

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ МАЛОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ ПАЛЕАРКТИКИ

© 2013 В.И. Попченко

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти

Поступила 25.09.2013

В работе представлены материалы по генезису и развитию малощетинковых червей Европейской части Палеарктики. На севере Европы встречено 183 вида и подвида олигохет. Генетически фауна здесь неоднородна: ее основу составляют космополиты, голарктические, палеарктические представители, а также виды, обитающие только в Евро-Сибирской подобласти, а также найденные пока только в водах северной Европы и виды с прерывистым ареалом. Основная же часть олигохетофауны обладает широким ареалом (70%): космополиты или биполярные, голарктические и палеоарктические. Фауна олигохет северной Европы сравнительно молода, сформировалась в течение последних 13-15 тыс. лет. На ее современный облик особое влияние оказали условия обитания уже с верхнего палеозоя. К концу неогена существовали практически все роды малощетинковых червей, и большинство видов в современном представлении их систематики. Эволюции олигохет способствовали поднятие Альп и изменение климата. В третичный период, когда Европа, Азия и Северная Америка повторно соединились, Голарктику заселили наиболее «вагильные» виды из сем. Naididae, а также ряд представителей родов *Aulodrilus*, *Limnodrilus*, *Tubifex*, *Lumbriculus variegatus* и др.

**Ключевые слова:** олигохеты, ареал, Палеарктика, Голарктика, палеозой, неоген, эвритопный, стенотермный, оледенение, регион, водораздел, видообразование.

История изучения водных олигохет насчитывает свыше 150 лет: начало было положено К.Ф. Кесслером в 1868 г. на Онежском озере [2]. И, хотя многие из исследований были в основном случайными и эпизодическими, все же они позволяют подвести некоторые итоги в виде биографического анализа олигохетофауны Палеарктики, что дает возможность вскрыть особенности ее генезиса и показать пути распространения на этой территории.

При сопоставлении фауны малощетинковых червей северной Европы и прилежащих территорий, а также других крупных территориальных единиц земного шара, мы констатируем значительное богатство ее в водных экосистемах этого региона. В европейской части Палеарктики известно 183 вида и подвида олигохет, принадлежащих к семействам: *Aelosomatidae*, *Naididae*, *Tubificidae*, *Branchiobdellidae*, *Lumbricidae*. Большинство из них относится к семейству *Naididae* (54 вида) и *Tubificidae* (55 видов).

Генетически фауна олигохет здесь неоднородна. По характеру ареала ее можно разделить на 6 групп:

1. Виды с наиболее обширным ареалом (космополиты или обитающие в нескольких зоогеографических областях на южном и северном полушариях);
2. Голарктические виды;
3. Палеарктические виды;
4. Виды, встречающиеся только в Евро-Сибирской подобласти;
5. Виды, найденные пока только в водах северной Европы;
6. Виды с прерывистым ареалом.

Основная часть фауны малощетинковых червей Палеарктики Европы (70%) обладает широким ареалом:

космополиты или биполярные, голарктические и палеарктические.

Согласно системе зоогеографического районирования континентальных водоемов по моллюскам Я.И. Старобогатова [8], территория Европейского Севера входит в Палеарктическую область, занимая значительную часть Евро-Сибирской подобласти с Лапландской, Балтийской, Двинской и Печорской провинциями.

В распространении фауны олигохет в континентальных водоемах земного шара отмечается изменение с тенденцией обеднения видового разнообразия в направлении от экватора к полюсам. Широтная зональность в развитии жизни для многих организмов уже давно известна. Она хорошо описана Я.И. Старобогатовым [8] для пресноводных моллюсков. В пределах территории России наиболее сильно обеднение фауны олигохет ощущается севернее границы Понто-Каспийского бассейна, преимущественно за счет тубифицид, особенно теплолюбивых видов. Зато дол стенотермных холодолюбивых представителей (в основном из числа люмбрикулид) увеличивается с продвижением на север. Это особенно наглядно на примере севера Европы.

Фауна малощетинковых червей северной Европы сравнительно молодая, сформировалась в течение последних 13-15 тысяч лет. На ее современной облик особое влияние оказали условия обитания уже с верхнего палеозоя (Северная Европа уже тогда представляла собой сушу). К концу неогена, как отмечает Т.Э. Тимм [9], существовали практически все роды олигохет и большинство видов в современном представлении их систематики. Эволюции малощетинковых червей способствовали поднятие Альп и изменение климата. Складчатость Альпийской горной системы в сочетании с похолоданием климата особенно ускорили развитие сем. *Naididae* и *Tubificidae*. Способность многих видов (наидид,

Aulodrilus и др.) к бесполому способу размножения сыграла немаловажную роль в распространении фауны и активном заселении Европы с юга и востока. В третичный период, когда Европа, Азия и Северная Америка повторно соединились, Голарктику заселили наиболее «вагильные» виды: многие представители сем. Naididae, ряд видов из родов Aulodrilus, Limnodrilus, Tubifex tubifex, Lumbriculus variegatus и др.

Материковый лед, перекрывая водоемы, неоднократно уничтожал фауну малощетинковых червей. Наиболее холодолюбивы виды, двигаясь впереди наступающего ледника, оказались далеко на юге Западной Европы. Олигохеты могли локально найти убежище только на в средней и южной Европе. Поэтому многие виды на территории Палеарктики Европы в настоящее время отсутствуют вовсе.

Опустошение северных водоемов материковым льдом продолжалось и в плейстоцене, характеризовавшемся довольно резкими перепадами климата. Оледенения чередовались с относительно теплыми межледниковыми продолжительными по времени периодами. Развитие фауны олигохет шло в приледниковых озерах, куда животные расселялись по речным системам с юга и востока из рефугиев, не подверженных сплошным оледенением.

Первыми из олигохет проникли наиболее эвриотопные и «подвижные» виды, а также стенотермные холодолюбивые представители фауны олигохет, обитающей в приледниковых и горных водоемах. Некоторые из них широко распространены на севере Европы и по настоящее время. Многие же виды, особенно стеноотопные и менее вагильные, не успевшие восстановить свои ареалы, разрушенные быстрой сменой оледенений с потеплениями, не прижились здесь совсем или сохранились на территории лишь небольшими пятнами. Следствием этого являются разорванные ареалы (*Nais alpina*, *Tatriella*, *Lamprodrilus* и др.) или полное отсутствие ряда видов олигохет на территории Европейского Севера.

Четвертичное оледенение довольно сильно отразилось на Скандинавском полуострове и в Карелии, оставив там хорошо выраженные следы своей деятельности. Это заметно сказалось на малощетинковых червях, вызвав общее обеднение и некоторое обособление фауны, где можно выделить комплекс олигохет, доминирующих в северных водоемах: *Spirosperma ferox*, *Stylodrilus heringianus*, *Lumbriculus variegatus*.

Из средне-европейских регионов по водоразделам речных бассейнов на север проникли *Nais alpina*, *Rhyacodrilus ekmani*, *Cernosvitoviella atrata*, виды родов *Stylodrilus*, *Tatriella*, *Trichodrilus*, *Rhynchelmis*, *Mesenchytraeus* и др. Распространение *N. alpina*, *T. slovenica*, *Rhynchelmis granuensis*, *R. tetrachaeta* очевидно шло из высокогорных и достаточно холодных водоемов, о чем свидетельствует их современный аркто-альпийский облик.

Изоляция северных районов способствовало сохранению эндемичных видов: ряда люмбрикулид, *Mesenchytraeus viivi*, *M. tetrapodus* и т.п. На Европейский Север расселились представители восточ-

ного происхождения: *Stylaria fossularis*, *Tubifex kessleri*, *T. smirnowi*, *Alexandrovina onegensis*, *L. alexandrovi*, *L. tetraporophorus*, *Lamprodrilus isoporus*, *L. achaetus* и др. Скорее всего, они существуют с днепровского оледенения (средний плейстоцен).

Не вызывает сомнений, что для видообразования олигохет плейстоцен – период весьма короткий, поэтому многие представители ее фауны на территории Европейского Севера в западной части России имеют только ранг подвида (*T. kessleri kessleri*, *L. isoporus variabilis*, *L. achaetus paleareticus*, *R. granuensis onegensis* и др.) или вида, близкого к его родственной форме.

Единичные виды олигохет-пршельцев, создавших малочисленные популяции в приледниковых озерах, постепенно территориально разобшались. Таким путем сохранились до наших дней реликтовые популяции с прерывистым ареалом – *Tatriella slovenica*, обитающей в Татрах, на Кольском полуострове и на территории Коми, виды р. *Lamprodrilus* (представители Байкала и оз. Охрид), давшие вследствие значительной изоляции начало образованию новых подвигов в Ладожском, Онежском озерах и в единичных водоемах их бассейнов в Финляндии, Карелии, на Соловках. В Соловецких озерах (оз. Перт) *L. isoporus variabilis* существует как реликт фауны Онегубского приледникового озера.

В своем распространении некоторые холодно-водные виды, скорее всего имевшие немногочисленные популяции (*Alexandrovina onegensis*, *Lamprodrilus* sp.sp.) не достигли Кольского и Скандинавского полуостровов. Серьезным препятствием проникновения на Кольский полуостров было соленое Белон море, которое сразу после отступления ледника отделило территорию полуострова от материка. На Скандинавском же полуострове отступающий в гору ледник не образовал приледниковых озер, а по возникшим там рекам эти виды не могли расселиться против течения.

Попав в суровые климатические условия Палеарктики, многие олигохеты претерпели различные изменения в морфологическом строении тела, дав начало образованию новых видов. Таким образом могли возникнуть *Tatriella longiatrata* (возможно, расщепление признаков шло от *T. slovenica*), *Trichodrilus aporophorus*, *T. gordeevi*, *Tatriella isabellae*, *Rhynchelmis granuensis onegensis* и др. Особенно успешно видообразование шло на Кольском и Скандинавском полуостровах. Их фауна существует с микулинского межледниковья (верхнего плейстоцена), оставшаяся за пределами приледниковых водоемов. Мы предполагаем существование Карело-Кольского и Печорского отделов европейского очага видообразования, наряду с Альпийским, Карпатско-Чешским и Македонским. Как известно, наиболее интенсивно процессы видообразования протекали в Европе, Восточной Азии, на Байкале, Аляске, где ряд видов остался эндемиками, а многие представители малощетинковых червей расселились значительно шире и под влиянием изменившихся физико-географических факторов еще более сократили свой ареал. Карело-Кольский и Печорский от-

делу европейского видообразовательного центра более молодые, возникшие в период при отступлении ледника. В пределах Альпийского, Карпатско-Чешского и Македонского отделов обитают эндемичные виды родов *Trichodrilus*, *Tatriella*, *Lamprodrilus*, *Rhynchelmis*, в Балтийском отделе – ряд видов рода *Lamprodrilus*, в Восточно-Азиатском отделе и на Аляске – род *Lumbriculus*. Некоторые из них в анатомическом строении имеют много общего с северо-европейскими олигохетами: *Lumbriculus tetraporophorus*, *Lamprodrilus achaetus*, *L. isoporus*, *Trichodrilus aporophorus*, *T. longiatriata*, *Rhynchelmis granuensis*.

Как отмечает А.А. Соколов [7], в первой половине четвертичного периода до эпохи максимального оледенения Волги в современном ее виде не существовало. Была лишь Кама, впадавшая непосредственно в Каспийское море. Сток вод ее бассейна в верхней части происходил на север, где в настоящее время протекают реки Южная и Северная Кельтмы, часть Камы и Косью. Самой же большой рекой в Европейской части России в тот период был древний Дон, включавший бассейны Верхней, Средней Волги и Оки.

В водах Верхней, Средней Печоры и Усы, а также в бассейне Вычегды на участках долины ее древнего стока фауна олигохет сформировалась в период отступления максимального (днепровского) оледенения. В дальнейшем она пережила последующие оледенения в предгорной и горной полосе Урала в бассейне р. Печоры.

В рисс-вюрмскую межледниковую эпоху и в течение вюрмского (валдайского) оледенения вдоль Урала располагалась группа разобленных озер. Эти озерные бассейны, особенно древнее «Троицко-Печорское» озеро, имевшие связь с Вычегдой и Камой, сыграли большую роль как рефугиальные области в расселении олигохетофауны на север и на северо-запад. Окончательно фауна малощетинковых червей сформировалась в послеледниковье, в период разобщения Камы с Вычегдой.

В период валдайского оледенения другими водными рефугиями распространения малощетинковых червей были Приуралье в бассейне р. Усы, а в бассейне р. Вычегды – участок расширения древнего стока – Усть-Куломская территория. С послеледникового периода Вычегда обогащается непосредственным проникновением фауны олигохет из Волжского бассейна, распространяясь на северо-восток, север и северо-запад. Свообразным ускорителем распространения олигохет на Скандинавию, Кольский полуостров и в Карелию было пресноводное Балтийское озеро-море, возникшее около 12 тысяч лет тому назад.

Морские олигохеты первоначально появились в области Балтийского моря, образовавшего холодное слабосоленое Иольдиевое море, которое установило непрерывную связь с Северным морем. В связи с поднятием Скандинавского полуострова Иольдиевое море опресненным Анциловым озером, в котором менее стеногалинные виды олигохет (*Pararais litoralis*, *Amphichaeta sannio* и др.) могли пережить

временное опреснение. Более стеногалинные виды (*Clitellio arenarius*, *Tubificoides beredeni*, *Tubifex costatus* и др.) постоянно стаи обитать здесь только со стадии образования Литоринового моря в период, когда в балтийскую котловину проникла океаническая вода через понизившуюся там южно-балтийскую область.

Основными путями заселения олигохетами бассейна Балтийского моря, а затем и более северных водоемов, некогда отесненных ледником на юг, могли быть крупные реки – Дон, Днепр, Дунай, впадающие в Черное море. При этом, первостепенное значение здесь принадлежало Днепру, имевшему прямую связь с реками Неманом, Западной Двиной и Великой. Эти реки были протоками, по которым стекали талые воды ледника в Пра-Днепр [4, 5, 10]. В дальнейшем при отчленении их от бассейна Днепра значительная часть фауны проникла в бассейн Балтийского моря, а затем по опресненному Анциловому озеру-море и далее по цепи пресноводных водоемов, анастазирующих друг с другом, на север и северо-восток. Олигохеты, попавшие в бассейн Балтийского моря, в период опреснения могли двигаться далее в водоемы Швеции, а затем в Норвегию. Поэтому в водоемах основных путей проникновения южных видов мы обнаруживаем значительное богатство представителей их фауны из родов *Potamothenix*, *Psammoreuctides*, *Isochaeta*, причем число их здесь несомненно больше (не менее 20-22 видов), чем в водоемах Балтийской провинции (11 видов) и меньше, чем в Лапландской (не более 4 видов). Число южных видов заметно уменьшается по направлению на восток и северо-восток – в Печорской провинции их не более 4-5. На Кольском полуострове и в Ненецком национальном округе количество южных видов доходит до минимума (1-2 вида из рода *Psammoreuctides*).

Фауна малощетинковых червей бассейнов Северной Двины, Вычегды (кроме участка древнего стока реки), Мезени своим происхождением обязана Понто-Каспию, откуда она проникла по Волго-Камскому бассейну, который явился важным транспортным путем в расселении на Европейский Север понто-каспийской фауны олигохет, прежде всего родов *Potamothenix*, *Psammoreuctides*, *Isochaetides*.

Благодаря трансгрессиям и регрессиям, Балтийское море и прилегающие к нему приледниковые водоемы, испытывая ряд осолонений и опреснений, в большой степени способствовали формированию и распространению олигохетофауны на Европейском Севере. Балтийское море вместе с приледниковыми водоемами явились не только важным транспортным путем проникновения фауны олигохет, но и решающим центром адаптации организмов.

Острова северных морей (Новая Земля, Соловецкий архипелаг и др.) заселялись олигохетами в период их соединения с континентами в среднечетвертичное время, когда ареал фауны был сплошным. Неоднократные трансгрессии привели к сокращению числа видов, изменили первоначальный их облик, хотя некоторые черты пионерной фауны сохранились и до наших дней. Об этом свидетельствует

обитание в островных олиготрофных озерах, не подверженных человеческой деятельности, родов *Trichodrilus*, *Lamprodrilus*, *Rhynchelmis*, а также доминирование *Spirosperma ferox*, *Stylodrilus heringianus* и других видов, относительно требовательных к высокому содержанию в воде кислорода. Такие водоемы (Комсомольское, Безымянное, Скатертное, Светлородное, Большое Каменное из Соловецких островов) напоминают первоначальные стадии развития всех ледниковых озер. Обособленность островов значительно сдерживала развитие фауны и ограничивала пополнение ее из материка. В послеледниковое время по мере тектонического поднятия островов в образовавшихся водоемах постепенно стала формироваться фауна малощетинковых червей, более молодая, чем в первоначально образованных водоемах. Особенно это наглядно на примере хорошо изученных автором [6] озер Соловецкого архипелага, где еще до сих пор идут процессы образования пресных и солоноватых озер за счет отчленения и обособления котловины при поднятии суши островов. В таких молодых озерах, как правило, обитают многочисленные энхитриды, нередко *Amphichaeta sennio*, *Nais barbatus*. Количество видов в них весьма ограничено, но численность высокая, в основном за счет обилия энхитрид с широким диапазоном отношения к солености.

В период голоцена (последние 10 тыс. лет), отличавшимся умеренным климатом, постепенно сузились ареалы и уменьшилась численность холодноводных видов по сравнению с более южным широтами, хотя на севере до сих пор сохранилась сравнительно богатая фауна холодолюбивых олигохет. В фауне пресноводных малощетинковых червей постепенно увеличивалась доля элосоматид, наидид и тубифицид, преимущественно видов, широко распространенных и в настоящее время. Постепенно стали появляться и более теплолюбивые виды, которые активно размножались и расширяли свои ареалы (*Potamothrix hammoniensis*, роды *Aulodrilus*, *Psammoryctides* и др.).

Уже, начиная с голоцена, эколого-фаунистический облик малощетинковых червей Палеарктики постепенно менялся с изменением возраста и развития водных экосистем. Если в раннем голоцене озера были в основном ультра- или олиготрофными, богатые кислородом, бедные органическими соединениями, а фауна олигохет в них – богатая и разнообразная, то по мере эвтрофирования озер профундальные комплексы малощетинковых червей обеднялись в видовом составе, а при эвтрофировании доминирующее положение в них стал занимать один из трех представителей (*L. hoffmeisteri*, *P. hammoniensis*, *T. tubifex*). Эвтрофирование существенно не отразилось на фауне олигохет литорали озер, где на всех стадиях эвтрофирования обитает богатая и разнообразная фауна, преимущественно из наидид и тубифицид. При дистрофировании озер происходит резкое обеднение всей олигохетофауны, остается лишь 1-2 вида (реже *T. tubifex*, а, как правило, *L. variegatus*); в сильно дистрофных озерах олигохеты вовсе отсутствуют.

Реки тундры и северной тайги, особенно с горным характером течения, так же, как и другие крупные источники, менее подвержены процессам эвтрофирования и тем более дистрофирования: быстрое течение, разнообразие твердых грунтов, высокая насыщенность кислородом и т.п. создают благоприятные условия для обитания оксифильных холодноводных олигохет: *Nais alpina*, *Stylodrilus heringianus*, *Rhynchelmis tetratheca*, *Propappus volki* и др.

Наиболее активное расселение малощетинковых червей по Европейскому Северу идет в послеледниковое время. Этому способствует ряд факторов. Немаловажным из них следует считать широкую связь северных водоемов с южными. Благодаря этому в мелководных хорошо прогреваемых озерах в настоящее время широко распространены теплолюбивые представители ее фауны, в основном сем. Fubificidae (роды *Aulodrilus*, *Potamothrix*), пополнение которых ускорилось в последнее тысячелетие в связи с деятельностью человека.

Ряд видов (из родов *Isochaetides*, *Potamothrix*, *Psammoryctides* и др.), появившихся в межледниковое время, а затем отступивших на юг (или исчезнувшие виды) под влиянием различных трансгрессий, в послеледниковый период по мере потепления климата вновь продвигаются на север.

В послеледниковое время олигохеты расселились с южных широт вслед за отступающим ледниковым покровом, постепенно расширяя свой ареал. В Фенноскандии заселение олигохетами происходило из Дона и Днепра, имевших связь с Западной Двиной, Неманом и Великой. Распространению фауны вероятно способствовала анциловая пресноводная трансгрессия, доходившая в Финляндии на север до 64° с. ш. Уже тогда с юга могли проникать сравнительно теплолюбивые виды из числа тубифицид. Северный край заселялся олигохетами из Волжского бассейна через верховья Камы, имевшими соединение с реками бассейна Ледовитого океана: рр. Вычегда, Северная Двина, Уса, Печора и др.

В первую очередь в водоемы Европейского Севера проникали более холодолюбивые, в том числе бореальные виды, преимущественно стенотермны (некоторые виды *Tatriella*, *Trichodrilus*, *Stylodrilus*, *Rhynchelmis*, *Nais alpina* и др.). Они могли некоторое время обитать в водоемах, образованных непосредственно у границы ледников. Евритермные же виды на север должны были следовать несколько позднее, отставая в своем распространении. Лишь последними в теплые эпохи четвертичного времени начали проникать в северные широты с юга теплолюбивые виды фауны олигохет (роды *Aulodrilus*, *Potamothrix*, *Isochaetides*). Очевидно, время их распространения сюда связано с теплым и сухим послеледниковым временем. Для отдельных видов неподходящие экологические условия (температура, большое количество взвесей и др.) могли создать рубеж, не позволяющий им расселиться на север. Не исключено, что с похолоданием климата в послеледниковое время часть фауны олигохет отступила на юг, не возвращаясь пока на север или медленно проникая в его воды в настоящее время.

Обогащение северо-европейской фауны олигохет шло и за счет восточно-сибирских ее элементов (*Stylaria fossularis*, *Lumbriculus*, *Lamprodrilus*) с начала послеледниковья. Этой новой волне вселения олигохет с востока способствовала и цепь разоб- щенных водоемов вдоль горного Урала.

История третичного периода крайне мало дает представлений о сохранении древней (третичной) фауны в северной Европе. Наступление ледника сильно изменило условия обитания организмов в водоемах этой территории, освободившейся ото льда; резко изменению подверглась и сама фауна. Реликтами третичной фауны олигохет, сохранив- шейся до наших дней, мы предполагаем некоторых люмбрикулид – *Lamprodrilus isoporus*, *L. achaetus*, распространение которых на земном шаре чрезвы- чайно ограничено, но они хорошо представлены в древнем озере Байкал, где обитает множество тре- тичных видов олигохет. Очевидно, в водоемах Ев- ропы, не занятых оледенением, обитала своеобраз- ная фауна, в состав которой входили представители, сохранившиеся там от других периодов, и виды, проникшие с севера, теснившие надвигающимся ледником (или ледниками). На севере Европы глу- бокие тектонические разломы котловин Ладожского и Онежского озер могли быть убежищем для дре- вней фауны, впоследствии распространившейся зна- чительно шире. Некоторые из ее видов (род *Lam- prodrilus*, *Rhynchelmis granuensis onegensis*) до сих пор обитают только в пределах этих озер или их бассейнов; в последнем случае они широко распро- странены только в водоемах рядом с ними распо- ложенными (Путкозеро, Вангозеро, Ладмозеро и др.).

Малоцетинковые черви, как и другие водные ор- ганизмы, проникают из водоемов в водоем, распро- страняясь по биотопам водных бассейнов разнооб- разными способами. Не вдаваясь в подробности возможных путей расселения олигохет, можно лишь кратко упомянуть некоторые из них.

Весьма распространен пассивный перенос ор- ганизмов течением воды в проточных водоемах по речным системам. В последнее столетие большое значение в их расселении принадлежит каналам. Многие виды наидид, некоторые тубифициды спо- собны к пассивному разносу водой на большие рас- стояния. Эти организмы обычно имеют небольшие размеры или удлинённые щетинки спинных пучков, что способствует их расселению. Немаловажную роль здесь играют сезонные разливы рек, воды ко- торых несут множество затопленных прибрежных предметов, служащих субстратом для червей, кур- тины прибрежно-водных макрофитов, на которых, как правило, находятся эти животные или их коко- ны, а порой цисты олигохет. Не всем этим транзит- ным организмам удается приспособиться к новым условиям, резко отличающимся от коренных. Лишь немногие виды, выносимые рекой за пределы «гене- тического» рубежа, находят для себя приют в новой экологической обстановке. Псаммофилы и лимно- филы, не найдя благоприятных условий в речных руслах, вынуждены селиться в протоках, а литофи- лы – на древесный или иной твердый субстрат. По-

ловодный снос (дрейф) водных организмов вниз по течению рек достаточно хорошо освещен в литера- туре (Аристовская, 1945; Ляхов, 1953 и др.).

Существенную роль в распространении олигохет играют погруженные в воду плавающие предметы и водный транспорт. Днища судов и плавающие предметы, покрытые водорослями и илом, служат хорошим субстратом для транспортировки на боль- шие расстояния даже из одного бассейна в другой. В последнее время широкая сеть каналов, постройка плотин и дамб, интенсивное судоходство активизи- ровали расселение фауны малоцетинковых червей, увеличилась возможность их заноса даже из других океанов в перифитоне днищ судов и в балластной воде.

Активное движение с помощью плавательных движений червей также сыграло немаловажную роль в процессах распространения фауны. Скорость активного расселения организмов в толще воды или по грунту обычно ничтожная – 3-10 метров за год. Сравнительно хорошими «пловцами» считаются *Aeolosoma hemprichi*, *Ripistes parasita*, *Stylaria lacus- tais*.

Из водоема в водоем, из одного места в другое олигохеты могут распространяться и с помощью птиц, водных млекопитающих и других амфибиль- ных и наземных организмов, преодолевая таким образом сухопутные преграды. Налпший на ногах животных ил запутавшиеся растения могут так же содержать олигохет, особенно их коконы, способ- ные длительное время сохраняться в живом виде без воды или в слегка влажном субстрате. Особенно велика роль птиц в расселении малоцетинковых червей с материка на острова.

Расселение олигохет осуществляется и челове- ком с помощью различного вида транспорта на ко- лессах, гусеницах с прилипшим к ним грунтом водо- емов (автомобили, телеги, тягачи, тракторы и т.п.).

Интродукция и акклиматизация как самих мало- цетинковых червей, так и других водных организ- мов (рыбы, растения и др.), среди которых возмож- но нахождение олигохет, также способствуют рас- пространению фауны.

Способность к бесполому способу размножения (архитомия, паратомия) и партеногенез олигохет увеличивают возможность животным расширить свой ареал, так как они способны давать потомство, размножаясь без партнера.

Рассмотренные пути расселения малоцетинко- вых червей, несомненно, способствуют активизации процесса обогащения фауны и видоразнообразию пластичных видов. Мы предполагаем проникнове- ние в ближайшее время на территорию северной Европы ряда видов олигохет *Bothrioneunum vej- dovskyunum*, *Psammoryctides moravicus*, *Potamo- thrix bavaricus*, *P. heuscheri*, *P. vej dovskye*, *Criodrilus lacuum* и др.

Вероятно, ареал обитающих на севере Европы видов *Isochaetides newaensis*, *I. michaelsoni*, *Potamo- thrix hammoniensis*, *P. moldaviensis*, в север- ных широтах расширится.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Аристовская Г.В.* О значении сноса донных организмов р. Волги // Тр. общества естествоисп. при Казан. ун-те. Казань, 1946. Т. 57, вып. 1-2. С. 3-29.
2. *Кесслер К.Ф.* Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края, преимущественно в зоологическом отношении // Прилож. к Трудам 1 съезда рус. естествоисп. Спб, 1968. 144 с.
3. *Ляхов С.М.* Комплексное изучение биологического стока р. Волги // Зоол. журн. 1953. Т. 3. С. 358-360.
4. *Мирчник Г.Ф.* Четвертичная история долины р. Волги выше Мологи. // Тр. Комисс. по науч. четвертич. периода. М., 1935. Т. 4. С. 5-36.
5. *Петров В.В.* Факторы формирования ихтиофауны Псковско-чудского водоема. – Изв. ВНИОРХ. Л., 1947. Т. 24, вып. 1. С. 3-110.
6. *Попченко В.И.* Фауна малощетинковых червей озер Соловецкого архипелага Водные малощетинковые черви. М., 1971. С. 42-50.
7. *Соколов А.А.* Гидрография СССР (воды суши). Л., 1952. 471 с.
8. *Старобогатов Я.И.* Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л., 1970. 372 с.
9. *Тимм Т.Э.* Олигохеты малых озер южной Карелии. // Гидробиолгич. исследования. Таллин, 1983. Т. 14. С. 30-39.
10. *Шульман С.С.* Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб Советского Союза. // Основные проблемы паразитологии. Л., 1958. С. 184-231.

## THE ORIGIN OF OLIGOCHAETES EUROPEAN PART OF THE PALAEARCTIC

© 2013 V.I. Popchenko

Institute of Ecology of the Volga river basin of RAS, Togliatti

The paper provides data on genesis and development of oligochaetes in the European part of the Palaearctic. In the north of Europe there were found 183 species and subspecies of oligochaetes. Genetically the fauna here is heterogeneous: cosmopolitan, Holarctic, Palaearctic representatives, as well as species living only in the Euro-Siberian subregion, and so far only found in the waters of northern Europe and intermittent habitat types. The main part of oligochaeta fauna has a wide habitat (70%): cosmopolitans or bipolar, Holarctic and Palaearctic. Oligochaeta fauna of northern Europe is relatively young and was formed during the last 13-15 thousand years. Its modern habitat was particularly influenced by the upper Paleozoic. By the end of the Neogene there existed practically all genera of oligochaetes, and the majority of species in the modern understanding of their taxonomy. The uplift of the Alps and climatic changes contributed to the evolution of oligochaetes. In the Tertiary period when Europe, Asia and North America reconnected, the Holarctic was densely populated by the species of Naididae family, as well as several members of the genera Aulodrilus, Limnodrilus, Tubifex, Lumbriculus variegatus, etc.

**Key words:** oligochaeta, habitat, Palaearctic, Holarctic, Paleozoic, Neogene, eurytopic, stenothermic, glaciation, region, watershed, species diversity.