

---

## Зоогеография и экология среднесарматских гастропод Восточного Паратетиса

---

Ольга АНИСТРАТЕНКО<sup>1,2</sup>, Виталий АНИСТРАТЕНКО<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Институт геологических наук НАН Украины, ул. О. Гончара 55-б, Киев 01601,  
УКРАИНА; e-mail: [anistrat@rambler.ru](mailto:anistrat@rambler.ru)*

<sup>2</sup>*Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, ул. Б.Хмельницкого 15, Киев  
01601, УКРАИНА; e-mail: [anistrat@izan.kiev.ua](mailto:anistrat@izan.kiev.ua)*

### Zoogeography and ecology of the Middle Sarmatian Gastropods of the Eastern Paratethys

Olga ANISTRATENKO<sup>1,2</sup>, Vitaliy ANISTRATENKO<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Geological Sciences of NAS Ukraine, O. Gontchar  
Str., 55-b, Kiev 01601, UKRAINE; e-mail:  
[anistrat@rambler.ru](mailto:anistrat@rambler.ru)*

<sup>2</sup>*I. Schmalhausen Institute of Zoology of NAS Ukraine,  
B. Khmelniisky Str., 15, Kiev 01601, UKRAINE; e-mail:  
[anistrat@izan.kiev.ua](mailto:anistrat@izan.kiev.ua)*

**ABSTRACT.** Results of ecological and zoogeographical study of the Middle Sarmatian gastropod molluscs of the Eastern Paratethys are presented. A comprehensive list of species and taxonomical remarks on some groups is provided. Some autecological characters of gastropods as well as the ratio of life forms with different diets are analyzed. The geographical areas of high abundance and maximal diversity of gastropods in the Eastern Paratethys correspond to the limits of bryozoan bioherms distribution; the latter are considered here as a chain of islands. Bryozoans served as edificatory factor for the Bessarabian Basin reef community in which gastropods played the leading role. The faunal characteristic is provided for the Sarmatian Bioherm Zoogeographical Province previously proposed by the authors. Malacofauna of the province is characterized by a high degree of endemism – around 55% of species and about 30% of genera are endemic. The distinctiveness of this zoogeographical unit started to form around end of the Early-Sarmatian time, it was most pronounced during the Middle Sarmatian (Bessarabian), and fauna became extinct during the freshening of the Sarmatian Basin during Late Sarmatian time. Taxonomic composition of gastropod fauna of different regions of the Middle Sarmatian (Bessarabian) Basin shows that Galician Gulf (West Ukraine and Moldova) is the principal centre of diversity and origin of mollusks within the Eastern Paratethys and, perhaps, in the whole Sarmatian basin. This was caused by the fact of existence of bioherms at the Badenian and Early-Sarmatian time. A latitude gradient registered in the molluscs diversity –

impoverishing from west to east connected with an asynchrony (retardation) of the bioherms formation in other regions i.e. Enikale Strait (Kerch and Taman peninsulas), Stavropol Strait (Central Ciscaucasus) and Mangyshlak Archipelago (northern part of Mangyshlak peninsula). The term *ephemeral* faunas is suggested for the Sarmatian and others shortly-lived endemic faunas of the Paratethys

---

### Введение

Главная задача палеобиогеографии состоит в открытии закономерностей распространения таксонов и биот в определенные этапы их геологической истории. Эти закономерности могут касаться как таксономического, так и зонально-географического и/или биотического аспектов [Кафанов, 2005].

Одна из первых попыток определить зоогеографический статус фауны Паратетиса принадлежит Я. Сенешу, который считал область распространения отложений этого бассейна самостоятельной палеозоогеографической провинцией [Seneš, 1961].

Очевидно, что изменения гидрологического режима, климата, тектоники и других факторов во времени, неизбежно влекут за собой перемены в биоразнообразии и степени эндемизма фауны. Вместе с этим меняется конфигурация границ и ранг зоогеографических подразделений, формирующихся на отдельных участках каждого конкретного водоема как в прошлом, так и в настоящем. Так, в периоды свободной связи с Океаном фауна Паратетиса представляла собой обедненную фауну Тетиса, а сам бассейн Паратетиса был составной частью Тетической (позднее – Средиземноморской) зоогеографической области. Напротив, в периоды изоляции от открытого Океана в пределах Паратетиса развивалась более

Таблица 1. Зоогеография Сарматского моря по представлениям разных авторов.

Table 1. Zoogeography of the Sarmatian Sea according to different authors.

Авторы	сармат			мэотис
	ранний	средний	поздний	
Невесская и др., 1986а	<b>Паратетическая</b> подобласть Средиземноморской зоогеографической области		<b>Паратетическая</b> подобласть Средиземноморской зоогеографической области с <b>Западнопаратетической</b> и <b>Восточнопаратетической</b> провинциями	
Парамонова, 1995	<b>Раннесарматская</b> зоогеографическая провинция с <b>Западной</b> и <b>Восточной</b> подпровинциями	<b>Сарматская</b> зоогеографическая область с <b>Западнопаратетической</b> и <b>Восточнопаратетической</b> провинциями	<b>Позднесарматская</b> зоогеографическая область, отличная не только от конкско-баденского бассейна, но и от ранне- и среднесарматского	
	В целом Сарматский бассейн можно считать <i>самостоятельной</i> зоогеографической областью (подобно современному Каспийскому морю)			
Ильина, 1998	<b>Паратетическая</b> зоогеографическая провинция с <b>Западнопаратетической</b> и <b>Восточнопаратетической</b> подпровинциями	<b>Паратетическая</b> подобласть Средиземноморской зоогеографической области с <b>Западнопаратетической</b> и <b>Восточнопаратетической</b> провинциями	<b>Паннонская (Западнопаратетическая)</b> зоогеографическая область	
			<b>Восточнопаратетическая</b> зоогеографическая область	
Попов и др., 2005	<b>Неопаратетическая</b> зоогеографическая провинция с <b>сарматской Центрально-Паратетической</b> и <b>сарматской Восточно-Паратетической</b> подпровинциями	<b>Неопаратетическая</b> подобласть Средиземноморско-Североатлантической зоогеографической области с <b>Центрально-Паратетической</b> и <b>Восточно-Паратетической</b> провинциями	<b>Паннонская</b> подобласть высокоэндемичной <b>Паратетической</b> области	
			<b>Неопаратетическая</b> подобласть Средиземноморско-Североатлантической зоогеографической области	<b>Эвксино-Каспийская мэотическая</b> провинция Средиземноморско-Североатлантической зоогеографической области
Анистратенко О., Анистратенко В., 2008а	<b>Раннесарматская</b> зоогеографическая провинция с <b>Западнопаратетической</b> и <b>Восточнопаратетической</b> подпровинциями	<b>Сарматская</b> зоогеографическая область с <b>Западнопаратетической</b> , <b>Восточнопаратетической</b> и <b>Сарматской биогермной</b> провинциями	<b>Паннонская (Западнопаратетическая)</b> зоогеографическая область	
			<b>Позднесарматская (Восточно-паратетическая)</b> зоогеографическая область	

или менее богатая эндемичная фауна, и этот бассейн обрел свойства самостоятельной палеозоогеографической области [Невесская и др. 1986 а; Парамонова, 1995; Анистратенко О., Анистратенко В., 2008 а и др.].

Палеонтологические данные свидетельствуют о сравнительно большей скорости преобразования малакофауны в замкнутых и полужамкнутых водоемах Паратетиса, чем в самом Средиземноморье. Видовой состав моллюсков здесь почти не менялся на протяжении неогена – преобладающая часть современной фауны моллюсков Средиземного моря сохранила третичный облик

[Cerulli-Irelli, 1916; Riedl, 1983; Анистратенко В., 2003; Harzhauser et al., 2003 и др.].

До недавнего времени зоогеографическое районирование Сарматского моря сводилось, главным образом, к подразделению Паратетиса на две части – Западный (Центральный) и Восточный. Правда, в трактовках различных авторов существенно варьируют как ранги выделяемых зоогеографических единиц (биоохрий), так и их количество (Табл. 1).

Зоогеографическое районирование современных водных бассейнов разработано гораздо детальнее, что отчасти связано с более полной изу-

ченностью их флоры и фауны [Кусакин, 1982; Старобогатов, 1982; Кафанов, 2005]. Между тем не существует объективных оснований считать, что распределение ископаемых организмов в пространстве было менее сложным, зависело от принципиально иных особенностей среды обитания и должно быть исследовано принципиально иными методами.

В предлагаемой статье излагаются дополненные результаты изучения фауны сарматских брюхоногих моллюсков, которые позволили обосновать выделение Сарматской биогермной провинции [см. Анистратенко О., Анистратенко В., 2008 а; Анистратенко О., 2009; Anistratenko V., Anistratenko O., 2009]. По нашим представлениям именно развитие мшанково-водорослевых биогермов в сарматском бассейне (их расцвет падает на бессарабское время), благоприятствовало формированию сравнительно богатой и эндемичной фауны *Gastropoda* в районах рифообразования.

Кроме того, в настоящей статье рассматриваются основные экологические особенности малакофауны миоценовых бассейнов Паратетиса, которые обсуждаются в литературе довольно редко и касаются, в основном, двустворчатых моллюсков [Ильина и др., 1976; Парамонова, 1994 и др.]. Между тем, ряд аутоэкологических свойств гастропод позволяет достаточно полно реконструировать также некоторые общие характеристики отдельных ископаемых сообществ.

## Материал и методы

В основу работы положен наиболее полный список брюхоногих моллюсков бессарабского (среднесарматского) бассейна; он составлен по материалам авторов с учетом литературных данных.

Авторские данные основаны на изучении собственных сборов из отложений Западной Украины (Галицийского залива), Южной Украины (Борисфенского залива), а также Керченского п-ова (Еникальского пролива Сарматского моря). Для заполнения колонки «Крым» большое значение имели недавно обработанные материалы скважин, пробуренных в Альминской впадине [см. Анистратенко О. и др., 2011]. Нами критически учтены также основные классические и современные сводки по теме исследования [Колесников, 1935; Ильина, 1998; Harzhauser, Kowalke, 2004 и др.].

При установлении фаунистической обособленности и ранга обсуждаемых в статье зоогеографических выделов мы использовали методы и принципы районирования, принятые в морской биогеографии [Макридин, Кац, 1966; Голиков, 1982; Зезина, 1982; Несис, 1982; Старобогатов, 1982 и др.].

Представления об экологии, в частности, – характере раннего онтогенеза и питания конкретных видов и их групп составлены по аналогии с данными по современным представителям изученных групп [Fretter, Graham, 1962; Чухчин, 1984; Голиков, 1987; Hickman, McLean, 1990; Chester, 1993; Анистратенко В. и др., 2008, 2011].

## Результаты и обсуждение

### *Таксономический состав среднесарматских *Gastropoda**

Таксономический состав брюхоногих моллюсков с обозначением их географического распространения представлен в таблице 2. В нее включены все виды, отмеченные в отложениях среднего сармата Восточного Паратетиса; здесь не учтены виды, которые встречались только за пределами этой части Паратетиса, т.е. составлявшие эндемичную часть фауны Центрального Паратетиса. Для видов, перешедших из раннесарматского бассейна в среднесарматский, указано их распространение также и в нижнесарматских отложениях.

Из таблицы 2 видно, что основу малакофауны Бессарабского (среднесарматского) моря образуют представители всего нескольких семейств: Trochidae (76 видов), Nassariidae (38), Retusidae (9) и Cylichnidae (6); эти группы составляют 80 % от общего количества видов. Фаунистическое ядро рифовых ассоциаций образуют те же 3-4 семейства; при этом доля Hydrobiidae и Puzosidellidae, крайне разнообразных в открытых морях, не превышает здесь 2-5 %, а семейства Cerithiidae, Littorinidae и Rissoidae вообще представлены одним видом каждое.

В целом состав моллюсков Бессарабского моря напоминает таковой Средиземноморья, однако в нем отсутствуют многие группы, представляющие непременный элемент малакофауны морей и океанов [Briggs, 1974, 1995; Riedl, 1983; Poppe, Goto, 1991]. О чем говорит подобный набор таксонов и обедненная структура фауны? В первую очередь, и это очевидно, при обособлении Сарматского моря от Океана, практически все стенобионтные (стеногалинные) группы не смогли пережить опреснения и исчезли из состава малакофауны [Невеская и др., 1986 а]. Таким образом, исходный набор видов, послуживший для образования автохтонных сарматских эндемиков, не был большим и представлял собой результат жесткого отбора по соленостной толерантности.

В связи с этим важно заметить, что среди перешедших в среднесарматский водоем моллюсков не случайно преобладают виды, из онто-

Таблица 2. Видовой состав и географическое распространение гастропод в среднесарматских отложениях Восточного Паратетиса.

Table 2. Species composition and geographic distribution of gastropods in the Sarmatian deposits of the Eastern Paratethys.

Условные обозначения: «с» – средний сармат; «н» – нижний сармат; «©» – вид отмечен в данной местности впервые; «к» – криптомактровые слои среднего сармата; «Mh» – моренштерниевые слои Центрального Паратетиса; «Е» – эрвилиевые слои Центрального Паратетиса; «М» – мактровые слои Центрального Паратетиса. Тип раннего развития: «П» – планктотрофный; «Л» – лецитотрофный. Обозначения «Mh», «Е», «М» – для Nassariidae по Harzhauser, Kowalke, 2004.

Abbreviations: “с” – Middle Sarmatian; “н” – Early Sarmatian; “©” – species registered from here for the first time; “к” – Cryptomacra layers of the Middle Sarmatian; “Mh” – Mohrensternia layers of the Central Paratethys; “Е” – Ervilia layers of the Central Paratethys; “М” – Macra layers of the Central Paratethys. Type of the early development: “П” – planktotrophic; “Л” – lecitotrophic. Symbols “Mh”, “Е”, “М” – are given for Nassariidae after Harzhauser, Kowalke, 2004.

№ вида п/п	Виды <sup>1</sup>	Центральный Паратетис	Восточный Паратетис						Тип раннего развития
			Болгария и Румыния	Галлийский залив (Западная Украина и Молдова)	Южная Украина	Крым	Керченский и Таманский п-ова	Предкавказье	
	Класс Gastropoda Cuvier, 1797								
	Отряд Patelliformes Ihering, 1876 (=Patellogastropoda Lindberg, 1986)								
	Семейство Lottiidae Gray, 1840								
	Род <i>Blinia</i> O.Anistratenko, Bandel et V.Anistratenko, 2005								
1	<i>B. angulata</i> (Orbigny, 1844)		с		©	с			Л
2	<i>B. pseudolaevigata</i> (Sinzow, 1892)	с <sup>2</sup>	с	с	с	©	с	с	Л
3	<i>B. reussi</i> (Sinzow, 1892)			с					Л
4	<i>B. sinzovi</i> (Kolesnikov, 1935)			с	с	©			Л
	Род <i>Flexitectura</i> O.Anistratenko, 2000								
5	<i>F. subcostata</i> (Sinzow, 1892)			с		©	с		Л
6	<i>F. tenuissima</i> (Sinzow, 1892)			с		©			Л
	Род <i>Squamitectura</i> O.Anistratenko, 2001								
7	<i>S. squamata</i> O.Anistratenko, 2001			с					Л
	Отряд Trochiformes A. Ferussac, 1822								
	Семейство Turbinidae Rafinesque, 1815								
	Род <i>Homalopoma</i> Carpenter, 1864								
8	<i>H. mamilla</i> (Andrzejowski, 1830) <sup>3</sup>			с				с	Л
	Семейство Cyclostrematidae Fischer, 1885								
	Род <i>Squamisolariella</i> V.Anistratenko et Prisjazhnik, 1996								
9	<i>S. mediana</i> V.Anistratenko et Prisjazhnik, 1996			с					Л
10	<i>S. sinzovi</i> V.Anistratenko et Prisjazhnik, 1996			с					Л
11	<i>S. sqamosospinosa</i> (Sinzow, 1875)			с				с	Л

<sup>1</sup> Список отражает современное состояние таксономии сарматских гастропод с учетом последних ревизий отдельных семейств [Harzhauser, Kowalke, 2004; Анистратенко О., Анистратенко В., 2007; наши неопубликованные данные]. Учтены только среднесарматские виды, обитавшие в восточной части Паратетиса. Частично использованы данные Л.Б. Ильиной [1998] по географическому и стратиграфическому распространению сарматских гастропод.

<sup>2</sup> В литературе для Центрального Паратетиса и Румынии данный вид приводится под названием *Acmaea soceni* Jekelius, 1944, которое является младшим синонимом *Blinia pseudolaevigata* [см. Anistratenko О., Anistratenko V., 2007].

<sup>3</sup> *Homalopoma mamilla* в наших материалах никогда не регистрировалась, вид приведен здесь по литературным данным [Колесников, 1935 и др.].

№ вида п/п	Виды	Центральный Паратетис	Восточный Паратетис						Тип раннего развития
			Болгария и Румыния	Галицийский залив (Западная Украина и Молдова)	Южная Украина	Крым	Керченский и Таманский п-ова	Предкавказье	
	Семейство Trochidae Rafinesque, 1815								
	Подсемейство Monodontinae Cossmann, 1916								
	Род <i>Monodonta</i> Lamarck, 1799								
12	<i>M. noduliformis</i> (Sinzow, 1897) <sup>1</sup>		с	с					Л
	Подсемейство Gibbulinae Stoliczka, 1868								
	Род <i>Microamberleya</i> O.Anistratenko, 2000								
13	<i>M. blainvillei</i> (Orbigny, 1844) <sup>2</sup>		с	с	с	©	кс	кс	Л
14	<i>M. subblainvillei</i> (Sinzow, 1897)		с	с	с	с	с	с	Л
15	<i>Microamberleya</i> sp. nov.			с					Л
	Род <i>Kishinewia</i> Kolesnikov, 1935								
16	<i>K. bessarabica</i> (Orbigny, 1844)		нс	нс	с	с	с	с	Л
17	? <i>K. curvilineata</i> (Sinzow, 1877)			с	с	с	с	с	Л
18	<i>K. elongatissima</i> (Orbigny, 1844)			с		©			Л
19	? <i>K. jeremejewi</i> (Sinzow, 1875)			с					Л
20	? <i>K. kishineviae</i> (Orbigny, 1844)		с	с		с	с	с	Л
21	? <i>K. praecurvilineata</i> (Kolesnikov, 1935)			с					Л
	Род <i>Sinzowia</i> Kolesnikov, 1935								
22	<i>S. elatior</i> (Orbigny, 1844)			с		©			Л
23	<i>S. intermedia</i> (Sinzow, 1877)		с	с		с	с	с	Л
24	? <i>S. perfida</i> (Kolesnikov, 1935)						с	с	Л
25	? <i>S. pseudomima</i> (Sinzow, 1897)			с					Л
26	<i>S. striatotuberculata</i> (Sinzow, 1875)		с	с	с	с	с	с	Л
	Род <i>Gibbula</i> Risso, 1826								
27	<i>G. cordieriana</i> (Orbigny, 1844)			с	с	с	с		Л
28	<i>G. insperata</i> (Kolesnikov, 1930)			с					Л
29	<i>G. laevigatopodolica</i> (Kolesnikov, 1930)		нс	с	с	с	с	с	Л
30	<i>G. mediosarmates</i> (Kolesnikov, 1935)			с			с	с	Л
31	<i>G. podolica</i> (Dubois de Montpereux, 1831)		нс	нс	с	с		с	с
32	<i>G. robur</i> (Davidaschvili, 1932)						с	с	Л
33	<i>G. sarmates</i> (Eichwald, 1850)		с	с	с	©	с	нкс	Л
34	<i>G. serbica</i> (Radovanović et Pavlovič, 1893)		с		с				Л
35	<i>G. stavropoliana</i> (Kudrjawzev, 1928)						кс	кс	Л
36	<i>G. sulcatopodolica</i> (Kolesnikov, 1930)			с	с			с	Л
37	<i>G. adelae</i> (Orbigny, 1844)		с	с	с	с	с	с	Л
38	<i>G. anceps</i> (Eichwald, 1850)		нс	с	с	с	с	с	Л
39	<i>G. angulatiformis</i> (Sinzow, 1875)		с	с	с		кс	кс	Л
40	<i>G. angulatosarmates</i> (Sinzow, 1897)			с			с	кс	Л
41	<i>G. armavirensis</i> (Kolesnikov, 1930)			с				с	Л
42	<i>G. beaumontii</i> (Orbigny, 1844)		с	с	с	с	с	с	Л
43	<i>G. bessarabica</i> (Sinzow, 1877)			с				нс	Л
44	<i>G. caucasica</i> (Eichwald, 1853)			с				с	Л
45	<i>G. costatopapilla</i> (Kolesnikov, 1930)			с					Л
46	<i>G. elegantula</i> (Sinzow, 1880)			с					Л
47	<i>G. feneoniana</i> (Orbigny, 1844)			нс		нс	нс	нс	Л
48	<i>G. hommairei</i> (Orbigny, 1844)		с	с				с	Л
49	<i>G. longomarginata</i> (Kolesnikov, 1930)			с					Л

<sup>1</sup> *Monodonta noduliformis* в наших материалах никогда не регистрировалась, вид приведен здесь по литературным данным [Колесников, 1935 и др.].

<sup>2</sup> Из криптомактровых слоев Н.Ю. Успенской [1927] был описан *M. blainvillei* var. *minor*, который рассматривается нами как вариант изменчивости *M. blainvillei*.

№ вида п/п	Виды	Центральный Паратетис	Восточный Паратетис						Тип раннего развития
			Болгария и Румыния	Галицийский залив (Западная Украина и Молдова)	Южная Украина	Крым	Керченский и Таманский п-ова	Предкавказье	
50	<i>G. macovei</i> (Simionescu et Barbu, 1940)			нс					Л
51	<i>G. marginata</i> (Eichwald, 1830)	н		нс					Л
52	<i>G. marginatosinzowi</i> (Kolesnikov, 1930)			с					Л
53	<i>G. minuta</i> (Sinzow, 1880)			с					Л
54	<i>G. obusta</i> (Kolesnikov, 1935)						с		Л
55	<i>G. pageana</i> (Orbigny, 1844)		с	с		с	с	с	Л
56	<i>G. papilla</i> (Eichwald, 1850)	нс		нс	нс	с	с	с	Л
57	<i>G. philippisinzowi</i> (Kolesnikov, 1930)			с		с			Л
58	<i>G. podolicoformis</i> (Kolesnikov, 1935)			нс					Л
59	<i>G. podolicoworonzowi</i> (Sinzow, 1897)			с					Л
60	<i>G. poppelacki</i> (Parsch in M. Hörnes, 1856)	н		нс	нс	нс	нс	с	нс
61	<i>G. praearmavirensis</i> (Kolesnikov, 1935)			с					Л
62	<i>G. praeferneoniana</i> (Kolesnikov, 1935)			с				нс	Л
63	<i>G. pseudoangulata</i> (Sinzow, 1875)			с		с	кк	кк	Л
64	<i>G. pseudohommairei</i> (Kolesnikov, 1935)			с					Л
65	<i>G. sarmatoanceps</i> (Sinzow, 1897)			с					Л
66	<i>G. subanceps</i> (Sinzow, 1897)			с					Л
67	<i>G. subsigareta</i> (Sinzow, 1975)			нс	с			с	Л
68	<i>G. subturriculoides</i> (Sinzow, 1897)	н		нс					Л
69	<i>G. turriculoides</i> (Sinzow, 1877)			нс			с	с	Л
70	<i>G. urupensis</i> (Uspenskaja, 1927)			нс		с	кк	нкк	Л
71	<i>G. woronzowi</i> (Orbigny, 1844)			с	с	с			Л
72	<i>G. zonatopunctata</i> (Sinzow, 1875)			с	с	с		с	Л
	<b>Род <i>Colliculus</i> Monterosato, 1888</b>								
73	<i>C. pictus</i> (Eichwald, 1830)	нс		нс	нс	с	с	нс	нс
74	<i>C. pseudorollandianus</i> (Kolesnikov, 1935)			с	с			с	Л
75	<i>C. subprosiliens</i> (Sinzow, 1897)			с					Л
76	<i>C. trilineatus</i> (Simionescu et Barbu, 1940)			с					Л
	<b>Род <i>Timisia</i> Jekelius, 1944</b>								
77	<i>T. chersonensis</i> (Barbot de Marny, 1869)			с	с	©		с	Л
78	<i>T. margaritoidea</i> (Sinzow, 1875)			с					Л
79	<i>T. pseudopicta</i> Jekelius, 1944	с		нс	н				Л
80	<i>T. rollandiana</i> (Orbigny, 1844)			с	с	©	с	с	Л
81	<i>T. striatosulcata</i> (Sinzow, 1875)			с					Л
82	<i>T. valvatoidea</i> (Sinzow, 1897)			с					Л
	<b>Род <i>Barbotella</i> Cossmann, 1918</b>								
83	<i>B. grossocostata</i> (Radovanović et Pavlovič, 1893)			с		с	с	с	Л
84	<i>B. hoernesi</i> (Barbot de Marny, 1869)	с		с	с	с	с	с	Л
85	<i>B. intermedia</i> (Radovanović et Pavlovič, 1893)			с			с	с	Л
86	<i>B. laevigatoomalusii</i> (Kolesnikov, 1930)			с					Л
87	<i>B. omalusii</i> (Orbigny, 1844)	с		с	с	с	с	с	Л
	<b>Отряд Cerithiiformes Golikov et Starobogatov, 1975</b>								
	<b>Семейство Cerithiidae Férussac, 1819</b>								
	<b>Род <i>Cerithium</i> Bruguiere, 1789</b>								
88	<i>C. comperei</i> Orbigny, 1844			с					П
	<b>Семейство Potamididae H.Adams et A.Adams, 1854</b>								
	<b>Род <i>Pirenella</i> Gray, 1847</b>								
89	<i>P. disjunctus</i> (Sowerby in Sedgwick et Murchison, 1832)	с		с					Л

№ вида п/п	Виды	Центральный Паратетис	Восточный Паратетис						Тип раннего развития	
			Болгария и Румыния	Галицийский залив (Западная Украина и Молдова)	Южная Украина	Крым	Керченский и Таманский п-ова	Предкавказье		Мангышлак
	Род <i>Terebralia</i> Swainson, 1840									
90	<i>T. menestrieri</i> Orbigny, 1844			с					Л	
	Отряд Littoriniiformes Pchelintsev, 1963									
	Семейство Littorinidae Gray, 1840									
	Род <i>Littorina</i> Férussac, 1822									
91	<i>L. bessarabica</i> (Sinzow, 1875)			с		с		н	Л	
	Отряд Rissoiiformes Slavoshevskaya, 1983									
	Семейство Rissoidae Gray, 1847									
	Род <i>Mohrensternia</i> Stoliczka, 1868									
92	<i>M. inflata</i> Hörnes, 1856	н		нс					П	
	Семейство Hydrobiidae Troschel, 1857									
	Род <i>Hydrobia</i> Hartmann, 1821									
93	<i>H. elongata</i> (Eichwald, 1850)	нс	с	нс	нс	нс©	нкс	кс	Л	
94	<i>H. substriatula</i> Sinzow, 1880			с					Л	
95	<i>H. pseudocaspia</i> Sinzow, 1912			кс		с©	кс	нкс	с	Л
96	<i>H. uiratamensis</i> Kolesnikov, 1935	н	с	нс		с©	кс	кс	н	Л
97	<i>H. enikalensis</i> Kolesnikov, 1935					к©	кс	н?	Л	
98	« <i>Valvata</i> » <i>pseudoadeorbis</i> Sinzow, 1880 <sup>1</sup>			с					Л	
99	« <i>Amnicola</i> » <i>nympha</i> (Eichwald, 1850) <sup>2</sup>			с			с		Л	
100	« <i>A.</i> » <i>zonata</i> (Eichwald, 1850)			с		©	с		Л	
101	« <i>A.</i> » <i>cyclostomoides</i> Sinzow, 1880			с		©			Л	
	Отряд Bucciniiformes A. Ferussac, 1822									
	Семейство Nassariidae Iredale, 1916									
	Род <i>Duplicata</i> Zhizhchenko in Kolesnikov, 1939									
102	<i>D. mitraeformis</i> (Simionescu et Barbu, 1940)	ЕМ	нс	с					Л	
103	<i>D. ermanni</i> Harzhauzer et Kowalke, 2004	М	нс						Л	
104	<i>D. kishinevensis</i> (Kolesnikov, 1932)			с					Л	
105	<i>D. parva</i> (Simionescu et Barbu, 1940)			с					Л	
106	<i>D. duplicata</i> (Sowerby in Sedgwick et Murchison, 1832)	Мнс	нс	нс	нс	нс	нс	нс	нс	Л
107	<i>D. superabilis</i> (Kolesnikov, 1932)	н	н	с				с	с	Л
108	<i>D. dissita</i> (Eichwald, 1830)	ЕМнс		нс	н			нс		Л
109	<i>D. daveluina</i> (Orbigny, 1844)		н	с	с	с	с	нс	с	Л
110	<i>D. corbiana</i> (Orbigny, 1844)	Енс		нс	нс	нс	нс	нс		Л
111	<i>D. pseudobaccata</i> (Kolesnikov, 1932)			с	с		с			Л
112	<i>D. bessarabica</i> (Simionescu et Barbu, 1940)			с						Л

<sup>1</sup> По нашим неопубликованным данным морфология эмбриональной раковины «*Valvata*» *pseudoadeorbis* соответствует таковой семейства Hydrobiidae, в которое этот вид и должен быть перемещен в составе особого рода.

<sup>2</sup> Эти виды были первоначально описаны как *Paludina nympha*, *P. zonata* и *Amnicola cyclostomoides*. В.П. Колесников [1935] все три вида поместил в род *Amnicola*. Судя по особенностям эмбриональной раковины, эта группа видов, как и «*Valvata*» *pseudoadeorbis*, также принадлежит к семейству Hydrobiidae; их родовая принадлежность тоже нуждается в уточнении.

№ вида п/п	Виды	Центральный Паратетис	Восточный Паратетис						Тип раннего развития	
			Болгария и Румыния	Галицийский залив (Западная Украина и Молдова)	Южная Украина	Крым	Керченский и Таманский п-ова	Предкавказье		Мангышлак
113	<i>D. nasuta</i> (Kolesnikov, 1932)			с			с	с		Л
114	<i>D. globosa</i> (Simionescu et Barbu, 1940)		с	с						Л
115	<i>D. subspinoso</i> (Sinzow, 1875)		с	с				с		Л
116	<i>D. ignobile</i> (Kolesnikov, 1932)		с	с	с	с	с	с	с	Л
117	<i>D. orgeevense</i> (Kolesnikov, 1932)			с						Л
	Род <i>Akburunella</i> Kolesnikov, 1935									
118	<i>A. akburunensis</i> (Andrusov, 1902)		нс			к©	кс	нкс		Л
119	<i>A. nefanda</i> (Kolesnikov, 1932)							к		Л
120	<i>A. egorlykensis</i> (Kolesnikov, 1932)						к	к		Л
121	<i>A. bosporana</i> (Andrusov, 1902)						к	к		Л
122	<i>A. multicostrata</i> (Kudriavtzev, 1928)						к	к		Л
123	<i>A. maturatis</i> (Kolesnikov, 1932)					©		к		Л
124	<i>A. inflata</i> (Sinzow, 1912)						к	кс		Л
125	<i>A. scalaris</i> (Andrusov, 1902)					с	кс	кс		Л
126	<i>A. tscharnozki</i> (Kudriavtzev, 1928)						к	к		Л
127	<i>A. leioconcha</i> (Andrusov, 1927)					с	кс	кс		Л
128	<i>A. elegans</i> (Simionescu et Barbu, 1940)		нс	с						Л
129	<i>A. triformis</i> (Kolesnikov, 1932)	Е		нс	н					Л
130	<i>A. moldavica</i> (Simionescu et Barbu, 1940)	Mh	с	с		с	с			Л
131	<i>A. kolesnikovi</i> (Simionescu et Barbu, 1940)	М	с	с						Л
132	<i>A. jaquemarti</i> (Orbigny, 1844)		с	с				с		Л
133	<i>A. pseudogracile</i> (Kolesnikov, 1932)		с	с						Л
134	<i>A. verneuilii</i> (Orbigny, 1844)	н		с		©				Л
135	<i>A. renovata</i> (Kolesnikov, 1932)			с						Л
136	<i>A. seminuda</i> (Kolesnikov, 1932)		с	с						Л
137	<i>A. repuerasco</i> (Kolesnikov, 1932)			с						Л
138	<i>A. fraudulenta</i> (Kolesnikov, 1932)	Е	с	с	с					Л
139	<i>A. impexa</i> (Kolesnikov, 1932)		с	с						Л
	Отряд Pyramidelliformes Golikov et Starobogatov, 1975 (=Heterostropho Fischer, 1884)									
	Семейство Pyramidellidae Gray, 1840									
	Род <i>Odostomia</i> Fleming, 1813									
140	<i>O. fuchsii</i> (R. Hörnes, 1874)			с						П
141	<i>O. bessarabica</i> Sinzow, 1877			с						П
142	<i>O. enikalensis</i> Kolesnikov, 1935					©	с			П
143	<i>O. moldavica</i> (Simionescu et Barbu, 1940)			с		©				П
	Отряд Bulliformes A. Férussac, 1822 (=Cephalaspidea Fischer, 1883)									
	Семейство Omalogyridae G.O. Sars, 1878									
	Род <i>Omalogyra</i> Jeffreys, 1860									
144	<i>Omalogyra</i> sp.			©		©	©			Л
	Семейство Aglajidae Pilsbry, 1895									
	Род <i>Melanochlamys</i> Cheesmann, 1881									
145	<i>M. jolkii</i> (V. Anistratenko in V. Anistratenko et Prisjzhnuk, 1996) <sup>1</sup>			с						П
146	<i>Melanochlamys</i> sp.					©	©			П

<sup>1</sup> Этот вид был первоначально описан в составе рода *Paleaglaja* V. Anistratenko et Prisjzhnuk, 1996 [Анистратенко В., Присяжнюк, 1996]. Позже Е.М. Чабан и А.В. Мартынов [2000] показали, что родовое название *Paleaglaja* является младшим синонимом названия современного рода *Melanochlamys*, однако находка вида *M. jolkii* признается ими первой в мире находкой ископаемых Aglajidae.

№ вида п/п	Виды	Центральный Паратетис	Восточный Паратетис						Тип раннего развития
			Болгария и Румыния	Галицийский залив (Западная Украина и Молдова)	Южная Украина	Крым	Керченский и Таманский п-ова	Предкавказье	
	Семейство Cylichnidae H. et A.Adams, 1854								
	Род <i>Acteocina</i> Gray, 1847								
147	<i>A. lajoncaireana</i> (Basterot, 1825)		нс	нс	к©	нк	нкс	нс	П
148	<i>A. okeni</i> (Eichwald, 1850)		нс	с	©	с	кс		П
149	<i>A. inflexa</i> (Baily, 1858)				с		с		П
150	<i>A. urupensis</i> (Kolesnikov, 1935)						с		П
151	<i>A. sinzovi</i> (Kolesnikov, 1935)				©	с	нкс		П
152	<i>A. eichwaldi</i> (Kolesnikov, 1935)						кс		П
	Семейство Retusidae Thiele, 1925								
	Род <i>Retusa</i> Broun, 1827								
153	<i>R. melitopolitana</i> (Sokolov, 1899)		нс	н	©	с	нкс	нс	Л
154	<i>R. pupa</i> (Eichwald, 1850)		с	с	©	кс	к		Л
155	<i>R. gerassimovi</i> (Danov in Danov et Kolesnikov, 1926)		©				к		Л
156	<i>R. enikalensis</i> (Kolesnikov, 1935)				©	с			Л
157	<i>R. usturtensis</i> (Eichwald, 1841)		с		©	с	с		Л
158	<i>R. pseudourupensis</i> (Kolesnikov, 1935)		с				с		Л
159	<i>R. plicatilis</i> (Sinzow, 1877)		с						Л
160	<i>R. monstrosa</i> (Sinzow, 1875)		с						Л
161	<i>R. intacta</i> (Kolesnikov, 1935)				©		с		Л
	Количество видов по районам	16	31	140	40	66	66	80	17

гене́за которых выпадает стадия свободноплавающей и, что крайне важно, питающейся планктонной личинки (см. подробнее ниже).

Для зоогеографических построений важно иметь возможно более полную картину распределения моллюсков как по всему бассейну, так и по отдельным его районам. В дополнение к фаунистическим материалам, использованным в предыдущих публикациях по теме статьи [Анистратенко О., Анистратенко В., 2008 а; Анистратенко О., 2009], нами изучены 167 образцов керна двух скважин, пробуренных в пределах Альминской впадины (Крым). Это позволило значительно расширить список среднесарматских гастропод Равнинного Крыма. Нами [Анистратенко О. и др., 2011] впервые отмечены здесь следующие виды (Табл. 2): *Blinia angulata*, *B. pseudo-laevigata*, *B. sinzovi*, *Flexitectura subcostata*, *F. tenuissima*, *Microamberleya blainvillei*, *Kishinewia elongatissima*, *Sinzowia elatior*, *Gibbula sarmates*, *Timisia chersonensis*, *T. rollandiana*, «*Amnicola*» *zonata*, «*A.*» *cyclostomoides*, *Akburunella maturatis*, *A. verneuillii*, *Odostomia enikalensis*, *O. moldavica*, *Omalogyra* sp., *Melanochlamys* sp., *Acteocina*

*okeni*, *A. sinzovi*, *Retusa melitopolitana*, *R. pupa*, *R. enikalensis*, *R. usturtensis*, *R. intacta*. Несколько видов указаны впервые для района Альминской впадины: *Hydrobia elongata*, *H. pseudocaspia*, *H. enikalensis*, *H. uiratamensis*, *Akburunella akburunensis*, *A. lajoncaireana*.

Видно, что основным фоном здесь служит тот же набор видов и родов, который составляет основу рифовых ассоциаций в других районах Бессарабского бассейна (Табл. 2). Исходя из таксономического состава моллюсков, можно уверенно предполагать, что значительная часть фауны Альминской впадины была сформирована в пририфовой зоне. Последнее диктуется присутствием здесь типичных рифолюбов – роды *Flexitectura*, *Microamberleya*, *Kishinewia*, *Sinzowia*, *Akburunella*, *Melanochlamys* [Анистратенко В., Анистратенко О., 2009].

Наконец, в наших сборах из среднего сармата Хмельницкой области впервые для Галицийского залива (Западная Украина) найдена *Retusa gerassimovi*, ранее известная только из криптомактровых слоев Центрального Предкавказья [Колесников, 1935].

*Мшанковые биогермы как острова жизни*

Определяющим гидрологическим фактором для животного населения Сарматского моря было отсутствие в это время сколько-нибудь постоянной и эффективной связи со Средиземноморьем. Это обусловило, с одной стороны, производный характер сарматской малакофауны (подобно тому, как современная фауна моллюсков Черного моря является обедненной средиземноморской), с другой стороны – высокую степень изоляции и, как следствие, эндемизма всей сарматской фауны моллюсков. В итоге сочетание высокого таксономического разнообразия и эндемизма (по крайней мере, по фауне моллюсков) (Табл. 2) позволяет говорить о формировании в пределах Сарматского бассейна собственных зоогеографических выделов.

Одна из характерных черт Сарматского моря – широкое развитие органогенных построек (биогермов). Расцвет мшанково-водорослевых рифов приходится на среднесарматское время и они служат прекрасным индикатором палеогеографической и палеоэкологической обстановки для палеонтологов.

Один из первых сравнительно-аналитических обзоров ископаемых и современных органогенных построек принадлежит Н. И. Андрусову [1912, 1915]. Он дал классическое описание керченских миоценовых рифов, впервые сформулировал определение ископаемых органогенных построек и показал необходимость выделения их в ряд особых геологических тел. В последнее время комплексное исследование биоты ископаемых рифов обрело новое дыхание [Рожнов, 2011 и др.].

Животный и растительный мир органогенных построек в большинстве случаев характеризуется высоким таксономическим разнообразием и необычайно широким спектром экологических ниш. Обычно здесь присутствуют специализированные группы организмов – сверлильщики, пожиратели каркасных организмов и другие жизненные формы. Помимо значительного родового и видового разнообразия, сообществам биогермов обычно свойственны эндемичные формы, что ярко выражено на примере среднесарматской малакофауны (Табл. 2). Среди моллюсков здесь нередко встречаются виды с крупными, толстостенными и часто богато скульптурированными раковинами. В то же время среди обитателей биогермов встречаются моллюски со спе-

цифическими особенностями раковины, например, сжатые с боков пателлогастроподы с передним и задним вырезами, очевидно, адаптированные к обитанию на веточках мшанок<sup>1</sup>.

Сходными особенностями обладают и другие сообщества морского дна, основанные на уникальных средообразующих факторах (или организмах), например, на затонувшей древесине, костях крупных млекопитающих, подводных курильщиках и др. [см., например, Kiel, Goedert, 2006, 2007; Jenkins et al., 2007]. В современных сообществах рифовых построек донная фауна и флора самого рифа имеет многокомпонентный состав, образуемые здесь биоценозы отличаются сложностью и разнообразием, тогда как внерифовые бентосные сообщества более однообразны и просты. Подобное соотношение свойственно и вымершим фаунам, хотя в ископаемом состоянии многие специфические структурные детали биогермных ассоциаций, к сожалению, теряются [Равикович, 1954; Королюк и др., 1975].

В крупных органогенных постройках, помимо организмов-рифостроителей обычно многочисленны и разнообразны сопутствующие организмы, традиционно именуемые рифолюбями. Они не участвуют в построении собственно каркаса органогенных построек, но играют существенную роль в накоплении массы всего тела биогерма. Так, сидячие полихеты, моллюски, другие скелетные беспозвоночные, населяющие полости биогерма, утилизируют органику его внутреннего пространства, и после отмирания заполняют естественные пустоты рифа. Как правило, общий систематический состав рифолюбых в биогермах богаче, чем в окружающих осадках, и имеет большое экологическое разнообразие [Королюк и др., 1975, наши данные].

Отношения современных мшанок и моллюсков привлекали внимание многих исследователей, правда, преимущественно с точки зрения комменсализма: корка из колоний мшанок довольно часто покрывает раковины гастропод. Считается, что есть даже виды мшанок, проявляющие специфичность к брюхоногим и, возможно, к ракам-отшельникам, обитающих в их раковинах. Известны также ископаемые ассоциации мшанок с гастроподами и с моллюсками других классов, например, хитонами [Gordon, 1972 и др.]. Обитание на рифе обеспечивает пропитанием многие группы животных, входящих в ассоциацию рифолюбых. Известно, что мшанки охотно поедаются иглокожими и моллюсками (хитонами и заднежаберниками). Кроме того, прямой вред мшанкам (как фактор асфиксии) приносят кладки брюхоногих моллюсков, иногда покрывающие их сплошным ковром [см. Gordon, 1972].

В построении среднесарматских биогермов

<sup>1</sup> Отдельные группы брюхоногих моллюсков (семейство Lottidae, некоторые Trochidae), населявшие сарматские биогермы, мы обсуждали ранее [Анистратенко О., Анистратенко В., 2007; Anistratenko O., Anistratenko V., 2007].



РИС. 1. Зоогеографическое районирование Сарматского моря в бессарабское время [по: Анистратенко О., Анистратенко В., 2008 а].

FIG. 1. Zoogeographical subdivision of the Sarmatian Sea in the Bessarabian time [after Anistratenko O., Anistratenko V., 2008 a].

ведущую роль играли мшанки, значительное участие принимали также фораминиферы рода *Nubecularia* [Колесников, 1949]. Богатая фауна рифолюбов обитала главным образом в промежутках между скоплениями мшанок и среди водорослей; здесь в ископаемом состоянии известны в основном моллюски, причем количественно преобладают представители класса *Gastropoda*.

#### *Зоогеографическая характеристика Сарматского моря*

Ареал мшанковых биогермов в среднесарматском водоеме был не сплошным, а разорванным (дизъюнктивным). К настоящему времени известно четыре основных района их широкого распространения (Рис. 1): Галицийский залив (Предкарпатский прогиб), Еникальский пролив (Керченский и Таманский полуострова), Ставропольский пролив (Центральное Предкавказье) и Мангышлакский архипелаг (северная часть п-ова Мангышлак).

По мнению В.П. Колесникова [1940, 1949], мшанковые постройки Галицийского залива просуществовали сравнительно недолго и первыми прекратили свое существование. Это объясняется продолжающимся поднятием Карпатских гор, что привело к усиленному поступлению обломочного материала в Предкарпатский бассейн. В свою очередь обломочные частицы, приносимые реками, вероятно, вызвали гибель рифовых построек. Еникальский и Ставропольский проливы были удалены от крупных водных артерий и поступления терригенного материала в эти районы почти не было. Последнее обстоятельство позволило биогермам прожить здесь существенно дольше, чем в Галицийском заливе – до конца среднего сармата. В то же время, несомненно, что, как в большинстве проливов, здесь существовало течение или течения, доставлявшие достаточное количество пищи для мшанковых колоний [Колесников, 1940, 1949]. К сожалению, условия образования рифов у Мангышлакского

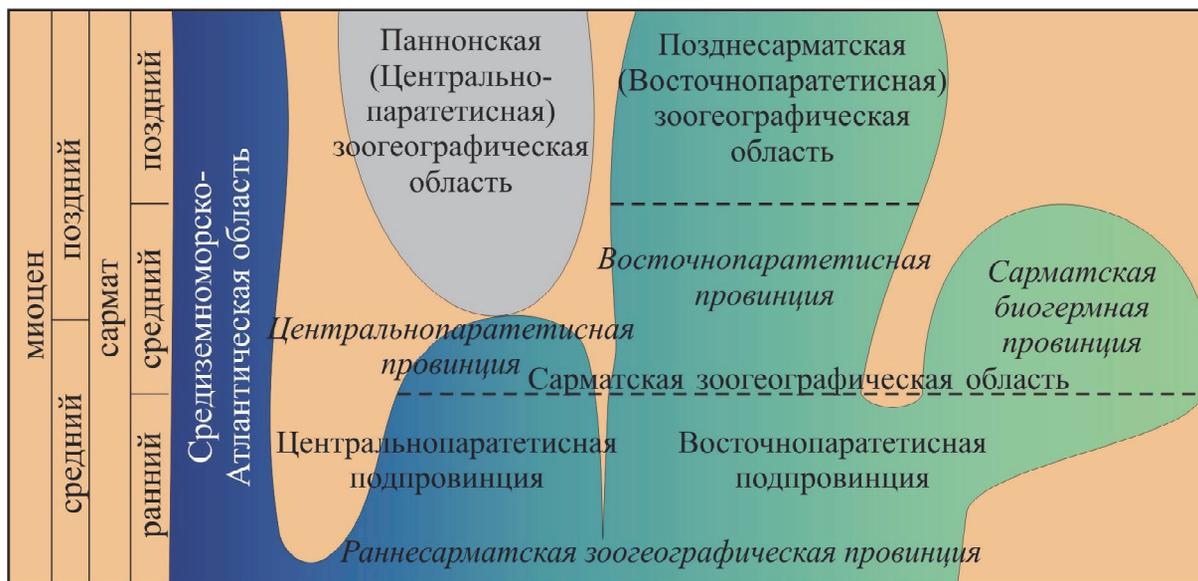


РИС. 2. Схема взаимоотношений бассейнов Паратетиса в сарматское время [по: Анистратенко О., Анистратенко В., 2008 а].

FIG. 2. The scheme of interrelations of the Paratethys Basins in the Sarmatian time [after Anistratenko O., Anistratenko V., 2008 а].

архипелага, в отличие от других названных районов, пока изучены крайне слабо.

Еще В.П. Колесников [1935, 1949] отмечал, что почти треть всех известных на то время сарматских видов моллюсков обитала *исключительно на мшанковых рифах*, причем большинство их встречались *только на рифах южной части Галицийского залива* (Молдова). Эта особенность сарматской фауны моллюсков, несомненно, заслуживает большого внимания и подтверждается нашими данными (Табл. 2). Восточные массивы мшанковых рифов были изолированы от Галицийского залива и отделены друг от друга широкими водными пространствами. Вероятно, поэтому только виды моллюсков с наибольшей вагильностью (способностью к расселению) смогли преодолеть этот барьер и заселили биогермы Еникальского и Ставропольского проливов и Мангышлакского архипелага, где рифовые сооружения начали развиваться только в среднем сармате и даже во второй его половине.

Высокое разнообразие («мозаичность») – по выражению В.П. Колесникова) экологических ниш мшанковых построек, несомненно, служило важнейшим условием, благоприятствующим стремительному видообразованию. Темпы образования новых видов в районах биогермов значительно превышали таковые в акватории остальной части Сарматского бассейна, где условия были более монотонными. Доказательством служит то, что на мшанковых рифах, занимавших мизерную часть бассейна, возникло почти

столько же новых видов, как и на обширнейших пространствах мелководья [Колесников, 1949]. Действительно, по нашим данным, более 60 % всех известных сарматских археогастропод встречается только в зоне распространения мшанковых построек [Анистратенко О., 2000].

Как было сказано выше, до недавнего времени в Среднесарматском (Бессарабском) море выделяли две зоогеографические провинции – Западно- (Центрально-) паратетисную и Восточнопаратетисную (см. табл. 1). Дополненные и уточненные данные по составу и структуре фауны Gastropoda Сарматского бассейна позволили нам выделить третью – Сарматскую биогермную зоогеографическую провинцию [Анистратенко О., Анистратенко В., 2008 а; Анистратенко О., 2009]. Ее географические границы соответствуют области распространения мшанковых рифов в Бессарабском бассейне. Предложенное палеозоогеографическое деление Сарматского бассейна в бессарабское время, а также схема взаимоотношений бассейнов Паратетиса в сарматское время воспроизведены на рис. 1, 2.

Фауну провинции характеризует значительное таксономическое разнообразие и высокий эндемизм брюхоногих моллюсков, приуроченных, главным образом, к мшанковым постройкам и пририфовым зонам среднесарматского бассейна (Табл. 2). Здесь насчитывается более 160 видов Gastropoda, из которых эндемиками провинции являются, по крайней мере, 54% видов. Эндемиками являются восемь родов из двадцати восьми

(почти 30%): *Flexitectura*, *Squamitectura* (Lottiidae), *Squamisolariella* (Cyclostrematidae), *Microamberleya*, *Kishinewia*, *Sinzowia* (Trochidae s. l.), *Akburunella* (Nassariidae), *Melanochlamys* (Aglajidae).

Разнообразие и специфичность моллюсков, обитающих в остальной части сарматского бассейна, заметно ниже таковых, принадлежащих к выделенной провинции. Фаунистическая обособленность обсуждаемого зоогеографического выдела впервые намечается в конце раннесарматского времени, когда среди Lottiidae и Nassariidae возникают первые виды с утраченной планктотрофией. Наиболее ярко она проявляется в среднем сармате (время расцвета сарматских рифолюбов, определившего пик разнообразия сарматской малакофауны в целом), а в опресненном позднесарматском бассейне фауна этого типа вымирает.

Распространение мшанковых построек в среднесарматском бассейне было далеко не сплошным – они представляли собой группу архипелагов, сложенных большим или меньшим числом рифов (Рис. 1). В зоогеографическом смысле фауны этих рифовых построек, по крайней мере, малакофауны, составленные бентосными малоподвижными животными, определенно следует рассматривать как островные в широком смысле (изолированные), т.е. разделенные преградами<sup>2</sup>. В данном случае преградой для рифолюбивых организмов служат обширные водные пространства, разделяющие рифовые области.

Организмы, населяющие эти «острова», принадлежат к определенному разряду жизненных форм. По классификации С.И. Левушкина [1982] бентосных гастропод можно отнести к *стенотопным* жизненным формам. Они не способны преодолеть предела, не служащего таковым для других жизненных форм, и не могут длительно выживать в местообитании, служащем для них преградой. Стенотопные формы разделяются на *аремотопные* и *ремотопные*. Абсолютное большинство населявших сарматские рифы гастропод, вероятно, может быть определена как *ремотопные* жизненные формы. Они не живут в стациях, составляющих преграду, но регулярно ее преодолевают с помощью расселительной стадии – свободноплавающей личинки. При этом среди них есть как планктотрофные, так и лецитотрофные формы (Табл. 2). Очевидно, что в

<sup>2</sup> Преграда – территория (акватория) с условиями, непригодными или неблагоприятными для организма, разделяющая области с благоприятными для него условиями среды. Предел – граница, разделяющая части пространства, где организм может и не может существовать [Левушкин, 1982].

случае с моллюсками-рифолобами экологическое содержание понятий ремотопии и пелагического развития совпадают. Вторую группу составляют виды, утратившие пелагическую стадию (*Blinia*, *Flexitectura*, *Squamitectura*, *Akburunella*), которые могут расселяться только случайно, например, на «плотах» из частей обитаемого ими субстрата – обрывках водной растительности и т.п. Эта относительно слабая вагильность позволяет отнести их к *аремотопным*, т.е. жизненным формам, не нацеленным на регулярное преодоление пределов и неспособным самостоятельно преодолевать преграды. Проигрывая ремотопным формам в скорости расселения, аремотопные организмы выигрывают тем, что на ювенильной стадии они не будут «вымыты» за пределы своего биотопа. При достаточно больших размерах преград это свойство приобретает особый биологический смысл.

Совокупность областей развития среднесарматских биогермов рассматривается нами в качестве островной цепи (Рис. 1), на которую распространяются зоогеографические закономерности, присущие островным фаунам. Мшанки, образующие биогермы, служат не только составляющей рифового ценоза; в качестве организмов-эдификаторов они также определяют структуру данного биоценоза и специфические условия существования в нем животного и растительного населения.

Поскольку рифообразующие мшанки являются довольно узкими стенобионтами [Колесников, 1940, 1949 и др.], можно полагать, что в бессарабское время во всех районах Сарматского моря, где развивались мшанковые рифы, условия обитания были практически одинаковы. Таким образом, каждый из четырех известных районов рифообразования (Рис. 1) являлся для обитателей рифов настоящим «островом» среди обширных водных пространств.

Центр видового разнообразия и видообразования моллюсков Восточного Паратетиса определенно находился в Галицийском заливе (Табл. 2). Это обусловлено, прежде всего, историческим фактом существования здесь биогермов еще в баденское и раннесарматское время. Длительные «традиции» развития рифовых сообществ в этом районе отразились в наличии множества рифолюбивых форм. Вероятно, Галицийский залив – это основной фауно-генетический центр в Восточном Паратетисе а, возможно, и во всем Сарматском бассейне.

На зону биогермов в целом как на ведущий центр формирования сарматской фауны указывают также данные по фауне двустворчатых моллюсков [Парамонова, 1994]. Кроме того, высокий ранг эндемизма двустворчатых моллюсков позволил Н.П. Парамоновой [1995], считать сред-

несарматский водоем обособленной Сарматской зоогеографической областью. На наш взгляд, особенности фауны гастропод Бессарабского бассейна поддерживают точку зрения Н.П. Парамоновой на его высокий (вопреки мнению Л.Б. Ильиной [1998]) зоогеографический ранг (Табл. 1).

В появлении рифовых построек наблюдается временная очередность с запада на восток [Колесников, 1940, 1949]. Возможно, это свидетельствует о существовании в северной части Бессарабского моря преобладающего западного течения на всем протяжении его существования. На эту мысль наводит сопоставление числа видов обсуждаемых архипелагов («островов») в Восточном Паратетисе (Табл. 2), которое показывает, что разнообразие гастропод-рифолюбов тоже снижается в направлении с запада на восток [Колесников, 1949; наши данные]. Помня о том, что условия обитания во всех четырех районах приблизительно одинаковы (благодаря стенобионтности мшанок-рифостроителей), мы можем предполагать, что причиной широтного градиента разнообразия могут быть, по крайней мере, два фактора. Первый из них – время (для заселения наиболее удаленных от центра видообразования районов нужно наибольшее время), а второй – разная степень способности этих видов к расселению, т.е. преодолению преград. Сходная картина распределения видовой состава характерна для современных островных цепей, вдоль которых проходит постоянное течение, – например, для Курильской гряды [см. например, Кусакин, 1974; Суханов, 1982].

Наконец, важно отметить, что в Центральном Паратетисе неизвестны значительные органогенные постройки, существовавшие одновременно с таковыми в Восточном. Об отсутствии синхронных биогермов здесь говорит иная, более однообразная структура малакофауны [Harzhauser, Kowalke, 2002] и сравнительно бедный видовой состав групп, получивших пышное развитие в рифовых сообществах Восточного Паратетиса (см. Табл. 2). Кроме того, отличия в составе и структуре малакофауны этих бассейнов, как можно предполагать, сложились ввиду почти полного отсутствия миграции моллюсков на запад из Галицийского залива, как среднесарматского центра разнообразия в Восточном Паратетисе. Проникновение моллюсков в этом направлении могли затруднять встречные течения и/или – скорее – отсутствие необходимых для них условий в Центральном Паратетисе. Во всяком случае, из 140 видов, зарегистрированных в отложениях Западной Украины и Молдовы, только 16 отмечены в области Центрального Паратетиса. Этот факт служит дополнительным аргументом в пользу отнесения Галицийского залива к Восточному Паратетису в сарматское время [см. Невеская и др., 1986 б].

### *Экологические особенности и жизненные формы среднесарматских Gastropoda*

Как было отмечено выше, для многих гастропод определяющим фактором, ограничивающим расселение, вероятно, явилась экологически обусловленная альтерация типа раннего онтогенеза – утрата фазы свободноплавающей личинки в связи с прогрессирующим опреснением бассейна [Anistratenko O., Anistratenko V., 2007; Anistratenko V., 2010].

Детальное изучение морфологии раковины гастропод, обитавших в миоценовых бассейнах Паратетиса (главным образом, в Баденском и Сарматском), показывает, что формы с типично *пелагическим* развитием обитали в водоемах соленостью не менее 20-25‰. Напротив, морфологический тип протоконха, указывающий на *непелагическое* развитие, наблюдается лишь у моллюсков, обитавших здесь с середины раннего до конца среднего сармата [Анистратенко О., Анистратенко В., 2008 б]. Именно в этот период соленость сарматского бассейна постоянно и плавно понижалась, к началу среднего сармата она составляла не более 15‰ [Музылев, Головина, 1987].

Строение раковины Lottiidae с не-пелагическим развитием из среднего сармата исследовано достаточно подробно, чтобы отметить ряд уникальных морфологических преобразований, произошедших в пределах этой группы одновременно с переключением типа раннего развития. Раковина значительной части видов обрела передний и задний вырезы, сочетанные с латеральным сжатием раковины, чего не наблюдалось у предшествующих им видов с раковиной в форме китайской шапочки. Поскольку эти Lottiidae были ассоциированы с мшанковыми биогермами, подобные модификации раковины, вероятно, позволили им освоить такие нетривиальные местообитания, как веточки мшанковых колоний внутри рифов [Anistratenko O., Anistratenko V., 2007].

Известно, что в эволюции онтогенеза становление каждой последующей стадии происходит не независимо, а в определенной степени является результатом предшествующей и, в свою очередь, определяет последующую стадию [Шмальгаузен, 1983]. В связи с этим, образование упомянутых модификаций раковины у среднесарматских лоттиид, пусть и опосредовано, т.е. через переход к обитанию внутри мшанковых рифов – можно считать следствием перемены именно типа раннего постэмбрионального развития [Anistratenko V., 2010].

Аналогичное переключение типа раннего онтогенеза характерно для сменявших друг друга во времени баденских и сарматских представителей семейства Nassariidae. Так, виды рода

*Nassarius*, широко распространенные в Баденском бассейне Паратетиса, обладали протоконхом, состоящим из эмбриональной и ларвальной раковинки, что явно свидетельствует о типично пеллагическом развитии. Напротив, лецитотрофный протоконх у видов рода *Akburunella* из Сарматского бассейна определенно указывает на прямое развитие этих моллюсков, когда из яйца вылупляется ползающая молодежь [Harzhauser, Kowalke, 2004]. Размеры протоконха свидетельствуют о богатом содержании желтка у эмбриона и, возможно, даже о наличии “питательных” яиц, т.е. адельфофагии. Основное отличие условий обитания моллюсков в названных бассейнах состояло в заметной меньшей солености Сарматского моря по сравнению с предшествующим ему Баденским.

Есть основания полагать, что изменение солености является мощным стимулом к вынужденной перемене в раннем онтогенезе моллюсков, как в геологическом прошлом, так и в современных бассейнах. Так, лецитотрофные виды *Rissoa* и *Alvania* известны из бассейна Средиземного моря, а также из Северной Атлантики [см. Anistratenko V., 2010 и др.]. Также важно, что феномен переключения не является уникальным приобретением какого-то одного семейства класса *Gastropoda*, а отмечен, по меньшей мере, у *Lottiidae*, *Rissoidae*, *Nassariidae* и других семейств. В общем числе известных среднесарматских гастропод, виды с планктотрофным развитием составляют менее 10 % (Табл. 2). В связи с этим, прогрессирующее понижение солености рассматривается нами как ключевой (но, возможно, не единственный) фактор, запускающий переключение типа раннего онтогенеза у сарматских гастропод.

Состав планктонных организмов при опреснении Сарматского моря, вероятно, также претерпел существенное обеднение. Вместе с падением солености ниже “мезопойкилогалинной” границы, т.е. около 13–15‰ [Anistratenko V., 2010], из планктона «выпадали» целые группы организмов (например, диатомеи [Ольштинська, 1999]), которыми питались плавающие личинки моллюсков, что резко сужало кормовую базу для моллюсков на этой стадии. Комплексным решением осмотических сложностей наряду с обеднением планктона, вероятно, и оказалось переключение раннего онтогенеза с планктотрофного на лецитотрофный и/или прямой тип развития. Перенос осмотически наиболее уязвимой стадии развития внутрь яйцевых оболочек, очевидно, позволяет более рентабельно для организма наладить осмотическую регуляцию при пониженной солености воды [Хлебович, 1974 и др.]. Кроме того, переход моллюсков к лецитотрофии или прямому развитию позволяет в значительной

Таблица 3. Жизненные формы среднесарматских гастропод Восточного Паратетиса по типу питания.

Table 3. Life forms of the Middle-Sarmatian gastropods in the Eastern Paratethys on a diet.

Семейства	количество родов	количество видов	тип питания				
			растительноядные	детритоядные	хищники	паразиты	всеядные
Lottiidae	3	7	+				
Turbinidae	1	1	+				
Cyclostrematidae	1	3	+				
Trochidae	8	76	+				
Cerithiidae	1	1	+				
Potamididae	2	2	+				
Littorinidae	1	1	+				
Rissoidae	1	1	+				
Hydrobiidae	3	9	+	+			
Nassariidae	2	38					+
Pyramidellidae	1	4					+
Omalogyridae	1	1	+				
Aglajidae	1	2			+		
Cylichnidae	1	6			+		
Retusidae	1	9			+		
Всего родов	28		21	1	3	1	2
Всего видов		161	97	5	17	4	38
% родов	100		75	3,6	10,7	3,6	7,1
% видов		100	60,3	3,1	10,6	2,5	23,6
% видов		100	63 «травоядные»		37 «плотоядные»		

степени нивелировать проблему относительной бескормицы для планктонной стадии.

На основании данных о пищевых предпочтениях современных представителей обитавших в Бессарабском море групп моллюсков, соотношение жизненных форм сарматских гастропод по типу питания, выглядит следующим образом (Табл. 3).

Как и следовало ожидать, большинство видов составляют категорию растительноядных (Рис. 3). Сюда принадлежат все *Lottiidae*, а также *Turbinidae*, *Cyclostrematidae* и *Trochidae*, из которых последнее семейство отличается наибольшим видовым разнообразием (Табл. 2). Кроме них к растительноядным следует отнести немногочисленные в среднем сармате виды *Cerithiidae*, *Potamididae*, *Littorinidae* и *Rissoidae*. Часть сарматских гидробиид (виды, ранее относившиеся к родам «*Valvata*» и «*Amnicola*») мы поместили в эту категорию провизорно, поскольку точных данных об их питании нет. Также к растительноядным мы относим представителей семейства

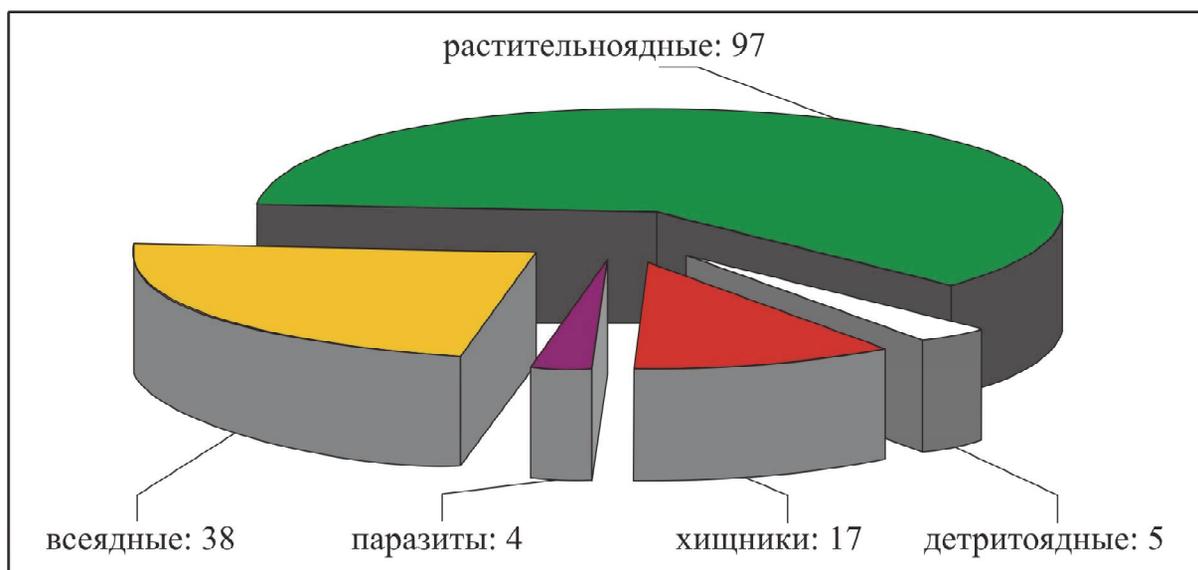


РИС. 3. Среднесарматские гастроподы Восточного Паратетиса с различным типом питания.

FIG. 3. Middle-Sarmatian gastropods in the Eastern Paratethys with a different diet pattern.

Omalogyridae. Современные представители названных групп известны как растительноядные микрофаги-собиратели, питающиеся мелкими одноклеточными водорослями (главным образом, диатомовыми), обрастающими поверхности камней и водных макрофитов. Вместе с детритоядными *Hydrobia* все перечисленные выше группы составили «не-плотоядное» большинство в фауне гастропод среднего сармата (Табл. 3).

Экологическая группа всеядных гастропод была представлена в среднесарматском море лишь одним семейством Nassariidae, правда, достаточно большим числом видов двух родов, составлявшим почти четверть от общего количества видов (Табл. 3, Рис. 3). Также всего одним родом *Odostomia* из семейства Puzosidellidae представлены паразитические гастроподы, питающиеся кровью и тканями двустворчатых и брюхоногих моллюсков. Наконец, третью позицию по количеству видов занимают собственно хищные гастроподы. Это представители трех семейств (Aglajidae, Cylichnidae и Retusidae), мелкоразмерные особи которых питаются бентосными фораминиферами и другими микроскопическими животными, а взрослые – также и некоторыми двустворчатыми моллюсками [Chester, 1993]. В целом эти три жизненные формы (всеядные, паразиты и хищники) представляют 37% «плотоядных» видов.

### Заключение

Среди главных особенностей малакофауны

мшанковых построек следует отметить исключительно богатый и разнообразный состав фауны гастропод в сочетании с широким набором разнообразных локальных стадий в зоне рифов и прилегающих районах. Это заставляет отнести рифообразующим мшанкам Сарматского моря роль эдификаторов (*средообразователей*) в формировании специфической малакофауны, составляющей Сарматскую биогермную провинцию (Табл. 1, Рис. 1, 2).

С позиции формирования фауны Gastropoda Галицийский залив, вероятно, представляет собой единственный в своем роде центр разнообразия и видообразования в Восточном Паратетисе а, возможно, и во всем Сарматском бассейне. Данные по фауне двустворчатых моллюсков [Парамонова, 1994] также указывают на зону биогермов в целом как на ведущий центр формирования сарматской фауны.

Таксономический состав фауны брюхоногих моллюсков в Бессарабском бассейне и высокая степень эндемизма среднесарматской биоты в целом подтверждают вывод Н.П. Парамоновой [1995] о необходимости выделения в среднем сармате обособленной Сарматской зоогеографической области.

Уточнение фаунистического состава брюхоногих моллюсков и особенностей распространения этих животных в сарматских отложениях позволили детализировать зоогеографическое деление Сарматского моря. Для верификации статуса выделенной нами Сарматской биогермной провинции потребуется сопоставить данные по

другим группам организмов, населявших «рифолюбивые» сообщества.

Мы предполагаем, что сходные зоогеографические выделы (охарактеризованные специфическими фаунами, сформированными в зонах биогермов) можно очертить также в пределах Баденского, Чокракского и Мэотического морей, где также были развиты органогенные постройки. Однако для установления их границ, ранга и оценки специфики составляющих их фаун необходимы дополнительные исследования. В сарматском бассейне основным фактором, прямо и опосредованно ограничивающим развитие форм с планктотрофной личинкой, следует считать пониженную соленость воды [Анистратенко О., Анистратенко В., 2008 б; Anistratenko V., 2010]. Явление почти полного отсутствия форм с планктотрофным развитием в Сарматском море и их обилия в предшествующих ему бассейнах аналогично тренду постепенного замещения пелагических форм не-пелагическими в синхронных бассейнах с градиентом солености (Средиземное, Черное и Азовское моря) [Монченко, Анистратенко В., 2001; Анистратенко В. и др., 2011].

Распределение сарматских гастропод по характеру питания демонстрирует в целом типичную для морских бассейнов картину: явное преобладание растительноядных видов над плотоядными.

Давно известно, что фауна сарматского бассейна в целом и, особенно, ее околорифовая часть носит очевидный отпечаток своеобразия. Во-первых, подавляющее большинство видов являются эндемичными. Во-вторых, это очень молодая фауна: в геологическом смысле время существования, в частности, Бессарабского моря не было долгим – всего 1,5-2 млн. лет. За это время здесь появилась, стремительно расцвела пышным букетом (в несколько сотен видов) и исчезла крайне своеобразная малакофауна. Исходя из этих обстоятельств, мы полагаем возможным именовать сарматскую фауну *эфмерной*, чтобы оттенить ее сравнительную молодость, насыщенность эндемиками и кратковременность существования. Эти свойства особенно заметны в сравнении с такой же богатой и эндемичной, но несоизмеримо более древней фауной, например, Байкала, которая сложена из пресноводных форм, развившихся здесь в течение долгого материкового периода (по крайней мере, с середины палеозоя). Напротив, у сарматской фауны, по сути, нет предшественников за вычетом немногих видов-основателей, она просуществовала сравнительно недолго и бесследно вымерла. Поскольку основная часть гастропод среднего сармата приурочена к биогермам, ее эфмерный характер еще более усугубляется высокой уязвимостью организмов-эдификаторов.

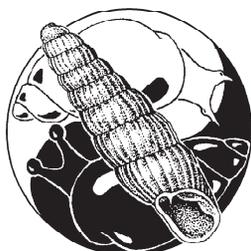
На наш взгляд, все кратковременно существовавшие в миоцен-плиоценовое время эндемичные малакофауны Паратетиса (мэотическая, киммерийская и др.) также заслуживают отнесения к разряду эфмерных фаун.

## Литература

- [Андрусов Н.И.] Andrussov N.I. 1912. *Die fossilen Bryozoenriffe der Halbinseln Kertsch und Taman*. Lief. 3. [Ископаемые мшанковые рифы Керченского и Таманского полуостровов. Вып. 3]. Киев: 84-144 + 3 табл.
- Андрусов Н.И. 1915. Онкоиды и стратоиды. *Геологический вестник*, 1(3): 134-139.
- Анистратенко В.В. 2003. *Рецептные и неогеновые моллюски отряда Rissoiformes северной части Азово-Черноморского бассейна (фауна, систематика, морфологические аспекты эволюции и экология)*. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена, Киев, 46 с.
- Анистратенко В.В., Анистратенко О.Ю., Халиман И.А. 2008. Брюхоногие моллюски Азовского моря: зоогеографический состав и особенности биологии как функция режима солености. *Ruthenica*, 18(1): 9-16.
- Анистратенко В.В., Присяжнюк В.А. 1996. Два новых рода сарматских гастропод из Западной Украины. *Палеонтологический журнал*, 1: 20-27.
- Анистратенко В.В., Халиман И.А., Анистратенко О.Ю. 2011. *Моллюски Азовского моря*. Наукова думка, Киев, 173 с.
- Анистратенко О.Ю. 2000. *Археогастроподы сарматских отложений Украины (фауна, систематика, стратиграфическое значение)*. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата геологических наук. Институт геологических наук НАН Украины, Киев, 22 с.
- Анистратенко О.Ю. 2009. Обоснование выделения Сарматской биогермной зоогеографической провинции (по фауне Gastropoda). *Доповіді НАН України*, 6: 109-112.
- Анистратенко О.Ю., Анистратенко В.В. 2007. О проблеме систематического положения и родственных связей сарматских моллюсков группы “*Trochus blainvillei*” (Gastropoda: Archaeogastropoda). В сб.: *Палеонтологічні дослідження в Україні: історія, сучасний стан та перспективи: Збірник наукових праць Інституту геологічних наук НАН України*. Нора-прінт, Київ: 315-320 + 2 с.
- Анистратенко О.Ю., Анистратенко В.В. 2008 а. К вопросу о зоогеографическом районировании Сарматского моря (по фауне Gastropoda). В сб.: *Біостратиграфічні основи побудови стратиграфічних схем фанерозою України: Збірник наукових праць Інституту геологічних наук НАН України*. Київ: 254-259.
- Анистратенко О.Ю., Анистратенко В.В. 2008 б. Концепция периодических переключений типа раннего онтогенеза у Gastropoda (на примере миоценовых Lottiidae Паратетиса). *Доповіді НАН України*, 9: 146-150.

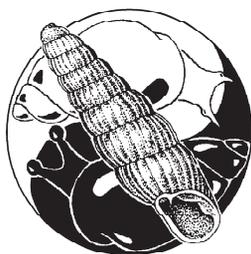
- Анистратенко О.Ю., Вернигорова Ю.В., Коваленко В.А., Люльева С.А., Османов Э.М., Рамский С.Я., Рябоконь Т.С. 2011. Новые данные по биостратиграфии палеоген-неогеновых отложений Альминской впадины Крыма. В сб.: *Проблеми стратиграфії і кореляції фанерозойських відкладів України: Матеріали XXXIII сесії Палеонтологічного товариства НАН України, Київ, 6-8 червня 2011 р. (Україна)*: 81-82.
- Голиков А.Н. 1982. О принципах районирования и унификации терминов в морской биогеографии. В кн.: О.Г. Кусакин (отв. ред.). *Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования*. Наука, Москва: 94-99.
- Голиков А.Н. 1987. Класс Gastropoda. В кн.: О.А. Скарлато (гл. ред.). *Моллюски Белого моря. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР*, 151. Наука, Ленинград: 41-149.
- Зезина О.Н. 1982. Вид, род и семейство в биогеографическом анализе донной фауны океана. В кн.: О.Г. Кусакин (отв. ред.). *Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования*. Наука, Москва: 18-26.
- Ильина Л.Б. 1998. Зоогеография сарматских гастропод. *Палеонтологический журнал*, 4: 22-30.
- Ильина Л.Б., Невеская Л.А., Парамонова Н.П. 1976. *Закономерности развития моллюсков в опресненных бассейнах неогена Евразии*. (Труды Палеонтологического института АН СССР, 155). Наука, Москва, 288 с.
- Кафанов А.И. 2005. *Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии*. Издательство Дальневосточного университета, Владивосток, 208 с.
- Колесников В.П. 1935. *Сарматские моллюски. Палеонтология СССР*, 10(2). Издательство АН СССР, Ленинград, 507 с. + 33 табл.
- Колесников В.П. 1940. Верхний миоцен. В кн.: А.Д. Архангельский (глав. ред.). *Стратиграфия СССР*, том 12. *Неоген СССР*. Издательство АН СССР, Москва: 229-373.
- Колесников В.П. 1949. О некоторых проблемах палеонтологии. *Бюллетень МОИП, отдел геологический*, 24 (1): 3-45.
- Королюк И.К., Михайлова М.В., Равикович А.И., Краснов Е.В., Кузнецов В.Г., Хатянов Ф.И. 1975. *Ископаемые органогенные постройки, рифы, методы их изучения и нефтегазоносность*. Наука, Москва, 236 с.
- Кусакин О.Г. 1974. Список животных литорали Курильских островов. В кн.: *Растительный и животный мир литорали Курильских островов*. Наука, Новосибирск: 339-372.
- Кусакин О.Г. (отв. ред.). 1982. *Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования*. Наука, Москва, 311 с.
- Левушкин С.И. 1982. Проблема островных фаун в свете отношений биогеографии и экологии. В кн.: О.Г. Кусакин (отв. ред.). *Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования*. Наука, Москва: 26-52.
- Макридин В.П., Кац Ю.И. 1966. Некоторые вопросы методики палеобиогеографических исследований. В кн.: *Организм и среда в геологическом прошлом*. Наука, Москва: 98-115.
- Мерклин Р.Л. 1966. О некоторых особенностях изменения состава родов и видообразования у двустворчатых моллюсков в связи с колебанием солёности в третичных морях юга СССР. В кн.: *Организм и среда в геологическом прошлом*. Наука, Москва: 181-189.
- Монченко В.И., Анистратенко В.В. 2001. Попытка определения эвригалинности группы по ее видовому разнообразию в морях с градиентом солёности. *Экология моря*, 56: 35-40.
- Музылев Н.Г., Головина Л.А. 1987. Связь Восточного Паратетиса и Мирового океана в раннем-среднем миоцене. *Известия АН СССР, серия геологическая*, 12: 62-74.
- Невеская Л.А., Ахметьев М.А., Богданович А.К., Жегалло В.И., Ильина Л.Б., Кармишина Г.И., Серова М.Я., Сычевская Е.К., Чепалыга А.Л. 1986 а. Биогеографическое районирование территории СССР в неогене. В кн.: М.В. Мурагов, Л.А. Невеская (отв. ред.). *Стратиграфия СССР, Неогеновая система*. Полутом 2. Недра, Москва: 377-386.
- Невеская Л.А., Багдасарян К.Г., Богданович А.К., Вялов О.С., Габуния Л.К., Жгенти Е.Г., Ильина Л.Б., Носовский М.Ф., Парамонова Н.П., Тактакишвили И.Г. 1986 б. Региональные стратиграфические очерки. Паратетис. Введение. В кн.: М.В. Мурагов, Л.А. Невеская (отв. ред.). *Стратиграфия СССР, Неогеновая система*. Полутом 1. Недра, Москва: 29-54.
- Несис К.Н. 1982. Зоогеографическое положение Средиземного моря. В кн.: О.Г. Кусакин (отв. ред.). *Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования*. Наука, Москва: 270-299.
- Ольштинська О.П. 1999. *Кайнозойський етап розвитку діатомової флори України (біостратиграфія, еволюція, палеоекологія)*. Автореферат дисертації на здобуття наукового ступеня доктора геологічних наук. Інститут геологічних наук НАН України, Київ, 35 с.
- Парамонова Н.П. 1994. *История сарматских и акачагыльских двустворчатых моллюсков. Труды Палеонтологического института*, 260. Наука, Москва, 212 с.
- Парамонова Н.П. 1995. Зоогеография Паратетиса в сарматское время. *Экосистемные перестройки и эволюция биосферы*, 2. ПИН РАН, Москва: 137-141.
- Попов С.В., Невеская Л.А., Гончарова И.А., Ильина Л.Б. 2005. Биогеография Восточного Паратетиса в неогене по моллюскам. В кн.: Ю.Б. Гладенков, К.И. Кузнецова (отв. ред.). *Биосфера-экология-биота в прошлом Земли. Палеобиогеографические аспекты* (Труды Геологического института, 516). Наука, Москва: 309-337.
- Равикович А.И. 1954. *Современные и ископаемые рифы*. Издательство АН СССР, Москва, 171 с.
- Рожнов С.В. (отв. ред.). 2011. *Рифогенные формации и рифы в эволюции биосферы. Серия «Гео-биологические процессы в прошлом»*. ПИН РАН, Москва, 228 с.
- Старобогатов Я.И. 1982. Проблема минимального выдела в биогеографии и ее приложение к фаунистической (фауногенетической) зоогеографии моря. В кн.: О.Г. Кусакин (отв. ред.). *Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования*. Наука, Москва: 12-18.

- Суханов В.В. 1982. Модель распределения видового обилия на литорали островной гряды В кн.: О.Г. Кусакин (отв. ред.). *Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования*. Наука, Москва: 52-75.
- Успенская Н.Ю. 1927. К изучению третичной фауны Керченского полуострова. *Известия Геологического комитета*, 46 (6): 635-643.
- Хлебович В.В. 1974. *Критическая соленость биологических процессов*. Наука, Ленинград, 233 с.
- Чабан Е.М., Мартынов А.В. 2000. Замечания о роде *Paleaglaja* Anistratenko et Prisijazhnuk, 1996 (Opisthobranchia: Aglajidae). *Ruthenica*, 10: 74-75.
- Чухчин В.Д. 1984. *Экология брюхоногих моллюсков Черного моря*. Наукова думка, Киев, 176 с.
- Шмальгаузен И.И. 1983. *Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды*. Наука, Москва, 360 с.
- Anistratenko O.Yu., Anistratenko V.V. 2007. Minute Patellogastropods (Mollusca: Lottiidae) from the Middle Miocene of Paratethys. *Acta Geologica Polonica*, 57(3): 343-376.
- Anistratenko V.V. 2010. Switching of early ontogeny type, its mechanism, and role in evolution of Mollusca. *Biology Bulletin*, 37 (2): 130-137. <http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=article&id=doi:10.1134/S1062359010020068>
- Anistratenko V.V., Anistratenko O.Yu. 2009. Zoogeographical subdivision of the Sarmatian Sea based on gastropod fauna. In: *Abstracts the 13th Congress of Regional Committee on Mediterranean Neogene Stratigraphy (RCMNS), Naples, 2nd-6th September 2009 (Italy)*: 187.
- Briggs J.C. 1974. *Marine Zoogeography*. Mc. Graw-Hill Book Co., 475 p.
- Briggs J.C. 1995. *Global biogeography*. Elsevier, Amsterdam, 454 + xvii p.
- Cerulli-Irelli S. 1916. Fauna malacologica mariana. *Paleontographia italica*, 22: 171-220 + 5 tav.
- Chester C.M. 1993. Comparative feeding biology of *Acteocina canaliculata* (Say, 1826) and *Haminoea solitaria* (Say, 1822) (Opisthobranchia, Cephalaspidea). *American Malacological Bulletin*, 10 (1): 93-101.
- Fretter V., Graham A. 1962. *British Prosobranch Molluscs. Their Functional Anatomy and Ecology*. The Ray Society, London, 755 pp.
- Gordon D.P. 1972. Biological relationships of an intertidal bryozoan population. *Journal of natural History*, 6 (5): 503-514.
- Harzhauser M., Kowalke T. 2002. Sarmatian (Late Middle Miocene) gastropod assemblages of the Central Paratethys. *Facies*, 46: 57-82.
- Harzhauser M., Kowalke T. 2004. Survey of the nassariid Gastropods in the Neogene Paratethys (Mollusca: Caenogastropoda: Buccinoidea). *Archiv für Molluskenkunde*, 133 (1/2): 1-63.
- Harzhauser M., Mandic O., Zuschin M. 2003. Changes in Paratethyan marine molluscs at the Early/Middle Miocene transition: diversity, palaeogeography and palaeoclimate. *Acta Geologica Polonica*, 53(4): 323-339.
- Hickman C.S., McLean J.H. 1990. *Systematic revision and Suprageneric classification of Trochacean Gastropods*. Natural History Museum of Los Angeles County (Science Series, 35), Los Angeles, 169 p.
- Jenkins R.G., Kaim A., Hikida Y. 2007. Antiquity of the substrate choice among acmaeid limpets from Late Cretaceous chemosynthesis-based communities. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52(2): 369-373.
- Kiel S., Goedert J.L. 2006. A wood-fall association from Late Eocene deep-water sediments of Washington State, USA. *Palaaios*, 21: 548-556.
- Kiel S., Goedert J.L. 2007. New mollusks associated with biogenic substrates in Cenozoic deep-water sediments of Washington State. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52(1): 41-52.
- Poppe G.T., Goto Y. 1991. *European Seashells. Volume 1 (Polyplacophora, Caudofoveata, Solenogastrea, Gastropoda)*. Verlag Christa Hemmen, Wiesbaden, 352 p.
- Riedl R. 1983. *Fauna und Flora des Mittelmeeres: Ein systematischer Meeresführer für Biologen und Naturfreunde. 3. Auflage*. Paul Parey Verlag, Hamburg-Berlin, 836 S.
- Seneš J. 1961. Paläogeographie des westkarpatischen Raumes in Beziehung zur übrigen Paratethys im Miozän. *Geologické práce*, 60: 159-195.



**РЕЗЮМЕ.** В статье приведены результаты эколого-зоогеографического исследования среднесарматских брюхоногих моллюсков Восточного Паратетиса. Представлен исчерпывающий список видов, а также замечания по систематическому положению некоторых групп. Проанализированы некоторые аутоэкологические свойства моллюсков, а также соотношения их жизненных форм по типу питания. Области массового развития и наибольшего разнообразия брюхоногих моллюсков в Восточном Паратетисе коррелируются с распространением мшанковых биогермов, которые рассматриваются здесь как островная цепь. Мшанки-рифостроители служили средообразующим фактором для рифовых сообществ бессарабского бассейна, ведущая роль в которых принадлежала гастроподам. Фаунистически охарактеризована ранее установленная авторами Сарматская биогермная провинция в пределах Сарматской зоогеографической области. Эндемичность малакофауны провинции на видовом уровне составляет около 55 %, на родовом – около 30 %. Фаунистичес-

кая обособленность обсуждаемого зоогеографического выдела впервые намечается в конце раннесарматского времени, наиболее ярко она проявляется в среднем сармате, а в опресненном позднесарматском бассейне фауна этого типа вымирает. Таксономический состав Gastropoda разных районов среднесарматского (бессарабского) бассейна показывает, что Галицийский залив – это основной фауногенетический центр в Восточном Паратетисе а, возможно, и во всем Сарматском бассейне. Это обусловлено фактом существования здесь биогермов еще в баденское и раннесарматское время. В распространении моллюсков отмечен широтный градиент их разнообразия – обеднение с запада на восток, связанное с асинхронностью (запаздыванием) формирования рифов в других районах: Еникальском, Ставропольском проливах и на Мангышлаке. Впервые предлагается именовать сарматскую, а также и все другие кратковременно существовавшие эндемичные фауны Паратетиса *эфмерными* фаунами.



This paper is published on a CD-ROM to comply with the Article 8.6 of the International Code of Zoological Nomenclature. The copies of the CD-ROM were mailed on the date mentioned on the front page to: Department of biological literature of the Library on Natural Sciences of Russian Ac. Sci., Library of Zoological Institution of Russian Ac. Sci., Malacology library of Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, France), Malacology library of the Natural History Museum (London, UK), Library of the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (Washington, DC, USA); Thomson Reuters (publishers of Zoological Record).

Эта статья опубликована на CD-ROM, что соответствует требованиям статьи 8.6 Международного Кодекса Зоологической номенклатуры. Копии CD-ROM разосланы в день, указанный на первой странице в следующие библиотеки: Библиотеку биологической литературы РАН (Москва), которая является отделом Библиотеки по естественным наукам Российской академии наук (БЕН РАН); библиотеку Зоологического института РАН; малакологическую библиотеку Muséum National d'Histoire Naturelle (Париж, Франция); малакологическую библиотеку Natural History Museum (London, UK), библиотеку National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (Washington, DC, USA); Thomson Reuters (издатели Zoological Record).