

Двустворчатые моллюски южнокурильского мелководья и условия их существования

Г.А. ЕВСЕЕВ

Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток, 690041

На основе материалов по распространению сеголетних и взрослых особей живых двустворчатых моллюсков и их пустых раковин составлен список видов, встречающихся на южнокурильском мелководье, и дана оценка состояния популяций массовых видов. Одним из главных факторов распределения и пополнения популяций тепловодных и умеренноводных видов является теплое течение Сойя, струи которого входят на мелководье через проливы Кунаширский и Екатерины. Встречаемость и расселение молоди холодноводных видов определяется холодным течением Ойасио и его ответвлениями в центральную часть мелководья. Пополнение популяций существующих на мелководье двустворчатых моллюсков происходит в основном за счет аллохтонных личинок, поставляемых из прилегающих районов. Локальное расселение осевшей молоди связано с направлением отдельных струй течений и характером подводного рельефа.

Bivalves of the South Kuriles shallow waters and their habitats

G.A. EVSEEV

Institute of Marine Biology, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,
Vladivostok, 690041

Basing on distribution of juveniles and adults of living and dead bivalves, the species list of the South Kurile area, and an evaluation of the common populations is presented. One of the main factor of distribution and recruitment of warm-water and temperate-water species is the warm Soya Current which enters into South Kurile shelf area through the Kunashire Strait and Ekaterina Strait. Taxonomic diversity and the settlement of cold water juveniles is affected by the cold Oya Current and its branches in the central part of the area. The recruitment of bivalve species inhabiting the area, is mostly by the allochthonous larvae, being on a precompetent stage and transported from the neighboring regions. The local settlement of juveniles is under control of the flow directions and character of the underwater relief.

Южнокурильское мелководье – один из продуктивных районов Мирового океана, где почти ежегодно проводятся биологические исследования как объектов промысла, так и сопутствующих организмов. К последним относится большинство двустворчатых моллюсков, широко распространенных на всех батиметрических уровнях шельфа. Вместе с тем проводимые исследования двустворчатых моллюсков этого района посвящены в основном обитателям литорали [Кусакин, 1956, 1958, 1961, 1978; Скарлато, Иванова, 1974; Кусакин, Тараканова, 1977; и др.]. Из сублито-

ральных видов сравнительно полно было изучено состояние и распределение и запасы *Mizuhopecten yessoensis* [Скалкин, 1966, 1971; Жюбикас, 1969] и *Crenomytilus grayanus* [Селин, 1988]. Об остальных видах сублиторали, число которых, очевидно, превышает 20–25 “литорально-штормовых видов” [Скарлато, 1981], в литературе можно найти лишь отдельные таксономические сведения [Ivanova, Lutaenko, 1998; и др.]. Фаунистически сублиторальные двустворчатые моллюски южнокурильского мелководья исследованы очень слабо.

Наше исследование касается таксономического, экологического и зонально-биогеографического состава двустворчатых моллюсков, а также пространственного распределения их массовых видов, состояние популяций которых может дать общее представление о путях восполнения и формирования фауны беспозвоночных этого района.

Материалы и методика

Изучены живые моллюски и их пустые раковины, полученные из проб поверхностного слоя донных отложений, обрастания пустых раковин, талломов ламинарии, алярии и других макрофитов, крупных галек и валунов, а также собранные в некоторых местах побережья из штормовых выбросов. Пробы донных отложений и обрастания в сублиторали собирали в августе–сентябре 1993 г. и в сентябре–октябре 1995 г. с судов типа МРС на глубинах от 7 до 18 м. Всего было выполнено 76 водолазных станций. Большая часть их расположена вблизи юго-восточного побережья о-ва Кунашир (от м. Мечникова до м. Весло) и в районе островов Танфильева и Зеленый (рис. 1, участки 1–5). Несколько водолазных станций были выполнены на южном и юго-западном побережьях о-ва Шикотан участок (6). В центральной части мелководья, где глубины колебались от 29 до 52 м (7), пробы отбирали в 1996 г. с помощью промысловой драги, снабженной мелкоячеистым карманом. В зал. Измены (10) двустворчатые моллюски были собраны на 3 водолазных станциях в восточной части залива, а также из слоев анфельсии, добытых в центральной части залива. Моллюсков из бухт Головинина (9) и Первухина (11) собирали в штормовых выбросах в 1993–1996 гг., а из Южно-Курильской (8) – в выбросах цунами 4 октября 1994 г.

При сборе послеличиночных стадий моллюсков выбирали участки скопления раковинного и растительного детрита на поверхности дна, расположенные в местах гидродинамической “тени”: в доступных расщелинах, за и между валунами и скальными выходами, в понижениях рельефа, среди зарослей макрофитов. При опробовании аккуратно снимали поверхностный слой грунта на глубину до 1–2 см. Площадь отбора составляла 400–600 см².

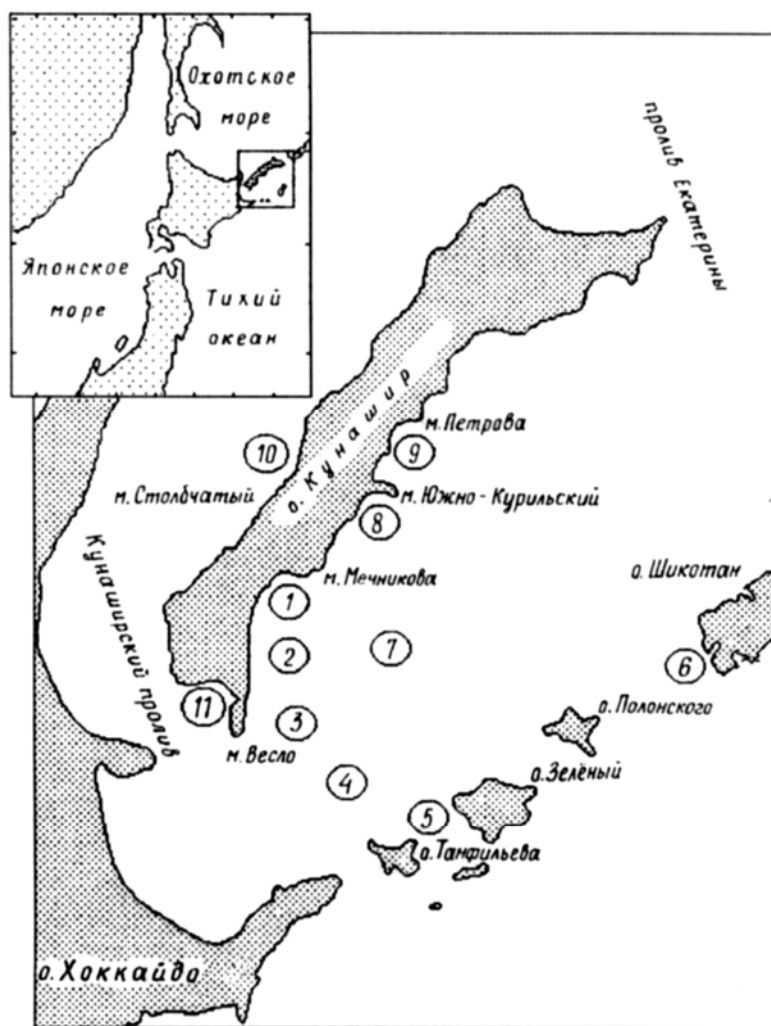


Рис. 1. Карта-схема участков сбора материала. Участки 1-3 – восточное побережье о-ва Кунашир между м. Мечникова и м. Весло, 4 – центральная часть пролива между м. Весло и о-вом Танфильева, 5 – прол. Танфильева (между островами Танфильева и Зеленый), 6 – южное побережье о-ва Шикотан (бухты Звездная и Церковная), 7 – центральная часть мелководья с глубинами 29–52 м, 8 – восточное побережье о-ва Кунашир к югу от м. Южно-Куриль-

ского (бух. Южно-Курильская), 9 – восточное побережье о-ва Кунашир между м. Южно-Курильским и м. Петрова (б. Головинина), 10 – западное побережье о-ва Кунашир к северу от м. Столбчатый (б. Первухина), 11 – южное побережье о-ва Кунашир (зал. Измены); Fig. 1. Specimen areas of the bivalves from the South Kurile Strait. 1–3 – eastern coast of Kunashir Island between Mechnikov Cape and Veslo Cape; 4 – central part of the strait between Veslo Cape and Tanfiliev Island; 5 – the Tanfiliev Strait (between Tanfiliev Island and Zeleniy Island); 6 – southern coast of Shikotan Island (Zvezdnaya Bight and Tzerkovnaya Bight); 7 – central part of the South Kurile Strait (depth 29–52 m); 8 – eastern coast of Kunashir Island, to south from Yuzhno-Kurilsky Cape (Yuzhno-Kuril'skaya Bight); 9 – eastern coast of Kunashir Island between Yuzhno-Kuril'sky Cape and Petrov Cape (Golovnin Bight); 10 – western coast of Kunashir Island, to north from Stolbchaty Cape (Pervukhin Bight); 11, southern coast of Kunashir Island (Izmena Bight)

Результаты

Составленный в результате исследований список двустворчатых моллюсков, встречающихся на южнокурильском мелководье от литорали до глубины 52 м, насчитывает 64 вида (табл. 1). Из них примерно половина (52%) – это зарывающиеся формы, обитающие на рыхлых сортированных или алевритовых песках. Остальные моллюски представлены в основном прикрепленными формами (30%). Сверлящие формы составляют около 1%.

По распространению можно различить редкие виды, встречающиеся на 1–2 участках, и массовые виды, обнаруженные на 7–10 участках. Редкие виды составляют 39% (25 видов), массовые – 25% (16). Среди последних наиболее характерны *Keenocardium californiense*, *Mizuhopecten yessoensis*, *Glycymeris yessoensis*, *Callista brevisiphonata*, *Protothaca euglypta*, *Felaniella usta*, *Spisula sachalinensis* и *Macra chinensis*.

Двустворчатые моллюски обследованного района принадлежат к трем зонально-биогеографическим группам (табл. 1): а) холодноводные виды, основной ареал которых расположен в Охотском море, на средних и север-

ский (бух. Южно-Курильская), 9 – восточное побережье о-ва Кунашир между м. Южно-Курильским и м. Петрова (б. Головинина), 10 – западное побережье о-ва Кунашир к северу от м. Столбчатый (б. Первухина), 11 – южное побережье о-ва Кунашир (зал. Измены); Fig. 1. Specimen areas of the bivalves from the South Kurile Strait. 1–3 – eastern coast of Kunashir Island between Mechnikov Cape and Veslo Cape; 4 – central part of the strait between Veslo Cape and Tanfiliev Island; 5 – the Tanfiliev Strait (between Tanfiliev Island and Zeleniy Island); 6 – southern coast of Shikotan Island (Zvezdnaya Bight and Tzerkovnaya Bight); 7 – central part of the South Kurile Strait (depth 29–52 m); 8 – eastern coast of Kunashir Island, to south from Yuzhno-Kurilsky Cape (Yuzhno-Kuril'skaya Bight); 9 – eastern coast of Kunashir Island between Yuzhno-Kuril'sky Cape and Petrov Cape (Golovnin Bight); 10 – western coast of Kunashir Island, to north from Stolbchaty Cape (Pervukhin Bight); 11, southern coast of Kunashir Island (Izmena Bight)

Таблица 1

Таксономический и зонально-географический состав живых (v) двустворчатых моллюсков и пустых раковин (d) на участках Южно-Курильского мелководья

Виды	Участки										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Холодноводные											
<i>Crenella decussata</i> (Montagu)	d	d	d	v	v	d	-	-	-	-	-
<i>Musculus laevigatus</i> (Gray)	-	d	d	-	d	-	-	-	d	-	-
<i>Pododesmus macrochisma</i> (Deshayes)	-	-	-	-	d	d	-	-	-	-	-
<i>Lyonsia arenosa</i> (Moller)	d	-	v	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Thracia myopsis</i> Moller	-	-	-	-	d	-	-	-	-	-	-
<i>Hiatella arctica</i> (Linnaeus)	v	v	d	v	v	d	-	-	d	-	-
<i>Panomya arctica</i> (Lamarck)	-	d	d	-	d	d	v	-	-	-	-
<i>Turtonia minuta</i> (Fabricius)	-	-	-	-	-	d	-	-	-	-	-
<i>Mysella kurilensis</i> Scarlato et Ivanova	d	d	d	v	v	v	-	-	-	-	-
<i>Cyclocardia isaotakii</i> (Tiba)	-	-	-	-	-	v	v	-	-	-	-
<i>Cyclocardia crebricostata</i> (Krause)	-	d	-	-	d	-	d	-	-	-	-
<i>Miodontiscus annakensis</i> (Oinomikado)	d	d	d	d	v	d	-	-	-	d	-
<i>Keenocardium californiense</i> (Deshayes)	v	v	v	d	v	d	d	d	d	d	d
<i>Serripes laperousi</i> (Deshayes)	-	-	-	-	-	-	d	-	d	-	-
<i>Peronidia lutea</i> (Wood)	-	d	d	-	-	v	d	v	d	-	-
<i>Macoma middendorffi</i> Dall	d	d	-	-	-	-	d	-	d	-	-
<i>Macoma calcaria</i> (?) (Gmelin)	-	-	-	-	-	d	-	-	-	-	-
<i>Nuttalia commoda</i> (Yokoyama)	-	d	-	-	-	-	d	-	-	-	-
<i>Abrina</i> sp.	-	-	-	d	d	-	-	-	-	-	-
<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould)	-	-	-	-	d	v	-	-	-	-	-
<i>Siliqua alta</i> (Broderip et Sowerby)	d	d	d	-	d	-	-	v	d	-	-
<i>Spisula voyi</i> (Gabb)	d	d	d	d	v	d	-	-	d	-	-
<i>Mya usenensis</i> Nomura et Zinbo	d	d	d	d	v	-	-	-	d	d	-
<i>Mya elegans</i> (Eichwald)	-	-	-	-	-	-	d	-	-	-	-
Умеренноводные											
<i>Arca boucardi</i> Jousseau	d	v	-	-	-	-	-	d	d	-	-
<i>Glycymeris yessoensis</i> (Sowerby)	v	v	v	v	v	d	-	-	d	d	-
<i>Vilasina pillula</i> Bartsch in Scarlato	d	-	-	-	-	d	-	-	-	-	v
<i>Modiolus kurilensis</i> Bernard	-	d	d	-	d	-	-	d	d	-	-
<i>Mytilus trossulus</i> Gould	-	-	-	-	-	-	-	d	d	v	-
<i>Crenomytilus grayanus</i> (Dunker)	-	-	-	-	v	-	-	d	d	-	-
<i>Adula schmidtii</i> (Schrenck)	-	d	d	-	d	-	-	-	-	-	-

Окончание табл. 1

Виды	Участки										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Adula falcatoidea</i> Habe	d	d	d	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mizuhopecten yessoensis</i> (Jay)	v	v	v	v	v	v	-	-	d	d	v
<i>Swiftopecten swifti</i> (Bernardi)	d	v	v	-	d	d	-	-	d	-	-
<i>Entodesma naviculoides</i> Yokoyama	-	-	-	d	d	-	-	-	d	-	-
<i>Thracia kakumana</i> (Yokoyama)	-	v	v	-	-	-	d	-	-	-	-
<i>Pandora pulchella</i> Yokoyama	-	-	d	-	d	d	-	-	-	-	-
<i>Panopea japonica</i> Adams	-	d	d	d	d	-	v	-	d	-	-
<i>Axinopsida subquadrata</i> (Adams)	-	-	-	-	d	-	-	-	-	-	-
<i>Kellia japonica</i> (?) Pilsbry	-	-	d	-	-	d	-	-	-	-	-
<i>Felaniella usta</i> (Gould)	d	d	d	v	v	-	-	-	-	d	d
<i>Cadella lubrica</i> (Gould)	v	v	v	v	v	-	-	-	d	d	-
<i>Peronidia venulosa</i> (Schrenck)	-	-	-	-	-	-	-	v	d	-	-
<i>P. zyonensis</i> (Hatai et Nisiyama)	d	v	v	v	v	-	-	d	d	-	-
<i>Macoma</i> sp.	-	v	v	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nuttalia ezonis</i> (Kuroda et Habe)	d	d	d	v	v	d	-	-	d	d	-
<i>Callista brevisiphonata</i> (Carpenter)	v	v	v	v	v	v	v	v	d	-	-
<i>Mercenaria stimpsoni</i> (Gould)	v	d	d	d	v	-	d	d	d	d	-
<i>Protothaca euglypta</i> (Sowerby)	d	d	d	d	v	v	-	d	d	d	-
<i>Callithaca adamsi</i> (Reeve)	d	d	d	-	-	-	-	-	-	-	d
<i>Spisula sachalinensis</i> (Schrenck)	d	d	d	d	d	-	-	v	d	-	-
<i>Penitella penita</i> (Conrad)	d	d	d	-	-	-	-	-	d	-	d
Тепловодные											
<i>Acila insignis</i> (Gould)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	v
<i>Musculista senhousia</i> (Benson)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	v
<i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg)	-	-	d	d	-	-	-	-	-	-	d
<i>Trapezium liratum</i> (Reeve)	-	-	-	d	-	-	-	-	-	-	-
<i>Macoma incongrua</i> (Martens)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	v
<i>M. sector</i> (Oyama)	-	-	-	-	d	-	-	-	-	-	-
<i>Alveolus ojanus</i> (Yokoyama)	d	v	v	-	d	v	-	-	-	-	-
<i>Ruditapes philippinarum</i> (Ads et Rve)	v	v	d	v	v	-	-	-	d	d	v
<i>Anisocorbula venusta</i> (Gould)	-	-	-	-	-	-	-	-	d	-	-
<i>Solen krusensteri</i> Schrenck	d	v	d	d	v	-	d	-	d	d	-
<i>Macra chinensis</i> Philippi	v	d	d	d	v	v	-	v	d	d	-
<i>Mya arenaria</i> Linnaeus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	d
<i>Netastomella japonica</i> (Yokoyama)	-	d	d	-	-	-	-	-	-	-	-

ных Курильских островах, на тихоокеанском побережье Камчатки и в Беринговом море; б) виды умеренных вод, основной их ареал – северная и западная части Японского моря, включая побережье Корейского полуострова, а также зал. Анива и охотоморское побережье Хоккайдо (два вида – *Mytilus trossulus* и *Penitella penita* – с более широкими ареалами включены в эту группу условно); в) тепловодные виды низкобореально-субтропического распространения с основным ареалом на япономорском побережье Хонсю и в Сангарском проливе, а также в Желтом и Восточно-Китайском морях.

В списке моллюсков преобладают обитатели умеренных вод, составляющие 43% от общего числа встреченных видов. На долю холодноводных видов приходится 34%, тепловодных – 23%. Таким образом, соотношение этих групп в обследованном районе выглядит примерно как 1,0:0,8:0,5.

В разных участках южнокурильского мелководья это соотношение колеблется в широких пределах. Так, на восточном побережье о-ва Кунашир между м. Мечникова и м. Весло (см. рис. 1, участки 1–3), где наибольшее число сублиторальных станций, доля умеренноводных видов по сравнению с средней для района (50%) возрастает до 53–54%, а доля тепловодных падает от 17% до 13–14%. Доля холодноводных видов здесь примерно соответствует среднему для района значению (33%). Такая же доля холодноводных видов наблюдается и в проливе между м. Весло и о-вом Танфильева (участок 4), однако доля тепловодных видов здесь увеличивается до 20%. На соседнем участке (5) на этих же глубинах (от 7 до 20 м) относительное количество холодноводных видов возрастает до 39%. Однако доля тепловодных видов остается такой же, как на восточном побережье Кунашира (14%).

На южном побережье о-ва Шикотан (6) и в центре южнокурильского мелководья (7), где доля холодноводных видов возрастает до 54–64%, доля тепловодных сокращается до 8%. На восточном побережье Кунашира между м. Мечникова и м. Южно-Курильский (8) при относительном содержании тепловодных видов, равном 8%, количество холодноводных падает до 21%, а умеренноводных возрастает до максимальных для района значений (71%). Однако на соседнем участке (9), расположенном к северу от предыдущего, доля тепловодных повышается до 13%, а холодноводных – до 29%. Содержание видов умеренных вод здесь одно из наиболее высоких (58%).

Соотношение тепловодных видов на охотоморском побережье Кунашира (10) возрастает до 22%, а холодноводных составляет 21%, почти такое же значение, как на восточном побережье. Максимальное относительное количество тепловодных видов (50%) отмечено в зал. Измены (11), тогда как доля холодноводных видов здесь сокращается до 8%.

Таким образом, наибольшее число холодноводных видов (54–64%) встречается в центральной и восточной частях южнокурильского мелководья,

а количество тепловодных видов в пределах мелководья не превышает 20%. Наибольшее число видов, характерных для умеренных вод, обнаружено на восточном побережье Кунашира, где их содержание в целом возрастает с юга на север от 47 до 71%.

Двустворчатые моллюски в наших материалах представлены живыми особями, живыми особями и их пустыми раковинами или только пустыми раковинами. Большая часть видов (60%) представлена живыми особями и их раковинами, остальные – только раковинами (табл. 1). Отношение живых особей и раковин холодноводных и тепловодных видов на участках мелководья, если исключить участки штормовых выбросов, колеблется от 1:1 до 1:7. Это отношение для умеренноводных видов в пределах всего района характеризуется относительной стабильностью (1:2–1:3), что, возможно, связано с высокой регулярностью их пополнения.

Соответственно, на разных участках обследованного района отношение живых особей и пустых раковин в основном определяется холодноводными или тепловодными видами. Так, на участках 1 и 2 отношение для холодноводных видов составляет 1:5 и 1:7, а для умеренноводных и тепловодных – 1:2 и 1:3. На участке 4 отношение для тепловодных видов более высокое (1:5), тогда как на участке 3 высокие величины отношения характерны как для тепловодных, так и для холодноводных видов. Вместе с тем на участках 6 и 7, где доминируют холодноводные виды и температуры обитания, очевидно, более низки, чем на восточном побережье Кунашира, соотношения живых особей и мертвых раковин холодноводных видов также более высокие, чем аналогичные соотношения для тепловодных видов и видов умеренных вод. На участках 5, 8 и 11 соотношения живых особей и пустых раковин тепловодных, холодноводных и умеренноводных видов почти одинаковы.

Живые особи, как и пустые раковины, в наших материалах представлены разными возрастными стадиями, включая сеголеток. Однако наиболее полно представлены данные с участков 1–6 (табл. 2), где в живом состоянии обнаружено 29 видов, тогда как в общем списке их 39. Если раздельно учитывать виды, представленные сеголетними особями, сеголетними и взрослыми (старше 1 г.) особями и только взрослыми, то наиболее распространены сеголетние особи видов умеренных вод. Сеголетние особи холодноводных и тепловодных видов занимают примерно одинаковый ранг, но по сравнению с умеренноводными встречаются в 2 раза реже.

Среди видов, представленных только взрослыми особями, преобладают умеренноводные, а холодноводные не обнаружены.

Из девяти видов участка 1 только у двух (*Glycymeris yessoensis* и *Mizuhopecten yessoensis*) пополнение носит более или менее регулярный характер.

Таблица 2

Распространение живых сеголетних (j) и взрослых (a) двустворчатых моллюсков на участках Южно-Курильского мелководья

Виды	Участки					
	1	2	3	4	5	6
Холодноводные						
<i>Crenella decussata</i> (Montagu)	-	-	-	aj	aj	-
<i>Lyonsia arenosa</i> (Moller)	-	-	j	-	-	-
<i>Hiatella arctica</i> (Linnaeus)	j	aj	-	j	j	-
<i>Mysella kurilensis</i> Scarlato et Ivanova	-	-	-	aj	aj	aj
<i>Cyclocardia isaotaki</i> (Tiba)	-	-	-	-	-	aj
<i>Miodontiscus annakensis</i> (Oinomikado)	-	-	-	-	aj	-
<i>Keenocardium californiense</i> (Deshayes)	j	j	j	-	j	-
<i>Peronidia lutea</i> (Wood)	-	-	-	-	-	j
<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould)	-	-	-	-	-	j
<i>Spisula voyi</i> (Gabb)	-	-	-	-	j	-
<i>Mya usenensis</i> Nomura et Zinbo	-	-	-	-	j	-
Умеренноводные						
<i>Arca boucardi</i> Jousseaume	-	j	-	-	-	-
<i>Glycymeris yessoensis</i> (Sowerby)	aj	aj	aj	j	aj	-
<i>Crenomytilus grayanus</i> (Dunker)	-	-	-	-	a	-
<i>Mizuhopecten yessoensis</i> (Jay)	aj	aj	aj	aj	aj	a
<i>Swiftopecten swifti</i> (Bernardi)	-	a	a	-	-	-
<i>Thracia kakumana</i> (Yokoyama)	-	j	j	-	-	-
<i>Felaniella usta</i> (Gould)	-	-	-	j	j	-
<i>Cadella lubrica</i> (Gould)	j	aj	aj	j	j	-
<i>Peronidia zonoensis</i> (Hatai et Nisiyama)	-	a	j	j	j	-
<i>Macoma</i> sp.	-	j	j	-	-	-
<i>Nuttalia ezonis</i> (Kuroda et Habe)	-	-	-	j	j	j
<i>Callista brevisiphonata</i> (Carpenter)	j	j	j	j	j	a
<i>Mercenaria stimpsoni</i> (Gould)	j	-	-	-	j	-
<i>Protothaca euglypta</i> (Sowerby)	-	-	-	-	aj	j
Тепловодные						
<i>Alveolus ojanus</i> (Yokoyama)	-	a	a	-	-	j
<i>Ruditapes philippinarum</i> (Ad. et Rve)	j	j	-	j	j	-
<i>Solen krusensteri</i> Schrenck	-	j	-	-	j	-
<i>Mactra chinensis</i> Philippi	j	-	-	-	j	j

Таблица 3

Распространение раковин сеголетних (j) и взрослых (a) двустворчатых моллюсков на участках Южно-Курильского мелководья

Виды	Участки										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Холодноводные											
<i>Musculus laevigatus</i> (Gray)	-	j	a	-	a	-	-	-	a	-	-
<i>Pododesmus macrochisma</i> (Deshayes)	-	-	-	-	j	j	-	-	-	-	-
<i>Thracia myopsis</i> Moller	-	-	-	-	j	-	-	-	-	-	-
<i>Turtonia minuta</i> (Fabricius)	-	-	-	-	-	aj	-	-	-	-	-
<i>Cyclocardia crebricostata</i> (Krause)	-	a	-	-	aj	-	a	-	-	-	-
<i>Serripes laperousi</i> (Deshayes)	-	-	-	-	-	-	a	-	a	-	-
<i>Macoma muddendorffi</i> Dall	aj	a	-	-	-	-	a	-	a	-	-
<i>Macoma calcarea</i> (?) (Gmelin)	-	-	-	-	-	j	-	-	-	-	-
<i>Nuttalia commoda</i> (Yokoyama)	-	a	-	-	-	-	a	-	-	-	-
<i>Abrina</i> sp.	-	-	-	j	j	-	-	-	-	-	-
<i>Mya elegans</i> (Eichwald)	-	-	-	-	-	-	a	-	-	-	-
Умеренноводные											
<i>Modiolus kurilensis</i> Bernard	-	j	j	-	a	-	-	a	a	-	-
<i>Adula schmidtii</i> (Schrenck)	-	a	aj	-	a	-	-	-	-	-	-
<i>Adula falcatoidea</i> Habe	aj	j	a	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Entodesma naviculoides</i> Yokoyama	-	-	-	a	a	-	-	-	a	-	-
<i>Pandora pulchella</i> Yokoyama	-	-	a	-	a	j	-	-	-	-	-
<i>Panopea japonica</i> Adams	-	a	a	a	a	-	a	-	a	-	-
<i>Axinopsida subquadrata</i> (Adams)	-	-	-	-	a	-	-	-	-	-	-
<i>Kellia japonica</i> (?) Pilsbry	-	-	a	-	-	j	-	-	-	-	-
<i>Callithaca adamsi</i> (Reeve)	a	a	j	-	-	-	-	-	-	-	a
<i>Spisula sachalinensis</i> (Schrenck)	a	a	a	j	j	-	-	aj	a	-	-
<i>Penitella penita</i> (Conrad)	j	a	a	-	-	-	-	-	a	-	a
Тепловодные											
<i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg)	-	-	a	a	-	-	-	-	-	-	a
<i>Trapezium liratum</i> (Reeve)	-	-	-	a	-	-	-	-	-	-	-
<i>Macoma sector</i> (Oyama)	-	-	-	-	a	-	-	-	-	-	-
<i>Ruditapes philippinarum</i> (Ad. et Rve)	a	a	a	a	j	-	-	-	a	a	aj
<i>Anisocorbula venusta</i> (Gould)	-	-	-	-	-	-	-	-	a	-	-
<i>Mya arenaria</i> Linnaeus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	aj
<i>Nettastomella japonica</i> (Yokoyama)	-	j	a	-	-	-	-	-	-	-	-

Остальные виды или образуют временные поселения, или их восполнение происходит лишь в отдельные годы при оптимальном сочетании факторов среды.

На участке 6 также встречено два регулярно пополняющихся вида, но холодноводных. Обитающие здесь умеренноводные *Mizuhopecten yessoensis* и *Callista brevisiphonata* пополняются примерно один раз в 5–7 лет. На участках 2 и 3 из четырех видов с регулярным пополнением три являются умеренноводными и один холодноводный. Вместе с тем на соседних участках (4 и 5), расположенных в проливах, число пополняющихся холодноводных видов увеличивается до 3, а общее число пополняющихся – до 6. Разнообразие видов, представленных лишь сеголетними особями, здесь одно из самых высоких, что, очевидно, определяется не только долей участия всех зонально-биогеографических групп в формировании личиночного пула, но и особенностями гидрологического режима проливов.

Фаунистическая характеристика двустворчатых южнокурильского мелководья была бы неполной без учета пустых раковин (табл. 3). Большая часть этих видов представлена как взрослыми, так и сеголетними особями. Последние сохраняются на поверхности донных отложений обычно непродолжительное время, что также может указывать на нерегулярность пополнения. Следовательно, пространственное распределение видов, представленных сеголетними раковинами, в целом отражает характер и особенности распространения живых особей двустворчатых моллюсков. Однако некоторые виды, идентифицированные по пустым раковинам, имеют или локальное распространение, или встречаются в иных экологических условиях по сравнению с таковыми живых особей. Среди холодноводных к такому типу видов можно отнести взрослые формы *Mya elegans*, встречающиеся в настоящее время в живом состоянии в Беринговом море [Bernard, 1979], а также *Serripes lapereusi*, обнаруженный в 2 экз., и *Macoma middendorffi*, обитающие обычно в волноприбойной зоне с глубинами от 1–2 до 10–15 м. Среди тепловодных видов примечательны находки взрослых раковин *Crassostrea gigas*, *Trapezium liratum* и *Ruditapes philippinarum* на двух станциях участков 3 и 4 с глубинами 15 и 17 м. В южных районах наших дальневосточных морей эти виды обычно располагаются в наиболее прогретых бухтах с глубинами от 1 до 6–7 м. Таким образом, списки видов, представленных живыми особями и пустыми раковинами и особями разного возраста, могут различаться. Для детального уточнения этих списков необходимы сведения об основных факторах, оказывающих влияние на состав и распространение двустворчатых моллюсков мелководья.

Состав и распределение двустворчатых моллюсков на южнокурильском мелководье определяется температурными условиями обитания, стационарными и периодическими течениями, поставляющими личиночный материал из соседних районов, подводным рельефом и тесно связанным с ним характером донных отложений.

Температурные условия южнокурильского мелководья в основном зависят от стационарных течений – теплого Соя, входящего в Охотское море через прол. Лаперуза и направляющегося вдоль северного побережья Хоккайдо и Кунашира к Итурупу, и холодного Ойясио, идущего вдоль океанского побережья Итурупа и Шикотана и следующего к восточному побережью Хоккайдо (рис. 2). Непосредственное воздействие на воды обследованного района оказывают ответвления этих течений. Одно из них входит в район с севера через глубокий прол. Екатерины и несет теплые воды Соясио к о-ву Шикотан. Второе ответвление такого же порядка направляется к о-ву Шикотан с северо-востока и несет холодные воды Ойясио. Третье ответвление более низкого порядка попадает из Охотского моря через Кунаширский пролив, минимальные глубины в центре которого составляют 8–10 м. Таким образом, поверхностная водная масса северной и северо-восточной частей акватории – это трансформированные воды течений Соя и Ойясио, а южной части – смешанные воды течения Соя и вод Кунаширского пролива, для которого характерна низкая скорость водообмена.

Температура поверхностных вод течения Соя на охотоморском побережье Хоккайдо в августе–сентябре может подниматься до 18–20°C [Maru, 1985]. Однако близ прол. Екатерины такие высокие значения летней температуры, очевидно, могут наблюдаться лишь в отдельные годы [Жуков, 1954]. Среднемесячные температуры в районе Южно-Курильска летом обычно не поднимаются выше 14°C, а в июне составляют около 6°C [Веселова, 1975]. Подобные температуры в июне отмечены и на западном побережье о-ва Шикотан [Кусакин, 1978]. В августе и сентябре температуры здесь достигают 16°C. Однако эти значения характеризуют температуры поверхностных вод узкой бухты в ее центральной части. Температура открытых вод, по-видимому, не выше 13–14°C. В одной из бухт юго-западного побережья Шикотана максимальные летние значения составляли 14–15°C [Евсеев, Кияшко, 1999].

На восточном побережье Хоккайдо (бух. Аккеси) температура поверхностного слоя летом также составляет 14–15°C, а на глубине 18 м – не более 10–12°C [Taguchi, 1970]. В Кунаширском проливе летние температуры воды могут подниматься до 18–20°C [Жуков, 1954; Mizushima, 1985], а

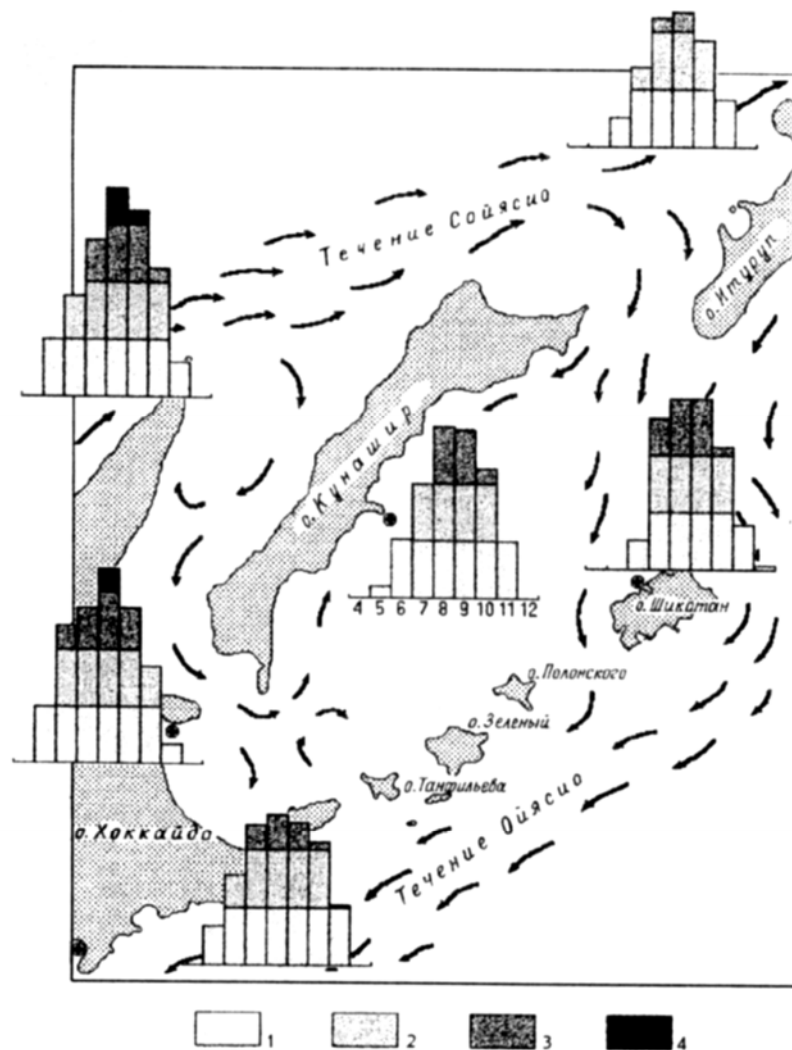


Рис. 2. Основные течения и гистограммы распределения среднемесячных температур поверхностного слоя воды в апреле-декабре в районе южнокурильского мелководья [по: Жуков, 1954; Taguchi, 1970; Веселова, 1975; Кусакин, 1978; Maru, 1985; Mizushima, 1985]. Температуры: 1 – 4–8°C, 2 – 8–12°C, 3 – 12–16°C, 4 – выше 16°C. Точками обозначены участки, к которым относятся соответствующие гистограммы; Fig. 2. Main currents of the study area and average month temperatures of the upper 10 m water stratum in April–December

колебания их здесь носят в основном приливно-отливный характер. Однако в районе Южно-Курильска температура поверхностного слоя воды, очевидно, редко превышает 16°C [Веселова, 1975]. Вместе с тем к югу от Южно-Курильска (участок 2) в придонном слое летняя температура воды приближается к 17–18°C [Евсеев, Кияшко, 1999]. В центральной части мелководья (участок 7) наибольшая летняя температура у дна 10–12°C, а в проливе между островами Танфильева и Зеленый – 15–16°C.

Южнокурильское мелководье представляет собой обширный участок открытого межостровного шельфа с глубинами, постепенно возрастающими до 160–180 м в северо-восточном направлении. Перед о-вом Итуруп наклонная поверхность шельфа круто обрывается в глубоководный желоб, соединяющий Охотское море с Тихим океаном. Наиболее крупными подводными структурами обследованного района (рис. 3) являются: центральное песчаное плато с глубинами от 40–50 до 140–160 м, занимающее большую часть акватории пролива, подводная гряда с глубинами от 4–5 до 8–12 м, расположенная в юго-западной части пролива и соединяющая о-в Кунашир с островами Малой Курильской гряды (Танфильева, Зеленым, Полонского и др.) и депрессия с глубинами до 30–32 м между подводной грядой и о-вом Хоккайдо.

Подводная гряда к северо-западу от о-ва Танфильева прерывается изометричным чашеобразным понижением диаметром 12–14 км, открывающимся в сторону депрессии. Склоны гряды между понижением и о-вом Кунашир асимметричны: западный склон круто обрывается на глубину до 30 м, восточный – пологий, переходящий в центральное плато. Восточный склон прорезан также радиальной системой ложбин и гребней (ложбинно-гребневый бенч), уходящих под отложения центрального плато. К югу и юго-востоку от чашеобразного понижения, где восточный склон переходит в северный, подводный рельеф приобретает черты каменистого бенча с валунно-скальными банками, разделенными промоинами сложной конфигурации. Одна из крупных промоин пересекает склон с севера на юг и, вероятно, расположена на месте пролива, существовавшего здесь в поздние плейстоценовое время.

Донные отложения восточного склона к северу от понижения состоят из средне- и крупнозернистых песков, занимающих в основном радиальные ложбины, а на склонах ложбин и разделяющих их гребней встречаются выходы скальных пород. Северный склон в районе островов Танфильева и Зеленый покрыт валунно-щебнистыми и галечными отложениями, а участки крупно- и среднезернистых песков и галечников обычно встречаются здесь среди зарослей макрофитов. В депрессии доминируют илы, сменяющиеся в чашеобразном понижении на алевритовые мелко- и среднезернистые пески.



Рис. 3. Основные элементы подводного рельефа юго-западной части южнокурильского мелководья: 1 – подводная гряда, 2 – ложбинно-гребневый бенч, 3 – галечно-глыбовый бенч, 4 – центральное плато, 5 – депрессия, 6 – чашеобразное понижение депрессии, 7 – граница депрессии и гряды, 8 – промоина; Fig. 3. Principal underwater relief structures in the southwestern part of the South Kurile Strait: 1 – ridge, 2 – channel and crest bench, 3 – pebble and boulder bench, 4 – central plateau, 5 – depression, 6 – isometric deepening of the depression, 7 – border of the ridge and depression, 8 – valley

Характер и структура донных отложений оказывают влияние в первую очередь на распространение видов, обитающих в определенном типе субстрата. К таким видам относятся литобионты *Penitella penita*, *Nettastomella japonica*, *Adula schmidtii* и *A. falcatoides*, всверливающиеся в пемзовые валуны, криптобионты *Entodesma naviculoides*, *Kellia japonica*, *Protothaca euglypta* и взрослые *Hiatella arctica*, встречающиеся в пустых норах и расщелинах. Распространение этих форм на подводной гряде и ее восточных склонах носит в целом мозаичный характер, а преобладание пустых раковин, очевидно, связано с труднодоступностью мест обитания.

Обитатели сортированных песков – *Peronidia venulosa*, *P. lutea*, *Macoma middendorffi*, *Siliqua alta*, *Solen krusenstermi*, *Macra chinensis* и *Spisula sachalinensis* – обычно встречаются в отложениях волноприбойной зоны. Однако наши материалы по моллюскам этого биотопа представлены в основном взрослыми пустыми раковинами штормовых выбросов. В Южно-Курильской бухте живые особи этих видов были обнаружены после цунами. На сублиторальных сортированных песках восточного склона гряды ниже изобаты 7 м в живом состоянии распространены лишь сеголетние особи двух видов. В мертвом же состоянии встречаются и сеголетние, и взрослые раковины почти всех видов этой группы. При этом, несмотря на седиментологические различия участков 1–3, 4 и 5, состав обитателей волноприбойной зоны, особенно по сеголетним особям, почти однороден. Следовательно, если субстрат рассматривать в данном случае как источник предпочитаемых пищевых частиц, то его роль как экологического фактора наиболее заметна на взрослых стадиях моллюсков этой группы.

Распространение взрослых пустых раковин других sublitorальных видов может зависеть как от характера рельефа, так и гидродинамической активности придонного слоя. Так, в летний период, когда в районе доминируют ветры юго-восточного и восточного направлений, раковинный материал под воздействием придонного волнения из восточного склона смещается в основном в сторону береговой зоны о-ва Кунашир, накапливаясь в ложбинах, за скальными выступами, между валунами и в зарослях макрофитов. Часть этих раковин, включая также живых *Mizuhopecten yessoensis*, регулярно выбрасывается во время штормов на пологий пляж вблизи Серноводска (участок 1).

Другая часть раковин транспортируется вдоль побережья Кунашира до отмелого пляжа Южно-Курильской бухты и, вероятно, бух. Головинина (участок 9). Следовательно, наши материалы из штормовых выбросов на участках 8 и 9 могут включать раковины видов, не встречающихся здесь в живом состоянии. К таким видам относятся *Arca boucardi*, *Glycymeris yessoensis*, *Mizuhopecten yessoensis*, *Cadella lubrica*, *Peronidia zvonozensis*, *Merce-*

naria stimpsoni, *Ruditapes philippinarum*, *Solen krusensterni*, а также *Anisocorbula venusta* и *Panopea japonica*. Последние два вида обнаружены только в одном месте участка 9. Раковины *A. venusta* представлены здесь несколькими эродированными экземплярами, раковины *P. japonica*, хотя и удовлетворительной сохранности, за 4-летний период наших исследований были встречены в виде 75 правых и 10 левых створок взрослых особей. Это может свидетельствовать о том, что раковины *A. venusta* и *P. japonica* поступают в штормовые выбросы из размываемых в верхней сублиторали голоценовых отложений.

Второй ископаемый комплекс, состоящий из взрослых раковин *Crasostrea gigas*, *Ruditapes philippinarum* и *Trapezium liratum*, происходит из голоценовых отложений полузакрытой бухты, существовавшей на месте чашеобразного понижения. Первые два вида этого комплекса в настоящее время обитают в теплом зал. Измены, а третий в живом состоянии не обнаружен. Ближайшее место, где встречаются раковины *T. liratum*, но также только в ископаемом состоянии, расположено на охотоморском побережье Хоккайдо [Sakaguchi et al., 1985]. Возраст слоев, в которых впервые появляется этот вид, оценивается в 8500 лет, а в которых вымирает – около 1000 лет.

Состав и распределение двустворчатых моллюсков в значительной степени зависят от доминирующих течений, несущих пелагические личинки, и конфигурации береговой линии, способствующей формированию циркулирующей поверхностной водной массы. Однако в районе открытого южнокурильского мелководья для общего состояния водных масс характерна высокая гидродинамическая активность. В этих условиях пополнение локальных популяций моллюсков молодью, очевидно, происходит главным образом за счет поступлений личинок из соседних районов.

Основным источником пополнения холодноводных моллюсков с пелагической личинкой является течение Ойясио (рис. 4). Одно из его ответвлений, смешиваясь в северной части мелководья с водами Соя, охлаждает поверхностную водную массу большей части района, включая приостровные воды Малой Курильской гряды. Исключением является побережье о-ва Танфильева, омываемого водами течения Соя. Вместе с тем часть вынашивающих молодь видов и видов с короткой пелагической личиночной стадией (*Mysella kurilensis*, *Crenella decussata*, *Musculus laevigatus*, *Cyclocardia isaoakii*, *C. crebricostata*, *Miodontiscus annakensis*, *Turtonia minuta* и др.) пополняется на южнокурильском мелководье за счет автохтонной молодью, распространяемой холодными придонными струями ответвления Ойясио. Подобный состав холодноводных видов характерен и для восточного побережья Хоккайдо, где течение Ойясио наиболее близко подходит к береговой зоне [Habe, 1955].

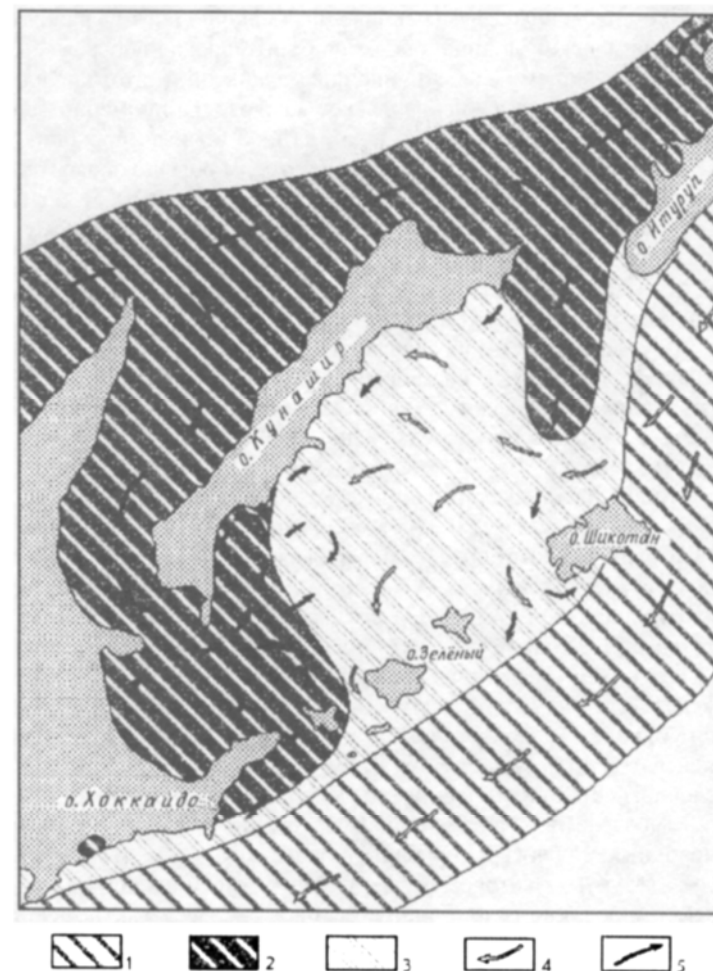


Рис. 4. Водные массы и основные пути пополнения популяций двустворчатых моллюсков за счет пелагических личинок: 1 – холодные воды течения Ойясио, 2 – теплые воды течения Соя, 3 – смешанные воды течений Ойясио и Соя, 4 – пути поступления и разноса пелагических личинок тепловодных и умеренноводных видов, 5 – пути поступления и разноса пелагических личинок холодноводных видов; Fig. 4. Sea water masses and the main ways of allochthonous larval transporting to the bivalve populations of the South Kurile Strait: 1 – cold waters of the Oyashio, 2 – warm waters of the Soya, 3 – mixed waters of the Oyashio and Soya, 4 – a way of inputting and distribution of the pelagic larvae of the warm-water and temperate-water species, 5 – a way of inputting and distribution of the pelagic larvae of the cold water bivalve species

Для тепловодных и умеренноводных видов одним из районов поступления пелагических личинок является охотоморское побережье Хоккайдо, омываемое течением Сойя. Личиночный планктон из этого района попадает с водами Сойя на южнокурильское мелководье примерно через 20 сут [Бирюлин, 1954] двумя путями. Один из них, южный, проходит через Кунаширский пролив, скорость течения в котором обычно около 0,5 м/с, но во время отлива может возрасти до 1,0–1,2 м/с [Жуков, 1954]. Большая часть личинок двустворчатых моллюсков, транспортируемых по этому пути, при подходе их к району мелководья уже готовы к оседанию. В этих условиях роль гидродинамических ловушек могут выполнять макро- и мезоформы подводного рельефа, к которым относятся гряды и ее ложбины и промоины (рис. 3). Высокое разнообразие видов на подобных биотопах, очевидно, связано с резким замедлением скорости течения в придонном слое, которая при оседании пелагических личинок не может превышать довольно низкую (2–5 см/с) скорость их передвижения [Chia et al., 1984; Butman, 1987; Snelgrove, 1994].

Второй путь, северный, проходит через прол. Екатерины. Скорость течения здесь составляет 1,2–1,4 м/с, а продолжительность транспортирования из района охотоморского побережья Хоккайдо также близка к 20 сут. Однако на южнокурильском мелководье поступающий через прол. Екатерины меропланктон попадает в смешанные воды, охлажденные ответвлением течения Ойясио. Побережья о-ва Шикотан достигают, но нерегулярно лишь несколько умеренноводных видов и 2–3 тепловодных. Из последних *Callista brevisiphonata*, *Mizuhopecten yessoensis* и, вероятно, *Macoma incongrua* [Кусакин, 1978] образуют псевдопопуляции взрослых особей. Остальные экспатрианты существуют в бухтах о-ва Шикотан в виде эфемерных поселений, состоящих из ранних послеличиночных и сеголетних стадий.

За пределами района наших исследований подобные условия для умеренноводных моллюсков, очевидно, существуют на охотоморском побережье о-ва Итуруп, к которому воды течения Сойя подходят также в заметно трансформированном состоянии (см. рис. 2). Здесь как псевдопопуляции взрослых особей, редко достигающих средних размеров, встречаются поселения *Mizuhopecten yessoensis*, *Protothaca euglypta*, *Callista brevisiphonata*, *Nuttalia ezonis*, *Cadella lubrica*, *Mercenaria stimpsoni*, *Crenomytilus grayanus* и, возможно, *Spisula sachalinensis*. Эти обитатели по отношению к общему числу верхнесублиторальных (выше изобаты 50 м) двустворчатых моллюсков о-ва Итуруп [Скарлато, 1981] составляют около 20%. Вместе с тем фауна умеренноводных двустворчатых моллюсков восточного побережья Хоккайдо, пополняющаяся, очевидно, за счет популяций южнокурильского мелководья и Кунаширского пролива, как по составу видов, так и их рас-

пространению близка к фауне южнокурильского мелководья [Habe, 1955]. Следовательно, если зоогеографическую границу между низкобореальной и высокобореальной фаунами проводить формально по 30%-ному содержанию умеренноводных видов, а не по регулярно пополняющимся умеренноводным популяциям двустворчатых моллюсков, то, конечно, эта граница проходит по прол. Екатерины.

Основываясь на таксономическом составе и распространении двустворчатых моллюсков, включая их ранние послеличиночные стадии, сеголетние формы и мертвые створки, а также учитывая характеристики водных масс южнокурильского мелководья, можно сделать следующие выводы.

Водные массы приостровного шельфа и сопредельных районов характеризуются высокой гидродинамической активностью, которая определяется приливно-отливными течениями, постоянными течениями Сойя и Ойясио, омывающими рассматриваемый район с запада и востока и осуществляющими водообмен Охотского моря с Тихим океаном через межостровные проливы, дрейфовыми и волновыми течениями, действующими в период летнего муссона со стороны океана и вызывающими перемещение донных осадков. Вследствие этого пополнение популяций двустворчатых моллюсков, обитающих на мелководье, происходит в основном за счет привноса почти готовых к оседанию аллохтонных личинок из прилегающих акваторий.

Для большинства тепловодных и умеренноводных видов обследованный район является северной границей ареала. Пополнение этих популяций аллохтонными личинками возможно только с юга, со стороны регулярно размножающихся поселений. Готовые к оседанию личинки холодноводных видов могут поступать в район южнокурильского мелководья с северо-востока и востока, с поверхностными водами течения Ойясио и дрейфовыми течениями летнего муссона. Ареалы ряда холодноводных видов прослеживаются к югу вдоль восточного побережья Хоккайдо, а на юге мелководья ограничены лишь областью локального распространения теплых вод течения Сойя.

На акваторию южнокурильского мелководья личинки тепловодных и умеренноводных видов попадают через Кунаширский пролив и прол. Екатерины. Распространение их в пределах мелководья происходит под воздействием локальных струй, ответвляющихся от крупных потоков. Личинки, поступающие через прол. Екатерины, направляются главным образом к побережью о-ва Шикотан, а поступающие через Кунаширский пролив – на север, вдоль восточного побережья о-ва Кунашир, и на юг, вдоль восточного побережья о-ва Хоккайдо. Пелагические личинки холодноводных видов транспортируются на мелководье в основном с ответвлением течения Ойя-

сно, направляющимся вначале в центральную часть мелководья, а затем за его пределы через проливы между островами Малой Курильской гряды.

Наиболее высокое видовое богатство осевшей молодежи на юге мелководья, очевидно, связано как с взаимодействием противоположно направленных струй течения, несущих личинки холодноводных видов с севера, а тепловодно-умеренноводных – с юга, так и с характером подводного рельефа, понижающего скорости придонных потоков. Наиболее высокие плотности поселения молодежи здесь приходится на массовые умеренноводные виды и холодноводные виды, не имеющие пелагической личинки. Тепловодные виды в пределах обследованного района редки, а их пополнение носит нерегулярный характер.

Автор выражает признательность В. Брыкову и В. Денисову (Институт биологии моря ДВО РАН) за сбор и предоставление материалов.

Литература

- Бирюлин Г.М. 1954. Гидрометеорологическая характеристика рыбопромысловых районов Южного Сахалина // Тр. Курило-Сахалинской морской комплексной экспедиции ЗИН-ТИНРО, 1947–1949 гг. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т.1. С. 167–303.
- Веселова Л.Е. 1975. Особенности годового хода температуры воды на поверхности в южной части Охотского моря // Тр. Дальневосточ. науч.-исслед. гидрометеорологич. ин-та. Вып. 50. С. 38–56.
- Евсеев Г.А., Кияшко С.И. 1999. Изотопные профили $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ и $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ раковин, рост и размножение гребешка *Mizuhopecten yessoensis* на южнокурильском мелководье // Бюл. Дальневосточ. малакологич. о-ва. Владивосток: Дальнаука. Вып. 3. С. 65–68.
- Жуков Л.А. 1954. Основы гидрологического режима Курильского района Тихого океана // Тр. Курило-Сахалинской морской комплексной экспедиции ЗИН-ТИНРО, 1947–1949 гг. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т.1. С. 304–390.
- Жюбиас И.И. 1969. Некоторые данные по биологии *Pecten yessoensis* Jay в Курило-Сахалинском районе // Вести. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 4, № 21. С. 21–32.
- Кусакин О.Г. 1956. К фауне и флоре осушной зоны о-ва Кунашир // Тр. проблемных и тематических совещ. Зоологического ин-та АН СССР. Вып. 6. С. 98–115.
- Кусакин О.Г. 1958. Сезонные изменения на литорали южных Курильских островов // Вести. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 1, № 3. С. 116–130.
- Кусакин О.Г. 1961. Некоторые закономерности распределения фауны и флоры в осушной зоне южных Курильских островов // Исслед. дальневосточ. морей СССР. Вып. 7. С. 312–343.
- Кусакин О.Г. 1978. Биология и фенология литорали бухты Крабовой острова Шикотан Курильской гряды // Животный и растительный мир шельфовых зон Курильских островов. М.: Наука. С. 5–46.
- Кусакин О.Г., Тараканова Т.Ф. 1977. Макробентос литорали острова Кунашир // Фауна прибрежных зон Курильских островов. М.: Наука. С. 15–48.
- Селин Н.И. 1988. Структура популяции и рост мидии Грея в сублиторали южных Курильских островов // Биология моря. № 6. С. 31–35.
- Скалкин В.А. 1966. Биология и промысел морского гребешка. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во. 30 с.
- Скалкин В.А. 1971. Распределение, запасы и промысел морского гребешка в Сахалино-Курильском районе // Моллюски: пути, методы и итоги их изучения. Л.: Наука. Вып.4. С. 56–57.
- Скарлато О.А. 1981. Двустворчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана. Л.: Наука. 480 с.
- Скарлато О.А., Иванова М.Б. 1974. Двустворчатые моллюски (Bivalvia) литорали Курильских островов // Растительный и животный мир литорали Курильских островов. Новосибирск: Наука. С. 300–317.
- Bernard F.R. 1979. Identification of the living *Mya* (Bivalvia: Myiidae) // Venus (Japanese Journal of Malacology). V. 38, N 3. P. 185–204.
- Butman C.A. 1987. Larval settlement of soft-sediment invertebrates: the spatial scales of pattern explained by habitat selection and emerging role of hydrodynamical processes // Annual Review in Oceanography and Marine Biology. V. 25. P. 113–165.
- Chia F.-S., Bucklang-Nicks R., Young C.M. 1984. Locomotion of marine invertebrate larvae: a review // Canadian Journal of Zoology. V. 62. P. 1205–1222.
- Habe T. 1955. Fauna of Akkeshi Bay. XXI. Pelecypoda and Scaphopoda // Publications of Akkeshi Marine Biological Station. N 4. P. 1–31.
- Ivanova M.B., Lutaenko K.A. 1998. On the distribution of *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 (Bivalvia: Mytilidae) in Russian Far Eastern seas // Bulletin of the Institute of Malacology. Tokyo. V. 3, N 5. P. 67–71.
- Maru K. 1985. Ecological studies on the seed production of scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay) // Science Reports of Hokkaido Fishery Experimental Station. N 27. P. 1–53.
- Mizushima T. 1985. Seasonal changes in standing crop and production of eelgrass (*Zostera marina* Linne) in Notsuke Bay, eastern Hokkaido // Science Reports of Hokkaido Fishery Experimental Station. N 27. P. 111–118.
- Sakaguchi Y., Kashima K., Matsubara A. 1985. Holocene marine deposits in Hokkaido and their sedimentary environments // Bulletin of the Department of Geography, University of Tokyo. N 17. P. 1–17.
- Snelgrove P.V.R. 1994. Hydrodynamic enhancement of invertebrate larval settlement in microdepositional environments: colonization tray experiments in a muddy habitat // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. V. 176. P. 149–166.
- Taguchi S. 1970. Seasonal variations of photosynthetic behaviour of phytoplankton in Akkeshi Bay, Hokkaido, with special reference to low photosynthetic rate in summer associated with large percentage of dwarf cells // Bulletin Plankton Society of Japan. V. 17, N 2. P. 65–77.