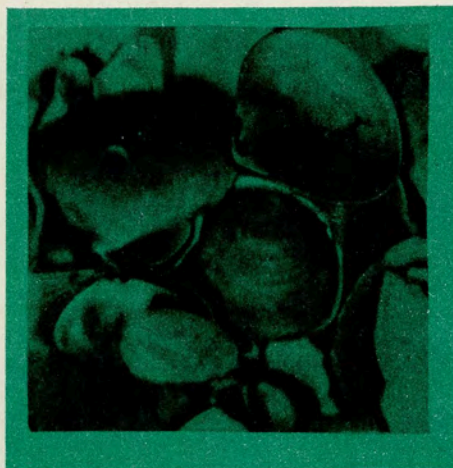


Г.А. ЕВСЕЕВ

СООБЩЕСТВА
ДВУСТВОРЧАТЫХ
МОЛЛЮСКОВ
В ПОСЛЕЛЕДНИКОВЫХ
ОТЛОЖЕНИЯХ ШЕЛЬФА
ЯПОНСКОГО
МОРЯ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
Институт биологии моря

Г.А. ЕВСЕЕВ

СООБЩЕСТВА
ДВУСТВОРЧАТЫХ
МОЛЛЮСКОВ
В ПОСЛЕЛЕДНИКОВЫХ
ОТЛОЖЕНИЯХ ШЕЛЬФА
ЯПОНСКОГО МОРЯ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
Москва 1981

Евсеев Г.А. Сообщества двустворчатых моллюсков в послеледниковых отложениях шельфа Японского моря. М.: Наука, 1981. 160 с.

В книге приведены новые данные о геологическом строении послеледниковых отложений шельфа северо-западной части Японского моря, их фациальной структуре и особенностях образования в ходе трансгрессии. Рассмотрены тафономия двустворчатых моллюсков и распространение авто- и аллохтонных захоронений раковин на шельфе.

Книга рассчитана на экологов, зоологов, палеонтологов, палеоэкологов, морских геологов и стратиграфов.

Табл. 8, ил. 33., библи. 299 назв., 8 фототаблиц.

Ответственный редактор
доктор геолого-минералогических наук
Е.В. КРАСНОВ

Георгий Алексеевич Евсеев
**СООБЩЕСТВА ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ
В ПОСЛЕЛЕДНИКОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ШЕЛЬФА ЯПОНСКОГО МОРЯ**

*Утверждено к печати Институтом биологии моря
Дальневосточного научного центра Академии наук СССР*

Редактор *М.В. Дуранте*. Редактор издательства *Е.К. Исаев*
Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*. Технический редактор *Н.А. Посканья*

ИБ № 21525

Подписано к печати 26.08.81. Т — 09091. Формат 60 х 90 1/16
Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Усл. печ. л. 10,0 + 0,9 вкл. Уч.-изд.л. 13,1
Тираж 600 экз. Тип.зак. 465. Цена 2 руб.

Издательство "Наука", 117864 ГСП—7, Москва В—485, Профсоюзная ул., д. 90
Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука",
199034, Ленинград, В—34, 9-я линия 12

ВВЕДЕНИЕ

Шельф — один из важнейших источников минерального и биологического сырья. Однако освоение ресурсов этой сравнительно доступной зоны моря связано с целым рядом проблем. Так, запасы наиболее ценных биологических объектов на япономорском шельфе в результате интенсивной хозяйственной деятельности человека в настоящее время близки к критическому уровню, необходим переход к их культурному разведению (марикультура). Поэтому на повестке дня стоит задача всестороннего изучения биологических ресурсов шельфа с целью создания научных основ рациональной эксплуатации и воспроизводства важнейших промысловых организмов, к которым относятся и двусторчатые моллюски.

Минеральные ресурсы шельфа Японского моря также изучены недостаточно. Работы в этом направлении только начинаются. Для повышения их эффективности необходимы детальные стратиграфическая и фациальная схемы донных отложений, с помощью которых можно было бы определять условия образования, фациальную приуроченность полезных ископаемых и время их формирования. Такие схемы существуют. Однако в их основу положены результаты изучения микрофауны и спорово-пыльцевых комплексов наземной растительности, собранных из алевроито-илистых отложений заливов и бухт. Практическое же использование этих схем для грубообломочных отложений открытых участков шельфа, наиболее перспективных по содержанию россыпных полезных ископаемых, связано с определенными трудностями, и здесь главная роль переходит к менее подвижным органическим остаткам — раковинам моллюсков.

Одна из проблем шельфа — изучение сообществ современных и ископаемых организмов. Работы в этом направлении начались более ста лет назад на устричных банках Северного моря [Möbius, 1877]. Однако и сегодня на вопрос — образуют ли донные беспозвоночные шельфа экологические сообщества — можно получить самые противоречивые ответы. Очевидно, основные причины этого заключаются не столько в различии методических приемов обработки собранных материалов или несовершенстве применяемых ранее орудий сбора животных, сколько в различной интерпретации данных, которые в одних случаях лучше характеризуют пространственную структуру поселений на шельфе, а в других — определенную стадию развития донной фауны во времени. Пространственным экологическим подразделениям шельфа уделяется основное внимание в гидробиологических исследованиях. Основное же содержание палеонтологических работ — выделение временных этапов развития

фауны с широким использованием актуалистических данных. Вследствие такого одностороннего подхода к изучению современного и древнего населения шельфа мы мало знаем о происхождении морских сообществ и развитии их во времени как экосистемных подразделений органического мира. Таким образом, проблема морских сообществ имеет выход в гидробиологию, где ее решение может способствовать выявлению основных исторических тенденций развития фауны Японского моря, а с другой стороны, результаты изучения донных сообществ шельфа необходимы для фациального и стратиграфического расчленения новейших плейстоценовых и голоценовых отложений, без которого невозможен эффективный поиск подводных россыпных месторождений полезных ископаемых.

Основная цель настоящей работы — оценка биономического, фациального и стратиграфического значения голоценовых двустворчатых моллюсков северо-западного шельфа Японского моря. Частично эти вопросы затрагивались в предшествующих исследованиях современной фауны япономорского шельфа [Разин, 1934; Линдберг, 1938, 1972; Дерюгин, 1939; Голиков, Скарлато, 1967; Скарлато и др., 1967 и др.]. Однако авторы этих работ преследовали иные цели, а те их результаты, которые можно было бы использовать в качестве исходной основы при сравнении современных сообществ с ископаемыми, в настоящее время в результате новых исследований во многом противоречивы. Поэтому при изучении двустворчатых моллюсков северо-западного шельфа были рассмотрены следующие вопросы: а) геологическое строение верхней части шельфа, образовавшейся в ходе послеледниковой трансгрессии Мирового океана; б) тафономические критерии выделения "прижизненных" и помертных захоронений моллюсков; в) разбор представлений о современных и ископаемых морских сообществах и выявление смены ископаемых сообществ в ходе трансгрессии; г) оценка возможности использования сообществ двустворчатых моллюсков для стратиграфии морского голоцена.

Этот круг задач во многом определил и структуру настоящей работы. В ней шесть глав, которые содержат сведения об использованном материале и методах его сбора, краткие данные о современном гидрологическом режиме района исследований, характеристику изученных разрезов донных отложений, данные о тафономических особенностях двустворчатых моллюсков на открытых участках шельфа и пространственно-временном их распределении и другие материалы. В систематической части даны краткие описания 80 видов двустворчатых моллюсков, их распространение на северо-западном шельфе Японского моря и фотоизображения 54 наиболее часто встречающихся и характерных видов этого района.

Работа выполнена в Лаборатории палеоэкологии Института биологии моря ДВНЦ АН СССР, руководимой Е.В. Красновым. Автор благодарен ему за помощь и ценные советы. Автор также признателен А.В. Жирмунскому, О.А. Скарлато, О.Г. Кусакину, В.А. Захарову, Я.И. Старобогатову и Б.Н. Шурыгину за полезные консультации и критические замечания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Настоящая работа основана на изучении проб донных отложений, встречающихся в них раковин и живых моллюсков. Эти материалы получены автором из керна при бурении вибропоршневых скважин в 1969–1971 гг. экспедицией Московского горного института под руководством К.В. Яблокова. Пробы донных отложений в начальный период буровых работ (1969 г.) отбирались сотрудником Московского горного института В.А. Внучковым (скважины в районах мыса Поворотный, бухт Краковка, Соколовская, Черноручье и частично в районе бухты Неприметной), а раковины двустворчатых моллюсков из этих проб были любезно переданы К.В. Яблоковым автору. Во время буровых работ 1970–1971 гг. раковины отбирались автором на борту судна и им же описывались донные отложения. Всего в период с 1969 по 1971 г. было изучено 90 разрезов и собрано более 3000 проб донных отложений. Примерно в половине проб содержались раковины двустворчатых моллюсков.

Другая часть коллекции двустворок (40 проб) собрана С.В. Явновым и автором в прибрежной зоне залива Восток в 1971–1972 гг. Здесь же более 50 проб раковин и живых моллюсков в 1971–1974 гг. было собрано с помощью аквалангистов Института биологии моря В.И. Лукина, В.П. Кашенко и И.Н. Будина. Небольшая часть материала из штормовых выбросов бухт Киевка, Неприметная и Милоградовка собрана автором в 1970–1971 гг., несколько проб из скважин, пробуренных в прибрежной зоне и на шельфе залива Петра Великого, были получены автором от Ю.Д. Маркова (Тихоокеанский институт ДВНЦ АН СССР) и Л.Б. Хершберга (Приморское геологическое управление).

Значительная часть вибропоршневых скважин, в которых встречались раковины моллюсков, была пробурена на шельфе между изобатами 20 и 50 м. В районах залива Восток, бухт Киевка и Милоградовка около 20 скважин было пробурено выше отметки – 10 м, в районах мыса Поворотный, бухт Соколовская, Неприметная и Красная Скала примерно такое же количество скважин – ниже 50 м. Самые нижние скважины пробурены на глубинах 60–70 м. Считая, что штормовые выбросы встречаются на отметках до 5 м, а наибольшая мощность отложений равна 4 м, гипсометрический диапазон изученного участка шельфа составляет около 80 м. Скважины и все пункты сбора раковин приведены на схематичной карте побережья (рис. 1, см вкладку).

Изученные материалы были собраны следующими способами: а) вибропоршневой трубкой, б) при помощи акваланга, в) дночерпателем "Океан-0,25", г) на выбранных площадках зоны штормовых выбросов. Метод

бурения с помощью вибропоршневой трубки и сама трубка подробно рассмотрены Е.Н. Невеским [1958]. Вибропоршневая трубка типа ВПТ-54 конструкции инженера К.И. Кудинова (Институт океанологии АН СССР) — небольшой буровой агрегат, смонтированный на переносной раме и предназначенный для отбора рыхлого керна без нарушения его структуры. Агрегат состоит из пробоотборной трубки — стальной трубы диаметром около 70 мм и длиной 4500 мм, из двух направляющих, удерживающих трубу в вертикальном положении, электромеханического вибратора, клапана, навинчивающегося на нижний конец трубы и препятствующего выпадению керна и поршня.

Бурение проводилось с борта судов МГИ "Тура" (1969–1970 гг.) и "Беляна" (1971 г.). Трубка подвешивалась на трос, выводилась за борт грузовой стрелой и опускалась на дно в вертикальном положении. Под тяжестью работающего вибратора заостренные края нижнего конца пробоотборной трубки входили в рыхлый грунт. После отключения вибратора трубка извлекалась из грунта и агрегат поднимался на борт судна. Здесь пробоотборная трубка выводилась в горизонтальное или наклонное положение, материал из внутренней полости выталкивался в лотки и делился на пробы. Границы между пробами проводились с учетом седиментационных и текстурных особенностей и распространения раковин моллюсков. В тех случаях, когда донные отложения были однородны, граница между пробами керна проводилась через 30 или 60 см. Самый верхний слой грунта мощностью 10–20 см из-за смешанного характера кернового материала нами не рассматривался.

При описании керна основное внимание обращалось на структуру донных отложений, их цвет, наличие, отсутствие и сохранность раковин, их ориентировку и количество. В дальнейшем керн подвергался термической обработке и рассеиванию по фракциям с предварительным измельчением плотных комков. При этом часть раковин, оставшаяся в кернах, разрушалась. Чтобы учесть эти потери, 35 проб были просмотрены повторно перед рассеиванием их на фракции. Сравнение повторных определений с первоначальными показало, что в большинстве проб потери по видам составляют 8–12%, по числу раковин — 12–15%. В некоторых пробах ила потери по числу раковин достигали 18–20%.

Раковины водолазных и дночерпательных проб полностью отмывались от грунта, а встречавшиеся живые моллюски отсаживались на борту судна в аквариум, где наблюдали за их образом жизни. Затем данные о распространении, составе и образе жизни современных моллюсков использовались при восстановлении условий развития голоценовых сообществ. Раковины из штормовых выбросов собирали на участках площадью около 5 м². Общее число исследованных автором раковин составляет более 20 000. Большая их часть определена до вида, остальные — до рода. Неопределенные обломки составляют 8% сборов.

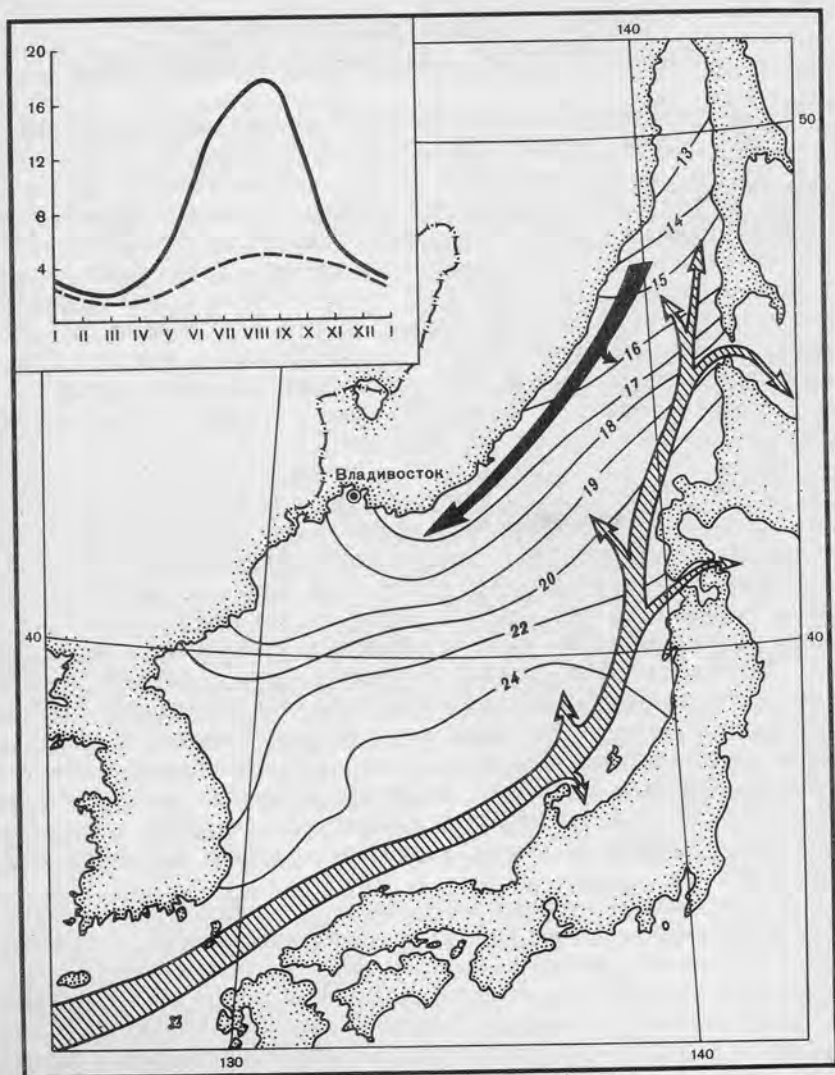
Автор благодарит за активную помощь в сборе материала К.В. Яблокова, В.А. Внучкова и других сотрудников Лаборатории по добыче полезных ископаемых со дна морей (МГИ), а также В.И. Лукина, В.П. Кашенко, И.Н. Будина (ИБМ), Ю.Д. Маркова (ТОИ) и Л.Б. Хершберга (ПГУ).

КРАТКИЕ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ И ГИДРОЛОГИЧЕСКИЕ СВЕДЕНИЯ О РАЙОНЕ РАБОТ

Общая протяженность северо-западного шельфа Японского моря от Татарского пролива до залива Посъета составляет более 700 км. По характеру берегов, их изрезанности и ширине континентальной ступени он делится на два геоморфологических района: северный и южный. К северному относятся участки от Татарского пролива до мыса Поворотный. Береговая линия здесь слабо изрезана и выровнена. Южный район включает заливы Посъета, Петра Великого и прилегающие к ним акватории. Для этого района характерны высокая степень изрезанности береговой линии, чередование абразионных и аккумулятивных участков. Район работ протяженностью около 200 км расположен примерно в центральной части северо-западного побережья Японского моря и захватывает оба геоморфологических района. На юге граница района проходит по проливу Стрелок (залив Петра Великого), на севере — вблизи бухты Зеркальная. Берега района сложены интрузивными и эффузивными породами, круто обрываются в сторону моря. В некоторых местах (бухты Неприметная, Милоградовка и др.) высота клифа превышает 80–100 м, а его обнаженные склоны уходят под уровень моря. Вблизи мысов часто встречаются останцы, крупные глыбы и полуокатанные валуны. Сравнительно редкие аккумулятивные участки побережья приурочены к вершинам бухт. В вершинах бухт развиты подводные валы и песчаные отмели. По направлению к мысам появляются галечные отмели, скопления валунов.

Бухты, как правило, не защищены от ветрового волнения. К бухтам открытого типа относятся Зеркальная, Евстафия, Милоградовка, Красная Скала, Неприметная, Черноручье, Валентина, Кита, Соколовская, Киевка и Краковка. Крупные заливы Ольги и Владимира приурочены к широким затопленным речным долинам и защищены от южных ветров, преобладающих летом.

К югу от мыса Поворотный берег сложен вулканогенными, осадочными и метаморфизованными породами. Абразионные клифы здесь ниже, у мысов их высота обычно не более 30–40 м. Крупные заливы Находка и Восток, образовавшиеся на месте затопленных долин рек Партизанка, Литовка и Волчанка, осложнены большим числом бухт и заливов второго порядка. В вершинах некоторых бухт встречаются реликтовые солончатые озера (озеро Лебединое и др.), отделенные от моря песчано-галечными пересыпями. На других участках побережья у подножия клифов располагаются аккумулятивные террасы из штурмовых выбросов (залив Восток). К изрезанному берегу примыкает широкий шельф. Внешний край шельфа проходит на глубинах 130–140 м и удален от береговой линии на 35–40 км (залив Восток). На поверхности шельфа распространены три типа отложений. Глубже 70–80 м, по данным И.К. Пушина с соавторами [1975], преобладают крупнозернистые пески с гравием и галькой, на глубинах от 70–80 до 10–20 м — среднезернистые пески, местами со значительным количеством алеврита. На меньших глубинах у мысов они сменяются песчано-галечными отложениями, а в заливах — зеленоватыми глинистыми илами.



Р и с. 2. Схема летних температур поверхностного слоя (5–10 м), теплого Цусимского (заштриховано) и холодного Приморского (зачернено) течений в Японском море. На врезке – годовой ход температуры на северо-западном шельфе: сплошная линия – поверхностные воды, штриховая – на глубине 50 м (по Панфиловой, 1961; Радзиховской, 1961; Сизовой, 1961; Покудову, 1975)

У мыса Поворотный шельф сужается до 10–11 км, а к северу вновь расширяется до 20–22 км (бухта Неприметная). В этом районе поверхность шельфа полого наклонена до глубин 120–130 м. На краю шельфа развиты крупнозернистые зеленоватые пески и галечники. Выше они сменяются зеленоватыми песками с примесью алеврита и ила [Скорня-

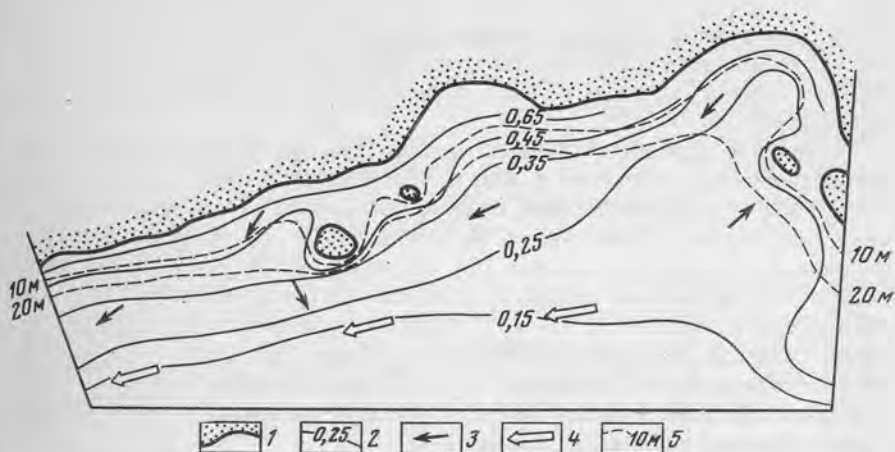


Рис. 3. Гидродинамические условия на открытом участке северо-западного шельфа (по Смолдыреву, 1975)

1 — береговая линия; 2 — придонные волновые скорости, м/с; 3 — обобщенный вектор придонного течения; 4 — главное направление Приморского течения; 5 — изобаты

кова, 1961; Niino, Emery, 1966]. Пески не образуют сплошного слоя, местами на поверхности дна залегают темноцветные галечники [Иванов, 1933; Тарасов, 1933]. На глубинах 30–35 м пески становятся желтоватыми, крупно- и среднезернистыми, с редкими гальками. Выше 10–12 м на дне открытых бухт распространены мелко- и среднезернистые желтоватые пески, в закрытых бухтах и заливах (Владимира, Ольги) — зеленоватые глинистые илы и алевриты, вблизи мысов — галечники. В некоторых местах побережья (бухты Неприметная, Соколовская и др.) выше 5 м встречаются каменные бенчи и крупные валуны, образующие скопления у основания абразионных уступов.

Гидрологический режим северо-западного побережья в значительной степени определяется холодным Приморским течением (рис. 2). По данным Ю.В. Сизова [1961], это течение образуется в Татарском проливе и достигает берегов залива Петра Великого. Его скорость не постоянна и колеблется в разное время года от 0,15 до 0,30 м/с, а иногда превышает 0,5 м/с [Истошин, 1975]. Однако, по нашим данным, основанным на изучении суммарной составляющей придонного потока в районе бухт Киевка и Неприметная, главная ветвь Приморского течения в этих местах проходит ниже 45–50 м, за пределами или на границе рассматриваемой зоны шельфа. Сходные результаты получены также в районе бухты Соколовская [Смолдырев, 1975]. В самой верхней зоне шельфа до глубины 20 м более или менее постоянное течение направлено с юга на север (рис. 3). Однако скорость противотока низкая (в среднем 0,05 м/с) и увеличивается лишь во время ветрового волнения. Между изобатами 20 и 40–45 м придонные массы вод характеризуются переменным направлением. Суммарная составляющая этого потока на открытых участках

шельфа в штормовую погоду может возрастать до 0,25–0,35 м/с. Глубже 40–45 м волновая составляющая в придонном слое обычно не превышает 0,20 м/с, тогда как выше 10–15 м скорость колебания у дна может достигать 0,5–0,7 м/с.

В связи с холодным течением летние температуры придонного слоя довольно низкие, особенно в зоне действия течения. Так, по А.В. Иванову [1933], в июле наибольшие температуры глубже 50 м в районах м. Поворотный и бухты Соколовская были ниже 5–7°. Однако в зоне компенсационного противотока выше 20 м поверхностный 10-метровый слой водной толщи даже на открытых участках прогревается до 15–17°, а в заливах и бухтах — до 18–20°. Средние значения летних температур этого слоя в целом увеличиваются на юг [Панфилова, 1961] и в закрытых бухтах залива Восток достигают 18–19°. Следовательно, температурные различия обитания в самом северном (бухта Зеркальная) и самом южном (залив Восток) районах составляют 2–3°.

Соленость придонных вод на большей части открытого шельфа колеблется в незначительных пределах и близка к нормально-морской (32–33‰). Однако в закрытых бухтах и заливах (Восток и Ольги), особенно в их кутовой части, во время дождей соленость придонных вод может понижаться до 20–25‰, что отражается на экологическом составе обитающих здесь моллюсков.

Таким образом, основными современными факторами распределения донных сообществ в этом районе шельфа являются температура воды, ее соленость и гидродинамический режим.

ДОННЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ И ИХ ФОРМИРОВАНИЕ В ХОДЕ ПОСЛЕЛЕДНИКОВОЙ ТРАНСГРЕССИИ

Многочисленные материалы по геологическому строению шельфа Мирового океана [Каплан, 1973] свидетельствуют о том, что большое влияние на характер осадконакопления оказывало эвстатическое послеледниковое повышение уровня океана, в результате которого морские воды затопили обширные прибрежные низменности. В настоящее время изучена главным образом узкая и доступная береговая зона моря, сформировавшаяся на заключительных этапах послеледниковой трансгрессии. Сведения о характере донных отложений и об условиях обитания беспозвоночных на ранних этапах трансгрессии довольно ограничены. Вместе с тем без детального анализа геологического строения шельфа многие вопросы палеоэкологии и биостратиграфии не могут быть решены. В связи с этим ниже приводятся и обсуждаются материалы вибропоршневого бурения заливов, бухт и открытого шельфа северо-западной части Японского моря.

ПРЕДШЕСТВУЮЩИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Первые сведения о послеледниковой трансгрессии северо-западной части Японского моря были получены при изучении береговых террас заливов Посыета и Петра Великого. Большинство исследователей [Ганешин, 1956; Власов, 1957; Соловьев, 1959; Чемяков, 1961; Берсенев, 1963; Кулаков, 1966] считали послеледниковым комплекс террас высотой 5–6 м. По этим данным, амплитуда послеледниковой трансгрессии не превышала +5 или +7 м.

По другим представлениям [Кулаков, 1973], на побережье Южного Приморья прослеживается одна морская терраса высотой 1–3 м, образовавшаяся при современном, максимальном для послеледниковое время, положении уровня моря. Согласно сообщению Г.С. Данилиной и Р.Б. Крапивнера [1974], на побережье залива Восток послеледниковые террасы обнаружены на отметках +4–5 и +12–13 м.

По материалам скважин, пробуренных в прибрежной зоне Японского моря, морские отложения голоцена заполняют речные долины в их приустевой части. Вблизи береговой линии эти отложения состоят из илов и алевритов мощностью до 25–30 м. Под ними залегают аллювиальные галечники. Такое строение было выявлено в скважинах на побережье Амурского залива, заливов Восток (устье р. Волчанки), Находка (вблизи устья р. Партизанская, в бухте Врангеля), Ольги [Кулаков, 1973] и в устье р. Киевка [Хершберг, 1971]. Скважины в заливах Амурский [Васильев и др., 1974] и Находка [Рынков и др., 1974] вскрыли морские илы и алевриты мощностью 5–25 м, залегающие на речных отложениях. Верхний слой аллювия в этих скважинах не обнаружен. Очевидно, илы и алевриты накапливались в этих районах на протяжении всей послеледниковой трансгрессии.

Первые сведения по результатам бурения участков открытого шельфа были получены экспедицией Института океанологии АН СССР в 1958 г. Согласно этим данным [Медведев, 1961; Медведев и др., 1961], мощность морских отложений в южной части залива Петра Великого не превышает 2–4 м. К северу от мыса Пворотный на глубинах 10–15 и 28–30 м при помощи эхолотирования также отмечены "реликтовые аккумулятивные формы" и террасовидные ступени [Особенности формирования..., 1971].

Большая часть рассматриваемого района к началу наших работ на шельфе была изучена довольно слабо. В литературе можно найти краткие сведения о 40 скважинах, пробуренных в заливах Восток [Кулаков, 1973; Носов и др., 1974], Находка [Рынков и др., 1974] и Ольги [Комаров, Шахгельдян, 1971]. При этом разрезы отложений приведены только в двух работах [Хершберг, 1971; Рынков и др., 1974].

КОНТИНЕНТАЛЬНЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ НА ШЕЛЬФЕ И ИХ ВЕРХНЯЯ ГРАНИЦА

Новейшие морские отложения исследованного района шельфа залегают на литологически разнородной толще, которая в одних местах состоит из бурых глин, в других — из песков, гравия, илистых алевритов и галечников. Так, в скважинах залива Восток нижний слой образован бурыми склоновыми глинами с включениями слабоокатанных галек и щебня,

серых средне- и разнотернистых песков с алевритами аллювиального происхождения [Евсеев, 1975а]. Граница между верхним и нижним слоем резко выражена, если подстилающими являются бурые глины. В остальных случаях переход постепенный. В скважинах на открытом шельфе в нижнем слое содержатся серые мелко-, средне- и грубозернистые пески, бурые глины, алевриты, прослои торфа.

В бухте Краковка в большинстве скважин прослеживаются бурые склоновые глины с торфом, щебнем, мелкими гальками. Граница между ними и вышележащим песчано-галечным материалом резко выражена. Такие же бурые глины были обнаружены в бухтах Кита и Валентина (разрезы 28–33, см. рис. 1). В бухте Черноручье (разрезы 34–41, см. рис. 1) развиты склоновые бурые глины с прослоями торфа и мелких галек. Граница между верхним и нижним слоем хорошо заметна. В некоторых скважинах этого района нижний слой состоит также из мелкозернистых сортированных песков с прослоями пестроцветных галечников и гравийников аллювиального происхождения и из серых лагунных или эстуарных алевритов (разрез 38, см. рис. 1), перекрытых галечником.

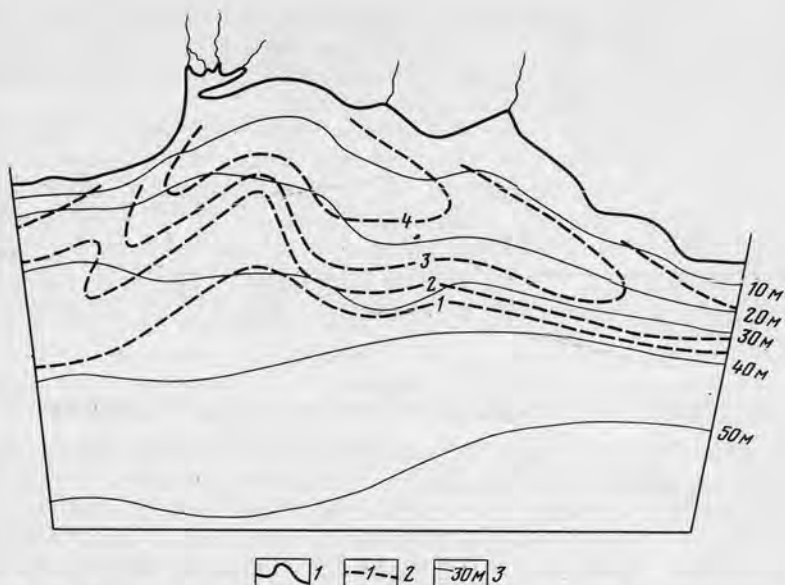
В бухтах Неприметная (разрезы 42–50, см. рис. 1) и Красная Скала нижний слой представлен склоновыми бурыми глинами, прослоями торфа, пестроцветных галечников аллювиального происхождения, переслаивающихся с разнотернистыми песками, серыми лагунными алевритами и илами с редкими створками солоноватоводных моллюсков, речными среднетернистыми песками с хорошей сортировкой.

В бухте Милоградовка (разрезы 61–66, см. рис. 1) нижний слой состоит из илов лагунного типа и серых алевритовых песков. Такие же осадки встречаются в разрезах 67–73 (см. рис. 1) между бухтами Милоградовка и Евстафия, но содержание илистого материала здесь значительно выше и пески переходят в илистые алевриты и илы, обогащенные частицами слюды. Севернее залива Ольги эстуарные и речные отложения в бухте Зеркальная (см. рис. 1) состоят из серых средне- и крупнозернистых сортированных песков, мелкозернистых алевритовых песков, алевритов и илов с редкими створками солоноватоводных моллюсков и ходами червей.

Итак, в изученных районах шельфа от залива Восток до бухты Зеркальная нижний слой состоит из склоновых, речных, лагунных и эстуарных отложений. Граница между верхним и нижним слоями резко выражена в том случае, если нижний слой образован бурыми склоновыми глинами и менее резко, если он состоит из разнотернистых песков. В нижнем слое обычно не встречаются какие-либо органические остатки, за исключением редких створок солоноватоводных моллюсков. Образование этих отложений происходило в континентальных условиях.

МОЩНОСТИ МОРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ

По материалам бурения [Хершберг, 1971; Васильев и др., 1973; Кулаков, 1973; Носов и др., 1974; Рынков и др., 1974], в устьях речных долин, в закрытых заливах и бухтах Приморья мощность морских отложений достигает 25–35 м. Ниже 50-метровой изобаты она обычно не превышает 1 м, а во многих скважинах — 0,2–0,4 м (разрезы 43, 45,



Р и с. 4. Распространение морских отложений в районе бухты Милоградовка
1 — береговая линия; 2 — мощность морского слоя, м; 3 — изобаты

48, и др., см. рис. 1). Средняя мощность, подсчитанная в этой зоне по 60 скважинам, составляет 0,6 м. В сторону берега мощность морских отложений увеличивается. Так, между изобатами 40 и 50 м средняя мощность (по 130 скважинам) равна 0,9 м, а между изобатами 40 и 30 м возрастает до 1,4 м (по 90 скважинам). Между изобатами 30 и 20 м средняя мощность достигает максимального значения — 1,75 м (по 50 скважинам). Выше, в зоне 10–20 м, мощность морского слоя — 1,6 м (по 25 скважинам), а на меньших глубинах встречаются выходы коренных пород. Средняя мощность в пределах изученного района — 1,25 м (по 360 скважинам). Таким образом, для морских отложений большей части открытого шельфа характерно понижение мощности от изобаты 30 м к внешнему краю шельфа.

Во многих разрезах выделяются участки, по мощности резко отличающиеся от соседних. Например, в районе бухты Милоградовка 2 таких участка образуют 2 зоны: верхнюю — между изобатами 10 и 40 м и нижнюю — глубже 40 м (рис. 4). Мощность морского слоя больше в верхней зоне и меньше в нижней. В пределах этих сравнительно широких зон выделяются узкие зоны второго порядка. Так, в широкой нижней зоне бухты Киевка зоны второго порядка отмечены между изобатами 36–41, 44–46 и глубже 46 м. В верхней зоне узкие зоны второго порядка располагаются вблизи изобат 30, 20 и 10 м. Такие же узкие зоны можно выделить и в двух разрезах бухт Кита и Валентина на 10 и 20 м.

Севернее, в бухтах Неприметная, Красная Скала, Евстафия и Зеркальная, распределение морских отложений сходно с приведенным, т.е. мощ-

ность верхнего слоя глубже 40 м сокращается до 1 м. Однако на участке побережья от мыса Шкота до мыса Собора, как и в бухтах Кита и Валентина, мощность морского слоя повышается к краю шельфа. Разрезы такого же типа отмечены и у мыса Поворотный.

Итак, для морских отложений шельфа характерны два типа разрезов. В одних разрезах мощности верхнего слоя больше 4 м и увеличиваются к краю шельфа (мыс Поворотный, бухты Кита и Валентина, мыс Шкота — мыс Собора), в других — наибольшая мощность (2,5–3,5 м) отмечена вблизи изобаты 20 м, а глубже изобаты 40 м слой морских отложений обычно меньше 1 м. В этих районах выделяются узкие зоны повышенной мощности. Они располагаются вблизи изобат 10, 20, 30, 40, 45, 50, 55 и 58 м.

СЕДИМЕНТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ

В южной части изученного района (пролив Стрелок) верхний слой состоит из средне- и крупнозернистых зеленоватых песков с редкими гальками. Ниже изобаты 20 м в песках увеличивается содержание алеврита, их цвет становится темным. Глубже 30 м преобладают серые алевриты с прослоями зеленоватого ила. Такие же отложения встречаются и в заливе Восток [Евсеев, 1976]. Однако донные отложения большей части залива состоят из глинистых зеленоватых илов с примесью алеврита. В илах рассеян растительный детрит и раковины моллюсков. Выше изобаты 7–10 м илы сменяются желтоватыми средне- и крупнозернистыми песками. За пределами залива также распространены пески, но преобладают здесь зеленоватые мелко- и среднезернистые разности с прослоем галечника в основании.

У мыса Поворотный (см. рис. 1) развиты в основном серые алевриты с примесью мелкозернистого зеленоватого песка, у берега переходящие в желтоватые крупно- и среднезернистые пески с рассеянными в них гальками. Слой песков и алевритов однороден по структуре. К северу от мыса Поворотный алевриты сменяются крупно- и среднезернистыми желтоватыми песками с галечным прослоем в основании. Глубже 40 м цвет песков становится зеленоватым.

В бухте Киевка (рис. 5, см. вкладку) грубозернистые желтоватые пески с гравием распространены до изобаты 30–35 м. Почти во всех скважинах здесь под грубозернистыми песками прослеживается слой базального галечника, поднимающегося на поверхность донных отложений в средней части разрезов 15 и 18. Нижняя зона состоит из зеленоватых мелко- и среднезернистых песков с галечником в основании. В разрезах 15 и 16 под песками залегают алевриты и алевритистые мелкозернистые пески. Слой галечника здесь проходит ниже. Помимо грубозернистых песков, в верхней зоне разреза 15 встречаются также мелкозернистые разности с базальным слоем галечников.

В бухте Соколовская (разрезы 19–27, см. рис. 1) выше 30-метровой изобаты преобладают крупнозернистые пески, ниже распространены зеленоватые среднезернистые пески со скоплением галечного материала в основании. Грубозернистые отложения развиты в бухтах Кита и Ва-

лентина (рис. 6, см. вкладку). Нижняя их граница проходит примерно по изобате 30–35 м. Глубже встречаются среднезернистые и мелкозернистые пески, сменяющиеся песчанистыми алевритами (рис. 6, разрезы 29 и 30). В разрезах 28 и 29 базальный галечник выходит на поверхность отложений. Севернее, в бухте Черноручье (разрезы 34–41, см. рис. 1), галечник в основании морского слоя прослеживается в нижней зоне и некоторых скважинах верхней зоны. Нижняя зона этого участка заполнена среднезернистыми зеленоватыми песками с мелкими гальками. Под песками залегает галечник из пестроцветных галек с желтоватым песком. Между зонами второго порядка развит крупнозернистый материал. В верхней зоне распространены желтоватые крупно- и среднезернистые пески, под которыми обнаружены зеленоватые среднезернистые.

В бухте Неприметная (разрезы 42–50, см. рис. 1) крупно- и среднезернистые пески встречаются до глубины 30 м. Ниже они переходят в зеленоватые мелко- и среднезернистые, а в разрезе 50 – в крупнозернистые пески с редкими гальками. Вблизи изобаты 40 м мелкозернистые пески сменяются средне- и крупнозернистыми, а глубже вновь преобладают мелкозернистые. Базальный галечник прослеживается во всех разрезах, за исключением нескольких скважин верхней зоны. Обычно цвет его желтоватый, резко выделяющийся на тех участках, где выше и ниже распространены зеленоватые отложения. Желтоватый галечник опускается в этом районе до изобаты 45–47 м, а в одной скважине (разрез 45) отмечен на глубине 58 м. В остальных скважинах глубже 50 м галечный слой зеленоватый с большим количеством темноцветного гравия. В нескольких местах между зонами второго порядка базальный галечник выходит на поверхность донных отложений. В бухте Неприметная такие участки расположены на глубине 42–45 и 55 м, а в бухте Красная Скала (разрезы 51–60, см. рис. 1) также и на 28 и 50 м. Желтоватые галечники в районе бухты Красная Скала опускаются на глубину 60 м. Здесь на галечниках залегают зеленоватые среднезернистые пески с мелкими темноцветными гальками, иногда пески переходят в гравий и грубозернистые отложения. Выше 40-метровой изобаты встречаются среднезернистые и крупнозернистые пески, на меньших глубинах преобладают грубозернистые пески, сменяющиеся вблизи изобаты 20 м на мелкозернистые.

В бухте Милоградовка (разрезы 61–66, см. рис. 1) в верхней зоне повышенной мощности распространены мелко- и среднезернистые пески. В отличие от других районов грубозернистые отложения здесь обнаружены в заметных количествах только в разрезе 61, где их граница опускается до изобаты 20 м. В остальных разрезах грубозернистые пески залегают в виде прослоев мощностью до 0,5 м на глубинах 5–7 м и встречаются на границе с нижней зоной. Однако в бухте Евстафия (разрезы 67–73, см. рис. 1) крупнозернистые пески с прослоями мелко- и среднезернистых преобладают в верхней зоне. Ниже 30–35 м крупнозернистые пески сменяются мелкозернистыми, под которыми залегают галечники, содержащие значительное количество песчаного материала. На поверхности зеленоватых мелкозернистых песков встречаются темноцветные гальки и алевритовые фракции с мелким раковинным детритом.

Южнее залива Ольги морской слой верхней зоны состоит из средне- и крупнозернистых желтоватых песков. Под ними на базальном галечнике залегают зеленоватые средне- и крупнозернистые пески. Глубже 35–40 м в нижней зоне преобладают мелкозернистые пески и базальные грубообломочные отложения. Иногда базальный слой галечника в зонах второго порядка достигает мощности 1–2 м, а в некоторых случаях на глубинах 32 и 40 м выходит на поверхность донных отложений. Севернее залива Ольги базальный галечник обнаружен лишь в одном разрезе. В других разрезах в нижней части морского слоя распространены мелкозернистые пески с редкими гальками и крупнозернистые пески. Такие же пески залегают выше изобаты 30–40 м. Глубже преобладают алевриты с примесью мелкозернистого песка и мелкозернистые пески. Вблизи изобаты 50 м базальный галечник (см. рис. 1) перекрыт крупнозернистыми песками. В бухте Зеркальная выше изобаты 25 м встречаются среднезернистые желтоватые пески, под ними — крупнозернистые пески или базальный галечник. Глубже среднезернистые пески переходят в крупнозернистые, которые, в свою очередь, сменяются на глубинах 35–40 м мелкозернистыми. Базальные галечники выходят на поверхность донных отложений на глубинах 30, 38, 45 м.

Отметим некоторые характерные особенности морского слоя. На всех участках изученного района морской слой отделяется от континентального базальным галечником. На галечнике залегают различные типы песчаных отложений от грубо- до тонкозернистых. В верхней зоне открытых участков шельфа преобладают желтоватые среднезернистые пески, в нижней (глубже 30–40 м) — зеленоватые средне- и мелкозернистые пески и галечники. В защищенных от ветрового волнения заливах Восток и Ольги, а также в районах увеличения мощности морского слоя к внешнему краю шельфа (мыс Поворотный, бухта Кита и от мыса Шкота и до мыса Собора) распространены зеленоватые алевриты и глинистые илы. Таким образом, по преобладающему типу донных отложений и изменению мощности морского слоя можно выделить районы алевритового и песчано-галечного накопления осадков.

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ПОСЛЕЛЕДНИКОВОЙ ТРАНСГРЕССИИ

Последнее резкое понижение уровня Мирового океана началось 28–30 тыс. лет назад [Shepard, 1963; Каррей, 1968; Milliman, Emery, 1968]. К концу плейстоцена (18–20 тыс. лет назад) уровень моря достиг минимальных отметок. По Минато [Minato, 1966], береговая линия моря у Японских островов тогда проходила вдоль края шельфа на отметках –110 –140 м. Новое повышение уровня, получившее название последледниковой трансгрессии, началось примерно 15–17 тыс. лет назад.

В настоящее время о последледниковой трансгрессии собрано большое количество данных. Их сопоставление во многих районах Мирового океана показывает, что 15 тыс. лет назад береговая линия открытых морей повсеместно проходила на отметке около –80 м, 10 тыс. лет назад — на –30 м, 8 тыс. лет назад — на –20 м, 6 тыс. лет назад, по одним сведениям (Ф. Шепард), уровень был на отметке –6 м, по другим (Р. Файерб-

ридж, Х. Фиск), достиг современного [Каплин, 1973]. Таким образом, накопление морских осадков на отметке -50 м началось примерно 12–13 тыс. лет назад.

Вместе с тем приведенные датировки, характеризующие ход трансгрессии во времени, являются усредненными. Фактические кривые, построенные на материалах разных районов шельфа, обычно сходны только в их нижней части, т.е. от края шельфа и до отметки 20–30 м, что соответствует возрастному диапазону от 15–17 тыс. до 10–7 тыс. лет. На ход трансгрессии позже 7–10 тыс. лет существует несколько разных точек зрения. При этом наибольшие расхождения вызывает оценка следующих особенностей послеледниковой трансгрессии:

а) наибольшая высота подъема уровня моря в трансгрессию. По данным Ф. Шепарда и Д. Каррея [Shepard, Currey, 1967], изучавших морские отложения на Атлантическом побережье США, а также по данным С. Елгерсмы [Jelgersma, 1967], собранным ею на побережье Северного моря в Нидерландах, современный уровень моря является максимальным уровнем послеледниковой трансгрессии. Этими авторами послеледниковая трансгрессия рассматривается как длительный, постепенно затухающий, но продолжающийся и в настоящее время эвстатический подъем уровня моря.

По другим данным, на побережье Средиземного моря и в Австралии [Fairbridge, 1961; Hopley, 1972], Атлантического и Индийского океанов Африки [Davies, 1972; Einsele et al., 1974], Бразилии [Delibrias, Laborel, 1972], Японии [Nakagawa, 1967; Ohshima et al., 1972] и в других районах уровень моря в ходе трансгрессии превышал современный на 2–3 м.

Морские отложения выше современного уровня известны также и на северо-западном побережье Японского моря. Один из разрезов расположен в районе залива Восток (устье р. Козина). Здесь пески с остатками фораминифер и солоноватоводных моллюсков залегают на высоте до +1,5 м [Троицкая и др., 1971]. В заливе Восток песчано-галечные террасы высотой 2–2,5 м прослеживаются вблизи рек. В отложениях такого типа на отметке +0,9 м были собраны раковины ныне не обитающих в этом районе моллюсков *Meretrix lusoria*, а также *Crassostrea gigas* и *Corbicula japonica*. На открытых участках побережья к северу от мыса Поворотный преобладают песчано-галечные террасы, образовавшиеся из штормовых выбросов. В некоторых местах (бухта Неприметная) высота их достигает 3–4 м. В речных долинах под аллювием распространены зеленатые илы с морскими и солоноватоводными моллюсками [Кулаков, 1973]. Отложения такого типа в переуглубленных руслах крупных рек встречаются на расстоянии нескольких километров от современной береговой линии моря [Хершберг, 1971; Короткий, 1977]. Эти данные могут свидетельствовать, что на северо-западном побережье уровень моря в прошлом был выше современного на 1–2 м;

б) число колебаний уровня трансгрессии, превышавших современную нулевую отметку. По Р. Файербриджу [Fairbridge, 1961], послеледниковая трансгрессия в разных районах превышала современную нулевую отметку от 5 до 7 раз. С другой стороны, из данных С. Елгерсмы, Ф. Шепарда, Д. Каррея и других следует, что в голоцене уровень моря ни разу

не превышал современный. Большинство исследователей Японских островов [The geologic development ..., 1965] считают, что превышение современной нулевой отметки было один раз. Однако, по другим данным [Fujii, Fuji, 1967; Ohshima, 1971], превышение происходило дважды. Очевидно, эти расхождения вызваны высокой тектонической активностью Японских островов, а также широким разбросом датировок абсолютного возраста.

В прибрежной зоне северо-западного шельфа выделяется одна терраса морского происхождения [Кулаков, 1973]. Эти материалы свидетельствуют об однократном превышении послеледниковой трансгрессией современной нулевой отметки в рассматриваемом районе;

в) оценка времени превышения трансгрессией нулевой отметки. Большинство исследователей считают, что послеледниковая трансгрессия впервые приблизилась к современному уровню 4–6 тыс. лет назад [Каплин, 1973]. Однако эти цифры близки к средним. Возрастной диапазон береговых террас простирается от 7–8 тыс. лет [Sakaguchi, 1961; Fujii, Fuji, 1967] до 1,5–2 тыс. лет [Andel, Laborel, 1964] или до наших дней [Shepard, 1963; Jelgersma, 1967; Scholl, Stuiver, 1967]. Среди этого в общем непрерывного ряда некоторые исследователи выделяют еще одно колебание трансгрессии. Японские геологи считают, что уровень послеледниковой трансгрессии во второй раз приблизился к современному и превысил его на 2 м 1,5–2 тыс. лет назад [Fujii, Fuji, 1967; Fuji, 1972]. Такой же возраст указывается для низких террас Черного и Средиземного морей [Федоров, 1959, 1971; Pirazzoli, Thommeret, 1973], а Г. Делибриа и М. Гилье [Delibrias, Guillier, 1972] предполагают, что в это время послеледниковая трансгрессия впервые превысила современный уровень моря.

На северо-западном шельфе Японского моря абсолютный возраст отложений послеледниковой трансгрессии изучен лишь в нескольких местах. В районе залива Восток возраст торфа, перекрывающего илы и пески с фораминиферами и моллюсками 2,5-метровой террасы вблизи устья р. Козина, оказался равным 600 годам [Трсицкая, 1973]. В заливе Находка анализировались раковины морских моллюсков из скважин, пробуренных в прибрежной зоне. По данным О.Б. Парунина и др. [1974], возраст раковин, собранных на отметке –10 м, равен 5780 годам. Раковины, залегающие на уровне –15 м, имели возраст 6260 лет. Радиоуглеродный возраст раковин, полученных из скважин в бухтах Зеркальная и Рудная на отметках –23 и –21 м, соответственно равен 2950 и 3300 годам [Внучков и др., 1976].

Таким образом, собранные в разных районах шельфа материалы, во многом противоречивы. Наиболее заметны расхождения в оценке особенностей трансгрессии, которые обосновываются датировками "абсолютного возраста". Исследователи, детально анализировавшие такое широкое варьирование радиоуглеродных датировок, считают, что причины заключаются в различной тектонической активности изучаемых участков шельфа, в вероятном загрязнении образцов и неправильной оценке их стратиграфического положения [Каплин, 1973]. Следовательно, эвстатические кривые даже для тектонически стабильных

районов, не являются надежным способом описания хода послеледниковой трансгрессии.

Вместе с тем сравнительные материалы из разных районов позволяют сделать некоторые выводы об особенностях послеледниковой трансгрессии на северо-западном шельфе Японского моря. Очевидно, 12–13 тыс. лет назад береговая линия моря здесь проходила вблизи отметок –50 –60 м. Затем 8–10 тыс. лет назад уровень морских вод поднялся до отметки –30 м. Дальнейший ход трансгрессии менее ясен. Возможно, послеледниковая трансгрессия достигла современной нулевой отметки и превысила ее на 1–2 м 5–6 тыс. лет назад (в атлантический период Бланта-Сернандера), а затем ее уровень понизился до современного. Однако можно также предполагать, что наиболее высокое стояние уровня моря наблюдалось позже, примерно 1,5–2 тыс. лет назад (в субатлантический период). Для решения этого спорного вопроса необходимо сопоставить данные о ходе послеледниковой трансгрессии с развитием донных сообществ шельфа и колебаниями климатических условий в районе Японского моря.

ПОГРЕБЕННЫЙ РЕЛЬЕФ И ДРЕВНИЕ БЕРЕГОВЫЕ ЛИНИИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ШЕЛЬФА

Во время низкого стояния уровня Мирового океана береговая линия Японского моря проходила по краю шельфа, поверхность которого представляла аккумулятивную равнину, прорезанную глубокими речными долинами. По свидетельству японских геологов [The geologic development..., 1965], речные долины были характерной особенностью рельефа шельфа этого времени. В ходе послеледниковой трансгрессии долины заполнялись осадками, и в современном рельефе дна они слабо выражены. Однако, как отмечалось, мощность морских отложений в приустьевых участках речных долин и закрытых заливах в 5–7 раз больше, чем на открытом шельфе. Если "снять" верхний морской слой, то можно получить некоторые представления о погребенном рельефе.

Очевидно, в районе залива Восток осадконакопление происходило первоначально в глубокой долине реки. Здесь мощность морского слоя превышает 5–6 м. Погребенное русло слившихся рек Волчанка и Литовка прослеживается в донном рельефе до глубины 70 м [Евсеев, 1975а]. В районе бухты Милоградовка продолжение речного русла в рельефе шельфа не выражено. Однако в большей части скважин между изобатами 5 и 15 м континентальные отложения не обнаружены (см. рис. 4). Это может свидетельствовать о существовании в данном месте широкого и глубокого русла, заполненного морскими осадками.

Подобные формы древнего рельефа были развиты также в бухтах Киевка, Соколовская, у входа в заливы Находка и Ольги и на продолжении долин других крупных рек. На некоторых участках подводные долины значительно крупнее, чем ближайшие к ним речные долины побережья. Так, в районе мыса Поворотный, где мощность морских отложений увеличивается к краю шельфа, разрезы пересекают подводное продолжение широкой долины ныне небольшой речки, впадающей у мыса

Гранитный. Очевидно, на шельфе сравнительно узкая долина резко расширялась. Такая же долина обнаружена севернее залива Ольги. Здесь береговая линия в плане образует неглубоко вдающийся в сушу открытый залив. На обрывистом побережье речных долин нет, но по очертаниям линий равной мощности можно предположить, что это открытое со стороны моря понижение представляло собой долину слившихся мелких рек. Более убедительны данные о происхождении такого же рельефа в районе бухт Кита и Валентина. Здесь линии равной мощности ограничивают понижение в рельефе, открытое со стороны моря. Очертания этого понижения не повторяют контуры современной береговой линии (см. рис. 5, разрезы 28, 29 и 32), но в сторону берега понижение постепенно переходит в бухту Кита, расположенную в устье речной долины. Следовательно, это понижение рельефа можно считать прямым продолжением речной долины, в устье которой был древний залив, заполненный осадками в ходе трансгрессии. Вероятно, в районе мыса Поворотный и севернее залива Ольги в устьях погребенных долин также располагались морские заливы или бухты.

Помимо речных долин, пересекавших шельф от берега к внешнему краю, под слоем морских отложений развиты более мелкие формы рельефа, ориентированные параллельно береговой линии. К ним относятся узкие зоны повышенной мощности или зоны 2-го порядка — в плане желобовидные впадины, разделенные возвышениями шириной от 200—300 до 600—900 м. Как показывают наши материалы, эти впадины с незначительными разрывами прослеживаются вдоль всего побережья. Они приурочены к 3—4 гипсометрическим уровням, параллельны друг другу и в общих чертах повторяют контуры современной береговой линии. Вероятно, на некоторых уровнях разделяющие возвышения выражены также и в рельефе дна [Медведев и др., 1961], что в еще большей степени подчеркивает сходство их с погребенными террасами, широко распространенными в Японском море [The geologic development..., 1965; Minato, 1966; Iwabuchi, 1968].

Сведения о подводных террасах настолько противоречивы, что на шельфе не осталось такого уровня, который невозможно было бы скоррелировать с элементами рельефа северо-западного побережья. Поэтому вопрос о сходстве впадин и возвышений с террасами следует рассмотреть более подробно.

Как заметили А.П. Лисицын и Г.Б. Удинцев [1953], при изучении древних береговых линий на дне моря обычно учитываются две категории признаков: геоморфологические и литологические (седиментологические). Очевидно, по одной седиментологической характеристике довольно трудно установить положение древнего берега [Nattori, 1967]. Поэтому большая часть сведений о древних береговых линиях получена с помощью непрерывного эхолотирования подводного склона. Этот метод дает хорошие результаты в тех районах, где слабо развиты рыхлые донные отложения. Например, на шельфе Сангарского пролива выделяется более 10 террас [Minato, 1966]. Однако на юго-восточном побережье Японского моря, где абразионный рельеф покрыт слоем рыхлых отложений, подводные террасы выражены хуже. По данным Иwabuchi [Iwabuchi, 1968], в

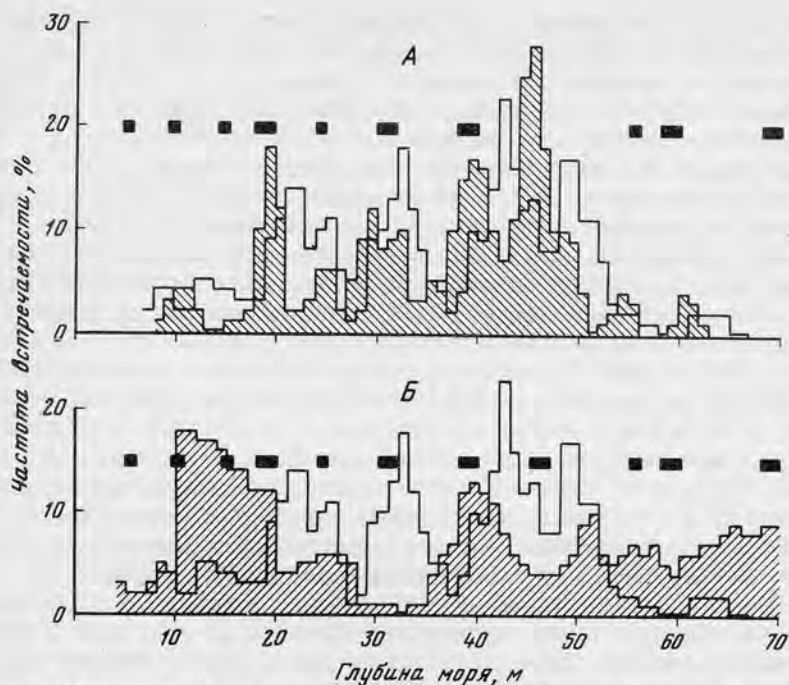
этом районе прослеживаются 5–7 террас, хотя число уровней, на которых отмечены реликты древних береговых линий, здесь также превышает 10. Еще хуже в современном рельефе дна выражены террасы на северо-западном побережье Японского моря. Для этого района указаны "террасовидные ступени" на глубине 25–30 м и "реликтовые аккумулятивные формы" на глубинах 10–15 м [Медведев и др., 1961; Особенности формирования..., 1971], позволяющие предполагать существование на шельфе этого побережья только двух древних береговых линий.

Выделение древних береговых линий по распределению мощности морского слоя в скважинах тоже разновидность геоморфологического анализа. Но в отличие от эхолотирования исходный материал в этом случае имеет дискретный характер, реконструкции рельефа далеко не всегда получается полной. Во многих разрезах невозможно точно установить границы даже крупных геоморфологических элементов, так как среднее расстояние между скважинами достигает 250 м. По этой же причине из поля зрения выпадает такой важный элемент подводного рельефа, как уступ террасы, по которому можно судить о положении террасовой поверхности и тем самым сопоставлять террасы соседних районов. По сравнению с традиционным геоморфологическим методом анализа анализ мощности в данном случае подразумевает расчленение вскрытой толщи и корреляцию составляющих ее седиментогенетических подразделений. Иными словами, в наших построениях учитывается не только морфология элементов рельефа, но и их структура, без которой довольно трудно сделать выводы о происхождении погребенного рельефа шельфа.

Континентальные осадки ложа впадин представлены разными типами: легко размываемыми средне- и мелкозернистыми песками, галечниками и алевроитами, плотными глинами и илами. Впадины, заполненные морскими отложениями, в эти слои как бы врезаны, но в современном рельефе дна они не выделяются. Вместе с тем разделяющие их возвышения, перекрыты тонким слоем морских отложений, заметны в рельефе. По данным К.В. Яблокова и др. [1971], в одних разрезах северо-западного побережья возвышения между впадинами прослеживаются в виде широкого вала, как и на шельфе Черного моря [Невесский, 1967], в других они имеют форму узких гребней, хорошо выраженных на эхограммах. Это дает основание сопоставлять впадину и расположенное ниже возвышение с абразионным террасовым комплексом, погребенным под слоем морских отложений.

Очевидно, место наибольшей мощности морских осадков, или максимум вреза, — это тыловая часть абразионной террасы, прилегающая к подножию верхнего уступа, а расположенное ниже возвышение — уступ террасы, резко выраженный в тех случаях, когда нижняя терраса глубоко врезана в континентальные отложения или близка к верхней и прослеживается в виде вала, когда расстояние между зонами повышенной мощности значительно больше или скважины далеко отстоят друг от друга. Следовательно, узкие зоны повышенной мощности являются абразионными уровнями, образовавшимися в ходе трансгрессии.

На северо-западном шельфе Японского моря выделяется 7–8 уровней. Границы между ними не всегда отчетливы. Однако, судя по гистограмме



Р и с. 7. Уровни вреза и террасовые уступы на шельфе Японского моря. Незаштрихованные столбики — встречаемость абразионных врезов на северо-западном побережье, заштрихованные — положение террасовых уступов на северо-западном (А) и юго-восточном (Б) побережьях (по Iwabuchi, 1968). Черные прямоугольники — террасовые уступы в Сангарском проливе (по Minato, 1966)

гипсометрических отметок максимального вреза (рис. 7), абразионные уровни наиболее часто встречаются на следующих глубинах: 8–10, 12–14, 21–24, 25–26, 32–33, 42–43, 48–50 и 61–65 м. Как уже отмечалось, уступ террасы по нашим материалам не выделяется. Однако распределение возвышений может указывать на вероятное положение террасового уступа, эти возвышения группируются в виде нескольких пиков на разных глубинах. Вершины вероятного положения уступов при этом оказываются между пиками максимальных врезов. Их совпадение отмечено лишь на глубине 25 м, что, по-видимому, связано с ограниченным числом хорошо выраженных возвышений на этом уровне. Таким образом, возвышения, разделяющие впадины, могут определять приблизительное положение террасового уступа на подводном склоне.

При сопоставлении положения уступов северо-западного шельфа Японского моря с абразионными террасами Сангарского пролива [Minato, 1966] во многих случаях обнаруживается почти полное совпадение уровней. Например, уступу на глубине 10–12 м северо-западного шельфа соответствует уступ 10-метровой террасы в Сангарском проливе, уступу на глубине 19–20 м — терраса на 18–20 м, уступу на глубине 29–32 м — терраса 30–32 м, уступу на — 38–41 м — терраса на 38–40 м. На глубине

54–56 м в Сангарском проливе расположена 56-метровая терраса. Несколько хуже выражено гипсометрическое сходство террасовых уровней на глубине 60–62 м, а уступ на глубине 44–47 м в Сангарском проливе не обнаружен. В Охотском море на глубинах 9–12, около 20 и 40–50 м развиты параллельные береговой линии полосы галечно-валунного материала [Особенности формирования..., 1971], которые можно сравнивать с возвышениями, разделяющими впадины шельфа Японского моря. Однако в связи с различием в амплитуде приливов это сопоставление довольно грубое, так как основано на распределении поверхностного слоя осадков, а уровни вреза на шельфе Охотского моря не выявлены [Аксенов и др., 1964]. Полосы галечно-валунного материала обнаружены также на шельфе Берингова моря на глубинах 25–30 и 40–50 м.

Древние береговые линии широко распространены на шельфе Японии [Mogi, 1958; Mogi, Iwabuchi, 1961; Mii, 1962; Hase, 1965; Fujii, Mogi, 1971], на подводном склоне Гавайских островов на глубинах 5, 9, 18, 24, 36, 45, 63 м и др. [Stearns, 1974], Атлантическом побережье США на глубинах 36 и 72 м [Frank, Friedman, 1973], Франции на глубине 5–10, 18–20, 36–40, 52–57 м [Verger, 1971]. На шельфе Черного моря уровни вреза, по материалам Е.Н. Невесского [1967], выделяются на глубинах 10–12, 18–20 и 28–30 м. На шельфе Балтийского моря на глубине 10–12 и 45 м [Павлидис, 1961].

Это далеко не полный обзор древних береговых линий шельфа. Очевидно, их точное сопоставление связано с большими трудностями, так как первоначальное гипсометрическое положение со временем могло изменяться под влиянием тектонической активности прибрежной зоны. Однако северо-западное побережье Японского моря, во всяком случае на протяжении последних 20000–30000 лет, в тектоническом отношении достаточно стабильно [Берсенов, 1969; Кулаков, 1973]. В его пределах положение древних береговых линий шельфа определялось не только характером существующего до трансгрессии рельефа, но и ходом самой трансгрессии. Следовательно, сопоставление желобовидных впадин и возвышений мы можем основывать на их форме и гипсометрических отметках.

В одних районах желобовидные впадины действительно располагаются на определенных уровнях, обособлены и образуют серию береговых линий, вероятно, разного возраста. Однако в других районах желобовидные углубления сливаются в широкую зону повышенной мощности и гипсометрическое положение отдельных береговых линий не всегда устанавливается. В некоторых местах впадины выклиниваются, или их глубина близка к мощности отложений на возвышенностях, что также не позволяет установить в деталях положение древней береговой линии. А в таких районах, как бухты Зеркальная и Киевка, положение впадин на шельфе не параллельно современным изобатам, они смещаются от одного разреза к другому. Амплитуда смещения здесь достигает 10–12 м. В районе бухты Евстафия эти смещения меньше и не превышают 5–7 м, что может быть связано с ошибками корреляции. В районах бухты Кита, мыса Поворотный и к северу от залива Ольги узкие впадины, характеризующие зону волнового вреза, не выделяются. Вероятно, в этих

районах с пониженным рельефом древние береговые линии были расположены ближе к суше, а их смещение было наибольшим.

Таким образом, на северо-западном шельфе Японского моря выделяются 7–8 уровней вреза, указывающих на кратковременные стояния древней волноприбойной зоны вследствие неравномерного хода последниковой трансгрессии. Наиболее хорошо волноприбойные зоны выражены в районах с пониженной мощностью морского слоя на глубинах 48–50, 42–43, 32–33, 21–24 и 12–14 м. В районах древних бухт и заливов, располагавшихся в устьях речных долин, волноприбойные абразионные зоны отмечены только на возвышенных участках. При этом седиментологические особенности донных отложений шельфа зависели от неравномерного хода трансгрессии и от существовавшего рельефа. В понижениях рельефа, приуроченных к затопленным долинам, в условиях открытых заливов накапливались алевриты и мелкозернистые пески, а в глубоко вдававшихся в сушу бухтах (заливы Восток и Ольги) — зеленоватые илы. В условиях нерасчлененного речными долинами шельфа (бухта Неприметная и др.) тип донных отложений и скорость их накопления определялись главным образом неравномерностью хода трансгрессии. Среднезернистые пески формировались в затапливаемых морем желобовидных углублениях, а в местах распространения грубозернистых песков между зонами повышенной мощности скорость накопления осадков была минимальной, и грубозернистые отложения здесь нередко залегают на поверхности дна. По-видимому, сходным образом формировались и скопления раковин двустворчатых моллюсков, часто встречающиеся в мелко- и среднезернистых отложениях шельфа.

ТАФОНОМИЯ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Раковины моллюсков после смерти животных становятся неотъемлемой частью донных осадков. На одних участках дна они сортируются и накапливаются, на других истираются и обламываются до неопределимых фрагментов. Иногда раковины захороняются почти в ненарушенном состоянии, отражая прижизненные взаимоотношения моллюсков. Погребенные комплексы раковин, сформировавшиеся в разных фациальных условиях, содержат различное количество чужеродных элементов, которые можно ошибочно включить в состав экологических сообществ. В настоящей главе сделана попытка с помощью тафономического анализа [Друшиц, 1976] выделить зоны шельфа с погребенными экологическими сообществами и смешанными ассоциациями раковин, образовавшимися в результате неравномерного хода последниковой трансгрессии.

ПРЕДШЕСТВУЮЩИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Термин "тафономия" предложен И.А. Ефремовым [1940]. Основной задачей тафономии он считал изучение перехода (во всех его деталях) органических остатков из биосферы в литосферу. Однако разработка отдельных вопросов тафономии началась еще задолго до появления

самого термина. Так, по данным Бегера [Böger, 1970], места жизни, смерти и погребения древних организмов различал О. Абель — крупнейший палеоэколог начала нашего столетия. Васмунд [Wasmund, 1926] обратил внимание на различия между комплексами живых организмов, и скоплениями их мертвых остатков. По его определению, остатки мертвых организмов, попадая в накапливающиеся донные осадки (консервирующую среду), образуют танатоценозы. Однако геолог часто имеет дело не с сообществами смерти (танатоценозами), а с сообществами погребения — тафоценозами [Quenstedt, 1927]. Погребенные растительные остатки болот — "ископаемые биоценозы" были названы "некроценозами" [Gams, 1927, Steinecke, 1927]. Затем Васмунд предложил делить танатоценозы на тафоценоотические, если остатки организмов после их смерти подвергались переносу, и некроценоотические, если они не переносились [Wasmund, 1929]. В тех случаях, когда захоронение происходило на месте обитания, возможно говорить (по Васмунду) об "ископаемых биоценозах". Однако он отмечал, что если под биоценозом подразумевается совместное обитание живых организмов, то по отношению к ископаемому можно сказать, что они "встречаются совместно", т.е. о причинах их смерти нам ничего не известно.

В отечественной литературе для обозначения погребенных остатков использовался термин "ископаемый биоценоз", под которым, например, Р.Ф. Геккер [1957] понимает комплексы форм, связанные при жизни между собой и с определенными участками поверхности Земли (биотопами). В работе С.В. Максимовой и А.П. Осиповой [1940] встречается термин "палеобиоценоз", или прижизненное сообщество форм (за исключением животных, не имеющих твердого скелета), захороненных на месте их обитания. Р.Л. Мерклин [1950] назвал палеоценозом комплекс ископаемых организмов, связанных едиными факторами среды и некогда составляющих часть донного биоценоза.

Дальнейшие исследования в тафономии были направлены на разработку признаков, позволяющих отличать скопления раковин различного происхождения. Впервые к этой мысли, очевидно, пришел еще Васмунд [Wasmund, 1929]. Однако в современной литературе обычно упоминаются имена Буко [Boucot, 1953] и Фагерстрёма [Fagerstrom, 1964], которые предложили для выделения погребенных комплексов ряд критериев. Благодаря работам Р.Ф. Геккера [1957], В.А. Захарова [1966а], Лоуренса [Lawrence, 1968], Варме [Warme, 1969] и других, тафономические критерии нашли практическое применение при дифференциации ископаемых сообществ двустворчатых моллюсков самого различного возраста. Вместе с тем изучение захоронений двустворчатых моллюсков показало, что формальное использование критериев Буко и Фагерстрёма без анализа вмещающих отложений нередко приводит к противоречивым выводам. Поэтому после известных работ Р.Ф. Геккера [Геккер, 1957; Геккер и др., 1962] и В.А. Захарова [1966а, 1966б, 1970, 1974] в тафономическом анализе моллюсков наибольшее распространение получил комплексный литолого-фациальный подход, основная цель которого — выяснение условий захоронения раковин в разных фациальных зонах моря.

СКОПЛЕНИЯ РАКОВИННОГО МАТЕРИАЛА В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ

Раковины двустворчатых моллюсков нередко составляют половину объема пробы и образуют в донных отложениях ракушечник, представленный разрозненными и окатанными створками и их обломками. Скопления такого типа отмечены во многих местах северо-западного шельфа Японского моря. Например, в заливе Восток ракушечник встречается в основании морских отложений. В бухте Киевка (см. рис. 5) ракушечники прослеживаются на нескольких уровнях. Наиболее заметно слой выражен на глубине 18–25 м. Скопления раковин в одних разрезах (14, 15, 17) приурочены к крупнозернистым пескам зон повышенной мощности. Вторая полоса ракушечника проходит на глубине 30–42 м (разрезы 14, 15, 17). Здесь раковины распространены в крупнозернистых песках и базальном галечнике (разрезы 15, 17).

В бухте Кита (см. рис. 6) ракушечник залегает на глубинах 10–12 м (разрез 29) и 30–35 м (разрезы 29 и 30). Здесь скопления раковин связаны крупнозернистыми песками и базальными галечниками. Севернее, в бухте Черноручье, один слой ракушечника распространен в отложениях желобовидной впадины на глубинах 16–22 м, второй – в грубозернистых песках между зонами и базальном галечнике на глубинах 28–35 м, третий – на 46–48 м среди крупнозернистых песков. В бухте Неприметная (рис. 8, см. вставку) скопления раковин приурочены в основном к средне- и крупнозернистым пескам на глубинах 26–34 м (разрезы 43, 45, 48–50).

В разрезах бухты Евстафия развиты два слоя ракушечника: верхний на глубинах 25–35 м связан со средне- и крупнозернистыми песками и нижний – на глубинах 45–48 м среди таких же песков, залегающих на базальном галечнике желобовидных впадин. К югу от залива Ольги скопления раковин приурочены к пескам участков между зонами повышенной мощности на глубинах 10, 30 и 45 м, а к северу от залива Ольги – в крупнозернистых песках на глубинах 30 и 40–43 м. В бухте Зеркальная один слой окатанных створок на глубине 18–20 м залегает среди базального галечника и крупнозернистых песков, заполняющих нижнюю часть желобовидной впадины, второй – в крупнозернистых песках между зонами на глубине 25–34 м.

Таким образом, на северо-западном шельфе Японского моря скопления окатанных раковин связаны в основном с крупнозернистыми песками, залегающими между зонами повышенной мощности. На базальные галечники приходится только пятая часть проб, содержащих скопления раковин. В некоторых случаях окатанные раковины залегают среди крупнозернистых песков зон повышенной мощности. Наиболее часто слои ракушечника встречались на глубинах 25–34 м и между изобатами 40 и 50 м.

ОРИЕНТИРОВКА РАКОВИН В ОСАДКАХ

Некоторые виды зарывающихся двустворчатых моллюсков на протяжении большей части их жизни остаются в одном положении и на одном месте. Обычно их раковины в донных отложениях ориентированы задним (сифональным) краем вверх и в положении *in situ* могут сохраняться после смерти моллюсков. Этот тип ориентировки будем называть "прижизненным" в отличие от посмертного, при котором раковины залегают горизонтально или близко к этому.

В заливе Восток ориентировка изучалась у моллюсков 10 видов (табл. 1). Задний край раковин занимал верхнее положение у *Cyllithaca adamsi*, *Macoma orientalis*, *Theora lubrica*, *Raeta pulchella*, *Cryptomya busoensis*, обитавших в илах. У остальных моллюсков определенной ориентировки не наблюдалось. В бухте Киевка раковины *Felaniella usta* захоронялись задним краем вверх на глубине 14–18 м среди мелкозернистых песков желобовидной впадины и на глубине 34 м в отложениях второй впадины. В бухте Неприметная такая ориентировка обнаружена у раковин *Mya* sp., *Macoma arnheimi* среди мелкозернистых песков с илом, заполняющих впадину на глубине 59–60 м (см. рис. 8). В другом разрезе *M. arnheimi* были захоронены задним краем вверх в мелкозернистых осадках желобовидной впадины на глубине 45 м. Подобная же ориентировка отмечена у раковин *M. arnheimi*, *Mya* sp. в бухте Красная Скала на глубине 49 и 52–54 м. Здесь раковины захоронены среди песчано-галечных отложений между зонами повышенной мощности и среди мелкозернистых песков желобовидной впадины.

В бухте Милоградовка в положении задним краем вверх встречаются раковины *Felaniella usta* в отложениях впадины на глубинах 25–32 м. Севернее, в разрезах бухты Евстафия, задний край был вверх у раковин *Macoma arnheimi*, погребенных в отложениях впадины на глубинах 40–

Таблица 1
Ориентировка раковин двустворчатых моллюсков в илах залива Восток

Вид	Скважины									
	89	88	87	90	91	97	92	93	94	95
<i>Macoma orientalis</i>	а	а	а	а	а	а	а	а	а	а
<i>Callithaca adamsi</i>	а	а	—	а	а	а	а	а	а	а
<i>Theora lubrica</i>	—	—	—	—	—	—	а	?	а	а
<i>Raeta pulchella</i>	а	а	а	—	—	а	а	а	а	а
<i>Cryptomya busoensis</i>	а	а	а	—	в	а	а	—	а	а
<i>Yoldia notabile</i>	?	в	а	?	б	в	?	в	б	а
<i>Liocyma fluctuosa</i>	—	—	?	в	а	б	в	в	—	—
<i>Nuculoma</i> sp.	в	а	—	—	—	—	б	б	а	?
<i>Acila insignis</i>	в	в	в	б	—	в	в	а	а	в
<i>Turtonia minuta</i>	—	—	—	—	—	—	в	—	—	—

Условные обозначения: а — ориентировка передним краем вниз, б — задний край направлен вниз, в — раковина лежала горизонтально на одной створке.

50 м. К югу от залива Ольги ориентированные раковины *Masoma aptheimi* были обнаружены среди мелкозернистых песков желобовидной впадины на 48 м. В разрезах 80–84 (см. рис. 1) сифональный край вверх отмечен у *Masoma sp.*, *M. aptheimi* и *Mya sp.* В бухте Зеркальная на глубине 36 м ориентированные раковины *Mya sp.* собраны среди базального галечника. Следовательно, прижизненное положение характерно для раковин, захороненных в желобовидных углублениях шельфа. Очевидно, на этих участках шельфа донные осадки накапливались в условиях сравнительно спокойного гидродинамического режима и при дальнейшем повышении уровня моря в ходе трансгрессии не перерабатывались волновой динамикой.

ПОСМЕРТНАЯ ПОВРЕЖДЕННОСТЬ РАКОВИН

Раковины из скважин имеют различные повреждения. Часть их образовалась при попадании раковин под края вибропоршневой трубки и при извлечении керна. Для такого типа повреждений характерны свежие изломы и присутствие в пробе фрагментов одной и той же или нескольких раковин. Другая часть повреждений, очевидно, связана с посмертным окатыванием, истиранием и обламыванием раковин в зоне активного гидродинамического режима.

Количество поврежденных раковин в отложениях залива Восток (табл. 2) коррелирует с седиментологическими особенностями донных осадков. Так, в 10 скважинах, пробуренных в зоне илов, число поврежденных раковин не более 1–2, что не превышает 5–6% от количества раковин в скважине. Однако в большинстве скважин зоны песков количество поврежденных раковин достигает 25–30%, а иногда и 100%. Эти цифры получены в результате изучения более 50 видов моллюсков. Раковины считались поврежденными, если их края были окатаны или обломаны, а сами обломки не встречались в пробе.

Таблица 2

Количество поврежденных раковин двусторчатых моллюсков (в %) в песчаных и илистых отложениях залива Восток

Тип донных отложений	Скважины									
	89	88	87	90	91	97	92	93	94	95
Пески	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Илы	3	6	4	2	4	4	4	5	5	4

Таблица 2 (окончание)

Тип донных отложений	Скважины									
	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107
Пески	24	22	14	26	10	100	25	30	22	25
Илы	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

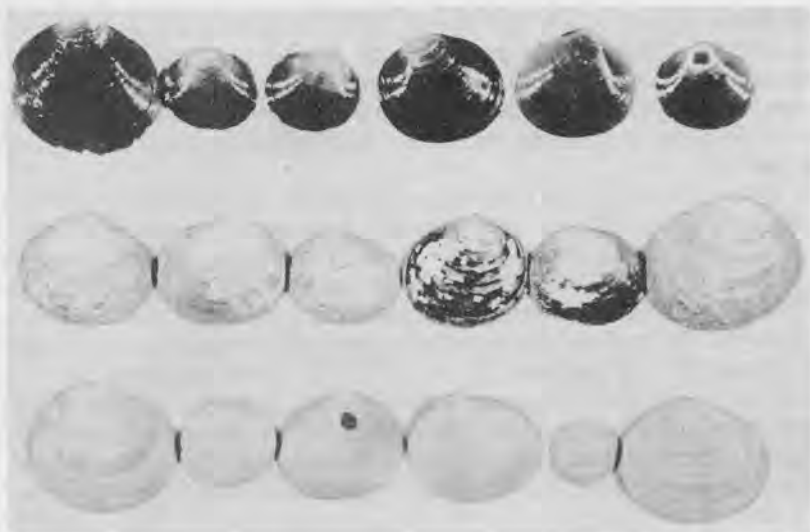


Рис. 9. Сохранность перيوстракума раковин *Felaniella usta*: верхний ряд — раковины с целым перيوстракумом, средний — с частично сохранившимся перيوстракумом, нижний — без перيوстракума (х 1)

В других районах северо-западного шельфа Японского моря распространение поврежденных раковин изучалось на примере массового вида *Felaniella usta*, у которого створки покрыты тонким слоем коричневатого перيوстракума, разрушающегося после смерти моллюсков при транспортировке и перемыве их пустых раковин. В зависимости от сохранности перيوстракума раковины этого вида были разделены на три группы (рис. 9). К первой отнесены створки без перيوстракума, ко второй — раковины с частично разрушенным перيوстракумом, покрывающим примерно половину площади наружной поверхности створки, а к третьей — перيوстракум которых не имел заметных повреждений. Раковины с поврежденным перيوстракумом встречаются главным образом между зонами повышенной мощности на глубинах 25–30 м. В бухте Киевка, например, нижняя граница поврежденных раковин гипсометрически почти совпадает с границей отложений между зонами повышенной мощности. Положение верхней границы менее определенное и в некоторых случаях (см. рис. 5, разрезы 13, 14, 18) она не установлена. Раковины с неповрежденным перيوстракумом встречаются в бухте Кита вблизи изобаты 50 м. В другом месте (бухта Черноручье) такие же раковины собраны в отложениях между зонами повышенной мощности. В бухте Неприметная (см. рис. 8) границы слоев с поврежденными раковинами во всех разрезах, за исключением 43, почти полностью совпадают с границами песчаного вала, расположенного между зонами повышенной мощности на глубинах 20–30 м. В разрезе 43 поврежденные раковины распространены выше и ниже вала, а целые раковины обнаружены в нижней

части вала. Кроме этого, в разрезах 45 и 48 поврежденные раковины отмечены на глубине 40 м, где проходит второй вал, разделяющий зоны повышенной мощности, и на глубине около 18 м. В бухте Красная Скала раковины без периостракума встречаются в трех разрезах на глубинах 25–30 м среди отложений песчаного вала между зонами повышенной мощности.

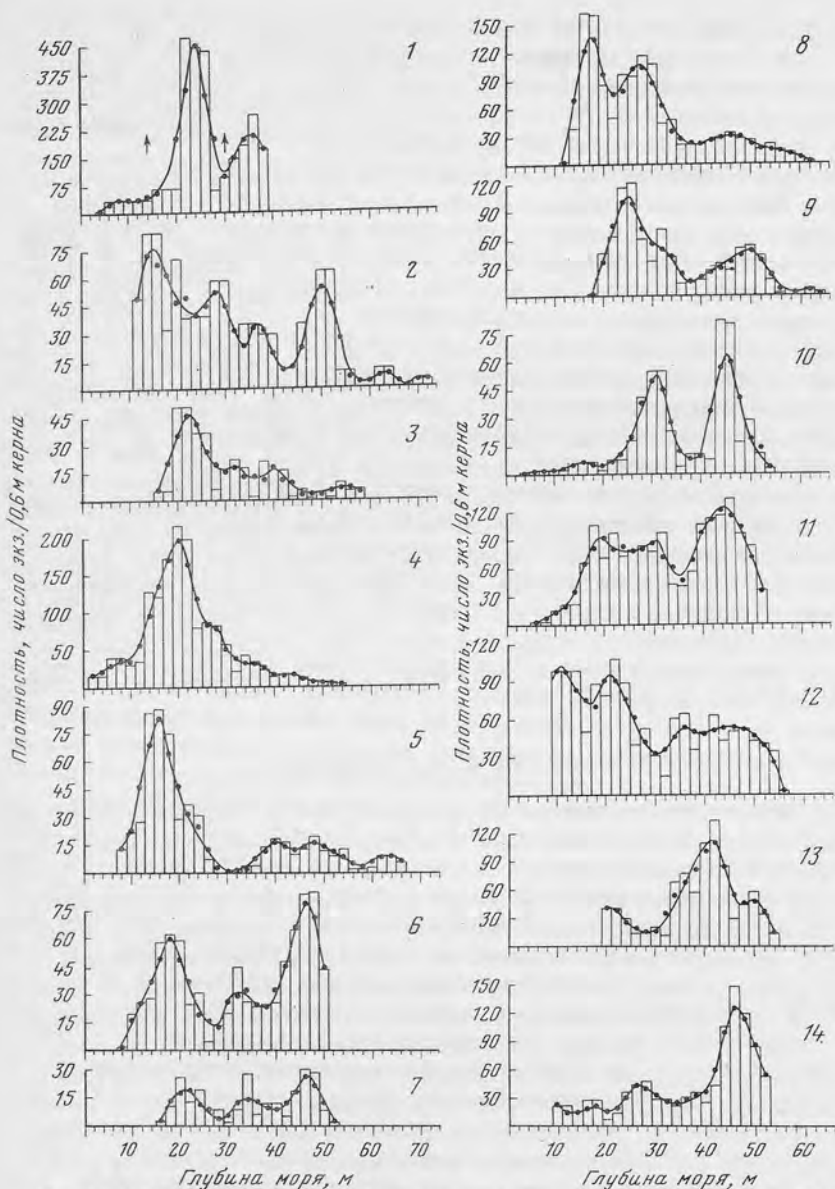
В бухте Евстафия поврежденные раковины приурочены к глубинам 25–32 м. Границы их распространения в 6 разрезах совпадают с положением песчаного вала. Однако в разрезе 71 (см. рис. 1) раковины без периостракума отмечены в отложениях впадины на глубинах 20–25 м. Южнее залива Ольги такие же раковины встречаются только в разрезе 78 (см. рис. 1), где они образуют скопление в отложениях вала и желобовидной впадины на глубине 20–30 м. В двух других разрезах (74 и 79) раковины из песков вала имеют периостракум. К северу от залива Ольги поврежденные раковины залегают среди крупнозернистых песков по краю желобовидной впадины. В бухте Зеркальная они были собраны в основании на глубинах 18–25 м и среди отложений песчаного вала на глубинах 25–30 м.

Таким образом, раковины *F.usta* без периостракума в основном встречаются в отложениях песчаного вала между зонами повышенной мощности на глубинах 25–30 м. Выше вала в отложениях желобовидной впадины распространены раковины с целым периостракумом, ниже, на глубинах около 40 м, поврежденные раковины иногда залегают в песках второго вала, разделяющего зоны повышенной мощности морского слоя.

ПЛОТНОСТЬ РАКОВИН В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ

Раковины морских моллюсков встречаются только в верхнем слое донных отложений. При этом их количество колеблется в широких пределах. В большинстве скважин открытого шельфа число собранных раковин обычно менее 40 в каждой. Скважины с содержанием раковин от 40 до 100 составляют 9%. В остальных случаях раковины отсутствуют (20% скважин) или их количество превышает 100 (8% скважин). В некоторых разрезах число с глубиной может увеличиваться, уменьшаться или определенным образом изменяться, что особенно важно при изучении среды захоронения и обитания моллюсков. Ввиду того что количество раковин в скважинах зависит от мощности вскрытых отложений, рассмотрим плотность раковин и ее изменение на разных уровнях шельфа. Под плотностью в данном случае понимается количество раковин в пробе керна интервалом 0,6 м.

В заливе Восток (рис. 10) плотность постепенно увеличивается в сторону открытого шельфа и достигает первого максимума на глубине 23–25 м. На глубинах 27–30 м количество раковин резко снижается, но затем вновь увеличивается и достигает второго максимума на 35–37 м. Минимальные значения плотности в этом районе отмечены на глубинах до 14 и 28–30 м. В бухте Киевка хорошо выражены один максимум на глубине 18–22 м и два минимума на глубинах 11–13 и 31–33 м. В бухтах Кита и Валентина плотность максимальна на глубинах



Р и с. 10. Распределение плотности раковин двустворчатых моллюсков на северо-западном шельфе Японского моря

1 — залив Восток (стрелками показано положение древних береговых линий по содержанию рудных минералов); 2 — мыс Поворотный; 3 — бухта Краковка; 4 — бухта Киевка; 5 — бухта Соколовская; 6 — бухты Кита и Валентина; 7 — бухта Черноручье; 8 — бухта Неприметная; 9 — бухта Красная Скала; 10 — бухта Милоградовка; 11 — бухта Евстафия; 12 — от мыса Низменный до залива Ольги; 13 — от мыса Шкота до мыса Собора; 14 — бухта Зеркальная

17–19, 31–33 и 45–48 м. Минимумы расположены здесь на глубинах 7–9, 26–29 и 36–39 м. Примерно так же распределены раковины в бухте Черноручье, Неприметная и Милоградовка. В бухте Красная Скала выделяются два максимума: на глубинах 23–27 и 47–51 м. Минимумы здесь выражены на глубинах 17–19, 36–39 и 56–60 м.

В бухте Евстафия максимум плотности выделяется на глубине 43–47 м. На меньших глубинах распределения имеются две вершины, из которых одна расположена на глубине 17–20, вторая – 29–31 м. Минимумы отмечены на глубинах 8–12 и 33–39 м. К югу залива Ольги кривая распределения еще более сложная. Здесь максимумы скользящего среднего приходятся на глубины 10–13, 19–23 и, вероятно, 43–47 м, минимумы – 15–17 и 29–32 м. К северу от залива Ольги одна из вершин распределения хорошо выражена на глубинах 39–42 м. Минимальная плотность приходится на глубину 26–31 м. В самом северном районе (бухта Зеркальная) максимумы плотности расположены на глубинах 25–28 и 45–48, минимумы – на глубине 19–22 и 32–35 м.

Кривые распределения плотности раковин имеют ряд сходных особенностей. Во всех районах в той или иной степени выражены зоны максимального и минимального содержания раковин. Количество этих зон может быть различным, но наиболее заметны две зоны максимумов: первая расположена между изобатами 20 и 30 м, вторая – примерно 45 м. На глубинах 30–40 м прослеживается зона минимальной плотности. Другие две зоны минимума выражены хуже и проходят на глубинах 7–15 и 55–60 м.

ТАФОНОМИЧЕСКИЕ КРИТЕРИИ

В одних случаях раковины захоронены на месте обитания моллюсков и вмещающие их отложения свидетельствуют о среде обитания, в других – вмещающие осадки – это только среда захоронения, а раковины здесь оказались уже после смерти моллюсков. Чтобы отличать “прижизненные” захоронения от посмертных Буко [Boucot, 1953] и Фагерстром [Fagerstrom, 1964], предложили несколько критериев, характеризующих ископаемые остатки. Такими критериями, например, являются форма кривой частотно-размерного распределения, соотношение разобщенных и неразобщенных створок, преобладание левых или правых створок и др. Однако использование этих критериев наталкивается на существенные затруднения. Так, по данным Джексона [Jackson, 1968], форма кривой частотно-размерного распределения не всегда может свидетельствовать о сортировке раковин волнением или течением, как это считали Буко и Фагерстром. В материалах Джексона эта кривая отражает наличие нескольких возрастных групп. В других работах [Craig, Oertel, 1966] было показано, что тип частотно-размерного распределения зависит от скорости роста и характера кривой смертности моллюсков и, следовательно, форма частотно-размерной кривой захороненных раковин не имеет однозначного объяснения. Многие исследователи [Cornicker et al., 1963; Hallam, 1967; Craig, 1967; Lever, Thijssen, 1968, и др.] пришли к выводу, что использование таких критериев, как соотношение разобщенных и не-

разобитных раковин, преобладание левых или правых створок, форма кривых частотно-размерного распределения, нередко приводит к противоречивым выводам. Об остальных критериях, предложенных Буко и Фагерстромом, сведений в литературе почти нет, и возможность их использования не обсуждается. Ниже мы попытаемся это сделать на примере двустворчатых моллюсков северо-западного шельфа Японского моря.

1. Ориентировка раковин. В зависимости от условий захоронения раковины моллюсков могут иметь в осадке различное положение. Например, у зарывающихся форм в условиях спокойной гидродинамической обстановки сохраняется прижизненная ориентировка. Задний (сифональный) край этих раковин находится сверху, тогда как при высокой подвижности придонных вод, большая часть раковин в захоронениях располагается выпуклой стороной вверх [Максимова, 1949; Суздальский, 1967, и др.]. Однако при использовании этого критерия необходимо также учитывать и этологические особенности моллюсков. Так, в илах залива Восток (см. табл. 1) только часть раковин имела прижизненную ориентировку. К ним относятся *Macoma orientalis* с тонкими створками, *Raeta pulchella* и *Cryptomya busoensis*, створки которых также тонкие и легко разрушаются. У остальных раковин (*Liocyma fluctuosa*, *Yoldia notabile*, *Nuculoma* sp.) ориентировка была различной: в одних случаях сверху был замочный край, в других раковина лежала на одной из створок. Очевидно, эти моллюски в отличие от *M.orientalis* и *R.pulchella*, которые большую часть жизни остаются на одном месте, передвигались в осадке. Поскольку раковины *M.orientalis* и *R.pulchella* встречаются во всех пробах зоны илов, то илы северо-западного шельфа можно рассматривать как участки прижизненного захоронения, а погребенные раковины моллюсков — как некроценозы.

Данные об ориентировке раковин в песках и алевроитах шельфа основаны на трех видах: *Felaniella usta*, *Macoma arnheimi* и *Mya* sp. Первый вид обычно встречается на желтоватых среднезернистых песках почти во всех районах шельфа. Однако о его образе жизни в литературе сведений нет. Наши кратковременные наблюдения за поведением нескольких особей *F.usta* в аквариуме на борту судна показали, что у одних моллюсков после из зарывания в песок макушки был вверх и выступали над поверхностью грунта, а короткие сифоны выходили в небольшое углубление, образовавшееся в осадке у заднего края раковины. Другие моллюски располагались задним краем вверх. Эти данные могут свидетельствовать, что особи *F.usta* на протяжении их жизни, очевидно, не остаются на одном месте. Поэтому и после смерти моллюсков *F.usta* ориентировка заднего края раковин не имеет строгой определенности, а о "прижизненном" положении можно говорить лишь в тех случаях, когда плоскость смыкания створок вертикальна, т.е. не совсем обычна для большинства захороненных раковин.

Раковины двух других видов встречаются в мелкозернистых песках с примесью ила и алевроита глубже 40 м. В наших пробах в живом состоянии эти моллюски не обнаружены. Многие из собранных раковин были ориентированы задним краем вверх. При этом плоскость смыкания створок *M.arnheimi* была наклонена примерно на 45° влево. Для смещен-

ных захоронений, переработанных волновой динамикой, ориентировка такого типа не характерна. Следовательно, эти случаи можно рассматривать как погребения на месте обитания в прижизненном положении. Однако Эмери [Emery, 1968a], изучавший ориентировку раковин в песках атлантического шельфа США, считает, что для этой зоны донных отложений более характерно "посмертное" положение. По его данным, первоначальная ориентировка раковин вследствие слабого сцепления между зернами осадка нарушается сразу же после смерти моллюсков в результате жизнедеятельности хищников и трупоедов, использования пустых раковин подвижными животными (раками-отшельниками), а также под влиянием колебаний уровня моря.

По-видимому, фактор слабого сцепления играет большую роль. В связи с этим при изучении "прижизненной" ориентировки *Felaniella usta* на северо-западном шельфе учитывались только раковины, наполовину заполненные листовым осадком, у которых задний край был вверх. Поверхность такого осадка является "ватерпасом" [Шамов, Геккер, 1966] и фиксирует длительное положение раковин в донных отложениях. Следовательно, по ориентировке *Felaniella usta* мы можем говорить, что на участках их сбора длительное время сохранялись условия спокойного гидродинамического режима. Такие условия были характерны в основном для желобовидных впадин, расположенных между изобатами 20 и 30 м. Раковины *Masoma arnheimi* и *Mya* sp. в отличие от *F. usta* встречаются среди мелкозернистых илистых отложений. Эти осадки и в керне сохраняют не только первоначальное положение раковин, но и текстурные особенности. Иными словами, впадины на глубинах более 40 м, где отмечены ориентированные раковины *Masoma arnheimi* и *Mya* sp., также являются участками "прижизненного" захоронения.

2. Поврежденность раковин. По Фагерстрому [Fagerstrom, 1964], посмертные повреждения у раковин образуются при перемещении их волнами или течениями, следовательно, по числу поврежденных раковин можно судить о гидродинамической активности среды захоронения. Однако, как указывал сам Фагерстром, а также другие авторы [Carter, 1968; Лузгин, Найдин, 1970], на раковинах моллюсков, помимо механических повреждений, часто встречаются повреждения химического и биохимического происхождения, следы всверливающих организмов, способствующие быстрому разрушению раковин и др. Сведения о роли химического или биохимического растворения не многочисленны. Обычно это наблюдения, сделанные попутно. Так, Л.А. Зенкевич [1951] отмечал, что раковины, у которых наиболее старая их часть — макушка — растворена полностью или частично, нередко встречаются в Балтийском море. Раковины живых моллюсков из северных районов Каспийского моря со следами растворения описаны С.В. Максимовой [1949]. По данным Б.К. Лузгина и Д.П. Найдина [1970], это явление широко распространено и у моллюсков Белого моря. Раковины таких форм после захоронения становятся хрупкими и легко разламываются на мелкие обломки или истираются в тонкий порошок.

В наших материалах также встречаются раковины со следами химического растворения. Карбонатное вещество их рыхлое, легко рассыпа-

ется на мелкие частицы, а некоторых случаях от самой раковины остается в осадке только периостракум [Evseev, Krasnov, 1976]. Такого типа сохранность отмечена у некоторых раковин *Felaniella usta* из бухты Милоградовка. Собранные здесь же раковины *Mercenaria stimpsoni* наполовину состояли из рыхлого карбоната, а часть раковин, сохранившихся лишь в виде известковой массы, была неопределима до рода. В других районах нередко раковины *Serripes groenlandicus*, *Pododermus macrochisma*, *Callista brevisiphonata* и *Macromeris voyi* также имели плохую сохранность. Например, почти у всех собранных створок *S. groenlandicus* и *C. brevisiphonata* наружный слой раковин был разрушен. Створки *P. macrochisma* и *Pandora pulchella* обычно расслоены на тонкие листоватые чешуйки. При этом раковины не имеют заметных повреждений даже на тонких и хрупких участках. Поскольку раковины плохой сохранности без явных механических повреждений встречаются главным образом среди чистых сортированных песков, а в алеврито-илистых осадках сохранность карбонатного вещества обычно хорошая, можно предполагать, что их разрушение связано с фильтрационными возможностями этих отложений. Очевидно, химическому растворению подвергаются раковины в водах с низким содержанием карбонатов. Однако это растворение выражено локально и избирательно по отношению к видам. В целом действие химического фактора на сохранность изученного раковинного материала выражено слабо.

Химические и биохимические повреждения не всегда удается отличать от механических, образовавшихся при захоронении раковин и при бурении скважин. Возможно, поэтому количество поврежденных раковин в песках залива Восток, установлено по створкам более 50 видов, на разных глубинах шельфа примерно одинаковое. В скважинах, пробуренных в илах, количество поврежденных раковин в 5–6 раз меньше. В других районах побережья поврежденность изучалась у раковин *Felaniella usta*, которые встречаются почти во всех типах отложений, за исключением илов. Нижняя граница их распространения проходит на глубинах 50–60 м, верхняя — 10 м. Однако сохранность периостракума на разных уровнях различна. Так, у раковин, собранных глубже 35 м, периостракум имел повреждения только в тех случаях, когда они погребены в слое базального галечника. Большинство раковин с целым периостракумом встречаются среди мелко- и среднезернистых отложений желобовидных впадин. На меньших глубинах картина иная. Почти все раковины, собранные между изобатами 25 и 35 м, лишены периостракума. Они распространены здесь в крупно- и среднезернистых песках, образующих подводный вал между зонами повышенной мощности. На глубинах 10–25 м расположена желобовидная впадина, заполненная также разными типами осадков. Например, в разрезах 13 и 14 (см. рис. 5) распространены крупнозернистые пески. Встречающиеся здесь раковины *F. usta* лишены периостракума. В других разрезах, например 17 и 88 (см. рис. 1, 5), характер осадков в основании впадины и в ее верхней части различен. Соответственно различна и сохранность периостракума: раковины, у которых он отсутствует, встречаются в крупнозернистых песках, у раковин из слоя среднезернистых песков периостракум цел.

Однако столь определенная связь сохранности периостракума со структурой отложений отмечена лишь в нескольких местах. В этих же разрезах, например, 17, 45 (см. рис. 5, 8), можно обнаружить, что один тип осадков сменяется другим, а характер поврежденности периостракума остается неизменным или, напротив, донные отложения однообразны по всему слою, а сохранность периостракума меняется. В целом для отложений впадин характерны раковины с неповрежденным периостракумом. Следовательно, сохранность периостракума в основном зависит от фациальных условий формирования донных отложений, таким образом, комплексы моллюсков, захороненные в отложениях желобовидных впадин, можно рассматривать как танатоценозы.

3. Скопления окатанных раковин. В наших материалах нередко встречаются раковины, окатанные до неузнаваемых обломков и образующие скопления, которые в данном случае называются ракушечниками. С.В. Максимова [1949], изучавшая подобные скопления, пришла к выводу, что ракушечник образуется в результате сортировки раковин в зоне волнового действия на глубинах меньше 1 м. По ее данным, для такого ракушечника характерно преобладание крупных сортированных створок, ориентированных выпуклой стороной вверх ("ракушечная мостовая"). В.А. Собоцким [1970] скопления раковин типа "ракушечная мостовая" относятся не к аллохтонным, а к автохтонным. Основываясь на распространении таких ракушечников среди мелко-детритусовых и песчано-алевритовых известняков, В.А. Собоцкий считает, что они образуются в условиях неустойчивого режима сублиторали и псевдоабиссали, характеризующихся различными литологическими и седиментологическими типами отложений.

В наших материалах ракушечник также встречается среди разных осадков, обычно в песках и галечниках. Скопления раковин состоят из разобренных створок с обломанными и окатанными краями, с сохранившейся наиболее утолщенной частью раковины — макушкой, из мелких окатанных фрагментов серповидной формы и раковинного детрита. Размер погребенных створок колеблется от 2—5 до 70 мм. Эти скопления раковин не сортированы и по отношению размерных классов их фрагментов похожи на захоронения, образовавшиеся в зоне волнового накопления материала, которая располагалась, по-видимому, вблизи подводного вала.

Другая часть ракушечников состоит только из крупных раковин и их обломков. Раковин в таких скоплениях, как правило, очень мало, встречаются они среди базального галечника, а их ориентировка не выявлена. Однако положение этих скоплений в разрезе и распространение в грубо-обломочных отложениях показывают, что они образовались в зоне активного гидродинамического режима. Скопления такого типа на северо-западном шельфе редки и не превышают 15—20% случаев от числа известных местонахождений окатанного ракушечника.

Следовательно, в дифференциации раковинного материала важную роль играли фациальные условия шельфа. При этом желобовидные впадины были зонами автохтонной аккумуляции, в которые раковинный материал из других участков поступал очень редко, тогда как песчаные валы между зонами повышенной мощности сложены главным образом

материалами волновой транспортировки, вынесенными из соседних участков шельфа.

4. Распределение раковин. Поселения моллюсков характеризовались определенной плотностью [Fagerstrom, 1964], более или менее постоянной на большей части биотопа и понижавшейся у его границ. Следовательно, если в захоронениях резко изменяется количество раковин, то эти колебания следует рассматривать как посмертные перераспределения в условиях активного гидродинамического режима. Вместе с тем резкие изменения количества раковин на определенной площади дна могут быть и не связаны с гидродинамическим режимом бассейна, так как для многих моллюсков характерно мозаичное расселение [Jones, 1969]. Плотность поселения может изменяться во времени и погребенные раковины в этом случае также будут образовывать максимумы и минимумы плотности. После смерти моллюсков их раковины иногда длительное время находятся на поверхности осадка и под влиянием современных течений и придонного волнения накапливаются в определенных зонах шельфа. Для выявления этих основных факторов распределения плотности раковин на северо-западном шельфе рассмотрим современный гидродинамический режим придонного слоя.

По нашим данным, в местах накопления илов (залив Восток) суммарная скорость движения водной массы (приливно-отливные, сгонно-нагонные течения и горизонтальная составляющая волновых колебаний) не превышает 0,15 м/с. Вблизи выходных мысов на глубинах 8–10 м, где распространены пески и галечники, скорость потока у дна наибольшая и достигает 0,25–0,40 м/с. На других участках залива с песчаным грунтом суммарная скорость потока в придонном слое 0,15–0,20 м/с. По данным А.Б. Смолдырева [1975], горизонтальная составляющая волновых колебаний в придонном слое вод (см. рис. 3) только вблизи волноприбойной зоны превышает 0,65 м/с. Ниже изобаты 20 м волновые колебания обычно меньше 0,2–0,3 м/с. В зоне действия Приморского холодного течения суммарная горизонтальная составляющая скорости потока у дна достигает 0,5 м/с [Истошин, 1975]. Однако, по нашим данным, между изобатами 30 и 50 м существует компенсационный противоток со скоростью 0,1–0,2 м/с. Следовательно, наибольшие суммарные скорости водной массы у дна глубже 20 м и здесь не выше 0,3–0,4 м/с.

Сходные результаты измерения скорости в придонном слое были получены и в других районах Мирового океана. Так, по наблюдениям Хаттори [Hattori, 1967], горизонтальная составляющая скорости волновых колебаний на Тихоокеанском побережье о-ва Хонсю (залив Сендай) глубже 15–20 м обычно меньше 0,25 м/с. Однако выше 20-метровой изобаты придонные скорости больше 0,25 м/с наблюдались в году на протяжении 275 дней. По Макклеллену [McClennen, 1973], на атлантическом шельфе Северной Америки скорость придонного потока между изобатами 30 и 140 м колеблется от 0,1 до 0,4 м/с. Таким образом, на шельфе глубже 15–20 м скорость перемещения водной массы в придонном слое обычно ниже 0,4 м/с.

Как показывают лабораторные и полевые наблюдения за переносом раковин двустворчатых моллюсков в водной среде [Волков, 1963;

Kelling, Williams, 1967; Аксенов, 1972], течение со скоростью меньше 0,4 м/с может лишь переориентировывать некоторые залегающие на поверхности дна раковины. Положение раковин, погребенных под слоем осадка, не изменяется. Из этого следует, что распределение плотности раковин глубже 15–20 м не зависит от гидродинамического режима шельфа. Подобное заключение было сделано также Эмери [Emery, 1968b], который считает, что на большей части атлантического шельфа Северной Америки залегающие на поверхности песков раковины моллюсков в настоящее время не перемещаются.

Характер кривой распределения плотности погребенных раковин зависит также и от плотности поселения. В большинстве районов побережья количество раковин и их плотность с увеличением глубины понижаются. Например, в бухте Киевка плотность резко падает на глубинах 36–40 м. В бухте Краковка содержание раковин понижается на 45 м, а в бухтах Неприметная, Красная Скала и Милоградовка — на 50 м. Севернее граница резкого снижения плотности погребенных раковин проходит примерно на 60–70 м. На таких же глубинах уменьшается плотность и в районах затопленных долин (бухты Кита и Валентина, мыс Поворотный, мыс Шкота — мыс Собора). По-видимому, эта довольно широкая зона повышенной плотности раковин на глубинах от 5–10 до 50–70 м могла образоваться в результате массового вселения новых обитателей или увеличения плотности существовавших здесь моллюсков.

Вместе с тем кривые распределения характеризуются несколькими максимумами и минимумами плотности, расположенными на определенных гипсометрических уровнях. Наиболее хорошо выражены два максимума и минимума между ними. Один из максимумов — на глубине около 30 м, второй — примерно 45 м. Минимум между ними почти во всех районах с песчаными валами приурочен именно к валам на глубинах 25–35 м, а максимальная плотность — к желобовидным впадинам. В некоторых районах шельфа положение вала и минимума плотности не совпадают. Например, в бухтах Неприметная, Красная Скала и Милоградовка в одних разрезах зона минимума проходит по валу, а в других рядом с валом. Есть разрезы, в которых на вал приходится зона максимума. Причины этих несовпадений не всегда очевидны. Однако в районах с густой сетью скважин и большим числом погребенных раковин (например, бухта Киевка) зона низкой плотности связана с отложениями вала между зонами повышенной мощности или, точнее, с его мористым склоном и в плане имеет сложную форму. При этом зона минимума захватывает также прилегающие к валу участки впадины с мелкозернистыми отложениями. Зоны максимальной плотности в этом районе приходятся на впадины.

Очевидно, кривые распределения плотности определяемых до вида створок отражают также сохранность раковинного материала на шельфе. В этом случае минимальные плотности будут наблюдаться в местах скопления окатанных раковин. Однако во многих разрезах ракушечники встречаются на разных уровнях и нередко в тех местах, где плотность наибольшая. Например, в бухте Евстафия ракушечники отмечены между изобатами 40 и 50 м, т.е. в зоне максимальной плотности. В других

районах, например в бухте Милоградовка, ракушечников нет, но распределение плотности имеет хорошо выраженные зоны минимумов.

Итак, основываясь на соответствии характера распределения плотности раковин и положения зон повышенной мощности, можно считать, что минимумы плотности отражают частичное истирание и перемещение раковин в зоне прибоя при формировании песчаного вала вблизи древней береговой линии. Об этом могут свидетельствовать также скопления тяжелых рудных минералов, образовавшиеся вследствие интенсивной абразии береговой зоны моря. Так, по данным П.И. Кушнарева и Л.П. Кашеева [1974], повышенное содержание золота в донных отложениях пролива Стрелок, расположенного рядом с заливом Восток, отмечено на глубинах 13–14 и 22–26 м, т.е. между максимумами плотности раковин (см. рис. 10). Таким образом, критерий распределения раковин позволяет судить об условиях захоронения и наметить основные этапы формирования донных комплексов моллюсков в ходе послеледниковой трансгрессии, вызывавшей смещение гидродинамически активной зоны побережья.

Остановимся на некоторых вопросах применения тафономических критериев. Очевидно, раковинный материал можно рассматривать в одних случаях как элемент осадка, а в других — как остатки организмов. Например, один и тот же тип частотно-размерного распределения может указывать на условия обитания или захоронения, а с другой стороны, на возрастную структуру популяций. Ориентировка погребенных раковин также может быть связана с особенностями экологии моллюсков и волновым действием. Аналогичным образом распределение раковин в осадках зависит от популяционной плотности и волновой деструкции пустых раковин. Очевидно, для разрешения возникающих вопросов необходимы дополнительные данные. Иными словами, по распределению раковин или их ориентировке в захоронении довольно трудно выделить типы танатоценозов и тем самым учесть влияние чужеродных элементов.

Два других из примененных нами критериев — окатанность раковин и сохранность их перистоакума — менее спекулятивны и характеризуют в основном условия захоронения или обитания. Однако при дефиците осадков раковины обитателей волноприбойной зоны могут оказаться и на месте обитания моллюсков, а поврежденность перистоакума не всегда может свидетельствовать о транспортировке раковин. Таким образом, если подходить формально к каждому из этих критериев, то разделить погребенные комплексы раковин на перемещенные и на "прижизненные" во многих случаях не удается.

ФАЦИИ

Термин "фация" предложен Грессли [Наливкин, 1955]. Смысл его определения заключается в том, что каждый слой осадков характеризуется совокупностью литологических и палеонтологических признаков. С фациями также связывают условия, в которых происходило образование отложений [Кленова, 1948; Наливкин, 1955]. Не останавливаясь на различных определениях фаций морского происхождения, отметим, что в данной работе под фацией подразумеваются отложения, седименто-

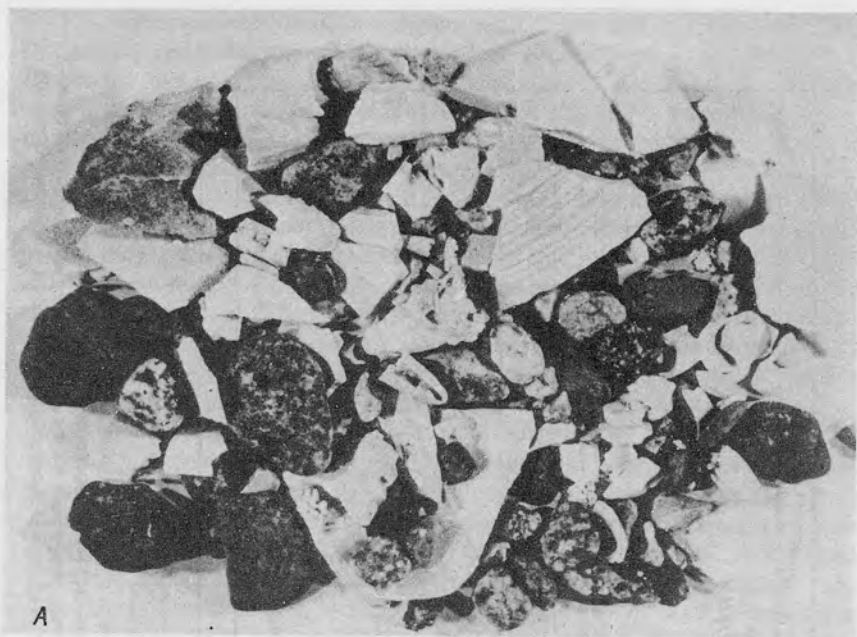
логические и тафономические особенности которых отражают определенные гидродинамические условия. На северо-западном шельфе выделены следующие фации.

1. Фация деструкции раковинного материала состоит в основном из галечных базальных отложений и обломков раковин плохой сохранности (рис. 11), обычно не определяемых до вида. В некоторых разрезах среди галечника в заметном количестве встречаются гравий, грубо- и крупнозернистые, иногда среднезернистые желтоватые пески. Раковинный материал этих отложений содержит также крупные разрозненные створки с окатанными краями (рис. 11, Б). Отложения фации распространены на разных глубинах, в большинстве случаев их мощность 0,1–0,4 м. На открытых участках шельфа выше изобаты 35–40 м этот слой перекрыт желтоватыми и зеленоватыми песками мощностью от 1 до 5 м. Глубже 40 м отложения фации выходят на поверхность шельфа и на разных гипсометрических уровнях образуют серию валов, параллельных общему направлению современной береговой линии моря.

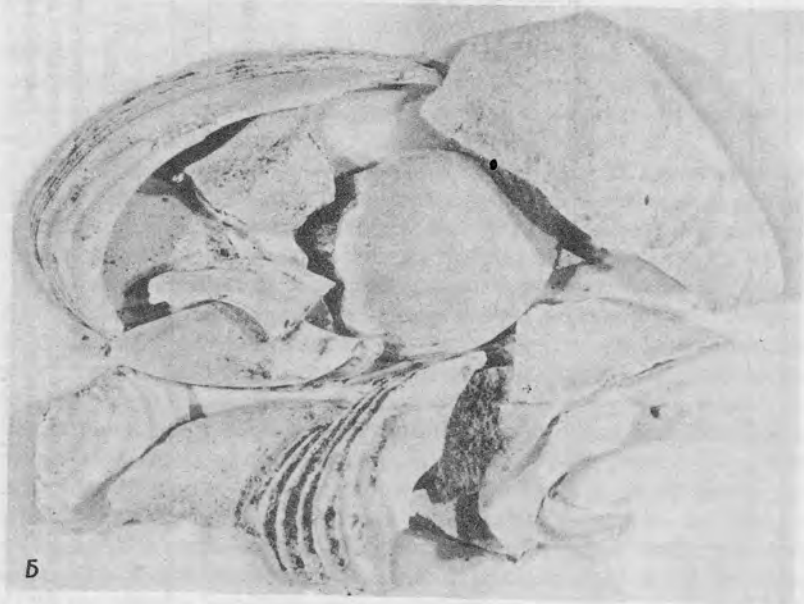
Формирование отложений происходило в зоне наиболее высокой гидродинамической активности с волновой скоростью в придонном слое вод, превышавшей 0,5–1,0 м/с. Такие условия характерны для волноприбойной зоны [Кленова, 1948]. Нижняя граница этой зоны (рис. 12) проходит на глубинах около 5–7 м [Каплин, Ионин, 1962], верхняя определяется распространением штормовых выбросов. В средней части волноприбойной зоны преобладают процессы абразии осадочного материала, и в первую очередь раковин, обитавших здесь моллюсков. Примерно половина общего количества раковинного материала волноприбойной зоны [Аксенов, 1972] истирается в зоне абразии полностью, вторая часть поступает в штормовые выбросы, а третья выносится глубже зоны абразии и в зависимости от веса и размера фрагментов распределяется на подводном склоне зон транзита и волновой аккумуляции. Наиболее интенсивной волновой сортировке подвергаются отложения зоны транзита, которые состоят обычно из галек и окатанных фрагментов крупных раковин. Накопление отложений фации в основном происходило в верхней части волноприбойной зоны на отметках от +1 до +4 м и в зоне транзита на глубинах от 4 до 7 м. Иными словами, погребенные раковины штормовых выбросов следует рассматривать как перемещенный комплекс двустворчатых моллюсков, раковины зоны транзита — как остаточный комплекс.

2. Фация ракушечников. Отложения состоят из желтоватых и зеленоватых песков и многочисленных раковин двустворчатых моллюсков (рис. 13). Для большинства раковин характерна хорошая сохранность зубных пластинок, макушек, утолщенных краев и других частей створок. Однако тонкие скульптурные элементы на поверхности раковин и выступающие зубные пластинки обычно окатаны или обломаны, а перистракум полностью или частично разрушен. Погребенный раковинный материал нередко образует скопления разобщенных створок.

Отложения фации ракушечников широко распространены на разных глубинах открытого шельфа, образуют серию валов мощностью до



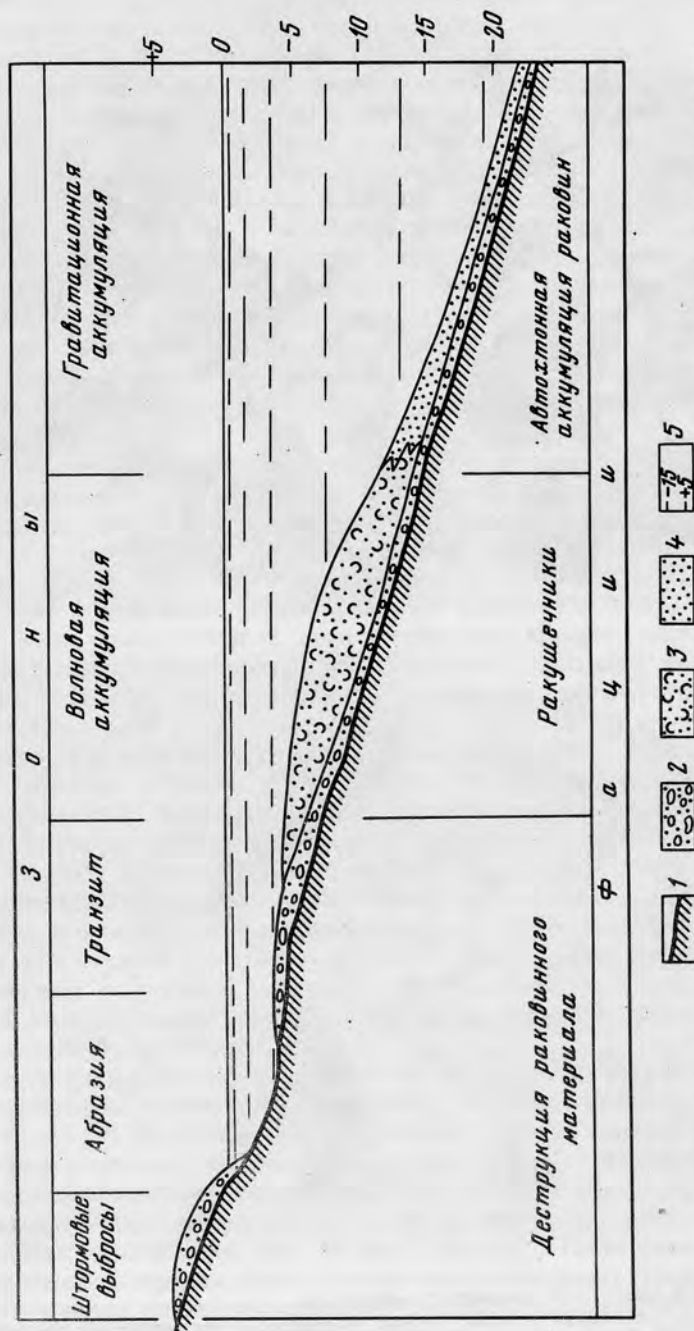
А



Б

Р и с. 11. Фация деструкции раковинного материала

А — донные отложения (галька, гравий, окатанные и раздробленные раковины двусторчатых моллюсков, обломки морских ежей, скв. 6, $\times 1$); Б — обломки раковин двусторчатых моллюсков (скв. 391, $\times 1$)



Р и с. 12. Схема фациальной и гидродинамической зональности литорали и верхней сублиторали открытых участков северо-западного шельфа Японского моря в периоды кратковременных остановок уровня последнедилювальной трансгрессии

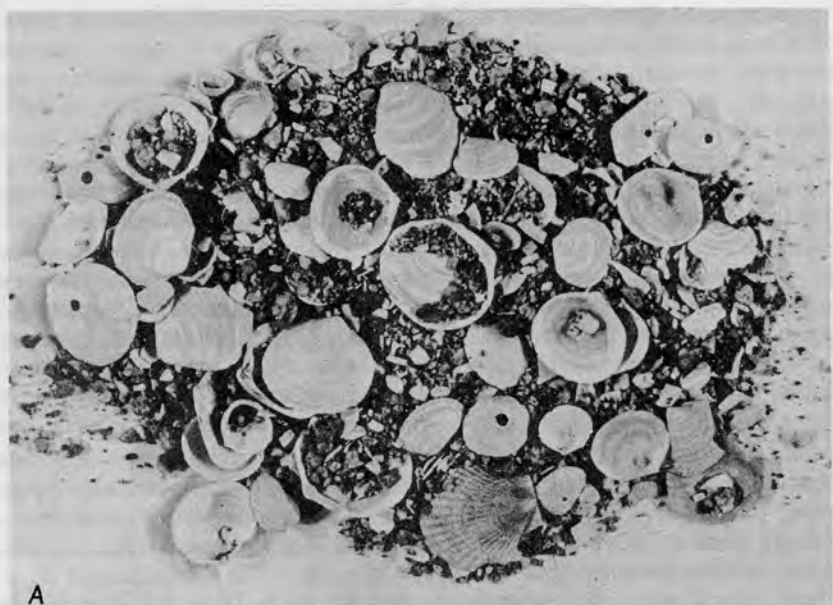
1 — поверхность континентальных отложений; 2 — гравийно-галечные отложения фации деструкции раковинного материала; 3 — крупно- и среднезернистые пески фации ракушечников; 4 — средне- и мелкозернистые пески фации автохтонной аккумуляции раковин; 5 — абсолютные отметки, м

1–3 м, параллельных общему направлению современной береговой линии. Подобные седиментационные структуры известны и в других районах Мирового океана. Однако сведения об условиях их образования противоречивы. Так, по данным Е.Н. Невесского [1967], песчаные валы на шельфе Черного моря, сложенные в основном грубозернистыми осадками древних пересыпей, формировались главным образом за счет усиления абразии во время замедления подъема уровня морских вод в ходе трансгрессии. Между валами, как правило, залегают тонкозернистые осадки, и Е.Н. Невесский пришел к выводу, что в прошлом валы были низкими аккумулятивными формами, отчленявшими от моря прибрежные лагуны, в которых и происходило накопление илистых или алевритовых песков. Однако, по данным О.К. Леонтьева [1961], изучавшего современные аккумулятивные отложения береговой линии, наиболее крупные формы, сложенные грубообломочным материалом с остатками раковин (бары), могут существовать и в виде подводных грядобразных возвышений, переходящих со временем в надводные островные и береговые бары. Оба исследователя сходятся в том, что формирование вала происходит путем абразии подводного склона и выбросов материала в сторону берега. Таким образом, аккумулятивный вал, согласно этим данным, может формироваться как выше уровня моря (на отметках от +1 до +4 м), так и, вероятно, ниже — на глубинах от 5–10 м. В обоих случаях зона абразии (или экскавации, по Леонтьеву, 1961) должна располагаться перед валом со стороны моря.

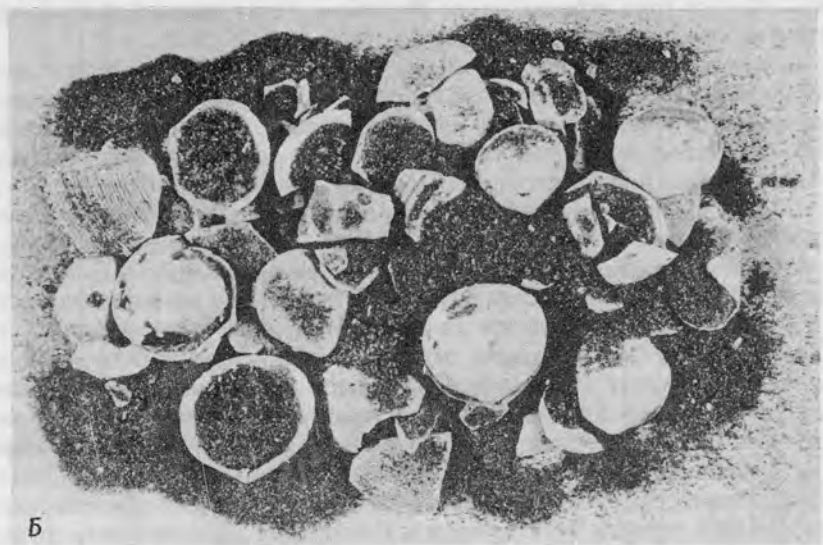
Аккумулятивные валы на северо-западном шельфе Японского моря по форме и структуре близки к современным барам. Однако, по нашим материалам, зоны экскавации или желобовидные углубления расположены за валом со стороны берега, что может указывать на формирование песчаных валов ниже волноприбойной зоны.

По нашим наблюдениям, раковины двустворчатых моллюсков Японского и Охотского морей в штормовых выбросах многочисленны. Однако в ископаемое состояние переходят лишь единичные массивные и толсто-стенные створки. Значительная часть выбрасываемых раковин, очевидно, вскоре разрушается. К таким же выводам пришли Трэвин и Уэлш [Trewin, Welsh, 1972], изучавшие захоронения двустворчатых моллюсков на песчаном берегу Шотландии. По их данным, в ископаемое состояние переходят только 5% раковин, поступавших в штормовые выбросы. Вместе с тем захоронения раковин, образовавшиеся ниже уровня моря, как правило, характеризуются высокой плотностью раковинного материала. Примером скоплений такого типа могут служить прижизненные захоронения раковин *Mya japonica* и *Crassostrea gigas* на берегу лагуны Буссе [Евсеев, 1971а]. Данные по распространению двустворчатых моллюсков в штормовых выбросах залива Восток (табл. 3) показывают, что в эти отложения поступают раковины 20 видов моллюсков (32% от общего видового разнообразия) с глубины от 0 до 12–15 м, но в основном примерно с 4–6 м.

Таким образом, формирование отложений фации ракушечников на северо-западном шельфе было связано с неравномерным ходом после-



А



Б

Рис. 13. Фация ракушечников

А — грубо- и крупнозернистые пески с раковинами и раковинным детритом (скв. 766, $\times 0,85$), Б — среднезернистые сортированные пески с полуокатанными раковинами моллюсков (скв. 60, $\times 0,9$)

Т а б л и ц а 3

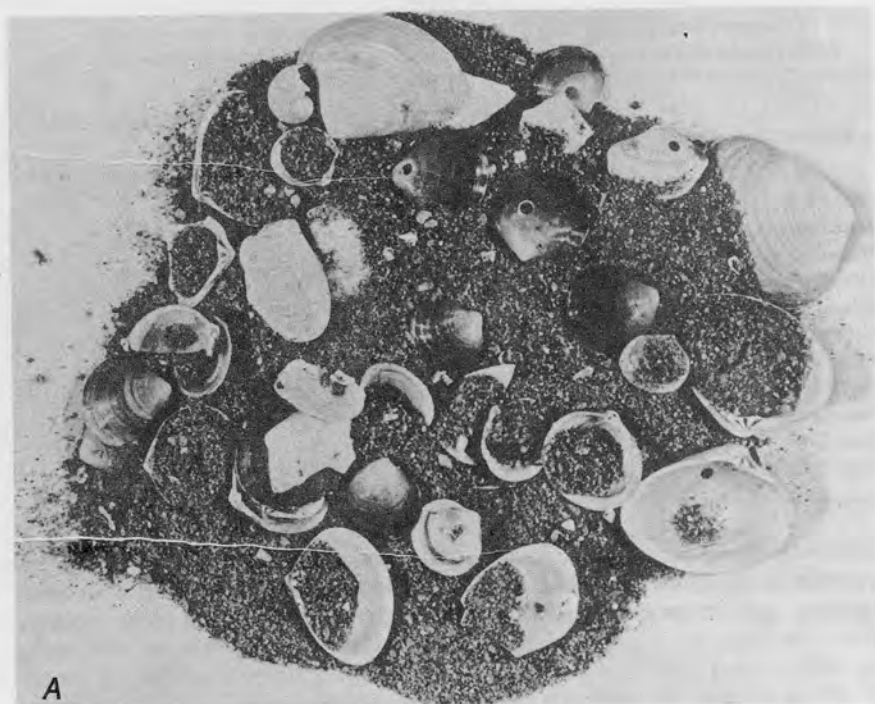
Соотношение количества видов двустворчатых моллюсков в верхней сублиторали (0–15 м) и штормовых выбросах залива Восток Японского моря

Участок побережья	Видовое разнообразие в верхней сублиторали на глубинах от 0 до 15 м, шт.	Число видов		
		на глубине 12–15 м, шт.	в штормовых выбросах, шт.	общих, для глубин 12–15 м и штормовых выбросов
Мыс Пещурова – мыс Чайковского	47	38	16	7
Северное побережье бухты Гайдамак	22	9	17	4
Северное побережье бухты Средней	33	22	26	15
Мыс Пашинникова – биостанция "Восток"	32	16	22	6
Мыс Елизарова – мыс Подосенова	35	29	18	12

ледниковой трансгрессии. Во время непродолжительных стояний ее уровня подводный склон подвергался интенсивной абразии и в зоне прибою вырабатывались желобовидные углубления. Одна часть осадочного материала подводного склона поступала в штормовые выбросы, другая – под действием волновых колебаний отлагалась на глубинах 5–10 м в зоне волновой аккумуляции. По-видимому, частично отложения зоны аккумуляции формировались также за счет вдольбереговых перемещений донных осадков. Таким образом, к началу очередного этапа быстрого подъема уровня трансгрессии на подводном склоне шельфа существовал возвышающийся над поверхностью дна песчаный вал с многочисленными раковинами моллюсков, которые состояли из перемещенного комплекса волноприбойной зоны и зоны волновой аккумуляции и из комплекса, захороненного на месте обитания.

3. Ф а ц и я а в т о х т о н н о й а к к у м у л я ц и и р а к о в и н. Отложения состоят из средне- и мелкозернистых желтоватых и зеленоватых песков, алевроитов и глинистых илов. Пески обычно заполняют впадины между валами. Раковины в них хорошей сохранности (рис. 14, А) и представляют, как правило, разные по размерам группы моллюсков. Створки большинства раковин сомкнуты, а некоторые экземпляры захоронены в прижизненном положении.

Алевриты характерны для открытых бухт побережья (Киевка, Соколовская и др.), а также затопленных речных долин в районах мыса Поворотный, бухт Кита и Валентина и участка между мысами Шкота и Собора. Их накопление здесь, очевидно, связано с приносом осадочного материала реками. Раковины этих отложений в основном мелкие и тонкие с полностью сохранившимся слоем периостракума (см. рис. 14, Б). Внутри створок содержится тонкий илистый осадок. Глинистые илы распространены в закрытых заливах и бухтах (Восток, Находка, Преображения, Ольги и Владимира) и заполняют главным образом централь-



А



Б

Р и с. 14. Фация автохтонной аккумуляции раковин

А — среднезернистые пески с раковинами моллюсков (скв. 763, х 0,9), Б — крупная фракция из алевроитов (скв. 436, х 0,9)

ные участки этих акваторий. Раковины в илах залегают прослоями мощностью 5–10 см. Большинство моллюсков представлены взрослыми особями с размером створок от 2–3 до 40–60 мм, с хорошо сохранившейся тонкой скульптурой. Раковины, как правило, тонкостенные, иногда полупрозрачные, в прижизненном положении.

Суммарные измеренные скорости приливо-отливных, сгонно-нагонных и волновых колебаний в местах осадения глинистых илов залива Восток не превышали 0,15–0,20 м/с. По-видимому, на участках песков и алевритов скорости колебания вод придонного слоя меньше 0,3 м/с. В таких условиях преобладает гравитационная аккумуляция тонкозернистых осадков, а донные отложения характеризуются выраженной слоистостью. Нижняя граница зоны неволновой аккумуляции, по данным Мии [Mii, 1962], П.А. Каплина и А.С. Ионина [1962], Хаттори [Hattori, 1967], П.А. Каплина [1973] и других исследователей, проходит на глубине 20–25 м.

Следовательно, на большей части шельфа в настоящее время накапливаются осадки биогенного происхождения. Об этом свидетельствует также и тафономическая структура разрезов (см. рис. 7): в базальном грубообломочном слое преобладают крупные окатанные раковины моллюсков, в вышележащем слое, который обычно выходит на поверхность дна или перекрыт слоем илистых отложений мощностью 2–5 см, — раковины моллюсков хорошей сохранности, представленные разными возрастными стадиями. Основываясь на этих данных, а также на распространении фаций, характере распределения плотности погребенных раковин и гипсометрическом положении абразионных врезов, можно предполагать, что на открытом шельфе накопление минеральных осадков происходило дискретно в периоды (фазы) кратковременных стояний уровня послеледниковой трансгрессии. Очевидно, на северо-западном шельфе таких стояний было 5.

I ф а з а. Береговая линия проходила вблизи изобаты 47–51 м. Зона волновой аккумуляции располагалась на глубинах 51–56 м, отложения фации автохтонной аккумуляции образовывались между изобатами 56 и 62 м.

II ф а з а. Волноприбойная зона располагалась между изобатами 38 и 42 м, зона волновой аккумуляции — 42 и 47 м, а отложения фации автохтонной аккумуляции формировались примерно на глубинах 47–51 м, т.е. на уровне зоны абразии I фазы трансгрессии.

III ф а з а. Зона наиболее активного гидродинамического режима отмечена между изобатами 28 и 32 м, фация ракушечника формировалась на глубине 32–36 м. Ниже, на глубинах 36–42 м, залегают пески зоны автохтонного накопления.

IV ф а з а. Волноприбойная зона проходила между изобатами 12 и 18 м. В некоторых разрезах выделяются два абразионных углубления: на 12–14 и 18–22 м. Фация ракушечников состоит из одного или двух близко расположенных песчаных валов на глубинах от 20 до 30 м. Отложения фации автохтонной аккумуляции в зависимости от положения зоны повышенной мощности формировались между отметками –22 и –32 м.

В ф а з а. Уровень моря на 1—2 м превышал современный. Зона волновой аккумуляции проходила на глубине 5—12 м, отложения фации автохтонной аккумуляции образовывались на глубинах от 10—12 до 18—20 м.

СООБЩЕСТВА ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Со времени работ К. Петерсена [1911—1918 гг.], одного из основателей теории морских типовых сообществ, распределение донных животных изучается при помощи драги и дночерпателя. Естественно, что собранные таким способом материалы в первую очередь пригодны для выявления пространственной структуры совместно обитающих организмов и не позволяют судить о развитии донных поселений шельфа во времени. Поэтому целый ряд теоретических положений, разработанных ранее на наземных сообществах и перенесенных затем на морские сообщества, в настоящее время представляются дискуссионными, особенно при изучении донных поселений в историческом плане.

ПРЕДШЕСТВУЮЩИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

По данным К.М. Дерюгина [1939], в заливе Петра Великого (Японское море) насчитывается около 40 биоценозов. В районе наших исследований (залив Восток) им выделены 4 главных биоценоза.

1. *Maldane sarsi* + *Scaloplos armiger* + *Raeta pulchella* — встречается в илах на глубине 16—24 м. В составе этого биоценоза были обнаружены двустворчатые моллюски *Raeta pulchella*, *Yoldia notabile*, *Nuculoma* sp., *Macoma orientalis*, *Axinopsida subquadrata*.

2. *Obelia longissima* + *Ophiura sarsi* + *Scoloplos armiger* + *Raeta pulchella* + *Theora lubrica* + *Philine japonica* — распространен на открытых алевритовых участках шельфа на глубинах от 24 до 40 м. Двустворчатые моллюски представлены здесь видами первого биоценоза, а также *Vilasinia pillula*, *Musculus laevigatus*.

3. *Turritella fortilirata* + *Bela erosa* + *Sipho* sp. — биоценоз песчанистого грунта 30—40 м. Из двустворчатых моллюсков были собраны *Yoldia notabile*, *Acila insignis*, *Nuculoma* sp., *Musculus niger*, *Liocyma fluctuosa* и др. На чистых песках появляется еще один характерный вид — *Solen krusensterni*.

4. *Liocyma fluctuosa* + *Yoldiella derjugini* + *Haploarthron laeve* + *Ampelisca macrocephala* — встречается глубже 50 м.

В этом биоценозе отмечены двустворчатые моллюски *Liocyma fluctuosa*, *Yoldiella derjugini*, *Yoldia thzaciaeformis*, *Axinopsida subquadrata* и *Crenella decussata*.

В другой работе К.М. Дерюгина [Дерюгина, Сомова, 1941], общее число биоценозов на шельфе залива Петра Великого почти вдвое меньше. По данным К.Т. Гордеевой [1949] в восточной части залива Петра Великого выше изобаты 50 м выделяются только два сообщества (группировки) донных организмов.

1. *Felaniella usta* + *Scoloplos armiger* + *Olivella fulgurata* — среди желтоватых песков на глубине 15 м. В составе сообщества встречаются двустворчатые моллюски *Felaniella usta*, *Mercenaria stimpsoni*, *Glycymeris yessoensis*, *Siliqua alta*, *Macoma* sp., *Acila insignis*.

2. *Echinarachnius parma* + *Ampliodia rossica* + *Scoloplos armiger* — на глубинах 30–35 м. Двустворчатые моллюски представлены *Peronidia venulosa*, *Cyclocardia* sp., *Liocyma fluctuosa*, *Axinopsida subquadrata* и *Nuculoma* sp.

Глубже 50 м К.Т. Гордеева выделила еще 3 сообщества, в составе которых встречаются моллюски *Serripes groenlandicus*, *Pandora* sp., *Axinopsida subquadrata*, *Yoldia johanni*, *Macoma calcarea*, *Liocyma fluctuosa*, *Verticordia nadina*, *Yoldiella derjugini*.

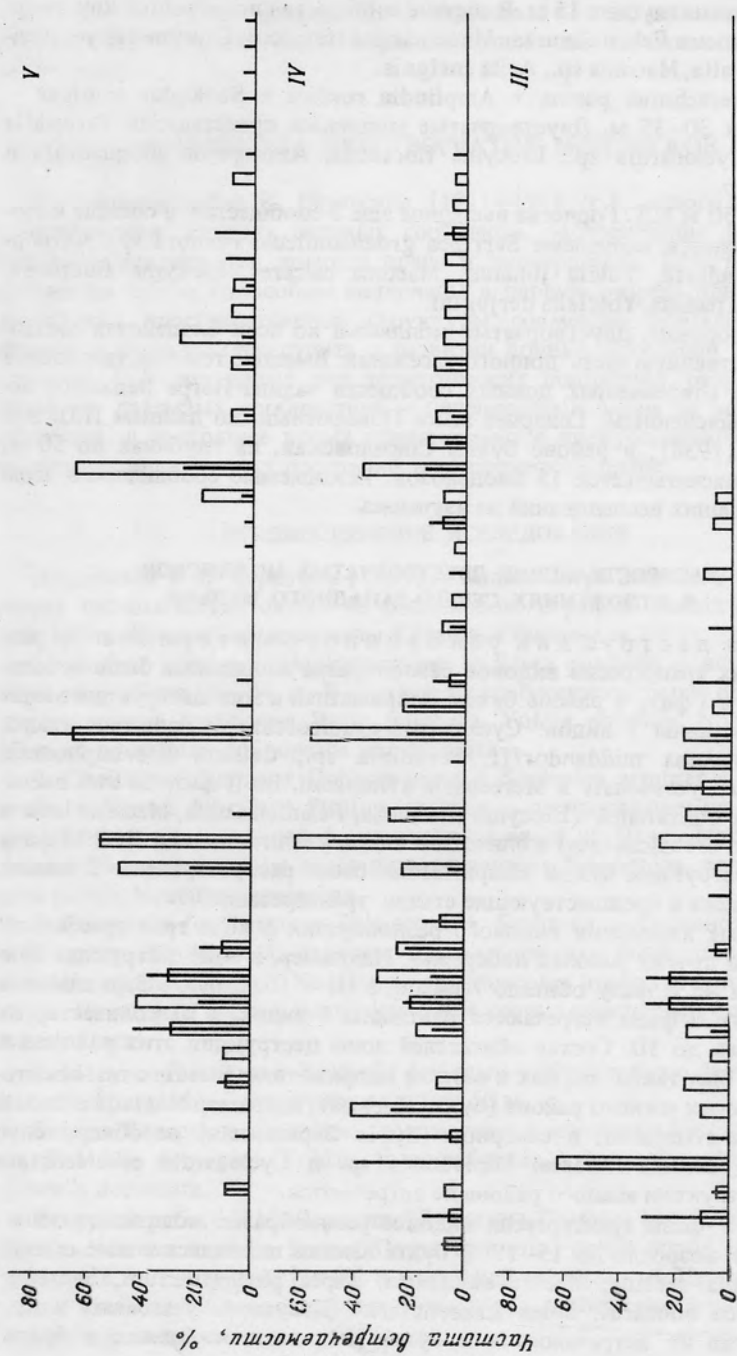
Таким образом, двустворчатые моллюски во всех биоценозах составляют существенную часть донного населения. Вместе с тем действительное количество современных донных сообществ залива Петра Великого остается невыясненным. Севернее мыса Поворотный, по данным Н.П. Анненковой [1938], в районе бухты Соколовская, на глубинах до 50 м, вероятно, насчитывается 15 биоценозов. Ископаемые сообщества в этом районе до наших исследований не изучались.

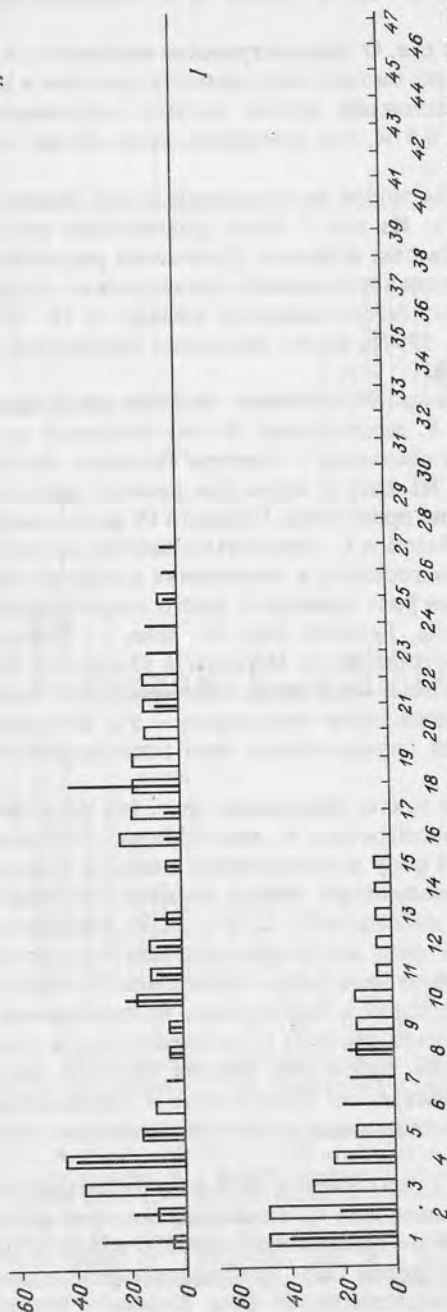
РАСПРОСТРАНЕНИЕ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ В ОТЛОЖЕНИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ШЕЛЬФА

Фа́ция деструкции раковинного материала. На ранних стадиях трансгрессии видовое разнообразие моллюсков было небольшим. Так, в I фазу в районе бухты Неприметная в зоне деструкции встречаются раковины 7 видов: *Cyclocardia paucicostata*, *Pododesmus macrochisma*, *Macoma middendorffi*, *Peronidia* sp., *Callista brevisiphonata*, *Patinopecten yessoensis* и *Mercenaria stimpsoni*. Во II фазу за счет вселения новых обитателей (*Liocyma fluctuosa*, *Felaniella usta*, *Macoma lama* и *Cyclocardia crebricostata*) количество видов увеличилось до II. В III фазу в зоне деструкции бухты Неприметная были распространены 9 видов, встречавшиеся в предшествующие стадии трансгрессии.

Подобные изменения видового разнообразия в ходе трансгрессии отмечены и в других районах побережья. Например, в зоне деструкции бухты Киевка во II фазу обитало 7 видов, в III — 10. В бухте Зеркальная в отложениях II фазы встречаются раковины 5 видов, в III количество их увеличилось до 10. Состав обитателей зоны деструкции этих районов в основном был такой же, как и в бухте Неприметная. Вместе с тем некоторые моллюски южного района (бухта Киевка), например *Nuttalia ezonis* и *Mercenaria stimpsoni*, в северном (бухта Зеркальная) не обнаружены, наоборот, *Macoma calcarea*, *Diplodonta* sp. и *Cyclocardia crebricostata* в зоне деструкции южного района не встречаются.

В IV и V фазы трансгрессии видовое разнообразие моллюсков зоны деструкции возросло до 15–17. В бухте Киевка появились новые обитатели *Macoma sector*, *Macra sulcataria*, *Tapes philippinarum*, *Septifer keenae*, *Arca boucardi*, *Solen krusensterni*, *Glycymeris yessoensis* и др. Большинство их встречалось и в бухте Неприметная. Однако в бухте





Р и с. 15. Встречаемость двусторчатых моллюсков фаций ракушечников и автохтонной аккумуляции в бухте Неприметной на разных этапах последниковой трансгрессии. Римские цифры справа — фазы трансгрессии

a — фашия ракушечников; б — фашия автохтонной аккумуляции. 1 — *Mya* sp.; 2 — *Macoma arnheimi*; 3 — *Cyclocardia paucico-stata*; 4 — *Pododesmus macrochisma*; 5 — *Clinocardium ciliatum*; 6 — *Mactromeris voyi*; 7 — *Macoma middendorffi*; 8 — *Panomya ampla*; 9 — *Mercenaria stimpsoni*; 10 — *Callista brevisiphonata*; 11 — *Pandora pulchella*; 12 — *Thracia* sp.; 13 — *Serripes groenlandicus*; 14 — *Chlamys erythromatus*; 15 — *Patinopecten yessoensis*; 16 — *Liocyma fluctuosa*; 17 — *Macoma lama*; 18 — *Astarte alaskensis*; 19 — *Crenomytilus grayanus*; 20 — *Fenella usta*; 21 — *Yoldia* sp.; 22 — *Cyclocardia crebricostata*; 23 — *Macoma calcaria*; 24 — *Nuttalia petri*; 25 — *Hiatella arctica*; 26 — *Nuculana pernula*; 27 — *Callithaca adamsi*; 28 — *Peronidia* sp.; 29 — *Clinocardium californiense*; 30 — *Cadella tubrica*; 31 — *Cyclocardia incisa*; 32 — *Macoma cf. loveni*; 33 — *Crenella decussata*; 34 — *Nuttalia ezonis*; 35 — *Diplodonta semi-asperoides*; 36 — *Glycymeris yessoensis*; 37 — *Protothaca euglypta*; 38 — *Siliqua alta*; 39 — *Axinopsis subquadrata*; 40 — *Cryptomya busoensis*; 41 — *Anisorbula venusta*; 42 — *Spisula sachalinensis*; 43 — *Macoma sector*; 44 — *Macra sulcata*; 45 — *Acila insignis*; 46 — *Peronidia zyoensis*; 47 — *Chlamys swifti*

Зеркальная в IV и V фазах были распространены моллюски, обитавшие в предшествующие фазы трансгрессии в районе бухт Неприметная и Киевка.

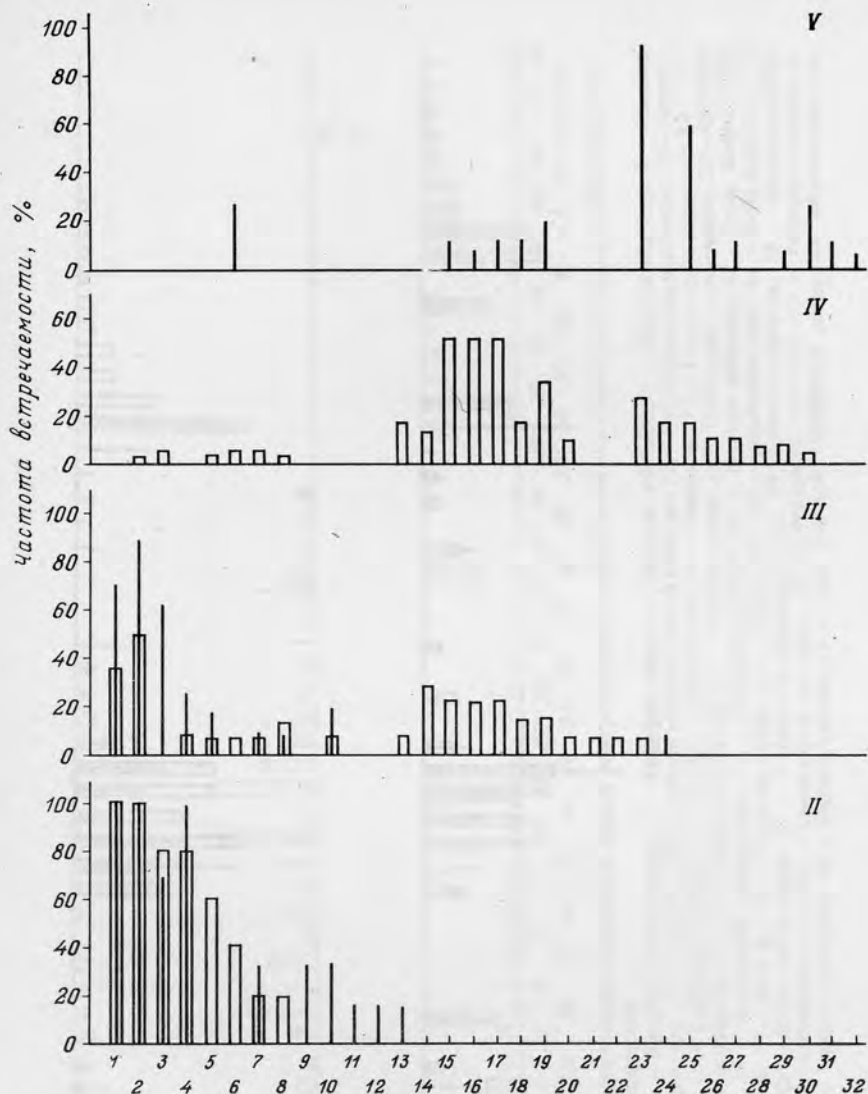
Фац и я р а к у ш е ч н и к о в. О распространении моллюсков в отложениях фации можно судить по частоте встречаемости раковин в пробах одинакового объема. В настоящей работе частота встречаемости подчитывалась в керне длиной 0,6 м, что соответствовало объему около 1000 см³.

В I фазу трансгрессии в зоне волновой аккумуляции бухты Неприметная обитали 13 видов (рис. 15). Из них 9 были сравнительно редкие. Однако у 4 видов — *Mya* sp., *Macoma arnheimi*, *Cyclocardia paucicostata* и *Pododesmus macrochisma* — частота встречаемости превышала ее среднее значение, изменявшееся в районах северо-западного шельфа от 18–20 до 24–28%. По Торсону [Thorson, 1957], такие моллюски называются характерными или доминирующими.

Во II фазу встречаемость *Mya* sp., *M. arnheimi* заметно сократилась, а повысилась у *C. paucicostata*, *P. macrochisma*. В зону волновой аккумуляции вселились также новые обитатели — *Liocuma fluctuosa*, *Macoma lama*, *Astarte alaskensis* и др. В III фазу в структуре донных поселений фации существенных изменений не произошло. Однако в IV фазу доминировавшие ранее *Mya* sp., *M. arnheimi* и *C. paucicostata* заняли подчиненное положение, а раковины *P. macrochisma* в отложениях фации не обнаружены. При этом доминирующая роль перешла к редко встречающимся *Mactromeris voyi*, *Pandora pulchella*, *Felanilla usta*, *M. lama*, *L. fluctuosa* и др. В V фазу возросла распространенность *Mercenaria stimpsoni*, *Patinopecten yessoensis*, *Cadella lubrica* и *Diplodonta semiasperoides*. Таким образом, доминирование у большей части моллюсков — это временное состояние, характерное лишь для определенного типа послеледниковой трансгрессии.

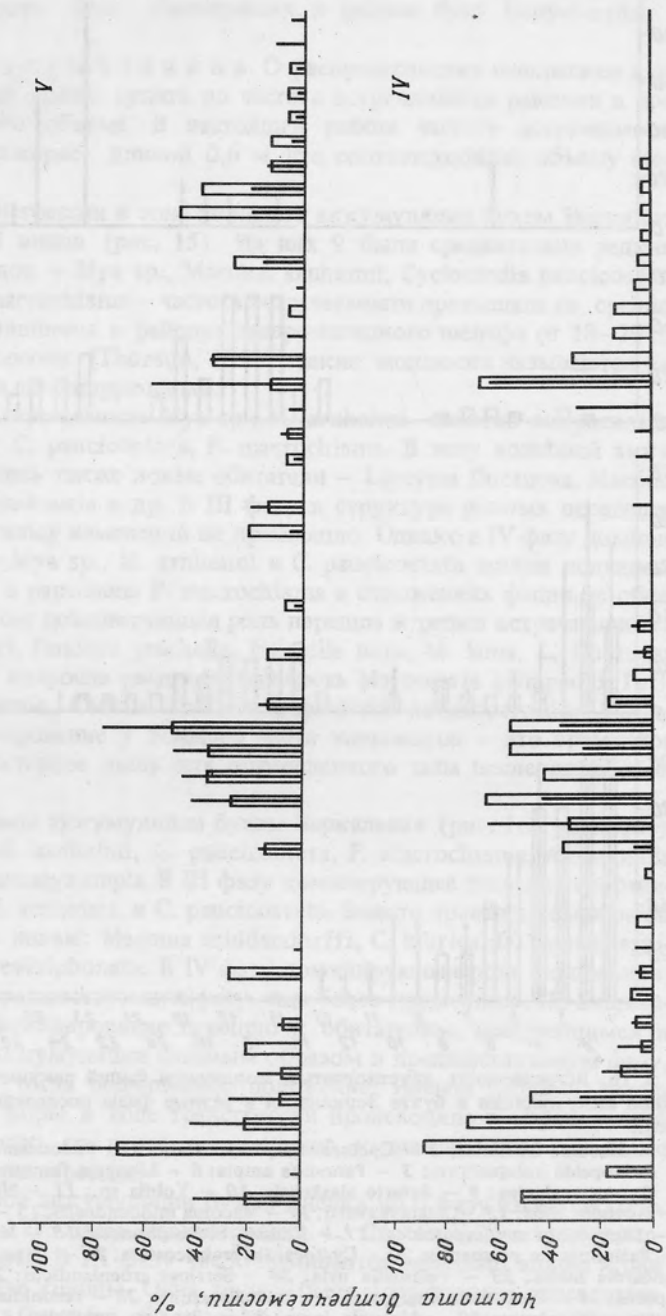
В зоне волновой аккумуляции бухты Зеркальная (рис. 16) во II фазу доминировали *M. arnheimi*, *C. paucicostata*, *P. macrochisma*, *Axinopsida subquadrata* и *Panomya ampla*. В III фазу доминирующее значение сохранилось только у *M. arnheimi* и *C. paucicostata*. Вместо прежних доминантов здесь появились новые: *Macoma middendorffi*, *C. lubrica*, *D. semiasperoides* и *Callista brevisiphonata*. В IV фазу доминирующая роль моллюсков, вселившихся в предшествующую фазу, еще более повысилась. По-видимому, в V фазу доминирование перешло к обитателям, поселившимся в зоне волновой аккумуляции главным образом в предшествующую фазу, но занимавшим тогда подчиненное положение. Иными словами, смена доминирующих форм в ходе трансгрессии происходила в определенной последовательности: от ранее вселившихся к вселившимся на более поздних этапах трансгрессии.

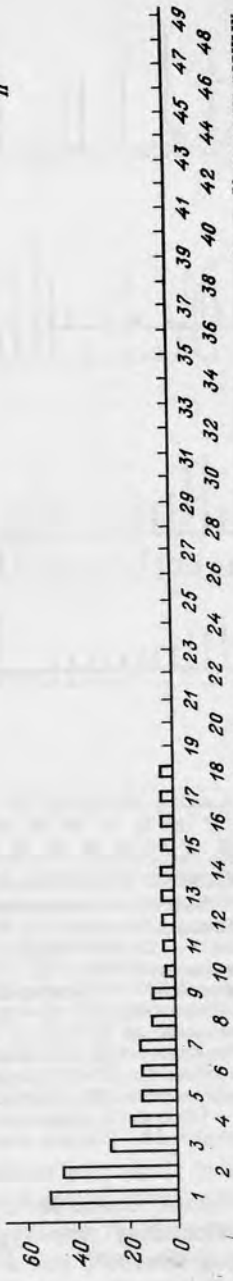
В зоне волновой аккумуляции бухты Киевка во II фазу насчитывалось 18 видов (рис. 17). Здесь доминировали *L. fluctuosa*, *Serripes groenlandicus* и *F. usta*. В III фазу число доминантов возросло вдвое, и они разделились на две группы. Одна группа была представлена ранее доминировавшими *L. fluctuosa*, *S. groenlandicus*, *F. usta*, вторая — вселившимися в данную фазу (*C. brevisiphonata* и *M. stimpsoni*) или занимав-



Р и с. 16. Встречаемость двусторчатых моллюсков фаций ракушечников и автохтонной аккумуляции в бухте Зеркальная в разные фазы послеледниковой трансгрессии

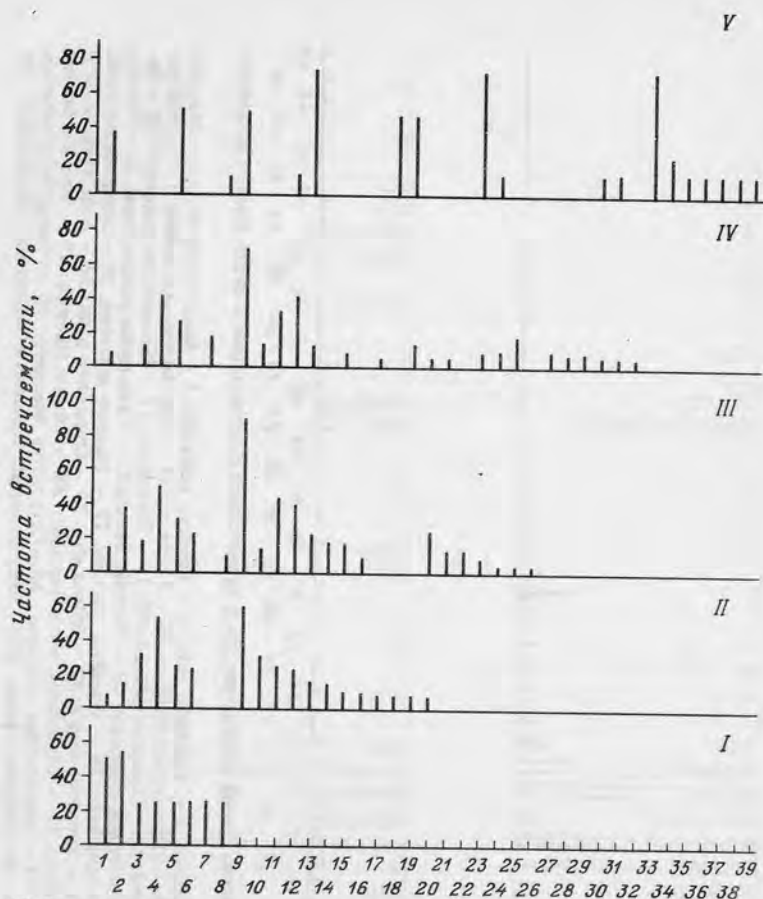
1 — *Macoma arnheimi*; 2 — *Cyclocardia paucicostata*; 3 — *Pododesmus macrochisma*; 4 — *Axinopsida subquadrata*; 5 — *Panomya ampla*; 6 — *Liocyma fluctuosa*; 7 — *Mya* sp.; 8 — *Macoma calcarea*; 9 — *Astarte alaskensis*; 10 — *Yoldia* sp.; 11 — *Nuculana pernula*; 12 — *Nuttalia petri*; 13 — *Chlamys swifti*; 14 — *Macoma middendorffi*; 15 — *Cadella lubrica*; 16 — *Diplodonta semiasperoides*; 17 — *Callista brevisiphonata*; 18 — *Mactromeris voyi*; 19 — *Patinopecten yessoensis*; 20 — *Cyclocardia crebricostata*; 21 — *Astarte borealis*; 22 — *Cyclocardia incisa*; 23 — *Felaniella usta*; 24 — *Serripes groenlandicus*; 25 — *Mercenaria stimpsoni*; 26 — *Protothaca euglypta*; 27 — *Nuttalia ezonis*; 28 — *Peronidia* sp.; 29 — *Clino-cardium californiense*; 30 — *Macoma lama*; 31 — *Pandora pulchella*; 32 — *Thracia* sp. Остальные условные обозначения см. на рис. 15





Р и с. 17. Встречаемость двустворчатых моллюсков фаций ракушечников и автохтонной аккумуляции в бухте Киева на разных этапах послеледниковой трансгрессии

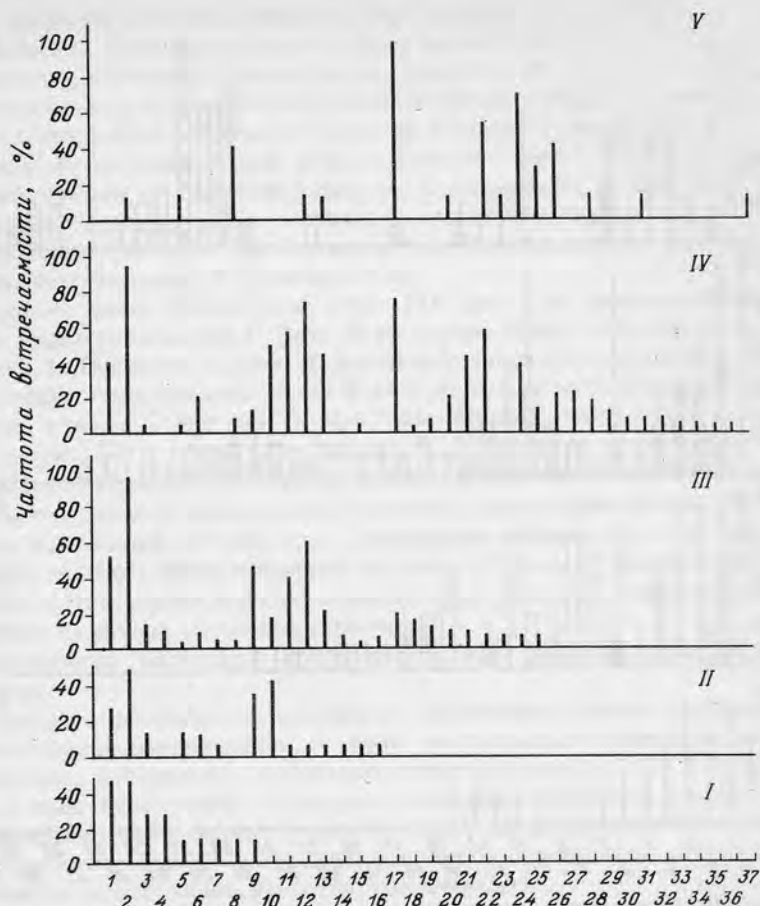
1 — *Lioscuma fluctuosa*; 2 — *Serripes groenlandicus*; 3 — *Felaniella usta*; 4 — *Pandora pulchella*; 5 — *Macromeris voyi*; 6 — *Macoma lama*; 7 — *Peronidia* sp.; 8 — *Macoma* cf. *loventi*; 9 — *Clinocardium ciliatum*; 10 — *Yoldia* sp.; 11 — *Pododesmus macrochisma*; 12 — *Nuttallia petri*; 13 — *Astarte alaskensis*; 14 — *Callithaca adamsi*; 15 — *Macoma middendorffi*; 16 — *Thracia* sp.; 17 — *Patinopecten yessoensis*; 18 — *Callamys dell lubrica*; 19 — *Callista brevisiphonata*; 20 — *Mercenaria stimpsoni*; 21 — *Nuttallia ezonis*; 22 — *Cyclocardia paucicostata*; 23 — *Chlamys swifti*; 24 — *Astarte borealis*; 25 — *Axinopsida subquadrata*; 26 — *Nuculana pernulla*; 27 — *Macoma arnheimi*; 28 — *Solen krusensterni*; 29 — *Clinocardium californiense*; 30 — *Mya* sp.; 31 — *Panomya ampla*; 32 — *Siliqua alta*; 33 — *Crassostrea gigas*; 34 — *Acila insignis*; 35 — *Glycymeris yessoensis*; 36 — *Cyclocardia crebricostata*; 37 — *Diplodonta semiasperoides*; 38 — *Panope japonica*; 39 — *Macoma sector*; 40 — *Cyclocardia incisa*; 41 — *Protothaca euglypta*; 42 — *Crenomytilus grayanus*; 44 — *Cryptomya busoensis*; 45 — *Peronidia zuykoensis*; 46 — *Modiolus difficilis*; 47 — *Mactra sulcata*; 48 — *Septifer keenae*; 49 — *Arca bouscardi*. Остальные условные обозначения см. на рис. 15



Р и с. 18. Встречаемость двусторчатых моллюсков фации автохтонной аккумуляции в бухтах Кита и Валентина на разных этапах послеледниковой трансгрессии

1 — *Mactromeris voyi*; 2 — *Macoma arnheimi*; 3 — *Macoma lama*; 4 — *Yoldia* sp.; 5 — *Pandora pulchella*; 6 — *Mya* sp.; 7 — *Cyclocardia paucicostata*; 8 — *Peronidia* sp.; 9 — *Liocyma fluctuosa*; 10 — *Serripes groenlandicus*; 11 — *Macoma* cf. *loveni*; 12 — *Axinopoda subquadrata*; 13 — *Felaniella usta*; 14 — *Nuculana pernula*; 15 — *Clinocardium ciliatum*; 16 — *Cyclocardia incisa*; 17 — *Callithaca adamsi*; 18 — *Mercenaria stimpsoni*; 19 — *Callista brevisiphonata*; 20 — *Astarte alaskensis*; 21 — *Macoma calcarea*; 22 — *Astarte montagui*; 23 — *Patinopecten yessoensis*; 24 — *Cyclocardia crebricostata*; 25 — *Thracia* sp.; 26 — *Astarte borealis*; 27 — *Crenomytilus grayanus*; 28 — *Anisocorbula venusta*; 29 — *Cryptomya busoensis*; 30 — *Clinocardium californiense*; 31 — *Macoma middendorffi*; 32 — *Panomya ampla*; 33 — *Cadella lubrica*; 34 — *Glycymeris yessoensis*; 35 — *Diplodonta semiasperoides*; 36 — *Macoma sector*; 37 — *Siliqua alta*; 38 — *Nuttalia ezonis*; 39 — *Acila insignis*

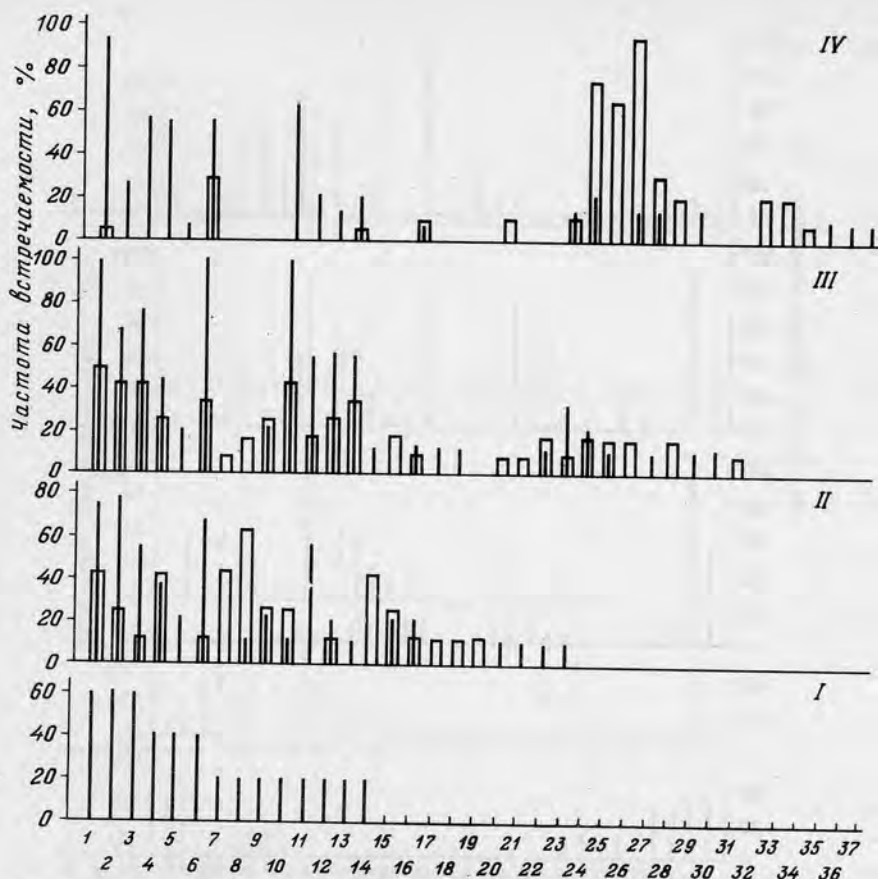
шими в предшествующие этапы трансгрессии подчиненное положение (*Patinopecten yessoensis*). Подобная структура была характерна и для поселений IV фазы, во время которой, как и в предшествующую фазу, доминировали *L. fluctuosa*, *F. usta*, *Pandora pulchella* и *Mactromeris voyi*, составлявшие одну группу. Вторая группа доминантов — это *P. yessoensis*, *C. brevisiphonata*, *M. stimpsoni*, *Cadella lubrica* и др., в третью группу



Р и с. 19. Встречаемость двустворчатых моллюсков фации автохтонной аккумуляции в районе мыса Поворотный на разных этапах последлениковой трансгрессии

1 — *Serripes groenlandicus*; 2 — *Liocyma fluctuosa*; 3 — *Macoma calcarea*; 4 — *Mya* sp.; 5 — *Peronidia* sp.; 6 — *Macoma* cf. *loveni*; 7 — *Panomya ampla*; 8 — *Mercenaria stimpsoni*; 9 — *Clinocardium ciliatum*; 10 — *Yoldia* sp.; 11 — *Macoma lama*; 12 — *Axinopsida subquadrata*; 13 — *Pandora pulchella*; 14 — *Astarte montagui*; 15 — *Hiatella arctica*; 16 — *Macoma arnheimi*; 17 — *Felaniella usta*; 18 — *Nuculana pernula*; 19 — *Nuttalia petri*; 20 — *Mactromeris voyi*; 21 — *Nuttalia ezonis*; 22 — *Patinopecten yessoensis*; 23 — *Crenomytilus grayanus*; 24 — *Cadella lubrica*; 25 — *Thracia* sp.; 26 — *Glycymeris yessoensis*; 27 — *Callista brevisiphonata*; 28 — *Acila insignis*; 29 — *Arca boucardi*; 30 — *Septifer keenae*; 31 — *Astarte borealis*; 32 — *Callithaca adamsi*; 33 — *Protothaca euglypta*; 34 — *Macoma sector*; 35 — *Solen krusensterni*; 36 — *Crassostrea gigas*; 37 — *Anisocorbula venusta*

входили вселившиеся в данную фазу *Acila insignis* и *Glycymeris yessoensis*. Таким образом, в первой группе преобладали доминирующие формы ранних этапов трансгрессии, вторая группа начала формироваться примерно в III фазу, третья — в IV. В V фазу обитатели фации состояли, по-видимому, также из трех групп.



Р и с. 20. Встречаемость двустворчатых моллюсков фаций ракушечников и автохтонной аккумуляции в районе мыса Шкота – мыса Собора на разных этапах последниковой трансгрессии

1 – *Liocyma fluctuosa*; 2 – *Mya* sp.; 3 – *Axinopsida subquadrata*; 4 – *Macoma* cf. *loveni*; 5 – *Macoma calcarea*; 6 – *Mactromeris voyi*; 7 – *Cyclocardia paucicostata*; 8 – *Macoma arnheimi*; 9 – *Pododesmus macrochisma*; 10 – *Serripes groenlandicus*; 11 – *Yoldia* sp.; 12 – *Clinocardium ciliatum*; 13 – *Macoma lama*; 14 – *Astarte alaskensis*; 15 – *Nuculana pernula*; 16 – *Thracia* sp.; 17 – *Nuttalia petri*; 18 – *Astarte montagui*; 19 – *Panomya ampla*; 20 – *Callista brevisiphonata*; 21 – *Hiatella arctica*; 22 – *Macoma middendorffi*; 23 – *Pandora pulchella*; 24 – *Felaniella usta*; 25 – *Patinopecten yessoensis*; 26 – *Cadella lubrica*; 27 – *Mercenaria stimpsoni*; 28 – *Mytilus edulis*; 29 – *Nuttalia petri*; 30 – *Astarte borealis*; 31 – *Peronidia* sp.; 32 – *Nuttalia ezonis*; 33 – *Diplodonta semi-asperoides*; 34 – *Glycymeris yessoensis*; 35 – *Solen krusensterni*; 36 – *Siliqua alta*; 37 – *Musculus* sp. Остальные условные обозначения см. на рис. 15

Фа́ция автохтонной аккумуля́ции. На участках открытого шельфа структура донных поселений этой фации во многом сходна со структурой фации ракушечников (см. рис. 15–17). В районах затопленных долин фациальные условия длительное время были неизменными. Однако доминировавшие здесь моллюски сменялись в ходе трансгрес-

сии в такой же последовательности, как и в районах открытого шельфа. Так, в бухтах Кита и Валентина в I фазу доминировали *S. groenlandicus*, *L. fluctuosa*, *Macoma calcarea* и *Mya* sp. (рис. 18). Во II фазу численность *M. calcarea* и *Mya* sp. сократилась, а вместо них доминирующее положение заняли *Clinocardium ciliatum* и *Yoldia* sp. В III и IV фазы, помимо унаследованных от предшествующей фазы *S. groenlandicus* и *L. fluctuosa*, широкое распространение получили *Yoldia* sp., *A. subquadrata*, *M. lama* и другие моллюски, игравшие ранее в донных поселениях подчиненную роль. Третью группу доминантов образовали виды вселившиеся в III фазу, — *F. usta*, *Nuttalia ezonis*, *P. yessoensis* и др.

В районе мыса Поворотный (рис. 19) одна из групп доминантов начала формироваться во II фазу. В ее составе были *Yoldia* sp., *Pandora pulchella*, *L. fluctuosa*, *Macoma* cf. *loveni* и *A. subquadrata*. В других группах доминантами, вероятно, были *M. stimpsoni*, *C. brevisiphonata*, *P. yessoensis*, а также *C. lubrica* и *G. yessoensis*. В районе мыса Шкота — мыса Собора (рис. 20) в I фазу доминировали *L. fluctuosa*, *Mya* sp., *A. subquadrata*, *Macoma* cf. *loveni* и *Mactromeris voyi*. Доминирующее значение этой группы сохранилось здесь и на последующих этапах трансгрессии. Вторая группа доминантов (*Yoldia* sp., *Clinocardium ciliatum*, *Serripes groenlandicus*, *M. lama*) сформировалась к началу III фазы. В конце послеледниковья в этом районе было, по-видимому, три группы доминантов, унаследованных от разных этапов трансгрессии.

Приведенные материалы позволяют сделать ряд выводов общего характера.

1. Видовое разнообразие моллюсков, обитавших в зонах волновой и гравитационной аккумуляции, в ходе трансгрессии увеличивалось во всех районах побережья и наибольших значений достигало в IV и V фазы.

2. В ходе трансгрессии структура поселений моллюсков изменялась: группы видов, занимавшие на ранних этапах доминирующее положение по численности особей, в последующие фазы становились редкими, а численность редких видов, напротив, увеличивалась.

3. Смена доминирования в ходе трансгрессии проходила постепенно на протяжении 2–3 фаз, без заметной рекурренции встречаемости моллюсков.

4. Видовой состав двустворчатых моллюсков фаций ракушечников и автохтонной аккумуляции во многих случаях одинаков. Распространение некоторых доминировавших форм, например *Liocyma fluctuosa*, *Mactromeris voyi*, *Axinopsida subquadrata* и др., очевидно, зависело от типа донных отложений. Однако для развития моллюсков погребенных заливов и открытых участков шельфа были характерны одни и те же закономерности.

ОСНОВНЫЕ КОНЦЕПЦИИ МОРСКОГО СООБЩЕСТВА

Первые сведения о морских сообществах встречаются в работах Форбса, Дэна, Паккарда, Верила и других натуралистов прошлого века [Allee, 1934]. Однако после известных исследований К. Мёбиуса на устричных банках Северного моря в морской экологии возникли два направления. Сторонники одного из них считают, что члены сообщества функционально

зависят друг от друга и образуют сложные экологические системы — биоценозы [Möbius, 1877, 1883, 1893; Shelford, Towler, 1925; Hedgpeth, 1957; Thorson, 1957, и др.]. Согласно точке зрения представителей другого направления, большинство членов сообщества не имеет тесных функциональных связей, а совместная встречаемость организмов в море обусловлена факторами внешней среды [Lindroth, 1935; McGinitie, 1935; Jones, 1969; Bloome et al., 1972, и др.].

В связи с расхождениями в оценке функциональной роли членов сообщества, определения сообществ различны. Одни авторы под сообществом понимают совокупность всех населяющих данный район организмов [Одум, 1975], другие — систему изолированных популяций, для которых характерны постоянный видовой состав, стабильность и целостность [Макфедьен, 1965]. Морское сообщество (биоценоз), по К.М. Дерюгину [1915], — это комплекс форм, населяющих ту или иную фацию. Соответственно пространственно-временные границы таких подразделений варьируют в широких пределах. Например, Торсон [Thorson, 1957] считал, что число современных типов экосистем Мирового океана не превышает 14–16. По данным А.Н. Голикова [1975], формирование их произошло, вероятно, в позднем плиоцене. Дрисколл и Свенсон [Driscoll, Swanson, 1973] в качестве сообщества рассматривают поселения эпибионтов на пустых раковинах моллюсков, время существования которых в верхней сублиторали ограничено несколькими годами.

Пространственная структура морских сообществ обычно характеризуется непрерывностью и клинальной изменчивостью вблизи границ [Воробьев, 1949; Кусакин, 1976]. Переходы одного сообщества в другое прослеживаются нередко на обширных участках дна и настолько постепенны, что их выделяют в самостоятельные экологические группировки: экоклины, экотоны или ценоклины [Lindroth, 1935]. Существование их связывают с клинальной сменой основных абиотических факторов: температуры, солености, содержания кислорода в придонном слое воды и типа грунта [Jones, 1950; Gage, 1972; Whitlatch, 1977]. С другой стороны, среди морских сообществ не менее распространены экологические подразделения со сравнительно резко выраженными границами. Примерами их являются устричные и мидиевые банки, коралловые рифы, а также некоторые сообщества водорослей каменистых участков литорали и сублиторали [Пропп, 1971; Кусакин и др., 1974; Velimirov et al., 1977]. Клинальные и дискретные сообщества образуют сплошность — континуум, представляющий собой интеграцию более высокого ранга, охватывающую биоту шельфа, континентального склона или обширных равнин абиссали.

Однако такая точка зрения на пространственную структуру шельфа скорее исключение, чем правило. Будуреск [Boudouresque, 1970], изучавший сообщества водорослей на твердых субстратах литорали и верхней сублиторали, считают, что клинальные ("экранирующие") группировки не следует отождествлять с экологическими сообществами ввиду их переходного состава. По его данным, это разрывы биономической сплошности, совпадающие с участками низкой плотности видов и чередующиеся в пространстве с реальными сообществами ("нодумумами"). По Миллсу [Mills, 1969], Стефенсону [Stephenson et al., 1970] и Блому с соавтора-

ми [Bloome et al., 1972], пространственную экосистему шельфа образуют не сообщества, а континуальное распределение донных организмов. Сообщества же представляют собой теоретическую абстракцию, обособленность которой в значительной степени определяется характером изучаемых таксонов и эрудицией исследователя. С их заключением можно согласиться. Во многих работах действительно приводятся обширные списки обнаруженных в пробах организмов без их экологического и биоценотического анализа. В морских экосистемах сосуществуют диатомовые и устричные сообщества [Patrick, 1967; Dame et al., 1977], сообщества коралловых рифов и планктона [Сорокин, 1977], сообщества нематод и рыб [Heip, Decraemer, 1974; Fricke, 1977] и т.п. Взаимная связь этих различных по составу, рангу и внутренней структуре подразделений изучена настолько слабо, что их можно рассматривать как таксономические группировки, элементы континуума или функционально зависимые экологические подразделения, развивающиеся под влиянием естественного отбора [Tansley, 1920; Allee et al., 1949].

Внутреннюю структуру сообщества образуют "вертикальные" (по типу хищник-жертва) и "горизонтальные" (конкурентные) трофические связи. Вертикальная цепь питания состоит из нескольких звеньев. Из них наиболее важные для понимания морского сообщества — микро- и макрофиты или продуценты, составляющие один трофический уровень, микро- и макрофауна беспозвоночных, питающихся растениями или их остатками (детритом) и образующих второй трофический уровень. Третий уровень также составляют беспозвоночные, но ведущие более активный поиск жертвы, например хищные брюхоногие и морские звезды. Четвертый трофический уровень морского донного сообщества образуют крупные хищники, использующие в пищу беспозвоночных. Среди них заметная роль принадлежит рыбам. Таким образом, по этой схеме двустворчатые моллюски относятся ко второму трофическому уровню, следовательно, их количественное и качественное состояние во многом зависит от обитания и характера фито- и зоопланктона как в придонных водах, так и на поверхности осадка, а также от наличия и активности хищников третьего трофического уровня.

Приведенная схема трофической структуры донного сообщества сильно упрощена. Так, по данным Пэйна [Paine, 1966], система хищников третьего трофического уровня состоит, в свою очередь, из нескольких уровней другого порядка. Двустворчатые моллюски служат пищей для многих видов рыб, для моржей, тюленей, птиц, крабов и осьминогов, а в рацион двустворчатых моллюсков входят бактерии и, по-видимому, растворенное органическое вещество. Однако, несмотря на упрощения, роль хищников в морских донных сообществах остается невыясненной. Торсон [Thorson, 1957] не придавал им большого значения. Подобные точки зрения защищаются и в работах [Eltringham, 1971; Woodin, 1974]. Материалы Джексона [Jackson, 1972] свидетельствуют о том, что воздействие хищника на фауну моллюсков мангрового сообщества может быть заметным на глубоких участках побережья и слабыми вблизи литорали. Данные Коннэлла [Connell, 1972] и Пэйна [Paine, 1974], напротив, указывают на довольно существенную роль хищников в сообществах литорали. Широко известны

примеры влияния хищных брюхоногих и морских звезд на марикультуру прибрежных районов, а в литературе по наземным экосистемам нередко упоминается о "катастрофических" последствиях, возникающих при недооценке трофических связей по типу хищник—жертва [Кашкаров, 1938]. Очевидно, ущерб от хищника в морских экологических системах действительно достигает высокого уровня. Однако данные о необратимых изменениях сообществ под действием хищника в большинстве случаев основаны на оценке "коммерческого" ущерба от смерти таких организмов, которые человек хотел бы сохранить или умножить для своих целей. Поэтому оценка влияния хищника на состояние естественного сообщества может отличаться от распространенной и подобные данные требуют тщательного анализа.

Для морских беспозвоночных основная пища — живые ткани растений и животных, а также их мертвые остатки и развивающиеся на них бактерии и микрофиты. В зависимости от происхождения, характера и размера пища или пищевые частицы могут содержаться в виде взвеси в толще воды, залегать на поверхности дна или в слое донных отложений. Соответственно в основу трофических классификаций морских организмов положен тип пищи (зоофаги, фитофаги, сапрофаги) или способ добывания пищи (фильтраторы, соскабливающие поверхность, собиратели детрита, грунтоеды и т.п.). Следовательно, при изучении трофических связей сообщества необходимо различать организмы, потребляющие один и тот же тип пищи, и организмы, обладающие одинаковым способом питания.

По Макфедьену [1965], трофическую структуру сообщества определяют организмы, использующие один и тот же тип пищи. Именно эти животные и составляют "горизонтальные" трофические уровни морского сообщества и должны находиться в конкретных взаимоотношениях, обусловленных ограниченными запасами доступной пищи. Как показывают сравнения биомассы фитопланктона, потока энергии и подсчеты энергетического баланса различных трофических уровней, например сообществ тропической пелагиали, количество фитопланктона не всегда обеспечивает потребности сообщества в пище [Виноградов и др., 1977]. Следовательно, можно предположить, что и в донных сообществах умеренных вод, восполняющих пищевые потребности в значительной степени за счет первичной продукции пелагиали, существует высокий уровень пищевой конкуренции [Peterson, 1977]. Однако большинство донных организмов используют в пищу, помимо фитопланктона и растительного детрита, зоопланктон, бактериальную и грибковую флору. На долю бактерий и грибов, по данным Ю.И. Сорокина [1977], приходится более 60% общего энергетического потока, проходящего через гетеротрофную часть сообщества. Кроме этого, в пищевом балансе морского сообщества участвует растворенное органическое вещество (аминокислоты, углеводы и другие компоненты), которое также восполняет энергетические траты животных одного трофического уровня. По данным А.П. Кузнецова [1976], содержание растительного детрита в тонкозернистых донных отложениях превышает во много раз потребности в нем грунтоедов и собирателей и других членов сообществ умеренных и холодных вод.

Очевидно, доля каждого из пищевых компонентов не стабильна в пространстве и времени и пока еще нет полных сведений о реальных пищевых потребностях различных по трофической структуре морских сообществ. Однако, основываясь и на этом, можно поставить под вопрос структурную аналогию морского и наземного сообществ, отличающихся пищевыми ресурсами и, по-видимому, масштабами конкуренции между организмами одного трофического уровня.

Между типом пищи и способом питания морских животных существует определенная зависимость, возникшая в ходе эволюционного развития. Например, у двустворчатых моллюсков на ранних этапах был один способ питания [Purchon, 1968]. Затем, по мере расширения их ареала и появления новых источников пищи, от первоначальных отделились еще две группы, обладающие разными способами питания. Таким образом, двустворчатые моллюски современных сообществ добывают пищу тремя способами: путем отбора пищевых частиц из слоя грунта, с поверхности грунта и отфильтровыванием взвешенных частиц из водной толщи. Подобная пищевая специализация встречается и у других беспозвоночных. Считается, что большинство донных беспозвоночных имеют "один способ добывания пищи из какого-либо одного ее источника" [Кузнецов, 1976].

Пищевая специализация у морских беспозвоночных — давно известный факт. Однако ее значение для понимания трофической структуры сообщества впервые было показано Е.П. Турпаевой [1953, 1954]. По ее данным, а также по данным других исследователей, придерживающихся трофологической концепции сообщества [Савилов, 1961; Соколова, 1977; Кузнецов, Нейман, 1977, и др.], морской биоценоз состоит из 1–2 доминирующих и нескольких подчиненных видов. Доминанты по весу или плотности их поселения на рассматриваемом участке дна доминируют и по способу питания, поскольку они представлены обычно 1–2 видами. Сообщества такого типа удобны для картирования, так как границы их проходят по распространению доминантов. Однако свойство доминирования, например по биомассе, даже на сравнительно небольшой площади дна у 1–2 видов варьирует в широких пределах. Поэтому в качестве рабочей единицы используется более крупное "надбиоценотическое" подразделение — трофическая зона, определяемая по распространению доминирующего способа питания. Такой подход позволяет делить донное население шельфа на 2–4 трофических зоны, которые носят названия: зона биоценозов неподвижных сестонофагов, зона биоценозов подвижных сестонофагов и т.д. Трофические зоны закономерно сменяют друг друга по глубинам в зависимости от факторов, определяющих условия питания [Кузнецов, 1976]. Следовательно, фактором интеграции в данном случае являются условия питания и одинаковый способ добывания пищи.

Трофическая концепция морского сообщества в настоящее время получила широкое распространение. Ряд исследователей [Chassé et al., 1977; Mountford et al., 1977; Whitlatch, 1977, и др.], сравнивавших характер распределения трофических группировок на различных субстратах, считают, что сообщества бентоса более точно опознаются и раз-

граничиваются не по их составу, а по типу грунта. Однако сопоставление сообществ разных типов грунта, определяющего условия питания, показало, что доля общих видов составляет не менее 40% [Peterson, 1977], а причины доминирования того или иного вида или его отсутствие в аналогичных условиях питания соседних участков дна в большинстве случаев трудно объяснимы. Так же трудно объяснима с позиций трофологической концепции и пространственная смена доминирующих видов на участке шельфа, характеризующихся однообразными грунтами и слабо изменяющимися на протяжении года гидрологическими условиями [Pearson, 1970; Gage, 1972].

Помимо "вертикальных" и "горизонтальных" трофических связей, внутреннюю структуру морского сообщества образуют доминирующие (характерные) и подчиненные (второстепенные) виды. При этом одни исследователи [Grassle, Grassle, 1974] считают, что доминирование или подчиненность являются свойствами вида, его генотипической характеристикой, выражающейся в способности "колонизировать" экологическое пространство. Другие [Thorson, 1957] полагают, что доминирование и подчиненность целиком определяются биоценотическими взаимоотношениями, сохраняющимися на неизменном уровне в пределах сообщества. Следовательно, границы сообщества в одних случаях совпадают с границами оптимального состояния популяции, в других — с распространением доминантов биоценоза, выделяемых по величине биомассы или числу особей в пробе. Вместе с тем известны донные поселения беспозвоночных без явного относительного доминирования одних организмов над другими. Таковы сообщества песков и илов тропического шельфа. Торсон [Thorson, 1957] объяснял их отличие от сообществ умеренных вод высоким уровнем метаболизма и соответственно короткой продолжительностью жизни большинства членов сообщества, влияющих на стабильность экосистемы. С точки зрения Фейджера [Fager, 1963], лучшей характеристикой сообщества такого типа служит не масса животных и не число особей, а частота совместной встречаемости организмов. Иными словами, степень доминирования можно выявить здесь путем варьирования методических приемов обработки собранного материала. По данным Макнаughtона и Вульфа [McNaughton, Wolf, 1970], тропические экосистемы действительно состоят из организмов с относительно низким уровнем доминирования, что связано с видовым разнообразием тех пространственных подразделений, которые мы отождествляем с типовыми сообществами. По другим данным [Pianka, 1966], слабые отличия доминантов от подчиненных видов в тропических сообществах объясняются резкой пространственной гетерогенностью донного населения, сложностью трофических связей в сообществах и обилием хищников, поддерживающих численность жертв примерно на одинаковом уровне. Таким образом, наши представления о роли доминирования как свойстве морского сообщества противоречивы. Возможно, это не облигатная особенность экосистемы, а простое обилие, которому мы приписываем мнимое функциональное значение.

Это далеко не полный обзор кощепций морского сообщества. При изучении морской биоты нередко используется энергетический [Голи-

ков, Скарлато, 1978], трофодинамический, статистический, сукцессионный и другие подходы [Несис, 1977]. Их большое число свидетельствует как о сложности той многокомпонентной системы, которую мы называем сообществом, так и о ее слабой изученности, позволяющей и сегодня понятие "сообщество" считать этикеткой к рабочей гипотезе [Макфедьен, 1965].

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ В СВЕТЕ ОСНОВНЫХ КОНЦЕПЦИЙ СООБЩЕСТВА

Двустворчатые моллюски современных морей — одна из наиболее распространенных групп животных шельфа, доминирующая в донных сообществах бореальных морей. Раковины моллюсков почти полностью сохраняются в ископаемом состоянии, в известных пределах по ним можно судить не только о жизни сообщества на протяжении длительного времени, но и о развитии донной фауны в целом. Наш метод сбора материала не имеет принципиальных отличий от методов сбора как ископаемого, так и "живого" материала, используемого при изучении донных сообществ шельфа. Следовательно, палеосообщества по данным бурения вполне сопоставимы с современными сообществами, которые обычно изучаются по материалам опробования при помощи дночерпателя, трала или акваланга.

Согласно биоценотической концепции, морские организмы образуют сообщества, или биоценозы [Möbius, 1877]. Эта совокупность, как заметил Л.А. Зенкевич [1951], по целостности хотя и не тождественна структуре организма, но от простой суммы составляющих элементов отличается некоторыми характерными свойствами. По Макфедьену [1965], такими свойствами могут быть: а) повторяющиеся в пространстве и времени сочетания одних и тех же групп животных, б) наличие определенной системы взаимосвязанных организмов и в) тенденции к динамической стабильности, т.е. к восстановлению первоначальной структуры в случае ее нарушения внешними факторами. Следовательно, биоценоз — это сложная и устойчивая в пространстве и времени саморегулирующаяся система взаимосвязанных организмов.

Многочисленные данные по разным районам Мирового океана показывают, что такие системы как будто существуют [Hedgpeth, 1957; Thorson, 1957; Одум, 1975, и др.]. Однако характеризуются ли они приведенными выше свойствами?

Сходные комбинации видов встречаются в сходных условиях. Например, распространенная в илах залива Восток Японского моря группа видов моллюсков (*Theora lubrica*, *Raeta puchella*, *Nuculoma* sp., *Callithaca adamsi*, *Macoma orientalis* и др.) встречается почти в том же составе в илах Амурского и Уссурийского заливов, в заливе Посьета [Скарлато и др., 1967], а также в многочисленных бухтах Японии [Habe, 1956]. В кутовой части бухт и заливов, где соленость понижена, ассоциация *T. lubrica*, *R. pulchella* сменяется *Macoma incongrua*, *T. lubrica* и *Musculista senhousia*. Другая группа моллюсков (*Felaniella usta*, *Mercenaria stimpsoni*, *Glycymeris yessoensis*), выделенная на шельфе залива Петра

Великого К.Т. Гордеевой [1949], распространена и к северу от мыса Поворотный и встречается здесь в ископаемом сообществе *Felaniella usta* [Евсеев, 1971б]. Группа видов из алевроитовых отложений погребенных заливов (*Liocyma fluctuosa*, *Serripes groenlandicus*, *Mya* sp., *Macoma* cf. *loveni*, *Axinopsida subquadrata* и др.) образует устойчивую ассоциацию, сохраняющуюся на протяжении нескольких фаз трансгрессии. Для песчаных отложений открытого шельфа характерна ассоциация *Macoma arnheimi*, *Pododesmus macrochisma*, *Cyclocardia raucicostata*. Некоторые элементы этой ассоциации известны и среди современных биоценозов Охотского моря [Залесская, 1969]. Таким образом, повторяющиеся ассоциации видов действительно являются неотъемлемой чертой морских донных сообществ.

В морской экологии под структурой сообщества в большинстве случаев подразумевается не распределение различных жизненных форм, а количественные соотношения распространенных видов. Поэтому наиболее важными показателями сообщества считаются масса животных, плотность их поселения и частота встречаемости. С помощью этих показателей элементы сообщества подразделяются на доминирующие и подчиненные или на характерны и зависимые [Petersen, 1914; Thorson, 1957; Jones, 1969].

При изучении структуры ископаемых сообществ большее значение имеет частота встречаемости, поскольку плотность захоронения зависит от скорости осадконакопления. Выделенные по частоте доминанты характерны для всех ассоциаций северо-западного шельфа. При этом число доминирующих форм, как правило, не превышает 7–9 или 40–60% всего видового состава сообщества.

В ходе трансгрессии это соотношение почти не изменяется, что, вероятно, может указывать не только на определенную структуру ископаемых сообществ, но и на ее устойчивость на протяжении некоторых этапов трансгрессии.

По нашим наблюдениям, наиболее существенное влияние на численность двустворчатых моллюсков оказывают хищные гастроподы. Подсчет раковин, просверленных *Tectonatica janthostoma*, показывает, что в ископаемых популяциях пресс хищника изменялся в широких пределах (рис. 21). Так, в некоторых пробах зоны аккумуляции в районе мыса Шкота — мыса Собора число просверленных раковин составляло 45–55%, а у мыса Поворотный — 32–36%. В среднем число просверленных раковин — около 20%. Сходные цифры получены для современных моллюсков Багамских островов [Craig, 1967]. Таким образом, поселения двустворчатых моллюсков, вероятно, можно рассматривать как систему взаимозависимых компонентов с определенной структурой доминантов и подчиненных видов.

Развитие поселений происходит на фоне флюктуаций различной амплитуды. В тех случаях, когда такие флюктуации существенно изменяют первоначальную структуру поселений, а затем эта структура вновь восстанавливается, это свидетельствует о динамической стабильности, т.е. таком качестве системы, которого нет у простой совокупности особей.

Общеизвестны примеры восстановления наземных сообществ после пожаров, половодий, интенсивной пастбы и действия других факторов.

Наши материалы свидетельствуют лишь о том, что в ходе трансгрессии донные сообщества непрерывно изменялись: происходила смена доминантов, вселялись новые элементы, сокращалась численность некоторых видов и т.д. Однако заметные флюктуации, после которых система возвращалась бы в исходное состояние, не происходили. Более того, рекуррентные виды в сообществах настолько редки, что, как правило, не достигают уровня самых малочисленных доминантов. Остается неизвестным, затрагивали ли эти флюктуации структуру сообщества или вызывали изменения только в рамках популяций. Если о стабильности судить по числу доминантов, унаследованных от сообществ предшествующей фазы трансгрессии, то можно заметить, что наименее стабильны ассоциации зоны ракушечников. Среднее число унаследованных доминантов равно 49%, тогда как в ассоциациях аккумулятивной зоны — 64%. В ходе трансгрессии у сообществ аккумулятивной зоны постоянно сохранялось устойчивое ядро доминантов, а новые элементы в основном вселялись в зону ракушечников.

Итак, приведенные данные о совместной встречаемости двусторчатых моллюсков на северо-западном шельфе, о структурности их поселений и стабильности ассоциаций свидетельствуют о том, что эти сообщества как будто являются биоценозами, широко распространенными не только в Японском море, но и за его пределами. Аналоги некоторых япономорских сообществ прослеживаются на тихоокеанском шельфе Камчатки и в южной части Берингова моря [Кузнецов, 1963], а доминирующие виды *Liosoma fluctuosa* и *Serripes groenlandicus* отмечены на шельфе Чукотского моря [Горбунов, 1952]. Однако видовой состав этих сообществ заметно отличается от япономорских. Торсон [Thorson, 1957] назвал такие неполные аналоги параллельными сообществами. По его представлениям параллельные сообщества можно сравнивать с 10–12 типовыми сообществами, образующими мировую систему морских биоценозов. Например, япономорскому сообществу *Liosoma fluctuosa*..., выделенному К.М. Дерюгиным и Н.К. Сомовой [1941], соответствует, по Торсону, сообщество с таким же названием, но с иным составом видов в западном секторе Арктики и в Северной Атлантике. Эти факты, по его представлениям, подтверждают высокую пространственную стабильность структуры шельфовых сообществ.

Другая концепция сообщества, получившая название индивидуалистической, впервые была сформулирована Л.Г. Раменским и Глизоном [Boudouresque, 1970]. По их представлениям [Gleason, 1939], сообщества состоят из независимых друг от друга элементов, совместная встречаемость которых обусловлена сходными физиологическими требованиями особей разных видов. По Глизону, развитие сообществ находится главным образом под контролем факторов внешней среды. Исследователи морской донной фауны Линдрот [Lindroth, 1935] и Стефенс [Stephens, 1933] также пришли к выводу, что распределение животных в большей степени зависит от абиотических факторов, чем от наличия организованной системы. Этим авторам не удалось выделить

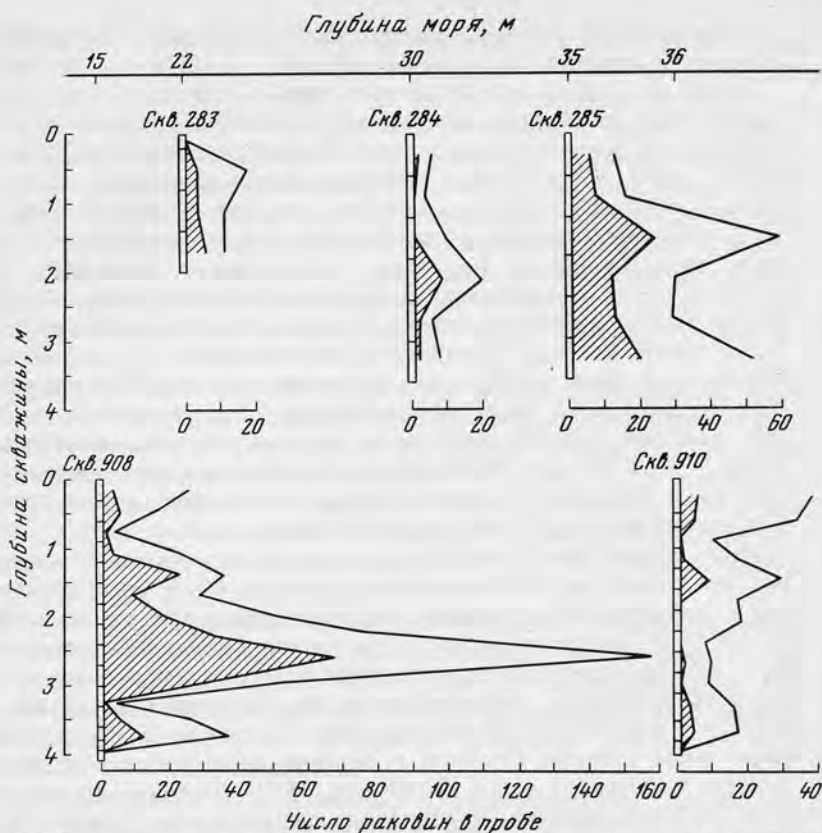
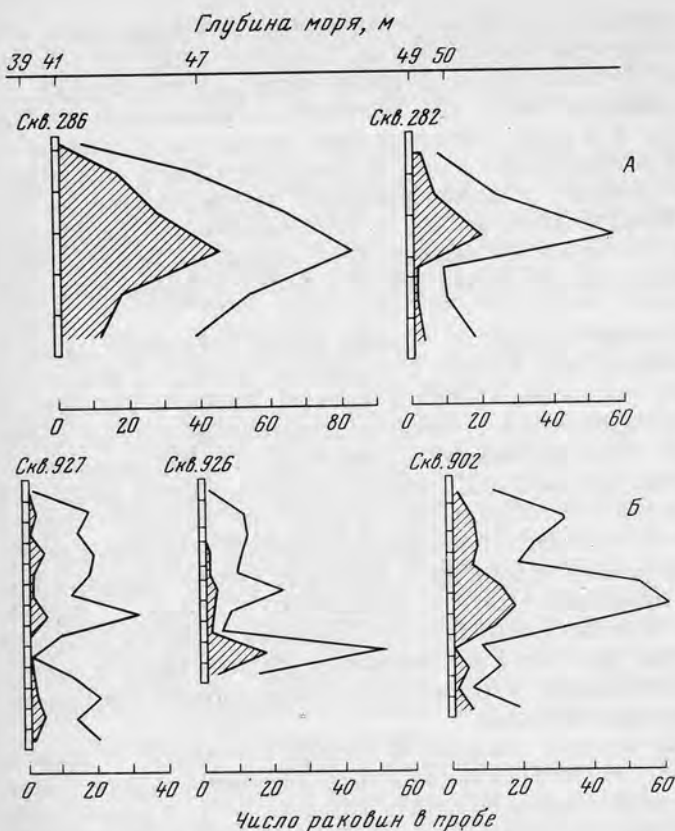


Рис. 21. Соотношение целых раковин двусторчатых моллюсков и просверленных хищными брюхоногими (заштрихованные участки) в отложениях фации автохтонной аккумуляции районов мыса Шотка — мыса Собора (А) и мыса Поворотный (Б)

сообщества. Другие исследователи [Molander, 1928; Spärck, 1935; Clements, Shelford, 1939; Jones, 1950] утверждали, что сообщества на шельфе существуют, но их состав и структура зависят от температуры, солености и типа грунта. Рассмотрим влияние этих факторов на современные шельфовые сообщества двусторчатых моллюсков.

Многие двусторчатые моллюски встречаются среди определенных типов донных отложений. Так, мидия *Crenomytilus grayanus* образует плотные поселения (друзы) на валунах, галечниках и коренных породах прибрежной зоны. Вместе с ними здесь обитают *Modiolus difficilis*, *Arca boucardi*, *Septifer keenae*, *Mytilus edulis*. На участках побережья, сложенных крупнозернистыми песками с гравием, моллюски нередко представлены *Cadella lubrica*, *Anisocorbula venusta* и *Entodesma naviculoides*. На среднезернистых песках многочисленны *Felaniella usta*, *Glycymeris yessoensis*, *Macra sulcataria*, *Spisula sachalinensis*, *Nuttalia ezonis*, *Callista brevisiphonata* и др. Среди мелкозернистых песков и алев-



ристов обнаружены *Liocyma fluctuosa*, *Axinopsida subguadrata*, *Serripes groenlandicus*, *Clinocardium ciliatum*. В глинистых илах встречаются *Macoma orientalis*, *Callithaca adamsi*, *Theora lubrica*, *Raeta pulchella* и другие моллюски. Подобная дифференциация по типам грунта наблюдается и у двустворчатых моллюсков других морей [Невеская, 1965; Craig, Jones, 1966]. Торсон [Thorson, 1957] считает, что она вызвана способностью личинки выбирать для поселения определенный тип субстрата. Данные Йонга [Yonge, 1949] показывают, что взрослые моллюски также могут проявлять избирательность к грунту, поскольку они предпочитают собирать пищевые частицы определенного размера, а это, в свою очередь, зависит от типа донных отложений. Таким образом, моллюски со сходными пищевыми требованиями могут образовывать скопления в местах распространения грунта с определенными седиментологическими качествами. А.И. Савилов [1961] пришел к выводу, что именно такого типа сообщества характерны для шельфа Охотского моря.

Обычно в качестве примера влияния солености на распределение донной фауны приводятся моллюски Балтийского моря [Зенкевич, 1951].

На разных глубинах и различных типах донных отложений здесь распространено сообщество *Macoma baltica*, в составе которого 3–5 видов моллюсков [Petersen, 1914]. В южной части пролива Каттегат, где соленость увеличивается до 15–20%, количество двустворчатых моллюсков возрастает в 2–3 раза. В северной части пролива в условиях солености, близкой к нормальной морской, появляется новое сообщество *Echinocardium cordatum* с доминирующими двустворчатыми моллюсками *Tellina fabula* и *Venus gallina*, не встречающимися в Балтийском море. В проливе Скагеррак и Северном море сообщество *Macoma baltica* встречается только вблизи устьев рек и в бухтах с пониженной соленостью.

В Японском море сообщество *Macoma baltica* встречается также в кутовых участках заливов и бухт. В его составе здесь 3–5 видов моллюсков (*Aloidis amurensis*, *Corbicula japonica*, *Batillaria cumingii* и *Assimineia lutea*), а соленость в местах распространения обычно не превышает 10–12%. При увеличении солености до 18–20% доминируют *Macoma incongrua*, *Mya japonica*, *Crassostrea gigas*, *Macoma yantaiensis* и *Laternula limicola*. В более открытых центральных участках заливов и бухт с соленостью от 25 до 32‰ преобладают *Macoma orientalis*, *Callithaca adamsi*, *Tapes philippinarum* и др. В некоторых районах Дальнего Востока этот ряд прослеживается и у ископаемых сообществ [Евсеев, 1971б]. Таким образом, при постепенном снижении солености в сторону берега сообщества двустворчатых моллюсков располагаются в определенной последовательности, в соответствии с физиологическими возможностями составляющих их видов.

Температурные условия обитания на шельфе изменяются от широты к широте. Именно это обстоятельство и было положено в основу географической зональности Мирового океана [Екман, 1953]. В соответствии с широтной сменой температурных условий находится и распространение моллюсков. Так, в их поселениях на шельфе высокобореальной подзоны дальневосточных морей, южная граница которой проходит по Татарскому проливу, заливу Терпения (восточное побережье о-ва Сахалина) и Южно-Курильскому мелководью, преобладают обитатели холодных вод [Скарлато, 1960, 1974]. Ареалы ряда видов этой подзоны (*Acila beringiana*, *Arvella manshurica*, *Musculus filatovae*, *Astarte multicostrata* и др.), несмотря на отсутствие физических преград для их расселения в прошлом, не выходят за пределы указанной границы, что может свидетельствовать об ограничивающем действии аустральных температурных условий соседней низкобореальной подзоны. В свою очередь, характерные виды низкобореальной подзоны (например, *Patinopecten yessoensis*, *Chlamys swifti*, *Felaniella usta*, *Mercenaria stimpsoni*, *Callithaca adamsi*, *Spisula sachalinensis* и др.) в настоящее время также не распространяются к северу от этой границы и к югу от другой, которая на континентальном шельфе проходит по Восточно-Корейскому заливу, а на островном — по заливу Тояма [Скарлато, 1960]. Вместе с тем во время вюрмского похолодания, когда температурные условия на шельфе южной части Японского моря были такие же, как сейчас в низкобореальной подзоне, холодноводные и низкобореальные моллюски

распространялись до Корейского пролива [Habe, Kosuge, 1970]. В настоящее же время на этих участках шельфа встречаются лишь пустые раковины холодноводных и низкобореальных моллюсков [Habe, Kosuge, 1967].

Температурные условия обитания на шельфе изменяются также и с глубиной. В сообществах верхних зон обычно преобладают теплолюбивые элементы, в нижних зонах доминирующая роль принадлежит холоднолюбивым видам. Примером вертикального расселения может служить фауна двустворчатых моллюсков залива Посёта Японского моря. Здесь теплолюбивые субтропические моллюски [Голиков, Скарлато, 1967] обитают в основном не глубже 10 м, а около 76% от их общей численности встречается выше 5 м. Глубже преобладают обитатели умеренных вод. Граница их распространения проходит на 25–30 м. Придонные воды этой зоны характеризуются меньшими амплитудами температурных колебаний. Ниже 25–30 м и в зоне стабильных низких температур преобладают сообщества холодноводных моллюсков.

Подобная вертикальная структура донных поселений была обнаружена и на шельфе залива Петра Великого [Дерюгин, 1939; Дерюгин, Сомова, 1941]. Здесь двустворчатые моллюски вместе с другими группами макробентоса образуют несколько биоценозов, сменяющих друг друга на определенных батиметрических уровнях подводного склона. К северу от мыса Поворотный батиметрические горизонты шельфа также отличаются донными группировками моллюсков [Линдберг, 1938]. Следовательно, температурные условия могут оказывать заметное влияние на состав донных сообществ шельфа.

Итак, структура, состав и характер сообществ двустворчатых моллюсков зависят от целого ряда факторов: от активности хищников, величины солёности морской воды, типа субстрата и температурных условий обитания. Этот ряд можно было бы продолжить и привести примеры воздействия гидродинамических особенностей придонных вод, степени насыщенности их кислородом и т.д. Однако это не означает, что мы можем предсказывать распространение конкретных сообществ, их состав, структуру и пути развития в условиях возрастающей хозяйственной деятельности человека. Действие факторов может быть локальным на протяжении ограниченного отрезка времени или, напротив, длительным и универсальным, а сами факторы различаться амплитудой и избирательностью по отношению к обитателям шельфа. Поэтому вернемся еще раз к тем аргументам, которые положены в основу биоценотической и индивидуалистической концепции сообщества.

По Торсону [Thorson, 1955, 1957], в пользу существования морских биоценозов свидетельствуют: а) повторяющиеся сочетания определенных типов животных и б) параллельные сообщества на сходном субстрате. Естественно, что ни один из этих аргументов не указывает прямо на наличие биоценотических связей между членами сообщества. Так, повторяющиеся ассоциации можно объяснять не экологической организацией, а совпадением толерантных зон отдельных массовых видов в пределах рассматриваемого участка. Однако характер субстрата, по-видимому, играет немаловажную роль в экологии донных организмов.

Таблица 4

Распространение раковин доминирующих двустворчатых моллюсков
залива Восток в двух типах донных отложений

Вид	Частота встречаемости, %		Вид	Частота встречаемости, %	
	глинистые илы (54 пробы)	среднезернистые пески (101 проба)		глинистые илы (54 пробы)	среднезернистые пески (101 проба)
<i>Macoma orientalis</i>	82	1	<i>Acila insignis</i>	42	37
<i>Raeta pulchella</i>	55	2	<i>Crassostrea gigas</i>	22	30
<i>Nuculoma</i> sp.	29	3	<i>Patinopecten yes-soensis</i>	22	46
<i>Callithaca adamsi</i>	94	14	<i>Yoldia notabile</i>	20	63
<i>Mya japonica</i>	30	18	<i>Siliqua alta</i>	5	16
<i>Serripes groenlandicus</i>	27	10	<i>Mercenaria stimpsoni</i>	4	40
<i>Axinopsida subquadrata</i>	29	13	<i>Felaniella usta</i>	4	60
<i>Liocyma fluctuosa</i>	29	26	<i>Macoma lama</i>	2	18
			<i>Solen krusensterni</i>	0	20

Двустворчатые моллюски северо-западного шельфа по их встречаемости на определенном типе донных отложений делятся на следующие группы: а) обитатели "твердых" субстратов (эпибионты подводных скал, валунов и галечных грунтов), б) обитатели органогенных субстратов (в основном эпибионты фитали), в) обитатели песков и г) алевритов-илов (зарывающиеся формы). Подобная эколого-фациальная градация общеизвестна и встречается у многих донных беспозвоночных [Зернов, 1913; Дерюгин, 1915; Jones, 1950; Невеская, 1965]. Иными словами, субстрат для целого ряда групп бентоса, включая двустворчатых моллюсков, — фактор, способствующий формированию определенной ассоциации видов. Члены этой ассоциации, нередко приравняваемой к биоценозу, характеризуются одинаковым способом питания, конкурируют между собой за пищу [Peterson, 1977], а сами ассоциации (биоценозы) стабильны в пространстве и времени [Кузнецов, 1976].

Вместе с тем, как показывают наши данные, субстрат не является самым важным фактором образования донных поселений моллюсков. Так, в заливе Восток (табл. 4), где глинистые илы непосредственно граничат со среднезернистыми песками, из 17 доминирующих видов двустворчатых моллюсков 4 встречаются главным образом среди илов, 6 распространены на песках, а моллюски 7 видов одинаково часто встречаются среди илов и песков. Аналогичные соотношения характерны и для всей фауны двустворчатых моллюсков залива. Из 84 собранных здесь видов [Евсеев, 1975а] обитатели илов составляют 10%, обитатели песков — 21, эпибионты подводных скал, валунов, галечных отложений и водорослей — 25%. У остальных моллюсков, составляющих 40-

44%, связь с определенным типом субстрата слабо выражена. Если учесть, что границы выделенных экофациальных групп условны (см. табл. 4), а ряд видов, отнесенных к обитателям одного субстрата (например, *Crassostrea gigas*, *Crenomytilus grayanus*, *C. coruscus*, *Modiolus diffilis*, *Musculista senhousia* и др.), часто образуют поселения на пустых раковинах или их обломках, залегающих на поверхности другого субстрата (здесь же они и захороняются), то число видов, распространенных на определенном типе субстрата, уменьшится до 30–35%. Очевидно, различать сообщества с таким высоким количеством общих видов довольно трудно. В качестве примера можно привести почти одинаковые видовые ассоциации моллюсков галечно-песчаных отложений бухты Неприметная и песчано-алевритовых отложений бухт Кита и Валентина (см. рис. 15 и 18).

Сообщества субстратов, как показали наблюдения за состоянием современного бентоса шельфа [Кузнецов, 1976; Whitlatch, 1977, и др.], в котором доминирующая роль принадлежит, как правило, двустворчатым моллюскам, возможно, стабильны в пространстве и времени. Однако их стабильность ограничена акваториями со сходным температурным и гидрохимическим режимом. Например, сообщество моллюсков (*Macoma incongrua*, *M. baltica*, *Aloidis amurensis*, *Corbicula japonica* и др.), встречающиеся среди илов кутовых участков залива Восток, где соленость придонных вод колеблется на протяжении года с амплитудой до 10–15%, отличается по составу от сообществ центральной части залива (*Callithaca adamsi*, *Macoma orientalis*, *Raeta pulchella*, *Theora lubrica* и др.), для которой характерна постоянная соленость, близкая к нормальной [Степанов, 1976]. Различен и состав моллюсков сообществ песков с нормальной соленостью, если эти участки расположены в районах побережья с разным температурным режимом. Например, на песках бухты Зеркальная (см. рис. 16 и 2) отсутствуют *Glycymeris yessoensis*, *Macra sulcataria*, *Saxidomus purpuratus* и другие обычные виды залива Петра Великого. Еще более заметны различия современных и ископаемых сообществ моллюсков таких участков побережья, где на протяжении длительного времени формировались донные отложения одного и того же типа (например, бухта Неприметная, рис. 15). Это несходство состава и структуры сообществ одного типа субстрата можно объяснить лишь сменой температурных условий обитания района в ходе послеледниковой трансгрессии Мирового океана. Следовательно, субстрат как фактор, способствующий формированию донных сообществ шельфа, по степени его экологического воздействия на бентос открытых морей, очевидно, стоит после температуры и солености, а сообщества субстратов едва ли обладают экологической самостоятельностью и неаддитивностью биоценоза.

Еще более слабым аргументом в пользу концепции биоценозов могут служить "параллельные сообщества" других морей. Торсон [Thorson, 1957], считавший, что япономорское сообщество *Liocyma fluctuosa* + *Ampelisca macrocephala*... — это аналог арктического сообщества *Venus* (= *Liocyma*) *fluctuosa*, полагал, что структурная организация биоценоза довольно устойчива, даже если ее рассматривать на уровне

родов. У этих сообществ действительно есть общие роды и виды. Однако число их для почти 30 членов обоих сообществ соответственно равно 4 и 2. Общие виды — *Liocuma fluctuosa* и *Macoma calcareea* — моллюски тихоокеанского происхождения [Durham, McNeil, 1967], вселившиеся в холодные воды Гренландии в начале четвертичного периода, когда открылся пролив Беринга. В теплых водах северной части Японского моря сообщество *Liocuma fluctuosa* встречается на глубинах 50–90 м, а не на 3–30 м, как на мелководье гренландского шельфа, где температурные условия обитания, вероятно, такие же, как в нижних зонах япономорского шельфа. В южной части Японского моря оба эти вида обитают на 200–300 м [Nishimura, 1966]. Кроме Японского моря, *L. fluctuosa* и *M. calcareea* распространены также в Охотском, Беринговом и Чукотском морях, на Тихоокеанском побережье Камчатки. Однако в этих районах, характеризующихся низкотемпературными условиями [Атлас океанов, 1974], *L. fluctuosa* и *M. calcareea* встречаются, как у берегов Гренландии, на мелководных участках с глубинами от 0 до 25 м [Закс, 1929; Ушаков, 1953]. Очевидно, приведенные факты свидетельствуют о том, что состав донных сообществ может быть следствием сходных температурных условий обитания, а также зависит от наличия путей миграции.

В экосистеме шельфа двустворчатые моллюски занимают второй трофический уровень. Иными словами, их разнообразие, обилие и динамика могут зависеть от величины и характера первичной продукции биотопа, образующей первый трофический уровень экосистемы. Детальное изучение содержимого желудка, органов пищеварения, сбора и сортировки пищевых частиц показало, что у двустворчатых моллюсков существует пищевая специализация [Yonge, 1923, 1928; Graham, 1949; Purchon, 1957, 1960; Reid, 1965], которая у большинства видов проявляется в предпочтении пищевых частиц определенного размера. Пища добывается обычно одним из двух способов — отбором частиц из осадка или отфильтровыванием их из воды. Подобная специализация в сообществе, согласно известным представлениям, сложившимся в экспериментальной экологии наземных животных (принцип Гаузе), должна "минимизировать" острые конкурентные взаимоотношения между этими группами моллюсков и привести в конечном итоге к их совместному обитанию. Однако фильтраторы и собиратели детрита, как свидетельствуют материалы А.И. Савилова [1961], А.П. Кузнецова [1976], А.А. Нейман [1977] и других исследователей, образуют на шельфе отдельные группировки. Это объясняется тем, что на шельфе распространение пищевых частиц определенного размера обусловлено гидродинамическим состоянием придонного слоя вод, принимающего непосредственное участие в сортировке, переносе и отложении пищевых частиц, а также в формировании субстрата. Следовательно, состав сообществ двустворчатых моллюсков в большей степени зависит от "условий питания" [Кузнецов, 1976], чем от уровня первичной продукции района.

С другой стороны, сами двустворчатые моллюски служат объектом питания некоторых рыб, морских звезд и хищных брюхоногих. Среди

последних заметную роль в ограничении численности двустворчатых моллюсков северо-западного шельфа играли *Tectonatica janthostoma*. Наши данные показывают, что эти хищники уничтожали до 55% особей донных поселений моллюсков. Вместе с тем, например, в разрезах фации аккумуляции увеличение числа жертв по вертикали не сопровождается понижением общей численности моллюсков в вышележащих слоях, а во многих пробах, напротив, число жертв (очевидно, оно соответствует числу хищников) пропорционально плотности раковин. Эта же зависимость наблюдается при анализе материала по этапам трансгрессии. Например, в I фазу трансгрессии, когда плотность поселения моллюсков в большинстве районов побережья была низкой (5–6 экз./0,6 м керна), число жертв было также наименьшим (8–12%). Максимумам плотности поселений отвечают максимумы числа жертв. Наиболее интенсивно хищники-гастроподы воздействовали на устойчивые во времени доминанты *Felaniella usta* и *Liocyma fluctuosa*. Число жертв у остальных видов увеличивалось по мере возрастания их доминирующей роли. Очевидно, ограничивающее действие хищных гастропод в основном распространяется на доминирующие виды двустворчатых моллюсков. Однако доминанты не постоянны во времени. Из этого следует, что и связь по типу хищник-жертва не специфична. Иначе говоря, хищник – это один из внешних факторов для некоторых видов двустворчатых моллюсков, способных в естественных условиях образовывать поселения высокой плотности. Подобное регулирование в природе численности популяций, как по этому поводу заметил Э. Макфедьен [1965], в общем случае не вызывает сомнений. Однако и он не нашел убедительных примеров, свидетельствующих о влиянии неспецифических воздействий хищника на состав, структуру и динамическую стабильность сообщества. Таким образом, связи по типу хищник-жертва не могут указывать на наличие биоценотической структуры морского сообщества.

Помимо хищников, в сообществе двустворчатых моллюсков, как и почти в любом другом, есть комменсалы. К ним относятся крабы *Pinnixa*, обитающие в мантийной полости *Crenomytilus grayanus* [Скарлато, 1960]. Из двустворчатых моллюсков, возможно, комменсальный образ жизни ведут *Montacuta* sp. Виды этого рода обычно прикрепляются биссусом к сердцевидным ежам *Echinocardium* [Gage, 1966a,b], остатки которых встречаются в отложениях северо-западного шельфа. По данным Йонга [Yonge, 1951], один из видов *Cryptomya*, распространенный на Тихоокеанском побережье США, обитает в норах десятиногих раков *Callinassa* и других зарывающихся беспозвоночных и не может существовать без десятиногих раков в аквариуме [Peterson, 1977]. Представители этого рода известны в отложениях северо-западного шельфа. Однако связи их с другими организмами не изучены. В качестве примеров, подтверждающих наличие биоценотической структуры в донном сообществе, нередко приводятся многолетние колебания численности двустворчатого моллюска *Nucula proxima* и полихеты *Nephtys incisa* [Sanders, 1960], двустворчатого моллюска *Macoma baltica* и амфиподы *Pontoporeia affinis* [Segerstråle, 1973], гастроподы и полихеты [Mills, 1969], двух видов полихет [Woodin, 1974] и др. Возможно,

противофазовые изменения численности у этих выбранных пар беспозвоночных действительно обусловлены существующими между ними связями. Однако биомасса, плотность расселения и частота встречаемости таких животных составляют несколько процентов от всей биоты шельфа, соответственно общий вклад их в экологическую организацию донного сообщества незначителен.

В качестве основных аргументов индивидуалистической концепции обычно приводят следующие факты. Особи любого вида обладают физиологическими пределами существования в более или менее широком спектре факторов среды [McIntosh, 1967]. При этом у одних видов физиологические границы по отношению к 1–2 основным факторам среды не совпадают, у других перекрываются [Prosser, Brown, 1961; Kinne, 1963, 1966; Журмунский, 1971; Хлебович, 1974, и др.]. Именно это и обуславливает ограниченное число видовых ассоциаций и распространение одних и тех же видов в экологически сходных зонах шельфа.

Физиологическая экология, однако, не всегда объясняет реальную структуру сообщества. По нашим материалам, холодноводные элементы нередко встречаются вместе с тепловодными (например, *Liocyma fluctuosa* и *Crenomytilus grayanus* в районе бухты Неприметная), а солоноватоводные — с обитателями нормальной солености (например, *Crassostrea gigas* и *Siligua alta* в заливе Восток). По данным Цинсмейстера [Zinsmeister, 1974], "запрещенные" сочетания тепловодных и холодноводных элементов широко распространены в плейстоценовых отложениях Тихоокеанского побережья США и в других районах.

Причины такого несоответствия разнообразны. Толерантность вида непостоянна и может изменяться в пространстве и времени. На это указывают, например, морфофизиологические расы у *Crassostrea gigas* [Ahmed, 1975] и характер адаптаций моллюсков на разных стадиях онтогенеза. У некоторых видов толерантность может быть широкой по отношению к одному фактору и узкой к другим. Не все факторы в местах обитания членов сообщества оптимальны для них. При одних температурах вид выживает и успешно размножается, при других репродуктивные способности его особей полностью или частично редуцированы. Следовательно, ареал вида географически и батиметрически может быть шире, чем зона его температурного оптимума. Примером несоответствия географического распространения температурным условиям служат поселения некоторых моллюсков на шельфе о-ва Монерон [Сиренко, Касьянов, 1976]. Здесь встречаются *Pseudogrammatodon dalli*, *Gari kazuensis*, *Limopsis tajimae* и другие тепловодные виды двустворчатых моллюсков, основной ареал которых находится южнее о-ва Хоккайдо [Habe, 1958]. При этом состав донных поселений с точки зрения зоогеографа парадоксален. Так, на глубине около 100 м совместно обитают *Crenomytilus grayanus* и *Pododesmus macrochisma*, *Astarte alaskensis* и *Limopsis tajimae*, *Felaniella usta* и *Cyclocardia paucicostata*. Такую необычную зоогеографическую структуру донных сообществ можно объяснить лишь нестабильными температурными условиями, зависящими от флюктуаций теплого Цусимского течения [Сизова, 1961; Покудов, 1975].

Одной из причин кажущегося несоответствия распределения донных животных температурам среды, солености и типу грунта может быть плохая изученность их систематики. Например, в районе наших исследований живые двусторчатые моллюски *Axinopsida subquadrata* встречаются на двух батиметрических уровнях: 5–12 и глубже 35 м. В верхней зоне преобладают угловатые формы, в нижней — округлые. О.А. Скарлато [1974] считает, что они принадлежат разным подвидам — *A. orbiculata subquadrata* и *A. orbiculata orbiculata*. Вместе с тем следует иметь в виду и возможные пространственные несовпадения современных ареалов с ареалами в прошлом. Например, пустые раковины холодноводных моллюсков *Pododesmus macrochisma*, *Liocyma fluctuosa* и *Serripes groenlandicus* на северо-западном шельфе также встречаются на двух гипсометрических уровнях. Их распределение в заливе Восток [Евсеев, 1975а, 1976] показывает, что увеличение количества холодноводных элементов было связано здесь со вселением новых видов. Затем во время образования верхнего слоя морских осадков число холодноводных видов резко сократилось, а такие виды, как *Liocyma fluctuosa*, *Serripes groenlandicus* и *Thyasira tokunagai*, на глубинах 10–18 м полностью вымерли. Севернее мыса Поворотный на глубинах 8–22 м распространены пустые раковины *S. groenlandicus*, *Macoma lama*, *M. middendorffii*, *Cyclocardia incisa*, *Astarte borealis*, а также живые моллюски *L. fluctuosa*. Между отметками –22 и –35 м раковины этих видов встречаются реже, но ниже изобаты 35 м количество их вновь увеличивается. Эта неравномерность содержания холодноводных высокобореальных видов в донных отложениях шельфа свидетельствует о происходивших во время трансгрессии температурных флюктуациях, способствовавших расселению одних моллюсков и ограничивавших другие. Вероятно, амплитуда флюктуаций была неодинакова в разных географических пунктах северо-западного побережья и на разных этапах послеледниковой трансгрессии, следовательно, влияние температуры как фактора, определявшего состав донных сообществ шельфа, было дифференцированным в пространстве и времени.

Итак, критический разбор аргументов в пользу биоценотической и индивидуалистической концепций показывает, что понижение солености в открытых морских бассейнах ограничивает состав донного населения локальных участков шельфа, расположенных вблизи устьев рек и в изголовьях защищенных заливов. Действие субстрата как фактора, способствующего образованию ассоциаций, распространяется лишь на часть видов двусторчатых моллюсков. Эти группы видов прослеживаются на значительное расстояние вдоль побережья. Однако полный состав ассоциаций не повторяется в пространстве и времени. Сложившиеся представления о донных поселениях шельфа как о системе взаимозависимых организмов, образующих целостную структуру — биоценоз, основаны главным образом на совместной встречаемости в дночерпательных, траловых и водолазных пробах малоподвижных животных, к которым относится и большинство двусторчатых моллюсков. Функциональные связи обитателей шельфа малочисленны и слабо изучены, а взаимоот-

ношения по типу хищник—жертва, как показывают наши данные, не специфичны и не могут свидетельствовать о биоценотической структуре сообщества. Следовательно, донные поселения двустворчатых моллюсков — это таксоцены-сообщества совместно обитающих животных со сходными экологическими требованиями.

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ СООБЩЕСТВ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ШЕЛЬФА

О температурных условиях обитания и их смене можно судить по изотопному составу кислорода раковин моллюсков [Жирмунский и др., 1967; Тейс, Найдин, 1973, и др.]. Для этих целей были отобраны раковины двух распространенных на северо-западном шельфе видов: *Liocyma fluctuosa* и *Felaniella usta*. Створки раковин измельчались, подвергались кислотному разложению в вакууме до CO_2 , а затем на масс-спектрометре в CO_2 устанавливались количественные соотношения изотопов O^{18} и O^{16} и рассчитывались температуры (табл. 5).

Согласно этим данным в I и II фазы трансгрессии температура природных вод, при которой происходил рост раковин *L. fluctuosa*, в районах мыса Поворотный, бухты Кита и Валентина и на участке мыса Шкота — мыса Собора была довольно низкой от 0 до $0,6^\circ$. Такие условия в зоне гравитационной аккумуляции сохранялись и во время накопления поверхностного слоя отложений. Температуры роста раковин *F. usta* на разных уровнях шельфа не одинаковы и увеличиваются в сторону современной береговой линии от 3—6 до $9-10^\circ$.

Приведенные на табл. 5 температуры являются средними онтогенетическими температурами роста карбонатного скелета моллюска, полученные путем сравнения количественных соотношений изотопов кислорода целой раковины. Суммарное их значение зависит от температурного диапазона роста раковины рассматриваемого вида, т.е. от зонально-географической (генотипической) характеристики вида, и от частоты "ростовых температур" воды в данном районе [Игнатьев, Евсеев, 1977]. Следовательно, наши результаты можно объяснить изменением температуры среды обитания в ходе трансгрессии [Евсеев, Краснов, 1976]. Таким образом, в районе бухты Киевка, где были собраны раковины *F. usta*, температура придонных вод начала заметно повышаться, когда уровень послеледниковой трансгрессии поднялся выше 40-метровой изобаты, и достигла наибольших значений вблизи отметки — 10 и в V фазу трансгрессии.

С другой стороны, все виды двустворчатых моллюсков северо-западного шельфа существуют в настоящее время, а их отношение к температуре консервативно не только в пространстве, но и во времени [Жирмунский и др., 1967; Жирмунский, 1969; Золотарев и др., 1974]. Поэтому об относительных изменениях температурных условий в ходе послеледниковой трансгрессии можно судить сравнивая современное распространение моллюсков и их ареалы в прошлом. В соответствии с современным распространением исследованные виды были разделены на три группы.

Т а б л и ц а 5

Изотопный состав кислорода и средние температуры роста раковин
Felaniella usta и *Liocyma fluctuosa* на северо-западном
 шельфе Японского моря

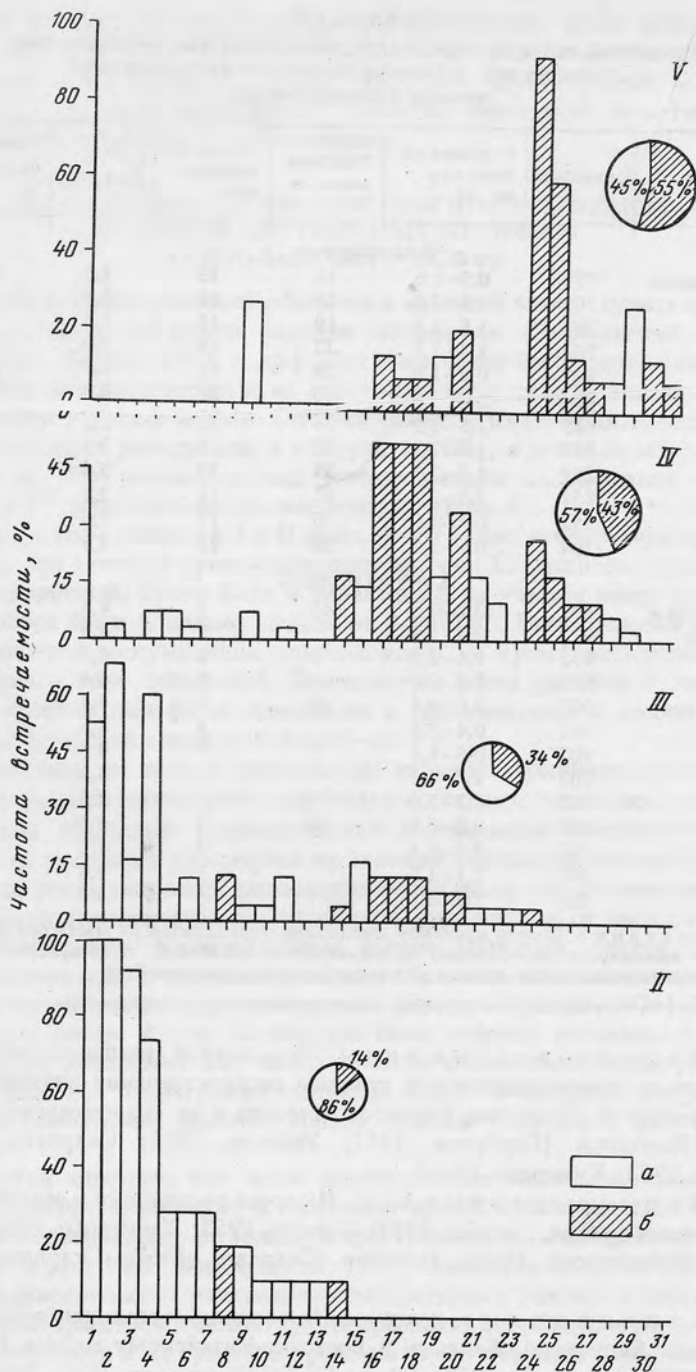
Район	Скважина	Глубина от- бора кер- на, м	Глубина моря, м	Длина ра- ковины, мм	δO^{18} к PDB, ‰	Температу- ра роста, °C
<i>Felaniella usta</i>						
Бухта Киевка	777	0,9–1,6	11	19	1,5	10,4
	760	1,9–2,3	15	19	1,8	9,2
	781	1,8–2,3	19	19	1,8	9,2
	763	1,3–1,7	22	19	2,0	8,5
	841	0,2–1,0	28	21	2,3	7,3
	860	1,0–1,4	30	18	2,3	7,3
	845	1,5–1,9	34	21	2,3	7,3
	848	1,6–2,2	38	15	2,5	6,6
	789	1,7–2,1	39	19	3,6	2,8
	851	1,5–2,1	45	18	2,6	6,2
	852	0,4–1,0	50	17	2,6	6,2
	794	0,6–1,2	52	21	2,5	6,6
<i>Liocyma fluctuosa</i>						
Бухты Кита и Валентина	972	0,2–0,8	45	7	4,5	0,0
	972	0,8–1,4		7	4,3	0,6
	972	1,4–2,0		8	4,5	0,0
	972	2,0–2,6		7	4,4	0,3
Мыс Поворот- ный	902	0,0–0,4	50	8	4,4	0,3
	902	0,4–0,8		8	4,5	0,0
	902	0,8–1,1		7	4,3	0,6
	902	1,4–1,7		8	4,3	0,6
	902	2,3–2,6		7	4,5	0,0
Мыс Шкота — мыс Собора	262	0,0–0,5	50	7	4,5	0,0
	262	0,5–1,1		7	4,6	–0,3
	262	1,1–1,7		7	4,4	0,3
	262	1,7–2,1		8	4,3	0,6

Примечание. Состав изотопов кислорода определялся на масс-спектрометре МИ-1309 инженером лаборатории палеоэкологии ИБМ А.В. Игнатьевым, δO^{18} — относительная разница изотопного состава образца и стандарта PDB₁.

1. Холодноводные виды. Их основной ареал находится ныне к северу от зоогеографической границы распространения низкобореальных видов — в Охотском, Беринговом морях и на Тихоокеанском побережье Камчатки [Горбунов, 1952; Ушаков, 1953; Скарлато, 1960; Kotaka, 1962; Кузнецов, 1963].

2. Виды умеренных вод. Их ареал расположен в северной части Японского моря [Sasaki, 1933; Галкин, 1953; Yamamoto, Habe, 1958, 1959; Мокиевский, 1960; Голиков, Скарлато, 1967; Скарлато, 1960, 1962].

3. Тепловодные виды. Их основной ареал приурочен к южной части Японского, Желтому и Восточно-Китайскому морям [Grabau, King, 1928; Tchang Si, 1959; Tchang Si, Tsi Chuang-yen, 1959; Yamamoto, Habe, 1958, 1959; Скарлато, 1962; Habe, Kosuge, 1967].



Очевидно, преобладание моллюсков той или иной группы может указывать на характер температурных условий обитания в разных районах побережья и на разных этапах трансгрессии.

Согласно сводным данным, поселения моллюсков II фазы трансгрессии в бухте Зеркальная (рис. 22) в основном состояли из холодноводных видов. Обитатели умеренных вод были представлены двумя видами: *Chlamys swifti* и *Yoldia* sp. Таким образом, количество холодноводных видов в этом районе I и II фазы составляло 86–93% от общего числа обитавших здесь моллюсков.

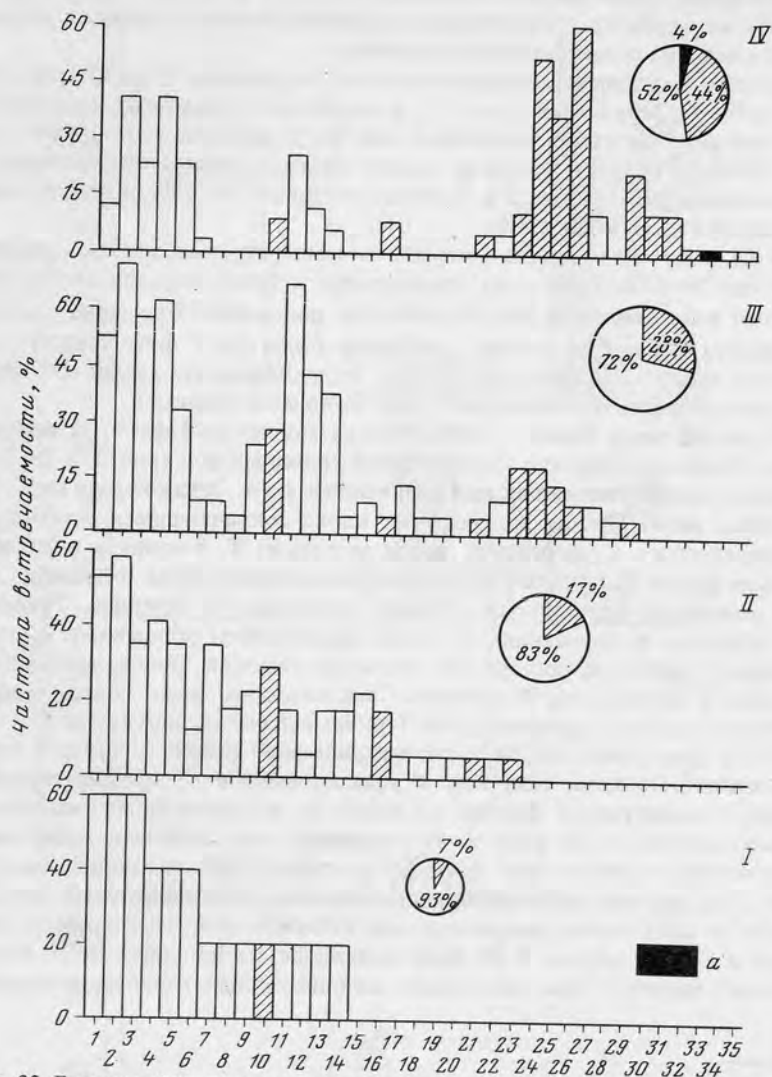
В III фазу число видов умеренных температурных условий увеличилось до 29–34%. В IV фазу трансгрессии в бухте Зеркальная холодноводные виды занимали уже подчиненное положение. Примерно такая же структура донных поселений, очевидно, была и в V фазу трансгрессии. Однако число холодноводных видов составляло в это время 45%. Видовое разнообразие моллюсков в V фазу было наибольшим.

В районе мыса Шкота — мыса Собора моллюски I фазы, за исключением *Yoldia* sp., состояли из обитателей холодных вод (рис. 23). Во II фазу число видов умеренных вод увеличилось до 4. Однако среди них — два сборных вида. *Thracia* sp. включает плохо сохраняющиеся остатки распространенного в умеренных водах моллюска *T. kakumana* и холодноводную форму *T. myopsis*. Собранные в отложения II фазы обломки мелких раковин по очертаниям похожи на раковины *T. myopsis*. Раковины *T. kakumana* в отложениях IV фазы представлены обломками крупных створок. *Yoldia* sp. состоит из обломков раковин, принадлежавших *Y. johanni*, *Y. myalis* или *Y. notabile*. Следовательно, число холодноводных моллюсков, как и в районе бухты Зеркальная, составляло 83–91%.

В III фазу трансгрессии в рассматриваемом районе появились новые доминанты. Однако они, как и унаследованные от предшествующего этапа доминирующие формы, состояли из холодноводных моллюсков, а вселившиеся в III фазу виды умеренных вод занимали подчиненное положение. В следующую фазу распространенность холодноводных видов и их видовое разнообразие понизились, а доминирующая роль перешла к обитателям умеренных вод *Felaniella usta*, *Patinopecten yessoensis* и *Cadella lubrica*. В IV фазу появился тепловодный *Solen krusensterni*. Вместе с тем содержание холодноводных моллюсков осталось

Рис. 22. Биogeографический состав двусторчатых моллюсков бухты Зеркальная на разных этапах послеледниковой трансгрессии

1 — *Macoma arnheimi*; 2 — *Cyclocardia paucicostata*; 3 — *Axinopsida subquadrata*; 4 — *Pododesmus macrochisma*; 5 — *Mya* sp.; 6 — *Panomya ampla*; 7 — *Astarte alaskensis*; 8 — *Yoldia* sp.; 9 — *Liocyma fluctuosa*; 10 — *Macoma calcarea*; 11 — *Cyclocardia incisa*; 12 — *Nuttallia petri*; 13 — *Nuculana pernula*; 14 — *Chlamys swifti*; 15 — *Macoma midden-dorffii*; 16 — *Callista brevisiphonata*; 17 — *Cadella lubrica*; 18 — *Diplodonta semiasperoides*; 19 — *Patinopecten yessoensis*; 20 — *Mactromeris voyi*; 21 — *Serripes groenlandicus*; 22 — *Cyclocardia crebricostata*; 23 — *Astarte borealis*; 24 — *Felaniella usta*; 25 — *Mercenaria stimpsoni*; 26 — *Nuttallia ezonis*; 27 — *Protothaca euglypta*; 28 — *Clinocardium californiense*; 29 — *Macoma lama*; 30 — *Pandora pulchella*; 31 — *Thracia* sp. Римские цифры — фазы трансгрессии; а — виды холодноводных моллюсков; б — виды моллюсков, обитавших при умеренных температурах



Р и с. 23. Биогеографический состав двустворчатых моллюсков района мыса Шкота — мыса Собора

1 — *Mya* sp.; 2 — *Liocyma fluctuosa*; 3 — *Axinopsida subquadrata*; 4 — *Mactromeris voyi*; 5 — *Macoma* cf. *loveni*; 6 — *Macoma calcarea*; 7 — *Macoma arnheimi*; 8 — *Cyclocardia paucicostata*; 9 — *Pododesmus macrochisma*; 10 — *Yoldia* sp.; 11 — *Serripes groenlandicus*; 12 — *Macoma lama*; 13 — *Clinocardium ciliatum*; 14 — *Astarte alaskensis*; 15 — *Nuculana pernula*; 16 — *Thracia* sp.; 17 — *Macoma middendorffi*; 18 — *Hiatella arctica*; 19 — *Astarte borealis*; 20 — *Panomya ampla*; 21 — *Callista brevisiphonata*; 22 — *Nuttalia petri*; 23 — *Pandora pulchella*; 24 — *Felaniella usta*; 25 — *Patinopecten yessoensis*; 26 — *Cadella lubrica*; 27 — *Mytilus edulis*; 28 — *Peronidia* sp.; 29 — *Mercenaria stimpsoni*; 30 — *Nuttalia ezonis*; 31 — *Diplodonta semiasperoides*; 32 — *Glycymeris yessoensis*; 33 — *Solet* *krusensterni*; 34 — *Siliqua alta*; 35 — *Musculus* sp.; a — виды тепловодных моллюсков. Остальные обозначения те же, что и на рис. 22

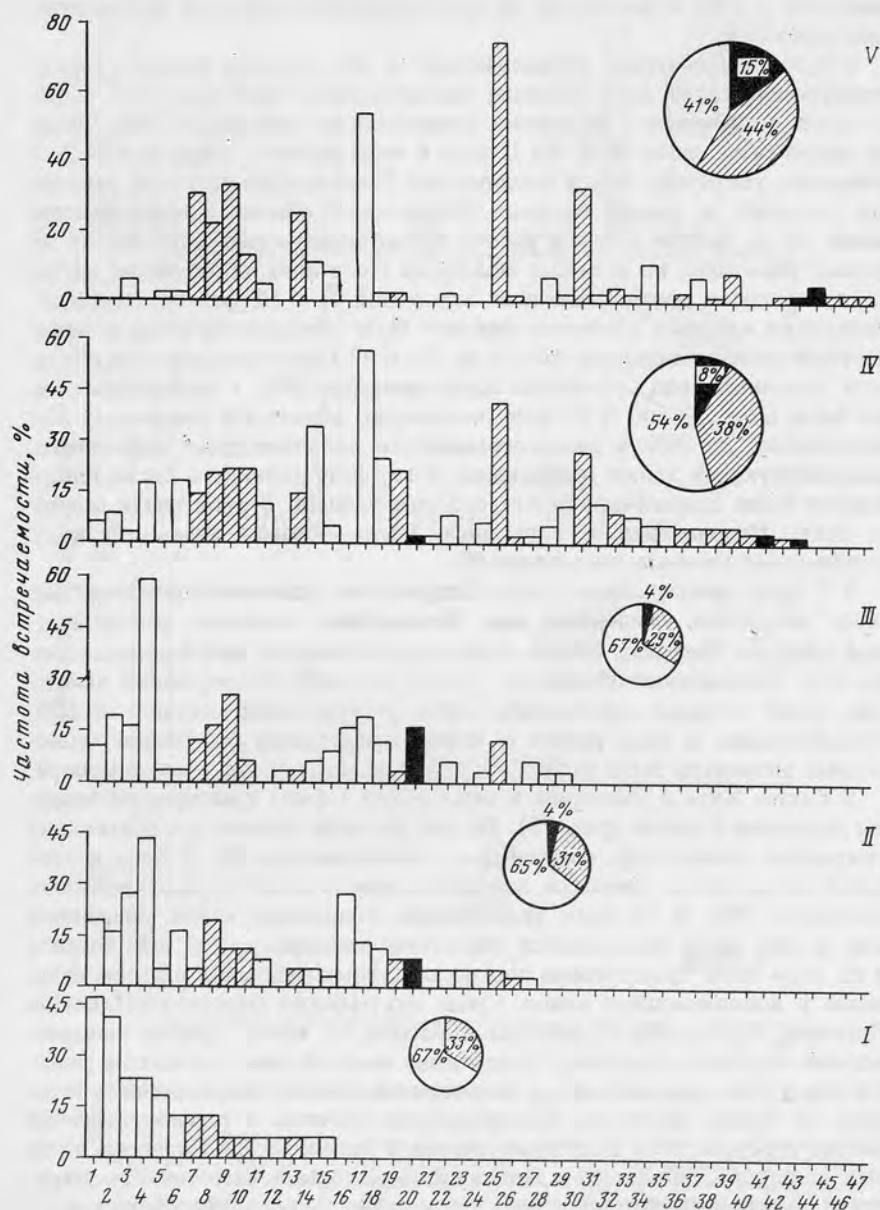
высоким — 52%, а некоторые из них продолжали занимать доминирующее положение.

В бухте Неприметная, расположенной к югу от мыса Шкота, в I фазу трансгрессии также доминировали холодноводные виды (рис. 24). Однако здесь встречались и моллюски умеренных по температуре вод. Число их видов было равно 4—5. Во II фазу в этом районе появилось еще 2—3 обитателя умеренных вод и тепловодный *Crenomytilus grayanus*, раковины которого к северу от мыса Поворотный обычно распространены выше 30 м. Вместе с тем в районе бухты Неприметная встречаются не только раковины, но и живые моллюски этого вида, образующие друзы на поверхности песчано-галечных отложений II и III фаз трансгрессии. Несколько крупных обломков раковин были обнаружены и под поверхностным слоем мощностью 10—12 см. Во II и III фазы трансгрессии обитатели умеренных вод составляли здесь примерно 30%, а тепловодные виды были очень редки. В IV фазу количество обитателей умеренных вод увеличилось до 38%, а распространенность холодноводных доминантов предшествующих этапов сократилась. В эту фазу появились также тепловодные *Solen krusensterni* и *Anisocorbula venusta*. Второй вид к северу от бухты Неприметная не встречался. Таким образом, здесь в IV фазу тепловодные элементы составляли 8%.

В V фазу трансгрессии в бухте Неприметная основными доминантами были моллюски умеренных вод. Исключение составлял холодноводный *Liocyma fluctuosa*. Общее число холодноводных видов сократилось до 41%. Тепловодные обитатели с учетом раковин из штормовых выбросов, среди которых преобладали *Tapes philippinarum*, составляли 15%. Следовательно, в этом районе к концу трансгрессии содержание тепловодных элементов было выше, чем в районе мыса Шкота — мыса Собора.

В бухтах Кита и Валентина в отложениях I фазы трансгрессии собраны раковины 8 видов (рис. 25). Из них два вида относятся к обитателям умеренных температур, остальные — холодноводные. Во II фазу в этот район в основном вселялись холодноводные моллюски, число которых достигало 74%. В III фазу трансгрессии количество видов умеренных вод за счет вновь вселившихся обитателей увеличилось до 36%. Однако и на этом этапе трансгрессии плотность донных поселений в целом была выше у холодноводных видов. Среди них заметно выделялись *Liocyma fluctuosa*, *Axinopsida subquadrata* и *Macoma cf. loveni*. Другие холодноводные моллюски, например *Pododesmus macrochisma*, *Cyclocardia paucicostata* и *Macoma arnheimi*, в большом количестве встречавшиеся к северу от бухты Валентина, доминирующее значение в рассматриваемом районе утратили. В IV фазу трансгрессии в бухтах Кита и Валентина впервые появились тепловодные *Anisocorbula venusta* и *Crenomytilus grayanus*. В V фазу доминирующая роль почти полностью перешла к моллюскам умеренных вод. Холодноводные элементы составляли всего лишь 35%.

В бухте Киевка (рис. 26) во II фазу трансгрессии из 4 наиболее распространенных моллюсков два относились к обитателям умеренных вод, другие два — к холодноводным, занимавшим доминирующее положение на этом же уровне трансгрессии в районе бухт Кита и Валентина. Виды умеренных вод встречались реже холодноводных и составляли 39%.



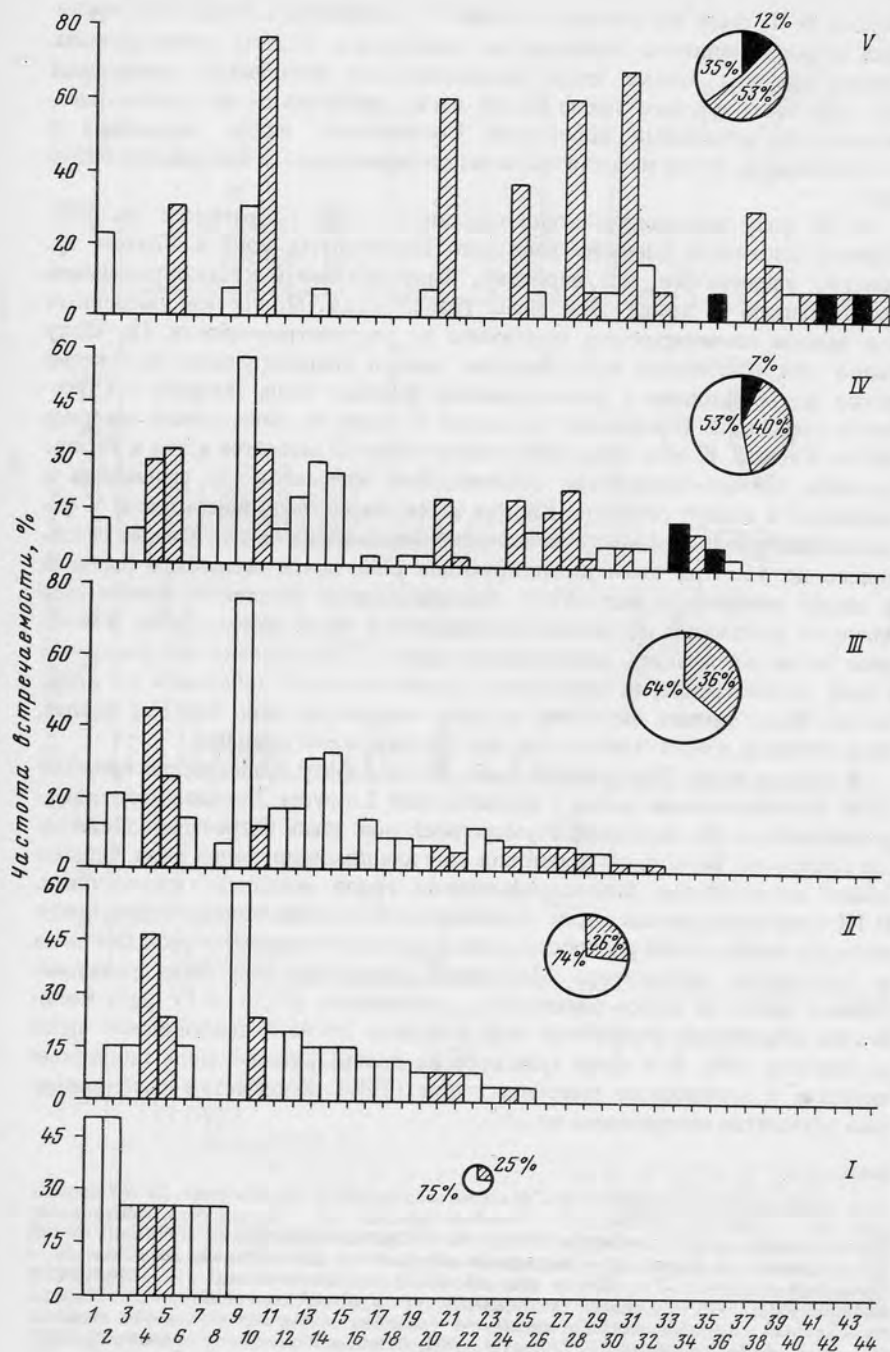
Р и с. 24. Биogeографический состав двустворчатых моллюсков бухты Неприметная
 1 – *Mya* sp.; 2 – *Macoma arnheimi*; 3 – *Cyclocardia paucicostata*; 4 – *Pododesmus macrochisma*; 5 – *Panomya ampla*; 6 – *Clinocardium ciliatum*; 7 – *Mercenaria stimpsoni*; 8 – *Callista brevisiphonata*; 9 – *Pandora pulchella*; 10 – *Thracia* sp.; 11 – *Serripes groenlandicus*; 12 – *Chlamys erythromatus*; 13 – *Patinopecten yessoensis*; 14 – *Mactrometris voyi*; 15 – *Macoma middendorffi*; 16 – *Astarte alaskensis*; 17 – *Liocyma fluctuosa*; 18 – *Macoma lama*; 19 – *Yoldia* sp.; 20 – *Crenomytilus grayanus*; 21 – *Hiattella arctica*;

Однако в III фазу их распространенность увеличилась, среди них появились новые доминанты *Patinopecten yessoensis* и *Callista brevisiphonata*. Таким образом, общее число доминирующих моллюсков умеренных вод для этого уровня трансгрессии было наибольшим по сравнению с остальными участками побережья. Соотношение видов умеренных и холодных вод почти не отличалось от сложившегося в предшествующую фазу.

В IV фазу количество холодноводных видов сократилось до 49%. Однако плотность *Liocyma fluctuosa*, *Mactromeris voyi* и *Thracia* sp. заметно увеличилась, что вероятно, было связано с кратковременным похолоданием в конце этой фазы трансгрессии. Моллюски умеренных вод заняли доминирующее положение по распространенности. По числу видов они составляли 41%. Впервые заняли доминирующее положение редко встречающиеся в рассмотренных районах *Acila insignis* и *Glycymeris yessoensis*. Некоторые моллюски IV фазы не обнаружены севернее бухты Киевка. К ним относятся тепловодные *Crassostrea gigas* и *Panope japonica*. Общее количество тепловодных элементов по сравнению с районами к северу от бухты Киевка здесь также было высоким. В V фазу видовое разнообразие двустворчатых моллюсков бухты Киевка увеличилось до 45. При этом доминирующая роль почти полностью перешла к видам умеренных вод (42%). Холодноводные моллюски заняли подчиненное положение по распространенности и числу видов (31%). В меньшем числе встречались тепловодные виды (27%). Однако по сравнению с уже рассмотренными участками северо-западного побережья их количество было самым высоким, а такие моллюски, как *Septifer keenae*, *Arca boucardi* и *Mactra sulcataria*, здесь обнаружены впервые.

В районе мыса Поворотный (рис. 27) в I фазу трансгрессии преобладали холодноводные виды с доминантами *Liocyma fluctuosa* и *Serripes groenlandicus*. Из моллюсков умеренных вод здесь встречались *Mercenaria stimpsoni*. Во II фазу появились еще два доминирующих вида. Однако общее соотношение биогеографических групп осталось неизменным. В III фазу трансгрессии также доминировали холодноводные виды, среди которых наибольшей распространенностью выделялись *Liocyma fluctuosa* и *Axinopsida subquadrata*. Моллюски умеренных вод были редкими. Однако число их видов значительно увеличилось (32%). В IV фазу количество обитателей умеренных вод возросло до 45%, тепловодные виды составляли 13%. В V фазу трансгрессии доминирующая роль полностью перешла к моллюскам умеренных вод (55%). Количество холодноводных элементов сократилось до 28%.

22 — *Cyclocardia crebricostata*; 23 — *Macoma calcarea*; 24 — *Nuttalia petri*; 25 — *Felaniella usta*; 26 — *Callithaca adamsi*; 27 — *Nuculana pernula*; 28 — *Clinocardium californiense*; 29 — *Peronidia* sp.; 30 — *Cadella lubrica*; 31 — *Cyclocardia incisa*; 32 — *Nuttalia ezoni*; 33 — *Macoma* cf. *loveni*; 34 — *Axinopsida subquadrata*; 35 — *Crenella decussata*; 36 — *Protothaca euglypta*; 37 — *Siliqua alta*; 38 — *Glycymeris yessoensis*; 39 — *Diplodonta semiasperoides*; 40 — *Cryptomya busoensis*; 41 — *Solen krusensterni*; 42 — *Spisula sachalinensis*; 43 — *Anisocorbula venusta*; 44 — *Macoma sector*; 45 — *Peronidia zyonensis*; 46 — *Acila insignis*; 47 — *Chlamys swifti*. Остальные условные обозначения см. на рис. 22 и 23



В заливе Восток изучались моллюски III–V фаз трансгрессии (рис. 28). Доминирующее положение в III фазу принадлежало здесь холодноводным видам (48%). Среди них преобладали *Liocyma fluctuosa*, *Macoma lama* и *Axinopsida subquadrata*. Моллюски умеренных вод с доминантами *Felaniella usta* и *Acila insignis* составляли 43%. В IV фазу количество холодноводных моллюсков снизилось до 37%, а доминирующее положение сохранилось только у холодноводного *L. fluctuosa*. В эту фазу заметно возросло количество тепловодных элементов (19%). Появились не встречавшиеся в других районах *Macoma orientalis*, *Raeta pulchella* и *Theora lubrica*. В V фазу видовое разнообразие моллюсков залива Восток возросло до 65, а доминирование перешло к видам умеренных и теплых вод, встречавшихся примерно в равных соотношениях (соответственно 37 и 38%). Затруднения вызывает идентификация видов разного биогеографического распространения *Niatella arctica* и *N. orientalis*, *Clinocardium californiense* и *C. uchidae*. Поэтому действительное содержание холодноводных элементов в заливе Восток, вероятно, было ниже 25%.

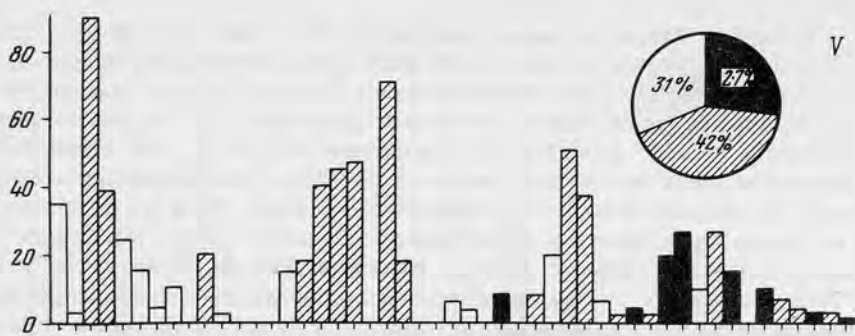
Итак, во всех районах северо-западного шельфа в I фазу трансгрессии преобладали холодноводные моллюски. Их количество изменялось от 67 до 93%, в среднем они составляли 81%. Во II фазу содержание холодноводных элементов сократилось до 76%, а в III – до 66%. В IV фазу холодноводные моллюски составляли только 49%. Самое низкое содержание моллюсков холодных вод отмечено в конце послеледниковой трансгрессии – 34%. Соответственно число тепловодных элементов было наименьшим в ранние фазы трансгрессии, а максимальных значений (20–22%) они достигали в ее конце.

Результаты изотопной термометрии, распространение моллюсков разной биогеографической принадлежности, а также определенная последовательность их вселения свидетельствуют, что температурные условия обитания на северо-западном побережье Японского моря в ходе трансгрессии изменялись от холодных к теплым. Придонные воды в наиболее северном районе (бухта Зеркальная) на протяжении всего послеледниковья были холоднее, чем в южном (залив Восток). В заливе Посьета число холодноводных моллюсков на глубинах до 20–25 м, в зоне

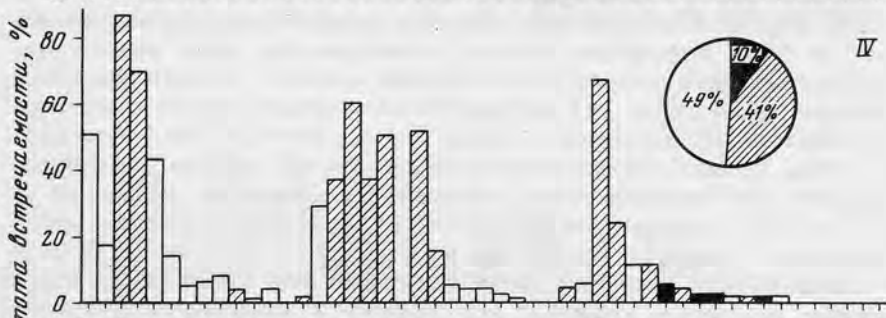
Рис. 25. Биогеографический состав двустворчатых моллюсков бухт Кита и Валентина

1 – *Mactromeris voyi*; 2 – *Macoma arnheimi*; 3 – *Macoma lama*; 4 – *Yoldia* sp.; 5 – *Pandora pulchella*; 6 – *Mya* sp.; 7 – *Cyclocardia paucicostata*; 8 – *Peronidia* sp.; 9 – *Liocyma fluctuosa*; 10 – *Felaniella usta*; 11 – *Clinocardium ciliatum*; 12 – *Serripes groenlandicus*; 13 – *Axinopsida subquadrata*; 14 – *Macoma* cf. *loveni*; 15 – *Astarte borealis*; 16 – *Astarte alaskensis*; 17 – *Nuculana pernula*; 18 – *Macoma calcarea*; 19 – *Pododesmus macrochisma*; 20 – *Mercenaria stimpsoni*; 21 – *Callithaca adamsi*; 22 – *Cyclocardia incisa*; 23 – *Astarte montagui*; 24 – *Callista brevisiphonata*; 25 – *Cyclocardia crebricostata*; 26 – *Thracia* sp.; 27 – *Patinopecten yessoensis*; 28 – *Chlamys swifti*; 29 – *Macoma midden-dorffi*; 30 – *Cadella lubrica*; 31 – *Clinocardium californiense*; 32 – *Diplodonta semiasperoides*; 33 – *Anisocorbula venusta*; 34 – *Cryptomya busoensis*; 35 – *Crenomytilus grayanus*; 36 – *Panomya ampla*; 37 – *Nuttalia ezonis*; 38 – *Glycymeris yessoensis*; 39 – *Siliqua alta*; 40 – *Acila insignis*; 41 – *Macoma sector*; 42 – *Spisula sachalinensis*; 43 – *Mya japonica*; 44 – *Protothaca euglypta*. Остальные условные обозначения см. на рис. 22 и 23

V



IV



III



II

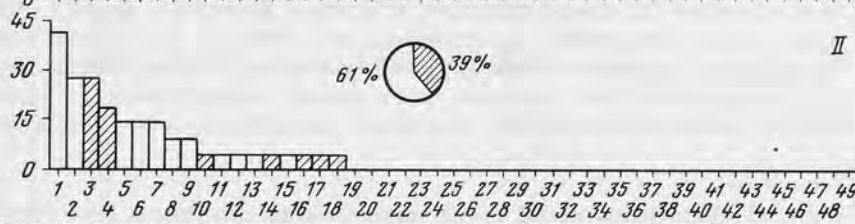


Рис. 26. Биogeографический состав двустворчатых моллюсков бухты Киева

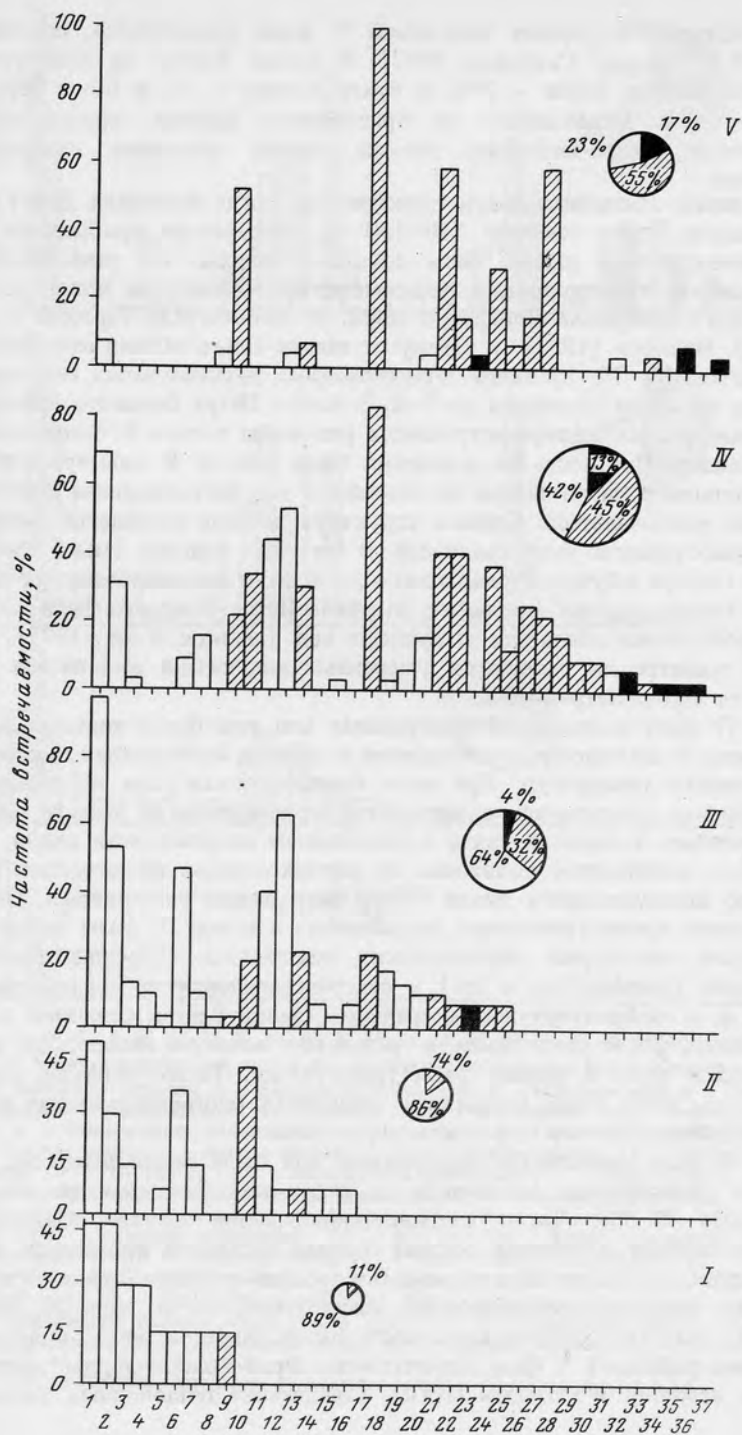
1 — *Liocyma fluctuosa*; 2 — *Serripes groenlandicus*; 3 — *Felaniella usta*; 4 — *Pandora pulchella*; 5 — *Mactromeris voyi*; 6 — *Macoma lama*; 7 — *Peronidia* sp.; 8 — *Macoma* cf. *loveni*; 9 — *Clinocardium ciliatum*; 10 — *Yoldia* sp.; 11 — *Pododesmus macrochisma*; 12 — *Nuttalia petri*; 13 — *Astarte alaskensis*; 14 — *Callithaca adamsi*; 15 — *Macoma middendorffi*; 16 — *Thracia* sp.; 17 — *Patinopecten yessoensis*; 18 — *Cadella lubrica*; 19 — *Callista brevisiphonata*; 20 — *Macoma arnheimi*; 21 — *Mercenaria stimpsoni*; 22 — *Nuttalia ezonis*; 23 — *Cyclocardia paucicostata*; 24 — *Astarte borealis*; 25 — *Panomya ampla*; 26 — *Axinopsida subquadrata*; 27 — *Mya* sp.; 28 — *Solen krusensterni*; 29 — *Nuculana pernula*; 30 — *Chlamys swifti*; 31 — *Protothaca euglypta*; 32 — *Acila insignis*; 33 — *Glycymeris yessoensis*; 34 — *Cyclocardia crebricostata*; 35 — *Diplodonta semiasperoides*; 36 — *Crassostrea gigas*; 37 — *Panope japonica*; 38 — *Macoma sector*; 39 — *Anisocorbula venusta*; 40 — *Siliqua alta*; 41 — *Protothaca euglypta*; 42 — *Crenomytilus grayanus*; 43 — *Cyclocardia incisa*; 44 — *Septifer keenae*; 45 — *Cryptomya busoensis*; 46 — *Arca boucardi*; 47 — *Mactra sulcata*; 48 — *Peronidia zygoensis*; 49 — *Modiolus difficilis*. Остальные условные обозначения см. на рис. 22 и 23

распространения донных отложений V фазы трансгрессии, составляет 9–13% [Голиков, Скарлато, 1967]. В заливе Восток на этом уровне холодноводных видов — 25%, в бухте Киевка — 31, в бухте Зеркальная — 45%. Основываясь на приведенных данных, происхождение поселений северо-западного шельфа можно объяснить следующим образом.

В начале послеледниковой трансгрессии, когда береговая линия моря проходила вдоль изобаты 110–130 м, температура прибрежных вод в исследованном районе была довольно низкой, что способствовало расселению холодноводных охотоморских моллюсков вдоль северо-западного побережья Японского моря. По данным Н.И. Тарасова [1933] и А.В. Иванова [1933], к северу от залива Ольги вблизи края шельфа насчитывается 12–15 видов холодноводных двустворчатых моллюсков. К югу их число снижается до 7–8. В заливе Петра Великого, по нашим данным, у края шельфа встречаются раковины только 5–6 холодноводных видов. Плотность их поселения была низкой. В ходе трансгрессии и потепления число видов на шельфе и их популяционная плотность начали увеличиваться. Однако структура донных сообществ северных и южных районов была различной. В северных районах (мыса Шкота — мыса Собора и бухты Зеркальная) в I и II фазы доминировали охотоморские холодноводные моллюски, в заливе Петра Великого были широко распространены обитатели умеренных вод [Марков и др., 1975]. В III фазу трансгрессии моллюски умеренных вод начали расселяться к северу от залива Петра Великого.

В IV фазу температура прибрежных вод еще более повысилась, что привело к заметному преобладанию в донных сообществах моллюсков умеренных температур. При этом биономическая роль япономорских моллюсков усиливалась в результате их миграции из южных районов в северные, а также в связи с увеличением встречаемости видов, занимавших подчиненное положение на ранних стадиях трансгрессии. Количество холодноводных видов в эту фазу начало сокращаться. Однако во время кратковременного похолодания в конце IV фазы распространенность некоторых охотоморских моллюсков (*Lioscyma fluctuosa*, *Serripes groenlandicus* и др.) в северных районах побережья повысилась, а в сообществах южных районов (залив Восток) значение холодноводных форм увеличилось в результате вселения моллюсков, встречавшихся здесь в ранние фазы трансгрессии. Таким образом, для сообществ этого этапа характерна смешанная биогеографическая структура, изменявшаяся в широтном направлении.

В V фазу температура прибрежных вод была самой высокой, а видовое разнообразие моллюсков достигло максимальных значений (в среднем 38–40). Число холодноводных видов заметно сократилось. Существенные изменения состава донных поселений произошли в южных районах (залив Восток, мыс Поворотный и бухта Киевка), где полностью вымерли холодноводные *Macoma calcarea*, *M. lama*, *M. middendorffi*, *Astarte borealis*, *Cyclocardia incisa*, *Nuttalia petri* и др. В северных районах в V фазу, вероятно, вымерли холодноводные виды *Macoma arnheimi* и *Hiatella arctica*. Содержание тепловодных элементов



в сообществах северо-задного шельфа достигло наибольших значений за всю послеледниковую историю.

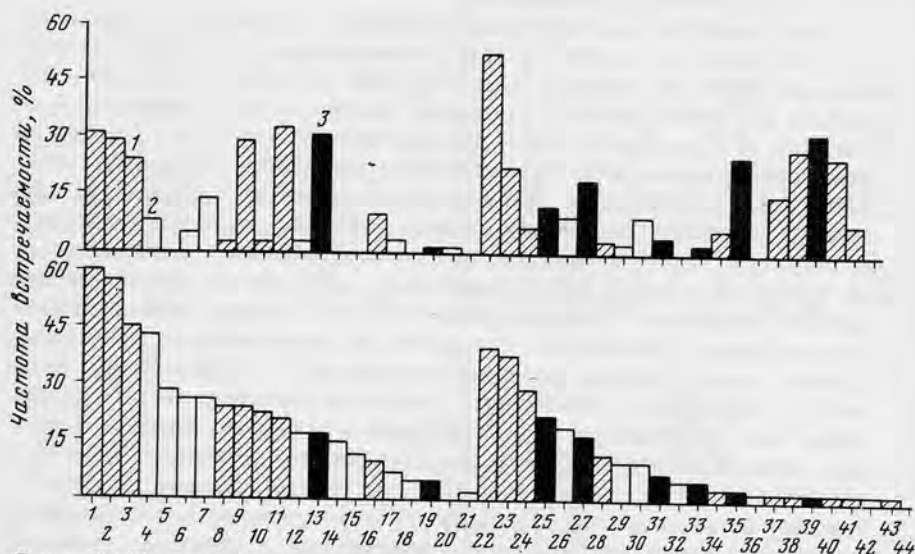
Итак, структура сообществ двустворчатых моллюсков северо-западного шельфа и ее развитие в ходе послеледниковой трансгрессии определялись главным образом температурными условиями обитания. Соленость и характер донных отложений имели локальное значение, и их действие за пределами хорошо защищенных от ветрового волнения заливов распространялось на малочисленную группу обитателей эстуариев. Формировавшиеся на сходных гипсометрических уровнях шельфа донные поселения моллюсков разных районов, отличаясь по составу и структуре, характеризуются некоторыми общими особенностями: а) поселения каждой фазы трансгрессии состояли из унаследованной группы доминантов предшествующего этапа и группы новых обитателей, занимавших подчиненное положение, б) в последующие этапы трансгрессии доминирующее положение переходило к группе видов, занимавших подчиненное положение, в) состав и структура донных поселений в ходе трансгрессии не возвращались в исходное состояние. Конечным итогом послеледникового развития донных сообществ было полное обновление их состава и структуры. Таким образом, сообщества двустворчатых моллюсков шельфа — это исторически сложившиеся ассоциации видов со сходными требованиями к факторам внешней среды.

ПРИНЦИПЫ КЛАССИФИКАЦИИ ДОННЫХ ПОСЕЛЕНИЙ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Проведение границ между сообществами — один из дискуссионных вопросов морской экологии. Большинство исследователей [Thorson, 1957; Fager, 1963, и др.] придерживаются биоценотической точки зрения, согласно которой сообщества имеют естественные границы, которые можно выявить при помощи различных статистических критериев. Другие [Jones, 1950] полагают, что границы следует проводить по смене физических факторов среды. Наконец, считают [Weaver, Clements, 1938; Зенкевич, 1951, и др.]; что границы между сообществами можно установить в тех случаях, когда известна история их формирования. Согласно этой точке зрения, развитие любого сообщества происходит по опре-

Р и с. 27. Биогеографический состав двустворчатых моллюсков в районе мыса Порвотный

1 — *Liocyma fluctuosa*; 2 — *Serripes groenlandicus*; 3 — *Macoma calcarea*; 4 — *Mya* sp.; 5 — *Panomya ampla*; 6 — *Clinocardium ciliatum*; 7 — *Macoma* cf. *loveni*; 8 — *Peronidia* sp.; 9 — *Mercenaria stimpsoni*; 10 — *Yoldia* sp.; 11 — *Macoma lama*; 12 — *Axinopsida subquadrata*; 13 — *Pandora pulchella*; 14 — *Astarte montagui*; 15 — *Hiatella arctica*; 16 — *Macoma arnheimi*; 17 — *Felaniella usta*; 18 — *Nuculana pernula*; 19 — *Nuttalia petri*; 20 — *Mactromeris voyi*; 21 — *Nuttalia ezonis*; 22 — *Patinopecten yessoensis*; 23 — *Crenomytilus grayanus*; 24 — *Cadella lubrica*; 25 — *Thracia* sp.; 26 — *Acila insignis*; 27 — *Glycymeris yessoensis*; 28 — *Callista brevisiphonata*; 29 — *Callithaca adamsi*; 30 — *Arca boucardi*; 31 — *Astarte borealis*; 32 — *Septifer keenae*; 33 — *Protothaca euglypta*; 34 — *Solen krusensterni*; 35 — *Macoma sector*; 36 — *Crassostrea gigas*; 37 — *Anisocorbula venusta*. Остальные условные обозначения см. на рис. 22 и 23

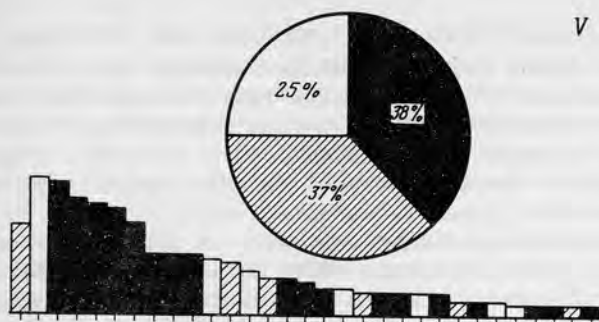


Р и с. 28. Биogeографический состав двустворчатых моллюсков залива Восток на двух этапах послеледниковой трансгрессии

1 — *Acila insignis*; 2 — *Felaniella usta*; 3 — *Yoldia* sp.; 4 — *Liocyma fluctuosa*; 5 — *Macoma lama*; 6 — *Serripes groenlandicus*; 7 — *Axinopsida subquadrata*; 8 — *Pandora pulchella*; 9 — *Mercenaria stimpsoni*; 10 — *Thracia* sp.; 11 — *Patinopecten yessoensis*; 12 — *Clinocardium ciliatum*; 13 — *Crenomytilus grayanus*; 14 — *Astarte borealis*; 15 — *Cyclocardia incisa*; 16 — *Cryptomya busoensis*; 17 — *Macoma* cf. *loveni*; 18 — *Crenella decussata*; 19 — *Macoma tokyoensis*; 20 — *Mactromeris voyi*; 21 — *Nuculana pernula*; 22 — *Callithaca adamsi*; 23 — *Macoma orientalis*; 24 — *Peronidia venulosa*; 25 — *Solen krusensterni*; 26 — *Siliqua alta*; 27 — *Raeta pulchella*; 28 — *Nuculoma* sp.; 29 — *Panomya ampla*; 30 — *Mya priapus*; 31 — *Theora lubrica*; 32 — *Nuttalia petri*; 33 — *Macoma sector*; 34 — *Nuttalia ezonis*; 35 — *Macoma sulcataria*; 36 — *Astarte montagui*; 37 —

деленному плану (сукцессия). Начальная фаза характеризуется редкими поселениями пионерных видов. В результате усиления миграции фаза пионерных видов сменяется широкой колонизацией биотопов и этапом соревнования, в ходе которого усиливается естественный отбор у видов с одинаковыми экологическими требованиями. Затем наступает этап приспособления. Завершается развитие фазой климакса, когда состав и структура сообщества находятся в наибольшем соответствии с существующими условиями.

Сообщества двустворчатых моллюсков также образуют ряд, изменяющийся во времени. Например, в начале послеледниковой трансгрессии сообщества моллюсков залива Петра Великого состояли из нескольких холодноводных пионерных видов: *Astarte alackensis*, *Macoma calcaea*, *Cyclocardia crebricostata*, *Serripes groenlandicus* и *Clinocardium ciliatum*. Когда уровень трансгрессии поднялся до отметок 55–60 м, видовое разнообразие и плотность поселения моллюсков увеличились



45 47 49 51 53 55 57 59 61 63 65 67 69 71 73
46 48 50 52 54 56 58 60 62 64 66 68 70 72

Chlamys swifti; 38 — *Callista brevisiphonata*; 39 — *Mya japonica*; 40 — *Protothaca euglypta*; 41 — *Cadella lubrica*; 42 — *Macoma middendorffi*; 43 — *Glycymeris yessoensis*; 44 — *Clinocardium californiense*; 45 — *Crenomytilus grayanus*; 46 — *Arca boucardi*; 47 — *Anisocardia venusta*; 48 — *Modiolus difficilis*; 49 — *Tapes philippinarum*; 50 — *Septifer keenae*; 51 — *Protothaca jedomensis*; 52 — *Saxidomus purpuratus*; 53 — *Mytilus edulis*; 54 — *Spisula sachalinensis*; 55 — *Turtonia*; 56 — *Diplodonta semiasperoides*; 57 — *Gari kazusensis*; 58 — *Anadara broughthoni*; 59 — *Macoma incongrua*; 60 — *Hiatella orientalis*; 61 — *Peronidia zyoensis*; 62 — *Nipponomysella obesa*; 63 — *Pillucina pisidium*; 64 — *Modiolus modiolus*; 65 — *Musculista senhousia*; 66 — *Entodesma naviculoides*; 67 — *Macoma nipponica*; 68 — *Thyasira tokunagai*; 69 — *Vilasina pillula*; 70 — *Macoma yantaensis*; 71 — *Alvensius oijanus*; 72 — *Panope japonica*; 73 — *Meretrix lusoria*. Остальные условные обозначения см. на рис. 22 и 23

в 2–3 раза, а в конце трансгрессии достигли максимальных значений. Максимум видового разнообразия в данном случае отвечает стадии сукцессионного климакса. Вместе с тем эта аналогия наводит на критические размышления. В сообществах IV и V фаз трансгрессии видовое разнообразие моллюсков было равно 30–40 и больше, а сообщества ее начальных этапов состояли из 4–6 видов. Известны ситуации, когда определенные участки были населены еще меньшим числом видов, как, например, было в начале трансгрессии на шельфе Белого моря [Говберг, 1970, 1973].

Что представляли собой эти группировки: сообщества разного порядка или одно сообщество, находящееся на разных уровнях развития? С точки зрения сторонника биоценотической концепции очевидна констатация разных сообществ, поскольку состав и структура их различны, а порядок или ранг может варьировать в довольно широких пределах: от поселений на мертвой раковине [Driscoll, Swanson, 1973] до занимаю-

щих большую часть шельфа [Thorson, 1957; Shelford et al., 1935, и др.]. Сторонника сукцессионных рядов сообщества, вероятно, удовлетворило бы второе решение этого вопроса, так как временной диапазон ряда неограничен: это и геологическое время и время, измеряемое годами [Кашкаров, 1938]. Несмотря на противоположность ответов, в обоих случаях подразумевается, что сообщества — это дискретные биомические подразделения с естественными границами.

Однако, как свидетельствуют наши материалы и предшествующие исследования [Разин, 1934; Линдберг, 1938; Дерюгин, 1939; Дерюгин, Сомова, 1941; Гордеева, 1949], ископаемые и современные поселения встречаются на всей поверхности японского шельфа, образуя пространственно-временную сплошность — континуум [McIntosh, 1967; Boudouresque, 1970]. Составляющее континуум организмы или их ассоциации (группы из 2–5 видов) по массе, плотности и встречаемости распределены неравномерно. У некоторых видов эти показатели выше, следовательно, такие доминанты на фоне низкой численности остальных организмов рассматриваемого участка дна выглядят как "узлы" — нодумы [Boudouresque, 1970] или "серии" [Евсеев, 1979] биомической структуры шельфа. Это и есть те группировки бентоса, которые мы обычно отождествляем с сообществами.

Происхождение серий может быть различным. В одних случаях они реликты предшествующих поселений. Таковы, например, современные скопления *Pododesmus macrochisma*, *Cyclocardia paucicostata*, *Serripes groenlandicus*, *Liocyma fluctuosa* и других холодноводных моллюсков в южных районах изученного участка шельфа и *Crenomytilus graynus*, *Crassostrea gigas*, *Tapes philippinarum* и других тепловодных в северных районах. В других случаях формирование серий было связано с распространением доминирующих форм на определенном типе субстрата (*Macoma orientalis* и *Callithaca adamsi* — на илах, *Felaniella usta* и *Acila insignis* — на песках и др.). При этом основные доминанты современных сообществ — *Felaniella usta*, *Liocyma fluctuosa*, *Cyclocardia paucicostata*, *Pododesmus macrochisma*, *Crassostrea gigas* и др. — были также доминантами миоценовых, плиоценовых и плейстоценовых сообществ в прибрежных водах Сахалина, Курильских и Японских островов и других районов Дальнего Востока [Chinzei, 1961; Петров, 1966; Жидкова и др., 1968; Атлас..., 1972]. Видовой состав ископаемых сообществ существенно отличался от состава современных сообществ. Следовательно, для ряда моллюсков свойство популяционного доминирования — это, по-видимому, генотипическая характеристика вида, проявляющаяся в условиях обитания, близких к оптимальным.

Порядок или ранг серий различен. Например, действие фактора пониженной солености распространяется лишь на поселения вблизи устьев рек и кутовых участков заливов и бухт до глубины 5–7 м. Соответственно локальны и серии обитателей вод пониженной солености. Действие температурного фактора обнаруживается на более обширных акваториях, и порядок серий, выделяемых по преобладанию видов определенной термотипии, значительно выше.

Следовательно, биомические серии — это не самостоятельные эко-

логические подразделения, а элементы континуума, образовавшиеся в результате совпадения в пространстве и времени физиологических оптимумов отдельных популяций. Из этого следует, что и границы серий условны. В зависимости от выбранных критериев они могут быть бионическими (по смене состава и структуры), фациальными [Зернов, 1913; Дерюгин, 1915, 1939], статистическими [Jones, 1969], физическими [Jones, 1950] и др.

Основываясь на этих представлениях, донные поселения северо-западного шельфа можно разделить на несколько серий разного типа. Обитатели фаций ракушечников и аккумуляции образуют один тип серий низкого ранга. Второй тип можно выделить по сложности структуры доминантов. Так, малочисленные поселения I фазы трансгрессии, характеризующиеся обычно одной группой доминантов, составляют один ряд серии, а второй образуют поселения II и III фаз, состоящие из группы унаследованных доминантов и группы новых обитателей района. Серии можно выделить также по совместной встречаемости доминировавших моллюсков. В этом случае они будут сменять друг друга по вертикали, в зависимости от батиметрического распространения выбранных видов, и по горизонтали, в соответствии с географическими границами рассматриваемых группировок. Составные элементы бионического континуума можно выявить и при помощи других критериев. Однако получаемые при этом подразделения не дискретны, а обусловлены клинальным характером распределения наиболее важных факторов среды.

ЭКОСТРАТИГРАФИЯ ГОЛОЦЕНА

Голоцен — один из самых коротких этапов четвертичной истории Земли, охватывающий последние 10–11 тыс. лет. Очевидно, и масштабы изменений за этот отрезок времени несопоставимы с событиями других эпох кайнозоя. Морская фауна голоцена в эволюционном плане характеризуется устойчивостью, и мы не располагаем данными о появлении новых видов на этом этапе геологической истории. Все виды двустворчатых моллюсков, существовавшие в начале голоцена, встречаются и в современных морях. Не известны также и факты смены экологических требований видов моллюсков в ходе послеледниковой трансгрессии. Следовательно, методы биостратиграфии, основанные на принципе руководящих форм, в данном случае неприемлемы.

Вместе с тем на фоне глобального послеледникового потепления в голоцене происходили колебания климата. Эти флюктуации влияли не только на ход самой трансгрессии, вызывая кратковременные стояния ее уровня, но и на состав и соотношение видов в донных поселениях шельфа. Наша задача — выявить образующие структур континуума сообщества — серии двустворчатых моллюсков, с помощью которых можно расчленять и сопоставлять донные отложения северо-западного шельфа Японского моря.

ПРЕДШЕСТВУЮЩИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

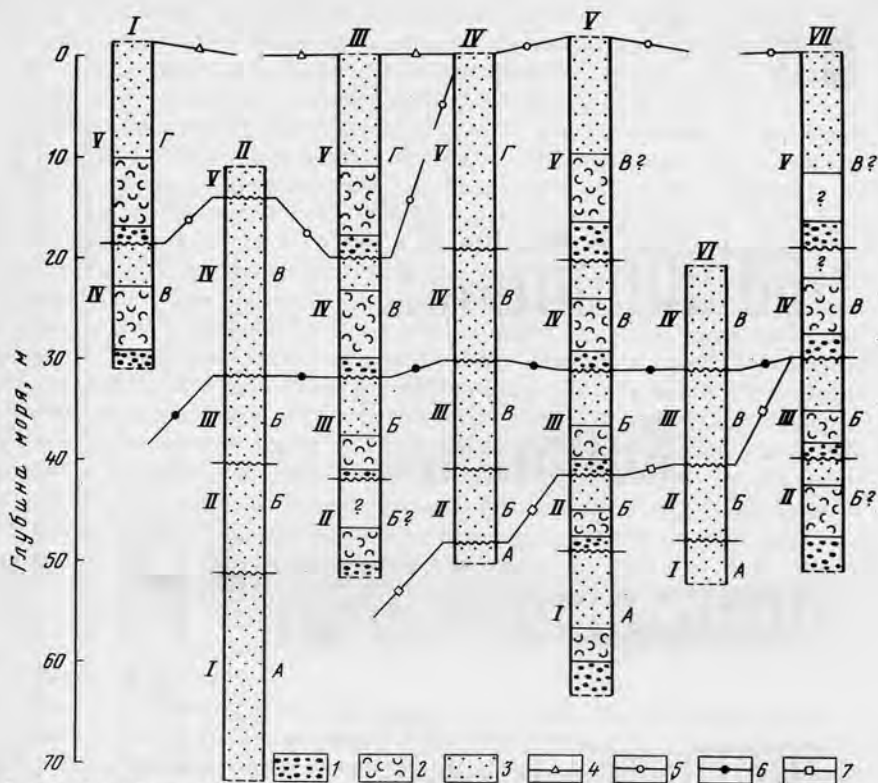
По данным Л.Б. Хершберга [1971], к голоцену относится песчано-илистая толща эстуарного происхождения, вскрытая несколькими скважинами в устье р. Киевки. Мощность голоценовых осадков около 32 м. Сверху они перекрыты слоем аллювия. Нижняя граница голоцена проходит примерно на отметке -30 м. В илах встречаются раковины *Macoma orientalis* и *Crassostrea gigas* [Кулаков, 1973].

В районе залива Восток, по Т.С. Троицкой и др. [1971], голоценовые отложения распространены в долине р. Козина. Общая мощность песчано-илистых осадков лагунно-эстуарного происхождения - 9 м. Нижняя граница голоцена проходит на отметке -7 м, верхняя - на уровне +2 м. Самые верхние слои разреза континентальные. Остатки фораминифер встречаются между отметками +1,5 и -3 м. Здесь же собраны раковины двустворчатых моллюсков *Crassostrea gigas*, *Glycymeris* sp. и *Corbicula japonica* [Кулаков, 1973]. Максимальное содержание пыльцы монгольского дуба приходится на интервал от 0 до -6 м. Ниже отметки -6 м преобладают *Picea* + *Abies* выше нулевой отметки - *Pinus* + *Picea*.

РАСЧЛЕНЕНИЕ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ШЕЛЬФА

При расчленении отложений обычно используется несколько признаков, характеризующих поведение органических остатков в разрезе: появление новых форм, вымирание некоторых распространенных видов или массовое развитие доминантов. Биостратиграфические границы можно также проводить и по смене сообществ. В этом случае расчленение во многом аналогично выделению серий биомического континуума, а ранг серий определяет объем стратиграфических подразделений. Так, наименьшее биомическое подразделение северо-западного шельфа, соответствующее населению фации, в разрезах обычно ограничивается слоем мощностью до 5-6 м. При этом под мощностью подразумевается не кратчайшее расстояние между кровлей и подошвой залегающего на наклонной поверхности слоя, а разность абсолютных отметок, между которыми встречаются остатки обитателей фации. Гипсометрическая мощность отложений, выделенных по совместной встречаемости 2-3 наиболее распространенных доминантов, изменяется от 10-12 до 25-30 м. Если отложения шельфа в каждом из районов представить в виде колонки мощностью 50-60 м, то в зависимости от ранга биомической серии число выделенных стратиграфических подразделений может быть равным 2-3 или 8-10.

Вместе с тем алевроитовые фации, отличаясь преобладанием того или иного морфоэкологического типа моллюсков, содержат большое число общих видов - доминантов, которые, как правило, распространены в широком гипсометрическом интервале. Подобная унаследованность состава характерна также и для доминантов фации ракушечников. Вследствие этого расчленение отложений шельфа на сообщества фаций связано со значительными трудностями и более удобные подразделения - са-

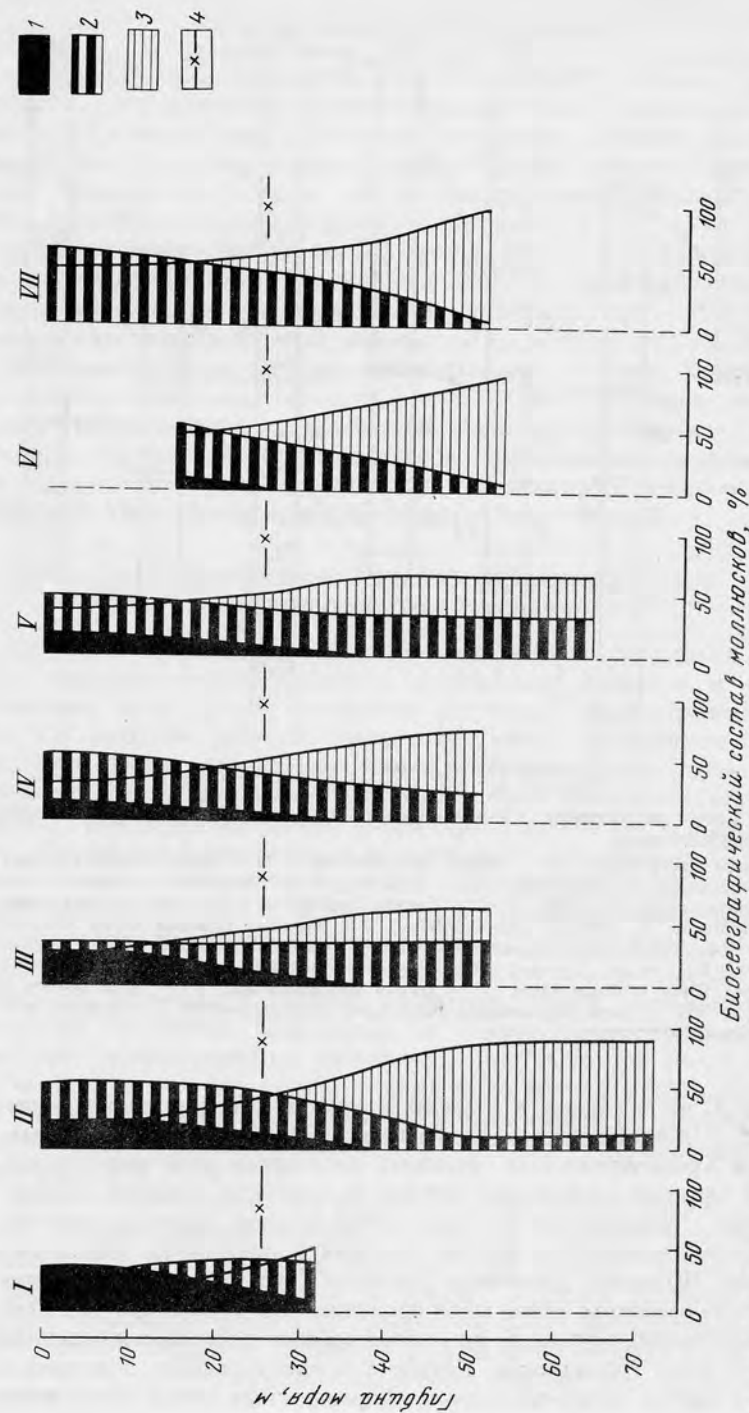


Р и с. 29. Схема расчленения и корреляции донных отложений северо-западного шельфа Японского моря

1 — фация деструкции; 2 — фация ракушечников; 3 — фация аккумуляции; 4 — верхняя граница серии *Felaniella usta* + *Acila insignis* + *Glycymeris yessoensis*; 5 — верхняя граница серии *Felaniella usta* + *Cadella lubrica*; 6 — верхняя граница серии *Liocyma fluctuosa* + *Serripes groenlandicus*; 7 — верхняя граница серии *Mascoma arnheimi* + *Pododesmus macrochisma* + *Cyclocardia paucicostata*; А, Б, В, Г — группа доминантов; I — залив Восток; II — мыс Поворотный; III — бухта Киевка; IV — бухты Кита и Валентина; V — бухта Неприятная; VI — мыс Шкота и мыс Собора; VII — бухта Зеркальная. Римскими цифрами слева от колонок обозначены фазы трансгрессии

ми фации. С их помощью в разрезах открытых районов шельфа выделяется 4–5 повторяющихся фациальных комплексов, сформировавшихся при кратковременных стояниях последнединовой трансгрессии.

Другой принцип расчленения основан на этапности развития моллюсков в ходе трансгрессии. В этом случае границы стратиграфических подразделений проводят по фактам вселения в прибрежную зону новых доминантов. Например, доминанты группы А (рис. 29) начали формироваться, когда береговая линия моря проходила ниже отметки –60–70 м. Начало образования группы Б во многих районах побережья приходится на II и III фазы трансгрессии. Группа В в одних районах появилась в IV фазу, в других начальные этапы ее формирования менее определены



Р и с. 30. Схема расчленения и корреляции донных отложений северо-западного шельфа Японского моря по биогеографическому составу двустворчатых моллюсков

I — тепловодные моллюски; 2 — моллюски умеренных температурных условий; 3 — холодноводные моллюски; 4 — граница тепловодной и холодноводной серий первого порядка; I — залив Восток; II — мыс Поворотный; III — бухта Киевка; IV — бухты Кита и Валентина; V — мыс Шкота; VI — мыс Собора, VII бухта Зеркальная

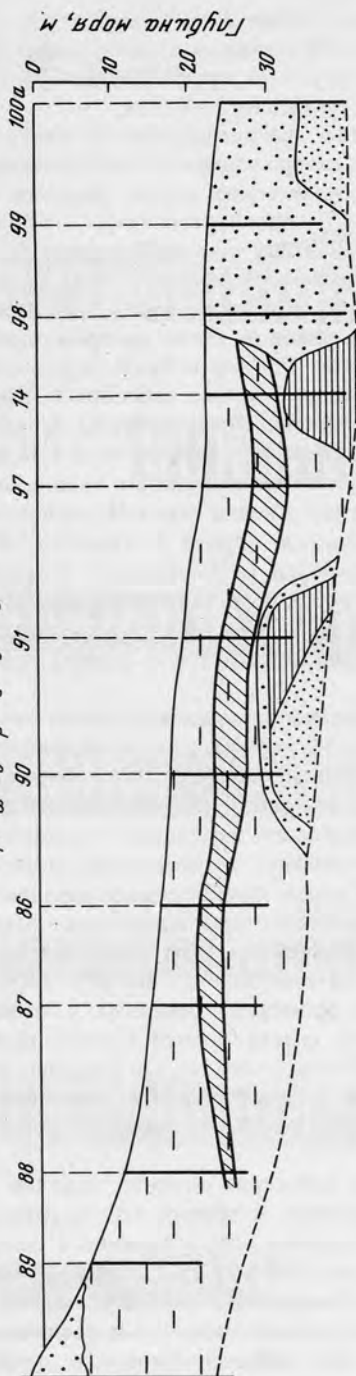
и, по-видимому, приурочены к III фазе. Группа *G* выражена хуже, чем остальные. Можно предполагать, что она образовалась в конце трансгрессии. Следовательно, с помощью доминирующих групп фауны моллюсков донные отложения шельфа можно разделить на 3–4 слоя.

Сравнение пространственно-временного распределения 9 наиболее массовых доминантов в разных районах северо-западного шельфа позволило выделить 4 разновозрастных биомических серии. Верхняя серия — *Felaniella usta* + *Acila insignis* + *Glycymeris yessoensis* — распространена в отложениях V фазы залива Восток, у мыса Поворотный и в бухте Киевка. В отложениях этой же фазы к северу от бухты Киевка выделяется серия *Felaniella usta* + *Cadella lubrica*, которая встречается также и в отложениях IV фазы южных районов. Ниже распространены *Liocyma fluctuosa* + *Serripes groenlandicus*. Однако в бухте Зеркальная подсерией *F. usta* + *C. lubrica* залегает серия *Macoma arnheimi* + *Pododemus macrochisma* + *Cyclocardia paucicostata*. Помимо бухты Зеркальная, моллюски этой серии встречаются также в отложениях I и II фаз и районе мыса Шкота — мыса Собора, в бухте Неприметная и в отложениях I фазы бухт Кита и Валентина. Южнее бухты Киевка серия *M. arnheimi* + *P. macrochisma* + *C. paucicostata* замещается серией *L. fluctuosa* + *S. groenlandicus*, в заливе Петра Великого серия *L. fluctuosa* + *S. groenlandicus* в отложениях I и II фаз трансгрессии, в свою очередь, сменяется сообществом, в котором доминировали *Felaniella usta* [Марков и др., 1975]. Таким образом, одна и та же серия встречается на разных гипсометрических уровнях.

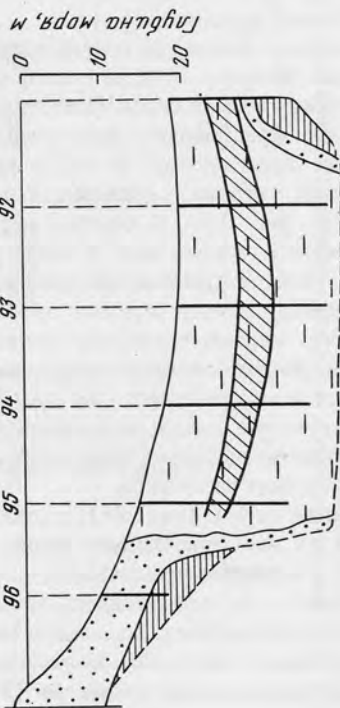
Заметное влияние на состав донных поселений оказывала смена температурных условий. Двустворчатые моллюски шельфа делятся на две крупные климатические серии (клизерии по В.А. Красилову, 1972). В нижней (рис. 30) преобладают холодноводные элементы (60–90%). К северу их число увеличивается. В таком же направлении изменяется и плотность скоплений раковин, отражающая первоначальное распределение моллюсков (см. рис. 10). В составе верхней серии доминировали моллюски умеренных и теплых вод. В северных районах тепловодные виды встречаются реже, а преобладают моллюски умеренных температурных условий. Граница между сериями проходит на отметке –25–30 м. Несмотря на то что гипсометрическое положение клисерий северных и южных районов побережья одинаково, видовой состав доминирующих форм на севере и юге различен (см. рис. 29). Из этого следует, что большинство доминирующих видов не универсальный индикатор стратиграфического положения клисерий, а они характеризуют донные отложения лишь отдельных участков шельфа.

Верхняя серия (рис. 31), делится на три серии второго порядка. В нижней из них преобладают виды умеренных и теплых вод, в средней наряду с ними многочисленным виды холодных вод, а верхняя в основном состоит из тепловодных моллюсков [Евсеев, 1975а]. Распространение холодноводных элементов между отметками –14–16 и –22–25 м с максимумом на –20–22 м в заливе Восток (скв. 98) и увеличение числа холодноводных видов на 18–20 м в районах открытого шельфа позволяют предполагать, что именно эти уровни определяют смену тем-

Р а з р е з 3



Р а з р е з 2



Р и с. 31. Стратиграфическое положение II холодноводной серии в разрезах залива Восток

1-3 - морские отложения: 1 - зеленые илы; 2 - желтоватые среднелессистые пески; 3 - слой повышенного содержания холодноводных моллюсков; 4-5 - континентальные отложения: 4 - аллювиальные серые пески; 5 - бурые глины. Наибольшая глубина скважин 4 м

рой тепловодной серии встречаются в донных отложениях солоноватого озера, образовавшегося на месте морского залива. Здесь распространены раковины *Trapezium liratum*, *Anadara* sp., *Mya japonica*, *Crassostrea gigas* и *Macoma incongrua*. Этот же комплекс моллюсков, называвшийся ранее регрессивным [Евсеев, 1971б], обнаружен в отложениях лагуны Буссе (Южный Сахалин). В разрезе лагуны на р. Шешкевича (примерно в 600 м от ее устья) выделяются три последовательные фазы развития моллюсков серии. В первую очередь преобладали *C. gigas*, во вторую — *M. japonica*, а третья соответствует современным моллюскам лагуны. По некоторым данным [Ohshima, 1971; Ohshima et al., 1972], *C. gigas* и *M. japonica* преобладали в "древних устричных банках" о-ва Хоккайдо. В отложениях лагун Кусиро и Сарома на охотоморском побережье встречаются раковины ныне не обитающих в этом районе моллюсков *Trapezium liratum*, *Macra veneriformis* и *Meretrix lusoria* в отложениях на 1–2 м выше современного уровня моря. Подобный комплекс моллюсков характерен и для отложений солоноватых лагун Тихоокеанского побережья северной части о-ва Хонсю [Kotaka et al., 1955]. Южнее Токийского залива вторая тепловодная серия состоит из моллюсков других видов [Matsushima, 1972].

Таким образом, отложения верхней тепловодной серии встречаются вдоль побережья северной части Японского моря и на Тихоокеанском побережье Японских островов между отметками –15 и +2 м. Это позволяет в пределах низкобореальной биогеографической подобласти уверенно сопоставить отложения заключительных этапов послеледниковой трансгрессии.

КОРРЕЛЯЦИЯ МОРСКИХ И КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ГОЛОЦЕНА

Для голоцена в качестве эталонной обычно приводится стратиграфическая схема Блитта–Сернандера, основанная на хронологии климатических событий послеледникового времени [Nilsson, 1964; Фейлинг-Хансен, 1965]. Согласно этой схеме, разработанной при изучении континентальных торфяников Скандинавии, холодный добореальный этап примерно 9500 лет назад сменился бореальным, а 8500 лет назад — теплым атлантическим. Вторая теплая эпоха голоцена отмечена в конце субатлантического периода. В начале субатлантика было кратковременное похолодание. Суббореальный и бореальный этапы характеризовались умеренными климатическими условиями. Таким образом, стратиграфическая схема Блитта–Сернандера состоит из 5 сравнительно крупных подразделений, отражающих смену континентальной растительности. При этом самый поздний субатлантический этап делится на холодную и теплую фазы. Иными словами, теплые климатические условия в голоцене наступали дважды: в атлантическое и субатлантическое время. В обоих случаях теплым эпохам предшествовали похолодания.

Голоценовые отложения Южного Приморья [Короткий, Караулова, 1975; Короткий и др., 1972] состоят из 4–5 слоев (табл. 6). Нижняя часть (амурские слои) характеризуется преобладанием мелколиствен-

ной растительности с доминированием пыльцы берез. Этот комплекс сопоставляется с пребореалом схемы Блитта—Сернандера. Бореалу Скандинавии соответствуют хасанские слои, образовавшиеся при кратковременном похолодании. Выше залегают барабашевские слои, сопоставляемые с атлантическим этапом. В них преобладает пыльца широколиственных теплолюбивых растений. Суббореалу европейской шкалы в Приморье соответствуют амбинские слои, в которых содержание остатков широколиственной флоры сокращается, а в верхней части появляется пыльца *Pinus koraiensis* и мелколистной березы, свидетельствующая о кратковременном похолодании на рубеже с субатлантиком. С последним сопоставляются рязановские слои, характеризующиеся спорово-пыльцевым спектром, близким к современному.

Следовательно, в целом стратиграфическая схема голоценовых отложений Приморья, основанная на смене спорово-пыльцевых комплексов наземной растительности, является полным аналогом европейской шкалы Блитта—Сернандера. Вместе с тем в разрезах Приморья обычно выделяются два наиболее контрастных комплекса: слои с доминированием термофильных элементов, в которых главная роль принадлежала пыльце дуба, и слои с высоким содержанием пыльцы хвойных (*Picea*, *Abies* и *Pinus*) и холодолюбивых берез. Поскольку выделение слоев основано на количественном соотношении в пробе пыльцевых зерен, а разрезы континентальных отложений Приморья, как правило, небольшой мощности, действительное число последовательных клисериЙ голоцена здесь точно не установлено. Так, по имеющимся данным [Троицкая и др., 1971; Короткий и др., 1972; Караулова и др., 1972; Короткий, Караулова, 1975], голоценовые отложения Южного Приморья содержат только один термофильный комплекс растительности, сопоставляемой с атлантиком Блитта—Сернандера. Г.С. Ганешин [1959] для этого же района выделяет два термофильных комплекса, соответствовавших эпохам наибольшего распространения дубовых лесов. Анализируя данные Мацусимы [Matsushima, 1941] и Ямадзаки [Jamazaki, 1943], Г.С. Ганешин пришел к выводу, что подобное строение имеют и послеледниковые отложения Северной Кореи и Японии. Однако сведения о количестве теплых фаз голоцена в Японии также противоречивы. По одним данным [Nakamura, 1952] выделяется одна фаза наибольшего распространения термофильных элементов наземной растительности, по другим — две [Fujii, Fuji, 1967; Tsukada, 1967].

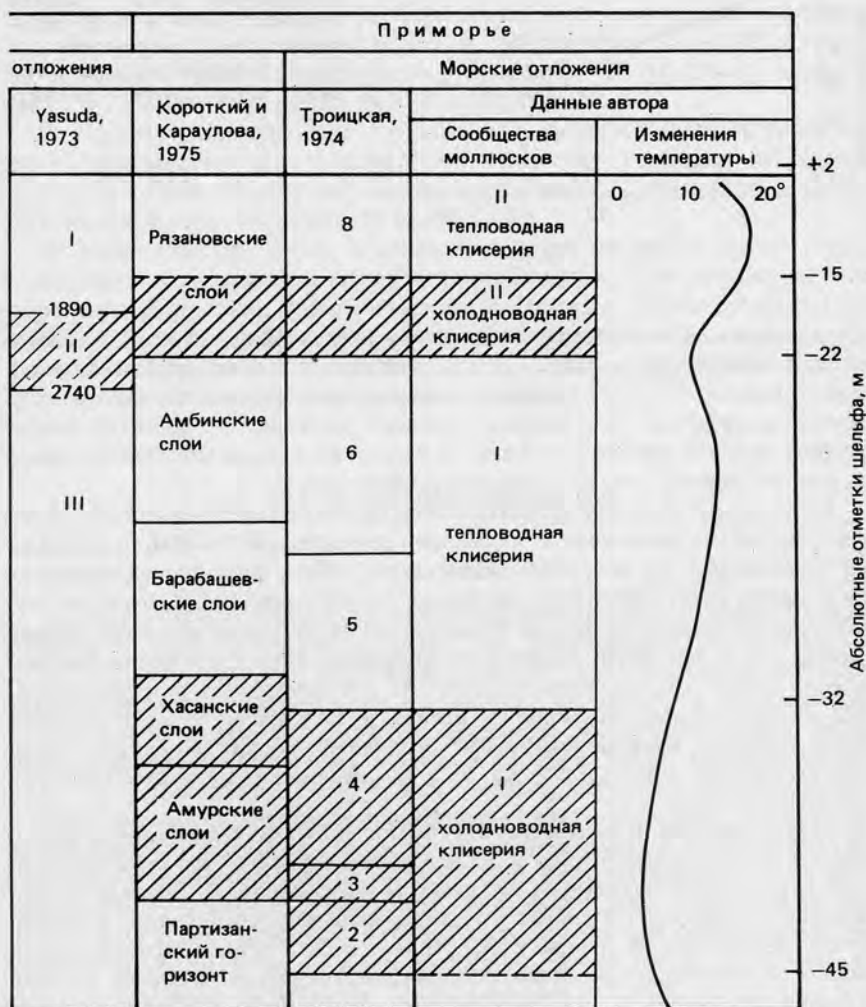
По-видимому, главная причина противоречий — трудности сопоставления разнофациальных разрезов аллювиальных террас. Некоторыми исследователями была сделана попытка скоррелировать разрезы при помощи датировок абсолютного возраста. Согласно датировкам, приведенным в работе Цукады [Tsukada, 1967], верхний термофильный комплекс, соответствующий широкому распространению дубовых лесов в центральных районах о-ва Хонсю, образовался около 1500 лет назад. Возраст нижнего термофильного комплекса, по его определениям, древнее 4800 лет. По данным Ясуды [Yasuda, 1973], слои с комплексом холодолюбивых элементов, разделяющие отложения с термофильной флорой, на севере о-ва Хонсю образовались 1900—2700 лет назад. Оче-

Т а б л и ц а 6
Схема корреляции морских и континентальных отложений голоцена

Эпоха	Схема Блитта-Сернандера (Фейлинг-Хансен, 1965)	Японские острова		
		Континентальные		
		Nakamura, 1952	Fujii, Fuji, 1967	Tsukada, 1967
0				
1	Субатлантические		A	R-IIIb
2	слои	R-III	B	1530
3	Суббореальные			R-IIIa
4	слои		?	
5				4830
6	Атлантические	R-II	C	R-II
7	слои			
8				
9	Бореальные	R-I, II	D	
10	Пребореальные	R-I	E	9740
11	Слои позднего дриаса		F	10500
Плейстоцен	Слои аллерёд		G	

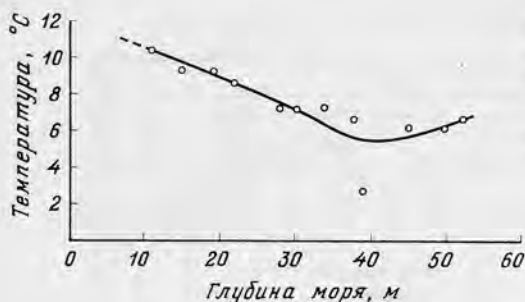
Пр и м е ч а н и е: заштрихованы холодные эпохи голоцена

видно, нижний термофильный комплекс о-ва Хонсю соответствует климатическому оптимуму схемы Блитта-Сернандера, а верхний — теплой фазе субатлантика. Залегающие между термофильными комплексами слои с пониженным содержанием пыльцы дуба в этом случае соответствуют похолоданию на рубеже суббореала и субатлантика. Под нижним термофильным комплексом о-ва Хонсю распространены слои с холодолюбивой растительностью. Таким образом, голоцен северной части Япо-



нии и послеледниковые отложения северо-западного шельфа подразделяется на два теплых и два холодных климатических этапа.

Морские и континентальные отложения голоцена в зависимости от положения в разрезах климатического оптимума можно сопоставлять различными способами. По одному варианту вторая тепловодная серия моллюсков, соответствующая климатическому оптимуму послеледниковья в Приморье, коррелируется с атлантиком схемы Блитта—Сернан-



Р и с. 32. Изменение средней температуры роста раковин *Felaniella usta* в ходе послеледниковой трансгрессии на северо-западном шельфе Японского моря (бухта Киевка)

дера как самой теплой фазой голоцена в Европе [Шварцбах, 1955]. Тогда первую тепловодную серию можно сопоставлять с аллерёдом Европы, для которого отмечено слабое повышение температуры. Однако в этом случае получается, что послеледниковая трансгрессия достигла современной нулевой отметки 5–8 тыс. лет назад и с тех пор образование осадков в прибрежной зоне как будто не происходит.

По второму варианту климатический оптимум северо-западного шельфа следует сопоставлять с бореалом европейской шкалы, поскольку на Тихоокеанском побережье Азии самая теплая фаза послеледниковья приходится не на атлантик, а на бореал [Хотинский, 1973]. В таком случае уровень послеледниковой трансгрессии приблизился к современному около 9 тыс. лет назад. Однако на изученном нами шельфе послеледниковые морские отложения залегают на континентальных трансгрессивно, а образование абразионных врезов в континентальные отложения было вызвано кратковременными стояниями уровня моря или малоамплитудными регрессиями до 2–3 м, не повлиявшими на структуру морского слоя.

Третий вариант приведен на табл. 6. По этой схеме наша вторая тепловодная серия коррелируется с теплой фазой европейского субатлантика, а первая — с нерасчлененным атлантиком и суббореалом. Верхняя холодоводная серия соответствует кратковременному похолоданию в начале субатлантика или на рубеже суббореала и субатлантика. Нижняя холодоводная серия приходится на поздний дриас, пребореал и бореал. Глубже 45-метровой изобаты, как показывает анализ изотопов кислорода в раковинах *Felaniella usta* (рис. 32), средняя температура по сравнению с ее значением вблизи изобаты 40 м выше примерно на 1°. Очевидно, это увеличение температуры было вызвано еще одним улучшением климата в конце плейстоцена [Minato, 1966; Fuji, 1967]. Таким образом, нижняя граница голоценовых отложений на северо-западном шельфе проходит на отметке примерно —42–43 м, что соответствует стоянию уровня моря на 38–42 м.

Основываясь на одинаковой последовательности морских и континентальных клисериЙ голоцена, можно сделать следующие выводы.

1. Послеледниковые отложения северо-западного шельфа состоят из 4–5 стратиграфических подразделений, отличающихся биогеогра-

фической структурой сообществ двустворчатых моллюсков. Отложения ниже изобаты 42—43 м относятся к плейстоцену.

2. В голоцене установлены отложения, соответствующие пребореалу, бореалу, атлантику, суббореалу и субатлантику. Граница атлантика и бореала проходит примерно по отметке —32 м. Между изобатами 15 и 22 м залегают осадки раннего субатлантика.

3. Верхнее подразделение голоцена, относимое к позднему субатлантику, соответствует климатическому оптимуму голоцена, во время которого общее количество видов и тепловодных элементов в фауне двустворчатых моллюсков было наибольшим.

4. Климатические серии прослеживаются не только в рассматриваемом районе, но и далеко за его пределами. Сходные по биогеографической характеристике серии флоры выделяются также в континентальных отложениях послеледниковья. Это позволяет использовать клисерии в качестве универсальных коррелятивных маркеров при сопоставлении разнофациальных отложений удаленных районов.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Первые крупные сводки по систематике моллюсков дальневосточных морей появились в середине прошлого века [Middendorff, 1851; Schrenck, 1867]. Основой для них послужила главным образом высокореальная фауна моллюсков. Однако в результате ревизии общей системы моллюсков, а также детального изучения анатомии, экологии и зоогеографии моллюсков дальневосточных морей [Скарлато, 1960; Голиков, Скарлато, 1967; Скарлато, 1974] работы первых исследователей не соответствуют нашим современным представлениям о систематике этой группы. С другой стороны несмотря на то что общепринятая классификация не должна бы иметь пространственно-временных ограничений, в систематике бореальных моллюсков дальневосточных морей вследствие слабой изученности фауны четвертичного периода различаются две таксономические модификации: ныне живущие моллюски [Скарлато, 1974] и ископаемые (дочетвертичные) моллюски [Кришторович, 1964]. Существующее искусственное разграничение моллюсков наиболее остро сказывается при решении ряда проблем, касающихся происхождения, развития, смены и становления современной фауны шельфа. В связи с этим ниже приводятся краткие описания видов двустворчатых моллюсков рассматриваемого района, фотоизображения их раковин, а также некоторые сведения по их экологии и распространению на северо-западном шельфе Японского моря. Данные о распространении двустворчатых моллюсков приведены в табл. 7 и 8.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА BIVALVIA

Животные с двусторонней симметрией. Мягкое тело заключено в двустворчатую раковину и имеет латерально облегающие выросты — левую и правую лопасти мантии. Характерная черта класса — наличие особой камеры в латерально-вентральной части тела моллюска — мантийной полости, образованной левой и правой лопастями мантии [Purchon, 1968]. В этой полости расположены жабры. У некоторых форм жабры простые двоякоперистые (*Nuculoma*, *Nuculana* и др.), у других состоят из перегибающихся посередине нитей, обособленных или соединенных перемычками (*Arca*, *Crassostrea*, *Crenomytilus*, *Pododesmus* и др.). Головы нет. Около ротового отверстия находятся губные (ротовые) лопасти. По строению они напоминают жабры и вместе с жабрами при помощи развитого ресничного аппарата сортируют и доставляют пищевые частицы к ротовому отверстию.

Система пищеварения состоит из сравнительно короткого пищевода, мускулистого желудка, печени, занимающей значительную часть висцеральной массы, и среднего и заднего отделов кишки [Скарлато, Старобогатов, 1972]. Внутренняя стенка желудка имеет ресничные участки, небольшие выпячивания, увеличивающие объем желудка, и твердый хитинизированный щиток, в который упирается студенистое вращающееся тело — "кристаллический" стебелек, помещающийся в специальном слепом выросте — "мешке". Задняя кишка проходит через сердце и открывается в мантийную полость. Органы размножения состоят из парных желез, соединяющихся также с мантийной полостью. У большинства форм оплодотворение наружное, а появляющиеся из яиц личинки ведут планктонный образ жизни. Однако у некоторых моллюсков (*Thracia*, *Cyclocardia*, *Musculus*, *Turtonia* и др.) молодь вынашивается в мантийной полости или капсулах.

Левая и правая мантийные лопасти, облекая тело с боков, встречаются у брюшного края моллюсков. У некоторых форм (*Patinopecten*, *Chlamys*, *Pododesmus*, *Crassostrea* и др.) вентральные края лопастей свободны, у других (*Crenomytilus*, *Astarte*, *Mercenaria* и др.) они срастаются вдоль брюшного края, оставляя свободными лишь несколько участков вдоль брюшного края моллюска, соединяющих мантийную полость с внешней средой. Одно из таких отверстий сзади служит для выведения из мантийной полости продуктов выделения, фекалий и псевдофекалий, через второе, располагающееся обычно сзади, но вентрально, поступает вода, содержащая кислород и пищевые частицы. Третье вентральное или смещенное кпереди отверстие предназначено для выдвигания ноги, выпуска биссуса, разрывающей струи воды и других целей. Задние входные и выводные отверстия могут быть образованы не выступающими наружу краями лопастей, а также короткими или длинными трубками — сифонами, увенчанными чувствительными щупальцами и ворсинками. Глубоко зарывающиеся моллюски в большинстве случаев имеют длинные сифоны, которые у одних форм (*Macoma*, *Peronidia*, *Nuttalia* и др.) обособлены на входной и выводной; у других (*Mya*, *Panomya*) входной и выводной каналы заключены в общую мускулистую оболочку и раз-

Т а б л и ц а 7

Вертикальное распространение двустворчатых моллюсков и их раковин
на северо-западном шельфе Японского моря

Вид	Глубина моря, м									
	0	10	20	30	40	50	60	70	80	
<i>Acila insignis</i> (Gould)		+++	-----							
<i>Nuculoma</i> sp.		++	-----			+++++	+++++	-----		
<i>Nuculana pernula</i> (Müller)										
<i>Yoldia notabile</i> (Yokoyama)		+++++	+++++							
<i>Y. amygdalea</i> (Valenciennes)						-----				
<i>Y. johanni</i> Dall						-----				
<i>Arca boucardi</i> Jousseume	---	+++	-----							
<i>Anadara broughtoni</i> (Schrenck)	---	+++								
<i>Anadara</i> sp.	---									
<i>Glycymeris yessoensis</i> (Sow.)	---	+++	-----							
<i>Vilasina pillula</i> Bartsch	---									
<i>Crenella decussata</i> Montagu					-----	+++++	+++++			
<i>C. columbiana</i> Dall					-----					
<i>C. leana</i> Dall					-----					
<i>Modiolus modiolus</i> Linne	---	++								
<i>M. difficilis</i> (Kur. et Habe)	---	+++								
<i>Musculus laevigatus</i> (Gray)					-----					
<i>Musculista senhousia</i> (Benson)	---	++	---							
<i>Septifer keenae</i> Nomura	---	+++	-----							
<i>Mytilus edulis</i> Linne	---	++		- ? -						
<i>Crenomytilus coruscus</i> (Gould)	---	++								
<i>C. grayanus</i> (Dunker)	---	+++	-----		+++					
<i>Chlamys erythrocomatus</i> Dall							+++++	+++++	-----	
<i>C. nipponensis</i> Kuroda	---	++								
<i>C. swifti</i> (Bernardi)	---	++++	-----							
<i>Patinopecten yessoensis</i> (Jay)		++++	-----							
<i>Pododesmus macrochisma</i> (Desh.)			++			+++++	+++++	-----		
<i>Crassostrea gigas</i> Thunberg	---	+++	-----							
<i>Astarte montagui</i> (Dillwyn)					-----	+++++	+++++	-----		
<i>A. borealis</i> (Schumacher)			-----		+++++	+++++				
<i>A. alaskensis</i> Dall					+++++	+++++				
<i>Cyclocardia paucicostata</i> (Krause)					-----	+++++	+++++	-----		
<i>C. crebricostata</i> (Krause)				-----	+++++	+++++	+++++	-----		
<i>C. incisa</i> Dall			-----	-----	-----					
<i>Corbicula japonica</i> Prime	---	+++	-----							
<i>Trapezium liratum</i> (Reeve)	---									
<i>Alvenius oijanus</i> (Yokoyama)	---									
<i>Felaniella usta</i> (Gould)		+++++	+++++	-----						
<i>Diplodonta semiasperoides</i> (Nomura)		++	-----							
<i>Thyasira tokunagai</i> Kur. et Habe		---								

Т а б л и ц а 7 (продолжение)

Вид	Глубина моря, м								
	0	10	20	30	40	50	60	70	80
Thyasira sp.						-----			
Axinopsida subquadrata (A. Ad.)		++-----				+++++++--			
Pillucina pisidium (Dunker)	---++ -								
Nipponomysella obesa Habe	-+++--								
Mysella sp.					-----				
Montacuta sp.					-----				
Clinocardium ciliatum Fabr.					+++++	-----			--
Clinocardium californiense (?) (Deshayes)	---++++-								
Serripes groenlandicus (Brug.)		---			---+++	-----			
Callista brevisiphonata (Carpenter)	---++++-					- -			
Saxidomus purpuratus (Sow.)	---+++--								
Meretrix lusoria (Röding)	--								
Dosinia angulosa (Philippi)	-----								
D. japonica (Reeve)	-----								
Mercenaria stimpsoni (Gould)	+++++	-----							
Liocyma fluctuosa (Gould)		-----			+++++++--				
Protothaca jedoensis (Lischke)	+++--								
P. euglypta Sowerby	+++++	-----							
Callinectes adamsi (Reeve)	+++-----								
Tapes philippinarum (Ad. et Reeve)	---+++								
Turtonia minuta (Fabricius)	+++-----								
Macra sulcataria Deshayes	---+++								
M. veneriformis Deshayes	---								
Spisula sachalinensis (Schr.)	---++++-								
Mactromeris voyi (Gabb)	+++-----								
Raeta pulchella (A. Adams et Reeve)	++++-----								
Gari katusensis (Yokoyama)	-----								
Nuttalia olivacea (Jay)	---+++								
N. petri (Bartsch)					-----				
N. ezonis (Kuroda et Habe)	+++-----								
Theora lubrica Gould	++-----								
Cadella lubrica (Gould)	+++++++								
Gastrana contabulata (Deshayes)	-----								
Macoma orientalis Scarlato		-----							
M. arnhemii Dall					-----				
M. calcarea (Gmelin)						-----	+++++		
M. yantaiensis (Cros. et Deb.)	---+								
M. incongrua (Martens)	- +++-								
M. tokyoensis Makiyama	-----								
M. nipponica (Tokunaga)	- ++-								
M. cf. loveni (Steenstrup)		-----		-	+++-----				

Таблица 7 (окончание)

Вид	Глубина моря, м								
	0	10	20	30	40	50	60	70	80
<i>M. baltica</i> Linne	++	-----							
<i>M. lama</i> Bartsch					-----				
<i>M. middendorffi</i> Dall			-----		-----				
<i>M. sector</i> Oyama		-----							
<i>Angulus vestalioides</i> (Yokoyama)	++	-----							
<i>Peronidia venulosa</i> (Schrenck)	+++	-----							
<i>P. zyonoensis</i> (Hatai et Nis.)	-----								
<i>Fabulina minuta</i> (Lischke)		-----							
<i>Siliqua alta</i> (Brod. et Sow.)	++++	-----							
<i>Solen krusensterni</i> (Schrenck)	+++	-----							
<i>Hiatella orientalis</i> (Yokoyama)	++++	-----	?						
<i>H. arctica</i> (Linne)					-----				
<i>Panope japonica</i> Adams			-----						
<i>Panomya ampla</i> Dall	+++	-----							
<i>Aloidis amurensis</i> (Schrenck)	++++	-----							
<i>Anisocorbula venusta</i> (Gould)	+++++	-----							
<i>Mya priapus</i> Tilesius	++	-----							
<i>M. pseudoarenaria</i> (?) Schlesch					-----				
<i>M. japonica</i> Jay	++++	-----							
<i>Cryptomya busoensis</i> Yokoyama		-----							
<i>Entodesma naviculoides</i> Yok.	+++	-----							
<i>Pandora pulchella</i> Yokoyama		-----	+++++	-----					
<i>Thracia kakumana</i> (Yokoyama)		-----							
<i>T. myopsis</i> Möller			-----						
<i>Laternula limicola</i> (Reeve)	++	-----							

Примечание. Распространение живых моллюсков показано знаком "+", пустых раковин — знаком "—".

делены внутренней перегородкой. Сифоны снабжены продольной и кольцевой мускулатурой, обеспечивающей им подвижность, а часть продольных мышечных волокон основания сифонов проходит через мантию и прикрепляется к раковине, образуя на ее внутренней стороне отпечатки.

На вентральной стороне животного есть вырост — нога. У одних моллюсков (*Nucula*, *Nuculana*) нога уплощена снизу, у других форма ее округлая, булавовидная или клиновидная. Функции ноги разнообразны. С ее помощью моллюск зарывается в субстрат, передвигается в слое субстрата или по его поверхности, совершает прыжки, спасаясь от хищника, очищает раковину от обрастания ее другими организмами. У некоторых моллюсков (*Crassostrea*) нога редуцирована, у других (*Pectinidae* и *Mytilidae*) в ее основании располагаются железы, секретирующие конхиолиновое вещество, которое образует эластичные нити — биссус.

Таблица 8

Распространение двустворчатых моллюсков в послеледниковых отложениях шельфа Японского и Охотского морей

Вид	Район побережья					
	Залив Посыета	Залив Петра Великого	Залив Восток	Мыс Поворот- ный	Бухта Краковка	Бухта Киевка
1	2	3	4	5	6	7
<i>Acila insignis</i> (Gould)	+	+	+	+	+	+
<i>Nuculoma</i> sp.	+	+	+	—	+	—
<i>Nuculana pernula</i> (Müller)	—	—	+	+	+	+
<i>Yoldia notabile</i> (Yokoyama)	+	+	+	+	—	+
<i>Yoldia amygdalea</i> (Valenciennes)	—	?	—	—	—	—
<i>Y. johanni</i> Dall	—	—	—	?	?	?
<i>Arca boucardi</i> Jousseaume	+	+	+	+	+	+
<i>Anadara broughtoni</i> (Schrenck)	+	+	+	—	—	—
<i>Anadara</i> sp.	+	+	—	—	—	—
<i>Glycymeris yessoensis</i> (Sow.)	+	+	+	+	+	+
<i>Vilasina pillula</i> Bartsch	+	+	+	+	—	—
<i>Crenella decussata</i> Montagu	—	—	+	+	+	+
<i>C. columbiana</i> Dall	—	—	—	—	—	—
<i>C. leana</i> Dall	—	—	—	+	—	+
<i>Modiolus modiolus</i> Linne	—	+	+	?	—	—
<i>M. difficilis</i> (Kur. et Habe)	+	+	+	?	+	+
<i>Musculus laevigatus</i> (Gray)	+	+	+	+	—	—
<i>Musculista senhousia</i> (Benson)	+	+	+	—	—	—
<i>Septifer keenae</i> Nomura	+	+	+	+	+	+
<i>Mytilus edulis</i> Linne	+	+	+	+	+	—
<i>Crenomytilus coruscus</i> (Gould)	+	+	+	—	—	—
<i>C. grayanus</i> (Dunker)	+	+	+	+	+	+
<i>Chlamys erithrocomatus</i> Dall	—	—	—	?	+	—
<i>C. nipponensis</i> Kuroda	+	+	—	—	—	—
<i>C. swifti</i> (Bernardi)	+	+	+	+	—	+
<i>Patinopecten yessoensis</i> (Jay)	+	+	+	+	+	+
<i>Pododesmus macrochisma</i> (Desh.)	—	—	+	+	+	+
<i>Crassostrea gigas</i> Thunberg	+	+	+	+	?	+
<i>Astarte montagui</i> (Dillwyn)	+	+	+	+	+	—
<i>A. borealis</i> (Schumacher)	+	+	+	+	+	+
<i>A. alaskensis</i> Dall	—	+	—	—	+	+
<i>Cyclocardia crebricostata</i> (Krause)	—	+	—	?	+	+
<i>C. paucicostata</i> (Krause)	—	—	—	—	+	+
<i>C. incisa</i> Dall	—	—	+	—	—	+
<i>Corbicula japonica</i> Prime	+	+	+	+	+	+
<i>Trapezium liratum</i> (Reeve)	+	+	—	—	—	—
<i>Alvensius oijanus</i> (Yokoyama)	+	+	+	—	—	—
<i>Felaniella usta</i> (Gould)	+	+	+	+	+	+

Район побережья

[illegible]

Т а б л и ц а 8 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Diplodonta semiasperoides</i> Nomura	+	+	+	+	+	+
<i>Thyasira tokunagai</i> Kur. et Habe	—	—	+	—	—	—
<i>Thyasira</i> sp.	+	+	—	—	—	—
<i>Axinopsida subquadrata</i> (A. Adams)	+	+	+	+	+	+
<i>Pillucina pisidium</i> (Dunker)	+	+	+	—	—	—
<i>Nipponomysella obesa</i> Habe	+	+	+	—	—	—
<i>Mysella</i> sp.	—	?	+	+	—	+
<i>Montacuta</i> sp.	—	—	+	—	—	—
<i>Clinocardium ciliatum</i> Fabr.	—	—	+	+	+	+
<i>C. californiense</i> (?) (Deshayes)	+	+	+	+	+	+
<i>Serripes groenlandicus</i> (Brug.)	+	+	+	+	+	+
<i>Callista brevisiphonata</i> (Carp.)	+	+	+	+	+	+
<i>Saxidomus purpuratus</i> (Sowerby)	+	+	+	—	—	—
<i>Meretrix lusoria</i> (Röding)	—	—	+	—	—	—
<i>Dosinia angulosa</i> (Philippi)	+	+	—	—	—	—
<i>D. japonica</i> (Reeve)	+	+	+	—	—	—
<i>Mercenaria stimpsoni</i> (Gould)	+	+	+	+	+	+
<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould)	+	+	+	+	+	+
<i>Protothaca jedoensis</i> (Lischke)	+	+	+	—	—	—
<i>P. euglypta</i> Sowerby	+	+	+	+	+	+
<i>Callithaca adamsi</i> (Reeve)	+	+	+	+	+	+
<i>Tapes philippinarum</i> (A. Adams et Reeve)	+	+	+	+	?	+
<i>Turtonia minuta</i> (Fabricius)	+	+	+	—	+	—
<i>Macra sulcataria</i> Deshayes	+	+	+	+	+	+
<i>M. veneriformis</i> Deshayes	+	+	—	—	—	—
<i>Spisula sachalinensis</i> (Schrenck)	+	+	+	—	—	—
<i>Mactromeris voyi</i> (Gabb)	+	+	+	+	+	+
<i>Raeta pulchella</i> (A. Adams et Reeve)	+	+	+	—	—	—
<i>Gari katusensis</i> (Yokoyama)	+	+	+	—	—	—
<i>Nuttalia olivacea</i> (Jay)	+	+	+	—	—	—
<i>N. petri</i> (Bartsch)	+	+	+	+	—	+
<i>N. ezonis</i> (Kuroda et Habe)	+	+	+	+	+	+
<i>Theora lubrica</i> Gould	+	+	+	—	—	—
<i>Cadella lubrica</i> (Gould)	+	+	+	+	+	+
<i>Gastrana contabulata</i> (Desh.)	+	+	+	—	—	—
<i>Macoma orientalis</i> Scarlato	+	+	+	—	—	—
<i>M. arnheimi</i> Dall	—	—	—	+	?	+
<i>M. calcarea</i> (Gmelin)	+	+	+	+	+	?
<i>M. yantaiensis</i> (Cros. et Deb.)	—	+	+	—	—	—
<i>M. incongrua</i> (Martens)	+	+	+	—	—	—
<i>M. tokyeensis</i> Makiyama	+	+	+	—	—	—
<i>Macoma nipponica</i> (Tokunaga)	+	+	+	+	—	—
<i>M. cf. loveni</i> (Steenstrup)	+	+	+	+	+	+
<i>M. baltica</i> Linne	+	+	+	+	+	+
<i>M. lama</i> Bartsch	+	+	+	+	+	+
<i>M. middendorffi</i> Dall	—	—	+	—	+	+
<i>M. sector</i> Oyama	—	+	+	+	+	+
<i>Angulus vestalioides</i> (Yok.)	—	+	+	+	—	—

	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	+	-	+	+	+	+	+	+	-	-
-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	+	-
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-
+	+	-	+	+	+	-	-	?	-	+	+
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+
+	+	+	+	+	-	+	+	+	-	-	+
+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
+	+	-	+	+	+	-	+	-	-	?	-
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
-	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-
?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
+	-	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-
+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+
-	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+	+	+	+	+	-	-	+	+	-	-	+
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Таблица 8 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Peronidia venulosa</i> (Schrenck)	+	+	+	+	+	+
<i>P. zyanoensis</i> (Hat. et Nisiyama)	—	+	+	?	+	+
<i>Fabulina minuta</i> (Lischke)	—	—	+	—	—	—
<i>Siliqua alta</i> (Brod. et Sowerby)	+	+	+	—	+	+
<i>Solen krusensterni</i> (Schrenck)	+	+	+	+	—	+
<i>Hiatella orientalis</i> (Yokoyama)	+	+	+	+	+	—
<i>H. arctica</i> (Linne)	—	—	—	?	—	—
<i>Panope japonica</i> Adams	+	+	+	—	+	+
<i>Panomya ampla</i> Dall	—	+	+	+	—	+
<i>Aloidis amurensis</i> (Schrenck)	+	+	+	+	+	+
<i>Anisocorbula venusta</i> (Gould)	+	+	+	+	+	+
<i>Mya priapus</i> Tilesius	+	+	+	?	—	?
<i>M. pseudoarenaria</i> (?) Schlesch	—	—	—	+	—	+
<i>M. japonica</i> Jay	+	+	+	?	?	—
<i>Cryptomya busoensis</i> Yokoyama	+	+	+	+	—	+
<i>Entodesma naviculoides</i> Yok.	+	+	+	+	+	+
<i>Pandora pulchella</i> Yokoyama	+	+	+	+	+	+
<i>Thracia kakumana</i> (Yokoyama)	+	+	+	+	+	?
<i>T. myopsis</i> Möller	—	—	—	?	—	—
<i>Laternula limicola</i> (Reeve)	+	+	+	—	—	—

Биссусные нити "приклеиваются" к твердому субстрату при помощи ноги. У зарывающихся и передвигающихся по субстрату форм нога хорошо развита. Мускулатура ноги этих моллюсков состоит обычно из мышц, выдвигающих ее наружу (протракторы), и мышц, втягивающих ногу внутрь раковины (ретракторы и элеваторы). Эти мышцы прикрепляются к внутренней поверхности раковины, оставляя вдавленные отпечатки.

Помимо мышц ноги и сифонов, на внутренней стороне раковины есть отпечатки одного или двух мускулов — аддукторов, которые служат для смыкания створок. У большинства моллюсков (*Nuculidae*, *Arcidae*, *Astartidae*, *Veneridae*, *Tellinidae* и др.) два аддуктора — передний и задний, при этом передний иногда располагается на особой перегородке раковины (*Septifer*). У остальных моллюсков (*Pectinidae*, *Ostreidae*, *Anomiidae* и др.) один аддуктор, состоящий обычно из двух крупных пучков мышечных волокон, обеспечивающих быстрое смыкание створок и их удерживание в таком состоянии на протяжении длительного времени. Размыкание створок происходит под действием упругой конхиолиновой связки, расположенной на дорзальном (замочном) крае раковины. Упругость и мощность связки у разных видов не одинаковы. В связи с этим раковины одних видов (*Peronidia*, *Nuttalia*, *Siliqua*, *Solen* и др.) после смерти моллюсков раскрываются, створки других (*Mytilus*, *Macra*, *Callista*, *Tapes* и др.) остаются сомкнутыми, что следует учитывать при тафономических наблюдениях. Менее выражены на внутренней

8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+
+	?	-	+	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
+	+	+	+	-	+	-	+	+	-	+
+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+
+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-
-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+	+	+	+	-	-	+	+	-	-	-
-	?	-	-	-	+	-	-	-	?	-
+	+	+	?	+	-	+	+	+	?	-
+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
-	+	+	+	-	-	+	-	+	-	-
?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
+	?	-	-	+	+	-	-	-	-	-
-	-	+	?	+	+	+	+	?	+	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+

стороне раковины отпечатки мантийной мускулатуры, образующие мантийную линию, и отпечатки крестовидной мышцы (Tellinidae, Psammobiidae), располагающейся вблизи основания сифонов.

Тело моллюска снаружи охватывается двустворчатой раковиной, выделяемой поверхностью мантии. Форма раковины и ее размеры варьируют в широких пределах. Различают раковины округлые, овальные, треугольные, сужающиеся кпереди или кзади, четырехугольные и с неправильными очертаниями, вздутые и уплощенные, маленькие (до несколько мм), средних размеров (несколько см) и крупные (около 7–10 см). На дорзальной части створки есть выступы, входящие в ямки противоположной створки и образующие замок раковины. Расположение выступов-зубов, их форма и количество имеют важное систематическое значение и приводятся почти во всех определителях-справочниках. Наружная поверхность раковины гладкая или со скульптурой. Обычно выделяют такие элементы скульптуры, как штрихи, бороздки, морщины, ребра и складки. Элементы скульптуры могут иметь радиальное, косое или концентрическое расположение. У многих моллюсков наружная сторона створок также покрыта тонким слоем конхиолина (периостракум), предохраняющего карбонатное вещество раковины от химического и биохимического растворения. Периостракум может быть гладким, шероховатым или ворсинчатым. У некоторых видов (*Modiolus*) на гладком периостракуме прикреплены длинные отпадающие щетинки.

По образу жизни двустворчатые моллюски северо-западного шельфа делятся на три группы: а) зарывающиеся (около 70%), б) прикрепляющиеся (29%) и в) свободнолежащие на поверхности субстрата (1%). Большинство зарывающихся форм — малоподвижные животные, остающиеся на протяжении значительной части их жизни в одном месте. Прикрепляющиеся формы, за исключением *Crassostrea* и *Pododesmus*, могут оставлять биссусные нити и менять место обитания. Взрослые свободнолежащие (*Patinopecten*) передвигаются в толще воды, захлопывая створки, а их молодь прикрепляется биссусом к твердому субстрату. Стадия биссусного прикрепления встречается также у некоторых зарывающихся форм (*Myidae*, *Veneridae*). Среди обитателей северо-западного шельфа преобладают фильтраторы (72%). Нижняя граница их распространения проходит по внешнему краю шельфа на глубине 110–130 м. На больших глубинах двустворчатые моллюски редки. В северной части Японского моря число их не превышает 15–20 видов [Мокиевский, 1954; Скарлато, 1972]. Верхняя граница менее определена. Возможно, она проходит на глубине 15–20 м (табл. 7). Остальные моллюски шельфа представлены собирателями детрита (28%), встречающимися главным образом в мелководной зоне моря.

Как показало сравнение собранных нами раковин и живых моллюсков с коллекцией двустворчатых моллюсков Зоологического института АН СССР, из 106 видов северо-западного шельфа 36 встречаются в мертвом состоянии, т.е. как пустые раковины, залегающие в донных отложениях и на их поверхности (см. табл. 7). Моллюски остальных 70 видов представлены животными и пустыми раковинами. При этом вертикальное распространение пустых створок значительно шире зоны обитания живых моллюсков. Подобная картина характерна и для двустворчатых моллюсков других участков шельфа. Их полный состав и географическое распространение в северной части Японского моря приведены на табл. 8. Эти данные свидетельствуют о том, что основным фактором, влиявшим на структуру и характер донных поселений в ходе послеледниковой трансгрессии, было изменение температурных условий района, вызывавшее вдольбереговые популяционные миграции массовых видов двустворчатых моллюсков.

ОПИСАНИЕ ВИДОВ

СЕМЕЙСТВО NUCULIDAE

Acila insignis (Gould)

Табл. VII, фиг. 9; табл. IV, фиг. 9

Синонимика см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 83.

Раковина длиной до 14–18 мм с характерной диварикатной скульптурой. Наружная поверхность ее покрыта темно-коричневым перистракумом, внутренняя перламутровая. Задний край без ухообразного расширения.

Экология. Обитает на мелко- и среднезернистых песках, иногда встречается на илистых песках и алевроитах заливов. Зарывается в грунт и может передвигаться при помощи ноги в поверхностном слое донных отложений.

Nuculoma sp.

Раковина маленькая, длиной до 4–6 мм, гладкая, покрыта зеленоватым тонким перيوстракумом. Внутренняя сторона перламутровая. Различаются формы удлинённые и короткие, вздутые. Возможно это разные виды.

Экология. Обитатель илов и мелкозернистых песков. Зарывается в самый верхний слой грунта.

СЕМЕЙСТВО NUCULANIDAE

Nuculana pernula (Müller)

Табл. V, фиг. 7; табл. VII, фиг. 13

Синонимику см.: Suzuki, Kanehara, 1936, p. 179, pl. 10, fig. 1–7; Habe, 1951, p. 24, fig. 20, 21; Habe, 1958, p. 246, pl. 12, fig. 2–3.

Раковина длиной до 15–18 мм с тонкой концентрической скульптурой и коричневатым перيوстракумом. Задний край образует роstr, на внутренней стороне роstrа есть короткий сифональный валик.

Экология. Обитает на илистых мелко- и среднезернистых песках. Зарывается в грунт и может передвигаться по его поверхности при помощи расширяющейся книзу ноги.

Yoldia notabile (Yokoyama)

Табл. V, фиг. 3; рис. 33, 15

Синонимику см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 84.

Раковина тонкая, длиной до 30–40 мм. На наружной поверхности перيوстракум зеленоватого цвета и скульптура в виде узких желобков, разделённых широкими промежутками. На передней половине раковины желобки параллельны линиям роста, на задней пересекают линии роста, косо сбегая к вентральному краю. Задний дорзальный край заострен и без скульптуры.

Экология. Обитает на мелко- и среднезернистых песках, обогащённых илистыми частицами. Зарывается в грунт на небольшую глубину и может передвигаться под его поверхностью.

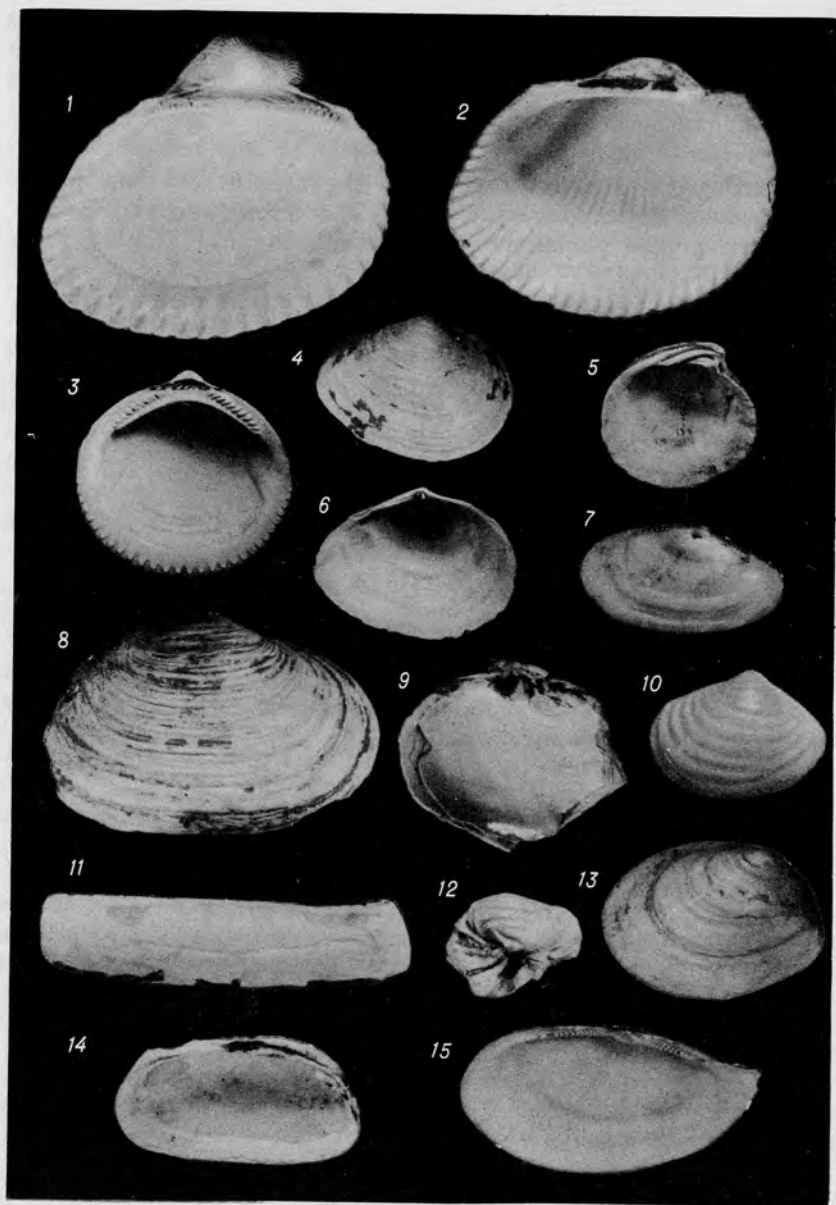
Yoldia amygdalea (Valeciennes)

Табл. V, фиг. 5; рис. 33, 7

Синонимику см.: Habe, 1951, p. 28, fig. 38, 29.

Раковина тонкая, почти равносloнoнная длиной до 20–25 мм, покрыта темно-зеленым перيوстракумом. Наружная поверхность раковины гладкая, с редкими концентрическими линиями роста. Задний край округлый.

Экология. Раковины собраны на илистых песках.



Р и с. 33. 1 — *Anadara* sp.; левая створка, $\times 1$ солоноватое озеро на западном побережье залива Посъета, глубина 1 м. Элемент второй тепловодной серии заливов Посъета и Петра Великого; 2 — *Anadara broughtoni* (Schrenck), левая створка, $\times 1,3$, залив Посъета, глубина 2 м. Элемент второй тепловодной серии заливов Посъета и Петра Великого; 3 — *Glycymeris yessoensis* (Sowerby), правая створка, $\times 1$, район бухты Клевка, ст. 514, глубина 18 м. Доминирующий вид серии *Felaniella usta* + *Acila incignis* + *G. yessoensis*; 4–6 — *Macoma lama* Bartsch, правая и левая створ-

Yoldia johanni Dall

Табл. VII, фиг. 16

Синонимике см.: Kotaka, 1962, p. 145.

Раковина тонкая, длиной до 20–25 мм, покрыта зеленоватым перистракумом. Задний край раковины не заострен. У некоторых экземпляров пересекающие линии роста желобки расположены только в средней части раковины, передняя часть гладкая.

Экология. Раковины встречаются на мелко- и среднезернистых песках.

СЕМЕЙСТВО ARCIDAE

Arca boucardi Jousseume

Табл. III, фиг. 5; табл. IV, фиг. 6

Синонимике см.: Noda, 1966, p. 55; Голиков, Скарлато, 1967, с. 85.

Раковина длиной до 40–50 мм. Скульптура состоит из радиальных ребер, покрытых темно-коричневым ворсинчатым периостракумом. Передний и дорзальный края раковины образуют угол около 90° , угол между дорзальным и задним краями составляет 120° , на вентральном крае при сомкнутых створках остается отверстие для биссуса.

Экология. Обитатель мелководной зоны. Прикрепляется при помощи биссусных нитей к валунам, пустым раковинам и слоевищам водорослей, молодь встречается в расщелинах, кавернах, внутри пустых раковин.

ки, х 0,66, район мыса Поворотный, скв. 927, гл. 39 м. Элемент холодноводной серии; 5 – *Cyclocardia paucicostata* (Krause), левая створка, х 1,3, район бухты Неприметная, ст. 17, глубина 51 м. Доминант серии *Masoma arnhemii* + *Pododesmus masochisma* + *C. paucicostata*; 7 – *Yoldia amygdalea* (Valenciennes), правая створка, х 1,3, Аянская бухта Охотского моря, глубина 67 м. Вероятно, встречается также в отложениях первой холодноводной серии на северо-западном побережье Японского моря; 8 – *Mya griapus* Tilesius, правая створка, х 0,66, район бухты Зеркальная, скв. 302, глубина 38 м. Обитатель холодных вод; 9 и 12 – *Mya* sp., обломки правой и левой створок, х 0,66, район бухты Неприметная, скв. 381, глубина 49 м. Элемент холодноводной серии; 10 – *Raeta pulchella* (Adams et Reeve), левая створка, х 1, залив Восток, глубина 9 м. Элемент тепловодной серии. Встречается в отложениях фации аккумуляции закрытых заливов и бухт побережья; 11 – *Solen krusensterni* Schrenck, левая створка, х 0,66, район залива Восток, глубина 5 м. Обитатель фации ракушечников; 13 – *Masoma* cf. *loveni* (Steenstrup), левая створка, х 1,25, район бухты Неприметная, ст. 15, глубина 45 м. Холодноводный моллюск фации аккумуляции; 14 – *Trapezium liratum* (Reeve), левая створка, х 1. Амурский залив, глубина 2 м. Элемент второй тепловодной серии заливов Посъета, Петра Великого (Японское море) и Анивский (Охотское море, лагуна Буссе); 15 – *Yoldia notabile* (Yokoyama), правая створка, х 1, залив Восток, глубина 5 м. Обитатель фации аккумуляции.

Anadara broughtoni (Schrenck)

Табл. III, фиг. 3; рис. 33, 2

Синонимiku см.: Noda, 1966, p. 106–107; Голиков, Скарлато, 1967, с. 86.

Раковина крупная, длиной до 100–200 мм. На наружной поверхности около 40–43 ребер и чешуйчатый темно-коричневый периостракум. Передний край раковины округлый, постепенно переходящий в вентральный, задний немного выпуклый. Макушка маленькая, слегка возвышается над замочным краем.

Экология. Обитатель илистых мелкозернистых песков и алевроитовых илов. Зарывается в грунт на длину раковины.

Anadara sp.

Табл. III, фиг. 4; рис. 33, 1

Раковина длиной до 60–70 мм, число ребер 30–35. Макушка сильно возвышается, лигаментная площадка высокая. Задний край раковины более выпуклый, чем у *A. broughtoni*. Основываясь на характеристике, приведенной Нодой [Noda, 1966], Ямамото и Хабе [Yamamoto, Habe, 1958], описываемый вид можно сравнивать с *A. satowi* (Dunker). Однако в этих работах изображения раковин *A. satowi* не даются.

Экология. Пустые раковины собраны на песчано-илистых отложениях мелководной лагуны.

СЕМЕЙСТВО GLYCYMERIDAE

Glycymeris yessoensis (Sowerby)

Табл. VI, фиг. 4; рис. 33, 3

Синонимiku см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 86.

Раковина почти округлая, длиной 40–50 мм. Наружная поверхность коричневая, со слабо выраженными ребрами. Иногда на раковине сохраняются остатки темно-коричневого чешуйчатого периостракума.

Экология. Обитатель сортированных средне- и крупнозернистых песков. В грунт зарывается на длину раковины и может передвигаться в поверхностном слое осадка.

СЕМЕЙСТВО MYTILIDAE

Crenella decussata (Montagu)

Синонимiku см.: Скарлато, 1960, с. 63

Раковина маленькая, высотой до 3–4 мм, с тонкими радиально расходящимися ребрышками в средней части створки и с параллельными — в передней и задней частях.

Экология. Обитает, прикрепляясь биссусными нитями к галькам и раковинам. Часто встречается внутри пустых раковин моллюсков.

Modiolus difficilis (Kuroda et Habe)

Синонимике см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 87.

Раковина длиной до 120–130 мм. Наружная поверхность гладкая и покрыта коричневатым периостракумом, к которому в средней и задней части раковины прикреплены щетинки длиной до 8–10 мм. Изнутри раковина фиолетового оттенка.

Экология. Моллюски прикрепляются биссусом друг к другу, к пустым раковинам, галькам или скалам и на дне бухт образуют дружки, в которых насчитывается до 10–15 особей. На открытых участках побережья обычно встречаются одиночные экземпляры.

Septifer keenae Nomura

Табл. IV, фиг. 12; табл. V, фиг. 11

Синонимике см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 91.

Раковина длиной до 30–35 мм с радиальными ребрами, покрыта черным или темно-коричневым периостракумом. С внутренней стороны раковины в ее передней части есть параллельная плоскости смыкания створок небольшая перегородка.

Экология. Обитает на открытых прибойных участках побережья, прикрепляясь биссусом к валунам и скалам.

Mytilus edulis Linne

Синонимике см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 91.

Раковина небольшая, длиной до 40–50 мм, гладкая, покрыта черным или темно-коричневым периостракумом. Организмы-обрастатели к поверхности раковины, как правило, не прикрепляются.

Экология. Обитатель волноприбойной зоны открытых участков побережья. При помощи биссусных нитей прикрепляется к валунам и скалам, образуя плотные поселения.

Crenomytilus coruscus (Gould)

Синонимике см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 94.

Раковина длиной до 120–140 мм, гладкая, заметно расширяющаяся в задней части. Наружная поверхность покрыта темно-зеленоватым или черно-коричневым периостракумом.

Экология. Прикрепляется биссусом к валунам и скалам и встречается обычно на скалистых участках дна у входа в бухты. Поселения в виде небольших дружек (по 5–8 особей) и одиночных особей.

Crenomytilus grayanus (Dunker)

Табл. V, фиг. 1; табл. VIII, фиг. 1

Синонимике см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 92.

Раковина крупная, длиной до 150–180 мм. Наружная поверхность покрыта темно-зеленоватым, черно-коричневатым или черным периостракумом и несет тонкую радиальную штриховку.

Экология. Обитает на различных грунтах, прикрепляясь биссусом друг к другу, скалам, валунам, галькам и пустым раковинам. Поселения в виде сплошного пояса, отдельных друз и одиночных экземпляров.

СЕМЕЙСТВО PECTINIDAE

Chlamys erythrocomatus (Dall)

Синонимiku см.: Скарлато, 1960, с. 108.

Раковина почти округлая, высотой до 70–80 мм, розового или кирпично-красного цвета. На наружной поверхности радиальные пучки из 3–4 ребер, ребра с чешуйками, хорошо заметными вблизи заднего края раковины.

Экология. Обитает на илистых разнoзернистых песках и на галечниках, прикрепляясь при помощи биссуса к пустым раковинам, зернам гравия и галькам.

Chlamys nipponensis Kuroda

Синонимiku см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 94.

Раковина почти округлая, высотой до 100 мм, коричневого или фиолетово-коричневого цвета с радиально расходящимися ребрами. Ребра несут выступающие козырьки, чешуйки.

Экология. Встречается на участках скалистого или каменистого дна закрытых бухт. Прикрепляется биссусом к валунам и скалам, иногда к раковинам устриц.

Chlamys swifti (Bernardi)

Синонимiku см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 95.

Раковина округло-треугольная, высотой до 100–120 мм, фиолетово-розового цвета с 5 радиальными складками и несколькими концентрическими уступами. Складки состоят из низких гладких ребер, межреберные промежутки несут сетчатую штриховку.

Экология. Обитает на открытых участках побережья, прикрепляясь к валунам и скалам при помощи биссуса. Молодь встречается на слоевищах водорослей.

Patinopecten yessoensis (Jay)

Табл. II, фиг. 2; табл. V, фиг. 4

Синонимiku см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 96.

Раковина почти округлая, высотой до 150–170 мм. Верхняя уплощенная створка коричневого цвета с сетчатой скульптурой, нижняя выпуклая, белого или желтоватого цвета, гладкая. Ребра широкие, число их примерно 20–25.

Экология. Обитает на мелко-, средне- и крупнозернистых песках, на гравийных отложениях, на галечниках, алевроитовых песках, иногда на алевроитах и илах. Молодь прикрепляется биссусом к пустым раковинам, галькам и валунам. Взрослые моллюски лежат на поверхно-

сти грунта или зарываются в него на 2—4 см (т.е. на высоту выпуклости раковины) и могут перемещаться, резко захлопывая створки и выпуская воду из внутренней полости через переднее и заднее зияния у основания ушек. При зарывании в грунт моллюск вращает раковину вокруг вертикальной оси, выпуская воду через переднее (биссусное) зияние.

СЕМЕЙСТВО ANOMIIDAE

Pododesmus macrochisma (Deshayes)

Табл. III, фиг. 6; табл. VI, фиг. 2

Синонимике см.: Скарлато, 1960, с. 121—122.

Раковина округлая, высотой 70—80 мм, грязно-белого цвета. Верхняя створка имеет слабо возвышающуюся макушку и радиально расходящиеся от нее ребра. Нижняя створка гладкая с отверстием для выхода биссусного мускула.

Экология. Обитает на галечном, гравийном и песчаном грунте, прикрепляясь к галькам или пустым раковинам при помощи биссусного мускула. Этот мускул оканчивается известково-конхиолиновой пластинкой, плотно прирастающей к субстрату и сохраняющейся в субфосильном состоянии. Прикрепление в отличие от биссусных нитей неподвижное.

СЕМЕЙСТВО OSTREIDAE

Crassostrea gigas Thunberg

Синонимике см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 98.

Раковина изменчива по форме от округлой до клиновидной, достигающей в высоту 100—150 мм. Цвет обычно грязно-белый, от макушки расходятся коричневато-фиолетовые лучи. Верхняя створка уплощенная, нижняя более выпуклая, с широкой лигаментной площадкой.

Экология. Моллюск неподвижно прикрепляется нижней створкой к твердому субстрату: к поверхности скал, валунов, к галькам, зернам гравия, к пустым створкам и раковинам гастропод, к деревянным сооружениям и другим подводным предметам. На илах, где субстратом обычно служат пустые раковины, устрицы образуют плотные, возвышающиеся над поверхностью дна, поселения — банки.

СЕМЕЙСТВО ASTARTIDAE

Astarte montagui (Dillwyn)

Синонимике см.: Kotaka, 1962, p. 148; Голиков, Скарлато, 1967, с. 100.

Раковина округло-треугольная, длиной до 15—20 мм, с резко выступающей макушкой. На наружной поверхности есть мелкие концентрические ребрышки и тонкий темно-коричневый перисто-ракум.

Экология. Обитает на илистых средне- и мелкозернистых песках, зарываясь в грунт на длину раковины. Задняя часть раковины иногда выступает над поверхностью дна.

Astarte borealis (Schumacher)

Табл. V, фиг. 9; табл. II, фиг. 5

Синонимике см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 99.

Раковина округлая, длиной до 45–50 мм, с острой выступающей макушкой. Гладкая наружная поверхность раковины покрыта тонким коричневым периостракумом, вблизи макушки есть мелкие концентрические складки.

Экология. Обитает на илистых среднезернистых песках, зарываясь в грунт на длину раковины.

Astarte alaskensis Dall

Табл. V, фиг. 8; табл. II, фиг. 9

Синонимике см.: Петров, 1966, с. 211.

Раковина небольшая, до 20–25 мм, удлинённая, покрыта коричневым периостракумом. На наружной поверхности есть концентрические складки, ширина которых увеличивается от макушки к краю раковины.

Экология. Обитает на илистых разномёрнистых песках, зарываясь неглубоко в грунт при помощи малоподвижной ноги. Нередко задний край раковины выступает из грунта и служит субстратом для губок и гидроидных.

СЕМЕЙСТВО CARDITIDAE

Cyclocardia paucicostata (Krause)

Табл. III, фиг. 7, рис. 33, 5

Venericardia crassidens: Kotaka, 1962, p. 149–150

Раковина округлая, длиной до 25–30 мм, покрыта коричневатым или зеленоватым периостракумом. Скульптура состоит из 12–15 искривлённых широких и пологих ребер.

Экология. Встречается на галечниках и разномёрнистых песках. Прикрепляется при помощи биссуса к пустым раковинам и галькам.

Cyclocardia crebricostata (Krause)

Табл. VII, фиг. 12; табл. I, фиг. 2

Синонимике см.: Kotaka, 1962, с. 150.

Раковина овальная, длиной до 20–25 мм, покрыта ворсинчатым темно-зеленоватым периостракумом. Скульптура состоит из 16–22 прямых, широких радиальных ребер.

Экология. Обитатель илистых песков и алевроитов. По-видимому, зарывается в поверхностный слой грунта.

Cyclocardia incisa Dall

Синонимике см.: Kotaka, 1962, с. 150

Раковина маленькая, длиной до 4–6 мм, с выступающей макушкой. На наружной поверхности 10–12 широких искривленных ребер, несущих прямоугольные бугорки и разделенных узкими желобками.

Экология. Пустые раковины собраны на мелко- и среднезернистых песках.

СЕМЕЙСТВО CORBICULIDAE

Corbicula japonica Prime

Синонимике см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 101.

Раковина округло-треугольная, длиной 25–30 мм. На наружной поверхности хорошо заметны концентрические ребра. Периостракум темно-зеленый.

Экология. Обитает в устьях рек и солоноватоводных лагунах, зарываясь в самый верхний слой грунта. Встречается на илистых песках, алевролитах и илах.

СЕМЕЙСТВО TRAPEZIIDAE

Trapezium liratum (Reeve)

Табл. V, фиг. 6; рис. 33, 14

Trapezium japonica: Habe, 1951, p. 117, figs 241, 242.

Trapezium liratum: Yamamoto, Habe, 1959, p. 86–87, pl. 7, fig. 1, 2; Habe, Kosuge, 1967, pl. 53, fig. 19.

Раковина вытянутая, длиной до 25–35 мм, уплощенная, гладкая, белого цвета. На переднем крае ниже макушки несколько морщинистых складок. Задний край изнутри фиолетовый.

Экология. Обитает в расщелинах и кавернах валунов и скал и на галечно-гравийных отложениях. Прикрепляется при помощи биссуса.

СЕМЕЙСТВО UNGULINIDAE

Felaniella usta (Gould)

Табл. VII, фиг. 4; табл. IV, фиг. 4

Синонимике см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 102.

Раковина округлая, длиной до 30–35 мм, гладкая, покрыта коричневым блестящим периостракумом.

Экология. Обитает на средне- и мелкозернистых песках, зарываясь в самый верхний слой грунта. По-видимому, моллюски могут передвигаться в слое донных отложений или на их поверхности.

Diplodonta semiasperoides Noruma

Табл. VII, фиг. 6, 15

Phlyctiderma semiasperoides: Kotaka, 1962, p. 151.

Раковина округлая, длиной до 35–40 мм, сильно вздутая. На наружной поверхности тонкий коричневатый приостракум и грубые линии роста.

Экология. Обитает на участках заиленного гравия с примесью галечного материала, в расщелинах скал и под валунами.

СЕМЕЙСТВО THYASIRIDAE

Thyasira tokunagai Kuroda et Habe

Синонимике см.: Yamamoto, Habe, 1959, p. 89, pl. 6, fig. 12, 13.

Раковина тонкая, высотой до 20–25 мм, грязно-зеленоватого цвета, с острой, выступающей макушкой. На задней части раковины две складки.

Экология. Обитает на илах, алевролитах и на илистых мелкозернистых песках, зарываясь в поверхностный слой грунта.

Axinopsida subquadrata (A. Adams)

Табл. VII, фиг. 11

Синонимике см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 104.

Раковина маленькая, длиной до 4–5 мм, гладкая, белая или желтоватая, с острой выступающей макушкой. Снаружи покрыта тонким, прозрачным периостракумом. Встречаются угловатые и округлые формы.

Экология. Обитатель илистых средне- и мелкозернистых песков, алевролитов и илов. Зарывается в самый верхний слой грунта, иногда попадает внутри пустых раковин. Может передвигаться при помощи длинной булавовидной ноги.

СЕМЕЙСТВО LUCINIDAE

Pillucina pisidium (Dunker)

Синонимике см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 105.

Раковина округлая, маленькая, длиной до 5–7 мм, с острой, выступающей макушкой. На наружной поверхности вблизи переднего и заднего края различается тонкая радиальная скульптура.

Экология. Обитает на илистых песках, алевролитах и илах, а также на заиленных гравийно-галечных отложениях мелководной зоны.

СЕМЕЙСТВО CARDIIDAE

Clinocardium ciliatum Fabricius

Табл. II, фиг. 1; табл. III, фиг. 1

Синонимике см.: Петров, 1966, с. 221.

Раковина округлая, длиной до 40–50 мм, покрыта грязновато-серым периостракумом. Ребра в сечении треугольные, с узким гребнем, на ко-

тором есть маленькие круглые бугорки с щетинками периостракума.

Экология. Обитатель илистых средне- и мелкозернистых песков и алевритов. Зарывается в поверхностный слой грунта на длину раковины.

Clinocardium californiense (?) (Deshayes)

Табл. II, фиг. 7; табл. III, фиг. 8

Синонимик у см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 106.

Раковина длиной до 50–60 мм, желтоватая, с гладкими блестящими радиальными ребрами и узкими межреберными промежутками, в которых сохраняется темно-коричневый периостракум. На заднем крае имеется складка.

Экология. Обитает на илистых мелко-, средне- и крупнозернистых песках, зарываясь в поверхностный слой грунта при помощи длинной мускулистой ноги. Может передвигаться по поверхности дна.

Для раковин, собранных в Охотском море, характерна коричневатая окраска. По этому признаку Хабе [Habe, 1951] различает *C. californiense* (Deshayes) и *C. unchidae* Habe (желтоватые раковины). Однако у всех ископаемых раковин окраска обычно белая.

Serripes groenlandicus (Bruguiere)

Табл. IV, фиг. 1; табл. VI, фиг. 6

Синонимик у см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 107.

Раковина округлая, длиной до 50–70 мм, гладкая, коричневатого цвета, с красным или розовым зигзагообразным рисунком на наружной поверхности. Вблизи заднего и переднего края есть радиальная ребристость.

Экология. Обитает на алевритах, илистых мелко-, средне- и крупнозернистых песках, иногда встречается на заиленном гравии. Зарывается в грунт на длину раковины и может передвигаться по поверхности дна, совершая небольшие прыжки при помощи длинной изгибающейся ноги.

СЕМЕЙСТВО VENERIDAE

Callista brevisiphonata (Carpenter)

Табл. III, фиг. 2; табл. VIII, фиг. 7

Синонимик у см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 107.

Раковина овальная, крупная, длиной до 100–120 мм. Наружная поверхность покрыта коричневым или зеленоватым периостракумом. Скульптура состоит из мелких концентрических ребер, образующих концентрические складки.

Экология. Обитает на разнотернистых гравийно-галечных песках с примесью ила или алеврита. Зарывается в верхний слой грунта на длину раковины.

Saxidomus purpuratus (Sowerby)

Синонимик у см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 108.

Раковина овальная, крупная, длиной до 80–90 мм. Наружная поверхность грязно-коричневого цвета, с концентрическими ребрами, разделенными узкими промежутками. Внутренняя сторона раковины фиолетовая или лиловая.

Экология. Обитает на алевритах, илистых мелко- и среднезернистых песках, на заиленных гравийно-галечных отложениях. Зарывается в грунт на длину раковины.

Meretrix lusoria (Röding)

Табл. IV, фиг. 3; табл. VII, фиг. 1; табл. VIII, фиг. 3, 9

Синонимик у см.: Habe, 1951, p. 166–167, fig. 378; Yamamoto, Habe, 1959, p. 95, pl. 7, fig. 15, pl. 14, fig. 3; Habe, Kosuge, 1967, pl. 57, fig. 4–5.

Раковина округло-треугольная, длиной до 50–70 мм, гладкая, блестящая, с тонким буроватым или зеленоватым периостракумом и с 2–3 фиолетовыми радиальными полосами.

Экология. Пустые раковины обнаружены среди мелко- и среднезернистых песков кутовых участков залива Восток.

Dosinia japonica (Reeve)

Синонимик у см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 109

Раковина округлая, длиной 50–60 мм, блестящая, белая или светло-желтая, с тонкими концентрическими ребрами.

Экология. Обитает на мелко- и среднезернистых сортированных песках, зарываясь в грунт на длину раковины. Может передвигаться по дну при помощи активной ноги.

Mercenaria stimpsoni (Gould)

Табл. III, фиг. 9; табл. VI, с. 109

Синонимик у см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 109.

Раковина овально-треугольная, крупная, длиной до 90 мм, с тонкими концентрическими ребрами-пластинками.

Экология. Обитает на мелко-, средне- и крупнозернистых песках с примесью гальки и гравия. Зарывается в грунт на длину раковины. В случае опасности очень быстро передвигается в слое отложений.

Liocyma fluctuosa (Gould)

Табл. I, фиг. 10; табл. VII, фиг. 10

Синонимик у см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 110

Раковина овальная, длиной до 20–25 мм (преобладает 10–15 мм), с заостренным задним краем и округлым передним, желтоватая, покрыта тонким прозрачным периостракумом. На наружной поверхности есть

широкие и низкие концентрические ребра, разделенные узкими желобками.

Экология. Обитает на илистых мелко- и среднезернистых песках, на алевритах и илах, зарываясь в поверхностный слой грунта на длину раковины. Может передвигаться в толще донных отложений и на их поверхности.

Protothaca euglypta Sowerby

Табл. VII, фиг. 5, 8

Синонимiku см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 111

Раковина овальная, длиной до 35–40 мм, белая, с тонкой сетчатой скульптурой. Вблизи заднего края высота концентрических ребер заметно увеличивается.

Экология. Обитает на илистых мелко-, средне- и крупнозернистых песках, на заиленных гравийно-галечных отложениях, встречается под валунами и слоевищами водорослей, в расщелинах и кавернах скал и валунов, в пустых раковинах моллюсков. Зарывается в грунт на длину раковины.

Callithaca adamsi (Reeve)

Табл. IV, фиг. 5; табл. V, фиг. 10

Синонимiku см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 111

Раковина овальная, крупная, длиной до 800 мм, серого или грязно-белого цвета. На наружной поверхности тонкие, слабо волнистые, пластинчатые концентрические ребра и низкие радиальные ребра.

Экология. Обитает на илистых песках, алевритах и илах, зарываясь в грунт на длину раковины.

Tapes philippinarum (Adams et Reeve)

Табл. IV, фиг. 7; табл. VIII, фиг. 4

Venerupis japonica: Голиков, Скарлато, 1967, с. 112

Раковина овальная, длиной до 70–80 мм, желтоватая или грязно-белая с хорошо выраженными бугристыми радиальными ребрами и менее заметными концентрическими ребрами. На поверхности раковины, особенно вблизи ее заднего края, есть коричневые или черные узоры в виде наложенных друг на друга зигзагов, "шахматной доски" и др.

Экология. Обитает на илистых мелко-, средне- и крупнозернистых песках кутовых участков защищенных бухт, иногда встречается на сортированных среднезернистых песках открытого побережья. Зарывается в грунт на длину раковины.

СЕМЕЙСТВО TURTONIIDAE

Turtonia minuta (Fabricius)

Синонимике см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 112–113.

Раковина маленькая, длиной до 3–4 мм, гладкая, блестящая, коричневого цвета.

Экология. Обитает на слоевищах водорослей, прикрепляясь к ним биссусом. Может передвигаться по водорослям. На некоторых участках таллома образует плотные поселения.

СЕМЕЙСТВО MACTRIDAE

Mactra sulcataria (Deshayes)

Синонимике см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 114.

Раковина тонкостенная, овальная, длиной до 60–70 мм, гладкая, покрыта светло-коричневым периостракумом. На наружной поверхности также есть 2–3 белые радиальные полосы, расширяющиеся к вентральному краю, и концентрические валики вблизи переднего и заднего края.

Экология. Обитатель сортированных средне- и крупнозернистых песков волноприбойной зоны.

Mactra veneriformis Deshayes

Синонимике см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 114.

Раковина округло-треугольная, вздутая, длиной до 50–55 мм, белая. На наружной поверхности концентрические валики, высота которых увеличивается вблизи переднего и заднего края.

Экология. Пустые раковины собраны на илистых песках кутových участков бухт побережья.

Spisula sachalinensis (Schrenck)

Синонимике см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 115.

Раковина толстостенная, массивная, длиной до 100–110 мм, гладкая, белого цвета. Наружная поверхность покрыта желтовато-коричневым шероховатым периостракумом.

Экология. Обитатель сортированных средне- и крупнозернистых песков волноприбойной зоны. Иногда встречается на илистых песках защищенных бухт. Зарывается в грунт на длину раковины.

Mactromeris voyi (Gabb)

Табл. II, фиг. 3, 6

Синонимике см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 116.

Раковина овальная, тонкая, длиной до 110–120 мм, с округлым и широким задним краем и более узким передним. Поверхность раковины покрыта желтоватым или коричневатым шероховатым периостракумом.

Экология. Обитает на средне- и крупнозернистых песках, на гравийно-галечных отложениях, иногда встречается на илистых песках и алевролитах. Зарывается в грунт на длину раковины.

Raeta pulchella (A. Adams et Reeve)

Табл. II, фиг. 4; рис. 33, 10.

Синонимик у см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 116—117

Раковина очень тонкая, длиной до 15—20 мм, белого цвета, с широкими концентрическими складками.

Экология. Обитает на алевритах и илах, зарываясь в грунт на длину раковины.

СЕМЕЙСТВО PSAMMOBIDAE

Nuttalia olivacea (Jay)

Синонимик у см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 118

Раковина равносторчатая, длиной до 35—40 мм., гладкая, покрыта блестящим желтоватым или светло-коричневым периостракумом. Внутренняя сторона раковины фиолетового цвета.

Экология. Обитает на илистых и чистых, сортированных среднезернистых песках, зарываясь в грунт на 100—120 мм.

Nuttalia petri (Bartsch)

Синонимик у см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 119

Раковина неравносторчатая, массивная, длиной до 110—120 мм, гладкая, покрыта толстым черным периостракумом, легко отстающим от ее поверхности. Правая створка более уплощенная.

Экология. Пустые раковины собраны на мелко- и среднезернистых песках.

Nuttalia ezonis (Kuroda et Habe)

Табл. IV, фиг. 11; табл. VII, фиг. 3

Синонимик у см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 119

Раковина неравносторчатая, длиной до 60—70 мм, гладкая, покрыта светло-коричневым или черным блестящим периостракумом. Правая створка более уплощенная, чем левая.

Экология. Обитает на мелко-, средне- и крупнозернистых песках, зарываясь в грунт на 120—140 мм. Раковина при этом несколько наклонена влево.

СЕМЕЙСТВО SEMELIDAE

Theora lunrica Gould

Табл. VIII, фиг. 2

Синонимик у см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 120.

Раковина маленькая, длиной 5—7 мм, полупрозрачная, гладкая, блестящая, грязно-белого цвета.

Экология. Обитает на илах и алевритах, зарываясь в поверхностный слой грунта.

СЕМЕЙСТВО TELLINIDAE

Cadella lubrica (Goulb)

Табл. VII, фиг. 14; табл. VIII, фиг. 13

Синонимик у см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 120

Раковина небольшая, длиной до 30 мм, блестящая, розоватого цвета. На наружной поверхности несколько очень узких концентрических желобков. Макушка вблизи заднего усеченного края.

Экология. Обитает на крупнозернистых песках и гравийно-галечных отложениях. Зарывается в грунт на 50–60 мм и может передвигаться в слое донных отложений при помощи активной ноги.

Gastrana contabulata (Deshayes)

Sinomacoma yantaiensis: Yamamoto, Habe, 1959, p. 102, pl. 9, fig. 4, 5.

Gastrana cotabulata: Голиков, Скарлато, 1967, с. 103

Раковина толстостенная, длиной 30–40 мм, грязно-белого цвета, с хорошо выраженной радиальной складкой в задней части. Лунка глубокая, лигаментная связка наружу не выступает.

Экология. Пустые раковины собраны на среднезернистых песках кутовых участков бухт залива Петра Великого.

Macoma orientalis Scarlato

Табл. IV, фиг. 13; табл. VIII, фиг. 5

Синонимик у см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 122

Раковина длиной до 60–70 мм, белая, покрыта тонким серым periostracum. Впереди макушки верхний край выгнут вверх, задний почти прямой. Вентральный край прямой в средней части раковины.

Экология. Пустые раковины собраны на илах и алевритах бухт и заливов побережья.

Macoma arnheimi Dall

Табл. I, фиг. 1 и 4

Macoma inquinata: Coan, 1971, p. 42–44.

Раковина округлая, длиной до 25–30 мм, белого или грязно-белого цвета, с плохо сохраняющимся тонким серым или зеленоватым periostracum. Синус глубокий, задний край со слабо выраженной радиальной складкой.

Экология. Пустые раковины собраны на илистых мелко- и среднезернистых песках.

Macoma calcarea (Gmelin)

Синонимик у см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 122

Раковина тонкая, овальная, длиной до 30–35 мм, белая, со сдвинутой назад макушкой. Передняя часть раковины широкая и овальная, задняя короткая и узкая, со слабо выраженной радиальной складкой.

Экология. Обитает на илистых песках с примесью гравия и гальки. Зарывается в грунт на 50–70 мм.

Macoma yantaiensis (Crosse et Debeaux)

Macoma contabulata: Yamamoto, Habe, 1959, p. 103, pl. 14, fig. 7, 8, 22.

Раковина тонкая, округлая, длиной до 40–50 мм, грязно-белого цвета, с остатками серого periostracum на краях створок. Задний несколько оттянут.

Экология. Обитает на илистых разнотернистых песках кутковых участков бухт побережья. Зарывается в грунт на 80–100 мм, оставляя на поверхности осадка сифоны.

Macoma incongrua (Martens)

Синониму см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 124

Раковина неравностворчатая, длиной до 30–35 мм, гладкая, покрыта тонким серым periostracum. Левая створка выпуклая, с глубоким мантийным синусом, синусная линия соединяется с передним мускульным отпечатком. Правая створка менее выпуклая, ее задний край отогнут вправо и имеет складку.

Экология. Обитает на мелко- и среднетернистых песках, заиленных гравийно-галечных отложениях и алевритах. Зарывается в грунт на 50–70 мм, оставляя на поверхности дна сифоны. Раковина в осадке наклонена влево.

Macoma cf. loveni (Steenstrup)

Табл. I, фиг. 9; рис. 33, 13

Синониму см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 125–126.

Раковина овальная, вздутая, тонкая, длиной до 20–25 мм, грязно-белого цвета, с прозрачным или серым periostracum. Макушка расположена вблизи заднего края, наибольшей высоты раковина достигает в ее средней части. В отличие от арктической *M. loveni* у описываемой формы на заднем крае радиальная складка не выражена.

Экология. Обитает на илистых песках с примесью гравия и гальки. Зарывается в грунт на 10–20 мм, оставляя на поверхности дна сифоны. У некоторых моллюсков раковина выступает из грунта и служит субстратом для гидроидных.

Macoma baltica (Linne)

Синониму см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 126

Раковина равностворчатая, длиной до 18–20 мм. Наружная поверхность гладкая, белого, желтоватого или розового цвета, покрыта тонким прозрачным или серым periostracum. Задний край оттянутый, узкий. На внутренней стороне раковины – глубокий синус. Образующие его синусная и мантийная линии сливаются вблизи переднего мускульного отпечатка.

По форме синусной линии различаются две группы или популяции моллюсков этого вида [Евсеев, 1975б]. Для одной, распространенной в настоящее время в морях Балтийском, Белом и Баренцевом и в связи

с этим названной западной, характерны острые изломы и разрывы линии синуса, для другой (восточной), обитающей в Японском, Охотском и Беринговом морях, а также на тихоокеанском побережье Камчатки — плавные очертания синусной линии и меньший угол в точке слияния синусной и мантийной линий.

В прошлом, очевидно во время послеледникового климатического оптимума, распространение этих популяций было иным. Западная популяция занимала прибрежное мелководье Карского моря и моря Лаптевых, восточная проникала в Чукотское море. Граница между ними проходила в районе пролива Лонга.

Экология. Обитает на "чистых" и на заиленных мелко- и среднезернистых песках, алевритах и илах лагун и кутовых участков бухт с пониженной соленостью вод. Зарывается в грунт на 30—40 мм и может передвигаться в толще осадка.

Macoma lama Bartsch

Рис. 33, 4, 6

Синонимике см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 127

Раковина овальная, длиной до 35—40 мм, покрыта блестящим желтоватым или коричневатым периостракумом. Макушка расположена примерно на середине длины раковины, задний край уже переднего, с радиальной складкой.

Экология. Раковины встречаются на сортированных и илистых среднезернистых песках.

Macoma middendorffi Dall

Табл. I, фиг. 6, 8

Синонимике см.: Oldroyd, 1924, p. 170, pl. 53, fig. 1

Раковина округлая, толстостенная, длиной до 40—50 мм, белая или розоватая. На гладкой наружной поверхности есть узкие хорошо заметные концентрические желобки линий роста. Передний дорзальный край ниже заднего дорзального.

Экология. Обитатель сортированных средне- и крупнозернистых песков волноприбойной зоны. Зарывается в грунт на 70—80 мм.

Macoma sector Oyama

Табл. VIII, фиг. 10 и 12

Синонимике см.: Habe, 1952, p. 220, fig. 566, 567; Yamamoto, Habe, 1959: 106, pl. 9, fig. 1, 2; Habe, Kosuge, 1967: pl. 61, fig. 24

Раковина тонкая, гладкая, овальная длиной до 50—60 мм, покрыта легко отстающим зеленоватым или серым периостракумом. Задняя часть раковины крыловидная, с резко выраженной радиальной складкой.

Экология. Пустые раковины собраны на мелко- и среднезернистых песках.

Peronidia venulosa (Schrenck)

Табл. I, фиг. 5, 7

Синонимике см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 127

Раковина овальная, толстостенная, длиной до 70–80 мм, гладкая, блестящая, желтоватого или розоватого цвета. На наружной поверхности концентрические линии роста и буроватые ветвящиеся жилки или трещинки радиального направления.

Экология. Обитатель сортированных среднезернистых песков волноприбойной зоны. Зарывается в грунт на 100–120 мм, оставляя на поверхности дна длинные сифоны.

Peronidia zyonoensis (Hatai et Nisiyama)

Табл. V, фиг. 2; табл. VI, фиг. 3

Синонимике см.: Hatai, Nisiyama, 1939, p. 150, pl. 9, fig. 3; Yamamoto, Habe, 1959, p. 108, pl. 13, fig. 14

Раковина вытянутая, длиной до 80–90 мм, розоватая. Поверхность раковины покрыта близко расположенными концентрическими ребрами треугольного сечения, в средней и задней части вблизи вентрального края может быть радиальная струйчатость.

Экология. Пустые раковины собраны на среднезернистых песках открытых участков побережья.

СЕМЕЙСТВО CULTELLIDAE

Siliqua alta (Broderip et Sowerby)

Табл. IV, фиг. 2; табл. VII, фиг. 2

Синонимике см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 128

Раковина овальная, вытянутая, длиной до 50 мм, гладкая, белая, покрыта зеленоватым блестящим периостракумом. На внутренней стороне под макушкой есть ребро.

Экология. Обитатель сортированных мелко- и среднезернистых песков волноприбойной зоны. Зарывается в грунт на 60–80 мм и может передвигаться в толще осадков в различном направлении.

СЕМЕЙСТВО SOLENIDAE

Solen krusensterni Schrenck

Табл. V, фиг. 12; рис. 33, 11

Синонимике см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 129

Раковина сильно вытянута, длиной до 80–90 мм, белая или розоватая, покрыта зеленоватым или коричневатым блестящим периостракумом. Передний край закруглен.

Экология. Обитает на среднезернистых песках вблизи волноприбойной зоны. Зарывается в грунт с большой скоростью. Глубина зарывания не установлена. Может передвигаться в осадке при помощи мускулистой ноги.

СЕМЕЙСТВО HIATELLIDAE

Hiatella orientalis (Yokoyama)

Синонимик у см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 129–130

Раковина маленькая, длиной до 15–20 мм (наиболее часто встречаются экземпляры 7–10 мм), белая, с буроватым периостракумом. Наружная поверхность морщинистая, на заднем крае есть радиальная складка с двумя рядами мелких шипиков. На внутренней стороне раковины мантийная линия в виде отдельных мускульных отпечатков.

Экология. Обитает на илистых песках, в кавернах, расщелинах, пустых раковинах моллюсков и на ризоидах водорослей. Прикрепляется при помощи биссуса.

Hiatella arctica (Linne)

Синонимик у см.: Петров, 1966, с. 233

Раковина длиной до 35–40 мм, белая или грязно-серая, гладкая, с двумя плохо выраженными радиальными складками позади макушки.

Экология. Пустые раковины собраны на илистых среднезернистых песках.

Panomya ampla Dall

Табл. I, фиг. 3; табл. IV, фиг. 8

Синонимик у см.: Yamamoto, Haba, 1959, p. 112

Раковина овально-прямоугольная, длиной до 60–70 мм, грязно-белая, с плохо сохраняющимся коричневым периостракумом. Наружная поверхность покрыта неравномерными концентрическими складками. Сзади раковина зияет, задний край тонкий. Мантийная линия состоит из отдельных мускульных отпечатков.

Экология. Обитает на илах и алевролитах, реже встречается на илистых песках. Зарывается в грунт на глубину 200–250 мм, оставляя у поверхности длинные сросшиеся сифоны.

СЕМЕЙСТВО ALOIDIDAE

Anisocorbula venusta (Gould)

Табл. VIII, фиг. 6, 11

Синонимик у см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 131

Раковина толстостенная, неравностворчатая, длиной до 7–8 мм, розоватая или белая, с равномерно расположенными концентрическими ребрами. Правая створка больше левой, что хорошо заметно на вентральном крае. Позади макушки есть радиальное ребро. Задний край усеченный.

Экология. Обитает на гравийно-галечных отложениях на крупно-, средне- и мелкозернистых илистых песках. Зарывается в грунт и прикрепляется там при помощи биссуса. Иногда встречается в кавернах и расщелинах.

Aloidis amurensis (Schrenck)

Синонимик у см.: Yamamoto, Habe, 1959, p. 113

Раковина неравностворчатая, длиной до 8–10 мм, грязно-белая, гладкая, покрыта желтоватым или светло-коричневым шершавым периостракумом. На передней половине раковины есть слабая радиальная струйчатость, задний край узкий, правая створка больше левой.

Экология. Обитает на алевритах, илах и илистых мелко- и среднезернистых песках в солоноватых водах лагун и кутовых участков бухт.

СЕМЕЙСТВО MYIDAE

Mya priapus Tilesius

Табл. II, фиг. 8; рис. 33, 8

Mya truncata ovata: Голиков, Скарлато, 1967, с. 131

Раковина овальная, длиной до 70–80 мм, гладкая или с грубыми линиями роста, белая, иногда желтоватая. Задний край обычно широкий, на его наружной поверхности сохраняется зеленоватый или буроватый морщинистый периостракум. Резилифер левой створки желобовидный, слабо округлен и наклонен вентрально. Синусная линия не сливается с мантийной.

Экология. Обитает на мелко- и среднезернистых илистых песках, зарываясь в грунт на 200–300 мм.

Mya japonica Jay

Табл. VI, фиг. 1

Синонимик у см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 137

Раковина овальная, длиной до 100–120 мм, гладкая, белая, с застрелым задним краем. Резилифер левой створки округлый, синусная линия не сливается с мантийной.

Экология. Обитает на илистых разномзернистых песках, зарываясь в грунт на глубину 250–300 мм. На поверхности дна остаются сросшиеся сифоны. Модель прикрепляется биссусом к водорослям и пустым раковинам.

Cryptomya busoensis Yokoyama

Табл. VIII, фиг. 8

Синонимик у см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 133

Раковина овальная, длиной до 15–17 мм, белая, гладкая. Позади макушки есть заметное радиальное ребро, задний край усечен. Резилифер маленький, желобовидный, мантийная линия без синусов.

Экология. Обитает на илах, алевритах и мелкозернистых песках, зарываясь в поверхностный слой грунта.

СЕМЕЙСТВО PANDORIDAE

Pandora pulchella Yokoyama

Табл. IV, фиг. 8, табл. VI, фиг. 7

Синонимик у см.: Голиков, Скарлато, 1967, с. 135

Раковина неравностворчатая, длиной до 50–55 мм, серовато-белая, с оттянутым задним краем. На правой плоской створке различается переднее поле, скульптура которого состоит из концентрических морщинок и линий роста, и заднее, для которого характерны узкие радиальные и концентрические желобки. Позади макушки радиальная складка. Левая выпуклая створка покрыта концентрическими линиями роста.

Экология. Обитает на мелко- и среднезернистых песках с примесью ила. Моллюск лежит на левой створке в небольшом углублении грунта. Верхняя створка полностью или частично покрыта осадком.

СЕМЕЙСТВО THRACIIDAE

Thracia myopsis Möller

Табл. IV, фиг. 10

Синонимик у см.: Филатова, 1948, с. 445; табл. CXIII, фиг. 6.

Раковина тонкая, овальная, длиной до 25–30 мм, гладкая, серого цвета, со слабо выраженной радиальной складкой позади макушки.

Экология. Пустые раковины собраны на илистых и сортированных мелко- и среднезернистых песках.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение геологического строения осадочного чехла северо-западного шельфа Японского моря, тафономии и палеоэкологии голоценовых двустворчатых моллюсков, анализ стратиграфического распространения их остатков в послеледниковых отложениях позволили сделать следующие выводы.

1. Шельф в его верхней части имеет двучленное строение. Нижний горизонт представлен речными, эстуарными, лагунными и склоновыми отложениями, сформировавшимися в континентальных условиях послеледниковья. Поверхность этих отложений осложнена речными долинами, пересекающими шельф от береговой линии к его внешнему краю, и желобовидными углублениями, параллельными общему направлению современной береговой линии моря. Верхний горизонт представлен морскими песками, алевритами и илами, образовавшимися в ходе трансгрессии.

2. Седиментологическая структура морских осадков определялась двумя главными факторами: подводным рельефом прибрежной зоны и неравномерным ходом трансгрессии. В понижениях рельефа, приуроченных к затопленным долинам, накапливались алевриты и илы, на выровненных открытых участках дна — пески, которые во время непродолжительных остановок уровня моря дифференцировались на мелко- и среднезернистые, отлагавшиеся в желобовидных углублениях, и на крупнозернистые, формировавшиеся между зонами повышенной мощности.

3. С помощью тафономического анализа двустворчатых моллюсков, основанного на таких критериях, как ориентировка, поврежденность, распространение скоплений крупных раковин и колебание их плотности, в донных отложениях шельфа выделены фации, характеризовавшиеся определенными гидродинамическими условиями. Донные отложения открытых участков побережья образуют повторяющийся на нескольких гипсометрических уровнях фациальный ряд, свидетельствующий о неравномерном подъеме морских вод в ходе трансгрессии. Кратковременные остановки уровня, соответствующие пяти фазам послеледниковой трансгрессии, отмечены вблизи современной береговой линии, а также на глубинах 12–18, 28–32, 38–42 и 47–51 м.

4. В ходе трансгрессии структура поселений двустворчатых моллюсков изменялась таким образом, что группы видов, занимавшие на ранних этапах доминирующее положение, в последующие фазы становились редкими, а численность редких видов, напротив, увеличивалась. Конечным итогом развития донных сообществ было полное обновление их

состава и структуры. Видовое разнообразие моллюсков к концу трансгрессии во всех районах побережья достигло максимальных значений.

5. Приведенные материалы по распространению двустворчатых моллюсков как одной из наиболее массовых групп беспозвоночных, занимающих доминирующее положение в большинстве бентосных поселений шельфа, а также аналитический разбор литературных данных по сообществам других районов Мирового океана показывают, что на шельфе действительно существуют группы совместно обитающих видов. Однако функциональные связи организмов этих групп не достаточно изучены. Вероятно, виды групп не образуют дискретную и саморегулирующуюся систему взаимозависимых организмов, характеризующуюся пространственно-временной устойчивостью и другими свойствами, отличающими ее от простой совокупности особей. Их совместная встречаемость на шельфе обусловлена сходством экологических требований по отношению к абиотическим факторам среды.

6. Формирование сообществ двустворчатых моллюсков происходило под влиянием факторов внешней среды, из которых главную роль играли температурные условия обитания, изменявшиеся в ходе трансгрессии. Для прибрежных вод ранних этапов трансгрессии были характерны низкие температуры, соответственно в сообществах преобладали холодноводные элементы. Количество тепловодных видов в донных поселениях шельфа резко возросло после подъема уровня моря выше изобаты 30 м и увеличения температур прибрежных вод на 8–10°С. Наибольшее число тепловодных элементов приходится на заключительную фазу послеледниковой трансгрессии.

7. Последовательная смена сообществ моллюсков в ходе трансгрессии использована для расчленения и корреляции донных отложений шельфа. В основу стратиграфической схемы голоцена положены климатические серии двустворчатых моллюсков, характеризовавшиеся определенной биогеографической структурой. Эта схема отличается от предшествующих положением климатического оптимума и может использоваться для широкой корреляции не только морских, но и континентальных отложений голоцена.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Т а б л и ц а I

- Ф и г. 1, 4 — *Macoma arnheimi* Dall, правая и левая створки, X1, район бухты Неприметная, скв. 98, глубина 46 м. Доминирующий вид серии *M. arnheimi* + *Pododermus macrochisma* + *Cyclocardia paucicostata*.
- Ф и г. 2 — *Cyclocardia crebricostata* (Krause), правая створка, X1, 2, залив Петра Великого, ст. 523, глубина 200 м. Обитатель мелководной зоны в I и II фазы трансгрессии;
- Ф и г. 3 — *Panomya ampla* Dall, левая створка, X0,66, залив Восток, скв. 87, глубина 14 м. Характерный вид холодноводной серии;
- Ф и г. 5, 7 — *Peronidia venulosa* (Schrenck), левая и правая створки, X1,3, залив Восток, штормовые выбросы. Характерный вид фаций деструкции и ракушечников;
- Ф и г. 6; 8 — *Macoma middendorffi* Dall, правая и левая створки, X1, район бухты Милоградовка, скв. 142, глубина 32 м. Характерный вид фаций деструкции и ракушечников во II–IV фазы трансгрессии;
- Ф и г. 9 — *Macoma cf. loveni* (Steenstrup), правая створка, X1,25, район бухты Неприметная, ст. 15, глубина 45 м. Холодноводный моллюск — обитатель фации аккумуляции;
- Ф и г. 10 — *Liocyma fluctuosa* (Gould), левая створка, X0,8, район бухты Соколовская, скв. 168, глубина 24 м. Доминирующий вид серии *L. fluctuosa* + *Serripes groenlandicus*.

Т а б л и ц а II

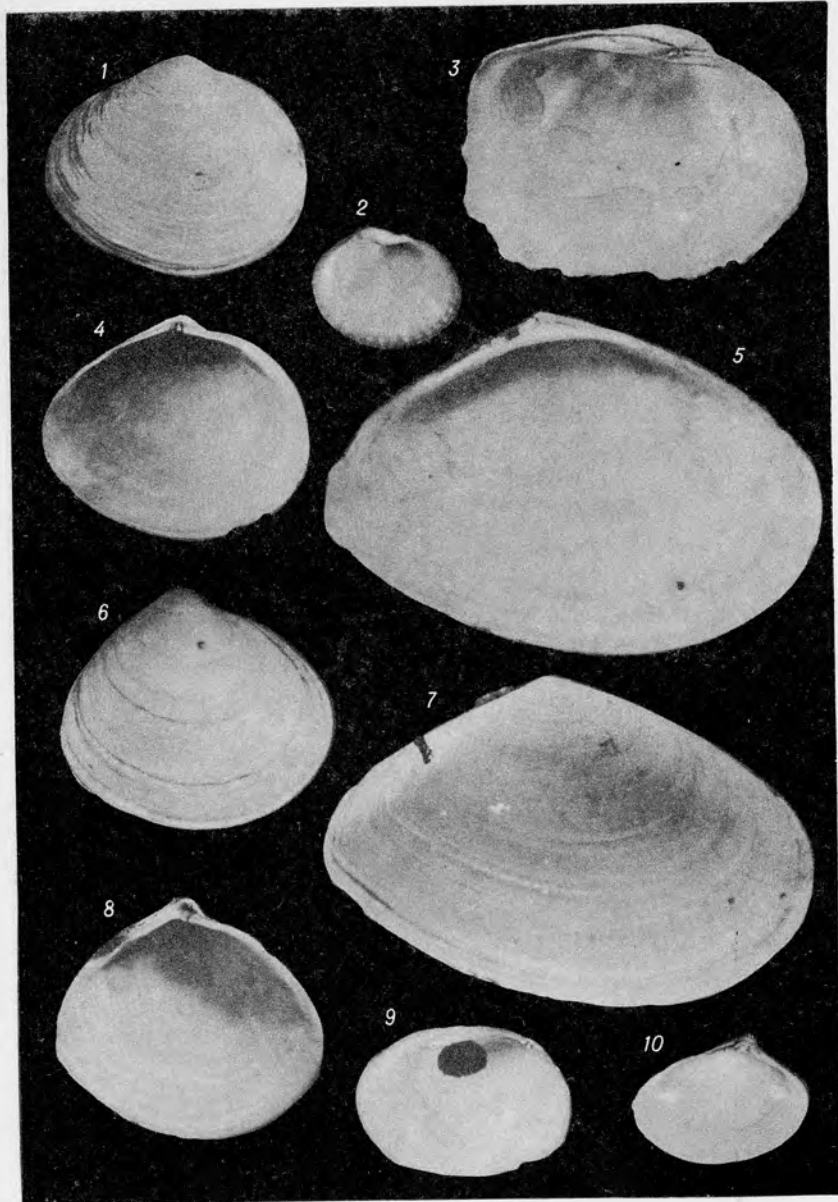
- Ф и г. 1 — *Clinocardium ciliatum* Fabricius, правая створка, X 1,3, район бухты Неприметная, ст. 22, глубина 69 м. Элемент холодноводной серии;
- Ф и г. 2 — *Patinopecten yessoensis* (Jay), нижняя створка, X0,9, залив Восток, глубина 6 м. Обитатель умеренных температурных условий;
- Ф и г. 3, 6 — *Mactromeris voyi* (Gabb), левая и правая створки, X1, залив Восток, глубина 12 м. Холодноводный моллюск, обитающий в отложениях фации аккумуляции;
- Ф и г. 4 — *Raeta pulchella* (Adams et Reeve), правая створка, X1, залив Восток, глубина 9 м. Тепловодный моллюск, обитающий в закрытых заливах и бухтах побережья;
- Ф и г. 5 — *Astarte borealis* (Schumacher), левая створка, X1, район залива Восток, скв. 105, глубина 26 м. Элемент второй холодноводной серии;
- Ф и г. 7 — *Clinocardium californiense* (?) (Deshayes), левая створка, X1,5, залив Восток, штормовые выбросы. Характерный вид фаций деструкции и ракушечников в IV и V фазы трансгрессии;
- Ф и г. 8 — *Mya priapus Tilesius*, левая створка, X0,66, район бухты Зеркальная, скв. 302, глубина 38 м. Обитатель холодных вод;
- Ф и г. 9 — *Astarte alaskensis* Dall, левая створка, X1,1, район бухты Неприметная, ст. 16, глубина 48 м. Обитатель холодных вод.

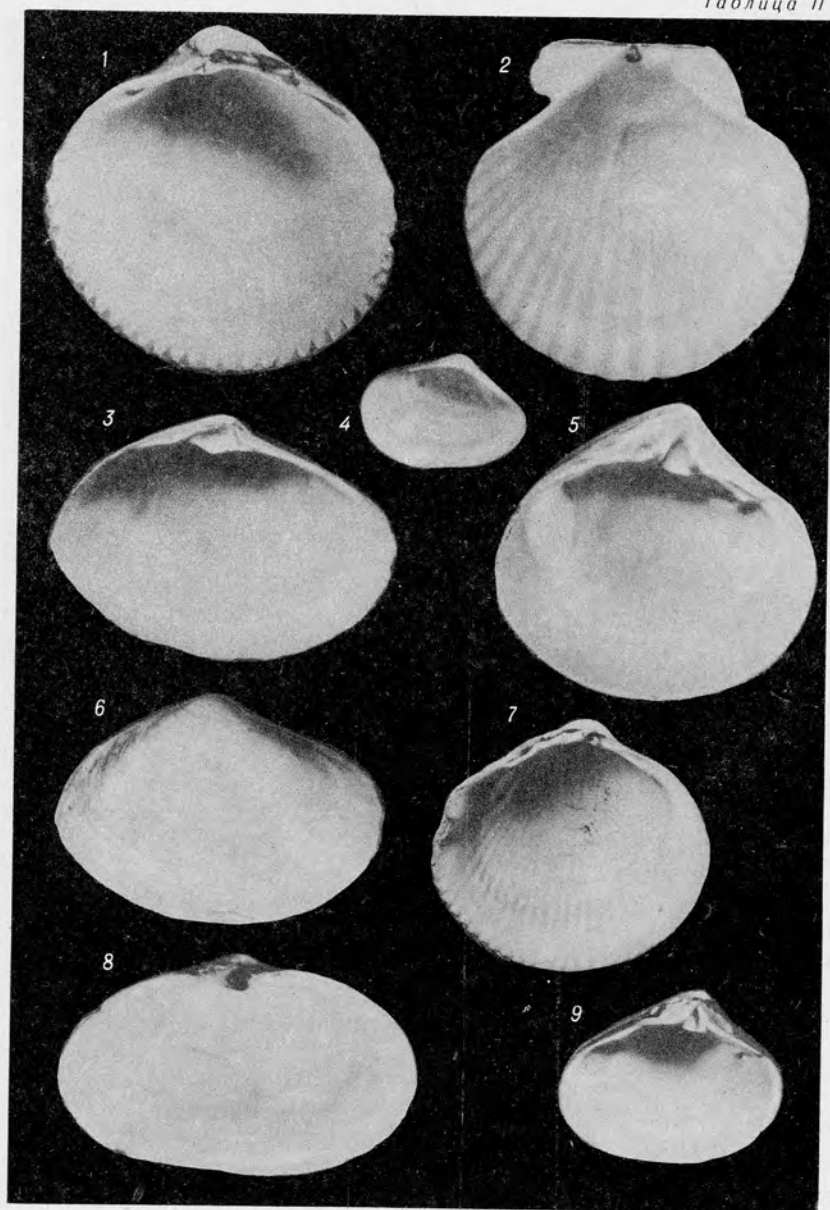
Таблица III

- Фиг. 1 — *Clinocardium ciliatum* Fabricius, левая створка, X1,3, район бухты Неприметная, ст. 22, глубина 69 м. Элемент холодноводной серии;
- Фиг. 2 — *Callista brevisiphonata* (Carpenter), левая створка, X0,66, залив Восток, глубина 6 м. Обитатель умеренных температурных условий. Обломки раковин характерны для отложений фаций деструкции;
- Фиг. 3 — *Anadara broughtoni* (Schrenck), левая створка, X1,3, залив Посыета. Обитатель теплых вод;
- Фиг. 4 — *Anadara* sp., левая створка, X1, солоноватое озеро на западном побережье залива Посыета, глубина 1 м. Элемент второй тепловодной серии заливов Посыета и Петра Великого;
- Фиг. 5 — *Arca boucardi* Jousseume, левая створка, X1, залив Восток, штормовые выбросы. Обитатель мелководной зоны в V фазу трансгрессии;
- Фиг. 6 — *Pododesmus macrochisma* (Deshayes), верхняя створка, X0,66, район бухты Неприметная, ст. 18, глубина 55 м. Встречается на галечниках ранних этапов трансгрессии в составе серии *Macoma arnheimi* + *P. macrochisma* + *Cyclocardia paucicostata*;
- Фиг. 7 — *Cyclocardia paucicostata* (Krause), правая створка, X1,3, район бухты Неприметная, ст. 17, глубина 51 м. Доминирующий вид серии *Macoma arnheimi* + *Pododesmus macrochisma* + *C. paucicostata*;
- Фиг. 8 — *Clinocardium californiense* (?) (Deshayes), правая створка, X1, залив Восток, штормовые выбросы. Характерный вид фаций деструкции и ракушечников в IV и V фазы трансгрессии;
- Фиг. 9 — *Mercenaria stimpsoni* (Gould), правая створка, X1,3, бухта Краковка, глубина 12 м. Обитатель фаций деструкции и ракушечников.

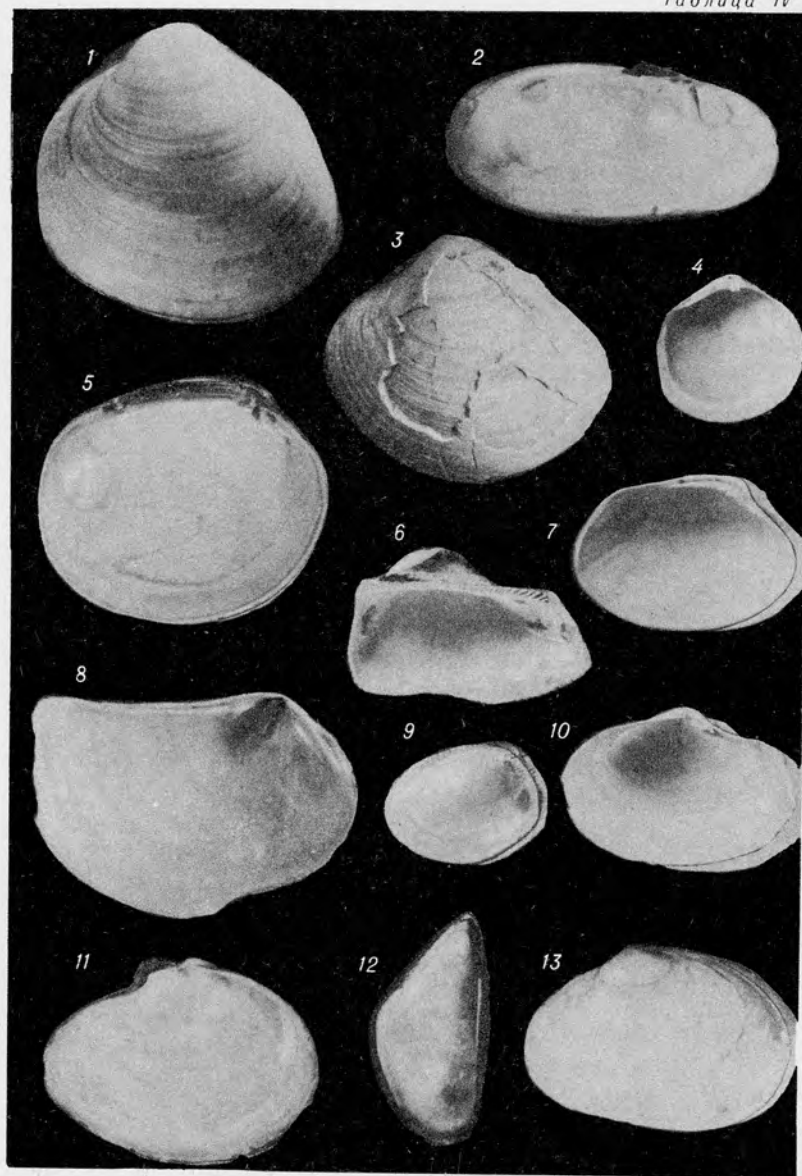
Таблица IV

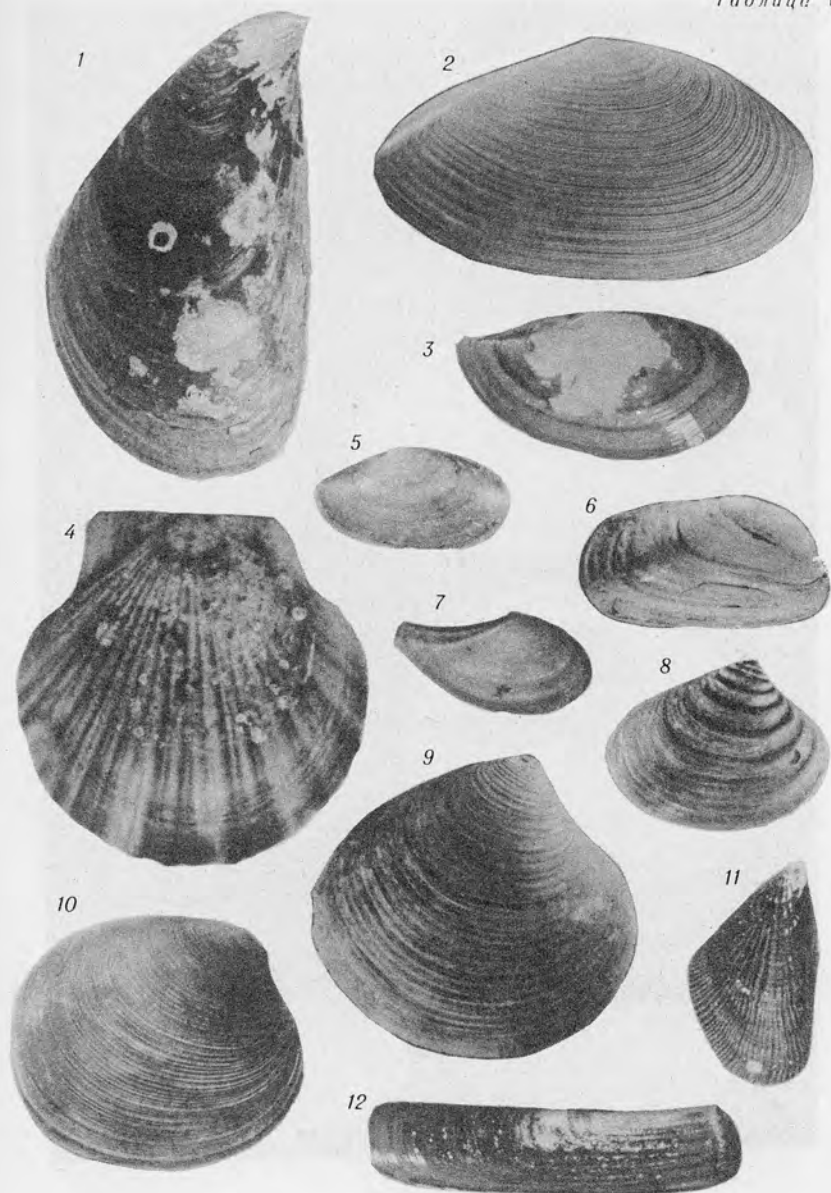
- Фиг. 1 — *Serripes groenlandicus* (Bruguiere), левая створка, X1,5, района бухты Зеркальная, скв. 297, глубина 32 м. Холодноводный доминирующий моллюск серии *Liocyma fluctuosa* + *S. groenlandicus*;
- Фиг. 2 — *Siliqua alta* (Broderip et Sowerby), левая створка, X1,3, залив Восток, глубина 2 м. Элемент холодноводной серии;
- Фиг. 3 — *Meretrix lusoria* (Röding), левая створка, X0,66, залив Восток, терраса 1,5–2 м. Элемент второй тепловодной серии залив Петра Великого;
- Фиг. 4 — *Felaniella usta* (Gould), левая створка, X0,8, залив Восток, глубина 13 м. Широко распространенный доминант серий *F. usta* + *Cadella lubrica* и *F. usta* + *Acila insignis* + *Glycymeris yessoensis*;
- Фиг. 5 — *Callithaca adamsi* (Reeve), левая створка, X0,66, залив Восток, глубина 11 м. Обитатель фации аккумуляции;
- Фиг. 6 — *Arca boucardi* Jousseume, правая створка, X1, залив Восток, штормовые выбросы. Обитатель мелководной зоны в V фазу трансгрессии;
- Фиг. 7 — *Tapes philippinarum* (Adams et Reeve), левая створка, X1,3, залив Восток, штормовые выбросы. Элемент второй тепловодной серии;
- Фиг. 8 — *Pandora pulchella* Yokoyama, левая створка, X1, бухта Краковка, ст. 498, глубина 18–20 м. Обитатель фации аккумуляции;
- Фиг. 9 — *Acila insignis* (Gould), правая створка, X2, бухта Краковка, ст. 498, глубина 18–20 м. Доминирующий вид серии *Felaniella usta* + *A. insignis* + *Glycymeris yessoensis*;
- Фиг. 10 — *Thracia myopsis* Möller, правая створка, X1, район бухты Евстафия, скв. 257, глубина 18 м. Холодноводный обитатель фации аккумуляции;
- Фиг. 11 — *Nuttalia ezonis* (Kufoda et Habe), левая створка, X1,3, район мыса Поворотный, ст. 493, глубина 20–22 м. Обитатель мелководной зоны в IV и V фазы трансгрессии;

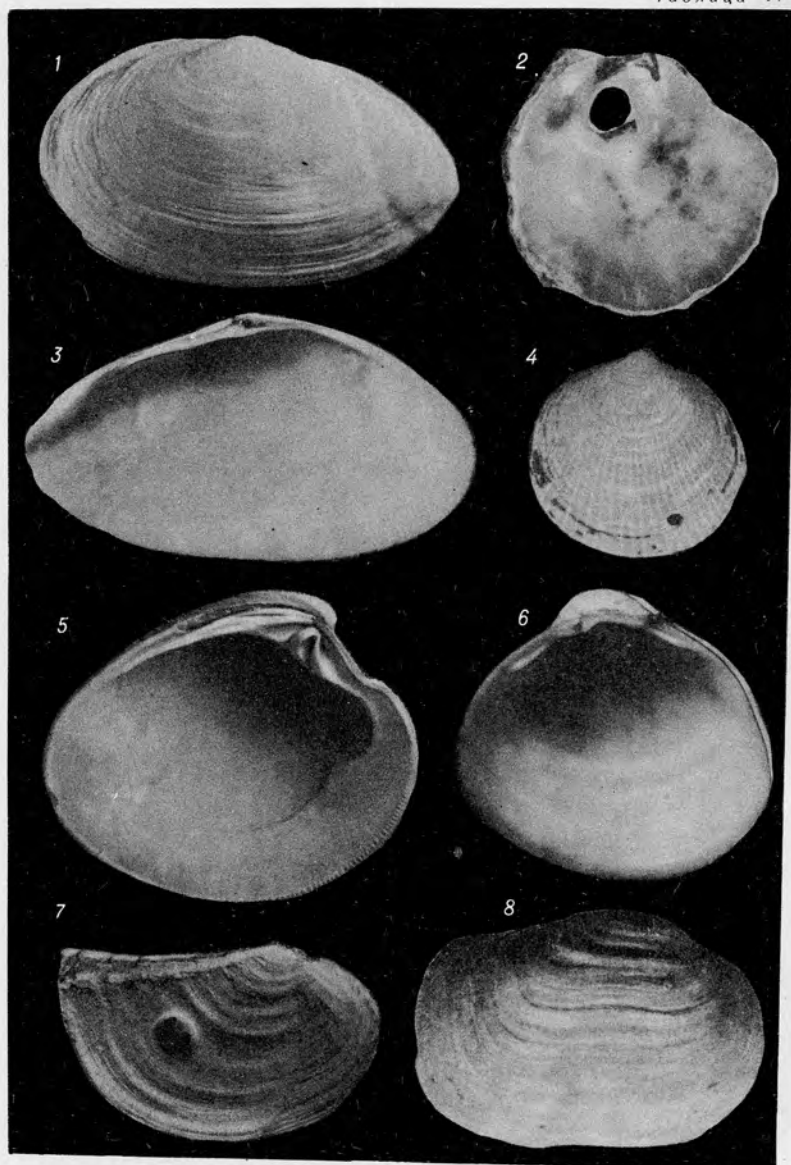


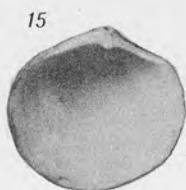
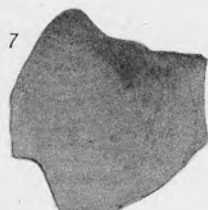


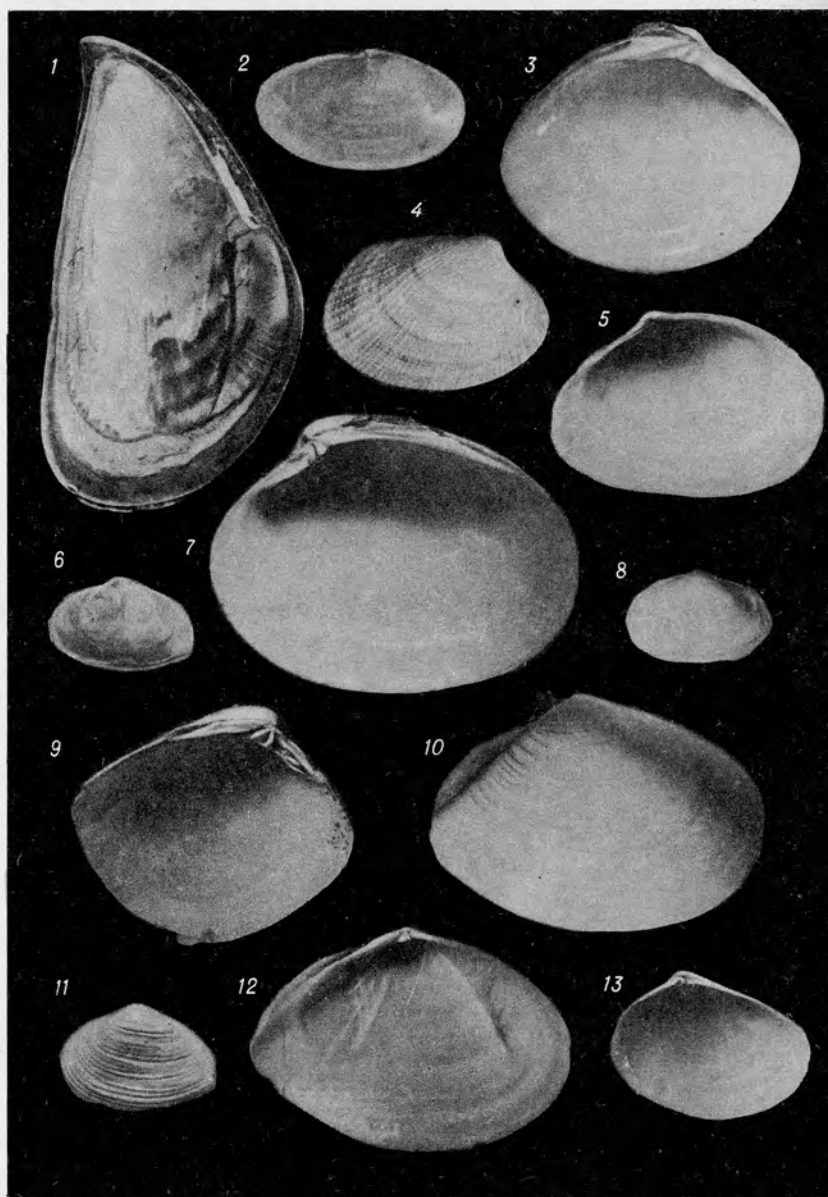












- Ф и г. 12 — *Septifer keenae* Nomura, левая створка, X1,2, залив Восток, штормовые выбросы. Элемент второй тепловодной серии;
- Ф и г. 13 — *Macoma orientalis* Scarlato, правая створка, X1, залив Ольги, глубина 8 м. Обитатель фации аккумуляции закрытых заливов и бухт побережья.

Т а б л и ц а V

- Ф и г. 1 — *Crenomytilus grayanus* (Dunker), правая створка, X0,66, залив Восток, штормовые выбросы. Элемент второй тепловодной серии;
- Ф и г. 2 — *Peronidia zygoensis* (Hatai et Nisiyama), правая створка, X0,66, залив Восток, глубина 6 м. Характерный вид тепловодной серии;
- Ф и г. 3 — *Yoldia notabile* (Yokoyama), правая створка, X1, залив Восток, глубина 5 м. Обитатель фации аккумуляции;
- Ф и г. 4 — *Patinopecten yessoensis* (Jay), верхняя створка, X0,9, залив Восток, глубина 6 м. Обитатель умеренных температурных условий;
- Ф и г. 5 — *Yoldia amygdalea* (Valenciennes), правая створка, X1,3, Аянская бухта Охотского моря, глубина 67 м. Вероятно, встречается также и в отложениях первой холодноводной серии северо-западного побережья Японского моря.
- Ф и г. 6 — *Trapezium liratum* (Reeve), правая створка, X1, Амурский залив, глубина 2 м. Элемент второй тепловодной серии заливов Посыета, Петра Великого (Японское море) и Анивский (Охотское море, лагуна Буссе);
- Ф и г. 7 — *Nuculana pernula* (Müller), правая сторона, X1,65, район бухты Неприметная, ст. 57, глубина 49 м. Характерный вид первой холодноводной серии.
- Ф и г. 8 — *Astarte alaskensis* Dall, правая створка, X1,1, район бухты Неприметная, ст. 16, глубина 48 м. Встречается в отложениях первой холодноводной серии;
- Ф и г. 9 — *Astarte borealis* (Schumacher), правая створка, X1, район залива Восток, скв. 105, глубина 26 м. Элемент второй холодноводной серии;
- Ф и г. 10 — *Callithaca adamsi* (Reeve), правая створка, X0,66, залив Восток, глубина 11 м. Обитатель фации аккумуляции;
- Ф и г. 11 — *Septifer keenae* Nomura, правая створка, X1,2, залив Восток, штормовые выбросы. Элемент второй тепловодной серии;
- Ф и г. 12 — *Solen krusensterni* Schrenck, правая створка, X0,66, район залив Восток, глубина 5 м. Обитатель фации ракушечников.

Т а б л и ц а VI

- Ф и г. 1 — *Mya japonica* Jay, левая створка, X0,66, Анивский залив Охотского моря, лагуна Буссе, терраса 1,5—2 м. Характерный вид второй тепловодной серии;
- Ф и г. 2 — *Pododesmus macrochisma* (Deshayes), нижняя створка, X0,66, район бухты Неприметная, ст. 18, глубина 55 м. Доминирующий вид серии *Macoma arnheimi* + *P. macrochisma* + *Cyclocardia paucicostata*;
- Ф и г. 3 — *Peronidia zygoensis* (Hatai et Nisiyama), левая створка, X 0,66, залив Восток, глубина 6 м. Характерный вид тепловодной серии;
- Ф и г. 4 — *Glycymeris yessoensis* (Sowerby), левая створка, X1, район бухты Киевка, ст. 514, глубина 18 м. Доминирующий вид серии *Felaniella usta* + *Acila insignis* + *G. yessoensis*;
- Ф и г. 5 — *Mercenaria stimpsoni* (Gould), левая створка, X1,3, бухта Краковка, глубина 12 м. Обитатель фаций деструкции и ракушечников;
- Ф и г. 6 — *Serripes groenlandicus* (Bruguere), правая створка, X1,5, район бухты Зеркальная, скв. 297, глубина 32 м. Холодноводный доминант серии *Liocuma fluctuosa* + *S. groenlandicus*;

- Ф и г. 7 — *Pandora pulchella* Yokoyama, правая верхняя створка, X1, бухта Краков-ка, ст. 498, глубина 18–20 м. Обитатель фации аккумуляции;
- Ф и г. 8 — *Panomya ampla* Dall, правая створка, X0,66, залив Восток, скв. 87, глубина 14 м. Характерный вид холодноводной серии.

Т а б л и ц а VII

- Ф и г. 1 — *Meretrix lusoria* (Röding), левая створка, X0,66, Желтое море, штормовые выбросы в районе Намихо (Северная Корея). Элемент второй тепловодной серии залива Петра Великого;
- Ф и г. 2 — *Siliqua alta* (Broderip et Sowerby), правая створка, X1,3, залив Восток, глубина 2 м. Элемент холодноводной серии;
- Ф и г. 3 — *Nuttalia ezonis* (Kuroda et Habe), правая створка, X1,3, район мыса Поворотный, ст. 493, глубина 20–22 м. Обитатель мелководной зоны в IV и V фазы трансгрессии;
- Ф и г. 4 — *Felaniella usta* (Gould), правая створка, X0,8, залив Восток, глубина 13 м. Доминирующий вид серий *F.usta* + *Cadella lubrica* и *F.usta* + *Acilla insignis* + *Glycymeris yessoensis*;
- Ф и г. 5, 8 — *Protothaca euglypta* (Sowerby), правая и левая створки, X1, бухта Неприметная, штормовые выбросы. Элемент тепловодной серии;
- Ф и г. 6, 15 — *Diplodonta semiasperoides* Nomura, правая и левая створки, X0,8, залив Восток, глубина 4 м. Обитатель мелководной зоны в IV и V фазы трансгрессии;
- Ф и г. 7 — *Thracia* sp., обломок левой створки, X0,8, район бухты Неприметная, скв. 393, глубины 33 м. Обитатель фаций ракушечников и аккумуляции;
- Ф и г. 9 — *Acilla insignis* (Gould), левая створка, X1,3, бухта Краковка, ст. 498, глубина 16–20 м. Доминирующий вид серии *Felaniella usta* + *A. insignis* + *Glycymeris yessoensis*;
- Ф и г. 10 — *Liocyma fluctuosa* (Gould), правая створка, X0,8, район бухты Соколовская, скв. 168, глубина 24 м. Холодноводный доминант серии *L. fluctuosa* + *Serripes groenlandicus*;
- Ф и г. 11 — *Axinopsida subquadrata* (A. Adams), правая и левая створки, X2, район мыса Поворотный, скв. 902, глубина 50 м. Элемент холодноводной серии;
- Ф и г. 12 — *Cyclocardia sebricostata* (Krause), левая створка, X1,2, залив Петра Великого, ст. 523, глубина 200 м. Обитатель мелководной зоны в I и II фазы трансгрессии;
- Ф и г. 13 — *Nuculana pernula* (Müller), левая створка (задний край ростра обломан), X1,65, район бухты Неприметная, ст. 57, глубина 49 м. Характерный вид первой холодноводной серии;
- Ф и г. 14 — *Cadella lubrica* (Gould), правая створка, X1,3, район мыса Поворотный, ст. 493, глубина 20–22 м. Доминирующий моллюск серии *C. lubrica* + *Felaniella usta*;
- Ф и г. 16 — *Yoldia johanni* Dall, правая створка, X1,3, район бухты Евстафия, скв. 160, глубина 44 м. Обитатель фации аккумуляции.

Т а б л и ц а VIII

- Ф и г. 1 — *Crenomytilus grayanus* (Dunker), правая створка, X0,66, залив Восток, штормовые выбросы. Элемент второй тепловодной серии;
- Ф и г. 2 — *Theora lubrica* Gould, левая створка, X4, залив Ольги, глубина 8 м. Обитатель фации аккумуляции закрытых заливов и бухт;
- Ф и г. 3 — *Meretrix lusoria* (Röding), левая створка, X0,66, Желтое море, штормовые выбросы в районе Намихо (Северная Корея). Элемент второй тепловодной серии залива Петра Великого;

- Ф и г. 4 – *Tapes philippinarum* (Adams et Reeve), правая створка, X1,3, залив Восток, штормовые выбросы. Элемент второй тепловодной серии;
- Ф и г. 5 – *Masoma orientalis* Scarlato, левая створка, X1, залив Ольги, глубина 8 м. Обитатель фации аккумуляции закрытых заливов и бухт побережья;
- Ф и г. 6, 11 – *Anisocorbula venusta* (Gould), правая и левая створки, X2,6, залив Восток, глубина 1 м. Элемент второй тепловодной серии;
- Ф и г. 7 – *Callista brevisiphonata* (Carpenter), правая створка, X0,66, залив Восток, глубина 6 м. Обитатель фации деструкции;
- Ф и г. 8 – *Cryptomya busoensis* (Yokoуama), левая створка, X1,3, бухта Краковка, ст. 503, глубина 15 м. Обитатель фации аккумуляции;
- Ф и г. 9 – *Meretrix lusoria* (Röding), левая створка, X0,66, залив Восток, терраса 1,5–2 м. Элемент второй тепловодной серии залива Петра Великого;
- Ф и г. 10 – *Masoma sector* Oyama, правая створка, X0,86. Анивский залив Охотского моря, штормовые выбросы в районе Муравьево. Элемент тепловодной серии;
- Ф и г. 12 – *Masoma sector* Oyama, левая створка, X0,66, бухта Киевка, глубина 12 м. Элемент тепловодной серии;
- Ф и г. 13 – *Cadella lubrica* (Gould), левая створка, X1,3, район мыса Поворотный, ст. 493, глубина 20–22 м. Доминирующий моллюск серии *Felaniella usta* + *C. lubrica*;

ЛИТЕРАТУРА

- Аксенов А.А. О рудном процессе в верхней зоне шельфа. М.: Наука, 1972. 159 с.
- Аксенов А.А., Ионин А.С., Шербаков Ф.А. Новые данные о строении толщ современных прибрежных отложений. — Океанология, 1964, т. 4, вып. 5, с. 342–349.
- Анненкова Н.П. Полихеты северной части Японского моря и их фациальное и вертикальное распределение. — Тр. Гидробиол. экспедиции Зоол. ин-та АН СССР в 1934 г. на Японском море. 1938, вып. 1, с. 81–230.
- Атлас неогеновых моллюсков Курильских островов. М.: Наука, 1972. 162 с.
- Атлас океанов. Тихий океан. М.: Гл. упр. навигации и океанографии; М-во обор. СССР, 1974, с. 128–153.
- Берснев И.И. Стратиграфия четвертичных отложений Приморья. — Информ. сб. Приморского геол. упр., 1963, вып. 4.
- Берснев И.И. История геологического развития. — В кн.: Геология СССР, М.: Недра, 1969, т. 32, ч. 1, с. 629–663.
- Васильев Б.И., Репечка М.А., Караулова Л.П. О скорости осадконакопления голоценовых отложений в северо-западной и центральных частях Японского моря. — В кн.: Вопросы геологии дна Японского моря. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973, с. 124–128.
- Васильев Б.И., Марков Ю.Д. Рельеф и донные отложения Амурского залива. — В кн.: Вопросы геологии и геофизики окраин морей северо-западной части Тихого океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974, с. 98–113.
- Виноградов М.Е., Парин Н.В., Тимошин А.С. Трофические отложения в пелагиали. — В кн.: Океанология. Биология океана. М.: Наука, 1977, т. 2, с. 34–43.
- Власов Г.М. Движение береговой линии залива Петра Великого в четвертичное время. — В кн.: Вопросы географии Дальнего Востока. Хабаровск: Кн. изд-во, 1957, вып. 3, с. 102–115.
- Внучков В.А., Каплин П.А., Шлюков А.И. Древние береговые линии на шельфе Японского моря. — Докл. АН СССР, 1976, т. 228, вып. 4, с. 914–916.
- Волков П.А. Гидравлическая характеристика ракуши. — Океанология, 1963, т. 3, вып. 4, с. 680–683.
- Воробьев В.П. Бентос Азовского моря. — Тр. АзЧерНИРО, 1949, т. 13, 193 с.
- Галкин Ю.И. Материалы к характеристике фауны моллюсков залива Анива (Охотское море). — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1953, т. 13, с. 242–249.
- Ганешин Г.С. Основные этапы истории развития рельефа Приморья. — Материалы ВСЕГЕИ. Нов. сер., вып. 1, с. 52–75.
- Ганешин Г.С. Стратиграфия верхнечетвертичных и четвертичных отложений Сихотэ-Алиня и Приморья. — Материалы ВСЕГЕИ. Нов. сер., 1959, вып. 2, с. 77–87.
- Геккер Р.Ф. Введение в палеоэкологию. М.: Госгеолтехиздат, 1957. 126 с.
- Геккер Р.Ф., Осипова А.И., Бельская Т.Н. Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии, его история, осадки, фауна, флора, условия обитания и развитие. М.: Изд-во АН СССР, 1962. т. 2. 330 с.
- Говберг Л.И. Распределение моллюсков в толще голоценовых осадков Белого моря. — Океанология, 1970, т. 10, вып. 5, с. 837–846.

- Говберг Л.И. Голоценовые моллюски Белого моря.: Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. М., 1973. 28 с.
- Голиков А.Н. О параллелизме и конвергенции в развитии морских экосистем. — В кн.: Биология шельфа: Тез. докл. Всесоюз. конф. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1975, с. 30–31.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. Моллюски залива Посет (Японское море) и их экология. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1967, т. 42, с. 5–154.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. Сезонная динамика биоэнергетического потока через экосистемы трав *Zostera marina japonica* и *Zostera asiatica* в заливе Посета (Японское море). — В кн.: Материалы советско-американского симпозиума. Ленинград, 1976. Л.: Наука, 1978, с. 62–66.
- Горбунов Г.П. Двустворчатые моллюски (Bivalvia) Чукотского моря и Берингова пролива. — В кн.: Крайний Северо-Восток Союза ССР. М.: Изд-во АН СССР, 1952, т. 2, с. 216–278.
- Гордеева К.Т. Новые данные о распределении бентоса в восточной части залива Петра Великого. — Изв. ТИНРО, 1949, т. 31, с. 79–88.
- Данилина Г.С., Крапивнер Р.Б. О двух стадиях так называемой послеледниковой трансгрессии в Южном Приморье. — Геология и разведка, 1974, вып. 1, с. 38–46.
- Дерюгин К.М. Фауна Кольского залива и условия ее существования. — Зап. Рос. академии наук. Пг. Сер. 8, 1915, т. 34, вып. 1. 929 с.
- Дерюгин К.М. Зоны и биоценозы залива Петра Великого (Японское море). — В кн.: Сборник, посвященный научной деятельности Н.М. Книповича (1885–1939). М.; Л., 1939, с. 115–142.
- Дерюгин К.М., Сомова Н.М. Материалы по количественному учету бентоса залива Петра Великого. — В кн.: Исследования дальневосточных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941, с. 13–36.
- Друщ В.В. К методике изучения морских танатоценозов. — В кн.: Материалы Всесоюзного симпозиума. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 61–63.
- Евсеев Г.А. Анализ прижизненных механических повреждений на раковинах мшл из голоценовых отложений лагуны Буссе (Сахалин). — В кн.: Научные сообщения Института биологии моря. Владивосток. 1971а, вып. 2, с. 75–78.
- Евсеев Г.А. Трансгрессивные и регрессивные сообщества двустворчатых моллюсков в послеледниковой истории дальневосточных морей. — Там же, 1971б, вып. 2, с. 72–74.
- Евсеев Г.А. Донные отложения залива Восток (Японское море) и их стратиграфия по фауне двустворчатых моллюсков. — В кн.: Вопросы геоморфологии и четвертичной геологии юга Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975а, с. 144–156.
- Евсеев Г.А. Особенности онтогенеза синуса мантижной линии двустворчатого моллюска *Macoma baltica*. — В кн.: Палеобиология донных беспозвоночных прибрежных зон моря. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975б, с. 83–84.
- Евсеев Г.А. Происхождение залива Восток и история его фауны двустворчатых моллюсков. — В кн.: Биологические исследования залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 24–64.
- Евсеев Г.А. Послеледниковые сообщества двустворчатых моллюсков северо-западного шельфа Японского моря. — В кн.: Палеоэкологические сообщества морских беспозвоночных. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979, с. 5–32.
- Евсеев Г.А., Краснов Е.В. Роль Берингии в формировании и миграциях фаун морских беспозвоночных. — В кн.: Материалы Всесоюзного симпозиума. Хабаровск, 1973. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 43–53.
- Ефремов И.А. Тафономия — новая отрасль палеонтологии. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1940, вып. 3, с. 405–413.
- Жидкова Л.С., Кузина И.Н., Лаутеншлегер Ф.Г., Попова Л.А. Атлас моллюсков верхнего миоцена и плиоцена Сахалина. М.: Наука, 1968. 176 с.
- Жирмунский А.В. Сравнительное исследование теплоустойчивости клеток

- моллюсков Белого моря в связи с вертикальным распределением видов и историей формирования фауны. — Журн. общ. биологии, 1969, т. 30, вып. 6, с. 685–702.
- Журмунский А.В.* Теплоустойчивость клеток и распределение донных животных в верхних зонах моря: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1971. 70 с.
- Жирмунский А.В., Задорожный И.К., Найдин Д.П., Сакс В.Н., Тейс Р.В.* Определение температур роста некоторых современных и ископаемых моллюсков по отношению $0^{18}/O^{16}$ в скелетных образованиях. — Геохимия, 1967, вып. 5, с. 543–552.
- Закс И.Г.* К познанию донных сообществ Шантарского моря. — В кн.: Известия Тихоокеанской научно-промысловой станции. Владивосток, 1929, т. 3, вып. 2. 112 с.
- Залеская Н.Т.* Распределение донной фауны в южной части залива Шелхова (Охотское море). — Тр. ВНИРО, 1969, т. 65, с. 233–247.
- Захаров В.А.* Беспозвоночные, прижизненно захороненные в валанжинских песках Хатанской впадины. — В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука, 1966а, с. 31–54.
- Захаров В.А.* Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски Сибири и условия их существования (отряд Anisomyaria). М.: Наука, 1966 б. 184 с.
- Захаров В.А.* Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири и условия их существования (сем. Astartidae). М.: Наука, 1970. 135 с.
- Захаров В.А.* Значение полевых литолого-палеоэкологических наблюдений для исследований по систематике. — В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом. Новосибирск: Наука, 1974, с. 8–15.
- Зенкевич Л.А.* Фауна и биологическая продуктивность моря. М.: Сов. наука, 1951. Т. 1. 506 с.
- Зернов С.А.* К вопросу об изучении жизни Черного моря. — Зап. Рос. академии наук. СПб. Сер. 3, 1913, т. 32, вып. 1. 299 с.
- Золотарев В.Н., Жирмунский А.В., Краснов Е.В., Найдин Д.П., Тейс Р.В.* Изотопный состав кислорода и температуры роста раковин современных и ископаемых двустворчатых моллюсков. — Журн. общ. биологии, 1974, т. 35, вып. 5, с. 792–797.
- Иванов А.В.* Работы по бентосу Приморья и Татарского пролива летом 1931 года. — В кн.: Исследования морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1933, т. 19, с. 93–113.
- Игнатьев А.В., Евсеев Г.А.* Температура роста морских моллюсков и их географическое расселение. — В кн.: Тезисы докладов I Всесоюзной конференции по морской биологии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977, с. 57–58.
- Истомин Ю.И.* Морские течения. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1975. 88 с.
- Каплин П.А.* Новейшая история побережий Мирового океана. М.: Изд-во МГУ, 1973. 265 с.
- Каплин П.А., Ионин А.С.* Результаты непосредственного изучения рельефа дна прибрежной зоны моря и некоторые задачи подводных геоморфологических исследований. — Тр. Океаногр. комис. АН СССР, 1962, т. 14, с. 45–62.
- Караулова Л.П., Короткий А.М., Царько Е.И.* Морской голоцен Приморья. — В кн.: Краткие научные сообщения IV научно-технической конференции. Владивосток, 1972, с. 84–93.
- Каррей Дж.* Позднечетвертичная история материковых шельфов США. — В кн.: Четвертичный период в США. М.: Мир, 1968, т. 1, с. 451–472.
- Кашкаров Д.Н.* Основы экологии животных. М.; Л.: Гос. изд-во мед. лит., 1938. 601 с.
- Кленова М.В.* Геология моря. М.: Учпедгиз, 1948, с. 187–192.
- Комаров И.С., Шахгельдян И.Г.* Некоторые общие закономерности инженерно-геологических условий шельфа Японского моря в Южном Приморье. — В кн.: Материалы II научно-технической конференции Дальморниипроекта. Владивосток: 1971, вып. 1, с. 270–281.
- Короткий А.М.* Этапы становления рельефа и осадконакопления в прибрежной зоне материкового сектора Японского моря. — В кн.: Морская геология и геологическое строение областей питания (Японское и Охотское моря). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977, с. 59–82.

- Короткий А.М., Караулова Л.П., Фирсов Л.В., Панычев В.А., Орлова Л.А. К стратиграфии осадков голоцена Южного Приморья по данным радиоуглеродного анализа. — В кн.: Краткие научные сообщения IV научно-технической конференции. Владивосток, 1972, с. 32–36.
- Короткий А.М., Караулова Л.П. Новые данные по стратиграфии четвертичных отложений Приморья. — В кн.: Вопросы геоморфологии и четвертичной геологии юга Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975, с. 79–110.
- Красилов В.А. Палеоэкология наземных растений. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. 238 с.
- Криштофович Л.В. Моллюски третичных отложений Сахалина. — Тр. ВНИГРИ, 1964, вып. 232. 343 с.
- Кузнецов А.П. Фауна донных беспозвоночных прикамчатских вод Тихого океана и Северо-Курильских островов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 271 с.
- Кузнецов А.П. Трофическая структура морского донного населения как система экологической организации. — В кн.: Донная фауна краевых морей СССР. М.: Наука, 1976, с. 6–31.
- Кузнецов А.П., Нейман А.А. Трофическая структура донного населения шельфов. — В кн.: Океанология. Биология океана. М.: Наука, 1977, т. 2, с. 165–171.
- Кулаков А.П. О влиянии эвстатических колебаний уровня океана и тектонических движений на положение плейстоценовых береговых линий в пределах Охотского и Японского морей. — В кн.: Вопросы геологии северо-западного сектора Тихоокеанского пояса. Тез. докл. годич. сессии ДВФ СО АН СССР. Владивосток, 1966, с. 86–88.
- Кулаков А.П. Четвертичные береговые линии Охотского и Японского морей. Новосибирск: Наука, 1973. 187 с.
- Кусакин О.Г. Биogeографическая структура фауны осушной зоны Курильских островов и роль летней температуры воды в ее формировании. — Биология моря, 1976, вып. 2, с. 31–34.
- Кусакин О.Г., Кудряшов В.А., Тараканова Т.Ф., Шорников Е.И. Поясобо-разующие флоро-фаунистические группировки литорали Курильских островов. — В кн.: Растительный и животный мир литорали Курильских островов. Новосибирск: Наука, 1974, с. 339–372.
- Кушнарев П.И., Кашеев Л.П. Обоснование параметров пробоотбора при разведке прибрежно-морских россыпей золота. — Геология и разведка, 1974, вып. 1, с. 88–93.
- Леонтьев О.К. Основы геоморфологии морских берегов. М.: Изд-во МГУ, 1961. 418 с.
- Линдберг Г.У. Задачи и ход работ гидробиологической экспедиции 1934 года на Японском море. — Тр. Гидробиол. экспедиции Зоол. ин-та АН СССР в 1934 г. на Японском море, 1938, вып. 1, с. 3–36.
- Линдберг Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л.: Наука, 1972. 548 с.
- Лисицын А.П., Удинцев Г.Б. О древних береговых линиях на дне моря. — Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1953, вып. 1, с. 23–31.
- Лузгин Б.К., Найдин Д.П. Геологические наблюдения на литорали приливного моря. — Вестн. МГУ. Сер. геол., 1970, вып. 1, с. 72–81.
- Максимова С.В. О некоторых особенностях залегания и сохранности раковин моллюсков. — Тр. ИО АН СССР, 1949, т. 4, с. 165–171.
- Максимова С.В., Осипова А.И. Фациальное распространение верхнепалеозойских аммонитов и сопровождающей фауны в разрезе на р. Юрезани. — Реф. Отд-ние биол. наук АН СССР, 1940, с. 273–274.
- Макфедьен Э. Экология животных. Цели и методы. М.: Мир, 1965. 375 с.
- Марков Ю.Д., Евсеев Г.А., Караулова Л.П., Троицкая Т.С., Царько Б.И., Чернобровкина Е.И. Голоценовые и верхнеплейстоценовые отложения Уссурийского залива. — В кн.: Геология окраинных морей Тихого океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975, с. 127–143.
- Медведев В.С. Исследования по динамике и морфологии берегов залива Петра Великого в Японском море. — Тр. Океаногр. комис. АН СССР, 1961, вып. 8, с. 240–244.
- Медведев В.С., Долотов Ю.С., Щербаков Ф.А. Некоторые черты строения

- и развития берегов Южного Приморья. — Тр. ИО АН СССР, 1961, т. 48, с. 121–144.
- Мерклин Р.Л.* Пластинчатожаберные спиралисовых глин, их среда и жизнь. — Тр. ПИН АН СССР, 1950, т. 28. 98 с.
- Мокиевский О.Б.* Количественное распределение глубоководной донной фауны Японского моря. — Тр. ИО АН СССР, 1954, т. 8.
- Мокиевский О.Б.* Фауна литорали северо-западного побережья Японского моря. — Тр. ИО АН СССР, 1960, т. 34, с. 242–328.
- Наливкин Д.В.* Учение о фациях. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. Т. 1. 534 с.
- Невесская Л.А.* Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология. М.: Наука, 1965. 391 с.
- Невесский Е.Н.* Методика исследования прибрежных отложений при помощи вибраторной трубки. — Тр. ИО АН СССР, 1958, т. 23, с. 3–13.
- Невесский Е.Н.* Процессы осадконакопления в прибрежной зоне моря. М.: Наука, 1967. 254 с.
- Нейман А.А.* Донные сообщества шельфов. — В кн.: Океанология. Биология океана. М.: Наука, 1977, т. 2, с. 162–194.
- Несис К.Н.* Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум. — Там же, с. 5–13.
- Носов В.В., Распопов В.М., Комаров Л.В.* Бурение неглубоких скважин в прибрежной зоне Японского моря. — Геология и разведка, 1974, вып. 1, с. 181–183.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Особенности формирования рельефа и современных осадков прибрежной зоны дальневосточных морей. М.: Наука, 1971. 183 с.
- Павлидис Ю.А.* Некоторые особенности послеледниковой трансгрессии Балтийского моря и ее связь с новейшей трансгрессией других морей. — Тр. Океаногр. комис. АН СССР, 1961, вып. 12, с. 86–93.
- Панфилова С.Г.* Температура вод. — В кн.: Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 155–169.
- Парушин О.Б., Шлюков А.И., Хант В.З., Тимашкова Т.А.* Список радиоугле-
- родных датировок Лаборатории новейших отложений Географического факультета МГУ. (Индекс МГУ). Сообщение IV. — В кн.: Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода, 1974, вып. 41, с. 202–204.
- Петров О.М.* Стратиграфия и фауна морских моллюсков четвертичных отложений Чукотского полуострова. М.: Наука, 1966. 188 с.
- Покудов В.В.* Температурный режим прибрежных вод, омывающих Японию. — Тр. ДВНИГМИ, 1975, вып. 55, с. 23–35.
- Пропп М.В.* Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева моря. Л.: Наука, 1971. 128 с.
- Пуцин И.К., Берсенов И.И., Берсенов Ю.И., Голубева Л.В., Караулова Л.П.* Верхнелейстоценовые и голоценовые отложения материкового склона у побережья Южного Приморья. — В кн.: Геология окраинных морей Тихого океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975, с. 61–74.
- Радзиховская М.А.* Водные массы Японского моря. — В кн.: Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 108–121.
- Разин А.И.* Морские промысловые моллюски Южного Приморья. — Изв. ТИНРО, 1934, вып. 8. 100 с.
- Рычков В.С., Шахельдян И.Г., Полищук Л.Н.* Четвертичные отложения прибрежной части шельфа залива Петра Великого. — В кн.: Вопросы геологии и геофизики окраинных морей северо-западной части Тихого океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974, с. 76–87.
- Савилов А.И.* Экологическая характеристика донных сообществ беспозвоночных Охотского моря. — Тр. ИО АН СССР, 1961, т. 46, с. 3–84.
- Сизова Ю.В.* Циркуляция вод Японского моря. — В кн.: Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 146–154.
- Сиренко Б.И., Касьянов В.Л.* Морское ушко острова Моннерон (Японское море). — Биология моря, 1976, вып. 6, с. 20–25.
- Скарлато О.А.* Двустворчатые моллюски дальневосточных морей СССР (отряд *Dysodonta*). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 127 с.

- Скарлато О.А. К вопросу о биогеографическом районировании континентальной ступени северо-западной части Тихого океана на примере двустворчатых моллюсков надсемейства Tellinoidea. — В кн.: Тезисы докладов на конференции по совместным исследованиям фауны и флоры. Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 1–6.
- Скарлато О.А. Новые виды семейства Cuspidariidae (Septibranchia, Bivalvia) из дальневосточных морей СССР. — В кн.: Новые виды морских и наземных беспозвоночных. Л.: Наука, 1972, с. 121–128.
- Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1974. 35 с.
- Скарлато О.А., Голиков А.Н., Грузов Е.Н., Несис К.Н., Василенко С.Б., Цветкова Н.Л. Состав структура и распределение биоценозов в прибрежных водах залива Посет (Японское море). — В кн.: Исследования фауны морей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1967, т. 5, вып. 13. с. 5–61.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. Класс двустворчатые моллюски. Bivalvia. — В кн.: Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев: Наук. думка, 1972, т. 3, с. 178–249.
- Скорнякова Н.С. Донные осадки. — В кн.: Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 23–34.
- Смолдырев А.Б. Геологические обоснования методики и техники поисков прибрежно-морских россыпей. — Геология и разведка, 1975, вып. 11, с. 6–17.
- Собецкий В.А. Опыт тафономической классификации местонахождений конхилиофауны верхнего мела Юго-Запада СССР. — Учен. зап. Тирасп. пед. ин-та. Сер. геол., 1970, вып. 20, с. 23–44.
- Соколова М.Н. Трофическая структура глубоководного бентоса. — В кн.: Океанология. Биология океана. М.: Наука, 1977, т. 2, с. 176–182.
- Соловьев В.В. О голоценовой ингрессии в Южном Приморье. — В кн.: Материалы ВСЕГЕИ, 1959, вып. 2, с. 193–197.
- Сорокин Ю.И. Продукция микрофлоры. — В кн.: Океанология. Биология океана. М.: Наука, 1977, с. 209–232.
- Степанов В.В. Характеристика температуры и солености вод залива Восток Японского моря. — В кн.: Биологические исследования залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 12–22.
- Суздальский О.В. Гидродинамические обстановки захоронения раковин моллюсков: (Опыт тафономического анализа морского плейстоцена Западной Сибири). — Учен. зап. НИИГА. Сер. палеонт. и стратигр., 1967, вып. 17, с. 82–88.
- Тарасов Н.И. О работах южного отряда Тихоокеанской экспедиции ГГИ летом 1930 года. — Изв. Гос. гидрол. ин-та, 1933, вып. 33, с. 43–49.
- Тейс Р.В., Найдин Д.П. Палеотермометрия и изотопный состав кислорода органических карбонатов. М.: Наука, 1973. 295 с.
- Троицкая Т.С. Фораминиферы из голоценовых отложений побережья залива Петра Великого. — В кн.: Вопросы биогеографии и экологии фораминифер. Новосибирск: Наука, 1973, с. 45–48.
- Троицкая Т.С. Миграционная последовательность комплексов бентосных фораминифер в голоценовых осадках Амурского залива (Японское море). — В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом. Новосибирск: Наука, 1974, с. 30–40.
- Троицкая Т.С., Короткий А.М., Караулова Л.П., Царько Е.И. Новые данные о послеледниковой трансгрессии на западном побережье Японского моря. — Докл. АН СССР, 1971, т. 196, вып. 1, с. 433–435.
- Турпаева Е.П. Питание и пищевые группировки морских донных биоценозов. — Тр. ИО АН СССР, 1953, т. 7, с. 259–299.
- Турпаева Е.П. Типы морских донных биоценозов и зависимость их распределения от абиотических факторов среды. — Тр. ИО АН СССР, 1954, т. 11.
- Ушаков П.В. Фауна Охотского моря и условия ее существования. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 459 с.
- Федоров П.В. О колебаниях уровня Черного моря в послеледниковое время. — Докл. АН СССР, 1959, т. 124, вып. 5, с. 1127–1129.
- Федоров П.В. О послеледниковой трансгрессии Черного моря. — Бюл.

- МОИП, отд-ние геол., 1971, вып. 2, с. 62–67.
- Фейлинг-Хансен Р.В. Корреляционная схема позднечетвертичных отложений Норвегии. — Тр. НИИГА, 1965, вып. 143, с. 283–299.
- Филатова З.А. Класс двусторчатых моллюсков (*Bivalvia*, *Lamellibranchiata*). — В кн.: Определитель фауны и флоры северных морей СССР. М.: Сов. наука, 1948, с. 405–446.
- Хершберг Л.Б. О последней морской трансгрессии в Юго-Восточном Приморье. — Изв. вузов. Геология и разведка, 1971, вып. 5, с. 17–22.
- Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 236 с.
- Хотинский Н.А. Трансконтинентальная корреляция этапов истории растительности и климата Северной Евразии в голоцене. — В кн.: Проблемы палинологии. М.: Наука, 1973, с. 116–123.
- Чемиков Ю.Ф. Четвертичные трансгрессии дальневосточных морей СССР и северной части Тихого океана. — Тр. Ин-та геологии АН ЭССР, 1961, вып. 8, с. 155–173.
- Шамов Д.Ф., Геккер Р.Ф. Окаменелости-ватерпасы и полости-ватерпасы. — В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука, 1966, с. 255–262.
- Шварцбах М. Климаты прошлого. М.: Изд-во иностр. лит., 1955. 284 с.
- Яблоков К.В., Внучков В.А., Харциева Е.Н., Хершберг Л.Б. Распределение прибрежных отложений в отдельных районах Японского моря. — В кн.: Геоморфология и литология береговой зоны морей и других крупных водоемов. М.: Наука, 1971, с. 106–109.
- Ahmed M. Speciation in living oysters. — Adv. Mar. Biol., 1975, vol. 13, p. 357–398.
- Allee W.C. Concerning the organization of marine coastal communities. — Ecol. Monogr., 1934, vol. 4, N 4, p. 541–554.
- Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T., Schmidt K.P. Principles of animal ecology. Philadelphia: W.B. Sanders and Co. Press, 1949. 837 p.
- Andel T.W., Laborel J. Recent high relative sea level stand near Rocife, Brazil. — Science, 1964, vol. 145, N 3632, p. 580–581.
- Bloome S.A., Simon J.L., Hunter V.D. Animal-sediment relations and community analysis of a Florida estuary. — Mar. Biol., 1972, vol. 13, N 1, p. 43–56.
- Böger H. Bildung und Gebrauch von Begriffen in der Palaeökologie. — Lethaia, 1970, vol. 3, p. 243–269.
- Boucot A.J. Life and death assemblages among fossils. — Amer. J. Sci., 1953, vol. 251, p. 25–40.
- Boudouresque Ch.-F. Recherches sur les concepts de biocoenose et de continuum au niveau des peuplements benthiques sciaphiles. — Vie et milieu, 1970, t. B21, p. 103–136.
- Carter R.M. On the biology and paleontology some predators of bivalved Mollusca. — Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1968, vol. 4, N 1, p. 29–65.
- Chasse C., Glemarec M., Guillou J., Hily C. Données quantitatives sur les peuplements benthiques de la plateforme continentale Est-Atlantique. — J. rech. oceanogr., 1977, t. 2, N 1, p. 18.
- Chinzei K. Molluscan fauna of the Pliocene Sannohe Group of North-East Honshu, Japan. 2. The fauna of the Togawa Formation. — J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Ser. 2, 1961, vol. 13, N 1, p. 81–131.
- Clements F.E., Shelford V.E. Bioecology. N.Y.: John Wiley and Sons Press, 1939. 425 p.
- Coan E.V. The Northwest American Tellinidae. — Veliger, 1971, vol. 14, suppl., 63 p.
- Connell J.H. Community interactions on marine rocky intertidal shores. — Ann. Rev. Ecol. Syst., 1972, vol. 3, p. 169–192.
- Cornicker L.S., Wise S.D., Wise J.W. Factor affecting the distribution of opposing mollusk valves. — J. Sediment. Petrol., 1963, vol. 33, N 3, p. 703–712.
- Craig G.Y. Size-frequency distributions of living and death populations of pelecypods from Bimini, Bahamas, B.W.I. — J. Geol., 1967, vol. 75, p. 34–45.
- Craig G.Y., Jones N.S. Marine benthos, substrate and paleoecology. — Palaeontology, 1966, vol. 9, N 1, p. 30–38.
- Craig G., Oertel G. Deterministic models of living and fossil populations of animals. — Quart. J. Geol. Soc. London, 1966, vol. 122, N 487, p. 315–355.
- Dame R., Vernberg F., Bonnell R., Kitchens W. The North Inlet marsh-estuary

- ne ecosystem: A conceptual approach. — *Helgoländ. wiss. Meeresuntersuch.*, 1977, Bd. 30, N 1/4, S. 343–356.
- Davies O.* Sea level during the past 11 000 years (Africa). — *Quaternaria*, 1972, vol. 14, p. 195–204.
- Delibrias G., Guillion M.T.* The sea level on the Atlantic coast and the channel for the last 10 000 years by the C-14 method. — *Quaternaria*, 1972, vol. 14, p. 131–135.
- Delibrias G., Laborel J.* Recent variations of the sea level along the Brazilian Coast. — *Quaternaria*, 1972, vol. 14, p. 45–49.
- Driscoll E.G., Swanson R.A.* Diversity and structure of epifaunal communities on mollusk valves, Buzzards Bay, Massachusetts. — *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1973, vol. 14, N 3, p. 229–247.
- Durham J.W., McNeil F.S.* Cenozoic migrations of marine invertebrates through the Bering Strait Region. — In: *The Bering Land Bridge*. Calif., Stanf. Univ. Press, 1967, p. 326–349.
- Einsele G., Herm D., Schwarz H.V.* Sea level fluctuation during the past 6000 years on the coast of Mauritania. — *Quart. Res.*, 1974, vol. 4, N 3, p. 282–289.
- Ekman S.* Zoogeography of the sea. L.: Sedgwick and Jackson Press, 1953. 417 p.
- Eltringham S.K.* Life in mud and sand. N.Y.: Crane, Russak and Co Press, 1971. 218 p.
- Emery K.O.* Positions of empty pelecypod valves on the continental shelf. — *J. Sediment. Petrol.*, 1968a, vol. 38, N 4, p. 1264–1269.
- Emery K.O.* Relict sediments on continental shelves of world. — *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.*, 1968b, vol. 52, N 3.
- Evseev G.A., Krasnov E.V.* Late Holocene dynamics of the biogenic sedimentation in lagoonal-lacustrine basins of the Southern Sakhalin and Far East coastal region. — In: *11 Intern. Symp. on Paleolimn. Abstr.*, Mikolajki (Poland). 1976, p. 30–31.
- Fager E.W.* Communities of organisms. — In: *The sea*. N.Y.: Intersci. Publ., 1963, vol. 2, p. 415–437.
- Fagerstrom J.* Fossil communities in paleoecology, their recognition and significance. — *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 1964, vol. 75, N 12, p. 1197–1216.
- Fairbridge R.W.* Eustatic changes in sea level. — *Phys. and Chem. Earth*, 1961, vol. 4, p. 99–185.
- Frank W.M., Friedman G.M.* Continental-shelf sediments of New Jersey. — *J. Sediment. Petrol.*, 1973, vol. 43, N 1, p. 224–237.
- Fricke H.W.* Community structure, social organization and ecological requirements of coral reef fish (Pomacentridae). *Helgoländ. wiss. Meeresuntersuch.*, 1977, vol. 30, N 1/4, p. 412–426.
- Fujii S., Fuji N.* Postglacial sea level in the Japanese Islands. — *J. Geosci. Osaka Univ.*, 1967, vol. 10, N 1/6, p. 43–51.
- Fuji S., Mogi A.* On coast and shelves in their mutual relations in Japan during Quaternary. — *Quaternaria*, 1971, vol. 12, p. 155–164.
- Fuji N.* Studies on the submerged forests of Asahi in Toyama Pref., Central Japan. — *Bull. Fac. Educ. Kanazawa Univ., Ser. Nat. Sci.*, 1972, vol. 21, p. 93–108.
- Gage J.* Observations on the bivalves *Montacuta substriata* and *M. ferruginosa* "commensals" with spatangoids. — *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 1966a, vol. 46, p. 49–70.
- Gage J.* Experiments with the behaviour of the bivalves *Montacuta substriata* and *M. ferruginosa* "commensals" with spatangoids. — *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 1966b, vol. 46, p. 71–88.
- Gage J.* Community structure of the benthos in the Scottish sea-lochs. I. Introduction and species diversity. — *Mar. Biol.*, 1972, vol. 14, N 4, p. 281–297.
- Gams H.* Die Geschichte der Lunzer Seen, Meere und Wölder. — *Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrogr.*, 1927, Bd. 18, N 5.
- The geologic development of the Japanese Islands. Tokyo: Tsukiji Shokan, 1965. 442 p.
- Gleason H.A.* The individualistic concept of the plant associations. — *Amer. Middl. Natur.*, 1939, vol. 21, N 1, p. 93–108.
- Grabau A.W., King S.G.* Shells of Peitaiho. — *Pecking Soc. Nat. Hist.*, 1928, vol. 2. 279 p.
- Graham A.* The molluscan stomach. — *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 1949, vol. 61, p. 737–778.
- Grassle J.F., Grassle J.P.* Opportunistic

- life histories and genetic systems in marine benthic Polychaetes. — *J. Mar. Res.*, 1974, vol. 32, N 2, p. 253–284.
- Habe T.* Genera of Japanese shells. Pelecypoda, t. 1–2. Kyoto: Kairui Bunken Kanko-kai, 1951, p. 3–186.
- Habe T.* Genera of Japanese shells. Pelecypoda, pt. 3. Kyoto: Kairui Bunken Kanko-kai, 1952, p. 187–230.
- Habe T.* Studies on the shell remains in Eays. — *Contribs Physiol. Ecol. Kyoto Univ.*, 1956, N 77, p. 1–31.
- Habe T.* Report on the Mollusca chiefly collected by s.s. Soyo-Maru of the Imperial Fisheries Experimental Station on the continental shelf bordering Japan during the years 1922–1930. Pt. 3. Lamellibranchia, 1. — *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 1958, vol. 6, N 3, p. 241–280.
- Habe T., Kosuge S.* The standart book of the shells of Japan in colour. Tokyo, 1967, p. 121–223.
- Habe T., Kosuge S.* On the C-14 age estimation of shell fossils taken from the Tushima Trough and its geological significance. — *Mem. Nat. Sci. Mus. Tokyo*, 1970, N 3, p. 75–82.
- Hallam A.* The interpretation of size-frequency distributions on molluscan death assemblages. — *Paleontology*, 1967, vol. 10, N 2, p. 25–42.
- Hase H.* Underground geomorphology of the coastal plain in the Sendai-Shiogama District. — *Tohoku Geogr. Assoc.*, 1965, vol. 17, N 3, p. 158–163.
- Hatai K., Nisiyama S.* Remarks on certain fossils from the borderland of the Japan Sea. — *Jap. J. Geol. Geogr.*, 1939, vol. 16, N 1/2, p. 123–154.
- Hattori M.* Recent sediments of Sendai Bay, Miyagi Pref., Japan. — *Sci. Repts Tohoku Univ. Ser. 2*, 1967, vol. 39, N 1, p. 1–61.
- Hedgpeth J.W.* Concepts of marine biology. — *Treat. Mar. Ecol. Paleoecol.*, vol. 1. *Ecol. Geol. Soc. Amer.*, Mem. 67, 1957, p. 29–52.
- Heip C., Decraemer W.* The diversity of nematode communities in the southern North Sea. — *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 1974, vol. 54, p. 251–255.
- Hopley D.* Sea level and environment change in the Late Pleistocene and Holocene in North Queensland, Australia. — *Quaternaria*, 1972, vol. 14, p. 267–274.
- Iwabuchi Y.* Submarine geology of the southeastern part of the Japan. Sea: *Contribs Inst. Geol. Paleontol. Sendai: Tohoku Univ.*, 1968. Vol. 66. 76 p.
- Jackson J.B.* Bivalves: Spatial and size-frequency distributions of two intertidal species. — *Science*, 1968, vol. 161, N 3840, p. 479–480.
- Jackson J.B.* The ecology of the molluscs of *Thalassia* communities, Jamaica, West Indies. II. Molluscan population variability along an environmental stress gradient. — *Mar. Biol.*, 1972, vol. 14, N 4, p. 304–337.
- Jamazaki T.* Die Pollenanalyse in den Torfmeeren von Uranippon. — *J. Jap. Forest. Soc.*, 1943, vol. 24, N 2.
- Jelgersma S.* Sea-level changes during the last 10000 years. — In: *World climate from 8000 to 0 B.C.: Proc. Intern. Symp.*, London, 1967, p. 54–71.
- Jones G.F.* The benthic macrofauna of mainland shelf of Southern California. — *Allan Hanc. Monogr. Mar. Biol.*, 1969, vol. 4, p. 200.
- Jones N.S.* Marine bottom communities. — *Biol. Rev.*, 1950, vol. 25, p. 283–313.
- Kelling G., Williams P.F.* Flume studies of the reorientation of pebbles and shells. — *J. Geol.*, 1967, vol. 75, N 3, p. 243–267.
- Kinne O.* The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. I. Temperature. — *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 1963, vol. 1, p. 301–340.
- Kinne O.* Physiological aspects of animal life in estuaries with special reference to salinity. — *Netherl. J. Sea Res.*, 1966, vol. 3, N 2, p. 222–244.
- Kotaka T.* Marine mollusca dredged by the "s.s. Hokuho-Maru" during 1959 in the Okhotsk Sea. — *Sci. Repts Tohoku Univ. Ser. 2*, 1962, spec. vol. 5, p. 127–158.
- Kotaka T., Kamada Y., Hayasaka S.* Recent mollusca from Matsukawa-Ura and its vicinity. — *Contribs Inst. Geol. Paleontol. Tohoku Univ.*, 1955, vol. 45, p. 53–64.
- Lawrence D.* Taphonomy and information losses in fossil communities. — *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 1968, vol. 79, p. 1315–1330.
- Lever J., Thijssen R.* Sorting phenomena during the transport of shell valves on sandy beaches studied with the use of artificial valves. — *Symp. Zool.*

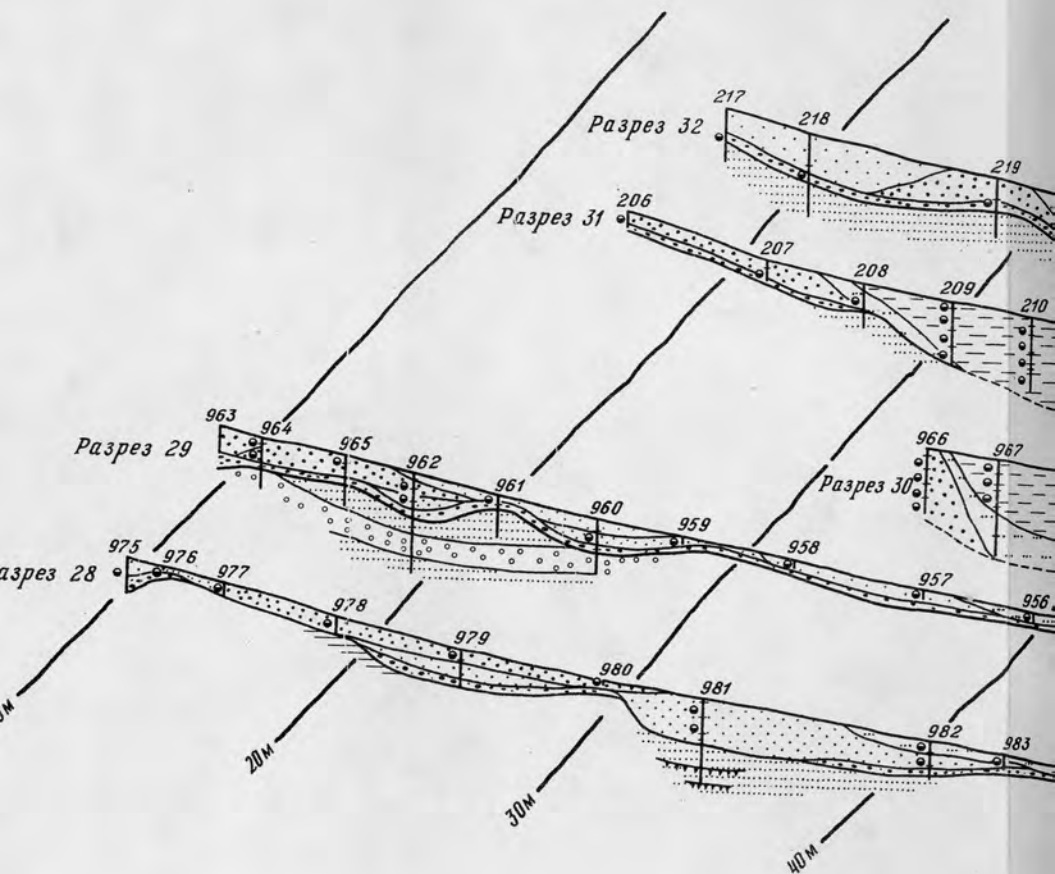
- Soc. London, 1968, vol. 22, p. 259–271.
- Lindroth A.* Die Assoziationen der marinen Weichböden – eine Kritik auf Grund von Untersuchungen im Gullmar Fjord, Westschweden. – Zool. bijdr. Uppsala, 1935, bd. 15, s. 331–366.
- Matsushima Y.* Molluscan assemblages of the inner part of Paleo-Ofuna Bay, Central Kanagawa Prefecture. – Bull. Kanagawa Pref. Mus., 1972, vol. 1, N 5, p. 31–43.
- Matsushima S.* Betrachtung zur Waldentwicklung in Korea auf Grund von Pollen Statistik. – J. Jap. Forest. Soc., 1941, vol. 23, N 8.
- McIntosh R.* The continuum concept of vegetation. – Bot. Rev., 1967, vol. 33, N 2, p. 130–187.
- McClennen C.E.* New Jersey continental shelf near bottom current meter records and Recent tide ment activity. – J. Sediment. Petrol., 1973, vol. 43, N 2, p. 371–380.
- McGinitie G.E.* Littoral marine communities. – Amer. Midl. Natur., 1939, vol. 21, N 1, p. 28–53.
- McNaughton S.J., Wolf L.L.* Dominance and niche in ecological systems. – Science, 1970, vol. 167, p. 131–139.
- Middendorff A.T.* Mollusken. Reise in den äussersten Norden und Osten Sibiriens während der Jahre 1843–1844. St. Petersburg., 1851, Bd. 2, N 1, S. 163–464.
- Mii H.* Coastal geology of Tanabe Bay. – Sci. Repts Tohoku Univ. Ser. 2, 1962, vol. 34, N 1, p. 3–93.
- Milliman J.D., Emery K.O.* Sea levels during the past 35 000 years. – Science, 1968, vol. 162, N 3858, p. 1121–1123.
- Mills E.L.* The community concept in marine zoology, with commence on continua and instability in some marine communities: a review. – J. Fish. Res. Board. Canada, 1969, vol. 26, N 6, p. 1415–1428.
- Minato M.* The final stage of the Land Bridges in the Japanese Islands. – Earth Sci., 1966, N 85/86, p. 2–11.
- Möbius K.* Die Auster und Austerwirtschaft. Berlin, 1877. 48 S.
- Möbius K.* The oysters and oyster-culture. – Rept U.S. Commun. Fisch., 1883, N 1880, p. 683–751.
- Möbius K.* Über die Thiere der Schleswig-Holsteinischen Austerbanke, ihre physikalischen und biologischen Lebensverhältnisse. – Sitzungsber. Königl. Preuss. Akad. Wiss., Berlin, 1893, Bd. 8, S. 67–92.
- Mogi A.* Submarine topography of the western part of Tsugaru Strait. – Geogr. Rev. Jap., 1958, vol. 31, N 1, p. 15–23.
- Mogi A., Iwabuchi Y.* Submarine topography and sedimental shelves along the coast of Joban and Kashimanada. – Geogr. Rev. Jap., 1961, vol. 34, N 3, p. 39–58.
- Molander A.R.* Animal communities on soft bottom areas in Gullmar Fjord. – Kristensb. Zool. Stat., 1928, Bd. 2, S. 1–90.
- Mountford N.K., Holland A.F., Mihursky J.A.* Identification and description of macrobenthic communities in the Calvert Cliffs region of the Chesapeake Bay. – Chesapeake Sci., 1977, vol. 18, N 4, p. 360–369.
- Nakagawa H.* Quaternary sea levels of the Japanese Islands. – J. Geosci. Osaka City Univ., 1967, vol. 10, N 1/5, p. 37–42.
- Nakamura J.* A comparative study of Japanese pollen records. – Res. Repts Kochi Univ., 1952, vol. 1, p. 1–20.
- Niino H., Emery K.O.* Continental shelf sediments off Northeastern Asia. – J. Sediment. Petrol., 1966, vol. 36, N 1, p. 152–161.
- Nilsson T.* Standartpollendiagramme und C-14 Datierungen aus dem Ageröds Mosse im Mittleren Scenen. – Lunds Univ. Årskrifv. N.f., 1964, adv. 2, bd. 59, N 7.
- Nishimura S.* The zoogeographical aspects of the Japan Sea. Pt 3. – Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 1966, vol. 13, N 5, p. 365–384.
- Noda H.* The Cenozoic Arcidae of Japan. – Sci. Repts Tohoku Univ. Ser. 2, 1966, vol. 38, N 7, p. 1–161.
- Ohshima K.* The post-glacial history of Saroma Lake, Hokkaido. – Bull. Geol. Surv. Jap., 1971, vol. 22, N 11, p. 615–627.
- Ohshima K., Yamaguchi S., Satoh H.* Alluvial shell beds along Kucharo Lake, Hokkaido. – J. Geol. Soc. Jap., 1972, vol. 78, N 3, p. 129–135.
- Oldroyd I.S.* The marine shells of the west coast of North America. – Publ. Stanf. Univ. Ser. Geol. Sci., 1924, vol. 1, N 1, p. 1–247.
- Paine R.T.* Food web complexity and species diversity. – Amer. Natur., 1966, vol. 100, N 910, p. 65–75.

- Paine R.T. Intertidal community structure. — *Oecologia*, 1974, vol. 15, p. 93–120.
- Patrick R. The effect of invasion rate, species pool, and size of area on the structure of diatom community. — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1967, vol. 58, p. 1335–1346.
- Pearson T.H. The benthic ecology of Loch Linnhe and Loch Eil, a sealoch system on the west coast of Scotland. I. The physical environment and distribution of the macrobenthic fauna. — *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1970, vol. 5, p. 1–34.
- Petersen C.G. Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea-bottom and their importance for marine zoogeography. — *Dansk. Biol. Stat.*, 1914, vol. 21, p. 1–44.
- Peterson C.H. Competitive organization of the soft-bottom macrobenthic communities of Southern California Lagoons. — *Mar. Biol.*, 1977, vol. 43, N 4, p. 343–360.
- Pianka E.R. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. — *Amer. Natur.*, 1966, vol. 100, N 910, p. 33–43.
- Pirazzoli P., Thommeret J. Une donnée nouvelle sur le niveau marin à Marseille à l'époque Romaine. — *Cah. res. Acad. sci. Ser. D*, 1973, t. 277, N 20, p. 2125–2128.
- Prosser C.L., Brown F.A. Comparative animal physiology. 2nd ed. Philadelphia: Saunders Press, 1961, 688 p.
- Purchon R.D. The stomach in the Filibranchia and Pseudolamellibranchia. — *Proc. Zool. Soc. London*, 1957, vol. 129, p. 27–60.
- Purchon R.D. The stomach in the Eulamellibranchia: Stomach types IV and V. — *Proc. Zool. Soc. London*, 1960, vol. 135, p. 431–489.
- Purchon R.D. The biology of the Mollusca. L. etc.: Pergamon Press, 1968, 559 p.
- Quenstedt W. Beiträge zum Kapitel Fossil und Sediment ver und bei der Einbettung. — *N. Jahrb. Mineral., Geol. und Paläontol.*, 1927, Bd. 58, S. 353–432.
- Reid R.G. The structure and function of the stomach in bivalve molluscs. — *J. Zool.*, 1965, vol. 147, p. 156–184.
- Sakaguchi J. Paleogeographical studies of peat bogs in Northern Japan. — *J. Fac. Sci. Tokyo Univ. Ser. 2*, 1961, vol. 12, N 3.
- Sanders H.L. Benthic studies in Buzzards Bay. III. Structure of the soft-bottom community. — *Limnol. Oceanogr.*, 1960, vol. 4, p. 138–153.
- Sasaki M. A list of Lamellibranchs from Hokkaido and Saghalin. — *Bull. Scholl Fish. Hokkaido Univ.*, 1933, vol. 3, p. 7–12.
- Scholl D.W., Stuiver M. Recent submergence of Southern Florida: a comparison with adjacent coasts and other eustatic data. — *Geol. Soc. Amer., Bull.*, 1967, vol. 78, N 4, p. 437–454.
- Schrenck L. Mollusken des Amur-Landes und des Nordjapanischen meeres: Reisen und Forschungen im Amur-Lande in den Jahre 1854–1856. *St. Petersburg*, 1867, Bd. 2, S. 259–973.
- Segerstråle S.G. Results of bottom sampling in certain localities in the Tvärminne area (Inner Baltic) with special reference to the Macoma–Pontoporeia theory. — *Commentar. Biol.*, 1973, vol. 67, p. 3–12.
- Shelford V.E., Towler E.D. Animal communities of the San Juan Channel and adjacent areas. — *Publ. Puget Sound Biol. Stat. Wash. Univ.*, 1925, vol. 5, p. 31–73.
- Shelford V.E., Weese A.D., Rice L.A., Rasmussen D.J., McLeon A., Marcus H.C. Some marine biotic communities of the Pacific coast of North America. Pt I. General survey of the communities. — *Ecol. Monogr.*, 1935, vol. 5, N 3, p. 251–332.
- Shepard F.P. Thirty-five thousand years of the sea-level: Essays Mar. Geol. Los Angeles: Univ. S. Calif. Press, 1963, vol. 1, p. 1–10.
- Shepard F.P., Currey J.R. Carbon C-14 determination of sea level changes in stable areas. — *Progr. Oceanogr.*, 1967, vol. 4, p. 283–291.
- Spärck R. On the importance of quantitative investigations on the bottom fauna in marine biology. — *J. Conseil perm. intern. explor. mér.*, 1935, t. 10, N 3.
- Stearns H.T. Submerged shorelines and shelves in Hawaiian Islands and revision of time of the eustatic emerged shorelines. — *Geol. Soc. Amer., Bull.*, 1974, vol. 85, N 5, p. 795–804.
- Steinecke F. Leitformen und Leitfossilien des Zehlaubruchs: Die Bedeutung der fossilen Microorganismen für die Erkenntnis der nekrocönos eines Meeres. — *Bot. Arch., Berlin*, 1927, N 19.
- Stephens A.C. Studies on the Scottish mari-

- ne fauna: Quantitative distribution of the echinoderms and the natural faunistic divisions of the North Sea. — Trans. Roy. Soc. Edinb., 1933, vol. 57, p. 1–601.
- Stephenson W., Williams W.T., Lance G.N. The macrobenthos of Moreton Bay. — Ecol. Monogr., 1970, vol. 40, N 4, p. 459–494.
- Suzuki K., Kanehara K. On three forms of *Nuculana* from the Pliocene of Japan. — J. Geol. Soc. Jap., 1936, vol. 43, N 510, p. 177–185.
- Tansley A.G. The classification of vegetation and the concept of development. — J. Ecol., 1920, vol. 8, p. 118–149.
- Tchang Si. Faune des Mollusques utiles et nuisibles de la Mer Jaune et la Mer Est de la Chine. — Oceanol. Limnol. Sinica, 1959, vol. 2, N 1, p. 27–34.
- Tchang Si., Tsi Chuang-yen. Faune des Mollusques utiles et nuisibles de la Mer Sud de la Chine. — Oceanol. Limnol. Sinica, 1959, vol. 2, N 4, p. 268–277.
- Thorson G. Modern aspects level-bottom animal communities. — J. Mar. Res., 1955, vol. 14, p. 387–397.
- Thorson G. Bottom communities (sublittoral of shallow shelf). — Treat. Mar. Ecol. Paleoecol., Ecol. vol. 1. Geol. Soc. Amer., Mem. 67, 1957, p. 461–534.
- Trewin N.H., Welsh W. Transport, breakage and sorting of bivalve *Macra corallina* on Aberdeen beach, Scotland. — Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1972, vol. 12, N 3, p. 193–204.
- Tsukada M. Pollen succession, absolute pollen frequency and recurrence surfaces in Central Japan. — Amer. J. Bot., 1967, vol. 54, N 7, p. 821–831.
- Velimirov B., Field J.G., Griffiths C.L., Zontendyk P. The ecology of kelp bed communities in the Benguela upwelling system. Analysis of biomass and spatial distribution. — Helgoländ. wiss. Meeresunters., 1977, Bd. 30, N 1/4, S. 495–518.
- Verger F. Les rivages quaternaires de la plateforme continentale de l'Ouest de la France. — Quaternaria, 1971, vol. 12, p. 197–206.
- Warne J.E. Live and death molluscs in a coastal lagoon. — J. Paleontol., 1969, vol. 43, N 1, p. 141–150.
- Wasmund E. Biocoenose und Thanatocoenose. Biosozologische Studie über Lebensgemeinschaften und Totengesellschaften. — Arch. Hydrobiol., 1926, Bd. 17, S. 1–116.
- Wasmund E. Die Verwendung biosozologischer Begriffe in der Biostratonomie. — Verh. Natur. Hist., Med. Ver. Heidelberg, 1929, Bd. 16, S. 461–512.
- Weaver J.E., Clements F.E. Plant ecology. 2nd ed. N.Y.; L.: McGraw Hill Press Co., 1938. 601 p.
- Whitlatch R.B. Seasonal changes in the community structure of the macrobenthos inhabiting the intertidal and mud flats of Barnstable Harbour, Massachusetts. — Biol. Bull., 1977, vol. 152, N 2, p. 275–294.
- Woodin S.A. Polychaete abundance patterns in marine soft-sediment environment: The importance of biological interactions. — Ecol. Monogr., 1974, vol. 44, p. 171–187.
- Yamamoto G., Habe T. Fauna shell-bearing mollusks in Mutsu Bay. Lamellibranchia 1. — Bull. Mar. Biol. Stat. Asamushi, Tohoku Univ., 1958, vol. 9, N 1, p. 1–20.
- Yamamoto G., Habe T. Fauna shell-bearing mollusks in Mutsu Bay. Lamellibranchia 2. — Bull. Mar. Biol. Stat. Asamushi, Tohoku Univ., 1959, vol. 9, N 3, p. 85–122.
- Yasuda Y. Klimaveränderungen der Jungpostglazialzeit in Nordjapan. — Geogr. Rev. Jap., 1973, vol. 46, N 2, p. 107–115.
- Yonge C.M. Studies on the comparative physiology of digestion. I. The mechanism of feeding, digestion, and assimilation in the lamellibranch, *Mya*. — Brit. J. Exp. Biol., 1923, vol. 1, p. 15–63.
- Yonge C.M. Feeding mechanisms in the invertebrates. — Biol. Rev., 1928, vol. 3, p. 21–76.
- Yonge C.M. On the structure and adaptations of the Tellinacea, deposit-feeding Lamellibranchia. — Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B, 1949, vol. 234, p. 29–76.
- Yonge C.M. Studies on Pacific coast molluscs. I. On the structure and adaptations of *Cryptomya californica* (Conrad). — Publ. Zool. Univ. Calif., 1951, vol. 55, p. 395–400.
- Zinsmeister W.J. A new interpretation of thermally anomalous molluscan assemblages of the California Pleistocene. — J. Paleontol., 1974, vol. 48, N 7, p. 84–94.

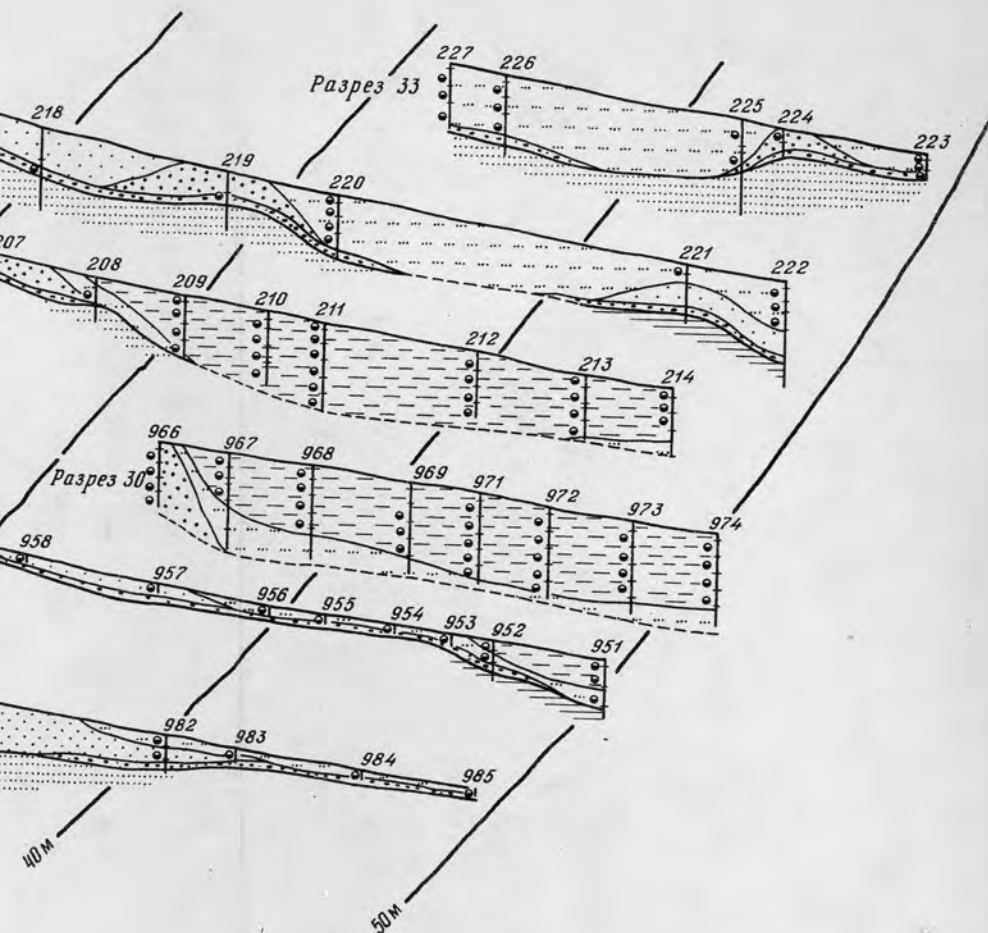
СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	5
КРАТКИЕ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ И ГИДРОЛОГИЧЕСКИЕ СВЕДЕ- НИЯ О РАЙОНЕ РАБОТ	7
ДОННЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ И ИХ ФОРМИРОВАНИЕ В ХОДЕ ПОСЛЕЛЕД- НИКОВОЙ ТРАНСГРЕССИИ	10
Предшествующие исследования	11
Континентальные отложения на шельфе и их верхняя граница	11
Мощности морских отложений	12
Седиментологическая характеристика морских отложений	14
Основные черты послеледниковой трансгрессии	16
Погребенный рельеф и древние береговые линии северо-западного шельфа	19
ТАФОНОМИЯ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ	24
Предшествующие исследования	24
Скопления раковинного материала в донных отложениях	26
Ориентировка раковин в осадках	27
Посмертная поврежденность раковин	28
Плотность раковин в донных отложениях	30
Тафономические критерии	32
Фашии	39
СООБЩЕСТВА ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ	48
Предшествующие исследования	48
Распространение двустворчатых моллюсков в отложениях северо-запад- ного шельфа	49
Основные концепции морского сообщества	59
Экологические группировки двустворчатых моллюсков в свете основ- ных концепций сообщества	65
Температурные условия обитания и происхождение сообществ двуствор- чатых моллюсков северо-западного шельфа	78
Принципы классификации донных поселений двустворчатых мол- люсков	91
ЭКСТРАТИГРАФИЯ ГОЛОЦЕНА	95
Предшествующие исследования	96
Расчленение донных отложений северо-западного шельфа	96
Корреляция донных отложений северо-западного шельфа	101
Корреляция морских и континентальных отложений голоцена	102
СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ	107
Вводные замечания	107
Общая характеристика класса Bivalvia	108
Описание видов	118
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	141
ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ	143
ЛИТЕРАТУРА	148



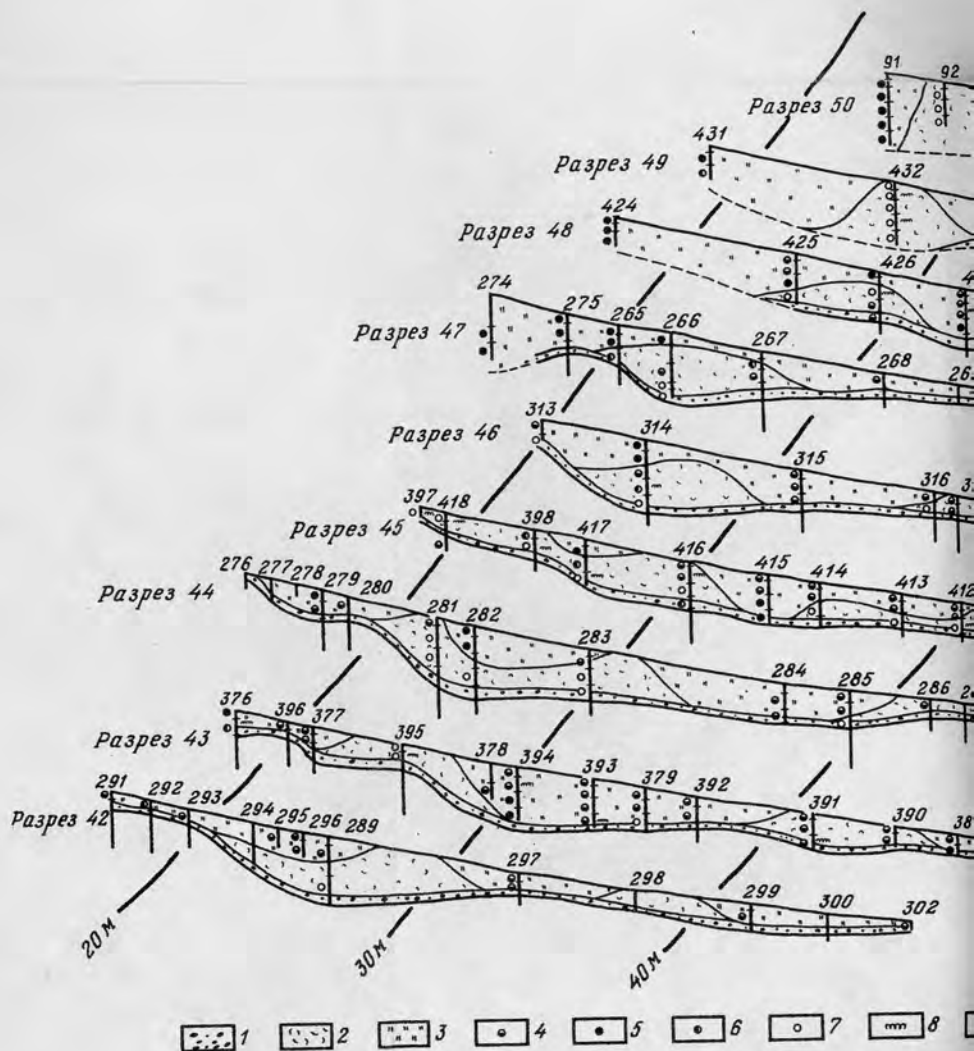
Р и с. 6. Разрезы донных отложений в районе бухт Ки
Условные обозначения см. на рис. 5



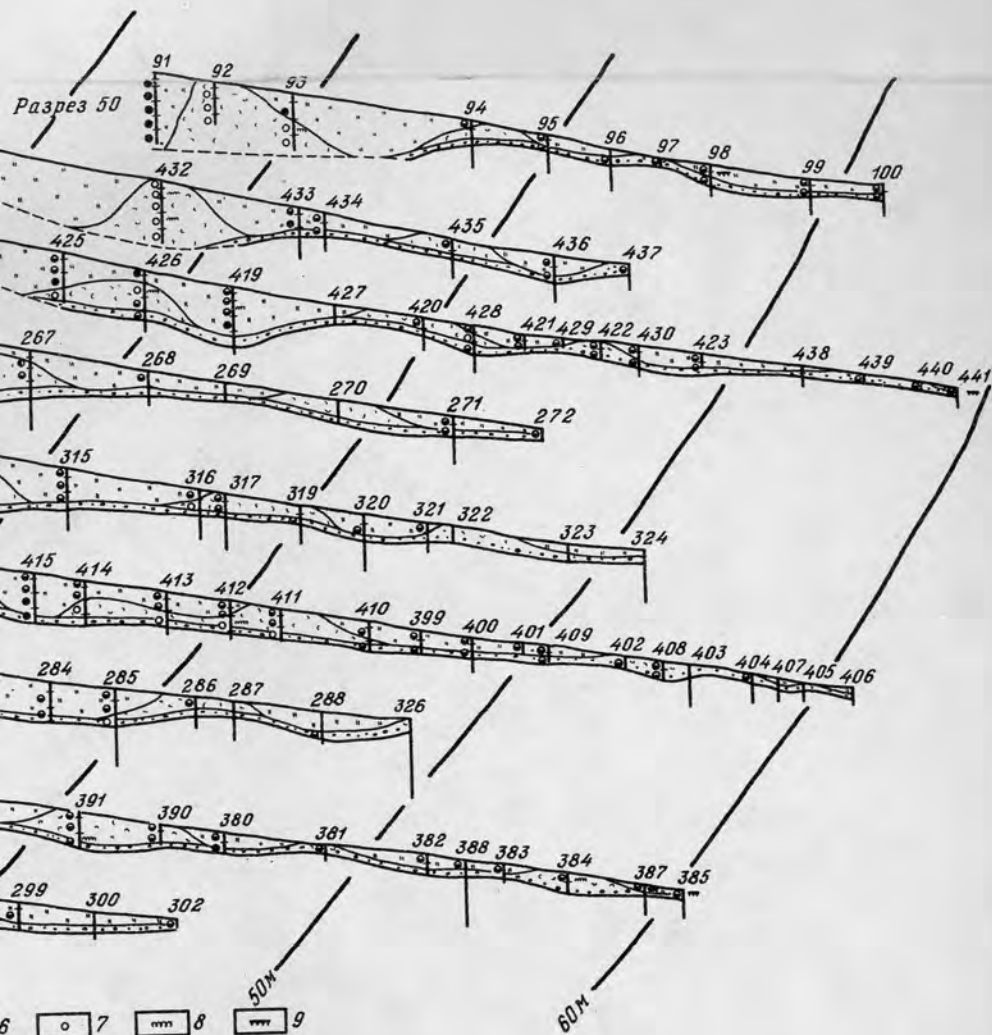


х отложений в районе бухт Кита и Валентина
ния см. на рис. 5

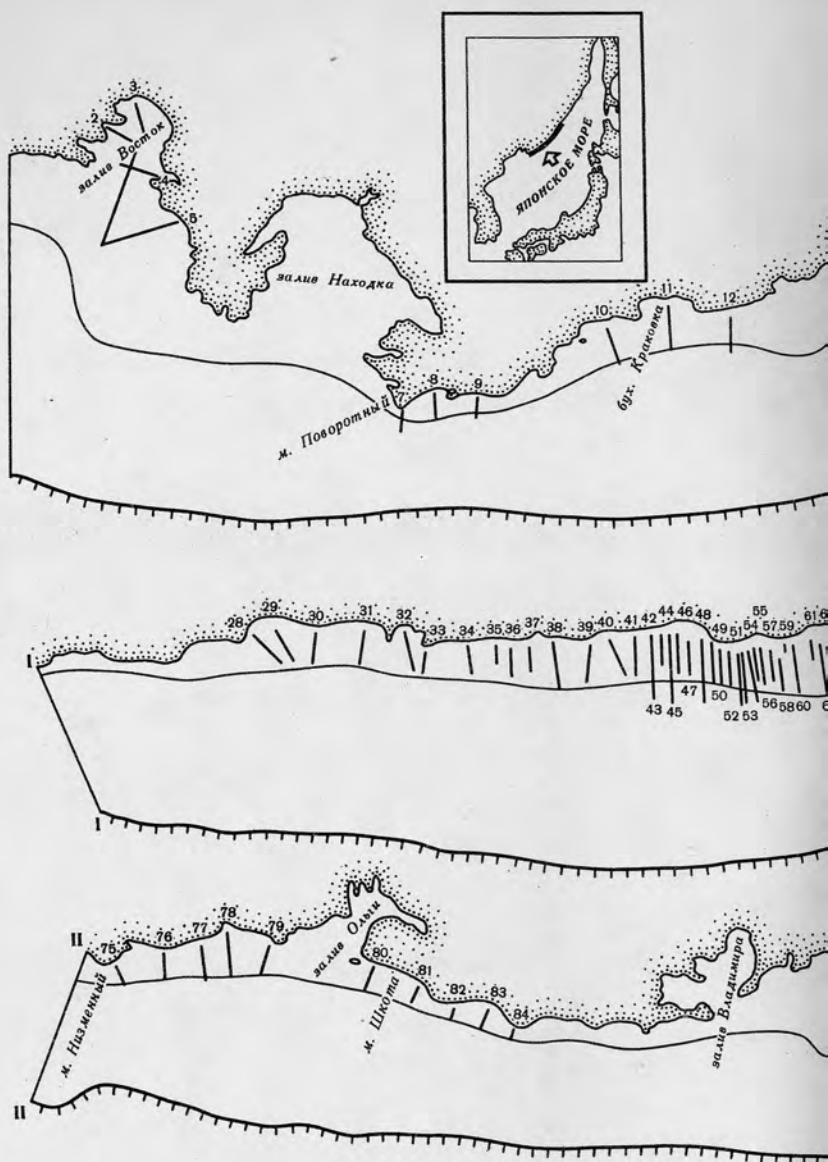




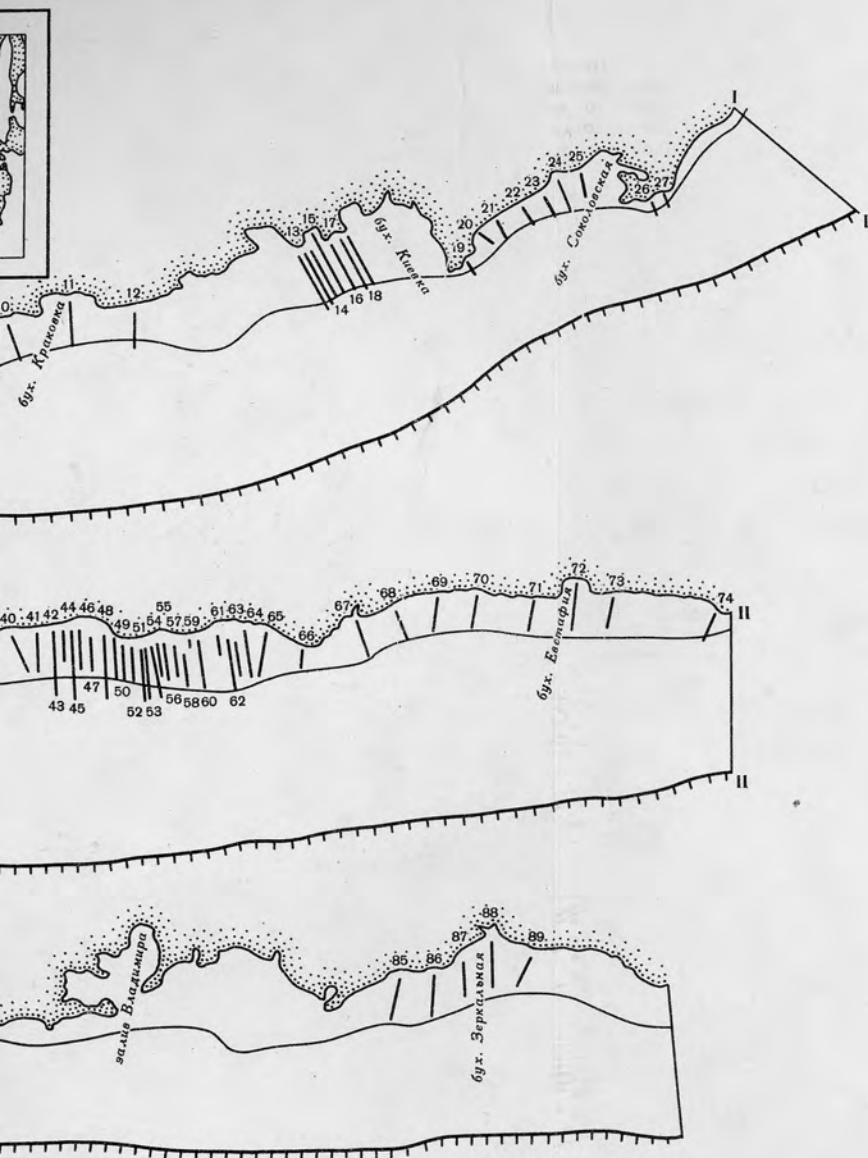
Р и с. 8. Фации и структура захоронений двустворчатых моллюсков в р.
 1 – фация деструкции раковинного материала; 2 – фация ракушечника;
 4 – раковины моллюсков; 5 – раковины *Felaniella usta* с неповрежденным
 частично поврежденным периостракумом; 7 – раковины *F. usta* без
 материала; 9 – прижизненные захоронения раковин моллюсков



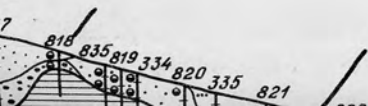
ворчатых моллюсков в разрезах бухты Неприметной
риала; 2 — фация ракушечников; 3 — фация автохтонной аккумуляции;
niella usta с неповрежденным periostracum; 6 — раковины *F. usta* с
7 — раковины *F. usta* без periostracum; 8 — скопления раковинного
моллюсков

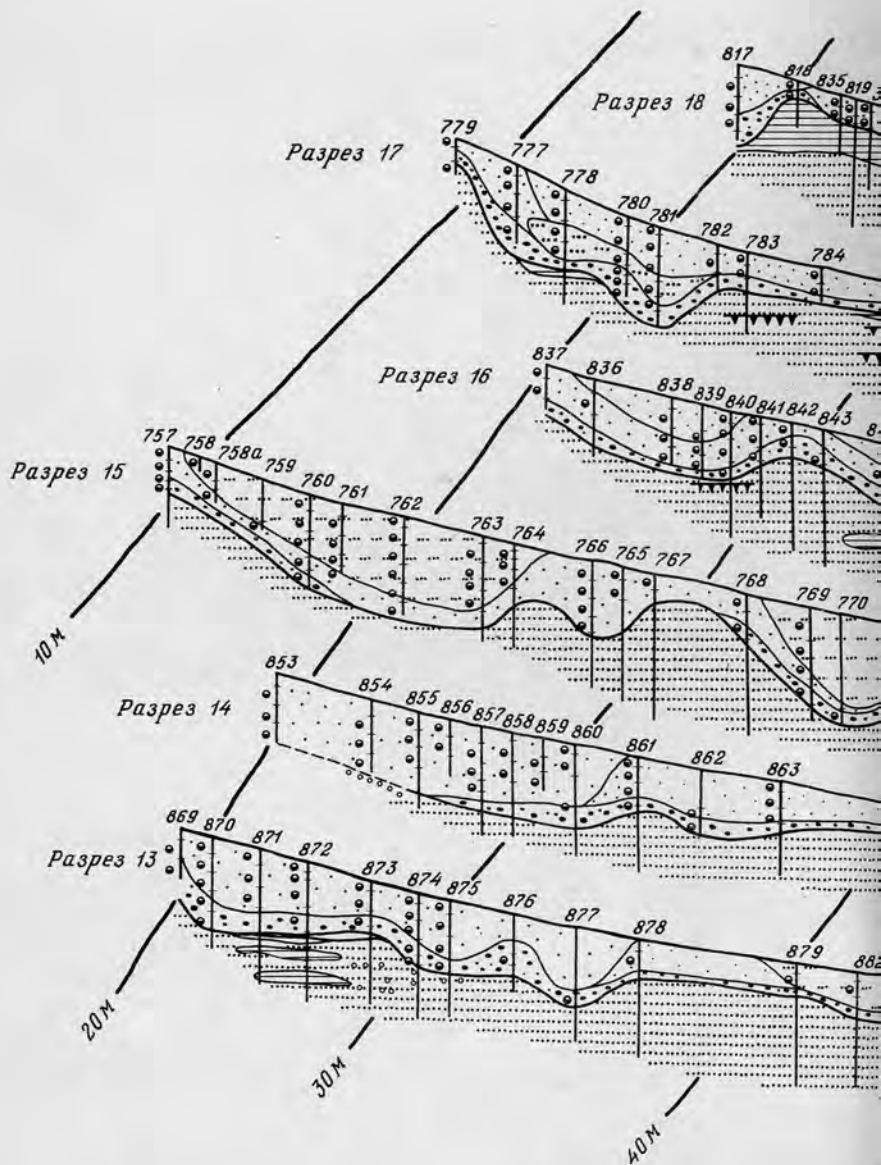


Р и с. 1. Обзорная схема района работ и расположение разрезов на се-
стая линия — внешний край шельфа



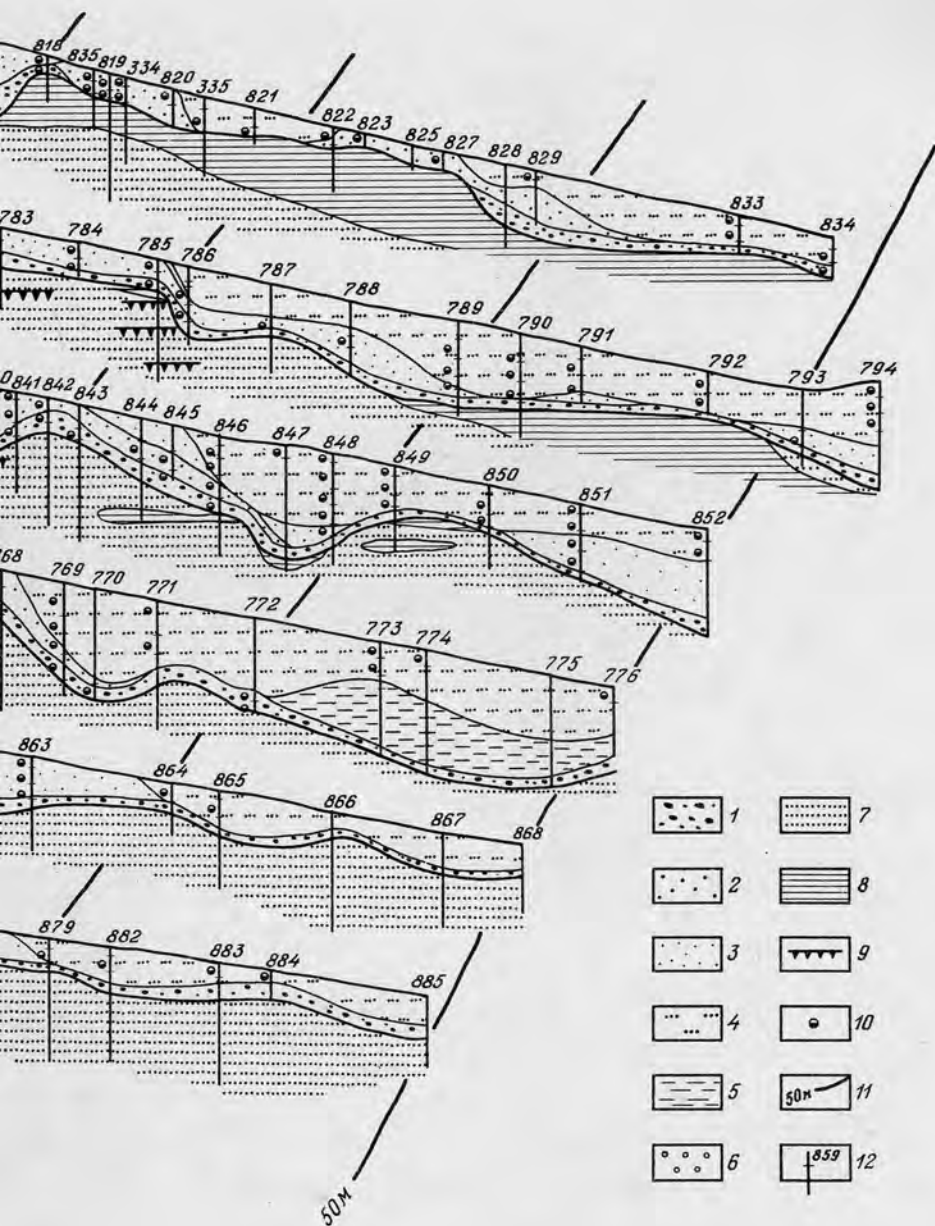
положение разрезов на северо-западном шельфе Японского моря. Прерыви-





Р и с. 5. Разрезы донных отложений в районе бухты Киева

1-5 — морские отложения; 1 — галечники с гравием и окатанными крупнозернистыми желтоватыми песками; 3 — среднезернистые желтоватые пески; 5 — алевроиты с примесью мелкозернистых зеленых илов; 6 — алевроиты с примесью мелкозернистых цветных аллювиальных галечников; 7 — серые крупно- и среднезернистые илы; 8 — серые илы; 9 — серые илы; 10 — местонахождения раковин моллюсков; 11 — изобаты; 12 —



ы Киевка

гравием и окатанными обломками раковин моллюсков; 2 – грубо-
 зернистые желтоватые и зеленоватые пески; 4 – мелкозернистые
 мелкозернистого песка; 6–9 – континентальные отложения: 6 – пестро-
 ушно- и среднезернистые пески; 8 – бурые глины; 9 – прослой торфа;
 изобаты; 12 – скважины (наибольшая глубина скважин 4 м)