

БИОГЕОГРАФИЯ ВОСТОЧНОГО ПАРАТЕТИСА В НЕОГЕНЕ ПО МОЛЛЮСКАМ

Рассмотрена история биохорий Восточного Паратетиса в миоцене–плиоцене. При преимущественно широких палеогеографических связях первой половины миоцена Паратетис заселялся морской фауной и входил в зоогеографическую систему Средиземноморья. Замыкание и нарушение гидрологического режима бассейнов Восточного Паратетиса приводили к формированию эндемичной фауны и обособлению биохорий высокого ранга, которые разрушались при последующих изменениях экологии. Так, четыре раза – в караганское, сарматское, позднемэотическое время и в акчагыле – формировались высокоэндемичные фауны, позволяющие выделять подобласти, а в конце миоцена – плиоцене – Паратетисная зоогеографическая область со специфичной фауной двустворчатых моллюсков и гастропод.

S.V. Popov, L.A. Neveeskaja, I.A. Goncharova, L.B. Pijina

EASTERN PARATETHYS BIOGEOGRAPHY DURING NEOGENE BASED ON MOLLUSKS

History of the Eastern Paratethys biogeographic units is discussed. Paratethys was inhabited by marine fauna and included in the Mediterranean zoogeographic system as a result of mainly open paleogeographic connections during first half of the Miocene. Changing of hydrological regime and closing of the Eastern Paratethys led to growing up of endemism rate and forming of high-level biogeographic units, which were destroyed by next environmental replacements. Mollusk faunas of subregion rank were formed four time during the Neogene – in the Karaganian, Sarmatian, Upper Maeotian, and Akchagilian. The Paratethyan Zoogeographic Region with specific bivalve and gastropod composition was arised in the Late Miocene and Pliocene.

ВВЕДЕНИЕ

В раннем палеогене на северной окраине Тетиса существовали унаследованные от мезозоя окраинные моря: Альпийско-Карпатское и Кавказско-Копетдагское, шельфовые окраины которых в начале кайнозоя покрывали огромные пространства юга Восточно-Европейской платформы, Скифской и Туранской плит, а также областей новейшего орогенеза Средней Азии и Северо-Западного Китая. С конца эоцена эта система водоемов отделилась от Тетиса поднятиями Альпийского складчатого пояса и с олигоцена получила название Паратетис. Резкие изменения палеогеографических связей и гидрологии этих бассейнов континентальной окраины в неогене приводили к вымиранию полигалинных групп, периодическому разрушению стабильной структуры богатых морских сообществ и быстрой смене их на резко обедненные, «недонасыщенные» ассоциации бассейнов с редуцированной соленостью (рис. 1), в которых многие экологические ниши оставались

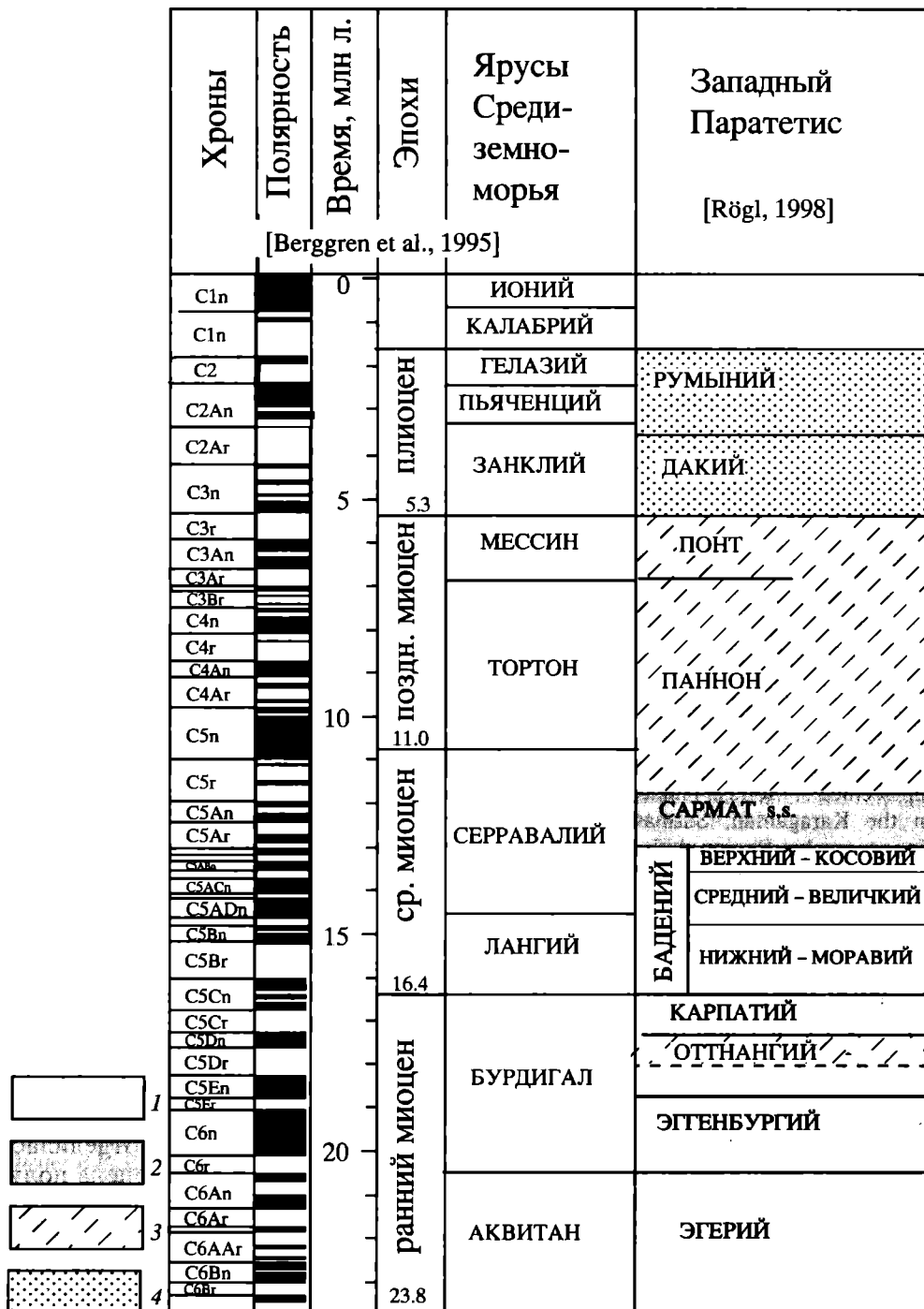


Рис. 1. Стратиграфическая схема неогена Паратетиса

1-4 — типы бассейнов: 1 — морские, 2 — полуморские, 3 — солоноватоводные, 4 — континентальные

Восточный Паратетис			Зоны по планктонным фораминиф.	Зоны по нанопланктону	Зоны по млекопитающим [Steininger, 1999]	
Дакийский [Snel, Marunteanu, Meulenkamp, 2001]	Эвксинский ([Невесская и др., 1986], Trubikhin in: [Pontien, 1989])	Каспийский				
			1.8	PT1	NN20-21 MN18	
РУМЫНИИ	КУЯЛЬНИК	АКЧАГЫЛ	3.4	PL6	NN18	
				PL5	NN16b-17	
4.4	КИММЕРИИ	БАЛАХАН	5.3	PL3-4	NN16a	
ДАКИЙ				PL2	NN14-15	
ПОНТ	БОСФОР + ПОРТАФЕР НОВОРОССИЙСКИЕ СЛОИ	БАБАДЖАН	6.1	PL1	NN13 NN12	
				M14		
МЭОТИС	ВЕРХНИЙ	<i>Congerina novorossica</i>	M13	b	NN11	
	НИЖНИЙ	<i>Dosinia maeotica</i>			NN10	
САРМАТ s.l.	ВЕРХНИЙ - ХЕРСОН	<i>M. bulgarica</i> <i>Maetra caspia</i> <i>Maetra balcica</i>	M12 (N15) M11-M8 (N14-N11)	a (N16)	NN9b	
	СРЕДНИЙ - БЕССАРАБ	<i>Plicatiformes fitoni</i> <i>Maetra vitaliana</i>			<i>Criptomactra pesanseris</i>	NN9a/b
	НИЖНИЙ - ВОЛЫН	<i>Maetra eichwaldi</i>			<i>Abra reflexa</i>	NN7-8
						MN 8-7
КОНКА			M7 (N10)		NN6	
КАРАГАН					<i>Spaniodontella gentilis</i>	<i>Barnea</i>
ЧОКРАК			M6 (N9) M5 (N8)		NN5	
ТАРХАН						
КОЦАХУР			M4 (N7)		NN4	
САКАРАУЛ			M3 (N6)		NN3	
			M2 (N5)		NN2	
В. КАВКАЗИЙ =			M1 (N4)	b	NN2	
= КАРАДЖАЛГА					a	NN1

свободными. В таких условиях некоторые группы моллюсков («прогрессивные эврибионты», по терминологии Р.Л. Мерклина, – кардииды, мактриды, трохиды, риссоиды, потамидиды и др.) – давали мощные всплески формообразования с появлением морфологических признаков и экологических адаптаций, не свойственных их морским предкам. Из таких бассейнов описаны сотни эндемичных видов, десятки родов, эндемичные семейства и подсемейства двустворок и гастропод. С биогеографической точки зрения такие резкие преобразования фауны приводили к быстрому обособлению биохорий высокого ранга: провинций, подобластей и областей, характеризовавшихся большой долей эндемиков. Своеобразная картина столь быстрой смены биогеографических подразделений во времени является результатом уникального природного эксперимента, приведившего к быстрым эволюционным преобразованиям и смене сообществ моллюсков в условиях периодического снятия пресса конкурентов, многократно повторенного в истории Земли.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Основные концепции морской биогеографии начали разрабатываться именно на шельфовой бентосной фауне еще в середине прошлого века. Причем уже в наиболее ранних работах (Dana, 1853 и Forbes, 1856, цит. по: [Морская биогеография, 1982]) четко разграничивались фаунистический и зонально-биогеографический подходы, что далеко не всегда присутствует в работах современных авторов. Выделяется два основных аспекта изучения закономерностей размещения биоты: зависимость от широтно-климатической зональности и анализ собственно сходства–различия фаун, которое, наряду с температурой, определяется гидрологией, наличием преград, течений, биотическими взаимоотношениями и т.д. Эти два подхода являются основными и в палеобиогеографии, но для неогеновых бассейнов Паратетиса имеют свою специфику.

Восстановление климатической зональности в позднем кайнозое возможно как путем использования актуалистических данных по современному распространению видов, родов, подродов и семейств, так и через анализ таксономического разнообразия, степени тепловодности сопутствующей фауны и флоры. Как было установлено [Hall, 1964], основным лимитирующим фактором для морских моллюсков являются не низкие зимние температуры, как предполагалось предшественниками, а продолжительность теплого летнего сезона, необходимая для размножения и раннего развития. Данные о такой зональности в широтно-вытянутых бассейнах, имевших сложные палеогеографические связи, никак не могут быть основой для фаунистического районирования, что видно на примере как современного Средиземного моря, так и древних бассейнов (например, эоцен-олигоценых [Rorov et al., 2001, 2004]). В случае высокого эндемизма малакофауны методы актуализма становятся малопригодными, и приходится опираться на данные по другим группам.

Биогеографическое районирование, так же как и по современной биоте, должно быть основано на оценке сходства–различия фаунистических комплексов, степени их эндемизма в одновременно существовавших водоемах, либо сменявших друг друга во времени, если мы рассматриваем историю биохорий. Мерой такого сходства может быть степень перекрытия списков, дендрограммы сходства, коэффициенты Престона, Жаккара, анализ доминирования таксонов и т.д. Но если сходство списочного состава или доминантных групп более или менее однозначно свидетельствует о близости комплексов, то различия ископаемых ассоциаций могут быть вызваны и вторичными причинами (например, разнофациальностью осадков, транспортировкой перед захоронением, тафономией) и требуют своего анализа.

Наряду с климатом, батиметрией и географическими барьерами, на распределение современной биоты шельфов влияют и другие факторы: особенности гидрологии, речной сток, течения и т.д. Если для океанической фауны они играют второстепенную роль, то во внутриконтинентальных бассейнах нередко выходят на первый план, что можно видеть на примере Черного и Каспийского морей. Обособленность и опресненность первого приводит лишь к резкому обеднению биоты средиземноморского происхождения, тогда как эндемизм фауны второго настолько велик, что заставляет выделять здесь высшие биогеографические категории (ранга области, согласно Я.И. Старобогатову [1970]).

Палеобиогеографические реконструкции приходится строить при значительном дефиците информации. Так, хронологический подход может быть здесь лишь вспомогательным, так как приблизительные ареалы возможно восстанавливать лишь для части родов и некоторых наиболее широко распространенных видов. Для морских бассейнов Паратетиса с богатой исходной фауной моллюсков, но редкими их находками (нижний миоцен) основным методом являлось сравнение списочного состава таксонов наиболее богатых местонахождений и групп местонахождений, и их сопоставление с составом малакофауны соседних бассейнов (рис. 2). При фрагментарном материале, особенно для гастропод, видовые списки столь неполны или требуют ревизии, что для сопоставимости информации лучше использовать надвидовые таксоны – роды или даже семейства. Располагая лишь неполными списками таксонов и пытаясь вычислить количественные оценки попарного сходства–различия (коэффициенты Престона, Жаккара), мы получаем значительно более высокие значения различий, не сопоставимые с данными по современной фауне. Поэтому приходится вводить собственные пограничные значения при интерпретации результатов, которые лучше бы соответствовали предварительной информации [Popov et al., 2001].

Проведенная полная ревизия состава двустворчатых моллюсков Восточного Паратетиса [Невесская и др., 1986, 1993, 1997; Гончарова, 1989; Попов и др., 1993] и среднемиоценовых гастропод [Ильина, 1993, 1998, 2003, 2004] по коллекциям и литературным данным дала возможность составить видовые списки моллюсков для отдельных регионов (палеобассейнов и их частей), по которым проведен анализ зоогеографического распространения, восстановлены ареалы характерных родов и видов. Для бассейнов Парате-

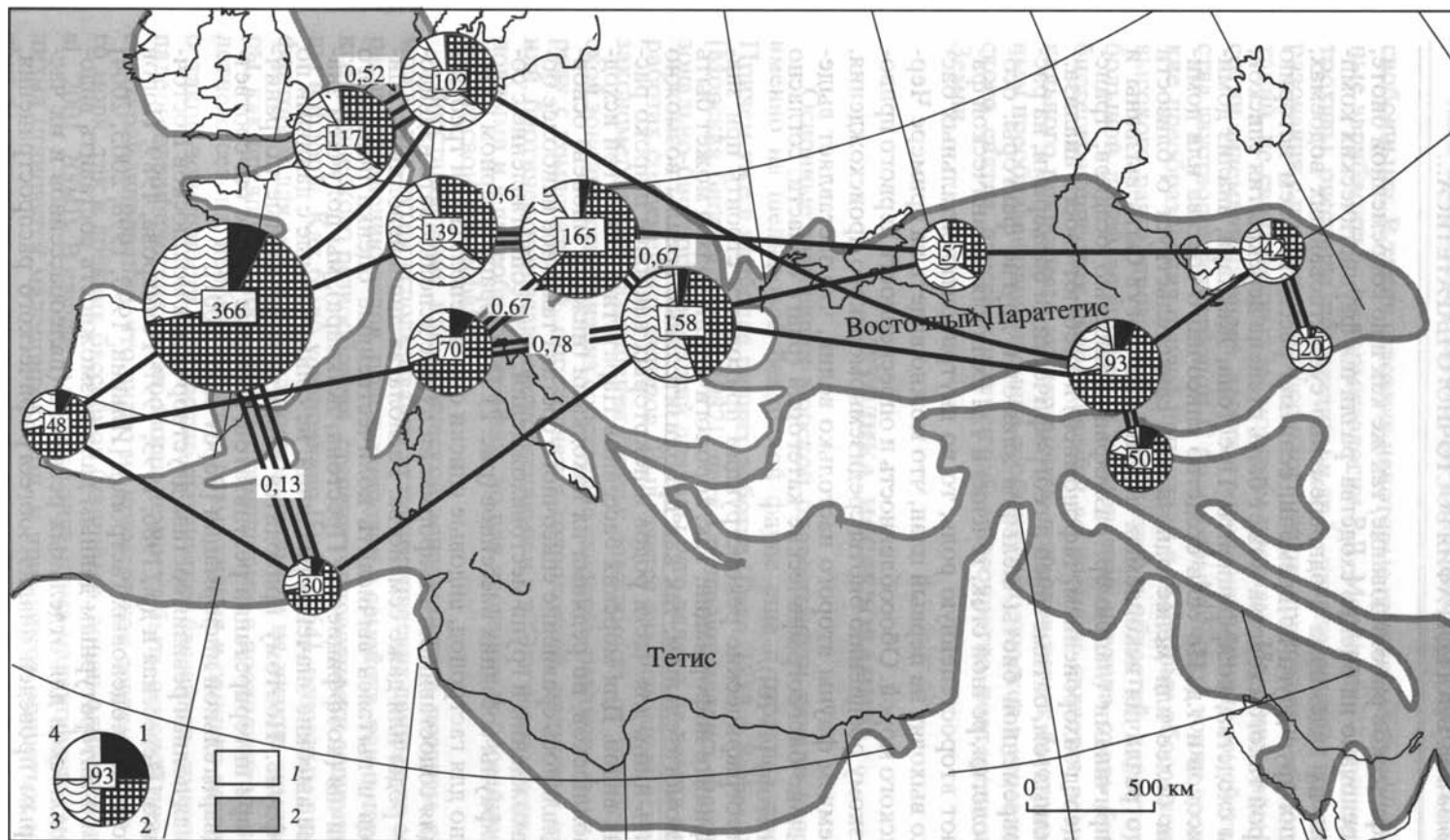


Рис. 2. Круговые диаграммы богатства и степени тепловодности основных комплексов двустворчатых моллюсков раннего миоцена Северного Перитетиса

Площадь кругов пропорциональна числу видов в комплексе, показанному цифрой в центре круга. Площадь секторов отражает относительное количество видов разной биогеографической приуроченности: 1 – родов, современные представители которых обитают только в тропиках; 2 – тропическо-субтропических родов; 3 – родов широкого распространения; 4 – родов бореального распространения. Соединительные линии показывают степень сходства комплексов в соответствии с пороговыми значениями коэффициентов Престона [Попов, 1994; Popov et al., 2001]. 1 – суша; 2 – море

тиса с высоко эндемичной фауной (вторая половина раннего миоцена, конец среднего миоцена – плиоцен) основным становится анализ таксономического уровня эндемичности, времени ее формирования, специфичности малакофауны (ее отличий во времени), списочного состава видов и родов между отдельными бассейнами Паратетиса.

РАННИЙ МИОЦЕН

Характер малакофауны

Приблизительно к началу миоцена приурочено несколько крупнейших событий, определивших дальнейшую судьбу прибрежной морской фауны моллюсков бассейнов Западной Евразии. Начавшееся глобальное потепление привело к тому, что преимущественное направление миграций моллюсков с севера на юг, характерное для олигоцена, сменилось на противоположное. Бассейн Северо-Западной Европы, оказывавший сильное влияние на фауну моллюсков Паратетиса в олигоцене, утратил с ним связь. Это привело к очень существенной перестройке комплексов в Восточном Паратетисе с бурдигальского (сакараульского) времени, состав моллюсков аквитана повсеместно носил переходный характер от олигоцена к бурдигалу.

Комплексы моллюсков южного шельфа Восточного Паратетиса начала миоцена известны лишь в Закавказье (Картли, Грузия). Их состав (известный из верхнеуплиссидхской подсвиты – 26 видов двустворок и 7 видов гастропод [Курцхалия, 1982; Попов и др., 1993] – был близок к хаттскому (нижнеуплиссидхскому), но отличался появлением более тепловодных родов и видов – *Arca*, *Barbatia* (*Obliquarca*), *Isognomon*, *Ctena*, *Arcopagia*, *Cardita calyculata*, *Cerithium*, *Nassarius*, *Olivia flammulata*.

Комплекс моллюсков сакараула Грузии (бурдигала) более представительен (около 90 видов двустворчатых моллюсков и более 50 видов гастропод [Харатишвили, 1952; Попов и др., 1993], хотя известные виды, несомненно, далеко не отражают богатства этой фауны. Крупные размеры моллюсков, их разнообразие, присутствие субтропических и некоторых тропических родов свидетельствуют об их тепловодности (см. рис. 2). Среди видов широкого географического распространения довольно много общих с эггенбургом Центральной Европы (более 35%), но почти нет видов, общих с бурдигальской фауной Средиземноморья и Аквитании и неизвестных в эггенбургских комплексах. В то же время, в составе сакараульской фауны довольно много аллохтонных видов, остающихся пока условными эндемиками. Степень преобладания этой фауны от олигоценовой примерно такая же, как у эггенбургской – около 40%.

Комплекс моллюсков северного шельфа, вероятно, имеющий аквитанский возраст, известен из сивашской подсвиты Украины [Попов и др., 1993; Амитров, 1995]. Из-за плохой сохранности (ядра и отпечатки в рыхлом песчанике) многие формы здесь определены лишь приблизительно (с cf.) или до рода. Тем не менее, несомненно присутствие в этом комплексе многочисленных тепловодных родов и видов (*Atrina*, *Isognomon*, *Divalinga*, *Europicardium*, *Venus* cf. *multilamella*, *Callista lilacinoides*, *Glycymeris pilosa deshayesi*, *Glossus*

maior), сближающих его с позднегерскими моллюсковыми фаунами Центральной Европы. Относительно высокие коэффициенты различий сивашского комплекса с последними объясняются тем, что из 57 форм двустворчатых моллюсков до вида точно определено лишь 28 и около 10 видов гастропод. Значительную долю этой фауны составляли виды, перешедшие из олигоцена, среди которых были эндемичные для Восточного Паратетиса (*Plagiocardium abundans*, *Cerastoderma prigorovskii*, *Sphenia nana*).

Комплекс моллюсков ольгинской свиты Предкавказья приурочен к глинистым фациям. Он беден (25 видов двустворчатых моллюсков), почти не содержит тепловодных форм и не сопоставим с описанными ассоциациями из-за фациальных различий и большей глубоководности. Таким образом, бурдигальские мелководные комплексы песчаных грунтов северного шельфа Восточного Паратетиса, с которыми связано основное разнообразие моллюсков, пока неизвестны.

Комплексы моллюсков Кызылкумов, Юго-Восточной Туркмении и Таджикистана довольно бедны (вместе содержат 42 вида двустворок) и также характеризуются плохой сохранностью. По родовому составу, своей зоогеографической характеристике и, вероятно, возрасту они сопоставимы с сивашским комплексом Украины. Здесь также присутствуют тепловодные роды и виды (*Atrina*, *Isognomon*, *Megaxinus*, *Glycymeris pilosa deshayesi*, *Venus* sp. и *Callista lilacinoides*), отличающие их от хаттских ассоциаций Восточного Паратетиса.

Во второй половине бурдигала произошло второе (после соленовского) замыкание и опреснение Паратетиса, вызвавшее формирование эндемичной фауны. Богатые ассоциации этой малакофауны, как и сакараульской, известны только из Грузии [Квалиашвили, 1961; Попов и др., 1993]. Они включают 18 видов двустворок с эндемичными для Паратетиса родами *Eoprosodacna* (4 вида), *Limnopappia caucasica*, *Rzehakia dubiosa* и видами *Cerastoderma ivericum*, *C.lacustre*, крайне эвригалинными *Corbula* (*Lenticorbula*), *Polymesoda*, *Congeria*, *Siliqua*. Среди гастропод наиболее обычны *Melanopsidae* (*Melanopsis impressa*) и пресноводно-солонатоводные *Neritidae* (*Theodoxus*), *Anisus*, *Viviparus*, *Lymnea*, *Radix*. Некоторые виды этой фауны известны из копетдагской и северной частей бассейна. Все роды и многие виды являлись общими с позднеоттантскими комплексами Западного (Центрального) Паратетиса.

Зоогеографическое районирование

Тенденция сглаживания биогеографических различий в бассейнах Западной Евразии, проявившаяся уже в хатте, продолжала развиваться в миоцене. Четко прослеживается общность малакофауны бассейнов Паратетиса между собой и с фаунами средиземноморской части Тетиса, включая побережье Северной Африки и бассейны Португалии и Аквитании, открывавшиеся в Атлантику. Продолжалось заселение каждого из бассейнов более тепловодной тетисной фауной. Фауна моллюсков всего этого региона с начала бурдигала (эгтенбурга, сакараула) стала достаточно близка, чтобы ее можно было рассматривать в составе единой – Средиземноморско-Северо-

атлантической области. Северо-Европейская область, обособленная от тетической, судя по литературе, с мезозоя, в начале неогена, вероятно, перестала существовать.

Наблюдаемые на этом фоне различия фаун Восточного Паратетиса, вероятно, усилены неполнотой данных, неточностью определений, а их малая общность между собой, кроме того, и их разнофациальностью и некоторой разновозрастностью. Данные о дальнейшей истории северной восточнопаратетисной **Скифско-Туранской провинции** [Popov et al., 2004], существовавшей в олигоцене, очень скудны. Вероятно, в самом начале миоцена эта провинция оставалась самостоятельной. Ее своеобразие и отличия от Центрально-Европейской обеспечивали эндемичные виды, унаследованные от олигоцена. В более позднее (сакараульское) время о мелководных моллюсковых фаунах северной части Восточного Паратетиса ничего не известно.

В южной части бассейна существовала своя – **Кавказско-Копетдагская провинция**, также входившая в Средиземноморско-Североатлантическую область, но имевшая, кроме западных, еще и иные связи с океаном, скорее всего на юге с восточнотурецкими и иранскими бассейнами. Данные о фауне копетдагской части этой провинции пока очень бедные.

Своеобразие и эндемизм малакофауны всего Паратетиса резко возросли в коцахуре – позднем отгнанге. Формирование общих эндемичных родов (*Rzehakia*, *Limnopappia*, *Eoprosodacna*) свидетельствует об обособлении биохории высокого уровня, которую предлагается называть **Альпийско-Кавказской подобластью** Средиземноморско-Североатлантической области с двумя провинциями – **Альпийско-Карпатской** и **Кавказско-Закаспийской**.

КОНЕЦ РАННЕГО – НАЧАЛО СРЕДНЕГО МИОЦЕНА (ТАРХАН)

Характер малакофауны

Тарханская трансгрессия привела к восстановлению в бассейне Восточного Паратетиса морской биоты средиземноморско-атлантического происхождения. Наиболее быстро заселялись бентосом мелководья, а по мере восстановления нормального газового режима, после аноксии майкопского времени, обживались и глубины. В позднем тархане началось некоторое ограничение связей с соседними морскими бассейнами. Всего в тарханском бассейне отмечено 98 видов 75 родов двустворчатых моллюсков, относящихся к 36 морским семействам (преимущественно полигалинным), и лишь один солоноватоводный вид *Congeria* – обитатель лагун тарханского моря [Гончарова, 1989; Гончарова и др., 2001]. Гастроподы (по неполным данным) отнесены к 54 видам 33 родов 25 семейств [Ильина, 1993].

Ранний тархан. Двустворчатые моллюски раннего тархана представлены 80 видами 71 рода 34 семейств. Гастроподы плохо изучены, часто неудовлетворительной сохранности. Среди двустворчатых моллюсков господствовали представители полигалинных морских семейств. От предшество-

вавшего солоноватоводного коцахурского бассейна были унаследованы лишь два вида двустворчатых моллюсков – *Rzehakia dubiosa* и *Congeria nucleolus* – толерантные к низкой солености. 69 видов двустворчатых моллюсков (86% общего состава) и почти все гастроподы мигрировали в раннетарханский бассейн и лишь девять видов (11%) считаются эндемиками, так как пока не найдены в соседних бассейнах. Ни эндемичных родов, ни специфичных видов в это время не отмечено [Гончарова, 1989; Гончарова и др. 2001]. Отношение числа видов к числу родов для двустворчатых моллюсков – 1,1, для гастропод – 1,6 (для всего тарханского интервала), т.е. видообразование было незначительным. 64 (из 69) видов двустворчатых моллюсков средиземноморско-атлантического происхождения были общими с карпатской и раннебаденской фаунами Центрального Паратетиса.

Средний тархан. В среднетарханском бассейне жили представители 59 видов 49 родов 32 семейств морских двустворчатых моллюсков и около 40 видов гастропод. Продолжалось доминирование полигалинных семейств и родов [Гончарова, 1989; Ильина, 1993], но роль эвригалинных морских семейств двустворчатых моллюсков *Mesodesmatidae*, *Solenidae*, *Mactridae*, *Corbulidae*, *Scrobiculariidae* усилилась. Фауна среднетарханского бассейна в основном унаследована от раннетарханского (40 видов двустворчатых моллюсков – 68%). Вновь возник один подрод *Lutetia* (*Davidaschvilia*) и восемь видов двустворчатых моллюсков (14%) – эндемиков Восточного Паратетиса, шесть видов были новыми эндемиками Паратетиса, общими для его западной и восточной частей.

Поздний тархан. В позднетарханском бассейне насчитывалось 59 видов 47 родов 32 семейств двустворчатых моллюсков. Гастроподы этого уровня недостаточно изучены. Соотношение полигалинных и эвригалинных морских семейств двустворчатых моллюсков в это время аналогично соотношению в среднетарханском бассейне, фауна которого почти полностью унаследована от предыдущего бассейна (у двустворчатых моллюсков 54 вида – 91%), но господствующее положение в сообществах стали занимать эндемичные виды. Возникло три новых вида и один подвид, эндемичные для Восточного Паратетиса – *Aequipecten praetrigonostoma*, *Cultellus probus*, *Barnea ujraticica* и *Cerastoderma arcella bogatchevi*.

Зоогеографическое районирование

Незначительный эндемизм тарханской фауны (10–12%) свидетельствует о хорошем фаунистическом обмене между Западным и Восточным Паратетисом и Средиземноморьем в конце бурдигала – начале лангия. Тарханская малакофауна, подобно конкской, позволяет рассматривать Эвксино-Каспийскую часть Паратетиса лишь как обедненную окраину обширной **Средиземноморско-Мезопаратетисной** провинции, входившей в Средиземноморско-Североатлантическую область.

Начавшееся с позднего тархана доминирование в сообществах эндемичных видов свидетельствует о самом начале биогеографического обособления Восточного Паратетиса, продолжившегося в чокраке–карагане.

СРЕДНИЙ МИОЦЕН (ЧОКРАК)

Характер малакофауны

В начале чокракского века соленость бассейна несколько понизилась по сравнению с тарханским. Морской характер бассейна в это время поддерживался соединением с открытыми водами на юго-востоке чокракского бассейна [Гончарова, 1989; Гончарова и др., 2001, 2002; (рис. 3)]. В позднечокракское время изоляция бассейна привела к изменению типа бассейна на полуморской и к почти полному вымиранию биоты.

Ранний чокрак. Двустворчатые моллюски раннего чокрака представлены 71 видом 53 родов 32 морских семейств [Гончарова, 1989; Studencka et al., 1998] и 85 видами 41 рода 29 семейств гастропод [Ильина, 2004]. По сравнению с тарханом усилилась роль некоторых эвригалинных морских семейств – Mytilidae, Cardiidae и др.

Чокракская фауна в основном была унаследована от тарханской. Переходящие виды составляли 46 видов двустворчатых моллюсков (65%) и более трети гастропод. Вторая группа чокракских моллюсков представлена мигрантами. Это 6 видов двустворчатых моллюсков, отмеченных в раннем тархане и вновь вошедших в Восточный Паратетис в раннем чокраке (*Anadara diluvii*, *Cardites partschi*, *Lutraria lutraria*, *L. sanna*, *Circumphalus subplicatus* и *Pelecypora islandicoides*). Пять других видов двустворчатых морских моллюсков, а именно: *Limaria (Limatulella) loscombii*, *Cubitostrea digitalina*, *Felaniella trigonula*, *Dosinia (Asa) lupinus* и *Clausinella basteroti*, – новые мигранты, вошедшие в Восточный Паратетис из соседних морей. Из 11 видов-мигрантов пять видов отмечены также, кроме европейских бассейнов, в среднемиоценовой фауне Восточного Средиземноморья (в юго-восточной Анатолии [Egual-Egentoz, 1958]). Среди раннечокракских гастропод новыми вселенцами в Восточный Паратетис, возможно являлись виды родов *Skenea*, *Lacuna*, *Onoba*, *Pseudosetia*, *Rissoina*, *Jeffreysina*, *Potamides (Pirenella)*, *Philbertia*, *Kleinella*, *Aclis (Murchisonella)*, *Bacteridium*, *Ringicula* [Ильина, 2004]. Виды некоторых родов, не известных вне Паратетиса, могли происходить из недостаточно изученных районов Восточного Средиземноморья, Месопотамии и Индийского океана. Некоторые аллохтонные виды обнаруживают связи с формами из Индопацифики, в частности, *Obtortio praeroxolanica*, *Aclis (Murchisonella) caucasica*, *Bacteridium elegans* и др. [Ильина, 2004].

Третью группу чокракских двустворок составляли эндемики. Вновь возник один род *Chokrakella*, специфичный для раннего чокрака, и семь видов двустворчатых моллюсков (9,7%) – бесспорных эндемиков Восточного Паратетиса. Предки пяти видов эндемичных двустворчатых моллюсков – *Aequipecten varnensis*, *Chokrakella brykense*, *Ervilia praepodolica*, *E. megalodon* и *Barnea praeustjurtensis* – могут быть найдены в предшествовавшей тарханской фауне [Багдасарян, 1965, 1970; Гончарова, 1989]. Другие чокракские эндемики обнаруживают средиземноморские и атлантические корни. Несомненными автохтонными эндемиками среди гастропод были виды родов *Gibbula* (шесть видов), *Mohrensternia* (два вида), *Nassarius* (четыре вида).

Сравнение видового состава нижнебаденских и чокракских фаун показывает присутствие 37 общих видов двустворок из 71, три из которых пред-



ставлены эндемичными подвидами. Однако 25 из них унаследованы от тарханского бассейна, который был широко связан с Западным (Центральным) Паратетисом [Невесская и др., 1986; Гончарова, 1989; Гончарова и др., 2002; Ильина, 2004]. Ни одного нового эндемика, общего для Восточного и Западного Паратетиса, для этого времени не отмечено, кроме эстуарного вида *Congerina sandbergeri*. Биогеографическое распространение остальных 11 видов, населявших Восточный Паратетис в раннем чокраке, свидетельствует об отсутствии связи между Восточным и Западным Паратетисом в это время. Как разнообразие, так и доля мигрантов значительно повышались с северо-запада на юго-восток: в Болгарии и Турции мигрантов не было совсем, в Керчи – два вида, в Предкавказье – четыре, в Грузии – три, а в Закаспии известно девять видов мигрантов. Найденные здесь *Lima loscombii* и *Dosinia lupinus*, характерные для среднего миоцена Средиземноморья и Атлантики и отсутствовавшие в раннем бадене [Studencka et al., 1998], и данные по гастроподам [Ильина, 2004] свидетельствуют о прямом фаунистическом обмене в обход Западного Паратетиса.

Поздний чокрак. Позднечокракские комплексы включали только шесть эвригалинных видов двустворок – *Lutetia (D.) intermedia*, *Ervilia praepodolica*, *Donax (P.) tarchanensis*, *Abra parabilis*, *Barnea praeustjurtensis* и *B. ujraticum*. Первые три вида заселяли мелководья всего бассейна, причем *Donax (P.) tarchanensis* был более обилён в Грузии и Закаспии, *Abra parabilis* была характерна для глубоководий.

Зоогеографическое районирование

Характер моллюсковой фауны раннечокракского бассейна – большая степень преемственности с предыдущим тарханским при доминировании восточнопаратетисных эндемиков, преобладание морских родов, общих со Средиземноморьем, – заставляет рассматривать раннечокракский бассейн в ранге самостоятельной **Восточно-Паратетисной чокракской провинции** Средиземноморско-Североатлантической области (см. рис. 3). Внутри раннечокракского бассейна вряд ли возможно выделение более дробных подразделений; наблюдается лишь постепенное обогащение как таксономического разнообразия фауны, так и экзотических для Средиземноморья элементов на юго-востоке [Гончарова, 1989; Ильина, 2004]. Крайне обедненная эвригалинная фауна



Рис. 3. Схема зоогеографического районирования шельфа акваторий Северного Перитетиса для среднего миоцена по моллюскам

1 – Восточно-Паратетисная чокракская провинция, характеризующаяся тепловодной фауной моллюсков с выпадением наиболее полигалинных родов и присутствием характерных эндемичных таксонов; 2 – аллохтонные виды гастропод, вероятно, имевшие предков в Индийском океане (*Obortio praeroxolanica*, *Cerithidium agibelicum*, *Potamides cicur*, *Actis (Murchisonella) caucasica*, *Bacteridium elegans* и др.); 3 – эндемичные моллюски чокракского бассейна (виды родов *Gibbula*, *Mohrensternia*, *Chokrakella*, *Aequipecten varnensis*, *Donax tarchanensis* и др.); 4 – зона с переходным характером фауны; 5 – Средиземноморско-Североатлантическая область с очень богатым тепловодным полигалинным составом моллюсков; 6 – широко распространенные виды средиземноморского происхождения (роды *Anadara*, *Lutraria*, *Pelecypora*, *Turritella* и др.); 7 – Германская провинция с умеренно тепловодной фауной моллюсков; 8 – характерные виды этой провинции; 9 – прочие бассейны

позднего чокрака была унаследована от раннечокракской, что заставляет рассматривать позднечокракский бассейн в ранге той же провинции.

СРЕДНИЙ МИОЦЕН (КАРАГАН)

Характер малакофауны

Караганская фауна включала 11 эндемичных видов двустворчатых моллюсков и 20 видов гастропод. В первой половине карагана резко доминировали спаниодонтеллы (*Lutelia (Spaniodontella) gentilis*), локально – моренштернии. Только два вида двустворок – *Lutelia (D.) intermedia* и *Barnea ujraticamica* – были унаследованы от позднего чокрака. Семь эндемичных видов гастропод – *Mohrensternia grandis*, *M. barboti*, *M. subglobosa*, *M. karaganica*, *M. gratiosa*, *Obtortio aciculare* и *Archaschenia merklini* – произошли от чокракских предков в раннем карагане и были специфичны для этого бассейна.

Во второй половине карагана (картвельское время) мелководье всего обширного бассейна Восточного Паратетиса было заселено однообразной фауной фолатид и реже – эрвильей. Морские формы, появившиеся здесь во время варненского эпизода в середине карагана (8–10 видов двустворок и 12 видов гастропод) вымерли, не дав потомков.

Зоогеографическое районирование

В караганское время Восточный Паратетис заселяет эндемичная малакофауна, резко отличная от средиземноморской, если не принимать во внимание короткий варненский эпизод. Учитывая морское происхождение родов, мы включаем эту территорию в Средиземноморско-Североатлантическую область в качестве **Восточно-Паратетисной караганской подобласти** (см. ниже рис. 4).

СРЕДНИЙ МИОЦЕН (КОНКА)

Характер малакофауны

В самом начале конкского века вновь открылось довольно широкое сообщение с Тетисом. Соленость возросла до 30–32‰, что позволило вселиться в конкский бассейн достаточно полигалинным средиземноморским видам двустворчатых и брюхоногих моллюсков. Картвельская фауна почти полностью вымерла, и только несколько видов *Barnea* и, скорее всего, *Ervilia pusilla* перешли в конкский бассейн.

Из 97 видов конкской фауны двустворок только шесть были эндемичными для Восточного Паратетиса: пять видов *Barnea* (из которых только *B. bulgarica* появилась в конке, остальные четыре – *B. kubanica*, *B. pseudoustjurtensis*, *B. scrinia* и *B. ujraticamica* – караганские реликты) и *Acanthocardia andrussovi*. 20 видов возникли в пределах Паратетиса [Studencka et al., 1998]. Из 70 видов гастропод эндемиками Восточного Паратетиса являлись семь видов (*Gibbula sima*, *Pseudosetia eichwaldi*, *Obtortio hydrobioides*, *Bittium amitrovi*, *Cerithium gilyandense*, *Dorsanum neutrum*, *Odostomia nuda*), большинство же видов имело более или менее широкое географическое распространение.

История конкского бассейна и его биоты может быть подразделена на следующие два этапа.

Ранняя конка. Начало конкского времени охарактеризовано большим числом моллюсков, из которых 75 видов принадлежало двустворкам и около 50 видов – гастроподам. Из них около 40 видов являлось достаточно полигалинными. Это – *Arca noae*, *Barbatia barbata*, некоторые пектиницы, *Atrina pectinata*, *Divalinga ornata*, *Carditamera auingeri*, *Glossus cor*, *Venus tauroverrucosa*, *Eastonia rugosa*, *Arcopagia crassa*, *Gibbula buchi*, *Diloma orientalis*, туррителлиды, *Alvania montagui* и др. Присутствие (хотя и единичных) представителей родов *Strombus*, *Zonaria* и *Conus* указывает на тепловодные и полносолёные условия моря.

Все раннеконкские виды моллюсков являлись общими с позднебаденскими сообществами Западного Паратетиса. В то же время, распределение моллюсковых сообществ по бассейну, при котором наиболее богатые и разнообразные полигалинные комплексы тяготели к восточной и юго-восточной частям бассейна, предполагает возможность независимого от бадена средиземноморского их происхождения (скорее всего, – из Восточного Средиземноморья).

Поздняя конка. Раннеконкское море просуществовало относительно короткое время, после чего сообщение с открытыми водами начало ухудшаться, что привело к понижению солёности примерно до 20‰. Изменение гидрологического режима позднеконкского (веселянского) моря повлекло за собой исчезновение многих полигалинных видов и расселение по всей акватории Восточного Паратетиса эвригалинных моллюсков, которые в раннеконкском море (так же, как и в баденском) играли подчиненную роль, будучи оттесненными в более распресненные участки. В это же время появились и распространились по всему водоему такие эндемичные виды, как *Parvivenus konkensis*, *Acanthocardia andrussovi*, *Parvicardium scyloiticum*, *Maetra basteroti konkensis*, *Corbula michalskii*, *Ervilia pusilla trigonula*, *Abra reflexa*, *Dorsanum neutrum*.

Позднеконкский этап был усложнен неоднократными вторжениями нормально-морских вод, во время которых в бассейн проникали средиземноморские полигалинные виды моллюсков и других групп организмов. Таких прохорезов было не менее двух – в середине и в самом конце позднеконкского этапа [Ильина, 2003]. При этом вселившиеся солёнолюбивые элементы сосуществовали вместе с более многочисленными эвригалинными видами и с возникшими в конке эндемиками, а затем вымирали, не дав потомков.

Зоогеографическое районирование

Основной особенностью, отличающей раннеконкскую биоту от одно-возрастных среднесерравалийской в Средиземноморье и позднебаденской Западного Паратетиса, являлось обеднение ее семейственного, родового и видового состава. Если в раннеконкском море известно около 130 морских видов и подвидов моллюсков, то в среднесерравалийском и позднебаденском бассейнах разнообразие на порядок выше. Это позволяет рассматривать Эвксино-Каспийский бассейн как обедненную краевую часть обширной **Средиземноморско-Мезопаратетисной зоогеографической провинции**.

В пределах эвксино-каспийской части этой провинции наметилось два отличавшихся друг от друга региона: более богатый видами закавказско-за-

каспийский, где сильнее сказывалось влияние полносоленых вод, и обедненный, занимавший Предкавказье, Причерноморье, Крым, северо-восточное побережье Болгарии.

В позднеконкское время эти части бассейна перестают различаться. По всему бассейну расселяется эвригалинная фауна моллюсков, среди которой начали доминировать эндемичные виды и подвиды – *Parvivenus konkensis*, *Maetra basteroti konkensis*, *Ervilia pusilla trigonula*, *Corbula michalskii*. Изменение характера фауны позволяет говорить о наметившейся самостоятельной Эвксино-Каспийской биохории (на уровне подпровинции) внутри Средиземноморско-Мезопаратетической провинции, хотя более явно это обособление проявилось позже, в сарматское время.

КОНЕЦ СРЕДНЕГО – НАЧАЛО ПОЗДНЕГО МИОЦЕНА (САРМАТ)

Характер малакофауны

К началу сарматского века соединение с нормально-солеными морями стало значительно более затрудненным и возник огромный полуморской бассейн. К концу среднесарматского времени западная часть Сарматского моря отделилась от восточной, образовав Паннонский водоем, а восточная (значительно большая по площади) превратилась в практически замкнутый бассейн, лишь эпизодически соединявшийся со Средиземноморьем, что фактически не влияло на состав малакофауны.

Среди двустворчатых моллюсков в раннем сармате господствовали представители морских эвригалинных семейств *Cardiidae* (подсемейство *Lymnocardiinae*), *Maetridae*, *Veneridae*, *Mesodesmatidae*, *Scrobiculariidae* [Колесников, 1935; Ильина и др., 1976; Парамонова, 1994]. Среди гастропод преобладали также виды эвригалинных морских семейств: *Trochidae*, *Rissoidae*, *Nassariidae* [Колесников, 1935; Коюмджиева, 1969; Ильина, 1998; и др.]. Всего морские двустворчатые моллюски сармата насчитывали около 110 видов 20 родов из 13 семейств. Среди морских гастропод известно около 120 видов 23 родов из 17 семейств. Солонатоводные формы были редкими: семь видов *Congerina*, *Neritina pictus*, *Brotia* и др. В ранне-среднесарматском бассейне шло ускоренное видообразование и возникли новые роды. Позднесарматский водоем был полностью замкнутым, а его малакофауна была крайне обеднена. Зоогеографический статус сарматского водоема существенно менялся во времени.

Ранний сармат. Раннесарматская малакофауна имела по сравнению с предыдущей конкско-баденской значительно более обедненный семейственный и родовой состав и характеризовалась большим эндемизмом. Всего в раннесарматском Восточном Паратетисе жили представители 45 видов двустворчатых моллюсков, относившихся к 21 роду из 13 семейств и более 75 видов 25 родов из 18 семейств гастропод. В раннем сармате отмечены 26 эндемичных видов двустворок и 50 видов гастропод и зарождение эндемичных родов *Cryptomaetra*, *Planacardium* и *Sinzowia*, основной расцвет которых начался в среднем сармате.

По своему происхождению раннесарматские моллюски подразделяются на перешедших из предыдущих бассейнов и возникших в самом сарматском

бассейне. Первая группа заключала 22 вида из 21 рода двустворчатых моллюсков и 15 видов 13 родов гастропод. Группа вселенцев может быть подразделена на средиземноморские виды и виды, возникшие в предыдущих бассейнах Паратетиса. К первым относятся 12 видов 11 родов двустворок и 8 видов 8 родов гастропод. Из них виды родов *Alveinus*, *Limopsis*, *Corbula*, гастроподы *Lunatia helicina*, *Ocinebrina sublavata*, *Mitrella scripta*, *Clavatula doderleini* и некоторые более редкие встречались только в Западном Паратетисе. Кардииды, митилиды, *Maetra eichwaldi*, *Abra reflexa*, *Donax dentiger* широко распространились в раннесарматском бассейне и дали начало многим эндемичным видам.

Отношения числа морских семейств и родов двустворок к таковым миоценового Средиземноморского бассейна было, соответственно, 21,5 и 11,5%. Процент эндемичных видов 40. Отношение числа видов к числу родов 2,1. Для гастропод процент эндемичных видов к общему числу видов не менее 80.

Средний сармат. Среднесарматская малакофауна более богата по сравнению с раннесарматской. Ее состав пополнился новыми эндемичными таксонами: родами *Avicardium* и *Kubanocardium* и видами родов *Obsoletiformes*, *Maetra*, *Venerupis* среди двустворок; родом *Barbotella* и видами *Gibbula*, *Dorsanum*, *Hydrobia*, *Mohrensternia* среди гастропод. Около 60% новых эндемичных видов появилось среди Trochidae и более 65% среди Nassariidae.

Всего в среднесарматском бассейне жили представители 78 видов из 17 родов 11 семейств морских двустворчатых моллюсков и не менее 75 видов 10 родов 8 семейств гастропод. Из раннесарматского бассейна перешли 30 видов двустворчатых и около 50 видов брюхоногих моллюсков, вновь возникли 48 видов двустворок и более 40 видов гастропод. Солонатоводные виды оставались редкими.

Эндемичными для Паратетиса среди двустворок были семь родов (40%), а для Восточного Паратетиса – четыре рода (24%). Среди гастропод эндемиками Восточного Паратетиса были два рода (20%). Процент эндемичных видов для двустворок был 24, а для гастропод – около 90. Семейственный и родовой состав был еще более обеднен, чем для раннего сармата.

Поздний сармат. Малакофауна позднесарматского бассейна, имевшего соленость, сильно отклонявшуюся от нормальной, была крайне обеднена. Двустворчатые моллюски были представлены всего восемью в основном эндемичными видами трех родов из двух семейств. Гастроподы отсутствовали, если не считать экзотических находок рода *Pirenella* [Ильина, 1998].

Зоогеографическое районирование

Значительные изменения в составе сообществ сарматских моллюсков по сравнению с таковым позднебаденских и конкских сообществ подтверждают заключение Н.П. Парамоновой [1995] и Л.Б. Ильиной [1998] о том, что уже в раннем сармате начало формироваться зоогеографическое подразделение высокого уровня. Это подразделение было названо фазой Неопаратетис [Senes, 1959]. В раннем сармате, следуя Парамоновой и Ильиной, мы придаем этой биохории ранг провинции. Это **Неопаратетисная провинция**, которая подразделяется на две **подпровинции**: более богатую **сарматскую**

Центрально-Паратетисную, включавшую Венский, Паннонский и Дакийский бассейны, и **сарматскую Восточно-Паратетисную**, соответствовавшую Эвксино-Каспийскому бассейну [Парамонова, 1995; Ильина, 1998].

В среднесарматское время, когда процент сарматских эндемиков достиг почти 100 для гастропод и 85 для двустворчатых моллюсков, коэффициенты различия Престона (0,90 на видовом уровне, а по составу родов 0,62 [Парамонова, 1995] стали соответствовать различию областей [Popov et al., 2001]. Однако, исходя из родового состава гастропод (почти все роды морского происхождения), мы все же включаем эту биохорию в Средиземно-морско-Североатлантическую область в качестве **Неопаратетисной подобласти** (см. ниже рис. 4). В первой половине среднего сармата эта подобласть полностью занимала акваторию Паратетиса и подразделялась на две провинции: Центрально-Паратетисную и Восточно-Паратетисную.

Со второй половины среднего сармата s.l. Западный Паратетис полностью отделился от Восточного и превратился в изолированное Паннонское озеро-море. На основании солоноватоводной эндемичной фауны моллюсков Паннонский бассейн определяется как Паннонская зоогеографическая область (по П.М. Стевановичу в: [Pontien, 1989]) или, по нашему мнению, как **Паннонская подобласть** высокоэндемичной **Паратетисной области**, существовавшей в течение позднего миоцена и плиоцена. В Дакийском и Эвксино-Каспийском бассейнах продолжала существовать малакофауна, характерная для Неопаратетисной подобласти, крайне обеднившейся в позднем сармате.

ПОЗДНИЙ МИОЦЕН (МЭОТИС)

Характер малакофауны

Начало мэотического века ознаменовалось морской трансгрессией и приходом эвригалинной малакофауны средиземноморского происхождения. Всего морские двустворчатые моллюски были представлены 14 видами 12 родов из 8 семейств. Среди морских гастропод насчитывалось 38 видов 22 родов из 14 семейств. Виды, общие с миоценовым Средиземноморьем, составляли лишь около половины: 7 из 14 видов двустворок и 11 из 18 видов гастропод. Из них три вида двустворок и четыре вида гастропод представлены эндемичными подвидами [Ильина и др., 1976].

Ранний мэотис. Настоящих эндемиков, появившихся в самом раннем мэотическом бассейне, было немного. Среди них можно назвать виды *Coelacanthia quadrispinosa* и *Rissoa subangulata*. Во второй половине раннего мэотиса в связи с расширением связи с открытыми водами в мэотический бассейн вошли достаточно полигалинные виды (*Rissoa ventricosa*, *Alvania montagui*, *Gibberula philippii*, *Ruditapes decussatus*), однако не получившие широкого распространения. Процент видов, неизвестных в других бассейнах, для двустворок составлял около 50, для гастропод – около 45. Эндемичным был один род гастропод (*Coelacanthia*). Отношение числа видов к числу родов для двустворчатых – 1,2, для гастропод – 1,5, т.е. видообразование было незначительным. Отношения числа морских семейств и родов к таковому

миоценового Средиземноморского бассейна для раннемэотических двустворчатых моллюсков составляли 13 и 6,5%, соответственно.

Поздний мэотис. В позднемэотическом водоеме господствовали виды солоноватоводных семейств Dreissenidae (*Congeria*) среди двустворок и Neritidae (*Theodoxus*), Hydrobiidae (*Caspiohydrobia*), Pyrgulidae (*Turricaspia*), Lythoglyphidae (*Pseudamnicola*) – среди гастропод. Значительная их часть возникла вновь от видов, живших в раннемэотическом море. Это же, вероятно, относится и к эндемичному роду *Maetidia*, представленному одним исключительно редко встречающимся видом, возможно, произошедшим от какого-то вида рода *Hydrobia*. Морские виды были очень редкими и малочисленными.

Мэотический бассейн не имел связи с Паннонским в течение всего времени существования. Возможно, некоторые виды солоноватоводно-пресноводных гастропод могли быть общими, расселяясь по рекам.

Зоогеографическое районирование

На основании характера малакофауны – высокий эндемизм на видовом уровне, преобладание видов морских эвригаллиных родов и незначительное число локально распространенных относительно полигаллиных видов, общих со Средиземноморским бассейном, – раннемэотический бассейн следует рассматривать как **Эвксино-Каспийскую мэотическую провинцию** Средиземноморско-Североатлантической зоогеографической подобласти. Некоторые различия моллюсковых комплексов в более открытых частях моря и в западной опресненной части (Дакийский, Борисфенский заливы) не имели биогеографического статуса.

В позднемэотическое время Восточный Паратетис превратился в солоноватоводный водоем и был заселен солоноватоводно-пресноводными гастроподами и двустворками. По биогеографическим характеристикам позднемэотический Восточный Паратетис относился к Эвксино-Каспийской подобласти Паратетисной области.

ПОЗДНИЙ МИОЦЕН (ПОНТ)

Характер малакофауны

Начало понтического века было отмечено значительной трансгрессией, которая привела к расширению Восточного Паратетиса. Солоноватоводный характер бассейна не изменился по сравнению с предыдущим позднемэотическим водоемом.

Комплекс двустворчатых моллюсков раннепонтического Восточного Паратетиса состоял из немногих видов, перешедших из предыдущего мэотического бассейна (*Congeria* – 2 вида, *Dreissena*, *Abra*); преобладающая же часть была представлена новыми, чуждыми для мэотической фауны элементами – видами, относившимися к солоноватоводным родам *Pseudocatillus*, *Paradacna*, *Pontalmyra*, *Eupatorina*, *Euxinocardium*, *Prosodacnomya*, из которых три последних не встречались в Западном Паратетисе, но жили в позднемессинских лиманах Средиземного моря.

Каспийская часть бассейна фактически стала изолированной в начале позднего понта и отличалась обедненным родовым и видовым составом двустворок: здесь обитали лишь четыре рода лимнокардиин (из них роды *Nargicardium* и *Schirvanicardium* были эндемичными) и два рода дрейссенид.

Ранний понт. В раннем понте систематический состав моллюсков был очень обеднен. Среди двустворок господствовали виды солоноватоводных родов *Pseudocatillus*, *Eupatorina*, *Euxinicardium*, *Paradacna*, *Congerina*, *Dreissena*. Из эвригаллиных морских моллюсков здесь жили *Parvivenus widhalmi* и редкие *Abra tellinoides*. Из гастропод отмечены представители родов *Valenciennius*, *Viviparus*, *Theodoxus*, *Melanopsis*, «*Hydrobia*», *Lithoglyphus*, *Turricaspia* и некоторые другие (работы А.Г. Эберзина, [Тактакишвили, 1987; Pontien, 1989 и др.], подробнее см.: [Невеская и др., 1997]).

Всего среди двустворок насчитывалось 27 видов, относившихся к 12 родам трех семейств. Отношение числа видов к числу родов 2,3, так что видообразование было довольно интенсивным. Новых родов в раннепонтическом Восточном Паратетисе не возникало. Раннепонтический комплекс двустворок, по всей вероятности, был связан своим происхождением с прибрежными районами и лиманами мессинского Средиземного моря, где сформировалась солоноватоводная фауна моллюсков понтического типа.

Сходство малакофаун Дакийского, Эвксинского и Каспийского бассейнов было весьма велико. Так, среди лимнокардиин в Дакийском бассейне отмечены только два эндемичных вида, в Эвксинском – четыре, в Каспийском – один, причем эти виды, как правило, ограничены в распространении и малочисленны. Общих видов с фауной позднепаннонского Паннонского водоема было мало: для Эвксинского, Каспийского и Эгейского залива Мессинского моря – только один вид – *Paradacna abichi* – и лишь для Дакийского бассейна, в непосредственно примыкавшем к Паннонскому району, из 14–19 видов отмечены пять общих видов.

Поздний понт. В позднепонтическом Восточном Паратетисе преобладали представители тех же семейств, что и в раннем понте, но родовой и видовой составы значительно обогатились. Среди гастропод родовой состав не изменился. Всего в позднепонтическом бассейне из двустворок жили представители 72 видов 21 рода, относящихся к двум семействам (*Cardiidae* и *Dreissenidae*). Повышение родового разнообразия было связано как с возникшим достаточно интенсивным обменом между бассейнами, так и с видообразованием [Papaianopol, 1992, 1995; Невеская и др., 1986; Nevevskaia et al., 2001]. Увеличились различия комплексов двустворок и в разных частях Восточного Паратетиса: в Дакийском бассейне из 70–75 видов лимнокардиин половина (30–35) были эндемичными, а общими с Эвксинским бассейном только 26. В Эвксинском бассейне из 43 видов эндемичными были 12. При этом следует указать, что значительно большее число видов Дакийского водоема по сравнению с Эвксином (73 вида Лимнокардиинае, из которых 49 – около 70% – были эндемиками) может объясняться различными подходами к выделению видов разными исследователями, и быть таким образом артефактом.

Каспийский бассейн, который фактически уже стал изолированным с начала позднего понта, отличался обедненным и родовым и видовым составом

вами двустворок: четыре рода лимнокардиин (из них два были эндемичными) и два рода дрейссенид, 17 эндемичных видов из 22.

В первой половине позднепонтического времени и соответствующем ему интервале паннона (портафер, по П.М. Стевановичу в: [Pontien, 1989]) различие комплексов двустворок Западного и Восточного Паратетиса несомненно сгладилось, состав родов во всем Паратетисе был весьма близок, хотя на видовом уровне отличия оставались достаточно явственными. В Восточном Паратетисе возникло лишь несколько новых родов (*Chartoconcha*, *Prosodacna* и некоторые другие), представители отдельных родов проникли сюда из Паннонского бассейна (*Phyllocardium*, *Plagiodacna*, *Arpadicardium*, *Bosphoricardium*).

Во второй половине позднепонтического времени (босфор) в Дакийском и Эвксинском бассейнах родовой состав двустворок был близок: характерными были *Pontalmyra*, *Tauricardium*, *Euxinicardium*, *Bosphoricardium*, *Plagiodacna*, *Paradacna*, *Dreissena*, *Congerina* и др. Видовое разнообразие было таким же, как и в первой половине понта. В Каспийском бассейне возросло число эндемичных видов среди лимнокардиин (особенно среди *Pontalmyra*).

В позднепонтическом бассейне виды морских родов двустворок полностью отсутствовали. Процент эндемичных и специфичных видов был соответственно 100 и 53. Возникли 11 новых родов и 64 вида. Отношение числа видов к числу родов было 3,4. Таким образом и формо- и видообразование были достаточно интенсивными. Семейственный и родовой составы гастропод оставались такими же, как и в раннем понте.

Зоогеографическое районирование

На основе состава малакофауны понтический бассейн принадлежал к **Дакийско-Эвксинско-Каспийской** подобласти Паратетисной области. Эта подобласть значительно отличалась от Паннонской подобласти по составу родов и видов подсемейства *Lymnoscardiinae*, особенно в течение раннепонтического времени, хотя родовой состав других двустворчатых моллюсков, а также гастропод был весьма сходен. В первой половине позднего понта – конце паннонского времени (портафер) различие этих подобластей стало менее значительными, но на родовом уровне оставалось достаточно явным. Западная часть Дакийского бассейна была переходной зоной между этими подобластями, где жили характерные виды как Западного, так и Восточного Паратетиса [Pontien, 1989].

Родовой состав Дакийской и Эвксинской частей Паратетиса был сходен, но различия видового состава были достаточны для выделения двух подпровинций в составе единой **Дакийско-Эвксинской провинции**. Что касается Каспийского бассейна, то он в это время по составу как родов, так и видов может рассматриваться как независимая **Каспийская провинция** Паратетисной области.

Со второй половины позднего понта (босфор) Паратетисная область стала ограничена Дакийско-Эвксинско-Каспийской подобластью, которая

подразделялась, как и в начале позднего понта, на Дакийско-Эвксинскую и Каспийскую провинции. Первая, как и в предыдущее время, состояла из двух подпровинций: Дакийской и Эвксинской. Различия этих подпровинций основаны главным образом на различиях видового состава, хотя имелись и некоторые эндемичные роды.

РАННИЙ ПЛИОЦЕН (КИММЕРИЙ / ДАКИЙ)

Характер малакофауны

В начале плиоцена после распада Восточного Паратетиса на ряд отдельных водоемов, Дакийский и Эвксинский бассейны были соединены друг с другом, хотя эта связь через узкий пролив была затрудненной, а Каспийский превратился в замкнутый пресноводный водоем. Моллюски, жившие в первых, были связаны своим происхождением с понтическими формами.

Как в Киммерийском, так и в Дакийском бассейнах среди двустворчатых моллюсков продолжали господствовать виды, относящиеся к семействам *Cardiidae* (подсемейство *Limnocardiinae*) и *Dreissenidae*. В Киммерийском водоеме лимнокардиины были очень разнообразны и многочисленны и относились к родам *Pontalmyra*, *Pseudocatillus*, *Chartoconcha* и др. Из дрейссенид здесь жили виды *Dreissena* и *Dreissenomya* (работы Эберзина, [Тактакишвили, 1987] и др., подробнее см.: [Невесская и др., 1997]).

В Киммерийском бассейне возникли семь родов и один подрод (*Moquicardium*, *Limnodacna*, *Stenodacna*, *Macradacna*, *Oxydacna*, *Prionopleura*, *Panticapaea*, *Pachydacna* s. str.) и 89 видов. В течение киммерийского времени изменений в родовом составе двустворок не произошло, возник лишь ряд новых видов на границе азовского и камышбурунского интервалов [Невесская и др., 1986]. Для камышбурунской (начало позднего киммерия) малакофауны характерны были крупные размеры многих видов двустворок, принадлежавших родам *Pontalmyra*, *Macradacna*, *Prionopleura*, *Pteradacna*, *Prosodacna*. Всего в Киммерийском водоеме из двустворчатых жили представители 119 видов 27 родов. Процент специфичных только для киммерия родов и видов лимнокардиин в бассейне был 29 и 60,5%, а эндемичных – 37 и 81%, соответственно.

В Дакийском бассейне, существовавшем в западной части Восточного Паратетиса одновременно с Киммерийским, преобладали виды родов «*Prosodacnomya*», *Prosodacna*, *Zamphiridacna*, *Psilodon*, *Horiocardna*, *Plagiocardna*, *Pachydacna* (*Parapachydacna*), *Pseudocatillus*, *Euxinocardium*, *Dacicardium*, *Limnodacna*. Наряду с кардидами, в этом бассейне жили дрейссениды (*Dreissena*) [Papaianopol, 1992, 1995; и др.]. В Дакийском бассейне жили как потомки понтических видов родов *Prosodacna*, *Plagiocardna*, *Pseudocatillus*, *Euxinocardium* и некоторых других, так и, вероятно, пришедшие из Киммерийского бассейна *Limnodacna*. Вновь здесь возникли три рода (*Zamphiridacna*, *Horiocardna* и *Ecericardium*). Всего в Дакийском бассейне обитало 54 вида 19 родов двустворок.

Среди гастропод и в Дакийском и в Киммерийском водоемах отмечались виды солоноватоводных родов *Valenciennius*, *Melanopsis*, *Viviparus*, *Melanoides*, *Theodoxus*, *Lithoglyphus*, *Zagrabica*, связанные происхождением с

понтическими видами (Л.Б. Ильина – см.: [Неогеновая система, 1986]; [Papaianopol, 1995]). Все киммерийские и дакийские виды принадлежали солоноватоводным родам, морские формы полностью отсутствовали.

Отношение числа видов двустворок к числу родов для Киммерийского бассейна 4,4, для Дакийского – 3,5, т.е. видообразование было очень интенсивным, особенно в первом бассейне.

Зоогеографическое районирование

Исходя из состава раннеплиоценовой малакофауны, Эвксинский и Дакийский бассейны можно относить к Эвксинской подобласти Паратетической области, состоявшей из Дакийской и Эвксинской провинций. Эти провинции различались составом лимнокардин, которые характеризовались высокой скоростью эволюции: в Дакийской провинции 12 родов из 19 (63%) и 43 вида из 54 (80%), а в Эвксинской провинции 10 родов из 27 (37%) и 96 видов из 119 (81%) были вновь возникшими эндемиками. Состав других групп моллюсков существенно не отличался.

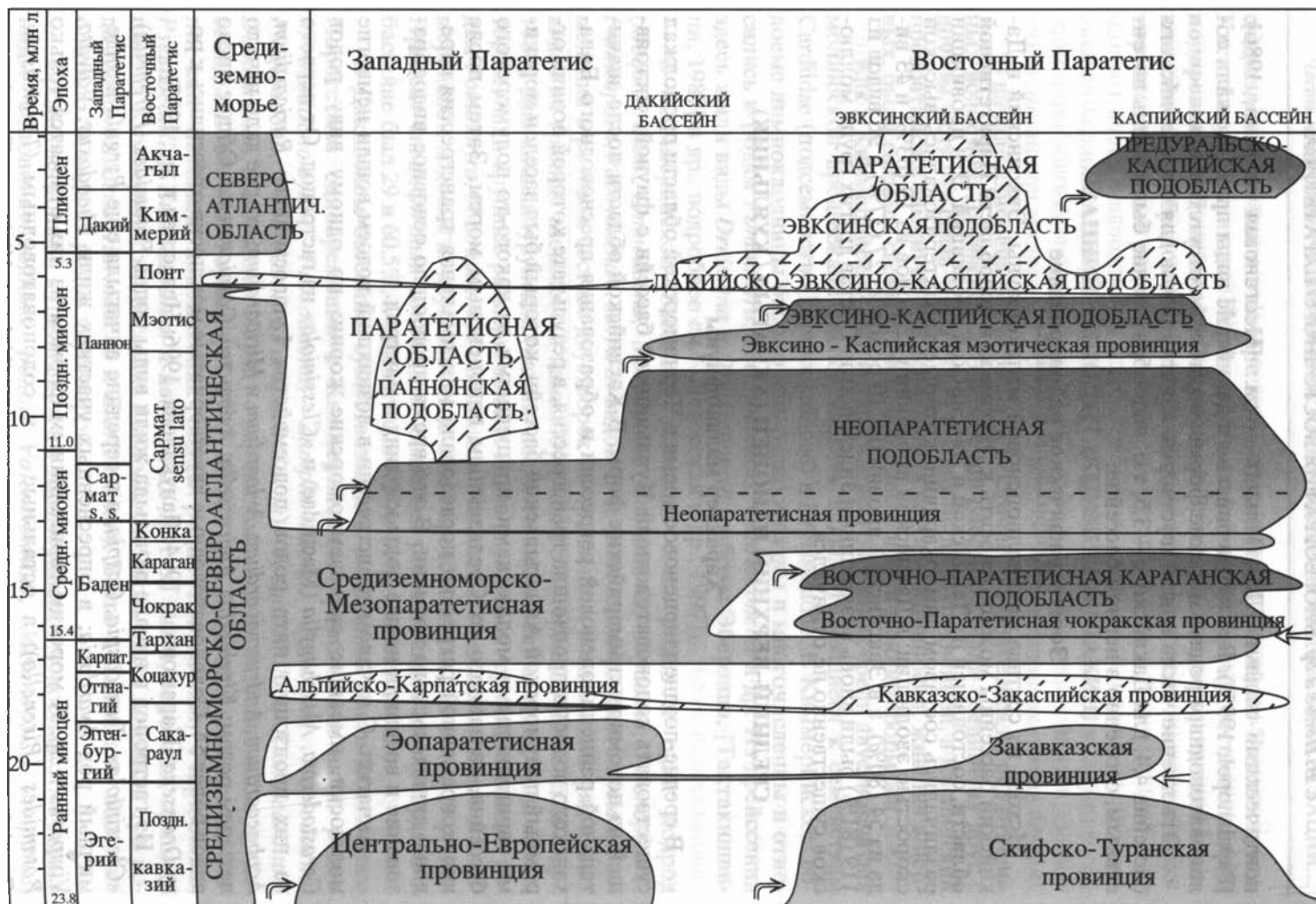
СРЕДНИЙ–ВЕРХНИЙ ПЛИОЦЕН (АКЧАГЫЛ / КУЯЛЬНИК)

Характер малакофауны

В средне-позднеплиоценовое время в Черноморской области продолжал существовать солоноватоводный Куяльницкий бассейн с фауной, состоявшей из потомков киммерийских форм. В Каспийской области после значительной раннеплиоценовой регрессии и образования пресноводного Балаханского водоема произошла трансгрессия, в результате которой возник огромный полуморской Акчагыльский бассейн, который был заселен морскими эвригалинными моллюсками, пришедшими из какого-то полуморского бассейна, связанного со Средиземным плиоценовым морем. Затем после кратковременной регрессии последовала максимальная трансгрессия середины акчагыльского времени. В это время произошло основное видообразование и возникли новые роды кардиид и мактрид.

Акчагыл. С началом трансгрессии в возникший водоем вошли немногие моллюски, имевшие средиземноморские корни: по одному виду родов *Cerastoderma*, *Aktschagyliia* (Mactridae) и «*Clessiniola*» из гастропод. От первого из них произошло пять родов подсемейства *Lymnocardiinae*: *Raricardium*, *Acobaecardium*, *Andrusovicardium*, *Avicardium* и *Miricardium*; второе дало начало четырем родам: *Kirghizella*, *Andrussella*, *Avimactra*, *Caspiomactra*. Общее число видов более 54. Солоноватоводные двустворчатые моллюски относились к роду *Dreissena* [Парамонова, 1994; Данукалова, 1996; Невеская и др., 1997].

Из гастропод в начале акчагыла жили виды родов *Potamides* (*Pirenella*), «*Clessiniola*», *Turricaspia*, *Caspia*, а в середине акчагыла еще *Pyrgula* и эндемичный род *Avardaria*; в опресненных участках жили *Theodoxus*, *Valvata*, *Viviparus* и др. К морским эвригалинным формам из них относятся только *Potamides* (*Pirenella*), а остальные – к солоноватоводным (*Turricaspia*, *Caspia*), или к эвригалинным пресноводным (*Valvata*, *Viviparus*, *Theodoxus* и



др.). Всего среди гастропод отмечено 11 родов из 9 семейств (Л.Б. Ильина в: [Неогеновая система, 1986]; [Невеская и др., 1986]).

Наиболее богатые и разнообразные комплексы моллюсков отмечаются в Азербайджане и Западной Туркмении. В остальных районах разнообразие значительно ниже, хотя количество раковин весьма велико. В наиболее опресненных северных районах состав моллюсков был беден: здесь господствовали лишь немногие виды *Cerastoderma* и *Aktschagylia*, а также *Dreissena*. Акчагыльский залив в западной части, а именно: в районе Азово-Черноморского залива, соединявшийся с основным бассейном узким проливом, смогли заселить только *Aktschagylia* и очень редкие *Cerastoderma*.

Процент эндемичных и специфичных родов 85; процент эндемичных видов по отношению к общему числу видов 98; отношение числа видов к числу родов 4,2, т.е. видообразование было очень интенсивным. За акчагыльское время (1,7 млн лет) возникли 10 родов и 53 вида.

Куяльник. Всего в Куяльницком водоеме известны 42 вида 18 родов солоноватоводных двустворок, относившихся к двум семействам. Наиболее богатые комплексы моллюсков встречены в Западной Грузии. В более северных районах состав двустворок был значительно беднее: здесь из лимнокардиин преобладали немногие виды родов *Pseudocatillus*, *Pachydaena*, *Euxinocardium*, *Dreissena*, *Unio*. Все роды, кроме *Dreissena*, были эндемичными для Паратетиса, а 60% – только для Восточного Паратетиса. Новых родов не возникло, а вновь возникших видов насчитывалось всего 17. Виды лимнокардиин были все эндемичными, а специфичными – 36%, остальные встречались и в киммерии. Отношение числа видов к числу родов 2,8.

Состав гастропод был таким же, как в предыдущем Киммерийском бассейне, добавились лишь пресноводные виды родов *Valvata*, *Planorbis*, *Planorbarius*.

Во второй половине существования Куяльницкого водоема большинство родов вымерло, и остались представители только *Euxinocardium*, *Ecericardium*, *Moquicardium*, *Pachydaena*, *Pontalmyra*, *Pseudocatillus*, *Chartoconcha*, *Prosodacna*.

Зоогеографическое районирование

Основываясь на биогеографическом характере малакофауны, Куяльницкий бассейн, как и в киммерийское время, следует относить к Эвксинской подобласти Паратетисной области. Согласно биогеографической характеристике, Акчагыльский бассейн должен быть отнесен к самостоятельной **Предуральско-Каспийской подобласти**. Учитывая морское происхождение этой фауны, мы относим ее к современной Североатлантической области.



Рис. 4. История биохорий неогена Паратетиса

Стрелкой слева показаны миграции морской фауны из Средиземноморья, стрелкой справа – из юго-восточных бассейнов

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биогеографические особенности малакофаун Паратетиса резко менялись во времени, что определялось главным образом палеогеографией, гидрологией и биогеографическими связями со Средиземноморьем. Морской режим и состав моллюсков преобладали в течение раннего и среднего миоцена. Я. Сенеш подразделил историю Паратетиса в течение этого времени на два этапа: Эо- и Мезопаратетис. Позже он использовал эти термины как биогеографические единицы (Я. Сенеш в: [Ottmangien, 1974]).

Состав моллюсков Эопаратетиса (до позднеоттангско-коцахурского опреснения) отражал сложные зоогеографические связи: бореальное влияние в течение аквитана–эгерия, унаследованное от олигоцена и, вероятно, влияние Ирано-Месопотамского бассейна и Индийского океана в эгтенбургское – сакараульское и, возможно, чокракское время. Но доминировали все же биогеографические связи со Средиземноморьем, и все раннемиоценовые провинции Паратетиса несомненно должны включаться в Средиземноморско-Североатлантическую область (рис. 4).

В течение тарханского и конкского времени эндемичные виды были редки, таксономический состав моллюсков был сходен с таковым Средиземноморья, будучи несколько обеднен. Поэтому конкско-тарханские малакофауны относятся нами к единой Средиземноморско-Мезопаратетисной провинции Средиземноморско-Североатлантической области. В Восточном Паратетисе эндемизм увеличился в чокраке, и в это время выделяется Восточно-Паратетисная провинция Средиземноморско-Североатлантической области. Полностью эндемичный видовой состав в последующее караганское время заставляет поднять ранг этого подразделения до подобласти.

В терминальной конке и особенно в начале сармата возникли многие эндемичные паратетисные виды, что дает возможность выделить, используя термин Я. Сенеша, для этого времени Неопаратетисную провинцию Средиземноморско-Североатлантической области.

Ранг этого подразделения должен быть поднят для среднего и позднего сармата s.l. до подобласти (Неопаратетисная подобласть), так как в середине сармата стали доминировать эндемичные виды и роды. Самые эвригалинные элементы сарматской эндемичной фауны, вероятно, были предковыми для высокоэндемичной позднемиоценовой паннонской малакофауны, населявшей Паннонскую подобласть самостоятельной Паратетисной области, сформировавшейся к этому времени (см. рис. 4).

Эвксино-Каспийский бассейн вновь обрел связь со Средиземноморьем и в начале мэотиса был заселен эвригалинными морскими видами. Присутствие эндемичных видов и подвидов средиземноморских родов позволяет выделить для раннего мэотиса Эвксино-Каспийскую мэотическую провинцию Средиземноморско-Североатлантической области. С позднего мэотиса солонатоводный Восточный Паратетис вошел уже в Паратетисную область, образовав Эвксино-Каспийскую подобласть.

Начиная с понта и до конца плиоцена, Эвксиинский бассейн был населен высокоэндемичной солонатоводной малакофауной и относился к Эвксиин-

ской подобласти Паратетической области. В Каспийский бассейн в среднем–позднем плиоцене (акчагыле) проникли виды морских эвригаллиных родов, по-видимому, средиземноморского происхождения, дав здесь высокоэндемичную фауну. Специфичный состав родов и видов заставляет выделить для этого времени Предуральско-Каспийскую подобласть современной Северо-Атлантической области, сформировавшейся после мессинского кризиса солёности [Porov et al., 2004].

Современное районирование понимается довольно однозначно разными исследователями. Атлантический шельф Западной Евразии по бентосной фауне в основном принадлежит к бореальной Северо-Атлантической области и включает Арктическую, Норвежскую, Кельтскую и Лузитанскую провинции (см. рис. 4). Последняя, вместе со Средиземноморской и более южной – Канарской (или Мавританской) может рассматриваться в качестве широкой переходной зоны к тропической Восточно-Атлантической области (К.Н. Несис в: [Морская биогеография, 1982]). Эндемизм смежных провинций невелик и проявляется в основном на видовом уровне. Систематическое разнообразие моллюсков возрастает с севера на юг не столь резко, как в других регионах, из-за нивелирующего влияния Гольфстрима.

Работа выполнена при поддержке РФФИ проект № 04-05-64459а и программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» подпрограмма II.

ЛИТЕРАТУРА

- Амитров О.В.* О гастроподах сивашских (и бишквинских?) слоев Днепровско-Донецкой впадины // Палеонтол. журн. 1995. № 4. С. 120–123.
- Багдасарян К.Г.* Развитие моллюсковой фауны чокрака Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1965. 211 с.
- Багдасарян К.Г.* Моллюски тарханского горизонта и их условия жизни. Тбилиси: Мецниереба, 1970. 150 с.
- Гончарова И.А.* Двустворчатые моллюски тарханского и чокракского бассейнов. М.: Наука, 1989. 200 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 23).
- Гончарова И.А., Щерба И.Г., Хондариан С.О.* Тархан-караганский этап развития Эвксинско-Каспийского бассейна (Восточный Паратетис). Ч. 1. Тархан // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2001. Т. 9, № 5. С. 94–108.
- Гончарова И.А., Щерба И.Г., Хондариан С.О.* Тархан-караганский этап развития Эвксинско-Каспийского бассейна (Восточный Паратетис). Ч. 2. Чокрак // Там же. 2002. Т. 10, № 2. С. 100–112.
- Данукалова Г.А.* Двустворчатые моллюски и стратиграфия акчагыла. М.: Наука, 1996. 132 с. (Тр. ПИН РАН; Т. 265).
- Ильина Л.Б.* Определитель морских среднемиоценовых гастропод Юго-Западной Евразии. М.: Наука, 1993. 151 с. (Тр. ПИН РАН; Т. 255).
- Ильина Л.Б.* Зоогеография сарматских гастропод // Палеонтол. журн. 1998. № 4. С. 22–30.
- Ильина Л.Б.* Зоогеография конкских (средний миоцен) двустворчатых и брюхоногих моллюсков // Там же. 2003. № 2. С. 13–20.
- Ильина Л.Б.* О составе и происхождении раннечокракских (средний миоцен) гастропод Восточного Паратетиса // Там же. 2004. № 6. С. 33–40.
- Ильина Л.Б., Невесская Л.А., Парамонова Н.П.* Закономерности развития моллюсков в опресненных бассейнах неогена Евразии. М.: Наука, 1976. 288 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 155).

- Квалишвили Г.А.* Онкофоровый (ржегакиевый) горизонт Евразии. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1961. 231 с.
- Колесников В.П.* Сарматские моллюски. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. 507 с. (Палеонтология СССР; Т. 10, ч. 2).
- Кююмджиева Е.* Фосилите на България. VIII. Сармат. София: Бълг. АН. 1969. 223 с.
- Кююмджиева Е., Страшимеров Б.* Фосилите на България. VII. Тортон. София: Бълг. АН. 1960. 246 с.
- Курицхалия Т.А.* Об аналогах хаттского и аквитанского ярусов в Восточной Грузии // Изв. Геол. о-ва Грузии. 1982. Т. 9, вып. 1/2. С. 50–55.
- Морская биогеография. М.: Наука, 1982. 312 с.
- Невесская Л.А., Гончарова И.А., Ильина Л.Б.* и др. История неогеновых моллюсков Паратетиса. М.: Наука, 1986. 208 с. (Тр. ПИН РАН; Т. 220).
- Невесская Л.А., Гончарова И.А., Парамонова Н.П.* и др. Определитель миоценовых двустворчатых моллюсков Юго-Западной Евразии. М.: Наука, 1993. 412 с. (Тр. ПИН РАН; Т. 247).
- Невесская Л.А., Парамонова Н.П., Бабак Е.В.* Определитель плиоценовых двустворчатых моллюсков Юго-Западной Евразии. М.: Наука, 1997. 267 с. (Тр. ПИН РАН; Т. 269).
- Неогеновая система. М.: Недра, 1986. Полутом 1. 419 с.; Полутом 2. 443 с. (Стратиграфия СССР).
- Парамонова Н.П.* История сарматских и ачкагыльских двустворчатых моллюсков. М.: Наука, 1994. 212 с. (Тр. ПИН РАН; Т. 260).
- Парамонова Н.П.* Зоогеография Паратетиса в сарматское время // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: ПИН РАН, 1995. Вып. 2. С. 137–141.
- Попов С.В.* Зоогеография позднезоценовых бассейнов Западной Евразии по двустворчатым моллюскам // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1994. Т. 2, № 6. С. 103–118.
- Попов С. В., Воронина А.А., Гончарова И.А.* Стратиграфия и двустворчатые моллюски олигоцена – нижнего миоцена Восточного Паратетиса. М.: Наука, 1993. 152 с. (Тр. ПИН РАН; Т. 256).
- Старобогатов Я.И.* Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.
- Тактакишвили И.Г.* Систематика и филогения плиоценовых кардий Паратетиса. Тбилиси: Мецниереба, 1987. 247 с.
- Харатишвили Г.Д.* Фауна сакараульского горизонта и ее возраст. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1952. 287 с.
- Berggren W.A., Kent D.V., Swisher C.C. III, Aubry M.-P.* A revised Cenozoic geochronology and chronostratigraphy // Soc. Sediment. Geol. Spec. Publ. 1995. Vol. 54. P. 129–212.
- Erunal-Erentöz L.* Mollusques du Neogene des Bassin de Karaman, Adana et Hatay (Turquie). Ankara, 1958. 232 p. (Publ. Inst. etudes rech. minieres de Turquie. Ser. C; N 4).
- Hall C.A.* Shallow-water marine climates and molluscan provinces // Ecology. 1964. Vol. 45, N 2. P. 226–234.
- Neveeskaya L.A., Paramonova N.P., Popov S.V.* History of Lymnocardiinae (Cardiidae, Bivalvia) // Paleontol. J. 2001. Vol. 35, suppl. 3. P.1–70.
- Oszayar T.Y.* A study on Neogene formations and their molluscan fauna along the Black Sea coast, Turkey // Black Sea Techn. Univ. Publ. Fac. Earth. Sci. 1977. Vol. 79, N 9. P. 1–80. In Turkish.
- Ottangien. Bratislava: Vidav. Slov. AV, 1974. 841 s. (Chronostratigraphie und Neostratotypen; Bd. 3).
- Papaianopol J.* Studiul stratigraphic al neogenului din molasa pericarpatica: Rez. tezei de doct. Univ. «Al. J. Cuza». Jasi, 1992. 24 p.
- Papaianopol J.* Paleobiogeography of Dacian mollusca on the Moesian platform // Roum. J. Paleontol. 1995. Vol. 76. P. 121–126.
- Pontien. Zagreb; Beograd: Jazu and Sanu, 1989. 952 p. (Chronostratigraphie und Neostratotypen; Bd. 8).
- Popov S.V., Akhmetiev M.A., Bugrova E.M.* et al. Biogeography of the Northern Peri-Tethys from the Late Eocene to the Early Miocene. Pt 1. Late Eocene // Paleontol. J. 2001. Vol. 35, suppl. 1. P. S1–S68.

- Popov S.V., Akhmetiev M.A., Bugrova E.M. et al.* Biogeography of the Northern Peri-Tethys from the Late Eocene to the Early Miocene. Pt 3. Late Oligocene – Early Miocene: Marine basins // *Ibid.* 2004. Vol. 38, suppl. 6. P. S654–S716.
- Rögl F.* Palaeogeographic considerations for Mediterranean and Paratethys seaways // *Ann. Naturhist. Mus. Wien.* 1998. Bd. 99A. S. 279–310.
- Senes J.* Sucasne znalosti o paleogeografii Centralnej Paratetydy // *Geol. pr.* 1959. Z. 55. S. 83–108.
- Snel E., Marunteanu M., Meulenkamp J.E.* The position of the Pontian relative to Mediterranean stages // *Ber. Inst. Geol. Palaontol. K.-F.-Univ. Graz.* 2001. Bd. 4. S. 13.
- Steininger F.F.* Chronostratigraphy, geochronology and biochronology of the Miocene «European Land Mammal Mega-zones» (ELMMZ) and the Miocene «Mammal Zones (MN-Zones)» // *The Miocene land mammals of Europe.* München: Pfail, 1999. P. 9–24.
- Studencka B., Gontsharova I.A., Popov S.V.* The bivalve faunas as a basis for reconstruction of the Middle Miocene history of the Paratethys // *Acta geol. pol.* 1998. Vol. 48, N 3. P. 285–342.