

На правах рукописи

УДК 551.87

Любас Артем Александрович

**ПАЛЕОРЕКОНСТРУКЦИЯ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ
МОЛЛЮСКОВ В НЕОГЕН-ЧЕТВЕРТИЧНЫХ ВОДОТОКАХ С
ЭКСТРЕМАЛЬНЫМИ ПРИРОДНЫМИ УСЛОВИЯМИ**

Специальность 25.00.25 – геоморфология и эволюционная география

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата географических наук

Санкт-Петербург – 2016

Работа выполнена в лаборатории молекулярной экологии и биогеографии федерального государственного бюджетного учреждения науки Института экологических проблем Севера УрО РАН

Научный руководитель: **Болотов Иван Николаевич**, доктор биологических наук, врио директора федерального государственного бюджетного учреждения науки Института экологических проблем Севера Уральского отделения Российской академии наук

Научный консультант: **Шевченко Владимир Петрович**, кандидат геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории физико-геологических исследований федерального государственного бюджетного учреждения науки Института океанологии Российской академии наук

Официальные оппоненты: **Янина Тамара Алексеевна**, доктор географических наук, профессор кафедры геоморфологии и палеогеографии, заведующая научно-исследовательской лабораторией новейших отложений и палеогеографии плейстоцена географического факультета Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова

Лудикова Анна Валерьевна, кандидат географических наук, научный сотрудник лаборатории географии и природопользования Института озераведения Российской академии наук

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

Защита состоится « » 2016 г. в часов на заседании Совета Д 212.199.26 по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук, созданного на базе Российского государственного педагогического университета им. А.И. Герцена по адресу: 191186, Санкт-Петербург, наб. р. Мойки, 48, корпус 12, ауд. 21.

С диссертацией можно ознакомиться в фундаментальной библиотеке ФГБОУ ВПО «Российский государственный педагогический университет имени А.И. Герцена», 191186, Санкт-Петербург, наб. реки Мойки, 48, корпус 5 и на сайте университета по адресу: http://disser.herzen.spb.ru/Preview/Karta/karta_000000248.html.

Автореферат разослан « » 2015 г.

Ученый секретарь диссертационного совета

Ирина Петровна Махова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Проблема реконструкции палеосреды неоген-четвертичных пресноводных экосистем в позднем кайнозое – одна из наиболее актуальных в современной палеоэкологии. Ведущую роль в данном научном направлении на протяжении XX века играли многочисленные палеогеографические, палеоэкологические и палеозоологические исследования по материалам пресноводных отложений рек, озер и источников (Mangerud et al., 1974; Matoshko et al., 2004; Velichko et al., 2002; Свиточ, 1995; Смирнов, 2010; Субетто, 2010; Чепалыга, 1962, 1967, 1983 и др.). К концу XX века вследствие значительного развития методологической базы открываются все новые перспективы для продолжения работ в этом направлении. Современные методы геохронологии и изотопной палеоэкологии позволяют по-новому взглянуть на решаемые проблемы (Matoshko et al., 2004).

Значительный интерес представляет не только развитие компонентов природной среды в геологическом времени, но и эволюция сообществ пресноводных организмов в меняющихся условиях (Смирнов, 2011). Существует большое разнообразие ископаемых остатков организмов, встречающихся в пресноводных отложениях. Так, в палеолимнологических реконструкциях основное внимание уделяется изучению палиноспектров, ископаемым остаткам диатомей и членистоногих (Berglund, 2003). Во многих работах (Чепалыга, 1964; Гожик, 1982, 1984; Данукалова, 1996 и др.) малакофауна применялась для реконструкции палеогеографии бассейнов крупных рек, расположенных в южной части Восточно-Европейской равнины (ВЕР). Детально изучен видовой состав и разнообразие пресноводных моллюсков в плиоцен-плейстоценовых речных отложениях на указанной территории (Михайлеску, Маркова, 1992).

Объектами исследования являются отложения неоген-четвертичных водотоков и представленные в них ископаемые раковины пресноводных моллюсков, в том числе:

1. Отложения голоценовой гидротермальной системы Пымвашор на крайнем северо-востоке ВЕР, которая представляет собой модельный объект для изучения функционирования гидротермальных экосистем в условиях экстремального климата Европейской Субарктики. Кроме современных терм здесь имеются отложения среднеголоценовых травертинов, которые позволяют оценить развитие экосистемы в голоцене.

2. Отложения плиоцен-плейстоценовых речных систем Днестра и Прута на крайнем юго-западе ВЕР, которые формируют систему террас

(Чепалыга, 1967). В этом регионе имеются многочисленные естественные обнажения древнеаллювиальных отложений с обильно представленными субфоссильными остатками фауны пресноводных моллюсков.

Предметом исследования является реконструкция среды обитания пресноводных моллюсков и палеоэкологических условий неоген-четвертичного времени.

Цель исследования - проведение реконструкции среды обитания пресноводных моллюсков в условиях позднекайнозойских флювиальных экосистем в изученных водотоках.

Для достижения цели были сформулированы и решались следующие **задачи**:

- изучить видовой состав малакофауны на различных временных этапах существования флювиальных экосистем;
- провести комплексное геохимическое изучение отложений и палеонтологического материала для реконструкции условий среды на различных этапах развития древних экосистем;
- выяснить механизмы формирования и развития экосистем рассматриваемых водотоков;
- посредством анализа и синтеза полученных данных выполнить реконструкции среды неоген-четвертичных водотоков.

Положения, выносимые на защиту.

1. В экстремальных условиях специфических позднекайнозойских флювиальных экосистем (олиготрофные реки и термальные ручьи) в Восточной Европе происходит формирование обедненных сообществ пресноводных моллюсков, изменение структуры которых маркирует этапы палеогеографического развития водотока.
2. Ключевыми факторами, определяющими развитие изученных сообществ моллюсков и эволюцию природной среды неоген-четвертичных водотоков являлись температура воды и, как следствие, уровень эвтрофикации водоёма.
3. Современная глобальная эвтрофикация водотоков, обусловленная антропогенным загрязнением и изменениями климата в сторону потепления, приводит к процессам замещения моллюсков-жемчужниц сем. Margaritiferidae более эврибионтными видами сем. Unionidae в бентосных сообществах европейских олиготрофных рек.
4. По данным исследования травертиновой постройки, брюхоногие легочные моллюски, в силу своей эврибионтности, смогли успешно освоить биотопы с экстремальными температурными условиями в урочище Пымвашор, а отдельные таксоны (*Lymnaea lagotis*) сформировали

монодоминантные сообщества в условиях значительного повышения температуры вод источников.

Теоретической и методологической основой диссертации являются конструктивные идеи и результаты исследований отечественных и зарубежных специалистов в области палеогеографии, геологии, палеонтологии и палеоэкологии: А.Л. Чепалыги, А.А. Свиточа, А.В. Матошко, В.Ю. Лаврушина, О.М. Адаменко, Е.В. Складорова, Д.А. Субетто, Н.Н. Смирнова, М. Özkul, S. Kele, A. Pentecost, B.R. Schone, H. Modell, R. Araujo, Q.-H. Ma, J. Gray и многих других.

Научная новизна работы.

Проведено комплексное геохимическое опробование травертинов урочища Пымвашор, по данным которого были впервые изучены закономерности функционирования этой гидротермальной системы в голоцене. Для реконструкции условий осадконакопления в древних водоемах был изучен элементный состав отложений и субфоссильных раковин моллюсков.

Проведена комплексная реконструкция природной среды неоген-четвертичных флювиальных экосистем различного уровня на территории региона и выявлены закономерности формирования и эволюции сообществ пресноводных моллюсков в условиях, реконструированных посредством использования различных геохимических показателей.

Выполнена палеогеографическая реконструкция по материалам отложений исследуемых водотоков с применением комплекса геохимических методов к изучению палеонтологического материала и вмещающих пород. В частности, применены уран-ториевый, радиоуглеродный, аминокислотный методы датирования к разным типам пресноводных отложений и ископаемому материалу.

Установлено, что с изменением трофического статуса олиготрофных рек Юго-Востока Европы происходит смена комплексов пресноводных моллюсков. Впервые отмечено сокращение размеров раковины прудовика *Lymnaea lagotis* на протяжении существования гидротермальной системы Пымвашор.

Теоретическая значимость работы заключается в развитии представлений об эволюции природной среды изучаемых водотоков и формировавшихся в этих условиях экосистемах в неоген-четвертичное время.

Изменения палеогеографических параметров, изученные с применением передовых палеоклиматических и палеоэкологических методик, а так же при помощи методов изотопного и аминокислотного

датирования, могут иметь фундаментальное значение для региональных и глобальных реконструкций природной среды неоген-четвертичного времени.

Практическая значимость работы. Результаты исследования могут быть использованы для стратиграфического расчленения и корреляции неоген-четвертичных отложений рек юга Русской равнины. Опробование различных методов датирования пресноводных отложений и ископаемых раковин моллюсков позволило уточнить и дополнить имеющуюся методическую базу подобных исследований.

Степень достоверности результатов исследований. Представленные в диссертации результаты получены с использованием современных экологических, малакологических, палеонтологических и геохимических методик. Данные воспроизводимы и обработаны статистически с использованием пакетов прикладных программ Statistica v. 10, Past ver. 2.13. Выводы логически вытекают из результатов и находят подтверждение в работах других авторов.

Апробация результатов работы. Основные результаты работы были доложены и обсуждены на 8 научных конференциях, в т. ч. на XVIII Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2011 г.), на IV Международной молодежной научной конференции «Экология-2011» в ИЭПС УрО РАН (Архангельск, 2011 г.), на VII Всероссийском совещании по изучению четвертичного периода (Апатиты, 2011 г.), на Восьмой и Девятой Всероссийских научных школах молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы» (г. Москва, 2011, 2012 гг.), на XIX Международной научной конференции (Школе) по морской геологии «Геология океанов и морей» (Москва, 2011 г.), на Всероссийской конференции молодых ученых "Экология: традиции и инновации" (Екатеринбург, 2012 г.), на Всероссийской конференции с международным участием "Экология и геологические изменения в окружающей среде северных регионов» (Архангельск, 2012 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 11 работ, из них 5 статей в рецензируемых журналах перечня ВАК РФ.

Личный вклад автора состоит в непосредственном участии в постановке цели и решении задач диссертационного исследования, сборе, камеральной обработке и определении собранного материала, статистической обработке данных, обобщении и анализе собственных, фондовых и литературных материалов и подготовке публикаций по теме исследования. Собственные сборы автора насчитывают более 2000

экземпляров ископаемых раковин пресноводных моллюсков. На основании собранного материала оформлена систематическая коллекция в Российском музее центров биоразнообразия при ИЭПС УрО РАН. Исследованы коллекционные материалы из Геологического института РАН (г. Москва), Института зоологии АН Молдовы (г. Кишинев).

Связь работы с научно-исследовательскими программами и темами. Исследования выполнены в рамках ФНИР Института экологических проблем Севера УрО РАН № 01200952766 «Пространственно-временные закономерности формирования компонентов ландшафтов на Европейском Севере России в условиях меняющегося климата» (2009–2011 гг.), № 01201256212 «Экологическое состояние компонентов ландшафтов на Европейском Севере России в условиях меняющегося климата» (2012–2014 гг.), междисциплинарного проекта УрО РАН «Ландшафтно-зональные условия и видовое разнообразие беспозвоночных животных на Европейском Севере: оценка роли природных и антропогенных факторов», ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы». Исследования поддержаны грантами РФФИ (проекты № 14-05-31196 (руководитель), 14-04-98801 (исполнитель)).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения, выводов, 5 приложений, изложена на 126 страницах машинописного текста, включая 31 рисунок, 7 таблиц и список литературы из 125 наименований.

II. ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во введении обосновывается актуальность темы исследования, отмечена значимость исследований для совершенствования методического комплекса палеогеографических реконструкций среды неоген-четвертичных водотоков, определены объект, предмет и цели исследования, основные задачи работы, сформулированы положения, выносимые на защиту, обоснованы научная новизна и практическая значимость результатов исследования. Логика и результаты исследования представлены в главах диссертации.

В первой главе «Литературный обзор изученности проблемы» отмечено значение палеореконструкций среды рек и ручьев по материалам изотопных исследований раковин пресноводных моллюсков, как одного из наиболее актуальных направлений в палеогеографии и геологии.

В главе рассмотрены принципы и подходы к реконструкциям природной среды неоген-четвертичных рек и ручьев (Адаменко и др., 1996; Matoshko et al., 2004).

Рассмотрены методы реконструкции природной среды водотоков. Отмечено, что важнейшую роль в изучении палеоусловий играют геологические и геохимические исследования отложений. Описана история их изучения и использование в ходе реконструкции различных подходов.

Рассмотрены реконструкции некоторых климатических параметров (влажность, температура) посредством изучения травертинов и туфов, которые во многих работах используются в качестве источника палеоклиматической информации.

Аллювиальные отложения крупных речных систем Юго-Восточной Европы являются объектом пристального внимания ученых-геологов, палеогеографов и палеонтологов. Так, для выбранных нами речных бассейнов Днестра и Прута ключевые датировки приведены в работе В.А. Зубакова и И.И. Борзенковой (Zubakov, Borzenkova, 1990). Изучение литологии отложений рек Днестр и Прут продолжается с XIX века до настоящего времени, и во многих работах эти данные использованы для описания палеообстановки неоген-четвертичного времени на этой территории (Чепалыга, 1983, Михайлеску, Маркова, 1992, Билинкис, 2004, Dodonov et al., 2006).

Наиболее полно описаны центральноевропейские неоген-четвертичные стенобионтные виды *Bivalvia* и условия их обитания в работах Г. Моделля (1931, 1950, 1957). Важнейшие сведения в отношении палеогеографического изучения плиоцен-плейстоценовых речных бассейнов юга Русской равнины, в частности - Днестра и Прута, приводятся в работах А.Л. Чепалыги (1962, 1967, 1983). А. Nagymarosy и P. Muller (1988) приводят данные о комплексе ископаемой фауны плиоценового возраста в местонахождении Балтавар (Венгрия). J. Satkunas с соавторами (2007) приводит сведения о находке раковин *Margaritifera margaritifera* в бассейне р. Вента (Литва). Их возраст, определенный радиоуглеродным методом, составляет 34250-34600 лет. В работе В. В. Рудюк (2009) получили развитие палеонтологические исследования отложений р. Днестр и приводится их палеогеографическая интерпретация. Смена малакокомплексов отражает палеогеографическое развитие водоема в плиоцене и плейстоцене и изменение его трофического статуса. Палеомалакологические исследования в Юго-Восточной Европе были продолжены П.Д. Фроловым (2013), который описывает плейстоценовые малакофауны региона и основные климатические тренды в их развитии на этой территории.

В последние несколько лет отмечается повышенный интерес исследователей к изучению химических характеристик ископаемых раковин, которые позволяют с наибольшей достоверностью провести

палеогеографическую реконструкцию. Так, В. Marwick (2011), В. Blazejowsky с соавторами (2013) на основании проведенных измерений изотопных показателей $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ в раковинах Margaritiferidae проводили реконструкции гидрологического режима.

В некоторых работах приведены сведения о датировании травертинов и туфов в Италии (Soligo et al., 2002), Венгрии (Sierralta et al., 2010), Китае (Gao et al., 2012), Испании (Martin-Algarra et al., 2003) и других регионах. Отмечены различия в результатах датирования травертинов уран-ториевым и радиоуглеродным методами (Malov et al., 2015). Элементный состав отложений и фоссиллий является важнейшим источником информации об условиях среды древнего водоема и их изменениях во времени (Ziegler et al., 1979). С помощью отношений отдельных элементов можно реконструировать изменения компонентов среды водотоков (Морозов, 2014).

Существуют немногочисленные работы, посвященные истории развития сообществ и популяций в условиях гидротермальных урочищ (Pentecost, 1995). Термальная малакофауна из травертинов карьера в местонахождении на севере Венгрии описана в работе Е. Krolopp (1969). Изученные им отложения имеют плейстоценовый возраст (Kovanda, 1974). Ископаемые гастроподы *Melanoides tuberculatus* были обнаружены в травертинах источника Шах-Дара (Восточный Памир) (Жадин, Старостин, 1948). Авторы предполагают проникновение этих моллюсков в Среднюю Азию из более южных регионов. R. Romano с соавторами (1987) обследовали голоценовые отложения травертина на склоне вулкана Этна, в которых ими был обнаружен водный моллюск *Lymnaea truncatula*, мелких размеров, а также некоторые наземные виды. Единственные известные в материковой части Европейской Субарктики отложения «тепловодных» травертинов находятся в урочище Пымвашор на востоке Большеземельской тундры (Кулик, 1909, 1914; Митюшева, 2011).

Во второй главе «Материалы и методы исследований» дано описание географического положения районов исследований (Рис. 1), приведена характеристика геологического строения, рельефа и ландшафтной структуры, климатических условий, почвенно-растительного покрова, палеогеографии, указаны особенности гидрологического и гидрохимического режимов. В контексте темы работы рассмотрен обширный массив литературных данных по геологии изучаемых отложений. Обобщены материалы по многолетним исследованиям геологии и палеонтологии отложений рек Днестр и Прут. Выявлены крупнейшие фаунистические комплексы, и, соответственно, виды пресноводных моллюсков, характерные для различных этапов развития флювиальных экосистем региона.

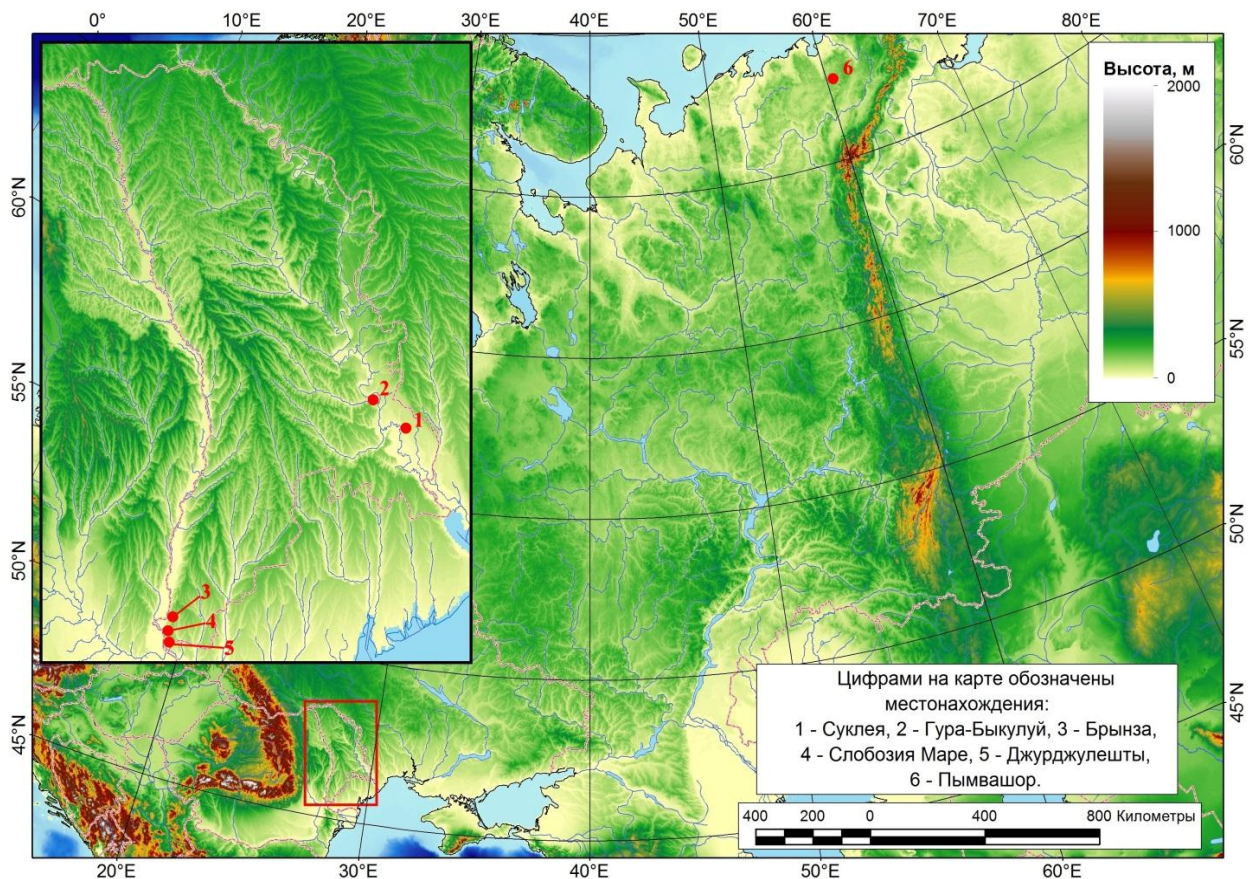


Рис. 1. Изученные местонахождения ископаемых моллюсков на территории Восточно-Европейской равнины

Дано обоснование выбора объектов исследования вследствие наличия отложений водотоков с многочисленным палеонтологическим материалом, позволяющим провести палеогеографическую и палеоэкологическую реконструкции в исследуемых районах.

Методики полевых работ. В ходе работы на разрезах древнеаллювиальных отложений применялись стандартные методы полевого изучения и описания разрезов осадочных толщ. Было сделано послойное описание пород разреза сверху вниз. Был проведен сбор имеющихся остатков фауны (в том числе раковин моллюсков) с привязкой сборов к слоям разреза. Кроме того, были отобраны отложения из слоев, вмещающих ископаемые раковины (Полевая геология ... , 1989).

Полевое изучение травертинов в урочище Пымвашор проводилось на основе стандартных геологических методик (Полевая геология ... , 1989) а также принципов полевого изучения травертиновых отложений описанных в работе В.Ю. Лаврушина с соавторами (2006). В разделе приведено описание и схема отбора проб травертинов.

Методики камеральных работ.

Методика определения видовой принадлежности раковин ископаемых моллюсков. Видовая принадлежность субфоссильных раковин брюхоногих моллюсков определена по методикам Н.Д. Круглова (2005) и скорректирована по результатам молекулярно-генетических исследований современных моллюсков из термальных источников урочища Пымвашор. Видовую принадлежность двустворчатых моллюсков определяли по методикам, описанным в работах R. Araujo, R. Moreno (1999), R. Araujo, M. A. Ramos (2000), А.Л. Чепалыги (1967), Я.И. Старобогатова (1970), В.В. Рудюк (2009).

Методика геохимических исследований раковин моллюсков и вмещающих отложений. Датирование травертиновых отложений с использованием уран-ториевого метода. Для определения геологического возраста отложений было выполнено их уран-ториевое датирование и проанализированы данные аналогичных исследований других авторов (Кузнецов, Максимов, 2010).

Вариации изотопов кислорода и углерода. Для реконструкции палеогидрологических характеристик древних водоемов были проанализированы вариации $\delta^{18}\text{O}$ и $\delta^{13}\text{C}$ в раковинах субфоссильных моллюсков и травертинах с нескольких временных срезов (Schone et al., 2007). Измерения изотопного состава углерода и кислорода в раковинах и вмещающих отложениях были выполнены в Геологическом институте СО РАН (г. Улан-Удэ) на прецизионном масс-спектрометре FINNIGAN MAT253.

Элементный анализ травертиновых отложений и ископаемых раковин двустворчатых моллюсков. Для реконструкции химического состава вод древнего источника выполнен элементный анализ образцов травертинов из различных участков отложений методом масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой (ICP-MS) (Liu et al., 2008).

Методика анализа фаунистических комплексов на различных временных срезах. Основным палеонтологическим методом исследования тафоценозов пресноводных моллюсков является малакофаунистический, включающий изучение таксономического состава, тафономии, биостратиграфического распределения, исторического развития, филогении, биогеографии моллюсков. Основное внимание уделено руководящим для плиоцен-плейстоценовых бассейнов рек Днестр и Прут пресноводным двустворчатым моллюскам семейств Unionidae и Margaritiferidae, а также брюхоногим пресноводным моллюскам, населяющим субарктические термы.

Статистическая обработка материала. Для статистической обработки и анализа полученных данных в работе использовали методы вариационно-статистической оценки собранного материала (Плохинский,

1970; Лакин, 1990; Пузаченко, 2004). Для рассматриваемых показателей и признаков рассчитывали средние значения, пределы колебания (минимальные и максимальные значения), стандартное отклонение и величину ошибки среднего значения, коэффициент вариации. Сходство между разными этапами развития гидротермальной системы по различным вариантам населения брюхоногих моллюсков определяли с помощью иерархического кластерного анализа.

В третьей главе «Общая характеристика изученных разрезов» описано ландшафтно-гипсометрическое положение травертиновой постройки в урочище Пымвапор. По данным полевых измерений выделено несколько морфологических частей травертиновых отложений, отражающих основные этапы развития гидротермальной системы (Рис. 2).

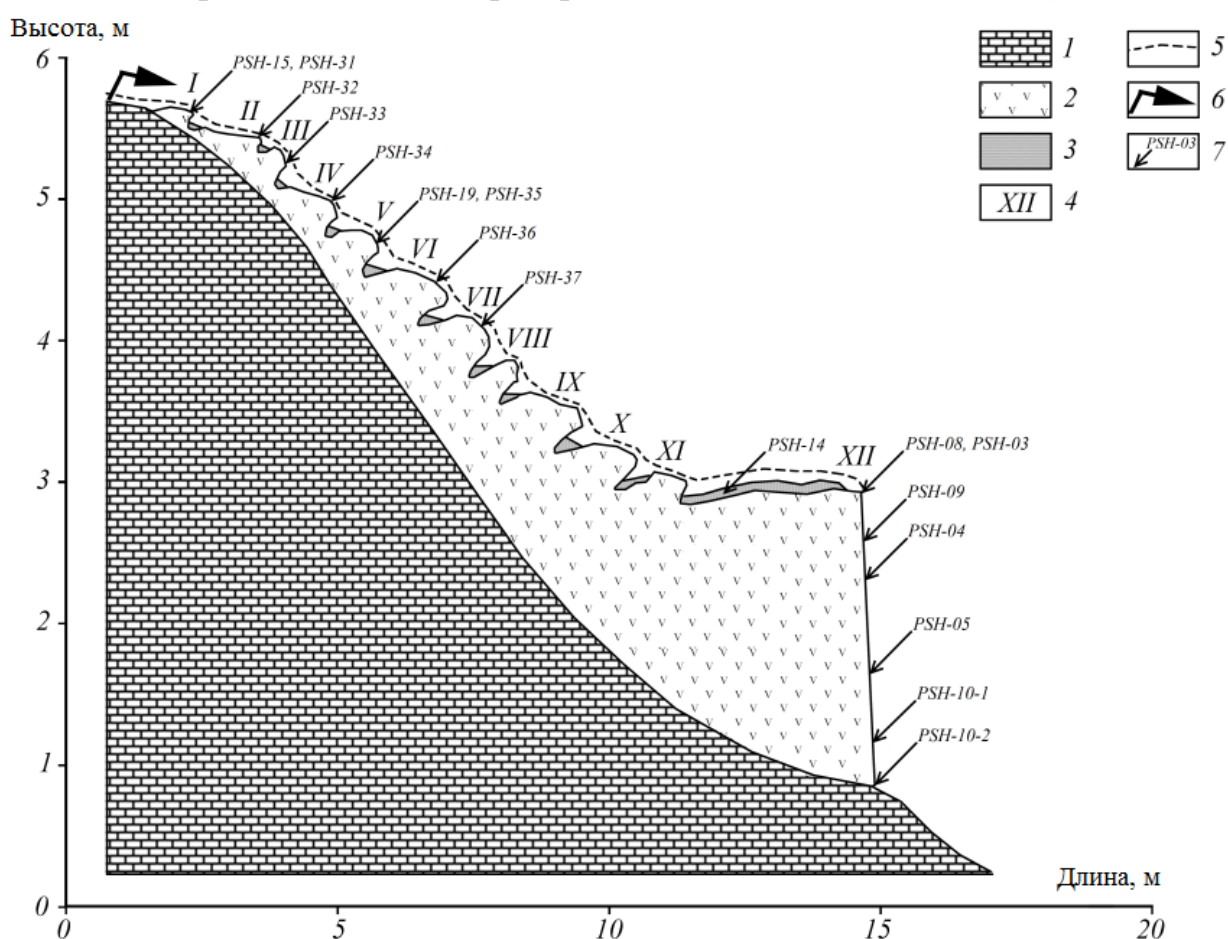


Рис. 2. Схема травертиновой постройки древнего источника в урочище Пымвапор. 1 – известняки нижнего карбона, 2 – травертины, 3 – погребенный аллювий древнего источника, 4 – номера террас травертиновой постройки, 5 – почвенный слой, 6 – предполагаемое место разгрузки термальных вод, 7 – места отбора проб травертина.

Рассмотрены литологические характеристики исследуемых отложений. Приведены данные георадиолокационных исследований травертиновых залежей и современных гидротерм (Шварцман и др., 2013).

Приведены данные о возрасте травертиновых отложений в различных частях постройки (Таблица 1). На основании анализа результатов датирования травертинов различными методами определено, что травертиновые отложения формировались в период со среднего (около 7000 лет) до раннего (около 2000 лет) голоцена. Показано, что возраст травертина уменьшается сверху вниз по постройке.

Таблица 1

Результаты датирования травертиновых отложений урочища Пымвашор (Большеземельская тундра).

№ образца	U/Th возраст травертина, лет
PSH-10-1	2000±200
PSH-10-2	2460±490
PSH-37	5400±1080
PSH-31	5850±1170

В разделе «Литогеохимическая характеристика травертиновых отложений в урочище Пымвашор» рассматривается элементный состав травертинов в различных участках отложений. Согласно нашей гипотезе о последовательности формирования травертинового каскада описаны 2 колонки образцов. Первая из них отобрана из бортиков террас каскада. Отмечено повышение содержания Na, S, Sr в травертинах. В то же время наблюдается снижение содержания Fe, Mn, Al, Si.

Более информативны данные об элементном составе травертинов отобранных с поверхности обнажения XII террасы каскада, они представлены на рисунке 3. Отмечены тренды изменения содержания некоторых элементов в травертинах. В нижней части обнажения повышено содержание Na, S, Sr, в его средней части (165 см от верха) наблюдается изменение геохимического фона и увеличение содержания K, Mn, Fe, Al, Si, P, Zn

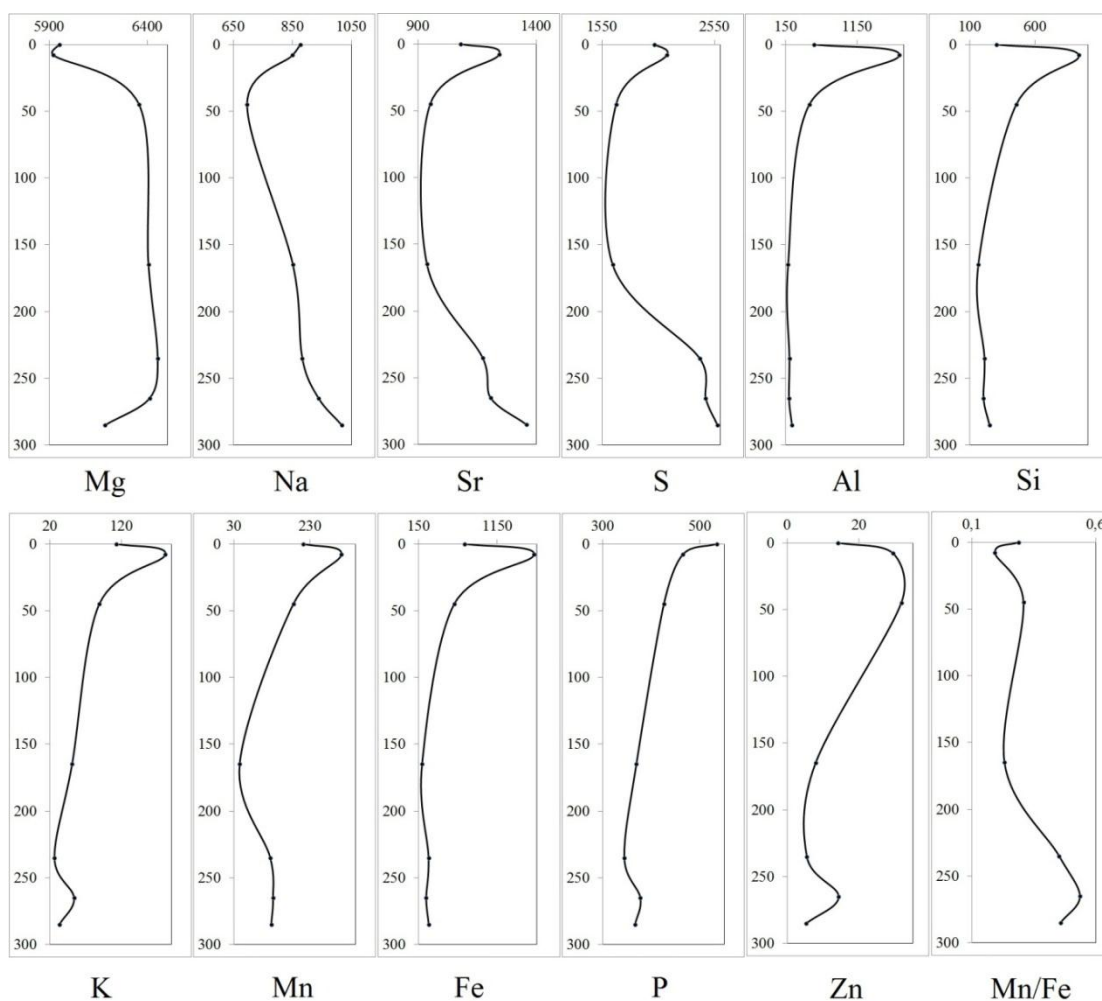


Рис. 3. График распределения элементов по разрезу травертиновых отложений в урочище Пымвашор

По данным изотопно-кислородной палеотермометрии отмечены изменения температуры источника Пымвашор. Их причинами могли являться неотектонические процессы, следствием которых становилось изменение состава вод. В определенные периоды функционирования гидротермы можно отметить существенный подмес грунтовых вод, вследствие чего температура вод источника снижалась. По результатам анализа вариаций $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ выявлено, что понижениям температуры воды в источнике соответствуют наиболее изотопно-тяжелые пробы травертина.

По данным элементного анализа травертиновых отложений установлено наличие геохимических барьеров на террасах травертинового каскада, каждая из которых маркирует определенную стадию развития гидротермальной системы и имеет индивидуальный элементный состав. Отмечена роль террас травертинового каскада как источника информации о состоянии природной среды гидротерм на различных этапах.

Таблица 2

Видовой состав и относительное обилие брюхоногих моллюсков в отложениях терм и современных термальных водотоках урочища Пымвашор

Вид	Временные этапы							
	Травертины (>1000 лет)		погребенный аллювий (>200 лет)		современные термы		ручей Горячий	
	N, экз.	N, %	N, экз.	N, %	N, экз.	N, %	N, экз.	N, %
<i>Anisus acronicus</i>	1	0,1	2	0,3	-	-	6	0,3
<i>Anisus laevis</i>	402	50,7	200	24,7	-	-	49	2,2
<i>Lymnaea lagotis</i>	296	37,4	569	70,3	2107	100	2134	97,5
<i>Lymnaea palustris</i>	93	11,7	39	4,8	-	-	-	-

В таблице 2 приведены данные о видовом составе и обилии видов брюхоногих моллюсков, населявших термальные источники Пымвашор в голоцене. Массовым видом моллюсков, населяющим гидротермальную систему Пымвашор и близлежащие водные объекты, является прудовик *Lymnaea lagotis* Mozley, 1934.

Отмечено присутствие в тафоценозах раковин прудовика *Lymnaea palustris*, а также представителей семейств *Planorbidae*: раковин, относящихся к видам *Anisus laevis* и *A. acronicus*. Показан общий тренд изменения видового состава сообществ моллюсков в термальных источниках Пымвашор. Установлено, что в термах урочища формировались сообщества моллюсков с резким доминированием одного вида - прудовика *L. lagotis*.

Отмечено сокращение размеров раковины моллюсков, обитающих в термальных источниках, рассматриваемое как один из результатов реализации адаптивных стратегий видов (Беспалая и др., 2011; Болотов и др., 2012).

В разделе «**Разрезы древнеаллювиальных отложений рек Днестр и Прут**» приведены результаты геологического и геохимического изучения аллювиальных отложений рек Днестр и Прут и палеонтологического материала, представленного субфоссильными раковинами пресноводных двустворчатых и брюхоногих моллюсков.

Геологический возраст изученных отложений по литературным сведениям составляет от 4 миллионов до 100-125 тысяч лет (Тесаков, 2004,

Вангенгейм и др., 2005, Титов, 2008). Дана характеристика разрезов, на которых проводился отбор палеонтологического материала, представленного раковинами пресноводных двустворчатых и брюхоногих моллюсков. Приведено описание и литологическая характеристика пород. По результатам обобщения литературных данных описан возраст изученных местонахождений. Приведены результаты анализа рацемизации аминокислот в раковинах из местонахождений различного возраста, на основании которых уточнено стратиграфическое положение изученных разрезов.

Таблица 3

Вариации $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ в ископаемых раковинах

№	Местонахождение	Возраст, тыс. лет	Диапазон значений (min...max)		
			$\delta^{13}\text{C}$ ‰ (PDB)	$\delta^{18}\text{O}$ ‰ (VSMOW)	$\delta^{18}\text{O}$ ‰ (PDB)
1	Карьер Брынза	3855-4045	-12,85...-10,78	22,17...22,75	-8,47...-7,91
2	Карьер Джурджулешты	3400	-13,43...-11,47	21,53...22,50	-9,10...-8,16
3	Суклейский карьер	710-800	-11,74...-9,57	21,09...21,63	-9,52...-9,00
4	Карьер Гура-Быкулуй	105-175	-11,30...-8,63	19,92...21,13	-10,66...-9,48
5	Овраг Слобозия-Маре	<140	-12,64...-10,56	21,71...21,91	-8,92...-8,73

Рассмотрены вариации $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ и проанализированы данные об элементном составе субфоссильных раковин пресноводных двустворчатых моллюсков из изученных разрезов (Таблица 3). Изотопные данные характеризуют биотопы, в которых обитали пресноводные моллюски.

Отмечены тренды в изменении содержания элементов-индикаторов в изученных двустворчатых раковинах. Установлена взаимосвязь элементного состава ископаемых раковин с палеоусловиями в древних реках и типом грунтов, на которых обитали моллюски.

Отмечено изменение видового состава сообществ крупных пресноводных двустворчатых моллюсков (Unionoidea) в тафоценозах из изученных разрезов (Рис. 4). Рассмотрена структура сообществ пресноводных моллюсков на различных этапах развития экосистем олиготрофных рек. Описаны фаунистические комплексы, характерные для разных периодов геологического времени.

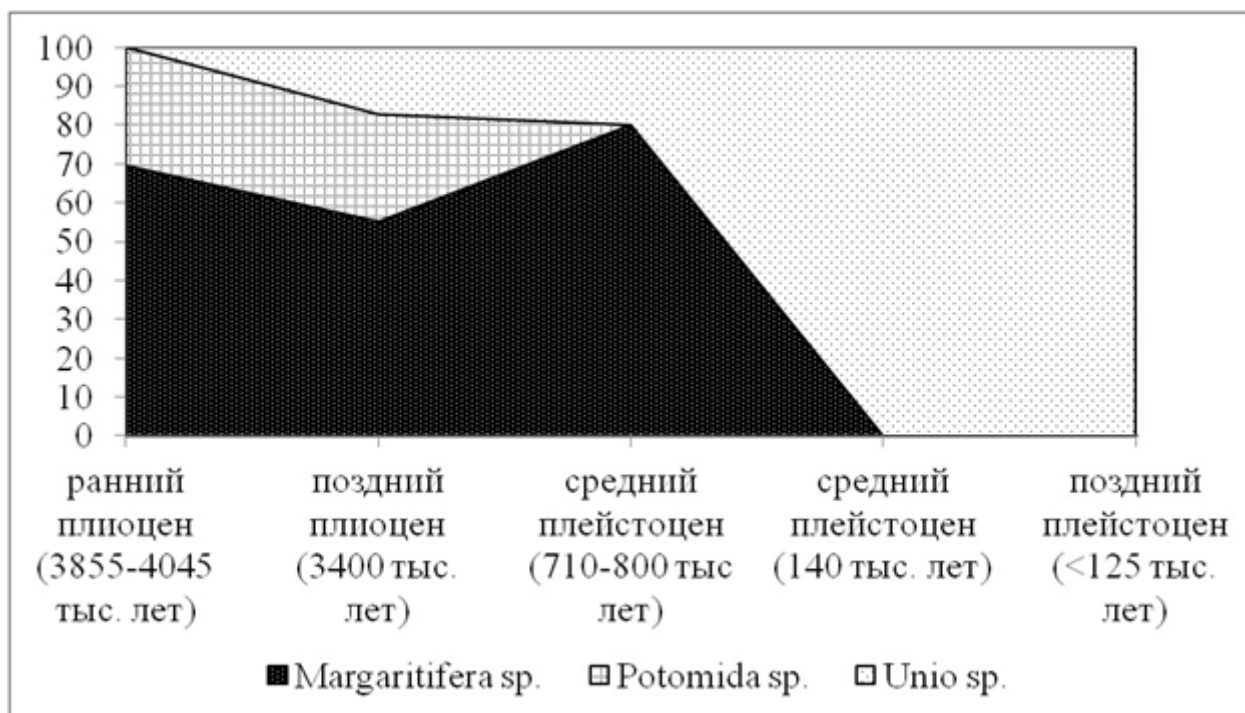


Рис. 4. Изменения таксономического состава сообществ двустворчатых моллюсков из плиоцен-плейстоценовых отложений рек Днестр и Прут

На протяжении длительных временных периодов существования речной экосистемы отмечена постепенная смена комплексов малакофауны и изменение трофического статуса водоемов с олиготрофного до мезо-эвтрофного типа.

В четвертой главе «Обсуждение результатов» представлено обобщение палеонтологических и геохимических данных. Рассмотрена эволюция природной среды изученных водотоков. По результатам комплексной реконструкции природной среды голоценовых термальных ручьев в урочище Пымвашор выявлено изменение температуры воды на различных временных срезах.

Исходя из того, что температурный фактор является ключевым в процессе развития гидротермальной системы, нами были прослежены изменения абиотических и биотических компонентов среды термальных ручьев (Рис. 5). На начальных стадиях развития древнего источника Пымвашор отмечено слабое развитие биотических компонентов экосистемы, что вероятно связано с низкой температурой вод и их химическим составом.

Повышение температуры сопровождается развитием бактериально-водорослевых матов, наличие которых позволяет расселяться в источнике брюхоногим моллюскам. Эти предположения подтверждаются как данными об элементном составе отложений, так и об изотопном составе кислорода и углерода в травертинах.

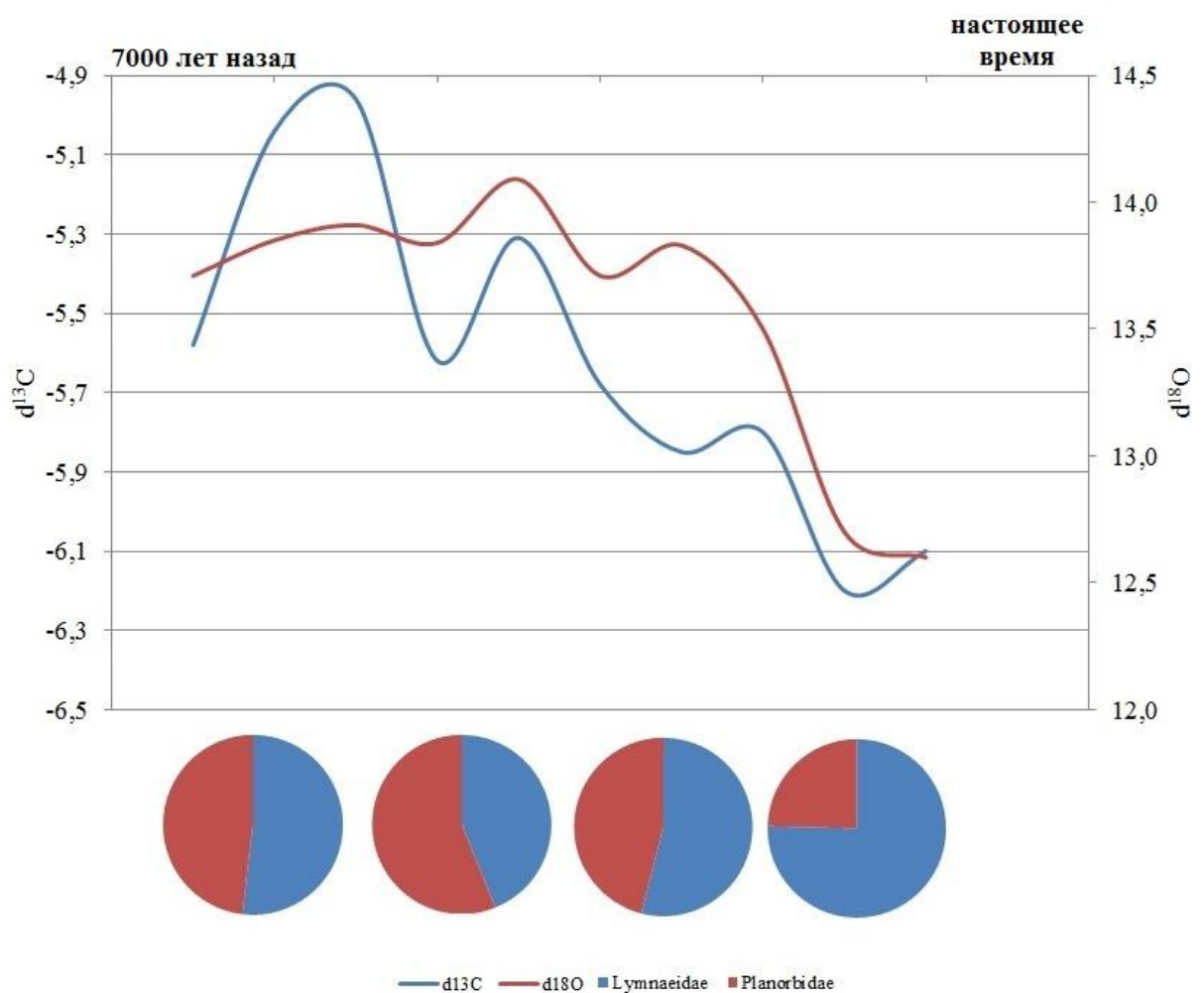


Рис. 5. Палеоэкологические условия развития сообществ пресноводных моллюсков в гидротермальной системе Пымвашор в голоцене

Эволюция речных систем: от олиготрофного водотока к мезо-эвтрофному (на примере плиоцен-плейстоценовых рек Днестр и Прут). В бентосных сообществах олиготрофных рек неоген-четвертичного времени в бассейнах Прута и Днестра на юго-востоке Европы с позднего плиоцена до среднего плейстоцена доминирующее положение занимали стенобионтные виды моллюсков-жемчужниц сем. Margaritiferidae, массово представленные в древнеаллювиальных отложениях (Рис. 6). Однако, по мере изменения климата и эвтрофикации водотоков роль жемчужниц в этих сообществах сокращалась, и шло их замещение более эврибионтными видами моллюсков сем. Unionidae.

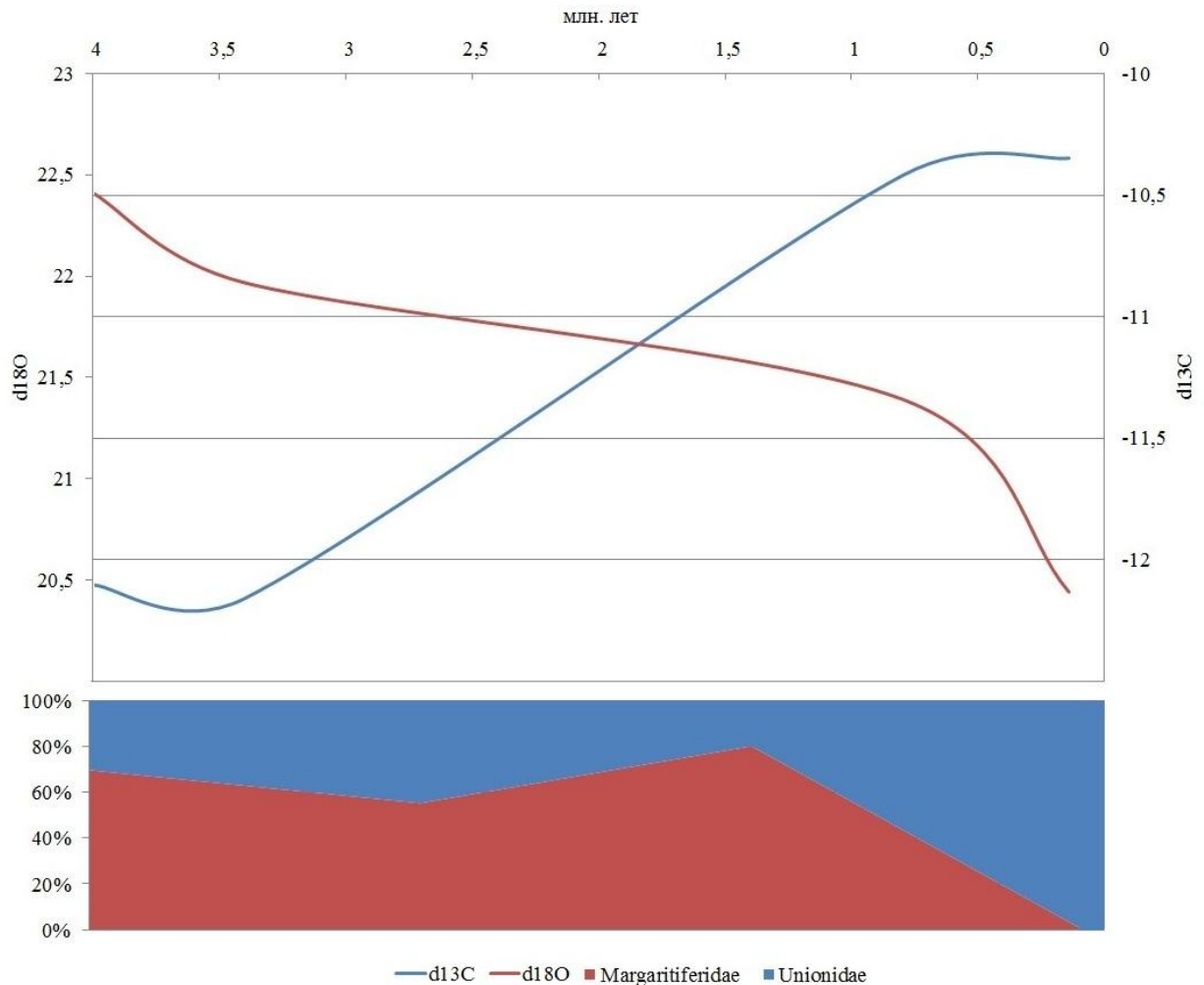


Рис. 6. Палеоэкологические условия развития сообществ пресноводных моллюсков в плиоцен-плейстоценовых бассейнах рек Днестр и Прут

Полученные данные о вариациях изотопов $\delta^{18}\text{O}$ и $\delta^{13}\text{C}$ в ископаемых раковинах и их элементный состав характеризуют изменение трофического статуса изучаемых водоемов с олиготрофного до мезоэвтрофного. Отмечено, что смена трофического статуса водотоков была связана с изменением их типа питания, что повлекло за собой изменение типов грунтов и, следовательно, приуроченной к ним биоты.

Эволюция сообществ пресноводных моллюсков в меняющихся условиях палеосреды неоген-четвертичных водотоков. Основными факторами, определяющими специфику формирования сообществ пресноводных брюхоногих и двустворчатых моллюсков в изученных флювиальных экосистемах являются температура воды, её минерализация и трофический статус водоема (Рис. 7).

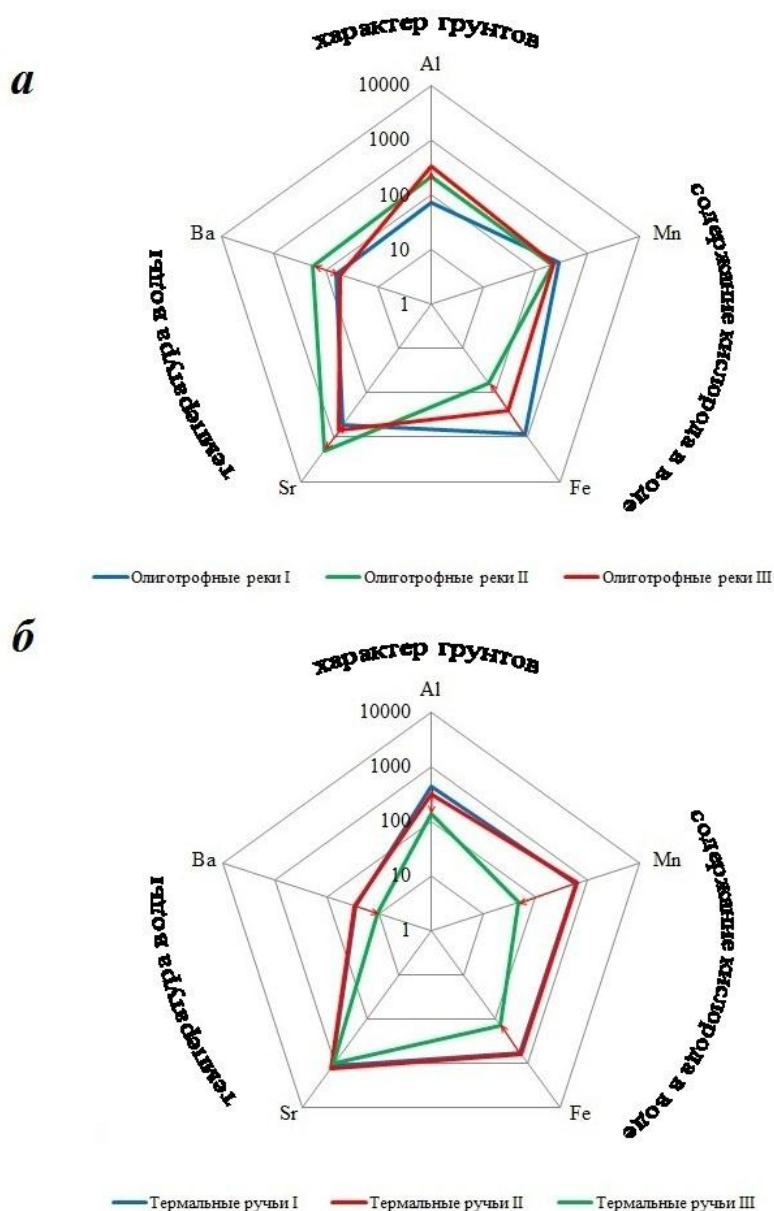


Рис. 7. Содержание основных элементов-индикаторов в отложениях и раковинах на различных этапах развития природной среды изученных водотоков

Условные обозначения: а) Олиготрофные реки I – плиоцен, Олиготрофные реки II – средний плейстоцен, Олиготрофные реки III – поздний плейстоцен. б) Термальные ручьи I – ок. 6000 лет ВР, Термальные ручьи II – ок. 5500 лет ВР, Термальные ручьи III – ок. 2000 лет ВР.

На основании проведенных исследований выявлено, что в экстремальных условиях неоген-четвертичных олиготрофных водотоков формируются специфические сообщества пресноводных моллюсков, в которых, как правило, отмечается резкое преобладание по обилию одного вида – супердоминанта. Скорость формирования подобных сообществ

существенно варьирует для различных групп пресноводных моллюсков, составляя десятки тысяч лет для гидротерм и миллионы лет для рек олиготрофного типа.

Показано, что у доминирующих в экосистемах олиготрофных рек видов пресноводных двустворчатых моллюсков семейства Margaritiferidae формируется комплекс специфических адаптаций, выраженный главным образом в изменении морфологии раковины.

Показано сокращение размеров и морфологические различия у раковин прудовика *Lymnaea lagotis* на различных этапах адаптации к условиям обитания в высокотемпературных гидротермальных водотоках с постоянным температурным режимом.

В заключении перечислены основные выводы, сделанные по результатам проведенного исследования.

1. Ключевым фактором, определяющим развитие сообществ моллюсков в неоген-четвертичных флювиальных экосистемах, была температура воды. Кроме того, заметное влияние на малакоценозы оказывали такие факторы среды, как общая минерализация и содержание органических веществ в воде (уровень эвтрофикации), которые также могут косвенно зависеть от температуры.

2. Статус исходно олиготрофных рек на длительных временных отрезках (несколько миллионов лет) существенно изменялся вплоть до обогащенных органикой, эвтрофных водотоков. Помимо глобальных изменений климата (и связанных с ними процессов гляциации и дегляциации), на процессы эволюции речных экосистем существенное влияние оказывали региональные тектонические движения и изменение базисов эрозии.

3. По данным исследования ископаемой травертиновой постройки, доминирующее положение в бентосном сообществе древнего термального источника Пымвашор занимали брюхоногие легочные моллюски (Gatropoda: *Lymnaeiformis*), которые преобладают по численности и в современных гидротермах. Они, в силу своей эврибионтности, могут успешно осваивать разнообразные биотопы с экстремальными природными условиями.

4. В бентосных сообществах олиготрофных рек неоген-четвертичного времени в бассейнах Прута и Днестра на юго-востоке Европы доминирующее положение занимали стенобионтные виды моллюсков-жемчужниц сем. Margaritiferidae, массово представленные в древнеаллювиальных отложениях. Однако, по мере изменения климата и эвтрофикации водотоков роль жемчужниц в этих сообществах сокращалась, и шло их замещение более эврибионтными видами моллюсков сем. Unionidae, которые в настоящее

время являются единственными представителями крупных двустворчатых моллюсков бассейнов Днестра и Прута.

5. Современная глобальная эвтрофикация водотоков, обусловленная антропогенным загрязнением и изменениями климата в сторону потепления, приводит к процессам замещения моллюсков-жемчужниц сем. Margaritiferidae более эврибионтными видами сем. Unionidae в бентосных сообществах европейских олиготрофных рек. Эти процессы аналогичны таковым, прослеженным для неоген-четвертичных водотоков бассейнов Прута и Днестра, но протекают гораздо более быстрыми темпами. Именно процессы эвтрофикации водотоков – основной фактор, приводящий к катастрофически быстрому современному сокращению ареалов моллюсков-жемчужниц. Полученные данные свидетельствуют о необходимости разработки пан-европейских программ по проблеме эвтрофикации рек олиготрофного типа, иначе есть риск исчезновения сохранившихся популяций жемчужниц в Европе.

III. СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

- 1. Lyubas, A.A. Modeling past and present activity of a subarctic hydrothermal system using O, H, C, U and Th isotopes / A.I. Malov, I.N. Bolotov, O.S. Pokrovsky, S.B. Zikov, I.V. Tokarev, Kh.A. Arslanov, S.V. Druzhinin, A.A. Lyubas, M.Y. Gofarov, I.A. Kostikova, V.V. Kriauchinas, S.B. Chernov, F.E. Maksimov, Yu.V. Bepalaya, O.V. Aksenova // Applied Geochemistry. - 2015. - Vol. 63. - P. 93–104 (0,8/0,1 п.л.).**
- 2. Lyubas, A.A. Trace element composition of freshwater pearl mussels Margaritifera spp. across Eurasia: Testing the effect of species and geographic location / I.N. Bolotov, O.S. Pokrovsky, Y. Auda, J.V. Bepalaya, I.V. Vikhrev, M.Y. Gofarov, A.A. Lyubas, J. Viers, C. Zouiten // Chemical Geology. - 2015. - Vol. 402. - P. 125–139 (0,9/0,1 п.л.).**
- 3. Lyubas, A.A. Taxonomy and Distribution of Freshwater Pearl Mussels (Unionoida: Margaritiferidae) of the Russian Far East / I.N. Bolotov, Y.V. Bepalaya, I.V. Vikhrev, O.V. Aksenova, P.E. Aspholm, M.Y. Gofarov, O.K. Klishko, Y.S. Kolosova, A.V. Kondakov, A.A. Lyubas, I.S. Paltser, E.S. Konopleva, S. Tumpeesuwan, N.I. Bolotov, I.S. Voroshilova // PLoS ONE. - 2015. - Vol. 10 (5). - e0122408 (doi: 10.1371/journal.pone.0122408) (3,7/0,3 п.л.).**
- 4. Любас, А.А. Изменения фауны и ареалов пресноводных**

- жемчужниц (*Bivalvia*, *Unionoida*, *Margaritiferidae*) в мезозое / А.А. Любас, И.Н. Болотов, В.В. Крячюнас // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия Естественные науки. - 2012. - № 4. - С. 75–81 (0,7/0,3 п.л.).
5. Любас, А.А. Брюхоногие моллюски (*Gastropoda*) в древних и современных термальных источниках Пымвашор (Большеземельская тундра) / А.А. Любас, О.В. Аксёнова, Ю.В. Беспалая, И.С. Пальцер, М.Ю. Гофаров, И.Н. Болотов, В.В. Крячюнас // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия Естественные науки. - 2013. - № 2. - С. 75–83 (1,0/0,1 п.л.).
6. Любас, А.А. Ископаемая малакофауна в пресноводных известковых отложениях древнего термального источника урочища Пымвашор: видовой состав и палеоэкологическое значение // Экология - 2011: Материалы докладов IV молодежной научной конференции (06 – 11 июня 2011 года). - Архангельск. - С. 178 (0,1 п.л.).
7. Любас, А.А. Ландшафтно-геологическая характеристика травертинового каскада древнего термального источника урочища Пымвашор / А.А. Любас, И.Н. Болотов, М.Ю. Гофаров, С.А. Игловский // Квартер во всем его многообразии. Фундаментальные проблемы, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований: Материалы VII Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода (г. Апатиты, 12-17 сентября, 2011 г.). В 2 т. Апатиты; СПб. - 2011. - Т. 2. - С. 46 (0,1/0,025 п.л.).
8. Любас, А.А. Морфологическая изменчивость и микроэволюционные процессы в популяциях брюхоногих моллюсков субарктической гидротермальной экосистемы / Любас А.А., Беспалая Ю.В.. // Материалы докладов девятой всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов. - 2012. - С. 31 (0,1/0,05 п.л.).
9. Любас, А.А. Новые данные о видовом составе, морфологии раковин и палеоэкологии ископаемых моллюсков урочища Пымвашор (Большеземельская тундра) // Экология и геологические изменения в окружающей среде северных регионов, посвящённой памяти чл.-корр. РАН Ф.Н. Юдахина. Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием. Архангельск. - 2012. - С. 146 (0,1 п.л.).
10. Любас, А.А. Происхождение, эволюция и экология пресноводных жемчужниц (*Bivalvia*, *Unionoida*: *Margaritiferidae*) / И.Н. Болотов, А.А. Махров, Ю.В. Беспалая, И.В. Вихрев, В.С. Артамонова, П. Аспхольм, И.С. Ворошилова, С. Паниахак, А.В. Кондаков, А.А. Любас, А.А.

Фролов // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере. Материалы докладов. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН. - 2013. - С. 33-35 (0,2/0,1 п.л.).

11. Любас, А.А. Эволюция субарктической гидротермальной системы по изотопным и гидрохимическим данным / А.И. Малов, С.В. Дружинин, С.Б. Зыков, А.А. Любас, В.В. Крячюнас // Юдахинские чтения. Геодинамика и экология Баренц-региона в XXI в.: Материалы докладов Всероссийской конференции с международным участием (15–18 сентября 2014 года). - Архангельск. - 2014. - С. 133-137 (0,4/0,1 п.л.).