

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
БУРЯТСКИЙ ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

ПАРАЗИТЫ
И
БОЛЕЗНИ
ГИДРОБИОНТОВ
ЛЕДОВИТОМОРСКОЙ
ПРОВИНЦИИ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Ответственные редакторы
доктор биологических наук О.Н. Бауер
кандидат биологических наук Н.М. Пронин



НОВОСИБИРСК
«НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1990

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ ЛЕДОВИТОМОРСКОЙ ПРОВИНЦИИ

О.К. Пугачев

Зоологический институт АН СССР

Еще В.А. Догелем /1947/ были разработаны основные подходы к зоогеографическому анализу паразитофауны пресноводных рыб. Практическое значение зоогеографии в паразитологии определяется тем, что она является основой для медицинской географии, а в ихтиопаразитологии - позволяет предсказывать последствия акклиматизации и введения в рыбное хозяйство новых объектов разведения. Зоогеография в паразитологии как фундаментальная наука - в большей степени синтетическая, чем какая-либо другая биологическая дисциплина, что определяется характером самой паразитологии как науки и особенностями паразитарной системы. Во-первых, зоогеография паразитов рассматривается как экологическое направление. Во-вторых, паразитофауна одного вида хозяина состоит из представителей неблизкородственных групп. В-третьих, паразиты, имеющие сложный жизненный цикл, связаны в своем распространении с целым комплексом организмов. Следует отметить, что процесс расселения представителей разных фаун нельзя рассматривать как проникновение в новые районы отдельных видов. Расселяются ценогически связанные фаунистические группы видов. Специфичность отношений некоторых групп паразитов к своему хозяину или к систематической группе хозяев отражают и палеонтологические данные. Таким образом, в зоогеографическом анализе паразитофауны необходимо использовать данные по биологии, экологии и филогении хозяев, а также данные палеонтологии, палеогеографии и др.

Ледовитоморская провинция наряду с Тихоокеанской входит в Циркумполярную подобласть Голарктики, согласно районированию Л.С. Берга /1949/. По своим размерам эта провинция занимает совершенно особое место среди зоогеографических выделов. Современное распространение живых организмов зависит от рельефа, тектоники, климата. Для Ледовитоморской провинции характерно разнообразие форм рельефа, а также большое пространственное их распределение. Проявление названных факторов во времени довольно сложное. Это было продемонстрировано нами на примере северо-востока Азии /Пугачев, 1984/. Мы считаем, что при зоогеографическом анализе необходимо отдельно рассматривать территории, которые на протяжении достаточно длительного времени выступают как единое целое в аспекте проявления выше упомянутых факторов. Пожалуй только

климат изменялся направленно и в целом одинаково на всей территории Голарктики. С конца третичного периода шло похолодание и усиление континентальности. При этом оледенения характеризовались разнообразием своих проявлений.

В настоящее время можно считать доказанным отсутствие покровных оледенений на северо-востоке Сибири и значительной ее части. Установлено, что 1) вечная мерзлота и ледниковые щиты покровного типа являются антагонистами; 2) наземное оледенение в Сибири развивалось в условиях, хотя и суровых, но менее жестких, чем современные, в отличие от Европы, где менее жестким был климат межледниковых эпох; 3) ледниковые явления на северо-востоке Азии и Сибири отличались относительной стабильностью по сравнению с динамичным оледенением Европы /Марков и др., 1965/. Для Гудзонова округа Ледовитоморской провинции характер оледенений был аналогичным европейским. Кроме того, несмотря на устойчивую тенденцию климатических изменений, на всей территории периодически чередовались периоды похолоданий и потеплений. Другое проявление взаимодействия климата, рельефа и тектоники - трансгрессии и регрессии уровня океана. В настоящее время доказано существование в прошлом как планетарных, так и региональных трансгрессий и регрессий.

Таким образом, одной из главных географических особенностей Ледовитоморской провинции является разнообразие форм рельефа и проявлений действия таких факторов, как оледенения, трансгрессии и регрессии, которые определяются взаимодействием рельефа, климата и тектоники. Зоогеографическая особенность паразитофауны рыб этой провинции состоит в сравнительном единообразии фауны рыб. Другая зоогеографическая особенность паразитофауны рыб Ледовитоморской провинции заключается в несовпадении направления расселения фаун (преимущественно широтное) с направлением течения рек (преимущественно меридиональное). Это противоречие существует несмотря на то, что во время регрессий реки соединялись друг с другом - Обь и Енисей, Лена с этими реками в верховьях. Проблематичны такие соединения между Леной, Индигиркой и Колымой, с одной стороны, и рек северо-востока Азии с реками Северной Америки, с другой.

Хорологический подход к характеристике паразитофауны рыб Ледовитоморской провинции исчерпывающе дал С.С. Шульман /1958/: "В состав ихтиопаразитофауны ледовитоморской провинции входят палеарктические, циркумполярные и ледовитоморские виды, эндемичные или характерные для ее отдельных округов. Кроме того, здесь встречается небольшое количество представителей понто-каспийской группы, а также в еще меньшем количестве байкальские, тихоокеанские и амурские элементы". В целом палеоарктические, циркумполярные и ледовитоморские виды составляют 80 % всей паразитофауны. Эндемики провинции обитают в основном в водоемах сибирского и берингийского округов. Это *Tetraonchus grumosus*, *T. variabilis* (встречается в сибирском, берингийском

и гудзоновом округе), *Salmincola jacutica* (обнаружена в берингском округе и в бассейне Лены), рачки рода *Coregonicola*, а также *Philometra sibirica* - характерный паразит Ледовитоморской провинции - обнаружены и в водоемах европейского округа и др. О распространении ряда видов (инфузории рода *Apiosoma*, *Muxobolus alienus*, *M. exsulatus*, *Sphaerospora minuta* и др.) в настоящее время судить очень трудно, хотя можно предположить, что они достаточно широко расселены в водоемах Палеарктики, за исключением *Muxobolus exsulatus*, который должен быть обнаружен в Северной Америке. Другая группа видов - паразиты с разорванным ареалом, что является результатом недостаточной изученности паразитофауны. Например, *Muxobolus lomi* обнаружен в водоемах Чехословакии, в реках Лена и Анадырь, *Apio — soma compacta* - в водоемах ФРГ и в р. Охоте.

Таким образом, только хорологический подход дает немного в плане понимания становления фаун и для зоогеографического районирования. Нами проведен зоогеографический анализ по следующей схеме: 1) изучение современного распространения паразитов разных таксонов и, по возможности, - их происхождения; 2) выделение фаунистических комплексов; 3) выяснение истории формирования фаун отдельных территорий; 4) зоогеографическое районирование. Эта схема отражает трудности, которые возникают при анализе паразитофауны рыб Ледовитоморской провинции, определяемые ее зоогеографическими особенностями. В качестве основной единицы зоогеографического анализа использованы фаунистические комплексы Г.В. Никольского /1956/.

В фауне паразитов пресноводных рыб Ледовитоморской провинции выделены шесть фаунистических комплексов: бореальный равнинный, бореальный предгорный, арктический пресноводный, китайский равнинный, солоноватоводный и арктический морской. Наиболее отчетливо Г.В. Никольский выделяет бореальный предгорный, арктический пресноводный, китайский равнинный и солоноватоводный комплексы. Однако по поводу бореального равнинного комплекса, который занимает ведущее место в фауне рыб и их паразитов в водоемах Голарктики, среди ученых имеются значительные разногласия. Г.В. Никольский /1956/ различал три равнинных фаунистических комплекса в водоемах Палеарктики: верхнетретичный с разорванным ареалом, связанный с зоной широколиственных лесов; бореальный равнинный со сплошным ареалом, приуроченный к зоне тайги; пресноводный понто-каспийский, ограниченный в своем распространении Средиземноморской подобластью.

В.Н. Яковлев /1961, 1964/ на основании палеонтологических данных объединил их в один комплекс, за которым закрепил название "бореальный равнинный". Этот автор отмечал, что представители трех вышеназванных комплексов встречаются всюду вместе, в одних и тех же водоемах, в одно и то же время. По его мнению, это - единый комплекс, который формировался во второй половине олигоцена в условиях теплого климата в равнинных водоемах с дефици-

том кислорода, медленным течением вод и хорошо развитой водной растительностью. П. Банареску /Banarescu, 1970/ также объединил указанные три комплекса в один евро-сибирский, так как центр происхождения у них единый - Сибирь. Правда, он не уточняет, в какой именно части Сибири, Западной или Восточной, происходило его становление, а ведь это территория в 10 млн км², что больше Европы.

А.В. Гусев /1967, 1973/ считает, что бореальные равнинные (в узком понимании) и понто-каспийские виды образуют единый комплекс, а верхнетретичный, по-видимому, самостоятелен. Последний он называет амфибореальным. Т.К. Михайлов и Ш.Р. Ибрагимов /1980/, а также З.С. Донец /1979/, соглашаясь с доводами В.Н. Яковлева, выделяют в бореальном равнинном комплексе экологические группы паразитов, которые соответствуют комплексам Г.В. Никольского. Мы предлагаем называть их фаунистическими элементами. В большинстве отечественных ихтиологических работ обычно обсуждаются только время возникновения комплексов или возможность присутствия в них ранее сформировавшихся видов /Никольский, 1980; Решетников, 1981/. Интересный и подробный критический анализ правомочности выделения фаунистических комплексов дан Е.К. Сычевской /1983/. Критика этого автора сводится к следующему (использовались только ихтиологические и палеонтологические данные).

1. Выделение на основе ихтиологических черт отдельных видов ассоциаций с общим происхождением означает выделение родовых совокупностей.

2. На основании фаунистических комплексов нельзя выделить среди существующих исторически первичную обстановку обитания одной и той же формы, так как первичной может оказаться ландшафтная зона, ныне вообще не имеющая аналогов.

3. Ландшафтные характеристики отдельных сообществ, внешне представляющиеся однотипными, могут быть исторически глубоко неравнозначными. То есть фаунистические комплексы и соответствующие им первичные ландшафты не тождественны друг другу во времени.

4. Теории комплексов смешивают понятия общности происхождения и исторической судьбы, т.е. на самом деле выделяют группы родов, по принципу их совместного существования в определенной зоогеографической зоне. По мнению Е.К. Сычевской /1983/, возникает противоречие, в силу которого каждую такую фауну можно рассматривать и как самостоятельный фаунистический комплекс, и как сумму элементов предшествующих (или существующих) комплексов.

5. Другое противоречие рассматриваемой теории состоит в том, что при понимании фаунистических комплексов как исторически устойчивых ассоциаций один и тот же род или группа родов могут входить в разные комплексы.

Отмеченные Е.К. Сычевской противоречия и недостатки при выделении фаунистических комплексов как основных единиц зоогеогра-

фического анализа и исторической зоогеографии имеют под собой два обоснования.

Первое. Недостаточно корректное определение фаунистического комплекса. По Г.В. Никольскому /1956/: "Фаунистический комплекс - это группа видов, связанных общностью своего географического происхождения, то есть развитием в одной географической зоне, к условиям которой эти виды и приспособлены". Конечно, нельзя считать, что с появлением новой зоны или восстановлением близкой по своим основным параметрам к ранее существовавшей в ней формируются и все виды, ей соответствующие. Поэтому можно лишь говорить об общности исторической судьбы для подавляющего большинства видов, слагающих комплекс, но ни в коем случае не об абсолютной для всех видов общности происхождения, как справедливо отмечает Е.К. Сычевская /1983/.

Второе. Теория фаунистических комплексов складывалась в пределах одной науки - ихтиологии, что, на наш взгляд, и привело к возникновению "кажущихся противоречий" в критике Е.К. Сычевской. В ихтиопаразитологии с самого начала представлялось очевидным, что представители одного рода, например *Dactylogyrus* или *Мухоболус*, могут входить в разные фаунистические комплексы, что выделение фаунистических комплексов не может означать выделение родовых совокупностей на основе экологических черт отдельных видов. Тем более было невозможно предположить, что род должен принадлежать к какому-либо фаунистическому комплексу, впрочем как и семейство, отряд, класс и т.п. Фаунистические комплексы слагают виды, а не какие-либо другие таксоны.

Зоогеографический анализ паразитофауны рыб водоемов северо-востока Азии, большая часть которых входит в состав Ледовитоморской провинции, показал гетерогенность фаунистических комплексов. Поэтому мы считаем, что под фаунистическим комплексом необходимо понимать группу видов, связанных общностью исторической судьбы и (или) длительным существованием в одной географической зоне и, как следствие, обладающих сходными экологическими потребностями. В этом понимании фаунистический комплекс представляет собой сумму фаунистических элементов, ранее составлявших другие экологические совокупности (фаунистические комплексы), а также видов, появление которых связано с формированием определенной физико-географической зоны. Такое понимание фаунистического комплекса более всего отвечает требованиям, предъявляемым к основной единице зоогеографического анализа, причем большинство недостатков и противоречий, установленных Е.К. Сычевской, снимаются, за исключением вопросов динамики отношений между фаунистическими комплексами и физико-географическими зонами.

Эта проблема особенно характерна для Ледовитоморской провинции, так как выделение фаунистических элементов в пределах бореального равнинного комплекса тесно связано с изучением фауны Сибири. Например, понто-каспийский элемент можно установить толь-

ко на том основании, что слагающие его виды не встречаются в водоемах Восточной Сибири и Северо-Востока СССР. Если вид обнаружен только в Оби и Енисее, то это не может служить основанием для исключения его из состава понто-каспийского элемента вследствие существования в недалеком прошлом связей между водоемами Западной Сибири и Понто—арало-каспийской провинции. Только выделение элементов в пределах фаунистических комплексов даст возможность проследить становление во времени самих комплексов и, как следствие, фаун определенных территорий.

В самых общих чертах в настоящее время динамика связей фаунистических комплексов и физико-географических зон представляется в следующем виде. Схема базируется на таких положениях исторической геологии, как дрейф материков, который является главной причиной эволюции земной поверхности и климата, а также на том факте, что причиной глобальных и региональных трансгрессий и регрессий служит приращение океанической литосферы, что трансгрессии вызывают смягчение климата и "размазывание" проявления широтной зональности (или исчезновение какой-либо географической зоны), а регрессии, наоборот, вызывают усиление континентальности климата и широтной зональности /Ушаков, Ясаманов, 1984/.

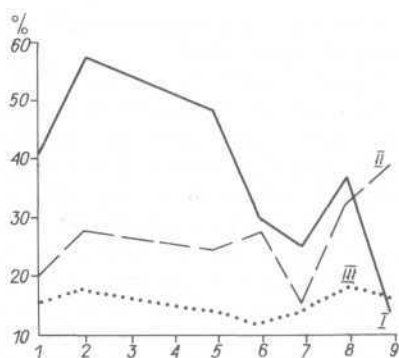
Таким образом, в периоды трансгрессий происходит смешивание фаунистических комплексов, гибель некоторых видов, строго адаптированных к условиям конкретных географических зон, а в периоды регрессий, когда хорошо выражена широтная зональность или проявляются новые географические зоны, происходит формирование новых фаунистических комплексов за счет ранее существовавших или появления новых видов, предки которых составляли комплексы в прошлом.

Вследствие многократности изменений уровня океана, глобальности проявлений последствий этих изменений, фаунистический комплекс выступает во времени как динамичная группировка, находящаяся в состоянии равновесия в определенный момент времени и связанная в своем становлении с ранее существовавшими подобными ассоциациями.

Таким образом, можно предполагать, что первая зоогеографическая особенность Ледовитоморской провинции определяется, прежде всего, однонаправленностью климатических изменений и многократно повторяющимися похолоданиями, начиная с миоцена. Остальные факторы имели в большей степени региональное значение. Вторая особенность - несовпадение направления расселения фаун и стока рек. Во всех обследованных водоемах Ледовитоморской провинции фауну слагают три основных фаунистических комплекса: бореальный равнинный, бореальный предгорный и арктический пресноводный. В соответствии с экологическими потребностями фаунистические комплексы по-разному подвергались действию одних и тех же факторов. Бореальный предгорный комплекс более всего мог подвергаться воздействию горно-долинных оледенений и тектонических проявлений, под влиянием которых и проходило становление и расселение видов этого комплекса, в основном через верховья рек. Бореальный равнинный

Рис. 1. Соотношение между тремя основными фаунистическими комплексами в водоемах Ледовитоморской провинции.

1 - водоемы Кольского полуострова; реки: 2 - Печора, 3 - Обь, 4 - Енисей, 5 - Лена, 6 - Колыма, 7 - Охота, 8 - Пенжина, 9 - Анадырь. Комплексы: I - бореальный равнинный, II - арктический пресноводный, III - бореальный предгорный.



комплекс более подвержен действию похолоданий климата, покровных оледенений, трансгрессий и регрессий уровня океана. Соответственно отдельные слагающие его элементы по-разному реагируют на все факторы. Кроме того, в период трансгрессий морские воды вызвали подпор стока рек, что приводило к подъему уровня воды в них и делало возможным расселение бореального предгорного комплекса через невысокие водоразделы. Арктический пресноводный комплекс непосредственно складывался в условиях пониженных температур и морских трансгрессий. Поэтому только покровные оледенения и значительные повышения температуры создавали преграды для расселения видов, входящих в его состав.

Для большинства водоемов провинции характерно преобладание бореального равнинного комплекса, второе место по богатству видами занимает арктический пресноводный комплекс. Отмечается отчетливая тенденция в изменении соотношений между комплексами по направлению с запада на восток. К примеру, в р. Печоре это соотношение следующее: бореальный равнинный комплекс составляет 57%, арктический пресноводный - 27%, бореальный предгорный - 16%. Это характерно и для Оби, и для Енисея, и для водоемов Кольского полуострова. Интересно, что доля бореального предгорного комплекса довольно постоянна - 10-20% (рис. 1). Таким образом, для водоемов европейского и сибирского округов характерно определенное соотношение между комплексами.

Поскольку расселяются фаунистические группировки, связанные ценотически, то может представлять интерес доля паразитов, имеющих сложный жизненный цикл, так как именно они, вероятно, в большей степени характеризуют процесс расселения фаун. Их доля в водоемах провинции колеблется от 35 до 50%, за исключением водоемов берингского округа, где паразиты со сложным жизненным циклом составляют 60% от общего числа видов. В пределах фаунистических комплексов их доля такова: бореальный равнинный - 30%, арктический пресноводный - 40%, бореальный предгорный - 20%. Самый молодой фаунистический комплекс - арктический пресноводный - содержит относительно большее количество видов паразитов

со сложным жизненным циклом, чем бореальный равнинный и бореальный предгорный.

Среди паразитов со сложным жизненным циклом практически нет эндемиков Ледовитоморской провинции. Отсюда следует, что для широкого расселения фаун должна была существовать в прошлом обстановка, способствующая этому процессу на больших пространствах. Такая обстановка не могла быть в периоды регрессий, поскольку широтная зональность, континентальность климата, похолодания и оледенения, впадение рек в океан непосредственно у кромки шельфа (что обуславливало отсутствие опресненных мелководных зон) препятствовали широкому обмену фаунистическими элементами, за исключением тех случаев, когда происходило объединение соседних речных бассейнов, в пределах которых не было существенной физико-географической границы. В это же время происходило относительное возвышение водоразделов по отношению к ложу рек за счет резкого увеличения стока. Резко возрастал снос осадков, отложенных реками за предшествующий период трансгрессии.

Результаты бурения на шельфе свидетельствуют о том, что регрессии происходили быстро (катастрофически) в отличие от трансгрессий, которые наступали медленно. Конечно, эти характеристики даются в масштабе геологического времени. Из всего вышеизложенного следует, что периоды регрессий являются периодами дифференциации и становления фаунистических комплексов, периодами формо- и видообразования, экологической специализации видов, слагающих комплексы; что низовья крупных речных бассейнов - места становления самых "молодых" фаунистических комплексов. Для Ледовитоморской провинции - это арктический пресноводный комплекс, в котором отчетливо прослеживаются его генетические связи с бореальными равнинным и бореальным предгорным комплексами.

Таким образом, только в периоды трансгрессий возможно было широкое расселение фаун. Однако расселялись преимущественно эврибионтные виды. Для Ледовитоморской провинции, как и для водоемов северо-востока Азии, характерно то, что большинство рыб не проявляют узкой специализации к абиотическим и биотическим условиям среды обитания, а большинство паразитов со сложным жизненным циклом не проявляют узкой и строгой специфичности к хозяину /Пугачев, 1984/. Широко специфичные виды в бореальном равнинном комплексе составляют 75% от общего числа видов, в бореальном предгорном - только 18%, в арктическом пресноводном - 58%.

Лишь в периоды трансгрессий расселение фаунистических группировок не зависело от направления течений рек. Эти расселения проходили в условиях, видимо, близких к тем, которые в настоящее время существуют в Ботническом и Финском заливах Балтийского моря, в эстуариях крупных сибирских рек, в результате чего распространялись наиболее эврибионтные представители ранее существовавших комплексов. Однако для фаун бассейнов рек, впадающих во внутриконтинентальные моря, последовательность событий, опре-

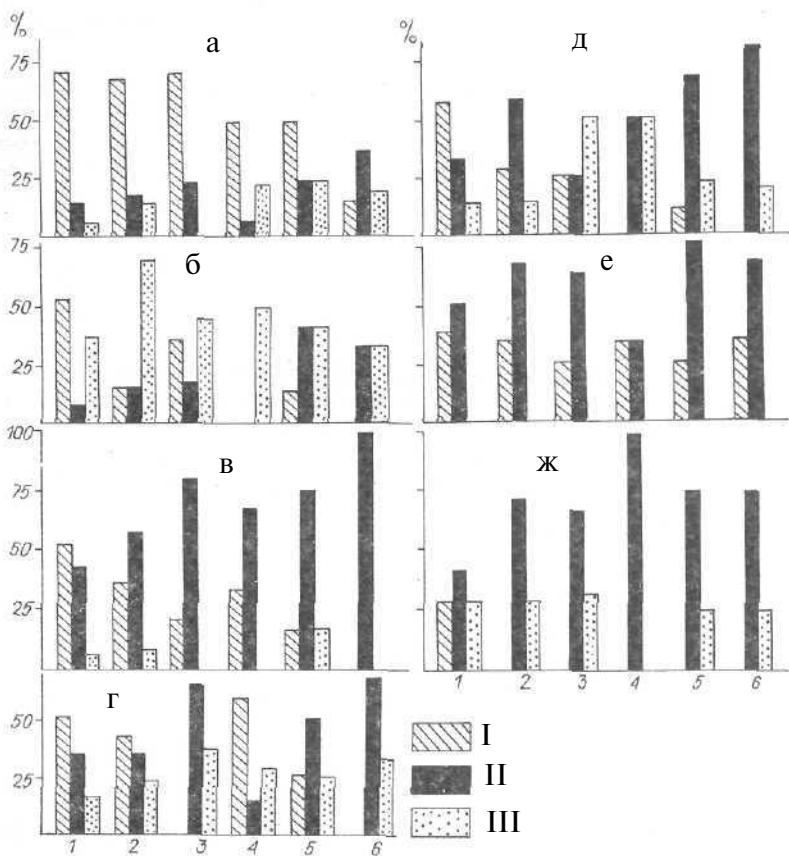


Рис. 2. Соотношение между тремя основными фаунистическими комплексами в разных систематических группах паразитов в водоемах северо-востока Азии.

Реки: 1 - Лена, 2 - Колыма, 3 - Пенжина, 4 - Охота, 5 - Анадырь; 6 - водоемы Камчатки.

а - простейшие; б - моногены; в - трематоды; г - цестоды; д - нематоды; е - скребни; ж - ракообразные. Остальные усл. обозн. см. рис. 1.

деляющих их расселение, представляется несколько иной, В данном случае, наоборот в периоды регрессий, когда прерывались связи морей с океанами, когда они опреснялись, происходило проникновение представителей фауны одного речного бассейна в другой. Наряду с этим были возможны и взаимные проникновения фаун при соединении низовьев близлежащих рек. В периоды трансгрессий морские водоемы становились преградой. Видимо, это окажется справедливым и для бассейна Северного Ледовитого океана, если подтвердится

предположение о том, что были периоды, когда он утрачивал связь с Атлантикой и опреснялся.

Вследствие того что паразитофауну слагают виды и таксоны отнюдь не близкородственные, соотношение фаунистических комплексов в пределах систематических групп паразитов существенно отличается от такового паразитофауны в целом (рис. 2). Для простейших характерны общие тенденции, для паразитов с простым жизненным циклом (моногеней) соотношение иное, а для раков оно такое, как для паразитов со сложным жизненным циклом. В настоящее время полученные данные интерпретировать довольно трудно. Можно лишь сказать, что они - результат разных экологических потребностей и ценотических связей указанных систематических групп и, как следствие, различия в распространении. Паразиты, характерные для Ледовитоморской провинции, представлены преимущественно простейшими, моногенейми, раками и пиявками. Другие систематические группы (цестоды, трематоды, нематоды, скребни) довольно широко распространены в водоемах Палеарктики.

Литература

- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. - Ч. 3. - С. 926-1382.
- Гусев А.В. Итоги и перспективы изучения моногенетических сосальщиков (*Monogenoidea*) пресных вод СССР // Зоол. журн. - 1967. - Т. 46, вып. 11. - С. 1630 - 1640.
- Гусев А.В. Моногеней пресноводных рыб Индии и анализ мировой фауны группы: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. - Л., 1973. - 31 с.
- Догель В.А. Значение паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов // Зоол. журн. - 1947. - Т. 27, вып. 6. - С. 481 - 492.
- Донец З.С. Зоогеографический анализ миксоспоридий южных водоемов СССР // Тр. Ин-та / ЗИН АН СССР. - 1979. - Т. 87. - С. 65 - 90.
- Марков К. К., Лазуков Г.И., Николаев В.А. Четвертичный период. - М.: Изд-во Моск. ун-та. - 1965. - 4.1, 2, - 808 с.
- Микаилов Т.К., Ибрагимов Ш.Р. Экология и зоогеография паразитов рыб водоемов в Ленкоранской природной области. - Баку: Элм, 1980. - 113 с.
- Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. - М.: Изд-во АН СССР, 1956. - 554 с.
- Никольский Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. - М.: Пищ. пром-сть, 1980. - 182 с.
- Пугачев О.Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. - Л.: ЗИН АН СССР, 1984. - 153 с.

- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. - М.: Наука, 1980. - 300 с.
- Решетников Ю.С. Идеи Г.В. Никольского о фаунистических комплексах и их современное развитие // Современные проблемы ихтиологии. - М.: Наука, 1981. - С. 75 - 95.
- Сычевская Е.К. История формирования ихтиофауны Монголии и проблема фаунистических комплексов // Рыбы Монгольской народной республики. - М.: Наука, 1983. - С. 225 - 249.
- Ушаков С.А., Ясаманов Н.А. Дрейф материков и климаты Земли // М.: Мысль, 1984. - 200 с.
- Шульман С.С. Зоогеографический анализ паразитофауны пресноводных рыб Советского Союза // Основные проблемы паразитологии рыб. - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. - С. 184 - 231.
- Яковлев В. Н. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование // Вопр. ихтиологии. - 1961. - Т. 1, выл. 2. - С. 22 - 36.
- Яковлев В. Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Там же. - 1964. - Т. 4, вып. 1. - С. 10 - 22.
- V a n a r e s c u P. Principii si probleme de zoogeografie, - Bucharesti: Ed. Ac. Rep. Romania, 1970. - 260 p.