

Двустворчатый моллюск тепловодного генезиса
***Laternula elliptica* (King, 1832)**
(Mollusca: Bivalvia: Laternulidae) –
один из широко распространенных видов
в современной Антарктике

Э.Н. Егорова

Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034, Россия
e-mail: antmol@zin.ru

Крупный двустворчатый моллюск *Laternula elliptica* (King, 1832), единственный вид тепловодного рода, широко распространен в холодных водах Антарктики. В статье, помимо литературных данных, использованы материалы, собранные в зал. Приюда (море Содружества) за время работ 52-й и 54-й Российских антарктических экспедиций. Обнаружены некоторые структурные новообразования, возникающие, скорее всего, в связи с зарывающимся образом жизни, особенности возрастной изменчивости и ряд экологических особенностей. Рассматриваются дискуссионные вопросы о времени и путях появления вида у берегов Антарктического континента. Возраст ископаемых раковин из морских осадков континентальных оазисов, не отличающихся по своим очертаниям от современной *L. elliptica*, оценивается преимущественно поздним плиоценом–голоценом. Датировка редких палеонаходок видов рода *Laternula* на территориях некоторых американских штатов позволяет предположить его более раннее происхождение. Сведения о находках фосильных видов рода *Laternula* в кайнозойских отложениях северо-запада Тихоокеанского пояса присутствуют во многих российских геологических работах. Их таксономический статус оспаривается, но игнорировать эти данные невозможно, как и сообщения о видах, отнесенных к роду *Laternula*, из более ранних осадочных пород западной части Средней Азии, юга России, Кавказа или Крыма.

Ключевые слова: *Laternula elliptica*, описание, структурные особенности, образ жизни, палеогеография, ископаемые находки.

Species of warm-water origin
***Laternula elliptica* (King, 1832)**
(Mollusca: Bivalvia: Laternulidae),
a widespread mollusk in recent Antarctica

Emma N. Egorova

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia
e-mail: antmol@zin.ru

The large infaunal bivalve *Laternula elliptica* (King, 1832), widely distributed in the recent Antarctica, is known as the only species of the warm-water Indo-Pacific genus in this region. It is one of the most well-studied Antarctic mollusks. In this paper, numerous information on biology and ecology of *L. elliptica* species is summarized. Abundant materials, collected in shallow coastal area of the Prydz Bay during the 52nd and 54th Russian Antarctic Expeditions, were used as additional. The fossil records of *Laternula* shells out of the Antarctic continent are very rare, and poor preservation of these shells prevents their

identification. Fossil shells similar to recent *L. elliptica* are known from the Pliocene–Holocene marine deposits in some Antarctic coastal oases. Russian paleontological works, containing various information about fossil *Laternula* species from continental deposits of the Mesozoic or Cenozoic time, should not be neglected, but critical revision of this data are needed. These records refer to Tertiary or Quaternary deposits in the north-western areas of the Pacific Belt (Russian Far East), or to the Cretaceous formations in southern parts of Russia, within Caucasian and Crimean regions.

Key words: Antarctica, bivalve *Laternula elliptica*, structural traits, mode of life, paleogeographic notes, fossil records.

Широко распространенный в Антарктике крупный двустворчатый моллюск *Laternula elliptica* (King, 1832) – единственный представитель из тепловодного рода *Laternula* Röding, 1798, виды которого обитают преимущественно в тропической и субтропической Индо-Пацифике или умеренных водах Австралазии [Morton, 1976]. Раковина латернулы впервые была обнаружена у Южно-Шетландских островов во время многолетней Британской гидрографической экспедиции 1826–1830 гг. на судах «Adventure» и «Beagle» под руководством капитана Ф.П. Кинга (Phillip Parker King). Описание этого вида под названием *Anatina elliptica* было опубликовано без изображения [King, 1832]. Составлено оно Ф.П. Кингом при участии его друга, юриста по профессии и натуралиста-коллекционера, Вильяма Бродерипа (William J. Broderip). Двойное авторство при упоминании этого вида «King et Broderip, 1831» не вызывало сомнений у многих поколений малакологов, пока в сравнительно недавно опубликованной статье [Coan et al., 2011] не была предпринята попытка его уточнения и уточнения года выхода этой публикации (1832). Автором описаний новых видов, собранных у южных берегов Южной Америки, назван Ф.П. Кинг, хотя он и пользовался помощью своего друга: «In the description of the species I have had the benefit of the advice and assistance of my friend Mr. Broderip; and to his knowledge of the subject, and the attention which he has devoted to my collection...» [King, 1832, p. 333]. Можно считать, что эта статья знаменовала начало изучения моллюсков Южного океана вблизи Антарктического континента. Позднее изображение этого вида появилось в сообщении Е.А. Смита [Smith, 1902], содержащего описания моллюсков из моря Росса.

Занявший стабильные позиции в современной малакологической литературе род *Laternula* был предложен для индо-пацифического вида *Solen anatinus* L., 1758 и широко распространенного бореально-арктического двустворчатого моллюска *Mya truncata* L., 1758 (рис. 1А–Г). Оба вида – фильтраторы-сестонофаги. Оба ведут зарывающийся образ жизни. Их крупные, удлинённые раковины с широким зиянием на заднем конце внешне похожи и сросшимися между собой вводным и выводным сифонами, как у *L. elliptica* (рис. 2А, Б, Г). Однако *M. truncata* – типичный представитель рода *Mya* L., 1758, отличается от *S. anatinus* структурой большого хондрофора, расширяющегося к спрямленному наружному краю (рис. 1В, Г). Для *S. anatinus*, как и для *L. elliptica*, характерны небольшие, одинаковых размеров, ложкообразной формы хондрофоры с поддерживающей

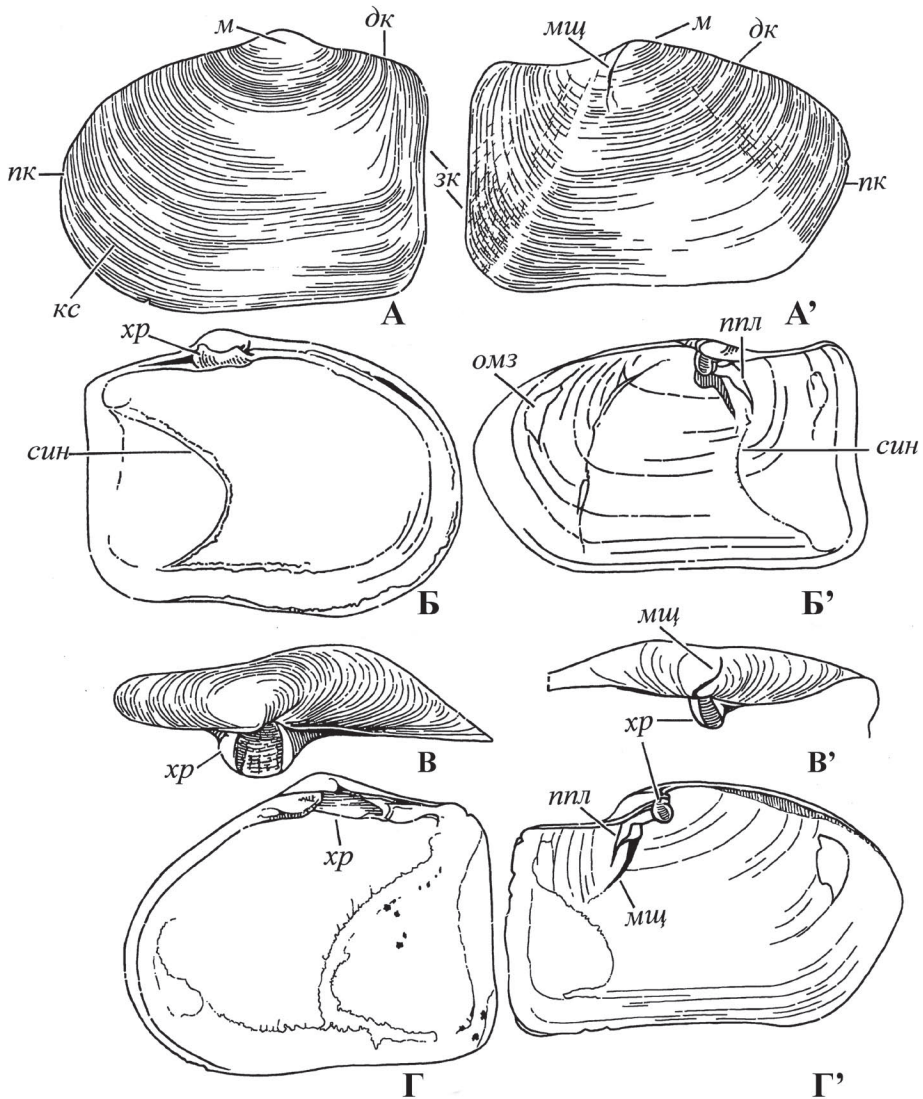


Рис. 1. Раковины *Mya truncata* (А–Г) (Белое море) и *Laternula elliptica* (А'–Г') (зал. Прюдс): А, А' – общий вид; Б, Г' – внутренняя поверхность левых створок; В, В' – вид хондрофора со стороны дорсального края; Г, Б' – внутренняя поверхность правых створок. Обозначения: нк – передний край раковины; зк – задний край; дк – дорсальный край; м – макушка; миц – макушечная (умбональная) щель; кс – концентрическая скульптура; скп – складки periostrакума; хр – хондрофор; нпл – поддерживающая пластинка; син – синус; омз – отпечаток мускула-замыкателя.

Fig. 1. Shells of *Mya truncata* (А–Г) (White Sea) and *Laternula elliptica* (А'–Г') (Prydz Bay): А, А' – general view; Б, Г' – internal view of left valves; В, В' – dorsal view on chondrophores; Г, Б' – internal view of right valves. Notes: нк – anterior margin; зк – posterior margin; дк – dorsal margin; м – umbo; миц – umbonal crack; кс – concentric sculpture; скп – periostracal wrinkles; хр – chondrophore; нпл – buttress; син – sinus; омз – trace of retractor muscle.

пластинкой, расположенной на внутренней поверхности створок вдоль умбональной щели (рис. 1Б–Г). Моллюск *S. anatinus*, отличающийся от видов рода *Mya* и рядом других структурных особенностей раковины, стал типовым видом рода *Laternula*. Для антарктического вида *Anatina elliptica* род *Laternula* впервые использован австралийским малакологом Ч. Хедли [Hedley, 1916].

L. elliptica – один из наиболее популярных антарктических видов в полевых и экспериментальных исследованиях различных направлений. Результаты работ, в которых в качестве объекта использована *L. elliptica*, изложены, по данным Web of Science, более чем в 240 статьях [Waller et al., 2017].

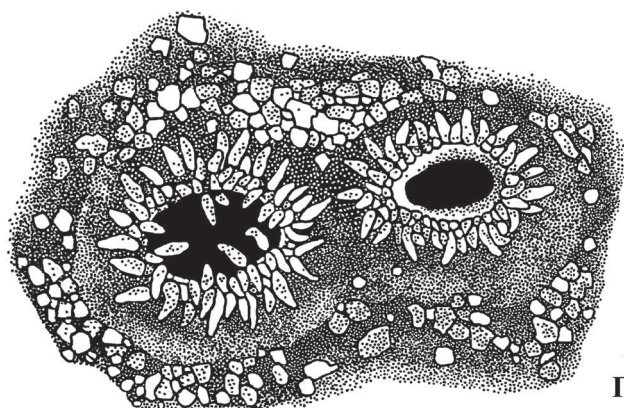
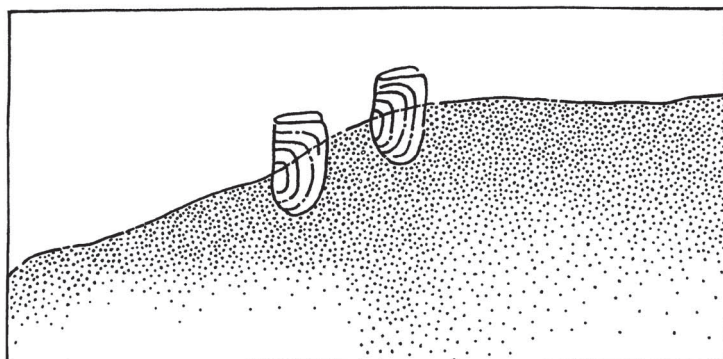
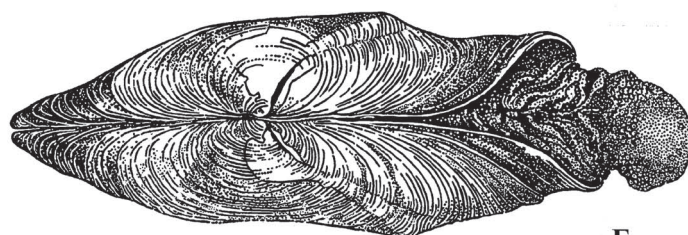
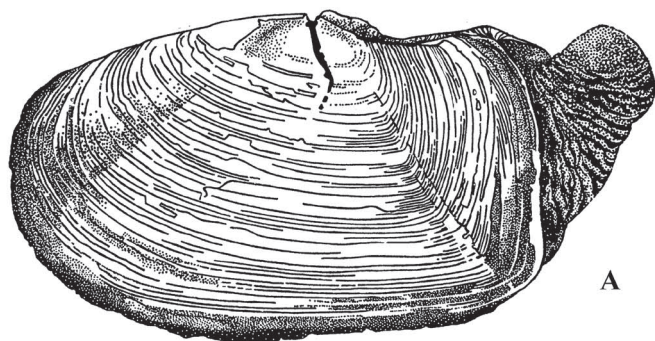
В российских сборах *L. elliptica* представлена большим числом неповрежденных особей и разноразмерных створок раковин [Егорова, 1982, 1989, 1991]. Ниже приводится описание этого вида и сведения по его биологии и экологии.

Семейство **Laternulidae** Hedley, 1818

Laternula elliptica (King, 1832)

Материал из сборов советских и российских экспедиций хранится в Зоологическом институте РАН (г. С.-Петербург). В зал. Приюс раковины *L. elliptica* обнаружены на 16 станциях из 77 (20.8%), осуществленных за время работы 52-й Российской антарктической экспедиции (РАЭ), и на 7 станциях из 84 (8.3%) – 54 РАЭ. Несмотря на существующее представление об этом виде, как о массовом, «живые» моллюски в количестве от одного до пяти экземпляров присутствовали на 17 станциях и только на трех – около 6–8 экз. (рис. 3). Как исключение можно рассматривать количественный сбор с глубины 4.5 м, содержащий 17 разновозрастных моллюсков и 24 створки. Собранный материал, по-видимому, не совсем отражает действительную картину, так как по результатам исследований *L. elliptica* доминирует в инфауне всех выполненных в зал. Приюс разрезов по биомассе [Сиренко и др., 2017], но значения биомассы не столь высоки, как это отмечается в некоторых литературных источниках. Моллюски обнаружены преимущественно на дне, покрытом заиленным песком с гравием, мелкими или крупными камнями, реже – на участках с глинистым илом, песком и камнями.

Распространение и глубины обитания. Распространена *L. elliptica* широко на континентальном шельфе Восточной Антарктиды, в западной Антарктике – это обычный вид около островов Петермана, Петра I и архипелага Палмера, вблизи островов моря Скотия (Южные Шетландские и Южные Оркнейские) [Егорова, 2017]. За пределами антарктического шельфа вид отмечен в районе островов Южная Георгия [David, 1934; Carcelles, 1953; Zelaya, 2005; Morley et al., 2010] и Южных Сандвичевых [Soot-Ryen, 1951; Dell, 1990], между островами Мэрион и Принц Эдуард [Branch et al., 1991], около о-ва Кергелен



[Smith, 1885; Thiele, 1912; Thiele, Jäeckel, 1931; Johnston, 1937; Powell, 1957; Troncoso et al., 2001] (рис. 4), на глубинах от 1 м [Troncoso et al., 2001] до 508 м [Dell, 1990; Narchi et al., 2002]. По другим данным, диапазон вертикального распространения шире – от 0 до 1100 м [Barnes et al., 2009], но основная масса моллюсков (до 75%) в некоторых районах встречается на глубинах не более 100 м [Waller et al., 2017].

Описание раковины. Раковина антарктической латернулы крупнее раковин других видов рода и более толстостенная, причем, как наблюдается, толщина стенок варьирует в зависимости от широты, на которой собраны исследуемые моллюски: чем южнее, тем раковина плотнее [Clark et al., 2010]. В сравнении с раковинами тропических латернул она такая же неравносторонняя – переднее поле имеет закругленные наружные очертания с небольшим зиянием, заднее – более короткое, спрямленное по наружному краю, с широким зиянием. При длине раковины, равной 80 мм, ширина зияния может достигать 30 мм. Крупный моллюск из моря Дейвиса (рис. 2А, Б) имел ширину зияния 34 мм при длине раковины 87 мм [Егорова, 1982]. Макушки невысокие, расширяющиеся к основанию, слабо выпуклые, с характерной косой щелью (рис. 1А', Г'), которая иногда зарастает снаружи, оставляя след на внутренней поверхности створок. У некоторых крупных экземпляров центральная часть раковины слабо вогнута (рис. 2Б). Концентрическая скульптура образована разноразмерными мягкими складками и плотно расположенными, довольно грубыми линиями нарастания. Поверхность перекрыта тонким периостракумом с косо расположенными эпидермальными морщинками.

Внутренняя поверхность створок атласно гладкая со слабым перламутровым блеском и следами наружной скульптуры в виде неглубоких, с мягкими очертаниями, борозд. Палиальный синус большой, глубокий (рис. 1Б', Г'). Следы мускулов-замыкателей маленькие, почти одинаковые по размерам, не всегда четко очерченные (рис. 1Б', Г'). Зубы на замочном крае отсутствуют, но хорошо развит внутренний лигамент, лежащий между двумя ложковидными по форме хондрофорами (рис. 1). Тонкая удлинненно-треугольная поддерживающая пластинка (рис. 1Б', Г') под небольшим углом отходит от хондрофора, сужаясь кнаружи и прикрепляясь к внутренней поверхности створки одной из граней.

Рис. 2. *Laternula elliptica*: А – раковина взрослого моллюска из моря Дейвиса, L=87 мм, вид сбоку; Б – вид с дорсальной стороны (по: Егорова [1982]); В – расположение пустых раковин *Laternula elliptica* в осыпающемся песчаном грунте на склоне подводного холма (по рисунку из полевого дневника Б.И. Сиренко, ЗИН РАН); Г – наружные отверстия вводного и выводного сифонов *Laternula elliptica* (King, 1832) на поверхности грунта.

Fig. 2. *Laternula elliptica*: А – shell of adult mollusc from the Davis Sea, L=87 mm, lateral view; Б – dorsal view (after: Егорова [1982]); В – empty shells of *Laternula elliptica* in friable sand on a slope of underwater hill (after sketch in the field journal of Dr. B.I. Sirenko, Zool. Inst. RAS); Г – external openings of inhalant and exhalant siphons of *Laternula elliptica* on surface of bottom deposits.

Мощный мускулистый сифон образован сросшимися стенками вводного и выводного каналов, наружные отверстия которых окружены короткими чувствительными щупальцами разных размеров (рис. 2Г). Длина сифона в вытянутом состоянии может быть равна длине раковины или несколько превышать ее. При сокращении он не втягивается полностью между створками (рис. 2А, 3А, С, Е).

Размеры (Н×L, где Н – высота раковины, L – длина): 52 РАЭ, гл. 3–5 м, сбор с поверхности грунта: 17.0×27.0, 23×29.0, 26.8×33.9, 42.0×65.3, 48.7×77.8, 55.5×87.7 (max.); гл. 4.5 м – размеры 17 экз. от 15.9×21.0 до 33.2×49.8 мм.



Образ жизни и функциональная морфология

L. elliptica – один из массовых, но трудно доступных для сбора видов, так как часто зарывается в грунт. Может закапываться на глубину от 5 до 40 см [Wägele, Brito, 1990], иногда до 50 см [Hardy, 1972; Zamorano et al., 1986].

При зарывающемся образе жизни *L. elliptica*, при закапывании и при обратном движении моллюска из грунта к его поверхности, должна возникать значительная нагрузка на замочный край раковины. Способность к «выкапыванию», хотя и медленному, обнаружена не только у ювенильных, но и у взрослых особей *L. elliptica*, в отличие от многих других видов этого рода [Zamorano et al., 1986; Peck et al., 2004]. Вероятно, передвижение в грунте, требующее определенных усилий, может приводить к развитию структурных элементов, способствующих укреплению раковины (рис. 5). Иногда в области хондрофора обнаруживаются дополнительные поддерживающие пластинки (рис. 5А, В). Дополнительная пластинка всей плоскостью может срастаться с внутренней поверхностью створки, прикрывая макушечную щель (рис. 5А). Причины и возможные пути возникновения сложной структуры замочного аппарата были проанализированы на примере *Laternula spengleri* (Gmelin, 1791) из района Филиппинских островов [Savazzi, 1990].

Тонкие края раковин *L. elliptica* могут обламываться при перемещении моллюска в грунте. Иногда вдоль задне-дорсального края или края сифонального зияния появляются утолщенные участки (рис. 5Б), возникающие, возможно, при реставрации повреждённой раковины подобно случаям их восстановления после разрушения движущимися айсбергами [Checa, 1993; Lomovasky et al., 2005; Clark et al., 2010]. Отмечается высокая степень пластичности и более высокая скорость восстановления раковины у моллюсков из высоких южных широт по сравнению с обитателями более северных районов [Clark et al., 2010].

Рис. 3. Фотографии *Laternula elliptica*, сделанные около станции «Прогресс», Восточная Антарктида. *L. elliptica* на морском дне с мелкими камнями или гравием, глубина 27 м (А); несколько сифональных отверстий *L. elliptica* над поверхностью мягких осадков вокруг голотурии *Staurocucumis turqueti*, глубина 27 м (В); раковина *L. elliptica* (длина около 110 мм) на снегу около майны сразу после извлечения из воды (С); пустые раковины *L. elliptica* на морском дне, глубина 56 м (D); раковина *L. elliptica* (вид с дорсального края) на мягких осадках с камнями, покрытыми известковыми водорослями, глубина 30 м (Е); пара сифональных отверстий *L. elliptica* на поверхности мягких осадков, глубина 27 м (F). Фотографии О. Савинкина (А, В, D–F) и В. Потина (С).

Fig. 3. Photographs of *Laternula elliptica* taken near «Progress» Research Station (East Antarctica). Soft-shelled clam *L. elliptica* on sea bottom with small stowns or gravel, depth 27 m (A); several open siphons of *L. elliptica* above soft bottom sediments around holothurian *Staurocucumis turqueti*, depth 27 m (B); a shell of *L. elliptica* (length about 110 mm) on snow near a dive hole just after dragging out of water (C); empty shells of *L. elliptica* on seafloor, depth 56 m (D); a shell of *Laternula elliptica* (dorsal view) on soft deposits among stones, covering by *Lithothamnion*, depth 30 m (E); pair of siphonal opening of *L. elliptica* on surface of soft sediments, depth 27 m (F). Photographs are taken by O. Savinkin (A, B, D–F) and V. Potin (C).

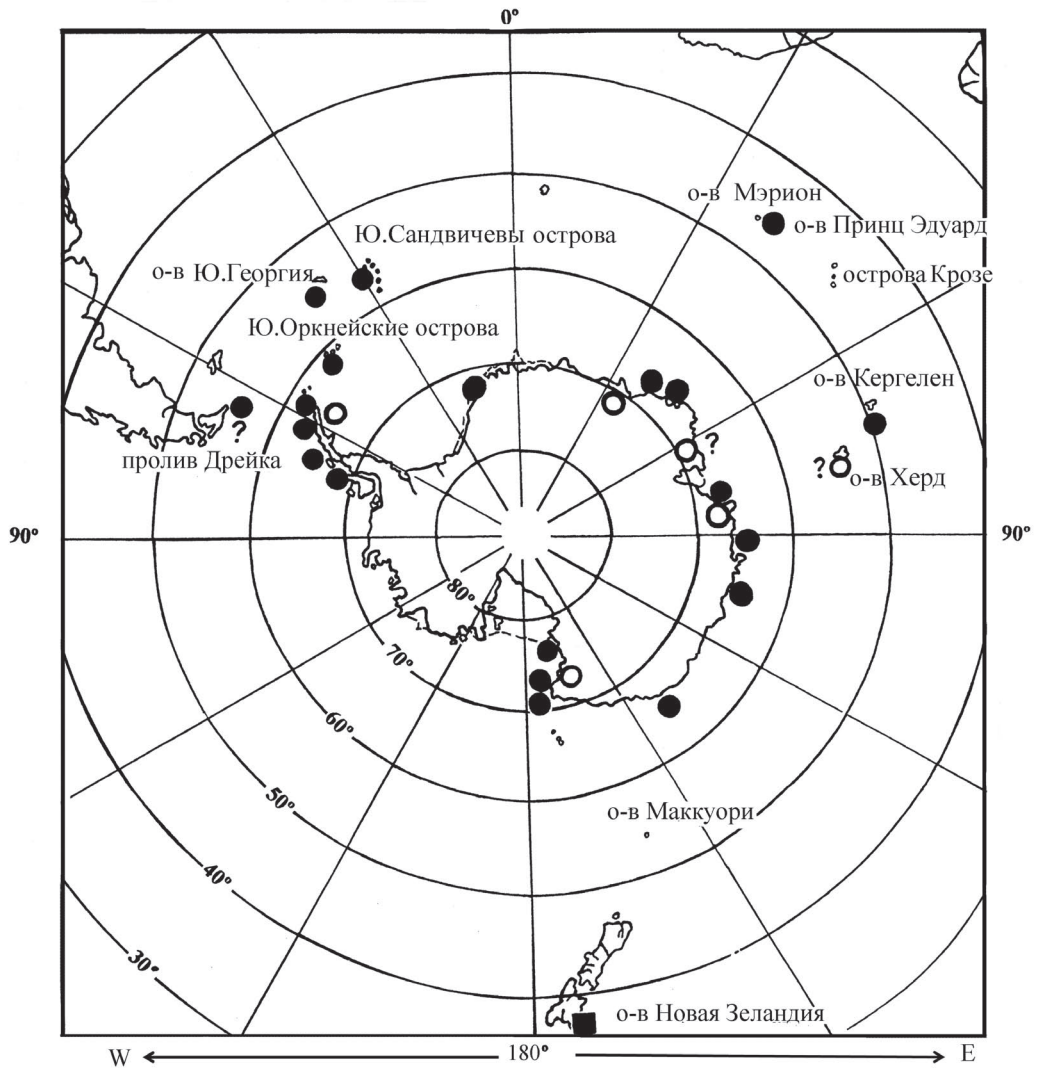


Рис. 4. Географическая локализация современных (●) и фоссильных (○) находок *Laternula elliptica* в Антарктике; (■) – локализация находки фоссильной раковины *Laternula synthetica* в Новой Зеландии.

Fig. 4. Geographical localization of the Recent (●) and fossil (○) records of *Laternula elliptica* in Antarctica; (■) – record of a fossil shell of *Laternula synthetica* in New Zealand.

Раковины латернул располагаются в мягком грунте вертикально или почти вертикально [Prezant, 1998]. При водолазных работах в зал. Прюдс на песчаных буграх были обнаружены наполовину выступающие из грунта пустые раковины *L. elliptica*, состоящие из двух неповрежденных и неподвижно скрепленных створок (рис. 2В). Подобный характер ориентации отмечен и для субфоссильных

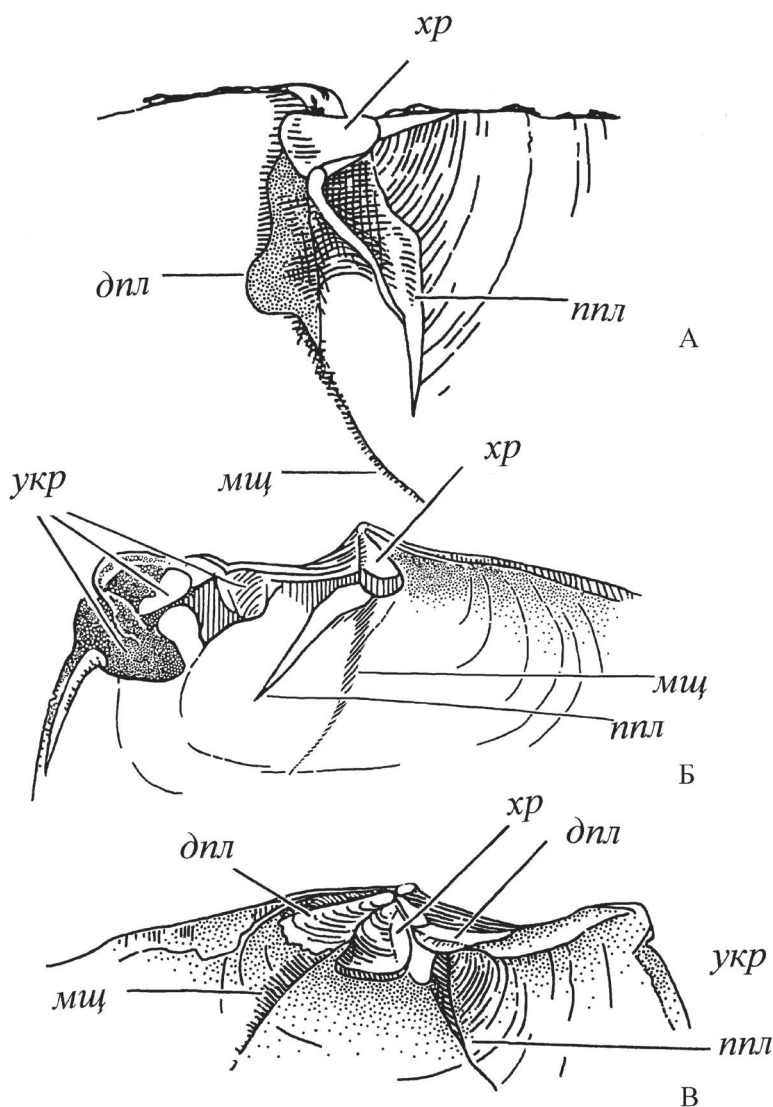


Рис. 5. Дополнительные структуры, служащие укреплению замочного края и раковины у *Laternula elliptica*: **А** – дополнительная поддерживающая пластинка прикрывает макушечную щель; **Б** – утолщение ранее поврежденного края раковины; **В** – пример возникновения двух поддерживающих пластинок. Обозначения: *миц* – макушечная щель; *хр* – хондрофор; *нпл* – поддерживающая пластинка; *дпл* – дополнительные пластинки; *укр* – утолщения задне-дорсального края и края сифонального зияния.

Fig. 5. Additional structures serving for consolidation of hinge margin and for restoration of shell edge in *Laternula elliptica*: **A** – the umbonal crack covered by additional buttress; **Б** – thickening of damaged edge; **В** – appearance of two supporting plates. Notes: *миц* – umbonal crack; *хр* – chondrophore; *нпл* – buttress; *дпл* – additional supporting plate; *укр* – thickening of posterior-dorsal margin.

раковин в голоценовых отложениях района б. Святой Марты на о-ве Джеймса Росса (Антарктический полуостров) [Ingólfson et al., 1992]. Несколько иная ориентация «замковой частью вверх» [Егоров, 2010] наблюдалась в отложениях голоценового времени, перекрывающих озерные террасы в оазисе Вестфолль (Земля Принцессы Елизаветы, зал. Прюдс), что, возможно, связано с их переотложением в связи с неоднократными колебаниями уровня океана.

Размножение, развитие и рост

L. elliptica, как и другие представители семейства Laternulidae, гермафродит [Morton, 1973; Powell et al., 2001]. Семенники расположены в вентральной части раковины, яичники – в дорсальной. Полевые и лабораторные исследования позволили опровергнуть ранее высказанное предположение [Burne, 1920] о том, что *L. elliptica* вынашивает молодь в жаберной полости. В настоящее время установлено, что латернула выметывает яйца в воду. Время выметывания яиц зависит от географического положения района обитания и совпадает с периодом массового цветения фитопланктона [Pearse et al., 1985; Bosch, Pearse, 1988; Ahn et al., 2003; Kang et al., 2009]. В районе о-ва Короля Георга (62°02' ю.ш., 58°21' з.д.) основная масса яиц попадает в воду в декабре–феврале [Urban, Mercuri, 1998; Ahn et al., 2003; Kang et al., 2009]. В прол. Мак-Мердо (море Росса), расположенном южнее (77°50' ю.ш., 165°00' в.д.), выметывание происходит, главным образом, с конца марта по начало апреля и в воде от одной особи оказывается до 200 крупных яиц [Pearse et al., 1986; Bosch, Pearse, 1988]. Развитие трохофорной личинки происходит внутри яйцевой капсулы [Arntz et al., 1994; Ansell, Harvey, 1997]. Личинка лецитотрофная [Berkman et al., 1991]: питается желтком в течение нескольких месяцев до вылупления. Предполагалось, что после завершения метаморфоза вылупившиеся ювенилы оседают на дно [Brey, Mackensen, 1997; Powell et al., 2001]. Вопрос о возможном существовании короткой пелагической стадии и характере питания личинки долгое время оставался открытым, хотя присутствие в водном столбе инкапсулированных личинок в массе наблюдали в прол. Мак-Мердо. Существование в онтогенезе латернулы планктонной личиночной стадии в течение нескольких недель нашло подтверждение в ряде работ [Berkman et al., 1991; Ansell, Harvey, 1997; Poulin et al., 2001; Beu, 2012], в которых оно оценивается как экономичное приспособление к окружающим условиям с недостаточными пищевыми ресурсами и как возможность освоения новых участков морского дна. Но возможности к распространению у планктонных лецитотрофных личинок более ограничены по сравнению с планктотрофными личинками, находящимися в толще воды более длительное время [Beu, 2012].

Скорость развития ювенилов *L. elliptica* низка. Наблюдения в лабораторных условиях [Peck et al., 2007] показали, что личинки были способны оставаться в яйцевых капсулах, не вылупляясь, в течение 18 месяцев, хотя любое

прикосновение могло привести к их освобождению от капсулярных оболочек. В целом же почти во всех исследованных случаях на завершение оогенеза требовалось около года.

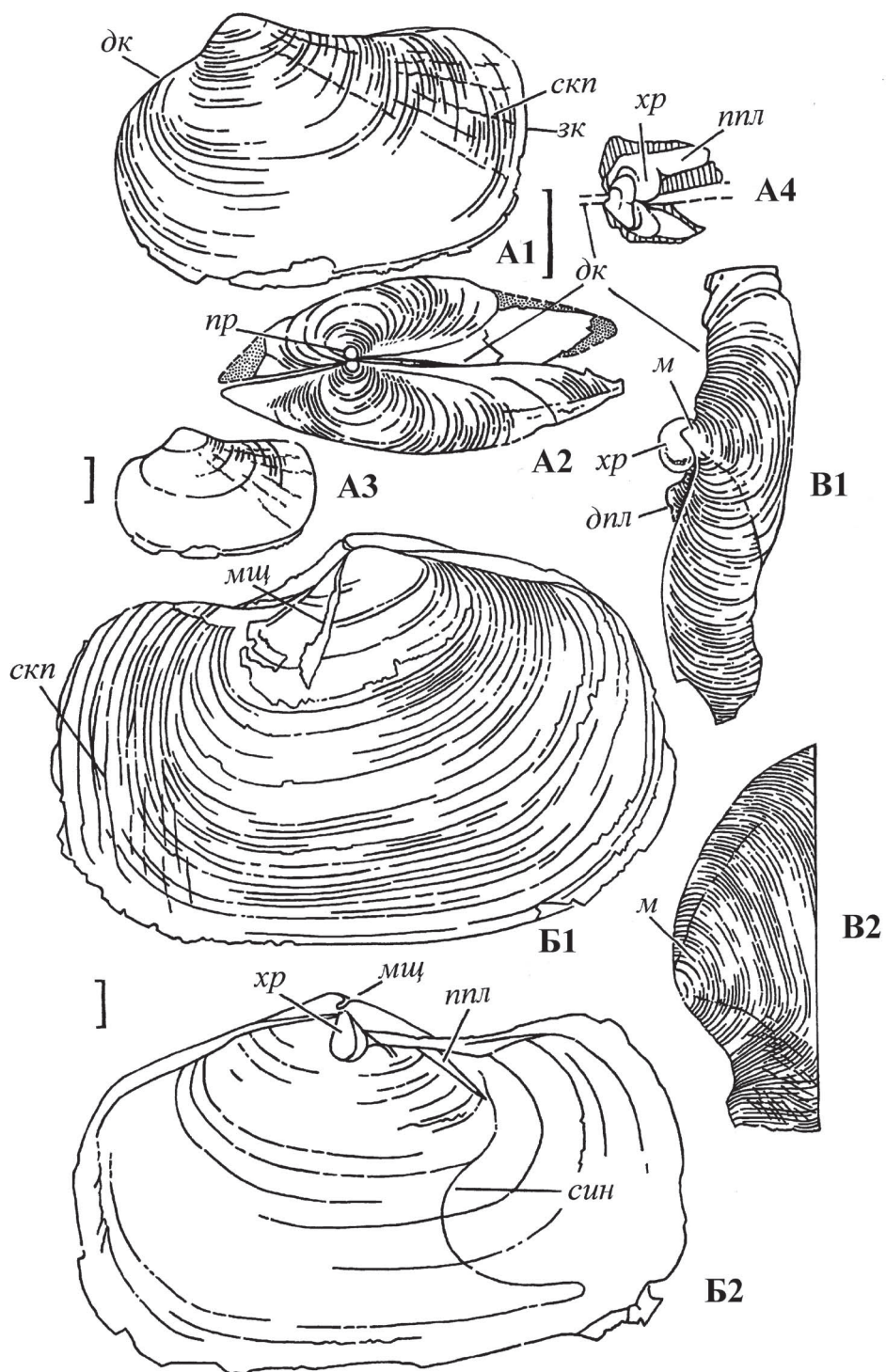
Растёт *L. elliptica* также медленно. В возрасте 12–13 лет раковина достигает в длину 90 мм [Ralph, Maxwell, 1977]. Максимальные размеры (до 120 мм) отмечены для возраста около 36 лет [Berkman et al., 1991; Ahn, 1993, 1994; Urban, Mercuri, 1998; Philipp et al., 2005]. Длина еще более крупной раковины, обнаруженной в фоссильных отложениях на о-ве Кокберна (Антарктический полуостров), была равна 150 мм [Soot-Ryen, 1952].

Используя возрастные изменения микроструктуры раковины *L. elliptica* с помощью флуоресцентного маркера было установлено, что скорость роста внутреннего перламутрового слоя раковины низка [Sato-Okoshi, Okoshi, 2008]. Это, по мнению исследователей, и определяет довольно низкую скорость роста моллюска. Антарктическая латернула крупнее своих тепловодных сородичей. Максимальные размеры для широко распространенной в Индийском океане *Laternula anatina* (L., 1758) отмечены у берегов Австралии (до 75 мм) и около Японии (около 70 мм).

Возрастная изменчивость

В материалах РАЭ из зал. Прюдс обнаружены две раковины небольших размеров с длиной 3.7 и 4.4 мм, идентифицированные нами как *L. elliptica*. От взрослых они отличаются пропорциями – заднее поле длиннее переднего. Задняя часть раковины отмечена тончайшими радиальными складочками периостракума (рис. 6A1, A3), характерными для ювенильных моллюсков этого вида. Замок, хотя еще не совсем оформленный, типичен для латернулы: при большом увеличении чётко просматривается хондрофор с лежащим в нём лигаментом и поддерживающая пластинка (рис. 6A4). Макушки, при боковом ракурсе, низкие и округлые с широким основанием, как у раковин взрослых моллюсков. Сверху же, со стороны дорсального края, видно, что они сужаются и заостряются к вершине, загнутой к дорсальному краю и заканчивающейся микроскопическим продиссоконхом в виде блестящего шарика (рис. 6A2). Продиссоконх, по-видимому, исчезает по мере роста из-за трения раковины о грунт при закапывании. Макушки с заострённой вершиной обнаруживаются и у некоторых взрослых моллюсков (рис. 6B1), хотя сбоку они представляются низкими и округлыми (рис. 6B2).

L. elliptica широко используется в полевых, стационарных исследованиях и экспериментальных работах разных направлений. Она нередко служит модельным объектом при изучении сезонной динамики донных поселений и их энергетического бюджета. По некоторым данным, *L. elliptica* в течение долгой полярной зимы может сохранять почти неизменной, с незначительным уменьшением, массу тела, несмотря на сокращение пищевых ресурсов и голодание в течение четырех



зимних месяцев [Brockington, 2001; Momo et al., 2002]. Наблюдения за сезонными изменениями физиологического состояния моллюсков в районе Южно-Шетландских островов в период с марта по август показали значительные потери в весе мышечных тканей и пищеварительных желез, но в то же время отмечается увеличение массы гонад [Ahn et al., 2003]. Эти два процесса, по-видимому, уравновешивают друг друга и делают потери в весе не столь заметными. Допускают также, что в зимнее время источник пищи не истощается полностью: диатомовые водоросли вместе с другими частичками органического происхождения, фекалиями и псевдофекалиями, покрывающими морское дно в значительном количестве, могут снова попадать во взвесь в результате волнового движения и, что вполне допустимо, могут отфильтровываться моллюсками [Ahn, 1993, 1994; Urban, Mercuri, 1998].

Взаимоотношения с окружающей средой

Взаимоотношения *L. elliptica* с окружающей средой неоднозначны и характеризуются не только особенностями трофики, но и большим разнообразием связей, возникающих внутри локальных поселений. Несмотря на зарывающийся образ жизни (рис. 3В), латернула нередко становится жертвой подвижных хищников. Чаще всего это те моллюски, которые оказываются на поверхности дна из-за айсбергов, «вспахивающих» грунт во время движения [Moreno et al., 1982; Philipp et al., 2011; Harper et al., 2012]. Легко доступными для хищников могут быть сифоны, торчащие над поверхностью дна в то время, когда сам моллюск ещё не зарылся в грунт достаточно глубоко (рис. 3F). Сифоны *L. elliptica* нередко находят в желудках нототениевых рыб, в частности, *Notothenia rossii* Richardson, 1844 [Moreno, Bahamonde, 1975], *N. coriiceps neglecta* Nybelin, 1951 [Moreno, Bahamonde, 1975; Linkowski et al., 1983], *Trematomus bernacchii* (Boulenger, 1902) [Zamorano et al., 1986; Kiest, 1993] и *Gobionotothen gibberifrons* (Lönnberg, 1905) [Moreno,

Рис. 6. Ювенильные раковины *Laternula elliptica*: **A1**, **A3** – левые створки, внешний вид, $H \times L = 3.0 \times 4.4$ мм; **A2** – вид со стороны дорсального края на сдвоенные створки, образующие по заднему краю зияние; **A4** – замок, соединяющий фрагменты разрушенных створок (штриховка); **B1** – правая створка, внешний вид, $H \times L = 8.5 \times 14.0$ мм; **B2** – внутренняя поверхность правой створки. Фрагменты раковины взрослого моллюска ($L = 69.7$ мм): **B1** – вид со стороны дорсального края; **B2** – фрагмент правой створки, вид сбоку. Обозначения: *зк* – задний край; *дк* – дорсальный край; *скп* – складки periostracuma; *м* – макушка; *миц* – макушечная щель; *пр* – продиссоконх; *хр* – хондрофор; *нпл* – поддерживающая пластинка; *дпл* – дополнительная пластинка; *син* – синус.

Fig. 6. Juvenile shells of *Laternula elliptica*: **A1**, **A3** – left valves, external view, $H \times L = 3.0 \times 4.4$ mm; **A2** – paired valves, dorsal view, showing gape through which the siphon project; **A4** – hinge with chondrophore and buttress, internal view; **B1** – right valve, external view, $H \times L = 8.5 \times 14.0$ mm; **B2** – right valve, internal view. Adult shell ($L = 69.7$ mm): **B1** – fragment of right valve, dorsal view; **B2** – fragment of right valve, lateral view on umbo. Notes: *зк* – posterior margin; *дк* – dorsal margin; *скп* – periostracal wrinkles; *м* – umbo; *миц* – umbonal crack; *пр* – prodissococonch; *хр* – chondrophore; *нпл* – buttress; *дпл* – additional supporting plate; *син* – sinus.

Osorio, 1977; Casaux, Barrera-Oro, 2013]. В желудках *N. coriiceps neglecta* крупные сифоны *L. elliptica* иногда присутствуют в небольшом количестве, но по весу они составляют значительную часть пищевого комка [Linkowski et al., 1983]. В рационе морской звезды *Odontaster validus* Koehler, 1906 латернула может занимать до 12.3% от общего объема беспозвоночных, использованных в пищу [Dayton et al., 1974]. Среди врагов называют и морскую звезду *Cryptasterias turqueti* (Koehler, 1906). Немертину *Parbolasia corrugatus* (McIntosh, 1876), брюхоногого моллюска *Neobuccinum eatoni* (Smith, 1875) и амфипод относят к некрофагам, поедающим остатки жертв после активных хищников [Arnaud, 1970]. Пустые раковины латернулы, скапливающиеся на поверхности дна (рис. 3D), нередко служат убежищем для молоди рыб [Moreno et al., 1982].

Плотность поселений

Зарывающийся образ жизни нередко делает *L. elliptica* трудно доступной для водолазных сборов. По многочисленным наблюдениям, живые латернулы редко встречаются на поверхности грунта, хотя дно иногда бывает усеяно пустыми раковинами [Hedley, 1911], что характерно и для зал. Прюдс (устные сообщения Б.И.Сиренко и С.Ю. Гагаева). По этой причине не так легко оценить реальную плотность поселений моллюска, но, судя по литературным данным, в поселениях этого вида плотность может быть довольно высокой – до 87 экз./м² (Южно-Шетландские острова) [Ahn, 1994] или около 65 экз./м² у берегов архипелага Палмера [Zamorano et al., 1986]. Поселения с плотностью до 50 экз./м² обнаружены в районе Южно-Оркнейских островов [Everson, White, 1969; Ralph, Maxwell, 1977]. Максимальные значения плотности поселения от 250 [Philipp et al., 2011] до 300 экз./м² [Mercuri et al., 1998] отмечены около о-ва Короля Георга (Южно-Шетландские острова).

В открытой части зал. Прюдс [Сиренко и др., 2017] на глубине 17 м на дне с толстым слоем заиленного песка с гравием и камнями максимальные значения плотности поселения достигали 40 экз./м², но в среднем по сообществу – около 23±7 экз./м². На участке, расположенном на глубине около 7 м, со скалистым дном, покрытым слабо заиленным крупным песком с мелкими и крупными камнями, плотность поселения этих моллюсков оказалась невысокой (4±2 экз./м²), но из-за крупных размеров особей биомасса составляла около 98±56 г/м². Самые большие значения биомассы (378.5±203.2 г/м²) обнаружены на глубине 17–18 м на дне, которое было перекрыто крупным песком с наилком и камнями разной величины.

Исследования вблизи Южно-Шетландских островов позволили установить, что численность *L. elliptica* увеличивается на глубинах свыше 30 м [Barrera-Oro, Casaux, 1990]. Массовые скопления этих двустворок характеризуются иногда высокими значениями биомасс – от 2–3 кг/м² [Hardy, 1972] до 5 [Грузов и др., 1967; Arnaud, 1985; Mercuri et al., 1998] и 9 кг/м² [Ahn, 1994].

Во многих работах отмечается высокая чувствительность *L. elliptica* к повышению температуры окружающей среды, что позволяет рассматривать этого моллюска как маркер климатических флуктуаций не только в прошлом, но и в настоящем. В экспериментальных условиях *L. elliptica* может выживать при температуре 9–10°C, но около 50% особей теряют способность зарываться уже при температуре 2–3°C [Peck et al., 2004; Morley et al., 2009]. С другой стороны при температуре около 0°C «вырыться» из грунта за 24 часа может до 90% находящихся в эксперименте особей, в то время как при температуре около 5°C ни один моллюск не выбирается из грунта [Peck et al., 2004]. В районе Антарктического полуострова повышение температуры воздуха на 3°C, сопровождающееся увеличением температуры поверхностных вод на 1°C, наблюдается с 50-х годов прошлого столетия [Meredith, King, 2005]. Развитие глобального потепления вызывало тревогу в связи с предполагаемым ростом смертности и численным сокращением популяции *L. elliptica*. Однако существующие наблюдения свидетельствуют о температурной толерантности этого вида: у берегов о-ва Южная Георгия (54°39'45" ю.ш., 36°11'45" з.д.) *L. elliptica* обитает в условиях с температурой на 2–3°C выше температуры, типичной для антарктического шельфа [Barnes et al., 2006]. В районе о-ва Джеймса Росса (64°10' ю.ш., 57°45' з.д.) моллюски обнаружены на литорали: при температуре воздуха около +10°C в грунте она доходила до +7.5°C [Waller et al., 2017].

Зафиксированные изменения размеров раковин и скорости индивидуального роста *L. elliptica* в зал. Максвелл (о-в Короля Георга) исследователи склонны рассматривать как свидетельство потепления в западной части Антарктического полуострова [Meredith, King, 2005; Brey et al., 2011]. В сокращении объема пищи, связанном с уменьшением летней продукции фитопланктона, видят одну из причин уменьшения средних размеров раковины *L. elliptica* от 100 мм в шестидесятые годы двадцатого столетия до 83 мм к двухтысячным годам.

Возможные исторические пути появления вида рода *Laternula* в Антарктике

Доступные в настоящее время материалы по палеоистории рода *Laternula* не позволяют убедительно реконструировать время и пути появления в Антарктике единственного вида крупного двустворчатого моллюска из этого рода. Около 20 видов [Huber, 2010] *Laternula* обитают в современном Индийском океане и сопредельных районах с умеренными, субтропическими и тропическими условиями.

Значительная часть современных представлений об исторических путях распространения в Южном полушарии растительных и животных организмов основывается на процессах, связанных с тектоникой плит и распадом суперконтинента Гондвана на континентальные блоки. Отделение Австралийского блока от Антарктиды, начавшееся в юре и продолжавшееся до конца эоцена [Zinsmeister, 1987] признается одним из наиболее важных моментов в истории гондванских видов.

Гондванские связи прослеживаются во многих фоссильных и современных группах животных и растений [Macellari, 1987; Zhang et al., 1999; Halder, 2000; Goldberg et al., 2008; Beu, 2009; Friedman et al., 2013; Graf et al., 2015; Mennes et al., 2015; Pirie et al., 2015]. Совпадения в географическом распространении некоторых видов животных и растений позволяют обнаружить исторические связи между отдельными группами и меняющимися во времени событиями палеогеографии, стимулируя разработку количественных методов для изучения коэволюции между организмами и средой их обитания [Rosen, 1978].

Гондванское происхождение признается и для видов рода *Laternula*. Молекулярно-генетический анализ, легший в основу этой концепции и позволивший доказать сестринские связи между антарктическим видом и видами рода *Laternula* из нескольких районов Австралии и современной Индо-Пацифики, по мнению исследователей [Taylor et al., 2018], дает основания предполагать, что *L. elliptica* могла остаться изолированной у берегов Антарктиды в условиях, сохранявших некоторое время тепловодный характер после окончательного разрыва мелководных связей с Тасманией и Австралией. Углубление и расширение Тасманийского пролива сопровождалось резким падением температуры около 38 млн лет назад [Kennett, 1980]. В олигоцене или несколько позднее (на границе с миоценом) изоляция южного района и его биоты усилилась с окончательным открытием прол. Дрейка и становлением Антарктического циркумполярного течения [Barker, Burrett, 1977; Zinsmeister, 1979, 1987; Scher et al., 2015], хотя существует мнение, что трудно указать точное время, когда Полярная фронтальная зона сформировалась окончательно и также трудно определить характер её воздействия на морскую фауну [Crame, 1999]. Полагают, что оставшиеся на австралийском шельфе представители рода *Laternula* могли постепенно приспосабливаться к меняющимся условиям существования по мере смещения континента в низкие широты с более высокими температурами.

До сих пор остаются без ответа вопросы когда, откуда и какими путями вид, принадлежащий индо-пацифическому роду *Laternula*, появился в современной холодноводной Антарктике. Ископаемые латернулы отсутствуют в морских отложениях Тасмании и Австралии, хотя в толще плиоценовых осадков мелководного и холодноводного залива эстуарного типа в Южной Австралии найдены отпечатки раковин, определенные в полевых условиях как *Laternula* sp. [Pufahl et al., 2004]. Современный австралийский вид *L. recta* (Reeve, 1863), обитающий в переменных термальных условиях на юге Австралии (38° ю.ш.), где температура воды меняется в течении года от 10°C до 23°C [Morley et al., 2009], отмечен среди раковин *L. elliptica* из голоценовых морских осадков оазиса Вестфолль (Восточная Антарктида) [Lan Xiu, 1985]. Обе находки пока не получили подтверждения в более поздних работах.

Двустворчатый моллюск, не отличающийся по раковинным признакам от современной *L. elliptica*, найден в позднеплиоценовых осадках к северо-востоку

от о-ва Херд (53°01' ю.ш., 73°25' в.д.) среди множества створок раковин *Ausrochlamys heardensis* (Fleming, 1957) [Quilty et al., 2004].

Возраст раковин рода *Laternula* из древних морских отложений антарктического континента в основном определяется поздним кайнозоем, когда гондванские континентальные блоки и острова уже занимали современное положение. Многочисленные находки фоссильных раковин *L. elliptica* известны из ряда районов, свободных от ледового покрова и расположенных вдоль побережья Антарктиды над уровнем моря в виде «оазисов» (рис. 4). Морские осадки, формирующие их поверхность, свидетельствуют о неоднократных изменениях климата и колебаниях уровня океана [Короткевич, 1971; Pickard, 1985; Pickard et al., 1988; Ingólfsson et al., 1992; Zwartz et al., 1998]. Фоссильные раковины латернул из антарктических находок не обнаруживают структурных отличий от раковин современного вида *L. elliptica*. Раковины этого вида найдены в раннеплиоценовых и плейстоценовых слоях в районе Антарктического полуострова на о-ве Кокберна (64°13' ю.ш., 56°52' з.д.) и в северо-западной части о-ва Джеймса Росса (64°15' ю.ш., 57°30' з.д.) [Henning, 1911; Soot-Ryen, 1952; Ingólfsson et al., 1992; Jonkers, 1998; Jonkers et al., 2002; Beu, Taviani, 2014]. Единственное отличие от современной *L. elliptica* – это значительно более крупные размеры [Soot-Ryen, 1952]. В северо-восточной части о-ва Джеймса Росса хорошо сохранившиеся раковины двустворчатых моллюсков, идентифицированные как *L. elliptica*, найдены в раннеголоценовых ледниковоморских отложениях [Ingólfsson et al., 1992]. Раковины этого вида и их фрагменты из береговых отложений зал. Лютцов-Хольм (море Рисер-Ларсена – 69°20' ю.ш., 39°30' в.д.) принадлежат двум возрастным группам: находки одной из них приурочены к плейстоценовым осадочным породам, находки другой – к морским осадкам голоценового времени [Igarashi et al., 1995]. Возраст фоссильных раковин иногда пересматривается и уточняется в более поздних работах.

В морских отложениях оазиса Вестфолль (Восточная Антарктида) *L. elliptica* – один из самых часто встречающихся двустворчатых моллюсков [Quilty et al., 1916; Egorova, 2016]. О многочисленности этих моллюсков свидетельствует и название одного из озер – оз. Латернула (Laternula Lake), данное ему австралийскими учеными. Раковины этого вида во многих районах оазиса обнаружены в голоценовых морских осадках [Lan Xiu, 1985; Pickard, 1985], хотя известны редкие находки из более ранних слоев. Возраст морских отложений Долины Марин (Sørsdal Formation – около 68°38' ю.ш., 78°00' в.д.), в которых раковины *L. elliptica* довольно обычны, оценен по диатомовым водорослям ранним плиоценом [Quilty et al., 2016]. Температура морской среды в этот период, определенная на основании данных по содержанию изотопов кислорода, была положительной и составляла 4–7.5°C.

Раннеплейстоценовые осадочные породы из формации Скэллоп Хилл в прол. Мак-Мердо (78°11' ю.ш., 166°58' в.д.) [Beu, Taviani, 2014] и позднеплейстоценовые в долине Тейлора (Земля Виктории, море Росса) [Speden, 1962]

содержат раковины, определённые как *Anatina* sp. (? = *L. elliptica*). Находят основания считать, что в конце четвертичного периода *L. elliptica* уже имела циркум-антарктическое распространение [Pickard, 1985].

Среди палеогеновых макрофоссилий в материалах колонки, полученной в результате бурения в районе Земли Виктории, обнаружен фрагмент тонкой и хрупкой раковины (длина 24 мм) со слабыми линиями нарастания [Taviani, Beu, 2001]. Находка с сомнением была атрибутирована как *Laternula* sp. Фоссильные раковины антарктических латернул известны преимущественно из плейстоценовых отложений и их доплейстоценовая история, как считают, не имеет ясности [Berckmann et al., 1998].

Мезозойские отложения, содержащие раковины фоссильных моллюсков, присутствуют только в Западной Антарктиде на восточных побережьях о-ва Александра, Антарктического полуострова и о-ва Южная Георгия [Crame, 1987], но среди обнаруженных там двустворок нет ни одной, принадлежащей роду *Laternula*.

Представители рода *Laternula* отсутствуют, за одним исключением, и среди известных фоссильных моллюсков Новой Зеландии, которая оказалась изолированной от других гондванских блоков еще до конца мела [Zinsmeister, 1979, 1987]. Несмотря на изоляцию, Новая Зеландия продолжала оставаться в пределах мелководной Уэдделлианской провинции и сохраняла фаунистические связи с южной частью Южной Америки, западной Антарктикой и восточной Австралией с конца мела до эоцена [Zinsmeister, 1979]. Исследования ископаемых малакофаун Южной Америки и Новой Зеландии позволили выявить возможные случаи фаунистического обмена между этими районами [Beu et al., 1997; Crame, 1999; Casadio et al., 2010]: в позднем олигоцене – раннем миоцене на миграционных путях к берегам Патагонии преобладали новозеландские таксоны. В позднем миоцене–плиоцене и в плейстоцене в расселении моллюсков доминировало направление от Патагонии к берегам Новой Зеландии. Формирование циркумантарктического течения могло создать в высоких широтах Южного полушария дополнительные благоприятные условия для расселения организмов, особенно имеющих планктонную личинку [Crame, 1999]. Единственный вид рода *Laternula synthetica* Marwick, 1948 [Marwick, 1948] был описан из плиоценовых отложений Новой Зеландии (Окленд) (5.3–3.6 млн лет назад). Раковина воссоздана из отдельных фрагментов. По мнению специалиста из Британского музея, она очень похожа на раковину *L. elliptica* [Beu, Maxwell, 1990]. Но позднее этот вид стали предположительно синонимизировать с видом *Laternula laterna* (Lamarck, 1818) [Beu et al., 2004], обитающим в настоящее время на севере Тасмании и у северо-западного побережья Австралии. В более современных исследованиях отмечается, что *L. synthetica* обнаруживает большее сходство с юго-восточным австралийским видом *Laternula gracilis* (Reeve, 1860) и преимущественно восточно-тасманийской латернулой *Laternula tasmanica* (Reeve, 1863) [Taylor et al., 2018].

Перераспределение гондванских блоков в кайнозое сопровождалось несколькими периодами резкого падения температуры (около 38 млн лет, 14–10 млн лет, около 4 млн лет назад) [Zinsmeister, 1982; Clarke, Crame, 1989], чередующихся с периодами потепления. Предполагают, что потепление в позднем палеоцене – раннем эоцене должно было оказать стрессовое влияние на состав и распределение морских фаун Австралии и Новой Зеландии и привести к замещению почти всех умеренных таксонов тепловодными видами из Индо-Пацифики [Zinsmeister, 1982]. Одна из гипотез, основанная на изотопных данных, допускает, что до сильного глобального похолодания в среднем миоцене (около 14 млн лет) [Zachos et al., 1994] в северной части Индийского океана существовала теплая и соленая водная масса, которая способствовала переносу тепла в Южный океан [Woodruff, Savin, 1989; Flower, Kennett, 1994; Ramsay et al., 1998; Hamon et al., 2013]. Биогеографический анализ фоссильной малакофауны из морских отложений третичного времени в юго-восточной Австралии, сформировавшихся в период от среднего палеоцена до позднего плиоцена, позволил выделить четыре группы видов, содержащих Австрало-Новозеландские, тетисные Индо-Пацифические, эндемичные и космополитные элементы [Darragh, 1985]. В связи с закрытием восточного Тетиса [Zhang et al., 2011; Hamon et al., 2013], усилением Антарктического циркулярного течения и расширением южной полярной зоны в северном направлении отмечают заметное снижение поверхностных температур и солености в Индийском океане.

Неоднократные морские трансгрессии в Южной Америке в течение долгой геологической истории, способствовавшие возникновению эпиконтинентальных морей, могли создавать временные условия для миграции морских беспозвоночных и, в частности, для двустворчатых моллюсков, имевших планктонные личинки. Следы этих событий сохранились в виде нескольких крупных осадочных бассейнов. Морские беспозвоночные раннемелового времени известны преимущественно из отложений западно-центральной Аргентины, а позднемеловые морские осадки, содержащие фоссильные виды, локализуются главным образом в южной Патагонии [Riccardi, 1988]. Размеры площади континентальной Патагонии в позднем мелу много раз сокращались из-за неоднократно повышавшегося уровня Мирового океана: в период от 71.3 до 65.0 млн лет назад воды Атлантического океана покрывали обширные территории, образовав несколько континентальных бассейнов [Hancock, Kauffman, 1979; Malumiàn, Náñez, 2011; Nullo, Combina, 2011]. Наиболее крупные трансгрессии, приводившие к возникновению временных мелководных эпиконтинентальных морей, отмечены для нескольких периодов: позднего мела – раннего палеоцена, позднего среднего эоцена, позднего олигоцена – раннего миоцена и среднего миоцена [Malumiàn, Náñez, 2011]. Некоторые исследователи отмечают, что современные тропические биоты более изолированы, чем биоты мелового и раннетретичного периодов [Vermeij, 1978].

Открытые морские связи с разными частями Мирового океана [Lazo, 2007; Nullo, Combina, 2011] до активизации горообразовательных процессов и изоляции имел возникший в юре осадочный Бассейн Неукен (Neuquen Basin), занимающий значительную территорию в северо-западной Патагонии (34°–41° ю.ш., 66°–71° з.д.). Предполагают, что в раннем мелу палеотемпературы в Бассейне Неукен, хотя, возможно, и не такие высокие, но могли бы быть сравнимы с температурами Тетиса [Aguirre-Urreta et al., 2008]. Широкое распространение от тихоокеанского побережья Южной Америки до Европы, северной Африки, Центральной Азии, восточной и южной Африки, в некоторых случаях до Японии отмечено для трети двустворчатых моллюсков, обнаруженных в раннемеловых отложениях формации Агрио (Agrio Formation, 38° ю.ш., 70° з.д.) [Lazo, 2007]. Допускают, что до середины раннего мела [Lazo, 2007], когда наметились признаки изоляции бассейна от Тихого океана, открытые морские связи оставались со Средиземноморской провинцией.

В слоях позднего мела в северной части Бассейна Неукен (Loncoche Formation), связанных своим происхождением с Атлантическим океаном, найдены шесть видов двустворчатых моллюсков, два из которых являются типично морскими и отнесены к родам *Laternula* и *Panopea* [Parras, Griffin, 2013]. Вид *Laternula* sp. представлен большим числом отпечатков внутренней поверхности створок раковин с признаками умбональной щели, часто со следами поддерживающей пластинки и отпечатком хондрофора [Parras, Griffin, 2013]. У некоторых сохранились остатки раковины с характерной наружной скульптурой. Несмотря на присутствие признаков, свойственных современным видам рода *Laternula*, правильность определения вызывает сомнения у некоторых специалистов.

По мнению ряда исследователей, моллюски позднего мела бассейна Неукен обнаруживают связи с малакофауной Уэдделлианской провинции, которые в начале раннего палеоцена прерываются [Del Rio, Martinez, 2015]. Допускают, что на границе позднего мела – раннего палеоцена с наступлением очередного глобального потепления и повышением уровня Мирового океана уэдделлианские формы были замещены тепловодными таксонами из северной Бразилии, района Карибского моря и северной Африки [Aguirre-Urreta et al., 2008].

Крупный осадочный бассейн формации Рио Турбио (Rio Turbio Formation), расположенный в юго-западной Патагонии (51°20' ю.ш., 72°13' з.д.) в провинции Санта Круз, сформирован морскими отложениями в период от среднего до позднего эоцена. Один из найденных здесь видов двустворчатых моллюсков был отнесен к роду *Laternula* [Griffin, 1991]. *Laternula* sp. из Рио Турбио рассматривается как наиболее достоверная фоссильная находка рода [Crame, 1999]. Допускают, что *Laternula* sp. может оказаться предковой формой современной *L. elliptica*, тем более что мелководные морские связи этого района с Антарктикой неоднократно возникали в периоды морских трансгрессий [Nullo, Combina, 2011].

Вместе с тем, некоторыми авторами высказываются сомнения в правильности атрибуции *Laternula* sp. из Рио Турбио и сравнивают ее с *Exolaternula spengleri*

(Gmelin, 1792) [Taylor et al., 2018]. Виды рода *Exolaternula* Habe, 1977 [Habe, 1977] в настоящее время обитают в северной части Индийского океана и вдоль южных берегов Азии от зал. Петра Великого на востоке до Арабского залива на западе. Современное географическое распространение видов рода *Exolaternula* позволило предположить тетисное происхождение для этого рода [Taylor et al., 2018]. Как одно из связующих с этим временем звеньев рассматривают двустворчатого моллюска *Anatina burdigalensis* (Cossmann et Peyrot, 1909) из миоценовых отложений на юге Франции, которую относят теперь к роду *Exolaternula* из-за формы раковины. В Японии в среднемиоценовых осадочных породах обнаружены раковины, похожие по форме на современную *Exolaternula liautaudi* (Mittre, 1844) [Itoigawa et al., 1981]. Предполагают, что род *Exolaternula* появился в раннем кайнозое, отделившись от *Laternula* [Taylor et al., 2018], которая, по мнению этой группы авторов, имеет в Антарктике эоценовое или несколько более раннее происхождение.

Палеоокеан Тетис играл значительную роль в распространении многих групп морских беспозвоночных на протяжении долгого геологического времени. Результаты таксономической ревизии десяти видов устриц из осадочных пород позднего мела – раннего палеогена, принадлежащих семи родам, и сравнение малакофаун южной Патагонии с антарктической привели к заключению, что фауна бассейна Неукен «was influenced by dispersal from lower latitude Tethyan sources» [Casadio, 1998]. О длительной истории обмена таксонами между Южным и Северным полушариями свидетельствует и характер распространения декапод в Южном полушарии в период от мела до раннего миоцена [Feldmann, Schweitzer, 2006].

Представители семейства Laternulidae отсутствуют в мезозойских отложениях, обнаруженных на восточных побережьях о-ва Александра, Антарктического полуострова и о-ва Южная Георгия [Crame, 1987], но для этих осадочных пластов известны находки двустворчатых моллюсков, которые вели закапывающий образ жизни и были типичными фильтраторами, подобно латернулам. Особое внимание исследователей привлекают виды бивальвий из семейств Inoceramidae и Buchidae, встречающиеся в отложениях позднего мезозоя в районе Антарктического полуострова. В частности, виды рода *Retroceramus* Koschelkina, 1958 некогда были широко распространены в северном полушарии и у берегов Гондваны. Они присутствуют в морских отложениях Канады и Аргентины. В палеораспространении некоторых видов названных семейств усматривают возможный путь их проникновения из западной Антарктики в район Новой Зеландии, затем через Индонезию далее к Гималаям [Crame, 1982, 1987].

С поздним мелом или началом кайнозоя связывают время появления морских осадочных пород на территории нескольких штатов Северной Америки, на севере Бразилии и на территории осадочного бассейна северо-западной Аргентины. Для этих районов характерны единичные находки раковин латернул [Kirkland, 1996; Merewether et al., 2006; и др.] (см. таблицу). Идентификация этих моллюсков иногда подвергается сомнениям, но пока не имеется достаточных оснований для ее пересмотра и опровержения. Поздним мелом, когда температуры поверхностных вод

Локализация фосильных видов рода *Laternula* Röding, 1798
в мезозойских отложениях современных континентальных районов
и морских осадках позднего кайнозоя Южного полушария

Localisation of fossil species *Laternula* Röding, 1798
in the Mesozoic deposits within recent continental areas
and in the Late Cenozoic marine deposits of the Southern Hemisphere

Вид	Район	Время	Ссылка
<i>Laternula albertensis</i> Russel et Landes, 1937	Канада, Альберта	Поздний мел	Russell, Landes [1937]
<i>Laternula lineata</i> (Stanton, 1893)	Колорадо	Поздний мел	Merewether et al. [2006]
<i>L. lineata</i> (Stanton, 1893)	Дакота	Мел	Stanton [1893]
<i>L. lineata</i> (Stanton, 1893)	Аризона	Мел	Kirkland [1996]
<i>Laternula johnsonana</i> Stephenson, 1952	Техас	Ранний мел	Stephenson [1952]
<i>Laternula tofana</i> Stephenson, 1952	Техас	Средний мел	Stephenson [1952]
<i>Laternula</i> (?) <i>robusta</i> Stephenson, 1952	США, West Plain	Поздний мел	Sohl, Koch [1984]
<i>Laternula</i> sp.	Западно-центральная Аргентина, бассейн Неукен (Loncoche Formation)	Поздний мел	Parras, Griffin [2013]
<i>Laternula linistriata</i> Beurlen, 1964	Бразилия, Рио Гранде (к северу от экватора)	Мел	Beurlen [1964]
<i>Laternula</i> (?) <i>subgracilis</i> (Whitfield, 1877)	Дакота	Палеоцен	Cvancara [1966]; Lindholm [1984]
<i>Laternula</i> sp. cf. <i>Exolaternula spengleri</i> (Gmelin, 1791)	Патагония, Rio Turbio Formation	Эоцен	Griffin [1991]
Cf. <i>Laternula</i> sp.	Горы Принца Чарльза (Восточная Антарктида)	Поздний–средний миоцен	Stilwell et al. [2002]
<i>Laternula elliptica</i> (King, 1832)	О-в Кокберн (Антарктический полуостров)	Ранний плиоцен	Henning [1911]; Soot-Ryen [1952]; Jonkers [1998]
<i>L. elliptica</i> (King, 1832)	Оазис Вестфолль	Ранний плиоцен	Quilty et al. [2016]; Egorova [2016]

Вид	Район	Время	Ссылка
<i>L. elliptica</i> (King, 1832)	К северо-востоку от о-ва Херд	Поздний плиоцен	Quilty et al. [2004]
<i>L. elliptica</i> (King, 1832)	Скэллоп Хилл, прол. МакМердо	Ранний плейстоцен	Beu, Taviani [2014]
<i>L. elliptica</i> (King, 1832)	О-в Джеймса Росса	Поздний плейстоцен	Jonkers [1998]
<i>L. elliptica</i> (King, 1832)	Море Рисер-Ларсена, зал. Лютцов-Хольм	Плейстоцен и голоцен	Igarashi et al. [1995]; Hirakawa, Sawagaki [1998]
<i>L. elliptica</i> (King, 1832)	Северо-восток о-ва Джеймса Росса	Ранний голоцен	Stilwell et al. [2002]
<i>L. elliptica</i> (King, 1832)	Оазис Вестфолль	Голоцен	Lan Xiu [1985]
<i>Laternula syntethica</i> Marwik, 1948 (?)	Новая Зеландия	Ранний плиоцен	Marwik [1948]

у берегов Гондваны были около 15°C [Clarke, Crame, 1989], определяют и возраст рода *Laternula* в одной из авторитетных работ [Keen, Cox, 1969]. В справочнике по третичным моллюскам [Коробков, 1954], материалы которого базируются преимущественно на результатах палеонтологических исследований русских учёных, время появления рода *Laternula* относят к миоцену.

Советские и российские исследования по биостратиграфии северо-западной части Тихоокеанской области содержат сведения о присутствии видов рода *Laternula* в фаунистических комплексах разного геологического возраста. В каталоге голотипов видов фауны и флоры (ВСЕГЕИ, 1985), хранящихся в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее имени акад. Ф.Н. Чернышева (ЦНИГР), присутствует несколько видов рода *Laternula* из морских осадочных пород Крайнего Северо-Востока России: *Laternula tschechovi* Krishtofovitsch, 1954 из третичных отложений южного Сахалина [Криштофович, 1954], *Laternula kovatschensis* Иlyina, 1962 из миоценовых отложений Камчатки [Ильина, 1962] и два вида *Laternula kavranensis* Иlyina, 1962 и *Laternula (Aelga) djakovi* Иlyina, 1963 [Ильина, 1963] из неогеновых осадочных слоев западного и восточного побережий Камчатки. Из осадочных пород Камчатки неогенового времени описана также *Laternula korniana* Krishtofovitsch, 1954 [Гладенков, 1972]. В неогеновых свитах песчаников на территории восточной Камчатки отмечено присутствие бивальвий, принадлежащих роду *Laternula*, и в сравнительно недавней работе С.И. Бордунова [2010]. Крупные раковины *Laternula* sp., широко встречающиеся в морских отложениях Камчатки, нередко рассматриваются как руководящие формы [Сляднев и др., 2006]. *Laternula* cf. *besshoensis* (Yokoyama, 1924) названа одним из двух

руководящих видов в литологических пачках, зафиксированных для глубины около 30 м в кайнозойских отложениях западной Камчатки [Гладенков и др., 2018]. В этой же работе *L. aff. besshoensis* отмечена в составе комплекса видов, типичных для горизонта, который относят к олигоцену. Среди третичных пелеципод Сахалина обнаружена крупная раковина латернулы с длиной 90 мм, атрибутированная как *Laternula (Aelga) sachalinensis* (Slodkewitsch, 1935) [Слодкевич, 1935]. В.С. Слодкевич описал для трех видов дальневосточных *Laternula* (*L. besshoensis*, *L. sachalinensis* и *L. pilensis* Slodkewitsch, 1935) подрод *Aelga* Slodkewitsch, 1935, который позднее стали классифицировать как подрод рода *Periploma* Schumacher, 1817 (сем. Periplomatidae) [Keen, Cox, 1969; Kafanov et al., 2001] с типовым видом *Tellina besshoensis* Yokoyama, 1924 из миоценовых отложений Японии. В геологической литературе, посвященной обсуждению стратиграфии и корреляции кайнозойских отложений на дальневосточных территориях России, этот вид цитируется то как *Laternula besshoensis* [Коробков, 1954; Криштофович, 1969; Савицкий, 1969; Гладенков, 1972, 1988; Гладенков и др., 2018], то как *Periploma besshoensis* [Серова, 1978; Волобуева, Красный, 1979; Kafanov, Ogasawara, 2003]. Таксономический статус видов рода *Laternula* из кайнозойских отложений российского Дальнего Востока, по-видимому, нуждается в критическом пересмотре из-за отсутствия его единой оценки среди специалистов.

В российской геологической и палеонтологической литературе присутствуют сведения о более ранних находках видов этого рода. Из среднеюрских отложений западной части Средней Азии описана *Laternula turkmenica* Sibirjakova, 1961 [Сибирякова, 1961]. В более поздней работе обсуждается ее сходство с *Laternula undulata* (Sowerby, 1819) из юрских осадочных пород междуречья Днестр – Прут [Романов, 1973]. С другой стороны изображение створки *L. undulata*, имеющееся в этой работе [л. с., табл. 14, рис. 1], обнаруживает сходство с *Cercomya gurgitis* (Pictet et Campiche, 1865) из меловых отложений Японии [Hayami, 1975]. В более поздней работе, где *L. undulata* из юрских отложений Армении рассматривается в рамках подрода *Cercomya* Agassiz, 1829 [Азарян, 1983], присутствуют два изображения поврежденных раковин, не позволяющие с уверенностью оценить их систематическое положение. Два вида рода *Laternula* из позднеюрских отложений западной Туркмении и Дагестана упоминаются в автореферате диссертации Б.Г. Пирятинского [1964]. *Laternula agassizi* d'Orbigny, 1843 из раннемеловых осадочных толщ Прикаспийской впадины [Муромцева, 1960] позднее стала рассматриваться как синоним *Platymyoidea marullensis* (d'Orbigny, 1844) (сем. Laternulidae) [Янин, 2012] – вида, известного из раннемеловых отложений Франции, Швейцарии, Болгарии, Крыма и северного Кавказа. *Laternula ex. gr. marullensis* (d'Orbigny, 1844) обнаружена в раннемеловых осадочных породах Кавказа [Котетишвили, 1964]. Раковины *Laternula* sp. были также найдены в раннемеловых осадочных отложениях Сихотэ-Алиня, исследованных преимущественно в пределах Приморского края [Маркевич и др., 2000].

Возможно виды рода *Laternula* в мезозое имели более широкое распространение, чем это удастся установить по более или менее достоверным следам, которые чрезвычайно редки, поэтому вопросы «когда и какими путями?» мог воспользоваться представитель рода для освоения континентального шельфа Антарктиды в позднем кайнозое пока остаются без ответа, как это было и более шестидесяти лет тому назад: «It is rather astonishing to find a member of the genus *Laternula* Röding, 1798 in Antarctic waters» [Soot-Ryen, 1951].

Благодарности

Автор глубоко признателен за помощь в электронном оформлении статьи и рисунков для печати сотрудникам Лаборатории морских исследований (ЗИН РАН, С.-Петербург) Т.Н. Кониной, С.Ю. Гагаеву, С.Д. Гребельному и Е.М. Чабан. Автор благодарен О.В. Савинкину (Москва) за предоставленную возможность использовать подводные фотографии и В.В. Потину. Работа выполнена в рамках бюджетной темы АААА-А19-119020690072-9, с использованием фондовой коллекции ЗИН РАН.

Литература

- Азарян Н.Р. 1983. Юрские пелециподы Армянской ССР // Пелециподы и кораллы юрских отложений Армянской ССР. Ереван: Изд-во АН Армянской ССР. С. 1–74.
- Бордунов С.И. 2010. Стратиграфия и фораминиферы неогеновых отложений восточной Камчатки. Автореферат дисс. ... канд. геол.-минерал. наук. М.: МГУ. 25 с.
- Волобуева В.И., Красный Л.Л. 1979. Маастрихт-неогеновые отложения восточной части Корякского нагорья. М.: Наука. 83 с.
- Гладенков Ю.Б. 1972. Неоген Камчатки (вопросы биостратиграфии и палеоэкологии) // Труды Геологического института АН СССР. Вып. 214. С. 1–252.
- Гладенков Ю.Б. 1988. Стратиграфия морского неогена северной части Тихоокеанского пояса (анализ стратиграфических схем дальневосточных районов СССР, Северной Америки и Японии) // Труды Геологического института АН СССР. Вып. 428. С. 1–212.
- Гладенков Ю.Б., Гладенков А.Ю., Бордунов С.И., Чехович В.Д., Александрова Г.Н., Водовозов В.Ю., Гептнер А.Р., Дмитриева Т.В., Покровский Б.Г., Трубихин В.М., Фрегатова Н.А. 2018. Опорный разрез кайнозоя Западно-Камчатской структурно-формационной зоны. М.: Геокарт; ГЕОС. 202 с.
- Грузов Е.Н., Пропп М.В., Пушкин А.Ф. 1967. Биологические сообщества прибрежных районов моря Дейвиса (по результатам водолазных наблюдений) // Информационный бюллетень Советской Антарктической Экспедиции (САЭ). № 65. С. 124–141.
- Егоров М.С. 2010. Вещественный состав и генезис средне-верхнеголоценовых отложений оазиса Вестфолль // Публикации отдела геологии и минеральных ресурсов Антарктики, ВНИИ Океангеологии им. И.С. Грамберга. Вып. 3. С. 21–36.
- Егорова Э.Н. 1982. Моллюски моря Дейвиса (Восточная Антарктика) // Исследования фауны морей. Вып. 26(34). С. 1–142.
- Егорова Э.Н. 1989. Заметки к фауне моллюсков моря Космонавтов (восточная Антарктика) // Информационный бюллетень Советской Антарктической Экспедиции (САЭ). № 111. С. 104–110.
- Егорова Э.Н. 1991. Моллюски (Mollusca) залива Рыбий хвост // Информационный бюллетень Советской Антарктической Экспедиции (САЭ). № 116. С. 38–49.

- Егорова Э.Н. 2017. Брюхоногие и двустворчатые моллюски (Mollusca: Gastropoda, Bivalvia) залива Прюдс (восточная Антарктика) // Исследования фауны морей. Вып. 76(84). С. 127–175. (Результаты биологических исследований Российской антарктической экспедиции. № 10).
- Ильина А.П. 1962. Некоторые новые виды моллюсков из миоцена Камчатки // Труды Всесоюзного нефтяного научно-исследовательского геологоразведочного института (ВНИГРИ). Вып. 196. С. 361–374. (Палеонтологический сборник № 3).
- Ильина А.П. 1963. Моллюски неогена Камчатки // Труды Всесоюзного нефтяного научно-исследовательского геологоразведочного института (ВНИГРИ). Вып. 202. С. 1–125.
- Коробков И.А. 1954. Семейство Laternulidae // Справочник и методическое руководство по третичным моллюскам. Пластинчатожаберные. Л.: Гос. научно-техническое изд-во нефтяной и горно-топливной промышленности. С. 208–209.
- Короткевич Е.С. 1971. Четвертичные морские осадки и террасы в Антарктике // Информационный бюллетень Советской Антарктической Экспедиции (САЭ). № 8. С. 185–190.
- Котетишвили Э.В. 1964. Некоторые нижнемеловые двустворчатые западной Грузии // Труды Геологического института АН ГССР (Тбилиси). Серия геология. Т. 14(19). С. 37–76.
- Криштофович Л.В. 1954. Моллюски третичных отложений Южного Сахалина // Труды Всесоюзного нефтяного научно-исследовательского геологоразведочного института (ВНИГРИ). Специальная серия. Вып. 10. С. 5–121.
- Криштофович Л.В. 1969. Провинциальная стратиграфическая схема морских палеогеновых и неогеновых отложений северо-западной части тихоокеанской области // Биостратиграфия, фауна и флора кайнозоя северо-западной части Тихоокеанского подвижного пояса. Материалы Межведомственного координационного совещания по биостратиграфии, фаунам и флорам кайнозоя северо-западной части Тихоокеанского подвижного пояса. М.: Наука. С. 26–34.
- Маркевич П.В., Коновалов В.П., Малиновский А.И., Филиппов А.Н. 2000. Нижнемеловые отложения Сихотэ-Алиня. Владивосток: Дальнаука. 200 с.
- Муромцева Т.Л. 1960. Двустворчатые моллюски. Отряды Taxodonta, Anisomyaria, Desmodonta // Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. М.: Гостоптехиздат. С. 172–204, 219–223.
- Пирятинский Б.Г. 1964. Верхнеюрские двустворчатые моллюски западной Туркмении и Дагестана и их стратиграфическое значение. Автореферат дисс. ... канд. геол.-минерал. наук. Л.: Изд-во ЛГУ. 12 с.
- Романов Л.Ф. 1973. Юрские морские двустворчатые моллюски междуречья Днестр – Прут. Кишинев: Изд-во Штиинца. 250 с.
- Савицкий В.О. 1969. Палеофаунистические особенности неогенового разреза Тонино-Анивского полуострова Сахалина // Биостратиграфия, фауна и флора кайнозоя северо-западной части Тихоокеанского подвижного пояса. Материалы Межведомственного координационного совещания по биостратиграфии, фаунам и флорам кайнозоя северо-западной части Тихоокеанского подвижного пояса. М.: Наука. С. 46–49.
- Серова М.Я. 1978. Стратиграфия и фораминиферы неогена Камчатки // Труды Геологического института АН СССР. Вып. 323. М.: Наука. С. 1–176.
- Сибирякова Л.В. 1961. Среднеюрская фауна моллюсков Большого Балхана и ее стратиграфическое значение // Труды Всероссийского научно-исследовательского геологического института (ВСЕГЕИ). Новая серия. Т. 47, вып. 5. С. 1–171.
- Сиренко Б.И., Гагаев С.Ю., Смирнов И.С. 2017. Состав и распределение бентосных сообществ мелководных участков в заливе Прюдс моря Содружества (Восточная Антарктика) // Исследования фауны морей. Вып. 76(84). С. 50–81. (Результаты биологических исследований Российской антарктической экспедиции. № 10).
- Слодкевич В.С. 1935. Стратиграфия и фауна третичных отложений западного побережья Камчатки // Труды Нефтяного геолого-разведочного института. Серия А. Часть 2. Ленинград. С. 1–746.
- Сляднев Б.И., Шаповаленко В.Н. (отв. исполнители), Крикун Н.Ф., Полетаева А.А., Ротман В.К., Сидоренко В.И., Сидоров Е.Г., Суриков С.Н., Хасанов Ш.Г. 2006. Государственная геологическая карта Российской Федерации. Серия Корякско-Камчатская. Объяснительная записка. С.-Петербург: Изд-во картфабрики ВСЕГЕИ. 376 с.

- Янин Б.Т. 2012. Двустворчатые моллюски // Берриас горного Крыма – меловая система России. С.-Петербург: Изд-во Лема. С. 231–279.
- Aguirre-Urreta M.B., Casadio S., Cichowski M., Lazo D.G., Rodriguez D.L. 2008. Paleobiogeographic affinities of the Cretaceous invertebrates of the Neuquén Basin // Ameghiniana (Revista de la Asociación Paleontológica Argentina). V. 45, N 3. P. 593–613.
- Ahn I.-Y. 1993. Enhanced particle flux through the biodeposition by the Antarctic suspension-feeding bivalve *Laternula elliptica* in Marian Cove, King George Island // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. V. 171. P. 75–90.
- Ahn I.-Y. 1994. Ecology of the Antarctic bivalve *Laternula elliptica* (King and Broderip) in Collins Harbour, King George Island: benthic environment and adaptive strategy // Memoirs of National Institute of Polar Research (Tokyo). Special Issue 50. P. 1–10.
- Ahn I.-Y., Surh J., Park Y.-G., Kwon H., Kang K.-S., Choi H.J., Kim K.-W., Chung H. 2003. Growth and seasonal energetics of the Antarctic bivalve *Laternula elliptica* from King George Island, Antarctica // Marine Ecology Progress Series. V. 257. P. 99–110.
- Ansell A.D., Harvey R. 1997. Protected larval development in the Antarctic bivalve *Laternula elliptica* (King and Broderip) (Anomalodesmata: Laternulidae) // Journal of Molluscan Studies. V. 63, N 2. P. 285–286.
- Arnaud P.M. 1970. Frequency and ecological significance of necrophagy among the benthic species of Antarctic coastal waters // Antarctic Ecology. Vol. 1. W.M. Holdgate (Ed.). London, New York: Academic Press. P. 259–267.
- Arnaud P.M. 1985. Bivalves // Southern Ocean. Vol. 1. FAO Species Identification Sheets for Fishery Purposes. W. Fisher (Ed.). Rome: FAO. P. 95–105.
- Arntz W.E., Brey T., Gaillardo V.A. 1994. Antarctic zoobenthos // Review of Oceanography and Marine Biology: an Annual Review. V. 32. P. 241–304.
- Barker P.F., Burrett P.J. 1977. The opening of Drake Passage // Marine Geology. V. 25, N 1–3. P. 15–34.
- Barnes D.K.A., Griffiths H.J., Kaiser S. 2009. Geographic range shift responses to climate change by Antarctic benthos: where we should look // Marine Ecology Progress Series. V. 393, Suppl. 1. P. 13–26.
- Barnes D.K.A., Linse K., Waller C., Morely S., Enderlein P., Keiron P., Fraser P., Brown M. 2006. Shallow benthic fauna communities of South Georgia Island // Polar Biology. V. 29, N 3. P. 223–228.
- Barrera-Oro E.R., Casaux R.J. 1990. Feeding selectivity in *Notothenia neglecta* Nybelin, from Potter Cove, South Shetland Islands, Antarctica // Antarctic Science. V. 2, N 3. P. 207–213.
- Berkman P.A., Andrews J.T., Björck S., Colhoun E.A., Emslie S.D., Goodwin I.D., Hall B.L., Hart C.P., Hirakawa K., Igarashi A., Ingolfsson O., Lopez-Martinez J., Lyons W.B., Mabin M.C.G., Quilty P.G., Taviani M., Yoshida Y. 1998. Circum-Antarctic coastal environmental shifts during the Late Quaternary reflected by emerged marine deposits // Antarctic Science. V. 10, N 3. P. 345–362.
- Berkman P.A., Waller T.R., Alexander S.P. 1991. Unprotected larval development in the Antarctic scallop *Adamussium colbecki* (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae) // Antarctic Science. V. 3, N 2. P. 151–157.
- Beu A.G. 2009. Before the ice: biogeography of Antarctic Paleogene molluscan faunas // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 284, N 3–4. P. 191–226.
- Beu A.G. 2012. Marine Mollusca of the last 2 million years in New Zealand. Part 5 // Journal of Royal Society of New Zealand. V. 42, N 1. P. 1–47.
- Beu A.G., Alloway B.V., Pillans B.J., Naish T.R., Westgate J.A. 2004. Marine Mollusca of oxygen isotope stages of the last 2 million years in New Zealand. Part 1: Revised generic positions and recognition of warm-water and cool-water migrants // Journal of Royal Society of New Zealand. V. 34, N 2. P. 111–265.
- Beu A.G., Griffin M., Maxwell P.A. 1997. Opening of Drake Passage gateway and Late Miocene to Pleistocene cooling reflected in Southern Ocean molluscan dispersal: evidence from New Zealand and Argentina // Tectonophysics. V. 281, N 1–2. P. 83–97.
- Beu A.G., Maxwell P.A. 1990. Cenozoic Mollusca of New Zealand // New Zealand Geological Survey, Paleontological Bulletin. V. 58. P. 1–518.

- Beu A.G., Taviani M. 2014. Early Miocene Mollusca from McMurdo Sound, Antarctica (ANDRILL 2A drill core), with a review of Antarctic Oligocene and Neogene Pectinidae (Bivalvia) // *Paleontology*. V. 56, N 6. P. 1–44.
- Beurlen K. 1964. A Fauna do Calcário Jandaira da Região de Mossoró (Rio Grande do Norte). Coleção Mossoroense. Rio de Janeiro. 215 p.
- Bosch I., Pearse J.B. 1988. Seasonal pelagic development and juvenile recruitment of the bivalve *Laternula elliptica* // *American Zoologist*. V. 28. P. 89A.
- Branch M.L., Arnaud P.M., Cantera J., Gianakouras D. 1991. The benthic Mollusca and Brachiopoda of subantarctic Marion and Prince Edward Islands: illustrated keys to the species // *South African Journal of Antarctic Research*. V. 21, N 1. P. 45–64.
- Brey T., Mackensen A. 1997. Stable isotopes prove shell growth bands in the Antarctic bivalve *Laternula elliptica* to be formed annually // *Polar Biology*. V. 17. P. 465–468.
- Brey T., Voigt M., Jenkins K., Ahn I.-Y. 2011. The bivalve *Laternula elliptica* at King Georg Island – a biological recorder of climate forcing in the West Antarctic Peninsula region // *Journal of Marine Systems*. V. 88, N 4. P. 542–552.
- Brockington S. 2001. The seasonal energetics of the Antarctic bivalve *Laternula elliptica* (King and Broderip) at Rothera Point, Adelaide Island // *Polar Biology*. V. 24, N 7. P. 523–530.
- Burne R.H. 1920. Mollusca. Pt. 4. Anatomy of Pelecypoda // *British Antarctic («Terra Nova») Expedition 1910. Natural History Reports, Zoology*. V. 2. P. 233–256.
- Carcelles A.R. 1953. Catálogo de la malacofauna Antártica Argentina // *Anales Museo Nahuel Huapi*. V. 3. P. 155–250.
- Casadío S. 1998. Oysters from the Cretaceous-Paleogene boundary in the Neuquen Basin (Argentina): biostratigraphic and palaeobiogeographic significance // *Ameghiniana (Revista de la Asociación Paleontológica Argentina)*. V. 35, N 4. P. 449–471.
- Casadío S., Nelson C., Taylor P., Griffin M., Gordon D. 2010. West Antarctic rift system: a possible New Zealand – Patagonia Oligocene paleobiogeographic link // *Ameghiniana (Revista de la Asociación Paleontológica Argentina)*. V. 47, N 1. P. 129–132.
- Casaux R., Barrera-Oro E. 2013. Dietary overlap in inshore notothenioid fish from the Danco Coast, western Antarctic Peninsula // *Polar Research*. V. 32, 21319. <http://dx.doi.org/10.3402/polar.v32i0.21319>
- Checa A. 1993. Non-predatory shell damage in Recent deep-endobenthic bivalves from Spain // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 100. P. 309–331.
- Clark M.S., Thorne M.A.S., Vieira F.A., Cardoso J.C.R., Power D.M., Peck L.S. 2010. Insights into shell deposition in the Antarctic bivalve *Laternula elliptica*: gene discovery in the mantle transcriptome using 454 pyrosequencing // *BMC Genomics*. V. 11, 362.
- Clarke A., Crame J.A. 1989. The origin of the Southern Ocean marine fauna // *Geological Society of London, Special Publications*. V. 47. P. 253–268.
- Coan E.V., Petit R.E., Zelaya D.G. 2011. Authorship and date of a key South American paper by Phillip P. King (1832) // *Nautilus*. V. 125, N 2. P. 86–88.
- Crame J.A. 1982. Late Jurassic inoceramid bivalves from the Antarctic Peninsula and their stratigraphic use // *Paleontology*. V. 25, N 3. P. 555–604.
- Crame J.A. 1987. Late Mesozoic bivalve biogeography of Antarctica // *Gondwana Six: Stratigraphy, Sedimentology, and Paleontology*. G.D. McKenzie (Ed.). Washington, D.C.: AGU. P. 93–102. (Geophysical Monograph Series. V. 41).
- Crame J.A. 1999. An evolutionary perspective on marine faunal connections between southernmost South America and Antarctica // *Scientia Marina*. V. 63, Suppl. 1. P. 1–14. (Magellan – Antarctic: Ecosystems that Drifted Apart. W.E. Arntz, C. Ríos (Eds.).)
- Cvancara A.N. 1966. Revision of the fauna of the Cannonball Formation (Paleocene) of North and South Dakota // *Museum of Paleontology, University of Michigan, Contributions*. V. 20, N 10. P. 277–374.
- Darragh T.A. 1985. Molluscan biogeography and biostratigraphy of the Tertiary of southeastern Australia // *Alcheringa (Australasian Journal of Palaeontology)*. V. 9, N 2. P. 83–116.

- David L. 1934. Zoologische Ergebnisse der Reisen von Dr. Köhl-Larsen nach den Subantarktischen Inseln bei Neuseeland und nach Südgeorgien // *Senckenbergiana*. Bd. 16. S. 126–137.
- Dayton P.K., Robilliard G.A., Dayton L.B. 1974. Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica // *Ecological Monographs*. V. 44, N 1. P. 105–128.
- Del Río C.J., Martínez S. 2015. Paleobiogeography of the Danian molluscan assemblages of Patagonia (Argentina) // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 417. P. 274–292.
- Dell R.K. 1990. Antarctic Mollusca with special reference to the fauna of the Ross Sea // *Royal Society of New Zealand Bulletin*. N 27. P. 1–311.
- Egorova E.N. 2016. Fossil bivalves in marine sediments of Vestfold Hills in eastern Antarctica // *Biology Bulletin*. V. 43, N 7. P. 1–9.
- Everson I., White M.G. 1969. Antarctic marine biological research methods involving diving // *Report of Underwater Association*. N 4. P. 91–95.
- Feldmann R.M., Schweitzer C.E. 2006. Paleobiogeography of Southern Hemisphere decapod Crustacea // *Journal of Paleontology*. V. 80, N 1. P. 83–103.
- Flower B.P., Kennett J.P. 1994. The middle Miocene climatic transition: East Antarctic ice sheet development, deep ocean circulation and global carbon cycling // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 108, N 3–4. P. 537–555.
- Friedman M., Keck B.P., Dornburg A., Eytan R.I., Martin C.H., Hulsey C.D., Wainwright P.C., Near T.J. 2013. Molecular and fossil evidence place the origin of cichlid fishes long after Gondwanan rifting // *Proceedings of Royal Society B, London*. V. 280, N 1770, 20131733. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.1733>
- Goldberg J., Trewick S.A., Paterson A.M. 2008. Evolution of New Zealand's terrestrial fauna: a review of molecular evidence // *Philosophical Transactions of Royal Society B, London*. V. 363, N 1508. P. 3319–3334.
- Graf D.L., Jones H., Geneva A.J., Pfeiffer J.M., Klunzinger M.W. 2015. Molecular phylogenetic analysis supports a Gondwanan origin of the Hyriidae (Mollusca: Bivalvia: Unionida) and the paraphyly of Australasian taxa // *Molecular Phylogenetic and Evolution*. V. 85. P. 1–9.
- Griffin M. 1991. Eocene bivalves from the Rio Turbio Formation, southwestern Patagonia (Argentina) // *Journal of Paleontology*. V. 65, N 1. P. 119–146.
- Habe T. 1977. Systematics of Mollusca in Japan. Bivalvia and Scaphopoda. Tokyo: Hokuryukan, 372 p.
- Halder K. 2000. Diversity and biogeographic distribution of Jurassic nautiloids of Kutch, India, during the fragmentation of Gondwana // *Journal of African Earth Sciences*. V. 31, N 1. P. 175–185.
- Hamon N., Sepulchre P., Lefebvre V., Ramstein G. 2013. The role of eastern Tethys seaway closure in the Middle Miocene climatic transition (ca. 14 Ma) // *Climate of the Past*. V. 9, N 6. P. 2687–2702.
- Hancock J.M., Kauffman E.G. 1979. The great transgressions of the late Cretaceous // *Journal of Geological Society*. V. 136, N 2. P. 175–186.
- Hardy P. 1972. Biomass estimates from some shallow-water infaunal communities in Signy Island, South Orkney Islands // *British Antarctic Survey Bulletin*. N 31. P. 93–106.
- Harper L., Morley S., Hoffman J., Clark M.S., Peck L. 2012. Iceberg scour and shell damage in the Antarctic bivalve *Laternula elliptica* // *PLoS One*. V. 7, N 9, e46341.
- Hayami I. 1975. A systematic survey of the Mesozoic Bivalvia from Japan // *Bulletin of the University Museum, University of Tokyo*. N 10. P. 1–249.
- Hedley C. 1911. Mollusca // *Reports on the Scientific Investigations of the British Antarctic Expedition 1907–1909*. V. 2 (Biology), Pt. 1. P. 1–8.
- Hedley C. 1916. Mollusca. Australian Antarctic Expedition. Series C, Zoology and Botany. V. 4, Pt. 1. P. 1–80.
- Henning A. 1911. Le conglomerate Pleistocène à *Pecten* de l'Île Cockburn // *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901–1903*. V. 3, N 10. P. 1–73.
- Hirakawa K., Sawagaki T. 1998. Radiocarbon dates of fossil shells from raised beach sediments along the Sôya Coast, East Antarctica: a report on a geomorphological survey during JARE-35 (1993–94) // *Antarctic Record*. V. 42, N 2. P. 151–167.

- Huber M. 2010. Compendium of Bivalves. A Full-Color Guide to 3300 of the World's Marine Bivalves: A Status on Bivalvia after 250 Years of Research. Hackenheim: ConchBooks. 904 p.
- Igarashi A., Numanami H., Tsuchiya Y., Harada N., Fukuchi M., Saito T. 1995. Radiocarbon ages of molluscan shell fossil in raised beach deposits along the east coast of Lützow-Holm Bay, Antarctica, determined by accelerator mass-spectrometry // Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology. V. 8. P. 154–162.
- Ingólfsson Ó., Hjort Ch., Björck S., Smith R.I.L. 1992. Late Pleistocene and Holocene glacial history of James Ross Island, Antarctic Peninsula // Boreas. V. 21. P. 209–222.
- Itoigawa J., Shibata H., Nishima H., Okumura Y. 1981. Miocene fossils of the Mizunami group, central Japan. 2. Molluscs // Monograph of the Mizunami Fossil Museum. N 3-A. P. 1–53.
- Johnston T.H. 1937. Biological organization and station list. British, Australian and New Zealand Antarctic research expedition 1929–1931. Reports Series B. V. 1, N 1. P. 1–48.
- Jonkers H.A. 1998. The Cockburn Island Formation; Late Pliocene interglacial sedimentation in the James Ross Basin, northern Antarctic Peninsula // Newsletters on Stratigraphy. V. 36. P. 63–76.
- Jonkers H.A., Lirio J.M., Del Valle R.A., Kelley S.P. 2002. Age and environment of Miocene–Pliocene glaciomarine deposits, James Ross Island, Antarctica // Geological Magazine. V. 139, N 5. P. 577–594.
- Kafanov A.I., Ogasawara K. 2003. A pilot model for Neogene and Paleogene bivalve cenozones of the Northwestern Pacific // Journal of Asian Earth Sciences. V. 22, N 1. P. 13–28.
- Kafanov A.I., Ogasawara K., Marincovich L. 2001. Checklist and bibliography of the Cenozoic marine Bivalvia (Mollusca) of Northeastern Asia (Russian Far East), 1968–1999 // Bulletin of the Mizunami Fossil Museum. N 28. P. 1–138.
- Kang D.-H., Ahn I.-Y., Choi K.-S. 2009. The annual reproductive pattern of the Antarctic clam, *Laternula elliptica* from Marian Cove, King George Island // Polar Biology. V. 32, N 4. P. 517–528.
- Keen A.M., Cox L.R. 1969. Family Laternulidae Hedley, 1918 // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. N, Vol. 2. Mollusca 6, Bivalvia. Lawrence, Boulder: Geol. Soc. America, Univ. Kansas. P. N844–N845.
- Kennett J.P. 1980. Paleooceanographic and biogeographic evolution of the Southern Ocean during the Cenozoic and Cenozoic microfossil datums // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 31, N 2–4. P. 123–152.
- Kiest K.A. 1993. A relationship of diet to prey abundance and the foraging behavior of *Trematomus bernacchii* // Polar Biology. V. 13, N 5. P. 291–296.
- King P.P. 1832. Description of Cirrhipedia, Conchifera and Mollusca, in a collection formed by the officers of H.M.S. *Adventure* and *Beagle* employed between the years 1826 and 1830 in surveying the southern coasts of South America, including the Straits of Magalhaens and the coast of Tierra del Fuego (assisted by W.J. Broderip) // Zoological Journal. V. 5, Pt. 19. P. 332–349.
- Kirkland J.I. 1996. Paleontology of the Greenhorn cyclothem (Cretaceous: late Cenomanian to middle Turonian) at Black Mesa, northeastern Arizona // Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Sciences. N 9. P. 1–131.
- Lan Xiu. 1985. Quaternary bivalve fauna from the Vestfold Hills, Antarctica // Collection of Antarctic Scientific Explorations. V. 2. P. 91–104.
- Lazo D.G. 2007. Early Cretaceous bivalves of the Neuquén Basin, West-Central Argentina: notes on taxonomy, palaeobiogeography and palaeoecology // Geological Journal. V. 42, N 2. P. 127–142.
- Lindholm R.M. 1984. Bivalve associations of the Cannonball Formation (Paleocene, Danian) of North Dakota. Thesis, Degree of Master of Science. Grand Forks, North Dakota: Univ. of North Dakota. 184 p.
- Linkowski T.B., Presler P., Zukowski C. 1983. Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Islands) // Polish Polar Research. V. 4. P. 79–95.
- Lomovasky B.J., Gutiérrez J.L., Iribarne O.O. 2005. Identifying repaired shell damage and abnormal calcification in the stout razor clam *Tagelus plebeius* as a tool to investigate its ecological interactions // Journal of Sea Research. V. 54, N 2. P. 163–175.

- Macellari C. 1987. Progressive endemism in the Late Cretaceous ammonite family Kossmaticeratidae and the breakup of Gondwanaland // Gondwana Six: Stratigraphy, Sedimentology, and Paleontology. G.D. McKenzie (Ed.). Washington, D.C.: AGU. P. 85–92. (Geophysical Monograph Series. V. 41).
- Malumíán N., Náñez C., 2011. The Late Cretaceous–Cenozoic transgressions in Patagonia and the Fuegian Andes: Foraminifera, palaeoecology, and palaeogeography // Biological Journal of Linnean Society. V. 103, N 2. P. 269–288.
- Marwick J. 1948. Lower Pliocene Mollusca from Otahuhu, Auckland // New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin. V. 16. P. 1–38.
- Mennes C.B., Lam V.K.Y., Rudall P.J., Lyon S.P., Graham S.W., Smets E.F., Merckx V.S.F.T. 2015. Ancient Gondwana breakup explains the distribution of the mycoheterotrophic family Corsiaceae (Liliales) // Journal of Biogeography. V. 42, N 6. P. 1123–1136.
- Mercuri G., Iken K., Ledesma B., Dubois R.F. 1998. On the distribution patterns and density of the Antarctic infaunal bivalve *Laternula elliptica* in Potter Cove, King George Island, Antarctica // Berichte Polarforschung. N 299. P. 137–143.
- Meredith M.P., King J.C. 2005. Rapid climate change in the ocean west of the Antarctic Peninsula during the second half of the 20th century // Geophysical Research Letters. V. 32, N 19, L19604. <https://doi.org/10.1029/2005gl024042>
- Merewether E.A., Sawyer D.A., Cobban W.A. 2006. Molluscan fossils and stratigraphic descriptions from the Upper Cretaceous Mancos Shale, west-central Colorado. U.S. Geological Survey Open-file Report 2006–1326. 17 p. Available at: https://pubs.usgs.gov/of/2006/1326/pdf/of06-1326_508
- Momo F., Kowalke J., Schloss I., Mercuri G., Ferreyra G. 2002. The role of *Laternula elliptica* in the energy budget of Potter Cove (King George Island, Antarctica) // Ecological Modelling. V. 155, N 1. P. 43–51.
- Moreno C.A., Bahamonde N. 1975. Nichos alimentarios y competencia por alimento entre *Notothenia coriiceps neglecta* Nybelin y *Notothenia rossii marmorata* Fischer en Shetland del Sur, Antarctica // Serie Científica del Instituto Antártico Chileno. V. 3. P. 45–62.
- Moreno C.A., Osorio H.H. 1977. Bathymetric food habit changes in the Antarctic fish *Notothenia gibberifrons* Lönnberg (Pisces: Nototheniidae) // Hydrobiologia. V. 55, N 2. P. 139–144.
- Moreno C.A., Zamorano J.H., Duarte W.E., Jara H.F. 1982. Abundance of Antarctic juvenile fishes on soft-bottom substrates: the importance of the refuge // Cybium. V. 6, N 1. P. 37–41.
- Morley A., Griffiths H.J., Barnes D.K.A., Peck L.S. 2010. South Georgia: a key location for linking physiological capacity to distributional changes in response to climate change // Antarctic Science. V. 22, N 6. P. 774–781.
- Morley S.A., Koh Siang Tan, Day R.W., Martin S.M., Pörtner H.-O., Peck L.S. 2009. Thermal dependency of burrowing in three species within the bivalve genus *Laternula*: a latitudinal comparison // Marine Biology. V. 156, N 10. P. 1977–1984.
- Morton B.S. 1973. The biology and functional morphology of *Laternula truncata* (Lamarck, 1818) (Bivalvia: Anomalodesmata: Pandoracea) // Biological Bulletin (Woods Hole). V. 145. P. 509–531.
- Morton B.S. 1976. The structure, mode of operation and variation in form of the shell of the Laternulidae (Bivalvia: Anomalodesmata: Pandoracea) // Journal of Molluscan Studies. V. 42. P. 261–278.
- Narchi W., Domaneschi O., Passos F.D. 2002. Bivalves antárticos e subantárticos coletados durante as Expedições Científicas Brasileiras à Antártica I a IX (1982–1991) // Revista Brasileira de Zoologia. V. 19, N 3. P. 645–675.
- Nullo F., Combina A. 2011. Patagonian continental deposits (Cretaceous–Tertiary) // Biological Journal of the Linnean Society. V. 103, N 2. P. 289–304.
- Parras A.M., Griffin M. 2013. Late Cretaceous (Campanian/Maastrichtian) freshwater to restricted marine mollusc fauna from the Loncoche Formation, Neuquén Basin, west-central Argentina // Cretaceous Research. V. 40. P. 190–206.
- Pearse J.S., Bosch I., McClintock J.B. 1985. Contrasting modes of reproduction in shallow- water antarctic marine invertebrates // Antarctic Journal. V. 30. P. 138–139.

- Pearse J.S., Bosch I., McClintock J.B., Marinovic B., Britton R. 1986. Contrasting tempos of reproduction by shallow-water animals in McMurdo Sound, Antarctica // *Antarctic Journal*. V. 31. P. 182–184.
- Peck L.S., Powell D., Tyler P.A. 2007. Very slow development in two Antarctic bivalve molluscs, the infaunal clam *Laternula elliptica* and the scallop *Adamussium colbecki* // *Marine Biology*. V. 150, N 6. P. 1191–1197.
- Peck L.S., Webb K.E., Bailey D. 2004. Extreme sensitivity of biological function to temperature in Antarctic marine species // *Functional Ecology*. V. 18, N 5. P. 625–630.
- Philipp E., Brey T., Portner H.O., Abele D. 2005. Chronological and physiological ageing in a polar and a temperate mud clam // *Mechanisms of Ageing and Development*. V. 126, N 5. P. 598–609.
- Philipp E., Husmann G., Abele D. 2011. The impact of sediment deposition and iceberg scour on the Antarctic soft shell clam *Laternula elliptica* at King George Island, Antarctica // *Antarctic Science*. V. 23, N 2. P. 127–138.
- Pickard J. 1985. The Holocene fossil marine macrofauna of the Vestfold Hills, East Antarctica // *Boreas*. V. 14, N 2. P. 189–202.
- Pickard J., Adamson D.A., Harwood D.M., Miller G.H., Quilty P.G., Dell R.K. 1988. Early Pliocene marine sediments, coastline, and climate of East Antarctica // *Geology*. V. 16, N 2. P. 158–161.
- Pirie M., Litsios G., Bellstedt D.U., Salamin N., Kissling J. 2015. Back to Gondwanaland: can ancient vicariance explain (some) Indian Ocean disjunct plant distributions? // *Biology Letters*. V. 11, N 6, 20150086. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2015.0086>
- Poulin É., Boletzky S., Féral J.-P. 2001. Combined ecological factors permit classification of developmental patterns in benthic marine invertebrates: a discussion note // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. V. 257, N 1. P. 109–115.
- Powell A.W.B. 1957. Mollusca of Kerguelen and Macquarie Islands // B.A.N.Z. Antarctic Research Expedition 1929–1931. Reports: Series B, Zoology and Botany. V. 6, Pt. 7. P. 107–150.
- Powell D.K., Tyler P.A., Peck L.S. 2001. Effect of sperm concentration and sperm ageing on fertilization success in Antarctic soft-shelled clam *Laternula elliptica* and Antarctic limpet *Nacella concinna* // *Marine Ecology Progress Series*. V. 215. P. 191–200.
- Prezant R.S. 1998. Superfamily Thracioidea // *Mollusca. The Southern Synthesis. Part A: Fauna of Australia*. Vol. 5. P. 407–412.
- Pufahl P.K., James N.P., Bone Y., Lukasik J.J. 2004. Pliocene sedimentation in a shallow, cool-water, estuarine gulf, Murray Basin, South Australia // *Sedimentology*. V. 51, N 5. P. 997–1027.
- Quilty P.G., Darragh T.A., Gallagher S.J., Harding L.A. 2016. Pliocene Mollusca (Bivalvia, Gastropoda) from the Sørsdal Formation, Marine Plain, Vestfold Hills, East Antarctica: taxonomy and implications for Antarctic Pliocene palaeoenvironments // *Alcheringa (Australasian Journal of Paleontology)*. V. 40, N 4. P. 556–582.
- Quilty P.G., Murray-Wallace C.V., Whitehead J.M. 2004. *Austrochlamys heardensis* (Fleming, 1957) (Bivalvia: Pectinidae) from Central Kerguelen Plateau, Indian Ocean: palaeontology and possible tectonic significance // *Antarctic Science*. V. 16, N 3. P. 329–338.
- Ralph R., Maxwell J.H.G. 1977. Growth of two Antarctic lamellibranchs: *Adamussium colbecki* and *Laternula elliptica* // *Marine Biology*. V. 42. P. 171–175.
- Ramsay A.T.S., Smart C.W., Zachos J.C. 1998. A model of early to middle Miocene deep ocean circulation for the Atlantic and Indian oceans // *Geological Evolution of Ocean Basins: Results from the Ocean Drilling Program*. A. Cramp, C.J. MacLeod, S.V. Lee, E.J.W. Jones (Eds.) London: Geological Society of London. P. 55–70.
- Riccardi A.C. 1988. The Cretaceous system of southern South America // *Geological Society of America, Memoir*. N 168. P. 1–161.
- Rosen D.E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography // *Systematic Zoology*. V. 27, N 2. P. 159–188.
- Russell L.S., Landes R.W. 1937. Geology of the Southern Alberta Plains. Part II. Paleontology of the marine formations of the Montana Group // *Geological Survey of Canada Memoir* N 221. P. 1–223.

- Sato-Okoshi W., Okoshi K. 2008. Characteristics of shell microstructure and growth analysis of the Antarctic bivalve *Laternula elliptica* from Lützow-Holm bay, Antarctica // Polar Biology. V. 31, N 2. P. 131–138.
- Savazzi E. 1990. Shell biomechanics in the bivalve *Laternula* // Lethaia. V. 23, N 1. P. 93–101.
- Scher H.D., Whittaker J.M., Williams S.E., Latimer J.C., Kordesch W.E., Delaney M.L. 2015. Onset of Antarctic Circumpolar Current 30 million years ago as Tasmanian Gateway aligned with westerlies // Nature. V. 523, N 7562. P. 580–583.
- Smith E.A. 1885. Report on the Lamellibranchiata collected by H.M.S. *Challenger*, during the years 1873–1876 // Challenger Reports, Zoology. V. 13, Pt. 35. P. 76–78.
- Smith E.A. 1902. Mollusca // Report of the Collections of Natural History Made in the Antarctic Regions during the Voyage of the Southern Cross. London. P. 201–213.
- Sohl N.F., Koch C.F. 1984. Upper Cretaceous (Maestrichtian) larger invertebrates fossils from the *Hausator bilira* assemblage zone in the West Gulf Coastal Plain. Open-File Report 84-687. U.S. Geological Survey. 282 p.
- Soot-Ryen T. 1951. Antarctic pelecypods // Scientific Results of the Norwegian Antarctic Expeditions 1927–1928. N 32. P. 1–46.
- Soot-Ryen T. 1952. *Laternula elliptica* (King and Broderip, 1831) from the Pecten Conglomerate, Cockburn Island // Arkiv för Zoologi. V. 4, N 9. P. 163–164.
- Speden I.G. 1962. Fossileferous Quaternary marine deposits in the McMurdo sound region, Antarctica // N.Z. Journal of Geology and Geophysics. V. 5. P. 746–777.
- Stanton T.W. 1893. The Colorado Formation and its invertebrate fauna // U.S. Geological Survey, Bulletin. N 106. P. 1–288.
- Stephenson L.W. 1952. Larger invertebrate fossils of the Woodbine Formation (Cenomanian) of Texas // U.S. Geological Survey Professional Paper. N 242. P. 1–226.
- Stilwell J.D., Harwood D.M., Whitehead J.M. 2002. Mid-Tertiary macroinvertebrate-rich clasts from Battye Glacier Formation, Prince Charles Mountains, East Antarctica // Antarctic Science. V. 14. P. 69–73.
- Taviani M., Beu A. 2001. Palaeogene macrofossils from CRP-3 drillhole, Victoria Land Basin, Antarctica // Terra Antarctica, Bremerhaven, PANGAEA. V. 8, N 4. P. 423–435.
- Taylor J.D., Glover E.A., Harper E.M., Crame J.A., Ikebe C., Williams S.T. 2018. Left in the cold? Evolutionary origin of *Laternula elliptica*, a keystone bivalve species of Antarctic benthos // Biological Journal of the Linnean Society. V. 123. P. 360–376.
- Thiele J. 1912. Die Antarktischen Schnecken und Muscheln // Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Südpolar-Expedition 1901–1903, 13, Zoologie. Bd. 5, H. 2. S. 183–285.
- Thiele J., Jäeckel S. 1931. Muscheln // Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer «Valdivia» 1898–1899. Bd. 21, N 1. S. 159–268.
- Troncoso N., Van Goethem J.L., Troncoso J.S. 2001. Contribution to the marine molluscan fauna of Kerguelen Islands, South Indian Ocean // Iberus. V. 19, N 1. P. 83–114.
- Urban H.-J., Mercuri G. 1998. Population dynamics of the bivalve *Laternula elliptica* from Potter Cove, King George Island, South Shetland Islands // Antarctic Science. V. 10, N 2. P. 153–160.
- Vermeij G.J. 1978. Biogeography and Adaptation: Patterns of Marine Life. Cambridge: Harvard University Press. 332 p.
- Wägele J.W., Brito T.A.S. 1990. Die sublitorale Fauna der maritimen Antarktis. Erste Unterwasserbeobachtungen in der Admiralitätsbucht // Natur und Museum. V. 120. S. 269–282.
- Waller C.L., Overall A., Fitzcharles E.M., Griffiths H. 2017. First report of *Laternula elliptica* in the Antarctic intertidal zone // Polar Biology. V. 40, N 1. P. 227–230.
- Woodruff F., Savin S.M. 1989. Miocene deep-water oceanography // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 4, N 1. P. 87–140.
- Zachos J.C., Pagani M., Sloan L., Thomas E., Billups K. 1994. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present // Science. V. 292, N 5517. P. 686–693.

- Zamorano J.H., Duarte W.E., Moreno C.A. 1986. Predation upon *Laternula elliptica* (Bivalvia, Anatinidae): a field manipulation in South Bay, Antarctica // *Polar Biology*. V. 6, N 3. P. 139–143.
- Zelaya D.G. 2005. Systematics and biogeography of marine gastropod molluscs from South Georgia // *Spixiana*. V. 28, N 2. P. 109–139.
- Zhang D., Saunders R.M.K., Chi-Ming Hu. 1999. *Corsiopsis chinensis* gen. et sp. nov. (Corsiaceae): first record of the family in Asia // *Systematic Botany*. V. 24, N 3. P. 311–314.
- Zhang Z., Nisancioglu K.H., Flatøy F., Bentsen M., Bethke I., Wang H. 2011. Tropical seaways played a more important role than high latitude seaways in Cenozoic cooling // *Climate of the Past*. V. 7, N 3. P. 801–813.
- Zinsmeister W.J. 1979. Biogeographic significance of the late Mesozoic and early Tertiary molluscan faunas of Seymour Island (Antarctic Peninsula) to the final breakup of Gondwanaland // *Historical Biogeography Plate Tectonics and the Changing Environment*. J. Gray, A. Boucot (Eds.). Oregon State University Press. P. 349–355.
- Zinsmeister W.J. 1982. Late Cretaceous–Early Tertiary molluscan biogeography of the Southern Circum-Pacific // *Journal of Paleontology*. V. 56, N 1. P. 84–102.
- Zinsmeister W.J. 1987. Cretaceous paleogeography of Antarctica // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 59. P. 197–206.
- Zwartz D., Bird M., Stone J., Lambeck K. 1998. Holocene sea-level change and ice-sheet history in the Vestfold Hills, East Antarctica // *Earth and Planetary Science Letters*. V. 155, N 1–2. P. 131–145.

Published online December 26, 2019