

УДК 564.1

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

КРЯУЧЮНАС Вidas Винанто, кандидат геолого-минералогических наук, научный сотрудник научного стационара «Ломоносовский» Института экологических проблем Севера Уральского отделения РАН. Автор 32 научных публикаций

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

ИЗМЕНЕНИЯ ФАУНЫ И АРЕАЛОВ ПРЕСНОВОДНЫХ ЖЕМЧУЖНИЦ (BIVALVIA, UNIONOIDA: MARGARITIFERIDAE) В МЕЗОЗОЕ*

Пресноводные жемчужницы (сем. Margaritiferidae) – одна из важных групп моллюсков в хозяйственном и природоохранном аспектах. В обзоре обобщены данные по происхождению и эволюции мезозойских видов жемчужниц. Они возникли в позднем триасе и в течение юры и мела широко расселились в реках бассейна Северного Тетиса.

Ключевые слова: пресноводные жемчужницы, *Margaritiferidae*, мезозой, океан Тетис, Лавразия, происхождение, эволюция.

Введение. Изучение путей расселения пресноводных моллюсков – актуальное направление современной палеобиологии [11, 23, 24]. В настоящее время существует значительное количество публикаций, посвященных наход-

кам мезозойских жемчужниц в различных регионах мира. Наиболее древние местонахождения этих моллюсков известны из юго-востока Тибетского плато. Так, многие палеонтологические исследования направлены на описание

* Исследования выполнены при поддержке грантов Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых ученых МД-4164.2011.5, РФФИ № 10-04-00897, 11-04-98817, 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»

© Любас А.А., Болотов И.Н., Кряучюнас В.В., 2012

вымерших представителей этого таксона на территории современного Китая [7, 9, 16, 18]. Также имеется работа, содержащая некоторые сведения о фауне мезозойских Margaritiferidae на территории Северной Лавразии [1]. Накопленный к настоящему времени массив первичных данных по этой древнейшей группе пресноводных моллюсков представляет значительный интерес для анализа и обобщения, что может способствовать пониманию процессов формирования ареалов Margaritiferidae в мезозое. Существуют некоторые работы, рассматривающие гипотезу о лавразийском происхождении этого семейства [5, 15]. Несмотря на обилие литературных данных по этой проблеме, целостного обзора фауны и распространения мезозойских пресноводных жемчужниц на территории Лавразии так и не было сделано. Именно это и было целью настоящей работы.

Материал и методика исследований. Материалом для выполнения исследования послужила база из более 100 литературных источников по палеонтологии, геологии и стратиграфии мезозойских отложений Евразии и Северной Америки, созданная нами в результате работы с рядом библиотек и научных организаций России и зарубежных стран. В списке литературы к статье мы приводим только наиболее значимые работы и крупные обзоры в силу ограниченного объема статьи. Кроме того, проанализированы электронные базы данных: Paleobiology Database (<http://paleodb.org>), Nanjing Institute of Geology and Paleontology Database (<http://159.226.74.248:8000>), Mussels Project Database (<http://mussel-project.uwsp.edu>). По результатам их анализа была сформирована цифровая база данных, включающая информацию о видах и родах мезозойских Margaritiferidae, размерах ископаемых раковин, особенностях их морфологии, местонахождениях, палеогидрологии древних водоемов. Для морфометрической оценки анализировали стандартные промеры раковин жемчужниц: длина (L), максимальная высота (H) и выпуклость (B), а также расчетные индексы на их основе. Анализ распространения мезозойских видов семейства

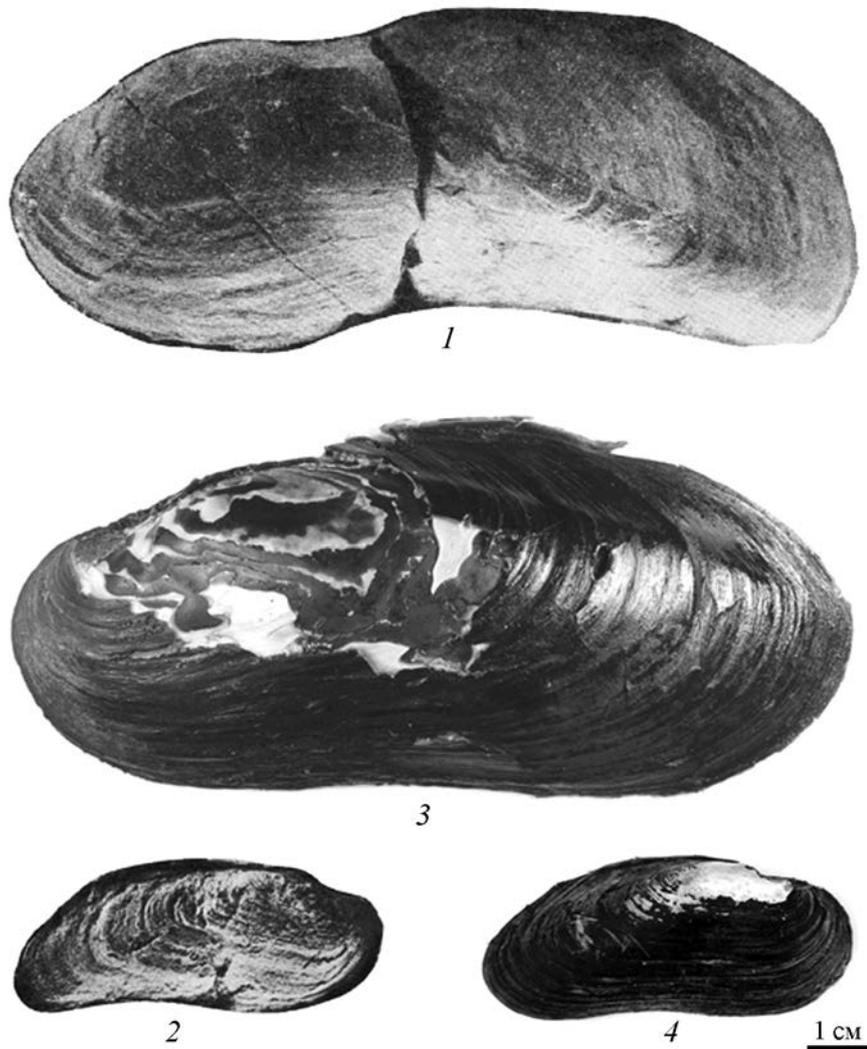
Margaritiferidae проводили с использованием исторического метода и метода актуализма [4].

Результаты исследований и их обсуждение. По имеющимся данным, семейство Margaritiferidae возникло в начале мезозоя путем вселения морских двустворчатых моллюсков из семейства Trigonidae в реки [10]. Эта гипотеза подтверждается тем, что способом распространения этой группы моллюсков является паразитирование личинок (глохий) на жабрах рыб.

Поздний триас – юра. Ранние этапы эволюции семейства Margaritiferidae относятся к началу мезозоя. *Shifangella*, возможно, является одним из первых родов этого семейства [17]. Наиболее древние представители этого рода обнаружены в окрестностях города Шифанг (провинция Сычуань, Центральный Китай). Вид *Shifangella margaritiferiformis* обнаружен здесь в отложениях верхнего триаса, также он встречается с ранней до средней юры в Китае, Центральной Азии и Сибири [9]. Раковины древних моллюсков тонкие, крупного размера, выпуклые, в задней части слегка расширены. Размеры: L – 60–155 мм, H – 25–56 мм, B – 32–54 мм, индекс H/L – 0,36–0,4. Раковины особей *Shifangella* сходны с таковыми у некоторых современных представителей семейства (см. рисунок)

Виды *Margaritifera (Qiyangia) lilingsis*, *M. (Q.) xuanhanensis* были распространены на юго-востоке Лавразии в ранней юре [18]. Местонахождения ископаемых раковин известны в провинции Сычуань (Китай).

Ч.М. Колесников [1] приводит обзор распространения мезозойских лимнических *Valvia*, в т. ч. Margaritiferidae, в Северной Лавразии. На этой территории в позднем триасе автор выделяет две крупные зоогеографические области – Европейско-Тянь-Шаньскую и Тунгусскую. В первой он обнаружил наиболее древние рода Margaritiferidae. Печоро-уральский регион в позднем триасе был населен представителями *Martinsoniconcha* и *Proarcidopsis*, причем последний обитал также и в южных частях Европейско-Тянь-Шаньской об-



Древнейший представитель Margaritiferidae и современные виды семейства: 1, 2 – *Shifangella margaritiferiformis* Liu & Luo, 1981 из позднего триаса Сычуани, Китай, около 200–215 млн лет назад (1 – голотип, 2 – паратип) (по: Fang et al., 2009); 3 – *Margaritifera dahurica* (Middendorff, 1850) из реки Ингода, бассейн Верхнего Амура (образец из массовой выборки пустых раковин, научный музей ИЭПС УрО РАН, коллектор О.К. Клишко); 4 – *Margaritifera laosensis* (Lea, 1863) из реки Лонг, бассейн Меконга, Северный Лаос (образец №IEPN-Mekong-La-1; научный музей ИЭПС УрО РАН, коллекторы И.Н. Болотов, И.В. Вихрев)

ласти. По-видимому, это был наиболее успешный род Margaritiferidae в раннем мезозое. Это связано с влажным тропическим климатом региона в рассматриваемый временной период.

В ранней юре Ч.М. Колесников [1] выделяет на территории Лавразии Сибирскую и Прикаспийско-Тянь-Шаньскую зоогеографические провинции. Их южные регионы были

заселены многочисленными и разнообразными представителями *Bivalvia*. Моллюски рода *Proaracidopsis* с конца триаса до ранней юры заселяли огромные территории современной Средней Азии вплоть до широты южного Урала. Кроме того этот таксон, вместе с *Martinsoniconcha*, отмечен в Ленском бассейне. Рассматриваемые таксоны обитали в условиях гумидного климата: тропического на юге и умеренно теплого на севере ареала.

В средней юре ареал *Margaritiferidae* значительно сместился на юг. Причем на вышеуказанных территориях был представлен лишь род *Proaracidopsis* [1]. В это же время на юге Китая отмечен *Margaritifera (Mengyinaia) mengyinensis* [21]. Обнаруженные раковины имеют небольшой размер (около 50 мм). Достаточно большое соотношение Н/Л (около 0,5) а также состав отложений свидетельствуют о наличии здесь крупной реки, в которой и обитали моллюски.

Из среднеюрских отложений Китая известно много находок ископаемых *Margaritiferidae*, в том числе *Margaritifera (Palaeomargaritifera) isfarensis*, *M. (P.) qianweiensis*, *M. (P.) guangyuanensis* [18], *M. yangbiensis*, *Dianoconcha alata* [9, 12], *M. (Pseudunio) angulata*, *Pseudomargaritifera plana*, *Solenaia tanggulaensis* [19]. Все вышеперечисленные виды обнаружены на юге и юго-востоке Китая и, по-видимому, населяли в среднеюрское время реки бассейна Северного Тетиса (юго-восток Лавразии).

В поздней юре ареал *Margaritiferidae* в связи с изменением климатических условий смещается к северо-востоку Лавразии. Видимо, в среднеазиатском и прикаспийском регионах их исчезновение было связано с установлением жаркого аридного климата. В то же время умеренно влажные и теплые условия Восточно-Сибирской области благоприятствовали распространению рода *Heudeana*, находки которого отмечены в Южной Сибири и Амурско-Приморском регионе, и в Ленском бассейне. Таким образом, можно отметить тенденцию к продвижению *Margaritiferidae* на север Лавразии. Это подтверждается и находками жемчуж-

ниц *Margaritifera (Mengyinaia) mengyinensis*, *M. (M.) tugrigensis*, *M. (M.) liaoningensis* в Восточном Китае [7].

Мел. Наибольшее разнообразие *Margaritiferidae* на территории Лавразии отмечено в меловом периоде. Ч.М. Колесников [1] указывает на повторное заселение моллюсками их раннеюрских ареалов, а также на процессы освоения новых территорий.

В раннем мелу *Margaritiferidae* широко распространились в Приаральско-Ферганской области. Здесь, в условиях тропического аридного климата, они были представлены родами *Heudeana* и *Martinsoniconcha*. Юг Восточно-Сибирской области также был населен многочисленными представителями *Margaritiferidae*, относящихся к родам *Heudeana*, *Martinsoniconcha*, *Proaracidopsis*. Помимо этого *Margaritifera* и *Heudeana* проникают в центральную часть Енисейского бассейна. Так, известны находки вытянутых раковин вида *Martinsoniconcha mongolica* средней величины на территории Монголии [1]. Автор указывает на умеренно теплый и влажный климат Восточно-Сибирской области в раннемеловое время. В то же время на территории Северной Испании, в местонахождениях Вальдейерро и Вальдемадера обнаружены раковины *Margaritifera idubedae* в отложениях баррема – готерива (ранний мел) [8]. Форма раковин *Margaritifera idubedae* близка к округлой, и слабо соотносима с типичными для жемчужниц очертаниями раковины. Высота створок составляет 49–57 мм. Раковина обладает массивным замком и значительной выпуклостью. Судя по характеру отложений, территория представляла собой извилистую речную пойму с небольшими временными мелкими карбонатными озерами [6]. Кроме того, на территории древнего кантабрийского бассейна (север Испании) обнаружены представители *Margaritifera valdensis* аптского возраста. По своим размерам и форме они в большей степени, чем *Margaritifera idubedae*, напоминают современных жемчужниц. Длина раковины у обнаруженных экземпляров *Margaritifera valdensis* составляет от 42,9 до 85,5 мм, а высо-

та – от 31,3 до 58 мм. Условия обитания данного вида интерпретируются как озерные.

Вид *Margaritifera valdensis* также присутствует в раннемеловых отложениях на о. Уайт (Южная Англия). Раковины этого вида здесь отличаются крупными размерами (длина достигает 135 мм) [20]. По характеру отложений автор предполагает здесь наличие рек, впоследствии пересохших, что привело к вымиранию жемчужниц [22]. Ископаемые жемчужницы *Margaritifera idubedae* и *M. valdensis*, по-видимому, имеют центральноазиатское происхождение и были распространены на крайнем западе Европейско-Сибирской области [1].

Апт-альбское время ознаменовано увеличением разнообразия двустворчатых моллюсков, в том числе Margaritiferidae, в Центрально-азиатском регионе. В нижнемеловых (готерив – апт) отложениях Юго-Западной Бурятии (овраг Ара-ганг, район оз. Гусино), обнаружены раковины *Margaritifera glabra* [2]. Створки довольно крупные длиной 83–98 мм и высотой 50–60 мм. Сопутствующие виды двустворчатых моллюсков – *Unio aragangensis*, *U. burjatica*, *U. continentalis*. Отложения представлены рыхлыми алевролитами и тонкозернистыми песчаниками. На территории урочищ Хурен Дух и Хухтык (Юго-восточная Монголия) в слабосцементированных песчаниках апт – альбского возраста встречены раковины *Margaritifera (Margaritanopsis) elongata* [3]. Их длина составляет от 75 до 112 мм, а высота ~ от 29 до 45 мм. Сопутствующие виды – *Unio hanganensis*, *Unionetta hurenduchia*, *Cuneopsis lanceolata*. В юго-восточной Монголии (массив Тушилгэ) обнаружены раковины и более молодых маргаритиферид – *Margaritifera (Margaritanopsis) sainshandensis* альбского возраста. Размер их створок относительно невелик: длина – 40–45 мм, высота – 16–20 мм [3]. Из этого можно заключить, что в Центральной Азии в раннемеловое время существовали многочисленные проточные озерные бассейны, населенные древними Margaritiferidae [1].

На северо-востоке Китая также известны местонахождения ископаемых жемчужниц

аптского возраста. Jiang с соавторами [16] приводят данные об ископаемых *Margaritifera (Mengyinaia) mengyinensis* в провинции Ляонин. По-видимому, они близки к раннемеловым жемчужницам Монголии и Южной Сибири и проникли сюда из южных регионов Китая.

Позднемеловые Margaritiferidae расселились в строго дифференцированных зоогеографических областях. Наибольшее их разнообразие наблюдалось в это время в Ленском бассейне, в зоне умеренно влажного климата, где встречены рода *Heudeana*, *Margaritifera* и *Proarcidopsis*. Последний обитал и в южных областях – Арало-Тянь-Шаньской и Байкало-Амурской, где преобладал жаркий аридный климат [1].

Помимо вышеописанных меловых Margaritiferidae, представители этого семейства обнаружены в местонахождении в долине р. Бэр (Вайоминг, северо-запад США). Геологический возраст раковин *Margaritifera nebrascensis* автор оценивает как поздний мел. По его данным, это была форма, обитавшая в лиманах, в устьевой части реки [25]. Однако, учитывая, что жемчужницы формировались как пресноводная группа Bivalvia, эти данные сомнительны. Возможно, створки раковин были снесены из верховьев к устью течением реки.

Существуют предположения о проникновении Margaritiferidae в Северную Америку из северо-восточных регионов Евразии. На это указывают палеонтологические находки раннекайнозойских представителей этого семейства в указанном регионе [14].

Заключение. Центром происхождения семейства Margaritiferidae является Юго-Восточная Лавразия. Время возникновения его первых представителей относится к позднему триасу. Они исходно населяли реки бассейна северо-восточного залива Тетиса. Впоследствии моллюски расселились на огромных территориях речных бассейнов Южной Лавразии. Также известны многочисленные примеры их обитания в проточных озерах. Благодаря оптимальным климатическим условиям мелового периода разнообразие Margaritiferidae в это

время достигло максимума за всю историю их существования. Границы распространения семейства варьировали вследствие изменений аридных и гумидных условий в Лавразии. В дальнейшем с изменением климата ареал Margaritiferidae был фрагментирован, что обусло-

вило возникновение нескольких под родов жемчужниц [13] в образовавшихся изолированных дериватах. Именно мезозойская история семейства оказала наибольшее влияние на современный дизъюнктивный ареал и таксономию Margaritiferidae.

Список литературы

1. Колесников Ч.М. Система, стратиграфическое распределение и зоогеография мезозойских лимнических двустворчатых моллюсков / Лимнобиос древних озерных бассейнов Евразии. Л., 1980. С. 9–65.
2. Мартинсон Г.Г. Мезозойские и кайнозойские моллюски континентальных отложений Сибирской платформы, Забайкалья и Монголии // Тр. Байк. лимнол. ст. Т. 19. М.-Л., 1961.
3. Мартинсон Г.Г. Позднемеловые моллюски Монголии. (Систематика, стратиграфия, тафономия) // Труды ССМПЭ. Вып. 17. М., 1982.
4. Свиточ А.А. Палеогеография: теория и актуальные вопросы. М., 1995.
5. Margaritifera Marocana (Pallary, 1918): a Valid Species Inhabiting Moroccan Rivers / R. Araujo, C. Toledo, D. Van Damme, M. Ghamizi, A. Machordom // J. of Molluscan Studies. № 75. 2009. P. 95–101.
6. Barrenechea J.F. Evolución de la mineralogía de arcillas en el tránsito diagénesis-metamorfismo de bajo grado en el Grupo Urbión (Cretácico inferior) de la cuenca de Los Cameros (Soria-La Rioja) // Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Facultad de Ciencias Geológicas. Madrid, 1993.
7. Chen J.-H. Some Jurassic and Cretaceous Non-marine Bivalves from Shandong // Acta Palaeontologica Sinica. Vol. 23, № 2. 1984. P. 148–154.
8. Delvene G., Araujo R. Early Cretaceous Nonmarine Bivalves from the Cameros and Basque-Cantabrian Basins of Spain // J. of Iberian Geology. № 35. 2009. P. 19–34.
9. Supraspecific Taxa of the Bivalvia First Named, Described, and Published in China (1927–2007) / Z.-J. Fang, J.-H. Chen, C.-Z. Chen, J.-G. Sha, X. Lan, S.-X. Wen. // University of Kansas Paleontological Contributions. 2009.
10. Graf D.L., Cummings K.S. Palaeoheterodont Diversity (Mollusca: Trigonioida + Unionoida): What We Know and What We Wish We Knew about Freshwater Mussel Evolution // Zoological Journal of the Linnean Society. № 148. 2006. P. 343–394.
11. Gray J. Evolution of the Freshwater Ecosystem: The Fossil Record // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. № 62. 1988. P. 1–214.
12. Guo F.-X. New Genera of Fossil Bivalves from Yunnan: in Chinese // Yunnan Geology. № 7. 1988. P. 112–144.
13. Haas F. Superfamilia Unionacea / In: Martens R., Hennig W., eds. Das Tierreich, 88. Walter de Gruyter. Berlin, 1969.
14. Henderson J. Fossil Non-marine Mollusca of North America // Geological Society of America, Special Paper. № 3. 1935. P. 1–313.
15. Investigations into the Phylogenetic Relationships of Freshwater Pearl Mussels (Bivalvia: Margaritiferidae) Based on Molecular Data: Implications for their Taxonomy and Biogeography / S.W. Huff, D. Campbell, D.L. Gustafson, C. Lydeard, C.R. Altaba, G. Giribet // Journal of Molluscan Studies. № 70. 2004. P. 379–388.
16. Jiang B., Sha J., Cai H. Early Cretaceous Nonmarine Bivalve Assemblages from the Jehol Group in Western Liaoning, Northeast China // Cretaceous Research. № 28. P. 199–214.
17. Liu X.-Z. On some newly discovered non-marine pelecypods from the Late Triassic Wuzhongshan Formation in Sichuan Basin: in Chinese with English summary // Bulletin of the Chengdu Institute of Geology and Mineral Resources, Chinese Academy of Geological Sciences. № 2 (1). 1981. P. 121–136.
18. Ma Q.-H. Jurassic-Lower Cretaceous Lamellibranchiata from Sichuan Basin: in Chinese // In Editorial Group on Continental Mesozoic Stratigraphy and Palaeontology of Sichuan Basin, ed., Continental Mesozoic Stratigraphy and Palaeontology in Sichuan Basin of China / People's Publishing House of Sichuan. Chengdu. 1984. P. 582–622.

19. *Ma Q.-H.* Revision of Mesozoic Margaritiferidae in China and their Development: in Chinese with English summary // *Acta Palaeontologica Sinica*. № 35 (4). 1996. P. 408–429.
20. *Mongin D.* «Unio» Valdensis Mantell, from the Wealden Beds of England: its Taxonomic Position and Geographical Distribution // *Proceedings of the Malacological Society of London*. № 34. 1961. P. 340–345.
21. *Pan Y.-H., Sha J.* Middle Jurassic Unionids (Non-marine Bivalvia) from the Shiwandashan Basin, Southern China, with Special Emphasis on *Cuneopsis* Simpson // *GFF*. Vol. 131. 2009. P. 183–194.
22. *Radley J. D., Barker M. J.* Molluscan Palaeoecology and Biostratigraphy in a Lower Cretaceous Meanderplain Succession (Wessex Formation, Isle of Wight, Southern England) // *Proceedings of the Geologists' Association*. № 111 (2). 2000. P. 133–145.
23. *Sha J.* Historical Distribution Patterns of Trigonoidids (Non-marine Cretaceous Bivalves) in Asia and their Palaeogeographic Significance // *Proceedings of the Royal Society B*. Vol. 277. № 1679. 2009. P. 277–283.
24. *Taylor D.W.* Aspects of Freshwater Mollusc Ecological Biogeography // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. № 62. 1988. P. 511–576.
25. *White C.A.* A Review of the Non-marine Fossil Mollusca of North America / Washington, 1883.

Lyubas Artem Alexandrovich

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

Bolotov Ivan Nikolaevich

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

Kriauciunas Vidas Vinanto

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

VARIATIONS IN FAUNA AND NATURAL HABITATS OF FRESHWATER PEARL MUSSELS (BIVALVIA, UNIONOIDA: MARGARITIFERIDAE) DURING THE MESOZOIC

Freshwater pearl mussels (Margaritiferidae fam.) are one of the most important groups of molluscs in terms of economy and nature protection. The review presents generalized data on the origin and evolution of Mesozoic species of pearl mussels. They originated in the Late Triassic, and during the Jurassic and Cretaceous they were widely distributed in the rivers of the Northern Tethys Basin.

Key words: *freshwater pearl mussels, Margaritiferidae, Mesozoic era, Tethys Ocean, Laurasia, origin, evolution.*

Контактная информация:
Любас Артем Александрович
e-mail: artem.lyubas@mail.ru

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