выделенная совсем на ином принципе (наличие миграций из моря в реки или обратно). В нее попадают как мезолимитические рыбы (например, осетровые), так и неолимитические (угри).

Соответствие обеих схем можно видеть из следующего сопоставления

Старобогатов, 1970	Banarescu, 1975	
Археолимитические	—	
Палеолимитические	—	
$\alpha$ -мезолимитические	Primary	
$\beta$ -мезолимитические	Secondary	
$\gamma$ -мезолимитические		
$\alpha$ -неолимитические	Vicarious	} Peripheral
$\beta$ -неолимитические	Complimentary	
$\gamma$ -неолимитические	Sporadic	

Главная трудность при отнесении разных групп организмов к определенным категориям предлагаемых классификационных схем заключается в различии осморегуляторных способностей у представителей разных систематических групп. Как правило, чем слабее развиты осморегуляторные способности, тем более четко разграничены приведенные выше категории. Наиболее резко они разграничены у губок, слабее (но все же достаточно за-

метно) — у моллюсков, еще более слабо — у ракообразных; наконец, у рыб границы наименее четки. Именно поэтому для детальной группировки всех пресноводных животных необходимы тщательные исследования осморегуляторных способностей и типов осморегуляции у представителей разных групп.

С той же осморегуляторной способностью косвенно связаны и приспособления к размножению и выведению молоди, прежде всего потому, что на ранних стадиях онтогенеза осморегуляторные приспособления более слабы, а сами организмы более чувствительны к несвойственной для их развития солености среды. В этой связи можно отметить, что яйцекладущим палеоолиминым брюхоногим свойственны кладки с прозрачными слизистыми оболочками, тогда как мезо- и неоолиминым — кладки с плотной кожистой оболочкой. Некоторым мезоолиминым брюхоногим свойственна пелагическая личинка (например, *Stenomelania*, по: Morrison, 1954) Палеоолиминые двустворчатые моллюски вынашивают молодь до того возраста, когда она становится способной жить самостоятельно, напротив, у мезо- и неоолиминых имеется пелагическая или паразитическая личинка. Паразитизм последней на рыбах вызван, по-видимому, прежде всего необходимостью пребывать в среде определенной солености, что доказывается тем, что глосидии наших обычных наяд, не прикрепившиеся к рыбе, быстро гибнут в пресной воде, тогда как при солености несколько выше 5 ‰ они могут выживать заметно дольше (Хлебович, 1974) Легко видеть, что принадлежность организма к одной из групп предлагаемой выше схемы во многом определяет главные особенности его экологии и распространения.

Поскольку предлагаемое деление основано на времени вселения и длительности эволюции в континентальных водоемах, следует считать, что в позднем палеозое только что вселившиеся в пресные воды организмы вели себя так, как ныне неоолиминые; позже, с триаса по палеоген, — как ныне мезоолиминые, и только с палеогена они приобрели нынешние свойства палеоолиминых форм. Из этого, в частности, следует, что формы, которые в мезозое вели себя как мезоолиминые, не могут считаться предками современных мезоолиминых форм.

При изучении истории озер это деление может дать довольно полезную информацию. Относительно мелкие озера с развитыми береговыми зарослями заселяются из первичноводных форм исключительно архео- и палеоолимиными. То же происходит и с крупными, лишенными зарослей озерами, если они находятся далеко за пределами распространения мезо- и неоолиминых форм. Напротив, если мезоолиминые формы могут попасть в них, то они получают явное преимущество перед палеоолимиными, связанное прежде всего с кислородным и температурным режимом озера. Так, в оз. Амик в Сирии роль мезоолиминых моллюсков уже весьма заметна.

На севере Европы в водосборных бассейнах Балтийского и Северного морей широко распространен небогатый неоолими-

ский комплекс, обычно называемый комплексом «ледниковых реликтов» (к нему обычно относят и один мезолимнический вид *Pallasea quadrispinosa*). Этот комплекс у нас на Северо-Западе достаточно широко представлен в олиготрофных озерах. Тот факт, что бедность таких озер мезолимническими видами объясняется прежде всего трудностью их попадания в эти озера, хорошо иллюстрируется успешной акклиматизацией байкальского эндемика — мезолимнического вида *Gmelinoides fasciatus* (Мицкевич, 1984).

Еще более разительным становится соотношение между палео- и мезолимническими видами в гигантских озерах, существующих длительное геологическое время. В ходе развития такого озера идет эндемическое видообразование, в результате которого получают группы близких видов. При этом мезолимнические группы явно обгоняют по числу видов палеолимнические. Достаточно сказать, что в Охридском озере из примерно 70 видов моллюсков только 15 палеолимнических. Подобная же картина наблюдается и в Байкале, где *Baicaliidae* и *Benedictiidae* (насчитывающие вместе свыше 50 видов и подвидов) составляют мезолимнический комплекс, а *Valvatidae*, *Sphaeriidae* и *Pisidiidae* (вместе около 20 видов и подвидов) — палеолимнический комплекс моллюсков. Еще более выразительна фауна бокоплавов Байкала: свыше 100 видов и все мезолимнические. И таких примеров можно привести множество. Мезолимнические формы преобладают и в гигантских современных озерах (Танганьика, Ньяса, Титикака, озера системы р. Малили на о-ве Сулавеси), и в отложениях ныне не существующих озер (плиоценовое озеро в Паннонской низменности, мио-плиоценовое озеро в Чуйской котловине на Алтае). При этом об эндемическом видообразовании можно судить по наличию «букетов» близких видов, поскольку при большой скорости видообразования, наблюдающейся в подобных случаях, мы видим группы незначительно различающихся между собой близких видов. Это один из признаков, позволяющих определить длительность существования крупного озера (Попова и др., 1970). Таким образом, использование данных о разновременности вселения организмов в континентальные водоемы связано с точной идентификацией остатков в озерных отложениях и оценкой их положения в предлагаемой выше схеме.

Вторичноводные организмы тоже вселялись в континентальные водоемы разновременно. До сих пор никем не предлагалась их классификация, аналогичная приведенным выше. А между тем такая классификация и полезна, и имеет право на существование. Подойдем к ней с тех же позиций, что и в предыдущем случае. Однако поскольку до перми или, самое раннее, до карбона вселения наземных организмов в континентальные водоемы не происходило, то общее число категорий будет меньшим.

В первую группу мы выделим формы, систематически обособленные от соседних на довольно высоком уровне. Тут будет и отряд *Lymnaeiformes* (= *Hygrophila*) из легочных моллюсков, водные представители отряда *Lumbricomorpha* из малощетинковых чер-

вей, водные челюстные пиявки и ряд отрядов (поденки, веснянки, стрекозы) и подотрядов насекомых (например, подотряд водных клопов), а также хорошо обособленные от соседних семейства двукрылых насекомых *Blepharoceridae*, *Deuterophlebiidae*, *Chironomidae*, *Ceratopogonidae*. Они или приспособлены ко всему разнообразию условий жизни в континентальных водоемах и тогда распространены весьма широко, или, напротив, живут только в чистых, богатых кислородом водоемах. Эту группу мы предлагаем назвать мезолимнофильными организмами. Они проникали в континентальные водоемы на протяжении длительного отрезка времени — от карбона и перми до начала палеогена. Часть из них заселила водоемы с неблагоприятным кислородным режимом, что стало возможным или благодаря сохранившемуся воздушному дыханию, или путем выработки гемоглобина для распределения кислорода по тканям тела, или иными способами. Другая часть мезолимнофильных организмов приспособилась к жизни в богатых кислородом озерах. Когда с появлением водных покрытосеменных режим крупных озер резко изменился, они перешли к жизни в проточных водоемах, подчас с очень быстрым течением, как, например, *Blepharoceridae*. В пределах широкоприспособленных групп с изменением режима малых озер на рубеже кайнозоя также возникло разделение на архаичные группы (подсемейства, роды), оставшиеся оксифильными и ставшие реофильными, и более молодые, приспособившиеся к жизни в зарослях покрытосеменных водных растений (Калугина, 1980; Калугина, Жерихин, 1975).

Вторую группу составляют формы, проявляющие близкую систематическую связь с сухопутными родичами. Это, в частности, водные представители короткоусых двукрылых, водные бабочки и некоторые другие группы. Все они или облигатные обитатели растений или обитатели крайне мелководных участков водоемов (с глубиной порядка первых сантиметров). Эти группы, как правило, сохраняют воздушное дыхание. Их мы предлагаем назвать неолимнофильными. Они вселились в континентальные водоемы в кайнозое, когда в водоемах распространились и получили значительную продукционную роль покрытосеменные растения.

При анализе истории озер подразделение вторичноводных организмов можно использовать вполне аналогично подразделению первичноводных форм, с той лишь оговоркой, что параллельно полезно привлечь данные по общей экологической характеристике той подгруппы, куда относится интересующий нас вид.

Несколько иную информацию для изучения истории озер дает подход с позиций систематической (биотагенетической) биогеографии.

В основе анализа должна лежать схема зоогеографического районирования континентальных водоемов по систематическому (это важно подчеркнуть) составу их фаун. Такие схемы разрабатывались на нескольких группах водных животных, в частности, для территории нашей страны и сопредельных регионов по рыбам — Л. С. Бергом (1909, 1934а, 1949), по ручейникам —

А. В. Мартыновым (1923; 1924), по моллюскам — В. И. Жадиным (1933, 1938, 1952), Я. И. Старобогатовым и Э. А. Стрелецкой (1976), Я. И. Старобогатовым (1970; Starobogatov, 1983), И. М. Москвичевой (1973), З. И. Иззатуллаевым и Я. И. Старобогатовым (1985), по стрекозам — Б. Ф. Бельшевым (1973), Б. Ф. Бельшевым и А. Ю. Харитоновым (1981, 1983). Разумеется, схемы, разработанные разными авторами на разных объектах, довольно заметно различаются. Однако причины этих различий сводятся к трем основным:

1) различия в вагиальности разных групп организмов; влияние этих различий уже обсуждалось (Старобогатов, 1970);

2) субъективные различия в оценке зоогеографических фактов;

3) недостаточно четкое разграничение методов и подходов систематической и экологической биогеографии; следует указать на необходимость крайне четкого разграничения этих двух направлений (Старобогатов, 1982).

Если к разным группам подойти с одними методологическими приемами, то разница становится довольно слабой и оказывается связанной исключительно с разницей в вагиальности (Иззатуллаев, Старобогатов, 1985) или, в крайнем случае, с преобладанием в одной из групп (например, бокоплавы) мезо- и неолимитических видов, распространенных заметно уже, чем палеолимитические. Далее мы будем исходить из наиболее детальной и дробной схемы зоогеографического районирования континентальных водоемов СССР, основанной на изучении моллюсков (Старобогатов, 1970), и анализа истории малакофауны, базирующегося на этой схеме. Эта схема (рис. 1) несколько изменена по сравнению с опубликованной в 1970 г. в связи с более поздними работами и накоплением новых данных.

В основу схемы положены следующие общие принципы. За провинцию принят минимальный выдел систематической биогеографии (Старобогатов, 1982), т. е. такой максимальный участок территориального объединения континентальных акваторий, который не пересекается ни одной границей фактического ареала, не считая тех границ, которые совпадают с соответствующими границами потенциального ареала. Провинции объединяются в надпровинции. За основу такого объединения на территориях, подвергшихся опустошению в результате плейстоценового похолодания и оледенения, взято преобладание во всех объединенных выделах видов одного фаунистического центра (в понимании Lattin, 1967). В районах, не подвергшихся плейстоценовому опустошению, дело обстоит несколько иначе. Там из-за непрерывного развития фауны практически в каждом минимальном выделе есть свой небольшой фаунистический центр, где сформировались эндемики провинции. Однако это не мешает усматривать связи со старым главным фаунистическим центром. Поэтому здесь провинции объединяются в надпровинции по преобладанию видов, связанных непосредственно или косвенно с главным фаунистическим центром.



Надпровинции объединяются в подобласти, для каждой из которых характерно наличие общего для подобласти фаунистического центра, так что в любом районе подобласти представлен хотя бы один вид этого центра, и наличие заметного числа видов, принадлежащих к центрам сопредельных областей (переходный характер подобласти). Подобласти объединяются в область по наличию главного для нее фаунистического центра (условие аналогичное приведенному выше для подобласти) и самобытной истории развития фауны, что обуславливает значительный эндемизм на родовом, а подчас и семейственном уровне.

В пределах Северной Евразии можно выделить следующие основные подразделения зоогеографического районирования континентальных водоемов: 1) Палеарктическая область; 2) Амурская и Японская подобласти Сино-Индийской области; 3) Байкальская область; 4) Понто-Каспийская солоноватоводная область.

В связи с особым положением озера Каспий, почти всеми рассматриваемого как море из-за гигантских размеров и солоноватой воды и совершенно особой истории, связанной с историей Черного моря, история фауны последней области здесь не рассматривается.

На обширных территориях севера Евразии к концу эоцена сформировалось четкое разграничение европейской и восточноазиатской пресноводной фаун. При этом Казахстан и юг Западной Сибири были населены восточноазиатской фауной, а европейская фауна не распространялась на восток дальше Урала. По-видимому, такое разграничение фаун было связано с тем, что на протяжении значительной части палеогена существовал западносибирский эпиконтинентальный морской бассейн и продолжающий его к югу Тургайский пролив. Восточноазиатская фауна успела к этому времени довольно сильно дифференцироваться. Образовался западносибирский ее вариант, характерный для юга Западной Сибири и Казахстана, другой был распространен на Дальнем Востоке, на севере Китая и в Японии и, наконец, третий, о котором известно очень мало, занимал Восточную Сибирь и северо-восток Азии. Европейская фауна была в это время не столь разнородна и делилась лишь на южный (средиземноморский) и северо-европейский варианты.

В олигоцене началось проникновение европейской фауны на восток, прежде всего в Центральную Азию. При этом шло взаимодействие форм, принадлежащих к западносибирскому варианту восточноазиатской фауны, европейских вселенцев и коренной (особенно для восточных районов Центральной Азии) китайской фауны.

Фауна Западной Сибири достигла к плиоцену максимального расцвета, и здесь сформировался ряд эндемичных родов *Tuberunio*, *Sculptunio*, *Heterunio*, *Limnoscapha* и др., причем на востоке эта фауна заходила и в западную Монголию. В результате такого вселения сформировались смешанные комплексы центральноазиатской фауны, заключающие ныне как эндемиков восточноазиатского происхождения (виды рода *Boeoeolona*), так и эндеми-



ков европейского происхождения. Следует отметить, что на юге (бассейн Амударьи) происходило вселение видов средиземноморского варианта, а на севере (бассейны Балхаша и Тарима) — североазиатского варианта европейской фауны. Больше всех пострадал западносибирский вариант восточноазиатской фауны, от которого уцелели ныне лишь жалкие остатки, преимущественно в Западной Монголии. К началу плиоцена юг Западной Сибири и Казахстан еще больше пополняется европейскими видами — *Borysthenia pronaticina*, *Bithynia tentaculata*, *Anisus leucostoma*, *Planorbis planorbis*, *Pisidium amnicum*.

В Центральной Азии ранний плиоцен был, по-видимому, временем наибольшего увлажнения, что содействовало широкому рас-

Рис. 1. Систематико-зоогеографическое районирование континентальных водоемов севера Евразии на основе фауны моллюсков.

*a—в* — границы соответственно областей, подобластей, провинций. *Цифры* — номера провинций.

**Палеарктическая область. Европейско-Центральноазиатская подобласть. Североазиатская надпровинция.** Провинции: 1 — Балтийская, 2 — Северодвинская, 3 — Мезенская, 4 — Печорская, 5 — Окско-Донская, 6 — Средневожская, 7 — Прикаспийская, 8 — Иртышская.

**Западноевропейская надпровинция.** Провинции: 9 — Пиренейская, 10 — Аппенинская, 11 — Алжирская, 12 — Марокканская.

**Динарская надпровинция.** Провинции: 13 — Истрийская, 14 — Черногорская, 15 — Эпирская, 16 — Пелопонесская.

**Причерноморская надпровинция.** Провинции: 17 — Среднедунайская, 18 — Северопричерноморская, 19 — Среднеднепровская, 20 — Южнопричерноморская, 21 — Терская, 22 — Вардарская.

**Восточноевропейская надпровинция.** Провинции: 23 — Киликийская, 24 — Оронская, 25 — Иорданская.

**Переднеазиатская надпровинция.** Провинции: 26 — Ирано-Анатолийская, 27 — Месопотамская, 28 — Куринская, 29 — Копетдагская, 30 — Большебалханская.

**Среднеазиатская надпровинция.** Провинции: 31 — Согдийская, 32 — Ферганская, 33 — Иссык-Кульская, 34 — Памирская, 35 — Тибетская.

**Центральноазиатская надпровинция.** Провинции: 36 — Приаральская, 37 — Балхашская, 38 — Зайсанская, 39 — Таримская, 40 — Шайдамская, 41 — Эдзинская, 42 — Ордосская.

**Западно-южномонгольская надпровинция.** Провинции: 43 — Убсунурская, 44 — Дзабханская.

45 — Охридская подобласть (береговая, мелководная, сублиторальная, профундальная провинции).

**Сибирская подобласть. Среднесибирская надпровинция.** Провинции: 46 — Ангарская, 47 — Хубсугульская, 48 — Орхонская, 49 — Среднеисейская, 50 — Нижнеисейская, 51 — Среднеобская, 52 — Нижнеобская, 53 — Алтае-Саянская, 54 — Тувинская, 55 — Ленская.

**Североазиатская надпровинция.** Провинции: 56 — Яно-Колымская, 57 — Пенжинская, 58 — Охотская, 59 — Удская, 60 — Тугурская, 61 — Верхнезейская, 62 — Восточнокамчатская, 63 — Западнокамчатская, 64 — Северосахалинская, 65 — Чаунская, 66 — Амгузская, 67 — Колочинская, 68 — Уэленская, 69 — Анадырская, 70 — Крестовская.

71 — Байкальская область (Южнобайкальская, Западнобайкальская, Восточнобайкальская, Северобайкальская мелководные провинции; Северо-среднебайкальская и Южнобайкальская супраабиссальные провинции; Псевдоабиссальная провинция).

**Синиоиндийская область. Амурская подобласть.**

**Амурская надпровинция.** Провинции: 72 — Уссурийская, 73 — Хабаровская, 74 — Аргунь-Зейская, 75 — Орельская, 76 — Амгузская.

**Корейско-Желтоморская надпровинция.** Провинции: 77 — Комаровская, 78 — Сунгарийская, 79 — Корейская, 80 — Ляохейская.

**Японская подобласть.** Провинции: 81 — Анивская, 82 — Хонсюская, 83 — Биванская.

**Китайская подобласть:** 84 — Хуанхейская провинция.

**Индонезийская подобласть.** Провинции: 85 — Гильмендская, 86 — Индская.

селению ряда видов — от Прибалхашья, средней Сырдарьи и верховьев Оби и Иртыша на западе до бассейна Эдзин-гол, Ордоса и Цайдама на востоке. Об этом свидетельствует прежде всего палеарктический характер малакофауны большей, верхней части бассейна Хуанхэ. Очевидно, верховья великих китайских рек в то время еще не были связаны со своими теперешними низовьями. Плиоценовая фауна Восточной Сибири и северо-востока Азии достоверно пока неизвестна, однако по миоценовым находкам (Попова, 1981) можно предполагать, что она походила на современную фауну Приамурья и Приморья, но была более обогащена китайскими и рядом восточноазиатских мезолимнических форм.

В Европе в это время происходило более полное разделение основных вариантов европейской фауны. Север (от Атлантики до Урала) заняла североевропейская фауна, составившая в дальнейшем основу североевропейского (основного для Палеоарктической области) фаунистического центра. На юге сформировались два центра — средиземноморский и переднеазиатский, первоначально достаточно близкие друг к другу по систематическому составу фауны. Для этих центров характерны такие роды, как *Pseudunio*, *Potomida*, *Leguminaria*, *Melanopsis*.

В Паннонской низменности после того, как возникшее там гигантское озеро опреснилось, сформировался свой среднедунайский центр, за счет которого ныне в значительной степени сформированы малакофауны бассейна Дуная и Причерноморья, а также запада Балканского полуострова.

Похолодание в конце плиоцена и далее в плейстоцене привело к вымиранию многих видов и групп южного происхождения. Фауна, населяющая Восточную Сибирь и северо-восток Азии, была оттеснена в бассейн Амура и имеет разный характер в разных его частях (в связи с различием климатических условий). Фауна рек Приморья менее тесно связана с фауной Амура, чем с фауной рек п-ова Корея и р. Ляохэ. Кое-какие виды восточноазиатского происхождения тем не менее остались в Восточной Сибири и в бассейне Охотского моря. Это прежде всего виды рода *Bareoelona*, виды рода *Kolhymorbis*, а также представленные в бассейне Тугура виды рода *Juga*. Одновременно на их место проникают палеарктические виды *Planorbis planorbis*, *Anisus leucostoma*, *A. contortus* и некоторые другие. Виды восточноазиатского происхождения сохраняются также на Камчатке (например, *Lymnaea tumrokenensis*), но к ним там, и в еще большей степени на Чукотке, добавляются пришельцы из Нearerктики — *Lymnaea nuttaliana*, *L. atkaensis*, *L. randolphi* и др.

От западносибирского варианта восточноазиатской фауны почти ничего не осталось, кроме немногих эндемиков и субэндемиков Восточной Сибири и западной Монголии.

В периоды, следующие за таянием покровных ледников, наблюдаются две основные тенденции. Виды, перенесшие ледниковую эпоху на свободных от оледенения пространствах Сибири, расселяются в западном направлении. Они распространяются по только

что освободившейся от ледника зоне и составляют основную часть малакофауны нижнего Приобья, заметную (хотя и не основную) часть малакофауны бассейна Печоры, а их единичные представители проникают на восток до Скандинавии и предальпийских озер. Противоположный поток европейских (точнее североамериканских) форм идет через южную часть Западной Сибири и Северный Казахстан на восток. В результате этого фауна бассейна Иртыша целиком североамериканская, с немногими эндемиками, а в фауне Горного Алтая североамериканские элементы составляют значительную долю. Некоторые из них распространились по Евразии столь широко, что доходят до Камчатки.

На протяжении плейстоцена происходили серьезные изменения водоразделов речных бассейнов. В районах покровного оледенения перестройка гидросети была вызвана подпором талых вод ледником и, в связи с этим, необходимостью выработки нового русла. В Восточной Сибири, где были только горные ледники, причины оказались сложнее: тут и обилие вод при таянии ледника, и подпоры в межгорных долинах, и размывающая работа верхних участков рек. Как бы то ни было, плейстоценовые изменения речных бассейнов вместе с расселением пресноводных организмов в периоды потеплений создали хорошо известную ныне картину фаунистической неоднородности речных бассейнов. Уже упоминалось, что иртышская и обская части обского бассейна столь различны по гидрофауне, что их приходится относить к разным подобластям. Верхняя Волга (выше Галичско-Чухломской возвышенности) по фауне существенно отличается от остальной части бассейна. Бассейн Дона делится на две фаунистически разные части Донецким Кряжем. Еще более показателен бассейн Днепра. Выше Смоленско-Московской гряды в нем обитает слегка обедненная североамериканская (балтийская) фауна, в низовьях (ниже бывших порогов) — нижнедунайская фауна, характерная для всего северного Причерноморья, а в промежутке от Смоленско-Московской гряды до бывших порогов — своеобразная смешанная фауна. Перестройки речных бассейнов европейской части СССР довольно подробно обсуждаются Д. Д. Квасовым (1975). В азиатской части СССР причины неоднородности речных бассейнов изучались меньше, но факты, накопленные зоогеографами, не менее разительны. Так, верхняя часть бассейна Зеи (выше г. Зея) населена палеарктической фауной с небольшой примесью амурского варианта синоиндийской фауны (3—4 вида), тогда как остальная часть бассейна этого притока Амура занята целиком амурским вариантом синоиндийской фауны.

Обмен с Неарктикой через Берингию сказался лишь в самых восточных районах. Доплейстоценовый обмен объясняет наличие нескольких неарктических видов вдали от Берингии — на Камчатке, а один вид распространился даже широко по Сибири. Однако основной набор неарктических видов сосредоточен на Чукотке и связан с обменом на протяжении плейстоцена.

В неогене северные районы Амурской и Японской подобластей

были заселены фауной, весьма близкой к современным фаунам южных районов этих подобластей. Плейстоценовое похолодание привело к вымиранию ряда теплолюбивых видов и вселению сюда некоторых видов с востока Палеарктики, что объясняет «переходный» характер этих районов. Бассейн Амура уже в плиоцене был полностью отделен от бассейнов рек Японского моря современными водоразделами, и поэтому фаунистический обмен тут был крайне ограничен. В периоды максимального похолодания амурская фауна сохранялась в бассейне Уссури, а в периоды потепления расселялась по всему Амуру. Этим объясняется богатство фауны бассейна Уссури (включая оз. Ханка) и крайняя бедность фаун верхней и самой нижней частей бассейна Амура, а также бассейна Амгуни.

Вопрос о происхождении фауны Байкальской области долгое время был предметом дискуссии (подробный обзор см.: Старобогатов, 1970). Резкая обособленность эндемичной фауны Байкала связана с тремя явлениями. Во-первых, с возникновением байкальской фауны на основе северного варианта синоиндийской и прежде всего ее мезолимнических элементов. Во-вторых, с длительным (вероятно, с конца миоцена) эндемическим развитием в озерах — предшественниках современного Байкала, что привело к образованию многочисленных «букетов» близких видов. И, в-третьих, с вымиранием синоиндийской фауны вокруг Байкала и заменой ее на весьма несходную с ней палеарктическую. Таким образом, если в миоцене байкальская фауна в какой-то мере напоминала современную китайскую (Мартинсон, 1961; Попова, 1981), то ныне она столь обособлена, что заслуживает выделения в самостоятельную область.

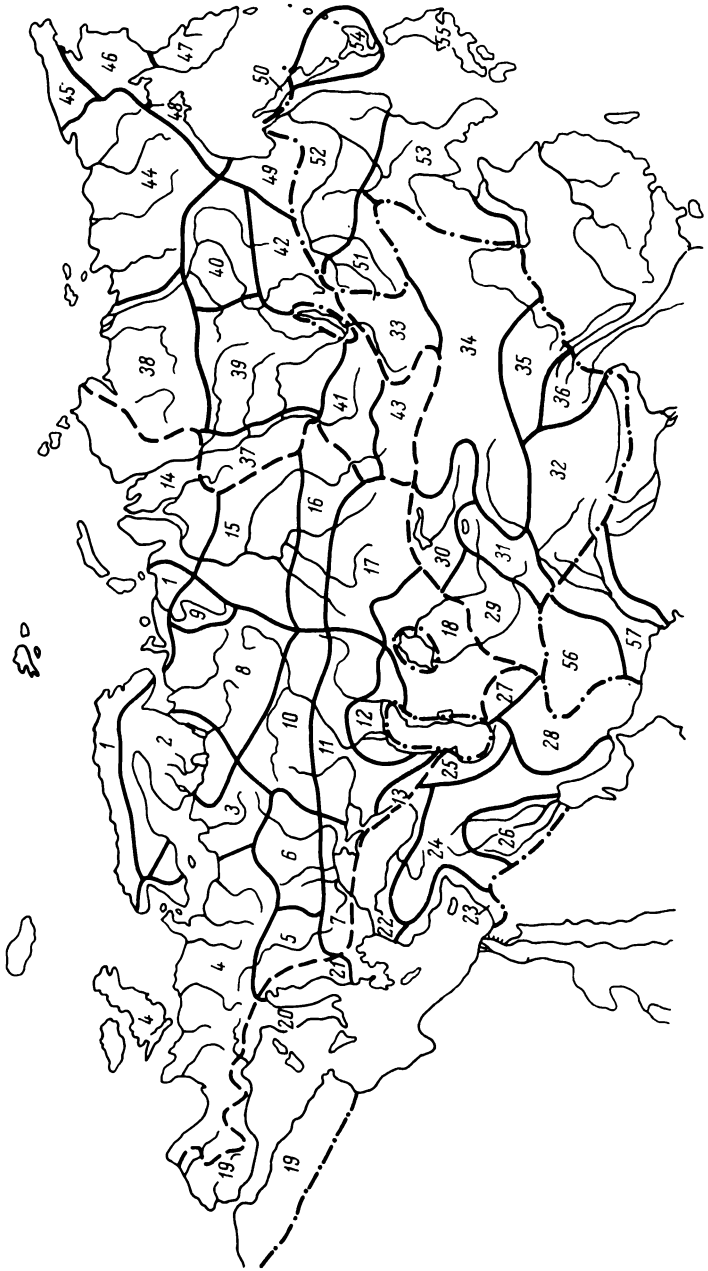
Данные систематической биогеографии, выработанные в рамках палеобιοгеографических исследований представления об истории формирования фаун, позволяют на древних озерах типа Байкала и на отложениях исчезнувших озер проследить общие закономерности смены фаун континентальных водоемов. На более молодых послеледниковых озерах можно проследить процесс фаунистического восстановления, продолжающийся и поныне. Этапы процесса в свете общей картины расселения фауны могут определить этапность в истории озер.

Третий возможный зоогеографический подход дает нам экологическая биогеография. Это направление отличается от систематической биогеографии прежде всего тем, что для него вид тем важнее, чем он в данном месте обильнее (тогда как для систематической все виды списка равноценны). Направление это применительно к континентальным водоемам до последнего времени оставалось неразработанным, тем более что и данные по обилию имелись лишь для ограниченного круга водоемов.

Карта (рис. 2) представляет собой первую попытку эколого-зоогеографического районирования севера Евразии на основе анализа распространения эколого-зоогеографических комплексов моллюсков и их относительного обилия. Под эколого-зоогеографическим комплексом мы понимаем совокупность видов, занимаю-

ших сходные биотопы и имеющих единый центр распространения. Таких комплексов по моллюскам удалось выделить 69, что, однако, не означает, что даже по этой группе они исчерпаны. Из них к озерам приурочены следующие:

- 1) североευропейский равнинный фитофильный;
- 2) североευропейский равнинный литореофильный;
- 3) североευропейский равнинный лимнофильный комплекс мягких грунтов;
- 4) средиземноморский фитофильный;
- 5) дунайско-причерноморский равнинно-низкогорный литореофильный;
- 6) дунайско-причерноморский равнинный речной комплекс мягких грунтов;
- 7) переднеазиатский предгорный фитофильный;
- 8) переднеазиатский предгорный литореофильный;
- 9) переднеазиатский предгорный озерно-речной комплекс мягких грунтов;
- 10) казахстанский галофильный;
- 11) центральноазиатский горно-предгорный фитофильный;
- 12) согдийский предгорный озерно-речной комплекс мягких грунтов;
- 13) южнотаджикский галофильный;
- 14) западномонгольский фитофильный;
- 15) восточносибирский предгорный фитофильный;
- 16) восточносибирский предгорный озерный комплекс мягких грунтов;
- 17) колымско-камчатский горно-предгорный фитофильный;
- 18) анадырский фитофильный;
- 19) охридский комплекс твердых грунтов;
- 20) охридский комплекс мягких грунтов;
- 21) аляскинский фитофильный;
- 22) алеутско-камчатский озерно-речной комплекс мягких грунтов;
- 23) амурско-приморский равнинный фитофильный;
- 24) амурский равнинный озерно-речной комплекс мягких грунтов;
- 25) приморский равнинный озерно-речной комплекс мягких грунтов;
- 26) курильский фитофильный;
- 27) курило-японский предгорный озерно-речной комплекс мягких грунтов;
- 28) индийский фитофильный;
- 29) южнобайкальский прибрежный литофильный;
- 30) северобайкальский прибрежный литофильный;
- 31) южнобайкальский прибрежный псаммофильный;
- 32) северобайкальский прибрежный псаммофильный;
- 33) южнобайкальский аргиллитофильный;
- 34) северобайкальский аргиллитофильный;
- 35) байкальский глубинный;
- 36) понтокаспийский реофильный комплекс твердых грунтов.





Остальные комплексы, не перечисленные выше, приурочены к проточным и мелким водоемам.

Распространение комплексов подчинено 4 основным биогеографическим законам — широтной зональности, биологической антимерии (проявляется у нас чаще в виде секторности распространения — Емельянов, 1974), вертикальной зональности (поясности) и провинциальности (подробнее об этих законах см.: Старобогатов, 1970). Так, североευропейский равнинный лимнофильный комплекс приурочен к зонам тайги, смешанных и лиственных лесов, а на юг заходит лишь по интерзональным ландшафтам речных долин. Восточносибирский предгорный фитофильный комплекс приурочен к холодным водоемам таежной зоны, преимущественно к зоне распространения вечной мерзлоты. Кроме того, он в какой-то мере избегает равнин и приурочен к поясу низкогорий. Подобные примеры можно было бы продолжить, но ясно, что четыре упомянутых выше закона четко определяют принадлежность основного ядра комплекса к определенному выделу или группе смежных выделов.

При взгляде на карту (рис. 2), а особенно при сопоставлении ее с предыдущей картой (рис. 1), бросается в глаза, что за преде-

---

Рис. 2. Эколого-зоогеографическое районирование континентальных водоемов севера Евразии на основе распространения комплексов моллюсков.

Обозначение границ то же, что и на рис. 1.

**Палеарктическая область. Североευропейско-Западносибирская равнинная подобласть.** Провинции: 1 — Североευропейская тундровая, 2 — Фенноскандинавская таежная, 3 — Балтийская лесная, 4 — Западноευропейская лесная, 5 — Дунайская степная, 6 — Днепровско-Днестровская лесная, 7 — Северопрichernоморская степная, 8 — Северо-восточноевропейская таежная, 9 — Печорская таежная, 10 — Центрально-восточноевропейская лесная, 11 — Юго-восточноевропейская степная, 12 — Прикаспийская полупустынная, 13 — Большешевкавказская горная, 14 — Ямало-Таймырская тундровая, 15 — Обская таежная, 16 — Обско-Иртышская лесная, 17 — Казахская степная, 18 — Турано-Приаральская пустынная.

**Средиземноморская субтропическая подобласть.** Провинции: 19 — Пиренейско-Магребская субтропическая, 20 — Аппенинская субтропическая, 21 — Динарская субтропическая, 22 — Эгейско-Южнопрichernоморская субтропическая, 23 — Восточноевропейская субтропическая, 24 — Ирано-Анатолийская горно-степная, 25 — Гирканская сухостепная, 26 — Месопотамская оазисная, 27 — Копетдагская горная, 28 — Восточноиранская пустынная.

**Центральноазиатская горно-предгорная подобласть.** Провинции: 29 — Согдийская оазисная, 30 — Прибалхашская полупустынная, 31 — Памиро-Тяньшаньская горная, 32 — Тибетская горно-пустынная, 33 — Центральномонгольская степная, 34 — Таримско-Южногобийская пустынная, 35 — Цайдамская горно-степная, 36 — Восточнотибетская горная.

**Восточносибирская горно-таежная подобласть.** Провинции: 37 — Енисейская таежная, 38 — Северосибирская тундровая, 39 — Среднесибирская горно-таежная, 40 — Якутская остепненная, 41 — Алтае-Саянская горная, 42 — Забайкальская таежная, 43 — Западномонгольская горно-степная, 44 — Яно-Колымская горно-тундровая, 45 — Чукотская тундровая, 46 — Анадырская тундровая, 47 — Камчатская горно-лесная, 48 — Охотская таежная, 49 — Удско-Тугурская таежная, 50 — Северсахалинская таежная.

**Сининдийская область. Амуро-Желтоморская низкогорно-равнинная подобласть.** Провинции: 51 — Верхнеамурская степная, 52 — Амурская лесная, 53 — Приморская лесная.

**Сахалино-Хонсюйская горная островная подобласть.** Провинции: 54 — Сахалино-Хоккайдская лесная, 55 — Хонсюйская субтропическая.

**Индомалайская тропическая подобласть.** Провинции: 56 — Гильмендская пустынная, 57 — Индская базисная.

Районирование Байкальской и Понтокаспийской областей не приведено.

лами зоны воздействия ледника и вод, образовавшихся при его таянии, границы выделов в обеих системах районирования совпадают или почти совпадают. Напротив, на основной территории, подвергшейся влиянию оледенения или по меньшей мере серьезного похолодания (например, Сибирь), границы резко расходятся. Тут в полную меру проявляется зональный характер распространения комплексов, а также действие на них остальных основных биогеографических законов.

При анализе истории озер данные экологической биогеографии могут серьезно помочь при реконструкции как экологической характеристики озер, так и соотношения их с окружающими наземными ландшафтами. Например, озера, образовавшиеся на севере Восточной Европы в голоцене после таяния ледника, в первую очередь заселялись североевропейским литореофильным комплексом (представитель *Ancylus fluviatilis*), отмечавшим их олиготрофную фазу. Позднее более восточные из них обогащались представителями восточносибирского предгорного фитофильного комплекса (при появлении растительности у берегов) и восточносибирского предгорного озерного комплекса мягких грунтов. Далее (а в более западных районах сразу же за появлением растительности) в прибрежье начинал доминировать североевропейский равнинный фитофильный комплекс.

В более южных районах, где формировались другие зоны наземной растительности, смена комплексов была иной. Например, в разные отрезки плейстоцена виды *Corbiculina tibetensis* и *C. ferganensis* доходили по бассейну Иртыша вплоть до устья этой реки. Сейчас в азиатской части СССР они встречаются только в бассейнах Сырдарьи и Амударьи; кроме того, субфоссильные раковины (быть может, найдутся и живые особи) встречаются в бассейнах Чу, Таласа и рек Прибалхашья. Очевидно, что распространение таежной зоны и связанное с ним сильное подкисление и уменьшение минерализации вод отрицательно сказалось на распространение этих видов.

Подводя итоги изложенному выше, следует подчеркнуть, что между анализом истории озер и исторической биогеографией есть глубокая связь и взаимодействие. Все направления биогеографии в их историческом аспекте могут дать очень многое для понимания истории озер, а успехи в области изучения истории озер помогают понять процессы становления их фауны и флоры.