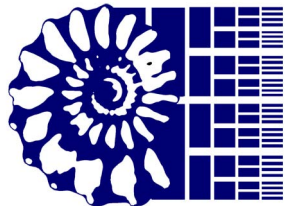


БЗ07/85)

СПРАВОЧНИК  
ПО  
ЭКОЛОГИИ  
МОРСКИХ  
ДВУСТВОРОК



656



<http://jurassic.ru/>

АКАДЕМИЯ НАУК  
ГРУЗИНСКОЙ ССР

---

Институт  
палеобиологии



ИЗДАТЕЛЬСТВО

«НАУКА»

Москва 1966

<http://jurassic.ru>

# СПРАВОЧНИК ПО ЭКОЛОГИИ МОРСКИХ ДВУСТВОРОК

КОЛЛЕКТИВ АВТОРОВ:

К. Г. БАГДАСАРЯН  
К. Г. ТАТИШВИЛИ  
Ж. Р. КАЗАХАШВИЛИ  
Л. В. МУСХЕЛИШВИЛИ  
Ц. И. БАДЗОШВИЛИ

Е. Г. АХВЕЛИДИАНИ  
Е. М. ЖГЕНТИ  
И. Г. ТАКТАКИШВИЛИ  
Г. А. КВАЛИАШВИЛИ,

---

ОТВЕТСТВЕННЫЕ  
РЕДАКТОРЫ

Л. Ш. ДАВИТАШВИЛИ  
Р. Л. МЕРКЛИН

---

ОБРАЗ ЖИЗНИ  
ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ,  
ПРИНАДЛЕЖАЩИХ К РОДАМ,  
ПРЕДСТАВЛЕННЫМ В МОРСКИХ  
И СОЛОНОВАТОВОДНЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ  
КАЙНОЗОЯ ЮГА СССР

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Из года в год возрастает значение экологического исследования ископаемых организмов для освещения вопросов палеобиологии и геологии.

Воздерживаясь от оценки актуалистического метода познания жизни прошлых времен, мы не можем сомневаться в том, что биологическое изучение организмов прошлого требует познания современных нам организмов, их строения, их жизни, их отношения к среде.

Чем древнее флоры и фауны прошлого, тем сложнее и труднее их биологическое изучение. Древний органический мир тем легче поддается исследованию, чем ближе к нашему времени соответствующие геологические моменты. В свете данных о современных животных легче всего расшифровываются последние страницы летописи жизни, а затем и все более и более древние листки этой летописи.

В кайнозое первое место среди водных животных по численности, разнообразию, по частоте встречаемости и соответственно по геисторическому значению занимают двустворчатые и брюхоногие моллюски. Поэтому при палеоэкологическом и вообще палеобиологическом изучении кайнозоя особенно важно раскрыть экологические черты ископаемых форм моллюсков этих двух классов. Исследователю, следовательно, приходится обращаться к литературе по биологии и экологии современных, ныне живущих представителей соответствующих родов. Однако эти сведения встречаются в тысячах статей, рассеянных по многочисленным журналам, в большинстве своем не имеющих прямого отношения ни к палеобиологии, ни к геологии. Собрать и изучить такие источники не всегда под силу высококвалифицированному ученому, если даже он владеет не только русским, но и несколькими иностранными языками. Очень многие из таких статей имеются в весьма ограниченном, если не в единственном, числе в одной-двух библиотеках крупных центров нашей страны.

При таких обстоятельствах ощущалась острая потребность в сводке сведений по образу жизни и экологическим особенностям широко распространенных родов, представленных в кайнозойских отложениях Юга СССР.

Предлагаемая книга содержит сведения по экологии 79 родов моллюсков класса *Bivalvia* и написана сотрудниками Института палеобиологии Академии наук Грузинской ССР.

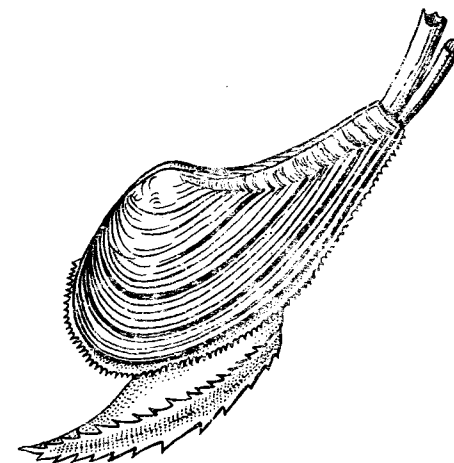
Составители руководствовались в основном той классификацией двустворчатых моллюсков, которая принята в томе «Основ палеонтологии», вышедшем под редакцией А. Г. Эберзина.

Коллектив авторов глубоко благодарен Р. Л. Мерклину, который оказал весьма существенную помощь ценными советами и указаниями в процессе работы.

*Л. Д а в и т а ш в и л и*

---

## О Т Р Я Д PALEOTAXODONTA



## НАДСЕМЕЙСТВО NUCULACEA

## СЕМЕЙСТВО NUCULIDAE ORBIGNY, 1844

Род *Nucula* Lamarck, 1799 (= *Nuculana* Link, 1807, pars)

К нукулидам относится большое число разнообразных видов, объединяемых в несколько родов: *Nucula*, *Acila*, *Nuculopsis* и др. (Шенк, 1934; «Основы палеонтологии», 1960). По своим анатомическим особенностям, биологии и экологии представители этих родов весьма близки друг к другу. Поэтому здесь мы ограничиваемся сводкой по одному, наиболее хорошо изученному, роду — *Nucula*.

Тип рода — *Arca nucleus* Linné, 1758.

Представители рода широко распространены почти во всех морях. Особенно многочисленны в водах северных и умеренных широт. Число тропических видов небольшое. *N. nucleus* встречается в морях, омывающих берега Европы. В водах Ла-Манша обычными формами являются *N. radiata*, *N. turgida* и *N. moorei*. У побережья Великобритании встречаются также *N. sulcata*, *N. tenuis*, *N. hanleyi* (Хирасака, 1927; Аллен, 1953б, 1954а). *N. tenuis* обитает в северной Атлантике вплоть до Мурманского побережья Баренцева моря, в Белом, а также и в других наших северных и дальневосточных морях. Для американского побережья Атлантического океана характерны виды *N. proxima* и *N. delphinodonta*. Помимо этих форм, из вод, омывающих Америку, Долл (1908, 1909) указывает следующие виды: *N. tanneri* — Магелланов пролив, побережье Патагонии; *N. savatieri* — Панамский залив, Перу, западное побережье Патагонии, Магелланов пролив; *N. panamina* — Панамский залив; *N. exigua* — Мексика, Перу, Галапагосские о-ва; *N. colombiana* — западное побережье Колумбии, Панамский залив, Эквадор, южное побережье Чили; *N. declivis* — от Панама до Магелланова пролива, Мексика; *N. grayi* и *N. pisum* — побережье Чили; *N. paytensis* — Перу; по данным Кин (1958), *N. linki* встречается у побережья Британской Колумбии, Мексики, а *N. schenki* — у Мексики.

Раковины небольшие, от треугольного до эллиптического очертания, не зияющие, неравносторонние, с более длинным передним краем, с опистогириными, реже спирогириными макушками, сдвинутыми назад. Наружная поверхность раковины с концентрической или радиальной скульптурой, обычно гладкая, с тонкой, просвечивающей радиальной струйчатостью. Передняя ветвь таксодонтного замочного аппарата с большим числом зубов, чем задняя, и в отличие от последней несет зубы разной величины. Связка внутренняя. Связочная ямка (резилифер) узкая, тре-

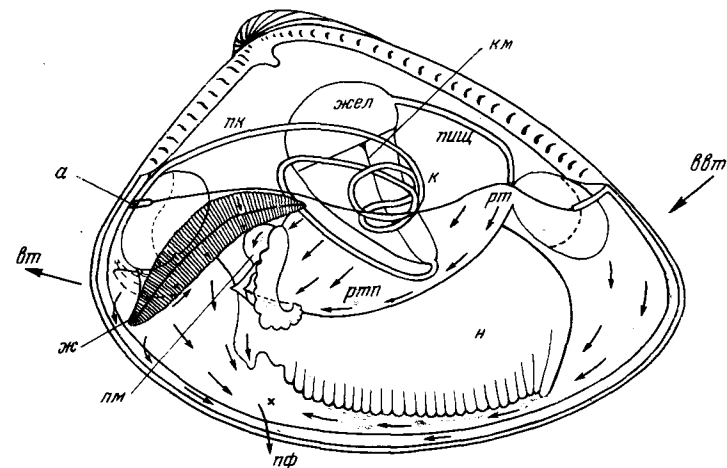


Рис. 1. Внутреннее строение *Nucula hanleyi* (по Янгу)

а — анус; ввт — вводной ток; вт — выводной ток; ж — жабры; жел — желудок; к — кишка; км — область «кристаллического мешка» в желудке; лм — лопастной мешок; н — нога; пк — прямая кишка; пиц — пищево́д; рт — рот; ртп — лопастные пластинки; пф — место выброса псевдофекалий.

Стрелки указывают направления токов в мантийной полости

угольная, слегка скошенная и наклоненная вперед. Внутренняя поверхность раковин перламутровая. Отпечатки аддукторов почти одинаковые, слабо заметные. Мантийная линия цельная. Края створок с внутренней стороны зазубренные.

Анатомическое строение нукул хорошо изучено многими исследователями (Дрю, 1899а, 1899б; Вле, 1904; Хирасака, 1927; Янг, 1939; Уилбер и Янг, 1964, и др.), данные которых использованы при составлении настоящей сводки (рис. 1).

Нога большая и сильная. В процессе развития правая и левая ее стороны разрастаются в мускулистые зубчатые выросты, которые способны раздвигаться в стороны. При этом их внутренняя поверхность образует плоскую или вогнутую подошву. Нога управляется четырьмя парами мускулов: одной задней и тремя передними. Задние ножные мускулы прикрепляются к раковине над задними аддукторами. Передние ножные мускулы расположены над передним аддуктором.

Мантия открытая. Края ее свободны в передней, нижней и задней частях. Вводное, выводное и педальное отверстия не дифференцированы.

Нукулы характеризуются весьма примитивным жаберным аппаратом. По этому признаку и некоторым другим особенностям строения *Nuculacea* вместе с *Solemyacea* объединяются в группу протобранхий, которые в свое время Пельзенером (1891, 1906) выделялись в отряд *Protobranchiata*. Жабры нукул (ктенидии) расположены в задней части мантийной полости и очень просты по строению. По обе стороны оси, в которой проходят приносящий и выносящий жаберные кровеносные сосуды и нерв, находится два ряда плоских, коротких лепестков. Жаберные лепестки связаны друг с другом ресничными дисками. У некоторых видов ресничная связь имеется и между лепестками противоположных сторон. Реснички имеются также по бокам и на передней поверхности лепестков. Дыхательные токи воды вызываются колебаниями ресничек и общими ритмичными движениями жабер, осуществляемыми поперечнополосатой мускулатурой последних.

Пищеварительная система нукул в основных чертах сходна с таковой большинства других двустворчатых. Рот расположен позади переднего аддуктора и открывается в короткий, сравнительно широкий пищевод, переходящий в желудок. Последний представляет собой сравнительно крупный орган, который отчетливо делится на две части: спинную, округлого очертания, и удлиненную брюшную, переходящую в кишку. Анальное отверстие находится за задним аддуктором. Нукулы — грунтоядные формы, у которых процессы дыхания и питания отделены один от другого.

Основную роль в процессе добывания пищи у нукул выполняют ротовые лопасти (пальпы). При помощи этих органов животное собирает пищевые частицы, сортирует их, отбрасывает непригодный материал. Пищевая масса склеивается слизью и направляется в рот. В отличие от других двустворчатых моллюсков у нукул жабры примитивны и весьма несовершенны как орган отбора пищевого материала (Хирасака, 1927; Янг, 1939). Однако Стасек (1961) отмечает, что, помимо основного грунтоядного способа питания при помощи ротовых лопастей, нукулиды, возможно, получают пищевые частицы еще двумя путями. Во-первых, из переднего вводного тока пищевые частицы попадают непосредственно на лишенную гребней поверхность наружной пластины ротовых лопастей, где фильтруются ресничками. Во-вторых, некоторое участие в процессе питания принимают жабры. Ротовые лопасти взрослых животных очень велики, довольно сложно устроены и состоят из трех частей: хоботка, пластин и мешочка. У некоторых форм протобранхий пластины и мешок могут отсутствовать, но хоботок имеется всегда и является наиболее существенной частью пальп. Хоботок представляет собой сильный, мускулистый орган, очень чувствительный и подвижной, способ-

ный к сильному растяжению. Пищевые частички нащупываются кончиком хоботка, затем перемещаются к его основанию при помощи длинных ресничек, выстилающих нижнюю вогнутую часть хоботка. Отсюда пища попадает в мешочек, а затем на пластины, где сортируется при помощи сложной системы ресничных путей на гребнях и складках дорзальной стороны пластин. Неусваиваемые частички проходят к свободным вентральным краям пластин, падают в мантийную полость, а оттуда выводятся наружу. Остальной пищевой материал по борозде между противоположными пластинами попадает в рот.

Органы выделения примитивные. Каждый нефридий (почка) представляет собой изогнутую трубку, сообщаемую с одной стороны с перикардием (околосердечной сумкой) и с другой — с мантийной полостью.

Нукулы — раздельнополые животные. Половая система состоит из гонад или половых желез и выводящих путей. Отверстия половых протоков открываются в нефридии.

Интересные сведения приводит Дрю (1901) относительно размножения *N. delphinodonta*. Прежде чем самка этого вида отложит яйца, она строит тонкостенную сумку, которая прикрепляется к задней части раковины и открывается в мантийную полость. Стенки сумки состоят из слизистого вещества, скрепляющего песчинки, кусочки водорослей, диатомей и другие посторонние частички. В этой сумке собираются яйца и развиваются эмбрионы. Яйц у *N. delphinodonta* немного, до 20—70 штук (Уилбер и Янг, 1964), и они сравнительно крупные (0,21 мм в диаметре). Другой вид, *N. proxima*, откладывает половые продукты прямо в воду. Яйца у него многочисленны и значительно мельче (0,09 мм в диаметре). Эмбриональное развитие у этого вида протекает значительно быстрее. По данным Лебур (1938), диаметр яиц у *N. nitida* составляет 90 мк, а у *N. nucleus* — 100 мк. Личинки обоих видов проходят очень короткий пелагический период развития и оседают на дно. Величина протодиссокона осевшей *N. nucleus* — 180 мк. В водах у Плимута *N. turgida* размножается зимой; в феврале уже оплодотворенные яйца попадают реже. Зрелые яйца и сперма встречаются с октября по февраль.

Продолжительность жизни *N. turgida*, по Комфорту (1957), 10—11 лет.

Нукулы являются малоподвижными моллюсками и живут, зарывшись в донные осадки. Согласно данным многих исследователей, нога этих животных не может совершать ползательных движений на поверхности грунта (Дрю, 1899а; Вле, 1904; Хирасака, 1927; Янг, 1939). По наблюдениям Хирасаки (1927), нукулы, помещенные на поверхность осадков, очень быстро закапывались в ил и довольно быстро передвигались под ним. Если же

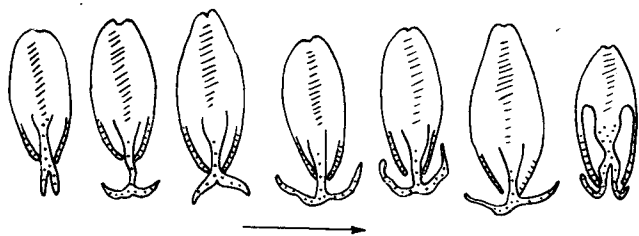


Рис. 2. Схема последовательных движений ноги у нукул во время зарывания (по Хирасаке).

Стрелкой указана последовательность движений

животное помещалось в сосуд без ила, оно становилось совершенно беспомощным. Движения ноги сводились лишь к поворачиванию раковины в различных направлениях.

Нукулы зарываются обычно неглубоко. По Янгу (1939), зарывшаяся *N. nucleus* бывает покрыта слоем осадка, толщиной около 1 мм. Закапывание происходит следующим образом (рис. 2). Через щель между створками выдвигается нога, которая, как лемех, проникает в грунт в косом направлении вперед. Две лопасти подошвенной части ноги расходятся, медленно раздвигаются, и одновременно подтягивается раковина. Животное движется медленно, толчками, оставляя за собой бороздку. Отброшенный грунт образует перед нукулой небольшой холмик, который обыкновенно покрывает всю переднюю часть раковины, оставляя неприкрытой лишь макушку и задний кардинальный край. Двигаясь вперед и одновременно углубляясь в грунт, моллюск проходит расстояние примерно до 12 см, после чего холмик обваливается и животное полностью исчезает под осадком (рис. 3).

Нукулы — преимущественно обитатели мягких илистых и песчано-илистых грунтов, но некоторые виды встречаются и на

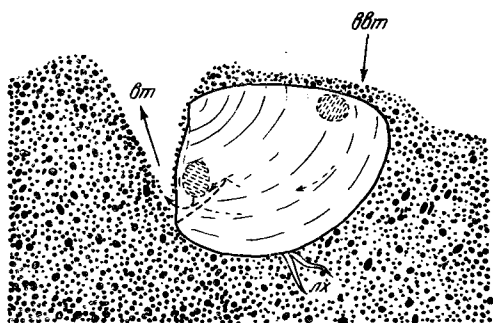


Рис. 3. Положение *Nucula nucleus* в грунте во время питания (по Янгу)

вт — вводный ток; ввт — выводной ток; лх — лопасти хоботки.

Пунктирные стрелки указывают направление токов в мантийной полости

более грубых грунтах. По данным Янга (1939), Холма (1950) и Аллена (1954а), у берегов Великобритании нукулы встречаются на всех видах мягких субстратов, от песчаного до илистого и от песчано-гравийного до илисто-гравийного: *N. nucleus* обитает на грубом илистом песке с гравием, *N. hanleyi* — на ракушечном гравии, *N. turgida* и *N. sulcata* — на тонком илистом песке или иле. Дрю (1899а, 1899б) отмечает, что нукулы обычно живут на песчаном и илистом грунтах. *N. tenuis* встречается в большом количестве на илистых и песчаных грунтах у Мурманского побережья в Баренцевом море (Иванов и др., 1946). По данным Долла (1908) и Кин (1958) у западных берегов Центральной Америки на илистых грунтах встречаются следующие виды нукул: *N. tenneri*, *N. savatieri*, *N. taeniolata*, *N. pigafettae*, *N. agujana*, *N. declivis*, *N. colombiana*; на песчаном дне найдены: *N. panamiana*, *N. exigua*, *N. declivis*.

Батиметрический диапазон нукул довольно велик. Они встречаются от верхов сублиторали до значительных глубин. *N. proxima* собраны на песчаных грунтах с глубин от 2 до 12 м (Перри, Свенгель, 1955), *N. declivis* встречается от 8 до 60 м, *N. exigua* — 12—220 м, *N. lincki* — 45 м, *N. schenki* — 14 м (Кин, 1958). *N. nitida* встречается от Швеции до Средиземного моря на песках и песчано-илистом дне от уровня прилива до 157 м (Аллен, 1953б). По данным того же автора, *N. turgida* были собраны на глубинах от 18 до 180 м. Наибольшая плотность популяций наблюдается на илистых грунтах на глубине 80—90 м (Аллен, 1954а). *N. sulcata* были извлечены с глубины 60—200 м, *N. tenuis* — 20—150 м., *N. hanleyi* — 16—20 м. По данным Холма (1950), у берегов Англии *N. nitida* встречена от 10 до 60 м. Долл (1908) указывает глубины для следующих видов нукул: *N. tenneri* — 120—680 м, *N. savatieri* — 150—2000 м, *N. taeniolata* — 900 м, *N. iphigenia* — 500 м, *N. agujana* — 2000 м, *N. exigua* — 240—2000 м, *N. declivis* — 100 м.

Современные представители рода известны лишь из морей с нормальной соленостью. В Черном море, например, с содержанием солей до 22‰ эти моллюски не встречаются. Однако *N. sulcata* отмечается из прибосфорского участка Черного моря, где соленость несколько повышена (около 25‰) по сравнению с остальной частью Черного моря (Якубова, 1948; Богданова, 1960). Из Босфора Невеская (1963) отмечает также *N. nucleus*. Исходя из этого, можно заключить, что некоторые представители рода могут переносить незначительное понижение солености.

Как формы, зарывающиеся в глинистые осадки, где довольно часто наблюдается недостаток кислорода, нукулы хорошо переносят его дефицит. Мур (1958) отмечает, что *N. tenuis* выдерживает бескислородный режим в течение 5—17 дней.



Судя по распространению в современных морях, нукулы весьма эвритерны. Они встречаются в холодных, умеренных и тропических водах. *N. tenuis* встречается в Белом, Баренцевом и Японском морях, в северной половине Атлантического и Тихого океанов, доходит до Гренландии (Дерюгин, 1915; Догель, Зенкевич, 1940). Из тропических вод Доля (1908) указывает следующие виды: *N. tenneri* — 10°, *N. savatieri* — 9,5°, *N. taeniolata* — 4,44°, *N. iphigenia* — 9,5°, *N. pigafettae* — 9,5°, *N. agujana* — 3°, *N. exigua* — 10°, *N. declivis* — 9,4°, *N. colombiana* — 6,5°. По Кин (1958), нукулиды являются в основном холодолюбивыми формами; поэтому тропические виды живут преимущественно на значительных глубинах.

Нукулы принадлежат к характернейшим формам биоценозов илистых и песчано-илистых грунтов сублиторали многих морей. Холм (1950) приводит следующий состав биоценоза илистых грунтов побережья Великобритании на глубине от 10 до 22 м: *Nucula nitida*, *Thyasira flexuosa*, *Montacuta ferruginosa*, *Tellina fabula*, *Abra alba*, *Spisula subtruncata*, *Venus (Chione) striatula*, *Mya truncata*, *Cultellus pellucidus*, *Gibbula magus*, *Turritella communis*, *Philine aperta*. В том же заливе на глубине 51—60 м на илисто-песчаном грунте характерным видом является *N. nitida*, в комплексе с которым встречаются: *Taras rotundata*, *Tellina donacina*, *Abra alba*, *Gari ferroensis*, *Dosinia lupinus*, *Venus (Chione) striatula*, *Corbula gibba*, *Cultellus pellucidus*, *Dentalium* sp.

Петерсен (1913) приводит следующее сообщество моллюсков песчано-илистого дна из датских вод: *Abra nitida*, *Corbula gibba*, *Cyprina islandica*, *Thyasira flexuosa*, *Nucula tenuis*, *Aporrhais pes-pelecani*, *Turritella terebra*. *N. sulcata* в тех же водах встречается в комплексе илистых грунтов, содержащем *Abra nitida*, *Thyasira flexuosa*, *Leda pernula*. Кроме моллюсков, для отмеченных комплексов характерны также морские ежи, амфиуры, ракообразные и др. По данным Аллена (1953б), наибольшая плотность популяций *N. turgida* наблюдается на илистых грунтах на глубине 80—90 м, в сообществе с *Corbula gibba*, *Abra alba*, *Cuspidaria cuspidata*, *Nucula sulcata*.

Нукулы в большом количестве поедаются придонными рыбами. Их врагами являются также хищные брюхоногие моллюски (Перри, Свенгель, 1955).

Нукулы представляют собой одну из древнейших и широко распространенных групп двустворчатых моллюсков. В геологической истории они известны, начиная с силура. Они были широко распространены в Тихоокеанском бассейне, начиная с палеогена; многие виды известны в палеогене и среднем миоцене Юга СССР, а также в карангатских отложениях Черноморского бассейна.

## СЕМЕЙСТВО LEDIDAE DALL, 1898

Род *Leda* Schumacher, 1817 (= *Nuculana* Link, 1807, pars)

Тип рода — *Arca rostrata* Chemnitz, 1784 (= *Leda pernula* Müller, 1846). Представители рода широко распространены в современных морях. *L. pernula* встречается в северной части Атлантического океана, в северных морях СССР (Догель, Зенкевич, 1940). У берегов Англии отмечается *L. minuta* (Аллен, 1954а); *L. pella* и *L. fragilis* характерны ныне для Атлантического океана и Средиземного моря. Доля (1901а) указывает из вод о-ва Пуэрто-Рико *L. acuta*, которая встречается также у побережья Калифорнии, в Панамском заливе и у западных берегов Флориды (Перри, Свенгель, 1955). Для тихоокеанского побережья Америки, по Доллу (1909), характерными формами являются: *L. callimene*, *L. eburnea*, *L. elenensis*, *L. gibbosa*, *L. ornata*.

Раковины небольшие, овальные или эллиптические, с оттянутым в виде ростра задним краем, незияющие, равностворчатые, неравносторонние, умеренно выпуклые. Макушки опистогирные. Наружная поверхность створок гладкая или с concentрическими, диагональными ребрами или струйками. Щиток обычно ограничен килем. Зубы таксонотного замка многочисленные, мелкие, расположенные в виде двух сходящихся под тупым углом ветвей, из которых задняя несет большее число зубов, чем передняя. Связка внутренняя, расположенная на маленьком, невыступающем хондрофоре. Внутренняя поверхность створок гладкая. Перламутровый слой или очень тонкий, или отсутствует вовсе. Мантийная линия обычно с небольшим синусом. Отпечатки аддукторов почти равной величины; у некоторых форм передний аддуктор несколько больше заднего.

Нога большая, мускулистая, с двумя складывающимися лопастями на конце. Леда, помещенная одной из створок на мягкий илистый грунт, посредством хватательного действия лопастей подошвенной части ноги приподнимается над субстратом, принимает вертикальное положение и начинает углубляться в грунт, оставляя на нем борозду, по глубине равную высоте раковины. Двигается леда не параллельно поверхности субстрата, а под некоторым углом к нему, одновременно погружаясь в осадки (как это наблюдается и у нукул). Моллюск продвигается толчками, что связано с прерывистыми движениями ноги (рис. 4).

Мантия открытая. В отличие от нукул, леды имеют дифференцированные вводной и выводной сифоны. Выводной сифон представляет собой замкнутую трубку. Вводной сифон незамкнутый, т. е. нижняя его сторона образована из боковых складок, связанных друг с другом сближенными ресничками.

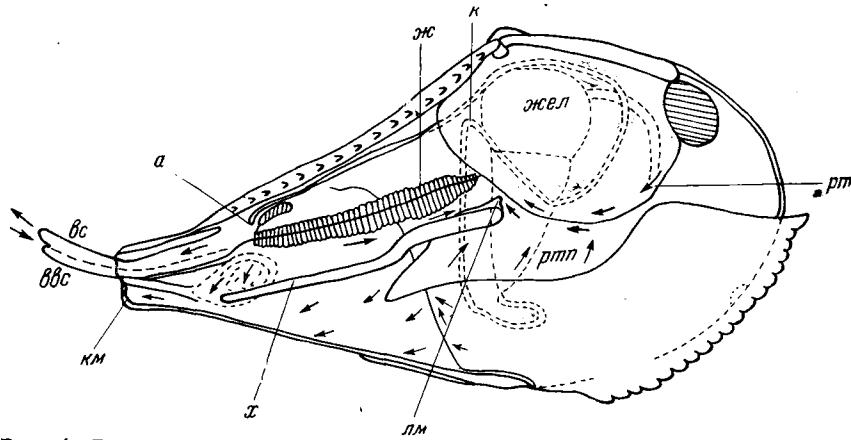


Рис. 4. Внутреннее строение *Leda minuta* (по Янгу)

а — анус; ввс — вводной сифон; вс — выводной сифон; жс — жабры; жел — желудок; к — кишка; км — края мантии; лм — лопастной мешок; рп — рот; рпн — лопастные пластины; х — хоботок; справа внизу — нога

Наблюдение над ледями показало, что постоянного непрерывного тока через сифоны у них нет. Каждые 5,5 сек. у *L. minuta* вода внезапно выбрасывается из выводного сифона. В это время вводной сифон закрыт. В промежутках вода медленно проходит через вводной сифон. Таким образом вводной и выводной сифоны работают попеременно. Ритм работы сифонов у разных видов неодинаков. Так, у *L. pella* выброс воды из выводного сифона происходит каждые 16—18 сек. У этого вида время от времени сифоны выдвигаются из раковины, примерно на 4 мм, открывается сначала вводной, а затем выводной. В остальное же время они выдвинуты лишь частично, и отверстия их закрыты. (Следует заметить, что *L. pella* относится рядом исследователей к подроду *Lembulus* (Тиле, 1934; Коробков, 1954). Янг (1939) считает, что лембулусы по ряду признаков могут быть выделены как самостоятельный род. Кроме характера раковины, они отличаются от лед наличием заднего мантийного щупальца, полным слиянием вентральных краев обоих сифонов, а также отсутствием связи между внутренними ктенидиями обеих сторон).

Жабры лед несколько меньших размеров, чем у нукул, но высоко специализированы. Они образуют нежные септальные мембраны, перфорированные четырьмя рядами отверстий, окруженных ресничками. Дыхательные токи воды сильные, но прерывистые. Поперечнополосатая мускулатура поддерживающей мембраны, осей и лепестков обеспечивает ритмические движения вверх,

благодаря чему достигается пульсация воды: внезапный ее вход и выход. Жабры, таким образом, играют роль своего рода насоса, накачивающего воду в мантийную полость.

Пищеварительная система устроена по типу, характерному для всех протобранхий. Основным органом, собирающим и сортирующим пищу, являются ротовые лопасти. Они имеют такое же строение, как у нукул, но у многих видов лед отсутствует лопастной мешок, столь характерный для нукул. Роль жабр в питании очень незначительна.

Леды, как и нукулы, относятся к эндобиосу и живут, зарывшись в донные осадки. Зарываются они неглубоко. При помощи сифонов поддерживается постоянный контакт с водой над поверхностью субстрата. Иногда, во время движения под осадками, над грунтом выступает передняя часть раковины. Сифоны в это время бездействуют, а частички ила, попадающие вместе с водой в мантийную полость, выталкиваются вентрально внезапным сокращением аддукторов.

Леды — типичные грунтоядные моллюски. Переваривание пищевого материала исключительно внутриклеточное и ограничено пищеварительными дивертикулами. Роль кишки сводится к формированию очень компактных фекальных шариков.

Представители рода являются обитателями мягких, песчаных, песчано-илистых и илистых грунтов. *L. minuta* указывается Янгом (1939) с илистого грунта с небольшой примесью тонкого гравия. Тот же вид, по данным Аллена (1954а), встречается на песчано-илистом дне. Как отмечает Янг (1939), *L. pella* характерна для илистого дна. *L. pernula* в Белом и Баренцевом морях указывается с самых разнообразных грунтов, начиная с ракушниковых и до крупно-песчаных и гравийных (Дерюгин, 1915).

Леды имеют весьма широкий батиметрический диапазон. *L. pella* встречается в неглубоких водах. *L. minuta* была поднята тралом с глубины 60 м (Янг, 1939). *L. pernula* в Белом море является характерной формой песчано-илистых грунтов на глубине до 350 м (Дерюгин, 1928). В Кольском заливе этот вид встречается на глубинах от 3 до 164 м (Дерюгин, 1915). *L. fragilis* живет в Адриатическом море на глубинах от 17—20 м и глубже (Ватова, 1935), а в Средиземном море, по Вальтеру (1893), от 73 до 218 м.

Судя по распространению в современных морях, леды являются стеногалинными организмами, приспособленными к жизни в водах с нормальной соленостью. В Черном, Азовском, Балтийском морях эти моллюски не встречены. Некоторое понижение солености леды, по-видимому, все же выдерживают. Они встречаются в проливе Каттегат, где соленость падает до 28—29‰. *L. pernula* живет в псевдоабиссальной зоне Белого моря при солености 30‰ (Дерюгин, 1928).

Изучение современных форм показало, что более всего они предпочитают тихие участки дна без донных течений. Для таких участков характерны застойность вод и дефицит кислорода. В то же время в этих условиях создаются предпосылки для выделения сероводорода. Расцвет колоний лед на илистых грунтах с небольшим содержанием кислорода, где другие моллюски отсутствуют или встречаются в ограниченном числе, как это имеет место в Кольском заливе или датских водах, говорит о значительной эвриоксбионности лед (Мерклин, 1949).

Перри и Свенгель (1955) указывают на значительный температурный диапазон рода *Leda*. В то же время эти авторы отмечают, что леды более широко распространены и многочисленны в холодных водах. *L. pernula*, например, характерна для северных морей СССР (Белое и Баренцево моря) и вообще для северной части Атлантического океана (Дерюгин, 1915, 1928; Догель, Зенкевич, 1940). Многие виды лед указываются и из тропических вод: *L. acuta*, *L. ornata*, *L. gibbosa* и др. (Долл, 1901а, 1909). Но в теплых водах леды обычно спускаются на большие глубины с относительно-постоянной низкой температурой.

Для биоценологической характеристики лед приведем несколько примеров. *L. pernula* указывается в датских водах Петерсеном (1918) в следующем комплексе илистого дна: *Abra nitida*, *Thyasira flexuosa*, *Nucula sulcata*. Для псевдоабиссали Белого моря Дерюгин (1928) указывает следующий состав биоценоза *Yoldia arctica* — *Leda pernula*: *Modiolaria magna*, *Buccinum tenue*, *Cylichna densistriata*, *Thyasira flexuosa*. Тот же автор (Дерюгин, 1915) указывает: *L. pernula* в фации песка Баренцева моря: *Nucula*, *Cardium ciliatum*, *Astarte*, *Pecten islandicus*; для песчанистого ила характерен комплекс: *Yoldia hyperborea*, *Cardium ciliatum*, *Thyasira flexuosa*, *Leda pernula*, *Mya truncata*, *Macoma calcarea*, *Buccinum*, *undatum*, *B. fragile*, *B. grönlandicum*, *Nassa clausa*, *N. grönlandica*, *Margarita grönlandica*.

В геологической истории леды известны, начиная с силура (Веррилл, Буш, 1897; «Основы палеонтологии», 1960). Широко распространены в палеогене и неогене Юга СССР и Дальнего Востока.

### Род *Yoldia* Möller, 1842

Тип рода — *Y. arctica* Möller, 1842.

Этот род понимается здесь в широком смысле, охватывая также виды, относимые в «Основах палеонтологии» к родам *Portlandia* и *Yoldiella*.

Представители рода *Yoldia* имеют весьма широкое распространение в современных, преимущественно северных морях.

*Y.* (= *Portlandia*) *arctica* — высокоарктический, почти циркумполярный вид, который широко представлен во всех северных морях СССР. *Y.* (= *Yoldiella*) *intermedia* и *Y.* (= *Yoldiella*) *lenticula* также арктические циркумполярные виды, которые широко распространены во всех северных морях СССР, кроме Белого. Из Кольского залива Дерюгин (1915) указывает *Y.* (= *Yoldiella*) *lucida* и *Y. frigida*. *Y.* (= *Yoldiella*) *persei* встречается в северных частях Баренцева и Карского морей. В Беринговом море встречаются *Y. hyperborea*, *Y. thraciaeformis*, *Y. beringiana* (Филатова, Нейман, 1963). На тихоокеанском побережье Северной Америки известна *Y. sapotilla* (Абботт, 1954), а на атлантическом — вдоль побережья о-ва Мэн — *Y. limatula* (Дрю, 1899б). На побережье тропической Западной Америки распространены *Y. martyria* и *Y. cecinella*. У берегов о-ва Пуэрто-Рико встречается *Y. perprotracta* (Вармке, Абботт, 1953).

Раковины более крупные и тонкостенные, чем у лед, удлиненные, почти эллиптические, зияющие спереди и сзади, суженные сзади, но не имеющие ясно выраженного ростра. Створки уплощенные. Макушки почти центральные. Ветви замочного края образуют очень тупой угол. Связочная ямка широкая, спереди и сзади частично прикрытая зубами. Мантийный синус глубокий. Наружная поверхность гладкая, со следами нарастания, концентрически ребристая или покрытая косо расположенными ребрами.

Строение тела моллюка во многом сходно с нукулами и ледами (рис. 5). Нога представляет собой очень крупный, мускулистый орган с двулопастным основанием (в выдвинутом состоянии она равна объему всего остального тела) (Янг, 1939). Края лопастей ноги тонкие, зубчатые. Нога выдвигается из задней части раковины, вследствие чего моллюск способен зарываться в донные осадки вертикально.

Мантия *Y. limatula* снабжена хорошо развитыми сифонами с одним щупальцем близ основания сифонов. Множество щупалец имеется вдоль заднего и нижнего краев мантии. Края мантии в задней части образуют еще пару уплощенных выступов, которые окаймлены щупальцами и очень чувствительны. Отмеченное выше непарное сифональное щупальце весьма чувствительно к механическим раздражениям, но специальная функция этого органа еще не выяснена. Впрочем, это щупальце не обнаружено у *Y. perprotracta* (Вармке, Абботт, 1953). По всем данным, оно является сильно удлиненным и специализированным краевым мантийным щупальцем (Дрю, 1899а, б). У *Y. limatula* сифоны соединены на всем протяжении и могут выдвигаться из раковины на длину, значительно превосходящую длину самой раковины. Интересно, что у различных видов моллюков связь между вентраль-

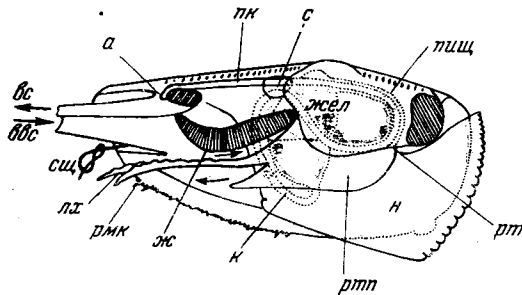


Рис. 5. Внутреннее строение *Yoldia limatula* (по Янгу)

а — анус; авс — вводной сифон; вс — выводной сифон; жс — жабры; жел — желудок; к — кишка; рп — лопастная пластина; лх — лопастные хоботки; н — нога; пак — прямая кишка; пищ — пищевод; рмк — расширение мантийного края; рм — рот; с — сердце; сц — сифональное щупальце

ными краями сифонов различная. У *Y. limatula* оба сифона представлены полными тканевыми трубками. У *Y. montereyensis* и *Y. beringiana* выводной сифон представляет цельную трубку, а вентральный край вводного сифона образован ресничной связью.

У *Y. lucida* боковые стенки сифонов образованы сомкнутыми ресничками (Янг, 1939).

Жабры иолдий представляют собой эффективный орган накопления воды в мантийную полость. Каждая жабра состоит из двух рядов широких плоских пластин, расположенных тесно друг за другом в передне-заднем направлении. Количество пластин (лепестков) у *Y. perprotracta* достигает 90 (Варме, Абботт, 1953). Оба ряда пластинок соединены со стенкой тела при помощи тонкой мускулистой мембраны. Роль жабр как коллектора пищевого материала очень незначительна.

Сбор пищевых частиц и доставка их ко рту осуществляется при помощи ротовых лопастей. Ротовые лопасти иолдий устроены по типу, характерному для всех протобранхий (Янг, 1939). Они состоят из лопастных пластин, лопастного хоботка и маленького лопастного мешочка. Последний, по данным Келлога (1915), Хирасаки (1927) и Аткинса (1936), у иолдий отсутствует, а по Янгу (1939), имеется и представлен маленьким парусовидным образованием. Сбор пищевого материала у *Y. limatula* осуществляется следующим образом. Моллюск несколько отклоняется от вертикального положения вбок, и раковина на одну треть выставляется над грунтом (рис. 6). Затем из раковины высовываются лопастные хоботки, их кончики погружаются в донные осадки и взмучивают их. Реснички, выстилающие желобок хоботка, прогоняют частицы ила, богатые органическим материалом, к лопастным пластинам. Здесь происходит отбор пригодных в пищу частиц, которые действием мерцательного эпителия направляются ко рту.

Рот расположен позади переднего аддуктора. Он переходит в короткий, сравнительно широкий пищевод, который у *Y. (= Yoldiella) lucida* отклоняется несколько кпереди, затем проходит кверху и назад и переходит в сравнительно крупный желудок. В округлую (спинную) часть желудка открываются протоки дивертикулы, а удлиненная (брюшная) часть переходит в кишку. Кишка расположена на правой стороне тела и образует несколько петель, после чего переходит в прямую кишку. Последняя у иолдий пронизывает сердце. Анальное отверстие находится за задним аддуктором у основания выводного сифона.

Органы выделения (нефридии) развиты довольно сильно. Они представлены парой изогнутых трубок, сообщающихся с одной стороны, с перикардием, околосердечной сумкой, и с другой — с мантийной полостью. Оба отверстия трубок у иолдий сильно сближены.

Иолдии являются раздельнополыми животными. Половые железы сильно развиты.

*Y. limatula* откладывает половые продукты прямо в воду. Яйца многочисленны, мелкие, 0,15 мм в диаметре (Дрю, 18996). Из яйца развивается трохофорная личинка. После 90—120 час. личинка перестает плавать и оседает на дно. Апикальная длинная ресничка отпадает, распадается поверхностная защитная оболочка эмбриона, и обнажается уже сформировавшаяся двустворчатая раковинка. Первоначально моллюск способен лишь к очень незначительным движениям, но нога начинает быстро расти, подошва ее приобретает характерную двулопастную форму, и движения ноги уже сходны с движениями взрослых особей. Окончательное формирование внутренних органов завершается примерно в течение месяца. Эмбриология иолдий очень детально приводится в работе Дрю (18996).

По образу жизни иолдии близки к ледам. Помещенная на мягкий илистый грунт иолдия, так же как и леда, быстро выдвигает большую мускулистую ногу, приподнимается над грунтом при помощи захватывающего действия лопастей и начинает зарывать-

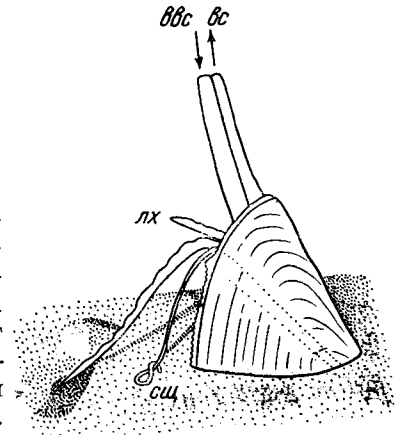


Рис. 6. *Yoldia limatula* во время питания (по Янгу)

авс — вводной сифон; вс — выводной сифон; лх — лопастные хоботки; сц — сифональное щупальце

ся. Зарывание происходит очень быстро, причем иолдия погружается в грунт не по диагонали, как нукулы и леды, а вертикально. Движения закапывания состоят в следующем. Нога с сомкнутыми лопастями вонзается глубоко в грунт, лопасти расходятся, образуя якорь, после чего подтягивается тело. Все эти движения с большой быстротой следуют одно за другим, в результате чего моллюск очень быстро оказывается под слоем осадка (Дрю, 1899а, 1899б; Янг, 1939). В отличие от нукул и лед иолдии могут также совершать скачкообразные движения (Дрю, 1899а). Это происходит в тех случаях, когда иолдия оказывается на гладком, твердом субстрате, и нога не может найти точки опоры (Дрю, 1899б). Зарывшаяся *Y. (=Yoldiella) lucida* выставляет над поверхностью грунта сравнительно короткие сифоны (Янг, 1939). Через каждые 5 сек. у *Y. (=Yoldiella) lucida* вода внезапно выбрасывается из выводного сифона при закрытом вводном сифоне. В промежутках между пульсациями вода очень медленно, но постоянно проходит в вводной сифон. Это прохождение воды через вводной сифон завершается внезапным ее всасыванием, после чего сифон закрывается (Янг, 1939).

Иолдии относятся к группе грунтоядных моллюсков и питаются органическим детритом, содержащимся в донных осадках. *Y. thraciaeformis* и *Y. beringiana* собирают детрит с поверхности грунта (Филатова, Нейман, 1963).

Иолдии являются обитателями мягких илистых грунтов. *Y. limatula* встречается в мягких илах с уже разложившимся органическим веществом (Дрю, 1899б; Янг, 1939). По данным Филатовой и Неймана (1963), *Y. hyperborea* встречается на мягких алевроитово-глинистых грунтах. Тот же вид, по Дерюгину (1915), в Кольском заливе встречается в глинисто-песчаном иле. *Y. beringiana* обычна на мелкоалевритовых илах (Филатова, Нейман, 1963). *Y. ensifera* на тихоокеанском побережье Северной Америки встречается на мягких илистых грунтах (Шелфорд и др., 1935). *Y. perprotracta* у берегов о-ва Пуэрто-Рико отмечается на илистом дне (Вармке, Абботт, 1953). *Y. (=Portlandia) arctica* является характерной формой мелкопесчаных илистых грунтов Белого моря (Дерюгин, 1928). В Кандалакшском заливе Белого моря *Y. (=Portlandia) arctica* характерна для комплекса илисто-песчаных грунтов (Броцкая, Жданова, Семенова, 1963). *Y. (=Yoldiella) intermedia* обитает на мягких илистых грунтах. *Y. (=Yoldiella) lenticula* — на илистых и илисто-песчаных, а *Y. (=Yoldiella) persei* — на коричневых илах (Филатова, Зацепин, 1948).

Иолдии являются преимущественно прибрежными мелководными формами, однако некоторые виды встречаются и на значительных глубинах. *Y. limatula* широко распространена в мелководных бухтах побережья о-ва Мэн на глубине от 2 до 10 м

(Дрю, 1899б; Янг, 1939). *Y. hyperborea* в Беринговом море встречается от 50 до 140 м, *Y. thraciaeformis* — от 100 до 140 м, *Y. beringiana* — на глубине 500—2000 м (Филатова, Нейман, 1963). *Y. (=Portlandia) arctica*, по данным Мосевича (1928), встречается на самых различных глубинах. По Дерюгину (1928), этот вид является характерной формой псевдоабиссали Белого моря. *Y. ensifera* на тихоокеанском побережье Северной Америки обитает на глубинах от 3 до 75 м, а *Y. scissurata* от 0 до 125 м (Шелфорд и др., 1935). В Кольском заливе *Y. hyperborea* встречается на глубине от 12 до 58 м, *Y. (=Yoldiella) intermedia* от 250 до 400 м, а *Y. lenticula* от 90 до 160 м (Дерюгин, 1915). На побережье тропической Западной Америки *Y. martiria* встречается от 65 до 260 м, а *Y. cecinella* на 50 м и более (Кин, 1958). *Y. (=Yoldiella) persei* в Баренцевом и Карском морях обитают на глубине от 160 до 800 м (Филатова и Зацепин, 1948). *Y. perprotracta* у берегов о-ва Пуэрто-Рико известна на глубине от 3 до 7—8 м (Вармке, Абботт, 1953).

Большинство современных иолдий населяет воды с нормальной океанической соленостью, но отдельные виды, судя по имеющимся данным, переносят значительное понижение солености. Примером такого эвригалинного вида является *Y. (=Portlandia) arctica*. По Мосевичу (1928), для этого вида характерна чрезвычайно сильная изменчивость, обусловленная различными факторами внешней среды. Так, типичная форма *Y. (=Portlandia) arctica arctica* встречается в водах с различной степенью солености (от 32 до 26‰). Другой подвид, *Y. (=Portlandia) arctica siliqua*, встречается в Обской и Енисейской губе и находится под влиянием некоторого опреснения. Для сильно опресненных вод характерной формой является *Y. (=Portlandia) arctica aestuariorum*, большие популяции которой встречаются в устье Печоры и Лены. Филатова и Зацепин (1948) также отмечают большой солевой диапазон *Y. (=Portlandia) arctica*. По данным этих авторов, *Y. (=Portlandia) arctica arctica* и *Y. (=Portlandia) arctica portlandia* встречается при солености не ниже 28‰, *Y. (=Portlandia) arctica siliqua* при высокой солености, а *Y. (=Portlandia) arctica aestuariorum* выдерживает опреснение до 1‰. Как отмечают Шелфорд и др. (1935), сообщество *Pandora — Yoldia* на тихоокеанском побережье Северной Америки лучше развивается в участках со сравнительно низкой соленостью. Данных относительно способности других видов переносить колебания солености у нас нет.

Подобно нукулам и ледам, иолдии являются эвриоксибионтными формами. Об этом свидетельствует их широкое распространение на мягких илистых грунтах с большим содержанием разложившегося органического вещества (Дрю, 1899а) и на коричне-

вых илах (Филатова, Зацепин, 1948), бедных кислородом. Шелфорд и др. (1935) отмечают, что сообщество *Pandora* — *Yoldia* встречается на илистых мягких грунтах, где значительный распад органического вещества (диатомей) обуславливает выделение серы и дефицит кислорода.

Большинство видов иолдий распространено в арктических водах. Исходя из этого, можно заключить, что род в целом является холодолюбивым. Из тепловодных форм можно отметить *Y. martiria* и *Y. cecinella*, которые встречаются в водах тропической Западной Америки (Кин, 1958). К теплолюбивым формам относится также *Y. sapotilla* с довольно высокой летальной температурой — 34,8° (Мур, 1958). Следует отметить, что некоторые виды *Yoldia*, которые обитают на литорали в Арктике, по мере продвижения на юг, спускаются в более глубокие воды. *Y. (=Portlandia) arctica* является типичной арктической формой и не встречается в водах с температурой выше 4° (Дерюгин, 1928; Мур, 1958). Холодолюбивыми являются также *Y. (=Yoldiella) intermedia* (живет при низких положительных и отрицательных температурах), *Y. (=Yoldiella) lenticula*, *Y. (=Yoldiella) persei* (Филатова, Зацепин, 1948), *Y. hyperborea*, *Y. thraciaeformis*, *Y. beringiana* (Филатова, Нейман, 1963).

Иолдии являются характерными формами многих биоценозов сублиторали, а также псевдоабиссали. Например, в Белом море в мелкопесчанистой илистой фации псевдоабиссали Дерюгин (1915) выделяет биоценоз *Y. (=Portlandia) arctica* — *Leda pernula*. В Беринговом море в сублиторали (на глубине 100—140 м) обитает биоценоз *Y. thraciaeformis* — *Ctenodiscus*, а в батии — биоценоз *Y. beringiana* — *Travisia forbesi* (Филатова, Нейман, 1963). Кроме иолдий, для этих биоценозов характерны *Leda pernula*, *Nucula tenuis* и др. Для тихоокеанского побережья Северной Америки Шелфорд и др. (1935) указывают сообщество *Pandora* — *Yoldia*, для которого характерны, *Y. ensifera*, *Pandora filosa*, *Nucula linki*, *Polinices groenlandicus*.

*Y. (=Yoldiella) intermedia* часто попадает в желудках бентосоядных рыб. *Y. lenticula* массами находили в желудках пикши и камбал (Филатова, Зацепин, 1948). По-видимому, иолдии вообще охотно поедаются бентосоядными рыбами.

В геологической истории иолдии известны начиная с мела. В пределах СССР встречаются в третичных отложениях Дальнего Востока, в четвертичных отложениях и террасах прибрежных районов северных морей СССР. Встречаются в кайнозое Северной Европы, Азии и Америки.

## СЕМЕЙСТВО MALLETIIDAE BELLARDI, 1875

### Род *Malletia* Des Moulins, 1832

Тип рода — *M. chilensis* Des Moulins, 1832

Известно небольшое число современных видов этого рода. *M. obtusata* отмечается у берегов Норвегии и Дании (Сарс, 1872; Янг, 1939; Джонс, 1950). *M. abyssorum* и *M. polita* распространены, по Вериллу и Бушу (1898), в Чесапикском заливе у берегов Северной Америки. С побережья Северо-Западной Америки, от Арктики до Калифорнии, Доул (1921) указывает *M. talama*, *M. pacifica*, *M. faba*, *M. flora*, *M. chilensis* встречается в Тихом океане у берегов Чили (Хэт, 1937). *M. pallida* отмечается у мыса Доброй Надежды, а *M. sibogae* — у берегов Индии (Пельзнер, 1888, 1911).

Раковины небольшие, близкие по величине к ледам, удлинено-овальные, без роства, позади усеченные, тонкостенные, слабо выпуклые, немного зияющие спереди и сзади, с маленькой почти центральной макушкой. Наружная поверхность гладкая или с тонкими концентрическими ребрами. Замок состоит из многочисленных очень мелких зубов. Связка наружная, опистодетная. Мантийный синус большой, широкий, притупленный.

Маллетии по своим анатомическим особенностям мало отличаются от лед (рис. 7). Нога крупная, тонкая, лопатовидная, сильно растяжимая. Кончик ноги двулопастный, причем лопасти способны очень сильно расходиться в стороны, что способствует лучшему захвату мягкого ила при продвижении в субстрате.

Сифоны соединенные и способны выдвигаться на длину, превышающую длину раковины. Янг (1939) отмечает, что у животного длиной в 1,4 см сифоны достигали 2 см. Обычно сифоны вытягиваются сначала кверху, а затем загибаются вперед параллельно спинному краю раковины. Стенки сифонов маллетий в отличие от лед полностью тканевые.

Жабры довольно крупные и представляют собой пару удлинённых округлых образований, достигающих почти половины длины всего тела. Каждая жабра состоит из 60 жаберных лепестков, очень тесно примыкающих друг к другу и прикрепленных к тонкой мускулистой мембране. Последняя состоит из поперечнополосатой мускулатуры и обеспечивает движение жабер. Жабры выполняют функцию дыхания и вызывают постоянную пульсацию воды в мантийной полости.

Пищеварительная система устроена по типу, характерному для всех протобранхий. Ротовое отверстие, которое находится позади переднего аддуктора, ведет в короткий, сравнительно широкий пищевод, переходящий в крупный конусовидный желудок. Желудок состоит из двух частей: округлой дорзальной и удли-

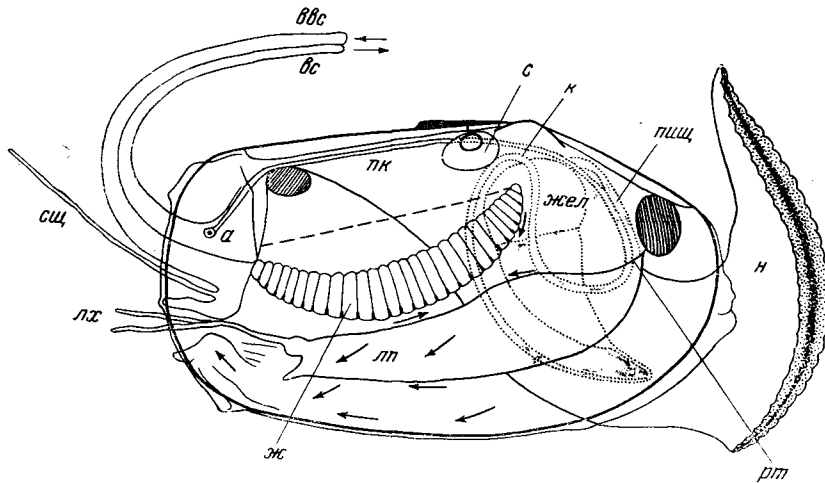


Рис. 7. Внутреннее строение *Malletia obtusata* (по Янгу)

а — анус; ввс — вводный сифон; вс — выводной сифон; ж — жабры; жел — желудок; к — кишка; лп — лопастная пластинка; лх — лопастные хоботки; н — нога; пшц — пищевод; рт — прямая кишка; рт — рот; с — сердце; сц — сифональное щупальце. Стрелки указывают направление токов в мантийной полости

ненной, конической, вентральной. Обе эти части отчетливо отделяются друг от друга поперечными гребнями. В дорзальной части открывается пищевод и три протока пищеварительной дивертикулы. Внутренняя поверхность дорзальной части желудка покрыта бороздками с ресничками и хитиновыми гребнями, которые перетирают попадающий сюда пищевой материал. Вентральная область желудка целиком покрыта ресничками и переходит в тонкую длинную кишку. Желудок почти не прикреплен к стенке тела, поэтому его движения совершенно свободны, что способствует лучшей перистальтике и перетиранию пищи. Переваривание пищи внутриклеточное и происходит в пищеварительных дивертикулах. В кишках из слизи и непереваренного материала, поступающего из желудка, формируются фекальные шарики. Анальное отверстие открывается в основании выводного сифона.

Помещенная на поверхность грунта, маллетия быстро выдвигает ногу, приподнимается и начинает двигаться вдоль поверхности субстрата, образуя в нем глубокую борозду и постепенно погружаясь в осадок. Первоначально нога выдвигается и углубляется с сомкнутыми лопастями. Затем лопасти расходятся, и животное продвигается несколько вперед и вверх, после чего нога снова скрывается в раковине. На чрезвычайно мягких грун-

тах, где живет моллюск, осадки отлагаются очень быстро, и животное скрывается под ними, сохраняя связь с придонной водой при помощи очень подвижных, длинных сифонов. В отличие от моллюсков, которые зарываются вертикально вниз, *M. obtusata* продвигается вдоль поверхности грунта, не проникая в него особенно глубоко. Это может быть объяснено незначительным содержанием пищевого материала на больших глубинах, где живет моллюск (Янг, 1939). Как уже отмечалось, связь с поверхностью субстрата все время поддерживается при помощи сифонов (рис. 8). Через вводный сифон поступает постоянный ток воды в мантийную полость. Из выводного сифона через определенные интервалы (около 28 сек.) вода с силой выбрасывается наружу. Вентрально от сифонов выдвигаются непарное чувствительное щупальце и лопастные хоботки.

Пищу маллетий составляет органический детрит, содержащийся в донных осадках. Как и у остальных протобранхий, сбор и транспортировка пищевого материала ко рту осуществляются ротовыми лопастями. Для маллетий характерны очень крупные лопастные пластины. Лопастные хоботки выдвигаются в задней части раковины из небольшого отверстия, окруженного разросшимися складками краев мантии. Частицы детрита, смешанные с фрагментами песка и ила, собираются лопастными хоботками, грубо сортируются на лопастных пластинах и направляются ко рту.

Данные о характере местообитания маллетий весьма скудны. Во всех известных местонахождениях они были найдены в мягких тонких илах на больших глубинах (Янг, 1939). *M. flora* указывается Доллом (1921) с глубины 2900 м. По Сарсу (1872), пред-

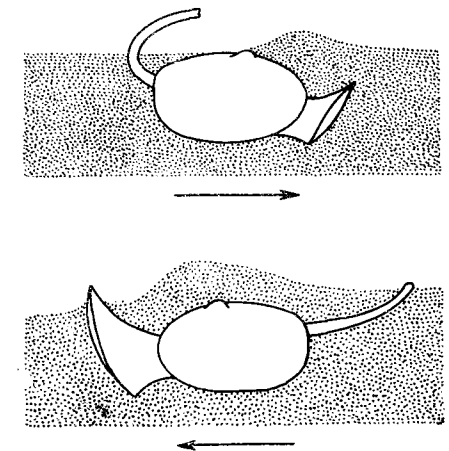


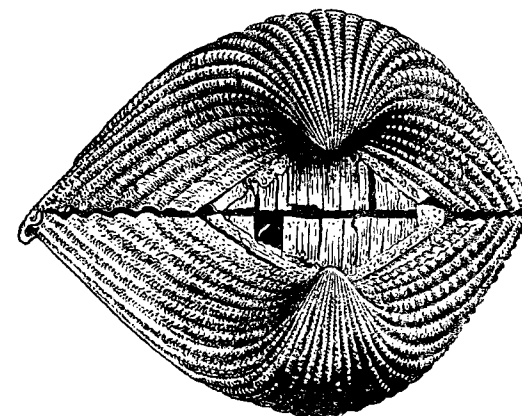
Рис. 8. Положение *Malletia obtusata* в грунте (по Янгу)

наверху — вид справа; внизу — вид слева

ставители рода широко распространены на глубинах от 364 до 910 м. *M. obtusata* были собраны тралом у берегов Норвегии с глубины около 350 м (Янг, 1939). Глубоководными являются также виды *M. abyssorum*, *M. polita* и *M. sibogae* (Веррилл, Буш, 1898; Пельзнер, 1911). Все современные виды маллетий обитают в морях с нормальной соленостью. По имеющимся данным (Долл, 1921; Тиле, 1934; «Основы палеонтологии», 1960) представители рода встречаются преимущественно в холодных водах. Данных относительно газового режима маллетий у нас нет. Судя по их глубоководному образу жизни в тонких, илистых грунтах, бедных кислородом, они могут переносить условия некоторого дефицита кислорода. На основании тех же косвенных данных можно заключить, что маллетии предпочитают спокойные участки дна без сильных течений.

В геологической истории маллетии известны, начиная с мела (датский ярус — голоцен Азии, Америки и Австралии). В пределах СССР отмечаются из сакараульского горизонта Грузии, из неогена Сахалина и Камчатки.

## ОТРЯД NEOTAXODONTA





## НАДСЕМЕЙСТВО ARCACEA

## СЕМЕЙСТВО ARCIDAE GRAY, 1840

## ПОДСЕМЕЙСТВО ARCINAE GRAY, 1840

Род *Arca* Linné, 1758

Тип рода — *Arca noae* Linné, 1758. Средиземное море. Согласно классификации Райнхарта (1943) и «Основ палеонтологии» (1960), в подсемейство Arcinae Gray, 1840 входят четыре рода: *Arca* Linné, 1758, *Barbatia* Gray, 1842, *Arcopsis* Koenen, 1885 и *Bathyarca* Kobelt, 1891. Следует отметить, что как анатомические особенности, так и образ жизни представителей этих родов весьма различны. Мы более подробно остановимся на представителях *Arca* и лишь попутно отметим те или иные особенности представителей других родов.

У представителей рода *Arca* раковина удлинённая, преимущественно трапецевидная, со сдвинутыми вперед макушками. На высокой арее шевронообразные бороздки. Замочная площадка прямая, длинная и узкая. Она несет многочисленные вертикальные или слабоскошенные мелкие зубы. Связочная площадка образует с плоскостью смыкания створок угол, близкий к прямому. Биссусное зияние широкое. Поверхность створок неровная с нерегулярно расположенными радиальными ребрами.

У *Barbatia* раковина обычно меньше, арее более низкая, чем у *Arca*, замочная площадка изогнутая; зубы — более мелкие в середине и более крупные по краям, косо расположены. Поверхность створок ровнее, чем у *Arca*. Зияние раковины для прохождения биссуса небольшое.

У *Arcopsis* раковина еще меньше по величине, чем у *Barbatia*. Связка ограничена треугольной площадкой в центре арее. Последняя целиком покрыта вертикальными гребнями. На поверхности раковин аркописов отмечается четкая струйчатость и тонкие радиальные ребра.

У *Bathyarca* раковина вообще очень маленькая, тонкостенная, неравносторонняя, правая створка крупнее левой. Арее очень узкая, зубы сильно скошенные. Раковина имеет очень маленькое зияние для прохождения биссуса.

В настоящее время представители рода *Arca* распространены исключительно в теплых морях. Так, например, *A. noae* — тип рода — встречается в Средиземном море у берегов Испании, Италии, Сардинии, Сицилии и Корсики.

По Абботту (1954), типичные арки — *A. zebra* и *A. umbonata* встречаются у берегов Северной Каролины, у Малых Антильских

островов и в Вест-Индии. По Кин (1958), *A. mutabilis* и *A. pacifica* встречаются у берегов Калифорнии и Перу. Представители родов *Barbatia* и *Arcopsis* тоже относятся к теплолюбивым формам. Представители же рода *Bathyarca* в основном являются холодолюбивыми. *B. pectunculoides* имеет очень широкое распространение в Атлантике, начиная с северных морей до экватора, а другие виды — *B. gracilis* и *B. groenlandica* — являются обитателями исключительно холодных морей.

Анатомическое строение тела арок изучалось многими исследователями. Матиас (1914) очень подробно рассмотрел систему кровообращения и нервную систему этих моллюсков. Хэт (1941) изучил анатомическое строение следующих видов арок: *A. bouvieri*, *A. imbricata*, *A. noae*, *A. pacifica*, *A. umbonata*, *A. zebra*. В работе Зейделя (1909) также рассматривается анатомическое строение *A. noae*, *A. tetragona* и *Arcopsis lactaea*.

По этим материалам нами приводятся некоторые данные об особенностях внутреннего строения представителей рассматриваемого рода.

Нога *Arca* довольно крупная и заканчивается впереди коротким языкообразным отростком. На задней ее части имеется узкий киль. Кончик ноги имеет воронкообразное углубление, которое при передвижении играет весьма важную роль: далеко вытянутая вперед нога плотно присасывается к грунту и сокращением ножных мускулов животное подтягивается к месту прикрепления.

У всех арок наружная поверхность ноги покрыта многочисленными железами. Особенно густо эти железы покрывают те стороны ноги, которые при ползании моллюска находятся в соприкосновении с грунтом.

Позади воронки тянется глубокая борозда, которая ведет к биссусному углублению. Биссус — довольно плотное образование зеленоватого цвета, с блестящей поверхностью. То место биссуса, которым животное прикрепляется к субстрату, несколько расширено. Срединная его часть, так называемый ствол, имеет сжатую с боков форму, а передняя и задняя части вытянуты. Верхняя часть биссуса имеет воронкообразное углубление, и стенки состоят из многочисленных тонких нитей, которые образуют корень биссусного ствола. Биссусным стволом арки прикрепляются к субстрату.

Арки ведут прикрепленный образ жизни. Об этом свидетельствует тот факт, что захваченные сетью они большей частью имеют обломанный (оторванный) биссус, или же последний прикреплен к плотным предметам, которые, если они не очень велики, вытаскиваются вместе с моллюском. Арки очень редко меняют место своего прикрепления. Выделение биссусных нитей происходит чрезвычайно медленно, и в аквариумных условиях этого надо

дожидаться очень долго, а вместе с тем биссус арок, извлеченных на поверхность, состоит из многочисленных нитей. Однако в некоторых случаях арки все же способны менять место своего прикрепления, и, находясь в неприкрепленном состоянии, они очень быстро передвигаются. Так, арка длиной 2,5 см в течение 20 сек. может проползти расстояние в 40 см. В некоторых случаях арка сама освобождается от своего биссуса. По этому поводу существуют различные мнения. Шлютер (1892) предполагает, что животное, напрягая мускулы, резким движением отрывает свой биссус, но этот отрыв происходит не сразу, а постепенно: отрывается нить за нитью. Зейдель (1909) отрицает это, считая, что биссусное приспособление поддерживается действием мощных мускулов, и животное просто, ослабив их действие, способно легко освободиться от всего биссуса. Названный автор неоднократно проверял свои предположения многочисленными опытами. Таким образом, нарушение тканей происходит, по-видимому, в тех случаях, когда прикрепленное животное силой отрывают от субстрата, но само оно может с легкостью освободиться от своего биссуса, ослабив действие мускулов.

Жабры расположены горизонтально, и по их строению эти моллюски относятся к нитежаберным.

По способу питания они являются типичными фильтраторами. Ротовое отверстие имеет щелевидную форму, ведет прямо в пищевод, который сплюснен в дорзо-вентральном направлении и заканчивается желудком, нижняя часть которого открывается в кристаллический стебелек. У различных видов арок пищевод бывает разной формы и величины: так, он сравнительно короткий у *A. bouvieri* и *A. zebra*, умеренной длины у *A. umbonata* и длинный у *A. noae*.

Что касается грунтов, на которых обитают арки, то надо отметить следующее: представители рода *Arca*, как правило, обитают на скалистых грунтах, в трещинах и расщелинах скал. Штармюлер (1955) и Греффэ (1903) отмечают присутствие нескольких видов арок на скалистых участках, среди колоний баланусов. Представители рода *Barbatia* предпочитают песчаные грунты и, наконец, *Bathyarca* — обитатели илистых и илисто-песчаных грунтов.

Представители рода *Arca* широко распространены в современных теплых морях. А. Смит (1959) отмечает вертикальное распространение рода от 2 до 182 м. *A. zebra*, например, известна от мыса Гаттерас до Кубы на глубинах 2—4 м, *A. occidentalis*, по данным того же автора, встречается от мыса Гаттерас до Бразилии под скалами в мелководной зоне. По Доллу (1886), *A. noae* встречается на мелководном побережье Вест-Индии на глубине 26 м. *A. mutabilis* была найдена южнее Эквадора на глубинах

порядка 20 м. *A. pacifica* найдена у берегов Калифорнии и Перу на глубинах порядка 30—35 м (по данным Рост, 1955). Мадсен (1949) отмечает, что *A. nodulosa* на побережье Западной Атлантики, Азорских островов и Средиземного моря встречается на глубинах от 200 до 4000 м.

Представители рода *Bathyarca*—*B. pectunculoides*,—имеющие широкое распространение в северных морях, встречаются на значительных глубинах, от 50 до 2000 м, а *B. groenlandica*, типичный арктический вид, встречается на глубинах 9—600 м.

Таким образом, глубина обитания арок колеблется в основном от 1 до 30 м, значительно реже они встречаются на глубинах 200 м и более.

Есть данные (Кюнелът, 1938) относительно того, что некоторые арки, например *A. noae*, способны жить некоторое время (8 суток) вне воды. Представители рода *Arca* являются обитателями исключительно бассейнов нормальной морской солености. Представители рода *Arcopsis* встречаются в бассейнах с несколько пониженной соленостью, например в Черном море вдоль берегов Крыма и Кавказа, где последняя не превышает 18‰ (Милашевич, 1916). По Кин (1958), *A. mutabilis* и *A. pacifica* встречаются у берегов Западной Америки среди огромного разнообразия других тропических моллюсков рифовой фации. Маррат (1874) приводит такое сообщество моллюсков с западных берегов Африки: *Arca senilis*, *Venus crenulata*, *Dosinia africana*, *D. torrida*, *Spondylus unicolor*, *Pinna rudis*, *Pteria atlantica*, *Corbula sulcata*, *Terebra corrugata* и др.

Представители рода *Bathyarca* встречаются, по Урбану (1879), у берегов Баренцева моря, на глубине 40—45 м, в следующем сообществе: *Bathyarca gracilis*, *Nucula tenuis*, *Leda pernula*, *L. intermedia*, *Hiatella rugosa*, *Buccinum undatum*; на глубине 200—250 м: *Bathyarca gracilis*, *L. pernula*, *Astarte crenata*, *Macoma calcarea*, *Saxicava rugosa*; на глубине 250—300 м: *Bathyarca pectunculoides*, *Pecten groenlandicus*, *Modiolaria discors*, *Nucula tenuis*, *Leda pernula*, *L. intermedia*, *Astarte crenata*.

Род *Arca* имеет очень широкое геологическое распространение от юры доныне.

#### СЕМЕЙСТВО GLYCYMERIDAE

#### Род *Glycymeris* Costa, 1778 (= *Pectunculus* Lamarck, 1799)

Тип рода — *Arca glycymeris* Linné, 1758.

Современные представители рода известны из тропических и умеренных морей. В Атлантическом океане у берегов Америки обитают следующие виды: *Gl. pectinatus* (Симпсон, 1887; Роке-

релл, 1894), *Gl. acuitocostatus*, *Gl. angulatus*, *Gl. angulosus*, *Gl. castaneus*, *Gl. decussatus*, *Gl. pennaceus*, *Gl. undatus* (Кокерелл, 1894), *Gl. longior* (Пилсбри, 1897), *Gl. caroliensis*, *Gl. spectralis*, *Gl. americana* (Никол, 1953; Смит А., 1959). Вдоль европейского побережья Атлантического океана встречаются *Gl. glycymeris*, (Форбс, Хенли, 1853; Бюкуа и др., 1887—1888; Винкворт, 1932; Степ, 1955; Аллен, 1962). В Средиземном море, помимо этого вида, обитают также *Gl. pilosus*, *Gl. bimaculatus* и *Gl. violascens* (Бюкуа и др., 1887—1888; Остроумов, 1896; Энсей, 1898; Ватова, 1947). В Тихом океане вдоль берегов Америки встречаются *Gl. subobsoleta*, *Gl. bicolor*, *Gl. chemnitzii*, *Gl. gigantea*, *Gl. maculata*, *Gl. inaequalis*, *Gl. multicostata*, *Gl. delessertii* (Кин, 1958). Вдоль берегов Азии встречается *Gl. albolineatus*, который является характерным видом для Японского моря и дальневосточных морей СССР (Разин, 1928; Закс, 1933).

Глицимерисы имеют довольно крупную и массивную раковину. Створки симметричные, округлого очертания, выпуклые. Макушка центральная, наклоненная к треугольной связочной арее. Арея несет шеврообразные бороздки. Замочная площадка широкая, дугообразно изогнутая, с поперечно расположенными изогнутыми зубами. У взрослых раковин зубы имеются только на краях замочной площадки. Наружная поверхность раковины несет радиальные ребра или лишена их и имеется только тонкая радиальная струйчатость. Внутренняя поверхность раковин гладкая. Мантйная линия хорошо выражена. Мускульные отпечатки удлиненные, грушевидные или клиновидные, глубокие; они расположены на несколько возвышающихся площадках. Нижний край раковины с внутренней стороны зазубренный.

Мантия открытая, с простыми краями, за исключением спинной части. По краю мантии расположены глазки. Отдельные глазки, разделенные пигментными клетками, обладают собственным кутикулярным хрусталиком и в общем обнаруживают сходство с глазами ракообразных (Келлер, 1905; Догель, Зенкевич, 1940).

Нога глицимериса большая, представляет собой более или менее уплощенный цилиндр. Подошва полукруглая с волнистыми краями. Волнистость обусловлена глубокими бороздками, покрывающими подошву (Форбс, Хенли, 1853; Вле, 1906).

Глицимерисы ведут полузарывающий образ жизни. Виды, обитающие на рыхлом грунте, передвигаются путем переднезадних колебательных движений раковины и перемещением центра тяжести по отношению к ноге (рис. 9). На твердом грунте движение моллюска происходит несколько иначе: животное лежит на одной из створок, затем нога сильно вытягивается и подошвой укрепляется в той или иной точке грунта. В следующий момент моллюск приподнимается над грунтом, принимая верти-

кальное положение, и переносит раковину на другую сторону ноги. Затем процесс повторяется снова (Вле, 1906) (рис. 10).

Глицимерисы являются детригоидными фильтраторами (Казакова, 1952).

Популяции глицимерисов большей частью живут на песчаном, илисто-песчаном и известняковом грунтах (Никол, 1953; Сенеш, 1958; Смит А., 1959). Некоторые виды встречаются на раковинно-гравийном и гравийном грунтах (Разин, 1928; Чен Я-Ши, 1937; Аллен, 1962).

Представители этого рода встречаются от волноприбойной зоны до абиссальных глубин. Например, *Gl. albolineatus* живет в Японском море на глубине от 5 до 32 м (Разин, 1928). По Заксу (1933), этот вид характерен для прибрежной полосы дальневосточных морей. *Gl. violascens* встречается на глубине до 25 м, а *Gl. bimaculatus* — от 10 до 60 м (Бюкуа и др., 1887—1888). *Gl. gigantea* живет на глубине от 7 до 12 м (Кин, 1958); *Gl. longior* — от 5 до 10 м (Пилсбри, 1897); *Gl. glycymeris* встречается до глубины 200 м (Форбс, Хенли, 1853; Рейнел, 1907; Степ, 1955; Аллен, 1962), *Gl. tessellata* — от 60 до 81 м (Кин, 1958), *Gl. americana* — от 15 до 160 м (Никол, 1953). *Gl. pilosus* в Средиземном море встречается на глубинах от 0 до 250 м (Бюкуа и др., 1887—1888). Некоторые виды этого рода живут только на больших глубинах. По Доллу (1885—1886), *Gl. caroliensis* обилен в относительно глубоких водах севернее мыса Гаттерас и вообще не селится на мелководье. Наиболее эврибатными являются, по-видимому, *Gl. pectinatus* и *Gl. subobsoleta*. Первый из них живет на глубине от 2 до 10 м (Симпсон, 1887), а у западного побережья Северной Америки этот вид встречается до глубины 1000 м (Смит А., 1959). Этот же автор отмечает присутствие второго вида как в мелководной, так и в глубоководной зонах тихоокеанского побережья Северной Америки. Таким образом, род в целом является эврибатным, но большинство видов предпочитает более мелководные или более глубоководные участки дна.

Глицимерисы живут в морях с нормальной соленостью, но некоторые виды выдерживают небольшое понижение солености.

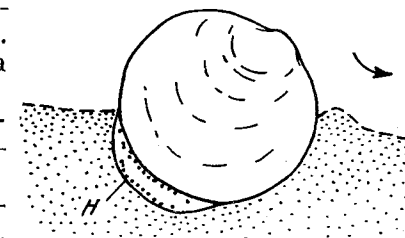


Рис. 9. Глицимерис в песке (по Вле)

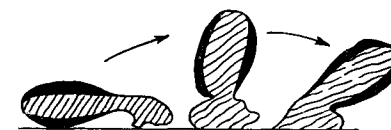


Рис. 10. Схема движения глицимериса на твердом грунте (по Вле)

Так, *Gl. violascens* живет в Мраморном море, соленость которого у Дарданелл не превышает 25‰ (Казакова, 1952). Однако большего опреснения глицимерисы, по-видимому, не выдерживают, так как в Черном море нет ни одного вида этого рода (Зернов, 1943).

Являясь преимущественно жителями теплых морей, глицимерисы известны из тропических и умеренных вод всего мира. Несколько более северными являются *Gl. caroliensis* и *Gl. pectinatus*, обитающие в Атлантическом океане севернее мыса Гаттерас (Смит А., 1959). От температуры воды, по данным Чен Я-Ши (1937), зависит величина раковины животного. Например, в Средиземном море, при температуре 18—21°, *Gl. glycymeris* достигает значительно больших размеров, чем у берегов Англии, у Плимута, при температуре 9—12°.

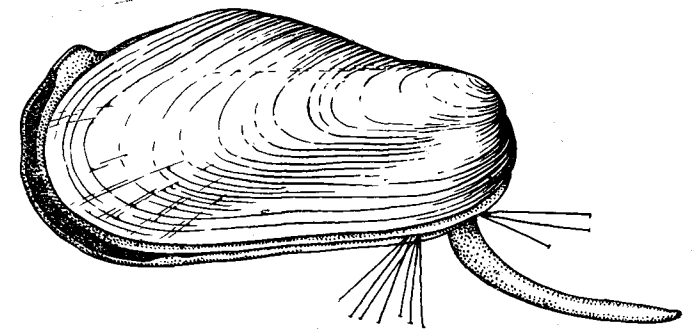
Глицимерисы обычно селятся на участках с сильным движением воды, преимущественно прибойного характера (Разин, 1928). Этот факт позволяет высказать предположение, что они вряд ли переносят понижение содержания кислорода в воде (Казакова, 1952).

В Средиземном море *Gl. violascens* встречается в биоценозе тонкозернистого песка вместе с моллюсками *Cardium tuberculatum*, *Venus (Chione) gallina*, *Venerupis pullastra*, *Donax venustus*, *Tellina planata*, *T. nitida*, *T. fabuloides*, *T. incarnata*, *Macra corallina*, *Spisula subtruncata*, *Lentidium mediterraneum*, *Pharus legumen*, *Ensis ensis*, *Solen vagina*, *Acteon tornatilis*, *Nassa mutabilis*, *Cyclonassa donovani* и др. В биоценозе тонкого гравия, подверженного влиянию глубинных течений, *Gl. glycymeris* встречается в комплексе с моллюсками *Astarte fusca*, *Thracia papyracea*, *Gari costulata* и др. (Перес, Пикар, 1958).

На раковине глицимерисов часто поселяется сверлящая губка *Clype*. На поверхности некоторых представителей рода *Glycymeris* нередко встречается гидроидный полип *Gemma complexa* (Коробков, 1950). Врагами глицимерисов являются некоторые рыбы. Цельноголовая рыба *Chimaera* дробит раковину своей жертвы специальными зубными пластинками. Кроме того, глицимерисы массами уничтожаются пикшей — *Gadus aeglefinus* и *G. morrhua* (Коробков, 1950).

Род встречается с мелового периода доныне. Многочисленные виды этого рода известны в меловых и третичных отложениях Сахалина и Камчатки, а также в палеогеновых и среднемиоценовых отложениях Юга СССР.

## ОТРЯД ANISOMYARIA



## НАДСЕМЕЙСТВО PTERIACEA

## СЕМЕЙСТВО PTERIIDAE MEEK, 1865

Род *Pteria Scopoli, 1777* [= *Avicula* (Klein) Bruguière, 1792]

Тип рода — *Mytilus hirundo* Linné, 1758.

Представители рода ограничены в своем распространении теплыми морями. *P. hirundo* и *P. tarentina* встречаются в Средиземном море, Атлантическом океане (Остроумов, 1896; Бюкенен, 1958), а *P. martensi*, *P. sterna* — в Тихом океане (Долл, 1909; Котакэ, 1955; Трентер, 1957; Кин, 1958); *P. vulgaris* — очень широко распространенный вид — отмечается в Тихом и Индийском океанах, а также в Красном море (Гердман, 1903; Прашад, Бхадури, 1933; Кроссленд, 1957); *P. vexillum*, *P. zebra*, *P. radiata*, *P. chemnitzii*, *P. anomioides*, *P. atropurpurea* указываются в Индийском океане, на побережье Индии и Цейлона; индотихоокеанскими формами являются *P. margaritifera erythreensis*, *P. maculata* и *P. mauritii* (Кроссленд, 1957); *P. fucata*, *P. maxima*, *P. albina*, *P. panasesae*, *P. sugillata* встречаются у побережья Австралии и Новой Гвинеи (Хайнд, 1955).

Раковины различной величины, неравносторчатые (левые створки несколько выпуклее правых), уплощенные, неравносторонние, скошенные, с хорошо развитыми ушками. Под передним ушком правой створки имеется биссусный вырез. Макушки невыдающиеся. Замочный край прямолинейный. Наружная поверхность гладкая, с радиальными пологими ребрами или ребрами-складками. Связка наружная, расположенная на арее большей частью позади макушек. Зубы немногочисленные, иногда редуцированные нацело. Отпечаток переднего аддуктора маленький или вовсе отсутствует. Внутренняя поверхность раковины перламутровая. Мантийная линия цельная, без синуса.

Нога у птерий небольшая, мускулистая, пальцевидной формы; у одной из крупнейших форм, *P. margaritifera*, достигает величины не более 2,5 см и покрыта глубокими поперечными бороздами. Основная ее функция заключается в выделении биссусного вещества, при помощи которого моллюск может плотно прикрепляться к субстрату (рис. 11). Однако при помощи ноги моллюск может и перемещаться. Тогда она выдвигается вперед; сокращаясь, она может также переворачивать раковину и изменять ее положение. Мантия открытая, по краям трехлопастная, снабженная многочисленными пальцевидными щупальцами. Соприкасаясь друг с другом, противоположные лопасти мантии

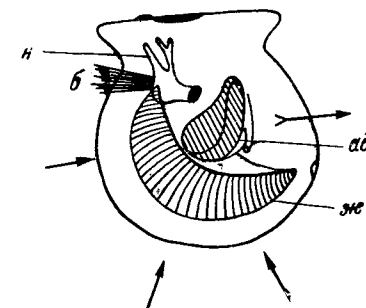


Рис. 11. Схема внутреннего строения *Pteria* (по Янгу)

ад — аддуктор; б — биссус; ж — жабры; н — нога.

Стрелки показывают направление вводимых и выводных токов

благодаря наличию щупальцев оставляют щели, сквозь которые проходит постоянный ток воды в мантийную полость. Щупальца отличаются высокой чувствительностью, и при прикосновении к ним особенно крупных частичек или живых организмов створки раковины мгновенно захлопываются. Мелкие частички вместе с током воды, вызываемым постоянными колебаниями ресничек, покрывающих жабры, проходят к жабрам. Жабры не только выполняют функцию дыхания, но и отцеживают поступающую к ним воду, задерживая все взвешенные в ней частички. Дальнейшая сортировка материала происходит на ротовых лопастях, которые располагаются симметрично, по одной паре по бокам ротовой полости. Осажденный на ротовых лопастях пищевой материал направляется в рот, а непригодные в пищу частички склеиваются слизью в компактные комочки, которые медленно перемещаются к бахромчатым краям ротовых лопастей, откуда время от времени отбрасываются к краям мантии. Здесь проходят ресничные пути, идущие вдоль краев мантии к задним концам жабер. В этой области отработанные частички вместе с выводным током, идущим от жабер, выбрасываются наружу и относятся достаточно далеко от моллюска (Гердман, 1903; Блумер, 1932).

Среди птерий встречаются как раздельнополые, так и гермафродитные формы. *P. vulgaris* и *P. margaritifera*, например, раздельнополы (Гердман, 1903; Кроссленд, 1957), а *P. albina* и *P. fucata* — гермафродиты (Трентер, 1958а, 1959). Яйца откладываются прямо в воду и там же оплодотворяются. У различных видов размножение происходит разновременно. *P. margaritifera* в Красном море размножается с июня до сентября (Кроссленд, 1957). Тот же вид у побережья Австралии откладывает яйца почти круглый год (Трентер, 1958б). Время и продолжительность размножения в значительной степени зависят, очевидно, от условий

внешней среды. *P. albina* размножается в течение круглого года, но особенно интенсивно в апреле и мае; *P. fucata* — с декабря до мая (Тренгер, 1958а, 1959); *P. vulgaris* размножается зимой и весной (Кроссленд, 1957). Из яйца развивается пелагическая личинка, которая через 4—5 дней достигает размеров булавочной головки и готова к оседанию. Однако стадия свободноплавающей личинки может длиться и значительно дольше, если нет благоприятных условий для оседания. В это время личинки птерий могут относиться течениями на значительные расстояния. Наиболее важное значение для оседания молоди имеет грунт. Благоприятными являются твердые грунты с небольшими участками песка, водоросли, места со слабыми течениями, где грунт и молодь птерий не заносится илом. Если же оседание произошло в неблагоприятных условиях, то моллюск способен довольно активно передвигаться в поисках лучшего места для прикрепления. Гердман (1903) наблюдал молодь *P. vulgaris* на водорослях, где она перемещалась со скоростью 2,5 см в мин. Однако водоросли для птерий являются лишь временным субстратом в очень ранних стадиях жизни, тотчас после оседания. Через определенный промежуток времени моллюск переходит на дно, закрепляется биссусом и начинает образ жизни, характерный для взрослых форм.

Птерии ведут малоподвижный образ жизни. В обычных условиях моллюск лежит на левой, более выпуклой, створке. При этом задний край раковины приподнят под некоторым углом к субстрату. Большую часть жизни птерии проводят неподвижно, прочно прикрепившись к субстрату густым пучком биссусных нитей (Иванов, 1955). Однако время от времени они могут обрывать биссус и передвигаться с места на место. По Гердману (1903), *P. vulgaris* передвигается следующим образом. Нога выдвигается и при помощи кончика закрепляет биссусную нить. После этого сильным сокращением моллюск укорачивает ногу, тем самым перемещая тело и раковину вперед. Через несколько секунд эта операция повторяется. При этом основание старой биссусной нити обрывается. Моллюск снова останавливается уже на более продолжительное время (около 5 мин.) с выдвинутой ногой, которая затем втягивается, оставляя новую биссусную нить. После интервала в 7 мин. нога снова выдвигается и снова оставляет биссусную нить. При таком «ползании» створки то широко раскрыты, то с силой захлопываются, что также способствует передвижению птерии. Скорость такого передвижения очень незначительная (зафиксированный максимум — 67 см за 12 час.). При выделении и прикреплении биссуса птерии очень чувствительны к свету; в связи с этим движения у них наблюдались только в ночное время.

ЗАН



Рис. 12. Вид банки *Pteria albina* при отливе (по Хайнду)  
а — общий вид; б — небольшой участок с птериями

Птерии являются фильтраторами. Пищу их составляют в основном диатомеи, споры и личинки различных организмов, находящиеся во взвешенном состоянии в воде. По Гердману (1903), птерии частично используют в пищу инфузорий и фораминифер.

Местообитания птерий очень разнообразны, но всегда ограничены участками с твердым грунтом. По Иванову (1955), птерии населяют скалы, рифы, отмели с песчаным грунтом. Согласно этому автору, птерии образуют банки, хотя и не очень густо населенные (рис. 12). Кроссленд (1957) указывает, что в Красном море рассматриваемые формы не образуют банок, а имеют рассеянное распространение. Популяции птерий, по Кроссленду, редко селятся на живых рифах. Дело в том, что кораллы питаются планктоном, в состав которого входят и личинки птерий. Поэтому, как отмечает Кроссленд, в условиях живых коралловых рифов имеется очень мало шансов на выживание молоди моллюска. Однако Хайнд (1955) отмечает приуроченность большинства австралийских видов птерий к коралловым рифам. Банки *P. margaritifera* и *P. maxima* приурочены к углублениям и уплощенным участкам рифов; *P. fucata* и *P. sugillata* наиболее многочисленны на мелководье с обильной растительностью, а *P. maculata* встречается на скалах, рифах и часто на раковинах *P. margaritifera* (Хайнд, 1955). *P. albina* отмечается Хайндом (1960) с песчаных грунтов, коралловых рифов, скал, водорослей; этот вид был встречен также на илистом дне, прикрепленным к раковинам представителей рода *Ensis* и других моллюсков. Бюкенен (1958) указывает *P. hirundo* на скалистом дне у побережья Ганы, а *P. communis* — прикрепленными к горгониям на песчаном дне. На западном побережье Америки *P. sterna* была встречена на илистых грунтах, прикрепленной к различным твердым подводным предметам (Кин, 1958, 1963). Гердман (1903) указывает птерий со следующих грунтов побережья Цейлона: *P. vexillum* — грубый песок с ракушкой и камнями; *P. vulgaris* — скалы с песком, гравий, песок с мертвыми кораллами и ракушкой, песок с водорослями; *P. radiata* и *P. zebra* прикрепляются к горгониям и гидроидам. По Гердману (1903) популяции птерий наиболее хорошо развиваются на песчаном дне с участками более твердого грунта. Плотность популяций птерий на таких участках достигает более 148 тыс. на 1 м<sup>2</sup>. Совершенно непригодны для птерий участки с мягкими подвижными грунтами, где возможны заносы.

Батиметрический диапазон птерий сравнительно невелик. Банки этих моллюсков располагаются, главным образом, у берегов на глубине от 6 до 60 м, преимущественно на 10—16 м (Иванов, 1955). По Кин (1958, 1963), птерии являются литоральными формами и встречаются на глубинах до 9 м. Гердман (1903) при-

водит для банок *P. vulgaris* у берегов Цейлона глубины 9—18 м. Как отмечает этот исследователь, банки занимают широкие мелководные участки протяженностью более 70 км. На больших глубинах этот вид не встречается. *P. vexillum* у берегов Цейлона отмечается на глубине 14—15 м, *P. zebra* — 10 м, а *P. radiata* значительно глубже — 180 м. В абиссальные глубины птерии не заходят. *P. hirundo* отмечается Вальтером (1893) с глубин от 1 до 374 м, а Бюкененом (1958) — от 70 до 110 м. *P. albina*, по Хайнду (1960), является литоральным видом. К литоральным формам относится и *P. fucata* (Трентер, 1959). Хайнд (1955) указывает следующие глубины для некоторых видов австралийских птерий: *P. margaritifera* — от уровня прилива до 40 м; *P. maxima* — до 70 м; *P. fucata* — от уровня прилива до 20 м; *P. maculata* — 4—5 м; *P. chemnitzii* — 0—30 м.

Как отмечает Иванов (1955), птерии не выносят опреснения воды и встречаются только в морях с нормальной соленостью. Однако некоторое понижение солености эти моллюски, по-видимому, все же могут переносить. Это наше предположение основано на том факте, что у побережья Цейлона икротетание *P. fucata* стимулируется ингрессией вод с низкой соленостью (Трентер, 1959).

Кроме того, такие птерии, как *P. mira*, известны из чокракских отложений (средний миоцен Черноморско-Каспийской области), которые накопились в бассейне с несколько пониженной соленостью.

Как уже отмечалось, распространение птерий ограничено теплыми морями. Большинство видов приурочено к тропическим и субтропическим водам. *P. hirundo* и *P. martensi* встречаются в водах с более низкими температурами. У побережья Ганы *P. hirundo* приводится из вод с температурой от 15 до 16°, а в Средиземном море — от 14 до 15° (Бюкенен, 1958). На побережье Цейлона *P. vulgaris* обитает в водах с температурой от 25 до 32° (Гердман, 1903).

Птерии очень чувствительны к свету. В опытах Гердмана (1903) в аквариуме между солнечным светом и моллюском помещалась рука. При этом моллюск быстро смыкал створки. То же самое наблюдалось и в естественных условиях. Эта реакция является, очевидно, защитной. Чистая, прозрачная вода, где обитают птерии, очень хорошо пропускает солнечные лучи на значительную глубину. При появлении тени, которая свидетельствует о возможной опасности, о нападении врага, птерия закрывает створки, скрываясь в надежном убежище.

Птерии избегают мест с сильными течениями и прибоем. Это отмечают Гердман (1903) и Кроссленд (1957). Сильные течения, штормы, прибой перемещают массы песка и ила, которые могут

перетирать и уничтожать молодь птерий или же полностью засыпать банку. У побережья Цейлона нередки случаи полного исчезновения громадных банок птерий вследствие заноса их осадками (Гердман, 1903).

Биоценозы птериевых банок характеризуются богатством и разнообразием состава. По Иванову (1955), они содержат множество различных сидячих форм организмов: кораллов, актиний, гидроидов, разнообразных моллюсков. Гердман указывает следующий состав моллюсков птериевых банок: митры, стромбусы, церитиумы, натики, мурексы, конусы, кардииды, мидии и др.

Большое количество птерий поражается различными врагами и паразитами. Молодь уничтожается рыбами, ракообразными и моллюсками. Из рыб, поедающих птерий, Кроссленд (1957) указывает *Lethrinus carva*, *Chrysophrys bifasciata*. Большой ущерб популяциям птерий приносят крабы, мурексы. Сама раковина поражается сверлящими губками, моллюсками-литофагами.

В геологической истории представители рода известны с силура. Известны в эоцене Юга СССР и из миоценовых отложений Черноморско-Каспийской области.

## НАДСЕМЕЙСТВО PINNACEA

### СЕМЕЙСТВО PINNIDAE LEACH, 1819

#### Род *Pinna* Linné, 1758

Тип рода — *P. muricata* Linné, 1758.

В настоящее время представители рода *Pinna* обитают во всех морях жарких и умеренных широт. *P. muricata* встречается сейчас в Индийском океане.

Раковина удлинненно-клиновидная, зияющая позади, с конечными или почти конечными макушками, с толстым наружным призматическим слоем и тонким внутренним перламутровым. Связка внутренняя, замок беззубый. Аддукторов два, из них передний маленький. Цвет раковин розовый, красноватый. Внутренняя сторона, на половину длины раковины, начиная от макушки, покрыта перламутровым слоем. Остальная, сильно расширяющаяся, часть раковины — розоватого или мясо-красного цвета. Наружный призматический слой кальцитовый. Богатое содержание органического вещества делает заднюю часть раковины, сложенную призматическим слоем, у живых пинн довольно эластичной. Внутренний перламутровый слой раковины состоит из пластинок арагонита. Наиболее сильно этот слой развит в передней части раковины, между передним и задним аддукторами.

Створки раковины связаны между собой первичной и вторичной связкой. Первичная связка мало эластичная и протягивается от переднего аддуктора к заднему краю перламутрового слоя. Вторичная связка представляет собою слияние мантийных лопастей по спинному краю. Поверхность раковины покрыта радиальными линиями, которые очень часты в примакушечной области. На высоте одной трети, начиная от макушки, они постепенно сглаживаются и перекрываются все усиливающейся к заднему краю раковины концентрической струйчатой ребристостью, имеющей плейчатый характер.

Кровеносная система подробно рассмотрена Милном (1938); строение нервной системы рассмотрено Дювернуа (1953); строение половой системы и способы размножения хорошо освещены Лаказом-Дютье (1856); состав и строение раковины изучались Бевелендером и Бенцером (1948); имеется несколько работ Стента (1901, 1903, 1906).

В этих работах рассматривается строение отдельных органов, в частности, особых каналов, подводящих пищевые токи и отводящих неусвоенные частицы пищи.



На внутренней поверхности обеих лопастей мантии, по спинной стороне, в некотором отдалении от края, но параллельно ему, тянутся симметричные узкие бороздки. Начало свое они берут в области ротового отверстия и оканчиваются там же, где оканчивается соединение лопастей мантии. Эти углубления выложены эпителиальной тканью. Ранее предполагалось, что по этим каналам следуют токи воды, несущие пищу к ротовой полости. Однако исследования Стента (1901) показали, что, наоборот, эти каналы служат для отвода неусвоенных остатков пищи от ротовой полости.

Имеются монографии Янга (1953), посвященная *Pinna carnea* крупная работа Винкворта (1936), а также работа Тернер и Роузотера (1958).

Янг (1953) подробно изучил анатомию и гистологию пинны (рис. 13). Согласно его данным, после окончания планктонной стадии и оседания на грунт, животное немедленно закапывается передней частью раковины, которая скоро приобретает резко неравностороннюю клиновидную форму. Передний край при зарывании постепенно стирается, и эмбриональная часть раковины никогда не сохраняется. Все пинны живут вертикально погруженными в грунт и прикрепленными мощным биссусом к камням и другим твердым предметам.

По Тернер и Роузотеру (1958), задняя часть раковины высоко приподнята над поверхностью осадка, и обычно не занята мягким телом (рис. 14). Задняя часть раковины пинны очень хрупкая и часто во время сильного волнения обламывается, но впоследствии вновь восстанавливается краями мантии. По Бевелендеру и Бенцеру (1948), нарастание разрушенной (надломленной раковины) происходит довольно быстро: 3—4 см в течение трех дней. Выброшенный штормом на поверхность дна моллюск может вновь зарыться в грунт. Это делается при помощи мощной струи воды, которая выбрасывается им спереди, вертикально вниз. Набирание воды мантийной полостью и выбрасывание струи спереди повторяется ритмично с небольшими паузами до тех пор, пока животное не зароется в грунт на достаточную глубину. После этого внутренняя полость мантии очищается от посторонних частиц, попавших туда вместе с водой. Обитают пинны исключительно на мягких грунтах: тонкопесчаных, возможно несколько глинистых, т. е. в таких, в которые они могли бы зарываться, и в то же время, которые не очень бы загрязняли внутреннюю полость.

Пинны — типичные фильтраторы. Задняя, расширенная, часть раковины служит им вместо сифонов. Сюда поступают все время новые порции воды, несущей питательный материал, представленный взвесями.

202

Рис. 13. *Pinna carnea* (по Янгу)

а — анус; б — биссус; *вт* — *вт* — вводной и выводной токи; ж — жабры; *за* — задний аддуктор; *зрп* — задний ретрактор ноги; н — нога; *па* — передний аддуктор; *прп* — передний ретрактор; *рп* — ротовое отверстие; *рпл* — ротовые лопасти

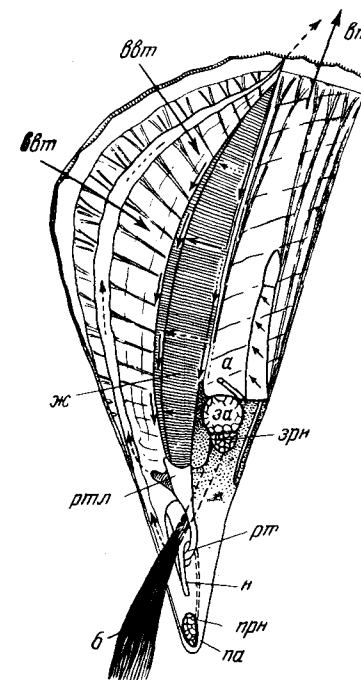
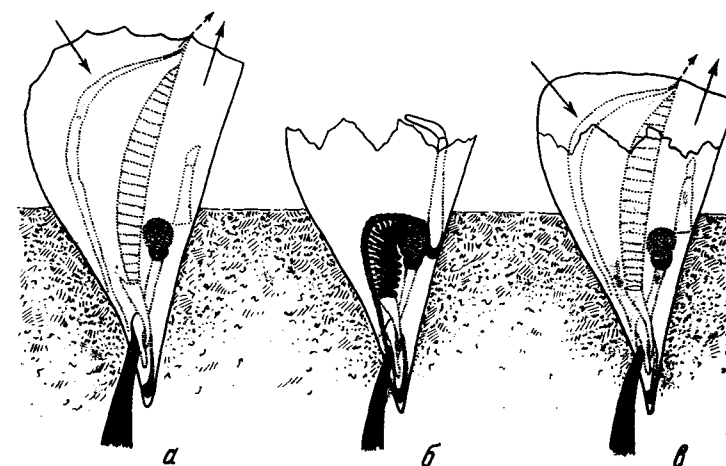


Рис. 14. *Pinna carnea* (по Янгу)

а — прижатное положение раковины и внутренние органы; б — хрупкие края раковины обломаны действием волн; в — процесс восстановления раковины внешней поверхностью мантии



Глубины обитания пинн обычно небольшие, однако эти моллюски, безусловно, предпочитают такие участки морского дна, где слабо влияние прилива и течений. По Перри и Свенгелю (1955), этот моллюск является обитателем умеренных глубин. По Малароде (1956), пинны встречаются на глубинах от 3 до 370 м.

В обширной литературе, касающейся образа жизни пинн, имеются указания на то, что эти моллюски обитают исключительно в теплых тропических и субтропических морях. Вальтер (1893) приводит некоторые данные о разных видах пинн: у берегов Патагонии — *P. patagonica*; у берегов Японии — *P. japonica*, в Средиземноморской области — *P. nobilis*. По Малароде (1956), пинны живут в тропических и субтропических морях. По Перри и Свенгелю (1955), пинны являются обитателями теплых морей.

По данным всех названных авторов, пинны являются типичными обитателями бассейнов нормальной солености.

Остроумов (1896) приводит характерные сообщества моллюсков у берегов Мраморного моря: *Pinna*, *Calyptraea*, *Pecten*, *Lucina*, *Corbula*, *Cerithium*, *Nassa*, *Murex*, *Fissurella*, *Conus*, а также губки, иглокожие и пр. В полосе распространения коралловых рифов, на песчаных участках дна пинны встречаются совместно с *Strombus*, *Voluta*, *Oliva*.

Род *Pinna* имеет широкое геологическое распространение, от юрских доныне. Многочисленные виды этого рода встречаются в юре и мелу Крыма, Кавказа, Средней Азии, Дальнего Востока, в палеогене Украины и особенно широко в нижнем олигоцене Северного Приаралья, а также в среднем миоцене Юга СССР.

## СЕМЕЙСТВО BAKEWELLIDAE

### ПОДСЕМЕЙСТВО ISOGNOMONINAE

Род *Isognomon* Solander in Humphry, 1786 (= *Perna* Bruguière, 1792)

Тип рода — *Ostrea isognomon* Linné, 1758.

Современные представители рода встречаются в Тихом, Атлантическом и Индийском океанах. В Тихом океане у западного побережья Америки обитают: *I. chemnitzianus* (от Калифорнии до Чили) и *I. janus* — от Калифорнии до Мексики (Кин, 1958; Эмерсон, Олд, 1964). У берегов Гондураса встречается *I. ephippium*; у Филиппинских островов — *I. isognomon*; у берегов Австралии — *I. cumingii* (Сенеш, 1958). В Атлантическом океане у о-ва Барбадос живет *I. listeri* (Льюис, 1960), а в Карибском море обитают

*I. chemnitzianus* (Кин, 1958), *I. alatus* (Раш, 1891), *I. bicolor*, *I. ephippium*, *I. obliqua* и *I. rigida* (Кокерелл, 1894).

Раковина изогномонов различного (грушевидного, овального, четырехугольного) очертания, равносторчатая. Переднее ушко отсутствует, заднее — не явно выражено. Макушка едва заметная, невыдающаяся, смещенная к концу брюшной части кардинального края. В передней части брюшного края имеется бухтообразный биссусный вырез. Здесь же наблюдается умеренно широкое зияние. Замочный край без зубов. Связочная площадка широкая в центре, суживающаяся по краям, с несколькими, обычно многочисленными поперечными ямками для вмещения волоконистой связки. Пластинчатая связка располагается на плоской, выпуклой или слабо вогнутой поверхности разделительных участков. Мантийная линия цельная.

По Льюису (1960), *I. listeri* размножается в сентябре, октябре и ноябре. Яйца откладываются в воду. Через 4 часа после оплодотворения выходит свободноплавающая личинка — трохофора. На формирование велигера требуется около 4 суток.

Изогномоны живут в трещинах и расщелинах скал или под плоскими, устойчивыми камнями, которые никогда не высыхают во время отлива. Они не встречаются на поверхности скал, обнажающихся во время отлива. Раковины изогномонов принимают форму углубления, в котором они живут (Льюис, 1960).

По Кин (1958), у западных берегов Северной Америки *I. chemnitzianus* встречается прикрепленным к скалам или другим предметам в приливной зоне, или же он обитает на небольших глубинах. Сенеш (1958) отмечает, что изогномоны вместе с устрицами часто образуют банки в литоральной или, реже, в ламинариевой зоне.

Изогномоны живут в водах с нормальной океанической соленостью и могут переносить лишь незначительное понижение солености (Сенеш, 1958).

Представители рода обитают в хорошо аэрируемых участках мелководья.

Изогномоны встречаются в водах тропического и, реже, умеренного пояса. У о-ва Барбадос, откуда указывается *I. listeri*, температура воздуха и воды варьирует от 25 до 28°. Здесь самая высокая температура отмечена в летние месяцы, а самая низкая — в декабре и январе (Льюис, 1960).

Представители рода *Isognomon* живут в основном в волноприбойной зоне в освещенных участках водоемов.

В Карибском море *I. alatus* встречается в ассоциации с *Macoma constricta*, *Sanguinolaria sanguinolenta*, *Donax denticulatus*, *Arca barbata*, *Mytilus existus*, *Lima scabra*, *Columbella cribaria* и др. (Раш, 1891). У берегов Ямайки *I. bicolor*, *I.*

*erhippium*, *I. obliqua* и *I. rigida* наблюдались в комплексе с многочисленными моллюсками, среди которых отмечены *Anomia erhippium*, большое количество видов рода *Arca*, *Cardium*, *Chama* и *Corbula*. Кроме того, здесь же указываются: *Crassatella marylandica*, *Cuspidaria cleriana*, *Taras candeana*, *Donax denticulata*, *Dosinia concentrica*, *Ervilia nitens*, большое число представителей родов *Leda*, *Lithophagus*, *Lucina*, *Mastra*, *Ostrea*, *Pecten*, *Glycymeris*, *Pholas*, *Gari*, *Tellina*, *Venus*, а также *Teredo fistula*, *Solen ambiguus*, *Spondylus bostrychites*, *Modiolus americanus*, *Mytilus canalis* и др. (Кокерелл, 1894).

У о-ва Кокос *I. quadrangularis* обнаружен Эмерсоном и Олдом (1964) вместе с *Arca* (*Anadara*) *grandis*, *A. (Anadara) reinharti*, *Ostrea iridescens*, *O. palmula*, *Acanthina brevidentata*, *Acmaea (Nomaepelta) mesoienca*, *Bulla punctulata*, *Bursa caelata*, *Cerithium adustum*, *Conus dalli*, *C. purpurascens*, *C. tiaratus*.

Геологическое распространение рода *Isognomon*: триас — ныне. Отдельные представители встречаются в юрских и меловых отложениях Сибири, Средней Азии и Европейской части СССР, в палеогене Средней Азии, эоцене Украины, среднем миоцене Крыма и Кавказа.

## НАДСЕМЕЙСТВО PECTINACEA

### СЕМЕЙСТВО PECTINIDAE LAMARCK, 1801

#### ПОДСЕМЕЙСТВО PECTININAE LAMARCK, 1801

#### Род *Pecten* Müller, 1776

Тип рода — *Ostrea maxima* Linné, 1758.

Представители этого рода широко распространены по всему земному шару. Отдельные виды более ограничены в своем распространении. *P. (Pecten) maximus* встречается в морях, омывающих Европу; *P. jacobaeus* — в Средиземном море; *P. benedictus* — в Красном море, в водах Японии, Китая и Австралии; *P. (Patinopecten) jessoensis* — в Японском море и т. д.

Рассматриваемые формы имеют раковину от небольшой до крупной, более или менее неравностворчатую, округлых очертаний. Правые створки вышуклые, левые — обычно плоские или вогнутые. Замочный край прямолинейный, макушки центральные. Ушки небольшие. Переднее ушко правой створки лишь немного больше заднего. Биссусный вырез либо отчетливый, либо едва заметный. Замок без зубов. Внутренняя связка располагается в глубокой треугольной ямке. От вершины ямки вперед и назад расходятся валикообразные или пластинчатые зубовидные поднятия (замочные крура). Наружная поверхность раковины покрыта резкими радиальными ребрами. Радиальные ребра часто негативно отражаются на внутренней поверхности створок. Имеется единственный довольно крупный отпечаток заднего аддуктора, который расположен почти посередине створки.

Нога слабо развита, рудиментарна и представляет собой плотный пальцевидный вырост. У взрослых животных этот вырост почти совершенно утратил свою локомоторную функцию. Дейкину (1909), однако, удалось наблюдать, как *P. maximus* выдвинул из раковины ногу, которая оказалась способной к значительному растяжению. Надо полагать, что в естественных условиях животные могут действовать ногой более активно, чем в лабораторных. На передней поверхности ноги видна биссусная бороздка, в которую открывается биссусная железа.

Биссусное прикрепление свойственно пектенам в ранних стадиях развития, взрослые же животные в большинстве случаев теряют эту способность. Некоторые виды, однако, могут пользоваться биссусным прикреплением в течение всей жизни.

Среди пластинчатожаберных моллюсков пектены являются одними из наиболее подвижных форм. Они способны довольно

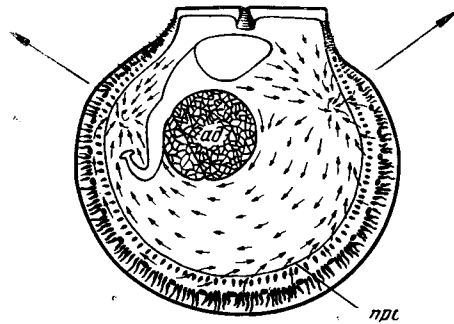


Рис. 15. Ресничные токи в мантийной полости *Pecten tenuicostatus* (по Янгу)

ад — аддуктор; прс — парус. Маленькие стрелки показывают направления ресничных токов, а большие — направления выброса псевдофекалий

быстро плавать. Раковина животного равносторонняя, уплощенная, обтекаемой формы, что способствует достаточно эффективному плаванию (Янг, 1936). Единственный задний аддуктор отчетливо дифференцирован на две части, которые представлены гладкими и поперечнополосатыми мускулами. Гладкий, или «запирающий», по Янгу (1936), мускул служит для медленного, но продолжительного сокращения, производящего закрытие створок. Поперечнополосатый или «быстрый» мускул способствует внезапным, быстрым движениям, необходимым при плавании и выбрасывании непригодных частичек из мантийной полости (рис. 15). Большая часть аддуктора представлена поперечнополосатой мускулатурой.

Края мантии свободны и, как у большинства двустворок, образуют три складки: наружную, среднюю и внутреннюю. Наружная складка выполняет секреторную функцию, выделяя вещество раковины. Средняя складка — чувствительная и несет глаза и щупальца. Внутренняя складка образует так называемый парус (velum), чрезвычайно мускулистый и потому способный очень быстро менять свое положение. По внутреннему и наружному краям паруса располагаются радиальные мышцы, при помощи которых мантия прикрепляется к раковине, образуя мантийную линию. Между этими двумя мышечными участками находятся концентрические мышцы. Сокращение этих мускулов при различной интенсивности притока крови вызывает движения паруса.

Заметного развития у пектирид достигают органы чувств, благодаря которым эти животные довольно хорошо ориентируются при плавании. Органы чувств представлены глазками, щупальцами по краям мантии истатоцистами.

Число глазков у разных представителей рода непостоянно. Более того, имеются указания (Дейкин, 1928), что это число может варьировать даже у представителей одного и того же вида.

Весьма спорным является в настоящее время вопрос о функциональном значении и эволюции глазного аппарата. Одни исследователи связывают наличие глазного аппарата исключительно со способностью гребешков к активному плаванию и их ориентировкой при этом с помощью глазков (Дейкин, 1928). Однако подобному объяснению противоречит наличие глаз у таких малоподвижных форм пластинчатожаберных, как *Arca*, *Glycymeris* и др. У *Tridacna*, по Янгу (1936), внутренняя лопасть мантии несет на себе прозрачные органы, которые по структуре, а вероятно, и по происхождению подобны хрусталику мантийных глазков других родов двустворок. Эти органы служат для освещения внутримантийных тканей, где находится множество зооксантелл. Возможно, что и глазки пектирид в своем историческом развитии прошли стадию, подобную прозрачным органам тридакн. В связи с этим любопытна мысль Паттена (Дейкин, 1928), который предполагает, что глазки пектенов являются не только органами визуальными, но играют определенную роль и в обмене веществ, способствуя использованию световой энергии. Во всяком случае, такая мысль о возможной дополнительной функции глазков, нам кажется, заслуживает проверки. Дейкин (1928) называет глазки пектенов «гелиофагусами».

К роду *Pecten* относятся как раздельнополые, так и гермафродитные виды. Например, дальневосточный вид *P. jessoensis* — раздельнополая форма, а *P. maximus* — гермафродит (Фор, 1956; Флеминг, 1957; Уилбер и Янг, 1964). У гермафродитных видов спинная часть гонад является чисто мужской и производит сперму, тогда как брюшная, женская производит только яйца. Яйца темно-розового цвета. Созревание яиц и спермы у одной и той же особи происходит в разное время. Созревшие половые продукты выводятся наружу через почки. Число яиц у одной особи очень велико. У *P. jessoensis* оно колеблется от 25 до 30 млн. Выведенные из яиц личинки широко разносятся течениями.

*Pecten* проходит три стадии развития. Из яйца вылупляется микроскопическая личинка-парусник, которая, проплавав некоторое время, вырастает в молодого моллюска, опускается на дно, где некоторое время ползает при помощи ноги. Нога в это время развита пропорционально всем остальным органам тела, но затем быстро начинает отставать в росте, и животное перестает ползать, прикрепляясь биссусом к водорослям. Достигнув определенного размера (*P. jessoensis* — 13 мм), гребешок падает на дно и переходит к образу жизни, характерному для взрослых особей (Флеминг, 1957).

В отличие от большинства двустворок, пектен живет на поверхности грунта, не закапываясь в него. Часто его заносит

осадком до краев нижней выпуклой створки, в то время как верхняя уплощенная и более пигментированная створка находится несколько выше грунта или на одном уровне с ним. В таком прижизненном положении они часто встречаются и в ископаемом состоянии. Правая створка захороняется чистой и, может быть, несколько окатанной благодаря постоянному контакту с субстратом. Левая же створка часто бывает инкрустирована различными организмами (баланусами, трубками полихет, мшанками) и просверлена губками (Флеминг, 1957).

Неравностворчатые пектены являются менее активными пловцами, чем равностворчатые. Кроме того, наиболее крупные по величине виды, например *P. maximus*, *P. tenuicostatus*, плавают хуже, чем небольшие формы.

Способ плавания пектенов довольно детально изучен и описан многими авторами (Дейкин, 1909; Янг, 1936; Уилбер и Янг, 1964, и др.). Гребешки способны выполнять два типа плавательных движений и характерное движение поворота. При нормальном плавании животное движется вентральным краем вперед, периодически хлопая по нескольку раз створками. Продвигаясь вперед, пектен в то же время движется вверх. Это происходит следующим образом. Вода, находящаяся в мантийной полости, из-за наличия парусов не может выйти с вентральной части раковины и выбрасывается под косым углом дорзально у основания ушек с каждой стороны (рис. 16, а). При этом совершается движение вперед. Вследствие того, что парус левой створки свешивается вниз над парусом правой створки, некоторое количество воды стекает у вентрального края (рис. 16, б). Это вызывает движение вверх. Таким образом, в результате взаимодействия двух движущих сил моллюск скачками продвигается косо вверх, несколько отступая назад между отдельными сериями скачков.

Движение другого характера можно наблюдать при внезапном раздражении животного. Створки внезапно открываются, выпуская струю воды с вентрального края. При этом парусы свободны, обращены назад и не ограничивают выход с этой стороны. В результате животное делает очень быстрый скачок замочным краем вперед (рис. 16, в).

Все пектены обычно лежат на грунте своей правой створкой. Если перевернуть их на другую сторону, то они постоянно возвращаются к своему нормальному положению посредством своеобразного движения поворота. Поворот осуществляется выталкиванием воды книзу. При этом замок играет роль своего рода шарнира (рис. 16, г).

Представители рода являются фильтраторами. Пищу моллюска составляют диатомей, мелкие ракообразные и другие планк-

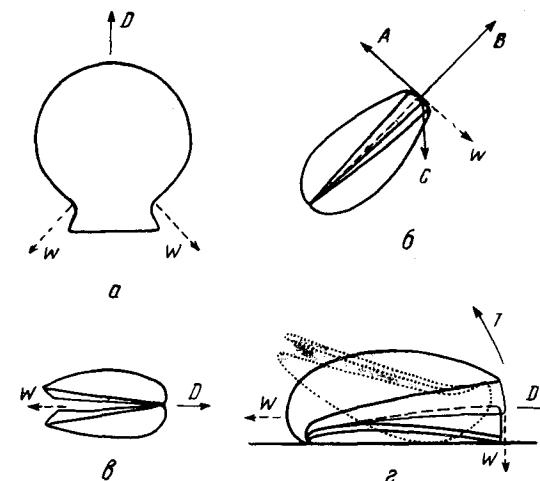


Рис. 16. Движения гребешка (по Янгу)

а — движение при плавании; D — направление движения животного; W — направление выхода воды; б — движение при плавании (вид сбоку): ABC — три компонента движения плавания; A — движение вверх; B — движение вперед; C — движение вниз; в — защитное движение; г — движение поворота у *P. jacobaeus*; T — направление поворота

тонные организмы, которые загоняются в ротовое отверстие действием ресничного покрова ротовых лопастей.

Пектены встречаются на самых разнообразных грунтах: песчаных, песчано-глинистых с галькой и примесью ракушки, глинисто-илистых и илистых. Чаще всего эти моллюски все же поселяются на песчаном и песчано-глинистом дне (Дейкин, 1909; Иванов, 1955; Флеминг, 1957, и др.).

В отношении глубин рассматриваемые животные также характеризуются довольно большим диапазоном. Они встречаются в полосе моря, начиная от литоральной зоны до 900 м и глубже. Для *P. jessoensis* Иванов (1955) приводит глубины от 0,5 до 48 м. Европейский *P. maximus* живет на глубинах от 6 до 160 м, но наиболее благоприятны для этого вида глубины от 4 до 10 м (Флеминг, 1957). *P. sericeus* в водах Калифорнийского залива живет на глубинах от 24 до 100 м. Суммируя имеющиеся данные, можем заключить, что оптимальными для большинства видов *Pecten* являются средние глубины от 10 до 40—50 м.

Соленость является весьма важным фактором в жизни пекте-

нов. Подавляющее большинство видов не переносит более или менее значительного опреснения, хотя некоторые виды и способны жить в водах с несколько пониженной соленостью. К числу эвригалинных видов, по Ояма (1952), относятся *P. jessoensis*.

Гребешки живут в хорошо аэрируемых водах и весьма чувствительны к дефициту кислорода. По Николу (1960), потребление кислорода гребешком *P. grandis* при температуре 20° составляет 70 ккал/кг час. В опытах, проведенных Ямамото (по данным Ояма, 1952), понижение содержания кислорода в воде в экспериментальных условиях вызывало гибель 80—85% молоди *P. jessoensis*. Молодь гребешков, по-видимому, особенно чувствительна к дефициту кислорода. По Дикки (1958), уменьшение количества растворенного в воде кислорода снижает величину верхней летальной температуры *P. magellanicus*.

Представители рода *Pecten* живут преимущественно в теплых и умеренных водах. По Фору (1956), *P. maximus* весьма чувствителен в отношении температурного фактора. Для этого вида, как, впрочем, и для многих других видов пектинида, характерна сезонная периодичность роста и зависимость темпов роста от температуры. Дикки (1958) проводил опыты для выяснения действия высоких температур на *P. magellanicus*. У этого вида кольца нарастания образуются один раз в году, зимой. Верхняя летальная температура этого вида — 21—23,5°. Приспособление гребешков к высоким температурам идет довольно быстро и, наоборот, потеря адаптации к высокой температуре совершается весьма медленно. На величину летальной температуры не оказывают влияния незначительные изменения солености воды. В целом же резкие изменения температуры в любую сторону могут явиться косвенной причиной смертности гребешков, так как они влекут за собой снижение жизнедеятельности и делают животных более доступными для врагов. Хотя большинство видов является теплолюбивыми животными и, как уже отмечалось, легко приспосабливаются к высоким температурам, такой вид, как *P. jessoensis*, не переносит перегретую воду и в особенно жаркую пору уходит вглубь с тем, чтобы при спаде летней жары опять возвратиться к берегу. В летнее время этот вид живет в воде с температурой от 8,8 до 13,7° (Коробков, 1950; Скарлато, 1960). Пектены совершают не только сезонные, но и возрастные перемещения (особи различных возрастов предпочитают различные глубины). Причины и закономерности этих миграций, однако, не изучены.

По Коробкову (1950), гребешки способны улавливать изменения интенсивности света от неподвижного источника на расстоянии 2—3 м, а внезапное появление света — на расстоянии до 5—6 м (реагируют закрытием створок). Движение предметов

ими улавливается на меньшем расстоянии (до 2 м). На приближение морских звезд со стороны, к которой обращены глаза гребешков, последние реагируют либо смыканием створок, либо чаще резким захлопыванием их, вызывающим отпрыгивание. У представителей рода *P. jacobus* отмечается фотофилия, т. е. стремление к свету.

Гребешки селятся на участках морского дна, омываемых течениями, и избегают прибойных мест. В открытых участках, подвергающихся действию сильного прибоя, пектены селятся на глубине не менее 4—8 м.

Пектены принадлежат к числу наиболее распространенных форм пластинчатожаберных. Во многих морях они являются характернейшими элементами устричного биоценоза (Милашевич, 1916; Флеминг, 1957, и др.). Весьма многочисленны пектены также в сообществах прибрежных песков и песчанистых глин. Так, Иванов (1955) отмечает *P. jessoensis* как характерную форму галечно-песчаного грунта, где он обитает вместе с многочисленными крупными двустворками: *Pitar*, *Venus*, *Cardium*, *Spisula*, *Tellina*, *Mytilus grayanus*, *Glycymeris* и др., которые являются серьезными пищевыми конкурентами.

На поверхности раковины гребешка нередко селятся различные организмы: полихеты, крупные серпулы и мелкие спирорбисы, мшанки, асцидии, гидроиды; из водорослей — *Lithothamnium*, *Laminaria*, *Sargassum*. По Дейкину (1909), один из видов копепод паразитирует на жабрах *P. maximus*. Флеминг (1957) отмечает два вида брюхоногого *Odostomia*, которые являются симбионтами *P. maximus* и живут на ушках гребешка, поедая в пищу его отбросы. Тот же автор отмечает интересный факт камерности раковин некоторых новозеландских пектенов. Камерность вызывается каким-то, пока еще неизвестным паразитом.

Представители рассматриваемого рода известны, начиная с юры до настоящего времени. В пределах СССР многочисленные виды известны из мезозоя и кайнозоя Русской платформы, Крыма и Кавказа, а также из кайнозоя Дальнего Востока («Основы палеонтологии», 1960).

#### ПОДСЕМЕЙСТВО CHLAMYSINAE

##### Род *Chlamys* Bolten, 1798

Тип рода — *Pecten islandicus* Müller, 1776.

Это один из наиболее широко распространенных родов пластинчатожаберных моллюсков, представители которых встречаются во многих морях. *Chl. islandicus* встречается в Атлантическом океане к северу от экватора и в северных морях СССР;

*Chl. opercularis* указывается из Атлантического океана и Средиземного моря; *Chl. (Swiftopecten) swifti* — объект промысла в Японском море; *Chl. ponticus* широко распространен в Черном море; *Chl. erythrosomatus* известен из Японского моря и южной части Охотского моря; *Chl. lacteus* — из южной части Японского моря, заливов Петра Великого и Посыет, с побережья Кореи, Ляодунского залива Желтого моря и др.

Раковины различной величины, пектеновидного очертания. В отличие от представителей рода *Pecten* хламисы характеризуются почти равновыпуклыми створками. Ушки резко неравные. Переднее ушко правой створки оттянутое и имеет глубокий биссусный вырез. Наружная поверхность створок с радиальной скульптурой. Характер скульптуры крайне варьирующий.

Края мантии *Chlamys* свободны. Прикрепляется она к раковине при помощи многочисленных мантийных мышц, след которых заметен на раковине в виде мантийной линии. Из-за края мантии выдаются многочисленные щупальца. Как и пектены, хламисы имеют единственный задний аддуктор. Свободный край мантии утолщен и образует три складки, из которых внутренняя представляет собой парус. Дейкин (1928) отмечает, что единственная особенность, которая отличает глазки хламисов, заключается в следующем. В отличие от глазков пектенов и спондилусов у хламисов величина клеток, образующих роговую оболочку глазка, значительно возрастает с глубиной. У большинства видов пектенов клетки роговой оболочки намного мельче клеток эпителиальных, образующих стебелек глазка (рис. 17).

К роду *Chlamys* принадлежат как раздельнополые, так и гермафродитные виды. К раздельнополым формам относится, например, *Chl. islandicus*; черноморский *Chl. ponticus* — гермафродит. У раздельнополых видов в период половозрелости пол животного можно определить по внешнему виду содержащего гонады отдела висцеральной массы (Иванов и др., 1946; Виноградова, 1950).

*Chlamys* проходит, подобно пектенам, три стадии развития: свободноплавающей личинки, затем стадию, когда осевшая на дно личинка начинает активно двигаться по дну при помощи ноги, и стадию биссусного прикрепления. Достигнув определенного размера, гребешок оседает на дно и переходит к образу жизни, характерному для взрослых особей. Одни виды совершенно утрачивают способность биссусного прикрепления на взрослых стадиях (*Chl. opercularis*), другие же сохраняют эту способность на протяжении всей жизни, как *Chl. varius*, *Chl. pusio*, *Chl. irradians* (Дейкин, 1909; Гатселл, 1931; Янг, 1936).

Хламисы, как и все пектинида, живут на поверхности донных осадков, не закапываясь в них. Все они более или менее хорошо

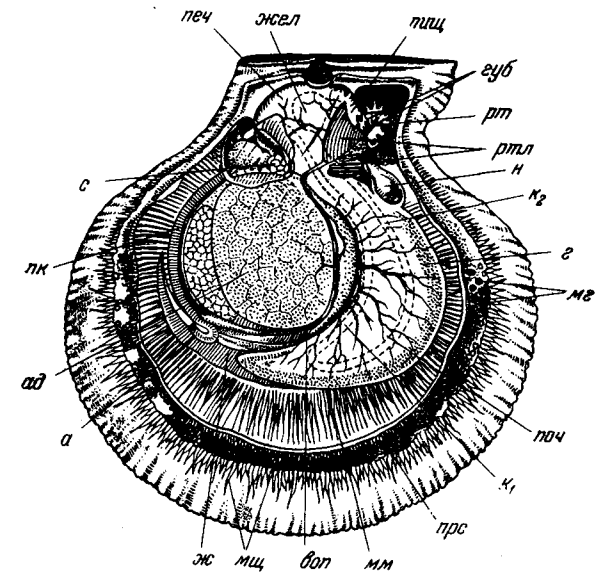


Рис. 17. *Chlamys islandicus*. Вид с правой стороны (по Иванову)

а — анус; ад — аддуктор; воп — выводное отверстие почки; г — гонады; губ — губы (верхняя и нижняя); жс — жабры; жел — желудок; к<sub>1</sub> — к<sub>2</sub> — восходящий и нисходящий отделы кишки; мг — мантийные глазки; мм — мантийные мышцы; миц — мантийные щупальца; н — нога; пищ — пищевод; лк — прямая кишка; печ — печень; поч — почка; прс — парус; рот — ротовое отверстие; ротл — ротовые лопасти; с — сердце

плавают, резко выбрасывая две струи воды на спинной стороне спереди и сзади от замочного края. Нормально плавание происходит брюшным краем вперед. Лучшими пловцами являются небольшие формы. *Chl. opercularis* относится к числу наиболее активных подвижных форм среди пектинида и время от времени может совершать перемещения на значительные расстояния. Весьма активным пловцом является и американский вид *Chl. irradians* (Келлог, 1901).

Представители рассматриваемого рода относятся к фильтраторам. Пищу составляют диатомеи, фрагменты и споры водорослей, микроскопические ракообразные, фораминиферы, личинки моллюсков и др. (Флеминг, 1957).

Хламисы обитают на самых разнообразных грунтах, за исключением илистых участков. Наиболее благоприятными являются

песчаные и песчано-гравийные грунты. Популяции *Chl. opercularis* живут на устричных банках на твердом субстрате, где течения мешают накоплению тонких осадков. Наиболее характерен этот вид для песчаного и песчано-гравийного грунта (Дейкин, 1909; Флеминг, 1957; Янг, 1936). На твердых гравийных или каменистых грунтах обитают *Chl. kindlei*, *Chl. subnodosus*, *Chl. islandicus*, *Chl. lacteus* (Долл, 1908; Мак-Нейл, 1943; Масуда, 1959; Скарлато, 1960). По данным Скарлато (1960), *Chl. swifti* живет на каменистых галечно-песчаных грунтах и битой ракушке. Обычно моллюск прикрепляется биссусом к камням, гальке и твердым предметам, но молодые экземпляры встречаются иногда на водорослях *Agarum*, *Costaria*, *Anfeltia*.

Представители рассматриваемого рода являются обитателями небольших глубин. *Chl. ponticus* характерен для глубин 12—20 м (Виноградова, 1950). По Дейкину (1909), наиболее благоприятными для *Chl. opercularis* являются глубины в 30—40 м. *Chl. diegensis* в Калифорнии известны с очень небольших глубин, так что часто они выбрасываются штормами на берег (Флеминг, 1957). *Chl. swifti* встречается на глубинах от 1 до 72 м, но наиболее обычен он от 2 до 50 м, а *Chl. beringianus* — от 40 до 90 м. По данным Иванова и др. (1946), *Chl. islandicus* в Белом море и на Мурмане встречается от 15 до 54 м.

Большинство современных видов хламисов живет в морях с нормальной соленостью и не выносит заметного понижения солености. По данным Ояма (1952), в японских водах *Chl. nobilis*, *Chl. vesiculosa*, *Chl. striatus*, *Chl. squamosa* встречаются в тех участках, где изменения температуры и солености не наблюдаются на протяжении всего года. Такой же стеногалинной формой является и *Chl. swifti* (Масуда, 1959). Другой вид, *Chl. nipponensis*, обитает в прибрежных водах, которые характеризуются значительными колебаниями солености вод и температуры. Эвригалинной формой является и *Chl. irradians*, который, по сообщению Гатселла (1931), переносит постепенное понижение солености до 16,2‰. В этих условиях личинки или взрослые особи могут жить и расти, но моллюск не размножается. Вид может существовать и при солености 38‰. Наиболее низкая соленость, наблюдавшаяся в местах распространения банок *Chl. irradians*, составляла 20—21‰. *Chl. ponticus* в Черном море живет при солености 16—17‰, но не заходит в Азовское море с более низкой соленостью.

Представители рода являются обитателями умеренных и теплых вод, но некоторые виды хорошо переносят низкие температуры и являются холодолюбивыми. *Chl. islandicus* — характерная форма холодных северных морей. *Chl. erithrosomatus* живет в Охотском и Японском морях при температуре от 1 до 5°, а *Chl.*

*albidus* — от 0,77 до 3,6° (Скарлато, 1960). *Chl. swifti* — эвритермная, но преимущественно холодолюбивая форма.

Хламисы живут в чистых водах, богатых кислородом (Масуда, 1959).

Популяции хламисов часто встречаются в сообществе устричников. Наряду с пектенами они являются характерными формами биоценоза песка. Раковины хламисов часто обрастают водорослями, гидроидами, трубками червей, домиками баланусов; створки бываю изъедены червями и сверлящими губками рода *Cliona*.

Представители рода известны, начиная с юры до настоящего времени. В пределах СССР встречаются в триасе — палеогене Русской платформы, Кавказа, Закавказья, Средней Азии, в мезозое Арктики и Северной Сибири, в неогене и плейстоцене Юга СССР и Дальнего Востока («Основы палеонтологии», 1960).

#### ПОДСЕМЕЙСТВО AMUSSINAE THIELE, 1935

#### Род *Amussium* Boltzen in Röding, 1798

Тип рода — *Ostrea pleuronectes* Linné, 1758.

Представители этого рода распространены преимущественно в Индо-Тихоокеанской провинции (Коробков, 1950; «Основы палеонтологии», 1960). *A. dalli* и *A. papyraceum* встречаются в Мексиканском заливе, у берегов Вост-Индии (Джонсон, 1934). *A. watsoni* найден экспедицией Челленджера у берегов Новой Гвинеи. *A. pleuronectes* обитает в Индо-Тихоокеанской провинции («Основы палеонтологии», 1960).

Раковины средней и крупной величины, равностворчатые, слегка скошенные, почти плоские, дискообразные, спереди и сзади обычно слегка зияющие. Ушки небольшие, косо усеченные, резко обособленные. Биссусный вырез редуцированный. Переднее ушко правой створки отличается от остальных лишь некоторой дугообразностью переднего края. Наружная поверхность гладкая и блестящая. Помимо хорошо заметных тонких следов нарастания, бывает видны радиальные струйки. Внутренняя поверхность покрыта отчетливыми радиальными ребрами (Коробков, 1954; «Основы палеонтологии», 1960).

По Доллу (1885—1886), взрослые особи рода *Amussium* не имеют биссуса, и его роль выполняет своеобразный присосок на сравнительно большой и подвижной ноге. На наличие у амуссиумов подвижной ноги указывает и Дж. Мак-Гинити (1939). Янг (1936) отмечает, что с развитием способности плавания у пектинид связана редукция ноги, которая еще является локомоторным органом у *Lima hians*, но совершенно потеряла эту способность у пектенов и амуссиумов. Вероятнее всего полагать, что нога



амуссиумов как орган передвижения утратила свою функцию, но в редуцированном виде сохранилась и приспособилась для очистки мантийной полости от осадков и присасывания к подводным предметам. Ретрактор ноги у этих двустворок отсутствует (Уилбер и Янг, 1964).

По Тиле (1934), амуссиум в отличие от пектенев и хламисов, не имеет глазков. То же самое утверждает Дж. Мак-Гинити (1939). Совершенно другие данные приводит Дейкин (1928), специально изучавший строение глазков пектенев, амуссиумов и некоторых других пластинчатожаберных. Как отмечает этот исследователь, глазки амуссиумов настолько сходны с глазками пектенев, что по этому признаку отличить их почти нельзя. Возможно, что эти разногласия связаны с различным пониманием объема рода *Amusium* у этих авторов.

Среди пластинчатожаберных моллюсков плавать способны лишь немногие виды. Все они, за исключением соленомий, относятся к надсемейству Pectinacea. Судя по очертаниям и тонкоструктурности раковины, амуссиумы являются наилучшими пловцами среди двустворок. У них выпуклость сведена до минимума, поверхность створок гладкая, очертание раковин почти круглое. Плавание осуществляется способом, характерным для всех пектинид (см. описание способа плавания у пектенев).

Так же как и пектены, амуссиумы являются фильтраторами. Пищу моллюска составляют диатомеи и другие планктонные организмы, которые загоняются в ротовое отверстие мерцательным действием ресничного покрова жабер и ротовых лопастей.

Как отмечают многие исследователи (Тиле, 1934; Догель, Зенкевич, 1940), амуссиумы являются обитателями илистых грунтов. *A. dalli* был поднят с илистого дна у Бермудских островов (Челленджер, 1891). Герценштейн (1885) указывает амуссиумов в списке моллюсков глубоководного ила Мурманского побережья.

Судя по имеющимся данным, представители рода являются относительно глубоководными формами. Для *A. dalli* Джонсон (1934) указывает глубины в 1573 м; тот же вид у берегов Восточной Индии встречается на глубине от 388 до 1472 м. *A. watsoni* у берегов Новой Гвинеи был поднят с глубины 1957 м (Челленджер, 1891). *A. papyraceum* живет на глубине 54—109 м (Джонсон, 1934). По данным Вальтера (1893), *A. fenestratum* распространен на глубинах от 91 до 456 м, а *A. hoskynsi* — 54—109 м.

Распространение современных амуссиумов ограничено морями с нормальной соленостью.

Данных относительно влияния дефицита кислорода на этих моллюсков у нас нет. Но судя по тому, что большинство амуссиумов является обитателями глубоких вод с илистыми грунтами,

где всегда довольно мало кислорода, они могут переносить некоторый дефицит этого газа.

По данным многих авторов (Янг, 1936; Коробков, 1950), амуссиумы являются обитателями теплых вод. Большинство современных видов встречается в тропической области (*A. dalli*, *A. papyraceum* и др.). Однако имеются указания на наличие амуссиумов и в холодных водах, например у Мурманского побережья (Герценштейн, 1885).

Прямых данных об отношении представителей этого рода к динамике вод у нас нет. Но, судя по глубоководному образу жизни, эти животные предпочитают спокойные участки моря без сильных течений.

В геологической истории амуссиумы появились в палеоцене. Довольно широко они распространены в миоценовых отложениях Юга СССР, где приурочены к относительно глубоководным глинистым осадкам.

#### СЕМЕЙСТВО LIMIDAE ORBIGNY, 1847

##### Род *Lima* Bruguière, 1792

Тип рода — *Ostrea lima* Linné, 1758. Современный Атлантический океан.

Род широко представлен в современных морях. *L. lima* встречается в Атлантическом океане, Средиземном море, Индо-Тихоокеанской провинции, *L. inflata* — в Атлантическом океане, Средиземном море (Коробков, 1954). *L. excavata* — североатлантический вид; *L. indica* встречается в Индийском океане у берегов о-ва Мадагаскара (Бернард, 1963). Широко распространенным видом является *L. subauriculata*, которая встречается в северных и дальневосточных морях СССР, у побережья Англии, северо-западной Америки, в Мраморном море. Для побережья Англии характерны также *L. hians*, *L. loscombi*, *L. sulcata* (Винкворт, 1932; Лебур, 1937; Реймонт, 1949). Из датских вод Джонс (1950) и Мур (1958) отмечают *L. loscombi*. Из Мраморного моря Остроумов (1896) указывает *L. hians*. У берегов северных и дальневосточных морей СССР встречаются *L. vladivostokensis* и *L. hyperborea* (Филатова, Зацепин, 1948; Скарлато, 1953). У южных берегов Японии обитает *L. basilanica* (Миядзаки, 1935), а у северных — *L. goliath* и *L. dunkeri* (Хироси, 1935). У побережья Северо-Западной Америки встречаются *L. dehiscens*, *L. attenuata* (Долл, 1921), а у берегов тропической Западной Америки *L. tetrica*, *L. hemphilli*, *L. orbignyi*, *L. similaris*, *L. pacifica* (Кин, 1958).

Раковины различной величины, овальные, умеренно скошенные, слабовыпуклые, с отчетливым зиянием в передне-верх-

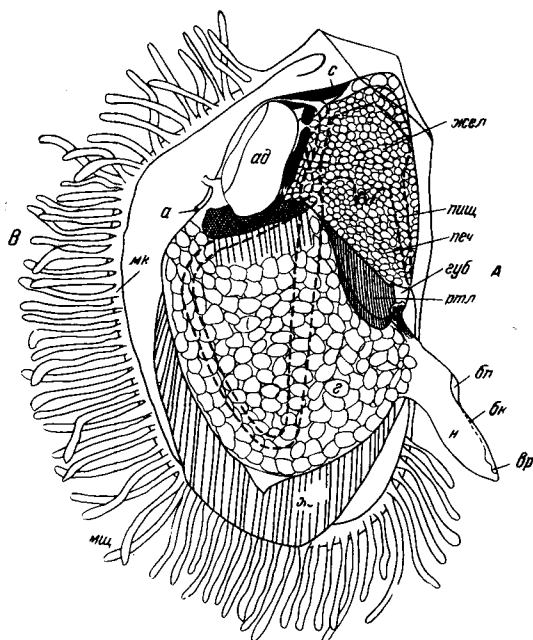


Рис. 18. Внутреннее строение *Lima inflata* (по Штудницу)

А — В — передний и задний края раковины; а — анус; ад — аддуктор; бк — биссусный канал; бп — биссусная полость; вр — воронка; г — гонады; губ — губы; ж — жабры; жел — желудок; мк — мантийный край; мц — мантийные щупальца; н — нога; печ — печень; пищ — пищевод; ргл — ротовые лопасти; с — сердце

ней части створок. Макушки выдающиеся. Ушки слабо развитые, неравные. Наружная поверхность с радиальными, иногда чешуйчатыми ребрами или со штрихами, реже гладкая. Зубы отсутствуют. Связочная ямка треугольная, почти центральная. Замочный край изнутри иногда зубчатый.

Анатомические особенности лим подробно изучены Штудницом (1931). Нога длинная, узкая, сильно удлиняющаяся. Кончик ноги слегка изогнут, косо срезан и имеет ланцетообразную форму. Нога устроена весьма своеобразно. В отличие от ноги большинства двустворок, обращенной вперед, у лимы она повернута в противоположную сторону, т. е. назад. Интересным моментом

является и то, что биссусный канал находится не на вентральной, а на дорзальной стороне ноги (рис. 18), что отмечается многими исследователями (Зейдель, 1909; Штудниц, 1931). Биссусный канал не очень глубокий, и в средней части ползательной поверхности ноги оканчивается ямкой. Последняя узкой бороздкой сообщается с воронкой на кончике ноги, откуда биссусные нити выходят наружу и закрепляются в субстрате. Биссусные нити имеют лентовидную форму и оканчиваются небольшой плоскостью прикрепления и коротким корнем.

Мантия открытая и устроена по типу, сходному с остальными представителями надсемейства. Края мантии трехлопастные; сильно развита внутренняя лопасть — дарус (велум), который контролирует направление выталкиваемой воды при плавании. Большого развития достигают мантийные щупальца (Зейдель, 1909; Штудниц, 1931; Янг, 1936; Гилмор, 1963, и др.). Число их у различных видов лим разное, но всегда очень велико — достигает 100. Щупальца покрыты ресничками и имеют различную длину. Например, у *L. hians* самые длинные щупальца могут вытягиваться до 7 см (Гилмор, 1963). Каждое щупальце делится на две части: базальную — гладкую и дистальную — с кольчатой поверхностью. Дистальная часть поперечными мускулистыми перегородками разделена на множество участков, сообщающихся друг с другом порами. Вследствие такого строения щупальца отличаются большой гибкостью и, что особенно интересно, способны к аутомии, т. е. легко отрываются у основания, но затем вновь вырастают. Обычно щупальца отрываются у основания, но могут переламываться и по каждой отдельной перегородке — септе. Поверхность щупалец покрыта многочисленными слизистыми железами, которые выделяют обильную клейкую слизь. Аутомия и клейкий секрет желез щупалец являются защитными приспособлениями лимы. Помимо защитной функции, большую роль играют щупальца при плавании и своеобразных движениях «зарывания» (Гилмор, 1963). Кроме того, как отмечает Янг (1936), щупальца направляют пищевой ток в мантийную полость.

По сравнению с пектинидами у лим значительно слабее развиты глазки (Дейкин, 1928; Янг, 1936).

Вода с содержащимися в ней взвешенными частичками постоянно колеблем щупалец направляется в мантийную полость и омывает жабры. Функция последних — не только дыхание, но фильтрация и отбор пищевого материала. Жабры лим крупные, уплощенные. Отфильтрованный на жабрах материал попадает на ротовые лопасти, а с них, после дальнейшего отбора, в ротовую полость. В выведении переработанного материала из мантийной полости большую роль играют сокращения аддуктора, при которых накопившийся в мантийной полости осадок как бы выдав-

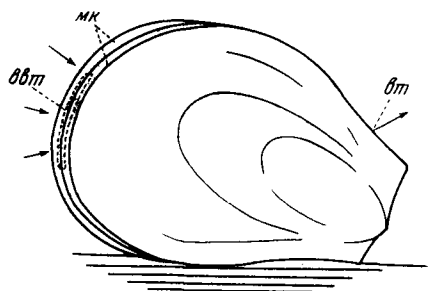


Рис. 19. Положение *Lima hians* на субстрате (по Крозье)  
вт — вводной ток; вт — выводной ток;  
мк — мантийный край

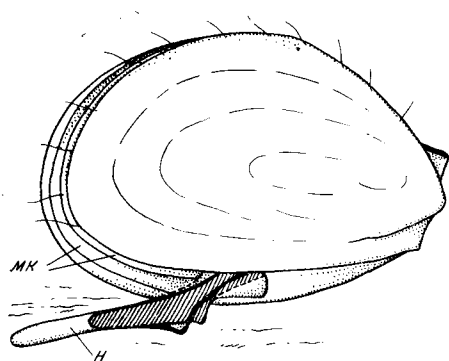


Рис. 20. Схема ползания *Lima hians* (по Зейделю)  
мк — мантийный край; н — нога

ливается наружу (Никол, 1960). Экспериментально было доказано, что число сокращений аддуктора связано с содержанием в воде осадков; чем больше количество взвеси в воде, тем чаще сокращения.

Лимы являются раздельнополыми организмами. Японский вид *L. basilanica* откладывает яйца с апреля по октябрь (Миядзаки 1935). У этого вида половые органы окрашены у самок в красный или оранжевый цвет, а у самцов — в молочно-белый. Через 24 часа после оплодотворения личинка уже целиком покрыта раковиной. В водах Англии, по Лебур (1937), пелагические личинки *L. hians* и *L. loscombi* встречаются с августа до апреля и совершенно неизвестны летом. Особенно они многочисленны в октябре. Свободноплавающая личинка лимы длиной 0,08 мм имеет прямой замочный край с таксондонным зубным аппаратом. Затем раковина нарастает вентрально, и в момент оседания имеет длину 0,32 мм. В это время у внутреннего края мантии заметно несколько выступов — зачатков щупалец. Вскоре утрачивается парус (велум), раковина увеличивается, удлиняются щупальца,

растет их число, и животное занимает на субстрате положение замочным и передним краем вниз. Длинная гибкая нога выдвигается передне-вентрально и прикрепляется к субстрату. В это время створки широко раскрыты, и щупальца выдвинуты наружу. В следующей стадии мускулатура ноги сокращается, створки смыкаются, а щупальца противоположных сторон сближаются. Затем внезапным скачкообразным движением животное отрывается от субстрата и переходит от неподвижного к подвижному образу жизни. Нога в это время повернута назад, макушка обращена книзу, и молодая лима ползет брюшным краем вперед (Лебур, 1937).

Образу жизни зрелых особей лим посвящено довольно много работ (Зейдель, 1909; Крозье, 1921; Штудниц, 1931; Гилмор, 1963, и др.). Лимы чрезвычайно многообразны в способах приспособления к условиям внешней среды. В состоянии покоя лима лежит на переднем крае обеих створок (рис. 19), раковина при этом раскрыта, щупальца выдвинуты, вода свободно проходит в мантийную полость и выходит у основания задних ушек. Моллюск плотно прикрепляется к субстрату при помощи пучка биссусных нитей. Биссус, однако, используется не только для прикрепления. С его помощью лима передвигается, а также строит гнездо. К гнездообразующим видам относятся *L. inflata*, *L. hians*, *L. loscombi*, т. е. формы, имеющие зияющую раковину. Некото-

Рис. 21. Схема плавания *Lima hians* (по Штудницу)  
а — г — один цикл движений;  
д — начало следующего цикла

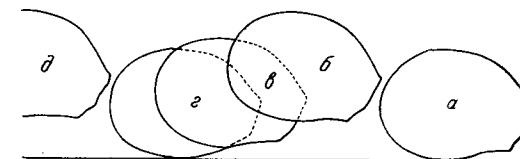
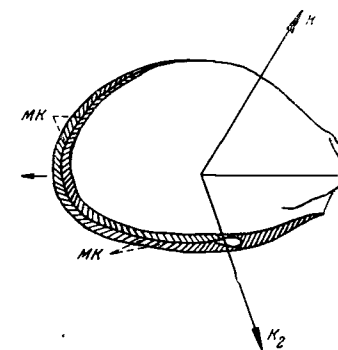


Рис. 22. Схема плавания *Lima hians* (по Крозье)

$\kappa_1$  —  $\kappa_2$  — направления действующих сил,  
мк — мантийный край



рые, например *L. excavata*, вовсе не строят гнезд. Гнезда *L. hians* были извлечены с глубины примерно 10 м. Дно, на котором обитает этот моллюск, богато камешками, обломками раковин, частицами водорослей и др. Часто лима строит гнезда в пустых раковинах других моллюсков. Материал, из которого они строятся, представлен частичками раковин, камешков, песчинок, обрывков водорослей и т. д., скрепленных и оплетенных множеством биссусных нитей (Зейдель, 1909; Штудниц, 1931; Кин, 1963, и др.). С помощью биссуса лима передвигается таким же способом, как мидии и птерии, т. е. сначала закрепляется биссусом, сокращает ногу и подтягивает тело. Зейдель (1909) наблюдал, как этим способом лима за 12 мин. переместилась на 10 см. Однако представители рассматриваемого рода передвигаются не только этим способом. Крозье (1924) рассматривает 3 типа движений у *L. hians*: 1) при помощи ноги, которая присасывается к субстрату, и затем подтягивает тело (рис. 20), 2) захлопыванием створок и сокращением щупалец (наподобие пектенев), 3) выбрасыванием воды между створками, при котором моллюск движется замочным краем вперед. Плавание лим менее эффективно, чем у гребешков. Это выражается в том, что лима продвигается в воде не прямо, а своеобразными подскоками: сначала несколько приподнимается в воде, проплывает некоторое расстояние и затем опускается, после чего цикл движений снова повторяется (рис. 21, 22). Следует заметить, что плавать таким способом лима может не только вентральным (брюшным) краем вперед (по способу гребешков), но и замочным краем, обращенным кпереди (Крозье, 1924). Проплываемое за один цикл расстояние обычно невелико, около 0,5 м.

По характеру питания лимы относятся к фильтраторам и используют в пищу органические частички, содержащиеся в воде.

Местообитания лим весьма разнообразны как в отношении грунта, так и в отношении глубин. Лимы населяют различные грунты, преимущественно грубые. По данным Крозье (1924), лимы обычны на каменистых грунтах с небольшими илистыми участками, среди рифов и иногда колоний асцидий. *L. hians* характерна для каменистых участков (Штудниц, 1931; Лебур, 1937). В Мраморном море этот вид встречается на литотамниях, песке, иле с песком, галькой и ракушей (Остроумов, 1896). *L. loscombi* также встречается на грубых гравийно-песчаных грунтах (Лебур, 1937; Реймонт, 1949). По Алли и Шмидту (1951), этот вид встречается на рыхлом песке, песчаном иле и иле. Филатова и Зацепин (1948) и Скарлато (1953) указывают *L. subauriculata* с мягких илистых грунтов, а Остроумов (1896) — с илистых грунтов с песком, галькой и ракушей. *L. vladivostokensis* обитает на песчано-галечных и песчано-илистых грунтах (Скарлато, 1953). Кин (1958) указывает *L. pacifica* из зоны прибрежных скал.

Большинство лим являются обитателями небольших глубин. Штудниц (1931) отмечает *L. hians* с глубины 10 м, *L. elliptica* с 70—100 м, *L. excavata* до 200 м. По данным других исследователей (Крозье, 1924; Лебур, 1937), *L. hians* характерна для уровня низкого прилива, а Остроумов указывает этот вид с глубин от 20 до 62 м. *L. squamosa* и *L. vulgaris* встречаются на глубинах от 5 до 40 м (Штармюлер, 1955). В Каттегате *L. loscombi* указывается с 27 м (Алли, Шмидт, 1951; Мур, 1958). По Остроумову (1896), Филатовой и Зацепину (1948), Скарлато (1953), *L. hyperborea* и *L. subauriculata* характерны для низов сублиторали, а *L. vladivostokensis* встречается на глубинах от 60 до 400 м, но отмечается еще глубже, до 664 м. *L. goliath* указывается с глубин 117—338 м, а *L. dunkeri* — 139—165 м (Хирози, 1935). Кин (1958) приводит следующие глубины для некоторых видов лим: *L. tetrica* — 10—120 м, *L. hemphilli* — 20—100 м, *L. orbignyi* — 8—24 м, *L. similis* — 60—110 м, *L. pacifica* — нижний уровень прилива. С побережья Северо-Западной Америки этот автор приводит для рода в целом глубины до 70 м.

Все современные представители рода встречаются в морях с нормальной соленостью. По Крозье (1924), лимы чувствительны даже к незначительному притоку пресной воды. Однако несколько пониженную соленость они, по-видимому, все же переносят. Об этом свидетельствует тот факт, что лимы встречаются в Мраморном море, где соленость несколько ниже нормальной (Остроумов, 1896).

Представители рода — эвритермные формы. Отдельные виды встречаются и в холодных, и в теплых, и в тропических водах. *L. hyperborea* — высокоарктический вид, обитающий в северных частях Баренцева и Карского морей. *L. subauriculata* — бореальный вид (Филатова, Зацепин, 1948). *L. vladivostokensis* встречается при низкой положительной температуре, от 0,72 до 2,3°. Из тропических форм Кин (1958) отмечает *L. tetrica*, *L. hemphilli*, *L. similis* и др. *L. basilanica* начинает размножаться при температуре около 22,5° (Миядзаки, 1935).

Прямых данных об отношении лим к газовому режиму вод у нас нет. Судя по мелководному образу жизни в хорошо аэрируемых литоральных водах, можно думать, что лимы являются стеноксибионтными формами и избегают застойных участков, бедных кислородом.

Как показали опыты Крозье (1924), лимы весьма чувствительны к течениям. Сильные токи воды вызывают мгновенную реакцию щупалец и их втягивание в раковину. Вероятно, лимы избегают мест с сильными течениями, но слабые течения и динамика вод в прибрежной зоне, обитателями которой являются эти моллюски, для них весьма благоприятны.

Опыты Крозье (1921) показали также, что лимы чрезвычайно чувствительны к фактору света. Лима фотонегативна. Если на затемненную лиму направить луч света, то моллюск немедленно поворачивается в сторону от источника света и уплывает. Этот поворот совершается без движения створок, своеобразным поворотом ноги, кончик которой проникает в субстрат и резко сокращаясь, переворачивает раковину. Как было установлено опытами, сама нога чувствительна к свету, что же касается щупалец, то они такой чувствительности не обнаруживают. В опытных условиях после нескольких дней пребывания в незатемненном сосуде лима полностью теряет активность.

Представители рода входят в состав многих прибрежных биоценозов. Реймент (1949) указывает *L. loscombi* в следующем комплексе гравелисто-песчаного дна: *Cardium echinatum*, *Cultellus pellucidus*, *Hiatella arctica*, *Thyasira flexuosa*, *Modiolus modiolus*, *M. faseolinus*, *Mytilus edulis*, *Nucula nucleus*, *Venus (Chione) striatula*, *Cylichna cylindracea*, *Hydrobia ulvae*, *Nassa reticulata*. Этот же вид в Каттегате встречается на песчано-илистом дне вместе с *Venus ovata*, *Cardium fasciatum*, *Thyasira flexuosa*, *Leda pernula*, *L. minuta*, *Pecten septemradiatus* (Джонс, 1950; Алли и Шмидт, 1951). Для твердого дна нижней части шельфа юго-западной части Тихого океана, по данным Такаси (1963), характерна следующая ассоциация: *Lima fijitau*, *Arca maujatakii*, *Chlamys vesiculosus*, *Perotrochus beyrichii*, *Galeostrea gullata* и др.

Представители рода в геологической истории известны, начиная с триаса. На территории СССР встречаются в третичных и четвертичных отложениях Дальнего Востока, в юре—голоцене Европейской части СССР, третичных отложениях Крымско-Кавказской области.

## НАДСЕМЕЙСТВО OSTREACEA

### СЕМЕЙСТВО OSTREIDAE LAMARCK, 1818

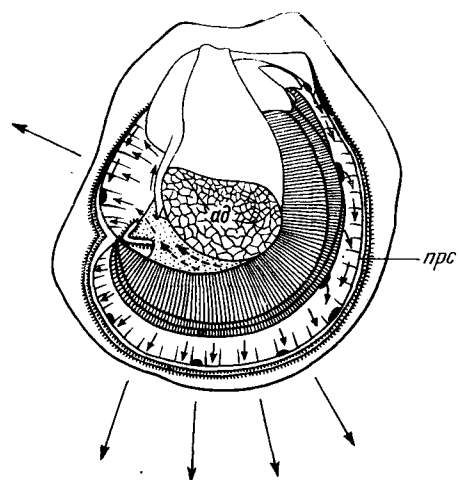
#### Род *Ostrea* Linné, 1758

Тип рода — *Ostrea edulis* Linné, 1758. Средиземное море.

Устрицы широко распространены в современных морях. Они встречаются в тропических и умеренных водах Атлантического, Тихого и Индийского океанов.

В Атлантическом океане, вдоль побережья Америки обитают *Ostrea (Crassostrea) virginica*, *O. equestris*, *O. permollis* (Честнуг, 1951; Паффер, Эмерсон, 1953; Паркер, 1955; Смит А., 1955; Уэллс, Грей, 1960), у Антильских островов и у берегов Южной Америки — *O. spreta*, *O. rhizophorae* (Рансон, 1943). Вдоль берегов Европы распространены *O. angulata* и *O. edulis* (Мюссе, 1955; Мартель, 1960). Последний вид отмечен также в Тирренском море и в озерах о-ва Млет Адриатического моря (Зернов, 1913; Морович, 1958а, 1958б). В Черном море живут *O. (Lioostrea) sublamellosa* и *O. taurica* (Милашевич, 1916; Никитин, 1934; Бекман 1940; Виноградова, 1950; Сальский, 1959; Зенкевич, 1963). Невеская (1965) считает два последних вида тождественными. У берегов Западной Африки обитают *O. gazar* и *O. (Pycnodonta) cochlear* (Рансон, 1943). Последний отмечен также и в Средиземном море. В Тихом океане, вдоль западного побережья Америки, распространены *O. angelica*, *O. fischeri*, *O. palmula* и др. (Кин, 1958; Смит А., 1959). У берегов Азии обитают *O. gigas*, *O. denselamellosa*, *O. circumpuncta*, *O. chinata*, *O. rivularis* (Рансон, 1943; Вялов, 1945; Сасса, 1957; Смит А., 1959; Чжан-Си и др. 1959; Скарлато, 1960; Зенкевич, 1963). В новозеландских водах встречается *O. lutaria* (Миллар, Холис, 1963). В Индийском океане обитают *O. cucullata* и *O. madrasensis* (Рансон, 1943; Авати, Рей, 1931; Чжан, Лоу, 1957; Смит А., 1959).

Раковина неравносторчатая; левая (нижняя) створка выпуклая, больше правой, с более выступающей макушкой. Очертания раковины отличны не только у разных видов, но и у разных особей одного вида. Животное прирастает к грунту левой створкой, которая при росте нередко повторяет неровности грунта (Иванов, 1955). Скульптура у одних групп устриц концентрическая, у других также и радиальная в виде струге, ребер или резких складок. Связка помещается в округло-треугольной ямке под макушкой. Единственный аддуктор расположен вблизи центра. Размеры раковины различных видов чрезвычайно разнообразны. *O. gigas* в местах с наиболее благоприятными условиями

Рис. 23. *Ostrea edulis* (по Янгу)

ад — аддуктор; прс — парус.  
 Маленькие стрелки указывают направление ресничных токов в мантийной полости; большие стрелки — направление выброса псевдофекалий посредством сокращения аддуктора

жизни достигает 38 см в длину. Однако черноморская устрица, *O. taurica*, имеет всего 7,5—8,5 см (редко 11 см) в диаметре. Обыкновенная же устрица, *O. edulis*, достигает 10—15 см.

Мантия устриц открытая, со свободными краями — нет обособленных мантийных отверстий для входа и выхода воды (рис. 23). Ротовое отверстие окружено двумя треугольными лопастями, ресничному покрову которых принадлежит важная роль в сортировке пищевых частиц. Единственный аддуктор массивен и помещается в брюшной части туловища. Над мускулом имеется околосердечная сумка с сердцем, в спинном отделе — печень. Большие жабры срастаются в своей брюшной части с мантийными складками. Нога у взрослой особи отсутствует.

Живая устрица держит створки приоткрытыми. Вода, поступающая в мантийную полость благодаря работе ресничного покрова мантии, жабер и туловища, омывает жабры и на задней стороне тела выходит наружу (Милашевич, 1916; Грю, 1945; Иванов, 1955).

Устрицы раздельнополы. Некоторые устрицы — *O. (Crasostrea) virginica* — являются икромечущими, другие — *O. edulis* — личинкородными. Одна самка может дать при благоприятных условиях от 100 до 500 млн. яиц за сезон. Изучение размножения устриц показало, что важными контролирующими факторами являются температура и взаимная стимуляция полов. В естественных условиях первыми выделяют половые продукты самцы, и процесс, начавшись, распространяется на всей устричной банке (Прайзерч, 1934). Для некоторых видов устриц известно два

периода икрометания: в середине июля и в начале августа. Оплодотворенные яйца на время развития задерживаются в задней части мантийной полости. В окружающую воду выходят уже сформировавшиеся личинки. Развитие устрицы из яйца до момента оседания или прикрепления требует 13—16 дней. В течение 2—3 час. после выделения половых продуктов оплодотворенное яйцо развивается в пелагическую личинку. За 20 час. она совершенно покрывается раковиной и плавает, собирая пищу с помощью ресничного органа или велума. За две недели она завершает личиночное развитие. Непосредственно перед этим у личинки развивается сильная нога для ползания и выделяется большое количество липкого материала, с помощью которого она прираивается к старой раковине или камню. Выживание в значительной степени зависит от способности личинки найти подходящий объект и прочно к нему прикрепиться. Прикрепление совершается обычно в промежутки от 20 мин. до 1 час. в зависимости от степени солености воды, и для начала прикрепления требуется определенный стимул. Единственным элементом, который индуцирует эту реакцию, является медь. В естественных условиях, при значительной концентрации одной части меди на 2 или 10 млн. морской воды возможно успешное оседание личинок устриц. За 4 мин. личинка начинает процесс прикрепления и, проползав взад и вперед по какому-либо подходящему объекту, в конце концов выделяет цемент, которым раковина прочно прикрепляется к субстрату (Прайзерч, 1934). После оседания личинки нога быстро сокращается и исчезает не позже чем за 72 дня со дня прикрепления. Атрофируется также и передний мускул замыкатель.

У некоторых устриц стадия пелагической личинки очень непродолжительна. Таковы *O. chilensis* и *O. lutaria*. В отличие от *O. edulis*, у которой развитие пелагической личинки продолжается от 6 до 14 дней и велигеры покидают самку, достигнув размеров 0,15—0,17 мм, личинки чилийских и новозеландских устриц покидают самку, достигнув размеров 0,45—0,49 мм, имея ногу и глазное пятно. Личинки *O. lutaria*, покинувшие материнскую особь, сразу же садятся на грунт (Миллар, Холис, 1963).

Сроки размножения для различных устриц разные. По данным Чжан и Лоу (1957), размножение *O. cucullata* происходит с июня по сентябрь, когда температура воды достигает 17—18°. Оседание личинок этого вида происходит с конца июня по октябрь с двумя максимумами: в конце июня — начале июля и в начале августа.

Половозрелости моллюск достигает через 12 месяцев. По Фидлеру (1936), вдоль атлантических и тихоокеанских берегов Америки сезон размножения длится 2 или 3 месяца, в то время как в Мексиканском заливе — 6 месяцев, начиная с конца марта.

Уолл (1961) указывает на условия, благоприятствующие размножению устрицы *O. edulis*. Таковы: погода, температура, соленость, рН, фосфаты,  $O_2$ , мутность и биологические факторы — зоо- и фитопланктон. Успешное оседание личинок связано в основном с низким рН, с соленостью менее  $32\text{‰}$  и максимальным содержанием жгутиковых мельче  $10\text{ мк}$ . Лузанов и Номейко (1956) высказали мнение о том, что в проливе Лонг-Айленд на оседание устриц большое влияние оказывают небольшие местные течения.

Устрицы живут или одиночно, или колониально, густыми поселениями на ограниченных участках, образуя береговые устричники, или банки. По Иванову (1955), первые тянутся вдоль береговой линии более или менее узкой полосой, которая может быть прерывистой или сплошной; вторые отделены от берега значительным пространством воды. Паффер и Эмерсон (1953), которые вели наблюдения над устричными рифами у побережья Центрального Техаса, отмечают, что устричник — это скопление огромного количества раковин, оставшихся от многих поколений, живших, вероятно, на протяжении нескольких столетий. Верхняя часть устричника состоит из мертвых и живых индивидуумов устриц и приподнята, по крайней мере частично, над донными осадками. Поверхность устричника представляет собой твердый субстрат, на котором живут различные организмы.

Устрицы — фильтраторы и питаются главным образом детритом, растительным и животным. Пищей служат также планктонные веслоногие рачки и личинки моллюсков и червей (Иванов, 1955; Смит А., 1959). Что же касается питания в личиночной стадии, то, по данным Трошон (1956), в устричных парках области Маренн-Олером личинки устриц быстро оседали и успешно развивались при условии внесения в водоем жгутиковых. По Лузанову (1961), устрицы и другие двустворки наиболее эффективно поглощают пищу в относительно прозрачной воде. Наблюдения показали, что при искусственно создаваемой мутности малое количество ила даже стимулирует жизнедеятельность личинок и взрослых форм *O. (Crassostrea) virginica*, однако концентрация ила  $0,1\text{ г/л}$  уже значительно снижает движения створок и темп водообмена. По Нелсону (1960), *O. edulis*, *O. (Crassostrea) virginica* и *O. angulata* в естественных условиях могут питаться при высоких показателях мутности воды, а также при наличии густого планктона. В отборе пищевых частиц большую роль играют жабры и пальпы, посредством которых материал отбирается не только по размеру, но и по химическому составу (отбрасываются серные бактерии и дрожжевые клетки, поглощаются различные одноклеточные водоросли). Слизистые железы в жабрах и пальпах производят своеобразный отбор частиц: пищевые частицы обволаки-

ваются небольшим количеством слизи, тогда как ненужные частицы — большими слизевыми комками. По Чжан-Си и др. (1959), правильный ритм в питании *O. rivularis* отсутствует. Эти устрицы могут фильтровать воду в любое время суток как во время прилива, так и в отлив, но питаются в общей сложности около 16—19 час. в сутки. В период размножения интенсивность фильтрации ослабевает. Усиленное питание наблюдается с октября по апрель.

Обитают устрицы на твердом субстрате — на камнях, скалах, иногда даже на плотном песчано-илистом грунте на небольшой глубине. Мягкое илистое дно, куда погружаются молодые устрицы, неблагоприятно для естественного развития устричных гряд. Если, однако, на поверхности субстрата попадают твердые предметы, то на них поселяется молодь устриц. Наиболее благоприятным субстратом для устриц является твердый песчаник или ракушник. Однако *O. lurida* может жить на илистой отмели около устьев рек, *O. cucullata* — в корнях мангр, в zostеровых лугах и на скалах (Рансон, 1943; Смит А., 1959).

Представители отдельных подродов устриц приурочены к разным глубинам. Устрицы подрода *Ostrea s. s.* живут в зоне ламинарий, у уровня наиболее сильных отливов и глубже, на дне, никогда не обнажающемся, до глубины 30—40 м. По Иванову (1955), *O. edulis* распространена на глубине до 50 м, а по Рансону (1943), — до глубины 85 м. *O. taurica* в Северной бухте Черного моря встречается на глубине 4—6 м, а возле Херсонесского маяка — на глубине 73 м (Милашевич, 1916). Паффер и Эмерсон (1953) приводят таблицу, где глубина устричного рифа у побережья Центрального Техаса отмечается от 0,6 до 40 м. Поселения *O. chilensis* развиваются на глубине около 5 м (Смит А., 1959). Устрицы подрода *Crassostrea* обычно живут на небольших глубинах. Оптимальная глубина распространения для *O. (Crassostrea) virginica* от береговой линии до 27 м (Смит А., 1959). Устрицы, относящиеся некоторыми авторами к отдельному роду *Pycnodonta*, более глубоководны. По Рансону (1943, 1948), *Pycnodonta cochlear* встречается на глубине 40—100 м. Отдельные же экземпляры этого вида, а также *Pycnodonta hyotis*, были найдены на глубине 1000—2000 м.

Устрицы обитают в нормальных морских водах (соленость  $33\text{—}34\text{‰}$ ), но хорошо развиваются и в водах различной степени опреснения. При очень повышенной солености (от  $37\text{‰}$  и выше) они обычно не могут существовать. В Черном море *O. taurica* живет при солености 16—17‰, а в Егорлыцком заливе этого моря устричная банка существует при колебаниях солености от 9 до  $16\text{‰}$ . Местные устрицы малых размеров — самая крупная 83 мм (Сальский, 1959). Широко распространенная в Японском море *O. gigas* большими поселениями встречается и в опресненных

заливах Де-Кастри и Посвет, где, однако, она видоизменилась в карликовую форму (Иванов, 1955). По Рансону (1943), *O. angasi* у берегов Австралии, *O. spreta* вдоль берегов Аргентины и Бразилии и *O. denselamellosa* в водах Китая и Японии обитают в слабо солоноватых водах. Амемииа (1926) определил нижнюю и верхнюю границы солёности для американской устрицы *O. (Crassostrea) virginica* в лабораторных условиях. По его данным, ниже 15 и выше 30‰ деление яиц проходит ненормально, развивается очень малое количество личинок, способных строить раковину. Подобные отклонения от нормального развития могут сократить популяцию в одинаковой степени в водах как с пониженной, так и с повышенной солёностью (Паркер, 1955). По данным этого автора, наблюдавшего за скоростью роста и условиями икротетания устриц в период повышенной солёности в заливах у побережья Техаса, устрицы были худы, вялы, даже вне периода размножения. За несколько лет, когда солёность повысилась более чем до 30‰, изменения претерпело большинство устриц. В то время как нахождение в отложениях *O. (Crassostrea) virginica* указывает на среду с пониженной солёностью, *O. equestris* является устрицей, обычно встречающейся в водах с высокой солёностью. Наличие в отложениях многочисленных особей *O. equestris* говорит о повышенной солёности водоема в момент отложения осадков (Паркер, 1955). В зависимости от солёности устрицы обнаруживают значительную изменчивость формы раковины. Подобные изменения были указаны Хеджпетом (1953) для мелких устриц из переосолоненных вод лагуны Мадре в Техасе. С повышением солёности в заливе раковины устриц стали меньше, заострились, приобрели яркую окраску и зазубрины на створках. Наоборот, в период пониженной солёности устрицы растут быстро, образуя густые гроздьи длинных, тонких особей. Паркер (1955) предполагает, что образование гроздьевых скоплений и удлинение отдельных особей в них может быть связано с доставкой пищи, которая при пониженной солёности становится более обильной. По данным Корринги (1952, 1957), более эвригалинными являются икротетущие устрицы подрода *Crassostrea*, нежели личинкородные (*Ostrea s. str.*) Первые способны жить и нормально развиваться даже при солёности до 12‰, тогда как личинкородные бывают угнетенными уже при понижении солёности до 23‰. Кроме того, в отличие от личинкородных видов, икротетущие устрицы выживают в водах со значительной мутностью. По наблюдениям Хантера (1955), смертность устриц заливов побережья Южного Техаса, вызванная как хищниками, так и другими причинами, в местах с низкой солёностью была около 10%. Самая высокая смертность (50%) наблюдалась в пункте с повышенной солёностью. Большое значение для развития и

процветания устричников имеет солёность в период размножения и в личиночной стадии животного. Рансон (1948) приводит оптимальные солёности для некоторых видов устриц в момент выброса половых продуктов и в первые стадии развития яйца: *O. (Crassostrea) virginica* — 12—19‰, 25—29‰; *O. angulata* — 18—23‰, 28—35‰; *O. edulis* — 25—28‰, 31—35‰; *O. gigas* — 18—23‰, 20—26‰.

Об отношении устриц к понижению содержания кислорода в воде известны данные Якубовой и Малым (1931), которые отмечают, что *O. taurica* прожила пять дней в бескислородной среде и пять дней при концентрации сероводорода от 0 до 5,6 см<sup>3</sup> на 1 л воды. Как указывают эти авторы, все неподвижные моллюски более приспособлены к кратковременному дефициту кислорода и даже к присутствию определенного количества сероводорода, чем подвижные. По Самсония (1956), устрицы могут выносить анаэробные условия при низкой температуре до 10—15 суток, а при повышенной — до 84 час. Некоторые устрицы могут выдерживать длительное пребывание на воздухе (Прайзерч, 1934; Рансон, 1943).

Для развития устриц большое значение имеет присутствие в воде определенного количества меди. Прайзерч (1934) и другие авторы указывают, что содержание меди служит главным стимулом оседания личинок *O. (Crassostrea) virginica*. Личинка оседает через 4' 20" после появления меди в коллоидном состоянии. Однако при высокой концентрации медь токсична и вызывает распад клеток и распад организмов.

Устрицы — типичные теплолюбивые животные. Ни в атлантических, ни в тихоокеанских водах далеко на север они не распространяются. Северная граница ареала *O. edulis* лежит у берегов Норвегии, где среднегодовая температура воды довольно низка (Иванов, 1955). *O. (Crassostrea) virginica* живет в воде с сильно варьирующей температурой — от 0 до 32°. В Егорлыцком заливе Черного моря устричник существует при температуре воды от 20 до 26° (Сальский, 1959). Температура играет важную роль в размножении устриц. По Нелсону (1928), европейская устрица *O. edulis* размножается при температуре 15°. Для этого же вида китайские исследователи Чжан и Лоу (1957) указывают температуру 17—18°. Для размножения *O. cucullata* оптимальной является температура между 26 и 30°. Согласно Авати и Рэю (1931), при температуре ниже 25° развитие устриц проходит медленнее. Еще более теплые условия требуются для развития молодежи. Чилийский вид *O. chilensis* представляет исключение — он размножается при температуре 15° или несколько ниже (Смит А., 1959). Честнат (1951) установил, что ниже 5° *O. (Crassostrea) virginica* прекращает принятие пищи.



Устрицы живут в местах, омываемых более или менее сильными течениями (Нелсон, 1960). Активные течения важны для развития устриц, так как они приносят им пищу, переносят половые продукты и снабжают кислородом. Течения могут также служить для очистки субстрата и поверхности раковин от наносов и водорослей. Это, в свою очередь, способствует икреметанию (Никитин, 1934; Смит А., 1959).

Состав устричного биоценоза сильно варьирует в разных морях и в разных условиях. Обычно он складывается из различных моллюсков (гребешки, мидии и др.), асцидий, иглокожих, гидроидов, актиний, мшанок, губок, червей и ракообразных. По данным Иванова (1955), на устричных грядах и банках Черного моря, наряду с *O. taurica*, обитают многочисленные моллюски *Modiolus adriaticus*, *Mytilus edulis*, *M. galloprovincialis*, *Chlamys ponticus*, *Venus (Chione) gallina*, *Pitar rudis*, *Nassa*, *Tapes*. Биоценоз устричного рифа у побережья Техаса (Паффер, Эмерсон, 1953) состоит из двустворок: *Brachidontes domingensis*, *Martesia caribaea*, *O. (Crassostrea) virginica* и брюхоногих: *Crepidula plana*, *Anachis obesa*, *Mitrella lunata*, *Odostomia impressa* и др.

Некоторые организмы конкурируют с устрицами из-за пищи и субстрата для оседания личинок. Таковы мидии, которые часто так облепляют устриц, что последние задыхаются под ними (Иванов, 1955), или представители рода *Crepidula*, морские желуди, сидячие полихеты и др. (Ханкок, 1959). Опасным врагом для устриц является также морская трава *Zostera marina*. Наступление зарослей zostеры способно уничтожить богатейшие устричники, о чем говорит массовое наличие пустых раковин, а часто и целых погребенных банок в их основании (Коробков, 1950).

Врагами устриц являются брюхоногие *Rapana bezoar*, *Urosalpinx cinerea*, *Polinices*, *Odostomia*, *Murex*, *Nassa*, *Purpura*, *Busycon contrarium*, морские звезды, крабы и рыбы (Иванов, 1955; Коул, Ханкок, 1955; Ханкок, 1959; Менцель, Никти, 1958; Смит А., 1959; Скарлато, 1960; Уолн, 1961). Брюхоногие рода *Odostomia* проникают в раковины устриц и пожирают края их мантии (Ханкок, 1959). *Rapana bezoar* просверливает своей радулой отверстие в раковине устрицы и, введя в нее предварительно секрет слюнных желез, высасывает содержимое хоботком (Иванов, 1955). *Murex rotum* также просверливает отверстия в раковине устриц, а *Busycon contrarium* обламывает или силой раскрывает створки раковины и съедает содержимое (Менцель, Никти, 1958). Морская звезда напозлает на устрицу сверху, выворачивает на нее свой желудок, поливает выделяемым наружу соком, а затем отдирает верхнюю створку и переваривает жертву (Разин, 1934; Иванов, 1955).

Г е о л о г и ч е с к о е    р а с п р о с т р а н е н и е    у с т р и ц — т р и а с — н ы н е .

## НАДСЕМЕЙСТВО ANOMIACEA

### СЕМЕЙСТВО ANOMIDAE GRAY, 1840

#### Род *Anomia* Linné, 1758

Т и п р о д а — *Ostrea ephippium* Linné, 1758. Средиземное море.

Представители рода *Anomia* в настоящее время распространены на побережье Атлантического океана. Некоторые виды, например *A. aculeata*, встречаются в Западной Атлантике. *A. ephippium*, *A. glauca* и *A. patelliformis* отмечаются у берегов Испании и Португалии (Гидальго, 1917). *A. squamula* указывается на севере, начиная от Лабрадора до Северной Каролины и на европейских берегах от Белого моря до Бискайского залива (Мадсен, 1949).

Раковина округлого очертания, правая створка плоская, вогнутая или повторяющая форму предмета, к которому она прикрепляется. Левая створка выпуклая, с поперечно расположенной связочной ямкой. Вблизи последней небольшая отпечаток педального мускула. В центральной части внутренней поверхности створки имеется так называемое «белое пятно» или центральный диск с тремя мускульными отпечатками. Один отпечаток аддуктора и два педальных (биссусных). Наружная поверхность левой створки имеет скульптуру в виде тонкой штриховки или волнистой ребристости, а кроме того, — скульптуру, повторяющую форму предмета, к которому прикрепляется правая створка. Внутренняя поверхность раковины перламутровая.

По Зейделю (1909), нога аномии состоит из двух частей — передней и задней. Передняя часть ноги, узкая и подвижная, имеет воронкообразное углубление и мягкую складку на нижней стороне. Как и у других двустворчатых моллюсков, упомянутое углубление несет определенную функцию при передвижении — присасывании к грунту и последующем подтягивании вперед. Оно действует наподобие присоска и этим дает животному возможность передвигаться не только по грунту, но и по совершенно гладкой поверхности скал и даже по стеклу аквариума. У более взрослых особей это углубление перестает функционировать и заполняется посторонними частицами. Задняя же часть ноги, обособленная от передней, принимает участие в образовании биссуса. Имеются лишь левосторонние ретракторы, передний и задний. Последний отмечается лишь в постэмбриональной стадии. Оба морфологически рассматриваются как ножные мускулы, но по сути они являются биссусными ретракторами.

Задняя часть ноги аномий имеет биссусное углубление. Довольно мощный биссус аномии проходит через полукруглый биссусный вырез в крае нижней правой створки. Зейдель (1909) на основании проделанных опытов сообщает, что молодые аномии способны, освобождаясь от биссуса, менять свое местоположение или, будучи перенесенными на новое место с повреждением биссуса, выделять новые нити. Зато взрослые животные неспособны снова их выделять: видимо, железа, участвующая в этом процессе, постепенно редуцируется. Взрослое животное, если оно перенесено на новое место с повреждением биссуса, заволакивает создавшееся отверстие, защищая внутренние полости раковины от повреждений.

Размножение аномий изучалось Матвеевой (1948). Массовое появление молодежи *A. squamula* отмечено в сентябре-октябре. На 1 м<sup>2</sup> субстрата приходится около 780 экземпляров, имеющих диаметр раковин 1—2 мм. Лузанов (1961) вел наблюдения над *A. simplex*. Личинки аномий оседают на дно и, по достижении ими диаметра раковины в 180—195 мк, проходят стадию метаморфоза. Этот автор отмечает, что в лабораторных условиях обычны плавающие личинки диаметром в 210—215 мк. При нормально протекающем процессе личинка оседает на дно, некоторое время ползает с помощью сильной, снабженной ресничками ноги, которая развивается перед окончанием пелагической стадии. Приблизившись к твердой поверхности, личинки прикрепляются к ней биссусом, который позднее обызвествляется. С этого времени молодая аномия почти неспособна двигаться и скоро заканчивает стадию метаморфоза, утрачивая в процессе его парус и приобретая жабры. В искусственных условиях момент прикрепления наступает значительно позже, и особи долгое время ползают по дну пока не доползут до места, подходящего для прикрепления. Прикрепившись, они переходят к неподвижному образу жизни.

Впоследствии происходит значительное изменение внешней формы моллюска. Долгое пребывание в неподвижном состоянии обуславливает особо асимметричную форму раковины. В процессе роста, по Меррилли (1962), скульптура раковины может резко изменяться. На ранних постларвальных (последеличиночных) стадиях раковина всегда гладкая. Относительно глубоководные формы сохраняют пожизненно гладкую раковину, однако безусловно существует зависимость характера скульптуры раковины от условий обитания. Исходная гладкая раковина *A. aculeata* указывает на то, что ее предками могли быть *A. simplex* в Западной Атлантике или *A. erhippium*, распространенная вдоль европейских берегов.

На основании данных, собранных в работах некоторых исследователей (Вальтер, 1893; Остроумов, 1896; Нельсон, 1928;

Тиле, 1934; Акола, 1955; Филатова, 1957а, 1957б; Лузанов, 1961, и др.), можно сделать некоторые выводы относительно характера грунта, глубин, температуры и солености воды, а также сообществ, в которых встречаются аномии.

Аномия предпочитает грунт, представленный галькой, песком, и битой ракушей. Селится также на камнях и на раковинах других моллюсков.

Аномии, как правило, встречаются в верхней части сублиторали, но иногда попадают и на довольно значительных глубинах. По Кузнецову и Матвеевой (1948), *A. squamula* в районе Северного Мурмана обычна на каменистых грунтах от нижнего отдела литорали до глубины 40—60 м. Массовые поселения встречаются на глубинах 10—15 м, среди водорослей *Lithotamnion* и на глубине 2—3 м, среди ризоидов бурой водоросли *Laminaria digitata*. Максимальная плотность поселений — 930 экземпляров на 1 м<sup>2</sup>. По Мадсену (1949), *A. patelliformis* встречается в Западной Атлантике на глубинах от 0 до 130 м, *A. squamula* — в Северной Атлантике и на европейском побережье от мелководья до глубины 2000 м.

Аномии могут считаться эвритермными моллюсками. Большой частью они встречаются в теплых и умеренных морях, однако хорошо известны также и в бореальных водах.

Обитают аномии обычно в морях нормальной солености и не выносят значительного опреснения.

В Мраморном море отмечается следующее сообщество: *Anomia*, *Nucula*, *Cardium*, *Venus*, *Modiolus*, *Arca*, *Dentalium*, *Calyptrea*. В Белом море: *Anomia*, *Modiolus*, *Astarte*, *Cyprina*. У берегов Великобритании отмечается в определенные месяцы огромное количество молодежи *Anomia*, *Mytilus*, *Ostrea*, *Mya*, *Astarte*.

Представители рода *Anomia* известны с юры доныне. Встречаются в юре, мелу, палеогене, неогене (миоцене) и постплиоцене южных районов СССР.

## НАДСЕМЕЙСТВО MYTILACEA

## СЕМЕЙСТВО MYTILIDAE FLEMING, 1828

Род *Mytilus* Linné, 1758

Тип рода — *M. edulis* Linné, 1758.

*Mytilus* — широко распространенный и хорошо изученный род, представители которого встречаются во многих морях. *M. edulis* широко распространен в морях северного полушария: в Северном Ледовитом океане, Баренцевом, Белом, Чукотском, Беринговом морях, в море Бофорта, у побережья Гренландии, в Тихом океане у берегов Японии, во всех дальневосточных морях СССР, вдоль западных берегов Северной Америки к югу до Сан-Диего (Горбунов, 1952; Любинский, 1958; Смит А., 1959; Скарлато, 1960). *M. grayanus* распространен в Японском, Охотском морях, у побережья Северного Китая (Скарлато, 1960). *M. galloprovincialis* встречается в Атлантическом океане от южных берегов Англии на юг вдоль побережья Испании, Португалии, в Средиземном, Адриатическом, Мраморном, Черном и Азовском морях (Остроумов, 1896; Милашевич, 1916; Хэппер, 1957). *M. californianus* распространен вдоль берегов Тихого океана от Алеутских островов на юг до Мексики (Смит А., 1959). Доэлл (1909) отмечает следующие виды мидий с побережья Перу: *M. chorus*, *M. afer*, *M. magellanicus* (встречается от Чили и Перу на юг до Магелланова пролива).

Раковины равностворчатые, удлинённые, клиновидной формы, от небольшой до средней величины, с небольшим биссусным зиянием, тонкостенные, часто перламутровые. Макушки терминальные. Наружная поверхность раковины покрыта либо только следами нарастания, либо тонкими радиальными ребрами. Замочный край без зубов, но часто под макушкой имеется несколько зазубрин. Связка опистодегная, наружная. Внутренняя поверхность створок гладкая, блестящая. Отпечаток переднего аддуктора сдвинут под макушку или отсутствует. Отпечаток заднего аддуктора крупный, но неотчетливый. Мантийная линия простая.

Сведения по анатомии мидий имеются в работах многих авторов, в частности М. Уайта (1936) и Скарлато (1960).

Нога у мидий небольшая, пальцевидной формы. В связи с малоподвижным образом жизни нога почти утратила функцию движения и служит в основном для выделения и прикрепления биссуса, при помощи которого моллюск прикрепляется к субстрату. Биссус представляет собой тонкие нити рогоподобного вещества и выделяется специальной железой, находящейся в основании

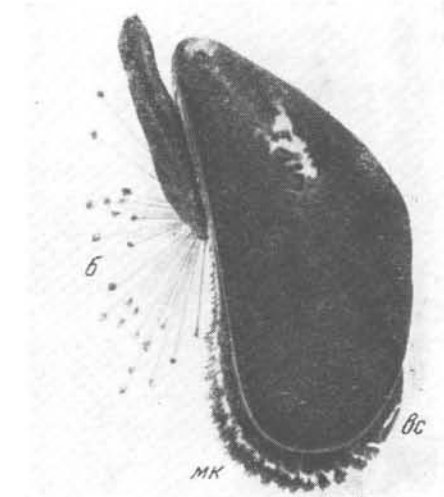


Рис. 24. *Mytilus edulis* с выдвинутой ногой, прикрепляющей к субстрату биссусную нить (по Мейеру и Меблусу)

б — биссус; бс — выводной сифон; мк — мантийный край

ноги. Железы открываются в особую полость, которая каналом сообщается с наружной средой. От наружного отверстия биссусного канала по нижней стороне ноги тянется бороздка, которая заканчивается ямкой. Биссусное вещество заполняет биссусную полость и в виде ствола выходит через канал наружу. В бороздке формируется биссусная нить, соединенная с биссусным стволом. Нить приклеивается к субстрату при помощи клейкого вещества, выделяемого железистой ямкой. Процесс выделения и прикрепления нити повторяется многократно, и в результате этого моллюск плотно фиксируется на субстрате (рис. 24).

Мантия простая. Правая и левая ее лопасти срастаются лишь в одном месте, в дорзально-задней части, образуя выше места сращения небольшой выводной сифон. Несколько ниже от места сращения каждая лопасть образует по одному небольшому выросту, которые ограничивают вводное или брахиальное отверстие. Края мантии, образующие брахиальное отверстие, фестончатые.

Жабры расположены в задней половине тела и представлены жаберной осью, от которой отходят два ряда жаберных нитей. Жаберные нити загнуты и образуют нисходящее и восходящее колена. Соседние нити соединены между собой при помощи ресничных дисков. Жабры и внутренняя поверхность мантии покрыты мерцательным (реснитчатым) эпителием, благодаря которому создается постоянный ток воды в мантийной полости.

Кровеносная система мидий состоит из сердца, разветвленной сети артериальных сосудов и системы венозных каналов,

лакун и синусов. Кровь бесцветная. Кровеносная система незамкнутая. Для мидий характерны наличие только одной передней аорты, от которой кровь по артериям проходит ко всем внутренним органам, а также расположение обоих предсердий по бокам желудочка (в отличие от других *Dysodonta*).

Расположенное в передней части тела ротовое отверстие ведет в пищевод, который, постепенно расширяясь, переходит в мешковидный желудок. В желудок открываются протоки парной печени и вдается кристаллический стебелек. Кристаллический стебелек тонок, прозрачен и имеет студенистую консистенцию. Постепенно растворяясь, он выделяет пищеварительный фермент, способствующий перевариванию пищи. Переваривание и всасывание пищи происходит в печени. Средняя кишка образует несколько петель и переходит в заднюю кишку. Последняя проходит сквозь желудочек сердца и открывается в задней части мантийной полости. К пищеварительной системе относятся и ротовые лопасти, которые по одной паре располагаются по обеим сторонам рта. Пищевые частички отбираются на лопастях и жабрах и ресничным током проводятся ко рту (рис. 25).

Органы выделения представлены парными почками, которые лежат по бокам тела у основания жабер. Почка представляет собой трубку с двумя отверстиями. Одним из отверстий она сообщается с околосердечной сумкой (перикардием), а другим — с мантийной полостью. Нервная система состоит из трех пар ганглиев: головных, ножных и внутренностных. Органы чувств представлены чувствительными клетками, расположенными на открытых частях тела, особенно по краю сифонов и на ноге, мало дифференцированными осфрадиями и статоцистами.

Половая система представлена очень крупными парными гонадами с самостоятельными наружными половыми отверстиями. Большинство видов мидий раздельнополы, но у некоторых видов наблюдается временный гермафродитизм (Сугиура, 1959; Скарлато, 1960). Оплодотворение происходит во внешней среде или в мантийной полости.

Размножение мидий хорошо описано Виноградовой (1950) на примере черноморской *M. galloprovincialis trepida*. Массовое размножение этой мидии происходит с марта по июль. В начале августа происходит массовое оседание молодых мидий с раковинами 0,7—0,8 мм длины. Раковина молодых мидий в это время уже пигментирована и имеет коричневую окраску. Виноградова следующим образом описывает процесс размножения, который она наблюдала у этой мидии. «Три особи одновременно начали выпускать розовые яйца в большом количестве. Через несколько минут яйца осели на дно аквариума. В то же время другая мидия выпускала сперму. Выделение спер-

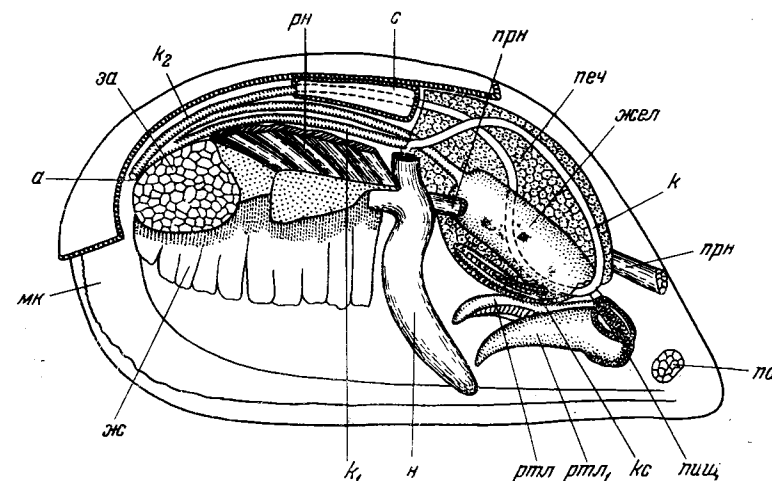


Рис. 25. Внутреннее строение мидии (по Скарлато)

а — анус; жс — жабра; жел — желудок; за — задний аддуктор; н — к<sub>1</sub> — передняя и задняя петли кишки; к<sub>2</sub> — задняя кишка; кс — кристаллический стебелек; мк — мантийный край; н — нога; па — передний аддуктор; печ — печень; пиц — пищевод; прн — передний ретрактор ноги; рн — ретракторы околосердечная сумка

мы продолжалось в течение 40 мин. почти непрерывно. Через 4 часа те особи, которые выпускали яйца, стали выпускать сперму. Через 12 час. после оплодотворения зародыши довольно быстро двигались в толще воды, а через 10 суток личинка мидий имела уже вполне заметную раковину, состоящую из двух створок, которые, однако, будучи значительно меньшей величины, чем тело, еще не закрывались». Одна самка мидии может размножаться в течение года 2, редко 3 раза (Буксен, 1956). Количество личинок в планктоне чрезвычайно велико. Как отмечает М. Уайт (1936), в Западной Балтике собранный в сеть материал указывал на численность в 170 000 личинок на 1 м<sup>2</sup>. По данным Чипперфильда (1953), у *M. edulis* в британских водах созревание гонад происходит в течение нескольких недель и обычно начинается при температуре около 7°. Икрометание начинается поздней весной (от середины апреля до конца мая) и заканчивается в течение 2—4 недель при температуре от 9,5 до 11—12,5°. По Буксену (1956), *M. galloprovincialis* в водах у Конкерно не нерестует при температуре ниже 10°, а чаще всего икрометание начинается при 13°. Таким образом, созревание половых продуктов и икрометание находится в тесной

связи с температурой среды. По Чипперфильду (1953), после икрометания мидии проходят кратковременную «бесполовую» стадию, при которой все половые признаки утрачиваются. Гонады вновь развиваются через 2—3 месяца после икрометания. Стадия свободноплавающей личинки продолжается приблизительно 4 недели. Оседание происходит после образования диссоконха длиной от 0,4 до 1 мм. Наиболее обильное оседание личинок наблюдается до глубины 60 см; глубже этого уровня плотность оседающей молоди заметно меньше. При оседании личинок большое значение имеет характер субстрата (Нелсон, 1928). Половозрелости мидии достигают в течение 1—2 лет (Буксен, 1956), имея размеры 23—24 мм (Сугиура, 1959).

Гордеева (1957) приводит сведения о продолжительности жизни мидий. Этот исследователь определял возраст *M. grayanus* по годичным кольцам на раковине, по штрихам на продольном распиле раковины, по уступам на известковой прослойке связки и по другим признакам. Продолжительность жизни *M. grayanus* довольно велика и, по подсчетам, достигает до 100 лет. Наибольший прирост приходится на первые 9—10 лет, а затем темп роста замедляется.

Мидии ведут неподвижный образ жизни, прикрепляясь при помощи биссуса. Они могут прикрепляться к скалам, водорослям, раковинам и другим подводным предметам, образуя на них скопления в виде гирлянд, называемых «щетками»; они могут также сплетаться между собой биссусом, а на мягких грунтах, прикрепляясь друг к другу, образуют подобие сетки, свободно лежащей на грунте. Скопления мидий, мидиевые банки, достигают огромной величины. Они представляют сплошной слой живых раковин. Толщина этого слоя в некоторых банках достигает 19 см (Коробков, 1950). Хотя мидии ведут в основном сидячий образ жизни, некоторые формы способны передвигаться при помощи ноги и биссуса. Так, М. Уайт (1936) наблюдал особей *M. edulis*, которые поднимались по вертикальному стеклу: опираясь на ногу, животное выпускало биссусную нить, подтягивалось, выпускало новую нить, снова подтягивалось и так далее.

Представители рода являются высоко специализированными фильтраторами. Одна взрослая форма в течение 1 часа может фильтровать 1,4 л воды (Мур, 1958). По Виллемсену (1952), количество воды, фильтруемой мидиями (*M. edulis*), составляет для экземпляров в 70—80 мм длиной в среднем 1,8 л в 1 час при температуре 11,8—14,7°. Менее крупные экземпляры фильтруют с меньшей скоростью. Максимальное количество для наиболее крупного экземпляра — 4,6 л.

Интересные данные приводятся Рао (1954) относительно пульсационного ритма мидий. В зависимости от приливно-отливных

ритмов в течение дня меняется и поведение мидий. Периоды наиболее высокой активности моллюсков соответствуют времени наиболее высокого уровня прилива и чередуются с периодами меньшей активности во время отлива. Очищая воду от взвешенных в ней твердых частиц, мидии создают благоприятные условия для содержания морских организмов в аквариумах.

Работами Воскресенского (1945, 1946), Миронова (1948) и других установлено большое влияние мидий на плотность и прозрачность воды. Более того, по данным этих исследователей, мидии играют значительную роль, как и другие организмы-фильтраторы, в формировании донных осадков водоема, что следует учитывать при рассмотрении вопросов осадкообразования в бассейнах прошлых эпох.

Пищей для мидий, как и для других фильтраторов, служит планктон, органический детрит и личинки различных прибрежных организмов, находящихся во взвешенном состоянии в придонной воде. Один экземпляр улавливает за сутки до 100 000 личинок (Мур, 1958). М. Уайт (1936) отмечает, что из желудка мидий было извлечено 29 видов диатомовых и 9 видов простейших. Объем поглощаемого одной особью пищевого материала ежедневно составляет в среднем 40,8 мм<sup>3</sup>. Пищевые частички с водой проходят в мантийную полость, попадают на жабры и ротовые лопасти, где отбираются и направляются в рот.

Мидии чрезвычайно неприхотливы в отношении условий существования; это — один из наиболее эврибионтных родов моллюсков. Они поселяются на самых разнообразных грунтах: на скалах, заиленном песке или песке с ракушей, на песчаных грунтах. По Матвеевой (1948), поселения мидий в Восточном Мурмане имеются на отвесных скалах, где они, прикрепляясь к скалам и друг к другу, образуют густые «щетки» шириной в 1,5 м. Этот же автор изучал популяции на участках с мягкими грунтами. На песчаных пологих пляжах мидии поселяются в нижнем отделе литорали; обычно моллюски скопляются около какой-нибудь твердой основы и образуют отдельные банки. *M. edulis* и *M. galloprovincialis* обитают на вертикальных, открытых действительно приборя скалах, где они имеют небольшие размеры (Кичинг и др., 1959). Вдоль побережья Нью-Джерси *M. edulis* также живет на прибрежных скалах (Ричардс, 1908). По Скарлато (1960), *M. edulis* селится, главным образом, на твердом субстрате, а *M. grayanus* на самых разнообразных грунтах: каменистых, галечных, глинисто-илисто-песчаных, а также на ракуше. В Черном море *M. galloprovincialis trepida*, или скаловая мидия, живет на скалистых и каменистых грунтах (Зернов, 1913; Милашевич, 1916; Виноградова, 1950), а *M. galloprovincialis frequens*, или ракушечная мидия, обитает на ракушечнике, на скалах, но образует боль-

шие популяции и на илах, называемых, по их обилию, мидиевыми (Зернов, 1913; Милашевич, 1916; Виноградова, 1950). *M. californianus* на побережье Северной Америки встречается на скалистых и песчаных грунтах вдоль открытых берегов (Смит А., 1959).

Представители рода характеризуются довольно широким батиметрическим диапазоном, встречаясь от уреза воды до глубины в 100 м и более. Взрослые *M. edulis*, по Матвеевой (1948), занимают горизонт от 0,6 до 2 м. Североамериканские представители рода *M. edulis* и *M. californianus* живут от уреза воды до глубины 180 м (Смит А., 1959). *M. edulis* в дальневосточных морях СССР наиболее часто встречается в литоральной и в верхах сублиторальной зоны, от 0 глубин до 20 м, в Охотском море этот вид был добыт с глубины 1450 м (Скарлато, 1960). В Черном море *M. galloprovincialis* живет массами около уреза воды, но встречается также и на глубине 50 м и более (Зернов, 1913; Милашевич, 1916; Виноградова, 1950, и др.). Как отмечает М. Уайт (1936), наибольший рост раковин мидий наблюдается в средних горизонтах литорали, где грунт представлен песком с гравием и имеется большое количество растительного детрита. *M. grayanus* отмечается на глубинах от 1 до 60 м (Скарлато, 1960).

Мидии обычно легко переносят значительные колебания солености. По Иванову (1955), *M. edulis* переносит заметные колебания солености, но в воде с содержанием солей менее 5‰ довольно быстро погибает. Нижний предел солености для мидий в 5‰ указывается Ротхауве (1958) и Уилбером и Янгом (1964). При несколько более высокой солености мидии могут существовать, например *M. galloprovincialis* в Азовском море и *M. edulis* в Ботническом заливе Балтийского моря, но там они остаются карликами. Тот же автор отмечает, что в опресненных водах северо-западной части Черного моря и Керченского пролива мидии мельче, чем в районах с более высокой соленостью. По Иванову (1955), оптимум солености для рода лежит выше 20‰. Североамериканские *M. edulis* и *M. californianus*, по А. Смигу (1959), процветают в водах с несколько пониженной соленостью, но живут и при нормальной морской солености. Опыты для выяснения отношения *M. californianus* к солености проводились Фоксом (1952). Оказалось, что при любой солености (опыты проводились в воде с соленостью от 0 до 60‰) лучшая выживаемость животных наблюдается при хорошей аэрации. В этих условиях *M. californianus* может переносить колебания солености от 17 до 45‰. Соленость 12‰ и ниже, так же как и 55‰ и выше, оказывает на них губительное действие. В Восточном Мурмане *M. edulis*, по Гурьевой (1948) и Матвеевой (1948), обитают в участках с соленостью от 33,6 до 2,9‰. Важное место занимают мидии в фауне Черного моря с соленостью 17—18‰.

Мидии хорошо переносят мутные и загрязненные воды и предпочитают их чистой. Как указывает Мур (1958), *M. edulis* может жить в загрязненной воде с очень низким содержанием кислорода и выдерживает бескислородный режим в течение нескольких недель, но на протяжении этого периода оказывается пассивным и не питается. Фридрих (1961) изучал потребление кислорода отдельными особями по отношению к весу животного. Оказалось, что среднее потребление кислорода на 1 г веса моллюска колеблется от 105 см<sup>3</sup> в 1 час в марте месяце и до 43 см<sup>3</sup> в 1 час в июле. Потребление кислорода у мидий пропорционально поверхности животного и зависит от его веса, но не зависит от насыщенности морской воды этим газом (в тех случаях, когда насыщенность высокая, в пределах от 100 до 60%). При значительном снижении количества кислорода в воде потребление его несколько уменьшается (Ротхауве, 1958). Потребление кислорода меняется в зависимости от солевого режима вод. Как отмечают Лагершпец и Сирка (1959), при повышении солености от 5 до 15 и 30‰ интенсивность потребления кислорода понижается.

Мидии легко переносят широкие температурные колебания. По Иванову (1955), температурный диапазон для *M. edulis* от 2 до 30°, а *M. galloprovincialis* — от 1 до 28°. По Уилберу и Янгу (1964), *M. edulis* может переносить понижение температуры до -15°. В Восточном Мурмане рост раковин мидий происходит лишь с мая по сентябрь при температуре воды от 2 до 9°. С наступлением осенних и зимних месяцев прирост сначала сильно уменьшается и затем прекращается совсем (Матвеева, 1948). Для роста мидий А. Смит (1959) приводит температурный диапазон 7—40,8°. Этот же автор отмечает, что *M. californianus* нормально выделяет биссус, переваривает пищу и выбрасывает фекалии при температуре от 24—26 до 7—8°. При температуре 27—28° они погибают в течение 7—6 дней.

Интересные опыты проводились Беляевым (1957) для изучения выживаемости мидий из Баренцева, Белого и Балтийского морей при различных солености и температуре. Представители *M. edulis* из Баренцева моря в опытных условиях хорошо переносили повышение солености до 45—50‰ и опреснение до 15—17‰, а верхний температурный предел существования для них был 15—20°. Балтийские представители того же вида выдержали в опыте изменение солености от 3—4 до 30—35‰, а верхний температурный предел для них оказался выше 20°. Представители *M. edulis* из Баренцева и Балтийского морей настолько сильно отличаются по ряду физиологических показателей, что автор считает возможным выделять их как физиологические расы. Беломорские формы занимают промежуточное положение. По Перри и Свенгелю (1955), мидии хорошо представлены в холод-

ных морях, но многие формы приспособлены к жизни в теплых водах.

Как уже отмечалось, мидии часто населяют прибрежные участки, подверженные прибою, и открытые берега при постоянной деятельности волн. Как отмечают многие исследователи, раковина мидии отражает влияние различных внешних условий. Зернов (1913) пишет, что раковины *M. galloprovincialis* в сильно прибойных местах становятся необычайно толстыми и короткими. С другой стороны, *M. galloprovincialis frequens* — господствующая форма мидиевого ила, отличается замечательной легкостью, тонкостью и хрупкостью раковины. Сильная степень прибойности приводит к уменьшению роста и появлению мелких форм мидий (Гурьянова и др., 1924; Воробьев, 1938). Очень важную роль играют в жизни и распространении мидий течения. Как формы неподвижные, мидии распространяются лишь в личиночной стадии посредством течений. Динамикой вод обусловлено и количество пищевого материала в местообитаниях мидий, которые ведут неподвижный образ жизни и целиком зависят от пищевого материала, приносимого течениями.

Мидии представляют важнейший элемент биоценозов прибрежных скал и песков. В Черном море они являются основной формой биоценоза мидиевого ила и ракушечника (Зернов, 1913; Милашевич, 1916; Зенкевич, 1963). *M. grayanus* в заливе Посьет попадает в биоценозе устричника (Скарлато, 1960).

Мелкие мидии потребляются хищниками повсеместно, за исключением наиболее прибойных участков. Мидиями питаются крабы *Carcinus meanas* и *Portunus puber*; первый поедает лишь мелких особей. Большое количество крупных сублиторальных мидий поедается морской звездой *Marthasterias glacialis* (Кичинг, Слоун, 1959; Скарлато, 1960). *M. galloprovincialis* и *M. edulis* поражаются веслоногим паразитическим рачком *Mitilicola intestinalis* (Хэпсер, 1957). Врагами мидий являются также многие рыбы: треска, скаты, камбала. В мангитной полости *M. grayanus* в качестве симбионта был найден крабик рода *Pinnixa* (Скарлато, 1960).

Являясь моллюсками незакапывающимися, мидии часто служат субстратом, к которому прикрепляются небольшие сидячие морские организмы: простейшие, губки, кишечнополостные, черви, мшанки, ракообразные, более мелкие моллюски, а также водоросли. Из вредителей можно назвать еще многощетинковых червей и губок рода *Cliona*.

Представители рода встречаются, начиная с триаса. Многочисленные виды известны из юры и мела Европейской части СССР, палеогена и среднего миоцена Юга СССР, кайнозоя Сахалина и Камчатки.

## Род *Mytilaster* Monterosato, 1883

Тип рода — *Mytilus lineatus* Gmelin in Linné, 1790.

Представители рода имеют ограниченное распространение. *M. lineatus* широко распространен в северной части Атлантического океана, в Баренцевом, Белом, Средиземном, Адриатическом, Мраморном, Черном, Азовском и Каспийском морях. В Атлантическом океане до Бискайского залива и в Средиземном море встречается также *M. minimus*. *M. monterosatoi* отмечается в Средиземном, Черном и Азовском морях. В литературе хорошо освещены вопросы биологии и экологии *M. lineatus*. В связи с этим приводимые нами сведения по митилястерам относятся главным образом к этому виду.

Раковины небольшие, митилоидного очертания, с брюшным зиянием для биссуса, килеватые. Наружная поверхность гладкая или с грубыми следами нарастания или с диварикатной струйчатостью. Под макушкой располагается несколько отчетливых зубов и соответствующих им ямок. Спинной край зазубрен.

По анатомическим особенностям представители рода мало отличаются от других митилид.

По Воробьеву (1949), митилястер размножается 2 раза в год; за этот период самка откладывает несколько сот тысяч яиц. Дважды в год размножаются лишь двух- и трехлетки. В первый раз они откладывают яйца ранней весной, в марте и в начале апреля, а во второй — в мае и в июне. В это же время размножаются уже и годовики ранневесеннего приплода. Половозрелости митилястеры достигают меньше чем за год. Продолжительность жизни у митилястеров — 3—4 года (Воробьев, 1949; Зевина, 1958). Наиболее интенсивный рост наблюдается в первый год жизни моллюска. Половой цикл митилястеров сходен с мидиями. Оплодотворение внешнее. Из яйца развивается свободноплавающая личинка, которая, проплавав некоторое время, оседает на дно, прикрепляется биссусом и ведет образ жизни, сходный с образом жизни взрослых форм.

Как и остальные митилиды, представители рода *Mytilaster* относятся к эпибиосу и живут, прикрепившись биссусом к подводным предметам: камням, створкам раковин других моллюсков, а часто и к живым особям, образуя иногда густые «щетки». По Броцкой и Неценевич (1941), число митилястеров в таких «щетках» может достигать нескольких тысяч на 1 м<sup>2</sup>. Имеется указание Дрегольской (1961а) на то, что митилястер, хотя и ведет неподвижный образ жизни, способен все же медленно передвигаться.

Митилястеры — типичные фильтраторы — и питаются планктоном и детритом, взвешенным в воде.

Они являются обитателями плотных грунтов. Броцкая и Неценевич (1941), Воробьев (1949), Старк (1955b) указывают на приуроченность популяций митилястеров к твердым грунтам. По Шорыгину и Каревич (1948), из всех грунтов *M. lineatus* наиболее предпочитает камни, плитняк, ракушку и ракушку с илом и избегает чистый ил. Каревич (1953) отмечает, что в Каспийском море *M. lineatus* образует огромные биомассы на прибрежных скалах и подводных сооружениях. По Броцкой и Неценевич (1941), митилястер является стеноэдафичной формой и не встречается в местах, где крупная фракция (более 1 мм) составляет меньше 40—50%. Те же авторы, а также Воробьев (1949) и Старк (1955a) отмечают, что *M. lineatus* совершенно не выносит заноса иловыми частицами, которые загрязняют жабры и мантийную полость моллюска. В Азовском море оптимальными условиями для развития митилястера является плотный песчаный ил с битой ракушкой. Воробьев считает, что в распределении митилястера в Азовском море решающим фактором является грунт. По словам этого автора, «митилястер как прикрепляющийся организм может жить на твердом неподвижном субстрате или на грунте, где механическое перемещение частиц сведено к минимуму». К твердым участкам дна приурочены популяции и *M. minimus*, который, по данным Жан-Мари (1961), селится преимущественно в щелях скал. *M. lineatus* var. *zernovi* в Черном море указывается Зерновым (1913) и Милашевичем (1916) из зарослей филлофоры.

Представители рода являются обитателями небольших глубин литорали и верхов сублиторали. *M. lineatus* var. *zernovi* указывается Милашевичем на глубинах от 2 до 34 м. В Каспийском море распространение *M. lineatus* ограничено изобатой 50 м; глубже 50 м этот моллюск встречается крайне редко и в очень незначительном количестве (Броцкая, Неценевич, 1941). Наиболее часто митилястеры попадаются от 0 до 20 м. По данным Шорыгина и Каревич (1948), в Каспии митилястер встречается до 80 м, но глубже 50 м численность его очень незначительна. *M. lineatus* является одной из господствующих форм моллюсков Азовского моря, где встречается на всех глубинах (Воробьев, 1949). Наиболее многочисленны популяции митилястера на глубине 1—10 м на скалистых и каменистых грунтах. Зевина (1958) изучала обрастания митилястера на сваях и буях до глубины 12 м и обнаружила, что наиболее многочисленными поселения митилястеров были ниже зоны водорослей. По Жан-Мари (1961), *M. minimus* также является мелководной литоральной формой.

Митилястеры отличаются чрезвычайно высокой эвригалинностью и переносят как значительное опреснение, так и повышение солености. Об эвригалинности рода свидетельствует хотя бы тот факт, что *M. lineatus* распространен в Средиземном и Черном мо-

рях, но чрезвычайно широко представлен и в Азовском море, включая его наиболее опресненные заливы и лиманы (Одесский залив, Днестровский и Днепробугский лиманы), где он вытесняет из ценозов мидий. Благодаря значительной выносливости к низким соленостям в 20-х годах нашего столетия митилястер проник и чрезвычайно быстро распространился в Каспийском море, где занял господствующее положение в бентосе многих мелководных участков этого водоема.

При изучении экологии *M. lineatus* Шорыгин и Каревич (1948) установили, что этот вид в Каспийском море может жить при соленостях от 7 до 30‰, а оптимальными являются солености 12—20‰. В опытных условиях, по Каревич (1953), показатели несколько иные: при резком изменении солености в опытных сосудах благоприятной является соленость 10—22‰, а оптимальной 13—19‰. Алигаджиев (1965) указывает для митилястеров соленость не менее 10‰. При пересадке особей из Каспийской воды с соленостью 12‰ в воду 7 и 28‰ моллюски плотно закрывали раковину и погибали от прекращения доступа кислорода. По Зевиной (1958), распространение митилястера в Северном Каспии лимитируется соленостью и ограничивается изогалиной 10‰. Дрегольская (1961b) считает для *M. lineatus* оптимальной соленостью 15—20‰. По данным этого исследователя, митилястер в районе Карадага переносит значительные колебания солености, но сильного опреснения (до 5‰) и осолонения (до 30‰) в этой зоне не бывает. *M. minimus* может переносить еще более значительные колебания солености, от 20 до 60‰. Подводя итог солевой характеристике митилястеров, можно сказать, что род в целом, отличаясь большой эвригалинностью, может переносить как значительное понижение, так и повышение солености в пределах от 7 до 60‰.

Представители рода отличаются и значительной эвриоксибиентностью. При неблагоприятных условиях газового режима митилястер закрывает створки и в течение довольно длительного времени может оставаться в таком состоянии. *M. lineatus* в опытах Каревич (1940) выживал до 18—22 дней при наличии сероводорода от 0,5 до 62 мг/л при температуре 20—30°. По Каревич, одной из причин быстрого распространения митилястера в Каспийском море является стойкость моллюска по отношению к неблагоприятному газовому режиму. В бескислородной среде и при наличии сероводорода от 0,1 до 1 мг/л *M. lineatus* не раскрывал створок в продолжении всего опыта. Массовая гибель моллюсков наступала лишь через 18—19 суток. Если же через 10—12 дней в опытные сосуды проникал воздух, то митилястер открывал раковину, запасался кислородом и после этого мог жить в бескислородной среде еще 12—14 дней. На стойкость митилястеров



по отношению к дефициту кислорода указывает и Жан-Мари (1961). Дрегольская (1961а) изучала зависимость потребления кислорода у *M. lineatus* от различных факторов. Опыты показали, что интенсивность потребления кислорода зависит от веса моллюска, температуры и солености среды. Согласно Дрегольской, на 0,20 г сырого веса моллюска потребляется 0,005 мл/ч. г. кислорода. При повышении температуры среды темп потребления кислорода возрастает. Наиболее интенсивное потребление кислорода наблюдается при оптимальной солености. Темп потребления кислорода зависит и от содержания этого газа в воде. При концентрации кислорода от 1,3 до 4,5 мл/л потребление кислорода приблизительно одинаково. Ниже критической концентрации — 1,3 мл/л — обмен веществ моллюска резко падает.

Судя по имеющимся данным, митилястеры лучше всего переносят умеренные температуры и далеко на север не заходят. Так, *M. minimus* на атлантическом побережье Европы не встречается севернее Бискайского залива; род в целом наиболее широко представлен в Лузитанской провинции. По Зевиной (1958), темп роста митилястеров в большой степени зависит от температуры. Об этом можно судить хотя бы по тому, что темп роста *M. lineatus* в Северном Каспии с более низкими годовыми температурами меньше, чем в Южном.

В отличие от мидий митилястеры плохо переносят загрязненные и мутные воды и избегают их. Этим объясняется ограниченное распространение митилястеров на чисто илистых грунтах. Зевина (1958) отмечает, что *M. lineatus* не обрастал суда, плавающие внутри Бакинской бухты, и объясняет это загрязненностью бухты.

Чрезвычайно важен для митилястеров, так же как и для всех неподвижных и малоподвижных водных организмов, фактор динамики вод. Только благодаря течениям происходит естественное распространение митилястеров (в период свободноплавающей личинки). О значении течений в распространении митилястеров особенно убедительно свидетельствует характер распространения этих моллюсков в Каспийском море. Броцкая и Неценевич отмечают, что пути расселения *M. lineatus* в Каспийском море совпадают с направлениями основных течений: появившись впервые в Бакинской бухте, митилястер сначала распространился на юг вдоль западного берега, а затем стал двигаться на север вдоль восточного берега и в Северный Каспий проник позже всего.

*M. lineatus* в больших количествах попадает только в местах, защищенных от быстрого движения воды (Зевина, 1958). Поэтому в сильно прибойных местах митилястеры чрезвычайно редки.

*M. lineatus* является типичным представителем биоценоза скал, но вместе с *Mytilus galloprovincialis* встречается в биоценозе ракушечника и устричника Черного моря (Зернов, 1913;

1958)

Воробьев, 1949; Дрегольская, 1961а). По Броцкой и Неценевич, в Каспийском море популяции митилястера приурочены к зоне водорослей. Здесь *M. lineatus* частично прикрепляется к раковинам других моллюсков, например *Cardium*, которые погибают, задушенные биссусом митилястера. В Азовском море биоценоотические взаимоотношения *M. lineatus* детально были изучены Воробьевым. Биоценоз *Mytilaster* с руководящим видом *M. lineatus* — один из наиболее распространенных биоценозов Азовского моря. Наиболее благоприятными условиями для его образования являются скалы и места с твердым грунтом на глубине не более 6 м. В состав биоценоза входят: *Cardium edule*, *C. exiguum*, *Mytilus*, *Abra*, *Cerithium*, *Hydrobia*, *Neritina*, *Balanus*, *Pectinaria*, *Nephtys* и др. (Воробьев, 1949). *M. lineatus* входит также в состав биоценоза *Cardium*, где он занимает более подчиненное положение и встречается совместно с *Cardium*, *Abra*, *Hydrobia*, *Monodacna*, *Lentidium*.

К числу врагов митилястера относятся рыбы и прибрежные птицы (Броцкая, Неценевич, 1941; Воробьев, 1949; Старк, 1955а). В Азовском море митилястер поедается бычком, таранью, осетровыми, лещом, камбалой, которые уничтожают моллюсков почти всех возрастных групп.

Представители рассматриваемого рода известны, начиная с миоцена. В пределах СССР встречаются в среднем миоцене и плиоцене южных районов, а также в четвертичных террасах Черного моря.

### Род *Modiolus* Lamarck, 1799

Тип рода — *Mytilus modiolus* Linné, 1758.

Представители рода *Modiolus* широко распространены в современных морях. *M. modiolus* встречается в Атлантическом и Тихом океанах; *M. phaseolinus* — в Атлантическом океане, Черном море; Скарлато (1960) впервые отметил этот вид из Японского моря; *M. adriaticus* — в Атлантическом океане, Средиземном, Адриатическом, Мраморном, Черном морях; *M. phenax* — в дальневосточных морях СССР; *M. tulipa* — на тихоокеанском побережье Америки, а также на атлантическом побережье от Северной Каролины до Вест-Индии; *M. kapaх* указывается с побережья Калифорнии, Перу; *M. eyzeni* — из Калифорнии, Панамы; *M. guyanensis* — с побережья Южной Америки; *M. purpuratus* — с побережья Чили, Северного Эквадора, Перу.

Раковины от небольшой до средней величины, удлиненные, с сильно смещенной вперед, но не терминальной макушкой, яйцевидной или клиновидной формы. Передний конец створок отчетливо выдается перед макушками, обычно плавно закруглен.

Спинной край выуклый, плавный или угловатый; брюшной край вогнутый или почти прямолинейный. От макушки к месту соединения брюшного и заднего краев протягивается отчетливый килеобразный перегиб, часто принимающий характер настоящего кила. Наружная поверхность гладкая. Зубов нет. Передняя и задняя ветви кардинального края с внутренней стороны бывают мелкозубренными. Связка в глубокой узкой борозде позади макушек. Мантийная линия отчетливая, без синуса. Имеется тонкий перламутровый слой. Отпечаток переднего аддуктора продолговатый, лежит у переднего окончания створок. Отпечаток заднего аддуктора более крупный, смещенный к нижнему окончанию спинного края.

По своему внутреннему строению модиолусы мало отличаются от остальных митилид. Нога длинная, узкая, цилиндрическая, с хорошо развитым биссусным аппаратом. Мантия открытая. Лопasti мантии срastаются лишь в одном месте сзади, образуя более или менее отчетливую короткую трубку — анальный сифон. Бранхиальный или вводной сифон, образованный выростами мантии, с брюшной стороны не замкнут. Жабры представлены филибранхным типом и являются высокоспециализированными фильтрующими органами.

Шлипер и др. (1958) проводили сравнительное изучение физиологии модиолусов и мидий. Оказалось, что изолированные кусочки жабер при пониженной солености и повышенной температуре (25—35°) менее устойчивы у модиолусов, чем у мидий. Двигательная активность ресничек жаберного эпителия у мидий и модиолусов (одинакового размера) сходна при температуре от 10 до 20°; при 5° движение ресничек более активно у модиолусов; при температуре выше 20° двигательная активность ресничек сохраняется дольше у мидий, чем у модиолусов. Потребление кислорода кусочками жабер при 10° выше у модиолусов, чем у мидий.

Виноградова (1950) приводит некоторые данные относительно размножения *M. adriaticus* в Черном море. Личинки этого вида на первых стадиях развития совершенно не отличаются от личинок мидий. Особи со зрелыми яйцами и спермой встречаются в мае и июне. Зрелые яйца окрашены в темно-розовый цвет и имеют в диаметре 0,04 мм. По форме и окраске они сходны с яйцами мидий. Личинки *M. adriaticus*, имеющие раковину длиной 0,2—0,45 мм, были встречены в планктоне с июня по сентябрь включительно. По Микулочу и Родину (1963), половозрелость моллюсков наступает на 6—7-м году жизни. У самок в возрасте 11—16 лет в гонадах было обнаружено от 886 830 до 2 121 875 яиц.

Модиолусы, так же как и мидии, ведут сидячий образ жизни. При помощи биссуса моллюск прикрепляется к камням, ракови-

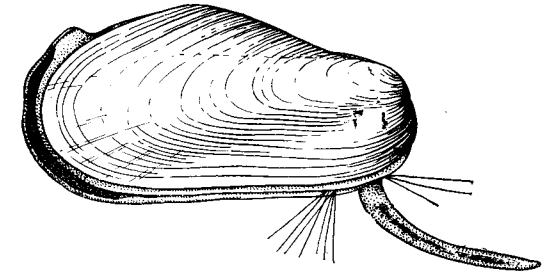


Рис. 26. *Modiolus tulipa*  
(по Форбсу и Хенли)

нам, уплотненному илу или песчинкам, опутывая их многочисленными биссусными нитями (рис. 26). Имеется несколько гнездообразующих видов, как, например, *M. barbatus*, *M. americanus* и др.

Некоторые виды модиолусов живут одиночно, другие — большими поселениями, образуя банки наподобие мидий. Как пример второй группы, можно привести *M. phaseolinus* и *M. modiolus*. Первый вид в Черном море образует очень плотные поселения в зоне, называемой фазеолиновой (плотность вида достигает, по Иванову (1962), 658 экз/м<sup>2</sup>, а в отдельных местах 5480 экз/м<sup>2</sup>), второй вид в проливе Каттегат, по Петерсену (1914), образует скопления иногда до 280 экземпляров на 1 м<sup>2</sup>. По Разину (1934), *M. modiolus* в заливе Петра Великого встречается по несколько особей, сросшихся биссусами.

Представители рода являются фильтраторами и питаются содержащимся в воде органическим детритом.

Модиолусы поселяются на самых разнообразных грунтах, от скалистых до илистых. *M. modiolus* в заливе Петра Великого встречается на глинисто-илистых песчаных грунтах с галькой и ракушей (Разин, 1934). *M. guyanensis* встречается на илистом дне мангровых зарослей, *M. purpuratus* — на скалах (Долл, 1909).

По Милашевичу, *M. adriaticus* в Черном море сопровождает обычно устричный ракушник. *M. phaseolinus* — характернейшая форма фазеолинового ила, названного так по чрезвычайному обилию в нем этого вида. Он встречается также на галечных (дальневосточные моря СССР) и скалистых грунтах (Джеффрис, 1863; Скарлато, 1960). *M. spatulus* встречается вдоль западного побережья Америки на каменистых и галечниковых грунтах, но попадаете и в илах; *M. eyzeni* характерен для илистых, песчаных и ракушниковых грунтов (Кин, 1958). В дальневосточных водах СССР, по данным Скарлато (1960), *M. modiolus* обитает на каменистом дне. *M. phenax* также обитает на каме-

нистом дне. В Кандалакшском заливе Белого моря *M. modiolus* также обитает на каменистом грунте (Броцкая и др., 1963).

Для рода характерен значительный батиметрический диапазон, от приливно-отливной зоны до абиссальных глубин. *M. phaseolinus* в Черном море встречается на глубинах от 45 до 200 м, но наиболее многочислен от 55 до 100 м (Зернов, 1913; Милашевич, 1916; Зенкевич, 1955; Иванов, 1962). Вальтер (1893) приводит для этого вида границу распространения от 1 до 273 м, а Карус (1893) — до 3000 м. В Японском море *M. phaseolinus* встречен на глубине от 60 до 100 м (Скарлато, 1960). *M. adriaticus* в Черном море населяет глубины от 2 до 80 м (Милашевич, 1916), а по Виноградовой (1950), у Карадага этот вид встречается от 15 до 30 м в зоне ракушечника. Комплекс *M. modiolus* отмечается Зенкевичем (1951) от 23 до 72 м, Разиным (1934) от 2 до 22 м, а Скарлато (1960) этот вид был встречен на глубинах до 80 м. *M. phenax*, по данным того же автора, — характерная форма нижнего горизонта каменистой литорали. *M. americanus* обычен в литорали заливов на глубинах 6—14 м (Перри, Свенгель, 1955). *M. spatulus* характерен для литоральной зоны, но встречается до глубины в 50 м (Кин, 1958). *M. eyzeni*, по данным того же автора, — глубоководный вид, встречающийся в диапазоне от 4 до 400 м.

Большинство видов модиолусов населяет воды с нормальной соленостью, но некоторые формы переносят значительное ее понижение. Примером могут служить *M. phaseolinus* и *M. adriaticus*, которые в Черном море переносят концентрацию солей 18—20‰.

Прямых данных о газовом режиме модиолусов у нас нет. Но некоторые косвенные данные свидетельствуют о эвриоксибионности этих моллюсков. Об этом говорит хотя бы тот факт, что колонии *M. phaseolinus* процветают в глубоководных илистых осадках Черного моря (фазеолиновый ил), где другие формы моллюсков очень редки.

В целом рассматриваемый род характеризуется значительной эвритермностью, хотя большинство видов, по-видимому, лучше приспособлено к относительно низким температурам. Из холодолюбивых форм можно назвать *M. phaseolinus*, который распространен главным образом в северных водах, в бореальной части Атлантического океана и Северного моря, где он значительно крупнее, чем на юге (Милашевич, 1916). В Средиземном море этот вид встречается редко и держится на больших глубинах. Как отмечает Зенкевич (1955), эта северная форма в Средиземном море является как бы реликтом более холодного ледникового времени, а в более холодном Черном море находит особенно благоприятные условия на довольно большой глубине, где температу-

ра обычно уже не поднимается выше 9°. *M. modiolus* в дальневосточных морях СССР обитает у берегов при летней температуре до 5, 6°. Уилбер и Янг (1964) отмечают, что этот вид переносит понижение температуры до —15°. В области Курильских островов этот вид встречается при температуре от 0,8 до 6,1°. Из тропических вод Западной Америки Кин (1958) указывает *M. americanus*, *M. spatulus*, *M. eyzeni*.

Петерсен (1914, 1918) сообщает, что для процветания популяций модиолусов особенно благоприятным условием является наличие сильных придонных течений на небольшой глубине, на границе между песчаным и илистым дном. Наличие течений способствует хорошей аэрации, притоку обильного пищевого материала, планктона и детрита, а также распространению личинок моллюска.

Для биоценотической характеристики рода приведем данные Зернова (1913) и Иванова (1962) по Черному морю. Здесь модиолусы характерны для биоценозов ракушечника и мидиевого ила. Но особенно широко они представлены в так называемом фазеолиновом иле на глубинах от 55 до 200 м. Наряду с *M. phaseolinus* в этом биоценозе встречаются *Abra alba*, *Cardium simile*, *Trophonopsis breviatus*, *Eulima incurva*; изредка попадаются венусы, мактры, гидробии.

В геологической истории модиолусы известны, начиная с девона. В пределах СССР известны из девона Алтая, карбона Урала и Казахстана, перми Урала, юры Кавказа, Якутии, Забайкалья, мела Поволжья, кайнозой Юга СССР («Основы палеонтологии», 1960; Коробков, 1954).

### Род *Musculus* Bolten in Röding, 1798

Тип рода — *Mytilus discors* Linné, 1767.

Представители рода широко распространены в современных морях. *M. corrugatus* встречается в северных областях Тихого и Атлантического океанов; *M. discors* — арктический бореальный вид, широко распространенный в северных морях СССР, а также в Беринговом, Охотском, Японском морях, у западных берегов Северной Америки, в северной части Атлантического океана; *M. laevigatus* указывается из северной части Атлантического океана, северных морей СССР, Берингова, Охотского и Японского морей, западного побережья Северной Америки; *M. discrepans* — арктическо-бореальный вид; *M. nigra* встречается в Северном Ледовитом и Атлантическом океанах, северных морях СССР, Беринговом, Охотском, Японском морях, в море Бофорта и южных проливах Канадско-Арктического архипелага, вдоль восточных берегов Северной Америки до штатов Новой Англии, у восточ-

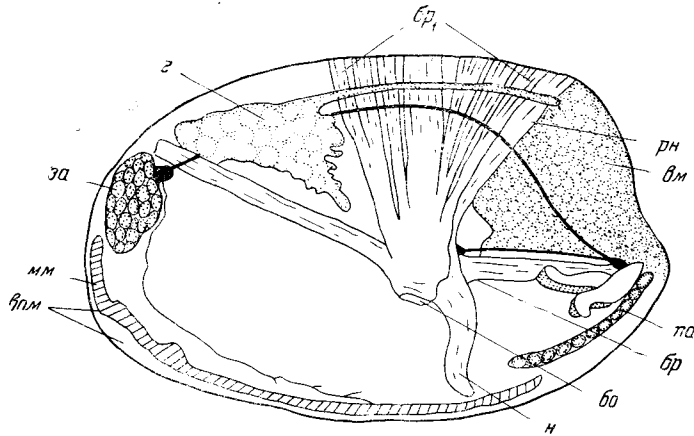


Рис. 27. Внутреннее строение *Musculus lebourae* (по Лебур)

бо — биссусное отверстие; br — br<sub>1</sub> — передний и задний ретракторы биссуса; vm — висцеральная масса; vpm — выводящее отверстие мантии; g — гонада; za — задний аддуктор; mm — мантийный мускул; n — нога; na — передний аддуктор; rn — ретрактор ноги

ных берегов Гренландии, у берегов Исландии, кроме ее южной стороны, у побережья Европы у Северной Англии и Дании, заходит также в Балтийское море; *M. filatovae* и *M. incurvatus* отмечаются из Охотского моря; *M. olivaceus* и *M. minutus* — из Берингова и Охотского морей; *M. impressus* с побережья Северных Курильских островов, Берингова моря; *M. seminudus* — с побережья Курильских и Командорских островов, Берингова моря, берегов Аляски; *M. senhousia* — из Японского, Охотского, Желтого морей, Южных Курильских островов; *M. marmoratus* встречается в Мраморном и Средиземном морях, *M. lebourae* — в Индийском океане.

Раковины от небольшой до средней величины, яйцевидные или овальные, с сильно смещенной вперед, но не терминальной макушкой. Передний конец створок обычно плавно закруглен и выдается перед макушками. От макушек к месту соединения брюшного и заднего краев протягивается отчетливый килеобразный перегиб. Радиальные ребра или струйки имеются на всей поверхности, кроме части брюшного края. Замок без зубов. Края створок изнутри зазубрены. Связка в глубокой узкой борозде позади макушек. Передний аддуктор продолговатый, лежащий у переднего окончания створок. Задний аддуктор более крупный,

смещен к нижнему окончанию спинного края. Мантийная линия отчетливая.]

По строению тела мускулусы близки к мидиям (рис. 27). Нога маленькая, пальцеобразная, заостренная и, как у остальных митилид, не выполняет функции движения. Ретрактор ноги маленький, парный. Хорошо развит биссусный аппарат. Последний представлен биссусной железой, которая открывается в мантийную полость. С передней стороны апертура соединяется с бороздкой, которая проходит вниз вдоль задней поверхности ноги. Работа биссусного аппарата регулируется двумя парами ретракторов. Мантия мускулусов закрытая. Лопастей мантии сращены не только сзади, но и в двух местах спереди. Имеется короткий выводной сифон. Вводной сифон не вполне замкнут с брюшной стороны. Задний аддуктор имеет овальную форму и несколько приближен к спинному краю; передний аддуктор удлиненный, приближен к нижнему краю. Жабры мускулусов, как у всех митилид, представлены нитежаберным типом. Связь между жаберными нитями реснитчатая (Уайт М., 1951). Ротовое отверстие расположено в передней части тела. По бокам от него имеются две пары треугольных ротовых лопастей. Ротовое отверстие ведет в пищевод, который, расширяясь, переходит в мешковидный желудок. В желудок открываются протоки парной печени и длинный слепой мешочек с кристаллическим стебельком (Уайт М., 1951; Скарлато, 1960). Средняя кишка делает несколько петлеобразных изгибов и переходит в заднюю кишку. Последняя проходит сквозь желудочек сердца и открывается в задней части мантийной полости.

Большинство мускулусов являются раздельнополыми животными и по характеру размножения не отличаются от остальных митилид. Яйца и сперма выбрасываются прямо в воду, где происходит оплодотворение и развитие. Развитие проходит с метаморфозом и обыкновенно со стадией свободноплавающей личинки. Однако некоторые виды представляют исключение. Например, у *M. nigra*, по данным Скарлато (1960), свободноплавающая личинка отсутствует. Самка откладывает яйца в виде длинной колбасовидной студенистой массы. Кладка прикрывается биссусом. Из яиц в воду выходят уже вполне сформировавшиеся маленькие моллюски. Яйца *M. nigra* довольно крупные и снабжены значительно большим запасом желтка, чем у видов, развивающихся с метаморфозом. Северный вид *M. laevigatus* также развивается без стадии пелагической личинки («Основы палеонтологии», 1960). Этот вид является гермафродитом (Мур, 1958).

Мускулусы относятся к неподвижному бентосу и обычно живут, прикрепившись биссусом к камням, грунту, водорослям, или же свободно лежат на дне. Некоторые виды являются коммен-

салистами и поселяются в складках оболочки асцидий. М. Уайт (1951) сообщает, что на одной особи асцидии *Herdmania pallida* он нашел около 40 экземпляров маленького мускулуса *M. lebourae*. Чаще всего моллюска находили близ бронхиального сифона асцидий. *M. senhousia*, по Скарлато (1960), встречается в зарослях морской травы зостеры и водорослей, где строит из бисуса и ила гнезда, внутри которых и находят этих моллюсков.

Мускулусы относятся к группе фильтраторов. Пищей моллюска служат мелкие планктонные организмы и детрит, которые находятся во взвешенном состоянии в воде и вместе с ней пассивно попадают в мантийную полость.

Представители рода населяют самые разнообразные грунты. Нередко на различных грунтах живут представители одних и тех же видов. Например, Остроумов (1896) указывает в Мраморном море *M. marmoratus* из илов, песчаных илов с ракушей, с литотамниевых грунтов. В Баренцевом море *M. discors* встречается в густых зарослях ламинарий, в фукусах и бурых нитчатых водорослях на камнях, на грунте из щебня и ила (Зенкевич, 1963), на илисто-песчаных грунтах (Филатова, Зацепин, 1948), а в Кандалакшском заливе Белого моря на жестком каменистом грунте (Броцкая и др., 1963). По данным Зенкевича (1963), *M. nigra* в Белом море является характерной формой псевдоабиссали с коричневыми грунтами, представленными мягкой илистой глиной. Этот же вид отмечается Скарлато (1960) с илистых, илисто-песчаных грунтов с примесью гальки и гравия, а также с песчаного дна. *M. corrugatus* обитает на илисто-песчаных грунтах с камнями (Филатова, Зацепин, 1948). По данным этого автора, на илисто-песчаных грунтах обитает также *M. discrepans*. Скарлато (1960) указывает следующие грунты для ряда видов мускулусов из дальневосточных морей СССР: *M. laevigatus* — различные грунты, преимущественно твердые, галечные и каменистые; *M. filatovae* — каменистые грунты, иногда прикрепляются к водорослям из группы ламинариевых; *M. olivaceus* — илисто-песчаные; *M. impressus* — каменистые; *M. incurvatus* — твердый субстрат; *M. seminudus* — песчаные, галечные, каменистые; *M. senhousia* — илистый, илисто-галечный грунт, заросли зостеры и водорослей.

Мускулусы являются преимущественно обитателями небольших и умеренных глубин, однако некоторые виды встречаются и на значительных глубинах. Например, Алли и Шмидт (1951) отмечают *M. discors* от 0 до 3250 м, а Горбунов (1946) встретил *M. nigra* на глубине 2000 м. *M. marmoratus* встречается от нескольких до 200 м (Остроумов, 1896). Обитателями литорали являются *M. filatovae*, *M. senhousia*, *M. laevigatus*, которые не спускаются глубже 5—6 м (Дерюгин, 1915; Скарлато, 1960). *M. nigra*

встречается на глубинах 20—180 м (Скарлато, 1960), а Зенкевич (1963) отмечает этот вид в псевдоабиссали Белого моря на глубине более 150 м. *M. corrugatus* характерен для средних и нижних горизонтов сублиторали северных морей (Филатова, Зацепин, 1948). Скарлато (1960) приводит глубины распространения для следующих видов: *M. olivaceus* — 20—420 м; *M. minutus* — 15—380 м; *M. impressus* — 100—130 м; *M. incurvatus* — 62 м; *M. seminudus* — 30—210 м.

Подавляющее большинство мускулусов встречается в морях с нормальной океанической соленостью, и род в целом может быть охарактеризован как стеногалинный. Но некоторое понижение солености мускулусы, по-видимому, могут переносить. Об этом свидетельствует тот факт, что, например, *M. nigra* встречается в западной части Балтийского моря с соленостью не более 27‰ (Зенкевич, 1963). Этот же автор отмечает также, что *M. nigra* в Белом море живет в условиях слабых колебаний солености (около 30‰).

Прямых данных о газовом режиме мускулусов у нас нет. Однако *M. nigra*, как уже отмечалось, встречается на коричневых илистых грунтах псевдоабиссали, где придонные воды бедны кислородом (Зенкевич, 1963). Надо полагать, что формы мускулусов, населяющие значительные глубины, могут переносить некоторый дефицит кислорода.

Представители рода являются эвритермными формами и живут как в северных, так и в южных морях. Судя по разнообразию и многочисленности северных видов, мускулусы в целом являются, по-видимому, холодолюбивыми моллюсками. Об этом говорит и тот факт, что одни и те же виды в южных областях встречаются на значительно больших глубинах, чем в арктических. Как пример такого вида, Мур (1958) указывает *M. discors*. *M. corrugatus* — арктический вид (Филатова, Зацепин, 1948). *M. nigra* встречается при невысокой положительной и при отрицательной температуре. У берегов Южного Сахалина этот вид добыт в мелкой воде с температурой 13,3° (Скарлато, 1960). *M. laevigatus* также эвритермный вид, который в одних районах своего распространения, например в Охотском море, встречается при отрицательных температурах, а в других, например на Южно-Курильском мелководье, отмечается при высокой положительной температуре до 16°. *M. olivaceus* встречается при температурах от 0,64 до 2,3°, *M. minutus* — от 0,7 до 6,2°, *M. seminudus* — от 0,7 до 8,4° (Скарлато, 1960). В Белом море *M. nigra*, по данным Зенкевича (1963), переносит слабые колебания температуры (около -1,4°). Для теплых южных вод характерными формами являются *M. lebourae* (Уайт М., 1951) и *M. marmoratus* (Остроумов, 1896; Мур, 1958).

Для мускулюсов, так же как и для всех моллюсков, ведущих малоподвижный или прикрепленный образ жизни, большое значение для расселения и распределения имеют течения. От динамики вод зависит и питание мускулюсов, так как они пассивно питаются лишь тем материалом, который попадает в мантийную полость вместе с придонной водой. Количество же взвешенных в воде органических частичек во многом зависит от циркулирующей вод.

Для биоценотической характеристики мускулюсов можно привести данные Дерюгина (1928) и Зенкевича (1963). Оба автора указывают *M. nigra* как характерную форму биоценоза псевдоабиссали Белого моря. Вид встречается в комплексе с такими формами, как *Yoldia* (= *Portlandia*) *arctica*, *Leda pernula*, *Chaetoderma nitidulum*, *Thyasira flexuosa*, *Buccinum tenuis*, *Cylichna densistriata*. Из Черной губы Баренцева моря Зенкевич (1963) указывает *M. discors* как довольно распространенную форму биоценозов сублиторали. *M. discors* встречается в комплексе с *Astarte borealis*, *Mya arenaria*, *Crenella decussata*, *Margarita helicina*, *M. groenlandica*.

Представители рода встречаются в миоценовых отложениях Юга СССР. Известны также из неогена Сахалина и Камчатки. Вне пределов СССР — мел — голоцен Европы, Северной Америки и Африки.

## НАДСЕМЕЙСТВО DREISSENACEA

### СЕМЕЙСТВО DREISSENIDAE GRAY, 1840

#### Род *Dreissena* v. Beneden, 1835

Тип рода — *Mytilus polymorphus* Pallas, 1771.

Географическое распространение дрейссен ограничивается в основном реками, озерами, различными искусственными водоемами (водохранилищами, каналами и т. д.) Европы; кроме того, они обитают также и в солоноватоводных морях (Аральском, Каспийском, Азовском, Черном — лиманы, Балтийском). Отдельные их представители попадают в некоторых районах Ближнего Востока и в бассейне Северного Ледовитого океана.

Мидиеобразная треугольная раковина небольших или умеренных размеров, равно- или неравносторонняя, килеватая или лишенная кля, с выпуклой верхней и почти плоской нижней сторонами. При переходе верхнего и нижнего краев в задний край либо образуется угол, либо этот переход постепенный. Наружная поверхность гладкая и покрыта лишь линиями нарастания и часто полосчата. На нижней стороне обычно имеется биссусная выемка. Передний край у подавляющего большинства видов полностью редуцирован, вследствие чего макушка расположена терминально.

Зубной аппарат отсутствует, но иногда под макушкой можно наблюдать зубовидный отросток, входящий в соответствующую выемку на противоположной створке. На внутренней стороне под макушкой расположена перегородка (септа), имеющая вид пластинки, которая служит для прикрепления переднего сводящего мускула, отпечаток которого явственно виден на ней. Отпечаток заднего сводящего мускула большой, овальный, сливающийся сзади с отпечатком заднего ножного мускула. Параллельно верхнему краю идет бороздка, занимающая почти всю длину верхнего края и ограничивающаяся сзади валиком; в этой бороздке расположена связка. Мантийная линия цельная (рис. 28).

Мантия, в которую заключено тело животного, имеет три отверстия: два сзади и одно на брюшной поверхности. Верхнее заднее отверстие удлинено в сифон, расширяющийся к концу, и служит для дыхания и введения пищи. По краям сифона и во внутренней стенке расположен ряд маленьких конических щупалец, исполняющих роль фильтра. Заднее нижнее отверстие — анальное — также вытянуто в сифон, но более короткий и лишенный щупалец. Отверстие на брюшной стороне служит для ноги и биссуса.

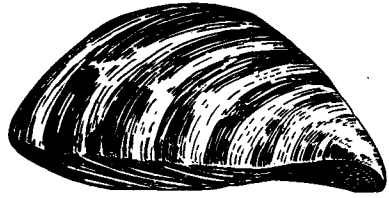


Рис. 28. *Dreissena polymorpha*  
(по Жадину)

Мускульный аппарат для закрывания раковины состоит из переднего и заднего аддукторов; передний — сравнительно небольшой, очень сплюснутый, треугольной формы, задний — крупнее и цилиндрический. Имеются также мускулы мантии и ноги. Нога червеобразной формы с глубоким продольным каналом на нижней стороне. На конце ноги расположена биссусная железа, выделяющая биссус.

Пищеварительная система состоит из ротового отверстия, пищевода, желудка, в который открываются пищеварительные дивертикулы («печень») и отверстие мешка с «кристаллическим стельком», а также тонкой кишки.

Кровеносная система состоит из сердца (желудочек и два предсердия) и сети сосудов. Нервная система состоит из трех пар узлов — передней, педальной и висцеральной, соединенных между собой длинными коннективами.

Дрейссены — раздельнополые животные, причем яйца оплодотворяются прямо в воде. Из оплодотворенного яйца развивается велигер, который первые восемь дней ведет планктонный образ жизни, паря и плавая в воде. Затем велигер опускается на дно и превращается в крошечного ползающего двустворчатого моллюска с относительно длинной ногой. Размножение дрейссен происходит в теплое время года, от апреля вплоть до октября; при этом количество яиц, откладываемых одной самкой в течение года, огромно и исчисляется сотнями тысяч (Жадин, 1946, 1952).

Молодые и взрослые дрейссены ведут прикрепленный образ жизни, однако и те, и другие способны к заметному передвижению, причем молодые особи проявляют большую склонность к передвижению; с возрастом подвижность падает. Как отмечалось, на нижней (подошвенной) поверхности нога обладает своеобразной ямкой, позволяющей моллюску цепко прикрепляться к субстрату при движении и поворотах, а также и скользить в перевернутом положении под пленкой поверхностного натяжения. Прикрепляется животное к субстрату при помощи биссуса, образующегося из тонких нитей слизи, которые выделяет подошва ноги. При движении биссус отделяется от тела и остается на месте прикрепления, а дрейссена перемещается при помощи сокращения ноги, аналогично другим двустворчатым; вытянутая нога превосходит половину длины раковины. Обычно эти моллюски пере-

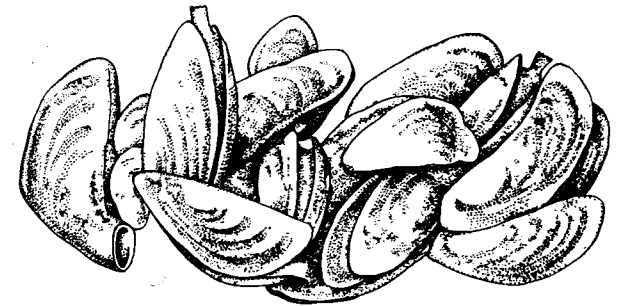


Рис. 29. «Друза» из дрейссен различного возраста  
(по Жадину)

двигаются ночью и за это время могут пройти до 11 см; днем они двигаются реже. Средняя скорость передвижения 3,3—5 мм в 1 мин.

Зачастую дрейссены образуют колонии — «друзы», где располагаются вплотную друг к другу, верхушками вниз (рис. 29). Иногда одна «друза» может состоять из сотен экземпляров. Жадин (1952) пишет, что в таких больших скоплениях моллюсков ясно сказывается внутривидовая взаимопомощь.

Поскольку дрейссены, в общем, малоподвижные организмы, то основным способом их расселения является либо активное свободное движение в личиночном состоянии и на молодых стадиях развития, либо пассивный перенос (во взрослой стадии) (Жадин, 1946; Шевченко, 1949).

Взрослые дрейссены, как и их личинки, по способу питания являются фильтраторами. В зависимости от местообитания пища может меняться: особи, живущие в прибрежных областях бассейнов, помимо планктона, преимущественно фитопланктона, поглощают также и бентические водоросли, детрит, взмучиваемый волнами со дна, и т. д.; те дрейссены, которые прикрепляются к предметам, возвышающимся над дном (в сравнительно спокойных водах), питаются в основном фитопланктоном, а формы, живущие на илистом дне, — детритом, обнаруживая при этом большую чувствительность к размерам взвешенных в воде частиц (Жадин, 1946).

Вообще же нужно заметить, что потребность в корме у дрейссен очень мала — годовой рацион равен весу моллюска, при этом большая часть пищевого материала идет на построение половых продуктов (Карпевич, 1955а).

Дрейссены предпочитают твердые незаиленные грунты и живут прикрепляясь к различным твердым предметам: подводным

частям растений, камням, раковинам других моллюсков и т. д. Реже они попадаются и на илистом дне с большой примесью минеральных частиц в отсутствии восстановительных условий.

Эти моллюски — обитатели прибрежных и мелководных частей бассейнов, обычная глубина их местообитания не превышает нескольких метров или десятков метров. В связи с этим раковина у них бывает окрашенной в зеленоватый или коричневатый цвет и покрыта темными зигзагообразными полосками. Иногда, впрочем, раковина бывает сплошь серой (например, *Dr. andrusovi*). «Друзы» дрейссен, в особенности состоящие из большого числа особей, встречаются на хорошо аэрируемых мелководных участках, поскольку подобные скопления организмов нуждаются в значительном количестве кислорода. Однако некоторые представители этого рода способны существовать и на более значительных глубинах. Например, *Dr. distincta*, обитающая в Южном Каспии, достигает глубин, превышающих 200 м (Жадин, 1952).

Дрейссены обитают в водах с различной соленостью: некоторые виды живут в сильно опресненных водах, другие же предпочитают воды с более высоким содержанием солей. В общем можно сказать, что солевой диапазон дрейссен колеблется в пределах от 0 до 11‰ и лишь в редких случаях доходит до 14‰ (*Dr. caspia*).

По Карпевич (1947а), *Dr. polymorpha* var. *fluviatilis*, взятая из р. Волги и Чапурьей косы (Северный Каспий), при резком изменении солености, лучше всего выживала в солевом диапазоне от 0 до 3—5‰, а *Dr. andrusovi*, из восточного участка Северного Каспия, — от 3 до 8—10‰. Но при постепенном изменении солености дрейссены вели себя иначе — все они проявляли более широкий диапазон — от 0 до 11‰, иначе говоря, более преснолюбивые дрейссены (р. Волга) легко приспосабливались к водам с соленостью 9—10‰ и, наоборот, — более солоноватоводные дрейссены (Забурунье) — к пресным водам.

Соленость выше 11‰ вызывала повышение смертности всех дрейссен; в интервале от 11 до 17‰ они обрекались на жалкое существование или на постепенное вымирание и не могли дать массового развития (сублетальная зона). Летальной для них была соленость 17—20‰ (см. таблицу на стр. 109).

Карпевич (1947б), изучившая также влияние изменения солености на потребление кислорода у дрейссен, получила следующие интересные данные. У дрейссен, взятых из дельты р. Волги, наибольшее потребление кислорода при резкой смене солености происходит в воде с соленостью от 0 до 2‰; при солености в 5‰ потребление кислорода уменьшается, а при 7‰ ды-

Район обитания	Солевые зоны в ‰				
	соленость обитания	оптимальная	потенциально-благоприятная	сублетальная	летальная
<i>Dreissena polymorpha</i> v. <i>fluviatilis</i>					
р. Волга . . . . .	0	0—3	0—11	11—17	17—20
Чапурья коса . . . . .	0—2	0—3	0—11	11—17	17—20
<i>Dreissena polymorpha</i> v. <i>fluviatilis</i>					
Забурунье . . . . .	4,5	2—8	0—11	11—17	17—20
» . . . . .	7	2—11	0—11	11—17	17—20
» . . . . .	9	5—11	0—11	11—17	17—20
Гурьевская бороздина	10,9	5—11	2—11	11—17	17—20

хание, по-видимому, совершенно прекращается, хотя животные погибают не сразу и могут еще существовать в течение 5—6 час., закрыв створки; но если их оставить в воде с такой соленостью более длительное время, то они все гибнут. Примерно такую же потребность в кислороде имеют и особи из Чапурьей косы.

Однако дрейссены из более осолоненных участков Северного Каспия потребляют максимальное количество кислорода при солености от 5 до 10—11‰. В отличие от пресноводных форм они не закрывают створок при неблагоприятных солевых условиях и в течение короткого времени продолжают дышать при солености в 19—20‰. По всей вероятности, они менее чувствительны к изменению солености.

По мнению Карпевич (1952а), это явление может быть объяснено большей проницаемостью их тканей для ионов солей по сравнению с пресноводными формами, а также большей активностью одновалентных ионов.

Таким образом, при резкой смене солености наибольшее потребление кислорода у этих животных происходит при нормальной для них солености, причем молодые особи потребляют относительно больше кислорода, чем взрослые (Карпевич, 1947б).

Иную картину потребления кислорода мы видим при постепенном изменении солености, причем эта картина является общей для пресноводных и солоноватоводных форм, а именно: даже при явном ухудшении солевого режима потребление кислорода остается столь же интенсивным, как и в нормальных для них



условиях. Повышенная температура действует отрицательно на количество потребляемого кислорода.

На основании своих наблюдений Карпевич пришла к заключению, что «дрейссена не является столь эвригалинной, как это кажется на первый взгляд, и что имеются локальные группы с особыми чертами физиологии и морфологии» (1947б).

По мнению Жадина (1946), дрейссены очень чувствительны к количеству растворенного в воде кислорода, но наблюдения Карпевич показали, что потребность в кислороде у них мала: при температуре 17° на 1 г живого веса в 1 час приходится около 0,022 см<sup>3</sup> кислорода (Карпевич, 1955а). Дрейссена из дельты Волги (*Dr. polymorpha* var. *fluviatilis*) способна просуществовать в бескислородной среде при температуре 18° около 4—5 суток (там же). С наступлением зимы дрейссены впадают в анабиотическое состояние.

Наиболее часто дрейссены попадают в реках, озерах эвтрофного и мезотрофного типов, в солоноватоводных водоемах и в слегка опресненной зоне морей; будучи солоноватоводными организмами, они, естественно, отсутствуют в водах с океанической соленостью.

Помимо солености, в распространении этих форм важную роль играют и другие факторы. Так, например, по наблюдениям некоторых исследователей, дрейссены не встречаются обычно в водах, богатых органическими веществами гуминового характера (с большой окисляемостью), в мало минерализованных (мягких) водах, но значительно лучше переносят повышенную минерализацию воды (Жадин, 1946). Помимо этого, весьма пагубно действуют на них и загрязненные воды, поэтому присутствие в тех или иных водоемах этого моллюска является хорошим показателем чистоты воды (там же).

Дрейссенами питаются рыбы: в реках и водохранилищах ее охотно поедают осетр, стерлядь, плотва, лещ, язь, сазан, а в Каспийском море ее поедают рыбы еще более многочисленных видов.

Многие особи живут относительно долго (до 18—19 лет) и достигают величины 40—50 мм. Обычно же и продолжительность жизни и величина раковины несколько меньше.

Древнейшие представители рода *Dreissena* известны из так называемых конгериевых пластов Западной Европы (верхний миоцен). Наибольшего развития на территории СССР они достигли в плиоценовое время.

## Род *Congeria* Partsch, 1836

Тип рода — *Congeria subglobosa* Partsch, 1836.

Современные представители рода *Congeria* встречаются главным образом в Африке и Америке и лишь на очень ограниченных площадях — в Европе. В Америке конгерии (*Congeria americana*, *C. leucophaea*, *C. riisei* и другие) встречаются в реках, впадающих в Мексиканский залив и Карибское море, затем на Антильских островах, в бассейне Амазонки и т. д. В Африке они живут в бассейнах Сенегала, Конго и соседних рек (*C. africana*, *C. cyanea*, *C. bassamensis* и др.). В Европе до самого последнего времени был известен один единственный вид конгерий, *C. cochleata*, занимающий небольшую область в Бельгии (Антверпенский порт) и во Франции. Недавно Боле описал новый вид конгерий (рис. 30) — *C. kuščeri*, найденный в подземных водах (карстовых пещерах) Далмации (Боле, 1962).

По мнению автора, он является реликтом третичных конгерий, населявших в огромном количестве солоноватоводные третичные бассейны.

Очертания раковин варьируют — большей частью они имеют митлоидную форму, но некоторые представители этого рода, в особенности ископаемые, обладают раковинами весьма разнообразных очертаний: ромбической, шаровидной или треугольной. Раковины от маленьких до значительных размеров, равно- или неравностворчатые, незияющие, килеватые или лишенные килля. Наружная поверхность покрыта линиями нарастания, зачастую весьма грубыми. Макушка в подавляющем большинстве терминальная; верхний и нижний края при переходе в задний либо образуют угол, либо сливаются с ним постепенно. На нижнем крае иногда находится биссусная выемка.

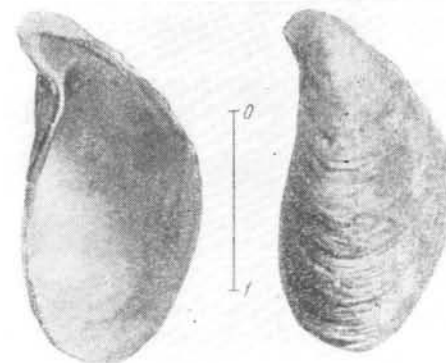


Рис. 30. *Congeria kuščeri* (по Боле)

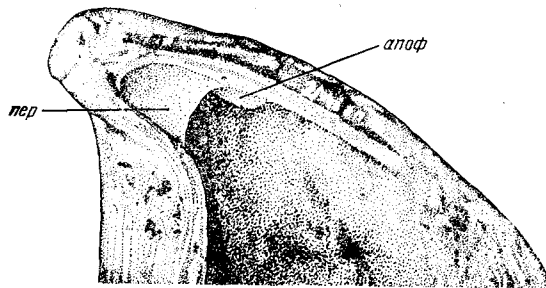


Рис. 31. Макушечная часть конгерии (по Боле)  
apoф — апофиза; пер — перегородка

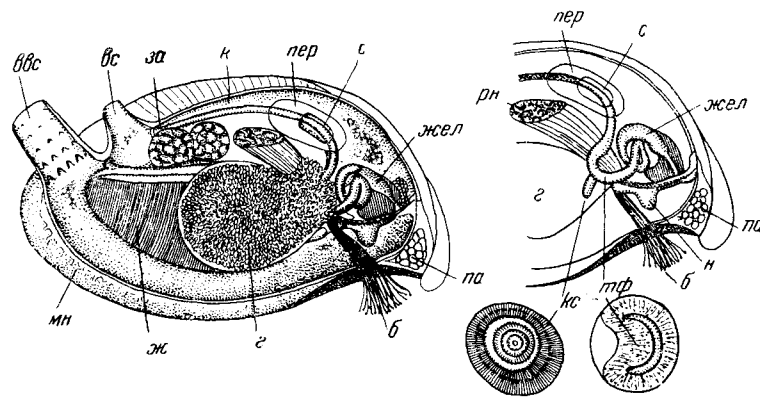


Рис. 32. Анатомическое строение *Congeria kuščeri* (по Боле)  
б — биссус; ввс — вводной сифон; вс — выводной сифон; г — гонада; жс — жаберы; жел — желудок; за — задний аддуктор; к — кишка; жс — кристаллический стелек; мн — мантия; н — нога; па — передний аддуктор; пер — перикардий; рн — ретрактор ноги; тф — тифлозол; с — сердце

Зубного аппарата нет, но как и у дрейссен, под макушкой в некоторых случаях можно наблюдать зубовидный отросток и соответствующую ему выемку на противоположной створке. На внутренней стороне раковины, непосредственно под макушкой, находится перегородка (септа) в виде пластинки. Главной отличительной особенностью рода является присутствие под перегородкой ложечковидного отростка — апофизы, с углублением на конце (рис. 31); этот отросток служит для прикрепления переднего ножного мускула. Отпечаток заднего сводящего мускула большой, овальный, сливающийся спереди с отпечатком заднего ножного мускула. Параллельно верхнему краю идет бороздка, занимающая почти всю длину верхнего края и ограничивающаяся снизу валиком; в ней помещается связка. Мантийная линия цельная.

Края мантии сросшиеся, но на нижней стороне, ближе к макушке, имеется отверстие для просовывания ноги и биссуса. На задней стороне расположено два сифона — анальный (выводной) и брахиальный (вводной). Брахиальный — значительно крупнее, цилиндрической формы; на внутренней его стороне помещаются расположенные в ряд папиллы. Анальный сифон сравнительно невелик, конической формы и лишен папилл. Наружные жаберные листки меньше внутренних. Желудок с «кристаллическим стелечком». Сердце маленькое, продолговатой формы. Гонады очень крупные. Для закрывания раковины служат передний и задний аддукторы (рис. 32).

Не располагая, к сожалению, данными по экологии современных представителей рода *Congeria*, мы приведем некоторые данные, основанные на изучении ископаемого материала. Конгерии — солоноватоводные организмы, обитавшие в сообществе с такими родами, как *Dreissena*, *Cardium*, *Didacna*, *Monodacna*, *Limnocardium*, *Prosodacna*, *Valenciennius* и другие. По всей вероятности, многие виды этого рода были способны переносить значительное опреснение (например, *Congeria caucasica*, *C. abchasica* из так называемых дуабских пластов — киммерий Западной Грузии и др.).

Впрочем, судя по тому, что многие современные формы обитают в реках, а некоторые из них даже в подземных водах (*Congeria kuščeri*), представители этого рода успешно развиваются и в пресной воде.

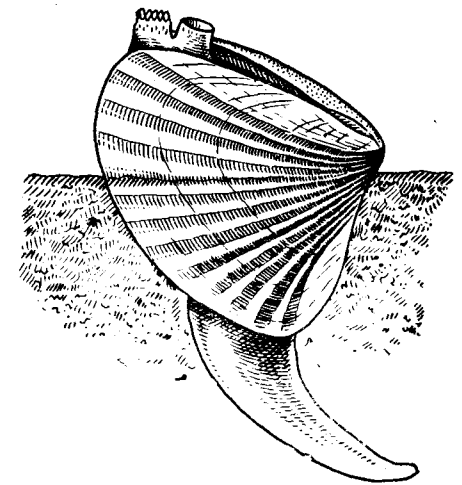
Большинство конгерий, по всей вероятности, предпочитало мелководные, прибрежные участки бассейнов с песчаным дном (например, *Congeria subrhomboidea*, *C. subcarinata* и др.), но некоторые, по-видимому, были хорошо приспособлены к относительно глубоководным областям с илистым дном (*Congeria digitifera*).

Современные формы, очевидно, тоже являются преимущественно обитателями мелководных участков бассейнов и предпочитают сравнительно грубозернистые грунты, ведя малоподвижный образ жизни.

Большое сходство в анатомическом строении тела и морфологии раковин между родами *Dreissena* и *Congeria* позволяет предполагать, что в образе жизни обоих этих родов имеется много общих черт.

Древнейшие несомненные представители конгерий известны с эоцена. Особого развития они достигли в верхнем миоцене и нижнем плиоцене Юга СССР (меотис — понт).

## ОТРЯД HETERODONTA



## НАДСЕМЕЙСТВО CARDITACEA

## СЕМЕЙСТВО CARDITIDAE FERUSSAC, 1821

Род *Cardita* Bruguière, 1792

В «Справочнике» Коробкова (1954) к роду *Cardita* относится несколько подродов, в том числе подрод *Venericardia* Lamarck, 1801. В «Основах палеонтологии» (Невесская, 1960) *Venericardia* выделен в самостоятельный род. Род *Venericardia*, по «Основам», отличается от рода *Cardita* округло-треугольной замкнутой раковиной и отсутствием или очень слабым развитием боковых килей.

Мы рассматриваем род *Cardita* широко, включая сюда и *Venericardia*, так как по образу жизни они очень сходны и размежевать их по экологическим данным не представляется возможным.

Тип рода — *Chama calyculata* Linné, 1758. Средиземное море.

В настоящее время представители рода *Cardita* имеют довольно широкое географическое распространение: они встречаются как в теплых, так и в холодных водах. Так, например, они известны в Средиземном, Мраморном, Японском, Охотском, Беринговом, Баренцевом, Восточно-Сибирском и Чукотском морях. На тихоокеанском побережье они известны от Аляски, на атлантическом — до Флориды.

Раковина удлиненная, четырехугольная, трапециевидная или модиолоподобная, с небольшим зиянием на брюшной стороне. Макушки низкие, сильно сдвинутые вперед. Луночка маленькая, узкая и глубокая. Замочный аппарат мощный; состоит из 2—3 сильных кардинальных зубов на правой створке и 2 на левой. Передние и задние боковые зубы отчетливые. Мантийный синус отсутствует. Нижний край раковины с внутренней стороны обычно зазубренный, но есть формы и с гладким краем. Наружная поверхность несет радиальные ребра, обычно часто усаженные чешуйками или бугорками.

Мантия у кардит открытая, без сифонов; нога более или менее хорошо развита и имеет биссусную железу. Относительно образа жизни имеются сведения у Стивенса (1854), Пельзенера (1891, 1911), Келлога (1892), Каспара (1913), Морза (1919), Тэба и Мэннинга (1961). Они сводятся к следующему: молодые особи кардит [например, *C. (Venericardia) borealis*] живут, прикрепившись биссусом. У взрослых особей образ жизни несколько различен. Некоторые представители рода *Cardita* прикрепляются биссусом к твердым предметам и не меняют своего места обитания. Однако, по мнению некоторых авторов (Абботт, 1954), у взрослых

венерикардий биссус отсутствует и они могут свободно передвигаться по субстрату при помощи довольно мощной ноги.

Все известные ныне кардиты являются типичными фильтраторами. Они, подобно другим двустворкам-фильтраторам, черпают питательный материал из придонного слоя воды, пропуская большое ее количество через полость мантии.

Отсутствие вводного и выводного сифонов указывает на то, что эти моллюски являются типичными представителями эпифауны, т. е. незарывающихся моллюсков.

Кардиты обитают на песчаных, гравийных и на скалистых грунтах. По Доллу (1903), венерикардии у берегов Южной Америки встречаются на песчаных и скалистых грунтах; по данным Мак-Нейла (1943), *Cardita crebricostata* у берегов Аляски встречается на песчаных и гравийных, а кардиты Чукотского моря, по данным Рябиной (1952), — на весьма разнообразных грунтах. Этот автор выделяет три основные экологические группировки: 1) формы, связанные с мягкими грунтами [*Cardita (Venericardia) borealis* var. *ovata* и *C. (V.) crebricostata*]; 2) формы, живущие на смешанных [*C. (V.) borealis novangliae*], и 3) формы, обитающие на твердых грунтах [*C. (V.) crassidens* и *C. (V.) paucicostata*]. По данным Скарлато (1955), *Cardita crassidens*, *C. incisa*, *C. prolougata* в дальневосточных морях селятся на песчано-галечноткаменистых грунтах. По Штармюлеру (1955), *Cardita calyculata* у берегов мыса Сорренто (Италия) обитает на скалистой литорали, в области распространения водорослей *Corallina mediterranea* и *Laurencia papillosa*.

Кардиты в общем являются обитателями неглубоких вод. По Остроумову (1896), некоторые виды кардит в Мраморном море встречаются на глубинах, не превышающих 75 м. Много сведений относительно условий обитания этих моллюсков приводит Долл (1903). По его данным, *C. dominguensis* отмечается южнее Флориды и у Мексики, на глубинах 18—60 м; у берегов Южной Америки *C. subquadrata*, *C. sulcosa*, *C. naviformis* отмечаются на глубинах от 10 до 30 м; *C. (V.) tridentata* и *C. (V.) preplana* встречаются на глубинах от 15 до 25 м; *C. (V.) cuvieri* — до 5 м; *C. (V.) spurea* — до 30 м; а *C. (V.) velutina* — на глубинах 5—15 м. *C. (V.) borealis* отмечается в Гудзонском заливе на глубинах от 1 до 5 м, а южнее, у Гаттераса, этот же вид встречается на глубинах до 120 м. По данным Мак-Нейла (1943), некоторые виды (например, *C. crebricostata*) встречаются у берегов Аляски на глубинах от 6 до 25 м. По Рябиной (1952), кардиты Чукотского моря обитают на глубинах от 13 до 52 м, т. е. ограничены в своем вертикальном распространении сублиторальной зоной. Кин (1958) у берегов Западной Америки в полосе тропиков отмечает большое видовое разнообразие кардит. Здесь, по данным этого автора, на

глубинах до 20 м встречаются: *C. crassicostata*, *C. grayi*, *C. latincostata*, *C. megestropha*, *C. radiata*, *C. sulcosa*. По Филатовой (1957а, 1957б), несколько видов кардит обитают у берегов Аляски, на сублиторали. У Южного Сахалина и Южных Курильских островов встречается чрезвычайно разнообразная и богатая фауна на глубинах от 20 до 30 м и до пределов материковой отмели. Здесь отмечены следующие виды кардит: *C. granulata*, *C. crassidens*, *C. incisa*, *C. prolongata*. По Скарлато (1955), *C. granulata ferruginea* встречается на глубинах обычно 30—60 м, *C. crassidens* — от 14 до 183 м, *C. incisa* — 7—75 м, *C. prolongata* — 20—76 м.

Таким образом, как было отмечено раньше, кардиты предпочитают небольшие глубины, порядка 30—50 м.

По Доллу (1903), некоторые виды кардит у берегов Южной Америки встречаются при температуре 7—8°, западнее Рио-де-Жанейро *C. (V.) montiliata* была извлечена с глубины 30 м, с илистого грунта, где температура придонного слоя воды была 13,89°. Согласно данным этого автора, самая высокая температура, при которой были обнаружены кардиты (у берегов Западной Америки), была 15°, а самая низкая —4°. Относительно кардит Чукотского моря Рябинина (1952) сообщает, что эти моллюски, являясь, в общем, холодноводными, все же по отношению к температурному фактору могут быть разделены на две группы: сравнительно тепловодные виды, живущие в Беринговом проливе и в восточной части Чукотского моря [*C. (V.) crassidens*, *C. (V.) paucicostata* и *C. (V.) crebricostata*], и сравнительно более холодноводные, распространенные преимущественно в западной части моря [*C. (V.) borealis* var. *ovata* и *C. (V.) borealis* var. *novangliae*]. По данным некоторых исследователей северных морей, температура восточной части Чукотского моря на 3—4° выше температуры его западной части, так как западная часть находится под влиянием холодного течения, идущего по направлению к Берингову проливу. По Перри и Свенгелю (1955), кардиты являются обычными обитателями небольших глубин в водах теплых и умеренных температур. В качестве примера приводится *C. floridana*, в большом количестве найденная у берегов Флориды. По Скарлато, кардиты дальневосточных морей обитают при следующих температурах: *C. crassidens* попадает как при отрицательной, так и при высокой положительной температуре от —1,3 до +13,5°; *C. incisa* от 0,5 до 16,5°, *C. prolongata* от 10,1 до 13,5°. Формы этого рода встречаются преимущественно в диапазоне температур от +4 до 15°.

Рябинина (1952) считает кардит вообще стеногалинной группой, живущей в условиях нормальной океанической солености. Например, все виды Чукотского моря встречены при солености

от 32 до 34‰, т. е. их солевой диапазон сравнительно узок. Другие данные тоже указывают на стеногалинность кардит.

На основании многочисленных наблюдений и изучения особенностей внутреннего строения кардит Мак-Алистер (1964) высказывает мнение, что почти все они являются обитателями тех участков дна, где ощущается сильное движение водных масс.

По Остроумову (1896), в Мраморном море кардиты часто встречаются в ассоциации с многочисленной и разнообразной фауной брюхоногих: *Natica*, *Turritella*, *Calyptraea*, *Aporrhais*, *Fusus*, *Cylichna* и др. По Штармюлеру (1955), на скалистой литорали близ Сорренто (Италия) встречается большое количество особей *C. calyculata*, а также *C. trapezia*. Сообщество, в котором отмечены эти кардиты, представлено в основном следующими видами: *Arcopsis lactea*, *Lithodomus lithophagus*, *Ostrea edulis* и др. У Сорренто на глубинах 1,5—4 м при температуре воды 27—30° на тонкопесчанистом грунте Бюкенен (1958) отметил следующее сообщество: *Cardita laennosa*, *Cultellus tenuis*, *Dentalium maltani*, *D. coarti*, *Cardium ringes*, *Natica collaria*, *Venus* и др.

Многочисленные виды кардит встречаются, начиная с юры по настоящее время. Юра Крыма и Кавказа. Мел Поволжья. Палеоген Юга СССР, Казахстана, Средней Азии. Кайнозой Дальнего Востока. Средний миоцен Черноморско-Каспийской области.

## НАДСЕМЕЙСТВО CYRENACEA

## СЕМЕЙСТВО CORBICULIDAE THIELE, 1934

Род *Corbicula* Megerle von Mühlfeld, 1811

Тип рода — *Tellina fluminalis* Müller, 1811.

Современные представители рода широко распространены в солоноватоводных, пресных и осолоненных водоемах Европы, Азии, Америки и Африки. В пределах СССР встречаются два вида этого рода: *C. fluminalis* и *C. fluminea*. Первый вид встречается в заливах Южного Каспия, в бассейне р. Куры, в оз. Аджикабул. Он отмечен также в арыках Анхабада, в нижнем течении и дельте Аму-Дарьи, в р. Мургаб. Вне СССР *C. fluminalis* встречается в Северном Иране, Афганистане, Месопотамии, Сирии, Белуджистане, Индии. Второй вид *C. fluminea* в пределах СССР распространен от Амурского лимана до залива Посыет и на Сахалине. За пределами СССР этот вид встречается в эстуариях рек восточного и юго-восточного побережья Азии (Жадин, 1952), а также в пресных водах Калифорнии (Ингрэм, 1959) и в р. Теннесси (Синклер, Ингрэм, 1961). В бухтах, озерах и реках Японии встречаются *C. leana*, *C. orthodonta*, *C. japonica*, *C. sandai*, *C. viola*, *C. sadoensis*, *C. awajensis*, *C. nipponensis* (Пилсбри, 1907; Кавадзири, 1948; Кан, 1951; Фурукава, 1953; Фурукава, Мидзумото, 1953; Фудзи, 1957; Хаяси, 1957; Ямамото, 1959). В Африке из оз. Виктория Гринвудом (1954) отмечена *C. africana*.

Раковина корбикул имеет округлое или округло-треугольное очертание. Макушки центральные или почти центральные. В каждой створке имеется 3 кардинальных зуба. Боковые зубы длинные, пластинчатые, с отчетливыми поперечными штрихами. Мантийная линия цельная. Поверхность раковины гладкая или со слабой концентрической ребристостью.

Представители рода приурочены к солоноватым и пресным водам. Обитают в реках, эстуариях, оросительных каналах, а также в осолоненных водах (Жадин, 1952).

Обычно встречаются в водах тропического и умеренного пояса. Одним из врагов *C. africana* являются окуневые рыбы (Cyprinidae).

Геологическое распространение рода — кайнозой — ныне. В СССР отдельные представители рода встречаются в неогене и постплиоцене Молдавии, Украины, Крыма, Кавказа, Средней Азии и Дальнего Востока. Представители этого рода известны также в кайнозойе Евразии, Африки, Южной Америки и Австралии.

Род *Polymesoda* Rafinesque, 1820

Баумбергером (1937), Хельцлем (1957) и др. установлено, что *Cyrena* Lamarck, 1818, является синонимом рода *Corbicula* Megerle von Mühlfeld, 1811. Поэтому в современной литературе виды, ранее относившиеся к роду *Cyrena*, помещаются в род *Polymesoda*.

Тип рода — *Cyclas carolinensis* Bosc, 1830.

Современные представители рода встречаются как в проточных пресных водах крупных речных артерий, так и в солоноватых водах устьев рек и эстуариев (Хельцль, 1957). В Мексике встречаются *Polymesoda (Polymesoda) mexicana*, *P. olivacea*; в Панаме обитают *P. (Polymesoda) xeteki* и *P. (Egeta) maritima*; от Никарагуа до Эквадора распространена *P. (Egeta) anomale*; от Панамы до Эквадора встречается *P. (Egeta) isocardioides*; от Никарагуа до Панамы — *P. (Neocyrena) radiata*; от Южной Мексики до Коста-Рики — *P. altilis* (Кин, 1958). По Шели (1933), *P. caroliniana* широко распространена в штате Джорджия, у п-ова Флорида, а также в Южной Каролине. Этот же моллюск отмечен Эндрусом (1951) в штате Виргиния, в р. Джеймс, которая впадает в Чесапикский залив.

Раковина овальная или округло-треугольного очертания. Замок с тремя кардинальными зубами в каждой створке, двумя умеренно длинными, гладкими боковыми зубами на левой створке и с парными боковыми зубами на правой. Поверхность раковины несет концентрические ребра (Кин, 1958).

Мантийные края утолщены тонкими бугорками внутренней лопасти. Сифоны короткие, разделенные. Вводной сифон крупнее и окружен мелкими бугорками. Выводной сифон меньше, чем вводной; обычно простой, иногда с тонкими папиллами. Нога большая. Жабры маленькие, внутренний ряд состоит из мелких, наружный из более крупных пластинок. Животное имеет две пары ротовых лопастей (по одной паре на каждой створке). Внутренние лопасти соединены с висцеральной массой, наружные — с мантией. Лопасты впереди расширяются, образуя верхнюю и нижнюю губы. Ротовое отверстие большое, прямоугольное, расположено поперечно.

Полимезоды живут на разных грунтах и соответственно ведут разнообразный образ жизни. *P. caroliniana* в р. Джеймс встречается на открытых отмелях реки с размывтыми, покрытыми осокой берегами. Здесь она была найдена в узких защищенных щелях и часто в маленьких углублениях, заполненных остатками растений и тонким черным илом. Особи этого вида встречаются и под корнями живых растений (*Panicum* и *Juncus*). *P. caro-*

*liniana* была обнаружена также на илистых берегах и скалах приливо-отливной зоны под толстым покровом водорослей. Здесь были обнаружены наиболее мелкие экземпляры этого вида. Кроме того, *P. caroliniana* живет также в щелях скал и среди мелкого щебня. Под скалами она живет, неглубоко зарывшись в жидкий грунт. Здесь они наиболее многочисленны (Эндрюс, 1951).

Полимезоды обитают в водах с пониженной соленостью. У островов Малберри и Джеймстоун, где обитает *P. caroliniana*, соленость варьирует от почти пресной до 15‰ (Эндрюс, 1951).

Полимезоды выдерживают значительное понижение содержания кислорода в воде. Моллюски выживали в течение нескольких месяцев в сосудах, в которых редко меняли воду; часто они выживали и в сосудах без воды, с почти высохшим илом. Полимезоды хорошо приспособлены к болотным условиям жизни, хотя, по Шели (1933), могут жить некоторое время и в морской воде.

Представители рода встречаются в палеогеновых отложениях Евразии, Африки, Америки и Австралии.

## НАДСЕМЕЙСТВО ISOCARDIACEA

### СЕМЕЙСТВО ISOCARDIIDAE GRAY, 1840

#### Род *Isocardia* Lamarck, 1799 (= *Glossus* Stoliczka, 1871)

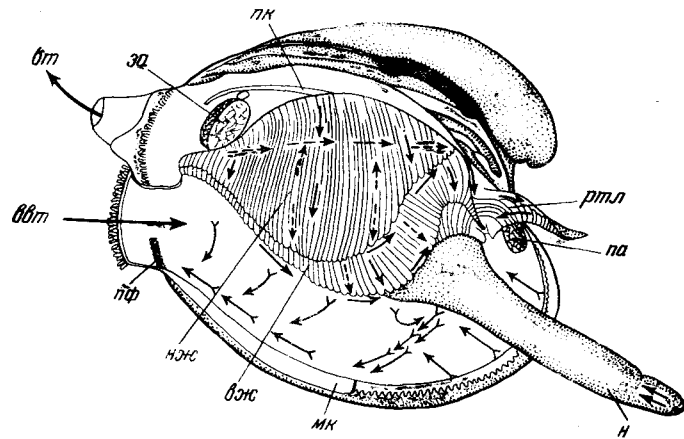
Тип рода — *Cardium humanum* Linné, 1758.

В настоящее время *Isocardia humanus* — единственный представитель рода. Он обитает, по Николу (1951), у берегов Англии, Ирландии, Франции, Португалии и Испании, в Средиземном море и у Азорских островов. Форбс и Хенли (1853) отмечали этот же вид в Ирландском море, Тиле (1934) — в Атлантическом океане на широте Средиземного моря. В Неаполитанском заливе этот вид отмечался Бакки (1947) и Паренцаном (1941).

Раковина равностворчатая, сердцевидная, очень выпуклая, с сильно выдающимися вздутыми макушками, закрученными иногда почти спирально внутрь и вперед. Связка наружная, расположенная в узкой, ограниченной нимфой бороздке, протягивающейся до оконечности макушки. Кардинальные зубы сильно развиты. Они почти параллельны зубному краю, что вызвано сильным закручиванием макушки (Лами, 1920). Отпечатки аддукторов неравные. Мантийный синус отсутствует. Наружная поверхность гладкая или покрыта концентрическими ребрами.

Нога не очень мощная, треугольной формы, сжатая с боков, широкая у основания и заостренная спереди. Ею животное пользуется как роющим органом, а также для передвижения по субстрату. На ней имеется глубокая бороздка и биссусная железа. Биссусный аппарат развит довольно хорошо, особенно в молодом возрасте (Янг, 1962), несмотря на то что изокардии являются типично зарывающимися моллюсками, обитающими на мягких грунтах. Аддукторы, как передний, так и задний, развиты хорошо, причем задний почти в два раза больше переднего. Хорошо развиты также ножные мускулы (рис. 33).

Оуэн (1953) и еще ранее Форбс и Хенли (1853) указывают на наличие у изокардий сифонов. Оуэн отмечает, что сифоны у изокардий очень коротки и мало подвижны. Устья их окружены многочисленными щупальцами: вводного — двумя рядами, выводного — одним рядом. Строение сифонов у *I. humanus* очень напоминает строение таковых у *Corbula gibba* (Янг, 1946). Изокардии очень чувствительны к движению водной среды, даже к незначительным вибрациям: так, они реагируют на легкое постукивание рукой по стенке аквариума поворачиванием сифонов в сторону источника звука и вибрации. Форбс и Хенли (1853) описывают результаты опыта, проведенного над этими моллюс-

Рис. 33. *Isocardia humanus* (по Оуэну)

вт — вт — вводной и выводной токи; вж — внутренняя жабра; за — задний аддуктор; мк — мантийный край; н — нога; нж — наружная жабра; па — передний аддуктор; пк — прямая кишка; пф — псевдофекалии; ртл — ротовые лопасти

ками, помещенными в аквариум. Моллюск медленно приоткрывал раковину, причем бахрома верхнего (вводного) сифона начала медленно колебаться, и вода проникала в полость мантии. Через несколько минут вода извергалась из нижнего выводного сифона. Выброс воды происходил в результате внезапного захлопывания раковины. Через 5—6 сек. створки вновь приоткрывались, и весь процесс повторялся сначала.

Зарывшись в грунт или находясь на его поверхности, животное пропускает через сифоны воду, которая несет во взвешенном состоянии питательный детрит. Если этих частиц недостаточно, то количество пропускаемой животным воды значительно увеличивается. Таким образом, изокардии являются типичными фильтраторами. Строение желудка изокардий очень подробно изучено и описано рядом авторов (Грэхем, 1949; Мортон, 1951; Оуэн, 1953; Парчон, 1953). По всем имеющимся данным оно очень сходно с таковым у *Venerupis pullastra*, *Cardium edule* и *Venus fasciata*. В сортировке питательного материала принимают участие жабры (Аткинс, 1937).

По Оуэну (1953) и Ко (1947), изокардии являются раздельнополыми моллюсками. Гонады созревают к концу августа и в сентябре, тогда же, когда, по Янгу (1946), это происходит у *Corbula* и *Cuspidaria*. По мнению Янга, этот процесс связан с наиболее высокой температурой воды в указанный период времени.

Взрослые изокардии ведут зарывающийся образ жизни. Интересно сравнение поведения *Cyprina islandica* и *Isocardia humanus*, помещенных в одни и те же условия в аквариум. *Cyprina islandica*, обладающая толстостенной раковиной, мощной крупной ногой, немедленно зарылась в песок, выставив наружу короткие мощные сифоны, в то время как *I. humanus* пролежала без движения 12 час., а затем зарылась в грунт на 1/3 раковины.

Изокардии обитают на песчаных, илисто-песчаных и илистых грунтах. Они, по-видимому, вообще приспособлены к жизни на мягких грунтах; об этом говорит вздутая форма раковины и слабая нога — особенности, явно неподходящие для обитания на грубых и твердых грунтах. Они являются мелководными формами. Никол (1951) отмечает, что изокардии живут на глубинах до 150 м при температуре придонного слоя воды от 8 до 15°.

Изокардии, найденные в районе Клайда, встречаются совместно с типичными обитателями илистых грунтов: *Nucula sulcata*, *Abra alba* (Оуэн, 1953). Янг (1937) отмечал изокардий обычно совместно с *Aporrhais serresianum*.

На взрослых изокардиях очень часто можно встретить колонии актиний.

Немногочисленные виды изокардий встречаются в мелу Крыма, Поволжья, Мангышлака; в эоцене Северного Устюрта, Приаралья, Средней Азии, нижнем миоцене Кавказа, среднем миоцене Западной Украины. От юры до голоцена они известны в Европе и Америке.



## НАДСЕМЕЙСТВО CYPRINACEA

СЕМЕЙСТВО CYPRINIDAE Н. ЕТ А. ADAMS, 1858 (=ARCTICIDAE COSSMANN, 1910)

Род *Cyprina* Lamarck, 1812 (= *Arctica* Schumacher, 1917)Тип рода — *Venus islandica* Linné, 1767.

Единственный современный представитель этого рода *C. islandica* живет преимущественно в северной части Атлантического и Тихого океанов и в северных морях СССР. В Атлантическом океане он встречается у берегов Исландии (Мадсен, 1949), Великобритании, Норвегии и Дании. Вдоль берегов Северной Америки этот вид обитает немного южнее мыса Гаттерас и у Северной Каролины (Ле-Рок, 1953; Лузанов, 1953). В Тихом океане *C. islandica* отмечена вдоль берегов Калифорнии (Ле-Рок, 1953). У берегов СССР этот вид встречается в Белом, Балтийском и Баренцевом морях (Филатова, Зацепин, 1948). По данным Паулуса (1950), *C. islandica* обнаружена также в Средиземном море, у Балеарских островов.

Раковина массивная, округлая, довольно выпуклая. Макушка прозогирная. Замочный аппарат мощный. Передний кардинальный зуб в правой створке маленький; центральный — в виде слабого утолщения переднего бокового зуба; задний — скошенный, состоящий из двух ветвей, разделенных ямкой. На левой створке два кардинальных зуба; передний — треугольный, почти перпендикулярный краю, а задний — сильно скошенный, узкий. Ямка между этими зубами широкая; посередине ее проходит зубовидный гребень. Передние боковые зубы короткие. Наружная поверхность раковины гладкая или концентрически-струйчатая; внутренняя поверхность — гладкая. Мантийный синус отсутствует, мускульные отпечатки округлые, неравные.

Мантия образует два коротких сифона, отверстия которых окружены нежными папиллами. Жабры складчатые, внутренние пластинки длиннее наружных. Нога короткая, широкая у основания, заостренная и снизу гладкая. С помощью этой ноги животное зарывается в грунт (Филатова, Зацепин, 1948; Степ, 1955).

Циприны раздельнополы. Члены популяции *C. islandica* у берегов о-ва Род-Айленда достигают половозрелости в разное время. К сезону размножения зрелыми оказываются около 75% особей. У остальных гонады еще содержат большое количество незрелых клеток.

Размножение в водах Род-Айленда начинается в конце июня — начале июля, когда температура воды выше 13° (примерно при такой же температуре размножаются и другие пластинчатожаберные). Далее, в августе в процесс размножения постепенно включаются все большее количество особей. В течение сентября, когда температура воды достигает максимума (+15°), наблюдается наибольшее количество размножающихся особей. В октябре, несмотря на то, что температура воды постепенно понижается, размножение продолжается в течение первой половины месяца.

Однако к концу месяца количество размножающихся моллюсков резко уменьшается (Лузанов, 1953).

*C. islandica* ведет зарывающийся образ жизни. Моллюск зарывается неглубоко (Степ, 1955). По Догелю (1940), у представителей семейства *Cyprinidae* в молодом возрасте функционирует биссусный аппарат. В дальнейшем, с быстрым развитием ноги биссус утрачивает свои функции и исчезает.

*C. islandica* является обитателем песчано-илистого или илистого дна, хотя Мадсен (1949) отмечает, что в Исландии этот моллюск найден также на илистом, глинистом, гравийном и ракушечниковом субстратах (Никол, 1951).

Местонахождения *C. islandica*, как правило, приурочены к небольшим глубинам (Никол, 1951; Лузанов, 1953), у берегов Род-Айленда наибольшее скопление моллюсков этого рода было на глубине от 25 до 45 м. Предел глубины обитания этого моллюска — до 482 м.

По Мерримену и Уорфилу (1948), оптимальная соленость для присутствия и размножения *C. islandica* — 31—33‰. Судя по распространению современных и ископаемых видов циприн, представители рода обычно сравнительно стеногалинны и не переносят значительного понижения солености (ниже 30—32‰).

*C. islandica* является бореальным, но не арктическим видом. Он не может жить более нескольких часов при температуре ниже 0°. Арцис и др. (1945) отмечают, что *C. islandica* может существовать при температуре 0,7°. С другой стороны, наибольшая температура, которую может выносить этот моллюск, — около 19° (Никол, 1951).

В Баренцевом море, в Мотовском заливе в сублиторали имеется биоценоз *Cyprina* — *Macoma* — *Mactra*. В этом же море, у Кольского залива отмечается биоценоз *Cyprina islandica* и *Cardium ciliatum*. В куту Кольского залива имеется биоценоз *C. islandica*, *Yoldia hyperborea* и *Macoma calcarea* (Зенкевич, 1963).

Петерсен в датских водах выделил 9 разных биоценозов. *C. islandica* входит в состав биоценозов открытых песчаных

побережий в Каттегате и Северном море, а также в группировку, связанную со средними глубинами Каттегата. Первый биоценоз дает две разности: мелководную и глубоководную. *C. islandica* входит в оба биоценоза (Зенкевич, 1951).

В Баренцевом море насчитывается около 80 видов двустворчатых моллюсков, которые играют важную роль в питании бентосоядных рыб — пикши, камбал, зубаток. Среди них особо отмечена молодь *Macoma calcarea* и *Cyprina islandica* (Филатова, Зацепин, 1948).

Геологическое распространение рода — верхний мел — ныне. Отдельные представители этого рода встречаются в различных толщах третичных и четвертичных отложений, в палеоцене Юга СССР, Англии, Франции, Бельгии и Швейцарии, в мандриковских слоях Украины, в латторфе ГДР и ФРГ в верхнеэоценовых и олигоценовых отложениях Юга СССР, Бельгии, Дании, ГДР и ФРГ, в четвертичных отложениях Севера СССР.

#### СЕМЕЙСТВО TRAPEZIIDAE SOLEM, 1954

Род *Trapezium* Megerle von Mühlfeld, 1811 (= *Libitina*

Schumacher, 1817; = *Cypricardia* Lamarck, 1819)

Тип рода — *Chama oblonga* Linné, 1758. Индо-Тихоокеанская провинция.

В настоящее время представители рода *Trapezium*, по данным Солема (1954), распространены в Индо-Тихоокеанской провинции, от Красного моря до Гавайских островов и Японии, у северных берегов Австралии и Индонезии. Ныне известно очень много видов, которые распространены в океанических водах теплых широт: *T. oblongum*, *T. bicarinatum*, *T. sowerbyi*, *T. (Neotrapezium) sublaevigatum*, *T. (N.) liratum*, *T. (Glossocardia) obesa* и др. Некоторые авторы (Линге, 1909; Лами, 1920) также отмечали присутствие *T. bicarinatum* и *T. angulatum* у берегов Занзибара, Мадагаскара, Индонезии, Австралии, Новой Гвинеи, Сулавеси, Филиппин, Тайваня и Японии. *T. (N.) sublaevigatum* встречается у Бомбея (Субраманьям и др., 1949). Таким образом, этот род распространен главным образом в океанических областях тропических широт.

Раковина удлиненноовальная или трапециодальная, суженная впереди и массивная, умеренно выпуклая. Замок содержит в правой створке один пластинчато-клиновидный и другой — сильно скошенный кардинальные зубы, а также удлиненный, валикообразный или сжато-бугровидный, задний латеральный

зуб. У некоторых видов имеется небольшой передний латеральный зуб. В левой створке два маленьких расходящихся кардинальных зуба, удлиненный задний латеральный и отчетливый, выдающийся передний латеральный зуб. Поверхность раковины гладкая или со слабо выраженными радиальными ребрами и килем. Мантийная линия без синуса.

Анатомическое строение *T. rostratum* (= *bicarinatum*) и *T. solenides* (= *sublaevigatum*) рассмотрено Вудвардом (1851—1856). Мантия у них цельная, не соединенная лишь позади. Нога маленькая, сплюснутая, с крупной биссусной железой. Отверстие для прохождение ноги соответственно тоже небольшое. Сифоны короткие, ротовые лопасти маленькие, жабры неравные: внешние более узкие и короткие. Каждый аддуктор состоит из двух частей. Вудвард предполагает у *T. sublaevigatum* и у *T. bicarinatum* наличие биссуса.

Данные относительно образа жизни этих моллюсков сообщаются многими авторами. Согласно Доллу (1903), *Trapezium* s. s. живут на коралловых рифах. Представители подрода *Neotrapezium* обитают в щелях скал или на устричных банках, в мелководной зоне или в приливно-отливной зоне. Представители подрода *Glossocardia* обитают в более глубоких участках. Хедли (1899) также отмечает, что трапециумы обитают в щелях скал, на мелководных участках, а по Абботту (1950), они селятся под коралловыми рифами приливно-отливной зоны и иногда встречаются даже в лагунах. По Линге (1909), *T. bicarinatum* обитает в трещинах и расщелинах коралловых рифов и скал, в мелководной зоне, в области действия прибоя. В некоторых случаях особи этого вида закапываются в песчаный грунт, на глубину порядка 2 см. По Субраманьяму (1949), *T. sublaevigatum* встречается в расщелинах скал и на устричных банках, в приливно-отливной зоне. К скалам они прикрепляются биссусом; по Риву (1843), этот же вид был найден на камнях в мелководной зоне.

Из собранного материала можно сделать вполне определенные выводы относительно экологии представителей рода *Trapezium*. Это — типичная океаническая форма, распространенная на широте тропиков. Обитая исключительно в водах океанов, она является формой, приспособленной к жизни при нормальной солености воды.

Представители рода *Trapezium* обитают, как правило, на скалистых грунтах мелководья. Этот факт говорит также о том, что они предпочитают зону с хорошей аэрацией и повышенную динамику вод.

Род известен начиная с силура. Типичный *Trapezium* встречается с третичного периода в Европе и в Северной Америке.

Род *Coralliophaga* Blainville, 1824

Тип рода — *Chama coralliophaga* Chemnitz, 1784. Индийский океан.

В настоящее время представители рода *Coralliophaga* распространены в Индо-Тихоокеанской провинции и известны в Красном море, у берегов Юго-Восточной Азии, Филиппин, о-ва Тайвань, Японии, у Соломоновых островов и у Таити, а также в водах Атлантического океана, у западных берегов Флориды, у берегов Техаса, Антильских островов и Панамы. Известны и в Средиземном море; так, например, *C. lithophagella* встречается у берегов Адриатики и Гибралтара.

Раковина удлинённая, суженная спереди, с прямолинейным или вогнутым скошенным брюшным краем. Макушки почти конечные. Передняя часть раковины массивная. Иногда имеется киль. Замочный аппарат правой створки несет два маленьких косо посаженных, почти параллельных, кардинальных зуба и один задний пластинчатый латеральный зуб. Левая створка, кроме двух маленьких кардинальных зубов, несет иногда едва заметный передний латеральный зуб и удлинённый задний. Мускульные отпечатки неравные: задний значительно больше переднего. Резко ограниченная мантийная линия с небольшим синусом. Наружная поверхность несет многочисленные тонкие радиальные ребра или струйки.

В общем формы рода *Coralliophaga* отличаются от представителей рода *Trapezium* наличием небольшого слабого синуса, более тонкостенной раковиной и более четко выраженной радиальной скульптурой на всей ее наружной поверхности и концентрической — на задней ее части.

Некоторые сведения относительно анатомии представителей этого рода можно найти в работах Митра (1850) и Кюнельта (1933). Она сходна с анатомическим строением *Trapezium*. Эти исследователи, а также некоторые другие (Линге, 1909; Перри, 1940; Фишер, 1950) уделяют большое внимание образу жизни кораллиофаг. Кюнельт (1933), ведя наблюдения над *C. lithophagella* и *C. coralliophaga* на скалистых берегах Средиземного моря, пришел к заключению, что кораллиофаги, неоднократно обнаруженные в длинных норках внутри породы, вовсе не являются активными сверлильщиками. Они, по всей вероятности, осваивают пустоты, оставленные деятельностью сверлильщика — *Lithophaga*, а впоследствии выросшая раковина *Coralliophaga* принимает форму той полости, где она находится. Такого же мнения придерживается Фишер (1950), который обнаруживал раковины этих моллюсков не только в норках других сверлиль-

щиков, но и в пустотах кораллов, где рост раковин следует за ростом кораллов.

Линге (1909), Кюнельт (1933), Перри (1940) приводят следующие данные относительно характера субстрата, на котором обитают некоторые виды кораллиофаг. *C. lithophagella* — на красных кораллах и в древних коралловых рифах; *C. coralliophaga* — в коралловых рифах, в основном в норках литофаг. Перри (1940) отмечает, что *C. coralliophaga* селится в скалах и камнях и, не являясь активным сверлильщиком, занимает норки других сверлильщиков. Линге (1909) находил раковины этого же вида как на кораллах, так и на песчаном дне. Часто их находят внутри мертвых пустых раковин литофаг и в коралловых рифах.

По данным названных исследователей, *C. lithophagella* была найдена на глубинах от 2 до 35 м, а *C. coralliophaga* — на глубинах от 0 до 15 м.

Кораллиофаги, так же как и трапециумы, являясь теплолюбивыми формами, обитают в тропических широтах океанических вод нормальной солености — это стеногалинные формы. Предпочитают скалистые грунты, где они находят себе удобные убежища.

Немногочисленные виды кораллиофаг встречаются от палеогена доныне, во всех частях света, часто в миоцене Юга СССР.

## НАДСЕМЕЙСТВО LUCINACEA

## СЕМЕЙСТВО LUCINIDAE FLEMING, 1828

Род *Lucina* Lamarck, 1799

Тип рода — *Venus edentula* Linné, 1758.

Современные представители рода обитают в Атлантическом и Тихом океанах. В Атлантическом океане у берегов как Европы, так и Северной Америки встречаются *L. chrysostoma* и *L. pennsylvanica*. У берегов Южной Америки, у Уругвая, живет *L. squamosa* (Пилсбри, 1897). Этот же вид отмечен в Мексиканском заливе, а также около Ямайки, вместе с *L. crenulata*, *L. lintea*, *L. edentula*, *L. floridana* (Симпсон, 1887; Виллкоккс, 1894; Кокерелл, 1894; Пост, 1899). В Тихом океане у берегов Америки обитают *L. californica* и *L. tenuisculpta* (Вуд, 1893; Тейлор, 1894; Келси, 1898).

Раковина *Lucina* довольно тонкостенная равностворчатая, округлая или почти округлая, значительно выпуклая, незияющая. Макушка выдающаяся, сдвинутая вперед. Связка глубоко погруженная в узкую бороздку. Замочная площадка узкая. Наружная поверхность с концентрической струйчатостью. Задняя складка отсутствует. Мускульные отпечатки неравные. Передний длинный, узкий, пальцеобразный. Мантийная линия центральная.

Описание мантийных жабр для трех видов *Lucina*: *L. exasperata*, *L. punctata*, *L. tumida* дается у Пельзенера (1911). Сходная структура для *L. tigrina* впервые описана Дювернуа (1853), а для *L. philippinensis* Семпером (1880).

По Пельзенеру (1911), *L. exasperata* имеет два типа жабр. Один из них состоит из 24—25 пластинок, расположенных в передне-заднем направлении у внутренней лопасти мантии. Кроме того, существуют мантийные жабры, представленные длинной и глубокой складкой, протягивающейся от заднего мантийного края до переднего аддуктора. Мантийные жабры являются дыхательными органами.

Мантийные железы у *L. pennsylvanica* и некоторых других *Lucinacea* сконцентрированы на верхнем крае внутренней мантийной лопасти. Функция этих желез, очевидно, заключается в удалении из мантии излишнего материала (рис. 34).

Люцины имеют хорошо развитый вводной сифон, способный сильно сокращаться и вытягиваться (рис. 35). Выводной сифон полностью отсутствует, так же как сифональные ретракторы и мантийный синус. Питательные частицы и дыхательные токи попадают в мантийную полость через вводной сифон.

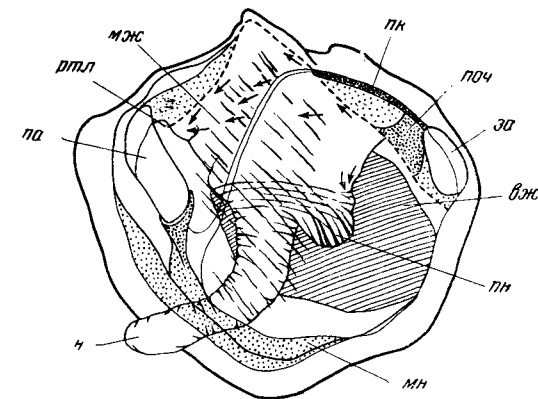


Рис. 34. *Lucina pennsylvanica* (по Аллену)

вж — внутренняя жабра; за — задний аддуктор; мжс — мантийная жабра; мн — мантия; н — нога; па — передний аддуктор; пк — прямая кишка; пп — пятка ноги; поч — почка; ртл — ротовые лопасти

Пищеварительная система состоит из короткого пищевода, желудка и кишки. Пищевод открывается в желудок. От желудка назад отходят кристаллический мешок и средняя кишка, которая вблизи заднего аддуктора образует петлю и заканчивается анальным отверстием. Пара выделительных органов протягивается от околосердечной сумки. Это — V-образно изогнутые трубки, иногда усложненные извилинами.

Люцины, подобно другим представителям надсемейства *Lucinacea*, питаются частицами из взвеси. Посредством ресничек образуется передний и задний токи воды, из которых первый является основным пищевым током. Попадающие в токи пищевые частицы подвергаются сортировке.

Нога у *Lucina* длинная, червеобразная, способная сильно вытягиваться и сокращаться.

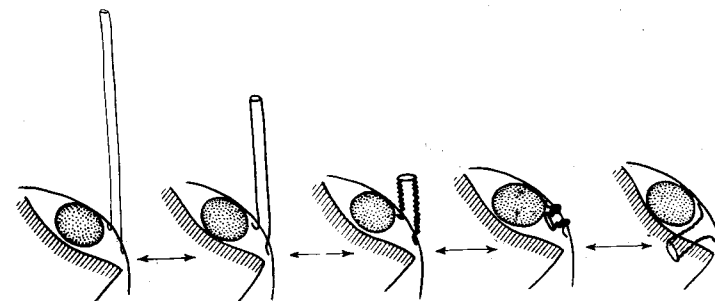


Рис. 35. Способ сокращения и вытягивания выводного сифона у *Lucinidae* (по Аллену)

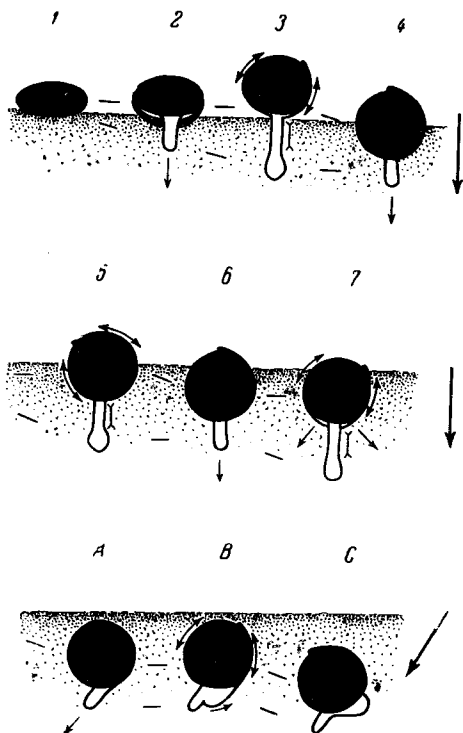


Рис. 36. Схема зарывания люцинид (по Аллену)

Без помощи пяточной области ноги:

1 — животное лежит правой створкой на грунте; 2 — нога просовывается в среднебрюшном направлении и погружается в субстрат вертикально; 3 — кончик вытянутой ноги набухает в виде луковицы, и нога сокращается — сокращение начинается спереди и раковина в результате колебательных движений вертикально проходит в субстрат; 4 — нога опять вытянута вертикально вниз — кончик больше не расширяется; 5 — кончик ноги набухает, сжатие ноги и колебательные движения раковины повторяются, продвигая таким образом ее глубже; 6 — то же положение, что в случае 4; 7 — то же положение, что в случае 5, вдобавок к указанному при смыкании створок раковины происходит изгнание из мантии воды, которая разрыхляет субстрат и облегчает движение животного вниз.

С помощью пяточной области ноги:

A — погруженная раковина с ногой, частично вытянутой вниз и слегка вперед; B — нога частично вытянута, пятка сильно расширена в передней части, раковина продвигает передне-задние колебательные движения, и створки могут смыкаться, выбирая воду из мантии; C — расширение ноги перемещается назад, и раковина движется вперед и вниз при помощи ретракторов ноги.

Представители рода ведут зарывающийся образ жизни. Нога хорошо приспособлена к зарыванию. Следует отметить, что люцина сначала зарывается перпендикулярно поверхности субстрата, но потом продвигается в субстрате под некоторым углом (рис. 36).

Помимо зарывания в грунт, нога принимает участие в образовании переднего вводного сифона — своеобразной слизистой трубки (рис. 37).

Образовавшаяся однажды трубка используется моллюском длительное время (Аллен, 1958).

Люцины живут в песчаных и илистых грунтах. *L. pennsylvanica* обычна для чистых коралловых песков, а *L. chrysostoma* — для песчаных грунтов среди корней морской травы (Аллен, 1958).

Представители рода встречаются на небольших глубинах. Так, например, *L. lintea*, *L. squamosa*, *L. floridana* и *L. pecten* обитают на глубине от 2 до 11 м (Симпсон, 1887; Пилсбри, 1897), а *L. tenuisculpta* — до 18 м (Тейлор, 1894). Для *L. pennsylvanica* и *L. chrysostoma* Аллен (1958) указывает умеренные глубины.

Люцины живут в водах нормальной океанической солености (Аллен, 1958). Они являются обитателями теплых и умеренных вод.

В британских водах *L. pennsylvanica* и *L. chrysostoma* часто встречаются вместе с *Divaricella quadrisulcata*. Второй из названных видов люцин встречается в ассоциации с *Codakia orbicularis*, *Abra* sp. (Аллен, 1958).

У *L. pennsylvanica* обнаружен паразит — копепода *Myocheres inflata*. Самка последней всегда прикреплена к переднему аддуктору и никогда не покидает хозяина. Самец обнаружен в разных положениях внутри мантийной полости (Аллен, 1956, 1958).

Представители рода *Lucina* встречаются в эоцене—голоцене Европы. Отдельные виды известны в среднем миоцене Украины. Например, *L. fragilis* встречается в торговле западной части Украины (Коробков, 1954).

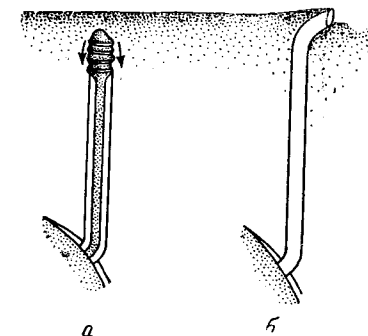


Рис. 37. Образование передней вводной трубки у *Lucinacea* (по Аллену)

a — процесс образования трубки; б — положение трубки в грунте.

Стрелки указывают направление колебания ресничек на кончике ноги, которые проводят кольца слизи и донного материала вниз, к основанию ноги

Род *Loripes* Poli, 1791

Тип рода — *Tellina lactea* Linné, 1758.

Современные представители этого рода распространены в теплых и умеренных водах. В Атлантическом океане у берегов Европы встречаются *L. lucinalis*, *L. lucinalis leucoma* (Винкворт, 1932; Аллен, 1958), *L. lacteus* (Бюкуа и др., 1887—1888). Последний вид указывается также у атлантического и средиземноморского побережья Марокко, в Адриатическом, Мраморном и Черном морях (Бюкуа и др., 1887—1888; Остроумов, 1896; Зернов, 1913; Милашевич, 1916) и в Азовском море (Зенкевич, 1947; Воробьев, 1949). *L. anatelloides* встречается в Карибском море у берегов Ямайки (Кокерелл, 1894).

*Loripes* имеет довольно тонкостенную, округлую, почти шаровидную раковину с узкой и глубокой лункой. Макушки иногда сдвинуты назад. Связка очень глубоко погруженная. В правой створке один, в левой — два кардинальных зуба; боковые зубы часто рудиментарны. Наружная поверхность с концентрической скульптурой, нередко с передней и задней депрессиями.

Анатомическое строение мягкого тела такое же, как и у остальных *Lucinacea* (рис. 38).

Живет лорипес на песчаном грунте. Например, *L. lacteus* в Черном море встречается на песчаном дне среди зарослей зоостеры (Зернов, 1913).

Представители рода встречаются от прибрежной полосы до значительных глубин. Так, *L. lucinalis* указывается от нижней границы отлива до глубины 146 м (Аллен, 1958), а для *L. lacteus* Бюкуа и др. (1887—1888) отмечают глубину до 1148 м. Таким образом, этот род отличается от рода *Lucina* значительной эврибатностью.

В отличие от люцин *Loripes*, хотя живет в водах с нормальной соленостью, может выдерживать значительные колебания солености. Так, *L. lacteus* в Азовском море (Северный Сиваш и

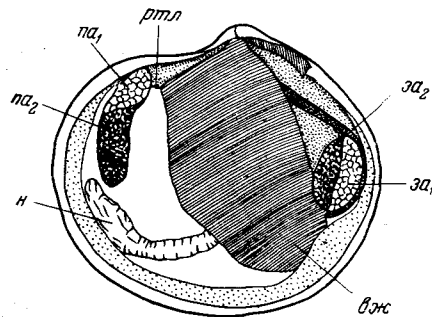


Рис. 38. *Loripes lucinalis* (по Аллену)  
вж — внутренняя жабра; за<sub>1</sub> — за<sub>2</sub> — задний аддуктор; н — нога; па<sub>1</sub> — па<sub>2</sub> — передний аддуктор; ртл — ротовые лопасти

Утлюкский лиман) живет при солености, колеблющейся от 40 до 11—14‰.

Лорипес является жителем теплых и умеренных вод. В британских водах *L. lucinalis* встречается в ассоциации с *Phacoides borealis*, *Abra alba*, *Cardium echinatum*, *Gari ferroensis*, *Dosinia lupinus* и другими моллюсками (Аллен, 1958).

Представители рода *Loripes* встречаются в палеогене—голоцене Европы. Отдельные виды известны в среднем и верхнем миоцене Черноморско-Каспийской области, а также в четвертичных отложениях Черноморского бассейна. Например, *L. dujardini* и *L. dentatus* приводятся из тортона западной части Украины (Коробков, 1954).

Род *Phacoides* Blainville, 1825 (= *Lucina auctorum* nov Lamarek, 1799; = *Denticulina* Fischer, 1887)

Тип рода — *Venus jamaicensis* Lamarck, 1801.

Современные представители рода распространены в Атлантическом океане, а также в Карибском, Средиземном и Черном морях. В Атлантическом океане от берегов Европы до Канарских островов встречается *Ph. borealis* (Форбе, Хенли, 1853; Шредер, 1910; Винкворт, 1932; Казакова, 1952; Степ, 1955; Аллен, 1958). У побережья Северной Америки обитают *Ph. pectinatus*, *Ph. nassula*, *Ph. nuttali*, *Ph. filiosus*, *Ph. annulatus* (Смит А., 1959) и *Ph. jamaicensis*. Последний вид указан также у берегов Бразилии и в Карибском море (Долл, 1891; Кокерелл, 1894; Смит А., 1959).

Раковина толстостенная, выпуклая. В задней части створок, или, реже, в передней, развита складка. Связка слабо погруженная. В каждой створке имеется два кардинальных зуба; боковые зубы, хорошо развитые, одиночные на правой и одиночные или парные на левой створке. Поверхность раковины несет концентрическую, а иногда и радиальную скульптуру. Эпидермис желтовато-коричневого цвета (Степ, 1955).

Анатомическое строение мягкого тела такое же, как и у остальных *Lucinacea* (рис. 39).

Моллюск ведет зарывающийся образ жизни. Способ зарывания сходен с остальными люцинидами.

Питается *Phacoides* взвешенными в воде частицами и добывает пищу подобно всем представителям надсемейства.

Представители этого рода живут в песчано-илистом и песчано-гравийном грунте (Аллен, 1958, 1962) в прибрежной и, реже, в сублиторальной зоне. Такие виды, как *Ph. borealis*, *Ph. pectinatus*, *Ph. nassula*, *Ph. nuttali*, *Ph. filiosus* и *Ph. annulatus* обитают от нижней границы отлива до глубины 100 м (Шредер, 1910; Аллен, 1958, 1960; Смит А., 1959). Степ (1955) указывает нижнюю

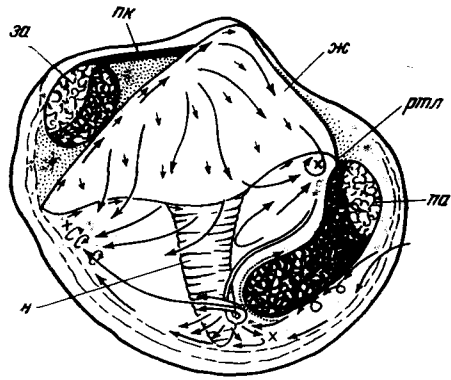


Рис. 39. *Phacoides borealis* (по Аллену)

ж — жабра; за — задний аддуктор; н — нога; па — передний аддуктор; пк — прямая кишка; ртл — ротовые лопасти

границу распространения *Ph. borealis* до 182 м. В Средиземном море *Ph. columbella* живет на глубине от 12 до 36 м. Батиметрический диапазон рода, по Вальтеру (1893), от 1 до 968 м. Таким образом, *Phacoides* предпочитает глубины от 12 до 100 м.

Обычно эти моллюски живут в морях с нормальной океанической соленостью. Однако *Ph. borealis* встречается в Каттегате, где, по Казаковой (1952), соленость колеблется от 30 до 18‰. Возможно, *Ph. borealis* переносит и более низкую соленость, так как Форбс и Хенли (1853) отмечают его из озер о-ва Арран (Шотландия). Таким образом, представители этого рода обитают в морях с нормальной соленостью, но, возможно, могут выдерживать понижение солености до 18‰ и более.

Некоторые виды рода *Phacoides*, как, например, *Ph. borealis*, весьма эвритермны. Однако *Ph. columbella* и *Ph. jamaicensis* живут только в теплых морях.

В британских водах *Ph. borealis* встречается в ассоциации с *Abra alba*, *Cardium echinatum*, *Gari ferroensis*, *Dosinia lupinus*. В Роскове он найден вместе с *Cardium edule*, *Dosinia exoleta* (Аллен, 1958). В заливе Клайд у берегов Шотландии *Ph. borealis* встречен в комплексе с *Glycymeris glycymeris*, *Ostrea edulis*, *Cypripina islandica*, *Corbula gibba*, *Thracia phaseolina*, *Th. villosiuscula*, *Th. pubescens*, *Th. convexa*, *Th. distorta* и др. (Аллен, 1960).

Кокерелл (1894) упоминает *Ph. jamaicensis* в списке моллюсков, собранных у побережья Ямайки. Помимо представителей рода *Lucina*, отсюда указывается *Donax denticulata*, *Dosinia concentrica*, *Ervilia nitens*, *Macra alata*, *Modiolus americanus*, *Mytilus canalis*, *Ostrea carinata* и другие виды устриц, *Pecten exasperatus*, *Isognomon bicolor*, *Pholas clavata*, *Pinna muricata*, *Gari affinis* и др.

По Виллкоксу (1894), *Ph. jamaicensis* у берегов Флориды встречается вместе с устрицами, а также с *Cardium magnum*, *C. muricatum*, *Callista gigantea*, *Pholas costata*, *Oliva literata*, *Cerithium astratum*, *C. nigricans*, *C. muscarum*, *Nassa vibex*, *Conus proteus* и другими формами.

Геологическое распространение рода *Phacoides* — триас — юра — ныне. Отдельные представители этого рода встречаются в большом количестве в триасе Приморского края, в юре Крыма, Кавказа, Туркмении, Дальнего Востока, в мелу Мангышлака, в палеоцене Поволжья, в эоцене Украины, Поволжья, Казахстана, Средней Азии, в олигоцене Средней Азии, в нижнем миоцене Грузии, в среднем миоцене Западной Украины и Молдавии, в миоцене Черноморско-Каспийской области, в кайнозойе Дальнего Востока.

#### Род *Divaricella* Martens, 1880

Тип рода — *Lucina angulifera* Martens, 1880.

*D. divaricata* широко распространена в Тихом, Атлантическом и Индийском океанах. В Тихом океане этот вид известен по всему побережью Северной и Южной Америки и у восточных берегов Азии, Австралии и Тасмании (Карпентер, 1887; Бюкуа и др., 1887—1888). В Атлантическом океане у берегов Европы *D. divaricata* встречается в британских водах (Форбс, Хенли, 1853; Винкворт, 1932). Кроме того, этот вид обитает в Средиземном, Адриатическом, Мраморном и Черном морях (Бюкуа и др., 1887—1888; Фоулер, 1949; Невеская, 1965). *D. quadrisulcata* распространена в Атлантическом океане вдоль восточных берегов Америки, от залива Массачусетс до Флориды. Встречается у Багамских островов, у островов Майами и Бимини, а также на южном побережье Бразилии (Долл, 1891; Аллен, 1958). *D. dentata* отмечена в Атлантическом океане у берегов Америки (Карпентер, 1887) и у Нью-Джерси (Форд Дж., 1889).

Раковина округлая. Связка непогруженная. В каждой створке по два кардинальных зуба или же только один в правой створке; передние боковые зубы приближены к кардинальным, задние иногда редуцированы. Поверхность раковины с диварикатной скульптурой (Коробков, 1954; Аллен, 1958).

Анатомическое строение мягкого тела подобно остальным *Lucinacea* (рис. 40). Моллюск ведет зарывающий образ жизни. Способ зарывания сходен с люцинами. Питается *Divaricella* взвешенными в воде частицами и добывает пищу подобно *Lucinacea*.

*D. quadrisulcata* обитает на тонком илистом песке, а также илистом гравии. У островов Майами и Бимини и у Багамских островов этот моллюск встречается в лагунах среди корней *Thalassia* на

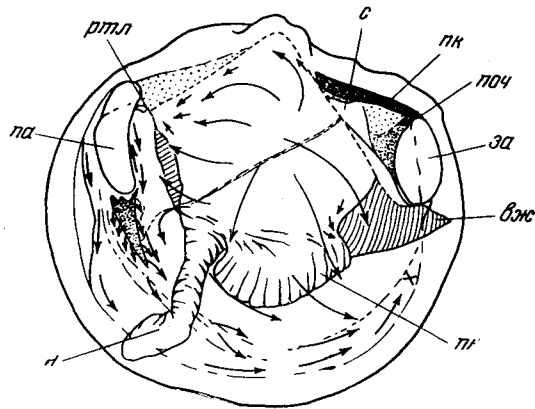


Рис. 40. *Divaricella quadrisulcata* (по Аллену)

вж — внутренняя жабра;  
за — задний аддуктор; н —  
нога; па — передний аддук-  
тор; пр — прямая кишка;  
пп — пятка ноги; поч — поч-  
ка; ртл — ротовые лопасти  
с — сердце

чистом коралловом песке (Аллен, 1958). У берегов Сицилии *D. divaricata* живет в тонком илистом и гравийном песке (Фоулер, 1949).

*D. divaricata* обитает от нижней границы отлива до глубины 220 м (Форбс, Хенли, 1853; Бюкуа и др., 1887—1888; Фоулер, 1949). По Карпентеру (1887), *D. dentata* встречается и на больших глубинах. *D. quadrisulcata* в заливе Массачусетс встречается на глубине от 2 до 9 м (Аллен, 1958).

Представители рода живут в водах с нормальной океанической соленостью. Однако присутствие *D. divaricata* в Черном море указывает на то, что этот вид может жить в условиях пониженной солености, до 17—18‰.

Диварицеллы являются жителями теплых и умеренных вод. Они встречаются в различных ассоциациях. У островов Бимины и Майами, у побережья Багамских островов *D. quadrisulcata* обнаружена вместе с *Lucina pennsylvanica*, *L. chrysostoma*, *Codakia orbicularis*, *Jagonia orbiculata*, *Abra* sp., *Calocaris* sp. (Аллен, 1958). У берегов Великобритании отмечают ассоциацию: *D. divaricata*, *Phacoides borealis*, *Myrtea spinifera*, *Thyasira flexuosa*, *Lucina leucoma*, *Codakia orbicularis*, *C. tigerina*, *Taras rotundata*, *Glycymeris glycymeris*, *Ostrea edulis*, *Calyptraea chinensis* и др. (Форбс, Хенли, 1853).

Кокерелл (1894) упоминает *D. divaricata* в списке моллюсков, собранных у побережья Ямайки вместе с *Donax denticulata*, *Dosinia concentrica*, *Ervilia nitens*, *Mactra alata*, *Modiolus americana*, *Mytilus canalis*, *Ostrea carinata*, *Pecten exasperatus*, *Isognomon bicolor*, *Pholas clavata*, *Pinna muricata*, *Gari affinis* и др.

Карпентер (1887) упоминает *D. dentata* в списке фауны, собранной у Род-Айленда (восточное побережье Америки). Здесь этот моллюск встречается в комплексе с *Pholas costata*, *Ph. trun-*

*cata*, *Zirphaea crispata*, *Siliqua costata*, *Corbula contracta*, *Thracia truncata*, *Angulus tenerus*, *A. modestus*, *Macoma fusca*, *Venus* (*Mercenaria*) *mercenaria*, *Callista sayii*, *Gafrarium mastracea* и другими формами.

Паразитом *D. quadrisulcata* является копепода *Myocheeres inflata*, самка которой связана с пищевым аппаратом своего хозяина в течение всей жизни, а самец, встречающийся в разных частях мантийной полости моллюска, очевидно, не ограничивается одним хозяином (Аллен, 1956, 1958).

Отдельные представители рода *Divaricella* встречаются в различных отложениях от палеоцена доныне, например, в верхнем эоцене Закавказья, в бучакской свите Украины, в тортоне Львовской области и в тортоне Молдавии.

### Род *Codakia* Scopoli, 1777

Тип рода — *Chama codak* Adanson, 1757.

Современные представители рода известны из тропических и умеренных вод Атлантического и Индийского океанов и в Карибском море. У европейского побережья Атлантического океана, у берегов Великобритании и в Карибском море встречаются *C. tigerina* (Форбс, Хенли, 1853; Кокерелл, 1894; Аллен, 1958). Вдоль побережья Северной и Южной Америки, а также в Карибском море встречаются *C. orbicularis* (Долл, 1901).

Раковина крупная, дискообразной или линзообразной формы, слабо выпуклая. Связка глубоко погруженная. В каждой створке по два кардинальных зуба, из которых передний зуб слабо развит; передние боковые зубы крупные, задние часто сильно редуцированные. Передний мускульный отпечаток продолговатый, незначительно удлиненный. Наружная поверхность покрыта концентрическими и радиальными ребрами (Коробков, 1954).

Анатомическое строение *Codakia* и способ питания аналогичны другим представителям семейства Lucinidae (рис. 41).

Представители рода *Codakia* живут на песчаных и илисто-гравийных грунтах. Так, например, *C. orbicularis* обычно встречается в корнях *Thalassia*, которая растет на грубозернистом коралловом песке.

Представители рода *Codakia* предпочитают небольшие глубины. Так, например, *C. orbicularis* найдена только в прибрежных участках на глубине от 0,3 до 1 м (Долл, 1901; Аллен, 1958).

Кодакии обитают в морях с нормальной или близкой к нормальной соленостью в тропическом и умеренном поясах.

Присутствие *C. orbicularis* в коралловых песках прибрежной полосы Флориды и Ямайки указывает на то, что этот моллюск предпочитает прозрачную, хорошо аэрируемую воду.



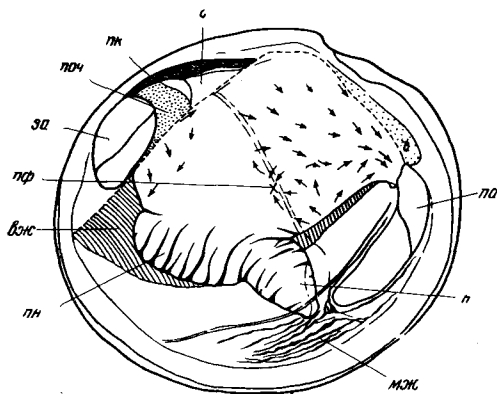


Рис. 41. *Codakia orbicularis* (по Аллену)

вжс — внутренняя жабра; за — задний аддуктор; мж — мантийная жабра; н — нога; па — передний аддуктор; пк — прямая кишка; пн — пятка ноги; поч — почка; пф — место, где собираются псевдофекалии; с — сердце

На побережье Флориды, Ямайки и Бими́ни *C. orbicularis* встречается в ассоциации с *Divaricella divaricata*, *Lucina chrysostoma*, *Abra* sp., *Calocaris* sp. (Аллен, 1958). Кокерелл (1894) в списке моллюсков, собранных у берегов Ямайки, упоминает *C. tigrina*. Здесь встречаются *Donax denticulata*, *Dosinia concentrica*, *Ervilia nitens*, *Leda acuta*, *Lima caribea*, *Lithophagus bisulcatus*, *Macoma cerina*, *Macra alata*, *Modiolus americana*, *Mytilus canalis*, *Ostrea carinata*, *Pecten exasperatus*, *Glycymeris pectinatus*, *Isognomon bicolor*, *Pholas clavata*, *Pinna muricata*, *Gari affinis*.

Паразитом *C. orbicularis* является одноклеточный организм *Bovaria*.

Представители рода *Codakia* встречаются с эоцена до наших дней.

### Род *Jagonia* Recluz, 1869

Тип рода — *Venus orbiculata* Montagu, 1808.

Современные представители рода обитают в тропических и умеренных водах. В Атлантическом океане у берегов Америки, а также в Карибском море отмечены *J. costata* и *J. orbiculata*. Последний вид встречается также у Азорских островов (Кокерелл, 1894; Долл, 1901; Аллен, 1958). В Средиземном море обитает *J. reticulata* (Перес, Пикар, 1958).

Раковина небольшая, дискообразная или линзообразная, тонкостенная, с длинной передней частью и выступающими макушками. Связка непогруженная. В каждой створке по два кардинальных зуба, из которых передний зуб слабо развит; передние и задние боковые зубы хорошо выражены. Передний мускульный отпечаток продолговатый, незначительно удлинённый. Наруж-

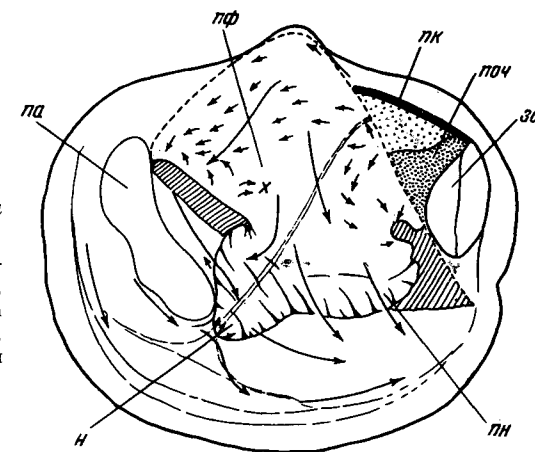


Рис. 42. *Jagonia orbiculata* (по Аллену)

н — нога; за — задний аддуктор; па — передний аддуктор; пк — прямая кишка; пн — пятка ноги; поч — почка; пф — место, где собираются псевдофекалии

ная поверхность с концентрической и радиальной ребристостью; преобладает радиальная скульптура (Коробков, 1954).

Характерные особенности мягкого тела, ноги, сифонов и способа зарывания в грунт см. в описании рода *Lucina* (рис. 42).

Представители рода *Jagonia* встречаются как на песчаном, так и на гравийном грунтах. *J. orbiculata* живет в илистом гравии мангровых болот Ямайки, а также в чистом коралловом песке у о-ва Бими́ни. Некоторое количество экземпляров *J. costata* обнаружено вместе с *J. orbiculata* (Долл, 1901; Аллен, 1958). *J. orbiculata* встречается на глубине от 15 до 546 м, а *J. costata* — от 26 до 155 м (Долл, 1901; Аллен, 1958).

Представители рода *Jagonia* обитают в водах с нормальной соленостью, а также и при нарушенном солевом режиме. Присутствие *J. orbiculata* как в Карибском море в коралловой зоне, так и в мангровых болотах указывает на то, что этот вид, как, очевидно, и *J. costata*, может переносить условия мангровых зарослей.

Формы этого рода живут в теплых и умеренных водах.

Они обитают в хорошо аэрируемых участках морского дна; однако присутствие их в болотах Ямайки говорит о том, что они могут приспособиться к нарушению газового режима и даже присутствию болотных газов.

Мутность воды, по-видимому, также не препятствует развитию популяций этих моллюсков.

У побережья Флориды *J. orbiculata* и *J. costata* встречаются вместе с *Divaricella divaricata*, *Lucina chrisostoma*, *Codakia orbicularis*, *Abra* sp. и *Calocaris* sp. (Аллен, 1958). Кокерелл (1894) упоминает *J. costata* вместе с многочисленными моллюсками, пере-

численными в описании рода *Codakia*. На *J. orbiculata* паразитирует кошепода *Myocheres inflata* (Аллен, 1956). Самка связана с пищевым механизмом хозяина: она всегда прикреплена к переднему аддуктору и, очевидно, никогда не покидает хозяина. Самец бы-вает прикреплен к разным частям мантийной полости и, возмож-но, не ограничивается одним хозяином (Аллен, 1958).

Перес и Пикар (1958) упоминают *J. reticulata* в прибойной зоне Средиземного моря в биоценозе песков, защищенных естествен-ным барьером. Здесь этот вид часто встречается вместе с двуствор-чатым моллюском *Kellia corbuloides*, а иногда с брюхоногим мол-люском *Cyclonassa donovani*.

Отдельные представители этого рода встречаются в отложе-ниях олигоцена—голоцена Европы и Америки. Из сакараульско-го горизонта Грузии известна *J. decussata* (Коробков, 1954). Из-вестны также в торфоне Западной Украины.

#### СЕМЕЙСТВО UNGULINIDAE Н. ЕТ А. ADAMS, 1858

##### Род *Taras* Risso, 1826 (= *Diplodonta* Bronn, 1858)

Т и п р о д а — *Taras antiquatus* Risso, 1826; плиоцен и пост-плиоцен Средиземноморья.

Из северных морей СССР (Карское море, севернее Новой Земли) Догель и Зенкевич (1940), Филатова и Зацепин (1948) указывают *T. torelli*. Долл (1921) отмечает *T. aleutica* из Аркти-ческого океана, а *T. orbella* из Берингова моря. Однако наиболь-шее число видов встречается в тропических морях. Кин (1958) отмечает следующие виды на западном побережье Америки в по-лосе тропиков: *T. inezensis*, *T. orbella*, *T. subquadrata*, *T. obliqua*, *T. sericata*, *T. caelata*, *T. semirugosa*. По данным Долла (1899), у восточных берегов Америки встречаются *T. nucleiformis*, *T. can- deana*, *T. vilardiboana*, *T. soror*, *T. puncturella*, *T. platensis*. *T. pun- ctata* отмечается от мыса Гаттерас на юг до Магелланова пролива. Вид характерен также для мангровых зарослей на побережье Ямайки. *T. semiaspera* встречается вдоль атлантического побере-жья Америки от мыса Гаттерас до Бразилии, а также у берегов Ямайки. Из американских видов, помимо перечисленных, можно указать еще *T. venezuelensis* и *T. turgida* (Долл, 1885). *T. rotunda- ta* встречается от южных берегов Великобритании на юг до Канар-ских островов, а также в Средиземном и Мраморном морях. Из Средиземного же моря Вальтер (1893) отмечает *T. apicalis*. У се-верных берегов Японии, по данным Хироси (1935), встречается *T. semiasperoides*.

Раковины средней величины, округлого или округло-треуголь-ного очертания, несколько вздутые, с прозогирными макушками.

Наружная поверхность гладкая, иногда слабо концентрически-скульптированная. Передний кардинальный зуб в левой створке и задний в правой рассеченные. Боковых зубов нет. Связка на приподнятой нимфе. Отпечатки аддукторов удлиненные, перед-ний из них соединен с мантийной линией.

По своим анатомическим особенностям представители рода мало отличаются от остальных *Lucinacea*. Для рассматриваемых моллюсков характерными являются следующие признаки. Хорошо развита средняя чувствительная доля края мантии. Сифонов нет. Согласно данным Аллена (1958), вводное отверстие почти втрое меньше выводного. Отверстия имеют вид щелей, окруженных тон-кой узкой мембраной, образованной внутренней долей края мантии. По обе стороны вводного и выводного отверстий имеются мно-гочисленные чувствительные бугорки, число которых варьирует. Например, у *T. punctata* достигает до 100.

Нога по сравнению с другими *Lucinacea*, менее растяжима. Она может вытягиваться на длину, всего втрое превышающую длину раковины (а у тиазир в 10 раз). Кончик ноги уплощен и не-сколько расширен, но не так резко ограничен от проксимальной части, как у других представителей надсемейства. Помимо зары-вания, нога служит для образования передней вводной трубки.

Из всех *Lucinacea* тарасы представляют наименее специализи-рованную группу, что выражается в следующем. Передний аддук-тор у них удлинен незначительно, и его ресничный покров слабо развит. В связи с этим основная сортировка пищевого материала, попадающего через передний вводной ток, осуществляется у *Ta- ras* не аддуктором, как у большинства *Lamellibranchiata*, а жабра-ми. Поэтому и жабры у тарасов достигают наибольших размеров в подсемействе *Lucinacea* (рис. 43). По сравнению с другими пред-ставителями надсемейства у *Taras* хорошо развиты и ротовые лопасти.

Представители р. *Taras*, как и все *Lucinacea*, ведут зарывающий-ся образ жизни. По способу зарывания они сходны с тиазирами. За-рывание происходит на глубину до 7—8 см, но никогда не глубже длины максимально вытянутой ноги (Аллен, 1953а, 1958). Предста-вители рассматриваемого рода могут, по-видимому, жить и на по-верхности субстрата в своеобразных «гнездах» из пустых раковин других моллюсков и под скалами (Кин, Фризл, 1953). Кин (1958) отмечает, что *T. orbella* живет в гнездах из склеенных слизью песчинок. Такие гнезда, построенные из материала субстрата, очевидно, совершенно не заметны на дне и служат убежищем для моллюска.

Как и все *Lucinacea*, тарасы являются фильтраторами и пи-таются взвешенными в воде пищевыми частичками, которые попада-ют с вводными токами в мантийную полость моллюска.

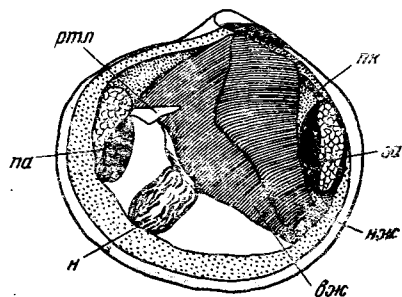


Рис. 43. Внутреннее строение *Taras semiaspera* (по Аллену)

вж — внутренняя полужабра; за — задний аддуктор; н — нога; нжс — наружная полужабра; па — передний аддуктор; пк — прямая кишка; ртл — ротовая лопасть

Представители рода встречаются на самых разнообразных грунтах, от грубых песчано-гравийных до тонких илистых. *T. rotundata* отмечается Алленом (1958) с илистого гравия и илистых песков, а Остроумовым (1896) с литотамниевым песком, песком, ила с песком, галькой и ракушей. *T. punctata* встречается в мангровых зарослях в илистом и песчаном гравиях, а *T. semiaspera* — среди корней *Thalassia* в грубом коралловом песке. Смит (1959) также считает для *T. semiaspera* характерными песчаные грунты. *T. subquadrata* встречается на илистом дне, *T. sericata* — на илистом и песчаном (Кин, 1958).

Батиметрический диапазон рода довольно велик и выражается изобатами 2—1160 м. Большинство видов характерно для литоральной и сублиторальной зон, но некоторые виды встречаются и на значительных глубинах. *T. rotundata* отмечается Остроумовым (1896) от 8 до 80 м, а Алленом (1958) от 7 до 65 м, *T. punctata* — от 25 до 220 м. *T. semiaspera*, по Смицу (1959), встречается на глубинах от 2 до 72 м. Долл (1885, 1899) приводит следующие глубины для американских видов: *T. venezuelensis* — 12—1160 м, *T. turgida* — около 300 м, *T. nucleiformis* — 25—90 м, *T. platenensis* — 18 м. По данным Кин (1958), *T. inezensis* встречается от 10 до 55 м, *T. orbella* — до 108 м, *T. subquadrata* — до 116 м, *T. obliqua* — от 7 до 20 м, *T. sericata* — от 7 до 72 м, *T. semirugosa* — от 7 до 27 м. Хирози (1935) указывает находки *T. semiasperoides* в японских водах на глубинах до 338 м.

Все современные виды рода *Taras* встречаются в водах с нормальной океанической соленостью. Однако они могут, по-видимому, переносить незначительное понижение солености, о чем свидетельствует наличие их в комплексах моллюсков Мраморного моря, где поверхностные воды испытывают некоторое опресняющее влияние Черного моря.

Относительно газового режима рассматриваемого рода у нас нет прямых данных. Имеется лишь указание Аллена (1958),

что некоторые виды *Lucinacea* живут на субстратах, бедных кислородом. Однако приуроченность многих видов к зоне водорослей, а большинства — к песчаным грунтам небольших глубин, где содержание кислорода обычно сравнительно высоко, свидетельствует о том, что *Taras*, по-видимому, менее стоек по отношению к дефициту кислорода, чем, например, тиазиры.

Представители рода *Taras* являются преимущественно тепловодными формами. Большинство видов живет в водах тропических и умеренных широт (Долл, 1899; Кин, 1958) и лишь несколько видов указывается в холодных арктических водах (*T. torelli*, *T. aleutica*, *T. orbella*).

Об отношении рассматриваемых моллюсков к динамике вод у нас имеются лишь данные Аллена (1958). *T. punctata* особенно часто встречается в местах, где проходят течения, а *T. semiaspera* на Атлантическом побережье Америки — обычно у берегов, открытых прибою. Эти факты дают основание полагать, что тарасы предпочитают селиться в местах, где более или менее сильные перемещения водных масс обеспечивают популяции моллюсков достаточно обильной пищей и кислородом.

В одном комплексе одновременно могут жить представители нескольких видов рода. Например, *T. punctata* отмечается в комплексе с *T. semiaspera*, *Codakia orbiculata*, *Crassinella lunulata*, *Semele* sp. По Аллену (1958), популяции *T. semiaspera* наиболее обычны среди корней *Thalassia* в грубом коралловом песке, где других животных очень мало; сравнительно часто попадает лишь *Codakia orbiculata*. Тот же автор указывает *T. rotundata* в следующем комплексе: *Nucula turgida*, *Thyasira flexuosa*, *Abra alba*, *Corbula gibba*, *Cultellus pellucidus*, *Melinna adriatica*. В отчете о драгировках в Мраморном море Остроумов (1896) неоднократно указывает *T. rotundata* в списках моллюсков, собранных на песчаных грунтах с богатым комплексом. По-видимому, *T. rotundata* является характерным элементом биоценозов песчаного дна Мраморного моря.

Представители рода известны начиная с палеогена. В пределах СССР распространены в эоцене Средней Азии, в среднем миоцене Западной Украины, Северного Кавказа и Закавказья, в третичных отложениях Камчатки и Сахалина. На территории Грузии известны из чокракского горизонта.

## СЕМЕЙСТВО THYASIRIDAE DALL, 1901

Род *Thyasira* (Leach) Lamarck, 1818 (= *Cryptodon* Turton, 1822 = *Axinus* Sowerby, 1823)

Тип рода — *Tellina flexuosa* Montagu, 1803.

Род *Thyasira* представлен в настоящее время многими видами. *Th. flexuosa* и *Th. ferruginosa* встречаются в Арктике, Атлантическом и Тихом океанах к северу от экватора, в Средиземном море (Аллен, 1958). С западного побережья Америки отмечаются *Th. bisecta*, *Th. barbarentis*, *Th. excavata*, *Th. tomana*, *Th. magellanica*, *Th. conia* (Долл, 1901; Кип, 1935). Флеминг (1950) из Новой Зеландии указывает следующие виды: *Th. otagoensis*, *Th. peroniana*, *Th. resurpina*.

Раковины небольшие (одна из крупнейших форм *Th. bisecta*, длиной до 7,5 см), округлые или угловатые, вздутые, тонкостенные, равносторчатые, неравносторонние, с завернутыми вперед макушками. Наружная поверхность без ясной скульптуры, с одной или двумя задними радиальными складками. Имеется широкая, но не всегда отчетливо отделенная от основной поверхности раковины луночка и узкий, длинный щиток. На замочной площадке правой створки — зубовидный выступ. Связка внутренняя. Отпечатки аддукторов узкие. Передний из них соединяется с мантийной линией. Мантийная линия без синуса.

По своим анатомическим особенностям тиазире мало отличаются от остальных люцинид. Края мантии трехлопастные. Средняя чувствительная доля у тиазире слабее развита, чем у остальных люцинид. В области вводного и выводного отверстий щупальца отсутствуют. Сифоны не дифференцированы. В передней и задней частях выводного отверстия имеется по паре чувствительных пилл (рис. 44).

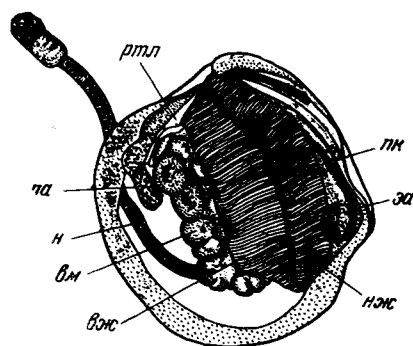


Рис. 44. Внутреннее строение *Thyasira flexuosa* (по Аллену)

вж — внутренняя полужабра; вжм — висцеральная масса; за — задний аддуктор; н — нога; нж — наружная полужабра; па — передний аддуктор; пк — прямая кишка; ртл — ротовая лопасть

Характерной особенностью тиазир, как и всех люцинид, является вытянутый в длину передний аддуктор и передний вводный ток. Передний аддуктор удлиннен, приближен к передне-вентральному краю раковины и параллелен краю мантии. Вследствие такого расположения аддуктора между внутренней лопастью края мантии и вентральной поверхностью аддуктора образуется канал, соединяющий конец своеобразной передней вводной трубки с мантийной полостью. Вентральная поверхность переднего аддуктора покрыта ресничками.

Передняя вводная трубка образуется ногой. Нога тонкая, цилиндрическая, червеобразная, утолщенная на конце и способная к сильному растяжению и к сильным и быстрым сокращениям. Она может вытягиваться в длину, в 10 раз превышающую длину раковины. В спокойном состоянии нога находится в мантийной полости и образует здесь несколько изгибов. Самый кончик ноги имеет своеобразное строение: на нем имеются продольные складки, которые позволяют этой части ноги расширяться, раздуваться. Несколько дальше складки расположены в поперечном направлении, и этот участок способен растягиваться в длину. Остальная часть ноги по всей длине имеет поперечно-складчатое строение, что и обуславливает сильное ее растяжение в длину. Помимо основной функции, движения, нога служит для образования передней вводной трубки.

Жабры тиазир в высшей степени дифференцированы. Каждый жаберный листок состоит из внутренней и наружной жаберной пластинок. Пластинки тонкие с многочисленными спайками между жаберными нитями. Наружные жаберные пластинки втрое меньше внутренних.

Кровеносная система построена по типу, сходному с остальными люцинидами.

Пищеварительная система специализирована для усвоения и переработки сравнительно крупных пищевых частиц. Короткий пищевод открывается в сравнительно крупный желудок в его передней части. В правой стенке желудка открываются два отверстия для средней кишки и вдается кристаллический стебелек. Кишка делает простую петлю в области висцерального мешка, проходит вверх и открывается анусом близ заднего аддуктора. Строение отдельных участков пищеварительного канала подробно рассматривается в работе Аллена (1958).

Ротовые лопасти тиазир, так же как и у всех люцинид, небольшие, треугольной формы. Количество гребней на лопастях равно семи. Ротовые лопасти и жабры тиазир несколько редуцированы, так же как и их сортирующая функция, что связано с характером пищи. В связи с обитанием в условиях, где содержание пищевого материала невелико, тщательная сортировка посту-

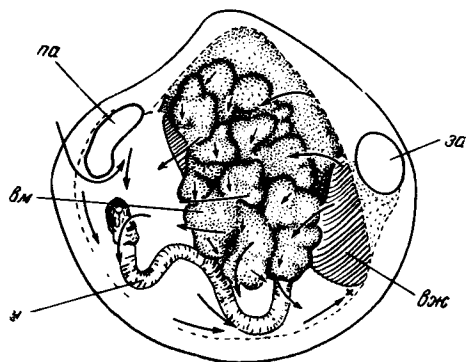


Рис. 45. Ресничные токи в мантийной полости *Thyasira flexuosa* (по Аллену)

вж — внутренняя полужабра; вжс — висцеральная масса; за — задний аддуктор; н — нога; па — передний аддуктор.

Большие стрелки указывают на направления токов на мантии, а маленькие — на висцеральном мешке

пающего в мантийную полость материала невыгодна. Благодаря упрощенному сортирующему механизму переднего аддуктора, ротовых лопастей и жабер тиазеры могут использовать всю пригодную пищу, поступающую в мантийную полость. Тиазеры могут потреблять и довольно крупные частички, непригодные в пищу других двустворок (рис. 45).

Органы выделения, почки представлены продолговатыми мешочками, которые расположены между перикардием и ретракторами ноги. Каждая почка имеет U-образную форму и открывается в перикардий и мантийную полость. Гонады расположены в боковых выемках висцерального мешка.

Образ жизни люцинид, к которым относятся и тиазеры, хорошо изучен Алленом (1953а, 1958). Тиазеры ведут зарывающийся образ жизни и зарываются на глубину, равную длине ноги, которая, как уже сказано, способна к значительному растяжению. Зарывание происходит сходно с люцинами.

Помимо функции движения, нога служит также для образования передней вводной трубки (рис. 37). Последняя образуется следующим образом. Нога выдвигается между створками в передней части и постепенно пробивает дорогу в обратном направлении, к поверхности субстрата, образуя вокруг себя трубку, обильно смазываемую слизью. Слизь выделяется кончиком ноги. При помощи ресничек, которые имеются вокруг кончика ноги, кольцо слизи с налипшими на нее частичками грунта продвигается книзу. Налегая друг на друга, такие кольца образуют стенку вводной трубки. Время от времени нога высовывается и прочищает трубку, предохраняя ее от засорения. Трубка открывается на грунте не вертикально, а проходит параллельно его поверхности на 2—3 см и только после этого выходит на поверхность.

Тиазеры относятся к типичным фильтраторам и питаются ор-

ганическим детритом, который содержится в воде, поступающей в фильтрующий жаберный аппарат моллюска. Помимо заднего вводного тока, тиазеры обладают еще передним вводным током, который является основным пищевым и дыхательным. Поступая из вводной трубки в мантийную полость, вода вместе с пищевыми частичками попадает в область действия ресничек аддуктора и примыкающего к нему участка мантии. Мелкие частички проходят через узкий ресничный тракт к центру аддуктора и оттуда в рот. Более крупные частицы проходят к краям аддуктора и попадают в основной выводный ток, идущий назад к основанию вводного отверстия, откуда выбрасываются псевдофекалии.

Тиазеры являются обитателями мягких песчано-илистых грунтов. *Th. flexuosa* указывается Дерюгиным (1928) с мелкочесчано-илистого дна псевдоабиссали Белого моря. В водах Англии этот вид встречается на песчано-илистых грунтах (Аллен, 1958), а в Кольском заливе он характерен для илистых и песчано-илистых грунтов (Дерюгин, 1915). Остроумов (1896) отмечает *Th. biplicata*, *Th. granulosa* и *Th. flexuosa* на илистых грунтах Мраморного моря, а *Th. biplicata* и *Th. flexuosa* на красноватом илистом дне с песком, галькой и ракушей. По Доллу (19016), *Th. tomeana*, *Th. magellanica* и *Th. flexuosa* также характерны для илистых грунтов.

Для рода характерен значительный батиметрический диапазон. *Th. excavata* указывается Доллом (19016) с глубины от 2 до 1500 м, *Th. magellanica* — с 350 м, *Th. tomeana* — с 18 м, а *Th. conia* — с 560 м. *Th. bisecta*, по Кипу (1935), глубоководная форма. *Th. flexuosa* встречается на глубинах 18—1849 м (Вальтер, 1893), по Аллену же (1958) — от 10 до 160 м, Остроумов указывает ее на глубинах 60—80 м. В Мраморном море Остроумов (1896) отмечает *Th. biplicata* с глубины 100 м, *Th. granulosa* — 1228—460 м, *Th. intermedia* — 100—250 м. Флеминг (1950) приводит для *Th. peroniana* глубины 4—100 м, *Th. resupina* — 200 м, а для *Th. otagoensis* от 30 до 100 м.

Распространение современных видов тиазир ограничено морями с нормальной соленостью. В Балтийском и Черном морях они не встречаются, хотя многочисленны в Белом, Баренцевом и Мраморном морях. Найдены тиазеры в прибосфорском участке Черного моря с соленостью до 25‰. Тиазеры известны также в Кольском заливе (Дерюгин, 1915), где наблюдаются незначительные колебания солености, вызываемые притоком пресных вод. *Th. flexuosa*, по данным Петерсена (1914), широко распространена в проливах Скагеррак и Каттегат, но исчезает по направлению к Зунду, где соленость несколько понижается.

Прямых данных об отношении тиазир к газовому режиму вод у нас нет. Однако, по Аллену (1958), многие представители люци-

вид, к которым относятся и тиазир, встречаются в черных песчаных илах с сильным запахом сероводорода. Аллен полагает, что наличие передней вводной трубки делает возможным существование этих моллюсков в таких условиях. Глубоководный образ жизни и приуроченность к мягким илистым грунтам также свидетельствуют о способности тиазир переносить плохую вентиляцию придонного слоя воды с некоторым дефицитом кислорода. О сравнительно большой эвриоксибионтности рода говорит и тот факт, что тиазир как в современных, так и в ископаемых сообществах весьма многочисленны на тех участках дна, где комплекс моллюсков обеднен и представлен формами, хорошо переносящими дефицит кислорода (*Leda*, *Nucula*, *Abra*). В качестве примера приведем комплекс песчано-илистого и илистого дна у побережья Дании, по Петерсену (1918). В состав первого комплекса входят виды моллюсков: *Abra nitida*, *Corbula gibba*, *Cyprina islandica*, *Thyasira flexuosa*, *Nucula tenuis*, *Aporrhais pes-pelecani*, *Turritella terebra*; в состав второго комплекса: *Abra nitida*, *Thyasira flexuosa*, *Leda pernula*, *Nucula sulcata*.

Тиазир в целом могут быть охарактеризованы как эвритермные моллюски, так как отдельные виды встречаются и в теплых водах южных широт (Средиземное, Адриатическое моря, побережье Мексики, Чили, Калифорнии) и в холодных бореальных и арктических морях (Баренцево, Белое, Северное, Карское). Большинство представителей рода, по-видимому, предпочитает холодные воды и в теплых морях живут на сравнительно больших глубинах. По Кипу (1935), в холодных водах от штата Орегон до Калифорнийского залива встречается вид *Th. excavata*. Судя по современному распространению *Th. flexuosa*, этот вид также предпочитает холодные воды.

Прямых данных о влиянии динамики вод у нас нет. Глубоководный образ жизни и приуроченность к мягким илистым грунтам позволяют предполагать, что эти моллюски предпочитают спокойные участки дна без сильных течений.

Для биоэкологической характеристики тиазир, помимо данных Петерсена, можно привести сведения Аллена (1958). Как отмечает этот исследователь, тиазир в двух местонахождениях были встречены в комплексе с *Nucula tenuis*, *Abra alba*, *Amphiuira filiformis*, *Melinna adriatica*, а в третьем местонахождении — с *Myrtea spinifera*, *Phacoides borealis*, *Dentalium rubescens*.

Тиазир известны, начиная с мелового периода до настоящего времени во всех частях света. В пределах СССР многочисленные виды встречаются в палеоцене Поволжья, в эоцене и олигоцене Кавказа, палеогене Дона, среднем миоцене Западной Украины, Крыма, Кавказа, Туркмении, кайнозой Дальнего Востока.

## НАДСЕМЕЙСТВО ERYCINACEA

### СЕМЕЙСТВО LEPTONIDAE GRAY, 1847

#### ПОДСЕМЕЙСТВО ERYCININAE DESHAYES, 1864

#### Род *Kellia* Turton, 1822

Тип рода — *Mya suborbicularis* Montagu, 1803.

*K. suborbicularis* отмечается на тихоокеанском побережье Европы и Северной Америки, где, по Кин (1937), этот вид встречается от 8 до 56° северной широты; вдоль берегов Калифорнии встречается другой вид — *K. laperousii* — от 3 до 60°. Вид *K. rubra* отмечается исключительно в южных широтах Атлантического океана.

Раковина неправильно округлой или овально-треугольной формы, очень хрупкая. Величина небольшая, варьирует от 8—6,5 до 11—10,5 мм. Левая створка несет большой кардинальный зуб, хорошо видимый зуб впереди связки и маленький задний зуб. Эти зубы входят в соответствующие ямки левой створки, которая имеет крупный задний зуб и маленький выступ, описанный Г. Джеффрисом (1863) то же как задний зуб. Боковые зубы значительно удалены от кардинальных. На внутренней поверхности створок хорошо видна цельная мантийная линия.

При жизни моллюска нога (*n*), мантийные края (*mk*), вводной сифон (*вс*) и выводной сифон (*вс*) выступают наружу из раковины. У *K. suborbicularis* внутренние края соединены не полностью, образуя три отверстия: переднее (вводное), большое, вентральное, для ноги и заднее (выводное). Впереди мантийные края образуют мускулистый вводной сифон, который способен вытягиваться в длину, два раза превышающую длину самой раковины. Задние края мантии образуют очень короткий выводной сифон (*вс*). Свободные края мантии (*mk*) имеют три складки. Внешняя — тонкая, прикрываемая периостракумом и содержащая большое количество желез. Средняя несет папиллы. Внутренняя же — наибольшая из них, содержит нерв, радиальные мантийные мускулы и продольный мантийный мускул (рис. 46, 47).

Характерной особенностью некоторых видов келлий, например *K. laperousii*, является то, что края ее мантии весьма значительно высовываются из раковины, причем передние края мантии образуют очень длинную трубку, играющую роль вводного сифона, а задние — образуют короткий выводной сифон (рис. 48).

Строение жабр подробно изучено и описано Райдвудом (1903), Аткинсом (1937), Лейборном (1940). У *K. suborbicularis* имеются

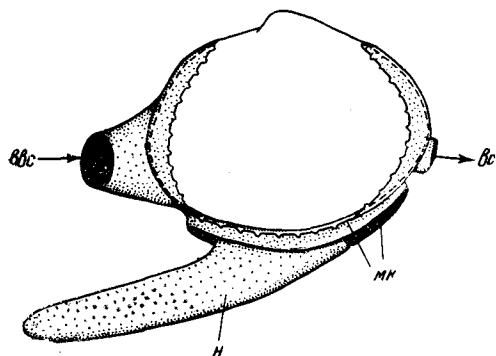


Рис. 46. *Kellia suborbicularis* (по Олдфилду)  
вс — вводной сифон; вс — вы-  
водной сифон; мм — мантийный  
край; н — нога

внутренние и внешние жаберные листки, из которых внешние значительно меньше внутренних и в противоположность последним не имеют пищевой бороздки вдоль вентрального края. Позади ноги жаберные листочки левой и правой сторон соединяются между собой и затем с краями мантии. В противоположность большинству других двустворчатых, у келлии токи воды поступают в мантийную полость спереди и выходят сзади. Лейборн (1939) объясняет это тем, что жабры действуют как фильтры проходящих через них токов воды. Эта механическая деятельность жабер, возможно, компенсирует малую их величину. Так как жабры малы и внешние листки их сильно редуцированы, создаются более слабые токи, чем у других форм.

Нога большая, сжатая впереди, имеет плоскую ползательную поверхность, что говорит о способности животного активно передвигаться. Животное движется по поверхности субстрата, целиком приподымая тело и, опираясь ногой, переносит его вперед. Лейборн (1940) подробно описал строение ноги и характер движения *K. suborbicularis*. Биссус у келлий развит слабо.

Размножение келлий происходит весной, летом, осенью и очень редко — зимой. Однер (1914) отмечал половозрелых самок в апреле, но молоди в жаберных листочках обнаружено еще не было. Она впервые была отмечена в бентосе в мае. Величина одной особи около 0,33 мм. Лебур (1938а) дает очень подробное описание процесса развития животного, начиная от момента выхода из яйца до превращения во взрослого моллюска. Через 6 месяцев животное достигает длины 3,25 мм. Половозрелой келлия становится в возрасте одного года. Эмбрионы развиваются на жабрах самок от мая до августа.

*K. suborbicularis* хорошо приспособлена к передвижению по твердому субстрату, но у нее отмечается наличие биссусных нитей, что указывает на склонность к прикрепленному образу

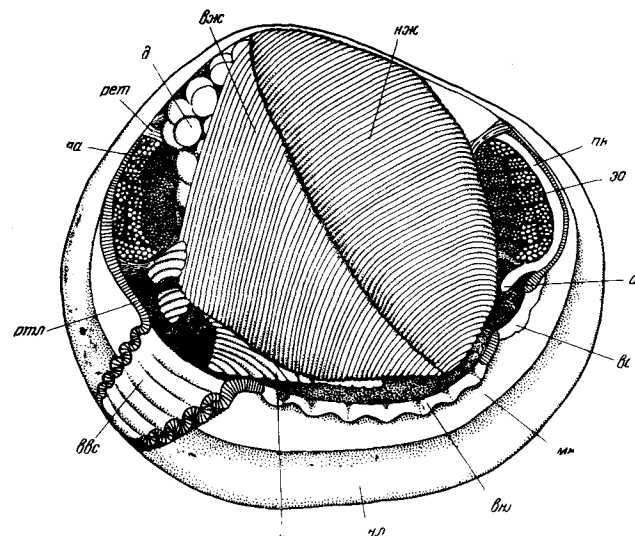


Рис. 47. Внутреннее строение *Kellia suborbicularis* (по Олдфилду)

а — анус; вс — вводной сифон; вж — внутренняя жабра; внл — внутренняя лопасть мантии; вс — выводной сифон; д — дивертикула; за — задний аддуктор; мм — мантийный край; н — нога; нж — наружная жабра; нл — наружная лопасть мантии; рет — ретрактор; ртл — ротовые лопасти; па — передний аддуктор; пак — прямая кишка

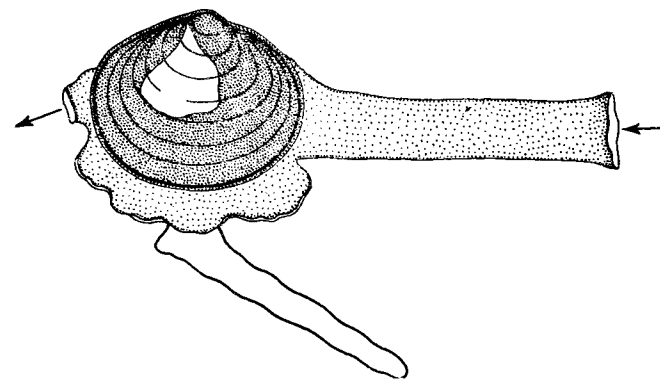


Рис. 48. *Kellia laperousii* (по Янгу)

Правая сторона.  
Видны края мантии, передний и задний сифоны, узкая нога

жизни. Другой вид *K. laperousii* чаще всего встречается в пустых норках сверлильщиков и раковинах моллюсков. Особи этого вида чаще всего бывают прикреплены четырьмя биссусными нитями, а в свободном состоянии передвигаются при помощи длинной узкой ноги (Янг, 1952). Длинный сифон обеспечивает моллюску, находящемуся в глубоких норках и трещинах, приток необходимого пищевого материала.

*K. suborbicularis* встречается свободноползающей или прикрепленной биссусными нитями к твердым предметам в сублиторальной зоне. *K. laperousii*, как правило, прикреплена биссусными нитями и занимает норки сверлильщиков или другие углубления. Мадсен (1949) отмечает диапазон глубин для *K. suborbicularis* от 0 до 1430 м, а для *K. laperousii* — от 0 до 1700 м.

Винкворт (1932) отмечает следующее сообщество моллюсков у берегов Англии: *Arca tetragona*, *A. lactea*, *Anomia ephippium*, *Kellia suborbicularis*, *Lasaea rubra*, *Cyprina islandica*, *Tellina tenuis*, *T. squalida*, *Moerella donacina*, *Arcopagia balaustina*, *Macoma baltica*, *Abra alba*, *Gari fervensis* и др.

Род *Kellia* сравнительно редко встречается в ископаемом состоянии. Отмечаются келлии из эоцена—голоцена Европы, Америки. В СССР известны из среднего миоцена Западной Украины, третичных отложений Дальнего Востока.

## НАДСЕМЕЙСТВО CHAMACEA

### СЕМЕЙСТВО CHAMIDAE LAMARCK, 1809

#### Род *Chama* Linné, 1758

Тип рода — *Chama gryphoides* Linné, 1758. Средиземное море.

Распространение современных *Chama* указывает на то, что они большей частью приурочены к теплым водам, в особенности к областям распространения коралловых рифов. Северной границей распространения Chamidae на европейском побережье Атлантики являются берега Франции, откуда Дотцанбер (1910) описал *Ch. nicollini*. Другая обширная область распространения этого рода — побережье Америки: чаще всего виды: *Ch. sinuosa* и *Chama (Pseudochama) radians*. Грант и др. (1931) указывают также следующие виды, известные с берегов Америки: *Ch. pellucida*, *Ch. frondosa*, *Ch. buddiana*. В восточной Атлантике границей распространения *Chama* является район мыса Гатеррас (Долл, 1889). К югу представители этого рода распространяются до Бразилии. На западном побережье Америки *Ch. pellucida* встречается от Сан-Франциско до островов Фернандес (Долл, 1909). У азиатских берегов Тихого океана представители рода *Chama* встречаются у берегов Японии. Представители рода *Chama* отмечаются также в Индийском океане: *Ch. lazarus*, *Ch. reflexa*, *Ch. spinosa* и др. (Антони, 1905). У юго-западного побережья Африки известно несколько видов *Chama* (Томлин, Шеклфорд, 1914; Барч, 1915); у Мадагаскара (Деге, 1863), в Западной Австралии отмечена *Ch. spinosa* (Хедли, 1916).

Раковины округленные или неправильной округленно-треугольной формы, неравностворчатые и неравносторонние, с выдающимися макушками. Прикрепляются то левой (нормальные раковины), то правой (обращенные раковины) створкой. Свободные створки более выпуклы. Прикрепленные — плоские или изогнутые, соответственно поверхности прикрепления. Связка наружная, помещающаяся в глубокой бороздке. Расположение и характер зубов меняется в зависимости от характера прикрепления. Имеется по два кардинальных зуба и по одному заднему боковому в каждой створке.

Наружная поверхность несет концентрические, пластинчатые, фестончатые, шиповатые или волнистые ребра. В широких промежутках бывают радиальные или косые складки.

Анатомическое строение *Chama* изучено Однером (1919).

Мантия *Ch. reflexa*, как и у других видов, несколько утолще-



на в области макушки, особенно в той части, где она выдается, а к краям мантийные лопасти утончаются. У нижнего края раковины края мантии соединены и остается лишь щель для ноги. Сифоны очень короткие и имеют лишь один венчик щупалец по краю. Два сифональных отверстия вместе занимают почти половину длины нижнего края. Сифональная складка выступает перед вводной апертурой. Аддукторы почти равны по длине, но иногда передний несколько больше заднего. У *Ch. gryphoides* аддукторы тоже равной величины, но у некоторых экземпляров задний шире переднего. Пальпы *Ch. reflexa*, так же как и у *Ch. gryphoides*, имеют удлинненную форму. Нога у *Chama* короткая, сплюснутая и широкая. Длина ее не более чем в два раза превышает ширину. Но у некоторых видов, например *Ch. sanda*, нога узкая, ланцетовидная, несколько расширяющаяся к основанию. У *Ch. reflexa* правая пара жабер несколько шире и крупнее левой, и обе пары покрывают почти все тело, кроме передней части, где помещаются пальпы (ротовые лопасти). У некоторых видов задние окончания жабер соприкасаются с краями сифональных складок, образуя закрытую анальную камеру. У других видов края жабер свободно слущены и не соприкасаются с сифональными складками. Подробное описание пищеварительной, кровеносной и нервной систем и прекрасные изображения на таблицах имеются в работе Однера (1919), который рассматривает несколько видов. Подробное описание строения жабер хамид имеется в работах Райдвуда (1903), Антони (1905), Грие (1913). Кровеносная система изучена и описана также Менегью (1890). Строение кровеносной и нервной систем подробно описаны также Грие (1913).

Все представители рода *Chama* ведут прикрепленный образ жизни. Антони (1905) обратил внимание на два различных способа прикрепления — либо только передней частью раковины, как у *Ch. rüppelli* и *Ch. iostoma*, либо всей поверхностью створки, как, например, у *Ch. brassica*. В первом случае контур створок имеет удлиненную форму, и угол, составленный передней и задней сторонами раковины, сильно заострен. Во втором случае контур створок закругленный. Раковина принимает ту или иную форму в зависимости от поверхности предмета, к которой она прикрепляется. Изменяется не только форма раковины, но и скульптура наружной поверхности. Это наблюдалось на примере *Ch. spinosa*: в том случае, когда она прикрепляется к неизменяющемуся субстрату — камням, скалам, скульптура наружной поверхности представлена густо посаженными иглами на верхней и более редкими иглами на нижней створке. Если *Ch. spinosa* прикрепляется к кораллам, раковинам и вообще к живым организмам, меняющим свою форму в процессе роста, такая игольчатая скульптура характерна только для юных особей. Взрослые прикреплены всей

поверхностью нижней створки, а верхняя створка постепенно покрывается толстой известковой коркой. Подобные явления наблюдались на материале с островов Мадагаскар и Таматаве в Индийском океане. Таким образом, один и тот же вид имеет тот или иной облик в зависимости от места и способа прикрепления, а также от характера наружной поверхности предмета, к которому он прикрепляется. Это было причиной того, что Клессин (1889) описал массивные разновидности *Ch. spinosa* под названием *Ch. pernula* и *Ch. granulata*, тогда как тонкостенные описаны им же под названием *Ch. fragum*. По Однеру (1919), внешние условия вызывают изменение скульптуры поверхности и формы раковины, что, естественно, влечет за собою значительные изменения в строении и положении внутренних органов животного.

Многими авторами был прослежен процесс роста и постепенного изменения строения животного. На основании этих наблюдений были сделаны попытки установить филогенез этой весьма своеобразной группы. Эмбриональная раковина равностворчатая, с сильно загнутой вперед макушкой с редкими радиальными ребрами, между которыми наблюдаются тонкие концентрические линии. Форма эмбриональной раковины заставляет Бёма (1891) предполагать, что предками *Chama* были равностворчатые моллюски. Фишер (1887) полагает, что этими предками могли быть *Venerupis* и *Astarte* (Однер, 1919) или *Cardita* (Долл, 1895). Эмбриональная раковина, по Фишеру (1887), резко выделяется на взрослой раковине своей равностворчатостью, узкими концентрическими ребрами, формой, похожей на раковину *Venerupis*, и окраской, отличающейся от общего тона раковины.

Остроумов (1896) отмечает присутствие *Ch. gryphoides* в Мраморном море, на глубине от 6 до 30 м среди литотамниевых водорослей на песчаном грунте. Греффэ (1903) говорит о наличии этого же вида на прибрежных камнях и скалах, а Ватова (1948 — 1949) — на скалистом грунте до глубины 32 м. Бюкуа и др. (1882 — 1889) отмечают эту же форму на южном побережье Франции на глубинах от 2 до 13 м. У берегов Калифорнии Фичем (1953) указывается несколько видов. *Ch. pellucida* встречается на открытом берегу, где она прикрепляется к скалам, камням и крупным раковинам устриц. По Кин (1958), *Ch. buddensis* встречается от берегов Калифорнии до Панамы; чаще всего она оказывается прикрепленной к старым раковинам *Pinna* и *Atrina*. *Ch. echinata* и *Ch. coralloides* прикрепляются к скалам и обитают в мелководье. *Ch. frondosa* и *Ch. parasitica* найдены на глубинах до 9 м, а *Ch. sordida* и *Ch. digueti* — 15 м. У западных берегов Флориды найдены *Ch. congregata* и *Ch. macrophilla* на глубине нескольких метров. Обычно они прикреплены к раковинам *Pinna rigida*, *P. notabilis*, *Arca zebra*, чаще всего к раковинам пинн. В Триестской бухте (Среди-

земное море) Штармюлером (1955) отмечена *Ch. gryphoides*, форма, прочно прикрепляющаяся к твердому, порой скалистому грунту, на небольших глубинах. По Бюкенену (1958), *Ch. gryphoides* у берегов Ганы встречается на глубинах не более 1—2 м, на скалистых берегах, где она постоянно находится под действием прибоя. Глубина обитания хам колеблется в пределах от 2 до 32 м, на плотных грунтах. По Штармюлеру (1955), у берегов Триеста *Ch. gryphoides* большей частью встречается среди баянусов. Реже она попадает на литорали среди водорослей, которыми обрастает скалистый грунт. Сообщество, отмеченное Бюкененом (1958), представлено следующими видами: *Chama gryphoides*, *Mytilus perna*, *Spondylus senegalensis*, *Pholas campechiensis*. По Остроумову (1896), в Мраморном море *Ch. gryphoides* была встречена в следующем сообществе: *Chlamys glaber*, *Pecten varius*, *Pinna nobilis*, *Mytilus galloprovincialis*, *Modiolus barbatus*, *Arcopsis lactea*, *Glycymeris pilosus*, *Venus (Chione) gallina*, *V. ovata* и др. Из брюхоногих — *Cerithium reticulatum*, *Vermetus granulatus*, *Rissoa splendida*, *Calyptraea chinensis*, *Fissurella gibberula* и др.

Ископаемые представители рода *Chama* встречаются от мела до голоцена. На Юге СССР они известны из эоцена и среднего миоцена Украины, Кавказа, Мангышлака.

## НАДСЕМЕЙСТВО CARDIACEA

СЕМЕЙСТВО CARDIIDAE LAMARCK, 1819

ПОДСЕМЕЙСТВО CARDINAE LAMARCK, 1819

Род *Cardium* Linné, 1758

Тип рода — *C. costatum* Linné, 1758. Западное побережье Африки.

Это — большой и широко распространенный род, который включает несколько сот современных видов, встречающихся во всех морях. *C. edule* — один из наиболее широко известных видов, встречающихся во всех морях, омывающих Европу. Для побережья Англии характерны также *C. echinatum*, *C. fasciatum*, *C. nodosum* (Джонстон, 1899). *C. ciliatum* встречается в северной части Атлантического океана, в Белом, Баренцевом, Беринговом, Чукотском, Японском и Охотском морях (Дерюгин, 1915; Скарлато, 1960).

Из Кольского залива Дерюгин (1915) отмечает *C. elegantum*, *C. fasciatum*. В Средиземном море, по Вальтеру (1893), встречаются *C. paucicostatum*, *C. papillosum*, *C. erinaceum*, *C. oblongum*, *C. fasciatum*; в Черном — *C. edule lamarchi*, *C. paucicostatum*, *C. exiguum*, *C. simile*. *C. corbis* встречается в дальневосточных морях СССР, а также у берегов Калифорнии, Командорских островов и Японии (Мак-Лин, 1931; Скарлато, 1960). *C. californiense* — в Японском, Охотском, Беринговом, Чукотском морях (Разин, 1934; Скарлато, 1960). *C. costatum* — на западном побережье Африки.

Раковины от средней до крупной величины, сердцевидной формы, равностворчатые, более или менее неравносторонние, вздутые, слабо зияющие сзади. Макушки почти центральные, слегка наклоненные вперед. Наружная поверхность обычно с четко выраженными радиальными ребрами, реже сглаженными. Замочная площадка необособленная, узкая. В левой створке имеется два неравных по величине и форме кардинальных зуба, имеющих характер шиповидных или клиновидных выступов, и по одному латеральному зубу с каждой стороны. В правой створке также два кардинальных, более сближенных зуба, соединенных основаниями, два пластинчатых передних латеральных зуба и один валикообразный задний латеральный зуб. Связка наружная, расположенная позади макушек. На внутренней поверхности створок негativamente отражается радиальная скульптура. Мантийная линия без синуса. Отпечатки аддукторов почти равные, округлые.

У верхнего края отпечатка заднего аддуктора имеется маленький овальный отпечаток заднего ретрактора ноги. Над отпечатком переднего аддуктора дорзально расположены отпечатки переднего ретрактора и протрактора ноги.

Нога длинная, цилиндрическая, закругленная на конце и несколько согнутая в средней части (рис. 49). Биссусная железа рудиментарная. Однако, как отмечают исследователи (Джонстон, 1899; Петерсен, 1958а, 1958б), у молодых особей некоторых видов (*C. aculeatum*, *C. edule lamarchii*) биссусный аппарат все же функционирует. Особи *C. edule lamarchii* часто находят прикрепленными биссусом к растениям. По достижении длины 4—8 см *C. edule lamarchii* начинает строить раковину с узкими бороздами и острыми ребрами с чешуйками. Это изменение в структуре Петерсен (1958а) связывает с изменением местообитания, а именно переходом с растений на дно.

Мантия открытая. Края ее срастаются друг с другом лишь в двух местах. Одна из перемычек образует перегородку между выводным и вводным сифонами, а вторая — нижнюю стенку вводного сифона. Сифоны широкие и короткие. У взрослого *C. edule* в выдвинутом состоянии они имеют длину не более 1 см (Джонстон, 1899). Выводной сифон несколько короче вводного. Оба сифона окружены венчиком подвижных и очень чувствительных щупалец. Стенки выводного сифона в верхушечной части очень тонкие и способны к сильным сокращениям. Вследствие этого отверстие выводного сифона обычно закрыто. Время от времени коническая верхушка сифона расслабляется, открывается, и из него выбрасывается вода с фекальными частицами. Отверстие вводного сифона открыто постоянно, а его свободные края усажены многочисленными, очень нежными щупальцами.

Жабры крупные, они тянутся от примакушечной области косо назад к основаниям сифонов, точнее, к перегородке между ними. Пластинки наружных жаберных лепестков правой и левой жабер срастаются друг с другом и образуют перегородку в мантийной полости, которая поэтому делится на два отдела: верхний и нижний. Через вводной сифон ток воды проходит в нижнюю, большую часть мантийной полости, омывает жабры, затем проходит в верхнюю часть и через выводной сифон выходит наружу.

Сердце помещается в перикардии и состоит из одного желудочка и двух предсердий. Задняя кишка проходит сквозь сердце в области желудочка.

Рот представляет широкую щель, расположенную между передним аддуктором и передней стенкой тела, и окружен верхней и нижней губами, переходящими в ротовые лопасти. Последние имеют треугольную форму. Поверхность ротовых лопастей покрыта гребнями и бороздами с ресничками. Функция ротовых лопастей

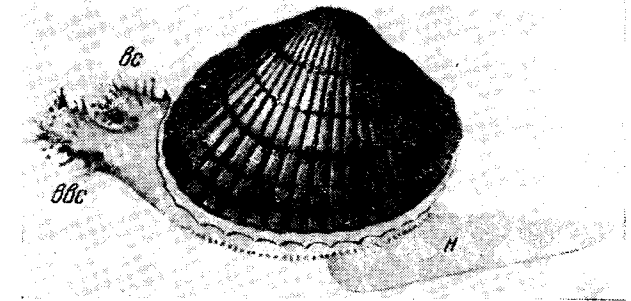


Рис. 49. *Cardium edule* с выдвинутой ногой и сифонами (по Мейеру и Мебиусу)

всв — вводной сифон; вс — выводной сифон; н — нога

состоит в сортировке и доставке ко рту пищевых частиц, отфильтрованных жабрами. Здесь происходит окончательный отбор частиц по размерам: более крупные выводятся наружу через выводной сифон, а остальная пищевая масса попадает в короткий пищевод, который, расширяясь, переходит в желудок. В желудок открываются протоки пищеварительной железы. Кишка представляет собой тонкую трубочку, которая состоит из прямого, спирального и свернутого в кольцо участков. Органы выделения представлены непарным мешочком, расположенным между задним аддуктором и перикардием. Мешочек, по Догелю и Зенкевичу (1940), образовался в результате слияния парных нефридиев, о чем свидетельствует наличие на нем парных отверстий. Органы чувств кардиумов представлены чувствительными эпителиальными клетками, которые рассеяны по поверхности всего тела. Особенно многочисленны эти клетки по краям мантии и на сифонах. На концах сифональных щупалец имеются примитивные глазки и пара статоцистов. Глаза способны реагировать на различную интенсивность света (Джонстон, 1899).

Половая система состоит из парных гонад, имеющих форму разветвленной трубки. Выводное отверстие половых протоков открывается у заднего ретрактора ноги. *C. edule* — раздельнополый моллюск. Другие виды, например *C. serratum*, *C. corbis*, являются гермафродитными (Уилбер, Янг, 1964). В течение весны и ранним летом гонады кардиумов бывают почти заполнены яйцами или сперматозоидами. Половые продукты выбрасываются в окружающую воду от зимних месяцев до июля или августа. Оплодотворение и развитие происходят в большинстве случаев во внешней среде, в воде. Из яиц развивается типичный велигер, который пос-

ле непродолжительного периода свободного плавания оседает на дно. Стадия свободноплавающей личинки продолжается от 3 недель до месяца (Ортон, 1926). Молодая сердцевидка, только что осевшая на дно, имеет длину не более 1 мм.

Важные данные о темпах роста сердцевидок приводятся в работе Крегера (1940). Согласно данным этого автора, с момента оседания молоди *C. edule* на дно (в июне-июле) до зимы в водах Южной Англии и Голландии раковины могут достигать довольно крупных размеров, более 20 мм. Это говорит о большой интенсивности роста в начальный период развития кардиид. В дальнейшем темпы роста несколько снижаются. В зимнее время рост кардиид очень незначителен. Весной в конце марта или начале апреля вновь начинается интенсивный рост. Часть, выросшая зимой, образует узкую полоску, так называемое зимнее кольцо, весной же образуется более широкая вновь выросшая кайма раковины. Таким образом, ежегодно на раковине многих кардиид образуются узкое «зимнее кольцо» и более широкая «летняя кайма». Благодаря этому по раковине можно определить возраст кардиид. Однако остановки роста и образование колец могут быть вызваны не только низкими зимними температурами, но и другими причинами. «Годичные кольца» меньше выражены или вовсе отсутствуют у более глубоководных форм и видов из теплых субтропических и тропических вод с относительно постоянными температурами. Образование колец на раковине, вызванное перерывами роста, может быть обусловлено и другими причинами: чрезмерно высокой плотностью популяций, резким понижением солености, воздействием штормовой погоды, нападением хищников, очень продолжительным отливом и др. (Ортон, 1926; Кол, 1956; Фогель, 1959).

В связи с вопросом о кольцах остановки роста у кардиид следует отметить статью Крейда и Халлама (1963). Эти авторы предлагают для определения возраста современных кардиид графический метод, который может быть использован и в палеоэкологии для выяснения возраста и темпов роста ископаемых форм.

Продолжительность жизни некоторых видов кардиид указывается Комфортом (1957). По данным этого автора, *C. corbis* живет более 16 лет, а *C. edule* — около 14 лет.

Представители рода являются типичными фильтраторами. Через вводной сифон вода вместе с мелкими пищевыми частичками проходит к жабрам, фильтруется и выходит наружу через выводной сифон. Пищу моллюска составляет животный и растительный детрит, фораминиферы, диатомеи и другие частички, находящиеся в виде суспензии в воде (Джонстон, 1899; Янг, 1949).

Кардииды относятся к числу довольно активных двустворок. Они ведут зарывающийся образ жизни, но зарываются обычно неглубоко и способны передвигаться как в субстрате, так и на нем.

На поверхности осадков моллюск передвигается очень своеобразно. Кончиком ноги он вдавливаясь в песок, отталкивается и перекатывается. Если же толчок был достаточно сильным, то кардиум может совершать прыжки над грунтом на расстояние 15—20 см (Янг, 1949; Уилбер, Янг, 1964).

Наиболее плотные популяции кардиумов бывают приурочены к участкам с чистым песком. Например, на побережье Южного Уэльса в одном местонахождении с песчаным дном при тщательном подсчете оказалось на 1 м<sup>2</sup> 310 особей *C. edule* (Янг, 1949). Часты кардиумы также на илисто-песчаных грунтах, а иногда хорошо развиваются в эстуариях с глинистым дном. *C. californiense* встречается в дальневосточных морях СССР и на западном побережье Америки на самых разнообразных грунтах: илистом, песчаном, галечном, каменистом, гравийном и битой ракуше. *C. ciliatum* селится на илистых и илисто-песчаных грунтах с примесью гальки и камней; изредка встречается на песчаном дне (Скарлато, 1960). *C. corbis*, по данным Мак-Лина (1931), встречается у берегов с мягким песчаным дном. В местах с гравийным и каменистым грунтом *C. corbis* обитает в участках с более однородным грунтом. В Черном море кардиумы являются характерными формами биоценозов песка и ракушечника, но встречаются и на илистом дне, как, например, *C. simile*, *C. paucicostatum* (Зернов, 1913).

Большинство представителей рода имеет сравнительно небольшой батиметрический диапазон, который ограничивается литоральной и сублиторальной зонами, глубинами до 100—300 м. Но имеются виды, проникающие и на значительные глубины. Например, *C. edule* встречается от прибойной зоны до глубины в 1500 м (Джонстон, 1899). *C. californiense* отмечается на глубинах от 2 до 7 м; *C. ciliatum* — от 30 до 180 м. *C. corbis* живет в пределах нижнего горизонта литорали, иногда несколько глубже, до 2—5 м (Скарлато, 1960). *C. simile* встречается на глубине от 13 до 110 м (Милашевич, 1916) и относится к числу черноморских относительно глубоководных видов. В целом, поселения кардиумов лучше всего развиваются в средней части и низах литорали, где имеются наиболее богатые пищевые ресурсы (Янг, 1949).

Кардииды отличаются значительной эвригалинностью и переносят как значительное опреснение, так и осолонение. Типичным примером такой эвригалинной формы является *C. edule* с обширным ареалом распространения. Он встречается как в сильно опресненных, так и осолоненных заливах и лиманах, в водах соленостью от 5 до 45‰ (Карпевич, 1953; Уилбер и Янг, 1964). К эвригалинным видам принадлежат также черноморские *C. exiguum*, *C. paucicostatum*, *C. simile* и др. Относительно *C. edule lamarckii* Петерсен (19586) отмечает, что этот вид выносит соле-

ность ниже 20‰. По данным того же автора, *C. exiguum* встречается в водах с соленостью около 7—14‰. По Джонстону (1899), популяции многих видов кардий процветают близ устьев рек, и для них весьма благоприятно некоторое понижение солености. Однако большинство современных видов встречается в местах, далеко отстоящих от влияния опресняющих факторов. Примерами более стеногалинных кардий являются представители подрода *Acanthocardia*, *C. aculeatum* и *C. echinatum*, распространение которых ограничено морями с нормальной соленостью (Мерклин, 1950).

Кардииды живут в хорошо вентилируемой воде, обогащенной кислородом, и плохо переносят условия застойных вод. Как показали опыты Никитина и Турпаевой (1956), *C. paucicostatum* совершенно не переносит анаэробных условий и при наличии в опытных сосудах ограниченного количества кислорода (0,02—0,04 мг/л) быстро погибает. С другой стороны, в опытах Якубовой и Мальм (1930) *C. edule lamarckii* из биоценоза ракушечника Черного моря выжил при отсутствии кислорода и наличии в опытных сосудах 5,6 см<sup>3</sup>/л сероводорода в течение 5 суток. Интересно, что тот же вид из биоценоза черного ила Каркинитского залива выжил при отсутствии кислорода всего одни сутки, а при наличии 6,1 см<sup>3</sup>/л сероводорода — 4 суток. Таким образом, некоторые представители рода *Cardium* способны переносить кратковременный дефицит кислорода. Но большинство видов предпочитает воды, хорошо аэрируемые. Об этом говорит приуроченность наиболее плотных поселений кардиумов к мелководью, песчаным грунтам, обычно хорошо вентилируемым и богатым кислородом.

Подавляющее большинство видов *Cardium* встречается в южных широтах. Однако многие виды живут в арктических водах. Арктической формой является *C. californiense* (Скарлато, 1960). По данным Скарлато (1960), *C. ciliatum* отмечается в водах с температурой от 3,7 до 1,4°, но встречается и при более высокой температуре. Большой эвритермностью отличается *C. edule*, который встречается в северных морях с довольно низкими годовыми температурами, и в таких южных морях, как Средиземное, Черное, Каспийское, Аральское. Интересные данные приводят Зацепин и Филатова (1945) о проникновении и распространении некоторых тепловодных кардий, как *C. elegantulum*, *C. echinatum*, *C. fascistum* в Баренцевом море. В процессе расселения этих видов огромная роль принадлежит теплому Нордкапскому течению. Благодаря Руппиновской ветви этого течения тепловодные сердцевидки и другие бореальные виды доходят до берегов Мурман (Зацепин, Филатова, 1945). Отдельные виды кардий довольно чувствительны к резким изменениям температуры среды. Так, на побережье Дании после двухмесячных морозов численность популяции такого эврибионтного вида, как *C. edule*, сократилась

на 80% (Мур, 1958). Массовая гибель того же вида отмечается Ортоном (1934) в результате слишком теплого лета. Кратковременное повышение температуры до 26—27° вызвало массовую гибель *C. paucicostatum* и в опытах Никитина и Турпаевой (1956). Для *C. pinnulatum* Мур (1958) указывает довольно высокий летальный предел — 33,2°. Влияние температурных колебаний отражается на морфологии раковин кардий в виде «годовых колец». Таким образом, род *Cardium* в целом может быть охарактеризован как эвритермный.

Большую роль в жизни кардий играет динамика вод. Течения, приливы и отливы способствуют приносу пищевых частиц, перемешиванию водных масс и насыщению воды кислородом, что благоприятствует расцвету поселений. По данным Янга (1949), популяции сердцевидок лучше всего развиваются в средней части и в низах литорали, где часто чередуются прилив и отлив. Большую роль играют течения и для распространения популяций сердцевидок. Крегер (1940) отмечает, что активное передвижение следует исключить из числа факторов распределения взрослых кардий. Следовательно, эти моллюски в основном распространяются в личиночной стадии посредством течений.

Кардииды широко распространены почти во всех морях и входят в состав многих биоценозов. Особенно характерны эти моллюски для биоценозов прибрежных песков, например в Черном, Азовском и др. морях (Зернов, 1913; Бекман, 1940). В Кольском заливе (Дерюгин, 1915) кардииды представлены в фации гальки и щебня, песка и песчанистого ила на литорали.

Основными врагами сердцевидок являются рыбы и птицы. Кардиумы являются основной пищей для многих рыб, в особенности камбаловых и тресковых (Джонстон, 1899; Коробков, 1950). Поедаются кардиумы также птицами, морскими звездами и голотуриями. По Джонстону (1899), поселения кардиумов страдают также от хищных брюхоногих моллюсков, например волнистого рожка.

В геологической истории кардииды известны с триаса. Встречаются в верхнем меле Кавказа и Средней Азии, в кайнозойе Юга СССР, Средней Азии и Дальнего Востока.

#### Род *Didacna* Eichwald, 1838

Тип рода — *Cardium trigonoides* Pallas, 1771, Каспийское море.

Современные виды этого рода распространены в Каспийском море. Борча (1926) указывает нахождение пустых раковин *Didacna crassa* на берегу оз. Ялпуг, на пляже перед устьем р. Дуная (черноморское побережье Румынии).

Раковина от треугольной и округло-треугольной до овальной формы. Узкое заднее поле часто отделено отчетливым килем, спускающимся к заднему нижнему углу раковины; у одних видов киль бывает высоким и острым, у других представлен радиальным перегибом. Раковина слегка неравносторонняя. Поверхность раковины покрыта плоскими или слабо выпуклыми ребрами; межреберные промежутки равны ширине ребер или уже их. Замок состоит только из кардинальных зубов, латеральных нет, иногда сохраняются лишь рудименты их. В каждой створке имеется по два кардинальных зуба, иногда один из них редуцирован. Мантийного синуса нет (Жадин, 1952) (рис. 50, 51).

Анатомическое строение дидакны, так же как и адакны и монодакны, сходно со строением кардиума. Фест (1875) дает краткие сведения об анатомии *Didacna trigonoides*. Жабры сзади приросшие к спине. Ротовые лопасти треугольные, значительно шире, чем у адакны, нога угловато изогнутая, с тупой округлой пяткой. Жадин (1952) находит, что у рода *Didacna* сифонов нет, мантия сростается сзади, образуя лишь щели, опушенные мелкими щупиками.

По Романовой (1963), каспийские дидакны обладают короткими неподвижными сифонами, которые при зарывании моллюска в грунт всегда направлены вверх (рис. 52, 53).

Фест (1876) отмечал, что моллюски *Did. trigonoides* и *Did. crassa* клинообразно зарываются в грунт, причем задняя, выпрямленная и укороченная часть, слегка возвышается над грунтом. Романова (1963) указывает, что вид *Did. trigonoides* ведет малоподвижный образ жизни, и взрослые особи обычно зарываются на глубину, равную примерно половине величины раковины. Молодые особи могут целиком закапываться, выставляя на поверхность грунта небольшую часть раковины и сифоны, которые всегда направлены вверх (рис. 54, 55, 56).



Рис. 50. *Didacna trigonoides* (по Фесту)

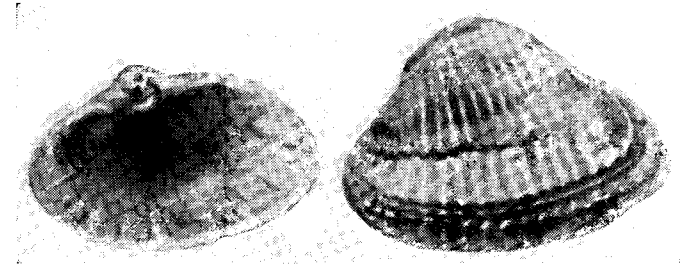


Рис. 51. *Didacna crassa* (берег Черного моря выше устья р. Сент Джордис, Румыния) (по Борча)

Представители рода относятся к группе фильтраторов. Опыты Романовой (1963) показали, что *Did. trigonoides* принимает пищу в виде взвешенных в воде частичек. Через 1 час с момента начала опыта у всех вскрытых экземпляров в переднем отделе кишечника присутствовали водоросли. Когда корм был положен на грунт, водоросли в кишечнике совсем отсутствовали. Животное может поглощать более крупные частицы, чем монодакна и адакна. Кроме того, крупные особи могут захватывать личинки моллюсков (Карпевич, 1953).

Дидакны живут на самых разнообразных грунтах: песке, битой ракушке, смешанных твердых грунтах, преимущественно в мелководной прибрежной зоне. В Южном Каспии *Did. crassa* и *Did. trigonoides* живут на глубине до 30—35 м. По Остроумову (1905), дидакна встречается в приустьевой полосе р. Волги на глубине от 5 до 25 м. Логвиненко и Старобогатов (1962) указывают, что *Did. trigonoides* и *Did. barbot-de-marnyi* встречаются в мелководной части Каспия на глубине 0—25 м, *Did. protracta* — в средней зоне на глубине 25—70 м и глубинной зоне ниже 70 м.

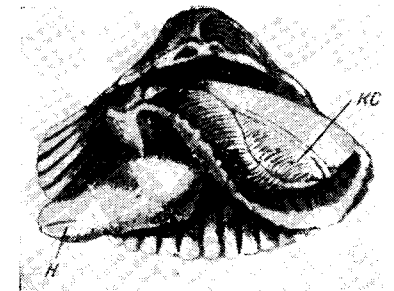


Рис. 52. *Didacna trigonoides* (по Фесту)

н — нога; жс — жабры

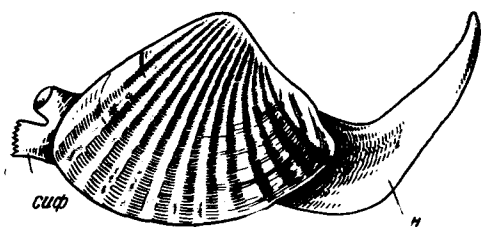


Рис. 53. *Didacna trigonoides*  
(по Романовой)

н — нога; сиф — сифоны

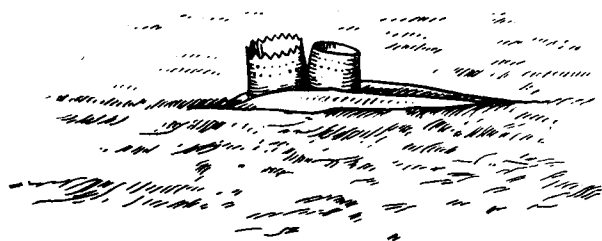


Рис. 54. Положе-  
ние *Didacna tri-*  
*gonoides* в грунте  
(по Романовой)

По Жадину (1952), *Did. trigonoides* выносит сезонное понижение солёности, а также выдерживает сильное опреснение. По Каршевич (1946), солевой диапазон, в котором возможно существование этого вида, сравнительно узок: оптимальная зона от 7 до 12‰, сублетальные от 4 до 7‰ и от 12 до 15‰ и летальные — 2,3 и 15—17‰. Для остальных видов дидакн Жадин (1952) даёт следующие солевые диапазоны: *Did. barbot-de-marnyi* обитает в водах с солёностью 11—14‰, одновременно выдерживая сильное опреснение. *Did. pyramidata* обитает при солёности воды не ниже 10—12‰, *Did. baeri* не проникает в опреснённые части моря. *Did. protracta* не встречается в районах с солёностью воды ниже 5‰.

В мелководной зоне Каспия (0—25 м) в одном и том же биоценозе встречаются дидакны группы *Did. trigonoides* и *Did. barbot-de-marnyi*, адакны и килеватые дрейссены; в зонах средней (25—70 м) и глубинной (ниже 70 м) встречены дидакны группы *Did. protracta* и клювовидные дрейссены — *Dreissena rostriformis* (Логвиненко, Старобогатов, 1962). В Среднем Каспии дидакна встречается с *Mytilaster* и *Cardium* (Романова, 1963). В Северном Каспии *Did. barbot-de-marnyi* встречается вместе с *Dreissena cas-*

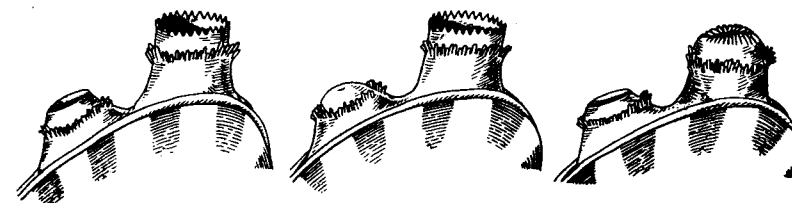


Рис. 55. Строение сифонов у *Didacna trigonoides* (по Романовой)

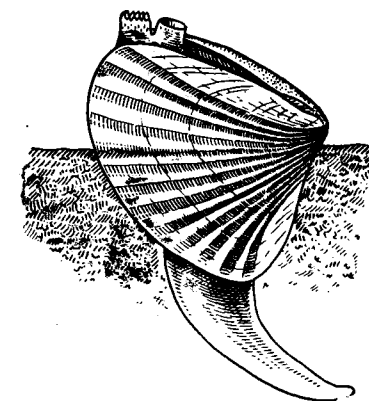


Рис. 56. *Didacna trigonoides*  
(по Романовой). Положение моллюска  
в грунте

*pia*, *Mytilaster lineatus* и *Cardium edule* (Шорыгин, 1945). В предустьевой полосе Волги, на глубине от 5 до 18 м *Didacna* встречается вместе с *Clessinia variabilis*, иногда с *Micromelania caspia*. На глубине 26 м встречается *Did. crassa*, *Mon. caspia*, *Dreissena rostriformis*. На глубине от 15 до 25 м. *Did. trigonoides* встречается вместе с *Dreissena rostriformis* (Остроумов, 1905).

Род *Didacna* известен в Черноморско-Каспийском бассейне от плиоцена доныне.

#### Род *Monodacna* Eichwald, 1838

Тип рода — *Corbula caspia* Eichwald, 1829 Каспийское море.

Вид *Monodacna colorata* живет в лиманах Днепровско-Бугском, Днестровском Черного моря, а также в Таганрогском заливе Азовского моря и Ахтанизовском лимане р. Кубани. Доскач (1962) указывает на нахождение цветной монодакны в Цимлянском во-

дохранилище; Косова (1963) отмечает присутствие этого вида в Варваровском, Бреславском и Карповском водохранилищах. *Mon. pontica* распространена в эстуариях Дуная, Днестра, Днестро-Буга, Дона. Мордухай-Болтовской (1960) отмечает ее присутствие в Азовском море. В лиманных озерах и лиманах рек, впадающих в Черное море на территории Румынии обитают подвиды *Mon. colorata*, выделенные Борча (1926): *Mon. colorata angusticostata*, *Mon. colorata razelmiana*, *Mon. colorata lucida*, *Mon. edentula*, *Mon. albida*, *Mon. filatovae*, *Mon. caspia* — эндемики Каспийского моря (Мордухай-Болтовской, 1960).

Раковина тонкостенная, от круглого до овального очертания, выпуклая или слабо уплощенная. Наружная поверхность покрыта плоскими или очень слабо выпуклыми ребрами, числом до 35. Кия нет. Раковина обычно имеет отчетливое зияние сзади и слабое — спереди. Синус неглубокий, обычно не достигающий до половины длины раковины. Сифоны явственно выраженные и тонкие, но гораздо короче, чем у рода *Adacna*. В каждой створке по одному явственному кардинальному зубу заостренно конусовидной формы; в правой створке иногда имеется рудимент переднего кардинального зуба. Внутренняя поверхность раковины обычно окрашена в темно-коричневый, лиловый или желтый цвета (Жадин, 1952) (рис. 57).

Анатомическое строение монодакны, так же как и адакны, сходно со строением кардиума (рис. 58).

Сифоны сросшиеся и подвижные. Борча (1926) отмечает, что они могут вытягиваться, превышая в таком положении длину раковины. По Романовой (1963), сифоны у монодакны принимают самые различные положения — они могут быть направлены вверх или наклонно, или параллельно поверхности грунта (рис. 59, 60).

Кишечник состоит из короткого желудка и тонкой, но очень длинной кишки. В переднем отделе кишечника помещается кристаллический стебелек. Кишечник открывается в задний сифон, откуда и выбрасываются фекалии (Карпевич, 1960).

По Карпевич (1961), эмбриональная раковина строится главным образом из органического вещества.

*Mon. colorata* начинает созревать при длине 10 мм, т. е. обычно на втором году жизни. Все особи длиной более 20 мм с третьего года жизни являются половозрелыми. В период размножения количество самцов и самок примерно равное, с небольшими колебаниями, главным образом в сторону увеличения количества самцов. Одновременно самка выметывает от нескольких десятков до 50—70 яиц, после чего в гонаде остается еще много яиц и овоцитов (Максимова, 1964).

Монодакна выметывает половые продукты в воду, где происходит их оплодотворение и развитие зародышей. Формирование



Рис. 57. *Monodacna colorata* (по Фесту)

личинки начинается с трохофоры, очень быстро превращающейся в велигер (парусник) — личинку с довольно сложной организацией и раковинкой. Все развитие, от оплодотворения до велигера длится у монодакны в аквариумах при средней температуре 22—23° в течение 20—30 час. Сформировавшиеся велигеры покидают вторичную оболочку и довольно энергично плавают в воде. По мере развития зародыши несколько увеличиваются в размерах, и только что вышедшие из оболочки велигеры при среднем диаметре яиц 70—75 мк имеют размеры вместе с парусом 75 × 100 мк. Некоторое время (10—14 суток при температуре 21—24°, а при более низкой температуре воды до 30 суток) велигеры свободно плавают в толще воды, постепенно увеличиваясь в размерах; по достижении 220—250 мк, оседают на грунт и превращаются в молодых моллюсков.

По Карпевич (1960), несмотря на гибель множества только что осевшей молодежи, от воздействия на них физических факторов среды и в результате уничтожения их хищниками (в частности, рыбой), многочисленные особи достигают половозрелости. Биомасса монодакны нередко повышается до 350 г/м<sup>2</sup> и количество особей достигает 5595 экз.

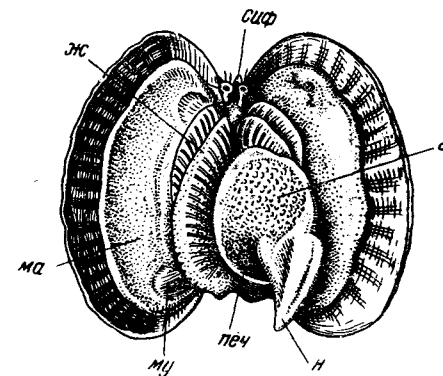


Рис. 58. Внутреннее строение *Monodacna colorata* (по Максимова)

с — гонада; жс — жабры; ма — мантия; му — мускулы; н — нога; печ — печень; сиф — сифоны



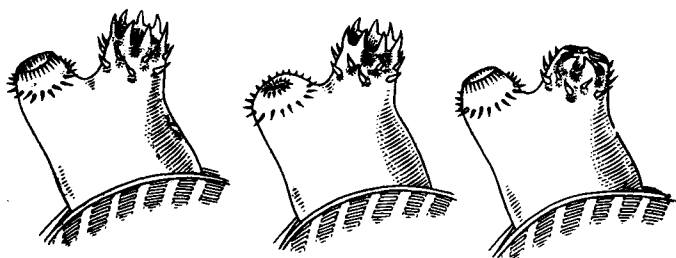


Рис. 59. Строение сифонов у *Monodacna edentula* (по Романовой)

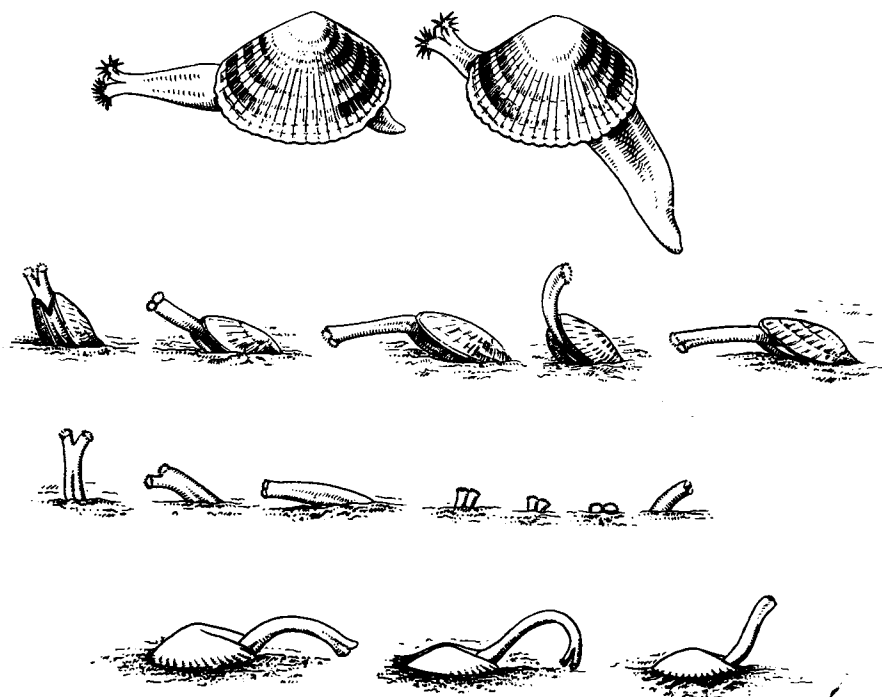


Рис. 60. Положение *Monodacna edentula* в грунте (по Романовой)

Вследствие высокой плодовитости монодакны возникают огромные количества личинок, в некоторые периоды составляющие основную массу планктона (Мордухай-Болтовской, 1960).

Вьюшкова (1955, 1958) на основании полученных данных по росту *Mon. edentula* (Северный Каспий) делает выводы о закономерностях роста этого моллюска: молодые особи обладают большими темпами роста по сравнению с более крупными; в зимний период происходит замедление, почти остановка, роста моллюска; в теплые месяцы темп роста более интенсивен, чем в холодные — в июне-июле рост составляет для особей весом в 10 мг около 3,16% за день, а для особей весом 330 мг — 0,68% за день, в сентябре соответственно рост снижается. По сведениям Каревич (1960), монодакна растет вообще довольно медленно, достигая к концу жизненного цикла (в течение 5—7 лет) длины 33 мм.

Имеются сведения о миграциях, совершаемых монодакной. Живущая в дунайских лиманах *Mon. pontica* (Марковский, 1955), в зимние месяцы локализуется в более глубоких частях лиманов, а весной распространяется и по мелководным их частям. На наиболее мелководных и прогреваемых участках концентрируются, главным образом годовики и сеголетки моллюска. По Мордухай-Болтовскому (1960), эта миграция, по-видимому, вызвана стремлением избежать неблагоприятного влияния низких температур. Этот исследователь высказывает предположение, что монодакна совершает большие передвижения, так же как и кардиум, и приводит данные Воробьева (1949) о том, что кардиум способен ползать со скоростью 0,5—0,1 см в 1 сек., это составляет 0,43—0,86 км в сутки, или 3—6 км в неделю. Саенкова (1960) отмечает находившиеся в азовской цветной монодакны в Северном Каспии и высказывает предположение, что эта форма была занесена в Каспий случайно.

Представители рода относятся к группе фильтраторов. Некоторым видам, например, *Mon. edentula*, доступна пища, находящаяся и на поверхности грунта. Степень наполнения переднего отдела кишечника моллюска высока в случае, если корм находится во взвешенном состоянии, и очень мала, если он лежит на поверхности грунта. При движении моллюск, естественно, взмучивает находящийся на поверхности грунта органический материал, а способность произвольно поворачивать сифоны позволяет ему улавливать медленно оседающие клетки водорослей. Монодакна употребляет в пищу также и крупные диатомеи, например крупные экземпляры *Navicula* (от 37 до 195 мк).

По Каревич (1960), особи, только что взятые из моря, всегда имели хорошо наполненные кишечника. В них было обнаружено большое количество одноклеточных водорослей, диатомовых (*Navicula*, *Coscinodiscus* и т. д.), также очень много органического детрита и песчинок размером до 45—50 мк.

Представители рода ведут сравнительно подвижный образ жизни. Они зарываются в грунт либо на половину, либо целиком, оставляя в последнем случае над поверхностью грунта только сифоны, которые весьма подвижны и могут значительно вытягиваться (Романова, 1963).

Большинство представителей рода *Monodacna* обитает на песчаных и песчано-илистых грунтах. *Mon. colorata* встречается в серовато-черном иле с большей или меньшей примесью песка. Этот вид живет на лишенных растительности песчаных грунтах мелководной части стариц. В низовьях Волги монодакны живут на песчаных косах. Монодакны живут там, где отсутствуют заросли высших водных растений и массовые скопления нитчатых водорослей, где есть тонкий слой ила, слабое течение и всегда благоприятный кислородный режим, где имеются более глубокие места, куда монодакны могут уходить на зимовку (Косова, 1963).

*Monodacna pontica*, обитающая в лиманах дельты Дуная и Днепра, предпочитает значительную заиленность, — илы без песка, но при благоприятном кислородном режиме. Она встречается в серо-голубых, серых, реже в почти черных илах (Мордухай-Болтовской, 1960).

Интересен случай (Доскач, 1962) нахождения раковин *Mon. colorata* и *Mon. sp.* на южном берегу Цимлянского водохранилища на узких песчано-галечных и глинистых отмелях, окаймляющих местами это огромное пресноводное «искусственное море». Скопление раковин довольно обильное. Раковины имели совершенно свежий вид и многие из них были еще покрыты темной хитиновой корочкой.

*Mon. edentula* живет в Каспийском море на глубине до 30—35 м (Жадин, 1952). По Косовой (1963), *Mon. colorata* живет в мелководной части стариц реки, а на зимовку она удаляется от реки и опускается в старице на глубину до 2,7 м. По Мордухай-Болтовскому (1960), этот вид живет в Днепровско-Бугском лимане на глубине 2—3,5 м. Марковский (1955) отмечает, что вид *Mon. pontica* зимой локализуется в глубинных частях лиманов, а весной распространяется по мелководью.

*Mon. colorata* довольно хорошо переносит колебания солености. Она живет в опресненной части Таганрогского залива в пределах солености от 0,03 до 3,5‰. Благодаря большой приспособляемости к опреснению она акклиматизировалась и в пресной воде Цимлянского водохранилища (Доскач, 1962). Оптимальная соленость для этого вида от 0,5 до 7‰ (Мордухай-Болтовской, 1960). По Максимовой (1953, 1964), этот вид способен жить некоторое время и при солености 12,5 и даже 15—16‰. Наибольшей биомассы достигает при солености 2,7‰.

На ранних стадиях развития монодакна способна переносить колебания солености воды только в пределах от 1 до 5‰. Вне этих пределов ее развитие замедляется и образуются уродливые личинки, — в пресной воде нормального развития монодакны не происходит.

*Mon. edentula* выживает в Каспийском море, где соленость воды — 2—12‰. Благоприятный солевой диапазон взрослой монодакны в Таганрогском заливе — 0,7‰, она хорошо переносит пресную воду Дона и даже дождевую воду (Карпевич, 1960, 1964). *Mon. pontica*, живущая в пресноводных дунайских лиманах, погибает при солености 1—1,5‰ (Марковский, 1955).

Представители рода чувствительны к содержанию кислорода в воде. Монодакна начинает испытывать затруднение, если содержание кислорода в воде падает до 1 см<sup>3</sup>. Опыты показали, что при высокой температуре она мало вынослива по отношению к дефициту кислорода. Но с понижением температуры воды ее толерантность по отношению к недостатку кислорода возрастает. На ранних стадиях развития монодакна более чувствительна к недостатку кислорода. Наиболее эффективное потребление кислорода и наиболее благоприятные условия выживания монодакн наблюдаются в солевом интервале от 5 до 10‰ (Карпевич, 1946, 1955, 1960). Мордухай-Болтовской (1960) указывает для *Mon. colorata* наибольшую величину интенсивности потребления кислорода 0,044 см<sup>3</sup> O<sub>2</sub> на 1 г в 1 час при оптимальной солености. Марковский указывает летальный предел содержания кислорода для цветной монодакны — 0,9 мг/л. Для *Mon. pontica* летальное содержание кислорода, по его опытам, значительно ниже и составляет всего 0,2—0,3 мг/л. Бодрова и Краюхин (1955) указывают, что потребление кислорода у этого вида не меньше, чем у *Mon. colorata*, а именно 0,072 мг (0,050 см<sup>3</sup> на 1 г в 1 час при 25—30°).

При повышении температуры жизнеустойчивость монодакны падает (Карпевич, 1955).

Монодакна наряду с дрейссеной является характерной формой для Каспия. В Днестровско-Кучурганском лимане биоценоз *Monodacna*—*Dreissena* существует на заиленном песке и иле и имеет среднюю общую биомассу 437,2 г/м<sup>2</sup>. В Таганрогском заливе также развит монодакно-дрейссенный биоценоз. Бентосный комплекс в этом заливе представлен *Monodacna*—*Unio*—*Dreissena* (Мордухай-Болтовской, 1939, 1960).

По Доскач (1962), *Mon. colorata* встречается вместе с *Dreissena polymorpha* на южном берегу Цимлянского водохранилища.

По Косовой (1963), в русле Нижней Волги, в старице Барановского острова, *Mon. colorata* встречается вместе с унионидами (*Unio*, *Anodonta*) и дрейссеной (*Dreissena polymorpha*). Последняя в виде одиночных особей, а чаще в виде друз находилась на створках унио-

нид и монодакт. На мелководье, кроме перечисленных моллюсков, встречались также «обросшие» дрейссеной прудовики (*Radix auricularia*). На глубоких местах — шаровики (*Sphaerium rivicola*) и живородки (*Viviparus*).

Борча (1926) были встречены в большом количестве, раковины *Monodacna colorata razelmiana*, выброшенные на берег моря выше р. Портица (берег Черного моря в Румынии), вместе с *Adacna relict*. Они были смешаны с чисто морскими формами: *Cardium edule*, *Barnea candida*, *Tellina tenuis*, *Lentidium maoticum*, *Solen vagina pontica*, *Nassa reticulata*, *Balanus improvisus*.

Представители рода *Monodacna* известны в Черноморско-Каспийском бассейне от верхнего плиоцена доныне.

### Род *Adacna* Eichwald, 1838

Тип рода — *Glycymeris laeviuscula* Eichwald, 1829.

Представители рода *Adacna* распространены в Черном, Каспийском и Аральском морях. *Ad. vitrea*, *Ad. laeviuscula* живут в Каспийском и Аральском морях. *Ad. laeviuscula fragilis* — в бассейне Дуная и Днепра; ее наличие в Черном и Азовском морях указывает Мордухай-Болтовской (1960). *Ad. grimmi*, *Ad. plicata* живут в Каспийском море; Борча (1926) указывает на присутствие *Ad. plicata* в оз. Разельм, в устье р. Портица (берег Черного моря в Румынии). *Ad. plicata relict* обитает в эстуариях Дуная, Днестра, Днепра и Буга.

Раковина тонкая, часто полупрозрачная, умеренно выпуклая или плоская. Поверхность покрыта ребрами, которые у одних видов тонкие, слабо выраженные, плоские и довольно широкие, у других — крупные, в разрезе приостренные. Замковых зубов нет, или в правой створке наблюдается рудимент одного кардинального зуба. Синус глубокий, достигающий до половины длины раковины или несколько дальше. Раковина сзади зияет, впереди между створками имеется отверстие для выхода ноги (Жадин, 1952).

Анатомическое строение тела адакны весьма сходно с таковым кардиума (рис. 61).

По данным Феста (1875, 1876), у *Ad. laeviuscula* удлинненные сифоны срослись на всем своем протяжении и лишь на дистальных концах немного отделены друг от друга. Отверстия у сифонов усажены сосочками (рис. 62).

Для оттягивания назад сифонов служат мощные сифональные ретракторы, наличие которых обозначено на внутренней стороне раковины глубокой мантийной бухтой. Передний аддуктор удлинненный и состоит из двух частей — передней, округленной, жилистой части и задней, несколько более длинной, мускулистой. Задний аддуктор маленький и округлый.

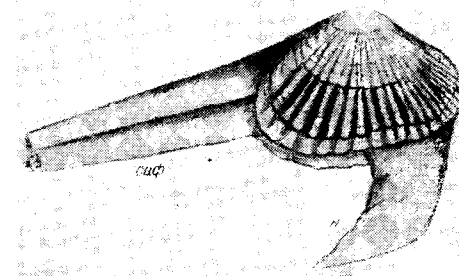


Рис. 61. *Adacna laeviuscula* (по Каревич)

н — нога; сиф — сифоны

*Ad. vitrea minima* (из Аральского моря) — раздельнополая форма (Каревич, 1964), раковина которой не несет признаков полового диморфизма.

Каревич (1964) были проведены интересные исследования роста *Ad. vitrea minima* в заливе Сары-Чегонак (Аральское море). В связи с коротким периодом размножения большая часть родившейся молодежи появляется в бентосе в июле; в дальнейшем они растут более или менее равномерно, и определить первые годовые кольца и возраст у них легче. У адакн легкая и прозрачная раковина; поэтому на ней сравнительно легко видеть утолщения годовых колец. Но у старых адакн годовые кольца стираются от механического трения о песок. В течение первого года жизни молодь вырастает до 10 мм. Средняя длина сеголеток около 6,24 мм; средняя длина годовиков равна 9 мм. Прирост за первый год наибольший, затем он уменьшается до 1,5 мм. Аральская адакна недолговечна: моллюсков в возрасте четырех-пяти лет (длина 15—17 мм) встречается очень мало. По характеру роста и по жизненному циклу адакна напоминает теллину (*Tellina tenuis*). Последняя интенсивно растет в течение первого года, а затем прирост уменьшается и, достигнув 3—4-летнего возраста, она гибнет.

По данным Вьюшковой (1955, 1958), рост *Ad. vitrea* (Северный Каспий) происходит по следующим закономерностям: 1) молодые моллюски обладают большим темпом роста по сравнению с более старыми; так, мелкие особи этого вида в 10 мг имеют темп роста 8% за день, а особи со средним весом 360 мг — меньше 1% за день; 2) в зимний период происходит замедление, почти остановка роста; 3) в теплые месяцы темп роста более интенсивен, чем в холодные. В июне-июле у моллюсков весом меньше 10 мг рост составляет 2,5% за день, а у крупных моллюсков весом 360 мг — не более 0,1% за день.

О продолжительности жизни адакн нет единого мнения. Каревич (1964) указывает предельный возраст 4—5 лет, Вьюшкова (1955) определяет его 3 годами. По данным Хусаиновой (1958),



Рис. 62. Строение сифонов у *Adacna vitrea minima* (по Романовой)

адакна в Аральском море достигает максимального возраста 5 лет при максимальных размерах в 22 мм.

Представители рода *Adacna* отличаются большой подвижностью. Обычно они закапываются в грунт целиком и выставляют на поверхность лишь сифоны, которые могут значительно вытягиваться, располагаясь параллельно поверхности грунта (рис. 63).

Андрусов (1917) отмечает интересный факт сверления *Ad. plicata* (Каспийское море) твердой глины, наподобие фолад. Отверстие, высверленное адакной, имело эллиптическую форму (рис. 64).

По способу питания представители рода являются фильтраторами. Однако им доступны и осевшие на грунт пищевые частицы. Захват их может происходить либо при взмучивании поверхности грунта самим моллюском, при его передвижении, либо при приближении отверстий сифонов к поверхности грунта (Романова, 1963). В участках моря, где толща воды бедна взвешенными органическими веществами, адакна при помощи ноги и нижнего края раковины углубляется в грунт и уходит в него целиком. С помощью сифонов она «взбалтывает» из грунта детрит и микроорганизмы и фильтрует их. На песчаном грунте мелководья у адакны в кишечнике находят детрит и планктонные организмы, а на илистом дне детрит и донные микроорганизмы (Хусаинова, 1958). По Романовой (1963), *Ad. vitrea minima* употребляет в пищу крупные одноклеточные водоросли, такие, как большого размера навикулы и плевросигмы (от 37 до 195 мк).

Местом обитания представителей рода *Adacna* является илистое дно. Они живут в плотных илах с примесью песка черного цвета, в слабо илистых песках, а также на песчаных и песчано-илистых грунтах. *Ad. vitrea minima*, обитающая в Аральском море на песчаных и песчано-илистых грунтах, имеет край раковины округленный, а сама раковина более прозрачна, у форм же, живущих на илистом грунте, край раковины прямой (Хусаинова, 1954). Борча (1926) указывает, что им была найдена *Ad. relict* в слабо илистых песках, где рос камыш (оз. Головица на Черноморском побережье в Румынии). Интересен факт заселения адакнами коричневых илов, непосредственно примыкающих к приусть-

евым пространствам рек, несколько севернее Таганрогского залива (Яблонская, 1960).

В различных местообитаниях представители рода *Adacna* живут на различных глубинах. Так, в култуках Аральского моря адакны живут на глубине от 0 до 4 м; в Днепровско-Бугском лимане — от 2 до 4 м; в Аграханском заливе (Каспийское море) — от 2 до 8 м. По данным Хусаиновой (1958), *Ad. vitrea minima* представлена богаче всего в Аральском море на глубинах 10—35 м, но заходит иногда и на глубину до 48 м.

*Ad. vitrea minima* в Каспийском море обитает при солености 3,5‰. В Аральском море эта форма живет в пределах солености от 5 до 15‰ (по хлору — 1,77—5,31‰), летальные концентрации для нее отодвигаются, с одной стороны, к нулю, а с другой, — к 25‰. *Ad. plicata* живет в Каспийском море при солености 5—8‰, а *Ad. laeviuscula* при 4—9‰ в Северном и до 12—14‰ в Среднем Каспии. *Ad. laeviuscula*, *Ad. vitrea*, *Ad. plicata* выдерживают сильное опреснение, доходящее до минимальных величин, свойственных пресной воде. Жадин (1952) указывает, что *Ad. laeviuscula* может жить в солоноватой зоне примерно до 6‰. Мордухай-Болтовской (1960) относит *Ad. plicata relict* к олигогалинным видам и отмечает, что ее оптимум сильно сдвинут в сторону пресной воды.

Виды рода *Adacna* требовательны к содержанию кислорода; поэтому в воде с содержанием ниже 1 см<sup>3</sup>/л они гибнут (Яблонская, 1960). Однако, по Бирштейну (1945), адакна, живущая в Аграханском заливе (Каспийское море), выдерживает неустойчивый газовый режим.

Адакна, живущая в мягких грунтах Северного Каспия (Бирштейн, 1945), обладает мягкими сифонами, позволяющими ей поль-

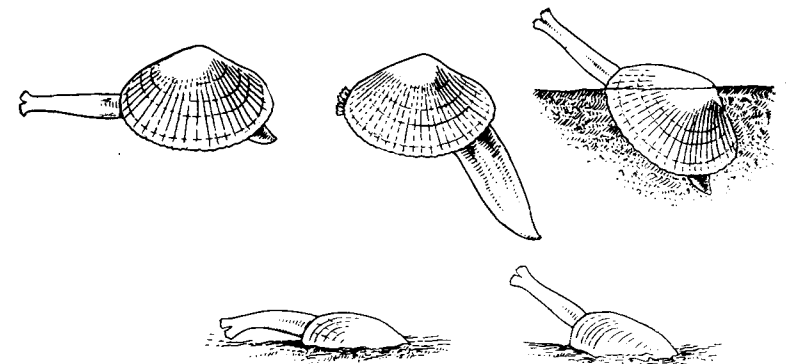


Рис. 63. Положение *Adacna vitrea minima* в грунте (по Романовой)



Рис. 64. Обломок плотной глины с выточенными в ней норками *Adacna plicata* (по Андрусову)

зоваться кислородом вышележащих слоев воды, минуя придонный, застойный слой.

*Ad. vitrea minima* заходит в предустьевые участки, вода которых обладает значительной мутностью и большое количество оседей заносится илом (Хусаинова, 1954).

Температура в местообитании взрослых особей адакны в Аральском море ниже 35°, в местообитании же молоди и личинок температура равна 35°.

Биоценоз *Adacna—Dreissena—Chironomus* в Аральском море развит на глинистых и более тонких алевритовых осадках в центральной и северной частях. Этот биоценоз распространен на глубинах от 16 до 27 м. Биоценоз *Adacna—Dreissena—Vaucheria—Chironomus* развит на черном иле в районах наибольших глубин Аральского моря, вдоль западного берега в заливах Чернышева и Тше-бас (Яблонская, 1960). В Аральском море, кроме того, адакна встречается в биоценозах *Theodoxus—Dreissena—Cardium—Hydrobia—Ostracoda* (Беклемишев, 1923). *Ad. minima* живет в Аральском море, на песке при глубинах от 0 до 8 м, вместе с *Dreissena caspia*, *Dr. polymorpha*, *Hydrobia ventrosa pusilla* (Карпевич, 1960). *Ad. plicata* в Аграханском заливе живет в биоценозе с *Monodacna caspia*, *Dreissena polymorpha*, *Oligocheta* и *Chironomidae* (Бирштейн, 1945). Во многих дунайских лиманах развиты биоценозы с преобладанием *Ad. laeviuscula*, *Micromelania lineata* и *Corophium chelicorne* (Мордухай-Болтовской, 1960). *Ad. plicata* является руководящей формой биоценозов, живущих на илах Днестровского лимана. Борча (1926) отмечает нахождение раковин *Ad. plicata* на побережье Черного моря ниже Портица (черноморское побережье Румынии), перемешанных с морскими формами: *Cardium edule*, *Barnea candida*, *Tellina tenuis*, *Lentidium maeoticum*, *Solen vagina pontica*, *Nassa reticulata*, *Balanus improvisus*.

Представители рода *Adacna* известны в Черноморско-Каспийском бассейне от плиоцена доныне.

## НАДСЕМЕЙСТВО VENERACEA

### СЕМЕЙСТВО VENERIDAE LEACH, 1819

#### Род *Venus* Linné, 1758

Тип рода — *V. verrucosa* Linné, 1758.

Под названием *Venus* до недавнего времени объединялось несколько групп моллюсков, которые в настоящее время многими исследователями рассматриваются как самостоятельные роды: *Mercenaria* — с типом рода *Mercenaria violacea* Schum., *Venus* — с типом рода *Venus verrucosa* L. и *Chione* — с типом рода *Venus dysera* L. (Коробков, 1954). В «Основах палеонтологии» (1960) *Venus* и *Chione* фигурируют как самостоятельные роды. Что касается *Mercenaria*, то этот последний отнесен к роду *Chione* в качестве подрода. В справочнике Тиле (1934) и в руководстве под редакцией Пивто (1952) род *Venus* понимается широко, причем названные группы выделяются как подроды. Ввиду того, что эти группы моллюсков характеризуются сходными экологическими особенностями, мы считаем целесообразным в настоящей работе принять классификацию Тиле (1934), а именно род *Venus* в его первоначальном широком объеме с подродами *Venus* s. str., *Chione*, *Mercenaria*.

В современной фауне род представлен многочисленными видами, распространенными во всех частях света, преимущественно в морях умеренной и теплой зон. Широко распространены виды: *V. (Chione) gallina* — Северное, Ирландское моря, восточная часть Атлантического океана, Средиземное, Адриатическое, Черное моря; *V. verrucosa* — от побережья Англии на юг до Сенегала, Канарских островов, Красного моря; *V. casina* — побережье Европы, несколько реже в Лузитанской провинции; *V. (Chione) striatula* широко распространен у берегов Англии, в восточной части Атлантического океана; *V. fasciata* и *V. ovata* — на побережье Англии, Норвегии, в Средиземном море; *V. (Mercenaria) stimpsoni* встречается в Японском море; *V. (Mercenaria) mercenaria* — на тихоокеанском побережье Америки.

Раковина средней величины, более или менее неравносторонняя, замкнутая, обычно толстостенная, округлой или овальной формы, с прозогирными макушками, как правило, с отчетливой концентрической, а иногда и с радиальной скульптурой. Лунка отчетливая. Замок мощный, с тремя расходящимися кардинальными зубами, из которых задний — более или менее сливается с нимфой; передний боковой зуб маленький, бугорковидный или

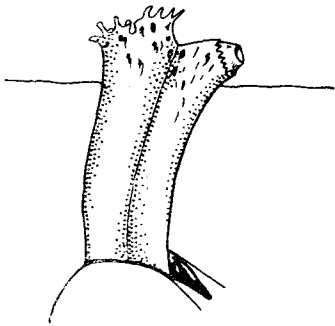


Рис. 65. Положение сифонов у *Venus striatula* (по Анселу)

совершенно отсутствует. Связка наружная, опистодетная. Мантийный синус небольшой. Нижний край внутри зазубрен. Отпечатки аддукторов почти симметричны.

Нога, как и у всех венерид, крупная, клиновидная и хорошо приспособленная для зарывания в сравнительно мягкие осадки. Выдвигается она из раковины в брюшной области.

В отличие от большинства остальных двустворок края мантии венерид состоят не из трех, а из четырех лопастей. Края мантии бахромчатые, соединенные в трех местах; имеются лишь отверстия для сифонов и ноги. Отверстие для ноги тянется почти от основания вводного сифона до переднего края.

Характерной особенностью сифонов венерид является наличие своеобразных сифональных мембран, которые расположены вокруг отверстий сифонов. У *V. (Chione) striatula* — это простой невысокий гребень, окаймляющий основания сифонов изнутри, у *V. ovata* мембрана развита сильнее и может закрывать просвет обоих сифонов целиком, а у *V. casina* имеется гребень в основании только вводного сифона. Функция мембран заключается в регулировании тока воды, проходящей в мантийную полость. Различные виды венерид отличаются друг от друга длиной сифонов, степенью соединения последних и числом сифональных щупалец. У представителей рода *Venus* сифоны соединены между собой на всем протяжении (рис. 65). По Анселу (1961), строение сифонов и количество сифональных щупалец находятся в прямой зависимости от характера местообитания моллюска. У *V. (Chione) striatula* щупальца слабо развиты — вид встречается обычно в чистых песчаных или гравийных грунтах, где количество взвеси в придонных водах невысокое. Другие венусы встречаются на гравийных и каменистых грунтах с некоторой примесью ила и органического детрита и у них щупальца развиты хорошо.

В жабрах венерид внутренняя полужабра всегда лучше развита и почти вдвое длиннее наружной. Основная функция жабер, помимо дыхания, состоит в поддержании постоянного тока воды в мантийной полости, фильтрации и транспортировке материала к ротовым лопастям, которыми осуществляется сортировка пищевого материала. По Анселу (1961), эффективность работы ротовых лопастей зависит от количества взвеси в воде, поступающей в мантийную полость моллюска: чем больше количество взвеси в воде, тем интенсивнее деятельность сортирующего механизма. Отбор

частишек происходит только по размерам и не зависит от химического состава.

Пищеварительная система венерид детально описана Анселом (1961). Короткий пищевод открывается впереди вентральной стенки желудка. Мешок кристаллического стебелька и кишка проходят назад и вниз от желудка к основанию ноги. Задняя кишка проходит сквозь перикардий и сердце и дорзально от заднего аддуктора открывается анальной папиллой. Желудок состоит из двух частей: большой шаровидной передней части и задней — удлиненного мешка кристаллического стебелька. В желудке венерид, как и в желудке большинства двустворок, благодаря вращательному движению кристаллического стебелька и колебаниям ресничного покрова стенок пищевые частицы перемещаются и сортируются. Переваривание происходит в пищеварительных дивертикулах. Количество протоков последней у различных видов варьирует (рис. 66).

Венусы относятся к группе фильтраторов — питаются содержащимися в воде органическими частицами и планктонными организмами. Вода вместе с пищевыми частичками проходит через вводный сифон к жабрам, фильтруется ресничным аппаратом и выводится наружу через анальный сифон.

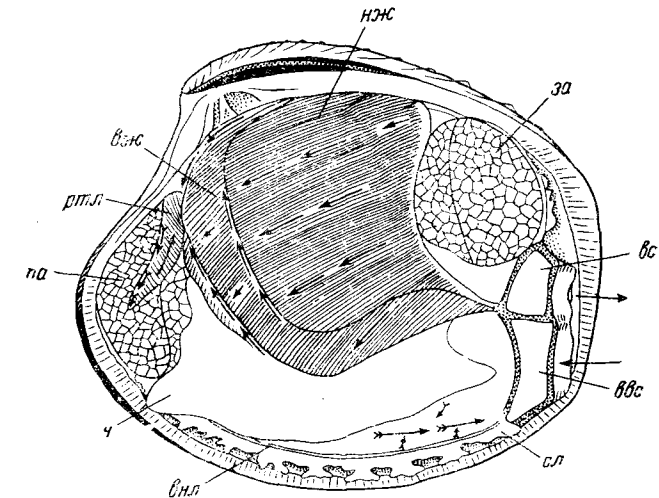


Рис. 66. Внутреннее строение *Venus casina* (по Анселу)  
вс — вводный сифон; внж — внутренняя полужабра; внл — внутренняя лопасть края мантии; ввс — выводной сифон; за — задний аддуктор; н — нога; внж — наружная полужабра; на — передний аддуктор; ртл — ротовая лопасть; сл — средняя лопасть края мантии

312

Большинство видов венусов — раздельнополые животные. Половые продукты выводятся наружу также через анальный сифон. В период размножения раковины обоих полов широко открыты. *V. (Chione) striatula* размножается с начала мая при температуре воды 9° до конца августа. Наибольший темп развития личинок этого вида наблюдается при температуре 20° (Ансел, 1961). Пелагическая личиночная стадия при 15—30° длится от 6 до 10 дней (Лузанов, Дейвис, 1963). Из гермафродитных форм можно назвать *V. (Mercenaria) mercenaria* (Уилбер, Янг, 1964).

Большую роль в распространении молоди венусов играют течения, благодаря которым личинки этих моллюсков могут переноситься на значительные расстояния. Для оседания молоди наиболее благоприятны места, где скорость течения ослабевает: заросли водорослей, впадины в скалах и другие спокойные участки. Таким образом, течения определяют и плотность популяций моллюска.

Венусы ведут зарывающийся образ жизни. Обычно они зарываются неглубоко, выставляя над поверхностью грунта сифоны. Но во время отлива моллюск может закапываться и значительно глубже. Представители рода довольно хорошо передвигаются в донных осадках по способу, сходному с венеруписами. По Янгу (1949), если моллюска вытащить из песка на поверхность, то ответной реакцией будет быстрое зарывание в грунт, который является для этих животных самым надежным убежищем.

Сообщество венусов наиболее характерно для песчаного дна. Пратт и Кемпбелл (1956) отмечают, что наличие ила в субстрате препятствует росту *V. (Mercenaria) mercenaria*. При увеличении процента илистых наносов рост животного замедляется. При этом возможно также и засорение сифонов, что в значительной степени мешает питанию и дыханию моллюска. По Уэлсу (1957), наиболее высокой плотности популяции *V. (Mercenaria) mercenaria* достигают на грунтах с ракушей; на следующем месте по плотности стоят песчаные грунты. Наименьшее число моллюсков встречается на глинистом дне. *V. (Mercenaria) simpsoni* в Японском море селится на песке, а также на гравии, гальке и ракушке (Скарлато, 1960). В Черном море *V. (Chione) gallina* является одной из характерных форм песчаных грунтов. По Виноградовой (1950), разновидности этого вида в наибольшем числе встречаются на крупнозернистом песке. Сообщество *V. (Chione) gallina* известно также из Северного и Ирландского морей, восточной части Атлантического океана, из Средиземного и Адриатического морей, где они предпочитают песчаный субстрат.

Большинство венусов имеет сравнительно небольшой батиметрический диапазон. По Смит (1959), представители рода обитают в водах глубиной от 4 до 300 м, но более обычны на небольших

глубинах, от 10 до 50 м. Сообщество *V. (Chione) gallina* наиболее характерно для глубин от 5 до 50 м (Виноградова, 1950; Смит А., 1959). Уэлс (1957) отмечает глубины распространения *V. (Mercenaria) mercenaria* от 1 до 15 м. По Паркере (1949), венусы встречаются в сравнительно мелких водах, однако *V. (Chione) kelletti* в Нижней Калифорнии попадался в драгу на глубинах до 200 м.

Как отмечают многие авторы, *Venus* — весьма эвригалинный род. Для *V. (Mercenaria) mercenaria* Смит указывает солевой диапазон 10—30‰; по Уэлсу (1957), этот вид может выдержать понижение солености до 20—13‰, но пониженная концентрация солей неблагоприятно отражается на моллюске. Опыты Никитина и Турпаевой (1956) показали, что черноморский *V. (Chione) gallina corrugatula* во взрослом состоянии прекрасно переносит понижение солености до 12 и даже до 10‰. Имеются указания на находки *V. (Chione) gallina* в юго-западной части Азовского моря (Милашевич, 1916), что также говорит о значительной эвригалинности этого вида.

Представители рода являются обитателями теплых и умеренных вод. Однако, по А. Смигу, венусы переносят значительные температурные колебания. Наиболее благоприятными для роста являются средние температуры. По Белдингу (1912), рост раковины начинается при температуре воды в 9°. По Хантеру (1957), высший температурный предел, после которого наступает смерть, — 45,2°. *V. (Mercenaria) simpsoni* в Японском море живет при температуре 19°.

Роль температурного фактора особенно велика при размножении венусов. Как показали наблюдения Лузанова (1937а, 1937б), в лабораторных условиях *V. (Mercenaria) mercenaria* размножается при температуре от 23 до 30°, причем самцы лучше переносят воздействие высоких температур. При температуре ниже 23° размножение не может быть вызвано никакими химическими или другими средствами.

Большинство венусов населяет прибрежные песчаные грунты, богатые кислородом. Отдельные виды, однако, могут переносить некоторый дефицит этого газа. По Никитину и Турпаевой (1956), *V. (Chione) gallina* довольно вынослив к недостатку кислорода и может жить продолжительное время в воде с ничтожным его содержанием — 0,5 мг/л.

Венусы предпочитают участки дна с сильным движением воды. Так как в зрелом возрасте миграции и передвижения моллюска весьма незначительны, то от течений зависит распространение не только молоди, но и популяций венусов вообще.

Сообщества венусов широко распространены и довольно хорошо изучены во многих морях. Сообщество *V. (Chione) gallina* встречается на глубинах от 7 до 50 м в морях, омывающих

Европу. *V. verrucosa* имеет географическое распространение, сходное с *V. (Chione) gallina*, но характеризуется несколько большим багнетрическим диапазоном, проникая на глубины до 270 м (Смит А., 1959). Для берегов Каттегата и Северного моря Петерсен (1918) отмечает следующий состав сообщества «*Venus*»: *Venus (Chione) gallina*, *Tellina fabula*, *Montacuta ferruginosa*, *Solen pelucidus*, *Philina aperta*, *Travisia forbesi*, *Nephtys* sp., *Aricia armiger*, *Echinocardium cordatum*, *Ophioglytha albida*.

Врагами венусов являются хищные моллюски *Polinices*, *Natica*, *Murex*, *Urosalpinx*. У берегов Англии приблизительно 15% годовиков, 5% двухлеток и 1—2% трехлеток *V. (Chione) striatula* просверлены брюхоногим *Natica adleri* (Ансел, 1961). По данным Стикний и Страйнджера (1957), в наибольшей степени подвержены нападению хищников *Eupleura caudata*, *Urosalpinx cinerea* и *Neorapone tekeana* — молодые особи. В образцах 1951 г. просверленными оказались 34%, в 1952 г. — 36% молодых экземпляров венусов. Из взрослых экземпляров нападению подвергаются моллюски длиной до 2—7 мм; экземпляры в 15 мм атакуются хищниками редко. Интересно, что, как отмечает Фогель (1959), грубые кольца нарастания на раковине могут быть результатом остановки роста вследствие нападения хищников.

В геологической истории многочисленные виды венусов известны с палеогена. На территории СССР широко распространены в среднем миоцене южных районов, а также в плейстоцене Черноморского бассейна.

### Род *Dosinia* Scopoli, 1777

Тип рода — *Chama dosin* Adanson, 1757.

Род *Dosinia* является космополитным. Его представители встречаются во всех морях и океанах (Коттон, 1961). В Атлантическом океане у берегов Восточной Америки встречаются *D. concentrica*, *D. elegans*, *D. discus* (Долл, 1902). Вдоль европейского побережья, в британских водах обитают *D. lupinus* и *D. exoleta*. В Тихом океане у берегов Америки встречаются *D. annae*, *D. dunkeri* (Кин, 1958). Дозинии распространены также в Индо-Тихоокеанской провинции: *D. japonica* и *D. plana* отмечены в южной части Японского моря, у берегов Китая (Скарлато, 1953, 1955). На побережье Южной Австралии встречаются *D. victoriae*, *D. euclia*, *D. diana*, *D. crocea* (Коттон, 1961). В Средиземном и Адриатическом морях известна *D. exoleta* (Бююка и др., 1887 — 1898).

Раковина равностворчатая, замкнутая, округлая, плоская, неравносторонняя, с прозогирными макушками, с концентрической скульптурой, реже гладкая. У некоторых видов, например *D. plana*, имеется еще очень тонкая радиальная штриховка (Скар-

лато, 1953). Длина раковин *D. exoleta* достигает 4,2 см (Невесская, 1963), у *D. discus* — от 1,5 до 7,5 см, причем чаще встречаются экземпляры длиной 5 см (Крозье, 1914). Лунка маленькая, углубленная, щиток длинный, узкий, слабо выраженный, связка наружная, погруженная позади макушки. Замок массивный, состоящий из трех радиально расходящихся кардинальных зубов и из одного, слабо развитого и сильно приближенного к кардинальным, бокового зуба на каждой створке. Мускульные отпечатки почти равные. Мантийная линия с узким, глубоким, приподнятым синусом. Края раковины внутри гладкие (Невесская, 1963).

Анатомическое строение сходно с таковым у *Venus*. Нога большая, вогнутой формы, не имеющая биссусного желобка. Сифоны соединенные (рис. 67).

Дозинии — раздельнополые моллюски. Половые органы расположены в висцеральной массе, в верхней части ноги. Гонады хорошо развиты. В лабораторных условиях не удалось наблюдать выделение половых продуктов, но предполагают, что нерест протекает в июле (Нортон, 1947).

Дозинии ведут зарывающийся образ жизни, погружаясь в мягкий субстрат. Изучив *D. discus* в Северной Каролине (Бифорте), Нортон (1947) указывает, что животные зарываются на глубину 12—18 см в песок и ил.

С поверхностью грунта животное общается через объединенные сифоны. Диаметр поперечного сечения сифональных каналов варьирует от 5 до 11 мм. При раздражении моллюск не пытается скрыться в грунт, но втягивает сифоны и плотно закрывает створки. Для наблюдения над процессом зарывания животные были помещены в воду на небольшой глубине. В течение 15 мин. животные оставались неподвижными, после чего начинали постепенно закапываться. Для приведения тела в вертикальное положение тре-

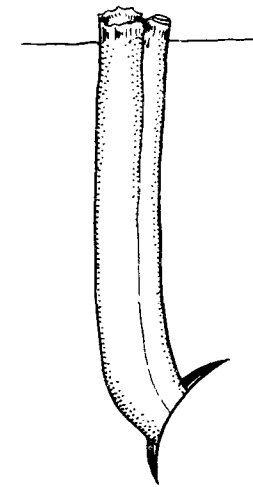


Рис. 67. Сифоны *Dosinia lupinus* (по Анселу)

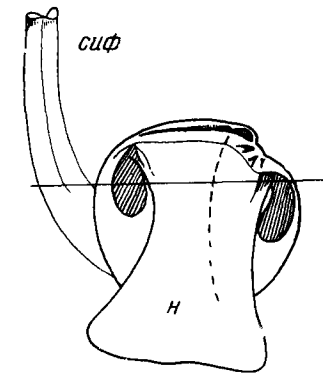


Рис. 68. Схема прижизненного положения дозинии (по Анселу)

н — нога; сиф — сифоны



буется 5—8 толчков ноги и 12—18 толчков для полного покрытия раковины субстратом в зависимости от характера последнего. Процесс происходит более эффективно на плотном субстрате в тех местах, где нет сильного действия волн. Маленькие особи зарываются быстрее и им требуется меньшее количество толчков (Нортон, 1947).

Представители этого рода склонны зарываться глубже, чем другие венериды. Обычно животное лежит так, что связка расположена более или менее параллельно субстрату (рис. 68). В процессе зарывания нога высовывается с вентральной стороны (передние и задние края педальных мускулов выполняют одинаковую работу). Уплощенная лунка, расположенная в передней части макушки, возможно, способствует зарыванию и предотвращает движение животного вверх, когда нога находится в расслабленном положении (Ансел, 1961, 1962).

Исследование желудка *D. discus* показало, что она питается диатомеями, остатками водорослей и детритом. Бактерии и микроскопические животные также составляют значительную часть пищи; эти животные питаются также личинками моллюсков и ракообразных (Нортон, 1947).

Дозинии селятся обычно на участках берегов, защищенных от непосредственного действия волн (Нортон, 1947). Они встречаются на малых глубинах, в литорали и sublиторали. *D. exoleta* — на глубинах от 0 до 100 м (Мерклин, Невеская, 1963). *D. dunkeri* — на глубине 55 м; *D. ponderosa* — на 60 м (Кин, 1958), *D. lupinus* — от 10 до 68 м (Холм, 1950, 1953); этот вид отмечен и на сравнительно больших глубинах — от 25 до 125 м (Ансел, 1961). У берегов Южной Австралии *D. victoriae* отмечена в пределах 10—73 м; *D. euclia* на глубине 91 м; *D. diana* — 30—36 м; *D. crocea* и *D. japonica* от 1,5 до 8 м (Коттон, 1961).

Таким образом, более благоприятными для дозиний являются воды ниже приливо-отливной зоны (Нортон, 1947).

Дозинии обитают в нормально соленых морских бассейнах. *D. exoleta* не переносит понижения солености (Мерклин, Невеская, 1955). Представители этого вида встречаются при солености выше 25—30‰, а *D. lupinus* — 28—30‰ (Невеская, 1963). Однако некоторые виды, обитающие в эстуариях, например *D. discus*, легко переносят некоторое понижение солености, вызванное как сильными дождями, так и притоком пресных вод. В эстуарии Бифорт (Нортон, 1947), где встречаются дозинии, в течение четырех лет соленость в среднем достигала почти 30‰, самая низкая соленость равнялась 6‰, самая высокая — 38‰. Для этого же вида в Мексиканском заливе отмечались колебания солености от 5 до 35‰ и от 20 до 40‰ (Паркер, 1955). Таким образом, являясь обитателями вод нормальной солености, дозинии все же способны переносить некоторое ее понижение.

Род *Dosinia* представлен многими видами в теплых морях (Скарлато, 1953).

*D. exoleta* обычно встречается в водной среде, богатой кислородом (Мерклин, Невеская, 1955).

Из зарывающихся двустворок чаще всего вместе с *D. discus* встречается *Tagelus gibbus* (Нортон, 1947). В Мраморном море *D. exoleta* встречается в ассоциации со следующими видами: *Modiolus adriaticus*, *Arcopsis lactea*, *Nucula sulcata*, *Cardium exiguum*, *Venus verrucosa*. В Ла-Манше *D. lupinus* отмечена вместе со следующими видами: *Cardium islandicum*, *C. echinatum*, *C. ovale*, *C. scabrum*, *Venus cassina*, *Venerupis rhomboides*, *Donax vittatus*, *Tellina fabula*, *Abra alba*, *Gari fervensis*, *Cultellus pellucidus*, *Ensis ensis*, *E. arcuatus* (Холм, 1953). *D. lupinus* представлена также в ассоциации с *Nucula radiata*, *Spisula subtruncata*, *Lutraria* sp., *Corbula gibba*, *Cultellus pellucidus* и др. (Холм, 1950).

Пустые, просверленные раковины указывают на то, что на них нападали хищные гастроподы: *Eupleura caudata* и *Urosalpinx cinereus* (Нортон, 1947).

Дозинии отмечаются начиная от мела доныне. Они встречаются в палеоцене и эоцене Новой Зеландии, в нижнем и верхнем олигоцене Америки (Дархем, 1959). В миоцене Черноморско-Каспийского бассейна, Камчатки и Сахалина, в плейстоцене Черноморского бассейна.

#### Род *Pitar* Römer, 1857 (= *Pitaria* Dall, 1902)

Тип рода — *Venus tumens* Gmelin, 1789.

Представители этого рода широко распространены во всех водах тропического и умеренного пояса. В Тихом океане у берегов Азии — в Японском и Охотском морях, а также в Южно-Курильском мелководье встречается *P. pacifica* (Скарлато, 1953). У берегов Северной Америки — от Северной Калифорнии до Флориды и Вест-Индии — обитает *P. eucymata* и *P. maculata* (Абботт, 1954; Смит А., 1959). В Панамской провинции живут многочисленные представители этого рода: *P. consanguineus*, *P. fluctuatus*, *P. newcombianus*, *P. perfragilis*, *P. unicolor* и др. (Кин, 1958). В Атлантическом океане у побережья Северной Америки — от Северной Каролины до Флориды и в Мексиканском заливе встречается *P. nimboza* (Абботт, 1954; Смит А., 1959); у о-ва Принца Эдуарда и до мыса Гаттерас обитает *P. morrhua* (Рассел, 1963); около Техаса встречаются *P. texasiana* и *P. cordata* (Паркер, 1955). Вдоль берегов Великобритании (Винкворт, 1932), Франции, Португалии, а также в Средиземном, Адриатическом и Эгейском морях (Бюкуа и др., 1887—1888) встречается *P. chione*. *P. rudis* и *P. rudis ochropicta* встречаются в Мраморном и Черном

морях (Бюкуа и др., 1887—1888; Зернов, 1913; Милашевич, 1916; Бекман, 1940). В Черном море отмечена также другая разновидность этого вида — *P. rudis simplex* (Зернов, 1913; Милашевич, 1916; Бекман, 1940; Виноградова, 1950).

Раковины имеют овальную, неравностороннюю форму. Лунка широкая, ограниченная бороздкой. Щиток узкий, неясственный. Передний и центральные зубы в правой створке сближены, задний кардинальный зуб в левой створке параллелен краю щитка; передних боковых зубов в правой створке — два, а в левой — один. Синус широкий, достигает срединной линии. Нижний край изнутри гладкий. Наружная поверхность раковины гладкая или концентрически-ребристая.

Строение мягкого тела сходно с таковым у остальных представителей семейства Veneridae. Питары имеют бахромчатую мантию и большую толстую ногу. Крупные сифоны соединены почти по всей длине (Милашевич, 1916).

По данным Виноградовой (1950), особи *P. rudis* с зрелыми половыми продуктами в Черном море, у Карадага, встречаются с мая до конца августа. Личинки *P. rudis* обнаружены в планктоне с июня по август включительно. Размеры раковин у личинок около 0,3 мм.

Рост личинок в различных местах значительно варьирует в зависимости от температуры и качества пищи. Наиболее эффективным оказалось питание личинок смешанным планктоном при комнатной температуре. Большая часть пищи состояла из нескольких видов *Chlorella*. В этих условиях личинки начали оседать на 14-й день после оплодотворения (Рассел, 1963).

Моллюск ведет зарывающийся образ жизни. Однако, по Никитину и Турпаевой (1956), *P. rudis* в нормальных условиях почти не закапывается в грунт и довольно подвижен. Представители этого вида часто сидят кучками по три-четыре особи.

Живут питары на песчаном и илисто-песчаном грунтах. Черноморский *P. rudis ochropicta* является обитателем крупнозернистого песчаника. *P. rudis simplex* отмечен в мидиевом илу (Зернов, 1913; Бекман, 1940). *P. nimbose* и *P. maculata* живут на песчаной отмели и в маленьких бухтах Флориды (Смит А., 1959). Скарлато (1953) отмечает, что *P. pacifica* селится на гравии, гальке, ракуше и, реже, на песке.

Большинство представителей рода обитает на небольших глубинах — в литоральной и ламинариевой зонах. Некоторые виды живут на глубине 200 м и более. Таковы *P. eucymata*, отмеченная Абботтом (1954) и А. Смитом (1959) на глубине от 45,5 до 200,2 м и *P. newcombiana*, встреченная в Панамской провинции на глубине от 13 до 219 м. В редких случаях *P. rudis* попадает на глубине до 400 м (Паулус, Марс, 1941—1942).

Питары живут в морях с нормальной соленостью, но могут переносить некоторое нарушение солевого режима. По Никитину и Турпаевой (1956), взрослые *P. rudis ochropicta* хорошо переносят соленость 14 или даже 12‰: при этих показателях моллюски прожили более полутора месяца. При 10‰ *P. rudis* выживал более 20 дней, причем активность передвижения и потребление кислорода резко падали. В воде с соленостью 8‰ моллюски погибли уже на 3—4-й день. Некоторые представители этого рода не переносят также и значительного повышения солености. В Центральном Техасе наибольшее количество умерших экземпляров *P. texasiana* находилось в воде с соленостью, колеблющейся между 20 и 42‰ (Паффер, Эмерсон, 1953; Паркер, 1955). Однако особи *P. cordata* в этом районе в условиях той же солености найдены живыми.

Питары приурочены к хорошо аэрируемым участкам водоемов (Мерклин, Невеская, 1955). Дефицит кислорода *P. rudis* переносит довольно плохо (Невеская, 1965). Однако в некоторых случаях отмечается развитие этой формы в участках с ухудшенным газовым режимом (Арнольди, 1941).

Представители этого рода живут в теплых и умеренных водах. Отдельные виды, вероятно, переносят некоторое повышение температуры. В опытных условиях *P. rudis* показал значительную стойкость по отношению к высокой температуре. В летние месяцы, когда температура воды в проточных аквариумах временами поднималась до 26—27°, массовой гибели моллюсков не наблюдалось (Никитин, Турпаева, 1956).

Так как большинство представителей рода *Pitar* известно в основном из ламинариевой зоны морей (Сенеш, 1958), то прозрачность воды и освещенные участки дна должны являться благоприятными факторами для их обитания.

Питары предпочитают довольно подвижные участки водоемов (Мерклин, Невеская, 1955).

В Черном море *P. rudis* встречается в ассоциации с фауной, характерной для песчаного грунта. Таковы моллюски: *Modiolus adriaticus*, *Venerupis proclivis*, *Abra alba*, *A. fragilis*, *Divaricella divaricata*, *Mytilus galloprovincialis*, *Cardium exiguum*, *C. edule lamarekii*, *C. simile*, *C. paucicostatum*, *Tellina donacina*, *Venus (Chione) gallina*, *Donax venustus*, *Chlamys ponticus*, *Calyptraea chinensis*, *Caecum trachea*, *Nassa reticulata*, *Cyclonassa nerites*, *Cerithium reticulatum*, *Hydrobia* sp., *Cylichna variabilis*. В биоценозе мидиевого ила *P. rudis* встречается вместе с *Lentidium maeoticum*, *Abra alba*, *Cardium exiguum*, *C. simile*, *Venerupis proclivis*, *Modiolus phaseolus*, *Rissoa splendida*, *Nassa reticulata*, *Calyptraea chinensis*, *Cylichna variabilis* и др. (Зернов, 1913).

Род *Pitar* имеет широкое геологическое распространение.

Представители этого рода встречаются с мела до наших дней. Отдельные виды характерны для меловых отложений Кавказа, Мангышлака, Копет-Дага, палеогена Поволжья, юга Европейской части СССР, Средней Азии, Казахстана, нижнего миоцена Кавказа, среднего миоцена Черноморско-Каспийской области и плейстоцена Черноморского бассейна, а также кайнозоя Дальнего Востока.

### Род *Venerupis* Lamarck, 1818

Тип рода — *Venus perforans* Montagu.

По систематике, предлагаемой «Основами палеонтологии» (1960), *Venerupis* Lamarck, 1818, рассматривается как подрод рода *Paphia* Bolten in Röding, 1798, относящегося к семейству Veneridae Leach, 1819, тогда как в справочнике Коробкова (1954) *Venerupis* выделяется в качестве самостоятельного рода, принадлежащего к семейству Tarpsidae. В обширной иностранной литературе обычно также фигурирует самостоятельный род *Venerupis*. В этой книге мы принимаем род *Venerupis* Lamarck, 1818 и даем обзор образа жизни включаемых в него форм.

В настоящее время представители рода *Venerupis* широко распространены на побережье Атлантического океана. *V. rhomboides* встречается на мелководье Ла-Манша и южнее на всем побережье Европы до Средиземного моря (Холм, 1961). *V. pullastra* в фиордах Северной Зеландии и в Восточной Ютландии (Расмуссен, 1958). В Тихом океане у берегов Америки встречаются: *V. foliacea* от Калифорнийского залива до Панамского и *V. oblonga* от Панамского залива до берегов Перу (Долл, 1902). Представители рода *Venerupis* распространены также в Индо-Тихоокеанской провинции. *V. exotica*, *V. crenata*, *V. iridescens*, *V. crebrelamellata*, *V. galactites* живут у берегов Южной Австралии (Коттон, 1961).

Раковины небольшие, удлиненные, овальные или овально-трапцевидные, со смещенными вперед макушками. Замочная площадка узкая, несущая по три зуба в каждой створке. Средний кардинальный зуб левой створки и средний и задний правой рассеченные или раздвоенные. Синус мантийной линии удлиненный, широкий, спереди притупленный, слегка приподнятый. Наружная поверхность с концентрической и радиальной скульптурой. Радиальная скульптура обычно преобладает над концентрической. У некоторых видов, как, например: *Venerupis (Paphia) senescens*, *V. (Paphia) discrepans*, *V. (Paphia) rugata* и др. поверхность раковины покрыта лишь концентрическими ребрышками (Невеская, 1963).

В отличие от венусов у представителей рода *Venerupis* имеются хорошо развитые щупальца, которые несут многочисленные малень-

кие поперечные гребни (Ансел, 1961). Кроме того, у венеруписов есть биссус. Он выделяется слизистой тканью через отверстие биссусной железы, находящейся в ноге (Иосида, Маэда, 1956). У некоторых видов, например у *V. pullastra*, сифоны почти по всей длине соединены друг с другом на всем своем протяжении, за исключением окончаний (рис. 69); у *V. aurea* они сращены только до половины длины (рис. 69); у *V. decussata* сифоны совершенно отделены друг от друга по всей длине (рис. 69).

Половой диморфизм у венеруписа не наблюдается. Фрезер и Д. Смит (1928) рассмотрели этот вопрос для *Venerupis (Paphia) staminea*, но не обнаружили разницы в размерах между одновозрастными особями женского и мужского пола.

Большинство венеруписов — раздельнополюе. Ямамото и Ивата (1956), изучив характер размножения японского вида *V. japonica*, сообщают, что самцы этого вида становятся половозрелыми в двухлетнем возрасте, когда длина раковины достигает 22—27 мм, самки же в трехлетнем, когда длина их раковин 30—35 мм. Размножение происходит один раз в год. Нерест протекает с конца июля до начала сентября. Рост раковин начинается в апреле следующего года и наиболее интенсивен летом, что связано с более высокой температурой воды и изобилием планктона.

Квейл (1951—1952) подробно изложил результаты изучения процесса размножения, постепенного развития личинок, процесса метаморфоза и роста раковины *V. pullastra* у берегов Британской Колумбии.

Период размножения *V. pullastra* обыкновенно начинается в мае-июне (Квейл, 1951), когда температура воды равна примерно 10°. Период свободно плавающей личинки продолжается около одного месяца. В середине августа эти личинки из планктона исчезают. В некоторые годы, когда зима суровее обычной, нерест

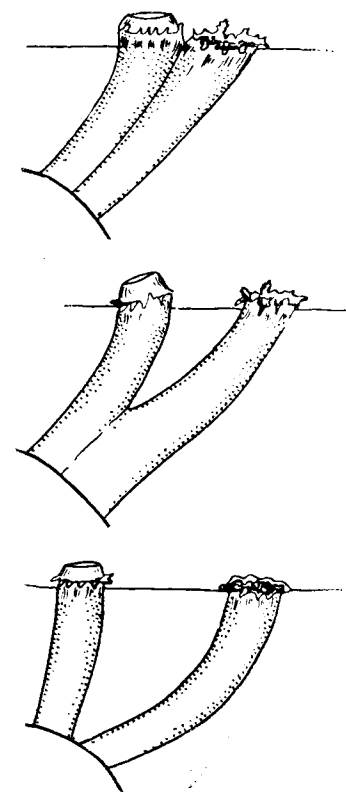


Рис. 69. Сифоны у различных видов *Venerupis* (по Анселу)

начинается не ранее июля: задержка объясняется низкой температурой воды. Свободно плавающая личинка совершает, как установлено этим автором, вертикальные миграции (миграция может длиться около 3 час., скорость движения личинки составляет 5 м в 1 час).

Квейлом (1952) дается подробное описание личинок и всего процесса метаморфоза, который претерпевает *V. pullastra*. Описываются органы и их развитие у вновь осевшей молоди длиной более 1 мм.

Эксперименты показали, что кольца (концентрическая скульптура), которые появляются на поверхности раковин *V. pullastra*, являются показателями годовичного роста моллюска. Перерыв роста и, следовательно, формирование очередного кольца приурочены к зимнему периоду. Установлено, что первые зимние кольца образуются в возрасте 4—7 месяцев, формирование следующих начинается лишь через год. Темп роста изменяется с каждым годом (Ортон, 1926); это зависит от температуры, запаса пищи и от некоторых других неизученных факторов. Фурукава, Хисаока (1957) пришли к выводу, что наиболее интенсивный рост наблюдался при меньшей плотности популяции, и что рост зависит прежде всего от количества пищи. Замечается снижение темпа роста в период размножения. Сравнительно высокий темп роста отмечается в местах высокого прилива.

Большинство венеруписов ведет зарывающийся образ жизни, углубляясь в грунт на 2 см с помощью большой ноги. Встречаются виды, которые посредством биссуса прикрепляются к расщелинам скал — *V. saxatilis*, *V. semidecussata* (Янг, 1962; Йосида, Маэда, 1956). По Квейлу (1949), *V. pullastra*, помещенный на подходящий субстрат, сначала делает попытку зарыться. Процесс зарывания, совершающийся быстро, изучался экспериментально как на молодых, так и на взрослых особях; опыты проводились на различных грунтах — на песчаном, илистом, гравийном и твердом. Во всех случаях, независимо от окружающей среды, повторялась одна и та же последовательность движений: сначала приоткрываются створки раковины. Затем высовывается нога, делая пробные движения. Эти движения ноги назад и вперед продолжаются до тех пор, пока она не вытянется почти на длину, равную длине самого животного. Далее: конец ноги расширяется, образует подобие якоря. Если субстрат достаточно тверд, то нога остается в таком положении и животное начинает двигаться по поверхности. Если же субстрат более мягок, то тотчас же начинается процесс зарывания. Обе сифональные апертуры закрываются, аддукторы сокращаются, уменьшая объем мантийной полости, и оттуда вытесняется излишек воды. В тот же момент сжимаются передние ретракторы, а задние расслабляются, вслед-

ствие чего передний край раковины углубляется в грунт, а задний приподнимается. Затем совершается движение раковины вперед и вглубь.

Водная струя, выбрасываемая из полости мантии, очевидно, способствует зарыванию моллюска в рыхлый грунт. Во всяком случае роль ее, вероятно, аналогична роли такого же приспособления у *Ensis*, *Maetra* и многих других двустворок. Когда *Venerupis* зарывается в песок, то края его раковины почти параллельны поверхности осадка.

Рассматривая процесс зарывания у венерид, Ансел (1962) отмечает, что в течение всего периода зарывания кончики сифонов поддерживают связь с поверхностью субстрата. Но при потере этой связи, из-за извлечения раковины или по другой причине, последовательность движений нарушается.

Венеруписы являются типичными фильтраторами, питающимися детритом, диатомеями и микроорганизмами, находящимися в воде во взвешенном состоянии.

Почти все авторы указывают на приуроченность венеруписов преимущественно к песчанистому и скалистому грунтам. Типичное местообитание *V. pullastra*, как сообщает Квейл (1949, 1951), — под плоскими камнями. Животные в раннем возрасте прикрепляются к твердым предметам — камням или раковинам — с помощью биссуса; в этот период песчаный грунт является неподходящим для прикрепления. По Белдингу (1912), двустворки зависят от характера дна, на котором они поселяются. Квейл (1951, 1952) считает, что неподходящий грунт может оказаться причиной массовой смертности.

Взрослые особи предпочитают участки дна, занятые литотамниевыми песчаниками, а в некоторых случаях — мелкопесчанистый грунт, в который они могут зарываться.

Венеруписы характеризуются ограниченным батиметрическим диапазоном; они встречаются на небольших глубинах. По Остроумову (1896), венеруписы живут в Мраморном море на глубине от 5 до 21 м; Расмуссен (1958) отмечает *V. pullastra* в фиордах Северной Зеландии и Восточной Ютландии на глубинах не менее 1,5—2 м. По Холму (1961), *V. rhomboides* встречается в мелководье Ла-Манша на глубинах от 0 до 80 м. *V. exotica* обитает на глубине 14—31 м; *V. iridescens* — на глубине 40 м в трещинах известняка (Коттон, 1961).

Большинство современных видов венеруписов обитают в водах нормальной солености. Некоторые виды, однако, переносят несколько пониженную соленость. Например, *V. (Paphia) rugata rugata* в Черном море, Босфоре и Мраморном море встречается при солености 14—30‰, а *V. (Paphia) rugata proclivis* — при солености от 15—16 до 18—30‰ (Невеская, 1963).

Представители рода переносят большие колебания температуры. Резкое понижение в зимний период отражается на раковине, ее рост прекращается и образуется годичное кольцо. Повышение температуры способствует росту раковины (Квейл, 1951, 1952).

Венеруписы нуждаются в хорошей аэрации (Сенеш, 1958).

На мелководье Ла-Манша, близ Плимута (на глубине 46—66 м) *V. rhomboides* встречается вместе с *Cardium echinatum*, *Dosinia lupinus*, *Venus ovata*, *Abra alba*, *Gari fervensis*, *Cultellus pellucidus*, *Hiatella arctica* и др. (Холм, 1953).

Венеруписами питаются некоторые виды береговых морских птиц (чайки и др.), рыбы и сверлящие брюхоногие (Квейл, 1951, 1952).

Холм (1961б) установил, что существует прямая зависимость между глубиной обитания и формой раковины *V. rhomboides*.

Характер грунта, соленость, температура и другие факторы в данном случае не играют роли. Изменение формы раковины у изучаемого вида зависит, как полагает автор, от изменения гидростатического давления: чем глубже, тем раковины становятся более удлиненными.

Представители рода *Venerupis* встречаются от мела доныне. Отдельные виды встречаются в миоцене Черноморско-Каспийского бассейна, в кайнозой Дальнего Востока, в плейстоцене Черноморского бассейна.

## НАДСЕМЕЙСТВО TELLINACEA

### СЕМЕЙСТВО TELLINIDAE BLAINVILLE, 1814

#### Род *Tellina* Linné, 1758

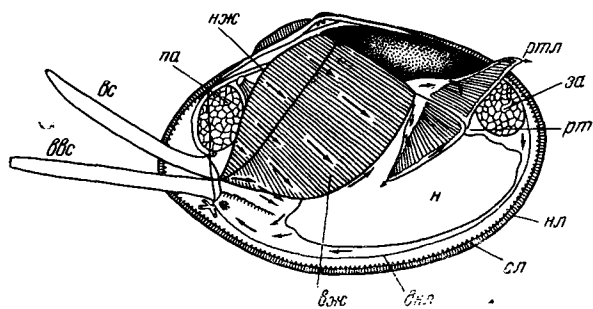
Тип рода — *Tellina radiata* Linné, 1758, Индийский океан.

Представители рода *Tellina* (в широком понимании) распространены в водах Тихого, Атлантического и Индийского океанов; однако в отличие от рода *Macoma*, их распространение ограничивается как на севере, так и на юге водами умеренных температур. В арктических водах они не встречаются. Теллины широко известны в Средиземном, Мраморном и Черном морях.

Раковины небольшие, несколько неравностворчатые, удлиненные, овальные или треугольно-овальные, обычно слабо выпуклые, неравносторонние, иногда килеватые или с вытянутой и удлиненной задней частью. Макушки опистогирные. Наблюдается умеренная загнутоость задней части створок. Лунка отсутствует. Щиток имеется. Замочная площадка узкая. Передний кардинальный зуб в левой створке и задний в правой раздвоены. Мантийный синус широкий и примыкает к нижней части мантийной линии. Часто он почти достигает переднего несколько удлиненного мускульного отпечатка. Наружная поверхность гладкая или с концентрическими ребрами. У некоторых видов наблюдаются косые ребра, пересекающие линии нарастания.

Нога теллин большая, сильная, уплощенная и весьма активная. Педальная щель длинная, тянущаяся от педального ретрактора до основания вводного сифона. Нога животного, помещенного на грунт, немедленно высовывается, вытягивается вперед, изгибается и углубляется в грунт. Животное приподнимается, и раковина в результате сокращения педальных и замыкающих мускулов скользит вниз (рис. 70).

Процесс зарывания, от первого сокращения ноги до полного исчезновения моллюска под песком, занимает не более 30 сек. Примечательны два подвижных, обособленных друг от друга, длинных и узких сифона (рис. 71). Сифональная апертура снабжена шестью подвижными лопастями-щупальцами, к каждому из которых вдоль сифона протягивается нерв. Однако чувствительность сифональных окончаний слабая, и они очень отличны от настоящих щупалец, присущих моллюскам, питающимся взвесями. Вводной сифон иногда сильно вытягивается в длину, в четыре раза превышая длину самой раковины. В то время, когда животное полностью зарылось в песок, этот сифон, дугообразно извиваясь, шарит по поверхности осадка и активно захватывает все,

Рис. 70. *Tellina tenuis* (по Янгу)

ввс — вводный сифон; вж — внутренняя полужабра; внл — внутренняя лопасть края мантии; вл — выводной сифон; за — задний аддуктор; н — нога; нж — наружная полужабра; нл — наружная лопасть края мантии; па — передний аддуктор; рт — ротовое отверстие; ртл — ротовые лопасти; сл — средняя лопасть мантийного края.

Стрелки указывают направление реснитчатых токов

что попадает в поле его досягаемости. Частицы пищи, захваченные сифоном, проходят через сифонную трубку и поступают в пищеварительные реснитчатые бороздки, а затем в пищеварительный аппарат (Янг, 1949а). Выводной сифон обычно не превышает длины самой раковины и едва выступает над поверхностью субстрата. Он должен быть всегда открытым, т. е. не засыпаться осадком, так как через него постоянно выводятся отработанные продукты обмена. Теллины являются типичными грунтоядами, т. е. они извлекают пищу непосредственно из грунта, в противоположность фильтраторам, которые получают пищу, находящуюся в придонном слое воды.

На основании изучения популяций *T. tenuis* Янгом (1949а), Холмом (1950) и др. было выяснено, что большинство теллин закапывается в грунт — песок, ил, гравий — довольно глубоко и при этом лежит то на правой, то на левой створке. Предполагается, что положение моллюска в грунте не всегда одинаково и что оно может меняться в связи с приливами и отливами. По Холму (1961а), *T. tenuis*, *T. fabula*, *T. squalida*, над которыми непосредственно проводились наблюдения у берегов Юго-Западной Англии, лежат в грунте на левой створке (рис. 72).

Внутренние органы не обнаруживают какой-либо асимметрии, связанной с образом жизни животного.

Подопытное животное, положенное на поверхность субстрата правой створкой вниз (рис. 73), во время зарывания постепенно переворачивается (Холм, 1961).

Такие виды, как *T. squalida*, *T. tenuis*, *T. fabula*, *T. donacina*, *T. pygmaea*, живут зарывшись в песок, ил, гравий (Стефен, 1928; Янг, 1949а; Уэлс, 1957; Холм, 1961а). *T. donacina* встречается на песчано-галечных и песчаных грунтах (Долл, 1900; Виноградова, 1950), а также на илистых грунтах (Никитин, 1948; Мортон, 1958). Теллины отмечаются и на илисто-песчаных грунтах (Мейер, Мебиус, 1877; Винкворт, 1932; Сенеш, 1958). На побережье Адриатического моря на песчаном грунте встречаются *T. distorta* и *T. donacina* (Ватова, 1948—1949). Британские теллины — самая крупная *T. crassa* и самая маленькая *T. pygmaea* — живут на грубозернистом грунте и ракушечном гравии (Форд Э., 1923). *T. lutea* отмечена местами на крупнозернисто-песчаных с примесью гравия, а местами на илисто-песчаных грунтах, у западных берегов Камчатки (Гордеева, 1948) и у берегов дальневосточных морей (Скарлато, 1955).

*T. (Peronidia) bodegensis* встречается на чистопесчаных грунтах у берегов Колумбии и Калифорнии (Фич, 1953) и у берегов Западной Америки (Кин, 1958; Олдройд, 1924). Такие виды, как *T. idae*, *T. (=Arcopagia) lamellata*, *T. (A.) declivis*, *T. (A.) carpenteri*, *T. (Peronidia) bodegensis*, *T. (Moerella) salmanea*, встречаются на грунтах, представленных галькой, гравием, битой ракушей у берегов Северной Америки (Уэлс, 1957; Олдройд, 1924).

Таким образом, теллины обитают главным образом на песчаных или илисто-песчаных грунтах, в которых им легко зарываться и из которых легко добывать пищу. Чисто илистых грунтов они избегают, так как там была бы угроза загрязнения мантийной полости илом.

Глубины, на которых обитают теллины, колеблются в сравнительно небольших пределах: *T. fabula*, *T. donacina*, *T. tenuis*

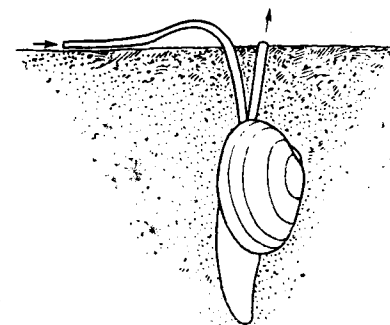
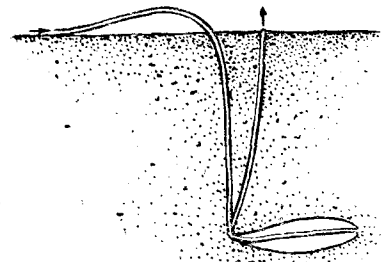
Рис. 71. Положение *Tellina tenuis* в грунте (по Янгу)Рис. 72. Положение *Tellina squalida* в грунте (по Холму)



Рис. 73. Различные стадии процесса зарывания *Tellina squalida* (по Холму)

и *T. balaustina* живут, как правило, на глубинах не более 50 м (Джеффрис Г., 1863; Милашевич, 1916; Стефен, 1928; Винкворт, 1932; Виноградова, 1950). *T. lutea* встречается на глубинах от 2 до 15 м (Гордеева, 1948).

Британские виды, *T. pygmaea* и *T. crassa*, обитают на глубинах от 30 до 70 м (Форд, 1923). *T. tenuis* на Черноморском побережье отмечена на глубине не более 2 м (Арнольди, 1948). *T. distorta* на побережье Адриатического моря обитает на глубине 9—18 м, а *T. communis* в Средиземном море — на глубине 20—50 м (Ватова, 1948—1949). *T. lutea* у дальневосточных берегов встречается на глубинах от 15 до 40 м, редко 100 м, а *T. (Moerella) salmonea* — от 40 до 70 м (Скарлато, 1955). В Средиземноморской области Шенк (1945) отметил некоторые виды, например *T. idaea* и *T. (=Arcopagia) carpenteri*, которые встречаются на глубинах от 70 до 180 м.

Как видно из всех приведенных данных, теллины в основном обитают на глубинах, не превышающих 50 м, чаще всего в пределах от 10 до 30 м и лишь изредка на значительных глубинах порядка 180 м.

*T. tenuis*, живущая в мелководных участках Северного моря, переносит сильные колебания солености от 12 до 24‰. В открытых морях они живут и при солености 30‰. В западной части Балтийского моря — при солености 19‰, а в некоторых случаях предпочитают опресненные участки вблизи устьев рек. *T. lutea* на западном побережье Камчатки обитает при солености 31,7—33,9‰ (Гордеева, 1948). *T. planata* живет в водах нормальной солености у берегов Португалии, в Средиземном море и в Адриатическом, *T. donacina*, встречающаяся там же и еще в Черном море, выдерживает понижение солености до 17—18‰ (Зернов, 1913; Милашевич, 1916), а *T. tenuis* — еще более низкую соленость (до 10—14‰). *T. tampaensis* способна к жизни даже в условиях солоноватых бухт, где соленость колеблется от 2,3 до 8‰, так как туда временами проникают воды с пониженной соленостью. Эти сведения касаются теллин, обитающих в бухтах побережья Техаса и лагуны Мадре (Паркер, 1959).

Таким образом, можно сказать, что теллины переносят значительные колебания солености.

Теллины мелководных участков Балтийского моря переносят сильные колебания температуры: от 2 до 15° (Мейер, Мебиус, 1877). *T. americana*, встречающаяся у берегов Северной Каролины, обитает при температуре придонного слоя воды 19,4°. *T. flagellum*, очень сходная с австралийской *T. unifasciata*, у берегов Бразилии обитает при температуре придонного слоя воды 26°. Кроме того, многие виды теллин, найденных у берегов Калифорнии, живут при температуре придонного слоя воды от 18 до 26° (Долл, 1900). *T. fabula* и *T. donacina*, обитающие в Черном море у побережья Синоп—Батуми, переносят годовые колебания температуры (июль—февраль) от 7,5 до 22° (Никитин, 1948). *T. lutea* на западном побережье Камчатки, в зоне летнего прогрева на глубине от 16 до 20 м обитает при температуре придонного слоя воды 15° (Гордеева, 1948). Этот же вид у дальневосточных берегов обитает на глубинах 14—99 м, при температуре придонного слоя воды от 2,8 до 18,5° (Скарлато, 1955). Теллины переносят значительные колебания температур.

Теллина является характерной формой для биоценозов илисто-песчаных грунтов сублиторальной зоны морей. Шенк (1945) приводит следующий состав биоценоза у берегов Калифорнии с глубины 25—40 м, с мягкого грунта: *Tellina idaea*, *T. (Arcopagia) carpenteri*, *Cryptomya californica*, *Cuspidaria beringensis*, *C. californica*, *C. planetica*, *Macoma charlottensis*, *Leda homata*, *L. oxia* и др. Холм (1950) у берегов Великобритании приводит теллин в составе различных биоценозов: на илистых грунтах *T. fabula* среди *Nucula nitida*, *Pecten maximus*, *Chlamys opercularis*, *Abra alba*, *Donax vittatus*, *Spisula subtruncata*, *Ensis* sp. на песчаных и тонкогравийных грунтах — *Tellina fabula*, *Nucula nitida*, *Thyasira flexuosa*, *Abra alba*, *Lutraria* sp., *Mya truncata*, *Ensis* sp., *Cultellus pellucidus*, *Gibbula magus*, *Turritella communis* и др. Никитин (1948) отмечает *T. fabula* и *T. donacina* в биоценотической группировке песка, на глубине 10—16 м, на побережье Черного моря (Синоп—Батуми): *Venus (Chione) gallina*, *Divaricella divaricata*, *Pitar rudis*, *Donax venustus*, *Chlamys ponticus*, *Cardium paucicostatum*, *Spisula subtruncata* и др.

Многочисленные виды встречаются в мелу Кавказа, Эмбы, Мангышлака. Палеоген Поволжья, Приаралья, Средней Азии. Миоцен Грузии. Средний миоцен Западной Украины, Молдавии, Керченского п-ова, Кавказа, Казахстана, Туркмении. Третичные отложения Дальнего Востока.

Род *Macoma* Leach, 1819

Тип рода — *Tellina calcarea* Chemnitz, 1782. Современный циркумполярный вид.

Представители рода *Macoma* очень многочисленны и имеют очень широкое географическое распространение в современных морях, океанах, в опресненных лагунах и эстуариях.

Наиболее часто встречающимся и известным видом является *M. baltica*. Многими авторами этот вид отмечается из опресненных заливов boreальных областей Атлантического и Тихого океанов, у берегов Северного моря (Фрезер, 1932; Бинланд, 1940; Спуунер, Мур, 1940; Холм, 1949; Смит, 1951), у берегов Восточного Мурмана (Милославская, 1953), у берегов Северной Америки (Олдройд, 1924; Кин, 1937). Это — типичный холодноводный вид.

Существует, однако, огромное количество других видов, которые встречаются в значительно более умеренных широтах. Так, Кин (1937) отмечает у западных берегов Северной Америки не менее 25 видов; из них наиболее широкое распространение с севера на юг (от 27 до 72°) имеют *M. calcarea*, *M. incongrua*, *M. nasuta*, относительно более северными являются, кроме *M. baltica*, также *M. brota*, *M. irus*; более южными — *M. expansa*, *M. indentata*, *M. yoldiformis*.

Шефер (1937) отмечает *M. middendorffii* в Беринговом море; *M. incongrua* встречается в Арктических морях, а также в Японском море; *M. brota*, *M. baltica* отмечены только в северных морях; *M. moesta*, *M. calcarea*, *M. nasuta*, по Олдройду (1924), так же как и по данным Кин (1937), распространяются гораздо дальше на юг, главным образом на побережье Атлантического океана. Некоторые виды отмечены в Средиземноморской провинции.

Раковина средней величины овального или треугольно-овального очертания, обычно с несколько загнутой задней частью. Она характеризуется отсутствием латеральных зубов. Нижний край синуса соприкасается, но не сливается с мантийной линией. Форма мантийного синуса на правых и левых створках не одинакова.

Анатомическое строение маком аналогично теллинам (рис. 74).

Обычно животное лежит, зарывшись в ил, неглубоко от поверхности, поддерживая связь с водой посредством разобщенных сифонов, вводного и выводного.

В своей работе о теллинах Янг (1949а) большое внимание уделяет изучению маком, в частности *M. baltica*. Автор относит этот род к илоядным формам, которые не обладают избирательной, в смысле пищи, способностью. Так же как и теллины, макомы вытягивают длинный вводный сифон, с помощью которого они собирают с поверхности субстрата питательный детрит, время от времени выбрасывая обратно лишние, неусваиваемые организмом

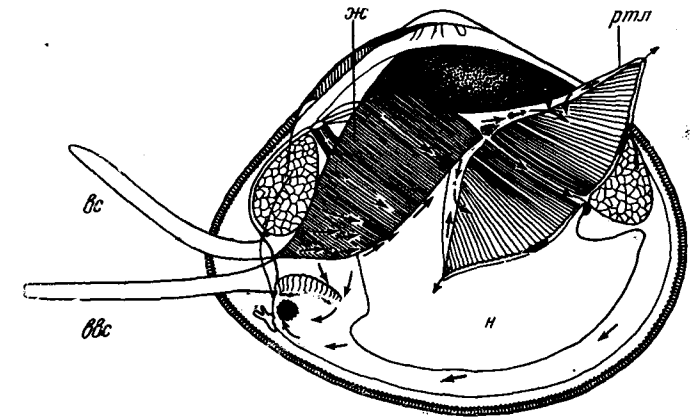


Рис. 74. *Macoma baltica*  
Вид с правой стороны (по Янгу)

вс — вводный сифон; вс — выводной сифон; жс — жабры;  
н — нога; рмл — ротовые лопасти

частицы, попавшие в сифон. Выводной сифон значительно короче и всегда находится в вертикальном положении. Вернштедт (1942) предполагает, что макомы питаются диатомеями и детритом. Во время отлива маком вбирает пищу при помощи высокоактивного вводного сифона, который, изгибаясь и удлиняясь, может собирать пищу с площади 4 см<sup>2</sup>. Во время же прилива животное получает пищу прямо из придонного слоя воды, где во взвешенном состоянии находятся питательные частицы. Хант (1925) высказал предположение, что илоядные животные с длинными свободными сифонами питаются материалом, который находится в воде во взвешенном состоянии, подобно тем двустворкам, которые имеют короткие сифоны. В период питания таким способом сифоны макомы не вытянуты и малоподвижны, тогда как во время питания илом вводный сифон сильно удлиняется и становится весьма активным. Таким образом, предполагается, что макома в условиях отлива становится илоядным животным, а в условиях прилива питается частицами взвеси. В период отлива животное, питаясь илом, быстро вбирает в себя питательный материал с окружающей поверхности грунта и до очередного прилива вынуждено искать себе пищу, а для этого ему приходится передвигаться. Следы передвижения, оставленные животным на прибрежных грунтах, бывают хорошо заметны. Процесс же движения удавалось наблюдать крайне редко. Происходит передвижение следующим образом: через



каждые 15 сек. нога животного вытягивается вперед, и животное, лежащее на боку, толчком продвигается вперед. На поверхности при этом остается борозда до 5 мм шириной. Нога в течение 4 сек. сокращается 15 раз, и при этом животное продвигается примерно на 5 см вперед. Были произведены наблюдения над характером и формой бороздок — следов ползания маком. Обычно эти бороздки представлены прямой линией, загнутой в конце. Чаще всего эти следы имеют U-образную форму. Некоторые авторы (Брэ-филд, Ньюэлл, 1961) полагают, что в большинстве случаев наблюдатель видит лишь какую-то часть следа пути животного, а остальное смыто отливом.

Удалось установить, что в ясные дни эти моллюски движутся навстречу солнечным лучам, а в облачный день направление движения неориентировано. Все наблюдения проводились названными авторами на берегу, тотчас же после отлива. Движение маком навстречу солнечным лучам в условиях аквариума проверить не удалось, так как в искусственных условиях они ведут себя несколько иначе.

Условия обитания, а именно заиленность грунта и степень солености, в пределах их распространения чрезвычайно непостоянны и разнородны. Сильно колеблются также и температуры дна и воды тех участков, где обитают макамы. В различных местобитаниях Восточного Мурмана отмечается наличие двух экологических форм *M. baltica*: одна населяет сильно заиленную мелкопесчанистую литораль мелководных бухт, а другая — более глубокие участки литорали, которые расположены ближе к открытому морю, с более крупнозернистым песчанистым грунтом, значительно менее заиленным. Макамы, взятые из этих двух различных экологических ниш, весьма различны по внешнему облику, весу и величине (Милославская, 1953).

Как отмечалось многими авторами (Фрезер, 1932; Бивлэнд, 1940; Спуунер, Мур, 1940; Холм, 1949; Смит И., 1951), *M. baltica* широко распространена и даже обильна на илистом и песчано-илистом субстрате приливно-отливной зоны Северного моря и на сублиторали опресненных заливов бореальных областей Атлантического и Тихого океанов (Троицкий, 1961). Это мелководная форма, замещающая *T. tenuis* в илистых грунтах (Янг, 1949а). На мягких грунтах преобладают *M. nasuta*, *M. secta* и *M. incinata*. Зенкевич (1961) приводит примеры шести группировок, представленных на песчано-илистых грунтах мелководной зоны у берегов Нормандии. Этот автор выделяет биоценозы мелкозернисто-песчанистых грунтов, среди которых на глубинах от 2 до 50 м встречается *M. calcarea*. В Уссурийском заливе Японского моря на глубинах 10—40 м на илисто-песчаном дне численно преобладает именно этот вид. Некоторые виды встречаются, однако, на более

значительных глубинах. Зенкевич (1961) отмечает, например, что биоценоз *M. baltica* приурочен вообще к приливно-отливной зоне, но в Балтийском море она, в составе измененного биоценоза, распространяется на значительную глубину. По данным того же автора, у берегов Нормандии *M. calcarea* встречается на глубинах от 2 до 50 м. В датских водах Петерсен (1915) выделил 9 различных биоценозов, причем *M. calcarea* входит в биоценоз *Abra alba*, который приурочен к глубинам от 15 до 40 м.

*M. oneilli* и *M. moesta* у берегов Аляски (Мак-Гинити, 1955) встречаются на глубинах 15—20 м. В общем макамы являются обитателями небольших глубин.

Макамы живут в водах различной солености. По Зенкевичу (1961), *M. baltica*, населяющая Балтийское море, встречается в Кольской бухте, где соленость равна 15‰ и в Ботническом заливе, где соленость не более 2‰. Во втором случае макамы значительно мельче. Паркер (1959), изучив сообщества беспозвоночных животных из бухт побережья Техаса и лагуны Мадре, сообщает, что макамы встречаются на песчаных грунтах открытых бухт на глубине 4 м, где соленость бывает иногда не более 1‰, а иногда достигает 41‰. Таким образом, макамы переносят сильные колебания солености, которые зависят в течение года от количества осадков, степени испарения и других причин. Макамы, живущие на литорали Белого и Баренцева морей, подвергаются воздействию приливно-отливных и резких суточных колебаний температур. Согласно данным, приводимым Милославской (1955), можно заключить, что макамы переносят колебания температур в диапазоне от —0,28 до 5,86°. Они способны в течение года выносить не только резкие колебания температуры воды, но и отрицательные минимумы; последние, правда, лишь весьма непродолжительно. Таким образом, макамы способны переносить сильные колебания температур как годовых, так и суточных.

Биоценологические группировки, в которые входит *Macoma*, приводятся многими авторами. Шенк (1945) у берегов Калифорнии отмечает присутствие *M. irus* в числе других 59 видов, собранных в приливно-отливной зоне: *Kellia laperousii*, *Mytilus californianus*, *Petricola carditoides*, *Pholas ovoidea*, *Ph. penita*, *Hiatella arctica* и др. Этот же автор указывает, что на глубине 20—60 м встречаются три вида маком: *M. charlottensis*, *M. planiuscula*, *M. quadrona* совместно с *Cryptomya californica*, *Cuspidaria beringensis*, *Lucina annulata*, *Nucula tenuis*, *Pandora filosa*, *Chlamys diegensis*, *Solemya johnsoni*, *Tellina idae*, *T. (-Arcopagia) carpenteri*, *Thyasira trapezoides*. Шенк отмечает также, что *M. incongrua*, *M. irus* и *M. nasuta* найдены у берегов Британской Колумбии при низком уровне вод вместе с *Mya arenaria*, *Mytilus edulis*, *Solen sicarius*, *Acmaea digitalis*, *Bittium eschrichtii*, *Diodora aspera*, *Lit-*

*torina scutulata*, *L. silvana*, *Thais lamellosa* и др. Обзор различных биоценозов северных морей, где встречаются макомы, можно найти в специальных работах советских исследователей (Милославская, 1952, 1953, 1955 и т. д.). Зегерштрейл (1961), проводивший многолетние наблюдения над *M. baltica*, сообщает очень много сведений об этом роде и приводит различные биоценологические группировки с берегов Балтийского моря, в которые входит и *M. baltica*.

Макомы известны из среднего миоцена Крымско-Кавказской области и Туркмении, кайнозой Сахалина и Камчатки, а также из четвертичных отложений Севера СССР. Эоцен—голоцен Европы, Азии, Африки, Америки.

#### СЕМЕЙСТВО SCROBICULARIIDAE ADAMS, 1858

##### Род *Scrobicularia* Schumacher, 1817

Тип рода — *Trigonella plana* Costa, 1778. Средиземное море.

Род *Scrobicularia* представлен очень небольшим числом видов. В настоящее время скробикюлярии распространены в Атлантическом океане, Средиземном, Северном морях и в эстуариях рек Южной Англии.

Раковина средней величины, овального очертания, с маленькой, слабо выдающейся макушкой. Кардинальные зубы слабо развиты: один маленький кардинальный зуб в левой створке и два небольших зуба в правой створке. Боковых зубов нет. Хондрофор глубокий, скошенно-треугольный. Синус широкий, спереди округлый, сливающийся с мантижной линией. Наружная поверхность с тонкими концентрическими ребрами.

Внутреннее строение очень сходно с внутренним строением *Abra* и *Tellina*. Величина отдельных экземпляров в среднем от 30 до 50 мм. Наблюдения Грина (1957) показали, что максимальная величина раковины этого рода достигает 54 мм. Продолжительность жизни *S. plana*, по данным этого же исследователя, 16—18 лет. Это удалось установить лишь приблизительно, так как ранние кольца нарастания у них, как правило, стираются.

По Спуунеру и Муру (1940), *Scrobicularia* встречается обычно в эстуариях рек Теймар и Ляйнер на юго-западе Англии. По Спуунеру и Муру (1940), популяции *S. plana* достигают плотности 1000 экз. на 1 м<sup>2</sup>. Но в эстуарии Гвендрет (Южный Уэльс) популяции этого вида значительно малочисленнее. В некоторых пунктах наблюдений отмечено довольно большое число раковин этого вида, примерно 150 взрослых и 70 молодых особей на 1 м<sup>2</sup>. Эти же авторы отмечают, что *S. plana*, весьма характерная для эстуариев рек Южной Англии, очень редко встречается на Севере.

Скробикюлярии обычно глубоко зарываются в грунт (на 10—20 см) и сообщаются с внешней средой при помощи очень сильно вытягивающихся сифонов, подобно абрам и теллинам.

По данным многих исследователей, популяции скробикюлярий всегда приурочены к мягким илистым или илисто-песчанистым грунтам. В эстуарии р. Экс, по Холму (1949), *S. plana* также найдена преимущественно на илистых и илисто-песчанистых грунтах.

В эстуарии р. Теймар эти моллюски распространены, главным образом, в верхней части литорали и до глубины минимального прилива (Спуунер, Мур, 1940), а в Вистейбле они селятся чаще всего на средне-приливном уровне, вдоль обращенных к морю частей прибрежной зоны (Ньюэлл, 1954). В эстуариях Темзы и Челквелла (Эссекс) они чаще всего встречаются на илисто-песчанистых грунтах средней литорали.

Скробикюлярии переносят изменения солености в широких пределах, но характер и расположение популяций заставляет думать, что они все же плохо приспособлены к очень сильным изменениям солености в период цикла отлива—прилива (Милн, 1938). При изучении скробикюлярий эстуария Гвендрет (Грин, 1957) оказалось, что они здесь подвержены действию вод весьма низкой солености, порядка 2‰, в течение короткого периода времени перед приливом. По Спуунеру и Муру (1940), при сухом лете вода в эстуарии р. Теймар достигала солености 20,2‰. При высокой воде колебания солености в названном эстуарии не столь велики. Отмечаются значительные сезонные колебания солености воды эстуария, зависящие от количества поступающей туда пресной речной воды. В Челквелле соленость воды во время уровня среднего прилива колеблется от 25‰ в сухую зиму и до 32‰ в сухое лето. Таким образом, скробикюлярии могут переносить значительное колебание солености, могут существовать при солености 30‰. В зависимости от изменения солености происходит изменение состава крови моллюсков, а также осмотического давления (Фримен, Риглер, 1957). Колебание осмотического давления мало зависит от изменения солености внешней среды лишь в том случае, если животное находится в закопанном состоянии. Если же животное находится на поверхности грунта, то воздействие среды имеет на него непосредственное влияние. Осмотическое давление закопаншихся в грунт скробикюлярий зависит от солености воды, находящейся над грунтом, а не в самом грунте, ибо животное связано с внешней средой посредством своих длинных сифонов.

Скробикюлярии встречаются в Европе от мела до голоцена и в плейстоцене Черноморского бассейна.

Род *Abra* Leach in Lamarck, 1818 (= *Syndesmia* Agassiz, 1846)

Тип рода — *Ligula tenuis* Montagu, 1808, Атлантический океан.

Представители рода *Abra* распространены в водах Атлантического океана у берегов Европы. Присутствие их отмечается в северных морях. Здесь можно встретить *A. nitida* и *A. prismatica* (Зенкевич, 1951). В Баренцевом море *A. prismatica* отмечается Филатовой (1957а, 1957б). *A. alba* встречается в Средиземном, Адриатическом, Мраморном и Черном морях. В Черном море она характерна для фазеолиновой зоны (Милашевич, 1916). *A. fragilis* чаще всего встречается в Средиземном и Адриатическом морях. *A. ovata* входит в состав многих биоценозов, заселяющих побережье Азовского моря (Зенкевич, 1951). Этот же вид отмечен в солоноватых лагунах (дельта р. Роны), где обитает в условиях значительного опреснения.

Раковины очень небольшие, тонкостенные, хрупкие, овальные или треугольно-овальные, слабо выпуклые, с укороченной задней частью, где иногда имеется слабо выраженная депрессия (вдавленность). Макушки маленькие, ориентированные назад. В правой створке два кардинальных зуба, а в левой створке — один. Связка внутренняя, на ложечкообразном удлиненном резилифере. Синуус широкий и глубокий, соприкасающийся внизу с нижней частью мангитной линии. Наружная поверхность гладкая или со слабой концентрической скульптурой. Основное отличие *Abra* от *Tellina* заключается в характере связки, которая у *Abra* является внутренней, а у *Tellina* — наружной.

Анатомическое строение тела *Abra* весьма сходно со строением тела *Tellina* (рис. 75).

Абра ведет зарывающийся образ жизни, погружаясь в грунт на всю длину раковины при помощи большой мускулистой ноги, которая имеет языковидную, заостряющуюся книзу форму. Сифоны длинные и разобщенные с самого основания. Вводной сифон способен вытягиваться на длину, в 5 раз превышающую длину самой раковины. Этот сифон очень подвижен: он постоянно шарит по поверхности грунта, втягивая ток воды, который несет с собою питательные частицы. Строение сифонов и механизм их действия подробно описаны Петерсеном и др. (1911). Активно втягиваемый осадок постоянно засоряет сифон и поэтому периодически, каждые 2,5 мин., он, сокращаясь, выбрасывает наружу ненужные частицы в виде псевдофекалий. Временами, пропуская через вводной сифон ток воды, животное запасается также и кислородом. Выводной сифон зарывшегося в грунт моллюска принимает вертикаль-

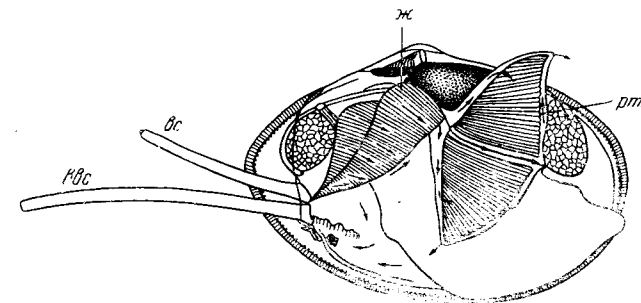


Рис. 75. *Abra alba* (по Янгу)

вс — вводной сифон; вс — выводной сифон; ж — жабры; н — нога; рмл — ротовые лопасти

ное положение, лишь слегка возвышаясь над поверхностью осадка. Он значительно короче вводного сифона. На основании подробного строения сифонов можно сделать предположение, что абры предпочитают участки дна, где придонный слой воды не находится во взмученном состоянии, где в достаточном количестве имеется питательный детрит. По Зенкевичу (1951), при недостатке кислорода в придонном слое воды абра способна вытянуть вверх свой сифон на длину 20—30 мм и набрать кислород из более высоких горизонтов воды.

Интересной особенностью этих животных является их способность к быстрому росту и образованию колоний. Так, по Петерсену (1913), от весны до осени некоторые места могут быть заполнены массами раковин этих моллюсков. При длительном наблюдении (Зернов, 1913) было установлено, что те самки, которые в конце сентября были еще неполовозрелыми, в конце мая следующего года были уже вполне готовы к производству молоди.

Представители рода обитают в Мраморном море, на илистых грунтах (Остроумов, 1896). *A. alba*, *A. nitida* и *A. prismatica* обитают у берегов Англии тоже на илистых грунтах (Стефен, 1933). Присутствие *A. alba* отмечается Холмом (1953) среди донной фауны Плимута на тонкозернистом и илистом грунтах с примесью гальки. Никитин (1948) приводит результаты ряда наблюдений на юго-восточном побережье Черного моря, где *A. fragilis* встречается на грунте, представленном смесью мелкого песка и ила, очень рыхлой консистенции. Согласно данным того же автора, на глубине 40—50 м, где грунт представлен чистым илом более или менее плотной консистенции, обитают *A. alba* и *A. ovata*. На глубине 60—70 м, где грунт состоит из чистого ила, встречаются те же два вида, а на больших глубинах встречается только *A. alba*.

По Бекману (1940), *A. alba* — эврибатная форма. В значительном количестве она находится только в фазеолиновом илу (до 700 экз. на 1 м<sup>2</sup>). Экземпляры того же вида в песчано-галечной фашии имеют более толстостенные и выпуклые створки. *A. fragilis* встречается в илу мидиевой зоны на глубине 20—40 м и иногда на крупнозернистом заиленном песке. Таким образом наиболее благоприятным для жизни абр является илистый и илисто-песчанистый грунт.

Представители рода *Abra* встречаются на глубинах до 600 м (Мейер, Мёбиус, 1877). В Мраморном море они отмечены на глубинах от 260 до 962 м (Остроумов, 1896), а в Черном море на глубинах до 40 м (Милашевич, 1916). Согласно сводным данным Мерклина (1950), абры приурочены к умеренным глубинам, где нет резкого влияния течений и поверхностного волнения, где господствуют спокойные условия и много питательного субстрата.

*A. alba* в датских водах обитает на глубинах от 15 до 40 м (Петерсен, 1915). Тот же вид в Черном море является характерным для фазеолиновой зоны, т. е. для глубин 80—90 м (Милашевич, 1916). *A. alba* отмечается (Ватова, 1948—1949) в Адриатическом море на глубине от 7 до 50 м. *A. alba*, а также *A. prismatica* — в водах Плимута (Холл, 1953), на глубинах 17—37 м. *A. alba*, по данным Вальтера (1893), встречается от неритовой зоны до сублиторальной, а *A. nitida* — даже на глубинах 1550 м. По Паулусу и Марсу (1941—1942), *A. nitida* встречается в Средиземном море, на глубинах от 500 до 700 м. *A. nitida* по сравнению с другими видами имеет значительно меньшее распространение, но зато захватывает наибольшие глубины. Относительно *A. alba*, *A. nitida* и *A. prismatica* имеются сведения Стефена (1933), согласно которым все они у берегов Шотландии обитают на сублиторали, на глубинах порядка 40—50 м.

Таким образом глубина обитания колеблется от немногих метров до 50 м, исключая некоторые виды, которые встречены на значительных глубинах.

Согласно суммарным данным Мерклина (1950), *A. ovata* встречается колониями в Атлантическом океане при солености 37‰, в Азовском море при солености 8—10‰. Этот же вид достигает в Азовском море огромного развития (Зенкевич, 1951), вероятно, в силу того что этому способствует благоприятный режим биогенных элементов. Большинство видов переносит колебания солевого режима в широких пределах.

Никигин (1948) указывает на то, что *A. fragilis* у юго-восточных берегов Черного моря обитает при годовом температурном режиме, колеблющемся в пределах от 18 до 7,2° (июль—февраль), а *A. ovata* на том же побережье живет на больших глубинах, где колебание температурного режима менее заметное: от 8,4 до 7°. *A. alba* и *A. ovata* встречаются также и на более значительных глу-

бинах, порядка 50—60 м, где годовое колебание температур (июль — февраль) порядка 7—7,5°, а на глубинах 70—80 м, где в основном встречается *A. ovata*, температура почти постоянная. На глубинах 100—115 м абр встречается лишь *A. alba*. Температура здесь постоянно низкая — 7°.

Основной температурный диапазон для *Abra* от 7 до 18°.

Согласно суммарным данным Мерклина (1950), по отношению к фактору газообмена у абр много общего с ледями. Приспособление к жизни в спокойных водах, нередко в застойных, а также к жизни на больших глубинах, сопровождается способностью переносить неблагоприятные условия газообмена придонного слоя воды и существовать некоторое время без доступа кислорода или даже в присутствии сероводорода. Мерклин приводит в качестве примера результаты проделанного Муром (1931) опыта, в процессе которого абры были помещены в темноту в закрытый сосуд с водой, с весьма малым содержанием кислорода (менее 0,2 мг/л). Абра прожила в таких условиях 3,5 дня. Аналогичный эксперимент с *A. ovata* (Якубова, Мальм, 1930) показал, что она выжила при отсутствии кислорода 7 суток, а при наличии к тому же сероводорода (8,2 см<sup>3</sup>) — 6 суток. Эти опыты говорят о способности абр к длительному пребыванию в среде, бедной кислородом.

Абры, как правило, встречаются в тех же биоценозах, что и теллины.

Многочисленные виды встречаются в кайновое Европы, Азии, Америки; в палеогене, миоцене и нижнем плиоцене Юга СССР, в плейстоцене Черноморского бассейна.

## СЕМЕЙСТВО DONACIDAE FLEMING, 1828

### Род *Donax* Linné, 1758

Тип рода — *D. rugosus* Linné, 1758, современный Индийский океан.

Представители рода широко известны во всех теплых и умеренных морях. *D. anatinus*, *D. politus*, *D. vittatus* встречаются у побережья Англии, Исландии, Дании (Форбс, Хенли, 1853; Янг, 1949а; Джонс, 1950). *D. politus* и *D. trunculus* обитают в Средиземном море. Для Черного моря характерны два вида: *D. venustus* и *D. juliana* (Зернов, 1913; Милашевич, 1916). *D. variabilis* и *D. fossor* отмечаются Джейкот (1922, 1929) с восточного побережья Америки. Для прибрежных вод Америки характерны также *D. gouldi*, *D. tumida*, *D. californicus*, *D. laevigata* (Фич, 1953; Ко, 1955б; Смит А., 1959). Бюкенен (1958) отмечает *D. rugosus* и *D. actutangulus* с побережья Ганы.

Раковины от небольшой до средней величины, треугольной или удлинненно-треугольной формы, умеренно выпуклые, без зияния, с опистогирными макушками, неравносторонние, с удлиненной передней частью. Наружная поверхность створок блестящая, гладкая, с просвечивающей через поверхностный слой радиальной скульптурой. Замочный аппарат представлен двумя кардинальными зубами в каждой створке; задний кардинальный зуб в правой створке массивный и расщепленный. Боковых зубов нет или же они развиты слабо. Связка короткая, наружная на нимфах. Край створок изнутри зазубренный. Мантийная линия отчетливая, с широким и глубоким синусом.

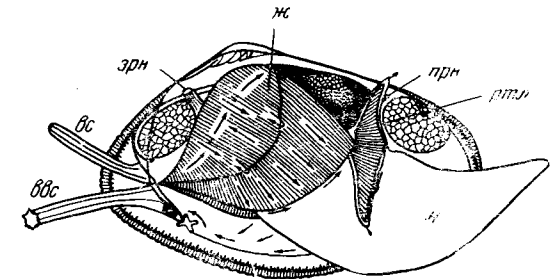
Характерной особенностью донаков, так же как других Tellinacea, является наличие длинных, узких, раздельных сифонов и большой, сплюсненной с боков, остроконечной, очень активной ноги (рис. 76). Биссус отсутствует. Кроме педальных мышц, характерных для всех Tellinacea, у донаков сильно развита пара приподнимающих ногу элеваторов. Начальная стадия закапывания несколько более продолжительна, чем у других представителей надсемейства, но как только нога закрепляется в песке в нужном положении, животное очень быстро исчезает под осадками. В связи с анатомическими особенностями строения животного (сильно развитая нога) у донаков наблюдается тенденция к удлинению передней части раковины (Янг, 1948б). Донаксы, таким образом, представляют собой яркий и наглядный пример взаимозависимости функций организма и его формы: сильная неравносторонность раковины за счет удлиненной и расширенной передней части обусловлена мощным развитием ноги, что в свою очередь определяется необходимостью закапываться в плотные осадки дна.

Половая система и процесс размножения донаков ничем существенным не отличаются от других форм пластинчатожаберных моллюсков. Стадия свободноплавающей личинки у различных видов имеет разную продолжительность. У *D. gouldi*, например, эта стадия длится две-три недели (Ко, 1955а). Наблюдалось интересное явление периодического восстановления популяций этого вида на литорали в Калифорнии. Как отмечает Ко (1955а, 1955б), в течение последних 58 лет восстановление популяции *D. gouldi* происходило 7 раз. Это явление, которое наблюдается также у многих беспозвоночных, имеющих пелагическую личинку, объясняется интенсивностью и направлением океанических течений, которые могут переносить массы личинок. Если личинки при оседании попадают в благоприятные условия, то из них развивается огромное количество моллюсков и на участке, где этот вид встречался довольно редко, популяция восстанавливается.

Продолжительность жизни донаков небольшая. *D. gouldi*, по Фичу (1953), живет 3 года.

Рис. 76. Внутреннее строение *Donax vittatus*

вс — вводный сифон; ввс — выводной сифон; жс — жабры; зрн — задний ретрактор ноги; н — нога; прн — передний ретрактор ноги; ртл — ротовые лопасти



Донаксы являются довольно активными, подвижными животными. Сжатое с боков тело моллюска, к которому плотно прилегают створки раковины, обеспечивает минимальную сопротивляемость при движении в донных осадках. Донаксы способны совершать как вертикальные движения в глубь осадков, так и горизонтальные перемещения в поисках новых, богатых пищей, мест. Зарываются донаксы обычно неглубоко (Фич, 1953).

Донаксы относятся к группе грунтоядных моллюсков и питаются содержащимся в донных осадках органическим детритом, мелкими диатомеями, диофлагеллатами, бактериями (Янг, 1949а; Ко, 1955а, 1955б). Зарывшись в грунт, животное выставляет длинные раздельные сифоны (рис. 77). Вводной сифон значительно длиннее выводного и может вытягиваться до длины самой раковины. Устье вводного сифона окружено шестью тупыми лопастями; между этими лопастями расположены еще особые перистые щупальцевидные лопасти. Однако это не настоящие щупальца, как у *Corbula* или *Spisula*, у которых края сифона очень чувствительные. В отличие от последних у *Donax* этот край мало чувствителен, отогнут назад и образует своего рода раструб, через который попадающий в сифон материал без отбора, целиком, пассивно проходит в сифональную трубку. В отличие от Tellinidae и Semelidae у донаков вводный сифон никогда не изгибается и не доходит до поверхности грунта; он совершает лишь слабые колебательные движения. По данным Янга (1949а), вид *D. vittatus* специализировался к жизни в плотном песке, в котором содержание органического вещества очень незначительно.

Большое количество тонкого донного материала, которое попадает в сифон, осваивается неполностью. В жабрах, к которым подходит сильный ток пищевых частиц, а также у маленького ротового отверстия, защищенного парными ротовыми лопастями,

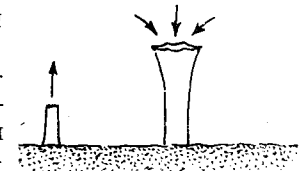


Рис. 77. Положение сифонов *Donax* над субстратом (по Янгу)

происходит сортировка пищевого материала. Часть материала (пищевой весь, а непищевой — частично) заглатывается. Большая же доля втянутого в сифон осадка выбрасывается обратно из вводного сифона в виде псевдофекалий. Этот процесс осуществляется благодаря периодическому сокращению маленьких аддукторов, сжимающих жабры и сокращающих их объем. При этом ненужный материал как бы выдавливается из жабер (Янг, 1949а).

Большинство современных видов донаксов найдено на песчаном побережье открытых морей, омываемых прибоем. По Веймауту (1920), *D. laevigata* встречается у открытых песчаных берегов, хотя иногда появляется и в защищенных местах: у входов в бухты или за песчаными отмелями. *D. gouldi* характерен для песчаных берегов, не подверженных действию прибоя, а *D. californicus* — для песчаных грунтов и песчанистых илов заливов, лагун и эстуариев (Фич, 1953). В Черном море *D. juliana* и *D. venustus* также являются характерными формами песчаного дна (Милашевич, 1916). *D. vittatus*, по Янгу (1949а) и Джонсу (1950), весьма характерен для чистых и плотных песков, замещающих во многих местах *Tellina tenuis*. Эта форма (*D. vittatus*) проявляет замечательную приспособленность к жизни именно на плотном песчаном дне, но не может конкурировать с *Tellina tenuis* и *T. fabula* на более рыхлых грунтах. *D. variabilis* также встречается на песчаных грунтах. Зато *D. fossor* предпочитает защищенные участки лиманов и заливов с илистым дном (Джейкот, 1929).

Донаксы являются обитателями небольших глубин и встречаются преимущественно в литоральной зоне. Наблюдения над *D. variabilis*, проведенные Эдгреном (1959) на побережье Флориды, показали, что наиболее массовые и плотные поселения этого моллюска находятся у нижней границы прилива. *D. laevigata* характерен для верхов литорали (Веймаут, 1920). *D. juliana* встречается на глубине 6 м, а *D. venustus* — на глубине до 25 м. До глубины в 20 м проникает и *D. vittatus*. *D. gouldi* также является обитателем литорали (Фич, 1953).

Современные представители рода являются преимущественно обитателями морей с нормальной соленостью. Однако довольно широкое распространение *D. juliana* и *D. venustus* в Черном море свидетельствует о том, что донаксы способны переносить заметное понижение солености. Об этом говорит и тот факт, что *D. juliana* был найден и в западной части Азовского моря (Милашевич, 1916). Для американских видов *D. variabilis*, *D. tumida*, *D. fossor* и *D. laevigata* А. Смит (1959) указывает соленость 34,3‰.

Данных об отношении этих моллюсков к газовому режиму у нас не имеется. Однако, судя по их распространению в мелководной приливно-отливной зоне и в местах, подверженных прибою, донаксы предпочитают хорошо аэрируемые воды.

Донаксы являются теплолюбивыми формами и распространены во всех морях теплых и умеренных широт.

Представители рассматриваемого рода часто селятся у открытых берегов, подверженных постоянной деятельности волн (Кин, Фриэл, 1953).

Как сообщает Эдгрэн (1959), *D. variabilis* хорошо переносит период отлива, но на это время он теряет активность. Моллюски, которые массами вымывались на поверхность грунта и на берег во время шторма, довольно быстро (за 36 час.) вновь зарывались в осадки. *D. variabilis* встречается у открытых берегов (Джейкот, 1929); что касается другого американского вида, *D. fossor*, то он населяет более защищенные участки побережья. Как формы прибрежные, донаксы хорошо переносят действие прибоя.

Донаксы являются характерными формами биоценозов прибрежных песков теплых морей. В Черном море они встречаются в комплексе с *Pitar rudis*, *Spisula subtruncata*, *Venus (Chione) galina*, *Modiolus adriaticus*, *Venerupis proclivis*, *Mytilus galloprovincialis*, *Cardium exiguum*, *Chlamys ponticus* и др. (Зернов, 1913). Интересны данные Фича (1953) о симбиозе *D. gouldi* с гидробионтами. На побережье Калифорнии колонии гидроидов часто встречаются прикрепленными к сифональному концу раковины. Гидроиды, вероятно, используют часть пищи, поступающей и выходящей из сифонов моллюска.

Из врагов донаксов Ко (1955б) указывает для *D. gouldi* одноклеточного паразита (похожего на *Dermocystidium marinum*), который в некоторые годы поражал массовые количества особей всех возрастов. Наибольшая смертность наблюдалась в теплые месяцы года.

В геологической истории донаксы известны от палеогена. Особенно широко они были распространены в миоцене Черноморско-Каспийской области.

#### СЕМЕЙСТВО PSAMMOBIDAE DESHAYES, 1839 (=GARIIDAE STOLICZKA, 1871)

##### Род *Gari* Schumacher, 1817 (= *Psammobia* Lamarck, 1818)

Тип рода — *Gari vulgaris* Schumacher, 1817. Индо-Тихоокеанская провинция.

Представители рода *Gari* встречаются в Индо-Тихоокеанской провинции, на побережье Средиземного моря; в северных провинциях — на побережье Северного моря.

Раковина удлинённая, спереди округленная, суженная, сзади расширенная и косо-усеченная, с почти прямым нижним краем. Макушка небольшая, обращенная назад. Замок представлен дву-

мя кардинальными зубами в каждой створке. Задний зуб в правой и передний в левой створке обычно расщеплены. Связка наружная, на массивной, выступающей над замочным краем, нимфе. Мантийная линия с глубоким синусом. Края раковины изнутри гладкие. Наружная поверхность раковины либо гладкая, либо радиально- или концентрически-штриховатая.

В работе Янга (1949а) на примере *G. tellinella* и *G. fervensis* рассматривается строение мягкого тела животного. Нога несколько шире, чем у теллин, и более удалена от оснований сифонов (рис. 78).

Имеются сведения относительно процесса питания и характера пищи. Иенсен (1919) проанализировал детрит, взятый со дна у берегов Лимфборда. Было отмечено, что питательные качества этого материала очень низки и поэтому недостаточны для питания моллюсков. Названный автор предполагает, что этим детритом питаются микроорганизмы, которыми, в свою очередь, питаются моллюски. По Аткинсу (1937), у *G. tellinella* и у *G. fervensis* глубокие пищевые бороздки на внутренней стороне снабжены защитными ресничками, которые характерны для моллюсков, собирающих пищу с поверхности глинисто-песчанистого грунта, где они живут. У родов, обитающих на чистых песках и на гравийном грунте, такие приспособления обычно отсутствуют. По Янгу (1949а), пищеварительный тракт построен значительно сложнее, чем это необходимо для животных, питающихся взвесями.

Зарывание при помощи ноги происходит довольно быстро, под некоторым углом к поверхности грунта, причем сифоны выставлены наружу. Вводной и выводной сифоны разобщены, так же как у теллин, но они значительно короче и шире, чем у последних. Вводной сифон проявляет меньшую активность, пассивно принимает большое количество осадка, а с ним и пищевые частицы. Этот сифон имеет на апертуре шесть широких щупальцеобразных выростов, к каждому из которых по всей длине сифона тянется нерв. Вводной сифон обычно несколько больше выступает

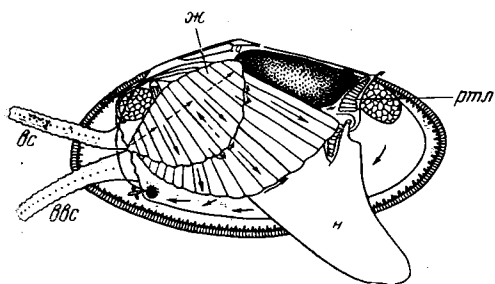


Рис. 78. *Gari tellinella* (по Янгу)  
вс — вводной сифон; ввс — выводной сифон; ж — жабры; н — нога; птл — ротовые лопасти

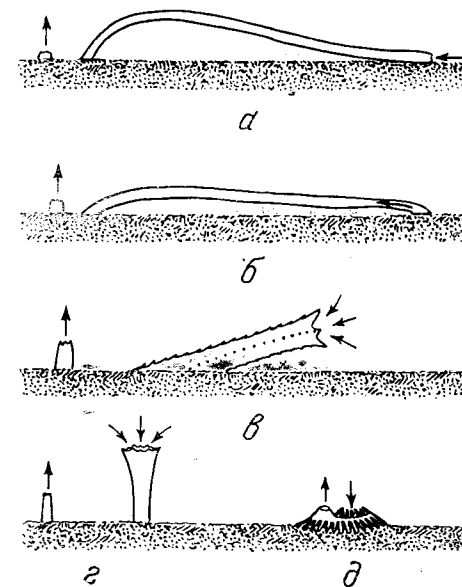


Рис. 79. Положение сифонов  
а — *Tellina* и *Macoma*; б — *Abra* и *Scrobicularia*; в — *Gari*, г — *Donax*; д — *Mya* (по Янгу)

над поверхностью грунта, чем выводной. Действия обоих сифонов управляются хорошо развитыми мощными сифональными ретракторами (рис. 79).

Джеффрис (1863) отмечает присутствие *G. depressa* на литорали южного и юго-западного побережья Северного моря, т. е. там, где еще ощущается влияние более теплых вод Атлантического океана. Стефен (1933) отмечает широкое распространение *G. tellinella* и *G. depressa* в Северном море, где эти моллюски были собраны с ракушечно-гравийного, песчано-гравийного и песчанистого дна. Совместного нахождения этих двух видов отмечено нигде не было. Этот же исследователь рассматривает несколько видов, обитающих в британских водах: *G. tellinella*, *G. fervensis*, *G. depressa*, *G. costulata*. Из них *G. depressa* встречается в приливно-отливной зоне, остальные являются сублиторальными, хотя *G. fervensis* обычно обитает на глубинах до 90 м. По Зенкевичу (1951), в современных северо-атлантических областях обитают глубоководные *G. faeroensis* в ассоциации с *Cyprina islandica*. Огромные популяции *Gari* и *Solen* обитают у берегов Исландии на глубинах от 30 до 1000 м в ассоциации с *Macra elliptica*. Вальтер (1893) указывает на обитание *G. tellinella* на литорали у берегов Франции, *G. intermedia* и *G. angusta* у берегов Западной Африки, у коралловых рифов. Остроумов (1896) отмечает присутствие

*G. vespertina* в Мраморном море в числе разнообразных моллюсков на глубине 40 м.

Отношение представителей рода *Gari* к колебанию температуры и солености подробно изучено Паулусом и Марсом (1941—1942) на примерах *G. angusta* и *G. protracta*. Установлено, что эти формы стенотермны и стеногалинны, т. е. очень плохо переносят колебание как температуры, так и солености воды.

Формы этого рода встречаются в тех же биоценозах, что теллины и абры.

Многочисленные виды встречаются в мелу и палеогене Кавказа, в палеогене Средней Азии и Украины, в нижнем и среднем миоцене Каспийского бассейна плиоцене и постплиоцене Дальнего Востока, в плейстоцене Черноморского бассейна. От мела донныне — во всех частях света.

### Род *Solecurtus* Blainville, 1824

Тип рода — *Solen strigillatus* Linné, 1758. Средиземное море.

Представители рода *Solecurtus* встречаются в Индо-Тихоокеанской провинции, в Средиземном море. В основном — это обитатели теплых морей, но отмечаются и у берегов Плимута и Милпорта (Англия; Янг, 1949а).

Раковина средней величины, удлинённой формы, передний и задний края ее округлы, спинной и брюшной края почти выпрямлены и параллельны друг другу. Задний замочный край несколько длиннее переднего. Макушки сдвинуты вперед. Наружная поверхность раковины покрыта тонкими косыми штрихами, отходящими от макушки.

Анатомическое строение мягкого тела животного подробно описано Блумером (1902) на примерах *S. strigillatus* и *S. candida*. Однако названный автор относил представителей рода *Solecurtus*

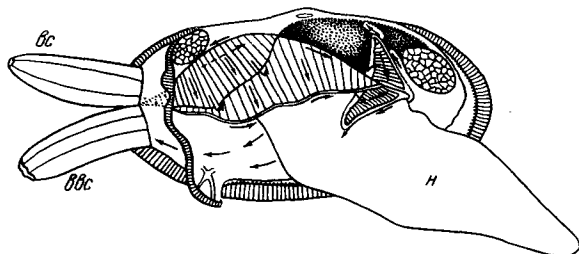


Рис. 80. *Solecurtus chamasolen*  
Вид с правой стороны  
(по Янгу)

вс — вс — вводной и выводной сифоны; н — нога

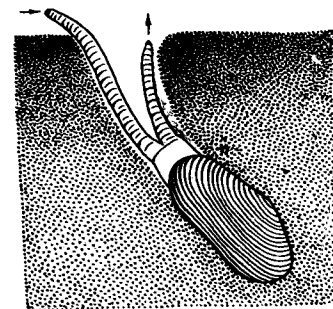


Рис. 81. *Solecurtus chamasolen*  
в грунте (по Янгу)

к надсемейству Solenacea. Впоследствии Янгом (1949а) было дано еще более полное описание анатомического строения этих моллюсков на примере *S. chamasolen* и *S. scopula*. Янг относит их к надсемейству Tellinacea. По новейшей систематике, которой мы придерживаемся («Основы палеонтологии», 1960), род *Solecurtus* также относится к Tellinacea.

Анатомическое строение тела моллюска, по Янгу (1949а), сходно с таковым других Tellinacea, но имеются и некоторые особенности: значительно более мощная нога, более короткие и толстые сифоны (рис. 80).

Формы этого рода ведут зарывающийся образ жизни (рис. 81). Как видно на рисунке, приведенном Янгом (1949а), этот моллюск неглубоко зарывается в грунт при помощи мощной большой ноги и выставляет наружу свои сифоны. Длина вводного сифона в два раза больше длины самой раковины, выводной — несколько короче.

Способы питания и размножения *Solecurtus* сходны с таковыми других представителей надсемейства Tellinacea.

Обитают солекуртусы обычно на мягких илистых или илисто-песчаных грунтах, на небольших глубинах от 5 до 70 м (Янг, 1949а).

Современные представители рода известны из морей с нормальной соленостью.

Геологическое распространение представителей этого рода широкое: они известны, начиная с мела донныне.



## НАДСЕМЕЙСТВО SOLENACEA

## СЕМЕЙСТВО SOLENIDAE LEACH, 1819

Род *Ensis* Schumacher, 1817

Тип рода — *Solen ensis* Linné, 1758.

Род широко представлен в современных морях. У берегов Великобритании встречаются *E. siliqua*, *E. arcuatus* и *E. ensis* (Грэхем, 1930; Холм, 1953, 1954). Эти же виды встречаются вдоль атлантических берегов Европы, а *E. siliqua* и *E. ensis* отмечаются и в Средиземном море. В Мраморном море встречается *E. ensis* (Остроумов, 1896). В водах Северной Америки обитают *E. directus*, *E. minor* и *E. californicus* (Долл, 1900б; Кин, 1958). *E. tropicalis* указывается с побережья Западной Америки в полосе тропиков (Кин, 1958).

Раковины узкие, длинные, изогнутые, спереди и сзади кососеченные. Зияния имеются на обоих концах. Макушки почти конечные. Наружная поверхность гладкая. Замок в правой створке представлен двумя, а в левой — тремя кардинальными зубами, из которых средний состоит из двух ветвей. Мантийная линия извилистая, удаленная от нижнего края. Синус короткий, тупой. Отпечаток переднего аддуктора очень узкий, длинный, горизонтальный или слегка отклоненный вниз. Отпечаток заднего аддуктора удлинненно-грушевидный, сильно смещенный вверх и вперед.

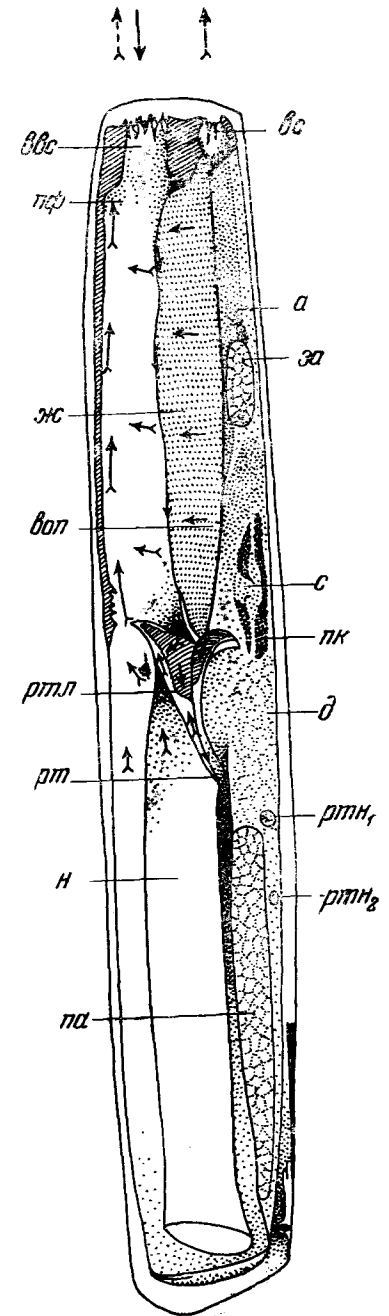
Лопастей мантии соединены у разных видов в различной степени, но всегда на значительном протяжении. Мантийные лопасти в нескольких местах не срастаются, оставляя три или четыре отверстия: два в задней части тела для вводного и выводного сифонов и одно в передней — для ноги (рис. 82). У некоторых видов в средней части брюшного края имеется еще одно четвертое отверстие, назначение которого не вполне выяснено. По Грэхему (1930), его наличие не связано ни с полом моллюска, ни с возрастом. В большинстве случаев это отверстие отделено от pedalного, но в некоторых случаях сливается с ним. Поэтому делалось предположение, что четвертое мантийное отверстие представляет собой место выхода биссуса, который полностью отсутствует у взрослых экземпляров, но имеется у очень молодых особей. Его наличие связывается также с функцией выброса непригодного материала в тех случаях, когда его количество очень велико, что предохраняет мантийную полость и сифоны от засорения. Края обоих сифонов у энзисов окружены пигментированными, очень чувствительными щупальцами. Некоторые из них несут на себе пигментные точеч-

ки, которые рассматриваются многими исследователями как простейшие глазки (Шарп, 1886).

Нога крупная, занимает больше половины объема всего тела моллюска и обладает способностью сильно сокращаться. По Грэхему (1930), она может сократиться до одной трети длины раковины или вытянуться на длину, равную длине всей раковины. Нога имеет почти правильную цилиндрическую форму, несколько расширенную в дорзальной части и уплощенную, килевидную — в подошвенной области. Она снабжена системой мускулов-ретракторов, которые позволяют животному не только зарываться, но также плавать и делать скачки (Грэхем, 1930). Как уже сказано, у взрослых особей энзисов биссуса нет. Последний имеется у молодых экземпляров и находится в задней части ноги. В центре имеется так называемый pedalный синус, заполняемый кровью и обеспечивающий разбухание или расслабление той или иной области ноги во время движения.

Рис. 82. Внутреннее строение *Ensis siliqua* (по Грэхему)

а — анус; *вс* — вводный сифон; *воп* — выводное отверстие почки; *вс* — выводной сифон; *д* — пищеварительная дивертикула; *ж* — жабра; *за* — задний аддуктор; *н* — нога; *па* — передний аддуктор; *рт* — ротовое отверстие; *рмл* — ротовые лопасти; *рtn<sub>1</sub>* — *рtn<sub>2</sub>* — ретракторы ноги; *пк* — прямая кишка; *пф* — место, где собираются псевдофекалии; *с* — сердце. Стрелки указывают направления ресничных токов



Жабры расположены в задней половине тела и тянутся от выводящего сифона к основанию ноги. В отличие от других пластинчатожабрных, восходящие части жаберных лепестков и внутренней и наружной жабер связаны с мантией посредством сомкнутых ресничек, а не тканевой связью. Эти реснички не принимают участия в возбуждении пищевых и очистительных токов и выполняют лишь функцию дыхания. Основной пищевой ток воды через жабры вызывается фронтальными и латеро-фронтальными ресничками. Жабры участвуют также и в очистке мантийной полости. При наличии в воде, попадающей на жабры, большого количества взвеси выделяется обильная слизь, которая связывает мелкие частички в более крупные сгустки, не удерживающиеся на жабрах и попадающие на мантию. Слабый ток очистки проходит у самого переднего конца жабер. Он сливается с током, идущим вдоль основания ноги. Последний соединяется с основным очищающим током, проходящим к основанию вводного сифона. Собирающийся здесь непригодный материал время от времени с силой выбрасывается, что осуществляется периодическим сильным сокращением аддукторов. Отфильтрованный материал попадает с жабер на ротовые лопасти, которые имеются по одной паре по бокам рта. Каждая лопасть представляет собой треугольное образование, которое обращено основанием к телу животного и прикреплено к нему. Две лопасти каждой пары соединены своими основаниями и образуют основную борозду, по которой масса отобранного материала проходит ко рту. В этой части поверхность ротовых лопастей гладкая. Остальная же, большая часть — гребенчатая и снабжена сложной системой ресничек. Именно в этой части лопастей и происходит в основном отбор пищевого материала. Крупные частички проходят к свободным краям лопастей и попадают в мантийную полость, а затем в выводной ток мантии, откуда они проходят к вводному сифону и выбрасываются в виде псевдофекалий. Мелкие частички подаются ко рту. Слюнных желез нет. Из рта пища попадает в короткий пищевод, а оттуда в желудок, который имеет почти сферическую форму, несколько расширенную по поперечной оси и сжатую дорзо-вентрально. В желудок открывается 5 протоков дивертикулы и вдается кристаллический стебелек. От дна желудка выходит кишка, которая образует несколько петель и близ левого края желудка переходит в прямую кишку. Прямая кишка пронизывает сердце и пройдя над задним аддуктором, кончается анусом. Движение пищи по пищеварительному каналу осуществляется деятельностью выстилающего его мерцательного эпителия. Переваривание происходит в дивертикуле и кишках внутриклеточно.

Нервная система энзисов подробно рассмотрена Грэхемом (1930) и состоит из четырех пар основных узлов, связанных пере-

мычками и продольными стволами. Характерно полное слияние правого и левого педальных ганглиев.

Данные о размножении энзисов приводятся Грэхемом (1930). Как отмечает этот исследователь, *E. siliqua* размножается весной. Все виды энзисов, в том числе и *E. ensis*, имеют пелагическую личинку. Проплавав некоторое время, последняя оседает на дно и передвигается уже при помощи ноги. Процесс метаморфоза личинки *E. ensis* длится около месяца при температуре воды в 13—15°.

Энзисы являются активными моллюсками, которые способны не только зарываться, но также совершать скачки и плавать (Грэхем, 1930). Зарывание происходит необыкновенно быстро. В отличие от многих двустворок у энзисов нога высовывается не вентрально (против замочного края), а спереди. У большинства двустворок нога в выдвинутом состоянии обращена вперед, и животное зарывается и продвигается в грунте по диагонали вниз или по горизонтали вдоль поверхности субстрата. Энзисы же зарываются вертикально вниз, чему способствует и гладкая, прямая, вытянутая в длину раковина (Грэхем, 1930; Янг, 1949). Зарывание происходит следующим образом (рис. 83). Нога выдвигается между

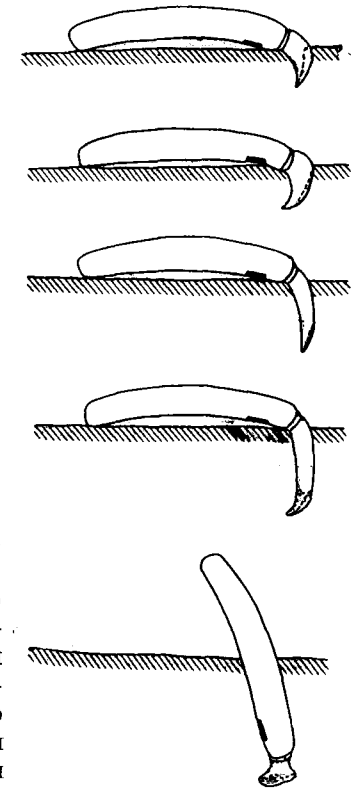


Рис. 83. Схема последовательных движений зарывания у энзисов (по Николу)

створками и вдавливаясь в грунт, мускул расслабляется, и кровь через педальную артерию нагнетается в ногу. Вследствие сильного притока крови кончик ноги раздувается наподобие шара, который используется как якорь. Сокращая педальные мускулы, животное подтягивается вниз; при этом происходит отток крови к телу. Эти движения с большой частотой следуют одно за другим, и животное быстро скрывается под осадками. Обратное движение к поверхности субстрата происходит следующим образом. Педальный мускул расслаблен, а кончик ноги посредством притока крови растягивается, образуя якорь. Затем происходит приток крови в верхнюю часть ноги, которая сильно вытягивается в длину и

как бы выталкивает животное кверху (Никол, 1960). Как отмечает Холм (1954), энзисы довольно подвижны в грунте. Во время прилива они поднимаются к поверхности субстрата, выставив над грунтом короткие сифоны. Во время отлива, напротив, они зарываются довольно глубоко, и их присутствие может быть обнаружено лишь по маленькому углублению, из которого время от времени выбрасывается вода и песок (Янг, 1949; Холм, 1954). Самостоятельно энзисы никогда целиком не поднимаются на поверхность грунта, но во время штормов они могут быть вымыты из осадков. В таких случаях моллюск очень быстро зарывается вновь.

Энзисы относятся к группе моллюсков-фильтраторов и питаются пассивно теми пищевыми частичками, которые содержатся во взвешенном состоянии в придонных слоях воды, органическим детритом и различными диатомеями (Янг, 1949).

Судя по имеющимся данным, энзисы являются обитателями исключительно песчаных грунтов (Грэхем, 1930; Янг, 1949; Холм, 1953, 1954; Кин, 1958). *E. tropicalis* населяет песчаные участки дна вдоль побережья Панамы (Кин, 1958). *E. siliqua* на побережье Великобритании также были собраны с песчаных грунтов (Грэхем, 1930). Холм (1954) детально изучил экологию британских видов энзисов: *E. siliqua*, *E. arcuatus* и *E. ensis*. Как отмечает этот исследователь, в распространении энзисов большую роль играет величина зерен осадков. *E. siliqua* встречается в очень тонкозернистых песках с небольшой примесью ила (меньше 1%). *E. ensis* также обитает на тонкозернистых песках, но в отличие от *E. siliqua* может жить на грунтах с примесью более грубого материала и с содержанием ила от 0,1 до 16%. *E. arcuatus* населяет более грубозернистые грунты, но встречается и в мелкозернистых осадках вместе с предыдущими видами. Наибольшая плотность популяций энзисов наблюдается в песках со средней зернистостью.

Энзисы являются обитателями небольших глубин. *E. californicus* отмечается с глубин до 25 м, *E. tropicalis* от 40 до 27 м (Кин, 1958). В Мраморном море *E. ensis* был поднят с глубин 30—40 м (Остроумов, 1896). По Грэхему (1930), энзисы наиболее обильны у уровня низкого прилива. Янг (1949) считает энзисов характернейшими прибрежными формами. Холм (1954) отмечает, что представители рода *Ensis* встречаются от уровня высокого прилива до уровня самого низкого прилива, причем численность их сверху вниз увеличивается; *E. siliqua* встречается до глубины 20 м, наиболее обычен от 1,6 до 7 м. *E. ensis* широко распространен на глубине около 10 м, но единичные экземпляры были найдены на 58—60 м; *E. arcuatus* встречается на глубине 14 м, но иногда попадает на грунте из битой ракуши на глубине 42 м. Форстер (1953) отмечает энзисов с глубины 7,5 м.

Все современные виды энзисов, судя по имеющимся данным, встречаются в морях с нормальной соленостью. Как отмечает Холм (1954), представители этого рода не живут в водах с пониженной соленостью. Однако соленость до 30—32‰ они, по-видимому, выносят, так как встречаются в карангатских отложениях (Невская, 1965).

Как уже отмечалось, энзисы населяют песчаные грунты в прибрежной полосе, где придонные воды обычно богаты кислородом. Но по Холму (1954), представители рода могут переносить условия незначительного дефицита кислорода. Энзисы не встречаются в грунтах, где обильное захоронение водорослей и другого органического материала вместе с песком образует черный слой с сернистым железом. Однако они живут на участках побережья с плотным тонким серым песком, в котором содержание органического вещества не очень высокое, но и циркуляция воды незначительная, что способствует возникновению восстановительной среды. В серых песках на побережье Великобритании были найдены *E. siliqua* (Холм, 1954).

Судя по распространению в современных морях, энзисы являются эвритермными моллюсками, обитающими в умеренных и теплых водах. Виды *E. tropicalis* и *E. californicus* встречаются в водах тропической Западной Америки, а *E. ensis* и *E. siliqua* в умеренных бореальных и субтропических теплых средиземноморских водах.

Динамика вод является чрезвычайно важным фактором существования энзисов. У открытых берегов, где песок постоянно перемещивается волнами, энзисы отсутствуют. *E. siliqua*, *E. ensis* и *E. arcuatus* встречаются лишь в тех участках, где берег хотя бы немного защищен от действия волн (Холм, 1954). Значение течений в распределении энзисов не столь велико, как деятельность волн. Помимо прямого воздействия динамики вод на распределение энзисов, этот фактор имеет и косвенное значение: распределение пищевого материала, перенесение личинок и т. д. Количество взвешенного в воде органического материала у открытых берегов обычно невелико, в то время как защищенные заливы и эстуарии, особенно с обилием водорослей, богаты пищевым материалом (Холм, 1954). Количество детрита в воде варьирует также в зависимости от глубины и отдаленности берега.

Энзисы являются характерными элементами биоценозов песка литорали и верхов sublиторали. В грубо-песчаных фациях *E. arcuatus* встречается вместе с *Dosinia exoleta*, *Tellina donacina* и ежами *Spatangus purpureus* и *Echinocardium pennatifidum*. У более или менее защищенных берегов *E. ensis* встречается вместе с *Venus (Chione) striatula*, *Donax vittatus*, *Tellina fabula*, *Gari fervens*, *Macra corallina cinerea* и *Lutraria lutraria*. У открытых берегов

*E. siliqua* часто бывает единственным из пластинчатожаберных обитателей песков (Холм, 1954).

Значительное количество личинок только что осевшей молодежи энзисов истребляется моллюсками-фильтраторами и грунтоядами, что заметно влияет на плотность популяций энзисов. Большой урон популяциям приносят и рыбы. Холм (1954) отмечает, что он нередко встречал пустые раковины энзисов, просверленные натиками. Большая смертность наблюдается после отлива, если моллюски оказываются на поверхности грунта. Некоторые из них переживают временное нахождение вне воды и с приливом вновь зарываются в осадки. Но многие особи поедаются чайками (Холм, 1954). Влияние конкуренции со стороны других моллюсков-фильтраторов на численность популяций энзисов незначительно.

Представители рода известны в кайнозой Европы и Америки от эоцена. Встречаются в нижнем и среднем миоцене в четвертичных — карангатских — отложениях Черноморско-Каспийской области СССР.

#### Род *Solen* Linné, 1758

Тип рода — *S. vagina* Linné, 1758, Атлантический океан.

Немногочисленные представители этого рода широко распространены в современных морях. *S. vagina* (= *S. marginatus*) — в Атлантическом океане от Великобритании до Африки, в Средиземном, Адриатическом, Мраморном и Черном морях (Остроумов, 1896; Милашевич, 1916; Оуэн, 1959), а также в Красном море (Форбс, Хенли, 1853). С восточного побережья Америки указываются *S. rosaceus*, *S. sicarius* (Долл, 1921; Кин, 1937), а у берегов Восточной Америки в полосе тропиков встречаются *S. crockeri*, *S. mexicanus*, *S. pazensis*, *S. pfeifferi* (Кин, 1958). Вдоль западных берегов Америки обитает *S. viridis* (Абботт, 1954). *S. ambiguus* отмечается Кокереллом (1894) у берегов Ямайки.

Раковина равностворчатая, зияющая спереди и сзади, удлиненно-прямоугольная, тонкостенная, покрытая следами нарастания. Замочный и нижний края параллельны друг другу. Слабо выдающиеся макушки сдвинуты на передний конец раковины. Замок состоит из одного кардинального зуба в каждой створке; боковых зубов нет. Связка наружная на нимфе позади макушки. Отпечаток переднего сводящего мускула удлиненный, узкий, параллельный замочному краю; задний отпечаток сильно удален от переднего. Мантийная линия с округлым синусом сзади и слабой выемкой впереди.

По строению тела солены мало отличаются от энзисов (Гхош,

1920; Янг, 1952б; Оуэн, 1959, и др.). Нога крупная, массивная. Жабры, по сравнению с другими представителями семейства, небольшие, но с хорошо развитым реснитчатым сортирующим механизмом. Сифоны соединены почти по всей своей длине. Отверстия сифонов как вводного, так и выводного, окружены кольцом крупных щупалец. Для соленов характерно кольчатое строение сифонов, поэтому они целиком или частично могут легко отрываться, но затем вновь вырастают — аутономия (Мак-Гинити Дж. и Н., 1949; Оуэн, 1959). Характерное для энзисов и культеллусов четвертое мантийное отверстие, у соленов отсутствует (Янг, 1952б).

Солены являются активнейшими представителями эндобиоса. Они зарываются вертикально в грунт очень быстро и на значительную глубину, до 3 м. Движения зарывания сходны с остальными представителями семейства и детально описаны Френкелем (1927) и Оуэном (1959). Обычно моллюск находится близко к поверхности субстрата, так что сифоны располагаются на уровне грунта, но при малейшем раздражении он очень быстро углубляется в осадки и долго не поднимается к поверхности. По Форбсу и Хенли (1853), солены уходят глубже в грунт и во время отлива.

Помимо движений зарывания, рассматриваемые моллюски могут совершать своеобразные скачки, которые осуществляются при помощи реактивной струи воды, выталкиваемой с силой из сифонов сокращением ноги. При этом животное перемещается на несколько метров (Форбс, Хенли, 1853).

Солены, подобно энзисам, являются фильтраторами и питаются содержащимися в воде пищевыми частичками (Оуэн, 1959).

Представители рода населяют преимущественно песчаные и илисто-песчаные грунты. *S. vagina* указывается с песчаных грунтов побережья Великобритании (Форбс, Хенли, 1853). В Средиземном и Черном морях он живет также на песчаном дне (Зернов, 1913; Милашевич, 1916; Арнольди, 1949; Перес, Пикар, 1958; Невеская, 1965). По Абботту (1954), *S. viridis* и *S. rosaceus* — характерные формы песчаных грунтов западного побережья Америки. *S. rosaceus*, по Кин (1958), встречается и на глинистых участках. *S. sicarius* обитает на песчано-илистых грунтах.

Батиметрический диапазон невелик. Для представителей рода характерны глубины от 0,2 до 50 м. В Черном море *S. vagina* отмечается на глубинах в 2—3 м (Зернов, 1913; Милашевич, 1916; Арнольди, 1949; Невеская, 1965). По Форбсу и Хенли (1853), у берегов Великобритании этот вид также обитает на глубинах в несколько метров. По Кин (1958), *S. crockeri* встречается от 8 до 30 м, *S. pazensis* — от 12 до 14 м, *S. pfeifferi* от 6 до 22 м. *S. sicarius* и *S. rosaceus* указываются с несколько больших глубин, до 50 м (Абботт, 1954).

Большинство представителей рода живет в морях с нормальной соленостью. Однако солёны встречаются и в Черном море, в водах с соленостью 18‰, а в северо-западной части — при солености 13—14‰ (Невесская, 1965). Исходя из этого, род в целом можно считать несколько эвригалинным. По Невесской (1965), солёны — умеренно-эвригалинные формы.

Судя по распространению в современных морях, солёны являются эвритермными моллюсками: они встречаются в умеренных, теплых и тропических водах.

По Коробкову (1950), *Solen* при воздействии яркого света на длительное время закрывает створки. При внезапном освещении он быстро углубляется в грунт. Поэтому сильно освещенные участки дна эти моллюски не населяют. В большей или меньшей степени они обнаруживают признаки фотофобии.

По Арнольди (1949), Янгу (19526) и Невесской (1965), солёны живут у открытых, подверженных прибою берегов, с нестабильными, подвижными грунтами. Они хорошо переносят воздействие волн.

Местообитания представителей рода — прибрежные песчаные грунты, обычно богаты кислородом. По-видимому, солёны стеноксибионты.

Они входят в состав сообществ песчаных грунтов многих морей. Кокерелл (1894) указывает *S. ambiguus* с побережья Ямайки в комплексе с многочисленными моллюсками: *Anomia ehippium*, *Ostrea (Crassostrea) marylandica*, *Cuspidaria cleriana*, *Taras candeana*, *Donax denticulata*, *Dosinia concentrica*, *Ervilia nitens*, большое число представителей родов *Leda*, *Arca*, *Pecten*, *Ostrea*, *Lucina*, *Mactra*, *Cardium*, *Chama*, *Corbula*, *Lithophaga* и др. В Черном море в мелководных песчаных участках солёны встречаются в сообществе *Donax julianae*—*Venus (Chione) gallina*, где, кроме указанных видов, попадаются *Tellina tenuis*, *Loripes lacteus*, *Mytilaster monterosatoi*, *Thracia papyracea*, *Divaricella divaricata* и др. (Арнольди, 1949). По Пересу и Пикару (1958), в Средиземном море *S. vagina* характерен для биоценоза тонкого терригенного песка с разнообразным комплексом моллюсков: *Cardium tuberculatum*, *Venus (Chione) gallina*, *Venerupis pullastra*, *Donax venustus*, *Tellina planata*, *T. nitida*, *T. fabuloides*, *Mactra corallina*, *Pharus legumen*, *Ensis ensis*, *E. siliqua*.

Представители рода встречаются в палеогене Юга СССР, Приаралья, Средней Азии, в миоцене Черноморско-Каспийской области, в третичных отложениях Дальнего Востока, в плейстоцене Черноморского бассейна, в меле и голоцене Европы, Азии, Америки.

## Род *Cultellus* Schumacher, 1817

Тип рода — *C. lacteus* (Spengler), 1793.

Несколько видов этого рода встречается в морях Индо-Тихоокеанской провинции. *C. pellucidus* — в Северном, Средиземном морях (Эшрих, 1931; Винкворт, 1932; Бюкенен, 1958). *C. adriaticus* — в Средиземном, Адриатическом морях. *C. tenuis* — в Мраморном море, а также на побережье Ганы (Остроумов, 1896; Бюкенен, 1958). *C. lacteus*, *C. cultellus* — в Индийском океане (Блумер, 1912).

В связи с ограниченным распространением культеллусов непосредственно им посвящено сравнительно мало работ. Но эти моллюски по своему строению очень близки к остальным солёнкам, которые благодаря их промысловому значению хорошо изучены.

Раковины удлинено-овальные, зияющие с обоих концов, сильно неравносторонние, равностворчатые, слабо выпуклые. Макушки смещены сильно вперед. Наружная поверхность створок гладкая. В правой створке имеется два, в левой — три кардинальных зуба, из которых средний расщеплен, а задний часто редуцирован. Связка наружная, на коротких нимфах. Мускульные отпечатки приближены к спинному краю, передний — округлой формы, задний — сильно сдвинут вперед. Мантийная линия с небольшим синусом.

Нога сильная, мускулистая и значительно вытягивающаяся. Во время зарывания она высовывается из раковины спереди, колёнообразно изгибается и с силой погружается в грунт. Мощный приток крови вызывает разбухание кончика, который образует своеобразный якорь. Затем нога, сильно сокращаясь, подтягивает

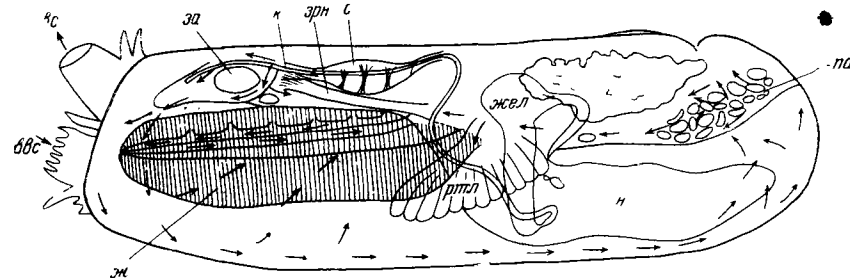


Рис. 84. Внутреннее строение *Cultellus pellucidus* (по Эшрих)

вс — вводной сифон; вс — выводной сифон; ж — жабры; жел — желудок; за — задний аддуктор; зрн — задний ретрактор; к — кишка; н — нога; па — передний аддуктор; ргл — ротовые лопасти; с — сердце

раковину к «якорю». Следует заметить, что у основания ноги мантия образует характерный «воротник», который при зарывании моллюска препятствует проникновению в мантийную полость донных осадков (рис. 84).

Края мантии сросшиеся на значительном протяжении. Имеется 4 мантийных отверстия: одно большое переднее для ноги, два небольших, в задней части тела, вытянутых в короткие отдельные сифоны, и одно отверстие, в брюшной области, окруженное чувствительными бугорками. Жабры крупные, высоко дифференцированные, как и у остальных Solenacea (Блумер, 1912; Эшрих, 1931).

Представители рода являются типичными зарывающимися формами, и раковина, имеющая вытянутую уплощенную форму, представляет яркий пример совершенного приспособления к подобному образу жизни. При зарывании моллюска осадок оказывает наименьшее сопротивление раковине такой формы, что способствует ее быстрому погружению в субстрат. В грунте раковина занимает вертикальное положение. Сифоны располагаются на уровне дна.

Как сообщает Торсон (1950), из яйца культеллусов развивается пелагическая личинка с продолжительным планктонным периодом.

Культеллусы относятся к группе моллюсков-фильтраторов, питающихся взвешенными в воде органическим детритом и планктоном.

Сведения по экологии рода довольно скудны. *C. pellucidus* в Северном море населяет мягкие илистые и илисто-песчаные грунты (Эшрих, 1931; Джонс, 1950; Кларк, Милн, 1955). *C. tenuis* указывается Остроумовым (1896) с илисто-песчаных, а Бюкененом (1958) с тонкопесчаных грунтов.

Глубины, на которых встречается *C. pellucidus*, колеблются от 7 до 197 м. Кларк и Милн (1955) отмечают этот вид на глубинах от 2 до 20 м. *C. adriaticus* в Средиземном и Адриатическом морях обитает примерно на тех же глубинах. *C. tenuis* отмечается от 5 до 50 м (Остроумов, 1896; Бюкенен, 1958).

Распространение современных видов ограничено морями нормальной солености. По Эшрих (1931), у Гельголанда представители рода сейчас не так многочисленны, как прежде, что объясняется автором некоторым понижением солености вод, омывающих этот остров.

Прямых данных относительно газового режима, при котором живут культеллусы, у нас нет. По-видимому, эти моллюски, являясь обитателями илистых грунтов, где газообмен часто бывает затруднен, могут переносить некоторую застойность вод и пониженное содержание кислорода в воде. О том же свидетельствуют

данные Петерсена (1914), который отмечает распространение *C. pellucidus* в илистых грунтах побережья Дании, где, кроме этого вида, встречаются только очень эврибионтные формы.

Представители рода являются обитателями теплых и умеренных вод. Для местонахождений *C. tenuis* Бюкенен (1958) указывает температуру 27—30°.

Культеллусы приводятся Холмом (1950) из следующих биотопов побережья Великобритании: 1) илистые грунты на глубине от 10 до 22 м с *Nucula nitida*, *Thyasira flexuosa*, *Montacuta ferruginosa*, *Tellina fabula*, *Abra alba*, *Spisula subtruncata*, *Venus (Chione) striatula*, *Mya truncata*, *Cultellus pellucidus*, *Gibbula magus*, *Turritella communis*, *Philine aperta*; 2) илисто-песчаное дно на глубине 51—60 м с *Nucula nitida*, *Taras rotundata*, *Tellina donacina*, *Abra alba*, *Gari ferroensis*, *Dosinia lupinus*, *Venus (Chione) striatula*, *Corbula gibba*, *Cultellus pellucidus*. Джонс (1950) указывает *C. pellucidus* в комплексе моллюсков илисто-песчаного дна сублиторали и в сообществе *Abra alba*.

Из врагов культеллусов Ханкок (1955) отмечает морскую звезду *Asterias rubens*.

В геологической истории культеллусы известны от эоцена. Немногочисленные виды встречаются в палеогене Кавказа, Приаралья, Средней Азии, в среднем миоцене Черноморско-Каспийской области. Известны из эоцена—голоцена Евразии.

### Род *Pharus* Leach in Brown, 1844

Тип рода — *Solen legumen* Linné, 1758.

Фарусы по многим своим анатомическим признакам близки к теллинидам. Основываясь на этом, Янг (1959) предлагает относить этот род не к Solenacea, а к Tellinacea. Мы, однако, придерживаемся общепринятой схемы («Основы палеонтологии», 1960) и относим этот род к Solenacea.

Представители рода имеют ограниченное распространение в современных морях. *Ph. legumen* встречается в Атлантическом океане вдоль берегов Европы, Западной Африки, заходит в британские воды, где находится северная граница распространения вида; встречается также в Средиземном море (Тиле, 1934; Коробков, 1954; Янг, 1959; «Основы палеонтологии», 1960). Наш очерк экологии рода составлен на основе данных по этому виду.

Раковины довольно крупные, узкие, удлинённые, несколько расширенные в задней части, зияющие спереди и сзади, слабо неравносторонние, с несколько сдвинутыми вперед макушками. Наружная поверхность гладкая, глянцевая. Замочная площадка укреплена коротким дугообразно изогнутым валиком. В правой створке имеется два, а в левой — три кардинальных зуба, из ко-

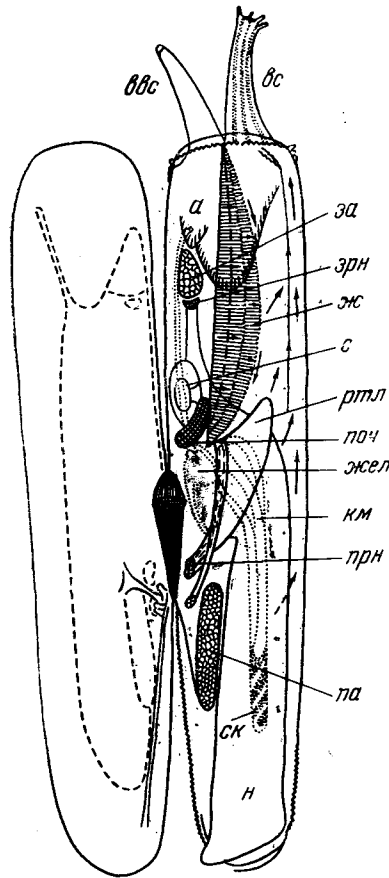


Рис. 85. Внутреннее строение *Pharus legumen* (по Янгу)

а — анус; всс — вводной сифон; свс — выводной сифон; жс — жабры; жел — желудок; за — задний аддуктор; зрп — задний ретрактор ноги; км — мешок кристаллического стебелька; н — нога; па — передний аддуктор; поч — почка; прп — передний ретрактор ноги; рпл — ротовые лопасти; с — сердце; ск — средняя кишка

торых средний разделен на две ветви. Янг (1959) отмечает также наличие в каждой створке *Ph. legumen* по длинному, слабо выступающему переднему, и короткому, более высокому, заднему латеральному зубу. Связка наружная, удлиненная, опистодетная. Мантижный синус довольно широкий. Отпечатки аддукторов удлиненные; передний — заметно длиннее заднего.

Нога моллюска довольно крупная и во втянутом состоянии занимает половину раковины. Она способна значительно растягиваться, достигая длины всей раковины. По строению ноги фарусы более сходны с теллинами, чем с представителями Solenacea, что особенно заметно в строении кончика ноги. В отличие от остальных соленид, у которых кончик ноги имеет закругленную шаровидную форму, способную раздуваться и действовать как якорь, у фарусов терминальная область ноги резко очерчена, как бы срезана, гофрирована и может растягиваться вширь. У молодых особей имеется хорошо развитая биссусная железа, о функциональной активности которой у нас данных нет. Мускулатура ноги хорошо развита и представлена передними и задними ретракторами и передним протрактором (рис. 85).

Края мантии соединены вдоль брюшного и спинного краев (спереди и сзади связки); в задней части остаются отверстия для сифонов, а в передней — для ноги. Края мантии состоят из трех лопастей. Вдоль вентрального и дорзального краев средней лопасти имеется ряд тонких щупалец. В передней части

щупальца имеются лишь на широких гофрированных выступах мантии, которые служат для очистки ноги от осадка при ее втягивании в раковину, и, таким образом, представляют своеобразную «щетку». В отличие от остальных соленид, сифоны у фарусов разделены на всем своем протяжении, начиная от основания, и образованы внутренними долями краев мантии. Края вводного сифона окружены серией из 8 длинных и 16 очень маленьких щупалец. Последние располагаются по одной паре между крупными щупальцами. Выводной сифон без краевых щупалец и несколько загнут дорзально.

Жабры *Ph. legumen* нескладчатые и по характеру ресничных токов близки к теллинам. Мелкие фронтальные реснички, характерные для соленид, у них отсутствуют. Краевые реснички, загибающиеся к краям жабер, хорошо развиты. Отфильтрованный жабрами пищевой материал проходит к ротовым лопастям, где происходит дальнейшая сортировка и отбор пищевых частиц. Ротовые лопасти крупные. Проксимальная борозда между соседними ротовыми лопастями не такая длинная, как у других соленид. Большая часть поверхности лопастей гребенчатая; поэтому ротовые лопасти фарусов являются более эффективным органом отбора пищи, чем у *Ensis*.

Пищеварительный канал представлен очень длинным пищеводом, вытянутым в спинно-брюшном направлении, желудком и кишкой.

Желудок имеет сильные мускулистые стенки, что вместе с чрезвычайно крепким кристаллическим стебельком обеспечивает эффективное дробление пищи. Для фарусов характерно наличие слепой кишки, которая отсутствует у других соленид.

*Ph. legumen* является одним из немногих двустворок, имеющих в составе крови гемоглобин.

Помещенный в сосуд с водой *Ph. legumen* быстро выдвигает ногу, которая сильно вытягивается в длину. Одновременно кончик ноги раскрывается (рис. 86). Затем нога так же быстро втягивается в раковину. Янг (1959), который проводил этот опыт, отмечает, что нога фарусов действует так же эффективно, как у соленид.



Рис. 86. *Pharus legumen* с частично выдвинутой ногой (по Янгу)

нов и энзисов, и позволяет животному с большой скоростью зарываться вертикально в грунт. Зарывается фарус неглубоко, выставив над поверхностью грунта короткие сифоны. Длина сифонов у экземпляров в 3,9 см достигает всего 5 мм. Из вводного сифона, через который постоянно вбирается вода, время от времени в виде пульсаций выбрасывается отработанная вода вместе с псевдофекалиями. Непригодный материал постоянно выносятся вентральным током очистки с ротовых лопастей, жабер, ноги и накапливается у основания вводного сифона.

Фарусы являются моллюсками-фильтраторами, питаются организмами, находящимися во взвешенном состоянии в придонных слоях воды.

В связи с ограниченным распространением фарусов литература о характере их местообитания очень скудна. Некоторые сведения приводятся в работах Холма (1954) и Янга (1959). По данным этих исследователей, *Ph. legumen* живет на чистых тонкопесчаных грунтах с некоторой примесью органического ила. По Янгу (1959), придонные слои воды в местообитаниях фарусов очень мутны и в них содержится большое количество ила, вымываемого с поверхности грунта.

Фарусы являются обитателями небольших глубин. Они встречаются обычно у уровня низкого прилива и в верхах сублиторали (Росков, 1951; Янг, 1959).

Современные фарусы отмечаются лишь из вод с нормальной океанической соленостью. Ископаемые формы встречаются изредка в чокракских отложениях, что говорит о способности представителей рода переносить некоторое понижение солености.

Фарусы являются, по-видимому, эвритермными формами и встречаются как в теплых южных водах, так и в умеренных бо-реальных. *Ph. legumen*, по Янгу (1959), является южным видом. Этот вид довольно обычен в Средиземном море, но нередко попадает у южных берегов Великобритании. По Холму (1954), средние температуры поверхностных вод в местообитаниях фарусов достигают 12,3°.

По Холму (1954), *Ph. legumen* на юге Великобритании встречается у совершенно открытых берегов. Исходя из этого, мы можем предполагать, что фарусы довольно устойчивы к воздействию волн. Определяющими факторами распределения этих моллюсков являются, очевидно, характер грунта и количество пищевого материала в придонных водах, что в большой степени зависит от движения и перемешивания водных масс.

*Ph. legumen* встречен на южном побережье Великобритании в биоценозе песка вместе с многочисленными *Maetra corallina cinea* и редкими *Ensis siliqua* (Холм, 1954).

Немногие виды фарусов встречаются в олигоцене Приаралья, в нижнем и среднем миоцене Кавказа; за пределами СССР отмечаются из миоцена — голоцена Европы (Коробков, 1954; «Основы палеонтологии», 1960). *Ph. legumen* изредка попадает в чокракском горизонте юга СССР (Жижченко, 1936; Багдасарян, 1965).

### Род *Siliqua* Megerle von Mühlfeld, 1811

Тип рода — *Solen radiatus* Linné, 1758.

Современные представители рода встречаются в Арктическом океане, в Тихом океане вдоль азиатского побережья от Берингова моря до Малайского архипелага и вдоль побережья Северной Америки до Нижней Калифорнии, а также в Индийском океане. По данным Веймаута и Мак-Миллана (1930), род *Siliqua* содержит не менее 12 видов. *S. radiata* встречается в северной части Атлантического океана до мыса Гаттерас и в Индийском океане. С западного побережья Северной Америки указываются *S. media*, *S. alta*, *S. patula* и *S. lucida*.

Раковина от маленьких до больших размеров (от немногих до 15 см и более), удлиненной формы, (длина в 2—4 раза больше высоты), более или менее тонкостенная, равносторончатая, весьма неравносторонняя, в передней и задней частях зияющая, выпуклость створок небольшая. Макушки плоские, невыдающиеся над замочным краем, без кия, макушечное расстояние (длина передней предмакушечной части по отношению к длине всей раковины) колеблется от  $\frac{1}{3}$  до  $\frac{1}{5}$ . Наружная поверхность гладкая, имеются лишь концентрические линии нарастания. Замочный аппарат типичный для соленид: в правой створке два кардинальных зуба, а в левой — три; боковых зубов нет. Весьма характерной чертой в строении раковины является валик позади отпечатка переднего аддуктора, идущий на внутренней поверхности створок от макушки к нижнему краю; по своему наклону, форме и длине он очень изменчив. Мантийная линия имеет короткий и сравнительно неглубокий синус.

По Янгу (19526), сифоны у *S. patula* образованы исключительно сросшимися внутренними мантийными лопастями и, таким образом, не имеют защитного покрова из периостракума. Сифоны, сросшиеся на всем протяжении, кроме конечных участков, довольно длинные (более  $\frac{1}{3}$  длины раковины). Отверстия их окружены общим кольцом из 15 щупалец. Отверстие вводного сифона защищено тремя рядами щупалец, которые заггибаются внутрь и образуют очень эффективную фильтрующую систему. Отверстие выводного сифона образовано суживающейся к концу трубчатой пленкой с одним рядом щупалец числом около десяти.

Когда у моллюска аддукторы полностью сжаты, створки в передней или задней части не смыкаются. Обнаженные в связи с этим



ткани мантии защищены толстым периостракумом. По мнению Янга (19526), это связано с тем, что периостракальная бороздка отделена некоторым расстоянием от наружной лопасти мантийного края, выделяющего известковое вещество раковины. Когда створки закрываются, периостракальная бороздка втягивается внутрь над средней и внутренней лопастями края мантии таким образом, что обнаженной оказывается лишь та часть мантийной ткани, которая покрыта периостракумом.

Нога *S. patula*, как и у всех Solenidae, хорошо развита, форма ее поперечно-овальная (Янг, 19526). Она может вытягиваться на длину, приблизительно равную длине раковины. Функционирует таким же способом, как нога других соленид. Движение совершается сначала диагонально вниз, а затем горизонтально вперед. Благодаря значительно расширенному ножному зиянию вдоль брюшного края нога может выдвигаться и в передне-брюшном направлении; однако нога выдвигается в основном вперед, параллельно длинной оси раковины, а движение зарывания моллюска является вертикальным. Наличие длинной и мощной ноги и форма раковины дают моллюску возможность глубоко внедряться в грунт.

При погружении животного в грунт в мантийную полость через широкое ножное зияние попадает некоторое количество песка. Благодаря наличию особых защитных мантийных складок большая часть осадков не проникает глубже брюшной области мантийной полости и выводится особым током в виде псевдофенестры через вводной сифон.

Силиквы — раздельнополые животные. Полового диморфизма нет. Продолжительность жизни довольно большая. По сообщению Веймаута и Мак-Миллана (1930), на побережье Калифорнии были найдены экземпляры не старше 6 лет, у Вашингтона — до 9 лет; а на Аляске в уловах много в возрасте 13 и даже 19 лет.

Икрометание у силикв начинается в летнее время. После того как личинки оседают, далее могут развиваться лишь те из них, которые опустились на песчаное дно.

Зарывающийся образ жизни и способность к быстрым вертикальным движениям в песке дают силиквам возможность жить в прибрежной полосе моря. По Янгу (19526), *S. patula* обитает на сильно обнаженных пляжах в очень изменчивых условиях грунта. По Мак-Гинити (1935), *S. lucida* живет на побережье в очень рыхлых песчаных грунтах. По Гордеевой (1948), вдоль всего западного побережья Камчатки от параллели мыса Камбального до параллели мыса Южного *S. media* поселяется преимущественно на илисто-песчаных грунтах у самого берега и распространяются в основном до глубин 15—16 м. Пояс прибрежных песчаных и илисто-песчаных грунтов, который простирается вдоль

западного побережья Камчатки, характеризуется весьма изменчивыми температурами и соленостью. Все это создает неблагоприятную обстановку для существования фауны. И, действительно, пояс песчаных и илисто-песчаных грунтов чрезвычайно беден как числом форм, так и численностью популяций. Наиболее характерными формами данной зоны, по Гордеевой (1948), являются *S. media* и *Tellina lutea*. Почти всюду их сопровождают *Macoma* sp., *Natica* sp., *Cylichna* sp., *Retusa* sp. Однако *S. media* и *Tellina lutea* живут на различных глубинах внутри пояса: первая — до глубины 15—16 м, а вторая — от 15 до 30 м. По Гордеевой, плоский еж *Echinarachnius parma* изредка встречается в горизонте *S. media*, что связано со значительным опреснением этой части прибрежной зоны шельфа.

Таким образом, силиквы — довольно эвригалинные и эвритермные животные.

Первые представители рода появляются в мелу, далее силиквы довольно обычны для палеогеновых отложений Евразии. Достоверные представители рода *Siliqua* в миоцене Юга СССР и зарубежной Европы известны лишь в коцахурско-онкофоровых слоях гельветского яруса. Силиквы найдены в четвертичных отложениях Севера СССР, Европы, Азии, Африки и Америки.

## НАДСЕМЕЙСТВО MACTRACEA

## СЕМЕЙСТВО MACTRIDAE FLEMING, 1828

Род *Mactra* Linné, 1767

Т и п р о д а — *Cardium stultorum* Zinné, 1758. Средиземное море.

Существуют некоторые незначительные различия в морфологических особенностях раковин и в анатомическом строении тела родов *Mactra* и *Spisula*, которые еще недавно объединялись многими исследователями в один род. Здесь мы рассмотрим вопросы экологии этих двух родов (не оспаривая самостоятельности каждого из них) в одном очерке.

Современные представители рода *Mactra* распространены в основном в умеренных и субтропических морях. *M. elliptica* — в северной части Атлантики и Баренцевом море; *M. sulcataria* — в Японском и Охотском морях; *M. corallina* — в Черном море (Догель, Зенкевич, 1940). Представители рода *Spisula* распространены во всех Дальневосточных морях, а также в Чукотском море. *S. grayana* и *S. sachalinensis* в Японском море (Догель, Зенкевич, 1940). *S. subtruncata* встречается в Атлантическом океане, Средиземном, Адриатическом, Мраморном и Черном морях (Невесская, 1963). Некоторые виды *Spisula* обитают также у западного побережья Северной Америки (Скарлато, 1955). *S. catiliformis* — в заливах Сан-Франциско и Сан-Диего; *S. hemphillyi* — Санта-Барбара (Фич, 1953).

Раковины как у *Mactra*, так и у *Spisula* равностворчатые, овально-треугольные, неравносторонние, иногда с более длинной задней частью (у спизул). Макушка у представителей обоих родов направлена вперед, более или менее выдающаяся. Раковина у мактры обычно гладкая или со слабо концентрической скульптурой, а у спизул наружная поверхность раковины покрыта тонкими концентрическими ребрышками. В замке правой створки у представителей обоих родов — два кардинальных зуба, из которых задний сливается с передней стенкой ямки внутренней связки; в левой — один раздвоенный лямбдовидный кардинальный зуб. Боковые зубы пластинчатые, четко отделенные от кардинальных; в правой створке — две пары боковых зубов; в левой — по одному спереди и сзади. У спизул они поперечно исстрихованы. Мускульные отпечатки более или менее равные по величине. Мантийная линия с округлым синусом. Сифоны длинные, соединены и одеты общей наружной оболочкой (Невесская, 1963). *Spisula* отличается от *Mactra* отсутствием известковой пластинки между хондрофором и наружной связкой.

Оплодотворение у представителей *Mactra* и *Spisula* наружное, с прохождением личинками пелагической стадии.

Представители обоих родов приурочены к прибрежной части сублиторальной зоны. Обитают эти моллюски на самых разнообразных грунтах. Характерный для поселений мактры грунт — песчаный, реже песчано-илистый. *M. corallina* обитает на песчаных грунтах, на глубинах до 35 м (Невесская, 1963). Представители рода *Spisula* обитают на песчаных, илисто-песчаных и илистых грунтах, на глубинах до 50 м, реже до 75 м (Бредли, 1957; Невесская, 1963). *S. sachalinensis* обитает на песчаных грунтах, на гравии и мелкой гальке на глубине от 14 до 30 м (Разин, 1928; Иванов, 1955). *S. subtruncata* обитает на илу, но не глубже 40 м (Виноградова, 1950).

Представители *Mactra* и *Spisula* зарываются в грунт с помощью довольно мощной удлинённой языковидной ноги, выставляя над поверхностью дна только концы сифонов. Некоторые представители рода *Spisula* (*S. subtruncata*) могут передвигаться по дну прыжками (выталкивая воду из раковины) и способны также быстро зарываться в грунт.

Представители обоих родов — фильтраторы тонких взвесей. Они являются сравнительно эвригалинными моллюсками, живущими при солености от 17 до 37‰. Интересные опыты были проведены Никитиным и Турпаевой (1926) для выяснения отношения *S. subtruncata triangula* к колебаниям солености и температуры. Оказалось, что моллюск хорошо переносит соленость 14‰. При этой солености подавляющее большинство моллюсков прожило 52 дня. Установлено также, что способность переносить пониженную соленость зависит у них от возраста.

Относительно фактора температуры известно, что как мактры, так и спизулы встречаются обычно в морях субтропических и умеренных широт. Однако, судя по распространению их в северных водах (Чукотское, Охотское, Баренцево моря), они хорошо переносят и низкие температуры — до 10–12° (Зенкевич, 1955).

У берегов Англии на мелководье Ла-Манша представители обоих родов встречаются совместно с *Ensis ensis*, *E. arcuatus*, *Lutrovia lutrovia*, *Corbula gibba* и др. (Холм, 1950). В Сагадахокском заливе (Атлантический океан) на песчаном грунте представители рода *Spisula* встречаются совместно с *Mya arenaria*, *Mytilus edulis*, *Ensis directus*, *Littorina* и др. (Бредли, 1957).

Мактры и спизулы в большом количестве уничтожаются рыбами, хищными брюхоногими и морскими звездами. В Тихом океане *Natica clausa* является грозным врагом *Mactra* и *Spisula*. Заметный вред поселением некоторых видов приносят заражения различными паразитами (Коробков, 1950). Громадные опустошения производят иногда штормы и приливно-отливные течения.

Представители родов *Mactra* и *Spisula* встречаются от мела доныне. Мактры попадаются в нижнем, среднем и верхнем миоцене,

а также в плейстоцене южной полосы СССР. Спизулы известны главным образом из кайнозоя Дальнего Востока, мела и голоцена Европы, Азии и Америки.

### Род *Lutraria* Lamarek, 1799

Тип рода — *Maetra lutraria* Linné, 1758. Средиземное море.

Представители рода *Lutraria* встречаются в Атлантическом океане, в районе Плимута, и в Средиземном море. *Lutraria arcuata* и *L. sirboldi* в японских водах.

Раковина крупная, удлиненная, зияющая спереди и сзади, гладкая, с концентрической струйчатостью. Макушка не выдающаяся. Ямка для внутренней связки большая, треугольная. В правой створке два кардинальных зуба, расходящихся под углом от макушки; в левой створке имеется один сильно расщепленный кардинальный зуб; боковые зубы развиты слабо или отсутствуют (Мерклин, Невеская, 1955).

Передний мускульный отпечаток полулунный, часто с волнистым задним краем. Задний отпечаток неправильно округленный или трапецевидный. Нимфа рудиментарная, мантийная линия с глубоким синусом (Коробков, 1954).

Связь с окружающей средой осуществляется при помощи длинных сифонов, соединенных по всей длине, за исключением кончиков. Дорзальный сифон окаймлен многочисленными щупальцами, а вентральный имеет всего 8—9 длинных щупалец (рис. 87).

*Lutraria* живет на песке и гравии. Так, например, *L. lutraria* населяет илистые пески, *L. magna* — илистые отложения близ устьев рек и в эстуариях. *L. angustior* обитает в более рыхлых ракушечно-гравийных грунтах. Жизнь в условиях таких рыхлых грунтов, обычно подвижных, нестабильных, требует большой активности, ведь моллюску, часто вымываемому из субстрата, приходится вновь и вновь зарываться в него. В связи с этим, по Холму (1959), у *L. angustior* раковина по сравнению с предыдущими двумя видами более удлиненная и узкая.

Представители рода *Lutraria* обитают в мелководной зоне. Зарываются на глубину 30 см (Холм, 1959). Современные представители рода встречаются в морях с нормальной соленостью. У берегов Англии на мелководье Ла-Манша *Lutraria* встречается совместно с *Maetra corallina*, *Spisula subtruncata*, *Ensis ensis*, *Corbula gibba* и др.

Представители рода *Lutraria* встречаются в нижнем миоцене Закарпатья и Кавказа, в среднем миоцене Черноморско-Каспийского бассейна, в третичных отложениях Дальнего Востока. Известны из олигоцена — голоцена Евразии.

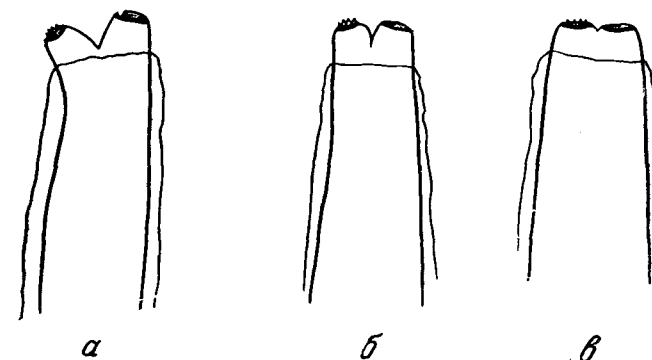


Рис. 87. Сифоны *Lutraria* (по Холму)  
а — *L. lutraria*; б — *L. angustior*; в — *L. magna*

### СЕМЕЙСТВО MESODESMATIDAE DESHAYES, 1839

#### Род *Ervilia* Turton, 1822

Тип рода — *Mya nitens* Montagu, 1808. Побережье Африки.

Представители рода *Ervilia* широко распространены в современных морях и океанах. Они встречаются в Атлантическом океане у восточных берегов Северной и Центральной Америки. По Доллу (1886), у берегов Южной Африки и в Индийском океане у берегов Западной Индии. Встречаются также в Средиземном и Красном морях. Раковина маленькая, почти треугольная, значительно неравнобокая, гладкая или с концентрической струйчатостью. Макушка повернута назад. Замок состоит из одного массивного кардинального зуба в правой створке и одного-двух менее крупных зубов в левой. Боковые зубы отсутствуют или слабо развиты. Нимфа рудиментарная, ямка для внутренней связки треугольная. Основание ямки параллельно замочному краю. Мантийная линия с неглубоким широким синусом.

Представители рода являются зарывающимися в мягкий грунт животными с довольно широким батиметрическим диапазоном.

Большинство современных эрвильи живет на небольшой глубине, до 45 м. *E. castanea* была найдена на глубинах от 1 до 18 м (Вальтер, 1893), а *E. nitens* на глубине от 12 до 90 м. Эрвильи обитают на илистых грунтах псевдоабиссали (Коробков, 1950).

Представители *Ervilia* встречаются в миоцене Черноморско-Каспийского бассейна, в третичных отложениях Дальнего Востока, в палеогене и голоцене Европы, Азии и Америки.

## НАДСЕМЕЙСТВО SAXICAVACEA

## СЕМЕЙСТВО SAXICAVIDAE SWAINSON, 1835

Род *Hiatella* Daudin in Bosc, 1801 (= *Saxicava* Fleuriat de Belleville, 1802)

Тип рода — *Mya arctica* Linné, 1767.

К рассматриваемому роду относится небольшое число видов, встречающихся во всех морях. Наиболее распространен и широко известен вид *Hiatella arctica*, который обычен в арктических морях, в бореальных и средиземноморских водах, в Атлантическом и Тихом океанах. Филатова и Зацепин (1948) считают этот вид космополитным. Кин (1958), характеризуя род *Hiatella*, отмечает, что трудно сказать, существует ли один всемирно распространенный вид (*H. arctica*) этого рода, или же их несколько. В литературе имеются лишь незначительные сведения о других видах. Из британских вод, помимо *H. arctica*, отмечаются *H. gallicana* [= *H. rugosa*] и *H. pholadis* (Винкворт, 1932; Хантер, 1949). У побережья Канады встречаются два вида: *H. initialis* и *H. acuta*; однако Кин (1958) ставит под сомнение валидность этих видов.

Раковины относительно небольшие, толстостенные, неправильной удлинённой формы, очень изменчивых очертаний, неравностворчатые, зияющие спереди и сзади. Макушки сдвинуты вперед. Наружная поверхность покрыта грубыми концентрическими следами нарастания. У молодых форм на задней части створок имеется два чешуйчатых ребра. Зубы развиты только на раковинах молодых экземпляров. Раковины взрослых особей обычно без зубов. Связка наружная, помещается на нимфе. Мантийная линия прерывистая, с глубоким синусом.

Нога узкая, пальцевидной формы; у молодых особей она крупнее по отношению к величине тела, чем у зрелых. У молодых экземпляров нога может вытягиваться на длину раковины, у зрелых она сравнительно короче. Биссусная железа хорошо развита у всех форм, но биссус формируется не всегда. Биссусная железа активно функционирует у несверлящих особей. У сверлящих форм биссусные нити выделяются лишь в некоторых случаях (если моллюск по тем или иным причинам оказался вне норки или если разрушена одна из стенок норки и моллюск лишен укрытия). Иногда сверлящие особи встречаются с одной единственной нитью биссуса, при помощи которого моллюск прикрепляется к стенке норки. Хантер (1949) полагает, что в этих случаях животное меняло свое первоначальное положение в норке. Мускулатура хорошо развита и представлена аддукторами, ретракторами ноги и мускулатурой мантии.

Мантия сильно мускулистая, сросшаяся почти на всем своем протяжении, за исключением небольших отверстий для ноги и сифонов. Сильно растяжимые сифоны соединены друг с другом и разделены только на концах. Отверстие каждого сифона окружено двойным рядом коротких щупалец, число которых достигает 40. Жабры узкие, длинные, достигают сифонов, образуя между ними своеобразную перегородку. Ротовые лопасти небольшие.

Размножение в значительной степени зависит от температуры окружающей среды. По Хантеру (1949), откладывание яиц происходит при температуре не менее 12° и наиболее интенсивно с декабря по апрель. Зрелые яйца встречаются у особей, имеющих в длину около 7 мм. По Хантеру, в популяциях с глубины 20 м в любое время года примерно 30% всех особей содержат зрелые яйца. Яйца мелкие, с небольшим содержанием желтка. Из них развиваются обычные планктонные личинки, которые, проплавав некоторое время, оседают на дно. В водах Англии количество личинок *H. gallicana* достигает максимума летом и осенью. Примечательно, что *H. arctica* и *H. gallicana* хорошо различимы в личиночной стадии, но их очень трудно отличить одну от другой во взрослых стадиях (Хантер, 1949).

Образ жизни очень своеобразен. В этом отношении молодые особи значительно отличаются от зрелых. Среди последних одни сами сверлят свои норки, другие же поселяются в расщелинах и трещинах скал, свободно лежат на дне или занимают пустые раковины других моллюсков, прикрепляясь к ним при помощи биссуса.

Молодые особи после оседания и метаморфоза способны довольно быстро передвигаться. Они редко перемещаются по прямой, но в общей сложности могут покрыть в течение часа расстояние до 30 см. Механизм движения очень прост. Моллюск выдвигает ногу, вытягивает ее и закрепляет кончик ноги. После этого раковина приподнимается над субстратом и подтягивается вперед. Процесс повторяется многократно. Эти моллюски проявляют склонность двигаться вверх и в сторону от света, т. е. они фотонегативны.

Зрелые несверлящие особи довольно часто встречаются среди биссусных нитей мидий и модиолусов, прикрепленными собственным биссусом к раковинам этих моллюсков. Нередко особи встречаются в трещинах и в расщелинах скал и камней, в пустых раковинах более крупных моллюсков и баланусов. В этих случаях особь всегда обращена брюшной частью к отверстию «убежища» (рис. 88) и прикреплена к стенкам последнего при помощи биссуса.

Широко распространены также сверлящие формы, которые встречаются на сравнительно мягких грунтах. Они сверлят вертикальные поверхности или же поверхности под углом не менее

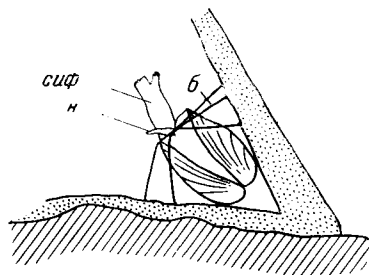


Рис. 88. Несверлящая форма *Hiatella* в пустой раковине балануса (по Хантеру)  
б — биссус; н — нога; сиф — сифоны

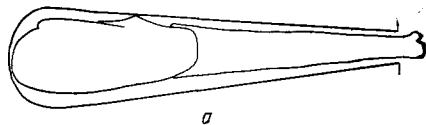


Рис. 89. Положение сифонов у сверлящих форм *Hiatella* (по Хантеру)



а — выдвинутых; б — втянутых в норку

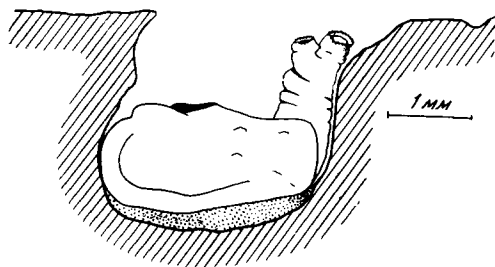


Рис. 90. Первоначальное положение сверлящей *Hiatella* в норке (по Хантеру)  
Дно норки заполнено слизью и высверленной породой

25°. На горизонтальных плоскостях эти моллюски встречаются очень редко. Норка моллюска никогда не ориентирована под углом к стачиваемой поверхности, как у *Pholas*, а всегда несколько скошена. Моллюск ориентирован в норке так, что его передне-задняя ось совпадает с осью сверления, сифоны обращены наружу и заметно выдаются из норки. Норка имеет удлиненно-конусообразную форму округлого сечения. Отверстие норки заметно уже остальной части (рис. 89) и с ростом моллюска увеличивается. Первоначально двустворка ориентирована в норке брюшным кра-

ем внутрь. Когда норка становится достаточно глубокой, моллюск меняет свое положение и ориентируется длинной передне-задней осью параллельно оси сверления (рис. 90).

Спорным является вопрос о способе сверления. Одни исследователи (Лист, 1902; Лами, 1921, 1930; Оттер, 1937; Мерклин, 1950) считают этих двустворок химическими сверлильщиками. Другого мнения придерживаются Хантер (1949), Уилбер и Янг (1964). Они относят их к механическим сверлильщикам и считают, что сверление осуществляется трением створок раковины о породу. Вследствие сильного давления воды в сифонах их основания могут сильно расширяться и плотно прилегать к стенкам норки. Таким образом моллюск оказывается очень прочно зафиксированным к норке и способен в то же время совершать движения попеременно то в одну, то в другую сторону. Высокое давление воды в мантийной полости обеспечивает плотное соприкосновение створок раковины со стенками норки. Поэтому при поворотах раковины в норке порода стачивается. Сточенная порода проходит через мантийную полость и выводится в виде псевдофекалий через вводной сифон.

О характере пищи рассматриваемых моллюсков данных у нас нет. Надо полагать, они являются фильтраторами и питаются тем материалом, который вместе с водой пассивно попадает в мантийную полость и на жабры моллюска. Отсюда отфильтрованные частички проходят ко рту и далее в желудок.

Эти моллюски селятся на самых разнообразных грунтах, от илистых до скалистых. Согласно имеющимся данным норки сверлящих форм встречаются не только в известняках, но и в песчаных породах. По Хантеру (1949), эти формы сверлят сравнительно мягкие породы и не встречаются в конгломератах и очень грубозернистых песчаниках. Ропер (1892) указывает *H. gallicana* с каменистых грунтов. *H. arctica*, по данным Дерюгина (1915), встречается в Кольском заливе как в фации камней, так и в глубоководных илах. Рассел и Янг (1928) указывают, что представители рода сверлят свои норки как в известняках, так и в песчаниках. Кин и Фризл (1953) отмечают их на скалистых грунтах. По Филатовой и Зацепину (1948), *H. arctica* обитает на жестких смешанных каменистых грунтах и может сверлить твердые породы. Шаронов (1948) считает этот вид характерным для фации песка и битой ракушки; вид типичен также для зарослей литотамний, но встречается и на других грунтах. *H. arctica* встречается на побережье Маточкина Шара на грунте из гальки с небольшой примесью ила (Ушаков, 1931). Примечательно, что в зависимости от грунта меняются форма и очертания раковин (рис. 91). Экземпляры с илистого дна менее угловаты и ребристы (Шаронов, 1948; Хантер, 1949). Мак-Гинити (1935) отмечает, что *H. arctica* на побережье

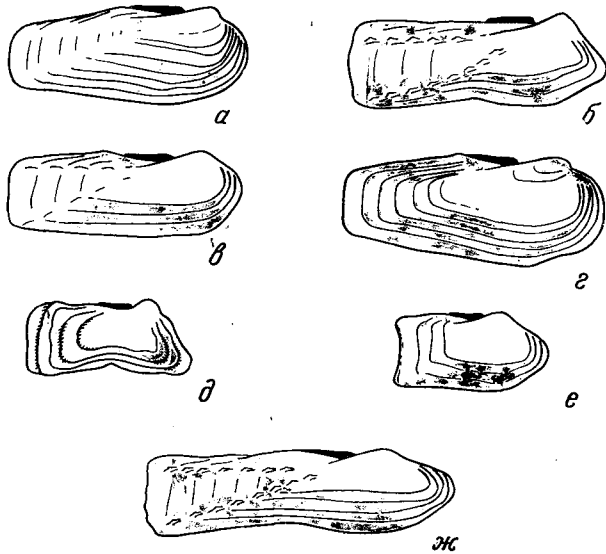


Рис. 91. Изменчивость формы раковин у представителей рода *Hiatella* в зависимости от характера места обитания

а — сверлящих; б — ж — несверлящих

Аляски встречается на всех грунтах, где имеется субстрат, благоприятный для прикрепления или гнездования этих моллюсков. Двустворки этого рода были встречены на баланусах, среди колоний мшанок, в пустых раковинах *Astarte borealis* (в одной раковине последней был найден 21 экз. живых хиателл размером от 7 до 13,5 мм). Филатова и Нейман (1963) указывают *H. arctica* с прибрежных каменисто-песчаных грунтов Берингова моря. Таким образом, двустворки рассматриваемого рода встречаются на самых разнообразных грунтах — от каменистых до илистых.

Представители рода являются преимущественно мелководными формами, но встречаются и на значительных глубинах. Хантер (1949) приводит для рода глубины от уровня прилива до 250 м. Мадсен (1949) указывает для *H. arctica* батиметрический диапазон от 0 до 2000 м. Закс (1929) отмечает *Hiatella* с глубины 10 м. Хирози (1935) указывает *H. arctica* с глубины до 338 м, а Торсон (1937) — со 175 м. По Дерюгину (1915), этот вид является характерной формой сублиторали Кольского залива, а по данным Кин (1958), он встречается с литоральных глубин до 400 м. Ушаков (1931) указывает для *H. arctica* глубины 15—20 м.

Прямых данных относительно солевого режима у нас не имеется. Представители рода распространены в морях с нормальной соленостью, но известны также и из вод с несколько пониженным содержанием солей. *H. arctica* широко известна в Белом и Мраморном морях при солености до 28‰ (Остроумов, 1896; Зенкевич, 1963), а также в южной части Босфора при еще более низких соленостях.

Представители рода *Hiatella* наиболее широко распространены в морях арктической и бореальной провинций. По Хантеру (1949), род известен во всех морях, кроме тропических. Однако, по данным Кин (1958), представители рода встречаются и в тропических водах Западной Америки. Особенно важное значение имеет температура вод в период размножения. Эти двустворки откладывают яйца при температуре не ниже 12° (Хантер, 1949). Таким образом, род в целом может быть охарактеризован как эвритермный, но для размножения требует средних положительных температур.

По Филатовой и Нейман (1963), *H. arctica* широко распространена в прибрежной зоне Берингова моря в местах с постоянными и сильными движениями воды. Это и понятно: для таких малоподвижных форм, как *Hiatella*, динамика вод обеспечивает не только распространение популяций моллюска в личиночной стадии, но и доставку пищевого материала и кислорода.

Судя по имеющимся данным, формы рода почти во всех морях входят в состав биоценозов твердых грунтов литорали и сублиторали. Филатова и Нейман (1963) указывают *H. arctica* из биоценозов прибрежных жестких каменисто-песчаных грунтов Берингова моря, где этот вид встречается в комплексе с баланусами, губками, асцидиями, гидроидами, мшанками, ежами, крабами и офиурами; из моллюсков отмечаются *Chlamys beringianus* и другие фильтраторы. Закс (1929) указывает *Hiatella* в составе биоценоза ламинарий, а Дерюгин (1915) и Шаронов (1948) — в биоценозах песка, битой ракуши и камней вместе с многочисленными другими видами моллюсков. Дерюгин (1915) отмечает *H. arctica* в комплексе глубинных илов вместе с *Cuspidaria arctica*, *Astarte crenata*, *Natica clausa*, *N. groenlandica*. Ушаков (1931) указывает *H. arctica* в группировке гидроидов и мшанок побережья Маточкина Шара.

Представители рода известны от палеоцена доныне. На территории СССР встречаются в третичных отложениях Сахалина и Камчатки, в среднем миоцене Грузии, Северного Кавказа и Западной Украины, в плейстоцене Севера СССР и Черноморского бассейна.

Род *Panope* Menard, 1807 (= *Glycymeris* Lamarck, 1799, non Costa, 1778 = *Panopaea* Lamarck, 1812)

Тип рода — *Mya glycymeris* Born, 1778. Средиземное море.

Современные представители этого рода живут в морях Тихого и Атлантического океанов, а также в Средиземном море. На тихоокеанском побережье Северной Америки обитают *P. generosa* и *P. globosa* (Николз, Тридуелл, 1946; Кин, 1958; Рикеттс, Калвин, 1962), у берегов Азии в Охотском море — *P. norvegica*, у берегов Австралии и Новой Зеландии — *P. australis* (Догель, Зенкевич, 1940; Казакова, 1952; Коттон, 1961). В Атлантическом океане, у побережья Северной Америки от Каролины до Флориды встречается *P. bitruncata* (Джонсон, 1934). Вместе с ним в заливах Флориды отмечены *P. reflexa* и *P. americana* (Джонсон, 1890; Робертсон, 1963). У берегов Северной Европы, в проливах Скагеррак и Каттегат (Григ, 1876—1878), и в северных морях СССР (Догель, 1940) наиболее распространенным видом рода является *P. norvegica*. Представители рода встречаются также у берегов Южной Африки и Патагонии (Казакова, 1952). В Средиземном море у берегов Калабрии и Сицилии (Перес, Пикар, 1958) живут *P. glycymeris* (= *P. aldrovandi*) и *P. plicata*.

Панопе имеет крупную, равностворчатую, зияющую с обеих сторон, гладкую раковину. Макушки почти центральные, часто повернуты назад. Замочный аппарат представлен одним выдающимся коническим зубом в каждой створке. Мантийная линия непрерывная или прерывистая с мантийным синусом.

Моллюск снабжен длинными сифонами, которые на всем протяжении не отделены друг от друга. Он способен вытягивать сифоны настолько, что длина их в два раза превышает длину ноги. Однако втягивать их внутрь раковины животное не может (Николз, Тридуелл, 1946; Рикеттс, Калвин, 1962).

Тело и сифоны панопе покрыты коричневой твердой эпидермой. Мантия цельная, за исключением узкого отверстия. Последнее расположено впереди, имеет утолщенные края и служит для выхода узкой, мощной, мускулистой ноги. Ротовое отверстие окружено толстыми губами, снабженными четырьмя ротовыми лопастями (Форбс, Хенли, 1853).

Панопе ведет зарывающийся образ жизни. По Форбсу и Хенли (1853), эта двустворка передвигается в грунте, роя его перед собой ногой и действуя ею как лопатой. Если она встревожена, то начинает «бурить» осадки, углубляясь в них. По Мортону (1958), панопе зарывается в грунт, сокращая один или оба аддуктора, что вызывает колебательные движения раковины. Норка, вырытая этим моллюском, превращается в конце концов в его могилу. Любое нарушение покоя для моллюска вызывает частичное сокращение его сифонов, за которым следует выброс из них воды

и дальнейшее углубление моллюска в осадки. Рикеттс и Калвин (1962) считают, что панопе чаще всего живет на глубине около 1 м от поверхности субстрата.

Питаются панопе взвешенными в воде частицами.

Представители рода живут обычно в мягком песчаном илу, а также в песке (Сенеш, 1958; Мортон, 1958; Рикеттс, Калвин, 1962). Джонсон (1956) отмечает присутствие *P. bitruncata* также в аллювиальном илу, типичном для соленых болот юго-восточного побережья Америки.

Панопе обитают на различных глубинах. *P. norvegica* встречается на глубине от 46 до 550 м (Григ, 1876—1878). По Вальтеру (1893), этот вид живет на глубине 2 м, а *P. plicata* на глубине от 9 до 1148 м. *P. bitruncata* распространена от нижней линии отлива до 48 м (Робертсон, 1963). *P. glycymeris* обитает на глубине от 2 до 4 м, а *P. australis* от 13 до 15 м (Коттон, 1961).

Представители рода живут в морях с нормальной океанической соленостью. Но присутствие *P. norvegica* в Каттегате, соленость которого достигает 30‰, а иногда падает до 18‰, свидетельствует о способности этого вида переносить значительные колебания солености (Казакова, 1952).

Наличие *P. bitruncata* в соленых болотах юго-восточного побережья Америки (Джонсон, 1956) говорит о том, что этот вид может переносить не только дефицит кислорода, но условия нарушенного газообмена и присутствие болотных газов.

Представители рода весьма эвритермны.

По Казаковой (1952), панопе не живут на участках с очень сильным движением воды, а также на участках, где нет заметного движения. Исключением, возможно, является *P. bitruncata*, который встречается как в открытых морях, так и в соленых болотах.

У берегов Калифорнии, в заливе Сан-Педро и Лонг-Бич, *P. generosa* найдена в ассоциации с *Lutraria nuttallii*, *Pholas pacifica*, *Zirphaea crispata*, *Pecten aequisulcatus*, *Nassa peripingius*, *Bulla nebulosa* (Хоу, 1897). У берегов Флориды *P. reflexa* и *P. americana* встречены совместно с *Teredo navalis*, *Pholas campechianus*, *Martesia cuneiformis*, *Solen americana*, *Mya arenaria*, *Corbula contracta*, *Mactra lateralis*, *Abra aequalis*, *Tellina alternata*, *Macoma tentam*, *Donax variabilis*, *D. obesa*, *Venus (Mercenaria) mercenaria*, *Dosinia discus*, *Cardium magnum* (Джонсон, 1890).

Род имеет широкое геологическое распространение. Его представители встречаются с юрского времени доныне. Отдельные виды характерны для юры и мела Кавказа, Поволжья, Крыма, Средней Азии, Казахстана; третичных отложений Сахалина и Камчатки; палеогена Украины, Поволжья, Кавказа, Казахстана; нижнего и среднего миоцена Грузии; среднего миоцена Западной Украины и Молдавии.

Род *Cyrtodaria* Daudin, 1799

Тип рода — *Glycymeris siliqua* Spengler, 1793. Северный Ледовитый океан.

Относительно образа жизни рода *Cyrtodaria* много данных собрано сотрудником Зоологического института АН СССР К. Н. Несисом (1963). Настоящий очерк составлен в основном по материалам этого исследователя.

Один из двух видов *Cyrtodaria*, известных в современной фауне моллюсков, *C. siliqua* встречается на рыбопромысловых банках Северо-Западной Атлантики. Этот вид распространен от Большой Ньюфаундлендской банки до Джорджес-банки и в заливе Святого Лаврентия. По характеру ареала — это западно-атлантический бореальный вид.

Отсутствие этого вида севернее Большой Ньюфаундлендской банки заставляет предполагать, что он недостаточно эвритермен для обитания в арктических районах и не может размножаться при постоянно низких температурах (Несис, 1963).

Другой вид, обитающий в современных морях, *C. kurriana*, отличается от предыдущего своими малыми размерами (2—3 см). Это — циркумполярный, высокоарктический вид.

Раковина *Cyrtodaria* довольно крупная (10—12 см), сзади несколько укороченная и пригнущенная, а спереди удлиненная и суживающаяся, со смещенными назад макушками. Спинной и брюшной края почти параллельны. Створки довольно толстотенные, массивные.

Циртодарии, обитающие ныне в северных морях, имеют зияющую со всех сторон, кроме спинного края, раковину, в которую как бы не вмещается толстое мягкое тело моллюска. Последнее облечено в мантию, края которой бахромчаты, на что указывает и сильно изрезанная мантийная линия. Сифоны моллюска, короткие и толстые, по-видимому, внутрь никогда не втягиваются. Нога мала и слаба.

Циртодарии зарываются в мягкий грунт и выставляют на поверхность свои короткие сифоны.

Эти моллюски — фильтраторы придонных слоев воды, почему они в основном и приурочены к зоне подвижных рыхлых грунтов с обильным осаждением взвесей.

В экологическом отношении два названных вида несколько различны. *C. siliqua* предпочитает мелкопесчаные грунты и глубины в пределах от 5 до 500, чаще от 10 до 150 м. *C. kurriana* строго привязана к опресненным мелководьям и глубже 50 м не встречается. Створки раковин этого вида, однако, заносятся течениями даже в абиссаль. *C. siliqua* встречается обычно при температурах  $-1^{\circ}$  до  $5^{\circ}$  и при солености  $34\text{‰}$ .

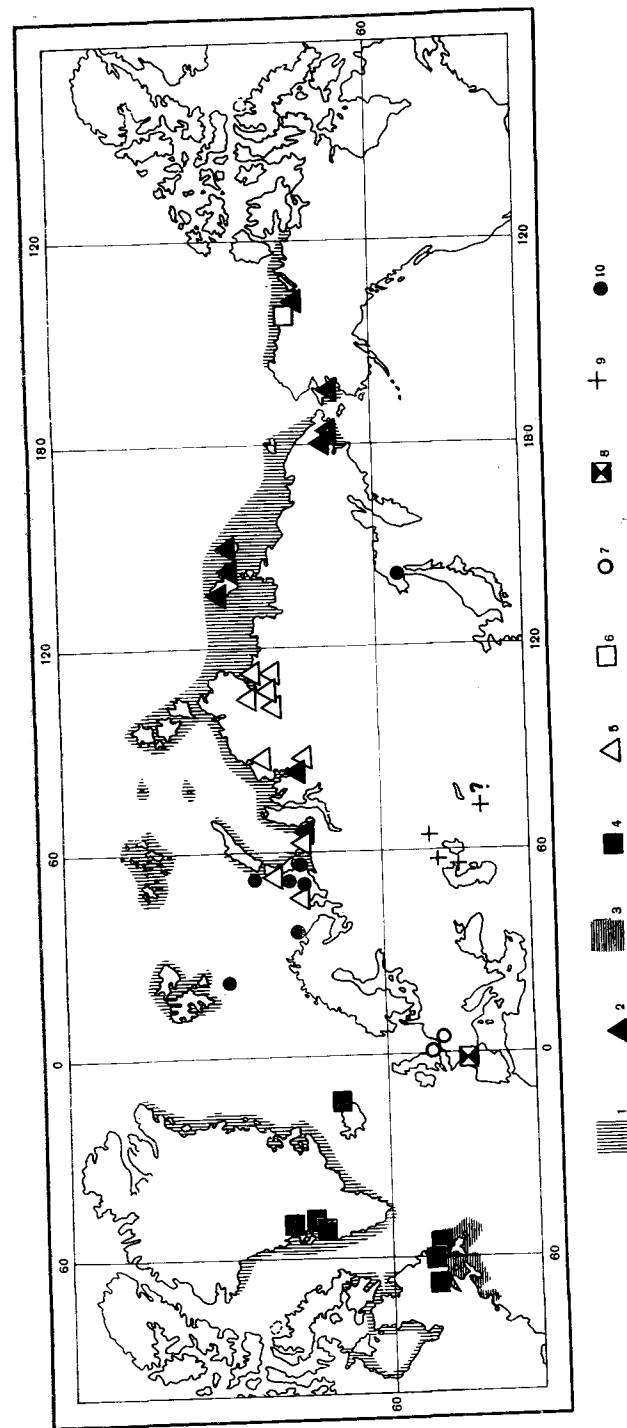


Рис. 91а. Ареал современных и ископаемых видов рода *Cyrtodaria* (по Несису)

1 — современный ареал *C. kurriana*; 2 — находки ископаемых *C. kurriana*; 3 — современный ареал *C. siliqua*; 4 — находки ископаемых *C. siliqua*; 5 — ареал *C. tenuiseta*; 6 — *C. salsessae*; 7 — *C. angusta*; 8 — *C. newbillei*; 9 — находки ископаемых эоцен-олигоценовых *C. transcaspica*; 10 — находки пустых раковин *C. kurriana* в районах, где теперь этот моллюск не встречается



По всей видимости, циртодарии предпочитают более или менее спокойные участки дна, где грунт сильно не взмучивается и не засоряет их сифонов, но эти двустворки хорошо переносят понижение содержания кислорода в придонном слое воды, о чем говорит довольно большой диапазон глубин их обитания.

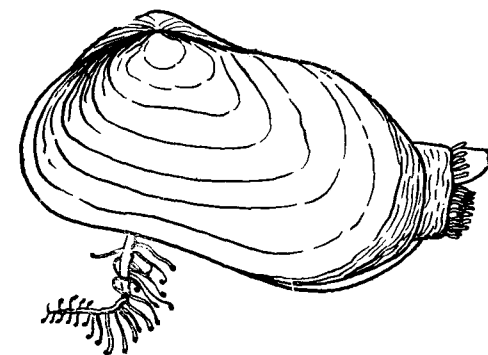
*C. transcaspica* описана из палеогеновых отложений (верхний эоцен—олигоцен) Мангышлака, Тургая, Приаралья. *C. newvillei* отмечается в нижнем миоцене Франции. *C. vagina* и *C. angusta* указываются в миоцене и плейстоцене Англии и Бельгии. *C. jennisseae* встречена в плейстоцене Арктики (о-в Колгуев — устье Хатанги).

На основании изложенного можно заключить, что современные представители этого рода являются холодолюбивыми моллюсками. Между тем представители того же рода в ископаемом состоянии встречаются в Приаралье, Тургае, Закавказье, т. е. в полосе существования в третичное время теплых бассейнов. По-видимому, это были весьма теплолюбивые моллюски, обитавшие на тонкопесчаных грунтах в некотором отдалении от берега. Сравнение ископаемых раковин с современными ясно указывает на тот факт, что этот род претерпел значительные экогенетические изменения.

Сопоставление палеогеографических данных с распространением современных представителей рода *Cyrtodaria* указывает на то, что эти моллюски испытали экогенетическую экспансию в направлении бореальных вод. Возможно, что на юге складывались неблагоприятные условия для их существования, там эти моллюски вымирали; на севере же они находили более подходящие условия обитания.

## ОТРЯД DESMODONTA

476



## НАДСЕМЕЙСТВО SOLEMYACEA

## СЕМЕЙСТВО SOLEMYIDAE GRAY, 1840

Род *Solemya* Lamarck, 1818 (= *Solenomya* Menke, 1830)

Тип рода — *S. mediterranea* Lamarck, 1818 (= *Tellina togata* Poli, 1791).

Род представлен небольшим числом видов, которые встречаются во многих морях. У берегов Англии встречаются *S. velum*, *S. borealis*, *S. bartschi* (Морз, 1913; Янг, 1939). *S. mediterranea* указывается из Атлантического океана, Средиземного и Адриатического морей (Штемпель, 1898; Коробков, 1954). Для побережья Западной Америки в полосе тропиков характерны *S. panamensis* и *S. valvulus* (Кин, 1958). У берегов Индии Прашад (1932) отмечает *S. grandis* и *S. winckworthi*. Солемии встречаются также на восточном побережье Северной Америки, Западной Африки, Австралии, Новой Зеландии и др. (Штемпель, 1898; Коробков, 1954).

Раковины средних размеров, удлинненно-овальные или цилиндрические, зияющие, неравностворчатые, тонкостенные. Макушки маленькие, смещенные назад. Наружная поверхность покрыта широкими плоскими радиальными ребрами или струйками. Замок без зубов. Связка внутренняя, расположенная на выступающем хондрофоре, который поддерживается маленьким наклоненным валиком. Внутренняя поверхность створок фарфоровидная. Мантийная линия цельная, без синуса.

Анатомические особенности солемий детально рассмотрены в работах Штемпеля (1898, 1899), Морза (1913) и Янга (1939). Их данными мы и воспользовались при составлении этого очерка. Многие органы солемий отличаются значительной примитивностью, что побудило Пельзенера (1891), Янга (1939) и других исследователей отнести этот род к Protobranchiata вместе с нукулами, ледами и иолдиями.

Удлинненная массивная нога занимает почти половину мантийной полости. Кончик ее состоит из двух лопастей, которые образуют дисковидную подошву. Последняя позволяет животному при передвижении закрепляться в грунте и подтягивать тело. Края мантии соединены вдоль брюшного края. Сифоны не дифференцированы. Хорошо развит парус, или велум. Жабры солемий примитивные, типа ктенидий нукул, но отличаются от последних величиной и функцией. Имеется только по одной жаберной пластинке с каждой стороны. Отдельные лепестки соединены друг с другом ресничными дисками. Жабры крупные, занимают око-

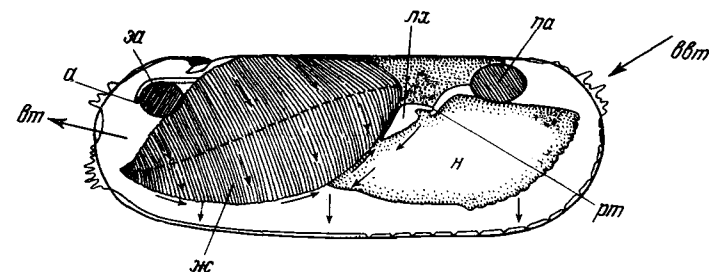


Рис. 92. Внутреннее строение *Solemya togata*

а — анус; жс — жабры; за — задний аддуктор; лх — лопастные хоботки; н — нога; па — передний аддуктор; пт — ротовое отверстие. Стрелки указывают направление; ввт — вводного; вт — выводного токов

ло половины длины мантийной полости; они являются не только органами дыхания, но и выполняют значительную роль как сортирующий аппарат, где происходит отбор поступающего в мантийную полость пищевого материала. Ротовые лопасти солемий менее эффективны, чем у нукул и имеют меньшие размеры. Небольшие лопастные хоботки собирают пищу прямо с жабер и ресничными токами направляют на маленькие лопастные пластинки. Здесь завершается сортировка материала, и в ротовую полость попадают лишь очень мелкие частички. Пищеварительная система устроена по типу, сходному с нукулами (рис. 92).

Солемии ведут зарывающийся образ жизни. Как отмечает Морз (1913), *S. velum* зарывается обычно на глубину от 2 до 5 см; но отдельные экземпляры были встречены в грунте на глубине 15—22 см. Возможно, в этих случаях солемия занимала ходы сверления или норки других донных организмов. Янг (1939) наблюдал солемий на глубине от 1 до 2 см. Зарывание происходит следующим образом. Помещенная на поверхность субстрата солемия выдвигает из передней части раковины заостренную на конце ногу с сомкнутыми лопастями, погружает ее в грунт, после чего лопасти расходятся, образуя своеобразный якорь (так же как у нукул, лед и иолдий). Затем солемия приподнимается над грунтом и под некоторым углом к его поверхности начинает быстро зарываться. Зарывание происходит с большой скоростью: после 8—10 сокращений ноги солемия полностью скрывается в осадке. Как отмечает Морз, в некоторых случаях солемии (*S. velum*, *S. borealis*) могут зарываться и другим способом, а именно задним концом вниз — с ногой, обращенной кверху. Такое зарывание,

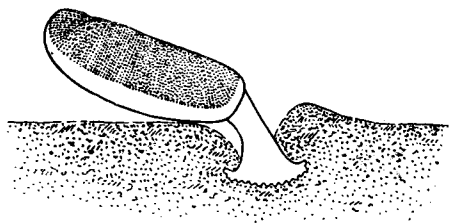


Рис. 93. *Solemya togata* при зарывании в грунт. Зачернен жесткий известковый участок створки; эластичный край раковины не закрашен (по Янгу)

однако, Янгом не наблюдалось. Янг (1939) и Уилбер, Янг (1964) описывают у солемий плавательные движения, которые, очевидно, и используются при зарывании задним концом вниз. Плавание у солемий наблюдается сравнительно редко и плавательные движения связаны главным образом с удалением осадков из мантийной полости и зарыванием. Эти движения хорошо описаны также у Дрю (1900) и состоят в следующем. При быстром втягивании ноги в раковину в мантийной полости создается высокое давление, и вода с большой силой выбрасывается сзади. Выходу воды в других направлениях препятствует хорошо развитый парус, а также эластичные, лишенные кальция, брюшные края раковины (рис. 93). Эластичный участок составляет примерно четверть всей поверхности створок и способен загигаться внутрь, образуя заслонку, препятствующую выходу воды в вентральную сторону. Загибание вентральных участков раковины осуществляется системой мышц, прикрепляющихся к этой части раковины. Таким образом, при втянутой ноге парус и загибающиеся края створок почти полностью закрывают мантийную полость, оставляя лишь небольшое отверстие в задней части. Отсюда при каждом быстром втягивании ноги вода с силой выбрасывается, что обеспечивает быстрые плавательные движения в толще воды и, очевидно, во многих случаях быстрое зарывание в грунт задним концом вперед, как это описывает Морз (1913). Сильная струя воды размывает осадки и способствует углублению моллюска в мягкий субстрат. Таким образом, солемии могут зарываться передним и задним концами.

Солемии — грунтоядные моллюски и питаются органическими частичками, содержащимися в донных осадках.

Представители рассматриваемого рода живут преимущественно на мягких илистых и илисто-песчаных грунтах. По Дрю (1900), солемии обитают на илистых и часто на илисто-песчаных грунтах. *S. velum* указывается Морзом (1913) с песчано-илистого дна. Этот же вид, по Янгу (1939), встречается на грунтах из тонкого илистого песка, сильно обогащенного органическим

материалом. На таких же грунтах обитает и *S. mediterranea*. Кин (1958) указывает *S. panamensis* с илистого дна.

Батиметрический диапазон рода довольно велик. Отдельные виды встречаются в прибрежных водах, но большинство форм характерно для значительных глубин. Кин (1958, 1963) приводит для рода в целом глубины от 7 до 3200 м, а для *S. panamensis* — от уровня прилива до 1600 м. Кин и Фризл (1958) указывают для солемии глубины — от 18 до 3000 м. *S. borealis* отмечается Морзом (1919) с 12—14 м, а *S. velum* из мелководной зоны у нижней границы прилива. По Янгу (1939), *S. mediterranea* также характерна для мелких вод. Прапад (1932) указывает *S. winckworthi* с 5 м, а *S. grandis* — с 800 м.

Все современные виды солемий обитают в морях с нормальной соленостью.

Данных относительно газового режима солемий у нас нет. Однако приуроченность большинства видов к тонким илистым грунтам с богатым содержанием органического вещества, где всегда наблюдается некоторый дефицит кислорода, может свидетельствовать от эвриоксбионтности рода.

Температурный диапазон довольно велик. Солемии встречаются как в теплых тропических и субтропических водах, так и в бо-реальных холодных морях.

По Морзу (1919), солемии отличаются очень низкой чувствительностью к различным раздражителям. Они совершенно не реагируют, например, на свет. При покачивании стола, на котором находился сосуд с моллюском, последний не закрывал створок; но при взбалтывании воды и уколе иглой солемия очень медленно смыкала створки. Через несколько секунд раковина снова раскрывалась и выдвигалась нога. После такой процедуры моллюск становился очень активным.

В геологической истории представители рода известны, начиная с мела и доныне. В пределах СССР встречаются в палеогене Поволжья, Кавказа, Украины, в палеогене и неогене Сахалина и Камчатки.

## НАДСЕМЕЙСТВО MYACEA

## СЕМЕЙСТВО MYIDAE FLEMING, 1828

Род *Sphenia* Turton, 1822

Тип рода — *Sphenia binghami* Turton, 1822. Атлантический океан.

Современные представители рода *Sphenia* встречаются вдоль берегов Атлантического океана, в Средиземном море (у берегов Испании и Франции), у Британских островов. Раковины *Sphenia binghami* были найдены у о-ва Мэн (Янг, 1951). *S. fragilis* отмечается в Калифорнийском заливе (Кип, 1958).

Раковина овальная, маленькая (длина ее редко превышает 1 см), неравносторчатая. Обычно ее длина почти в два раза больше, чем ширина; макушка сдвинута вперед. Замок расположен на расстоянии одной трети от переднего края раковины и обладает резиллифером, который несет внутреннюю связку. Резиллифер тонкий, треугольно-ложечковидный, направленный назад. Перед связочной ямкой расположен рудимент кардинального зуба. Синус округлый, неглубокий. Створки асимметричны, правая створка больше. Замечается слабое заднее зияние.

Нога маленькая, тонкая, клинообразной формы; короткие сифоны соединены и покрыты периостракумом (рис. 94). Они образованы внутренней и средней лопастями мантийного края и окружены рядом простых щупалец (Янг, 1948).

Передний аддуктор намного меньше заднего и сдвинут к вентральной стороне. То же самое замечается и для переднего ножного ретрактора. Ножное отверстие маленькое, соответственно небольшим размерам ноги. Мантийные края соединяются на вентральной стороне, внутренняя и средняя лопасти сростаются. Мантийные края не утолщены, как у глубоко зарывающихся *Mya arenaria* и *Mya truncata* (Янг, 1949). Жабры нескладчатые, длинные, внутренняя жаберная пластинка больше наружной. Вдоль внутренней жаберной пластинки находится желобок для пищи. Ротовые лопасти маленькие, имеющие всего несколько гребней. Хорошо развит кристаллический стебелек, отделенный от средней кишки, как у других представителей Myidae (рис. 95).

Сфении прикрепляются биссусом. Обитают в различных углублениях в твердых предметах, пользуясь отверстиями, просверленными хищными брюхоногими в раковинах моллюсков (Коробков, 1954). Янг (1951) указывает на существование *Sphenia* в отверстиях камней, просверленных *Hiatella*. Джеффрис (1863—1867) отмечает наличие сфений в трещинах известняка.

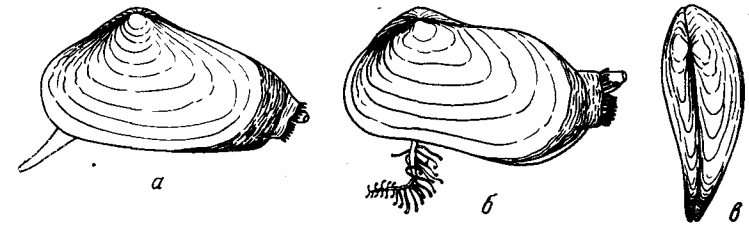


Рис. 94. *Sphenia binghami* (по Янгу)

а — вид моллюска с левой стороны; б — моллюск с биссусом и вытянутыми сифонами; в — вид моллюска с дорзальной стороны

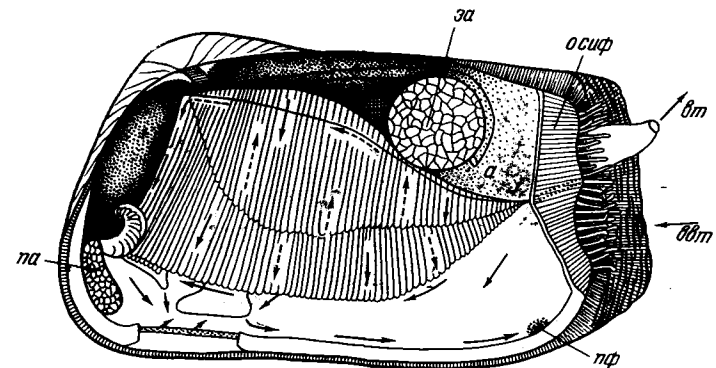


Рис. 95. Внутреннее строение *Sphenia binghami* (по Янгу)

а — анус; вт — вт — вводной и выводной токи; за — задний аддуктор; осиф — основания сифонов, покрытые периостракумом; пф — псевдофекалии. Пунктирные стрелки — токи на внутренней поверхности жабер. Непрерывные стрелки — токи на внешней поверхности жабер

По характеру питания сфении относятся к фильтраторам. Их короткие сифоны приспособлены для собирания взвешенного в воде пищевого материала. Перемещение пищевых частиц движением ресниччатого эпителия подробно описано Янгом (1951).

Представители этого рода встречаются в сублиторальной зоне на умеренных глубинах. Их наибольшее распространение отмечается на глубинах от 10 до 45 м (Янг, 1951).

Сфении, по Янгу (1951), обычно встречаются вместе с несколькими видами *Hiatella*.

Живут сфении в водах нормальной солености.

Они известны от палеогена доныне. Характерны для палеогена Приаралья и Средней Азии; верхнего миоцена (мэотис), Черноморско-Каспийского бассейна; палеогена—голоцена Европы и Америки.

#### СЕМЕЙСТВО CORBULIDAE FLEMING, 1828

#### Род *Corbula* Bruguière, 1792 (= *Aloidis* Megerle von Mühlfeld, 1811)

Тип рода — *Corbula sulcata* Bruguière in Lamarck, 1801.

Современные представители рода широко распространены в Тихом и Атлантическом океанах, а также в Средиземном, Адриатическом и Мраморном морях. В Тихом океане у берегов Америки встречается большое разнообразие видов этого рода (Лоу, 1899; Келси, 1900; Кин, 1958). В Атлантическом океане, у берегов Америки обитают *C. contracta* (Карпентер, 1887), *C. nasuta* и *C. swiftiana* (Симпсон, 1887), в бухтах Центрального Техаса — *C. conradi* (Паркер, 1955). Вдоль уругвайского побережья встречаются *C. caribaea*, *C. iheringiana*, *C. lyomi*, *C. patagonica* (Пилсбри, 1897). *C. labiata* обитает в устье р. Ла-Плата (Мерклин, 1950).

Самым распространенным видом является *C. gibba*. Он встречается в Атлантике от Норвегии до Канарских островов, в Средиземном, Адриатическом и Мраморном морях (Форбс, Хенли, 1853; Г. Джеффрис, 1863; Бюкуа и др., 1887—1888; Янг, 1946; Степ, 1955; Перес, Пикар, 1958).

Раковина корбулы сильно неравностворчатая (правая створка крупнее, массивнее и выпуклее левой). Макушки сдвинуты вперед и повернуты назад. В правой створке развит выступающий треугольный зуб, входящий в глубокую ямку противоположной створки; на левой створке — маленький пластинчатый зубик, сливающийся с ложечковидным резилифером. Последнему соответствует в правой створке небольшое углубление. Мантийная линия цельная или с небольшим синусом. Наружная связка обособлена от внутренней.

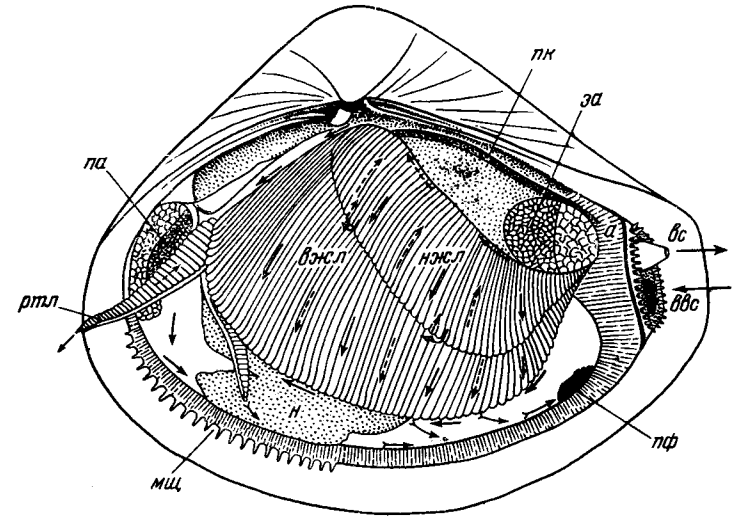


Рис. 96. *Corbula gibba* (по Янгу)

а — анус; ввс — вводной сифон; вкл — внутренняя полужабра; вс — выводной сифон; за — задний аддуктор; мл — мантийные цупальца; н — нога; нкл — наружная полужабра; па — передний аддуктор; пк — прямая кишка; пф — псевдофекалии; рмл — ротовые лопасти

Корбулы имеют замкнутую мантию с отверстиями впереди для конусовидной ноги, снабженной биссусовым аппаратом, и сзади — для сифонов (рис. 96). Сифоны короткие, соединенные в основании и неодинаковой длины: вводной сифон немного длиннее и шире. Выводной сифон снабжен трубчатой, сильно сократимой мембраной, которая способствует выбросу фекалий. Нога корбулы тонкая, круглая в сечении; при вытягивании она иногда превосходит длину раковины. Аддукторы хорошо развиты и каждый из них разделен на внешний и внутренний мускулы, выполняющие различные функции. Ротовые лопасти длинные, с внутренней стороны — бороздчатые. Ктенидии состоят из наружных, более коротких, и внутренних, сравнительно крупных, полужабер. Из слизистых желез одна расположена у педального зияния, а вторая — у основания сифонов. Выделенная ими слизь склеивает отброшенные ктенидиями и ротовыми лопастями ненужные частицы ила в псевдофекалии. Материал, прошедший через ротовое отверстие, переходит в широкий пищевод, а оттуда — в большой удлиненный желудок. Сюда же открывается очень широкий мешочек, который разделен на две части и обычно содержит массивный кри-

сталлический стебелек. Мешочек сообщается со средней кишкой, которая переходит в прямую кишку. Последняя кончается анусом. Сортирующий в желудке пищу слепой отросток, характерный для всех двустворок, у корбул развит слабо. Средняя и прямая кишки служат для соединения и уплотнения прошедшего через желудок материала в округлые фекальные шарики, которые с силой выбрасываются из анального отверстия через выводной сифон (Янг, 1946).

Корбулы раздельнополы. Зрелые гонады были обнаружены только в середине сентября. Размножение начинается в начале октября. Развитие яиц и продолжительность личиночной стадии нам неизвестны. По Янгу (1946), яйца в мантийной полости, по-видимому, не развиваются.

Корбулы ведут зарывающийся образ жизни. Зарываются они неглубоко, при этом нога пробивается почти вертикально вниз, и моллюск, в результате ряда прерывистых сильных сокращений ножных мускулов, углубляется в грунт. При каждом сокращении ноги раковина приподнимается почти вертикально, отклоняется несколько назад, образуя при этом угол с горизонтальной плоскостью. Этот угол тем больше, чем глубже моллюск погрузился в грунт. Зарывание происходит очень медленно. Например, моллюск длиной в 1 см зарывается в течение 30 мин., а иногда, если интервалы между двумя сокращениями ножных мускулов продолжительные, то еще дольше. Зарываясь, корбула выделяет единственную нить биссуса и прикрепляется к гравию, гальке или

обломкам раковины. Затем моллюск выставляет над поверхностью грунта свои сифоны. Оболочка последних несет 40 или более коротких щупалец. Широкое отверстие вводного сифона окаймлено кольцом из 20 щупалец, которые направлены вверх и внутрь. Выводной сифон имеет более узкое отверстие. Через вводной сифон вода проходит в мантийную полость. Выводной сифон открывается после того, как в мантийной полости создается некоторое давление воды. Щупальца, окружающие вводное отверстие, мало чувствительны. Однако они выполняют функцию фильтра, препятствуя попаданию в мантийную полость сравнительно крупных частиц. Очень чувствителен выводной сифон. Его откры-

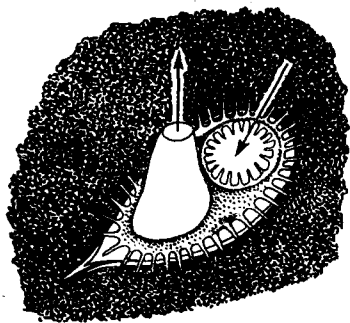


Рис. 97. Сифоны *Corbula gibba* (по Янгу)

Стрелки указывают направления вводного и выводного токов

вание и закрывание осуществляются двумя парами мускулов — одной на спинной и другой — на брюшной стороне (рис. 97).

Нога, возможно, принимает участие в очистке мантийной полости от посторонних частиц. Янг (1946) наблюдал даже случай, когда очистка вводного сифона производилась кончиком ноги. По-видимому, нога поворачивается в мантийной полости так, что ее кончик направляется назад и выталкивает накопившиеся частицы грунта через вводной сифон.

Питаются корбулы взвешенными в воде частичками, диатомовыми, бактериями и органическим детритом.

Корбулы предпочитают илисто-песчаный и песчаный грунт, однако они встречаются во множестве и на чисто илистом грунте, на твердых и смешанных грунтах, на песке с гравием и мелкими камнями. *C. gibba* встречается как на песчаном, так и на илисто-песчаном грунте (Степ, 1955; Аллен, 1962). Кроме того, этот вид попадает также на илистом гравии (Янг, 1946; Степ, 1955; Аллен, 1962). *C. luteola* живет на всех типах грунтов — от песчаного до скалистой гальки (Келси, 1900).

Корбулы обитают на различных глубинах. Массовое нахождение популяций видов этого рода отмечено на глубине, не превышающей 150 м. По Форбсу и Хенли (1853) и Ватове (1935), этот вид наиболее обилен на небольших глубинах — от 12 до 35 м. Аллен (1962) указывает многочисленные особи *C. gibba* на глубине от 10 до 80 м. По Степу (1955), этот вид встречается от нижней границы отлива до глубины 127 м. Популяции *C. nasuta* и *C. swiftiana* обитают на глубине от 2 до 11 м (Симпсон, 1887), *C. caribea*, *C. iheringiana*, *C. lyoni* и *C. patagonica* — на глубине от 5 до 11 м (Пилсбри, 1897); *C. luteola* — на глубине от 4 до 9 м (Келси, 1900). Для этого же вида и для *C. chytyana* Лоу (1899) указывает распространение до 36 м. *C. bicarinata*, *C. marmorata*, *C. nasuta*, *C. nuciformis*, *C. ovulata*, *C. fragilis*, *C. ventricosa* обитают от нижней границы отлива до глубины 91 м, причем последний вид встречается также и на глубине 331 м. *C. porcella* отмечен на глубине от 57 до 118 м (Кин, 1958). *C. contracta* указывается Карпентером (1887) от 9 до 35 м. По Вальтеру (1893), в ламинариевой и мелководно-неритовой зонах встречается *C. nucleus*, только в ламинариевой — *C. bicarinata* и *C. crassa*. Наиболее глубоководным является *C. philippi*; он обитает на батимальных и абиссальных глубинах.

Таким образом, большая часть видов этого рода обитает в сублитеральной и псевдоабиссальной глубинах, и только некоторые, немногочисленные, представители корбул встречаются на больших глубинах.

Представители рода живут в морях с нормальной соленостью. Однако корбулы могут переносить и некоторое понижение соле-

ности. Остроумов (1896) отмечает присутствие *C. gibba* в Босфоре. По Якубовой (1948), этот вид был найден в прибосфорском участке Черного моря при солености 22—24‰. По Паулусу и Марсу (1941—1942), *C. gibba* живет в Средиземном море у берегов Марселя в солоноватых водах и в сильно опресненных лагунах. *C. labiata* известна исключительно из солоноватых вод устья реки Ла-Плата (Мерклин, 1950). *C. conradi* в Мексиканском заливе выдерживает колебание солености от 22 до 42‰ (Паркер, 1955). На основании этих данных можно заключить, что в целом род эвригалинный, но некоторые виды приурочены только к солоноватым водам.

Корбулы большей частью живут на хорошо аэрируемых участках морского дна. Здесь они образуют многочисленные популяции. Но они могут переносить и условия мутной и стоячей воды (Мерклин, 1950; Сенеш, 1958).

Корбулы эвритермны. По Мерклину (1950), температура и течения не играют заметной роли в их жизни. Однако большие скопления корбул приурочены к проливам с донным течением. Таковы Босфор, Каттегат, Дарданеллы и т. д.

В Средиземном море *C. gibba* встречается в биоценозе подвижных придонных песков совместно с *Leda*, *Dosinia*, полихетами, морскими звездами. В биоценозе детритового дна открытого моря этот же вид встречается совместно с *Arca diluvii*, *Arcopsis lactea*, *Venus casina*, *V. brongniarti*, *Astarte fusca*, *Tellina balaustina*, *Isocardia cor*, *Chlamys multistriata*, *Aporrhais pespelecani*, *Turritella triplicata* (Перес, Пикар, 1958).

Врагами корбул являются хищный моллюск *Natica*, морская звезда *Astropecten*, а также разные рыбы. Правая створка корбул бывает покрыта следами прикрепления различных сидячих организмов и трубками червей. Круглые отверстия, обычно наблюдаемые на правой створке, являются следами хищной деятельности натик (Мерклин, 1950; Фреттер, Грэхем, 1962).

Геологическое распространение рода — триас — голоцен. Отдельные представители встречаются в юре, меле, палеогене Кавказа; в меле и палеогене Поволжья, Казахстана, Средней Азии; в палеогене Юга СССР, в нижнем и среднем миоцене Черноморско-Каспийского бассейна; в плейстоцене Черноморского бассейна.

### Род *Lentidium* Cristofori et Jan, 1832 (= *Corbulomya* Nyst, 1846)

Тип рода — *Tellina mediterranea* Costa, 1829.

Современные представители рода, *L. mediterraneum* и *L. maoticum*, обитают в Средиземноморской провинции. Первый вид встречается в Средиземном и Черном морях, а второй — в Черном и Азовском (Бюкуа и др., 1887—1888; Зернов, 1913; Милашевич, 1916) (Ред. — По Невеской, 1963, второй вид лишь подвид первого).

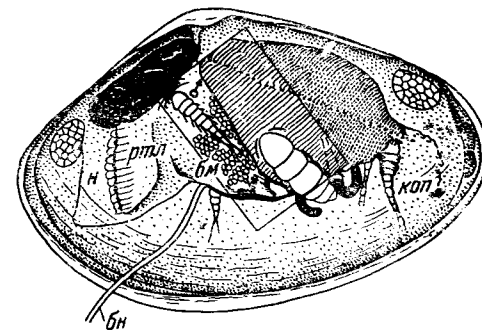
Раковины небольшие, тонкостенные, умеренно неравностворчатые, правые створки больше левых, удлинено-овального или удлинено-треугольного очертания. Макушки сдвинуты назад так, что передняя часть створок длиннее задней. Выпуклость створок незначительная. Наружная связка соединена со связочной ямкой через щель под макушками. В правой створке развит выступающий конический зуб, входящий в глубокую ямку противоположной створки; на левой створке — маленький пластинчатый зубик, сливающийся с ложечковидным резилифером. Последнему соответствует в правой створке небольшое углубление. Мантийная линия с небольшим синусом.

Сифоны лентидиумов короткие, разделенные на конце, лишенные шупалец (рис. 98). Анальное отверстие зубчатое, жаберное — перистое. Нога треугольная, сжатая с боков (Милашевич, 1916). В основании ноги имеется биссусная железа, из которой выходит тонкая биссусная нить (Бэческу и др., 1957).

Лентидиумы — раздельнополые моллюски. Размножение *L. maoticum* в Черном и Азовском морях начинается в конце апреля — мае при температуре воды 17° и выше. В течение 5—10 мин. самка выметывает 12—14 тыс. икринок. По Старку (1955б), размножение азовских лентидиумов длится с мая по сентябрь, но наиболее интенсивное размножение отмечено в июне — августе. Молодые особи длиной 4—6 мм начинают и заканчивают размножение раньше, чем более крупные. Эти последние имели зрелые половые продукты в конце августа, но уже в конце сентября и

Рис. 98. *Lentidium maoticum* с комменсалистами копеподами (по Бэческу)

бм — биссусный мешочек; бн — биссусная нить; н — нога; рт.л — ротовые лопасти; коп — копеподы



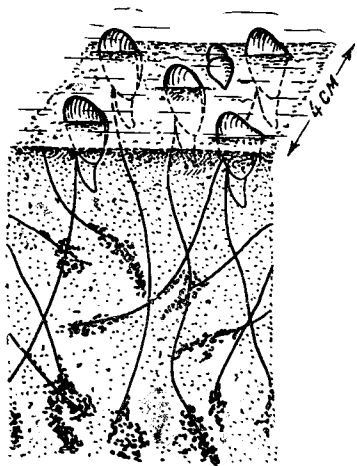


Рис. 99. Способ прикрепления биссусом *Lentidium maoticum* (по Бэческу)

в октябре лентидиумы со зрелыми половыми продуктами почти не встречались. Вероятно, лентидиум живет всего 1,5—2 года и созревает на первом году жизни. Сеголетки весеннего оседания осенью размножаются. Азовский лентидиум за два года вырастает не более чем на 12 мм, в течение первого года на 6—7 мм, а затем еще на 3—5 мм (Карпевич, 1964).

Лентидиумы ведут зарывающийся образ жизни. Они зарываются с помощью ноги неглубоко, в верхний слой грунта, где песок несколько подвижен. Держатся почти в вертикальном положении или наклонно, под углом около 20°, прикрепившись длинным прочным волокном биссуса. Длина последнего иногда в 5 раз превышает длину раковины. Он, как хлыст, незаметно проникает между

подвижными зернами песка до тех пор, пока не находит тяжелого и большого предмета — обломки раковин и др., или прикрепляется клейким корнем к зернам песка. Диаметр биссуса редко достигает 0,01 мм (чаще всего для лентидиума размером от 6 до 8 мм диаметр биссуса 5—6 мм). Животное прикрепляется до того прочно, что может переносить слабую бурю. Однако при сильных штормах удары волн отрывают биссусные нити моллюска, и он становится добычей рыб или же выбрасывается на берег (рис. 99).

Зарывшись и прикрепившись биссусом, животное выставляет свои сифоны над поверхностью грунта. Сифоны у лентидиумов короткие. В момент своего максимального вытягивания они могут достигнуть лишь половины длины раковины (Бэческу и др., 1957).

Питаются лентидиумы, по-видимому, как и корбулы, взвешенными в воде частицами.

Лентидиумы обитают на песчаных грунтах. Перес и Пикар (1958) отмечают их присутствие в тонких терригенных песках Средиземного моря. Малочисленные лентидиумы иногда встречаются в крупнозернистом песке (Бэческу и др., 1957).

Живут лентидиумы на небольших глубинах. В Черном море у берегов Румынии они встречаются в прибрежной зоне до глубины 20 м. Наиболее обильны лентидиумы на глубине от 2 до 14 м. В пределах 2—4 м плотность популяции составляет 19 000 —

40 000 экз. на 1 м<sup>2</sup>. От 8 до 14 м плотность увеличивается от 11 700 до 56 000 экз. на 1 м<sup>2</sup>. На глубине же от 14 до 18 м наблюдается наименьшее количество лентидиумов. Глубже они полностью исчезают. Глубины распространения для особей различной величины различны. Мелкие экземпляры, размером от 0,5 до 2 мм, встречаются на глубине от 6 до 16 м, особи размером 1—3 мм изобилуют на глубине от 2 до 8 м, а от 18 до 20 м встречаются преимущественно самые мелкие формы, только что прекратившие пелагический образ жизни (Бэческу и др., 1957).

Лентидиумы живут как в нормально-соленых, так и в солоноватых водоемах. Они отмечены также в дельте Дуная (Зернов, 1913; Милашевич, 1916; Бэческу и др., 1957) и в Донском лимане (Милашевич, 1916). По Карпевич (1955), лентидиумы в опыте выживают в азовской воде с соленостью от 5 до 22‰. Оплодотворение и развитие яиц нормально происходит в воде с соленостью 9—16‰. Концентрация солей, растворенных в воде, оказывает заметное влияние на темп развития личинок. Опыты, проведенные над развивающимися яйцами лентидиумов, перенесенных в сосуды с азовской водой различной солености при температуре 24—25°, показали, что яйца нормально развиваются только при солености от 12,2 до 16‰. В воде с соленостью 2,5‰ развитие яиц прекратилось на той же стадии, на которой они были перенесены; при солености 5‰ яйца развились до следующей стадии, однако темп их развития замедлился на 15—20 мин.; при солености 7‰ задержка в развитии была значительно меньше, чем при солености 5‰, а в воде с соленостью 18—22‰ развитие личинок замедлилось и после 30 мин. они начали погибать (Карпевич, 1964). Личинки лентидиумов, перенесенные из Азовского моря в Аральское, где значительно понижено содержание хлора и увеличено количество кальция, при солености 10,6‰ нормально развивались только до стадии велигера (Карпевич, 1962).

Лентидиумы достаточно стойки по отношению к понижению содержания кислорода. По Бэческу и др. (1957), они могут прожить в сосуде, наполненном морской водой, в течение нескольких недель, не требуя другого ухода, кроме восстановления первоначального уровня воды путем добавления пресной воды и перемешивания. Если условия жизни в сосуде ухудшаются, лентидиумы полностью выходят из песка, с прибавлением же воды они снова начинают погружаться в грунт.

Лентидиумы — теплолюбивые формы, они живут только в Средиземноморской области. В связи с сезонными колебаниями температуры *L. maoticum* изменяет глубины обитания. В зимнее время этот моллюск опускается на большие глубины, а летом поднимается выше (Бэческу и др., 1957). Температура, необходимая для размножения, — 12—18°.



Подвижность верхнего слоя песка, в котором обитают лентидумы, имеет важное значение в жизни популяции этих моллюсков (Бэческу и др., 1957).

В биоценозе тонких терригенных песков Средиземного моря *L. mediterraneum* встречается вместе с пластинчатожаберными моллюсками *Glycimeris violacescens*, *Cardium tuberculatum*, *Venus (Chione) gallina*, *Venerupis pullastra*, *Donax venustus*, *Tellina planata*, *T. nitida*, *T. fabuloides*, *T. incarnata*, *T. tenuis*, *Maetra coralina*, *Spisula subtruncata*, *Scrobicularia cottardi*, *Pharus legumen*, *Ensis ensis*, *E. siliqua*, *Solen vagina*, *Acteon tornalis*, *Nassa mutabilis*, крабами, червями, ежами и др.

В Черном море, у берегов Румынии, *L. maeoticum* встречается в ассоциации с *Cardium edule lamarchii*, *Venus (Chione) gallina*, *Tellina exigua*, *T. donacina*, реже с *Divaricella divaricata*, *Gafarium minima*, *Spisula subtruncata*, а также с *Nassa neritea*, *Hydrobia* sp., *Rissoa splendida*.

Лентидумы в большом количестве истребляются различными морскими рыбами.

Из пресноводных рыб лентидумами питаются *Abramus balerus* и *Cyprinus carpio* (Бэческу и др., 1957).

На поверхности раковин лентидумов, в задней части, часто поселяются диатомей, хетофорацеи и баланусы, а также *Nassa neritea*, *Hydrobia*, коконы турбеларий и др. Основным элементом летнего эпибиоса лентидумов является *Balanus*. В мантийной полости лентидумов поселяются копеподы *Canuella perplexa* (Бэческу и др., 1957).

Геологическое распространение рода — олигоцен—ныне. Отдельные виды встречаются в олигоцене Кавказа и Приаралья: в четвертичных отложениях Черноморского и Азовского бассейнов, в палеогене и голоцене Европы и Америки.

## НАДСЕМЕЙСТВО PHOLADACEA

### СЕМЕЙСТВО PHOLADIDAE LEACH, 1819

#### ПОДСЕМЕЙСТВО PHOLADINAE LEACH, 1819

#### Род *Barnea* Risso, 1826

Тип рода — *Barnea spinosa* Risso, Атлантический океан, Средиземное море.

Представители рода *Barnea* известны в Атлантическом и Тихом океанах, а также в Средиземном, Адриатическом, Черном и Азовском морях. Наиболее северным пунктом распространения является северная береговая полоса Норвегии, где были обнаружены *B. candida* (Тернер, 1954).

Раковина сильно удлинённая, зияющая с обоих концов, равностворчатая, неравносторонняя, с макушкой сильно смещённой к переднему краю. Замочный край без зубов и связки. Передняя часть спинного края отвернута на макушку, расщеплена позади и образует мозолевидное или зубовидное утолщение. Отпечаток переднего мускула находится на макушечном отверстии спинного края, заднего — вверху, позади макушки. Под макушкой выступает тонкая, изогнутая ложкообразная апофиза для прикрепления ножного мускула. Мантийная линия с неглубоким синусом, удалённая от заднего края. Наружная поверхность раковины покрыта многочисленными радиальными ребрами, шиповатыми в местах пересечения со следами нарастания. Переднее зияние спинного края прикрыто одной защитной пластинкой — протоплаксом. У немногих видов присутствует и поперечная пластинка — мезоплак. Раковина белая, тонкая до прозрачности (Тернер, 1954; Коробков, 1954; Мерклин, Невеская, 1955). Величина раковины варьирует от 50 до 70 мм. Несколько мельче черноморские формы, наибольшая величина которых, как отмечает Милашевич (1916), не превышает 36 мм (рис. 100, 101).

Фолადиды отличаются от других моллюсков удлинёнными жабрами, достигающими оснований сифонов и наличием больших треугольных ротовых лопастей. Сифоны соединённые, почти равные по величине, бугорчатые. Они в 4 или 5 раз превышают длину раковины и не ущемляются в ней. Передняя часть сифона имеет темно-коричневый периостракум, который покрывает и заднюю часть раковины. Отверстия окружены 10—12 большими и несколькими маленькими ресничками. Реснитчатый механизм барней в некоторой степени отличается от такового других двустворчатых. Например, у *B. (Cyrtopleura) costata* в задней части тела расположена мембрана, на которой собирается непригодный в пищу мате-

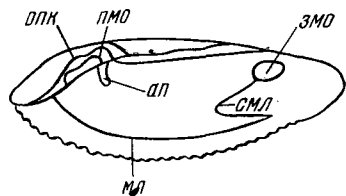


Рис. 100. Схема внутреннего строения раковины *Barnea* по Мерклину и Невеской

оп — апофиза; змо — задний мускульный отпечаток; мл — мантийная линия; опк — отворот переднего края; пмо — передний мускульный отпечаток; смл — синус мантийной линии

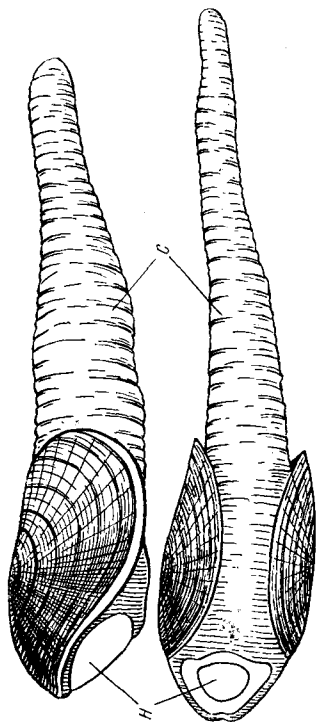


Рис. 101. *Barnea subtruncata* (по Тернер)  
н — нога; с — сифоны

риал, формируются фекальные шарики, которые выгоняются в сифон, а оттуда выбрасываются быстрым сокращением заднего аддуктора. Барнеи имеют сильную, продолговатую ланцетовидную или круглую, усеченную ногу. Мантия закрытая (Тернер, 1954).

В отличие от многих фолладид для представителей рода *Barnea* не характерно свечение, хотя Тернер (1954) приводит данные о том, что *B. candida* при открывании раковины испускает слабое мгновенное свечение.

Имеются лишь скудные данные о характере размножения рода. Наиболее изученными в этом отношении являются *B. candida* и *B. truncata*. *B. truncata* — раздельнополый вид. Оплодотворение у этой формы наружное. Яйца маленькие, прозрачные. Развитие идет очень быстро. При достаточно высокой температуре личинка через три дня после оплодотворения уже свободно плавает. Это происходит в конце апреля и в начале мая (Тернер, 1954). У *B. candida* начальная стадия развития от яйца до велигера проходит внутри тела самки (Бюшар-Шантеро, 1879). Свободноплавающая личинка (велигер) развивается через 30 час. (Кэндлер, 1926). Длина наименьшей великонхи *B. candida* var. *ponatica*, по Захваткиной (1959), равна 152 мк. По мере роста личинка принимает округло-

четыреугольную форму, увеличивается макушка (рис. 102, 103). Форма раковины округлая, равносторчатая и равносторонняя. На обеих створках имеется по два зуба. Связка задняя, большая, прямоугольная. По мере роста раковины зубы становятся мощными, причем задний зуб левой створки принимает конические очертания (Захваткина, 1959). Длина личинки, готовой к метаморфозу, достигает 300 — 370 мк. Величина наибольшей личинки, встреченной Захваткиной в Севастопольском районе, — 304 мк. В планктоне Черного моря личинки *B. candida* многочисленны с конца июля до сентября включительно. Отдельные экземпляры встречаются вплоть до декабря (Захваткина, 1959).

Представители рода *Barnea*, как и все фолладиды, ведут сверлящий образ жизни. О способе сверления Pholadidae существовали разнообразные мнения. Например, Дюбуа (1892) думал, что сверление производится исключительно сифонами. И. Смит (1893) считал, что сверление осуществляется ногой с помощью песчинок. Тернер (1954) отмечает, что бурение производится не каким-либо одним органом, а что раковина целиком может рассматриваться как орудие, которое приводится в действие аддукторами. При этом значительная роль принадлежит ноге, сифонам, мантии, воде, а также песчинкам. Вылупившиеся из яиц личинки фоллад имеют округлую эмбриональную раковину и ведут планктонный образ жизни. Через некоторое время молодь оседает и начинает всверливаться в породу. Для этого животное присасывается ногой к субстрату, принимает вертикальное положение и с помощью боковых мускулов производит неполные вращательные движения вокруг своей оси, быстро всверливаясь в породу. Быстрый рост

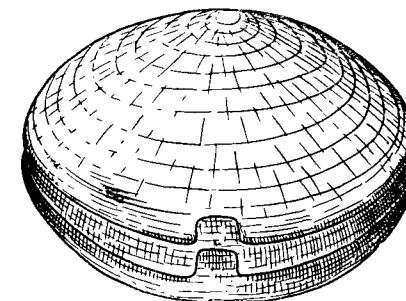


Рис. 102. *Barnea candida* (по Захваткиной). Суставное сочленение великонхи (вид с брюшного края)

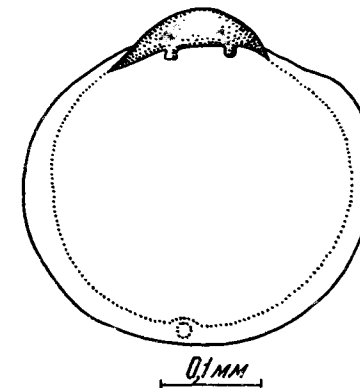


Рис. 103. *Barnea candida* (по Захваткиной). Суставное сочленение великонхи (вид с правой стороны)

животного требует не только углубления, но и расширения норки. Поэтому взрослые особи, прикрепившись ногой к грунту, с помощью переднего аддуктора приводят во взаимное соприкосновение передние края створок. Затем сокращаются спинные мускулы, которые быстро сближают спинные края (раскрывая раковину с брюшной стороны). Сокращение же заднего аддуктора сближает задние края и закрывает раковину. Все процессы совершаются очень быстро, и приведенные в движение острые шипы раковины интенсивно разрушают породу (Брэм, 1896; Тернер, 1954). Очистка норки от разрушенной породы происходит с помощью сифонов, в которые животное время от времени набирает воду и с большой силой выпускает ее через переднее отверстие мантии. Подхваченные частицы вместе с водой выносятся из норки. Достигшие зрелого возраста животные продолжают постепенно углублять и расширять норки. Поэтому сечение хода в конце всегда шире, чем в начале, и моллюски уже не могут выбраться обратно. Таким образом, норки в конце концов превращаются для них в могилы. На такой образ жизни современных фоладид и указывают Зернов (1913), Ластовский (1938), Тернер (1954) и другие авторы. Длина и ширина норок непостоянны. Из современных представителей этого семейства, живущих в Черном море, наиболее длинные, до 24 см, норки попадают, по Зернову (1913), у представителей рода *Pholas*. Норки *Barnea* значительно короче — до 14 см длиной. Как указывает Тернер, раковина может сверлить субстрат такой же твердости, как сама раковина (например, мягкий известняк). Если раковины сверлят в более твердой породе, например в гнейсе, то порода должна быть хрупкой или содержащей более мягкие элементы. В таких случаях чешуйки (шипы) вырабатывают более мягкие части породы, а более твердые (кварц, полевой шпат) выпадают сами. Выпавшие твердые частицы захватываются слизью вокруг ноги и задерживаются между рядами чешуек (шипиков) и с помощью этих посторонних частиц просверливаются уже и твердые элементы породы. По опытам Тернера, выяснилось, что извлеченные из норки особи *B. truncata*, *Zirfaea crispata* и *Martesia striata* совершенно неспособны всверливаться снова, если в субстрате нет мелкого углубления, достаточного для прикрепления ноги животного. В мягких породах (ил, торф), как отмечали некоторые авторы еще в прошлом веке, фолადы зарываются с помощью поступательного движения ноги и сильной струи воды, выбрасываемой из сифонов.

Барнеи являются детритоядными моллюсками. Посредством соединенных длинных сифонов они фильтруют большое количество воды, улавливая взвешенные в ней частички пищи.

Барнеи — животными прибрежных скал, состоящих из песчаников, известняков и плотных глин. Они разрушают бетонные

сооружения, всверливаются в мрамор, в гнейсы (Тарасов, 1943), но иногда могут жить и в более мягких породах: в иле, песке, в морском торфе.

Обычно фоладиды распространены на небольших глубинах и являются жителями литорали и верхней части сублиторали. Форбс и Хенли (1853) указывают на их распространение до глубины 55 м; Тарасов (1943) отмечает нахождение живых фоладид на глубине 80 м в Черном море. По Тернер, некоторые представители этого семейства могут встречаться и на глубине 500 м.

Барнеи, как все фоладиды, — обычно распространены в бассейнах с нормальной соленостью. Они могут жить и в слабопресной морской воде и в солоноватоводных бассейнах. Если для *Pholas* минимальный предел солености 18‰ (Зенкевич, 1951), то для *Barnea* этот предел гораздо ниже, например, для *B. candida*, встречающейся в Азовском море, — до 11‰. Однако барнеи очень чувствительны к резким изменениям солености. Например, по Паркеру (1955), в Мексиканском заливе, при колебании солености 20—42‰ все экземпляры *Barnea costata* оказывались мертвыми.

Барнеи — жители мелководья, где кислород всегда имеется в достаточном количестве, но они довольно легко могут переносить временное нарушение газового режима. Особи *B. candida* остаются живыми во время периодических замороз Азовского моря.

Барнеи, так же как и другие фоладиды, в основном входят в биоценозы скал и прибрежных песков.

Представители рода *Barnea* встречаются почти во всех морях и океанах Земного шара, исключая Арктику. Северной границей распространения являются норвежские фьорды (Донс, 1926), где обитает только *B. candida*. Этот вид хорошо переносит также низкую температуру промерзающего Азовского моря (Зернов, 1913; Милашевич, 1916).

Геологическое распространение рода — верхний мел (?), эоцен — ныне, широко известны из миоцена Юга СССР.

### Род *Pholas* Linné, 1758

Тип рода — *Pholas dactylus* Linné, Атлантический океан.

Представители рода *Pholas* распространены в морях всего мира. Они встречаются в Атлантическом и Тихом океанах, в Средиземном и Черном морях. Фолადы не были обнаружены лишь в холодных северных и южных морях (Милашевич, 1916; Зернов, 1913; Тернер, 1954; Кин, 1958; Зенкевич, 1963).

Раковина удлинненно-цилиндрическая, зияющая с обоих концов. Мощно развитый макушечный отворот поддерживается



Рис. 104. *Pholas dactylus*  
(по Захваткиной)

а — правая створка великонхи; б — правая створка великонхи, близкой к метаморфозу

несколькими (до 7) перегородками, образующими прямоугольные камеры. Из-под макушки выступают два ложковидных отростка (апофизы), к которым прикрепляются ножные мускулы.

Наружная поверхность снабжена многочисленными заостренными шипами, особенно густыми на передней части. Шипы образуются на местах пересечения концентрических линий нарастания с радиальными ребрами. Раковина нежная, тонкая до прозрачности. Она имеет три дополнительные пластинки. Протоплакс — овального или четырехугольного очертания, тонкий, цельный или разделенный на две части. Мезоплакс — треугольного очертания, массивный. Метаплакс — длинный и узкий.

Анатомическое строение тела, характерное для семейства Pholadidae (см. род *Barnea*).

Фолады — гермафродиты. Они выпускают зрелые половые продукты прямо в воду. Диаметр белого прозрачного яйца 50 мк (Кэндлер, 1926; Рис. 1950; Захваткина, 1959).

Великонха черноморской *Pholas dactylus* L. подробно описана Захваткиной (1959). Форма

Рис. 105. *Pholas dactylus*  
(по Захваткиной)

а — б — развитие замка великонхи, близкой к метаморфозу; в — замок великонхи, близкой к метаморфозу

раковины круглая, равносторчатая, довольно вздутая, неравно-сторонняя. Макушки хорошо развитые, высокие, неширокие. Раковина покрыта редкими, слабо видимыми концентрическими линиями. Пустые створки прозрачны. На правой створке намечаются два зуба, разделенные выемками для зубов левой створки. Левая створка имеет два зуба, разделенных широкой выемкой для приема среднего зуба правой створки. Связка задняя, прямоугольная и большая (рис. 104, 105).

У молоди *Ph. dactylus* длиной 1 мм уже развивается мышечная апофиза (миофор), которая выдается из макушечной полости (Бернард, 1895).

В Черном море личинки *Pholas* многочисленны в июне, в июле их количество значительно уменьшается (Захваткина, 1959).

Так же как барнеи, фолады ведут сверлящий образ жизни (см. род *Barnea*). В отличие от последних они почти не встречаются в мягких грунтах, предпочитая твердые.

Фолады — фильтраторы, пропуская через сифоны воду, улавливают детрит и планктон.

Они являются жителями прибрежных скал, построенных из твердых пород — песчаников, известняков, твердых глин. Фолады разрушают бетонные сооружения, всверливаются в мрамор, в гнейсы, они сверлят породу намного тверже своих раковин; однако нередко случается, когда представителей этого рода находят и в мягких грунтах (Тернер, 1954).

Обычно фолады распространены на небольших глубинах и являются жителями литорали и верхней части sublиторали. Форбс и Хенли (1853) указывают на их распространение до глубины 55 м. Тарасов (1943) находил живых фолад на глубине 80 м в Черном море. Некоторые представители семейства, как отмечает Тернер (1954), были встречены на глубине 500 м. Весьма возможно, что такие глубины не являются летальными и для фолад.

Так же как и остальные члены семейства, фолады — жители полносоленых морей. Тернер (1954) наблюдала, как они выдерживают разбавление морской воды на 50% (во время отлива, когда сильный дождь заливал норки). Минимальным пределом солености для *Ph. dactylus* считалось 17—18‰ — соленость поверхностных вод Черного моря, за исключением прибосфорской части, где она выше (Зенкевич, 1951, 1953). Однако, по наблюдениям Алли и Шмидта (1951), камнеточы-фолады наряду с другими морскими формами попадают в 18 км от моря в водах, совершенно опресненных. Эти места, как отмечают авторы, лишь иногда подвергаются приливам.

Фолады хорошо переносят изменение температуры и живут на всех широтах; исключением является арктическая зона.

В основном они живут у берегов в хорошо освещенных, прозрачных водах.

Фолады обладают свечением, что среди животных литорального бентоса является исключением. *Ph. dactylus* при раздражении испускает светящееся облачко синевато-зеленого цвета (Никол, 1960).

Род *Pholas* известен от юры доныне во всех частях света. На территории СССР встречаются в неогене Европейской части Средней Азии и в постплиocene Черноморского бассейна.

#### СЕМЕЙСТВО XYLORHAGINIDAE PURCHON, 1941

##### Род *Xylophaga* Turton, 1822

Тип рода — *Xylophaga dorsalis* Turton, 1822.

Систематическое положение ксилофаг среди сверлящих форм двустворок довольно спорно. По многим признакам рассматриваемый род близок к фоладам, и поэтому многие авторы (Пельзнер, 1906; Тиле, 1934; Мерклин, 1950) относят их к семейству Pholadidae. По некоторым признакам эти моллюски сходны и с Teredidae (Парчон, 1941). Вместе с тем ксилофаги по многим особенностям отличаются и от фоладид, и от терединид. Основываясь на этих отличиях, Парчон (1941) выделяет ксилофаг в самостоятельное семейство Xylorhaginidae, что кажется нам наиболее правильным.

Немногочисленные виды этого рода известны почти из всех морей. Наибольшим распространением пользуется *X. dorsalis*, которая встречается во всех морях с нормальной или почти нормальной соленостью. *X. praestans* указывается И. Смитом (1903) с побережья Англии. Тернер (1956) отмечает распространение следующих видов ксилофаг: *X. atlantica* — восточная часть Атлантического океана; *X. japonica* и *X. ricuzenica* — Индо-Тихоокеанская провинция; *X. globosa* — восточная часть Тихого океана; *X. subplicata* — Япония. *X. abissorum* встречается в Вест-Индии (Смит И., 1903; Томлин, 1920); *X. mexicana* отмечается Кин (1958) с Западного побережья Северной Америки.

Раковины маленькие, округлые, разностворчатые, неравносторонние, выпуклые. Макушки завернуты внутрь. От макушки к нижнему краю, почти по середине раковины, проходит тонкое ребрышко, а вдоль него желобок. Спинная сторона раковины прикрыта двумя пластинками. Зубов и связки нет. Апофиза для ножного мускула также отсутствует.

Анатомические особенности ксилофаг на примере *X. dorsalis* детально изучены Парчоном (1941). Небольшая, но массивная нога моллюска с дисковидным кончиком, окруженным заметным

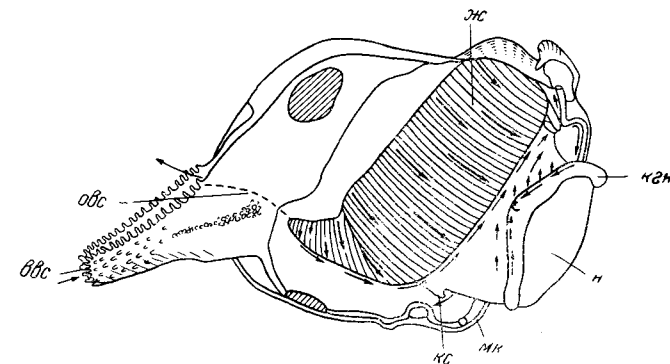


Рис. 106. Мантийные токи и внутреннее строение *Xylophaga dorsalis* (по Парчону)

жс — вводной сифон; жс — жабры; кгн — концентрический гребень ноги; жс — кристаллический стебелек; жс — мантийный край; н — нога; жс — основание выводного сифона

гребнем, хорошо приспособлена для присасывания к субстрату (рис. 106). Закрепление в норке осуществляется благодаря наличию многочисленных желез, выделяющих липкий секрет.

Выводной сифон ксилофаг заметно отличается от такового других двустворок. Он сильно редуцирован, а его овальное отверстие, лишенное щупалец, расположено внутри норки у основания вводного сифона (рис. 107). Поэтому фекальные шарики не выбрасываются, как обычно, с силой достаточно далеко от местонахождения моллюска, а собираются у выхода норки в виде компактной массы. Это уменьшает подвижность животного внутри норки. Вводной сифон имеет вид удлиненной тонкой трубки, которая выступает примерно на 10 мм. Отверстие сифона окружено 6 нежными щупальцами. Спинная поверхность вводного сифона имеет по всей длине две складки, усаженные нежными щупальцами. Складки образуют стенки канала, по которому проходит выводной ток воды, и, по-видимому, являются рудиментами выводного сифона. Впрочем, эти складки имеются не у всех ксилофаг. У некоторых видов, *X. atlantica*, *X. washingtona*, *X. ricuzenica*, которые

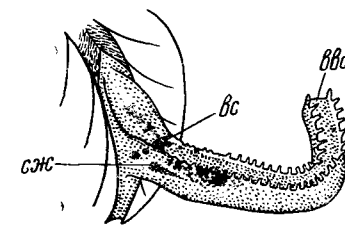


Рис. 107. Задняя часть раковины *Xylophaga dorsalis* с сифонами (по Парчону)

жс — вводной сифон; жс — выводной сифон; сжс — слизистая железа

по этому признаку выделяются Тернер (1956) в подрод *Neoxylophaga*, складки отсутствуют. По обе стороны от отверстия выводного сифона располагаются конусовидные слизистые железы, секрет которых служит для связывания фекальных масс у выхода из норки.

Жабры у ксилофаг большие, уплощенные, нежные, лишённые реснитчатого сортирующего аппарата. Имеется только наружная полужабра. Ротовые лопасти редуцированы, но ими все же совершается отбор пищевого материала. Количество его лимитируется в основном ресничными токами мантийной полости. Пищеварительный канал ксилофаг способен пропускать большое количество материала. Мешок кристаллического стебелька редуцирован. В дивертикуле нет специального участка для переваривания древесины.

Ксилофаги являются гермафродитами (Уилбер, Янг, 1964). Молодые особи функционируют как самцы. После того как моллюск достигает в длину около 9 мм, он превращается в самку; особи средних размеров (между 3 и 8 мм) — самцы, а более крупные — самки. Половая система и размножение ксилофаг детально рассматриваются Парчоном (1941). Этот автор полагает, что ксилофага не откладывает яйца в воду, а выводит молодь в мантийной полости, что чрезвычайно важно для животных, занимающих весьма ограниченную экологическую нишу.

Ксилофаги ведут неподвижный образ жизни, всверливаясь в древесину (Рассел, Янг, 1928; Парчон, 1941; Мадсен, 1949, и др.). Норка ксилофаг неглубокая и редко достигает более 3—3,5 см в длину (Рассел, Янг, 1928; Парчон, 1941). Однако Томлин (1920) отмечает, что крупные экземпляры *X. praestans* были встречены им вбурившимися в древесину на глубину 16 см. На поверхности норка открывается маленьким отверстием, причем доступ в норку забит фекальными массами. В отличие от теридид ксилофага не выстилает полость сверления известковой трубкой. Вбуривание у рассматриваемых моллюсков происходит механическим путем и осуществляется посредством движений раковины.

Слово «ксилофага» в переводе означает «древоед». Однако основную пищу этих моллюсков составляет органический детрит, содержащийся во взвешенном состоянии в воде. Изучение пищеварительной системы ксилофаг показало, что у них отсутствуют энзимы и участок дивертикулы, приспособленные для переваривания целлюлозы. Однако, с другой стороны, опыты показали, что ксилофаги все же способны усваивать некоторое количество древесной пищи. По мнению Парчона (1941), частички древесины перерабатываются первоначально в пищеварительном канале моллюска находящимися там бактериями, которые в свою очередь усваиваются в пищеварительной дивертикуле ксилофаги.

288

Ксилофаги живут в древесине (Смит И., 1903; Томлин, 1920; Парчон, 1941; Кин, Фризл, 1953; Кин, 1963, и др.), главным образом в плавнике (плавающей древесине). Однако они встречаются и в других местообитаниях. По Парчону (1941), ксилофаги были найдены в фиксированных подводных сооружениях из древесины и даже внутри гуттаперчевого кабеля. Представители рода, например *X. abissorum*, указываются И. Смитом (1903) из колоний кораллов. Дерюгин (1915) отмечает ксилофаг из фауны скал и камней Кольского залива.

Батиметрический диапазон ксилофаг необычайно велик. Кин (1963) указывает для рода глубины 25—250 м. *X. dorsalis* встречается с литоральных глубин до 400 м (Вальтер, 1893; Долл, 1889б; Дерюгин, 1915). Мадсен (1949) приводит для этого вида глубины 8—2500 м. *X. mexicana* отмечается Кин (1958) с 200 м; *X. globosa* — на глубине 120 м; *X. abissorum* — на 400 м (Смит И., 1903); *X. washingtona* — на 600 м.

Прямых данных относительно солевого режима ксилофаг у нас нет. Все современные представители рода известны из морей с нормальной соленостью. Исключение составляет лишь *X. dorsalis*, встреченная Остроумовым (1896) в Мраморном море с несколько пониженной соленостью.

Ксилофаги, по-видимому, отличаются и значительной эвритермностью, так как отдельные виды встречаются и в арктических водах (Дерюгин, 1915) и в тропических морях (Тернер, 1956; Кин, 1958). Наиболее обычны они в умеренных водах (Рассел, Янг, 1928).

Так как сами ксилофаги живут неподвижно в кусках плавающей древесины, то распространение рода целиком зависит от динамики водных масс и течений.

В связи со своеобразным образом жизни ксилофаги принадлежат к наиболее случайным элементам эпифитоса и редко являются компонентами донных биоценозов (Мерклин, 1950).

Интересную особенность ксилофаг отмечает Томлин (1920): *X. praestans* способна ночью фосфоресцировать.

На территории СССР ксилофаги известны из миоценовых отложений Крымско-Кавказской области.

## НАДСЕМЕЙСТВО PANDORACEA

## СЕМЕЙСТВО PANDORIDAE GRAY, 1840

Род *Pandora* Chemnitz, 1795

Тип рода — *Tellina inaequalis* Linné, 1758. Средиземное море.

В настоящее время представители рода *Pandora* известны у берегов Америки (Калифорния, Панама, Перу и т. д.), а также встречаются в Средиземном море. Аллен (1954б) отмечает, что *P. pinna* имеет большое географическое распространение, начиная от Скандинавских вод до Средиземного моря. В более узком диапазоне встречается другой вид — *P. inaequalis*.

Раковина неравностворчатая, слабо выпуклая. Левые створки большей величины и более выпуклые, чем правые. Задняя часть раковины, слегка удлиняясь, переходит в ростр. Спинной край позади макушек иногда вогнут. Под макушкой в каждой створке имеется один или два зубовидных пластинчатых выроста. Связка внутренняя. Наружная поверхность правой створки часто имеет концентрические струйки. Мантийная линия без синуса. Раковина внутри перламутровая, снаружи имеет тонкий призматический слой.

Нога пандоры развита слабо и в молодом возрасте имеет бисусную железу, которая потом атрофируется. Моллюск приспособлен к закапыванию в грунт. Сифоны очень короткие и слабо развиты, могут вытягиваться не более как на 2—3 мм. Бисус у взрослых моллюсков отсутствует, что говорит о неприкрепленном образе жизни (Аллен, 1961а). Подобно пектенам, у пандор раковина неравностворчатая. По мнению Янга (1946), неравностворчатость раковин у представителей этого рода не зависит от ее положения на грунте: наблюдения, по его словам, показали, что пандора может лежать на поверхности осадка любой створкой. Аллен (1954б) возражает против этого мнения Янга, считая, что обычно пандоры лежат на поверхности осадка выпуклой, правой створкой вниз. Таким образом, пандора ведет весьма своеобразный образ жизни: она может неподвижно лежать на поверхности осадка любой створкой книзу и способна зарываться на небольшие глубины, причем в этом состоянии остается настолько продолжительное время, что приустьевая часть ее иногда обрастает водорослями, например *Eutheromorpha* (Аллен, 1954б). Зарывание начинается из любого положения раковины, но в зависимости от положения происходит с различной быстротой.

Было установлено, что зарывание моллюска происходит значи-

тельно быстрее в том случае, если он лежит плоской створкой вверх, а края мантии касаются субстрата. Наиболее часто раковины пандор встречаются зарывшимися под углом 40° к поверхности осадка, обращенные плоской створкой вверх. Величина угла варьирует до 90°. Сифоны закопанного животного обязательно должны быть открыты, а в случае их загрязнения осадком моллюск умирает не позднее чем через 10 дней.

Ни разу не был замечен процесс самостоятельного выхода моллюска на поверхность грунта (Квейл, 1949). В аквариумных условиях удалось установить следующее: из неподвижного состояния моллюсков 70% начинает зарываться после довольно продолжительного времени неподвижного пребывания на поверхности осадка. Продолжительность полного зарывания варьирует от 15 мин. до 3 суток. Зарывание начинается из того положения, в котором пребывает моллюск (Столл, 1938; Квейл, 1949).

Зарывшись в грунт, животное выставляет наружу свои короткие сифоны и при помощи их все время вбирает новые порции воды, несущие питательный материал. Как и у других двустворок, в процессе отбора питательных частиц здесь принимают участие хорошо развитые жабры. Пищевые частицы попадают через ротовое отверстие в короткий пищевод, далее в объемистый желудок. Пандоры являются типичными фильтраторами (Аллен, 1954б).

Относительно процесса размножения имеются данные Аллена (1961а). Метаморфоз начинается на четвертый день после оплодотворения яйца. Костелло и др. (1957) приводят данные относительно периодов развития зародыша *P. inaequalis*. Развитие велигера происходит через 24—36 час. Полный метаморфоз происходит через 3—4 дня. Скорость развития зародыша зависит от величины яйца и содержания в нем питательного вещества.

По данным упомянутых исследователей, представители рода *Pandora* являются типичными обитателями песчаных грунтов мелководной зоны. Кин (1958) приводит следующие виды пандор, встречающихся у берегов Америки: *P. brevifrons* у берегов Панамы, на песчаном грунте, на глубине 18 м; *P. unicifera* — у берегов Калифорнии и Коста-Рики на песчаном грунте, на глубинах от 10 до 20 м; *P. clavícula* — у берегов Калифорнии и Перу, *P. cornuta* — у берегов Калифорнии и Панамы; *P. cristata* — у берегов Калифорнии и Сальвадора, на глубинах от 18 до 22 м и т. д.

Аллен (1954б) отмечает, что *P. inaequalis* всегда встречается на глубинах не более 15—20 м, тогда как *P. pinna* чаще всего на глубинах 50—70 м. Оба вида связаны преимущественно с песчаными и илисто-песчаными грунтами.

Все известные виды *Pandora* отмечаются на открытых участках морских бассейнов нормальной солености.

Пандоры, за очень незначительными исключениями, являются обитателями морей теплых и умеренных широт.

Представители рода *Pandora* известны с мела доныне. Встречаются главным образом от мела до голоцена Северной Америки. Многочисленные виды отмечены в кайнозойе Сахалина и Камчатки.

#### СЕМЕЙСТВО THRACIIDAE DALL, 1898

#### Род *Thracia* Leach in Blainville, 1824

Тип рода — *Thracia corbuloides* Blainville, 1824.

Современные представители рода *Thracia* обитают в Тихом и Атлантическом океанах, в арктических морях и Средиземном море. В Тихом океане в Калифорнийском заливе отмечен *Th. colpoica*; от Аляски до Эквадора встречается *Th. curta*; от Нижней Калифорнии до Мексики — *Th. squamosa* (Келси, 1900; Кин, 1958). Вдоль атлантического побережья Северной Америки (Каролина) обитает *Th. corbuloides* (Долл, 1885—1886); от Лабрадора до Техаса — *Th. nitida* (Джонсон, 1934); у берегов о-ва Род-Айленд — *Th. conradi* и *Th. truncata* (Карпентер, 1887). У южноамериканского побережья (Уругвай) отмечен *Th. ruchi* (Шилсбри, 1897). В Северной Атлантике у Гренландии и Шпицбергена, а также в северных морях СССР живут *Th. septentrionalis* и *Th. myopsis* (Григ, 1876—1878; Догель, 1940; Филатова и Зацепин, 1948). В британских водах обитают *Th. phaseolina*, *Th. villosiuscula*, *Th. pubescens*, *Th. praetenuis*, *Th. convexa*, *Th. papyracea*, *Th. distorta* (Бюкуа и др., 1887—1888; Винкворт, 1932; Степ, 1955; Аллен, 19616, 1962). *Th. papyracea* встречается у побережья Норвегии в проливе Скагерак (Шредер, 1910), Бельгии, Франции, Португалии, в Средиземном и Мраморном морях и, редко, в Черном море (Бюкуа и др., 1887—1888; Милашевич, 1916; Перес, Пикар, 1958). *Th. distorta*, помимо британских вод, отмечена у берегов Франции, Португалии, в Средиземном море около Алжира и Италии, а также в Адриатическом море (Бюкуа и др., 1887—1888).

Раковина спереди округленная, позади суженная, часто зияющая. Макушка опистогирная. Наружная связка короткая, внутренняя — расположена на слабо выступающем, скошенном расширении спинного края. Мускульные отпечатки поверхностные. Мантийная линия с глубоким синусом. Поверхность раковины гладкая.

Мантия замкнутая, за исключением передней части, где имеется отверстие для выхода ноги. По Морзу (1919), мантия образует отделенные друг от друга сифоны с бахромчатыми отверстиями. Длина сифонов значительная. У *Th. conradi* она достигает длины раковины (рис. 108).

Сифоны способны вытягиваться в значительной степени. Втягивание воды производится моллюском периодически. Ротовое отверстие траций окружено узкими треугольными лопастями. Животное имеет маленькую сжатую, языкообразную ногу. Биссус рудиментарный или вовсе отсутствует (Милашевич, 1916; Филатова, Зацепин, 1948; Степ, 1955).

Трации — гермафродиты (Уилбер, Янг, 1964). По Аллену (19616), *Th. phaseolina* откладывает яйца в мантийную полость. После оплодотворения из яиц выходит личинка планктонного типа.

Все ведут зарывающийся образ жизни, за исключением *Th. distorta*, которая живет в расщелинах скал, хотя Аллен (1962) отмечает, что этот вид встречается также на песчаном и гравийном грунтах.

Зарывающиеся формы траций живут на различных грунтах. Так, *Th. phaseolina* и *Th. praetenuis* встречаются главным образом в песке и илистом песке, *Th. villosiuscula* в песчаном гравии, *Th. pubescens*, *Th. curta* и *Th. convexa* — в илу и песчаном илу (Келси, 1900; Степ, 1955; Аллен, 19616, 1962).

Трации обитают на различных глубинах. Они встречаются преимущественно от приливно-отливной зоны до глубины 600 м. *Th. curta* живет от 3 до 9 м (Келси, 1900); *Th. ruchi* — от 5 до 11 м (Шилсбри, 1897). По данным Аллена (1962), *Th. phaseolina* встречается от приливно-отливной зоны до глубины 40 м. Пределы глубины, по Вальтеру (1893), — 5—146 м. *Th. villosiuscula* обитает до глубины 50 м; *Th. convexa* — от 16 до 180 м (Аллен, 1962). Но, по данным Казаковой (1952), оба вида являются значительно глубоководными. *Th. distorta* живет на небольших глубинах, по Аллену (1962) — до 50, а по Степу (1955) — до 64 м. *Th. papyracea* встречается от литорали до глубины 600 м (Бюкуа и др., 1887—1888). *Th. praetenuis* живет от нижней границы отлива до 109 м (Степ, 1955), *Th. corbuloides* — от 27 до 91 м (Долл, 1885—1886); пределы распространения *Th. pubescens* — от 100 до 250 м (Паулус, Марс, 1942). Наиболее глубоководным является *Th. nitida*, встречающиеся, по Джонсону (1934), на глубине 3723 м. Таким образом, большая часть видов этого рода живет в пределах сублиторали — псевдоабиссали и только единичные виды могут жить на глубине 1000 м и более.

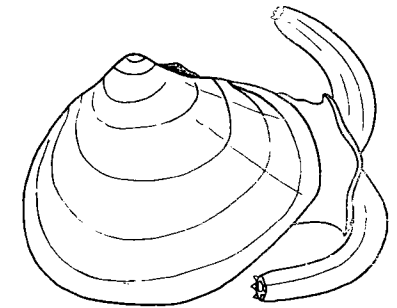


Рис. 108. *Thracia conradi* (по Морзу)



Трации обитают в морях с нормальной соленостью. Однако присутствие *Th. papyracea* в Черном море указывает на то, что этот вид может переносить понижение солености до 18‰.

Виды рода в большинстве являются эвритермными. Таковы *Th. curta* (Кин, 1958), *Th. papyracea* (Бюкуа и др., 1887—1888; Шредер, 1915; Кин, 1958) и др. Однако некоторые виды — *Th. septentrionalis* и *Th. myopsis* — встречаются только в арктических водах (Григ, 1876—1878, Догель, 1940; Филатова, Зацепин, 1948).

Трации живут на участках, омываемых течениями, по-видимому, незначительной силы; застойных мест избегают, так же как и мест с сильными течениями (Казакова, 1952).

В Средиземном море *Th. papyracea* встречается в биоценозе илистого гравия, подверженного влиянию глубинных течений, вместе с моллюсками *Glycymeris glycymeris*, *Astarte fusca*, *Gari costulata*, с крабами *Precessa macrophthalma* и *P. elegantula*; червями: *Euthalenessa dendrolepis* и др. (Перес, Пикар, 1958). У берегов Америки, в бухте Сан-Диего, *Th. curta* встречена в ассоциации с моллюсками *Mastra californica*, *Olivella boetica*, *Tellina (Angulus) modestus*, *T. (A.) variegatus*, *T. (A.) obtusus* (Келси, 1900).

Геологическое распространение рода — триас — ныне. Отдельные представители встречаются в юре Северного Кавказа, третичных отложениях Юга СССР, Сахалина и Камчатки.

## СЕМЕЙСТВО PHOLADOMYIDAE GRAY, 1840

### Род *Pholadomya* Sowerby, 1823

Тип рода — *Pholadomya candida* Sowerby, 1825.

Насколько многочисленны были представители названного рода в юрском и меловом морях, настолько редки они в современных. В настоящее время в Атлантическом и западной части Индийского океана живет один вид — *Ph. candida*, в Средиземном море — *Ph. loveni*, у берегов Тасмании — *Ph. tasmanica* (Хедли, Мэй, 1914).

В 1842 г. Агассицу был известен единственный экземпляр раковины современной фолодомии (*Ph. candida*), причем одна створка сохранилась в Парижском, а другая — в Британском музеях (Мёш, 1874).

В 1874 г. Мёшу удалось изучить два прекрасных экземпляра современной *Ph. candida*. Согласно его описанию, раковина названного вида очень тонкостенная с неодинаковыми многочисленными грубыми и тонкими линиями нарастания. Ребра на поверх-

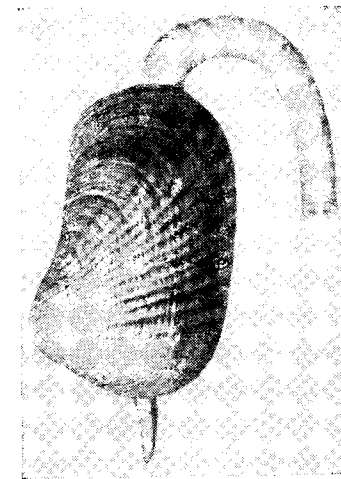


Рис. 109. *Pholadomya candida*  
(по Мёшу)

ности раковины толстые, округлого сечения. Число их обычно — 12—13. На экземплярах, рассмотренных Мёшем, в передней части раковин отмечаются не ребра, а лишь очень тонкие радиальные штрихи, которые на внутренней стороне раковины незаметны. Подобные же штрихи отмечаются и на спинной стороне раковины, вблизи замочного края. Макушки достаточно массивные, широкие и на кончиках обычно имеют отверстия. Связка наружная, состоящая из эпидермиса и из эластичного бугорка, расположенного позади макушки. Своими окончаниями связка входит в короткие морщинки вблизи дорзального края. Мантийный синус фолодомий очень широкий и глубокий. Ширина его у каждой особи зависит от высоты раковины: на менее высоких правых створках синус уже, чем на более высоких левых. Отпечатки смыкающих мускулов имеют позади более округлое очертание, а впереди удлинены: они помещаются несколько выше срединной линии и окаймлены многочисленными отпечатками ножных мускулов, хорошо видных и на ископаемом материале. Предполагается, что смыкающие мускулы удерживают раковину в сомкнутом состоянии, что особенно важно при слабо развитом замочном аппарате, который не препятствует даже смещению створок одной по отношению к другой. Очертания мантийной линии и мускульных отпечатков весьма постоянны по своей конфигурации.

Полость раковины между мантией и брюшным краем широкая и гладкая. Края раковины очень тонкие, острые и тонко-зубчатые. В задней части раковины имеется зияние, которое служит для прохождения сифонов.

Мантия закрытая. Спереди остается лишь отверстие для прохождения ноги, а сзади край мантии удлиняется, образуя два сифона, соединенные в одну общую мощную длинную трубку. Сифоны в общей трубке расположены друг над другом (рис. 109). Верхний сифон служит для отвода воды, выносящей фекалии, нижний же вводит в полость мантии ток воды, несущей пищевые частицы для питания животного и кислород, необходимый для дыхания.

В передней части раковины тоже имеется небольшое узкое зияние для просовывания ноги, при помощи которой фоладомии зарываются в грунт, выставляя наружу свои мощные сифоны. Чаще всего они так и умирают в зарытом состоянии, и потому раковины почти всегда встречаются с сомкнутыми створками.

Фоладомии живут на илистых грунтах тихих бухт. Все ныне известные виды фоладомий обитают исключительно в теплых морях нормальной солености.

Род имеет очень широкое геологическое распространение, начиная от юры до голоцена во всех частях света. Юра—мел — СССР. Представители рода широко распространены в эоценовых и олигоценных отложениях Юга СССР.

## НАДСЕМЕЙСТВО CLAVAGELLACEA

### СЕМЕЙСТВО CLAVAGELLIDAE ORBIGNY, 1847

#### Род *Clavagella* Lamarck, 1818

Тип рода — *Clavagella echinata* Lamarck, 1818.

Род *Clavagella* объединяет несколько подродов: *Clavagella* s. s., *Stirpulina* Stoliczka, 1870; *Bryopa* Gray, 1842; *Dacosta* Gray, 1858 с различными экологическими особенностями.

В настоящее время *Clavagella* s. s., *C. multangulensis* встречается в глубоководных зонах у берегов Австралии, *C. (Stirpulina) ramosa* — у берегов Японии. Представители подрода *Bryopa* встречаются в Средиземном море и в Индо-Тихоокеанской области, а *Dacosta* известны у берегов Австралии.

Раковина маленькая, неравносторчатая, неравносторонняя, сильно зияющая, удлиненно-овальной формы. Левая створка срастается с обызвествленной трубкой ложной (сифональной) раковины, а правая остается свободной. Передний конец трубки, погружающийся в грунт, несет ветвящиеся отростки, а задний

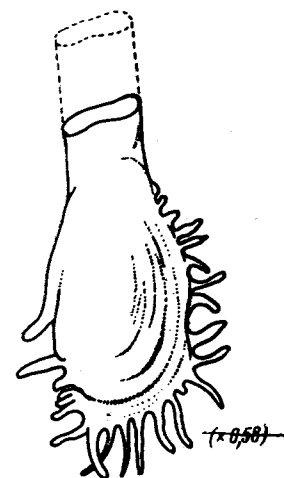


Рис. 110. *Clavagella* (*Clavagella*) (по Смитю)

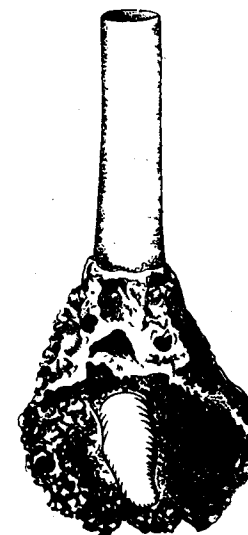
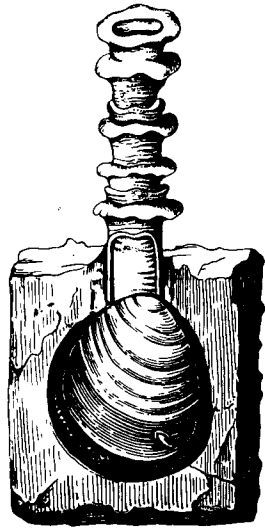


Рис. 111. *Clavagella* (*Dacosta*) (по Смитю)

Рис. 112. *Clavagella* (*Bryopa*) (по Смиту)Рис. 113. *Clavagella* (*Stirpulina*) (по Смиту)

конец оканчивается волнистой линией; трубка часто несет различной формы и величины кольцеобразные разращения.

У *Clavagella* (*Clavagella*) передний конец трубки имеет неправильные шиповидные образования. Задний край волнистый (рис. 110).

У *Clavagella* (*Dacosta*) трубки без усложнений. Отростки на переднем конце отсутствуют (рис. 111).

У *Clavagella* (*Bryopa*) трубки такие же, как у *Dacosta*, но задний конец трубки несет серию пластинчатых, более или менее перпендикулярных колец (рис. 112).

У *Clavagella* (*Stirpulina*) передний конец трубки несет корону ветвящихся трубковидных отростков. На заднем конце трубки — пластинчатые, воронковидные кольца (рис. 113).

Специальных работ об анатомическом строении клавагелл нам не известно. Подробное описание анатомии *Brechites*, очень близкого к роду *Clavagella*, приводится далее по материалам Парчона (1956, 1959). Эти два рода весьма сходны по анатомическому строению мягкого тела.

Относительно процесса питания и процесса размножения у нас данных нет.

Клавагеллы либо живут, глубоко зарывшись обычно в песок или глинисто-песчаный грунт, либо прикрепляются в трещинах плотного скалистого субстрата. *Stirpulina*, так же как и *Brechites*, являются обитателями мягких грунтов. *Bryopa* и *Dacosta* живут в твердых, плотных грунтах. Вайнкауфф (1867) отмечал, что *C. balanorum* встречается у Неаполя на плотном грунте, среди колоний баланусов и в крепких известняках у Сиракуз. Другой вид, *C. molitensis*, встречается закопавшимся в грунт на побережье Сицилии, Мальты и Эгейских островов. В Атлантическом океане они встречаются на плотных грунтах у берегов Франции.

По данным многих исследователей (Мортон, 1958; Парчон, 1956, 1959; Смит Л., 1962 и др.), большинство ныне живущих видов *Clavagella* и *Brechites* обитает в мелководной сублиторальной зоне. Что касается ископаемых видов, то как сопутствующая им фауна, так и характер осадка говорят о том, что они были обитателями мелководья. На австралийском и азиатском побережьях Тихого океана клавагеллы отмечаются местами на глубинах до 180 м. Как в настоящее время, так и в ископаемом состоянии они встречаются в биоценозах мелководных зон.

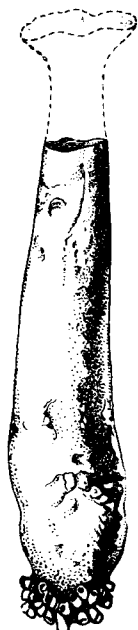
*Stirpulina* не встречается позднее мела в Северной Америке, но *Clavagella* s. s. продолжает существовать до позднего плейсцена Европы. *Bryopa* впервые появляется в позднем олигоцене Франции. Клавагеллы известны от мела до голоцена Евразии и широко распространены в эоцене Кавказа и Приаралья.

### Род *Brechites* Guettard, 1770

Тип рода — *Aspergillum javanum* Lamarck, 1818.

Представители рода *Brechites* встречаются ныне в Индо-Тихоокеанской области. Основные отличия *Brechites* от *Clavagella* заключаются в том, что у *Clavagella* лишь одна створка срастается своим краем с дополнительной трубкой, и у взрослого моллюска вся раковина остается незаросшей, тогда как раковина *Brechites* обеими створками плотно прирастает к дополнительной (сифональной) трубке и у взрослых моллюсков почти целиком покрывается выделяемым для трубки известковистым веществом, так что видимой остается лишь примакушечная часть раковины (рис. 114, 115).

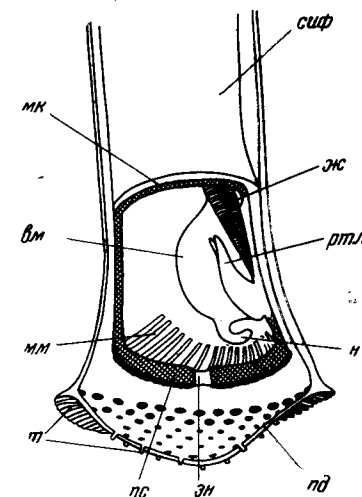
У представителей рода *Brechites* раковины очень небольшие, почти равносторчатые, более или менее округлого очертания, прирастающие обеими створками к очень толстой дополнительной трубке, которая спереди имеет перегородку, состоящую из мелких трубочек. По краям трубки — венчик тесно примыкающих друг

Рис. 114. *Brechites* (*Warnea*) (по Смиту)Рис. 115. *Brechites* (*Forgia*) (по Смиту)

к другу отростков. На заднем конце трубки имеется несколько рядов известковых оборочек.

Подробное описание анатомического строения *Brechites* дано несколькими авторами: Лаказ-Дютье (1870, 1883), Мортон (1958). Подробное описание внутренних органов и образа жизни *B. penis* дано в новейших работах Парчона (1956, 1959). Этим же автором изучена мускулатура, способы движения и питания названного моллюска. На рис. 116 схематически изображено строение внутренних органов *Brechites* и их буквенное обозначение, по Парчону (1959).

По Мортону (1958), *Brechites* занимает в грунте горизонтальное положение, но большинство других, как более ранних (Адамс, 1858), так и более поздних (Парчон, 1956, 1959) исследователей пишут, что в основном представители рода *Brechites* занимают в грунте вертикальное положение. Например, *B. penis*, встречающийся у берегов Явы (Парчон, 1956, 1959), зарывается вертикально, причем задняя часть раковины остается выставленной над поверхностью субстрата, и тогда вводной и выводной сифоны видны

Рис. 116. *Brechites penis* (по Парчон)

ем — висцеральная масса; ж — жабры; эн — зияние для ноги; мк — мантийный край; мм — мантийный мускул, приводящий в движение переднюю краевую септу; н — нога; пд — передний диск; пс — передняя краевая септа; рл — ротовые лопасти; сиф — сифональный аппарат; т — полое трубчатое продолжение раковины

целиком до своего основания. Действием мускулов ток воды подается во внутреннюю полость мантии и направляется к переднему краю. Автор полагает, что эта струя воды облегчает процесс зарывания моллюска в глубь грунта и несет с собою питательный пищевой детрит. При разрушении задней части раковины струя воды проникает в мантийную полость, и действие сифонов нарушается.

Как и у многих зарывающихся форм, сифоны *Brechites* очень сильно развиты и в данном случае составляют большую часть тела животного. Они помещаются в известковой трубке, которая прикреплена к одной или к обоим створкам раковины животного, с переднего конца. Длина животного вместе с трубкой может достигать почти 1 м, при диаметре 2—3 см. Большинство видов этого рода значительно мельче и имеют длину 5—6 см, а некоторые — не более нескольких миллиметров. Известковая трубка, окружающая сифоны, образуется секрецией особых желез, помещающихся у заднего края тела животного.

По Парчону (1959), представители рода *Brechites* живут на мягких песчаных грунтах, в которые они могут зарываться. *B. penis* был найден на илистых или илисто-песчаных грунтах, где особи образуют колонии в области распространения водорослей.

По данным многих исследователей (Мортон, 1958; Парчон, 1956, 1959; Смит Л., 1962а), большинство нынеживущих видов *Brechites* обитает в мелководной сублитеральной зоне. Что касает

ся ископаемых видов, то сопутствующая им фауна и характер осадка говорят о том, что они были обитателями мелководья. Относительно солености, температуры, кислородного режима и других условий существования у нас данных нет. Однако на основании ряда фактов можно предположить, что эти моллюски предпочитают нормальную соленость, довольно высокую температуру воды и не переносят дефицита кислорода. Предпочитают, по-видимому, прозрачную воду, ибо очистка полости мантии от посторонних частиц у столь глубоко зарывающихся моллюсков, вероятно, несколько затруднена. В то же время, надо полагать, эти моллюски предпочитают спокойные участки дна, где они не подвергаются вымыванию из своих норок.

*Brechites* встречаются в биоценозах мелководных зон.

*Brechites* впервые отмечается в верхнеолигоценых и раннемиоценовых отложениях о-ва Калимантан и плиоценовых отложениях Индо-Тихоокеанской области. Немногочисленные виды отмечаются из неогена — голоцена Европы, Азии, Африки, Австралии.

## НАДСЕМЕЙСТВО POROMYACEA

### СЕМЕЙСТВО CUSPIDARIIDAE DALL, 1886

#### Род *Cuspidaria* Nardo, 1840

Тип рода — *Tellina cuspidata* Olivi, 1792.

Работ, касающихся биологии и экологии рода *Cuspidaria*, немного. Это зависит главным образом от того обстоятельства, что они являются глубоководными формами. По Тиле (1934), куспидарии представлены многими видами во всех морях. По Догелю (1940), род содержит многие широко распространенные морские виды. *C. arctica* встречается в северной части Атлантического океана; Филатова и Зацепин (1948) отмечают этот вид из Баренцева, Белого и Карского морей. *C. cuspidata* живет вдоль берегов Атлантического океана, у побережья Дании, в Северном, Средиземном и Мраморном морях. Из Кольского залива и Баренцева моря Дерюгин (1915, 1928) указывает следующие виды куспидарий: *C. arctica*, *C. glacialis*, *C. suborta*. *C. rostrata* отмечается с побережья Западного Мурмана и Баренцева моря (Филатова, Зацепин, 1948). *C. obesa* и *C. rostrata* были собраны Янгом также с побережья Норвегии. У западных берегов Северной Америки встречается *C. pectinata* (Кип, 1935), а по данным Кин (1958), — *C. didyma*, *C. dulcis*, *C. lanteri*.

Раковины небольшие, неравносторонние, слабо неравносторчатые, левые створки несколько крупнее и более выпуклые, чем правые, задняя часть раковин оттянута в удлинённый ростр. Макушки небольшие, клювовидные, завернутые вперед. Наружная поверхность створок гладкая или с радиальными ребрами. Зубы отсутствуют или слабо развиты. Связка внутренняя, находится в ложечковидном хондрофоре. Внутренняя поверхность гладкая, без перламутрового слоя. Мантийная линия без синуса. Отпечаток переднего аддуктора несколько крупнее отпечатка заднего, причем больший его диаметр ориентирован вертикально; отпечаток заднего аддуктора имеет овальную форму и вытянут в ширину вдоль замочного края.

По своим анатомическим особенностям куспидарии представляют своеобразную группу, многими признаками отличающуюся от других двустворок. Прежде всего у них нет жабер. Жабры видоизменились в мускулистую септу (перегородку). Кроме того, своеобразно устроены органы пищеварения: ротовые лопасти очень малы, желудок и кишечник снабжены мускулистым слоем, который отсутствует у большинства других двустворок. Анатомическое строение куспидарий детально изучено Гроббеном (1893)

на примере *C. cuspidata* и Янгом (1928). Нога длинная, узкая, на своей задней поверхности имеет биссусную борозду, связанную с биссусной железой. Нога может сильно сокращаться, вытягиваться далеко за пределы раковины и втягиваться обратно работой пары мощных ретракторов.

Мантия закрытая. В передней части имеется небольшое отверстие для ноги. Нежные тонкие мантийные лопасти в задней части удлиняются и образуют два коротких сифона, которые помещаются в ростральной области раковины. Вводной сифон несколько шире и длиннее выводного. Оба сифона снабжены щупальцами, причем вводной сифон несет на себе четыре, а более короткий и узкий выводной сифон — три щупальца. Обычно сифоны выдвигаются из раковины наружу, но при малейшем раздражении втягиваются в раковину, в так называемый сифональный «футляр» (Янг, 1928). Примерно в средней части ростра и у своих оснований сифоны с помощью мускулов прикреплены к раковине. Работой этих мускулов сифоны могут выдвигаться и вновь втягиваться в ростр. Сифоны разделены плотной перегородкой, переходящей в мускулистую септу. Последняя делит мантийную полость на две части: вентральную и дорзальную камеры. Вводной сифон отделяется от вентральной мантийной камеры тканевой пластинкой с клапаном посредине, допускающим проникновение воды только в одном направлении — снаружи внутрь (рис. 117).

Жабры у куспидарий видоизменились в характерную для этой группы моллюсков септу. Септа представляет собой мощную мускулистую перегородку, которая тянется поперек мантийной полости и по краям прикреплена к раковине при помощи двух пар септалных мускулов. Связь между вентральной и дорзальной камерами осуществляется через пронизывающие септу поры. У большинства известных видов куспидарий имеется четыре пары таких пор, но у *C. cuspidata*, *C. convexa*, *C. arctica* их пять пар. Каждая пора представляет собой щелевидное отверстие, окруженное мускулистым утолщением, губами, которые, сокращаясь, закрывают пору. У куспидарий в отличие от большинства пластинчатожабренных нет постоянного тока воды. Время от времени отверстие вводного сифона расширяется и происходит внезапное втягивание воды. В то же самое время открывается выводной сифон, и отработанная вода вместе с непригодными в пищу частицами с силой выбрасывается наружу. Это повторяется регулярно через определенные промежутки времени, например у *C. cuspidata* четыре раза, а у *C. obesa* шесть раз в 1 мин. Как показали наблюдения Янга (1928), описанное явление обусловлено движением септы, которая играет роль своеобразного насоса. В период покоя септа расслаблена, поры открыты и окаймляющие их реснички колеблются, вызывая слабый ток воды из вентральной камеры

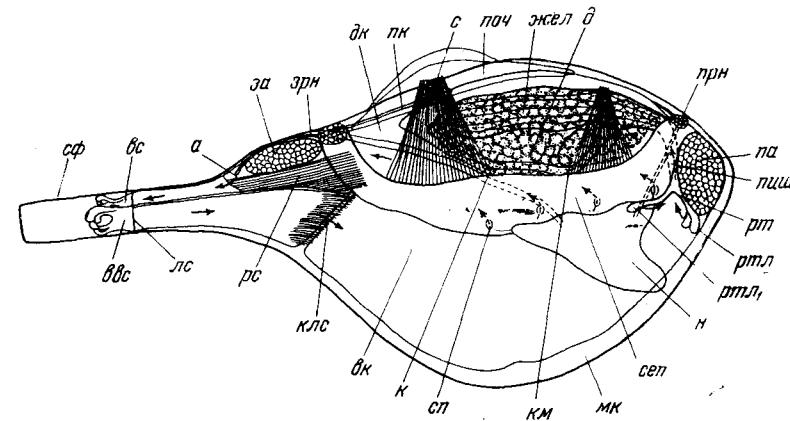


Рис. 117. Внутреннее строение *Cuspidaria cuspidata* (по Гроббену)

а — анус; ввс — вводной сифон; вк — вентральная камера; вк — выводной сифон; д — дивертикула; дк — дорзальная камера мантийной полости; жел — желудок; за — задний аддуктор; зрн — задний ретрактор ноги; к — средняя кишка; клс — клапан между вводным сифоном и мантийной полостью; км — мешок кристаллического стебелька; лс — линия прикрепления сифонов к раковине; мк — мантийный край; н — нога; па — передний аддуктор; пиш — пищевод; пк — прямая кишка; поч — почка; прн — передний ретрактор ноги; рс — ретрактор сифонов; рт — рот; ртл — ртл — передние и задние ротовые лопасти; с — сердце; сеп — септа; сп — септалная пора; сф — сифональный футляр

в дорзальную. Затем септа начинает опускаться вниз, и вода из вентральной камеры продолжает поступать через поры в дорзальную (закрытая мантия, сомкнутые створки раковины и клапан вводного сифона препятствуют утечке воды). После этого септа стремительно поднимается вверх, создавая разреженное пространство в вентральной камере, куда с силой втягивается снаружи вода и пищевые частички. Одновременно отработанная вода и фекалии выталкиваются наружу через выводной сифон. Благодаря сильному внезапному втягиванию воды в мантийную полость попадают, помимо мелких, и довольно крупные частички и мелкие плавающие придонные животные. Крупные частицы попадают в вентральную камеру в постоянно открытый рот, а мелкие — через поры в перегородке проходят в дорзальную камеру, откуда при очередном движении септы вверх выводятся наружу. Функцию дыхания выполняет внутренняя оболочка мантийной полости, снабженная многочисленными кровеносными сосудами. Рот окружен ротовыми лопастями, которые, по-видимому, направляют пищевой материал в рот (Гроббен, 1893; Янг, 1928). В отличие от других двустворок ротовые лопасти развиты слабо. Ротовое отверстие

ведет в большой изогнутой мускулистой пищевод, покрытый ресничками. Желудок крупный, цилиндрической формы, с толстыми складчатыми мускулистыми стенками, покрытыми слоем плотной гребенчатой кутикулы. Желудок и пищевод способны к перистальтике. При перистальтических движениях желудка мощные кутикулярные гребни сдавливают и размельчают пищевую массу, которая проходит в кишечник. Процесс переваривания пищи не отличается от других двустворок и происходит в пищеварительных дивертикулах или в полости кишки. Переваривание внутриклеточное. Кишка заканчивается анусом у основания выводного сифона.

Органы выделения представлены почками, которые у *C. cuspidata* расположены позади околосолеводной сумки. Среди куспидарий встречаются как раздельнополые, так и гермафродитные виды. Например, особи *C. cuspidata* — раздельнополы, а особи *C. rostrata* — гермафродиты.

Представители рода ведут зарывающийся образ жизни. Зарывание происходит довольно быстро при помощи активных, сильных движений ноги. Моллюск углубляется в грунт по диагонали посредством серии характерных толчков. При каждом движении задний конец раковины приподнимается над осадком почти до вертикального положения, а затем вновь опускается. Зарываются куспидарии настолько, что конец ростра находится на одном уровне с субстратом, а над последним выступают лишь сифоны. Моллюск недолго остается на одном месте, а медленно продвигается вдоль поверхности грунта, проделывая в нем многочисленные ходы.

Куспидарии представляют собой единственную группу двустворчатых моллюсков с плотоядным способом питания. Их пищу составляют различные мелкие животные, главным образом ракообразные и аннелиды, которые вместе с мощным током воды втягиваются в мантийную полость насосными движениями септы.

Представители рода являются преимущественно обитателями мягких илистых грунтов (Янг, 1928). Однако некоторые виды живут и на песчаном и даже ракушняковом дне (Мерклин, 1950). Дерюгин (1915) указывает *C. arctica* на песчано-илистых грунтах Кольского залива. Этот же вид Филатова и Зацепин (1948) отмечают на мягких илистых грунтах низов сублиторали Баренцева, Белого и Карского морей. *C. cuspidata* живет на илистом и илисто-песчаном дне (Янг, 1928). *C. rostrata* обитает на илистых грунтах Мурманского побережья Баренцева моря (Филатова, Зацепин, 1948).

Большинство куспидарий — глубоководные формы. *C. obesa*, по Янгу (1928), встречается в водах Норвегии на глубине от 100 до 300 м, а *C. cuspidata* у берегов Швеции от 40 до 60 м. Однако,

по Вальтеру (1893), этот вид начинает попадаться от 18 м, по Карусу (1893), — от 12 м, а по Форбсу и Хенли (1853), — от 25 м до абиссали. Кин (1958) указывает для *C. didyma* батиметрический диапазон 18—44 м, для *C. dulcis* — до 36 м, а для *C. lanieri* — 36—460 м. Остроумов (1896) считает куспидарий характерными формами глубин до 200 м. В Мраморном море с илистых грунтов на глубине 140 м он указывает *C. abbreviata* и *C. rostrata*, а на 100—250 м — *C. cuspidata*, *C. costellata*.

Современные представители рода живут преимущественно в морях с нормальной соленостью. Ни в Балтийском, ни в Черном морях куспидарии не известны. Они встречаются в Баренцевом море, но в Белое море (с несколько меньшей соленостью) не заходят (Дерюгин, 1928). Однако, по-видимому, куспидарии все же способны переносить незначительное понижение солености, так как они обитают в Кольском заливе, где наблюдаются некоторые колебания солености.

Прямых данных об отношении куспидарий к дефициту кислорода нет. Но судя по тому, что большинство представителей рода приурочено к глубоководным илистым грунтам, где циркуляция относительно слабая и содержание кислорода пониженное, надо полагать, что куспидарии способны переносить некоторый дефицит кислорода.

Судя по распространению куспидарий в современных морях, эти моллюски являются эвритермными организмами. Они встречаются в холодных морях (*C. arctica*, *C. glacialis*, *C. subtorta*), но характерны и для южных широт, например для Средиземного и Мраморного морей, для тихоокеанского побережья Панамы и Калифорнии. В южных морях они встречаются на больших глубинах. *C. rostrata* — бореальный вид, встречающийся при температурах не ниже 2° (Филатова, Зацепин, 1948).

Для биоценотической характеристики куспидарий приведем комплекс моллюсков песчано-илистой фауны Кольского залива, по Дерюгину (1915): *Astarte crenata*, *Arca glacialis*, *Cuspidaria arctica*, *Natica clausa*, *Cardium ciliatum*, *Buccinum fragile*, *B. tenue*, *Margaritea grönlandica*, *Yoldia lenticulata*, *Leda minuta*. В Мраморном море Остроумов (1896) с глубины 100—250 м приводит следующий комплекс: *Nucula sulcata*, *Leda tenuis*, *L. fragilis*, *Pecten vitreus*, *Kellyella miliaris*, *Thyasira intermedia*, *Xylophaga dorsalis*, *Lucina spinifera*, *Abra longicallis*, *Cuspidaria costellata*, *C. cuspidata*, *Natica fusca*, *Odostomia conoidea*, *Odostomella pupoides*, *Cylichna cylindracea* и др.

В геологической истории представители рода известны с юры доныне. Широко распространены в палеогене и миоцене Юга СССР.

## ЛИТЕРАТУРА

- [Абботт Р. Т.]\* Abbott R. T. 1950. The Molluscan Fauna of the Cocos Keeling Islands, Indian Ocean. — Bull. Raffes. Mus. Singapore, vol. 22. — 1954. American sea shells. N.-Y.
- [Авати П., Рэй Х.] Awati P., Rai H. 1931. *Ostrea cucullata* (the Bombay oyster). — Ind. Zool. Mem. Ind. Animal Types, III.
- [Адамс Х., Адамс А.] Adams H., Adams A. 1858. The genera of recent mollusca. — Von Voorst. London, vol. 2.
- [Акола Л.] Asolat L. 1955. L'anomie pelure d'oignon (*Anomia ephippium* L.) mollusque interessant au point de vue du mimétisme. — Ann. Sci. Univ. Bèsanson. Ser. Zool. et Physiol., N 3.
- Алигаджиев Г. А. 1965. Реконструкция донной фауны Дагестанского р-на Каспийского моря в связи с массовым развитием в нем азово-черноморских вселенцев. В сб.: «Изменение биологических комплексов Касп. моря за последние десятилетия». Изд-во «Наука».
- [Алли В., Шмидт К.] Allee W., Schmidt C. 1951. Ecological animal geography. N.-Y. — London.
- [Аллен Дж.] Allen J. 1951. Notes on the molluscan fauna of Galesville, Maryland. — Nautilus, vol. 67, N 4.
- 1953a. Function of the foot in the Lucinacea. — Nature, vol. 17, N 4364.
- 1953b. Observations on *Nucula turgida* Leckenby and *Nucula moorei* Winckworth. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 31.
- 1954a. A comparative study of the british species of *Nucula* and *Nuculana*. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 33.
- 1954b. On the structure and adaptations of *Pandora inaequalis* and *P. pinna*. — Quart. J. micr. Sci., vol. 95.
- 1956. *Myocheres inflata*, a new species of parasitic copepod from the Bahamas. — J. Parasitol., vol. 42.
- 1958. On the basic form and adaptations to habitat in the Lucinacea. — Phil. Trans. Roy. Soc. London, B., vol. 241, N 684.
- 1961a. The development of *Pandora inaequalis* (Linné). — J. Embryol. exp. Morphol., vol. 9, pl. 2.
- 1961b. The British species of *Thracia* (Eulamellibranchia). — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 41, N 3.
- 1962. The fauna of the Clyde Sea area mollusca. — Scott. mar. Biol. Ass. Millport.
- Алпиев А. Д. 1960. Моллюсковая фауна Нижней Куры — Изв. АН Аз. ССР, № 5.
- [Амемиа И.] Amemiya I. 1926. Notes on experiments on the early developmental stages of the Portuguese, American and English native oysters with special reference to the effect of varying salinity. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 14.
- Андрусов Н. И. 1897. Ископаемые и живущие Dreissensidae Евразии. — Тр. СПб. Об-ва естеств., отд. геол. и мин., т. 25.
- 1917. Об образе жизни *Adacna plicata* Eichw. — Изв. АН, сер. 6, т. 11, № 7.
- [Ансел А.] Ansell A. 1961. The functional morphology of the British species of Veneracea. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 41, N 2.
- 1962. Observations on burrowing in the Veneridae (Eulamellibranchia). — Biol. Bull., vol. 123, N 3.
- [Антони Р.] Antony R. 1905. Epifaune de la fix, pleurothetique sur la morphologie des Mollusques acéphales. — Amér. Sci. Nat. Zool., Ser. 9, 1. Paris.
- Арнольди А. В. 1941. Материалы по количественному изучению зообентоса в Черном море. I. Южный берег Крыма. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 2.
- 1948. О литорали в Черном море. — Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, т. 6.
- 1949. Методы по количественному изучению зообентоса Черного моря. II. Каркинитский залив. — Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, т. 7.
- [Арцис В., Нивилл В. и др.] Arcisz W., Neville W., De Wolf R., Loosanoff V. 1945. The ocean quahawg fishery of Rhode Island, 31. Dept. Agriculture and Conversation, Rhode Island.
- [Аткинс Д.] Atkins D. 1936. On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part I. Some new observation on sorting mechanisms in certain lamellibranchs. — Quart. J. Micr. Sci., vol. 79.
- 1937. On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part II, III, IV. Sorting devices on the gills. — Quart. J. Micr. Sci., vol. 79.
- Багдасарян К. Г. 1965. Развитие моллюсковой фауны чокрака Грузии. Тбилиси. Изд-во АН ГрузССР.
- [Бакки Г.] Bacchi G. 1947. Ricerche sulle zoocenosi bentoniche del Golfo di Napoli. I. La secca di Benda Palummo. — Publ. staz. Zool. Napoli, vol. 20, f. 2.
- [Балантини Д., Мортон Дж.] Ballantini D., Morton J. E. 1956. Filtering, feeding and digestion in the lamellibranch *Lasaea rubra*. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 35.
- [Барч П.] Bartsch P. 1915. Reports on the Turton Collection of South African Marine Molluscs. Smithsonian Inst. — U. S. Nat. Mus. Bull., 91. Washington.
- [Баумбергер Э.] Baumberger E. 1937. Bivalven aus dem subalpinen Stampfen des Vorarlbergs mit besonderer Berücksichtigung des Deformationsproblems. — Ecl. Geol. Helv. vol. 30, S. 361—401.
- [Бевелендер Г., Бенцер П.] Bevelender G., Benzer P. 1948. Calcification in marine mollusk. — Biol. Bull. Woods Holl., vol. 94.
- Беклемишев В. И. 1923. О некоторых видах биоценозов Арала. Изв. Биол. научно-исслед. ин-та при Пермск. гос. ун-те, т. 1, вып. 9—10.
- Бекман М. Ю. 1940. Фауна моллюсков Черного моря у Карадага. — Тр. Карадагской биол. ст. АН УССР, вып. 6.
- [Белдинг Д.] Belding D. 1912. A report upon the quahawg and oyster fisheries of Massachusetts, including the life history, growth and cultivation

\* В квадратных скобках указаны фамилии иностранных авторов в русской транскрипции.



- of the quahawg (*Venus mercenaria*) and observation on the set of the oyster spat in Wellfleet Bay, Boston. Weight and Potter Printing Co., vol. 134.
- Беляев Г. М. 1957. Физиологические особенности представителей одних и тех же видов в водоемах различной солености. — Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, № 8.
- [Бём Дж.] Boehm G. 1892. *Megalodon, Pachyerisma* und *Diceras*. — Ber. Naturforsch. Gesellsch. Freiburg, vol. 6, t. 2.
- [Бернард Ф.] Bernard F. 1895. Première note sur le développement et la morphologie de la coquille chez les Lamellibranches (Hétérodontes). — Bull. soc. géol. France, t. 23.
- [Бернард К.] Bernard K. 1963. Deep sea molluscs from the region south of Madagascar. — Commerce Ind. S. Afr., vol. 21, N 8.
- [Бинланд Ф.] Beanland F. L. 1940. Sand and mud communities in the Dovey Estuary. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 24.
- Бирштейн Е. А. 1945. Годовые изменения бентоса Северного Каспия. — Зоол. журн., т. 24, № 3.
- [Блегвад Г.] Blegvad H. 1915. Food and condition of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea-bottom in Danish Waters. — Rep. Dan. Biol., St. XXII. Copenhagen.
- [Блумер Г.] Bloomer H. H. 1902. The anatomy of certain species of *Ceratisolen* and *Solecurtus*. — J. Malac., vol. VIII.
- 1912. On the anatomy of species of *Cultellus* and *Azor*. — Nautilus, vol. 10, N 1.
- 1932. Anatomical notes on *Margaritifera* Schumacher. — J. Conch., vol. 19, N 8.
- Богданова А. К. 1960. Новые данные о распространении средиземноморских вод в Черном море. — Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, т. 13.
- Бодрова Н. В., Краюхин Б. В. 1955. Интенсивность газообмѣну у деяких ракоподібних і моллюсків Дністровського лиману. Допов. Акад. наук УССР, № 2.
- [Боле И.] Bole J. 1961. Über einige Forschungsprobleme bezüglich unterirdischen Molluskenfauna. — Drugi Jugoslav. Speleol. Kongress. Zagreb.
- 1962. *Congeria kuščeri* sp. n. (Bivalvia, Dreissenidae). — Bioloski Vestnik, vol. X.
- [Борча И.] Borcea I. 1926. Quelques remarques sur les adacnides et principalement sur les adacnides des lacs Razelm. — Ann. Scient. Univ. Jassy, vol. 13, fasc. 3, 4.
- [Бредли У.] Bradley W. H. 1957. Treatise on marine ecology and paleoecology. 2. Paleocology. Physical and ecologic features of the Sagadahoc Bay tidal flat, Georgetown Marine. — Mem. Geol. Soc. America, N 67.
- Бродская В. А. и Нещеневич М. Р. 1941. Распространение *Mytilaster lineatus* в Каспийском море. — Зоол. журн., т. 20, № 1.
- Бродская В. А., Жданова Н. Н., Семенова Н. Л. 1963. Донная фауна Великой Салмы и прилежащих районов Кандалякшского залива Белого моря. — Тр. Кандалякшского гос. заповедн., вып. 4.
- Брэм А. Э. 1896. Жизнь животных, т. X. СПб.
- [Буденброк В.] Buddenbrock W. 1915. Die Statocyste von *Pecten*, ihre Histologie und Physiologie. — Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. — Physiol. Tiere, Bd. 35, N. 3.
- [Буксен Н.] Bouxin N. 1956. Observations sur le frai de *Mytilus edulis* var. *galloprovincialis* (Lmk.). Dates presises de frai et facteurs proquoquants l'emission de produits génitaux. Rapp. et procès verbaux réunions. — Conseil perman. internat. explorat. mer., vol. 140, N 3.
- Бурнашев М. С., Чепурнов В. С., Мындра А. Г. 1958. Материалы по зообентосу лимана Сасык. — Уч. зап. Кишиневского ун-та, вып. 32.
- [Брэфилд А., Ньюэлл Г.] Brafield A. E., Newell G. E. 1961. The behaviour of *Macoma baltica*. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 41, N 1.
- [Бэческу М., Думитреску Э., Манеа В., Пор Ф. и Майер Р.] Bačesco M., Dumitrescu E., Manea V., Por F. et Mayer R. 1957. Les sables a *Corbulomya (Aloidis) maecolica* Mil. — base trophique de premier ordre pour les poissons de la Mer Noire. — Travaux de Muséum d'Hist. Natur. «Gr. Antipa», vol. 1. București.
- [Бюккенен Дж.] Buchanan J. 1958. The bottom fauna communities across the continental shelf of Accra, Ghana (Gold Coast). — Proc. Zool. Soc. London, vol. 130, pt. 1.
- [Бюкуа Е., Дотцанбер Ф., Доллфус Г.] Buequoi E., Deutzenberg Ph., Dollfuss G. 1882—1889. Les Mollusques marins du Roussillon. I, II, III. Paris.
- [Бюша-Шантеро] Bouchard-Chantereaux. 1879. Observations sur divers Mollusques marins du Bouleonnais. — J. Conch., t. 27, Paris.
- [Вайнкауф Г.] Weinkauff H. C. 1867. Konchilien des Mittelmeeres, ihre geographische und geologische Verbreitung, Bd. I, II.
- [Вальтер Дж.] Walter J. 1893. Die Lebensweise der Meeresthiere. Jena.
- [Вармке Г., Абботт Р.] Warmke G., Abbott R. 1953. The gross anatomy and occurrence in Puerto Rico of the pelecypod *Yoldia perprotracta*. — J. Wash. Acad. Sci., vol. 43, N 8.
- [Вассерлос Е.] Wesserloos E. 1911. Die Entwicklung der Kiemen bei *Cyclas cornea* und anderen Acephalen des süßen Wassers. — Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 31.
- [Ватова А.] Vatova A. 1935. Ricerche preliminare sulle biocenosi del Golfo di Rovigno. — Thalassia, vol. 2, N 2.
- 1947. Caratteri della fauna bentonica del Alto e Medio Adriatico e zoocenosi cui da origine. — Napoli, vol. 21, f. 1.
- 1948—1949. Caratteri della fauna bentonica dell'Alto e Medio Adriatico e zoocenosi cuida origine. — Publ. della Stazione Zoologica di Napoli, vol. 21, fasc. 1—3.
- [Веймаут Ф.] Weymouth F. 1920. The edible clams, mussels and scallops of California. State Calif. Fish. and Game commission. — Fish. Bull., N 4; Contr., N 22.
- [Веймаут Ф., Мак-Миллан Г.] Weymouth F., MacMillan H. 1930. Relative growth and mortality of the Pacific razor clam (*Silvula patula* Dixon) and their bearing on the commercial fishery. — Bull. Bur. Fish., vol. 46. Washington.
- [Вернштедт К.] Wernstedt C. 1942. Studies on the food of *Macoma baltica* and *Cardium edule*. — Vidensk. Medd. dansk. Foren. Kbh., vol. 106.
- [Веррилл А., Буш Г.] Verrill A., Bush H. 1897. Revision of the genera Ledidae and Nuculidae of the Atlantic coast of the United States. — Amer. J. Sci., vol. 3.
- 1898. Revision of the deep-water mollusca of the Atlantic coast of North America, with description of new genera and species. Part I. Bivalvia. — Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 20.
- [Виллемсен Дж.] Willemsen J. 1952. Quantities of water pumped by mussels (*Mytilus edulis*) and cockles (*Cardium edule*). — Archives Neerland, de Zoologie, Leiden, N 10 (2).

- [Вилкоккс Дж.] Willcox J. 1894. The habits of Florida littoral molluscs. — *Nautilus*, vol. 8, N 7.
- [Винкворт М.] Winckworth M. 1932. The British marine mollusca. — *J. Conch.*, vol. 19, № 7.
- 1936. Marine Mollusca from South India and Ceylon. X. Further notes on *Pinna*. — *Proc. Malacol. Soc. London*, vol. 22.
- 1945. The types of the Boltenian genera. — *Proc. Malacol. Soc. London*, vol. 26.
- Виноградова З. А. 1950. Материалы по биологии моллюсков Черного моря. — *Тр. Карадагск. биол. ст. АН УССР*, вып. 9.
- [Влэ Ф.] Vlès F. 1904. Locomotion de la *Nucula*. — *Bull. Soc. Zool. France*, vol. 29.
- 1906. Locomotion de la *Pectunculus glycymeris*. — *Bull. Soc. Zool. France*, vol. 31.
- 1909. Monographie sommaire de la *Mya* (*Mya arenaria* Linné 1767). — *Mém. soc. Zool. France*, t. 22.
- Воробьев В. П. 1938. Мидии Черного моря. — *Тр. Аз.-Черн. ИНРО*, № 3.
- 1949. Бентос Азовского моря. — *Тр. Аз.-Черн. научно-иссл. ин-та морск. рыбн. хоз. и океаногр.*, № 13.
- Воскресенский К. А. 1945. Биофильтраторы литорали и соображения к построению биогеологии побережья. ГОИН, Доклады, № 58.
- 1946. О влиянии организмов на циркуляцию вод. ГОИН, Доклады, № 105.
- [Вуд У.] Wood W. 1893. On a collecting Trip to Monterey Bay. — *Nautilus*, vol. 7, N 6.
- [Вудвард] Woodward. 1851—1856. A Manual of the Mollusca. London.
- Вьюшкова В. П. 1955. Внутривидовые группировки *Adacna vitrea* и *Monodacna edentula* Северного Каспия. Автореферат.
- 1958. Рост *Adacna vitrea* и *Monodacna edentula* Северного Каспия. — *Вестн. Моск. ун-та, сер. биол., почв., геол. и геогр.*, № 3.
- Вялов О. С. 1945. О некоторых устрицах залива Петра Великого. — *Докл. АН СССР*, т. 50.
- [Гарольд Г.] Harold G. 1942. List of Mollusca of Grand Isle, Louisiana, recorded from the Louisiana State University Marine Laboratory, 1929—1941. — *Occ. Papers of the Mar. Lab.*, vol. 1.
- [Гатселл Дж.] Gutsell J. 1931. Natural history of the bay scallop. — *Bull. U. S. Bur. Fish.*, vol. 16.
- [Гердман В.] Herdman W. 1903. Description of the pearl oyster banks of the Gulf of Manaar. — *Rep. Pearl Fish. Manaar*, p. 1. London.
- Герценштейн С. 1885. Материалы для фауны Мурмана и Белого моря. I. Моллюски. СПб. об-в естеств., т. 16.
- [Гидальго Я.] Hidalgo G. G. 1917. Fauna malacológica de Espana, Portugal y Las Baleares. Moluscos Testaceos Marinos. II. Madrid.
- [Гилмор Т.] Gilmore T. 1963. A note on the tentacles of *Lima hians* (Gmelin). — *Proc. Malacol. Soc. London*, vol. 35, N 2—3.
- Горбунов Г. П. 1946. Донное население Новосибирского мелководья и центральной части Северного Ледовитого океана. — *Тр. Дрейф. экспед. Главсевморпути на л./п. «Г. Седов»*, т. 3.
- 1952. Двустворчатые моллюски Чукотского моря и Берингова пролива. Крайний северо-восток Союза ССР, т. 2. Фауна и флора Чукотского моря.
- Гордеева К. И. 1948. Зообентос западнокамчатского шельфа. Изв. Тихоокеанск. научно-исслед. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., т. 26. Владивосток.
- 1957. К методике определения возраста мидии Граяна. — *Изв. Тихоокеанск. научно-исслед. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр.*, т. 45.

- [Грант У., Гейл Г.] Grant U. S., Gale H. G. 1931. Catalogue of the marine Pliocene and Pleistocene Mollusca of California.
- [Грэффе Е.] Graeffe E. 1903. Übersicht über die Fauna des Golfes von Triest. VI. Mollusca. — *Arb. Zool. Inst. Wien-Triest.*, Bd. 14.
- [Григ Ф.] Grieg F. 1876—1878. The Norwegian North Atlantic expedition. — *Zoology, Mollusca*, III.
- [Грие Е.] Grieger E. 1913. Über die Anatomie von *Chama pellucida* Broderip. — *Fauna Chilensis*, vol. 4, p. 2. Jena.
- [Грин Дж.] Green J. 1957. The growth of *Scrobicularia plana* da Costa in the Gwendraeth estuary. — *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, vol. 36, N 1.
- [Гринвуд П.] Greenwood P. 1954. Mollusc-eating Cochlidae from Lake Victoria. — *Publ. Cons. Sci. Afr. Sud Sahara*, № 6.
- [Гроббен Ц.] Grobben C. 1893. Beiträge zur Kenntnis des Baues von *Cuspidaria cuspidata* Ol. nebst Betrachtungen über das System der Lamellibranchiaten. — *Abh. Zool. Inst. Wien*, 10, H. 2.
- [Грэхем М.] Graham M. 1930. On the morphology, feeding mechanisms and digestion of *Ensis siliqua* (Schumacher). — *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, vol. 56, part. 3.
- 1949. The molluscan stomach. — *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, vol. 61.
- [Грю И.] Grey E. 1945. The life and anatomy of the oyster. — *Illust. London News*, 5571, 208.
- Гурьева Т. П. 1948. Характеристика литорального населения каменистой фауны в губе Дальне-зеленецкой (Вост. Мурман). — *Тр. Мурман. биол. ст.*, № 1.
- Гурьянова Е., Закс И. и Ушаков П. 1924. Сезонные изменения на литорали Кольского залива. — *Тр. Ленинградск. общ. естеств.*, т. 54, вып. 1.
- [Гхош И.] Ghosh E. 1920. Taxonomic studies on the soft parts of the Solenidae. — *Rec. Ind. Mus. Calcutta*, vol. 19, pt. 2.
- [Дархем Дж.] Durham J. 1959. The pelecypod *Dosinia* in the Lower oligocene of California. — *Veliger*, vol. 2, N 2.
- [Дере Г.] Deshayes G. P. 1863. Conchyliologie de l'île de la Réunion. Paris.
- [Дейкин Дж.] Dakin J. 1909. *Pecten*. Liverpool Mar. Biol. Comm., vol. 17.
- 1928. The eyes of *Pecten*, *Spondylus*, *Amussium* and allied Lamellibranchs, with a short discussion on their evolution. — *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B*, vol. 103, N 13 725.
- Дерюгин К. М. 1915. Фауна Кольского залива и условия ее существования. Зап. имп. АН, т. 8, № 1.
- 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования. *Иссл. морей СССР*, № 7—8.
- [Джейкобсон М.] Jacobson M. K. 1955. Observation on *Donax fossor* Say at Rockway beach. *Nautilus*, vol. 68, N 3.
- [Джейкот А.] Jacot A. 1922. Review of marine mollusca found about New York City. — *Nautilus*, vol. 36, N 2.
- 1929. Range of *Donax variabilis*. — *Nautilus*, vol. 42, N 4.
- [Джеффрис Г.] Jeffreys G. C. 1863—1867. *British Conchology*. Vol. II, III, IV. London.
- 1863. New and peculiar Mollusca of the *Keltia*, *Lucina*, *Cyprina* and *Corbula* families procured in the «Valorius» Expedition. — *Ann. Mag. Nat. Hist.*, vol. 18.
- [Джонс Н.] Jones N. 1950. Marine bottom communities. — *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.*, vol. 25, N 3.
- [Джонсон Ч. В.] Johnson C. W. 1890. Annotated list of the shells of St. Augustine. — *Nautilus*, vol. 4, N 1.

- 1934. List of marine mollusca of the Atlantic Coast from Labrador to Texas. — Proc. Boston Soc. Nat. Hist., vol. 40, N 1.
- [Джонсон М.] Johnson M. 1956. A living specimen of the East Coast geoduck from St. Augustine, Florida. — Nautilus, vol. 69, N 4.
- [Джонстон Дж.] Johnston J. 1899. *Cardium*. — Liverp. Marine Biol. Comm. mem., N 2.
- [Дикки Л.] Dickie L. 1958. Effects of high temperature on survival of the giant scallop, *Placopecten magellanicus*. — J. Fish. Res. Board Canada, vol. 15, N 6.
- [Дикки Л., Медков Дж.] Dickie L., Medcoff J. 1963. Causes of mass mortalities of scallops (*Placopecten magellanicus*) in the southwestern Gulf of St. Lawrence. — J. Fish. Res. Board, Canada, vol. 20, N 2.
- Догель В. А., Зенкевич Л. А. 1940. Руководство по зоологии, т. II. Беспозвоночные. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- [Долл У.] Dall W. H. 1883. Pearls and pearl fisheries. — Amer. Naturalist, vol. 17, N 6.
- 1885—1886. Report on the Mollusca. I. Brachiopoda and Pelecypoda. — Bull. Mus. Comp. Zool., vol. 7.
- 1889a. Notes on *Lophocardium* Fischer. — Nautilus, vol. 3, N 2.
- 1889b. A preliminary Catalogue of the Mollusks and Brachiopods of the S. E. Coast of the U. States. — Bull. U. S. Nat. Mus. Washington, N 37.
- 1891. On some Marine Molluscs from the South Coast of Brazil. — Nautilus, vol. V, N 4.
- 1895. Contribution to the Tertiary Fauna of Florida. Part III. A new classification of the Pelecypoda. — Trans. Wagner. Free Inst. Philadelphia, vol. 3.
- 1897. List of species collected at Bahia Brazil by H. von Ihering. — Nautilus, vol. 10, N 11.
- 1899. Synopsis of the American species of the family Diplodontidae. — J. Conch., vol. 9, N 8.
- 1900a. Synopsis of the family Tellinidae and of the North American species. Proc. Unit. States Nat. Mus., vol. 23, N 10—12. Washington.
- 1900b. Synopsis of the Solenidae of North America and the Antilles. — Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 22.
- 1901a. The mollusca of Porto Rico. — U. S. Commission of Fish and Fisheries, Washington.
- 1901b. Synopsis of the Lucinacea and of the American species. — Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 23, N 1237.
- 1902. Synopsis of the family Veneridae of the North American recent species. — Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 26, N 1312.
- 1903a. Contribution to the Tertiary Fauna of Florida. Part VI. Trans. Wagner Free Inst. Sci. Philadelphia, III (VI).
- 1903b. Synopsis of the Carditacea and of the American species. — Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia.
- 1908. Reports on the dredging operations of the West Coast of central America to the Galapagos. — Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard College, vol. 43, N 6.
- 1909. Report on a collection of shells from Peru. — Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 37, N 1704.
- 1921. Summary of the marine shell bearing mollusks of the North-West coast of America. — U. S. Nat. Mus. Bull., vol. 112. Washington.
- [Донс С.] Dons C. 1926. *Pholas candida* L. ny for nogres farna. Kgl. Virnske Vidensk. Selsk. Akrift, N 1.
- Доскач А. Г. 1962. Аклиматизация солоноватоводных моллюсков (в Цимлянском водохранилище). — Природа, № 10.
- [Дотцанбер Ф.] Dautzenberg Ph. 1910. Contribution à la Faune malacologique de l'Afrique occidentale. Actes Soc. Linnéenne de Bordeaux.

- [Дотцанбер Ф., Фишер П.] Dautzenberg Ph., Fischer P. 1897. Compagne scient. de S. A. le Prince Albert 1 de Monaco. — Mém. Soc. Zool. France, vol. X.
- Дрегольская И. Н. 1961а. Отношение некоторых видов двустворчатых моллюсков к изменению температуры, солености и газового режима. — Тр. Карадаг. биол. ст. АН УССР, вып. 17.
- 1961б. Некоторые наблюдения над животными. — Тр. Карадаг. биол. ст. АН УССР, вып. 17.
- [Дрю Г.] Drew G. 1899a. Habits, anatomy and embryology of the Protobranchia. — Anat. Anz., 3d. 15.
- 1899b. *Yoldia limatula*. — Mem. Biol. Lab. Johns Hopk. Univ., vol. 4, N 3.
- 1900. Locomotion in *Solenomya* and its relatives. — Anat. Anz., vol. 17.
- 1901. The life history of *Nucula delphinodonta* (Mighels). — Quart. J. Micr. Sci., vol. 44.
- [Дюбуа де Монпере Ф.] Dubois de Montpereux F. 1892. Conchologie fossile et aperçu géognostique des formations du plateau Volhynie.- Podolien. Paris.
- [Дювернуа] Duvernoys. 1853. Mémoires sur le système nerveux des Mollusques acéphales. — Mém. l'Acad. Sci. l'Inst. France, t. 24.
- Жадин В. И. 1946. Странствующая ракушка дрейссена. — Природа, № 5.
- 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Изд-во АН СССР.
- [Жан-Мари Б.] Jean-Marie B. 1961. Contribution à l'écologie et à la biologie de *Brachydones minimus*. — Recueil trav. Stat. marine Endoume, N 34.
- Жижченко Б. П. 1936. Чокракские моллюски. — Палеонтология СССР, т. 10, ч. 3. Изд-во АН СССР.
- Закс И. Г. 1929. К познанию донных сообществ Шантарского моря. — Изв. Тихоокеанск. научно-пром. ст., т. 3, вып. 2.
- 1933. Морские беспозвоночные Дальнего Востока. М.—Хабаровск.
- Захваткина К. А. 1959. Личинки двустворчатых моллюсков Севастопольского района Черного моря. — Тр. Севастоп. биол. ст., т. XI.
- Зацепин В. И., Филатова З. А. 1945. Тепловодные кардииды Баренцева моря и роль Нордкапского течения в их распространении. — Пробл. Арктики, № 4.
- Зевина Г. Б. 1958. Моллюски *Mytilaster lineatus* (Gmelin) и *Dreissena polymorpha* Pall. в обрастаниях на Каспийском море. — Изв. АН Туркм. ССР, № 4.
- [Зегерштрейл И.] Segerstrale I. G. 1961. Investigations on Baltic populations of the bivalvia *Macoma baltica* (L.) Part I. Comment. Biol. Soc. Sci., fennica, vol. 23, N 2.
- [Зейдель Э.] Seydel E. 1909. Untersuchungen über den Byssusapparat der Lamellibranchiata. — Zool. Jahrb., Bd. 27, Abh. Anat.
- Зенкевич Л. А. 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря. Изд-во «Сов. наука».
- 1955. Моря СССР, их фауна и флора. 1961. Действие вод Черного и Каспийского морей пониженной и повышенной солености на некоторых беспозвоночных. — Зоол. журн., т. 18, вып. 5.
- 1963. Биология морей СССР. Изд-во АН СССР.
- Зернов С. А. 1913. К вопросу об изучении жизни Черного моря. Зап. имп. Академии наук, сер. 8, 32, № 1.
- Иванов А. В. 1955. Промысловые водные беспозвоночные. Изд-во «Сов. наука».
- 1962. Количественное распределение моллюсков рода *Modiolus* (*M. phaseolina* Phil. и *M. adriatica* Lam.) у кавказских берегов Черного моря. Докл. АН СССР, т. 144, № 4.

- Иванов А. В., Мончадский А. С., Полянский Ю. И., Стрелков А. А. 1946. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. М.—Л.
- [Инграм У.] Ingram W. 1959. Asiatic clams as potential pests in California water supplies. — J. Amer. Wat. Works Ass., vol. 51, N 3.
- [Йосида Х., Маэда М.] Yoshida H., Maeda M. 1956. On the byssus of *Venerupis semidecussata* (Reeve). A special publication of the Japan sea regional fisheries research lab. on the 3d annivers. of its founding. Nanao.
- [Кавадзир М.] Kawajiri M. 1948. On the young of «Mashi-gimi» *Corbicula leana*. — Contr. Centr. Fish. Stat. Japan, N 49.
- Казарова В. П. 1952. Стратиграфия и фауна пластинчатожабренных моллюсков среднемиоценовых отложений Ополя. — Тр. Моск. геол.-разв. ин-та им. Орджоникидзе, т. 27.
- [Кан А.] Kahn A. 1951. Clam culture in Japan. — Rep. Nat. Res. Section G. H. Q. Allied Powers, N 146.
- [Караман Ст.] Karaman St. 1935. Die Fauna der unterirdischen Gewässer Jugoslaviens. Verhandl. Intern. Ver. für Theor. Angewandte Limnologie. VII. Beograd.
- Карпевич А. Ф. 1940. Влияние сероводорода на выживаемость *Mylaster lineatus* и *Pontogammarus maoticus* Каспийского моря. — Зоол. журн., т. 19, № 6.
- 1946а. Питание двустворчатых моллюсков. — Тр. ВНИРО.
- 1946б. Отношение некоторых видов семейства Cardiidae к солевому режиму Северного Каспия. — Докл. АН СССР, т. 54, № 1.
- 1947а. Влияние солевых условий на выживание дрейссен Северного Каспия. — Докл. АН СССР, т. 56, № 3.
- 1947б. Приспособленность обмена дрейссен Северного Каспия к изменению солевого режима. — Зоол. журн., т. 26, вып. 4.
- 1952. Особенности осморегуляции у дрейссен Северного Каспия. — Докл. по биол., сист. и пит. рыб, по хим. моря и сетеконсерв., вып. 1. ВНИРО.
- 1953. Отношение двустворчатых моллюсков Северного Каспия и Арала к изменению солёности среды. Автореф. дисс., М.
- 1955а. Отношение беспозвоночных Азовского моря к изменению солёности. — Тр. ВНИРО, т. 31.
- 1955б. Некоторые данные о формообразовании у двустворчатых моллюсков. — Зоол. журн., т. 34, вып. 1.
- 1960а. Биоэкологическая характеристика моллюска *Monodacna colorata* (Eichwald) Таганрогского залива (данные к биологическому обоснованию акклиматизации этого вида в Аральском и Каспийском морях). — Тр. ВНИРО, т. 43.
- 1960б. Обоснование акклиматизации водных организмов в Аральском море. — Тр. ВНИРО, т. 43.
- 1960в. Теоретические предпосылки к акклиматизации водных организмов. Тр. ВНИРО, т. 43.
- 1961. Адаптивный характер морфологии сперматозоидов и яиц двустворчатых моллюсков. — Зоол. журн., т. 40, вып. 3.
- 1962. Влияние вод с увеличенным количеством кальция на азовских моллюсков (Материалы к акклиматизации *Syndesmya ovata* и *Corbulomya maotica* в Азовском море). — Тр. Всес. гидробиол. об-ва, № 12.
- 1964. Особенности размножения и роста двустворчатых моллюсков солоноватоводных морей СССР. Экология беспозвоночных южных морей СССР. Изд-во АН СССР.
- Карпевич А. Ф., Полякова Б. Г. 1956. Акклиматизация синдесмий в Каспийском море. — Рыбн. хоз-во, № 8.

- [Карпентер Г.] Carpenter H. 1887. The shell-bearing Mollusca of Rhode Island. — Conchologists' Exchange, vol. 2, N 5.
- [Карус Я.] Carus J. 1893. Prodrum Faunae Mediterraneae. Vol. 2, Stuttgart.
- [Каспар И.] Kaspar J. 1913. Beiträge zur Kenntnis des Familien der Eryciniden und Carditiden. — Zool. Jahrb., v. 13.
- [Квенштедт В.] Quenstedt W. 1930. Die Anpassung an die grabende Lebensweise in der Geschichte der Solenomyiden und Nuculacean. — Geol. u. Paleont. Abhandlungen. Jena.
- [Квейл Д.] Quayle D. 1949. Movements in *Venerupis (Paphia) pullastra* (Montagu). — Proc. Malacol. Soc. London, vol. 28.
- 1951. The rate of growth of *Venerupis pullastra* (Mont.) at Millport Scotland. — Proc. Roy. Soc. Edinburgh, vol. 64, part 4.
- 1952. Structure and biology of the larva and spat of *Venerupis pullastra* (Mont.). — Trans. Roy. Soc. Edinburgh, vol. 62.
- Келлер К. 1905. Жизнь моря. Животный и растительный мир моря, его жизнь и взаимоотношения. СПб.
- [Келлог Дж.] Kellogg J. 1892. A contribution to our knowledge of the morphology of lamellibranchiate molluscs. — Bull. U. S. Bur. Fish., vol. 10.
- 1901. Clam and scallop industries of New York State. — Bull. New York State Mus., vol. 8, N 43.
- 1915. Ciliary mechanisms of Lamellibranchia with descriptions of anatomy. — J. Morph., vol. 26.
- [Келси Ф. У.] Kelsey F. W. 1898. San-Diego, California, as a collecting ground. — Nautilus, vol. 7, № 8.
- 1900. Dredging in San-Diego Bay. — Nautilus, vol. 13, N 9.
- [Кин М.] Keen M. 1937. An abridged check list and bibliography of West American Marine Mollusca. Stanford Univ. Press, California.
- 1958. Sea shells of Tropical West America. Marine Mollusca from Lower California to Colombia. Stanford, California.
- 1963. Marine molluscan genera of Western North America. — Stanford Univ. Press.
- [Кин М., Фризел Л.] Keen M., Frizzel L. 1953. Illustrated key to the West North American Pelecypod genera. Stanford Univ. Press.
- [Кип Дж.] Keep J. 1935. West coast shells. A description in familiar terms of the principal marine fresh-water and land molluscs of the U. S. Stanford Univ. Press, California.
- [Кичинг И., Слоун И.] Kitching J., Sloane J. 1959. The ecology of Lough Ine. VIII. Mussels and their predators. — J. Animal Ecol., vol. 28, N 2.
- [Кларк Р., Милн А.] Clark R., Milne A. 1955. The sublittoral fauna of two sandy bays on the Isle of Cumbrae, Firth of Clyde. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 34.
- [Клессин С.] Klessin S. 1889. Die Familie der Chamiden Martini Chemn. Conchylien-Cabinet. 8, 5. Nürnberg.
- [Коб В.] Coe W. R. 1947. Nutrition, growth and sexuality of the pismo clam (*Tivela stultorum*). — J. Exp. Zool., vol. 104.
- 1955а. Resurgent populations of littoral marine invertebrates and their dependence on ocean currents and tidal currents. — Ecology, vol. 34, N 1.
- 1955б. Ecology of the bean clam *Donax gouldi* on the coast of southern California. — Ecology, vol. 36, N 3.
- [Кокерелл Т.] Cockerell T. 1894. A list of the Brachiopoda, Pelecypoda, Pteropoda and Nudibranchiata of Jamaica, living and fossil. — Nautilus, vol. 7, N 9—10.

- [Кол Г.] Cole H. 1956. A preliminary study of growth rate in cockles (*Cardium edule*) in relation to commercial exploitation. — J. Conseil perman. internat. explorat. mer., vol. 22, N 1.
- [Комфорт А.] Comfort A. 1957. The duration of life in molluscs. Proc. malacol. Soc. London, vol. 32.
- Коробков И. А. 1950. Введение в изучение ископаемых моллюсков. Л., Изд-во ЛГУ.
- 1954. Справочник и методическое руководство по третичным моллюскам, т. 1. Пластинчатожаберные. Л., Гостоптехиздат.
- [Корринга П.] Korringa P. 1952. Recent advances in oyster biology. — Quart. Rev. Biol., vol. 27.
- 1957. On the supposed compulsory relation between oviparous oyster and waters of reduced salinity. — Ann. Biol., vol. 33, N 3—4.
- Косова А. А. 1963. Цветная монодакна — *Monodacna colorata* Eichw. в низовьях Волги. — Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва, т. 13.
- [Костелло П., Дэвидсон М. и др.] Costello P. D., Davidson M. E. et al. 1957. In Methods for obtaining and handling Marine Eggs and Embryos. Mar. Biol. Labor. Wood's Hole Mess.
- [Котаке Н.] Kotake N. 1955. Experimental studies on the propagation of the Pearl Oyster, *Pinctada martensii*. III. On the unusual high mortality of Pearl Oyster caused by bacteria. — Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., vol. 20, N 11.
- [Коттон Б.] Cotton B. 1961. South Australian Mollusca (Pelecypoda). Adelaide.
- [Коул Г., Ханкок Д.] Cole H., Hancock D. 1956. Progress in oyster research in Britain 1949—1954, with special reference to the control of pests and diseases. Conseil perman. internat. explorat. mer., 140, N 3.
- [Крегер Д.] Kregger D. 1940. On the ecology of *Cardium edule* L. Arch. neerl. Zool., t. 4, N 2—3.
- [Крейг Дж., Халлам А.] Craig G., Hallam A. 1963. Size-frequency and growth-ring analyses of *Mytilus edulis* and *Cardium edule*, and their paleontological significance. Paleontology, vol. 6, part. 4.
- [Кристенсен С.] Christensen S. 1907. Om den jyske vestkysts Molluskfauna og om tre for Fauna. — Nat. Medd. Kjobenhavn, Ser. 6, N 9.
- [Крозье У.] Crozier U. 1914. The growth of the shell in the lamellibranch, *Dosinia discus* (Reeve). — Zool. Jb. Abt. Anat., vol. 38.
- 1921. Note on some problems of adaptations. 5. The phototropism of *Lima*. — Biol. Bull., vol. 41, N 2.
- [Кроссленд К.] Crossland C. 1957. The cultivation of the mother-of-pearl oyster in the Red Sea. — Austr. J. Marine and Freshwater Res., vol. 8, N 2.
- Кузнецов В. В. и Матвеева Т. А. 1948. Материалы к биоэкологической характеристике морских беспозвоночных Восточного Мурмана. — Тр. Мурман. биол. ст., т. 1.
- [Кэндлер Р.] Kändler R. 1926. Muschellarven aus dem Helgolander Plankton. Bestimmung ihrer Artzugehörigkeit durch Aufzucht. — Wiss. Meeresunt., N. F. Abt. Helgoland, v. 16, N 5.
- [Кюнельт В.] Kühnelt W. 1933. Bohrmuschelstudien. II. Paleobiologica, 5(3).
- 1938. Beziehung zwischen Kalkstoffwechsel und Atmung bei Mollusken der Meeresküste. — Zool. Anz., Bd. 124.
- [Лажершпец К., Сирка А.] Lagerspetz K., Sirkka A. 1959. Versuche über den Sauerstoffverbrauch von *Mytilus edulis* aus dem Brackwasser der finnischen Küste. Kieler Meeresforsch., Bd. 15, N 1.
- [Лаказ-Дутье] Lacaze Duthier. 1856. Recherches sur les organes génitaux des Acéphales Lamellibranches. — Ann. Sci. Nat., IV, t. 2, Sér. Zool.
- 1870. Sur l'organisation de l'arrosior, *Aspergillum javanicum*. — C. R. Acad. Sci. Paris, vol. 70.
- 1883. Morphologie des Acephales. Premier Mémoire. Anatomie de l'Arrosior (*Aspergillum dichotomum*, L. Reevo). — Arch. Zool. exp. gen., (2), 1.
- [Лами Е.] Lamu E. 1920. Révision des Cypricardiacea et des Isocardiacea vivants du Muséum d'histoire naturelle de Paris. — J. Conch., 64 (4).
- 1921. Les théories explicatives de la perforation par les mollusques lithophages et xylophages. — Rev. Sci., vol. 59.
- 1930. Quelques mots sur la lithophagie chez gastéropodes. — J. Conch., vol. 74.
- 1932. *Dosinia exoleta* L. Faune, Flore Méditerr. Paris, vol. 16.
- Ластовский Г. А. 1938. Разрушители камня и древесины в море. Газ. «Новороссийский рабочий», 2 апр.
- [Лебур М.] Lebour M. 1937. Larval and postlarval *Lima* from Plymouth. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 21, N 2.
- 1938a. The life history of *Kellia suborbicularis*. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 22.
- 1938b. Notes on the breeding of some lamellibranches from Plymouth and their larvae. — J. Mar. Biol. Ass., vol. 23.
- [Лейборн П.] Leuborn P. 1939. On *Phlyctaenachamys lysiosquillina* gen and sp. nov., a lamellibranch commensal in the burrows of *Lysiosquilla maculata*. — Great Barrier Exped. 1928—1929. Sci. Rep. Brit. Mus. (Nat. Hist.), vol. 6.
- 1940. The mantle cavity of some of the Erycinidae, Montacutidae and Galeommatidae with special reference to the ciliary mechanisms. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 24.
- [Ле-Рок] Le Rocque. 1953. Catalogue of the Recent Mollusca of Canada. Nat. Mus. Canada Bull., N 129.
- [Линге Г.] Lynge H. 1909. Marine Lamellibranchiata. The Danish Expedition to Siam. 1899—1900. IV. — Mem. l'Acad. Roy. Soc. Copenhagen, vol. 7, ser. 5(3).
- [Лист Т.] List T. 1902. Die Mytiliden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Bd. 27.
- Логвиненко Б. Н., Старобогатов Я. И. 1962. Малакофауна Каспия и ее зоогеографические связи. — Бюлл. МОИП, сер. биол., т. 67.
- [Лоу Г.] Lowe H. 1899. Dredging of San Pedro. — Nautilus, vol. 13, N 3.
- [Лузанов В.] Loosanoff V. 1937a. Spawning of *Venus mercenaria* (L.). — Ecology, vol. 18, N 4.
- 1937b. Seasonal gonadal changes of adult clams, *Venus mercenaria* (L.). — Biol. Bull., vol. 72.
- 1953. Reproductive cycle in *Cyprina islandica*. — Biol. Bull. Wood's Hole, vol. 104.
- 1961. Partial metamorphosis in *Anomia simplex*. — Science, vol. 133, N 3470.
- 1961. Effects of turbidity on some larval and adult bivalves. — Proc. 14th Ann. Sess. Gulf and Carib. Fish. Inst. (1962).
- [Лузанов В., Дейвис Г.] Loosanoff V., Davis H. 1963. Rearing of bivalve mollusks. — Advances in marine biology, vol. 1. Acad. Press. London, New York. Edit. F. S. Russel.
- [Лузанов В., Номейко С.] Loosanoff V., Nomejko C. 1956. Relative intensity of oyster setting a different years in the same areas of Long Island Sound. — Biol. Bull., vol. 111, N 3.
- [Льюис И.] Lewis J. 1960. The fauna of rocky shores of Barbados, West Indies. — Canad. J. Zool., vol. 38.
- [Лубинский И.] Lubinsky I. 1958. Studies on *Mytilus edulis* L. of the «Colapus» expeditions to Hudson bay and Ungava bay. Canad. J. Zool., vol. 36, N 6.

- [Мадсен Ф.] Madsen F. 1949. Marine bivalvia. — Zool. Iceland, vol. 4, part 63. Copenhagen.
- [Мак-Алистер А. Л., Спеден Я., Бузаш М.] Mac Alistair A. L., Speden L. G., Buzas M. 1964. Ecology of Pleistocene molluscs from Marthas vineyard a. reconsideration. — J. Paleont., vol. 38, N 5.
- [Мак-Гинити Дж.] MacGinitie G. 1935. Ecological aspects of a California Marine estuary. — Amer. Midland Natur., vol. 5.
- 1939. Some effects of fresh water on the faunas of a marine harbour. — Amer. Midland Natural., vol. 21, N 3.
- 1955. Distribution and ecology of the marine invertebrates of Point Barrow, Alaska. — Smithsonian miscellaneous collections, vol. 128, N 9. Washington.
- [Мак-Гинити Дж., Мак-Гинити Н.] MacGinitie G., MacGinitie N. 1949. Natural history of marine animals. McGraw-Hill Book. N.Y.
- [Мак-Лин К.] MacLean C. 1931. Notes on the ecology of the Cockle, *Cardium corbis* Martyn. — Trans. Roy. Soc. Canada, II ser., sect. V, vol. 25.
- [Мак-Нейл С.] MacNeil S. 1943. Marine invertebrate faunas of the buried beaches near Nome, Alaska. — J. Paleont., vol. 17, N 1.
- Максимова Л. П. 1953. Биология монодакны Азовского моря. Автореферат дисс. Московск. техн. ин-т рыбн. пром. и хоз.
- 1964. Выживание и размножение *Monodacna colorata* (Eichw.) *tanaisiana* Mil. в воде различной солености (К вопросу об акклиматизации монодакны в Каспийском море и в пресноводных водоемах). Экология южных морей СССР.
- [Маларода Р.] Malagoda R. 1956. Memorio del Istituto di Geologia e Mineralogia dell'Universita di Padova, fondata nel 1912 da Giorgio dal Plaz, vol. 19.
- Марковский Ю. М. 1955. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования. Ч. III. Водоемы Килийской дельты Дуная.
- [Маррат Ф.] Marrat F. P. 1874. A list of West African shells. Vol. 1, N 1—17.
- [Мартель Л.] Marteil L. 1960. Ecologie des huitres du Morbian *Ostrea edulis* Linné et *Gryphaea angulata* Lamarck. — Rev. trav. Inst. pêches marit., vol. 24, N 3.
- [Масуда К.] Masuda K. 1959. On the miocene Pectinidae from the environs of Sandai. P. 14. On *Pecten swifti* Bernard. — Trans. Proc. Paleont. Soc. Japan, N 34.
- Матвеева Т. А. 1948. Биология мидий (*Mytilus edulis*) Восточного Мурмана. — Тр. Мурм. биол. ст., № 1.
- [Матис М.] Mathias M. 1914. Vergleichende anatomische Untersuchungen über den Darmkanal und das Herz einer Arcacean. — Jeanische Ztschr., Bd. 52, N. 3.
- [Мейер Г., Мёбиус К.] Meyer H., Möbius K. 1877. Fauna der Kieler Bucht., Bd. 2.
- [Менегью Л.] Ménégau L. 1890. Recherches sur la circulation des Laméllibranches marins. Bésanson.
- [Мендель Р., Никти Ф.] Menzel R., Nichty F. 1958. Studies of the distribution and feeding habits of some oyster predators in Alligator harbour, Florida. — Bull. Mar. Sci. Gulf Carrib., vol. 8, N 2.
- Мерклин Р. Л. 1949. Род *Leda* как показатель ископаемой среды. — Тр. ПИН АН СССР, т. 20.
- 1950. Пластинчатожаберные спириалисовых глин, их среда и жизнь. — Тр. ПИН АН СССР, т. 28.
- Мерклин Р. Л., Невеская Л. А. 1955. Определитель двустворчатых моллюсков миоцена Туркмении и Западного Казахстана. — Тр. ПИН АН СССР, т. 59.
- [Меррилл А.] Merrill A. 1962. Variation and change in surface sculpture in *Anomia aculata*. — Nautilus, vol. 75, N 4.
- [Мерримен Д., Уорфил Г.] Merriman D., Warfel H. 1948. Studies on the marine resources of southern New England. — Bull. Bingham Oceanogr. Coll., vol. 11.
- [Мёш К.] Moesch C. 1874. Monographie der Pholadomyen. — Abh. Schweiz. Paläont. Gesellschaft, vol. 1.
- Микulich Л. В., Родин В. Е. 1963. К вопросу об использовании модиолуса. — Уч. зап. Дальневост. ун-та, вып. 6.
- Милашевич К. О. 1916. Моллюски Черного и Азовского морей. Изд. Зоол. Музея импер. АН, т. 1.
- [Миллар Р., Холлис А.] Millar R., Hollis A. 1963. Abbreviated pelagic life of Chilean and New Zealand oysters. — Nature, vol. 197, N 4866.
- [Миллер Р. С.] Miller R. C. 1924. Woodboring mollusks from the Hawaiian, Samoan and Philippine Islands. — Univ. of California Publ. in Zool., vol. 26, N 7—8.
- [Милн А.] Milne A. 1938. The ecology of the Tamar estuary. III. Salinity and temperature conditions in the lower estuary. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 22.
- 1947. Observations sur la circulation chez les Mollusques. Art. IX. De l'appareil circulatoire de la *Pinna marina*. — Ann. Sci. Nat. III. Ser. Zool., t. 8.
- Милославская Н. М. 1952. О некоторых биологических особенностях *Macoma baltica* (L.) — Докл. АН СССР, т. 83, № 6.
- 1953. Об изменении веса *Macoma baltica* в различных условиях обитания. — Докл. АН СССР, т. 89, № 6.
- 1955. К экологии *Macoma baltica*. — Докл. АН СССР, т. 101, № 3.
- Миронов Г. Н. 1948. Фильтрационная работа и питание мидий Черного моря. — Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, т. 6.
- [Митр Г.] Mitre H. 1850. Notice sur le genera *Cypricardia*. — J. Conch., vol. 1.
- [Миядзак И.] Miyazaki J. 1935. On the development of some marine bivalves with special reference to the shelled larvae. — J. Imp. Fish. Inst., vol. 31.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1939а. О реликтовой фауне низовьев Дона. — Тр. Ростовск. обл. биол. об-ва, вып. 3.
- 1939б. О годовых изменениях фаунистических комплексов в бентосе Таганрогского залива. — Зоол. журн., т. 18, № 6.
- 1960. Каспийская фауна в Азовско-Черноморском бассейне. АН УССР, Ин-т водохранилищ. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- [Морзе Е. С.] Morse E. 1913. Observations on living *Solenomya*. — Biol. Bull., vol. 25.
- 1919. Observations of living Lamellibranchia of New England. — Proc. Boston Soc. Nat. Hist., vol. 35, № 5.
- [Морович Д.] Mоровић D. 1958а. Rast kameric ( *Ostrea edulis* L.) u Mljetskim jezerima. — Acta adriatica, vol. 6, N 7.
- 1958б. Ispitivanje rasta kameric u Mljetskim jezerima. — Morsko ribarstvo, vol. 10, N 11.
- [Мортон Дж.] Morton J. E. 1951. The ecology and digestive system of the Struthiolariidae (Gastropoda). — Quart. J. Micr. Sci., vol. 92.
- 1954. The crevice faunas of the upper intertidal zone at Wembury. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 33.

- 1956. The tidal rhythm and action of the digestive system of the Lamellibranch *Lasaea rubra*. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., N 3.
- 1957. The adaptations of *Lasaea rubra* (Montagu), a small intertidal Lamellibranch. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 36, N 2.
- 1958. Mollusca. Hutchison. London.
- 1960. The responses and orientation of the bivalve *Lasaea rubra* Montagu. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 32.
- Мо с е в и ч Н. А. 1928. Материалы к систематике, экологии и распространению современной и ископаемой *Yoldia arctica* Gray. Мат. комиссии по изучению Якутск. АССР, вып. 19.
- [М у р Г.] М о о р е Н. В. 1931. Muds of the Clyde Sea Area. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 17, N 2.
- 1958. Marine ecology. Wood's Hole Oceanographic. Inst. N. Y.
- [М у р Р., Л а л и к е р К., Ф и ш е р А.] М о о r e R., L a l i c k e r C., F i s c h e r A. 1952. Invertebrate Fossils. Megrar Hill books. N.Y. — Toronto-London.
- [М ю с с е Р.] M u s s e t R. 1955. A propos des huîtres portugaises. — No-rois, vol. 2, N 6.
- [Н а г а б х у ш а н а м Р.] N a g a b h u s h a n a m R. 1956. The rate of water filtration in the marine wood-boring mollusc, *Martesia striata* Linné. — Proc. Indian Acad. Sci., 43 B, N 4.
- 1961. Rate of water pumping of *Modiolus demissus* in relation of salinity and temperature. — J. Scient. and Industr. Res., vol. 20, N 2.
- Н е в е с с к а я Л. А. 1963. Определитель двустворчатых моллюсков морских четвертичных отложений черноморского бассейна. — Тр. ПИН АН СССР, т. 96.
- 1965. Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология. — Тр. ПИН АН СССР, т. 105.
- [Н е л с о н Т.] N e l s o n T. C. 1928. Pelagic dissoconchs of the common Mussel, *Mytilus edulus*, with observation on the behaviour of the larvae of allied Genera. — Biol. Bull. Mar. Biol. Labor., vol. 55, N 3.
- 1960. The feeding mechanism of the oyster. II. On the gills and palps of *Ostrea edulis*, *Crassostrea virginica*, *C. angulata*. — J. Morphol., vol. 107, N 2.
- Н е с и с К. Н. 1963. Экология *Cyrtodaria siliqua* (Spengler) и история рода *Cyrtodaria* (Daudin), Bivalvia. — Вопросы теорет. и прикл. малакологии. Изд-во АН СССР.
- Н и к и т и н В. Н. 1934. Гудаутская устричная банка. — Тр. научн. рыбн. хоз. биол. ст. Грузии, т. 1, вып. 1.
- 1948. Биоценотические группировки и количественное распределение донной фауны в восточной части южного берега Черного моря. — Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, т. 6.
- Н и к и т и н В. Н., Т у р п а е в а Е. П. 1956. К вопросу о эвригалинности черноморского бентоса. — Тр. Ин-та океанологии, т. 21.
- [Н и к о л з Д., Т р и д у е л л Д.] N i c h o l s D., T r e a d w e l l D. 1946. Fishes and shells of the Pacific World. N.Y.
- [Н и к о л Д.] N i c o l D. 1951. Recent species of the cyrenoid pelecypod *Glossus*. — J. Washington Acad. Sci., vol. 41, N 3.
- 1953. A study of the polymorphic species *Glycymeris americana*. — J. Paleont., vol. 27, N 3.
- [Н и к о л К.] N i c o l C. 1960. The biology of marine animals. London
- [Н о р т о н О.] N o r t o n O. 1947. Some ecological observations on *Dosinia discus* Reeve at Beaufort, North Carolina. — Ecology, vol. 28, N 2.
- [Н ь ю э л л Г.] N e w e l l G. E. 1954. The marine fauna of Wistable. — Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 12, vol. 7.
- [О д н е р Н.] O d h n e r N. H. 1914. Notizen über die Fauna der Adria bei Rovigno. Beiträge zur Kenntnis der marinen Molluskenfauna von Rovigno in Istrien. — Zool. Anz., Bd. 44, N 4.
- 1919. Studies on the morphology, the taxonomy and the relations of Recent Chamidae. — Keengl. Svenska Vet. Handliger., Bd. 59, N 3.
- [О л д р о й д И.] O l d r o y d J. 1924. The marine shells of the West Coast of North America. — Stanford Univ. Publ. Geol. Sci., vol. 1, N 1.
- [О л д ф и л д Е.] O l d f i e l d E. 1961. The functional morphology of *Kellia suborbicularis* (Montagu). — Proc. Malac. Soc. Lond., vol. 34, pt 5.
- [О р т о н Дж.] O r t o n J. 1926. On the rate of growth of *Cardium edule*. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 14, N 2.
- 1934. Bionomical studies on *Cardium edule* with special reference to mortality in 1933. — J. Johnston memorial vol. Univ. Press. Liverpool.
- «Основы палеонтологии». 1960. Моллюски панцирные, двустворчатые, лопатоногие. Под редакцией А. Г. Эберзина. Изд-во АН СССР.
- О с т р о у м о в А. А. 1896. Отчет о драгировках и планктонных уловах экспедиции «Селяника». — Изв. Имп. АН, т. 5, № 1.
- 1905. Поездка на Каспий. — Тр. Об-ва естествоисп., т. 39, вып. 6.
- [О т т е р Г.] O t t e r G. 1937. Rock-destroying organisms in relation to coral reefs. — Sci. Rpts. Great. Barrier Reef Exped., 1928—29, vol. 1, N12.
- [О у э н Г.] O w e n G. 1953. On the biology of *Glossus humanus* (L.). — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 31, N 1.
- [О у э н Г.] O w e n G. 1959. Observations on Solenacea with reasons for excluding the family Glaucomyidae. — Phil. Trans. Roy. Soc. London, vol. 242.
- [О у э н Г., Т р у м э н Е., Я н г Ч.] O w e n G., T r u e m a n E. R., Y o n g e C. M. 1953. The ligament in the Lamellibranchia. — Nature, vol. 171.
- [О я м а К.] O y a m a K. 1952. Stratigraphical view for *Pecten* ecology. Congress Geol. International, Sect. XIII.
- [П а р е н ц а н Б.] P a r e n z a n B. 1941. Biocenologia bentonica dei fondi marini a fondo. — Boll. Idribiol. Caccia e Pescadel Africa Orientale Italiana, vol. 1.
- [П а р к е р Р.] P a r k e r R. 1949. Fossil and Recent species of the pelecypod genera *Chione* and *Securella*. — J. Paleont., vol. 23, N 6.
- 1955. Changes in the invertebrate fauna, apparently attributable to salinity changes in the bays of Central Texas. — J. Paleontol., vol. 29, N 2.
- 1959. Macro-invertebrate assemblages of central Texas coastal bays and Laguna Madre. — Bull. Amer. geologists, vol. 43, N 9.
- [П а р ч о н Д.] P u r c h o n D. 1941. On the biology and relationship of the lamellibranch *Xylophaga dorsalis* (Turton). — J. Mar. Biol. Ass., vol. 25, N 1.
- 1953. The structure and function of the British Pholadidae (Rockboring Lamellibranchia). — Proc. Zool. Soc. London.
- 1956. A note on the biology of *Brechites penis* (L.) Lamellibranchia. — J. Linn. Soc., 43.
- 1959. A further note on the biology of *Brechites penis* (L.) Lamellibranchia. — Proc. Malac. Soc. London, 34(1).
- [П а у л у с М.] P a u l u s M. 1950. Note sur la présence de *Cyprina islandica* Linné au large des Baléares. — Vie et milieu, Paris, vol. 1.
- [П а у л у с М., М а р с О.] P a u l u s M., M a r s O. 1941—1942. Guide malacologique des environs de Marseille. — Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille.
- [П а ф ф е р Л., Э м е р с о н У.] P u f f e r L., E m e r s o n W. 1953. The molluscan community of the oyster-reef biotope on the Central Texas coast. — J. Paleontol., vol. 27, N 4.
- [П е л ь з е н е р П.] P e l s e n e e r P. 1888. Report on the anatomy of the deep see Mollusca. — «Challenger» Reports. Zoology, vol. 27.

- 1890. Sur la quatrième orifice pallial des Pélécy-podes. — C. R. Acad. Sci. Paris, vol. 110.
- 1891. Contribution à l'étude des laméllibranches. Arch. Biol. 11.
- 1906. A treatise on Zoology. Part 5. Mollusca. London.
- 1911. Les Lamellibranches de l'expédition «Siboga». Partie anatomique. — «Siboga» expéd., vol. 53a.
- 1928. Copepodes parasites de Mollusques. — Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., vol. 59.
- [Перес Ж. М., Пикар Ж.] Peres J. M., Picard J. 1958. Manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée. — Recueil trav. Stat. marine Endoume, N 23.
- [Перри Л.] Perry L. 1940. Marine shell of the Southwest Coast of Florida. — Pal. Res. Inst. Bull. Amer. Paleont., vol. 95.
- [Перри Л., Свенгель Я.] Perry L., Swengel J. 1955. Marine shells of the Western Coast of Florida. — Paleont. Research Inst. Itaca. N.Y.
- [Петерсен К.] Petersen C. G. 1913. Valuation of the sea. 2. The animal communities of the sea bottom and their importance of marine zoogeography. — Rep. Dan. Biol. St., vol. 21.
- 1914. Valuation of the sea. 2. The animal communities of the sea-bottom and their importance for marine zoogeography. — Rep. Dan. Nicol. St., vol. 21.
- 1915. On the animal communities in the bottom in the Skaggerak, Christiania Fjord and the Danish Waters. — Rep. Dan. Biol. St., vol. 25.
- 1918. The sea bottom and its production of fish food. — Rept. Dan Biol. St., vol. 25.
- 1958a. Distinction between *Cardium edule* and *C. lamarcki* Reeve. — Nature, vol. 181, N 4605.
- 1958b. Notes on the growth and biology of the different *Cardium* species in Danish brackish water areas. Petersen G. Hopner Medd. Danmarks fisk.-og havundeisogelser, vol. 2, N 22.
- [Петерсен К., Бойсен-Иенсен П.] Petersen C., Boyesen-Jensen P. 1911. Valuation of the sea. — Rep. Dan. Biol. St., vol. 20.
- [Пивто Ж.] Piveteau J. 1952. Traité de Paléontologie, T. II. Brachiopodes, Chetognathes, Géphyriens, Annélides, Mollusques. Paris.
- [Пилсбри Г.] Pilsbry H. 1897. List of Molluscs collected in Maldonado Bay, Uruguay, by Dr. W. H. Rush. — U. S. W. Nautilus, vol. XI, N 1.
- 1907. On Japanese species of *Corbicula*. — Annot. Zool. Japan vol. 6, p. III.
- [Пост И.] Post E. 1899. Collecting on the Gulf Coast of Florida. — Nautilus, vol. 13, N 5.
- [Прайерч Г.] Prytherch H. 1934. The role of copper in the setting, metamorphosis and distribution of the American oyster *O. virginica*. — Publ. of the Univ. of Pennsylvania. Contributions from the Zool. Labor., vol. 32.
- [Пратт Д., Кемпбелл Д.] Pratt D., Campbell D. 1956. Environmental factors affecting *Venus mercenaria*. — Limnology Oceanography, vol. 1, N 1.
- [Прашад Б.] Prashad B. 1932. On two new species of the genus *Sorletya* from Indian waters. — Proc. Malacol. Soc. London, vol. 20, part 3.
- [Прашад Б., Бхадур Д.] Prashad B., Bhaduri J. 1933. The pearl oysters of Indian waters. — Rec. Indian Mus., vol. 35, p. 2.
- Разин А. И. 1928. Материалы о некоторых промысловых моллюсках залива Петра Великого. — Зап. Гос. Геогр. об-ва. Владивосток.
- 1934. Морские промысловые моллюски Южного Приморья. — Изв. ТИРХ, т. 13.
- [Райдвуд В.] Ridewood W. 1903. On the structure of the gills of the Lamellibranchia. — Phil. Trans. Roy. Soc. London, B. 195.
- [Райнхарт П.] Reinhart P. W. 1935. Classification of the Pelecypod familie Arcidae. — Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, Bul., t. II, N 13.
- 1943. Mesozoic and Cenozoic Arcidae from the Pacific slope of North America. Geol. Soc. Amer. Spec. Papers, N 47.
- [Рансон Ж.] Ranson G. 1943. La vie des huîtres. Gallimard, Paris.
- 1948. L'écologie et la distribution des Ostréidés. — Rev. Scient., N 3296.
- [Рао К.] Rao K. 1954. Tidal rhythmicity of rate of water propulsion in *Mytilus*, and its modifiability transplantation. — Biol. Bull., vol. 106, N 3.
- [Расмуссен Е.] Rasmussen E. 1958. Past and present distribution of *Tapes (Venerupis) pullastra* (Mont.) in Danish waters. — Oikos, vol. 9, N 1.
- [Рассел Ф.] Russel F. 1963. Advances in Marine Biology. Vol 1. London — N. Y.
- [Рассел Ф., Янг Ч.] Russel F., Yonge C. 1928. The Seas. London — N.-Y.
- [Раш У.] Rush W. 1891. List of species collected on the Islands St. Thomas, St. Kitts, Barbados, Jamaica and at Pensacola, Florida, with prefatory notes. — Nautilus, vol. 5, N 6.
- [Реймонт Г.] Raymond G. 1949. A fish cultivation experiment in an arm of sea-loch. IV. The bottom fauna of Kyle Scotnish. — Proc. Roy. Soc. Edinburgh, vol. 64, B, part 1.
- [Рейнел Е.] Reynell A. 1907. The mollusca collected by the Hixley from the North side of the bay of Biscay in August 1906. — J. Mar. Biol. Ass., vol. 8.
- [Рив Л.] Reeve L. 1843. Monograph of the *Cypricardia*. — Conchologia Iconica, vol. 1.
- [Рикеттс Е., Калвин Г.] Ricketts E., Calvin G. 1962. Between Pacific Tides. Stanford Univ. Press, Stanford, California.
- [Рис К.] Rees C. 1950. The identification and classification of lamellibranch larvae. — Hull. bull. mar. ecol., vol. 3, N 19.
- [Ричардс Дж.] Richards G. 1908. Animal of the sea shores. Boston.
- [Робертсон Р.] Robertson R. 1963. Bathymetric and geographic distribution of *Panopea bitruncata*. — Nautilus, vol. 76, N 3.
- Романова Н. Н. 1963. Способы питания и пищевые группировки донных беспозвоночных Северного Каспия. — Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. 13.
- [Ропер И.] Roper I. 1892. Shell collecting at Eastport. — Nautilus, vol. 6, N 5.
- [Росков К.] Roscoff C. 1951. Inventaire de la Faune Marine de Roscoff Mollusques. — Trav. Sta. Biol. Roscoff. Suppl., vol. 5.
- [Рост Г.] Rost H. 1955. Report on the family Arcidae. — Univ. South California Press, Los Angeles, vol. 20, № 2.
- [Ротхауве Г.] Rothauwe H. 1958. Untersuchungen zur Atmungsphysiologie und Osmoregulation bei *Mytilus edulis* mit einem kurzen Anhang über die Blutkonzentration von *Dreissensia polymorpha* in Abhängigkeit von Elektrolitgehalt des Aussenediums. Veröff Inst, Meeresforsch. Bremerhaven.
- Рябинина Н. В. 1952. Carditacea Чукотского моря и Берингова пролива. Крайний Северо-Восток СССР, т. II. Фауна и флора Чукотского моря. Изд-во АН СССР.



- [Сагара Дз.] Sagara J. 1958. Оптимальная температура и соленость для развития двустворки *Meretrix meretrix lusoria* (Röding). — Bull. То-кью Reg. Fish. Res. Lab., N 22.
- Саенкова А. К. 1960. Цветная монодакна в Каспийском море. — Природа, № 11.
- Сальский В. А. 1959. Устрицы Егорлыцкого залива. — Зоол. журн. № 1.
- Самсолия К. И. 1956. Влияние кислородного режима, мутности среды на выживание черноморских устриц. — Тр. Тбилиск. гос. ун-та, т. 60.
- [Сарс Дж.] Sars G. 1872. On the some remarkable forms of animal life from the Great Deeps of the Norwegian Coast, vol. I. Christiania.
- Сасса. 1957. Устричная отмель в лагуне Аккеси. Хоккайдо тиссцу ехо. — Bull. Geol. Comm. Hokkaido, N 35.
- [Семпер К.] Semper K. 1880. Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere, Bd. 1.
- [Сенеш Я.] Senes J. 1958. *Pectunculus*-sande und Egerer Faunentypus im Tertiär bei Kovačov im Karpatenbecken. Geologické práce. Monografická seria 1. Bratislava.
- [Симпсон Ч.] Simpson Ch. 1887. Record of a two days'a dredging cruise in Tampa Bay, Florida. — Concholog. Exchange, vol. 1, N 8, 9, 10.
- [Синклер Р., Инграм Б.] Sinclair R., Ingram B. 1961. A new record for the Asiatic clam in the United States, the Tennessee River. — Nautilus, vol. 74, N 3.
- Скарлато О. А. 1953. Двустворчатые моллюски (*Anisomyaria*, Eulamellibranchiata, Heterodonta) Дальневосточных морей Советского Союза. Дисс. Ленинград.
- 1955. Атлас бесиюночных Дальневосточных морей СССР. Класс двустворчатых моллюсков. Изд-во АН СССР.
- 1960. Двустворчатые моллюски Дальневосточных морей СССР (Отряд Dysodonta). Изд-во АН СССР.
- [Смит И.] Smith E. 1893. Observations on the genus *Sphenia*. — Ann. Mag. Nat. Hist. (6), vol. 12.
- 1903. On *Xylophaga praestans* n. sp., from the English coast. — Nautilus, vol. 5, N 5.
- [Смит И. Л. Б.] Smidt E. L. B. 1951. Animal production in the Danish Waddensea. — Medd. Komm. Hendersog. Kbh. Ser. Fiskeri, Bd. 2.
- [Смит А.] Smith A. 1959. Paleocology of a molluscan fauna from the Trent formation. — J. Paleontol., vol. 33, N 5.
- [Смит Л.] Smith L. 1962a. Revision of the *Clavagella*. — Veliger, vol. 4, N 4.
- 1962b. Historical Zoogeographic Study of the Clavagellacea. — Veliger, vol. 5, N 1.
- [Совербь Г.] Sowerby G. B. 1820—1825. The Genera of Recent and fossil Shells. London.
- [Солем А.] Solem A. 1954. Living species of the pelecypod Family Trapeziidae. — Proc. Malac. Soc. London, vol. 31, pt. 2.
- [Спуунер Ж., Мур Г.] Spooner G. M., Moore H. B. 1940. The ecology of Tamar Estuary. VI. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 24.
- [Сринивасан В. В.] Srinivasan V. V. 1962. The growth of the shell in *Martesia fragilis* the woodboring pholad of Madras. — Current Sci., vol. 31, N 10.
- Старк И. Н. 1955а. Изменения в бентосе Азовского моря в условиях меняющегося режима. — Тр. ВНИРО, т. 31.
- 1955б. Некоторые данные по биологии корбуломы и других моллюсков. — Тр. Аз.-Черн. научно-исслед. ин-та морск. рыб. хоз-ва и океанографии, вып. 16. Симферополь.
- [Стасек Ч.] Stasek Ch. 1961. The ciliation and function of the labial palps of *Acila castrensis* (Protobranchia, Nuculidae), with an evolution of the role of the protobranch organs of feeding in the evolution of the Bivalvia. — Proc. Zool. Soc. Lond., vol. 137, N 4.
- [Стента М.] Stenta M. 1901. Über eine bei Lamellibranchiaten beobachtete untere Rückströmung, sowie über die Wimperinne des Mantels von *Pinna*. Organ Deutschen Zool. Gesellschaft, vol. 24.
- 1903. Zur Kenntnis der Strömungen im Mantelraume der Lamellibranchiaten. — Arb. Zool. Inst. Univ. Wien, vol. 14.
- 1906. Über ein drüsiges Organ der *Pinna*. — Arb. Zool. Inst. Univ. Wien, vol. 16.
- [Степ И.] Step E. 1955. Shell life, an introduction to the British Mollusca. London.
- [Стефен А.] Stephen A. C. 1928. Notes on the biology of *Tellina tenuis* da Costa. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 15.
- 1929. Studies on the Scottish marine fauna, the fauna of the sandy and muddy areas of the tidal zone. — Trans. Roy. Soc. Edinb., vol. 56.
- 1933. Studies on the Scottish marine fauna. The natural faunistic divisions of the North Sea as shown by the quantitative distribution of mollusca. — Trans. Roy. Soc. Edinb., vol. 57.
- [Стикни П., Страйнджер Д.] Stickney P., Stringer D. 1957. A study of the invertebrate bottom fauna of Greenwich bay, Rhode Island. — Ecology, vol. 38, N 1.
- [Стимпсон В.] Stimpson W. 1854. Synopsis of the marine invertebrata of Grand Manan. — Smithsonian Contr. Knowledge, v. 6.
- [Столичка Ф.] Stoliczka F. 1871. Pelecypoda. Cretaceous Fauna of Southern India. — Paleontologia Indica, ser. 6, vol. 3.
- [Столл Е.] Stoll E. 1938. Sur le mode de locomotion de quelques mollusques marins. — Trav. Sta. biol. Roscoff, vol. 16.
- [Страатен Л.] Straaten L. M. 1960. Marine mollusca shell assemblages of the Rhone delta. — Geol. en mijnbouw., vol. 39, N 4.
- [Субраманьям Т., Карандикар К., Мурти Н.] Subrahmanyaam T. V., Karandikar K. R., Murti N. M. 1949. The Marine Pelecypoda of Bombay. — J. Univ. Bombay, vol. 17, N 5.
- [Сугиура Я.] Sugiura J. 1959. Сезонные изменения половозрелости и раздельнополюсть *Mytilus edulis* L. — Bull. Japan Soc. Scient. Fish., vol. 25, N 1.
- [Такаси О.] Takashi O. 1963. Preliminary notes on molluscan assemblages of the submarine banks around the Izu Islands. — Pacific Sci., vol. 17, N 1.
- Тарасов Н. И. 1943. Биология моря и флот. Военмориздат.
- [Тейлор Г.] Taylor G. 1894. Notes of a collecting Trip to departure Bay, Vancouver Island. — Nautilus, vol. 7, N 9.
- [Тернер Р. Д.] Turner R. D. 1954. The family Pholadidae in the Western Atlantic and the Eastern Pacific. Part I.— Pholadinae, Johnsonia, vol. 3, N 33.
- 1956. Notes on *Xylophaga washingtona* Bartsch and on the genus. — Nautilus, vol. 70, N 1.
- [Тернер Р., Роузотер Дж.] Turner R., Rosewater J. 1958. The Family Pinnidae in the Western Atlantic. — Johnsonia, vol. 3, N 38.
- [Тиле Дж.] Thiele J. 1934. Handbuch der systematischen Weichtierkunde. Dritter Teil. Jena.
- [Томлин М.] Tomlin M. 1920. Note on *Xylophaga praestans* Smith. — Proc. Malacol. Soc. London, vol. 14, N 2—3.

- [Томлин Дж., Шеклфорд Л.] Tomlin J., Shackelford L. 1914. The Marine Mollusca of Sea Thome. — J. Conch., N 8.
- [Торсон Дж.] Thorson G. 1937. Marine molluscs. Middelenser on Groenland, Bd. 104, N 17.
- 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. — Biol. Rev. Cambr. Phil. Soc., vol. 25, N 1.
- 1955. Journal of Marine Research. — Oceanographic convocation, vol. 14, N 4.
- [Трантер Д.] Tranter D. 1957. Pearl culture in Australia. — Austral G. Sci., vol. 19, N 6.
- 1958a. Reproduction in Australian pearl oysters. III. *Pinctada albina* (Lamk.): breeding season and sexuality. — Austr. J. Marine and Freshwater Res., 9, N 2.
- 1958b. Reproductions in Australian pearl oysters. IV. *Pinctada margaritifera* (L.). — Austr. J. Marine a. Freshwater Res., 9, N 4.
- 1959. *Pinctada fusca*. — J. Marine a. Freshwater Res., vol. 10, N 1.
- Троицкий С. А. 1961. Современная и ископаемая *Macoma baltica* (L.) побережья моря Лаптевых. — Докл. АН СССР, т. 136, № 2.
- [Трошон П.] Trochon P. 1956. Étude sur la reproduction de l'huître plate *Ostrea edulis* dans les claires de la région Marennes—Oléron.—Rapp. et procès-verbaux réunions. — Conseil. internat. explorat. mer, vol. 140.
- [Тэб Д., Мэннинг Р.] Tab D., Manning R. B. 1961. A checklist of the flore and faune of northern Florida Bay and adjacent brackish waters of the Floride during the period juli 1957 through september 1960. — Bull. Marine Sci. Gulf. and Caribbean, vol. 11.
- [Уайт Ф.] White F. 1896. Some notes on Florida mollusca. — Nautilus, vol. 10, № 4.
- 1897. Floridan Molluscs. — Nautilus, vol. XI, N 3.
- [Уайт М.] White M. 1936. *Mytilus*. — Mem. Typical British marine plants and animals, N 31.
- 1951. *Musculus lebourae*, new species. — Proc. Malacol. Soc. London, vol. 28.
- [Уилбер К., Янг Ч.] Wilbur K. M., Yonge C. M. 1964. Physiology of mollusca. Vol. I. Acad. Press. N.Y., London.
- [Уолн П.] Walne P. 1956. Observations on the oyster — breeding experiments at Conway 1939—1953. Rapp. et procès-verbaux réunions. — Conseil. perman. internat. explorat. mer., vol. 140.
- 1961. Observations on the mortality of *Ostrea edulis*. — J. Mar. Biol. Assoc. U. K., vol. 41, N 1.
- [Урбан В.] Urban W. S. 1879. The Mollusca of Barents Sea, between Spitzbergen and Novaya Zemlia. — J. Conch., vol. 11.
- [Урсин.] Ursin. 1952. Records considerable changes in the fauna of the Dogger Bank since the survey by Davis. Between 1922 and 1951.
- Ушаков П. В. 1931. Бентонические группировки Маточкина Шара. — Исслед. морей СССР, вып. 12.
- [Уэлс У.] Wells U. W. 1957. Coral Reefs. — Geol. Soc. America, Mem., 67, vol. 4.
- [Уэлс Г.] Wells H. 1957. Status of the name *Venus*. — Ecology, vol. 38, N 1.
- [Уэлс Г., Грей И.] Wells H., Gray I. 1960. Some oceanic subtidal oyster populations. — Nautilus, vol. 73, N 4.
- [Фест В.] Vest W. 1875. Über die Genera *Adacna*, *Monodacna* und *Didacna* Eichw. und deren Stellung in System. — Jahrbücher deutsch. malacozoolog. Geselsch. II. Frankf. a. M.
- 1876. Über *Adacna*, *Monodacna* und *Didacna* Eichw. und verwandte Formen. — S. a. a. Jahrbücher, N 3.
- [Фидлер Р.] Fiedler R. 1936. The story of oysters. U. S. Dept. of Commerce, Bureau of Fisheries. — Fish. Circul. N 21. Washington.
- Флатова З. А. 1957a. Зоогеографическое районирование северных морей по распространению двустворчатых моллюсков. — Тр. Ин-та океанол. АН СССР, т. 23.
- 1957b. Общий обзор фауны двустворчатых моллюсков северных морей СССР. — Тр. Ин-та океанол. АН СССР, т. 20.
- Флатова З. А., Зацепин В. И. 1948. Определитель фауны и флоры северных морей СССР. Двустворчатые моллюски. Госиздат «Сов. наука».
- Флатова З. А., Нейман А. А. 1963. Биоценозы донной фауны Берингова моря. — Океанология, т. 3, вып. 6.
- [Фич Дж.] Fitch J. 1953. Common marine bivalves of California.— State of Calif. Depart. of Fish. a. Game. Marine Fisheries branch. Fish. Bull., N 90.
- [Фишер П.] Fischer P. 1887. Manual de Conchyliologie et de Paléontologi et conchyliologique, vol. 3. Paris.
- [Фишер П.-Г.] Fischer P.-H. 1950. Vie et moeurs des Mollusques. Paris.
- [Флеминг К.] Fleming C. 1950. New Zealand recent Thyasiridae. — Trans. Proc. Roy. Soc. New Zealand, vol. 78, N 2—3.
- 1957. The genus *Pecten* in New Zealand. — Paleont. Bull., vol. 26. New Zealand Geol. Survey.
- [Фогель К.] Vogel K. 1959. Wachstumsunterbrechungen bei Lamelli-branchiaten und Brachiopoden. Ein Beitrag zur Beurteilung fossiler Kleinfauunen und zur Frage «Bio-oder Thanatocoenose». — Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol. Abhandl., vol. 109, N 1.
- [Фокс Л.] Fox L. 1952. The habitat and food of the California sea mussel.— Bull. of the Scripps Inst. Oceanogr. Univ. California., Tech. ser., vol. 4, N 1.
- [Форе Л.] Faure L. 1956. La coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus* L.) de la rade de Brest. — Rev. trav. Inst. pêches marit, vol. 20, N 2.
- [Форбс И., Хенли С.] Forbes E., Hanley S. 1853. A history of british Mollusca and their shells. Vol. I—IV, London.
- [Форд Дж.] Ford J. 1889. List of shells of the New Jersey Coast South of Brigantine Island. — Nautilus, vol. 3, N 3.
- [Форд Э.] Ford E. 1923. Animal communities of the level sea bottom in the water adjacent to Plymouth. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 13.
- [Форстер Дж.] Forster G. 1953. A new dredge for collecting burrowing animals. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 32, N 1.
- [Фовлер Т.] Fowler T. 1949. *Divaricella divaricata* (L.) in Sicilly. — J. Conch., vol. 23, N 3.
- [Фрезер Я.] Fraser J. H. 1932. Observations on the fauna and constituents of an estuarine mud in polluted area. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 18.
- [Фрезер К., Смит Дж.] Fraser C., Smith G. 1928. Notes on the ecology of the butter clam, *Saxidomus giganteus* Deshayes. — Trans. Roy. Soc. Canada, vol. 22, Sec. 5.
- [Френкель Дж.] Fraenkel G. 1927. Die Grabenbewegung der Soleniden. — Z. vergl. Physiol., Bd. 6.
- [Фреттер В., Грэхем Е.] Fretter V., Graham A. 1962. British Prosobranch Molluscs, their functional anatomy and ecology. London.
- [Фридрих К.] Friedrich K. 1961. Zur Frage der Grössenabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von *Mytilus edulis*. — Zool. Anz. Suppl. Bd. 24.
- [Фримен Р., Риглер Ф.] Freeman R. F., Rigler F. H. 1957. The responses of *Scrobicularia* to osmotic pressure changes. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 36.

- [Фудзи А.] Fuji A. 1957. Growth and breeding season of the brackish-water bivalve, *Corbicula japonica* in Zynsagata inlet. — Bull. Fac. Fish. Hokkaido, vol. 8.
- [Фурукава М.] Furusawa M. 1953. An ecological study on the Bivalve «Seta — shijimi», *Corbicula sandai* Reinhardt of the Lake Biwa. I. On the growth. — Bull. Jap. Sci. Fish., vol. 19.
- [Фурукава М., Мидзумото С.] Furusawa M., Mizumoto S. 1953. An ecological study on the Bivalve «Seta — Shijimi» *Corbicula sandai* Reinhardt of the Lake Biwa. II. On the development. — Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., vol. 19.
- Фурукава, Хисока. 1957. Биологическое изучение продуктивности мелководья. III. О корзиночной культуре двустворчатого моллюска *Venerupis semidecussata*. — Bull. Naikai Reg. Fish. Res. Lab., N 10.
- [Хайнд Дж.] Hund J. 1955. A revision of the Australian Pearlsheils genus *Pinctada*. — Austr. J. Marine a. Freshwater Res., vol. 6, N 1.
- 1960. An analysis of variation in Australian specimens of *Pinctada albina* (Lamk.). — Austr. J. Marine and Freshwater Res., vol. 11, N 3.
- [Ханкок Д.] Hancock D. 1955. The feeding behaviour of starfish on Essex Oyster beds. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 34.
- 1959. Enemies of oysters in Britain — New Scientist, vol. 5, N 114.
- [Хант О.] Hunt O. D. 1925. The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 33.
- [Хантер В.] Hunter W. 1949. The structure and behaviour of *Hiatella gallicana* and *Hiatella arctica* with special reference to the boring habit. — Proc. Roy. Soc. Edinb., sect. B, vol. 63, N 3.
- 1955. Mortality of oysters and abundance of certain association as related to salinity. — Ecology, vol. 36, N 4.
- 1957. Temperature. Geol. Soc. America Mem., 67, vol. 1.
- [Хаяси К.] Hayashi 1957. Distribution of *Corbicula sandai* in Seta River, Shiga Prefecture. — Venus, Fukuyama, vol. 19, N 3—4.
- [Хеджет Дж.] Hedgret J. 1953. An introduction to the zoogeography of the northwestern Gulf of Mexico with reference to the invertebrate fauna. — Inst. Mar. Sci., Univ. Texas, Publ., vol. 3, N 1.
- [Хедли Ч.] Hedley Ch. 1899. The Mollusca of Funafuti. Part II. Pelecypoda and Brachiopoda. — Mem. Austr. Mus., 3(8).
- 1916. A preliminary Index of the Mollusca of Western Australia. — J. Roy. Soc. West. Australia, vol. 1.
- [Хедли К., Мэй В.] Hedley C., May W. 1914. Description of a new recent *Pholadomya* (*Ph. tasmanica*). — Proc. Malacol. Soc. London, vol. XI, p. II.
- [Хёлцль О.] Hölzl O. 1957. Die Corbiculidae der oligozänen und miozänen Molasse Oberbayerns sowie Bemerkungen zu den oberbayerischen Cyrenenschichten nebst Beschreibung neuer Arten. — Geologica Bavarica, N 29. München.
- [Хирасака К.] Hirasaka K. 1927. Notes on *Nucula*. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 14, N 3.
- [Хирози Н.] Hiroshi N. 1935. On the soundings from the banks between the Oga Peninsula and Sado Island, in the Northeastern Part of the Japan sea. — J. Imp. Fish. Inst., vol. 31.
- [Холм Н.] Holme N. D. 1949. The fauna of sand and mud banks near the mouth of the Exe Estuary. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 28.
- 1950. The bottom fauna of Great West bay. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 29.
- 1953. The biomass of the bottom fauna in the English channel of Plymouth. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 32, N 1.
- 1954. The ecology of British species of *Ensis*. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 33, N 1.
- 1959. The British species of *Lutraria* (Lamellibranchia), with a description of *L. angustior* Philippi. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 38.
- 1961a. Notes on the mode of life of the Tellinidae (Lamellibranchia). — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 41, N 3.
- 1961b. Shell form in *Venerupis rhomboides*. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 41, N 3.
- [Хоу И.] Howe. Isaac Lea Department. — Nautilus, vol. XI, N 7.
- Хусинова Н. З. 1954. Зообентос Аральского моря. — Тр. Лаборатории озероведения АН СССР, вып. 3.
- 1958. Биологические особенности некоторых массовых донных кормовых беспозвоночных Аральского моря. Автореферат диссертации. Алма-Ата.
- [Хэппер Б.] Hepper B. 1957. Notes on *Mytilus galloprovincialis* Lamk. in Great Britain. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 36, N 1.
- [Хэт Х.] Heath H. 1937. The anatomy of some protobranch molluscs. — Mem. Mus. Hist. Nat. Belg., T. 2, fasc. 10.
- 1941. The anatomy of the pelecypod family Arcidae. — Trans. Amer. Phil. Soc. Philad., N. S., vol. 31, N 5.
- [Чен Я-Ши] Chen Ya-Schih. 1937. Die Abhängigkeit der Grösse und Schalendicke mariner Mollusken von der Temperatur und der Salzgehalt der Wasser. — Sitzungsberichte d. Gesellschaft naturforsch. Freunde zu Berlin., Jg 1937, IV—VII.
- [Честнут А.] Chestnut A. 1951. The oyster and other molluscs in North Carolina. Survey of marine Fisheries of North Carolina Univ. North Carolina Press.
- [Чжан-Си, Лоу Цзы-Кан.] Tchang Si, Lou Tze-Kong. 1957. Исследование размножения и роста *Ostrea cucullata*. — Хайян юй хучжао. Oceanol. et limnol. Sinica, 1, N 1.
- [Чжан-Си, Цзы Чжунь-Янь, Се Юй-Кань] Tchang Si, Tsi Chung-Yen, Xie Yu-Kan. 1959. Характер питания *Ostrea rivularis*. — Хайян юй хучжао, Oceanol. et limnol. Sinica, 2, N 3.
- [Чипперфильд П.] Chipperfield P. 1953. Observations on the breeding and settlement of *Mytilus edulis* (L.) in british waters. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 32, N 2.
- Шаронов И. В. 1948. Сублиторальные бентонические группировки губы Ярышной. — Тр. Мурманской биол. ст., № 1.
- [Шарп В.] Sharp W. 1886. On visual organs in Lamellibranchs. — Mitt. Zool. Stat. Neap., vol. 5.
- [Шаттон И., Львов А.] Chatton E., Lwoff A. 1949. Recherches sur les Cilies Trigmatriches. — J. Arch. Zool. Exp., vol. 86.
- Шевченко Г. Г. 1949. О движении дрейссены. — Природа, № 9.
- [Шели Г.] Schalie H. 1933. Notes on the brackishwater bivalve, *Polyymesoda caroliniana* (Bosc.). — Occas. pap. Mus. Zool. Univ. Michigan, N 258.
- [Шелфорд В., Вис А., Райс Л., Расмуссен Д., Мак-Лин] Shelford V., Weese A., Rice L., Rasmussen D., MacLean A. 1935. Some marine biotic communities of the Pacific coast of North America. — Ecol. Monogr., vol. 5, N 3.
- [Шенк Г.] Schenck H. 1934. Classification of a Nuculid Pelecypods. — Bull. Mus. Hist. Nat. Belg., t. 10, N 20.
- 1945. Geologic application of biometrical analysis of molluscan assemblages. — J. Paleont., vol. 19, N 5.
- [Шефер М.] Schaefer M. 1937. Attachment of the larvae of *Ostrea gigas*, the Japanese oyster, to plane surfaces. — Ecology, vol. 18.
- [Шлипер К., Ковальский Р., Эрман П.] Schliper C., Kowalski R., Erman P. 1958. Beitrag zur ökologisch-zellphysio-

- logischen Charakterisierung des borealen Lamellibranchiers *Modiolus modiolus* L. — Kieler Meeresforsch., Bd. 14, N 1.
- [Шлютер К.] Schlüter C. Ph. 1892. Über die Bewegung einiger tropischen Mollusken und Orhiiuren. — Tijdschr. nederl. dierk. ver. (2), vol. 3.
- Шорыгин А. А. 1945. Изменения количества и состава бентоса Северного Каспия в 1935—1940 годах. — Зоол. журн., т. 24, № 3.
- Шорыгин А. А., Карпевич А. Ф. 1948. Новые вселенцы Каспийского моря и их значение в биологии этого водоема. Симферополь.
- [Шперк Р.] Spröck R. 1933. Contributions to the animal ecology of the Franz Joseph Fjord and adjacent East Greenland Waters. I—II. — Meddel. Grønland, Bd. 100, N 1.
- [Шредер Е.] Shreder E. 1910. Lamellibranchiaten der Nordsee. Kiel.
- [Штармюлер Ф.] Starmühler F. 1955. Zur Molluskenfauna des Felsitorals und submariner Höhlen am Capo di Sorrento (1. Teil). — Österr. Zool. Zschf., Bd. 6, N. 1—2.
- [Штемпель В.] Stempel W. 1898. Ueber *Solenomya togata*. — S. B. Ges. naturf. Fr., Berlin. Zool. Jahrbucher Suppl., B. IV, H. 2.
- 1899. Zur Anatomie von *Solenomya togata* Poli. — Zool. Jb., Abt., Bd. 2, N 13.
- [Штудниц Дж.] Studnitz G. 1931. Die Morphologie und Anatomie v. *Lima inflata*. — Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ont., Bd. 53.
- [Эдгрэн Р.] Edgren R. A. 1959. Coquinas (*Donax variabilis*) on a Florida beach. — Ecology, vol. 40, N 3.
- [Эмерсон У., Олд У.] Emerson W. K., Old W. E. 1964. Additional records from Cocos Island. — Nautilus, vol. 77, N 3.
- [Эндрюс Дж.] Andrews J. 1951. Range and Habitat of the clam *Polytmesoda caroliniana* (Bosc.) in Virginia (Family Cycladidae). — Ecology, vol. 31, N 4.
- [Энсеу К.] Anseu C. F. 1898. List of Marine shells collected at port Gueydon, Kabylia, with description of a new *Cyclostrema*. — Nautilus, vol. 12, N 5.
- [Эрлансон И.] Erlanson E. W. 1936. A preliminary survey of marine boring organisms in Cochín Harbour. — Current Sci., N 4.
- [Эшрих Г.] Eschrich H. 1931. *Cultellus pellucidus*. — Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ont., 53, N. 3.
- Яблонская Е. А. 1960. Современное состояние бентоса Аральского моря. — Тр. ВНИРО, т. 43.
- Якубова Л. И. 1948. Особенности биологии приобсфорского участка Черного моря. — Тр. Севастоп. биол. ст., т. 6.
- Якубова Л. И., Мальм Е. Н. 1930. Явления временного анаэробноза у некоторых представителей бентоса Черного моря. — Докл. АН СССР, № 4.
- [Ямамото Г.] Yamamoto G. 1956. Tolerance of scallop spats to suspended silt, low oxygen tension, high and low salinities and sudden temperature changes. — Sci. Repts. Tohoku Univ., Ser., 4, vol. 23, N 2.
- 1959. Behaviour and mucus secretion of Japanese march clam, *Corbicula japonica*. — Prime. Bull. Mar. Biol. Sta. Asamushi, N 9.
- Ямамото, Ивата. 1956. Изучение двустворчатого моллюска *Venerupis japonica* в озере Аккеси, II. Темп роста и минимальные размеры половозрелых особей. — Хоккайдо-Ку суйсан кенкюсе конкю хококу. — Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab., vol. 14.
- [Янг Ч. М.] Yonge C. M. 1923. The mechanism of feeding, digestion and assimilation in the lamellibranch *Mya*. — Brit. J. Exp. Biol., vol. 1.
- 1926. Structure and physiology of the organs of feeding and digestion in *Ostrea edulis*. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 14.
- 1928. Structure and functions of the organs of feeding and digestion in the Septibranchs, *Cuspidaria* and *Poromya*. — Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, vol. 216.
- 1936. The evolution of the swimming habit in the Lamellibranchia. — Mem. Mus. Hist. Nat. Belg., (2), vol. 3.
- 1937. The biology of *Aporrhais pes-pelecani* (L.) and *A. serresiana* (Mich.). — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 21.
- 1939. The Protobranchiate mollusca: a functional interpretation of their structure and evolution. — Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, Biol. Sci., vol. 230, N 566.
- 1946. On the habits and adaptations of *Aloidis (Corbula) gibba* Ol.—J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 25, N 3.
- 1947. The pallial organs in the aspidobranch Gastropoda and their evolution throughout the Mollusca. — Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, vol. 232.
- 1948a. Formation of siphons in Lamellibranchia. — Nature, vol. 161.
- 1948b. Form and function in the mollusca. — Nature, vol. 182, N 4641.
- 1949. The sea shore. London.
- 1949a. On the structure and adaptations of the Tellinacea, deposit-feeding Eulamellibranchia. — Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., B, vol. 234.
- 1951. Observations on *Sphenia binghami* Turton. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 30, N 3.
- 1952a. A note on *Kellia laperousii* (Deshayes). Studies on Pacific Coast Mollusks. — Publ. Calif. Univ., vol. 55, N 9—11.
- 1952b. Observations on *Siliqua patula* Dixon and on evolution within the Solenidae. Studies on Pacific coast mollusca, 4—6. Univ. of California publications in zoology, vol 55.
- 1953. Form and habit in *Pinna carnea* Gmelin. — Phil. Trans. Roy. Soc. London, vol. 237, N 648.
- 1955. A note of *Arca (Senilia) senilis* Lamk. — Proc. Malacol. Soc. London, vol. 31, pl. 5—6.
- 1959. On the structure, biology and systematic position of *Pharus legumen* (L.). — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 38.
- 1962. On the primitive significance of the byssus in the Bivalvia and its effects in evolution. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 42, N 1.

## УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ

- Абботт Р. Т. (Abbott R. T.) 19, 20, 22, 23, 30, 116, 129, 191, 228, 229  
 Авати П. (Awati P.) 71, 77  
 Адамс Х. (Adams H.) 292  
 Акола Л. (Acolat L.) 81  
 Алигаджиев Г. А. 93  
 Аллен Дж. (Allen J.) 13, 14, 15, 17, 34, 35, 133—152,  
 Амемиа И. (Amemiya I.) 76  
 Андрусов Н. И. 180, 182.  
 Ансел А. (Ansell A.) 184—186, 188—190, 195, 197  
 Антони Р. (Antony R.) 157, 158  
 Арнольди А. В. 193, 202, 229, 230  
 Арцис В. (Arcisz W.) 127  
 Аткинс Д. (Atkins D.) 20, 124, 153, 218  
 Багдасарян К. Г. 237  
 Бакки Г. (Bacchi G.) 123  
 Барч П. (Bartsch P.) 157  
 Баумберггер Э. (Baumberger E.) 121  
 Бевелендер Г. (Bevelender G.) 45  
 Беклемишев В. И. 182  
 Бекман М. Ю. 71, 167, 192, 212  
 Белдинг Д. (Belding D.) 187, 197  
 Беляев Г. М. 89  
 Бём Дж. (Boehm G.) 159  
 Бендер П. (Benzer P.) 45  
 Бернард К. (Bernard K.) 63, 277  
 Бинланд Ф. (Beanland F.) 204, 206  
 Бирштейн Е. А. 181, 182  
 Блумер Г. (Bloomer H.) 39, 220, 231, 232  
 Богданова А. К. 13  
 Бодрова Н. В. 177  
 Боле И. (Bolei J.) 111, 112  
 Борча И. (Borcea I.) 167, 172, 178, 180, 182  
 Бредли У. (Bradly W.) 241  
 Броцкая В. А. 22, 91, 92, 95, 98, 102  
 Брэм А. Э. 274  
 Брэфилд А. (Brafild A.) 206  
 Буксен Н. (Bouxin N.) 85, 86  
 Буш Г. (Bush H.) 18, 25, 28  
 Бхадური Дж. (Bhaduri J.) 38  
 Бэческу М. (Bačesco M.) 267—270  
 Бюкенен Дж. (Buchanan J.) 38, 42, 43, 119, 160, 213, 231—233  
 Бюкуа Е. (Bucquoi E.) 34, 35, 136, 139, 140, 159, 188, 191, 192, 262, 267  
 Бюшар — Шантеро (Bouchard-Chantereaux) 272  
 Вайнкауфф Г. (Weinkauff G.) 291  
 Вальтер Дж. (Walter J.) 17, 43, 62, 80, 138, 144, 151, 161, 212, 219, 243, 251, 265, 281, 285, 299  
 Вармке Г. (Warmke G.) 19, 20, 22, 23  
 Ватова А. (Vatova A.) 17, 34, 159, 201, 202, 212, 265  
 Веймаут Ф. (Weymouth L.) 216, 237  
 Веррилл А. (Verrill A.) 48, 25, 28  
 Виис А. (Weese A.) 22, 23, 24  
 Виллемсен Дж. (Willemssen J.) 86  
 Виллкокс Дж. (Willcox J.) 132, 139  
 Винкворт М. (Winckworth M.) 34, 46, 63, 136, 137, 139, 156, 191, 201, 202, 231, 244, 284  
 Виноградова Э. А. 58, 60, 71, 84, 87, 88, 96, 98, 186, 187, 192, 201, 202, 241  
 Вле Ф. (Vlés L.) 9, 11, 34, 35  
 Воробьев В. П. 90—92, 95, 136, 175  
 Воскресенский К. А. 87  
 Вуд У. (Wood W.) 132  
 Вудвард (Woodward) 129  
 Вьюшкова В. П. 175, 179  
 Вялов О. С. 71  
 Гатселл Дж. (Gatsell J.) 58, 60  
 Гердман В. (Herdman W.) 38—40, 42—44  
 Герценштейн С. 62  
 Гейл Г. (Gale H.) 157  
 Гидальго Г. (Hidalgo G.) 79  
 Гилмор Т. (Gilmour T.) 65, 67  
 Горбунов Г. П. 82, 102  
 Гордеева К. И. 86, 201—203, 238, 239  
 Грант У. (Grant U.) 157  
 Грей И. (Gray I.) 71  
 Граэффе Е. (Graeffe E.) 32, 159  
 Григ Ф. (Grieg L.) 250, 251, 284, 286  
 Грие Е. (Griecer E.) 158  
 Грин Дж. (Green J.) 208, 209  
 Гринвуд П. (Greenwood P.) 120  
 Гроббен Ц. (Grobhen C.) 295, 297  
 Грэхем М. (Graham M.) 124, 222—226, 266  
 Грю И. (Grew E.) 72  
 Гурьева Т. П. 88  
 Гурьянова Е. Ф. 90  
 Гхош И. (Ghosh E.) 228  
 Дархем Дж. (Durham J.) 191  
 Деге Г. (Deshayes G.) 157  
 Дейвис Г. (Davis H.) 186  
 Дейкин Дж. (Dakin J.) 51, 53—55, 57, 58, 60, 62, 65  
 Дерюгин К. М. 14, 17, 19, 22—24, 104, 151, 161, 167, 247—249, 281, 295, 298, 299  
 Джейкот А. (Jacot A.) 213, 216, 217  
 Джеффрис Я. (Jeffreys J.) 97, 153, 202, 219, 260, 262  
 Джонс Н. (Jones N.) 25, 63, 70, 213, 216, 232, 233, 285  
 Джонсон Ч. (Johnson Ch.) 61, 62, 250, 251, 284  
 Джонстон Дж. (Johnston J.) 161—167  
 Дикки Л. (Dickie L.) 56  
 Догель В. А. 14, 15, 18, 34, 62, 127, 144, 163, 240, 250, 284, 286, 295  
 Далл У. (Dall W.) 13—15, 18, 25, 27, 28, 32, 35, 38, 60, 61, 82, 97, 117, 118, 129, 137, 139, 141—143, 144, 146—148, 151, 157, 159, 188, 194, 201, 203, 222, 228, 243, 281, 284, 285  
 Доллфусс Г. (Dollfuss G.) 34, 35, 136, 139, 140, 159, 188, 191, 192, 262, 267, 284—286  
 Донс С. (Dons S.) 275  
 Доскач А. Г. 171, 176, 177  
 Допданбер Ф. (Dautzenberg F.) 34, 35, 136, 139, 140, 157, 159, 188, 191, 192, 262, 267, 284—286  
 Дрегольская И. Н. 91, 93—95.  
 Дрю Г. (Drew G.) 9, 11, 13, 19, 21—23, 258  
 Думитреску Э. (Dumitresco E.) 267—270  
 Дюбуа де Монпере Ф. (Dubois de Montpereux F.) 273  
 Дэвидсон М. (Davidson M.) 283  
 Дювернуа (Duvernoys) 45, 132  
 Жадин В. И. 106, 107, 108, 110, 120, 168—170, 176, 178, 181  
 Жан-Марк Б. (Jean-Marue B.) 92, 94  
 Жданова Н. Н. 22, 98, 102  
 Жижченко Б. П. 237  
 Закс И. Г. 34, 90, 248, 249  
 Захваткина К. А. 272, 273, 276, 277  
 Зацепин В. И. 22—24, 63, 68, 69, 102, 103, 126, 128, 144, 166, 244, 247, 284—286; 298, 299  
 Зевина Г. Б. 91, 93, 94  
 Зегерштрейль И. (Segerstrale J.) 208  
 Зейдель Э. (Seydell E.) 31, 32, 65, 67, 68, 79, 90  
 Зенкевич Л. А. 14, 15, 18, 34, 62, 71, 90, 98, 102—104, 128, 136, 144, 163, 206, 207, 210, 211, 212, 219, 240, 241, 249, 250, 275, 277  
 Зернов С. А. 36, 71, 87, 88, 90, 92, 94, 98, 99, 136, 165, 167, 192, 193, 202, 211, 217, 229, 267, 269, 274, 275  
 Иванов А. В. 13, 40, 42—44, 55, 57, 58, 60, 71, 72, 74, 75—78, 88, 89, 97—99, 241  
 Ивата 195  
 Ингрэм Б. (Ingram B.) 120  
 Йосида Х. (Joshida X.) 195, 196  
 Кавадзирри М. (Kawajiri M.) 120  
 Казакова В. П. 35, 36, 137, 138, 250, 251, 285, 286  
 Калвин Г. (Calvin G.) 250, 251  
 Кан А. (Chan A.) 120  
 Карандикар К. (Karandikar K.) 129  
 Карпевич А. Ф. 92, 93, 107—109, 110, 165, 170, 172, 173, 175, 177—179, 182, 268, 269  
 Карпентер Г. (Carpenter H.) 139, 140, 262, 265, 284  
 Карус Я. (Carus J.) 98, 299  
 Каспар И. (Kaspar I.) 116

- Квейл Д. (Quayle D.) 195—198, 283  
 Келлер К. 34  
 Келлог Дж. (Kellog J.) 20, 59, 116  
 Келси Ф. (Kelsey L.) 132, 262, 265, 284—286  
 Кемпбелл Д. (Campbell D.) 186  
 Кин М. (Keen Мура) 8, 13, 14, 23, 24, 30, 33—35, 38, 42, 48, 49, 63, 68, 69, 71, 97—99, 117, 121, 144—147, 153, 159, 188, 191, 201, 204, 217, 222, 226, 118, 229, 244, 247—250, 256, 259, 260, 262, 265, 275, 278, 281, 283, 284, 286, 295, 299  
 Кип Дж. (Keer J.) 148, 151, 152, 295  
 Кичинг И. (Kitching I.) 87, 90  
 Кларк Р. (Clark R.) 232  
 Клессин С. (Klessin S.) 159  
 Ко В. (Coe W.) 124, 213—215, 217  
 Ковальский Р. (Kowalski R.) 96  
 Кокерелл Т. (Cockerell T.) 34, 49, 132, 136—138, 140—143, 228  
 Комфорт А. (Comfort A.) 11, 164  
 Коробков И. А. 16, 36, 56, 61—63, 78, 86, 99, 116, 135—137, 139, 141, 143, 144, 167, 183, 194, 230, 233, 237, 241—243, 256, 271  
 Корринга П. (Korringa P.) 76  
 Косова А. А. 172, 176, 177  
 Костелло П. (Costello P.) 283  
 Котакэ Н. (Kotake N.) 38  
 Коттон Б. (Cotton B.) 188, 190, 194, 197, 250, 251  
 Коул Г. (Cole H.) 78, 164  
 Краухин Б. В. 177  
 Крегер Д. (Kreger D.) 164, 167  
 Крейг Дж. (Craig G.) 164  
 Крозье У. (Crozier U.) 67—70, 189  
 Кроссленд К. (Crossland C.) 38—40, 42, 43, 44  
 Кузнецов В. В. 81  
 Кэндлер Р. (Kandler R.) 272, 276  
 Кюнельт В. (Kühnelt W.) 33, 130, 131  
 Лаказ-Дютье (Lacaze Duthier) 45, 292  
 Лами Е. (Lamy E.) 123, 128, 247  
 Ластовский Г. А. 274  
 Лебур М. (Lebour M.) 11, 63, 67—69, 154  
 Лейборн (Leuborn P.) 153, 154  
 Ле-Рок (Le Rocque) 126  
 Линге Г. (Lyngé H.) 128—131  
 Лист Т. (List T.) 247  
 Логвиненко В. Н. 169, 171  
 Лоу Г. (Lowe H.) 262, 265  
 Лоу Цзы-Кан (Lou Tze-Kong) 71, 73, 75, 77  
 Лузанов В. (Loosanoff V.) 74, 80, 81, 126, 127, 186, 187  
 Льюис И. (Lewis J.) 48, 49  
 Любинский И. (Lubinsky I.) 82  
 Мадсен Ф. (Madsen L.) 79, 81, 126, 127, 156, 248, 280, 281  
 Мак-Алистер А. (Mac Alister A.) 119  
 Мак-Гинити Дж. (Mac Ginitie C.) 61, 62, 207, 229, 238, 247  
 Мак-Гинити Н. (Mac Ginitie N.) 229  
 Мак-Лин К. (Mac Lean C.) 22—24, 161, 165  
 Мак-Миллан Г. (Mac-Millan H.) 237, 238  
 Мак-Нейл С. (Mac Neil S.) 60, 117  
 Максимова Л. П. 172  
 Маларода Р. (Malaroda R.) 48  
 Малым Е. Н. 77, 166, 213  
 Манеа В. (Manea V.) 267—270  
 Марковский Ю. М. 175—177  
 Маррат Ф. (Marrat F.) 33  
 Марс О. (Mars O.) 192, 212, 220, 266, 285  
 Мартель Л. (Marteil L.) 71  
 Масуда К. (Masuda K.) 60—61  
 Матвеева Т. А. 80, 81, 87—89  
 Матнас М. (Mathias M.) 31  
 Маэда М. (Maeda M.) 195, 196  
 Мёбиус К. (Möbius K.) 201, 203, 212  
 Мейер Г. (Mayer H.) 201, 203, 212  
 Менегью Л. (Ménégaux L.) 158  
 Менцель Р. (Menzel R.) 78  
 Мерклин Р. Л. 18, 190, 191, 193, 212, 213, 242, 247, 262, 266, 271, 278, 281, 298  
 Меррил А. (Merril A.) 80  
 Мерримен Д. (Merriman D.) 127  
 Мёш К. (Moesch C.) 286  
 Мидзумото С. (Mizumoto S.) 120  
 Микуляч Л. В. 96  
 Милашевич К. О. 33, 57, 71, 72, 75, 82, 87, 88, 90, 92, 97, 98, 136, 165, 187, 192, 202, 210, 212, 216, 228, 229, 267, 269, 275, 284, 285  
 Миллар Р. (Millar R.) 71, 73  
 Милн А. (Miln A.) 45, 209, 232  
 Милославская Н. М. 204, 206—208  
 Миронов Г. Н. 87  
 Митр Г. (Mittre H.) 130  
 Миядзакэ И. (Miyazaki J.) 63, 66, 69  
 Мончадский А. С. 13, 58, 60  
 Мордухай-Болтовской Ф. Д. 172, 175—178, 181, 182  
 Морз Е. (Morse E.) 116, 256—259, 285  
 Морович Д. (Morovic D.) 71  
 Мортон Дж. (Morton J.) 124, 201, 250, 251, 291—293  
 Мосевич Н. А. 23  
 Мур Г. (Moore H.) 13, 24, 63, 69, 86—89, 101, 103, 167, 204, 206, 208, 209, 213  
 Мурти Н. (Murti N.) 129  
 Мэй В. (May W.) 286  
 Мэннинг Р. (Manning R.) 116  
 Мюссе Р. (Musset R.) 71.  
 Невеская Л. А. 13, 71, 116, 139, 189, 190—194, 197, 227, 229—242, 267, 271  
 Нейман А. А. 19, 24, 248, 249  
 Нелсон Т. (Nelson Th.) 74, 77, 78, 80, 86  
 Несис К. Н. 252  
 Нецневич М. Р. 91, 92, 95  
 Невилл В. (Neville W.) 127  
 Никитин В. Н. 71, 78, 166, 167, 187, 192, 193, 201, 203, 211, 212, 241  
 Николз Д. (Nichols D.) 250  
 Никол Д. (Nicol D.) 34, 35, 125, 225, 226  
 Никол К. (Nicol C.) 56, 66, 123, 127, 278  
 Никти Ф. (Nichty L.) 78  
 Номейко К. (Nomejko C.) 74  
 Нортон О. (Norton O.) 189—191  
 Ньюэлл Г. (Hewell G.) 206, 209  
 Олнер Н. (Odner N.) 154, 157—159  
 Олд У. (Old W.) 48  
 Олдройд И. (Oldroyd J.) 201, 204  
 Олдфилд Е. (Oldfield E.) 154, 155  
 Ортон Дж. (Orton J.) 164, 167, 196  
 Остроумов А. А. 34, 38, 48, 68, 69, 80, 82, 102, 103, 117, 119, 136, 146, 147, 151, 159, 160, 169, 171, 197, 211, 212, 218, 220, 228, 231—233, 249, 266, 281, 299  
 Оттер Г. (Otter G.) 247  
 Оуэн Г. (Owen G.) 123—125, 228, 229  
 Ояма К. Э. (Oyama K.) 56, 60  
 Паренцан Б. (Parenzan B.) 123  
 Паркер Р. (Parker R.) 71, 76, 187, 190, 191, 193, 202, 207, 262, 266, 275  
 Парчон Д. (Purchon D.) 124, 278—281, 290, 291—293  
 Паулус М. (Paulus M.) 126, 192, 212, 220, 266, 285  
 Паффер Л. (Puffer L.) 71, 74, 75, 78, 193  
 Пельзнер П. (Pelsener P.) 10, 25, 28, 116, 132, 256, 278  
 Перес Ж. (Peres J.) 36, 142, 144, 229, 230, 250, 262, 266, 268, 284, 286  
 Перри Л. (Perry L.) 13—15, 18, 48, 89, 98, 118, 130, 131  
 Петерсен К. (Petersen C.) 14, 18, 97, 99, 151, 152, 162, 165, 188, 207, 210—212, 233  
 Пивто Ж. (Piveteau J.) 183  
 Пикар Ж. (Picard J.) 36, 142, 144, 229, 230, 250, 262, 266, 268, 284, 286  
 Пилсбри Г. (Pilsbry H.) 34, 35, 120, 132, 135, 262, 265, 284, 285  
 Полянский Ю. И. 13, 58—60  
 Пор Ф. (Por L.) 267—270  
 Пост И. (Post E.) 132  
 Прайзерч Г. (Prytherch H.) 72, 77  
 Прайт Д. (Pratt D.) 186  
 Прашад Б. (Prashad B.) 38, 256, 259  
 Разин А. И. 34—36, 78, 97, 98, 161, 241  
 Райдвуд В. (Ridewood W.) 153, 158  
 Райс Л. (Rice L.) 22—24  
 Рансон Ж. (Ranson G.) 71, 75—77  
 Рао К. (Rao K.) 86  
 Расмуссен Е. (Rasmussen E.) 22—24, 197  
 Рассел Ф. (Russel L.) 191, 192, 280, 281  
 Раш У. (Rush W.) 49  
 Реймонт Г. (Reymont G.) 63, 68, 70  
 Рейнел Е. (Reynell A.) 35  
 Рив Л. (Reeve) 129  
 Риглер Ф. (Rigler F.) 209  
 Рикеттс Е. (Ricketts E.) 250, 251  
 Ричардс Г. (Richards G.) 87  
 Робертсон Р. (Robertson R.) 250, 251  
 Родн В. Е. 96  
 Розуотер Дж. (Rosewoter J.) 46  
 Романова Н. Н. 168—170, 172—173, 176, 180  
 Ропер И. (Roper J.) 247  
 Росков К. (Roscoff C.) 236  
 Рост Г. (Rost H.) 33  
 Ротхауве Г. (Rotthauwe H.) 88, 89  
 Рэй Х. (Ray H.) 71, 77  
 Рябинина Н. В. 117, 118

- Саенкова А. К. 175  
Сальский В. А. 71, 75, 77  
Самсония К. И. 77  
Сарс Дж. (Sars G.) 25, 27  
Сасса 71  
Свенгель Я. (Swengel J.) 13—15, 18, 48, 89, 98, 118  
Семенова Н. Л. 22, 98, 102  
Семпер К. (Semper K.) 132  
Сенеш Я. (Seneš J.) 35, 48, 49, 193, 198, 201, 251, 266  
Се-Юи-Кань (Xie-Ye-Xan) 71  
Симпсон Ч. (Simpson Ch.) 33, 35, 132, 135, 262, 265  
Синклер Р. (Sindair R.) 120  
Скарлато О. А. 56, 61, 63, 68, 69, 71, 78, 82, 84, 87, 88, 90, 95, 97, 98, 101—103, 117, 118, 161, 165, 166, 186, 188, 191, 192, 201—203, 240  
Слоун И. (Sloane I.) 90  
Смит А. (Smith A.) 32, 34—36, 71, 74, 75, 77, 78, 82, 88, 89, 137, 146, 186—188, 191, 192, 213, 216, 290  
Смит И. (Smith E.) 195, 273, 278, 281  
Смит И. Б. (Smith E. B.) 204, 206  
Смит Л. (Smith L.) 289—293  
Содем А. (Solem A.) 128  
Спеден Л. (Speden L.) 119  
Спуунер Г. (Spoonner G.) 204, 206, 208, 209  
Старк И. Н. 92, 95, 267  
Старобогатов Я. И. 169, 171  
Стасек Ч. (Stasek Ch.) 10  
Стента М. (Stenta M.) 45, 46  
Степ И. (Step E.) 34, 35, 126, 127, 137, 265, 284, 285  
Стефен А. (Stephen A.) 201, 202, 211, 212, 219  
Стикний П. (Stickney P.) 188  
Стимпсон В. (Stimpson W.) 116  
Столл Е. (Stoll E.) 283  
Страинджер Д. (Stringer D.) 188  
Стрелков А. А. 13, 58, 60  
Субраманьям Т. (Subrahmanyam T.) 128, 129  
Сугиура Я. (Sugiura J.) 84, 86  
Такаси О. (Takashi O.) 70  
Тарасов Н. И. 275, 277  
Тейлор Г. (Taylor G.) 132, 135  
Тернер Р. (Turner R.) 46, 271—275, 277, 280, 281  
Тиле И. (Thiele J.) 16, 28, 62, 81, 123, 183, 233, 278, 295  
Томлин М. (Tomlin M.) 157, 278, 280, 281  
Торсон Дж. (Thorson G.) 232  
Трантер Д. (Tranter D.) 38—40, 43  
Тридвилл Д. (Treadwell D.) 250  
Троицкий С. А. 206  
Турпаева Е. П. 166, 167, 187, 192, 193, 241  
Тэб Д. (Tab D.) 116  
Уайт М. (White M.) 82, 85—88, 101—103  
Уилбер К. (Wilbur K.) 9, 11, 53, 54, 62, 88, 89, 99, 163, 165, 186, 247, 258, 280  
Уолн (Walne) 74, 78  
Уорфил Г. (Warfel H.) 127  
Урбан В. (Urban W.) 33  
Ушаков П. В. 90, 247—249  
Уэлс И. (Wells I.) 71, 186, 187, 201  
Фест В. (Fest W.) 168—169, 178  
Фидлер Р. (Fiedler R.) 73  
Филагата З. А. 19, 22—24, 63, 68, 81, 102, 103, 118, 126, 128, 144, 166, 210, 244, 247—249, 284—286, 295, 298, 299  
Фич Дж. (Fitch J.) 159, 201, 213—217, 240  
Фишер П. (Fischer P.) 130, 159  
Флеминг К. (Fleming C.) 53—55, 57, 59, 60, 148, 151  
Фогель К. (Vogel K.) 164, 188  
Фокс Л. (Fox L.) 88  
Фор Л. (Faure L.) 53, 56  
Форбс И. (Forbes E.) 34, 35, 123, 137—141, 213, 228, 229, 250, 262, 265, 275, 277, 299  
Форд Дж. (Ford J.) 139  
Форд Э. (Ford E.) 201, 202  
Форстер Дж. (Forster G.) 226  
Фоулер Т. (Fowler T.) 139, 140  
Фрезер Я. (Fraser J.) 195, 204, 206  
Френкель Дж. (Fraenkel G.) 229  
Фреттер В. (Fretter V.) 266  
Фридрих К. (Friedrich K.) 89  
Фризл Л. (Frizzel L.) 145, 217, 247, 259, 281  
Фримен Р. (Freeman R.) 209  
Фудзи А. (Fuji A.) 120  
Фурукава М. (Furucawa M.) 120, 196  
Хайнд Дж. (Hynd J.) 38, 42, 43  
Халлам А. (Hallam A.) 164  
Ханкок Д. (Hancock D.) 78, 233  
Хант О. (Hunt O.) 205  
Хантер В. (Hunter W.) 76, 187, 244, 249  
Хаяши К. (Hayashi K.) 120  
Хеджпэт Дж. (Hedgpeth J.) 76  
Хедли К. (Hedley C.) 129, 157, 286  
Хёльдль О. (Hözl O.) 121  
Хенли С. (Hanley S.) 34, 35, 123, 137—141, 213, 228, 229, 250, 262, 265, 275, 277, 299  
Хирасака К. (Hirasaka K.) 8—11, 20  
Хирози Н. (Hirosi N.) 63, 69, 144, 146  
Хисаока 196  
Холлис А. (Hollis A.) 71, 73  
Холм Н. (Holme N.) 13, 14, 190, 191, 194, 197, 198, 200, 201, 203, 204, 206, 209, 211, 212, 222, 226—228, 233, 236, 241, 242,  
Хоу (Howe) 251  
Хусаинова Н. З. 179, 180—182  
Хэппер Б. (Hepper B.) 82, 90  
Хэт Х. (Heath H.) 25, 31  
Цзы-Чжунь-Янь (Tzi Chung-Jen) 71  
Чен-Я-Ши (Chen Ja-Schih) 35  
Честнуг А. (Chestnut A.) 71, 77  
Чжан-Си (Tchang Si) 71, 73, 75, 77  
Чипперфильд П. (Chipperfield P.) 85, 86  
Шаронов И. В. 247, 249  
Шарп Б. (Sharp B.) 223  
Шевченко Г. Г. 107  
Шеклфорд Л. (Schackelford L.) 157  
Шели Г. (Schalie H.) 121, 122  
Шелфорд В. (Shelford V.) 22—24  
Шенк Г. (Schenck H.) 202, 203, 207  
Шефер М. (Schaefer M.) 204  
Шлипер К. (Schliper C.) 96  
Шлютер К. (Schluiter C.) 32  
Шмидт К. (Schmidt C.) 68—70, 102, 277  
Шорыгин А. А. 92, 93, 171  
Шредер Е. (Schreder E.) 137, 284, 286  
Штармюлер Ф. (Starmühler L.) 32, 69, 117, 119, 160  
Штемпель В. (Stempell W.) 256  
Штудниц Дж. (Studnitz G.) 64, 65, 67—69  
Эдгрен Р. (Edgren R.) 216, 217  
Эмерсон У. (Emerson W.) 48, 71, 74, 75, 78, 193  
Эндрюс Дж. (Andrews J.) 121, 122  
Энсей К. (Ancey C.) 34  
Эрман П. (Erman P.) 96  
Эшрих Г. (Eschrich H.) 231, 232  
Яблонская Е. А. 181, 182  
Якубова Л. И. 13, 77, 166, 213, 266  
Ямамото Г. (Yamamoto G.) 56, 120, 195  
Янг К. (Yonge C.) 9, 12, 13, 16, 17, 19—22, 25, 27, 28, 46, 47, 52—54, 58, 61, 62, 65, 88, 89, 88, 123—125, 155, 156, 163—165, 186, 196, 200, 201, 204—206, 211, 213, 214—216, 218, 220, 221, 225, 226, 229, 230, 233—238, 247, 256—262, 264, 265, 280—282, 285, 296—298

## УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- Abra* 95, 152, 208, 210, 212, 213, 219  
*Abra aequalis* 251  
*Abra alba* 14, 99, 125, 137, 138, 147, 152, 156, 191, 193, 198, 203, 207, 210, 211, 212, 213, 233  
*Abra fragilis* 193, 210, 211, 212  
*Abra longicallis* 299  
*Abra nitida* 14, 18, 152, 210, 211, 212  
*Abra ovata* 210, 211, 212, 213  
*Abra prismatica* 210, 211, 212  
*Abra sp.* 135, 140, 142, 143  
*Abramus ballerus* 270  
*Acanthina brevidentata* 50  
*Acanthocardia* 166  
*Acila* 8  
*Acmaea digitalis* 207  
*Acmaea mesoienea* 50  
*Acteon tornalis* 270  
*Acteon tornatilis* 36  
*Adacna* 172, 178, 180, 181, 182  
*Adacna grimmii* 178  
*Adacna laeviuscula* 178, 179, 181, 182  
*Adacna laeviuscula fragilis* 178  
*Adacna minima* 182  
*Adacna plicata* 178, 180, 181, 182  
*Adacna plicata relictata* 178, 181  
*Adacna relictata* 178, 180  
*Adacna vitrea* 178, 179, 181  
*Adacna vitrea minima* 179, 180, 181, 182  
*Agarum* 60  
*Aloidis* 262  
*Amphiura filiformis* 152  
*Amussiinae* 61  
*Amussium* 61, 62  
*Amussium fenestratum* 62  
*Amussium hoskynsi* 62  
*Amussium papyraceum* 61, 62  
*Amussium pleuronectes* 61  
*Amussium watsoni* 61, 62  
*Anachis obesa* 78  
*Anadara* 50  
*Anfeltia* 60  
*Angulus modestus* 141  
*Angulus tenerus* 141  
*Anisomyaria* 37  
*Anodonta* 177  
*Anomia* 79, 81  
*Anomia aculeata* 79, 80  
*Anomia ephippium* 50, 79, 80, 230  
*Anomia glauca* 79  
*Anomia patelliformis* 79, 81  
*Anomia simplex* 80  
*Anomia squamula* 79, 80, 81  
*Anomiacea* 79  
*Anomiidae* 79  
*Aporrhais* 119  
*Aporrhais pes-pelecani* 14, 152, 266  
*Aporrhais serresianum* 125  
*Arca* 30, 31, 32, 33, 50, 53, 81, 230  
*Arca barbata* 49  
*Arca bouvieri* 31, 32  
*Arca diluvii* 266  
*Arca glycymeris* 33  
*Arca grandis* 50  
*Arca maujatakii* 70  
*Arca mutabilis* 31, 32, 33  
*Arca noae* 30, 31, 32, 33  
*Arca nodulosa* 33  
*Arca nucleus* 8  
*Arca occidentalis* 32  
*Arca pacifica* 31, 33  
*Arca reinharti* 50  
*Arca rostrata* 15  
*Arca senilis* 33  
*Arca tetragona* 31, 156  
*Arca umbonata* 30, 31, 32  
*Arca zebra* 30, 31, 32, 159  
*Arcacea* 30  
*Arcidae* 30  
*Arcinae* 30  
*Arcopagia* 201, 202, 203, 207  
*Arcopsis* 30, 31, 33  
*Arcopsis lactea* 31, 119, 156, 160, 191, 266  
*Arctica* 126  
*Arcticidae* 126  
*Aricia armiger* 188  
*Aspergillum javanum* 291  
*Astarte* 159, 18, 81  
*Astarte borealis* 104, 248  
*Astarte crenata* 33, 249, 299  
*Astarte fusca* 36, 266, 286  
*Asterias rubens* 233  
*Astropecten* 266  
*Atrina* 159  
*Axinus* 148  
*Bakewellidae* 48  
*Balanus* 95, 270  
*Balanus improvisus* 178, 182  
*Barbatia* 30, 31, 32  
*Barnea* 271, 272, 273, 274, 275, 276, 277  
*Barnea candida* 178, 182, 271, 272, 273, 275  
*Barnea costata* 271, 275  
*Barnea spinosa* 271  
*Barnea truncata* 272, 274  
*Bathyarca* 30, 31, 32, 33  
*Bathyarca gracilis*, 31, 33  
*Bathyarca groenlandica* 31, 33  
*Bathyarca pectunculoides* 31, 33  
*Bittium eschrichtii* 207  
*Brachidontes domingensis* 78  
*Brechites* 290, 291, 292, 293, 294  
*Brechites penis* 292, 293  
*Bryopa* 289, 290, 291  
*Buccinum undatum* 18, 33  
*Buccinum fragile* 18, 299  
*Buccinum groenlandicum* 18  
*Buccinum tenue* 18, 299  
*Buccinum tenuis* 104  
*Bulla nebulosa* 251  
*Bulla punctulata* 50  
*Bursa caelata* 50  
*Busycon contrarium* 78  
*Caecum trachea* 193  
*Callista gigantea* 139  
*Callista sayii* 141  
*Calocaris* 142, 143  
*Calocaris sp.* 140  
*Calyptraea* 48, 81, 119  
*Calyptraea chinensis* 140, 160, 193  
*Canuella perplexa* 270  
*Carcinus meanas* 90  
*Cardiacea* 161  
*Cardiidae* 161  
*Cardiinae* 161  
*Carditacea* 116  
*Carditidae* 116  
*Cardita* 116, 159  
*Cardita borealis* 116, 117  
*Cardita borealis novangliae* 117, 118  
*Cardita calyculata* 119  
*Cardita crassicostata* 118  
*Cardita crassidens* 117, 118  
*Cardita crebricostata* 117, 118  
*Cardita cuvieri* 117  
*Cardita domingensis* 117  
*Cardita floridana* 118  
*Cardita granulata* 118  
*Cardita granulata ferruginea* 118  
*Cardita grayi* 118  
*Cardita incisa* 117, 118  
*Cardita laennosa* 119  
*Cardita laticostata* 118  
*Cardita megestropha* 118  
*Cardita montiliata* 118  
*Cardita naviformis* 117  
*Cardita paucicostata* 117, 118  
*Cardita preplana* 117  
*Cardita prolongata* 117, 118  
*Cardita radiata* 118  
*Cardita spurea* 117  
*Cardita subquadrata* 117  
*Cardita sulcosa* 118  
*Cardita trapezia* 119  
*Cardita tridentata* 117  
*Cardita velutina* 117  
*Cardium* 50, 57, 81, 95, 113, 161, 166, 167, 182, 230  
*Cardium aculeatum* 162, 166  
*Cardium californiense* 161, 165, 166  
*Cardium ciliatum* 18, 127, 161, 165, 166, 299  
*Cardium corbis* 161, 163, 164, 165  
*Cardium costatum* 161  
*Cardium echinatum* 70, 137, 138, 161, 166, 191, 198  
*Cardium edule* 95, 124, 137, 138, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 171, 178, 182  
*Cardium edule lamarekii* 161, 162, 165, 166, 193, 270  
*Cardium elegantum* 161, 166  
*Cardium erinaceum* 161  
*Cardium exiguum* 95, 161, 165, 166, 191, 193, 217  
*Cardium fasciatum* 70, 161  
*Cardium humanum* 123





- Cyrena* 121  
*Cyrenacea* 120  
*Cyrtodaria* 252, 254  
*Cyrtodaria angusta* 254  
*Cyrtodaria jenisseae* 254  
*Cyrtodaria kurriana* 252  
*Cyrtodaria neuvillei* 254  
*Cyrtodaria siliqua* 252  
*Cyrtodaria transcaspica* 254  
*Cyrtodaria vagina* 254  
*Cyrtoptleura* 271
- Dacosta* 289, 290, 291  
*Dentalium* 81  
*Dentalium coarti* 119  
*Dentalium maltsani* 119  
*Dentalium rubescens* 152  
*Dentalium* sp. 14  
*Denticulina* 137  
*Dermocystidium marinum* 217  
*Didacna* 113, 167, 168, 171  
*Didacna baeri* 170  
*Didacna barbot-de-marnyi* 169, 170  
*Didacna crassa* 167, 168, 169, 171  
*Didacna protracta* 169, 170, 171  
*Didacna pyramidata* 170  
*Didacna trigonoides* 167, 168, 169, 170, 171  
*Diodora aspera* 207  
*Diplodonta* 144  
*Divaricella* 139, 141  
*Divaricella dentata* 139, 140  
*Divaricella divaricata* 139, 140, 142, 143, 193, 203, 230, 270  
*Divaricella quadrisulcata* 135, 139, 140  
*Donacidae* 213  
*Donax* 213, 215, 219  
*Donax actutangulus* 213  
*Donax anatinus* 213  
*Donax californicus* 213, 216  
*Donax denticulata* 50, 138, 140, 142, 230  
*Donax denticulatus* 49  
*Donax fossor* 213, 216, 217  
*Donax gouldi* 213, 214, 216  
*Donax julianae* 213, 216, 230  
*Donax laevigata* 213, 216  
*Donax obesa* 251  
*Donax politus* 213  
*Donax rugosus* 213  
*Donax trunculus* 213  
*Donax tumida* 213, 216  
*Donax variabilis* 213, 217, 216, 251  
*Donax venustus* 36, 193, 203, 213, 216, 230, 270
- Donax vittatus* 191, 203, 213, 215, 216, 227  
*Dosinia* 188, 191, 266  
*Dosinia africana* 33  
*Dosinia annae* 188  
*Dosinia concentrica* 50, 133, 140, 142, 188, 230  
*Dosinia crocea* 188, 190  
*Dosicia diana* 188, 190  
*Dosinia discus* 188, 189, 251  
*Dosinia dunkeri* 188, 190  
*Dosinia elegans* 188  
*Dosinia euclia* 188, 190  
*Dosinia exoleta* 137, 138, 188, 189, 190, 191, 227  
*Dosinia japonica* 188, 190  
*Dosinia lupinus* 14, 137, 138, 188, 189, 190, 191, 198, 233  
*Dosinia plana* 188  
*Dosinia ponderosa* 190  
*Dosinia torrida* 33  
*Dosinia victoriae* 188, 190  
*Dreissena* 105, 110, 113, 114, 177, 182  
*Dreissena andrussovi* 108  
*Dreissena caspia* 171, 182  
*Dreissena distincta* 108  
*Dreissena polymorpha* 106, 177, 182  
*Dreissena polymorpha* var. *fluviatilis* 108, 110  
*Dreissena rostriformis* 171  
*Dreissenacea* 105  
*Dreissenidae* 105  
*Dysodonta* 84
- Echinarachnius parma* 239  
*Echinocardium cordatum* 188  
*Echinocardium pennatifidum* 227  
*Egeta* 121  
*Ensis* 42, 197, 222, 226, 235  
*Ensis arcuatus* 191, 222, 227, 241  
*Ensis californicus* 222, 226, 227  
*Ensis directus* 222, 241  
*Ensis ensis* 36, 191, 222, 225, 226, 227, 230, 241, 242, 270  
*Ensis minor* 222  
*Ensis siliqua* 222, 225, 226, 227, 228, 230, 236, 270  
*Ensis* sp. 203.  
*Ensis tropicalis* 222, 226, 227  
*Ervilia* 243  
*Ervilia castanea* 243  
*Ervilia nitens* 50, 138, 140, 142, 230, 243  
*Erycinacea* 153  
*Erycininae* 153  
*Eulima incurva* 99
- Eupleura caudata* 188, 191  
*Euthalenessa dendrolepis* 286  
*Eutheromorpha* 282
- Fissurella* 48  
*Fissurella gibberula* 160  
*Forgia* 292  
*Fusus* 119
- Gadus aeglefinus* 36  
*Gadus morrhua* 36  
*Gafrarium mactracea* 141  
*Gafrarium minima* 270  
*Galeostrea gullata* 70  
*Gari* 50, 217, 219, 220  
*Gari affinis* 138, 140, 142  
*Gari angusta* 219, 220  
*Gari costullata* 36, 219, 286  
*Gari depressa* 219  
*Gari faeroensis* 14, 137, 138, 191, 198, 219, 233  
*Gari fervensis* 156, 218, 219, 227,  
*Gari intermedia* 219  
*Gari protracta* 220  
*Gari tellinella* 218, 219  
*Gari vespertina* 220  
*Gari vulgaris* 217  
*Gariidae* 217  
*Gemmana complexa* 36  
*Gibbula magus* 14, 203, 233  
*Glossocardia* 128, 129  
*Glossus* 123  
*Glycymeridae* 33  
*Glycymeris* 36, 50, 53, 57, 250  
*Glycymeris acuitocostatus* 34  
*Glycymeris albolineatus* 34, 35  
*Glycymeris americana* 34, 35  
*Glycymeris angulatus* 34  
*Glycymeris angulosus* 34  
*Glycymeris bicolor* 34  
*Glycymeris bimaculatus* 34, 35  
*Glycymeris caroliensis* 34, 35  
*Glycymeris castaneus* 34  
*Glycymeris chemnitzi* 34  
*Glycymeris decussatus* 34  
*Glycymeris delessertii* 34  
*Glycymeris gigantea* 34, 35  
*Glycymeris glycymeris* 34, 35, 36, 138, 140, 286  
*Glycymeris inaequalis* 34  
*Glycymeris laeviuscula* 178  
*Glycymeris longior* 35  
*Glycymeris maculata* 34  
*Glycymeris multicosata* 34  
*Glycymeris pectinatus* 33, 35, 142  
*Glycymeris pennaceus* 34
- Glycymeris pilosus* 34, 35, 160  
*Glycymeris siliqua* 252  
*Glycymeris spectralis* 34  
*Glycymeris subobsoleta* 34, 35  
*Glycymeris tessellata* 35  
*Glycymeris undatus* 34  
*Glycymeris violacescens* 34, 35, 270
- Herdmania pallida* 102  
*Heterodonta* 115  
*Hiatella* 244, 246, 248, 249, 260, 262  
*Hiatella acuta* 244  
*Hiatella arctica* 198, 207, 244, 245, 247, 248, 249  
*Hiatella gallicana* 244, 245, 247  
*Hiatella initialis* 244  
*Hiatella pholadis* 244  
*Hiatella rugosa* 33, 244  
*Hydrobia* 95, 182  
*Hydrobia* sp. 193, 270  
*Hydrobia ulvae* 70  
*Hydrobia ventricosa pusilla* 182
- Isocardia* 123  
*Isocardia cor* 266  
*Isocardia humanus* 123, 124, 125  
*Isocardiidae* 123  
*Isognomon* 48, 49, 50  
*Isognomon alatus* 49  
*Isognomon bicolor* 49, 138, 140, 142  
*Isognomon cumingii* 48  
*Isognomon chemnitzianus* 48, 49  
*Isognomon ephippium* 48, 49, 50  
*Isognomon isognomon* 48  
*Isognomon janus* 48  
*Isognomon listeri* 48, 49  
*Isognomon obliqua* 49, 50  
*Isognomon quadrangularis* 50  
*Isognomon rigida* 49, 50  
*Isognomoninae* 48
- Jagonia* 142, 143  
*Jagonia costata* 142, 143  
*Jagonia decussata* 144  
*Jagonia orbiculata* 140, 142, 143, 144  
*Jagonia reticulata* 142, 144  
*Juncus* 121
- Kellia* 153, 156  
*Kellia corbuloides* 144  
*Kellia laperousii* 153, 155, 156  
*Kellia rubra* 153

- Kellia suborbicularis* 153, 154, 155, 156  
*Kellyella miliaris* 299  
*Lamellibranchiata* 145  
*Laminaria* 57  
*Laminaria digitata* 81  
*Lasaea rubra* 156  
*Laurencia papillosa* 117  
*Leda* 15, 18, 50, 152, 230, 266  
*Leda acuta* 15, 18, 142  
*Leda callimene* 15  
*Leda eburnea* 15  
*Leda elenensis* 15  
*Leda fragilis* 15, 17, 299  
*Leda gibbosa* 15, 18  
*Leda homata* 203  
*Leda intermedia* 33  
*Leda minuta* 15, 16, 17, 70 299  
*Leda ornata* 15, 18  
*Leda oxia* 203  
*Leda pella* 15, 16 17  
*Leda pernula* 14, 15, 17, 18, 24, 33, 70, 104, 152  
*Leda tenuis* 299  
*Ledidae* 15  
*Lembulus* 16  
*Lentidium* 95, 267  
*Lentidium maeoticum* 178, 182, 193, 267, 269, 270  
*Lentidium mediterraneum* 36, 267, 270  
*Leptonidae* 153  
*Lethrinus carva* 44  
*Libitina* 128  
*Ligula tenuis* 210  
*Lima* 63  
*Lima attenuata* 63  
*Lima basilanica* 63, 66, 69  
*Lima caribea* 142  
*Lima dehiscens* 63  
*Lima dunkeri* 63, 69  
*Lima elliptica* 69  
*Lima excavata* 63, 69  
*Lima fjitau* 70  
*Lima goliath* 63, 69  
*Lima hemphilli* 63, 69  
*Lima hians* 61, 63, 65, 66, 67, 68, 69  
*Lima hyperborea* 63, 69  
*Lima indica* 63  
*Lima inflata* 63, 64, 67  
*Lima lima* 63  
*Lima loscombi* 63, 66, 67, 68, 69, 70  
*Lima orbigny* 63, 69  
*Lima pacifica* 63, 68, 69  
*Lima scabra* 49  
*Lima sinilaris* 63, 69  
*Lima squamosa* 69  
*Lima subauriculata* 63, 68, 69  
*Lima sulcata* 63  
*Lima tetrica* 63, 69  
*Lima vladivostokensis* 63, 68, 69  
*Lima vulgaris* 69  
*Limidae* 63  
*Limnocardium* 113  
*Liostrea* 71  
*Lithodomus lithophagus* 119  
*Lithophaga* 130  
*Lithophagus* 50  
*Lithophagus bisulcatus* 142  
*Lithothamnium* 57, 81  
*Littorina* 241  
*Littorina scutulata* 207  
*Littorina silvana* 207  
*Loripes* 136, 137  
*Loripes anatelloides* 136  
*Loripes lacteus* 136, 230  
*Loripes lucinalis* 136, 137  
*Loripes lucinalis leucoma* 136  
*Lucina* 48, 50, 132, 133, 135, 136, 138, 230  
*Lucina angulifera* 139  
*Lucina annulata* 207  
*Lucina auctorum* 137  
*Lucina californica* 132  
*Lucina chrysozona* 132, 135, 140, 142, 143  
*Lucina crenulata* 132  
*Lucina edentula* 132  
*Lucina exasperata* 132  
*Lucina floridana* 132, 135  
*Lucina fragilis* 135  
*Lucina leucoma* 140  
*Lucina lintea* 132, 135  
*Lucina pecten* 135  
*Lucina pennsylvanica* 132, 133, 135, 140  
*Lucina philippinensis* 132  
*Lucina punctata* 132  
*Lucina spinifera* 299  
*Lucina squamosa* 132, 135  
*Lucina tenuisculpta* 132, 135  
*Lucina tigerina* 132  
*Lucina tumida* 132  
*Lucinacea* 132, 133, 135, 136, 137, 139, 145, 147  
*Lucinidae* 132, 133, 141  
*Lutraria* 242  
*Lutraria angustior* 242  
*Lutraria arcuata* 242  
*Lutraria lutraria* 227, 242, 243  
*Lutraria magna* 242  
*Lutraria nuttallii* 251  
*Lutraria sirboldi* 242  
*Lutraria* sp. 191, 203  
*Macoma* 127, 199, 204, 207, 219  
*Macoma baltica*, 156, 204, 205, 206, 207, 208  
*Macoma brota* 204  
*Macoma calcarea* 18, 33, 127, 128, 204, 206, 207  
*Macoma cerina* 142  
*Macoma charlottensis* 203, 207  
*Macoma constricta* 49  
*Macoma expansa* 204  
*Macoma fusca* 141  
*Macoma quadrona* 207  
*Macoma incinata* 206  
*Macoma incongrua* 204, 207  
*Macoma indentata* 204  
*Macoma irus* 204, 207  
*Macoma middendorffii* 204  
*Macoma moesta* 204, 207  
*Macoma nasuta* 204, 206, 207  
*Macoma oneilli* 207  
*Macoma planiuscula* 207  
*Macoma secta* 206  
*Macoma* sp. 239  
*Macoma tentam* 251  
*Macoma yoldiformis* 204  
*Mactra* 50, 127, 197, 230, 240, 241  
*Mactra alata* 138, 140, 142  
*Mactra californica* 286  
*Mactra corallina* 36, 227, 230, 240, 241, 242, 270  
*Mactra corallina cinerea* 227, 236  
*Mactra elliptica* 219, 240  
*Mactra grayana* 240  
*Mactra lateralis* 251  
*Mactra lutraria* 242  
*Mactra sulcataria* 240  
*Mactracea* 240  
*Mactridae* 240  
*Malletia* 25  
*Malletia abyssorum* 25, 28  
*Malletia chilensis* 25  
*Malletia faba* 25  
*Malletia fiora* 25, 27  
*Malletia obtusata* 25, 26, 27, 28  
*Malletia pacifica* 25  
*Malletia pallida* 25  
*Malletia polita* 25, 28  
*Malletia sibogae* 25, 28  
*Malletia talama* 25  
*Malletiidae* 25  
*Margarita helicina* 104  
*Margarita groenlandica* 18, 104, 299  
*Martesia caribaea* 78  
*Martesia cuneiformis* 251  
*Martesia striata* 274  
*Marthasterias glacialis* 90  
*Melinna adriatica* 147, 152  
*Mercenaria* 183  
*Mercenaria violacea* 183  
*Mesodesmatidae* 243  
*Micromelana caspia* 171  
*Micromelania lineata* 182  
*Mitilicola intestinalis* 90  
*Mitrella lunata* 78  
*Modiolaria discors* 33  
*Modiolaria magna* 18  
*Modiolus* 81, 95  
*Modiolus adriaticus* 78, 95, 96, 97, 98  
*Modiolus americanus* 50, 97, 98, 99, 138, 140, 142  
*Modiolus barbatus* 97, 160  
*Modiolus eyzeni* 95, 97, 98, 99  
*Modiolus guyanensis* 95, 97  
*Modiolus kapax* 95  
*Modiolus modiolus* 95, 97, 98, 99  
*Modiolus phaseolinus* 70, 95, 97, 98, 99  
*Modiolus phenax* 95, 97, 98  
*Modiolus purpuratus* 95, 97  
*Modiolus spatulus* 97, 98, 99  
*Modiolus tulipa* 95, 97  
*Moerella* 201, 202  
*Monodacna* 95, 113, 171, 176, 177, 178  
*Monodacna albida* 172  
*Monodacna caspia* 171, 172, 182  
*Monodacna colorata* 171, 172, 173  
*Monodacna colorata angusticostata* 172  
*Monodacna colorata lucida* 172  
*Monodacna colorata razelmiana* 172, 178  
*Monodacna edentula* 172, 174, 175, 176, 177  
*Monodacna filatovae* 172  
*Monodacna pontica* 172, 175, 176, 177  
*Monodacna* sp. 176  
*Montacuta ferruginosa* 14, 188, 233  
*Murex* 48, 78, 188  
*Murex pomum* 78  
*Musculus* 99  
*Musculus corrugatus* 99, 102, 103  
*Musculus discrepans* 99, 102  
*Musculus filatovae* 100, 102  
*Musculus impressus* 100, 102, 103  
*Musculus incurvatus* 100, 102, 103  
*Musculus laevigatus* 99, 101, 102, 103  
*Musculus lebourae* 100, 102, 103  
*Musculus marmoratus* 100, 102, 103

- Musculus minutus* 100, 103  
*Musculus nigra* 99, 101, 102, 103, 104  
*Musculus olivaceus* 100, 102, 103  
*Musculus seminudus* 100, 102, 103  
*Musculus senhousia* 100, 102  
*Mya* 81, 219  
*Mya arctica* 244  
*Mya arenaria* 104, 207, 241, 251, 260  
*Mya glycymeris* 250  
*Mya nitens* 243  
*Mya suborbicularis* 153  
*Mya truncata* 14, 18, 203, 233, 260  
*Myacea* 260  
*Myidae* 260  
*Myocheres inflata* 135, 141, 144  
*Myrtea spinifera* 140, 152  
*Mytilacea* 82  
*Mytilaster* 91, 95, 171  
*Mytilaster lineatus* 91, 92, 93, 94, 95, 171  
*Mytilaster lineatus* var *zernovi* 92  
*Mytilaster minimus* 91, 92, 93, 94  
*Mytilaster monterosatoi* 91, 230  
*Mytilidae* 82  
*Mytilus* 82, 95  
*Mytilus afer* 82  
*Mytilus californianus* 82, 88, 89, 207  
*Mytilus canalis* 50, 138, 140, 142  
*Mytilus chorus* 82  
*Mytilus edulis* 70, 78, 82, 83, 85, 87, 88, 89, 90, 207, 241  
*Mytilus existus* 49  
*Mytilus galloprovincialis* 78, 82, 85, 87, 88, 89, 90, 94, 160, 193, 217  
*Mytilus galloprovincialis frequens* 87, 90  
*Mytilus galloprovincialis trepida* 84, 87  
*Mytilus grayanus* 57, 82, 86, 87, 88, 90  
*Mytilus hirundo* 38  
*Mytilus lineatus* 91  
*Mytilus magellanicus* 82  
*Mytilus modiolus* 95  
*Mytilus perna* 160  
*Mytilus polymorphys* 105  
  
*Nassa* 48, 78  
*Nassa clausa* 18  
*Nassa groenlandica* 18  
*Nassa mutabilis* 36, 270  
*Nassa neritea* 270  
*Nassa peripinguis* 251  
*Nassa reticulata* 70, 178, 182, 193  
*Nassa vibex* 139  
  
*Natica* 119, 188, 239, 266  
*Natica alderi* 188  
*Natica fusca* 299  
*Natica clausa* 241, 249, 299  
*Natica collaria* 119  
*Natica groenlandica* 249  
*Natica* sp. 239  
*Navicula* 175  
*Neocyrena* 121  
*Neopanope tekeana* 188  
*Neotaxodonta* 30  
*Neotrapezium* 128  
*Neoxylophaga* 280  
*Nephtys* 95  
*Nephtys* sp. 188  
*Neritina* 95  
*Nucula* 8, 18, 81, 152  
*Nucula agujana* 13, 14  
*Nucula colombiana* 8, 13, 14  
*Nucula declivus* 8, 13, 14  
*Nucula delphinodonta* 8, 11  
*Nucula exigua* 8, 13, 14  
*Nucula hanleyi* 8, 13  
*Nucula iphigenia* 13, 14  
*Nucula linki* 8, 13, 24  
*Nucula moorei* 8  
*Nucula nitida* 11, 13, 14, 203 233  
*Nucula nucleus* 8, 11, 12, 13, 70  
*Nucula panamiana* 8, 13  
*Nucula paytensis* 8  
*Nucula pigafettae* 13, 14  
*Nucula pisum* 8  
*Nucula proxima* 8, 11, 13  
*Nucula radiata* 8, 191  
*Nucula savatieri* 8, 13, 14  
*Nucula schenki* 8, 13  
*Nucula sulcata* 8, 13, 14, 18, 125, 152, 191, 299  
*Nucula taeniolata* 13, 14  
*Nucula tanneri* 8, 13, 14  
*Nucula tenuis* 8, 13, 14, 24, 33, 152, 207  
*Nucula turgida* 8, 11, 13, 14, 147  
*Nuculacea* 8, 10.  
*Nuculidae* 8  
*Nuculopsis* 8  
  
*Obostomia* 57, 78  
*Odostomia conoidea* 299  
*Odostomia impressa* 78  
*Odostomella pupoides* 299  
*Oligocheta* 182  
*Oliva* 48  
*Olivella boetica* 286

- Ophioglytta albida* 188  
*Ostracoda* 182  
*Ostreacea* 71  
*Ostreidae* 71  
*Ostrea* 50, 71, 75, 81, 230  
*Ostrea angasi* 76  
*Ostrea angelica* 71  
*Ostrea angulata* 71, 74, 77  
*Ostrea carinata* 138, 140, 142  
*Ostrea chilensis* 73, 75, 77  
*Ostrea chinata* 71  
*Ostrea circumpuncta* 71  
*Ostrea cucullata* 71, 73, 75, 77  
*Ostrea denselamellosa* 71, 76  
*Ostrea edulis* 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 119, 138, 140  
*Ostrea ephippium* 79  
*Ostrea equestris* 71, 76  
*Ostrea fischeri* 71  
*Ostrea gazar* 71  
*Ostrea gigas* 71, 75, 77  
*Ostrea iridescens* 50  
*Ostrea isognomon* 48  
*Ostrea lima* 63  
*Ostrea lurida* 75  
*Ostrea lutaria* 71, 73  
*Ostrea madrasensis* 71  
*Ostrea marylandica* 230  
*Ostrea maxima* 51  
*Ostrea palmula* 50, 71  
*Ostrea permollis* 71  
*Ostrea pleuronectes* 61  
*Ostrea rhizophorae* 71  
*Ostrea rivularis* 71, 75  
*Ostrea spreta* 71, 76  
*Ostrea sublamellosa* 71  
*Ostrea taurica* 71, 72, 75, 77, 78  
*Ostrea virginica* 71, 72, 74, 75, 76, 77, 78  
  
*Pandora* 23, 24, 282, 283, 284  
*Pandora brevifrons* 283  
*Pandora clavícula* 283  
*Pandora cornuta* 283  
*Pandora cristata* 283  
*Pandora filosa* 24, 207  
*Pandora inaequalis* 282, 283  
*Pandora pinna* 282, 283  
*Pandora unicifera* 283  
*Pandoracea* 281  
*Pandoridae* 282  
*Panicum* 121  
*Panopaea* 250  
*Panope* 250  
*Panope aldrovandi* 250  
*Panope americana* 250, 251  
  
*Panope australis* 250, 251  
*Panope bitruncata* 250, 251  
*Panope generosa* 250  
*Panope globosa* 250  
*Panope glycymeris* 250, 251  
*Panope norvegica* 250, 251  
*Panope plicata* 250, 251  
*Panope reflexa* 250, 251  
*Paleotaxodonta* 7  
*Paphia* 194, 195, 197  
*Patinopecten* 51  
*Pecten* 48, 50, 51, 53, 55, 56, 58, 230  
*Pecten aequisulcatus* 251  
*Pecten benedictus* 51  
*Pecten exasperatus* 138, 140, 142  
*Pecten grandis* 56  
*Pecten groenlandicus* 33  
*Pecten islandicus* 57  
*Pecten jacobaeus* 51, 57  
*Pecten jessoensis* 51, 53, 55, 56, 57  
*Pecten magellanicus* 56  
*Pecten maximus* 51, 53, 54, 55, 56, 57, 203  
*Pecten septemradiatus* 70  
*Pecten sericeus* 55  
*Pecten tenuicostatus* 52, 54  
*Pecten varius* 160  
*Pecten vitreus* 299  
*Pectinacea* 51, 62  
*Pectinaria* 95  
*Pectinidae* 51  
*Pectininae* 51  
*Perna* 48  
*Peronidia* 201  
*Petrochus beyrichi* 70  
*Petricola carditoides* 207  
*Phacoides nuttali* 137  
*Phacoides* 137, 138, 139  
*Phacoides annulatus* 137  
*Phacoides borealis* 137, 138, 140, 152  
*Phacoides filosus* 137  
*Phacoides jamaicensis* 137, 138, 139  
*Phacoides nassula* 137  
*Phacoides pectinatus* 137  
*Pharus* 233  
*Pharus legumen* 36, 230, 233, 234, 235, 236, 237, 270  
*Philina aperta* 14, 188, 233  
*Pholadacea* 271  
*Pholadidae* 271, 273, 276, 278  
*Pholadinae* 271  
*Pholadomya* 286  
*Pholadomya candida* 286, 287  
*Pholadomya loveni* 286  
*Pholadomya tasmanica* 286  
*Pholadomyidae* 286

- Pholas* 50, 246, 274, 275, 277, 278  
*Pholas campechiensis* 160, 251  
*Pholas clavata* 138, 140, 142  
*Pholas costata* 139, 140  
*Pholas dactylus* 275, 276, 277, 278  
*Pholas ovoidea* 207  
*Pholas pacifica* 251  
*Pholas penita* 207  
*Pholas truncata* 140  
*Pinna* 45, 48, 159  
*Pinna carnea* 46, 47  
*Pinna japonica* 48  
*Pinna muricata* 45, 138, 140, 142  
*Pinna nobilis* 48, 160  
*Pinna notabilis* 159  
*Pinna patagonica* 48  
*Pinna rigida* 159  
*Pinna rudis* 33  
Pinnacea 45  
Pinnidae 45  
Pinnixa 90  
Pitar 57, 191, 193  
*Pitar chione* 191  
*Pitar cordata* 191, 193  
*Pitar consanguineus* 191  
*Pitar eucymata* 191, 192  
*Pitar fluctuatus* 191  
*Pitar maculata* 191, 192  
*Pitar morrhuaana* 191  
*Pitar newcombiana* 191, 192  
*Pitar nimbose* 191, 192  
*Pitar pacifica* 191, 192  
*Pitar perfragilis* 191  
*Pitar rudis* 78, 191, 192, 193, 203, 217  
*Pitar rudis ochropicta* 191, 192, 193  
*Pitar rudis simplex* 192  
*Pitar texasiana* 191, 193  
*Pitar unicolor* 191  
Pitaria 191  
Polinices 78, 188  
*Polinices groenlandicus* 24  
Polymesoda 121  
*Polymesoda altilis* 121  
*Polymesoda anomale* 121  
*Polymesoda caroliniana* 121  
*Polymesoda isocardioides* 121  
*Polymesoda maritima* 121  
*Polymesoda mexicana* 121  
*Polymesoda olivacea* 121  
*Polymesoda radiata* 121  
*Polymesoda xeteki* 121  
Poromyacea 295  
Portlandia 18  
*Portunus puber* 90  
*Precessa elegantula* 286  
*Precessa macrophthalma* 286  
*Prosodacna* 113  
Protobranchiata 10, 256  
Psammobia 217  
Psammobiidae 217  
Pseudochama 157  
Pteria 38, 39  
*Pteria albina* 38, 39, 40, 41, 42, 43  
*Pteria anomioides* 38  
*Pteria atlantica* 33  
*Pteria atropurpurea* 38  
*Pteria chemnitzii* 38, 43  
*Pteria communis* 42  
*Pteria fucata* 38, 39, 40, 42, 43  
*Pteria hirundo* 38, 42, 43  
*Pteria maculata* 38, 42, 43  
*Pteria margaritifera* 39, 42, 43  
*Pteria margaritifera erythraensis* 38  
*Pteria martensi* 38, 43  
*Pteria mauritii* 38  
*Pteria maxima* 38, 42, 43  
*Pteria mira* 43  
*Pteria panasesae* 38  
*Pteria radiata* 38, 42, 43  
*Pteria sterna* 38, 42  
*Pteria sugillata* 38, 42  
*Pteria tarentina* 38  
*Pteria veillum* 38, 42, 43  
*Pteria vulgaris* 38, 39, 40, 42, 43  
*Pteria zebra* 38, 42, 43  
Pteriacea 38  
Pteriidae 38  
Purpura 78  
Pycnodonta 75  
*Pycnodonta cochlear* 75  
*Pycnodonta hyotis* 75  
*Radix auricularia* 178  
*Rapana bezoar* 78  
*Retusa* sp. 239  
*Rissoa splendida* 160, 193, 270  
*Sanguinolaria sanguinolenta* 49  
Sargassum 57  
Saxicava 244  
Saxicavacea 244  
Saxicavidae 244  
Scrobicularia 208  
*Scrobicularia cottardi* 270  
*Scrobicularia plana* 208, 209  
Scrobiculariidae 208  
*Semele* sp. 147  
Semelidae 215  
*Siliqua* 237, 239  
*Siliqua alta* 237  
*Siliqua costata* 141  
*Siliqua lucida* 237, 238  
*Siliqua media* 237, 238, 239  
*Siliqua patula* 237, 238  
*Siliqua radiata* 237  
*Solecurtus* 220, 221  
*Solecurtus candida* 220  
*Solecurtus chamasolen* 221  
*Solecurtus scopula* 221  
*Solecurtus strigillatus* 220  
Solemyacea 10, 256  
Solemyidae 256  
Solemya 256  
*Solen* 219, 228, 230  
*Solen ambiguus* 50, 228, 230  
*Solen americana* 251  
*Solen crockeri* 228, 229  
*Solen ensis* 222  
*Solen legumen* 233  
*Solen marginatus* 228  
*Solen marginatus pontica* 182  
*Solen mexicanus* 228  
*Solen pazensis* 228, 229  
*Solen pellucidus* 188  
*Solen pfeifferi* 228, 229  
*Solen radiatus* 237  
*Solen rosaceus* 228, 229  
*Solen sicarius* 228, 207, 229  
*Solen strigillatus* 220  
*Solen vagina* 36, 228, 229, 270  
*Solen vagina ponticus* 178  
*Solen viridis* 228, 229  
Solenacea 221, 222, 232, 233, 234  
Solenidae 222, 238  
Solenomya 256  
*Solemya bartschi* 256  
*Solemya borealis* 256, 257, 259  
*Solemya grandis* 256, 259  
*Solemya johnsoni* 207  
*Solemya mediterranea* 256, 259  
*Solemya panamensis* 256, 259  
*Solemya togata* 257, 258  
*Solemya valvulus* 256  
*Solemya velum* 256, 257, 259  
*Solemya winckworthi* 256, 259  
*Spatangus purpureus* 227  
*Sphaerium rivicola* 178  
Sphenia 260  
*Sphenia binghami* 260, 261  
*Sphenia fragilis* 260  
*Spisula* 57, 215, 240, 241  
*Spisula catiliformis* 240  
*Spisula hemphillyi* 240  
*Spisula sachalinensis* 240, 241  
*Spisula subtruncata* 14, 36, 191, 203, 217, 233, 240, 241, 242, 270  
*Spisula subtruncata triangula* 241  
*Spondylus bostrychites* 50  
*Spondylus senegalensis* 160  
*Spondylus unicolor* 33  
*Stirpulina* 289, 290, 291  
*Strombus* 48  
*Syndesmya* 210  
*Tagelus gibbus* 191  
Tapes 78  
Tapesidae 194  
*Taras* 144, 145, 146, 147  
*Taras aleutica* 144, 147  
*Taras antiquatus* 144  
*Taras apicalis* 144  
*Taras caelata* 144  
*Taras candeana* 50, 144, 230  
*Taras inezensis* 144, 146  
*Taras nucleiformis* 144, 146  
*Taras obliqua* 144, 146  
*Taras orbella* 144, 145, 146, 147  
*Taras platenensis* 144, 146  
*Taras punctata* 144, 145, 146, 147  
*Taras puncturella* 144  
*Taras rotundata* 14, 140, 144, 146, 147, 233  
*Taras semiaspera* 144, 146, 147  
*Taras semiasperoides* 144, 146  
*Taras semirugosa* 144, 146  
*Taras sericata* 144, 146  
*Taras soror* 144  
*Taras subquadrata* 144, 146  
*Taras torelli* 144, 147  
*Taras turgida* 144, 146  
*Taras venezuelensis* 144, 146  
*Taras vilardiboana* 144  
Tellina 50, 57, 199, 208, 210, 219  
*Tellina americana* 203  
*Tellina balaustina* 202, 266  
*Tellina calcarea* 204  
*Tellina carpenteri* 201, 202, 203, 207  
*Tellina communis* 202  
*Tellina crassa* 201, 202  
*Tellina cuspidaria* 295  
*Tellina declivis* 201  
*Tellina distorta* 201, 202  
*Tellina donacina* 14, 156, 193, 201, 202, 203, 227, 233, 270  
*Tellina exigua* 270  
*Tellina fabula* 14, 188, 191, 200, 201, 203, 216, 227  
*Tellina fabuloides* 36, 230, 270  
*Tellina flagellum* 203  
*Tellina flexuosa* 148  
*Tellina fluminalis* 120  
*Tellina idae* 201, 202, 203, 207

- Tellina inaequalis* 282  
*Tellina incarnata* 36, 270  
*Tellina lactea* 136  
*Tellina lamellata* 201  
*Tellina lutea* 201, 202, 203, 239  
*Tellina mediterranea* 267  
*Tellina modesta* 286  
*Tellina nitida* 36, 230, 270  
*Tellina obtusus* 286  
*Tellina planata* 36, 202, 230, 270  
*Tellina pygmaea* 201, 202  
*Tellina radiata* 199  
*Tellina salmonea* 201, 202  
*Tellina squalida* 156, 200, 201  
*Tellina tampaensis* 202  
*Tellina tenuis* 156, 178, 179, 182, 200, 201, 202, 206, 216, 230, 270  
*Tellina togata* 256  
*Tellina unifasciata* 203  
 Tellinacea 199, 214, 221, 233  
 Tellinidae 199, 215  
*Terebra corrugata* 33  
 Teredinidae 278  
*Teredo fistula* 50  
*Teredo navalis* 251  
*Thalassia* 141, 146, 147  
*Theodoxus* 182  
*Thracia* 284  
*Thracia colpoica* 284  
*Thracia conradi* 284, 285  
*Thracia convexa* 138, 284, 285  
*Thracia corbuloides* 284, 285  
*Thracia curta* 284, 285, 286  
*Thracia distorta* 138, 284, 285  
*Thracia myopsis* 284, 286  
*Thracia nitida* 283, 284  
*Thracia papyracea* 36, 230, 284, 285, 286  
*Thracia phaseolina* 138, 284, 285  
*Thracia praetenuis* 284, 285  
*Thracia pubescens* 138, 284, 285  
*Thracia ruchi* 284, 285  
*Thracia septentrionalis* 284, 286  
*Thracia squamosa* 284  
*Thracia truncata* 141, 284  
*Thracia villosiuscula* 138, 284, 285  
 Thraciidae 284  
*Thyasira* 148  
*Thyasira barbarena* 148  
*Thyasira buplicata* 151  
*Thyasira bisecta* 148, 151  
*Thyasira conia* 148, 151  
*Thyasira excavata* 148, 151, 152  
*Thyasira ferruginosa* 148  
*Thyasira flexuosa* 14, 18, 70, 104, 140, 148, 150, 151, 152, 203, 233  
*Thyasira granulosa* 151  
*Thyasira intermedia* 151, 299  
*Thyasira magellanica* 148, 151  
*Thyasira otagoensis* 148, 151  
*Thyasira peroniana* 148, 151  
*Thyasira resupina* 148, 151  
*Thyasira tomeana* 148, 151  
*Thyasira trapezoides* 207  
 Thyasiridae 148  
 Trapeziidae 128  
*Trapezium* 128, 129, 130  
*Trapezium angulatum* 128  
*Trapezium bicarinatum* 128, 129  
*Trapezium liratum* 128  
*Trapezium obesa* 128  
*Trapezium oblongum* 128  
*Trapezium rostrata* 129  
*Trapezium solenides* 129  
*Trapezium sowerbyi* 128  
*Trapezium sublaevigatum* 128, 129  
*Travisia forbesi* 24, 188  
*Tridacna* 53  
*Trigonella plana* 208  
*Trophonopsis breviatus* 99  
*Turritella* 119  
*Turritella communis* 14, 203, 233  
*Turritella terebra* 14, 152  
*Turritella triplicata* 266  
 Ungulinidae 144  
*Unio* 177  
*Urosalpinx* 188  
*Urosalpinx cinerea* 78, 188, 191  
*Valenciennius* 113  
*Vaucheria* 182  
 Veneracea 183  
*Venericardia* 116  
*Venericardia borealis ovata* 117, 118  
 Veneridae 183, 192  
*Venerupis* 159, 194, 195, 197, 198  
*Venerupis aurea* 195  
*Venerupis crebrelamellata* 194  
*Venerupis crenata* 194  
*Venerupis decussata* 195  
*Venerupis discrepans* 194  
*Venerupis exotica* 194, 197  
*Venerupis foliacea* 194  
*Venerupis iridescens* 194, 197  
*Venerupis japonica* 195  
*Venerupis oblonga* 194  
*Venerupis proclivis* 193, 217  
*Venerupis pullastra* 36, 124, 194, 195, 196, 197, 230, 270  
*Venerupis rhomboides* 191, 194, 197, 198  
*Venerupis rugata* 194  
*Venerupis rugata proclivis* 197  
*Venerupis rugata rugata* 197  
*Venerupis saxatilis* 196  
*Venerupis semidecussata* 196  
*Venerupis senescens* 194  
*Venerupis staminea* 195  
*Venus* 50, 57, 81, 119, 183, 184, 187, 188, 189  
*Venus brongniarti* 266  
*Venus cassina* 183, 184, 185, 191, 266  
*Venus crenulata* 33  
*Venus dysera* 183  
*Venus fasciata* 124, 183  
*Venus gallina* 36, 78, 160, 183, 186, 187, 188, 203, 217, 230, 270  
*Venus gallina corrugatula* 187  
*Venus islandica* 126  
*Venus jamaicensis* 137  
*Venus mercenaria* 141, 183, 186, 187, 251  
*Venus orbiculata* 142  
*Venus ovata* 70, 160, 183, 184, 198  
*Venus perforans* 194  
*Venus stimpsoni* 183, 186, 187  
*Venus striatula* 14, 70, 183, 184, 186, 188, 227, 233  
*Venus tumens* 191  
*Venus verrucosa* 183, 188, 191  
*Vermetus granulatus* 160  
*Viviparus* 178  
*Voluta* 48  
*Warnea* 292  
*Xylophaga* 278  
*Xylophaga abissorum* 278, 281  
*Xylophaga atlantica* 278, 279  
*Xylophaga dorsalis* 278, 279, 281, 299  
*Xylophaga globosa* 278, 281  
*Xylophaga japonica* 278  
*Xylophaga mexicana* 278, 281  
*Xylophaga praestans* 278  
*Xylophaga ricuzenica* 278, 279  
*Xylophaga subplicata* 278  
*Xylophaga washingtona* 279  
 Xylophaginiidae 278  
*Yoldia* 18, 23, 24  
*Yoldia arctica* 18, 19, 22, 23, 24, 104  
*Yoldia arctica aestuariorum* 23  
*Yoldia arctica artica* 23  
*Yoldia arctica portlandia* 23  
*Yoldia arctica siliqua* 23  
*Yoldia beringiana* 19, 20, 22, 23, 24  
*Yoldia cecinella* 19, 23, 24  
*Yoldia ensifera* 22, 23, 24  
*Yoldia frigida* 19  
*Yoldia hyperborea* 18, 19, 22, 23, 24, 127  
*Yoldia intermedia* 19, 22, 23, 24  
*Yoldia lenticula* 19, 22, 23, 24, 299  
*Yoldia limatula* 19, 20, 21, 22  
*Yoldia lucida* 19, 20, 21, 22  
*Yoldia martyria* 19, 23, 24  
*Yoldia montereyensis* 20  
*Yoldia perprotracta* 19, 20, 22, 23  
*Yoldia persei* 19, 22, 23, 24  
*Yoldia sapatilla* 19, 24  
*Yoldia scissurata* 23  
*Yoldia thraciaeformis* 19, 22, 23, 24  
*Yoldiella* 18  
*Zirphaea crispata* 141, 251, 274  
*Zostera marina* 78

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие . . . . .	5
<b>Отряд Paleotaxodonta</b>	
Надсемейство Nuculacea . . . . .	8
Семейство Nuculidae . . . . .	8
Род <i>Nucula</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	8
Семейство Ledidae . . . . .	15
Род <i>Leda</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	15
Род <i>Yoldia</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	18
Семейство Malletiidae . . . . .	25
Род <i>Malletia</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	25
<b>Отряд Neotaxodonta</b>	
Надсемейство Arcacea . . . . .	30
Семейство Arcidae . . . . .	30
Подсемейство Arcinae . . . . .	30
Род <i>Arca</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	30
Семейство Glycymeridae . . . . .	33
Род <i>Glycymeris</i> (Ж. Р. Казахашвили) . . . . .	33
<b>Отряд Anisomyaria</b>	
Надсемейство Pteriacea . . . . .	38
Семейство Pteriidae . . . . .	38
Род <i>Pteria</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	38
Надсемейство Pinnacea . . . . .	45
Семейство Pinnidae . . . . .	45
Род <i>Pinna</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	45
Семейство Bakewellidae . . . . .	48
Подсемейство Isognomoninae . . . . .	48
Род <i>Isognomon</i> (Ж. Р. Казахашвили) . . . . .	48
Надсемейство Pectinacea . . . . .	51
Семейство Pectinidae . . . . .	51
Подсемейство Pectininae . . . . .	51
Род <i>Pecten</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	51
Подсемейство Chlamysinae . . . . .	57
Род <i>Chlamys</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	57
Подсемейство Amussinae . . . . .	61
Род <i>Amussium</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	61
Семейство Limidae . . . . .	63
Род <i>Lima</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	63

Надсемейство Ostreacea . . . . .	71
Семейство Ostreidae . . . . .	71
Род <i>Ostrea</i> (Ж. Р. Казахашвили) . . . . .	71
Надсемейство Anomiacea . . . . .	79
Семейство Anomiidae . . . . .	79
Род <i>Anomia</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	79
Надсемейство Mytilacea . . . . .	82
Семейство Mytilidae . . . . .	82
Род <i>Mytilus</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	82
Род <i>Mytilaster</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	91
Род <i>Modiolus</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	95
Род <i>Musculus</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	99
Надсемейство Dreissenacea . . . . .	105
Семейство Dreissenidae . . . . .	105
Род <i>Dreissena</i> (И. Г. Тактакишвили) . . . . .	105
Род <i>Congeria</i> (И. Г. Тактакишвили) . . . . .	111

**Отряд Heterodonta**

Надсемейство Carditacea . . . . .	116
Семейство Carditidae . . . . .	116
Род <i>Cardita</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	116
Надсемейство Cyrenacea . . . . .	120
Семейство Corbiculidae . . . . .	120
Род <i>Corbicula</i> (Ж. Р. Казахашвили) . . . . .	120
Род <i>Polymesoda</i> (Ж. Р. Казахашвили) . . . . .	121
Надсемейство Isocardiacea . . . . .	123
Семейство Isocardiidae . . . . .	123
Род <i>Isocardia</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	123
Надсемейство Cyprinacea . . . . .	126
Семейство Cyprinidae . . . . .	126
Род <i>Cyprina</i> (Ж. Р. Казахашвили) . . . . .	126
Семейство Trapeziidae . . . . .	128
Род <i>Trapezium</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	128
Род <i>Coralliophaga</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	130
Надсемейство Lucinacea . . . . .	132
Семейство Lucinidae . . . . .	132
Род <i>Lucina</i> (Ж. Р. Казахашвили) . . . . .	132
Род <i>Loripes</i> (Ж. Р. Казахашвили) . . . . .	136
Род <i>Phacoides</i> (Ж. Р. Казахашвили) . . . . .	137
Род <i>Divaricella</i> (Ж. Р. Казахашвили) . . . . .	139
Род <i>Codakia</i> (Ж. Р. Казахашвили) . . . . .	141
Род <i>Jagonia</i> (Ж. Р. Казахашвили) . . . . .	142
Семейство Ungulinidae . . . . .	144
Род <i>Taras</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	144
Семейство Thyasiridae . . . . .	148
Род <i>Thyasira</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	148
Надсемейство Erycinacea . . . . .	153
Семейство Leptonidae . . . . .	153
Подсемейство Erycininae . . . . .	153
Род <i>Kellia</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	153

Надсемейство Chamacea . . . . .	157
Семейство Chamidae . . . . .	157
Род <i>Chama</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	157
Надсемейство Cardiacea . . . . .	161
Семейство Cardiidae . . . . .	161
Подсемейство Cardiinae . . . . .	161
Род <i>Cardium</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	161
Род <i>Didacna</i> (Е. Г. Ахвледнани) . . . . .	167
Род <i>Monodacna</i> (Е. Г. Ахвледнани) . . . . .	171
Род <i>Adacna</i> (Е. Г. Ахвледнани) . . . . .	178
Надсемейство Veneracea . . . . .	183
Семейство Veneridae . . . . .	183
Род <i>Venus</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	183
Род <i>Dosinia</i> (Ц. И. Бадзошвили) . . . . .	188
Род <i>Pitar</i> (Ж. Р. Казахашвили) . . . . .	191
Род <i>Venerupis</i> (Ц. И. Бадзошвили) . . . . .	194
Надсемейство Tellinacea . . . . .	199
Семейство Tellinidae . . . . .	199
Род <i>Tellina</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	199
Род <i>Macoma</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	204
Семейство Scrobiculariidae . . . . .	208
Род <i>Scrobicularia</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	208
Род <i>Abra</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	210
Семейство Donacidae . . . . .	213
Род <i>Donax</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	213
Семейство Psammobiidae . . . . .	217
Род <i>Gari</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	217
Род <i>Solecurtus</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	220
Надсемейство Solenacea . . . . .	222
Семейство Solenidae . . . . .	222
Род <i>Ensis</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	222
Род <i>Solen</i> (Л. В. Мухелишвили) . . . . .	228
Род <i>Cultellus</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	231
Род <i>Pharus</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	233
Род <i>Siliqua</i> (Г. А. Квалиашвили) . . . . .	237
Надсемейство Mactracea . . . . .	240
Семейство Mactridae . . . . .	240
Род <i>Mactra</i> (Л. В. Мухелишвили) . . . . .	240
Род <i>Lutraria</i> (Л. В. Мухелишвили) . . . . .	242
Семейство Mesodesmatidae . . . . .	243
Род <i>Ervilia</i> (Л. В. Мухелишвили) . . . . .	243
Надсемейство Saxicavacea . . . . .	244
Семейство Saxicavidae . . . . .	244
Род <i>Hiatella</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	244
Род <i>Panope</i> (Ж. Р. Казахашвили) . . . . .	250
Род <i>Cyrtodaria</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	252
<b>О т р я д Desmodonta</b>	
Надсемейство Solemyacea . . . . .	256
Семейство Solemyidae . . . . .	256
Род <i>Solemya</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	256

Надсемейство Myacea . . . . .	260
Семейство Myidae . . . . .	260
Род <i>Sphenia</i> (Ц. И. Бадзошвили) . . . . .	260
Семейство Corbulidae . . . . .	262
Род <i>Corbula</i> (Ж. Р. Казахашвили) . . . . .	262
Род <i>Lentidium</i> (Ж. Р. Казахашвили) . . . . .	267
Надсемейство Pholadacea . . . . .	271
Семейство Pholadidae . . . . .	271
Подсемейство Pholadinae . . . . .	271
Род <i>Barnea</i> (Е. М. Жгенти) . . . . .	271
Род <i>Pholas</i> (Е. М. Жгенти) . . . . .	275
Семейство Xylophaginiidae . . . . .	278
Род <i>Xylophaga</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	278
Надсемейство Pandoracea . . . . .	282
Семейство Pandoridae . . . . .	282
Род <i>Pandora</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	282
Семейство Thraciidae . . . . .	284
Род <i>Thracia</i> (Ж. Р. Казахашвили) . . . . .	284
Семейство Pholadomyidae . . . . .	286
Род <i>Pholadomya</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	286
Надсемейство Clavagellacea . . . . .	289
Семейство Clavagellidae . . . . .	289
Род <i>Clavagella</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	289
Род <i>Brechites</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	291
Надсемейство Pogyomyacea . . . . .	295
Семейство Cuspidariidae . . . . .	295
Род <i>Cuspidaria</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	295
Литература . . . . .	300
Указатель авторов . . . . .	326
Указатель латинских названий . . . . .	332



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Центральная контора «Академкнига»

В магазинах «Академкнига» имеются в продаже следующие книги  
по палеонтологии:

- Алексеева Р. Е. Девонские атрипиды Кузнецкого и Минусинского бассейнов и восточного склона Северного Урала. 1962. 198 стр. 12 табл., 1 вкл. 1 р. 37 к.
- Астрова Г. Г. Морфология, история развития и система ордовикских и силурийских мшанок. Труды Палеонтологического института. Т. 106. 1965. 432 стр. 3 р.
- Беккер - Мигдисова Е. Э. Новые пермские равнокрылые Европейской части СССР. Труды Палеонтологического института. Т. 76. 1960. 112 стр. 67 к.
- Беккер - Мигдисова Е. Э. Третичные равнокрылые Ставрополя. Труды Палеонтологического института. Т. 104. 1964. 108 стр., 7 табл. 72 к.
- Богословская М. Ф. Артиские аммоноидеи Среднего Урала. Труды Палеонтологического института. Т. 87. 1962. 100 стр. 71 к.
- Возин В. Ф., Тихомирова В. В. Полевой атлас двустворчатых и головоногих моллюсков триасовых отложений Северо-Востока СССР. 1964. 196 стр., 50 табл. 1 р.
- Вопросы микропалеонтологии.  
Вып. 3. 1960. 136 стр. 7 вкл. 91 к.  
Вып. 4. 1960. 130 стр. 2 вкл. 91 к.  
Вып. 5. 1961. 183 стр. 20 вкл. 1 р. 42 к.  
Вып. 6. 1962. 154 стр. 10 вкл. 1 р.  
Вып. 8. 1964. 231 стр. 1 р. 70 к.
- Добролюбова Т. А. и др. Наставления по сбору и изучению палеозойских кораллов. 1964. 55 стр., 6 табл. 28 к.
- Дубатов В. Н. Табуляты и гелиолитиды силурийских и девонских отложений Рудного Алтая. 1962. 109 стр., 1 вкл. 68 к.
- Журавлева И. Т. Археопаты Сибирской платформы. 1960. 345 стр. 17 л. табл. 60 к.
- Журавлева И. Т. Археопаты Сибири. Одностенные археопаты СССР. 1963. 139 стр. 87 к.
- Археопаты Сибири. Двустенные археопаты. 1964. 132 стр., 16 табл. 94 к.
- Мерклин Р. Л., Петров О. М., Амитров О. В. Атлас-определитель моллюсков четвертичных отложений Чукотского полуострова. 1962. 60 стр., 13 вкл. 53 к.
- Моллин В. А., Новожилов Н. И. Двустворчатые листоногие перми и триаса Севера СССР. 1965. 118 стр. 65 к.
- Невеская Л. А. Определитель двустворчатых моллюсков морских четвертичных отложений Черноморского бассейна. Труды Палеонтологического института. Т. 96. 1963. 281 стр. 1 р. 23 к.

Справочник по экологии морских двустворок

Утверждено к печати  
Институтом палеобиологии  
Академии наук Грузинской ССР

Редакторы издательства Е. В. Тихомирова, Р. Л. Цыбульская  
Художественно-технический редактор А. П. Гусева  
Художник М. Л. Колманец

Сдано в набор 8/XII 1965 г. Подписано  
к печати 5/II 1966 г. Формат 60×90<sup>1/16</sup>. Печ. л. 22.  
Уч.-изд. л. 21,3. Тираж 1400 экз.  
Т-06215. Изд. № 624/66. Тип. зак. № 3547

Цена 1 р. 52 к.

Издательство «Наука».  
Москва, К-62, Подсосенский пер., д. 21  
2-я типография издательства «Наука».  
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

**Н е в е с с к а я Л. А.** Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология. Труды Палеонтологического института. Т. 105. 1965. 391 стр., 2 вкл., 19 табл. 2 р. 52 к.

**Основы палеонтологии.** Справочник для палеонтологов и геологов СССР. В пятнадцати томах.

Моллюски — панцирные двустворчатые, лопатоногие. 1960. 300 стр. 44 л. табл. 2 р. 60 к.

Членистоногие трахейные и хелицеровые. 1962. 560 стр. 22 л. табл. 4 р. 92 к.

Моллюски — головоногие. I. Наутилоидеи, эндоцератоидеи, актиноцератоидеи, бактритоидеи, аммоноидеи. 1965. 438 стр., 86 л. табл. 4 р. 35 к.

Губки, археоциаты, кишечно-полостные, черви. 1963. 485 стр. 5 р. 07 к.

Бесчелюстные рыбы. 1964. 523 стр. 4 р. 50 к.

Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. 1964. 723 стр. 6 р.

Книги можно приобрести в магазинах «Академкнига».

Адреса магазинов:

Москва, ул. Горького, 8; Москва, ул. Вавилова, 55/5; Москва, Мичуринский пр., 12, магазин «Книга—почтой»; Ленинград, Д-120, Литейный пр., 57; Свердловск, ул. Белинского, 71-в; Новосибирск, Красный пр., 51; Киев, ул. Ленина, 42; Харьков, Уфимский пер., 4/6; Алма-Ата, ул. Фурманова, 139; Ташкент, ул. Шота Руставели, 43; Баку, ул. Джапаридзе, 13; Уфа, Пр. Октября, 129.

Заказы на книги издательства «Наука» принимают также местные магазины книготоргов.

#### ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Стр.	Строка	Напечатано	Должно быть
2	1 св.	Ахвелидиани	Ахвледидани
121	12 сн.	створке	стороне
132	5 сн.	вводной	выводной
145	19 сн.	Lamellibranchiata	Lacinasea

«Справочник по экологии»