

Ожидаемые фаунистические изменения в бассейне Японского моря: влияние климата и уровня моря на распределение двустворчатых моллюсков

К.А. Лутаенко

Музей Института биологии моря ДВО РАН, Владивосток, 690041, Россия

На примере двустворчатых моллюсков рассмотрены эколого-фаунистические изменения, ожидаемые в бассейне Японского моря в результате глобального потепления. В качестве наиболее вероятной модели-аналога привлечены данные о голоценовой истории (последние 10 тыс. лет) япономорской малакофауны. Высказано предположение, что при повышении среднегодовых температур водных масс в северную половину моря будут мигрировать не более 10 тепловодных видов *Bivalvia*, а максимальное смещение северных границ их ареалов не превысит 1000 км. Относительно холодноводный комплекс испытает субмергенцию на большие глубины в южных частях ареалов. Подробно описаны возможные изменения состава фауны *Bivalvia* в зал. Петра Великого.

Expected faunal changes in the Sea of Japan: influence of climate and sea level on the distribution of bivalve mollusks

Konstantin A. Lutaenko

The Institute Museum, Institute of Marine Biology, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041, Russia

The ecological and faunal changes expected in the Sea of Japan (East Sea) as consequences of a global warming are analyzed on the example of bivalve mollusks. The data on the Holocene history of the bivalve molluscan fauna studied along the coast of Primorye ("Maritime Province" of Russia) and Japanese Islands are used in order to propose a most probable model- analogue of the future faunal transformations. Introductory parts of the paper deals with brief historical and bibliographic review of the studies of the Holocene molluscan fauna and paleogeographical changes in this area.

It is suggested that about ten species of bivalves will migrate to the northern part of the Sea of Japan (Table 1), and maximum shift of their northern distributional boundaries will not exceed 1000 km comparing to the present-day positions. This prediction is based on the species composition of so-called thermally-anomalous molluscan assemblages (TAMA) found in different parts of the sea. The TAMA existed during the climatic optimum of the Holocene and some later, and disappeared in the Late Holocene. The suggestion of Evseev and Kiyashko (1995) about possible migration of some subtropical mollusks from Korea and China to Peter the Great Bay (northern Sea of Japan) is not evident because these mollusks have never been recorded in this region of the sea.

At the same time, relatively cold-water molluscan assemblages most likely will move to the more deep areas in southern parts of their distributional ranges. The possible submergence of cold-water (boreal and boreal- arctic in zonal-geographical terminology) can explain a predominance of subtropical and subtropical-lowboreal mollusks in the mid-Holocene time in Peter the Great Bay affected a "shift" of the southern boundary of the Pacific Boreal Region southward.

The penetration patterns of warm-water mollusks along the continental and island coasts of the Sea of Japan should be significantly different due to influence of warm Tsushima Current. Radiocar-

bon dating of warm-water mollusk's shells from both coasts shows that these species appeared earlier on the coast of Hokkaido as compared to north-western part of the sea.

Possible ecological changes in large embayments of the Sea of Japan with indented coastline and presence of both open and semi-enclosed bays as exemplified by Peter the Great Bay are described. We suppose that increasing of the local area of distribution and population density of some subtropical mollusks will occur. Contemporaneously, new inhabitants (species became extinct in the Late Holocene) will colonize relatively enclosed bays. An increasing of settlements of lagoonal and estuarine, or related species, and oyster reefs (beds) is to be expected, as well as immigration of new anthropogenic inhabitants into the northern Sea of Japan already formed stable settlements in its southern part (for instance, *Mytilus galloprovincialis* Lamarck).

ВВЕДЕНИЕ

Климатические изменения, связанные с увеличением содержания углекислого газа в атмосфере, неизбежно оказывают и будут оказывать влияние на прибрежные донные сообщества (Костина, 1997). Литература, посвященная возможным эффектам глобального потепления, основывается либо на наблюдениях над современными сообществами, состав и структура которых изучалась в текущем столетии (см., например, Beukema, 1990, 1992), либо на исследованиях четвертичных и, в первую очередь, голоценовых фаун (Adamis, Woodward, 1992). Голоцен – последний, наиболее приближенный к нам отрезок геологической истории, охватывающий последние 10–11 тыс. лет, и среди его климатических событий можно найти эпизоды, сопоставимые по масштабам с теми изменениями, которые предсказываются для ближайшего будущего – следующего столетия.

Статья представляет собой попытку рассмотрения эколого-биогеографических изменений фауны двустворчатых моллюсков при глобальном потеплении и повышении уровня моря. Голоценовая история малакофауны Японского моря и прилегающих районов Японии (тихоокеанское побережье) наиболее изучена среди других районов северо-западной Пацифики. Кроме того, по этому региону накоплен значительный объем палеогеографической информации, что делает обсуждение ожидаемых эколого-фаунистических изменений более надежным и предметным. При рассмотрении распространения моллюсков в работе использован зонально-биогеографический подход, широко принятый в русской биогеографической литературе.

ИССЛЕДОВАНИЯ ГОЛОЦЕНОВОЙ МАЛАКОФАУНЫ ЯПОНСКОГО МОРЯ: ИСТОРИКО-БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ ОБЗОР

Голоценовую историю прибрежной фауны моллюсков (преимущественно двустворчатых) в Японском море начали активно изучать с 1960-

1970 гг. как русские, так и японские исследователи. Результаты работ, выполненных на континентальном побережье моря, суммированы в монографии Г.А. Евсеева (1981). Особенностью исследований этого автора является широкое использование кернов, полученных при помощи вибропоршневой трубки, что важно при изучении сравнительно маломощных грубообломочных отложений открытого шельфа. Проанализированные Евсеевым (1981) материалы из батиметрического диапазона от 10–20 м до 50 м позволили впервые оценить стратиграфическое значение морских голоценовых моллюсков для северо-западной части Японского моря, их тафономические особенности и выявить смену субфоссильных “сообществ” в ходе последнегляциальной трансгрессии. Однако отсутствие радиоуглеродных датировок и неполная таксономическая проработанность фауны не всегда позволяют надежно использовать выводы этого автора, в особенности сопоставлять фаунистические комплексы из голоценовых осадков заливов и бухт с таковыми открытого шельфа.

Новые и иногда достаточно неожиданные данные по видовому составу и геохронологическому распространению моллюсков получены при зооархеологических работах на стоянках древнего человека, раковинных кучах (shell middens) раннего неолита – железного века в Приморье (Раков, Бродянский, 1985; Худик, 1991; Джалл и др., 1994; Бродянский и др., 1995; Раков, 1995; Бродянский, Раков, 1996; Раков и др., 1996а, б; Rakov, Lutaenko, 1997). Особенно важным представляется изучение раковинных куч янковской культуры (2300–2900 лет назад) в южном Приморье, что позволило существенно пополнить список голоценовой малакофауны (Раков, Толстоногова, 1991, 1996). Древнее население использовало в основном как пищевой объект устриц *Crassostrea gigas* (Thunberg), массовые поселения устриц были развиты в полузакрытых бухтах и лагунах. Оно занималось также собирательством живых моллюсков (иногда раковин для украшений) на пляжах открытых участков побережья после штормов и тайфунов. Поскольку в таких районах захоронения моллюсков в среднем–позднем голоцене не происходили (зона волновой деструкции раковинного материала), археологические памятники представляют собой ценный источник палеомалакологической информации.

История средне- и позднего голоценовой фауны двустворчатых моллюсков зал. Петра Великого – одного из наиболее интересных в зоогеографическом отношении районов Японского моря, освещена в ряде работ автора статьи (Лутаенко, 1988, 1991а, 1993; Rakov, Lutaenko, 1997). Распространение двустворчатых моллюсков в среднем голоцене и влияние на миграции фауны системы течений рассматривалось нами в двух обзорных статьях (Lutaenko, 1993; Taira, Lutaenko, 1993).

Одной из наиболее амбициозных и в то же время неудачных попыток “пересмотреть” существующие в литературе представления о развитии голоценовой фауны моллюсков Приморья является серия публикаций Г. Джонса и Я.В. Кузьмина (Джонс, Кузьмин, 1995; Кузьмин, 1995; Jones et al., 1996), основанных на новых данных по радиоуглеродному датированию раковин, но предельно примитивно трактующих собственно палеэкологические сведения, на что уже обращалось внимание в литературе (Lutaenko, 1996). Несмотря на значительную ценность полученных датировок, в т. ч. из районов, откуда прежде не были известны абсолютные даты, предпринятые Джонсом и Кузьминым реконструкции лишь внесли путаницу в объяснение сложной геологической истории фауны вследствие непонимания



Рис. 1. Карта Японского моря с указанием наиболее часто упоминаемых в статье географических районов: 1 – Восточно-Корейский залив; 2 – зал. Петра Великого; 3 – среднее Приморье; 4 – зал. Анива; 5 – зал. Ишикари; 6 – зал. Муцу; 7 – зал. Тояма и п-ов Ното; 8 – зал. Вакаса; 9 – равнина Тоттори; 10 – район г. Фукуока

Fig. 1. Map of the Sea of Japan with geographical regions frequently mentioned in the text: 1 – East-Korean Bay; 2 – Peter the Great Bay; 3 – middle Primorye; 4 – Aniva Bay; 5 – Ishikari Bay; 6 – Mutsu Bay; 7 – Toyama Bay and Noto Peninsula; 8 – Wakasa Bay; 9 – Tottori Plain; 10 – Fukuoka City

ими вопросов таксономии и биологии моллюсков и полного игнорирования соответствующей японской литературы.

На япономорском побережье Японии голоценовая история малакофауны наиболее изучена для прибрежной зоны о-ва Хоккайдо (Akamatsu, 1969; Akamatsu, Kitagawa, 1983; Takagi et al., 1990; Akamatsu et al., 1995), а также района Хокурику и области заливов Тояма и Вакаса на о-ве Хонсю (Fujii, 1982; Nakagawa et al., 1993a, b) (рис. 1). Имеются также данные о моллюсках аллювиально-морских равнин о-ва Кюсю (Hatae et al., 1973; Shimoyama, Shuto, 1978; Shimoyama et al., 1986). Все эти данные характеризуют преимущественно фауну заливов и бухт Японии, сведения же о развитии поселений моллюсков на открытом шельфе нам неизвестны. Следует отметить, что более детальные материалы о голоценовой малакофауне собраны по тихоокеанскому побережью Японии, где подробно изучены северные границы ареалов тепловодных видов и их смещение в связи с изменениями климата (см. обзор: Matsushima, 1984).

Сведения о голоценовых моллюсках япономорского побережья Кореи разрознены и не дают какого-либо цельного представления об истории фауны в позднеледниковое время. Известны списки моллюсков из прибрежно-морских осадков в устье р. Нактон (Nagdong, район г. Пусан) (Oh, 1994) и археологических стоянок на юге и юго-востоке Корейского полуострова (Yoon, Yee, 1985; Ahn, 1994). Г.А. Евсеев (1996) изучил моллюсков из донных отложений Восточно-Корейского залива, полученных при помощи пробоотборной трубки и дночерпателя, однако эти комплексы не датированы.

ГОЛОЦЕНОВЫЕ ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В БАССЕЙНЕ ЯПОНСКОГО МОРЯ

В начале голоцена (10 000–11 000 лет назад) уровень Японского моря находился на отметках от 50 до 60 м, поэтому поступление теплых океанических вод через Корейский пролив, максимальные глубины которого не превышают 120–130 м, было существенно ослаблено, и климат в южной половине моря был прохладнее современного. Примерно 8000–9000 лет назад теплые воды в виде ответвления Куро-Сио-Цусимского течения вторглись в южный сектор Японского моря (Taiga, 1979, 1992), с чем можно связывать появление здесь теплолюбивой фауны, расселявшейся с шельфа Восточно-Китайского моря. Тайра (Taiga, 1992) предполагает, что в раннем голоцене Цусимское течение не проникало севернее 40° с.ш. Последующее повышение уровня моря было прямо связано с прогрессирующим потеп-

лением при одновременном становлении современной системы течений Японского моря.

Согласно Тайра (Taiga, 1979, 1992), в период 6100–7100 лет назад Цусимское течение достигло широты о-ва Хоккайдо, но проходило еще достаточно далеко от побережья. По данным Игараси и Кумано (Igarashi, Kumano, 1974), климат в районе севернее г. Саппоро на Хоккайдо был холоднее современного, хотя в прибрежной зоне существовали тепловодные моллюски. В целом пребореал (10200–9300 лет назад; о подразделении климатостратиграфической схемы голоцена и ее приморских аналогах (см. Короткий, 1994) на Хоккайдо и Сахалине был очень холодным периодом (Sakaguchi, 1989). Предполагается, что в раннем голоцене среднегодовая температура поверхности вод Японского моря была ниже современной на 2–3°C в центральной и южной частях и на 3–4°C ниже в северной половине моря (Плетнев, 1985; Короткий и др., 1988). Во второй половине бореала (около 9000 лет назад) зафиксировано значительное потепление, следы которого отмечены в разных районах Приморья (Короткий и др., 1980, 1988; Голубева, Караулова, 1983) и которое, возможно, носило глобальный характер.

На материковом и островном шельфе Японского моря начинают формироваться полузакрытые морские заливы и водоемы лагунного типа, возникающие при подтоплении наступающим морем речных долин. К концу бореала уровень моря поднялся на 20 м относительно начала голоцена, продолжающаяся трансгрессия привела практически к полному затоплению мелководного шельфа и глубокому проникновению морских вод в речные долины (Короткий и др., 1980).

Начало среднего голоцена отвечает нижнему рубежу атлантика схемы Блитта–Сернандера (около 8000 лет назад). С атлантической фазой совпадает глобальный термический максимум – климатический оптимум голоцена, четко выраженный и на юге Дальнего Востока, и в Японии. Среднеглобальная температура в оптимуме превышала современную примерно на 1°C (Борзенкова, 1990; Величко, Климанов, 1990). В атлантическую фазу продолжался быстрый подъем уровня моря, который приблизился к современной нулевой отметке и превысил ее на несколько метров. Изрезанность береговой линии достигла максимума, что способствовало формированию в ряде районов моря глубоко вдающихся в сушу ингрессионных заливов и бухт (Короткий и др., 1980).

В период климатического оптимума граница между теплым и холодным секторами Японского моря была сдвинута к северу. В настоящее время холодный сектор моря находится под воздействием трех течений, приходящих к континентальному побережью: течения Шренка (или Лиман-

ного, по Хидака, 1974), Приморского и Северо-Корейского, а теплый сектор моря образован зоной влияния Цусимского течения (Юрасов, Яричин, 1991). Фронтальная зона, разделяющая два сектора, в атлантике располагалась на несколько сотен километров севернее, и Цусимское течение проникало до широты 45° с.ш. (Taiga, 1992); тогда же теплые воды вторглись на охотоморское побережье о-ва Хоккайдо (течение Соя) и через Сангарский (Цугару) пролив достигли его тихоокеанской стороны (Сангарское течение). Теплые ответвления Цусимского течения могли близко подходить к континентальным районам моря. Миграция теплого фронта в пределах континентального побережья Японского моря была ограничена 42–43° с.ш. (Taiga, Lutaenko, 1993), поскольку севернее м. Поворотного (42°40' с.ш.) в осадках открытого шельфа субтропические моллюски не обнаружены (Евсеев, 1981). Значительно севернее теплые воды проникали в восточной половине моря, отепляя побережье юго-западного Сахалина и выходя в Охотское море через пролив Лаперуза. Среднеголоценовое потепление поверхностных вод Татарского пролива оценивается приблизительно в 2°C выше современного, при этом в западной части пролива уже существовало холодное течение (Плетнев и др., 1987).

На границе атлантики и суббореала (около 4000–4500 лет назад) в Приморье установлено похолодание, совпадающее с понижением уровня моря относительно современного на 2–4 м (Короткий и др., 1980, 1988; Голубева, Караулова, 1983; Верховская, Кундышев, 1993). В конце атлантической фазы фронт Курисио на тихоокеанском побережье Японии сместился к югу (Chinzei et al., 1987); аналогичное смещение Цусимского течения имело место и в Японском море (Taiga, 1992).

Климатические события суббореала дискуссионны, хотя глобальный тренд к понижению температуры в постатлантике общепризнан. На Дальнем Востоке суббореал в целом был более холодным периодом, чем предшествующий. Изучение наземной растительности фиксирует понижение среднегодовых температур (Голубева, Караулова, 1983). Довольно холодные условия установлены и для прибрежно-морских обстановок осадконакопления (Борзова, Плетнев, 1978; Сахбгареева, 1988); предполагается, что в промежутке от 3000 до 5000 лет назад среднегодовые температуры поверхностных вод Японского моря опускались на 2–3°C относительно современных (Плетнев, 1985). В среднем Приморье начало суббореала характеризуется похолоданием, тогда как во второй половине фазы происходит повышение уровня моря и потепление (Кузьмина и др., 1987). Ю.А. Микишин и И.Г. Гвоздева (1996) считают, что суббореальное потепление на Сахалине в интервале от 3300 до 3600 лет назад сопоставимо с атлантическим.

На границе суббореала и субатлантики (около 2000–2200 лет назад), совпадающей с началом позднего голоцена, отчетливо фиксируется похолодание климата, сменяющееся в среднем субатлантике потеплением (Короткий и др., 1988). Около 1000 лет назад все температурные показатели были выше современных на 1°C, а сам теплый эпизод получил название малого климатического оптимума (Монин, Шишков, 1979).

ОЖИДАЕМЫЕ ФАУНИСТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ В ЯПОНСКОМ МОРЕ

Повышение среднегодовых температур поверхностных водных масс Японского моря и активизация теплых течений приведет к локальному потеплению верхнего слоя, в зависимости от степени изрезанности побережья. Оба эти процесса будут комплексно влиять на миграции моллюсков к северу, т.е. на смещение северных границ ареалов, формирование новых зон выселения и распространение псевдопопуляций субтропических видов в северной части моря.

По нашему предположению в Японском море смещение северных границ распространения наиболее тепловодных видов двустворчатых моллюсков на 100 км происходило при повышении среднегодовых температур поверхностных вод на 0,1–0,2°C (Lutaenko, 1993). Данные натурных наблюдений в современных морских водоемах, где были хорошо выражены среднегодовые аномалии температур воды в инструментальный период (например, процесс “потепления Арктики” в 1920-е гг.), показывают, что значительные фаунистические изменения могут протекать в весьма короткие сроки – от десятилетий до нескольких лет (Галкин, 1989). Темпы миграций донной фауны в Японском море должны различаться для континентального и островного побережий моря: теплое Цусимское течение в среднем голоцене отепляло островное побережье более интенсивно, чем это происходило у берегов Приморья (Taiga, 1992; Taiga, Lutaenko, 1993). Уже 7000–9000 лет назад комплексы моллюсков в зал. Исикари содержали ряд тепловодных форм, в частности субтропический *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga) (Akamatsu, Kitagawa, 1983); этот вид был долгое время известен в литературе как *Anadara subcrenata* (Lischke), однако в связи с преокупацией видового названия следует использовать первое пригодное название, синоним – *A. kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (см. подробнее: Tsuchida, Kurozumi, 1993). В зал. Петра Великого этот вид, вместе

с другими тропическо-субтропическими маркерами среднеголоценового потепления, появился не ранее 6000–7000 лет назад (Lutaenko, 1993; Jones et al., 1996).

Проходящие вдоль континентального побережья Японского моря холодные течения – Шренка и Приморское (Юрасов, Яричин, 1991) – и отсутствие в среднем Приморье значительных полузакрытых заливов с интенсивным прогревом предопределили сравнительно холодноводный облик малакофауны среднего голоцена в этом районе (Евсеев, 1981). Тем не менее, некоторые субтропические формы проникли севернее залива Петра Великого и в настоящее время являются локально вымершими. К ним можно отнести *Anadara broughtoni* (Schrenck), обнаруженную в неолитических слоях пещеры Чертовы Ворота (между 44 и 45° с.ш.) (Худик, 1991), и до этого известную не севернее м. Поворотного (42° 40' с.ш.). Современное распространение этого вида на континентальном побережье моря ограничено на



Рис. 2. Распространение *Crassostrea gigas* (Thunberg) (1) и *Anadara kagoshimensis* (Толлиней); распространение в среднем и позднем голоцене – точками. Стрелкой отмечен зал. Де-Кастри (Чихачева) – рефугиум *C. gigas* на севере Японского моря

Fig. 2. The distribution of *Crassostrea gigas* (Thunberg) (1) and *Anadara kagoshimensis* (Tollin); and late-Holocene distributions – by dots. Arrow points to De-Kastri (Chikhacheva) Bay – a refuge

севере южным Приморьем (Скарлато, 1981). Этот же вид зарегистрирован и в голоценовых отложениях лагуны Буссе (южный Сахалин) (Akamatsu, 1992), куда он может легко реинтродуцироваться при потеплении.

По-видимому, может сместиться к северу вдоль побережья среднего Приморья и ареал устрицы *Crassostrea gigas* (Thunberg). Устрица известна также из зал. Де-Кастри (Чихачева) и западного Сахалина, но в среднем Приморье она доходит, по данным Скарлато (1981), лишь до б. Соколовской. В голоцене устрица проникала вплоть до зал. Владимира, где обнаружены ее субфоссильные раковины (В.А. Раков, личное сообщение). Современный и голоценовый ареал устрицы (рис. 2) представляет собой хороший пример вида – потенциального интродукта в некоторые северные районы Японского моря и южную часть Охотского, где он известен из раковинных куч охотской культуры на побережье зал. Терпения (Akamatsu, Ushiro, 1992).



Рис. 2. Распространение *Crassostrea gigas* (Thunberg) (1) и *Anadara kagoshimensis* (Толлиней); распространение в среднем и позднем голоцене – точками. Стрелкой отмечен зал. Де-Кастри (Чихачева) – рефугиум *C. gigas* на севере Японского моря

Fig. 2. The distribution of *Crassostrea gigas* (Thunberg) (1) and *Anadara kagoshimensis* (Tollin); and late-Holocene distributions – by dots. Arrow points to De-Kastri (Chikhacheva) Bay – a refuge

Более тепловодные элементы малакофауны, к которым относятся субтропический *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga) и тропическо-субтропический *Anadara inaequalis* (Bruguere), в период климатического оптимума голоцена не проникали ни к побережью южного Сахалина, ни вдоль среднего Приморья (Lutaenko, 1993). Как мы уже отмечали, *A. kagoshimensis* вместе с другими тепловодными видами появилась на западном побережье о-ва Хоккайдо около 8000 лет назад (Takagi et al., 1990), тогда как на континентальном побережье моря этот вид, судя по радиоуглеродным датировкам из зал. Петра Великого (наиболее древняя дата – 7010-55, OS-3021) (Jones et al., 1996), распространялся медленнее и не проник севернее м. Поворотного (рис. 2). Несколько позднее, около 6000 лет назад, относительно теплолюбивые моллюски (ныне живущие в условиях, сходных с таковыми зал. Муцу, проникли к тихоокеанскому побережью о-ва Хоккайдо (Matsushima, 1984) и в зал. Утигура (Akamatsu et al., 1995). Из голоценовых отложений равнины Кусиро (восток Хоккайдо) известно четыре локально вымерших вида двустворчатых моллюсков – *Meretrix lusoria* (Roding), *Mactra veneriformis* (Reeve), *Dosinia japonica* (Reeve) и *A. broughtoni* (Schrenck) (Matsushima, Yamashiro, 1992). Несколько вымерших видов обнаружено и на охотоморском побережье Хоккайдо (Matsushima, 1982, 1984). В зал. Петра Великого таких вида 3 – *A. inaequalis*, *A. kagoshimensis*, *M. lusoria* (рис. 3). В зал. Вакаса достоверно вымершими считают 2 вида двустворок – *Anadara granosa* (L.) и *Anomalocardia squamosa* (L.) (Nakagawa et al., 1993a, b). Комплексы моллюсков, содержащие теплолюбивые виды, локально “вымершие” (исчезнувшие в данном районе), в американской литературе принято называть thermally-anomalous molluscan assemblages (TAMA) (DeVries, Wells, 1990).

Исходя из изложенных выше данных можно предсказать последовательность вселения тепловодных видов моллюсков в разные географические районы Японского моря и их комбинации (табл. 1).

Попытка рассмотреть видовой состав потенциальных интродуцентов-двустворок и характер изменений в мелководных сообществах зал. Петра Великого в ходе возможного потепления предпринята Евсеевым и Княшко (1995). По данным этих авторов, в “сообществе *Crassostrea gigas*” возможно появление *A. subcrenata* и *Cyclina sinensis* (Gmelin), а в “сообществе *Ruditapes philippinarum*” – *M. lusoria*, хотя наиболее массовый вид в средне-голоценовых отложениях залива – *A. inaequalis*. Напротив, *C. sinensis* ни когда не регистрировалась в этом районе; ее ареал лежит в тропическо-субтропических морях на юг до Южно-Китайского моря и Филиппин (Bernard et al., 1993), на север вдоль япономорского побережья Хонсю до

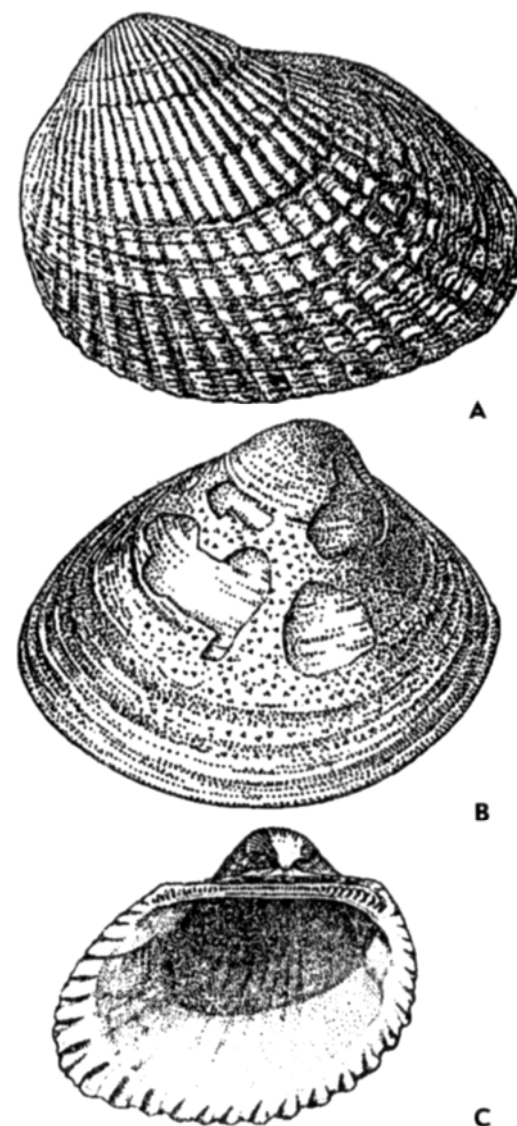


Рис. 3. Тепловодные виды двустворчатых моллюсков, вымершие в зал. Петра Великого Японского моря в позднем голоцене: А – *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga), голоценовые отложения в вершинной части Уссурийского залива; В – *Meretrix lusoria* (Roding), археологическая стоянка Бойсман-2; С – *Anadara inaequalis* (Bruguere), голоценовые отложения в вершинной части Уссурийского залива

Fig. 3. Warm-water species of bivalve mollusks became extinct in Peter the Great Bay in the Late Holocene: A – *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga), Shkotovo shell bed, head part of Ussuri Bay; B – *Meretrix lusoria* (Roding), archaeological site Boysman-2; C – *Anadara inaequalis* (Bruguere), Shkotovo shell bed, head part of Ussuri Bay

Таблица 1

Возможные интродуценты – двусторчатые моллюски в различных районах Японского моря в ходе глобального потепления

Possible new inhabitants – bivalve mollusks in different parts of the Sea of Japan in course of a global warming

Вид	Южный Сахалин	Залив Петра Великого	Среднее Приморье	Залив Вакаса	Залив Исикари
<i>Anadara granosa</i> (L.)	-	-	-	+	-
<i>A. broughtoni</i> (Schrenck)	+	*	+	*	*
<i>A. inaequalis</i> (Bruguere)	-	+	-	?	+
<i>A. kagoshimensis</i> (Tokunaga)	-	+	-	*	+
<i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg)	*	*	+	*	*
<i>Anomalocardia squamosa</i> (L.)	-	-	-	+	+
<i>Trapezium liratum</i> (Reeve)	+	*	-	*	?
<i>Meretrix lusoria</i> (Roding)	-	+	-	*	?

Обозначения: "+" вселение ожидается, "-" вселение не ожидается, "*" обитает в данном районе в настоящее время.

Примечание. *Crassostrea gigas* (Thunberg), возможно, обитает в некоторых бухтах среднего Приморья.

Conventional signs: "+" immigration is expected, "-" immigration is not expected, "*" species inhabits this area at present.

Comments. *Crassostrea gigas* (Thunberg) probably exists in some bays of middle Primorye.

41° с.ш. (Kuroda, Habe, 1952). Точное распространение вида в Корее неизвестно, однако ожидать вселения именно его на фоне всей весьма теплолюбивой корейской фауны (Yoo, 1976; Kwon et al., 1993) представляется сомнительным. Если авторы (Евсеев, Кияшко, 1995) имели в виду более "теплый", чем оптимум голоцена, сценарий будущих климатических изменений, то в данном случае следует обратиться к интерпретации в качестве возможных аналогов плейстоценовых фаун Хоккайдо (см., например, Akamatsu, 1987, 1988).

Таким образом, при повышении среднегодовых температур водных масс Японского моря на 1–2°С относительно современных, возможные фаунистические изменения в средней и северной частях бассейна сведутся к миграции сюда не более 8–10 тепловодных (субтропических и тропическо-субтропических) видов двусторчатых моллюсков. При продвижении на юг масштабы смещений границ ареалов, по-видимому, будут не так зна-

чительны за счет разницы температур между нынешним временем и периодом климатического оптимума голоцена, что продемонстрировано для тихоокеанского побережья Японии (Matsushima, Ohshima, 1974). Для сравнения стоит указать, что на тихоокеанском побережье Японии в течение среднего – позднего голоцена смешались ареалы лишь 12 видов двусторчак (Matsushima, 1984) (рис. 4). Как видно на рис. 4, максимальное расстояние, на которое сдвигалась к северу граница ареала теплолюбивых видов, не превышает 1000 км. Близкие оценки предполагаются нами и для континентального побережья Японского моря (Lutaenko, 1993), что, однако, может быть подтверждено только после детального фаунистического изучения прибрежных вод Корейского полуострова.

Если принять во внимание, что в современном зал. Петра Великого (с учетом батиметрических глубин на выходе из залива) обитает около 150 видов *Bivalvia* (Скарлато, 1981), то обогащение его фауны за счет новых вселенцев при потеплении составит лишь 2% (3 вида). И хотя в верхней сублиторали (до глубины 25–30 м) обитает примерно вдвое меньше видов, эта оценка будет составлять всего лишь первые проценты и существенно отличается от оценок для европейской фауны, где при поднятии температуры на 2°С ожидается обогащение фауны в некоторых заливах до 20% от общего числа обитающих сейчас видов (Vooy, 1990).

В отличие от тепловодных видов моллюсков, сравнительно холодноводные (бореальные и бореально-арктические), по-видимому, не будут мигрировать к северу, и ожидать смещения южных границ ареалов в ходе потепления не приходится. Объяснение этого связано с явлением субмергенции (погружения) холодноводных видов на большие глубины в южных областях их обитания по сравнению с северными, где батиметрический диапазон обитания этих видов сдвигается в сторону верхней сублиторали. Даже в настоящее время ряд видов в зал. Петра Великого не обитает выше изобат 30–50 м, тогда как в высокобореальных районах они поднимаются выше – в верхние горизонты сублиторали. Так, в одном из холодных участков Охотского моря – Шантарских островах – широко распространенный бореально-арктический вид *Liocyma fluctuosa* (Gould) выходит на литораль, где образует поселения с плотностью более 1000 экз./м (Скарлато, 1981), тогда как в зал. Петра Великого его поселения приурочены преимущественно к диапазону 50–130 м (Климова, 1974). Аналогичное явление прослежено и для других видов бореально-арктического комплекса – *Serripes groenlandicus* (Bruguere) и *Macoma calcarata* (Gmelin) (Скарлато, 1981).

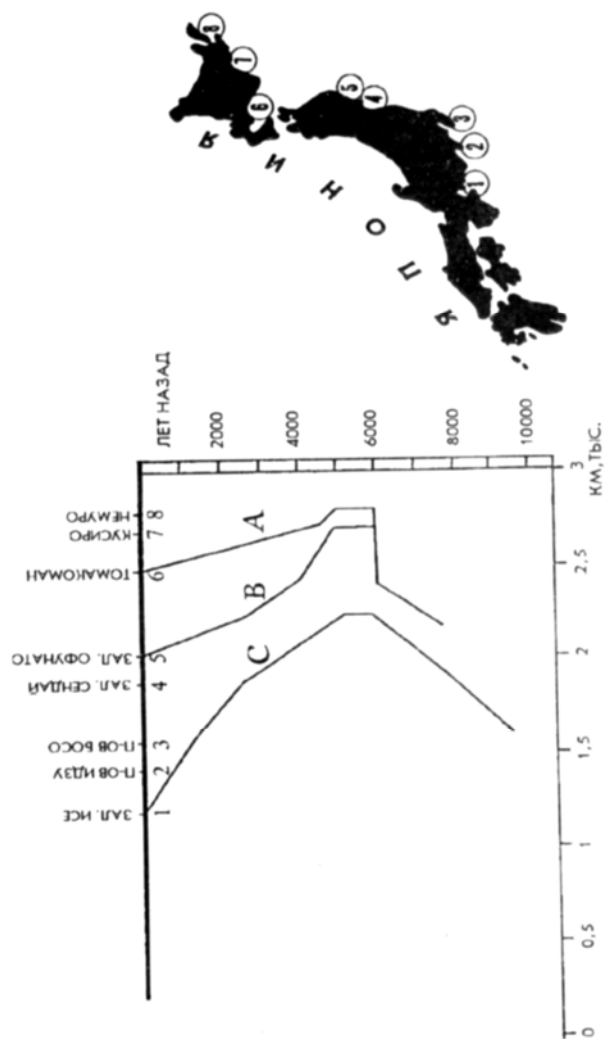


Рис. 4. Сдвиг северных границ ареалов тепловодных моллюсков вдоль тихоокеанского побережья Японии в голоцене (модифицировано по: Matsushima, 1984). Обозначения на верхней шкале географические районы показаны на карте справа. Нижняя шкала – расстояние, тыс. км; вертикальная – возраст, тыс. лет. Комплексы моллюсков: А – *Anadara broughtoni*, *Dorsina japonica*, В – *Meretrix lusoria*, *Macra veneriformis*, *Trapezium liratum*, С – *Anadara granosa*

Fig. 4. The shift of the northern boundaries of distribution ranges of warm-water mollusks along the Pacific coast of Japan in the Holocene (modified after Matsushima, 1984). Geographical regions designated at the upper scale are shown in the right map. Lower scale is dimensions in km; vertical scale – age in thousand years B.P. Molluscan assemblages: А – *Anadara broughtoni*, *Dorsina japonica*, В – *Meretrix lusoria*, *Macra veneriformis*, *Trapezium liratum*; С – *Anadara granosa*

Ранее нами было высказано предположение о среднеголоценовом смещении южной границы Тихоокеанской бореальной области в районе Японского моря на 700–800 км к северу вдоль континентального побережья вплоть до зал. Петра Великого (К.А. Лутаенко, 1991б). Современное положение границы на основе фауны двустворчатых моллюсков определено Скарлато (1981) по Восточно-Корейскому заливу (здесь субтропические виды начинают доминировать над бореальными). Мы обнаружили, что в среднем голоцене в зал. Петра Великого преобладали субтропические (41% от общего списка), тропическо-субтропические (15%) и субтропическо-низкобореальные (18%) двустворчатые моллюски (Lutaenko, 1993). Среди причин, обусловивших возможное доминирование тепловодных элементов по числу видов, в настоящее время можно перечислить следующие (Lutaenko, 1996): небольшая длина анализируемого списка моллюсков; бореально-арктические и другие относительно холодноводные моллюски (по крайней мере, часть их) могли мигрировать к югу только в ходе позднеголоценовых похолоданий (так, обычный амфибореальный вид мидии *Mytilus edulis* (L.) совершенно неизвестен в среднеголоценовых отложениях Приморья); холодноводные виды тяготели к средней и нижней сублиторали (субмергенция). Последнее предположение, априори приводившееся нами и ранее (Лутаенко, 1991а), представляется наиболее вероятным: даже в полузакрытых, прогреваемых летом бухтах зал. Посыета, малакофауна которых известна очень тепловодным характером, в настоящее время доля субтропических, субтропическо-низкобореальных и тропическо-субтропических видов не превышает 50% (Скарлато, 1981, с. 104), что составляет меньшее число, чем в среднем голоцене.

Следовательно, одним из возможных следствий потепления может явиться локальное изменение биогеографического (зонально-географического) состава фауны – перераспределение видов (или их комплексов) различной биогеографической принадлежности по батиметрическим горизонтам шельфа. Зонально-географический состав малакофауны, очевидно, должен измениться и на островном побережье Японского моря. Как видно из циклограмм (рис. 5), построенных на основе списков двустворчатых моллюсков из среднеголоценовых отложений некоторых бухт островов Кюсю, Хонсю и Хоккайдо, субтропические и тропическо-субтропические виды преобладали над субтропическо-бореальными в юго-восточной части моря (в среднем их доля составляет 79%) при незначительной представленности бореальных элементов (3–8%). Иная картина наблюдается севернее, в зал. Исикари (рис. 5): здесь появляются низкобореальные виды, доля субтропическо-низкобореальных увеличивается в

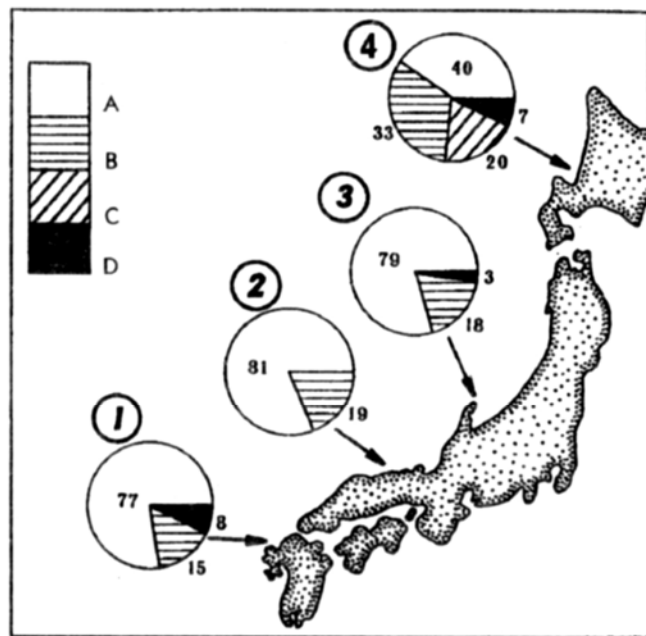


Рис. 5. Зонально-географический состав фауны двустворчатых моллюсков из бухт побережья Японии в среднем голоцене: 1 – район г. Имари (данные из: Hatae et al., 1973); 2 – равнина Тоттори (данные из: Yamana et al., 1975); 3 – район Хокурику (данные из: Fujii, Fuji, 1982); 4 – зал. Исихари (данные из: Akamatsu, Kitagawa, 1983; Takagi et al., 1990). А – тропическо-субтропические и субтропические виды, В – субтропическо-низкобореальные виды, С – низкобореальные виды, D – амфибореальные и широко распространенные бореальные виды

Fig. 5. Zonal-geographical composition of the bivalve mollusk fauna of bays along the coast of Japan in the Middle Holocene: 1 – near Imari City (based on data of Hatae et al., 1973); 2 – Tottori Plain (based on data of Yamana et al., 1975); 3 – Hokuriku area (based on data of Fujii, Fuji, 1982); 4 – Ishikari Bay (based on data of Akamatsu, Kitagawa, 1983; Takagi et al., 1990). A – tropical-subtropical and subtropical species species; B – subtropical-lowboreal species; C – lowboreal species; D – amphiboreal (circumboreal) and widely distributed boreal species

2 раза – до 33%. Если на япономорском побережье Хоккайдо будет иметь место субмергенция относительно холодноводных моллюсков, то зонально-географический состав фауны районов, сходных по условиям с зал. Исихари, по-видимому, должен быть близок к таковому современной фауны севера Хонсю.

НЕКОТОРЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ: РЕГИОНАЛЬНЫЙ УРОВЕНЬ (ЗАЛИВ ПЕТРА ВЕЛИКОГО)

Строго говоря, явление субмергенции, возможность которого при глобальном потеплении обсуждалась выше, относится к области экологической биогеографии и, следовательно, уже представляет собой одно из экологических последствий. Другими последствиями может быть изменение обилия отдельных видов и частоты их встречаемости, т.е. локального распространения.

По данным Евсеева (1981), в ходе послеледниковой трансгрессии структура поселений двустворчатых моллюсков изменялась таким образом, что группы видов, занимавшие на ранних этапах доминирующее положение, в последующие стадии трансгрессии становились редкими, а численность редких видов, напротив, увеличивалась. Стабилизация структуры сообществ наступила на заключительном этапе – в атлантике, когда уровень моря приблизился к современному и на несколько метров превысил его. В суббореале и позднем голоцене изменения сообществ, по-видимому, носили циклический характер в соответствии с ритмом климатических колебаний: в периоды похолоданий численность тепловодных видов сокращалась (на границе атлантика–суббореала (4700–4200 лет назад) и суббореала–субатлантика (2400–2200 лет назад), и большинство их концентрировалось в полузакрытых бухтах (Лутаенко, 1991а). Напротив, в теплые эпохи локальное распространение и обилие некоторых видов существенно расширялось и увеличивалось, что можно проиллюстрировать на примере малакофауны климатического оптимума зал. Петра Великого. Частично это было связано с повышением уровня моря: рiasовое расчленение побережья создало предпосылки для возникновения при затоплении в ходе трансгрессии ингрессионных заливов в устьях рек и для формирования многочисленных лагун или бухт с осадконакоплением, гидродинамическим и гидрохимическим режимом, сходными с современными полузакрытыми бухтами залива (Короткий, 1994). Хотя в конечном счете это зависело от повышения температур (гляциоэвстатический характер трансгрессии), все же изменение уровня моря можно выделить как отдельный фактор, влиявший на распределение малакофауны на региональном уровне, – в пределах крупных заливов Японского моря.

Формирование полузакрытых бухт и лагун способствовало увеличению плотности поселений и численности тропическо-субтропических и субтропических моллюсков в первую очередь за счет сильного летнего прогрева этих водоемов. Многие тепловодные виды требуют высоких летних температур для успешного размножения, и само по себе зимнее охлаж-

дение придонных вод не является лимитирующим фактором для их обитания в данном районе (Скарлато, 1981). Именно это обстоятельство обусловило сохранение популяций ряда очень теплолюбивых представителей малакофауны в заливе в ходе позднеголоценовых похолоданий (Лутаенко, 1991а), таких как *Trapezium liratum* (Reeve), *Dosinia penicillata* (Reeve), *Macra veneriformis* Deshayes. В свою очередь более широкое распространение полузакрытых бухт как биоэкономической модификации прибрежных участков привело к более широкому расселению тепловодных видов. Так, тропическо-субтропический *T. liratum* обнаружен нами в скважинах, пробуренных в осадках современных лагун, и раковинных кучах неолита – раннего железного века в зал. Посьета, ряде точек на побережье южнее Амурского залива, хотя в настоящее время этот вид известен только в вершинных частях Амурского и Уссурийского заливов (Лутаенко, 1994).

Г.А. Евсеев и С.И. Княшко (1995) разделили голоценовые поселения двустворчатых моллюсков в зал. Петра Великого на два “сообщества”: “сообщество *Crassostrea gigas*” и “сообщество *Ruditapes philippinarum*”. При этом в первое они включают типичные инфаунные формы, населявшие палеозаливы с преобладанием илисто-песчаных осадков, – *A. broughtoni*, *A. subcrenata*, *Mya japonica* Jay, которые в большинстве случаев обитали совместно с видами из второго сообщества, – *M. veneriformis*, *Macoma sicca* Scarlato et Ivanova (= *M. contabulata* (Deshayes), см.: Кафанов, Лутаенко, 1996), *Dosinia angulosa* (Philippi) и др. Устрица *C. gigas*, судя по имеющимся материалам, в районах распространения инфаунных поселений на илистых грунтах, где обычно доминировали *A. inaequalis*, вообще не упомянута этими авторами, *M. veneriformis*, *Potamocorbula amurensis* (Schrenck) и *D. angulosa*, как правило, встречаются редко или единично (см., например, Лутаенко, 1988). Характерными же представителями устричного комплекса в голоцене южного Приморья, подробно изучавшимся Д.Л. Бродянским и В.А. Раковым (обзор, Brodianski, Rakov, 1992) на примере янковской культуры железного века, являются обычно эпифаунные моллюски *Arca boucardi* Jousseume, *Chlamys farreri* (Jones et Preston), *T. liratum*. В этой же работе (Евсеев, Княшко, 1995) предполагается увеличение плотности поселений *A. broughtoni*, чьи раковины либо вообще не встречаются в среднеголоценовых осадках, либо обнаружены единично (Лутаенко, 1988, 1993).

Таким образом, детальное изучение средне- и позднеголоценовой малакофауны зал. Петра Великого позволяет прогнозировать общие тенденции трансформаций прибрежно-мелководных поселений моллюсков. При повышении уровня моря в пределах аккумулятивно-ингрессионного типа побережья произойдет активизация размыва аккумулятивных форм в вершинных частях заливов и бухт, расширение площади и активное заиливание

лагун и полузакрытых бухт (Короткий, 1994). Увеличение площади и расширения подобных водоемов, вместе с потеплением (высокими летними температурами), приведет к переходу популяций находящихся на грани вымирания тепловодных моллюсков в более стабильную фазу существования – с ежегодной репродукцией и пополнением. Очевидно, что в заливе появятся и вымершие в позднем голоцене субтропические и тропическо-субтропические виды (*A. inaequalis*, *A. kagoshimensis*, *M. lusoria*). Возможная межвидовая конкуренция экологически близких двустворчатых моллюсков (например, трех упоминавшихся видов рода *Anadara*), несмотря на потепление, может привести к низкой численности некоторых сравнительно тепловодных видов, что иллюстрирует приведенный выше пример с *A. broughtoni* – в современном зал. Петра Великого ее численность значительно выше, чем в среднем голоцене.

Поскольку многие ингрессионные долины, где располагались голоценовые палеозаливы, выполнены аллювиально-морскими осадками значительной мощности (в вершине Амурского залива – до 30 м, заливов Уссурийского, Восток и Находка – до 15-20 м; Марков, 1983), то на их месте, скорее всего, будут формироваться мелководные лагуны, напоминающие по гидродинамическому и гидрохимическому режиму современные зал. Угловой (вершинная часть Амурского залива) или лагуну Тальми (юго-западное побережье зал. Посьета). Важной особенностью такого типа водоемов являются сильные сезонные колебания солёности, что приводит к обеднению видового состава малакофауны и количественному развитию высокотолерантных эвригалинных двустворок *Macoma balthica* (L.) и *P. amurensis* (Волова, 1972; Лутаенко, 1994). Такие водоемы (см. табл. 2) представляют собой следующий этап развития мелководных бухт, что прослежено на примере лагуны Тальми (Лутаенко, 1993; Lutaenko, 1997).

Характер изменений поселений моллюсков в открытых районах побережья трудно прогнозируем в связи с отсутствием достоверных данных (верхняя сублитораль здесь является зоной волновой деструкции раковинного материала, и захоронения не происходит). Однако в таких районах также можно ожидать увеличения численности тепловодных видов, часть из которых будет мигрировать из полузакрытых бухт и расширит таким образом область своего локального распространения. Возможно и возникновение стабильных поселений недавнего антропогенного интродукта в зал. Петра Великого, появившегося в конце 1970-х гг., – *Mytilus galloprovincialis* Lamarck. В настоящее время этот вид, проникающий в залив от берегов Кореи, не образует поселений на литорали, как это отмечено на побережье южной части Корейского полуострова (Je et al., 1990). Субтропиче-

ский по своей природе *M. galloprovincialis* не находит достаточных условий для ежегодной репродукции, что будет возможно лишь с большей прогреваемостью вод.

Таблица 2

Голоценовая история малакофауны лагуны Тальми (залив Петра Великого)
(по данным: Лутаенко, 1993)

The Holocene history of the molluscan fauna of Talmi Lagoon (Peter the Great Bay)
(based on data: Lutaenko, 1993)

Седиментологические изменения	Палеогеографические и палеоэкологические изменения	Поселения моллюсков	Условные этапы	Радиоуглеродные датировки (Jones et al., 1996)
Мелкозернистый заиленный песок, глубина 13,5-15 м	Стадия аллювиально-го осадконакопления	Отсутствовали	0	-
Алеврито-пелитовая глина, глубина 12-13 м	Формирование мелководной бухты с илистыми грунтами	Формирование поселений брюхоногих моллюсков <i>Tritia acutidentata</i> (Smith) и <i>Turbonilla multigrata</i> Dunker	1	-
Алеврито-пелитовая глина с прослоями серого алеврита, глубина 2,5-12 м (в верхней части слоя темно-серый алеврит с прослоями песка и глины мощностью до 1 м)	Мелководная бухта с илистыми грунтами и небольшим опреснением	Развитие устричной банки с характерными видами <i>Trapesium liratum</i> (Reeve) и <i>T. acutidentata</i>	2а	4760±30 лет назад (OS-2319), глубина 7,7-7,8 м
	Понижение уровня моря	Отмирание устричника, формирование поселения инфавиных форм <i>Macoma incongrua</i> (Martens) и <i>Ruditapes philippinarum</i> (Adams et Reeve)	2б	4770±30 лет назад (OS-2320), глубина 3,2-3,3 м
Алевритовые мелкозернистые пески, глубина 0-2,5 м	Обмеление бухты и формирование опресненной лагуны, потеря связи с открытым морем	Формирование лагунной фауны с обильным развитием <i>Macoma balthica</i> (L.), встречается также <i>Batillaria cumingii</i> (Crosse)	3	-

Примечание. Глубины даны без учета столба воды в лагуне.

ВЫВОДЫ

1. При глобальном потеплении и повышении среднегодовых температур водных масс в северную и среднюю части Японского моря будут мигрировать не более 10 тепловодных (субтропических и тропическо-субтропических) видов двустворчатых моллюсков.

2. Максимальное смещение северных границ ареалов тепловодных видов в Японском море не будет превышать 1000 км.

3. В ходе потепления можно ожидать субмергенции холодноводных моллюсков в южных частях их ареалов на большие глубины, что создаст эффект перемещения зонально-географических границ Тихоокеанской бо-реальной области на север.

4. Проникновение тепловодных моллюсков вдоль япономорского побережья Японии будет происходить быстрее, чем вдоль континентального, вследствие тепляющего воздействия Цусимского течения. Часть тепловодных видов по этому пути вселится в южные районы Охотского моря (побережья Сахалина и северного Хоккайдо).

5. В крупных заливах Японского моря, примером которых может служить зал. Петра Великого, с расчлененной береговой линией и существованием различных в биономическом отношении участков побережья – открытых и полузакрытых бухт – будет происходить расширение площади обитания и увеличение численности ряда тепловодных (преимущественно субтропических) моллюсков при одновременном вселении новых элементов, которые могут стать доминантами донных сообществ. Следует ожидать увеличения площади поселений моллюсков, тяготеющих к лагунно-эстуарным условиям, и устричников.

6. Возможно усиление иммиграции новых (тепловодных) антропогенных интродуцентов в северную часть моря, которые уже успешно акклиматизировались в его южной половине (например, средиземноморская мидия *M. galloprovincialis*).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне признателен В.А. Ракову, Г.А. Евсееву, С. Фудзи (S. Fujii), М. Акамацу (M. Akamatsu), А. Судзуки (A. Suzuki), К. Тайра (K. Taira), И. Матсусима (Y. Matsushima), Г. Кади (G. Cadee) за консультации, помощь в переводе с японского языка и поиске литературы. Рисунки моллюсков выполнены художниками Института биологии моря ДВО РАН

Э.С. Шорниковой и Т.В. Черненко. Работа поддержана грантами РФФИ № 95-05-15095а, 96-05-64086 и выполнена в рамках государственной программы “Глобальные изменения природы и климата” (проект “Структурно-функциональная организация шельфовых экосистем и оценка их устойчивости в связи с подъемом уровня моря”).

Литература

- Борзенкова И.И. 1990. Об изменениях климата в позднем вюрме–голоцене // Тр. Гос. гидрол. ин-та. Вып. 348. С. 70–78.
- Борзова Л.М., Плетнев С.П. 1978. К вопросу о палеогеографии Амурского залива в голоценовое время (Японское море) // Палеогеография плейстоцена Дальнего Востока и его морей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 90–94.
- Бродянский Д.Л., Раков В.А. 1996. Морская адаптация населения и производящая экономика в неолите побережья Приморья // Вести. ДВО РАН. № 1. С. 124–130.
- Бродянский Д.Л., Крупяно А.А., Раков В.А. 1995. Раковинная куча в бухте Бойсмана – памятник раннего неолита // Вести. ДВО РАН. № 4. С. 128–132.
- Величко А.А., Климанов В.А. 1990. Климатические условия северного полушария 5–6 тысяч лет назад // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 5. С. 38–52.
- Верховская Н.Б., Кундышев А.С. Природная среда южного Приморья в период неолита и раннего железного века // Вести. ДВО РАН. 1993. № 1. С. 18–26.
- Волова Г.Н. 1972. Классификация водоемов морского побережья южного Приморья по составу фауны // Ученые записки ДВГУ. Сер. биол. (ихтиология и гидробиология). Т. 60. С. 117–133.
- Галкин Ю.И. 1989. Многолетние изменения донной фауны в переходных биогеографических районах на примере Баренцева моря // Жизнь и среда полярных морей. Л.: Наука. С. 157–164.
- Голубева Л.В., Караулова Л.П. 1983. Растительность и климатостратиграфия плейстоцена и голоцена юга Дальнего Востока СССР // Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 366. С. 1–143.
- Джэлл Э.Дж.Т., Кузьмин Я.В., Лутаенко К.А., Орлова Л.А., Попов А.Н., Раков В.А., Сулержицкий Л.Д. 1994. Среднеголоценовая малакофауна неолитической стоянки Бойсман 2 (Приморье): состав, возраст, условия обитания // Докл. АН СССР. Т. 339, вып. 5. С. 697–700.
- Джонс Г.А., Кузьмин Я.В. 1995. Радиоуглеродное датирование раковин “тепловодных” моллюсков побережья залива Петра Великого методом ускорительной масс-спектрометрии // Комплексное изучение разрезов голоценовых отложений побережья залива Петра Великого (Японское море). М.: Багира-Пресс. С. 34–38.
- Евсеев Г.А. 1981. Сообщества двустворчатых моллюсков в послеледниковых отложениях шельфа Японского моря. М.: Наука. 160 с.
- Евсеев Г.А. 1996. Двустворчатые моллюски в отложениях шельфа Восточно-Корейского залива (Японское море) // Бюл. Дальневост. малакологического о-ва. Вып. 1. С. 46–58.
- Евсеев Г.А., Кияшко С.И. 1995. Послеледниковые сообщества двустворчатых моллюсков верхней сублиторали Японского моря. 2. Оценка возможных изменений структуры сообществ в ходе нового глобального потепления // Биология моря. Т. 21, № 4. С. 274–280.
- Кафанов А.И., Лутаенко К.А. 1996. Новые данные о фауне двустворчатых моллюсков северной Пацифики. 2. О статусе и таксономическом положении некоторых Tellinidae // Ruthenica (Рус. малаколог. журн.). Т. 6, № 1. С. 11–21.

- Климова В.Л. 1974. О межгодовой изменчивости донной фауны шельфа центральной части залива Петра Великого (Японское море) // Океанология. Т. 14, вып. 1. С. 173–175.
- Короткий А.М. 1994. Колебания уровня Японского моря и ландшафты прибрежной зоны (этапы развития и тенденции) // Вести. ДВО РАН. № 3. С. 29–42.
- Короткий А.М., Караулова Л.П., Троицкая Т.С. 1980. Четвертичные отложения Приморья. Стратиграфия и палеогеография // Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. Вып. 429. С. 1–234.
- Короткий А.М., Плетнев С.П., Пушкар В.С., Гребенникова Т.А., Разжигаяева Н.Г., Сахелба-реева Е.Д., Мохова Л.М. 1988. Развитие природной среды юга Дальнего Востока (поздний плейстоцен–голоцен). М.: Наука. 240 с.
- Костина Е.Е. 1997. Глобальное изменение климата и его последствия: обзор. Владивосток: Дальнаука. 102 с.
- Кузьмин Я.В. 1995. Палеогеография побережья залива Петра Великого в оптимум голоцена (5000 – 8000 л.н.) // Комплексное изучение разрезов голоценовых отложений побережья залива Петра Великого (Японское море). М.: Багира-Пресс. С. 44–61.
- Лутаенко К.А. 1988. Раковины моллюсков в голоценовых отложениях на побережье вершинной части Уссурийского залива Японского моря // Биология моря. № 6. С. 65–67.
- Лутаенко К.А. 1991а. О происхождении тепловодных элементов малакофауны залива Петра Великого Японского моря // Биология моря. № 1. С. 12–20.
- Лутаенко К.А. 1991б. О среднеголоценовых миграциях тепловодной малакофауны в Японском море // Докл. АН СССР. Т. 321, № 3. С. 596–598.
- Лутаенко К.А. 1993. Моллюски из голоценовых отложений Хасанского района (южное Приморье) // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 1, № 6. С. 89–91.
- Лутаенко К.А. 1994. Актюпалеонтологическое изучение пляжевых танатоценозов двустворчатых моллюсков Японского моря // Палеонтол. журн. № 2. С. 21–30.
- Марков Ю.Д. 1983. Южноприморский шельф Японского моря в позднем плейстоцене и голоцене. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 127 с.
- Михайлин Ю.А., Гвоздева И.Г. 1996. Развитие природы юго-восточной части острова Сахалин в голоцене. Владивосток: Изд-во ДВГУ. 130 с.
- Монин А.С., Шишков Ю.А. 1979. История климата. Л.: Гидрометеоиздат. 407 с.
- Плетнев С.П. 1985. Стратиграфия донных отложений и палеогеография Японского моря в позднечетвертичное время (по планктонным фораминиферам). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 110 с.
- Плетнев С.П., Гребенникова Т.А., Боцул А.И., Бабанакоева В.И. 1987. Оценка гидроклиматических условий Татарского пролива в позднеледниковое время // Палеогеографические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 75–83.
- Раков В.А. 1995. Малакофауна неолитических “раковинных куч” побережья залива Петра Великого // Комплексное изучение разрезов голоценовых отложений побережья залива Петра Великого (Японское море). М.: Багира-Пресс. С. 38–44.
- Раков В.А., Бродянский Д.Л. 1985. Первообытная аквакультура // Проблемы тихоокеанской археологии. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 145–160.
- Раков В.А., Толстоногова В.В. 1991. Малакофауна раковинной кучи янковской культуры на полуострове Песчаном в заливе Петра Великого // Современное состояние и перспективы развития научных исследований молодых общественников Дальнего Востока: Препр. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 85–88.
- Раков В.А., Толстоногова В.В. 1996. Малакофауна раковинных куч янковской культуры на полуострове Песчаном в заливе Петра Великого // Освоение северной Пацифики. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 135–154.
- Раков В.А., Востречев Ю.Е., Попов А.Н. 1996а. Малакофауна неолитических памятников Бойсмана-1, 2 // Поздний палеолит–ранний неолит Восточной Азии и Северной Амери-

ки. (Материалы международного симпозиума, 22–25 марта 1994 г., Владивосток). Владивосток: ДВО РАН. С. 196–199.

Раков В.А., Попов А.Н., Лутаенко К.А. 1996б. Сравнительный анализ комплексов моллюсков из неолитических стоянок Приморья и Хоккайдо (предварительное сообщение) // Поздний палеолит–ранний неолит Восточной Азии и Северной Америки. (Материалы международного симпозиума, 22–25 марта 1994 г., Владивосток). Владивосток: ДВО РАН. С. 200–203.

Сахегбареева Е.Д. 1988. Биофациальная характеристика условий осадконакопления в полузакрытых бухтах Южного Приморья (по бентосным фораминиферам) // Количественные параметры природной среды в плейстоцене. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 166–172.

Скарлато О.А. 1981. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука. 479 с.

Хидака К. 1974. Японское море // Океанографическая энциклопедия. Л.: Гидрометеоиздат. С. 626–631.

Худик В.Д. 1991. Систематический состав и результаты палеоэкологического анализа моллюсков из неолитического поселения Чертовы Ворота // Неолит юга Дальнего Востока. Древнее поселение в пещере Чертовы Ворота. М.: Наука. С. 212–214.

Юрасов Г.И., Яричин В.Г. 1991. Течения Японского моря. Владивосток: ДВО АН СССР. 174 с.

Adams J.M., Woodward F.I. 1992. The past as a key to the future: the use of palaeoenvironmental understanding to predict the effects of man on the biosphere // *Advances in Ecological Research*. 1992. V. 22. P. 257–314.

Ahn D.-I. 1994. Molluscan remains from the Neolithic shell middens in the southern coast, Korea // *The Korean Journal of Malacology*. V. 10, N 2. P. 1–9.

Akamatsu M. 1969. Molluscan assemblages of shell mounds in Hokkaido – with special reference to the so-called Jomon transgression // *Earth Science*. V. 23. P. 107–117.

Akamatsu M. 1987. Stratigraphic position and faunal characteristics of middle Pleistocene warm-water extralimital molluscan fossils from the hills around the Ishikari lowland, Hokkaido // *Journal of the Geological Society of Japan*. V. 93, N 11. P. 809–821.

Akamatsu M. 1988. Middle Pleistocene marine transgression and its significance in Hokkaido // *Journal of the Geological Society of Japan*. V. 94, N 3. P. 173–186.

Akamatsu M. 1992. Molluscan shells collected from the Busse Lake, south Sakhalin, and its characteristics // *The Memoirs of the Historical Museum of Hokkaido*. N 31. P. 25–40.

Akamatsu M., Kitagawa Y. 1983. Holocene shell beds in the northern district of the Ishikari Lowland, Hokkaido // *The Annual Report of the Historical Museum of Hokkaido*. N 11. P. 35–45.

Akamatsu M., Ushiro H. 1992. A note on the Neo-Atlantic stage in the Middle Age in Hokkaido and South Sakhalin // Preliminary Reports on "Research Project of the Historical and Cultural Exchange of the North" in 1991. Sapporo: Historical Museum of Hokkaido. P. 91–108.

Akamatsu M., Yamazaki N., Arakawa T. 1995. Faunal characteristics of Holocene molluscan fossils in Hokkaido – examples of the Ishikari lowland and around the Uchiura Bay // *Bulletin of the Historical Museum of Hokkaido*. N 23. P. 7–18.

Bernard F.R., Cai Y.-Y., Morton B. 1993. Catalogue of the living marine bivalve molluscs of China. Hong Kong: Hong Kong University Press. 146 p.

Beukema J.J. 1992. Expected changes in the Wadden Sea benthos in a warmer world: lessons from periods with mild winters // *The Netherlands Journal of Sea Research*. V. 30. P. 73–79.

Beukema J.J. 1990. Expected effects of changes in winter temperatures on benthic animals living in soft sediments in coastal North Sea areas // *Expected Effects of Climatic Change on Marine Coastal Ecosystems*. Dordrecht: Kluwer Academic Publ. P. 83–92.

Brodianski D.L., Rakov V.A. 1992. Prehistoric aquaculture on the western coast of the Pacific // *Pacific Northeast Asia in Prehistory*. Pullman: Washington State University Press. P. 27–31.

Chinzei K., Fujioka K., Kitazato H., Koizumi I., Oba T., Oda M., Okada H., Sakai T., Tanimura Y. 1987. Postglacial environmental change of the Pacific Ocean off the coasts of central Japan // *Marine Micropaleontology*. V. 11. P. 273–291.

DeVries T.J., Wells L.E. 1990. Thermally – anomalous Holocene molluscan assemblages from coastal Peru: evidence for paleogeographic, not climatic change // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 81. P. 11–32.

Fujii S., Fuji N. 1982. Post-glacial sea-level changes in the Hokuriku region, central Japan // *The Quaternary Research (Dayonki-Kenkyu)*. V. 21, N 3. P. 183–193.

Hatae N., Kamada Y., Akai S. 1973. Holocene shell bed in Imari City, Saga Prefecture, Kyushu, Japan // *The Quaternary Research (Dayonki-Kenkyu)*. V. 12, N 3. P. 103–114.

Igarashi Y., Kumano S. 1974. Holocene climatic change in the lowland area of north of Sapporo, Japan // *The Quaternary Research (Dayonki-Kenkyu)*. V. 13, N 2. P. 48–53.

Je J.-G., Zhang C.I., Lee S.H. 1990. Characteristics of shell morphology and distribution of 3 species belonging to genus *Mytilus* (Mytilidae: Bivalvia) in Korea // *The Korean Journal of Malacology*. V. 6, N 1. P. 22–32.

Jones G.A., Kuzmin Ya.V., Rakov V.A. 1996. Radiocarbon AMS dating of the thermophilous mollusc shells from Peter the Great Gulf coast, Russian Far East // *Radiocarbon*. V. 38, N 1. P. 58–59.

Kuroda T., Habe T. 1952. Check list and bibliography of the Recent marine Mollusca of Japan. Tokyo: L.W. Stach. 210 p.

Kwon O.K., Park G.M., Lee J.S. 1993. Coloured shells of Korea. Seoul: Academy Publ. Co. 445 p.

Lutaenko K.A. 1993. Climatic optimum during the Holocene and the distribution of warm-water mollusks in the Sea of Japan // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 102. P. 273–281.

Lutaenko K.A. 1996. Paleobiogeography of the Holocene molluscan fauna in the north-western part of the Sea of Japan // *Global Change Studies at the Russian Far East: Abstracts of Workshop*. Vladivostok, Russia, September 21–23, 1996. Vladivostok: Dalnauka. P. 21–23.

Lutaenko K.A. 1997. The Holocene paleoenvironments in Talmi Lagoon, northwestern part of the East Japan Sea as revealed by faunal changes // *International Workshop on Paleoclimatology and Paleogeography: Abstracts*. Ansan, Korea, February 20–28, 1997. Ansan: KORDI. P. [36–38].

Matsushima Y. 1982. Radiocarbon ages of the Holocene marine deposits along Kucharo Lake, northern Japan // *Bulletin of the Kanagawa Prefectural Museum*. N 13. P. 51–66.

Matsushima Y. 1984. Shallow marine molluscan assemblages of postglacial period in the Japanese Islands // *Bulletin of the Kanagawa Prefectural Museum, Natural Science*. N 15. P. 37–109.

Matsushima Y., Oshima K. 1974. Littoral molluscan fauna of the Holocene climatic optimum (5,000 – 6,000 y. B.P.) in Japan // *The Quaternary Research (Dayonki-Kenkyu)*. V. 13, N 3. P. 135–159.

Matsushima Y., Yamashiro J. 1992. Radiocarbon ages of the molluscan fossils from the Holocene deposits in Kushiro Moor, Hokkaido // *Bulletin of the Kanagawa Prefectural Museum, Natural Science*. N 21. P. 37–43.

Nakagawa T., Fukuoka O., Fujii S., Nakamura T. 1993a. Fossil shell assemblages and C-ages on the Holocene shell bed discovered at the Takahama-cho, western Fukui Prefecture, Central Japan // *The Quaternary Research (Dayonki-Kenkyu)*. 1993a. V. 32, N 2. P. 75–87.

Nakagawa T., Fukuoka O., Fujii S., Chiji M., Nakamura T. 1993b. Fossil shell assemblages in the Holocene Takahama shell bed discovered at Takahama-cho, western part of Fukui Prefecture, Central Japan // *Monograph of the Fukui City Museum of Natural History*. N 1. P. 1–113.

Oh G.H. 1994. The paleoenvironment of the northern part of the Nagdong River delta // *The Korean Journal of Quaternary Research*. V. 8, N 1. P. 33–41.

Rakov V.A., Lutaenko K.A. 1997. The Holocene molluscan fauna from shell middens on the coast of Peter the Great Bay (Sea of Japan): paleoenvironmental and biogeographical significance // *The Western Society of Malacologists, Annual Report*. V. 29. P. 18–23.

- Sakaguchi Y. 1989. Some pollen records from Hokkaido and Sakhalin // Bulletin of the Department of Geography, University of Tokyo. 1989. N 21. P. 1–17.
- Shimoyama S., Shuto T. 1978. Quaternary molluscan fossil assemblages from Arato, Fukuoka City // Science Reports, Department of Geology, Kyushu University. V. 13, N 1. P. 47–59.
- Shimoyama S., Sato Y., Noi H. 1986. Holocene deposits and fossil molluscan assemblages from Ito-shima lowland in the Ito-shima coastal plain, Kyushu // Science Reports, Department of Geology, Kyushu University. V. 14, N 4. P. 143–162.
- Taira K. 1979. Holocene migrations of the warm–water front and sea–level fluctuations in the north-western Pacific // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 28. P. 197–204.
- Taira K. 1992. Holocene palaeoceanographic changes in Japan // Reports of the Taisetsuzan Institute of Science, Hokkaido University of Education. N 27. P. 1–7.
- Taira K., Lutaenko K.A. 1993. Holocene palaeoceanographic changes in the Sea of Japan // Reports of Taisetsuzan Institute of Science, Hokkaido University of Education. N 28. P.65–70.
- Takagi T., Akamatsu M., Takahashi T. 1990. Holocene molluscan assemblages from the northern Ishikari Lowland, Hokkaido, Japan // The Annual Report of the Historical Museum of Hokkaido. N 18. P. 1–17.
- Tsuchida E., Kurozumi T. 1993. Fauna of marine mollusks of the sea around Otsuchi Bay, Iwate Prefecture (4). Bivalvia-1 // Otsuchi Marine Research Centre Reports. N 19. P. 1–30.
- Voors C.G.N. de. 1990. Expected biological effects of long-term changes in temperatures on benthic ecosystems in coastal waters around the Netherlands // Expected Effects of Climatic Change on Marine Coastal Ecosystems. Dordrecht: Kluwer Academic Publ. P. 77–82.
- Yamana I., Yamamoto K., Takebayashi Y. 1975. On the Holocene fauna from alluvial deposits in the plain of Tottori // Bulletin of the Tottori Museum. V. 12. P. 19–39.
- Yoo J.-S. 1976. Korean shells in colour. Seoul: Il Ji Sa. 196 p.
- Yoon S., Yee E.J. 1985. The molluscan assemblages of the Sugari shell-mound and the sea-level changes // Journal of the Paleontological Society of Korea. V. 1, N 2. P. 141–152.