

УДК 594.38

**ЛЮБАС Артём Александрович**, младший научный сотрудник, аспирант лаборатории комплексного анализа наземной и космической информации для экологических целей Института экологических проблем Севера Уральского отделения РАН (г. Архангельск). Автор 5 научных публикаций

**АКСЁНОВА Ольга Владимировна**, научный сотрудник лаборатории комплексного анализа наземной и космической информации для экологических целей Института экологических проблем Севера Уральского отделения РАН (г. Архангельск). Автор 30 научных публикаций, в т. ч. одной монографии (в соавт.)

**БЕСПАЛАЯ Юлия Владимировна**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории комплексного анализа наземной и космической информации для экологических целей Института экологических проблем Севера Уральского отделения РАН (г. Архангельск). Автор 40 научных публикаций, в т. ч. двух монографий (в соавт.)

**ПАЛЬЦЕР Инга Сергеевна**, младший научный сотрудник, аспирант лаборатории экологии популяций и сообществ Института экологических проблем Севера Уральского отделения РАН (г. Архангельск). Автор 5 научных публикаций

**ГОФАРОВ Михаил Юрьевич**, кандидат географических наук, старший научный сотрудник лаборатории глубинного геологического строения и динамики литосферы Института экологических проблем Севера Уральского отделения РАН (г. Архангельск). Автор 40 научных публикаций, в т. ч. двух монографий (в соавт.)

**БОЛОТОВ Иван Николаевич**, доктор биологических наук, заместитель директора по научным вопросам Института экологических проблем Севера Уральского отделения РАН (г. Архангельск). Автор 100 научных публикаций, в т. ч. 8 монографий (в соавт.)

**КРЯУЧЮНАС Вidas Винанто**, кандидат геолого-минералогических наук, научный сотрудник научного стационара «Ломоносовский» Института экологических проблем Севера Уральского отделения РАН (г. Архангельск). Автор 40 научных публикаций

## **БРЮХОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ (*GASTROPODA*) В ДРЕВНИХ И СОВРЕМЕННЫХ ТЕРМАЛЬНЫХ ИСТОЧНИКАХ ПЫМВАШОР (БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКАЯ ТУНДРА)\***

Гидротермальная система Пымвашор на востоке Большеземельской тундры – единственная на материковой части Европейской Субарктики. Кроме современных терм здесь имеются отложения среднего-

---

\*Исследования выполнены при поддержке грантов Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых ученых МД-4164.2011.5, РФФИ № 10-04-00897, 11-04-98817, 12-04-31488, УрО РАН № 12-П-5-1014, 12-М-45-2062, ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009-2013 годы» и проекта № 546152011 государственной ведомственной программы «Темплан вузов». Авторы благодарны М.В. Винарскому за проверку определений моллюсков.

© Любас А.А., Аксёнова О.В., Беспалая Ю.В., Пальцер И.С., Гофаров М.Ю., Болотов И.Н., Кряучюнас В.В., 2013

лоценовых термогенных травертинов древнего источника. В травертинах и погребенном аллювии этого источника имеются раковины гастропод (виды сем. *Lymnaeidae* и *Planorbidae*), причем большинство из них обитает и в современных гидротермах. Тафоценозы отличаются от современных группировок моллюсков увеличенной долей особей *Anisus laevis*. Размеры особей видов *Lymnaea ovata* и *L. lagotis* в ряду от древнего источника до современных гидротерм сокращаются на 30–40 %.

**Ключевые слова:** *брюхоногие моллюски, гидротермальные экосистемы, термальные источники, Субарктика, Большеземельская тундра, травертины, аллювий.*

**Введение.** Гидротермальные системы суши, несмотря на их пространственную разобщенность и разнообразие экологических условий, в силу экстремального уровня ряда факторов, и прежде всего температуры, представляют собой некий единый вариант среды обитания для живых организмов, который можно назвать «гидротермальная среда обитания» [2].

Структура сообществ гидробионтов и адаптации живых организмов в условиях современных континентальных гидротерм исследованы довольно полно. Имеется большое число литературных источников, посвященных этой проблеме, для гидротерм различных регионов: Байкал [12, 15], Чукотка [4, 10], Камчатка [5, 6], Исландия [22, 24, 26].

В то же время существуют лишь единичные работы, посвященные истории развития сообществ и популяций в таких условиях. Данное направление основано на изучении отложений гидротерм, в частности травертинов. Однако местонахождения древних термогенных травертинов немногочисленны и исследованы главным образом в Центральной Европе [21]. Это определяет малое количество публикаций, посвященных палеоэкологии гидротермальных малакоценозов. Между тем, синэкологический подход к палеонтологическому материалу позволяет реконструировать течение эволюционного процесса [17]. Имеются работы по термальной малакофауне из травертиновых местонахождений Венгрии [18, 19], Памира [3] и Сицилии [23].

Единственные известные в материковой части Европейской Субарктики отложения термогенных травертинов находятся в урочище

Пымвашор на востоке Большеземельской тундры [7, 8, 9]. Рядом с древними травертинами располагаются современные выходы термальных вод. Генетическая связь между травертинами и современными термами отмечалась еще в начале XX века: «... я видел массы туфов <...>; в них заключается огромное количество раковин гастропод и теперь еще населяющих воды соседнего источника» [8].

Цель работы – реконструкция изменения структуры населения и микроэволюционных процессов в популяциях брюхоногих моллюсков (*Gastropoda*) гидротермальной экосистемы Пымвашор в ряду от древнего источника до современных гидротерм.

**Район, материал и методика исследований.** Термальные источники Пымвашор (67°09' с. ш., 60°51' в. д.) располагаются в тектоническом логу, сложенном известняками нижнего карбона [16]. Термальные выходы группируются в три зоны, где в целом имеется 8 источников с температурами воды 15,9–28,5 °С, которые разгружаются в ручей Пымвашор (бассейн реки Адзвы). Во второй зоне 4 источника соединяются в единый водоток – ручей Горячий. Травертиновая постройка расположена недалеко от современных источников [7].

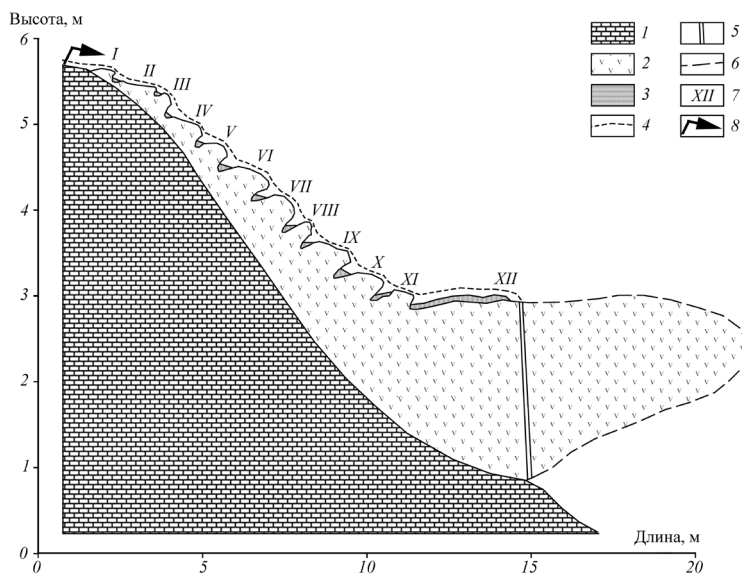
Исследования проводились в 2009–2010 годах. В источниках отбирали бентосные пробы, которые промывали с использованием сита (размер ячеек 0,56 мм) и фиксировали 96 % спиртом. Пробы разбирали в лаборатории с применением стереомикроскопов МБС-10 и Leica EZ4D. Проведена гипсометрическая съемка травертиновой постройки с использованием мерной рейки и GPS-навигатора. На

постройке был сделан продольный раскоп, вскрывший травертиновые террасы, а также погребенный аллювий, находящийся на поверхности террас и в углублениях между ними. Образцы травертинов были взяты с помощью геологического молотка (20 шт.). Пробы рыхлого погребенного аллювия были взяты из 4-х шурфов, заложенных на поверхности нижней (XII) террасы постройки. Возраст травертинов предположительно среднеголоценовый. Можно полагать, что возраст находящихся в аллювии раковин гастропод меньше, чем возраст ископаемых раковин из толщи травертинов. Из травертина моллюсков извлекали при помощи ювелирной бормашины «Foredom» с алмазными насадками. Аллювий промывали на сите и выбирали раковины моллюсков под стереомикроскопом. Обломки раковин не брали, т. к. определение моллюсков до вида по ним невозможно. Извлеченных из гидробиологических проб, травертинов и аллювия моллюсков определяли до вида [5]. У видов рода *Lymnaea*

были проведены измерения высоты раковины с помощью окуляр-микрометра.

Для анализа структуры тафоценозов и современного населения моллюсков был проведен расчет доли особей вида в выборках (%). Видовое богатство выборок определяли на основе модели разрежения [25], рассчитанной в программе «BioDiversity» (N. McAleese). Сходство между выборками определяли с помощью кластерного анализа на основе евклидова расстояния, дендрограмма была построена методом Варда в программе «Statistica» версии 6.1 [11]. Предварительно данные по числу особей в выборках подвергали струнной трансформации [20]. Достоверность различий между выборками по высоте раковин определяли тестом Краскала-Уоллиса в программе «Statistica» версии 6.1 [11].

**Результаты и обсуждение.** Размеры травертиновой постройки древнего источника имеет форму каскада, ее ширина в нижней части до 24 м (рис. 1). В верхней части распола-



**Рис. 1.** Схема травертиновой постройки древнего источника в урочище Пымвашор. 1 – известняки нижнего карбона, 2 – травертины, 3 – погребенный аллювий древнего источника, 4 – почвенный слой, 5 – обнажение травертинов, 6 – предполагаемый контур нижней террасы постройки (реконструкция по обвалившимся фрагментам травертинов на склоне), 7 – номера террас травертиновой постройки, 8 – предполагаемое место разгрузки термальных вод

## БИОЛОГИЯ

### НАСЕЛЕНИЕ МОЛЛЮСКОВ В СОВРЕМЕННЫХ ГИДРОТЕРМАХ УРОЧИЩА ПЫМВАШОР И ТАФОЦЕНОЗЫ ИЗ ДРЕВНЕЙ ТРАВЕРТИНОВОЙ ПОСТРОЙКИ

Виды	Травертины		Погребенный аллювий		Современные гидротермы					
	экз.	%	экз.	%	1-я зона		2-я зона		руч. Горячий	
					экз.	%	экз.	%	экз.	%
<i>Anisus acronicus</i> (Ferussac 1807)	–	–	–	–	–	–	–	–	5	0.4
<i>A. laevis</i> (Alder 1838)	104	41.4	204	25.9	–	–	–	–	48	3.9
<i>Lymnaea fontinalis</i> (Studer 1820)	5	2	73	9.3	19	2.4	33	4.6	17	1.4
<i>L. lagotis</i> (Schränk 1803)	47	18.7	180	22.8	197	25	192	27	594	48.6
<i>L. ovata</i> (Draparnaud 1805)	57	22.7	294	37.3	572	72.6	487	68.4	559	45.7
<i>L. palustris</i> (Müller, 1774)	38	15.1	40	5.1	–	–	–	–	–	–
Всего	251	100.0	789	100.0	788	100.0	712	100.0	1223	100.0

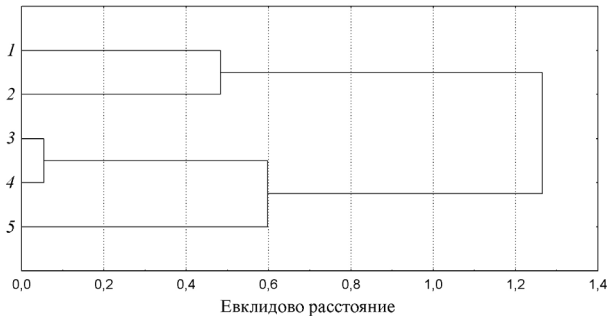
Примечание: прочерк означает отсутствие вида в выборке.

гается «лестница» небольших террас, а нижняя часть была представлена большим травертиновым «языком», который ранее обвалился, и на его месте находится мощное обнажение травертинов высотой до 3 м. Размеры постройки свидетельствуют о том, что расход у древнего источника был больше, чем у современных гидротерм. Учитывая систему барьеров и террас на постройке, древний источник представлял собой каскад проточных термальных бассейнов. В них, а также на поверхности террас, как и в современных термах, развивались бактериально-водорослевые маты и мхи, обильно представленные в травертинах.

Население пресноводных моллюсков источников Пымвашор включает 5 видов, в том числе 3 вида сем. Lymnaeidae (*Lymnaea ovata*, *L. lagotis* и *L. fontinalis*), а также 2 вида сем. Planorbidae (*Anisus laevis* и *A. acronicus*) (см. таблицу). По численности резко преобладает *L. ovata*. Тафоценоз моллюсков из травертинов представлен 5 видами. В нем нет *Anisus acronicus*, но имеется вид, отсутствующий в

современных гидротермах – *Lymnaea palustris*. В структуре тафоценоза доминирует *Anisus laevis*. В современных термах виды *Anisus* единичны и присутствуют только в руч. Горячий и Пымвашор [1]. В погребенном аллювии 6 видов. Доминантом выступает *Lymnaea ovata*, но многочисленны и *L. lagotis* и *Anisus laevis*. Кластерный анализ сходства выборок показал, что они образуют 2 группы: 1) выборки из травертинов и аллювия; 2) из современных гидротерм (рис. 2). Видовое богатство моллюсков в тафоценозах выше, чем в выборках из современных гидротерм (рис. 3). Но накопление раковин в травертинах и аллювии – долговременный процесс, а данные по современным источникам базируются на материалах коротких временных «срезов», и оценки видового богатства могут оказаться смещенными [13].

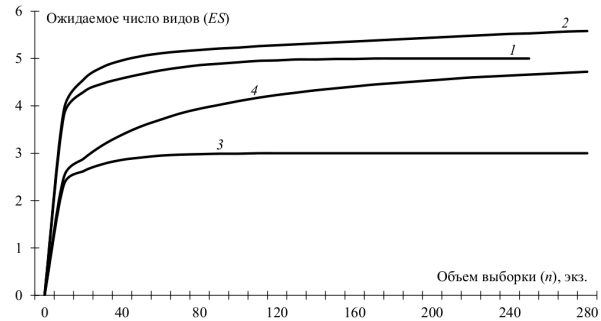
Размеры видов прудовиков *Lymnaea ovata* и *L. lagotis* в ряду от древнего источника до современных гидротерм сокращаются на 30-40 % (рис. 4). Ранее мы отмечали, что термальные популяции различных видов гастропод



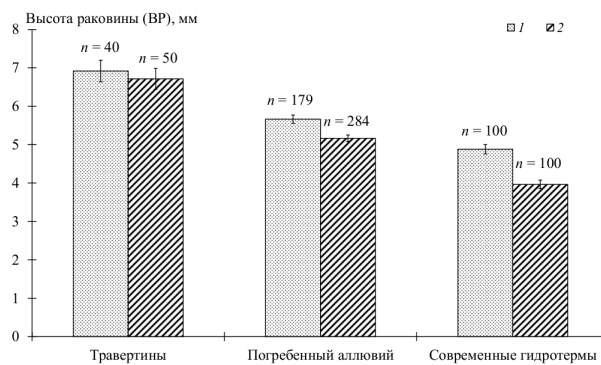
**Рис. 2.** Дендрограмма кластерного анализа сходства структуры населения моллюсков в современных гидротермах урочища Пымвашор с тафоценозами из древней травертиновой постройки: 1 – травертины, 2 – погребенный аллювий, 3–5 – современные гидротермы (3 – источники первой и 4 – второй термальных зон, 5 – ручей Горячий)

отличаются круглогодичным размножением и мелкими размерами особей – фактически, это карликовые формы [2]. Полученные результаты позволяют заключить, что сокращение размеров особей – весьма длительный процесс, который идет постепенно, видимо, начиная с момента вселения моллюсков из прилегающих водотоков в термальную экосистему. Этот механизм прослеживается в популяциях моллюсков, обитающих в термах разных регионов. Так, для терм Байкала, Камчатки и Чукотки описано несколько эндемичных видов *Lymnaea* и *Anisus*, обладающих мелкими размерами [5].

Итак, в термальных популяциях гастропод достаточно активно протекают микроэволюционные процессы, основой для которых служит адаптация к жизни в условиях высокотемпературных водотоков, практически не подверженных сезонной динамике. Ускорение микроэволюционных процессов характерно для популяций, осваивающих экстремальные среды обитания [17]. Однако время активного существования гидротермальных аномалий относительно невелико и не превышает  $n \times 10^4$ – $n \times 10^5$  лет [14]. Кратковременность существо-



**Рис. 3.** Кривые видового богатства моллюсков в древнем термальном источнике и современных гидротермах урочища Пымвашор (модель разрежения). 1 – травертины, 2 – погребенный аллювий, 3–4 – современные гидротермы (3 – источники первой и второй термальных зон, 4 – ручей Горячий). Кривые 2–4 усечены на уровне  $n = 280$  экз. для увеличения наглядности рисунка



**Рис. 4.** Изменение высоты раковины моллюсков *Lymnaea lagotis* (1) и *L. ovata* (2) в ряду от травертинового депозита до современных гидротерм урочища Пымвашор в Большеземельской тундре. Погрешность – стандартная ошибка среднего ( $SE$ ). Различия между выборками достоверны по итогам теста Краскала–Уоллиса: для *L. lagotis*  $H(df=2, n=319) = 45,6, p < 0,0001$ ; для *L. ovata*  $H(df=2, n=434) = 90,5, p < 0,0001$

вания гидротерм в геологических масштабах времени, их эволюционная «эфмерность», обусловила низкий уровень эндемизма их фауны в пределах Северной Евразии и шельфовых островов, увязанный в первую очередь с таксонами внутривидового и видового уровня [2].

## Список литературы

1. Беспалая Ю.В., Болотов И.Н., Усачева О.В. Население моллюсков субарктической гидротермальной экосистемы в зимний период // Зоол. журнал. 2011. Т. 90. № 11. С. 1304–1322.
2. Болотов И.Н., Беспалая Ю.В., Усачева О.В. Экология и эволюция гидробионтов в горячих источниках Субарктики и Арктики: формирование аналогичных сообществ, адаптации видов и микроэволюционные процессы // Успехи соврем. биол. 2012. Т. 131. № 1. С. 77–86.
3. Жадин В.И., Старостин И.В. Тропический моллюск *Melanoides tuberculatus* // Доклады Академии наук СССР. 1948. Т. 60. № 1. С. 179–180.
4. Кантор Ю.И., Сысоев А.В. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М., 2005.
5. Круглов Н.Д. Моллюски семейства прудовиков Европы и Северной Азии. Смоленск, 2005.
6. Круглов Н.Д., Старобогатов Я.И. Морфология и систематика моллюсков подрода *Radix* рода *Lymnaea* (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeidae) Сибири и Дальнего Востока СССР // Зоол. журн. Т. 68. Вып. 5. 1989. С. 17–30.
7. Кулик Н.А. Источники «Пымвашор» // Изв. Арханг. общ. изуч. Русского Севера. 1909. С. 22–34.
8. Кулик Н.А. Поездка в Большеземельскую тундру летом 1910 года // Тр. об-ва землеведения при Императ. СПб ун-те. 1914. Т. 3. С. 10–11.
9. Митюшева Т.П., Силаев В.И., Лаврушин В.Ю. Травертины как результат современного минералообразования (на примере источников минеральных вод Пымвашор) // Минералог. перспективы: материалы Междунар. минералог. семинара. Сыктывкар, 2011. С. 236–238.
10. Прозорова Л.А. Моллюски. Красная книга Чукотского автономного округа. Т. 1. Животные. Магадан, 2008. С. 21–31.
11. Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М., 2004.
12. Ситникова Т.Я., Тахтеев В.В. Брюхоногие моллюски (Gastropoda) из горячих источников Прибайкалья // Гидробиология водоемов юга Восточной Сибири (Биоразнообразие Байкальского региона: тр. биолого-почвенного факультета ИГУ. Вып. 6). Иркутск, 2006. С. 137–150.
13. Смирнов Н.Н. Области применения методов исследования субфоссильных остатков и живых биоценозов пресных вод // Биол. внутр. вод. 2011. № 4. С. 5–8.
14. Смирнов Я.Б. Тепловое поле территории СССР (пояснительная записка к картам теплового потока и глубинных температур в масштабе 1:10000000). М., 1980.
15. Тахтеев В.В., Галимзянова А.В. Байкальские родники // Экология и жизнь. 2009. № 3. С. 40–45.
16. Функционирование субарктической гидротермальной экосистемы в зимний период. Екатеринбург, 2011.
17. Чернов Ю.И. Экология и биогеография. М., 2008.
18. Kovanda J. Bemerkungen zur Geologie der Susswasserkalke Nordungarns (N. Hungary) // Sborn. Geologick. Ved. Antropozoikum. 1974. № 10. P. 91–109.
19. Krolopp E. Die jungpleistozäne Molluskenfauna von Tata (Ungarische VR). Berichte der Deutschen Gesellschaft für Geologische Wissenschaft, Reiche A., Geologie und Paleontologie. 1969. № 14. P. 491–505.
20. Legendre P., Gallagher E.D. Ecologically Meaningful Transformations for Ordination of Species Data // Oecologia. 2001. V. 129. P. 271–280.
21. Pentecost A. The Quaternary Travertine Deposits of Europe and Asia Minor // Quaternary Science Reviews. 1995. V. 14. P. 1005–1028.
22. Relationships Between Structure and Function in Streams Contrasting in Temperature / N. Friberg, J.B. Dybkjær, J.S. Olafsson, G.M. Gislason, S.E. Larsen, T.L. Lauridsen // Freshwater Biology. 2009. № 54. P. 2051–2068.
23. Romano R., Taddeucci A., Voltaggio M. Uranium-series Dating of Some Travertins from the South Western Fank of Mt. Etna // Rend. Soc. Ital. Miner. Petrol. 1987. № 42. P. 249–256
24. Sentinel Systems on the Razor's Edge: Effects of Warming on Arctic Geothermal Stream Ecosystems / G. Woodward, J.B. Dybkjær, J.S. Olafsson, G.M. Gislason, E.R. Hannesdottir, N. Friberg // Global Change Biology. 2010. № 16. P. 1979–1991.
25. Smith E.P., van Belle G. Nonparametric Estimation of Species Richness // Biometrics. 1984. № 40. P. 119–129.
26. Temperature and the Metabolic Balance of Streams / B.O.L. Demars, J.R. Manson, J.S. Olafsson, G.M. Gislason, R. Gudmundsdottir, G. Woodward, J. Reiss, D. Pichler, J.J. Rasmussen & N. Friberg // Freshwater Biology. 2011. № 56. P. 1106–1121.

## References

1. Bepalaya Yu.V., Bolotov I.N., Usacheva O.V. Naselenie mollyuskov subarkticheskoy gidrotermal'noy ekosistemy v zimniy period [Feeding of European Grayling *Thymallus thymallus* (Salmoniformes: Thymallidae) in the Early Winter Period in the Pymvashor Stream (Subarctic Hydrothermal System)]. *Zool. zhurnal*, 2011, vol. 90, no. 11, pp. 1304–1322.
2. Bolotov I.N., Bepalaya Yu.V., Usacheva O.V. Ekologiya i evolyutsiya gidrobiontov v goryachikh istochnikakh Subarktiki i Arktiki: formirovanie analogichnykh soobshchestv, adaptatsii vidov i mikroevolyutsionnye protsessy [Ecology and Evolution of Hydrobionts in Hot Springs of the Subarctic and Arctic: Formation of Similar Communities, Adaptation of Species and Microevolutionary Processes]. *Uspekhi sovrem. biol.*, 2012, vol. 131, no. 1, pp. 77–86.
3. Zhadin V.I., Starostin I.V. Tropichestkiy mollyusk *Melanoides tuberculatus*. *Doklady Akademii nauk SSSR*, 1948, vol. 60, no. 1, pp. 179–180.
4. Kantor Yu.I., Sysoev A.V. *Katalog mollyuskov Rossii i sopredel'nykh stran* [Catalogue of Mollusks of Russia and Neighbouring Countries]. Moscow, 2005. 627 p.
5. Kruglov N.D. *Mollyuski semeystva prudovikov Evropy i Severnoy Azii* [Lymnaeidae Mollusks of Europe and North Asia]. Smolensk, 2005. 507 p.
6. Kruglov N.D., Starobogatov Ya.I. Morfologiya i sistematika mollyuskov podroda *Radix* roda *Lymnaea* (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeidae) Sibiri i Dal'nego Vostoka SSSR [Morphology and Systematization of *Lymnaea* (*Radix*) (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeidae) of Siberia and the Far East of the USSR]. *Zool. zhurn.*, 1989, vol. 68, iss. 5, pp. 17–30.
7. Kulik N.A. Istochniki "Pymvashor" [Pymvashor Springs]. *Izv. Arkhang. obshch. izuch. Russkogo Severa*, 1909, pp. 22–34.
8. Kulik N.A. Poezdka v Bol'shezemel'skuyu tundru letom 1910 goda [A Trip to the Bolshezemel'skaya Tundra in the Summer of 1910]. *Tr. ob-va zemlevedeniya pri Imperat. SPb un-te* [Proc. Society for Geosciences under the Imperial Saint Petersburg University]. 1914, vol. 3, pp. 10–11.
9. Mityusheva T.P., Silaev V.I., Lavrushin V.Yu. Travertiny kak rezul'tat sovremennoy mineraloobrazovaniya (na primere istochnikov mineral'nykh vod Pymvashor) [Travertines as a Result of Modern Mineral Formation (Exemplified by Pymvashor Mineral Springs)]. *Mineralogicheskie perspektivy: materialy Mezhdunar. mineralog. seminar* [Mineralogical Prospects: Proc. Int. Mineralogical Seminar]. Syktyvkar, 2011, pp. 236–238.
10. Prozorova L.A. *Mollyuski. Krasnaya kniga Chukotskogo avtonomnogo okruga. T. 1. Zhivotnye* [Mollusks. The Red Book of the Chukotka Autonomous Region. Vol. 1. Animals]. Magadan, 2008, pp. 21–31.
11. Puzachenko Yu.G. *Matematicheskie metody v ekologicheskikh i geograficheskikh issledovaniyakh* [Mathematical Methods in Ecological and Geographical Research]. Moscow, 2004. 416 p.
12. Sitnikova T.Ya., Takhteev V.V. Bryukhonogie mollyuski (Gastropoda) iz goryachikh istochnikov Pribaykal'ya [Gastropods (Gastropoda) from the Hot Springs of Cisbaikalia]. *Gidrobiologiya vodoemov yuga Vostochnoy Sibiri (Bioraznoobrazie Baykal'skogo regiona: Trudy Biologo-pochvennogo fakul'teta IGU Vyp. 6* [Hydrobiology of Water Bodies in the South of Eastern Siberia (Biodiversity of the Baikal Area: Proc. Faculty of Biology and Soil Sciences ISU. Iss. 6]. Irkutsk, 2006, pp. 137–150.
13. Smirnov N.N. Oblasti primeneniya metodov issledovaniya subfossil'nykh ostatkov i zhivykh biotsenozov presnykh vod [Application of Research Methods for Subfossil Remains and Living Freshwater Biocenoses]. *Biol. vnutr. vod*, 2011, no. 4, pp. 5–8.
14. Smirnov Ya.B. *Teplovoe pole territorii SSSR (poyasnitel'naya zapiska k kartam teplovogo potoka i glubinnykh temperatur v masshtabe 1:10000000)* [Thermal Field of the USSR (explanatory note for heat flow and abyssal temperature maps at a scale of 1:10000000)]. Moscow, 1980. 150 p.
15. Takhteev V.V., Galimzyanova A.V. Baykal'skie rodniki [Baikal Springs]. *Ekologiya i zhizn*, 2009, no. 3, pp. 40–45.
16. *Funktsionirovanie subarkticheskoy gidrotermal'noy ekosistemy v zimniy period* [Subarctic Hydrothermal Ecosystem Functioning during Winter]. Yekaterinburg, 2011. 252 p.
17. Chernov Yu.I. *Ekologiya i biogeografiya* [Ecology and Biogeography]. Moscow, 2008. 580 p.
18. Kovanda J. Bemerkungen zur Geologie der Susswasserkalke Nordungarns (N. Hungary). *Sborn. Geologick. Ved. Antropozoikum*, 1974, no. 10, pp. 91–109.

19. Krolopp E. Die jungpleistozäne Molluskenfauna von Tata (Ungarische VR). *Berichte der Deutschen Gesellschaft für Geologische Wissenschaft, Reihe A., Geologie und Paleontologie*, 1969, no. 14, pp. 491–505.
20. Legendre P., Gallagher E.D. Ecologically Meaningful Transformations for Ordination of Species Data. *Oecologia*, 2001, vol. 129, pp. 271–280.
21. Pentecost A. The Quaternary Travertine Deposits of Europe and Asia Minor. *Quaternary Science Reviews*, 1995, vol. 14, pp. 1005–1028.
22. Friberg N., Dybkjær J.B., Olafsson J.S., Gislason G.M., Larsen S.E., Lauridsen T.L. Relationships between Structure and Function in Streams Contrasting in Temperature. *Freshwater Biology*, 2009, no. 54, pp. 2051–2068.
23. Romano R., Taddeucci A., Voltaggio M. Uranium-Series Dating of Some Travertins from the South Western Flank of Mt. Etna. *Rend. Soc. Ital. Miner. Petrol*, 1987, no. 42, pp. 249–256.
24. Woodward G., Dybkjær J.B., Olafsson J.S., Gislason G.M., Hannesdottir E.R., Friberg N. Sentinel Systems on the Razor's Edge: Effects of Warming on Arctic Geothermal Stream Ecosystems. *Global Change Biology*, 2010, no. 16, pp. 1979–1991.
25. Smith E.P., van Belle G. Nonparametric Estimation of Species Richness. *Biometrics*, 1984, no. 40, pp. 119–129.
26. Demars, B.O.L., Manson J.R., Olafsson J.S., Gislason G.M., Gudmundsdottir R., Woodward G., Reiss J., Pichler D., Rasmussen J.J., Friberg N. Temperature and the Metabolic Balance of Streams. *Freshwater Biology*, 2011, no. 56, pp. 1106–1121.

***Lyubas Artem Aleksandrovich***

Postgraduate Student, Institute of Ecological Problems of the North,  
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Arkhangelsk, Russia)

***Aksenova Olga Vladimirovna***

Institute of Ecological Problems of the North, Ural Branch of the Russian  
Academy of Sciences (Arkhangelsk, Russia)

***Bespalaya Yulyia Vladimirovna***

Institute of Ecological Problems of the North, Ural Branch of the Russian  
Academy of Sciences (Arkhangelsk, Russia)

***Paltser Inga Sergeevna***

Institute of Ecological Problems of the North, Ural Branch of the Russian  
Academy of Sciences (Arkhangelsk, Russia)

***Gofarov Mikhail Yuryevich***

Institute of Ecological Problems of the North, Ural Branch of the Russian  
Academy of Sciences (Arkhangelsk, Russia)

***Bolotov Ivan Nikolaevich***

Institute of Ecological Problems of the North, Ural Branch of the Russian  
Academy of Sciences (Arkhangelsk, Russia)

***Kriauciunas Vidas Vinanto***

Institute of Ecological Problems of the North, Ural Branch of the Russian  
Academy of Sciences (Arkhangelsk, Russia)

### GASTROPODS IN ANCIENT AND MODERN PYMVASHOR THERMAL SPRINGS (BOLSHEZEMELSKAYA TUNDRA)

Pymvashor hydrothermal system in the east of the Bolshezemelskaya Tundra is the only one in the mainland European Subarctic. In addition to modern hydrotherms, there are thermogene travertine deposits of an ancient spring. In the travertines and buried alluvium of this spring there can be found shells of gastropods (species of Lymnaeidae and Planorbidae fam.), most of them living in the modern



springs as well. The taphocoenoses differ from the modern groups of molluscs in terms of increased proportion of *Anisus laevis*. From the ancient spring to the modern hydrotherms the size of *Lymnaea ovata* and *L. lagotis* individuals declined by 30–40%.

**Keywords:** *gastropods, hydrothermal ecosystems, thermal springs, Subarctic, Bolshezemelskaya Tundra, travertines, alluvium.*

*Контактная информация:*

Любас Артем Александрович

*адрес:* 163000, г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 23

*e-mail:* artem.lyubas@mail.ru

Аксёнова Ольга Владимировна

*адрес:* 163000, г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 23

*e-mail:* olgausa4eva@yandex.ru

Беспалая Юлия Владимировна

*адрес:* 163000, г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 23

*e-mail:* jbespalaja@yandex.ru

Пальцер Инга Сергеевна

*адрес:* 163000, г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 23

*e-mail:* ingasevsk@yandex.ru

Гофаров Михаил Юрьевич

*адрес:* 163000, г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 23

*e-mail:* zubr3@yandex.ru

Крячюнас Видас Винанто

*адрес:* 163000, г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 23

*e-mail:* vidas76@mail.ru

Болотов Иван Николаевич

*адрес:* 163000, г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 23

*e-mail:* inepras@yandex.ru

Рецензент – Долгин М.М., доктор биологических наук, профессор, заведующий отделом экологии животных Коми научного центра Уральского отделения РАН (г. Сыктывкар)