

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МАЛАКОФАУНИСТИЧЕСКОГО МЕТОДА ДЛЯ РЕКОНСТРУКЦИИ ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ КОНЦА ПОЗДНЕГО НЕОПЛЕЙСТОЦЕНА – ГОЛОЦЕНА ПО МАТЕРИАЛАМ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ “ПЕЩЕРА ТЕТЮХИНСКАЯ” (ЮГ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА, РОССИЯ)

© 2024 г. Е. М. Осипова^{а, *}, Г. А. Данукалова^{а, **}, М. П. Тиунов^{б, ***}

^аИнститут геологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, 450077 Россия

^бФедеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения РАН, Владивосток, 690022 Россия

*e-mail: myrte@mail.ru

**e-mail: danukalova@ufaras.ru

***e-mail: tiunov@biosoil.ru

Поступила в редакцию 01.09.2023 г.

После доработки 08.11.2023 г.

Принята к публикации 21.11.2023 г.

Приведены результаты изучения раковин наземных моллюсков из рыхлых отложений пещеры Тетюхинская (г. Дальнегорск, Приморский край, Россия). Краткие описания моллюсков и их изображения дополняют редкие сведения по ископаемой четвертичной фауне моллюсков региона. При помощи малакологического анализа были выделены характерные зоны и малакокомплексы, которые использованы как индикаторы биотопов, существовавших у пещеры и на прилегающей территории. Данные по палеоэкологическим условиям отдельных видов моллюсков показывают, что в конце позднего неоплейстоцена и голоцене на территории вблизи пещеры были развиты широколиственные и смешанные леса, а также открытые поляны с луговой растительностью.

Ключевые слова: наземные моллюски, малакозоны, четвертичный период, Приморский край, палеореконструкции

DOI: 10.31857/S0044513424020092, EDN: VWCANY

Малакофаунистические исследования, наряду с другими методами, широко применяются при изучении рыхлых отложений различных карстовых полостей (Татарников, 2012; Гасилин и др., 2013; Тиунов, Gusev, 2021). Раковины моллюсков довольно часто встречаются в пещерных отложениях, а их изучение помогает восстанавливать палеоэкологические условия и особенности биотопов разных временных отрезков при осадконакоплении. Моллюски являются малоподвижными животными, и в то же время чувствительны к разнообразным условиям обитания, особенно к изменениям температуры, влажности и освещенности. Соответственно, изучение четвертичных моллюсков позволяет восстанавливать условия микросреды их обитания в непосредственной близости от карстовых полостей и реконструировать палеообстановки в целом по региону.

Четвертичные моллюски из рыхлых отложений карстовых полостей широко изучаются для

реконструкций природной среды (например, Ložek, 2000; Alexandrowicz, 2000; Stefaniak et al., 2009; Danukalova et al., 2020; Hajna et al., 2021; Osipova et al., 2021).

Как отмечали Skoczylas-Śniaz и Alexandrowicz (2022), карбонатные породы, в частности известняк, являются благоприятным субстратом для обитания наземных моллюсков, раковины которых отличаются тонкостенностью, поэтому любое химическое или физическое воздействие на них легко приводит к их разрушению. Таким образом, найденные раковины моллюсков удовлетворительной сохранности в пещерных отложениях можно рассматривать как захороненные *in situ*, т.е. комплексы моллюсков будут отражать палеоэкологические условия, в которых накапливались осадки (Skoczylas-Śniaz, Alexandrowicz, 2022).

В работе впервые приведены данные по составу малакофауны окрестностей пещеры Тетюхинская



Рис. 1. Расположение пещеры Тетюхинская юго-восточнее хребта Сихотэ-Алинь (А) на Google-карте. Треугольником показано местонахождение пещеры (Б). Фото М. П. Тиунова.

в позднем неоплейстоцене и голоцене: обсуждено систематическое положение выявленных видов моллюсков, даны их краткие морфологические описания, проведена реконструкция природной среды на обсуждаемом временном отрезке. В литературных источниках отсутствуют данные о комплексах наземных моллюсков позднего неоплейстоцена на территории Приморья, что указывает на актуальность и новизну исследований. Известные авторам публикации посвящены редкому наземному моллюску *Strotilops coreana* Pilsbry 1927 (Прозорова и др., 2006) из верхнеоплейстоценовых отложений карстовой полости Медвежий клык на хребте Лозовый (Сихотэ-Алинь) и позднеголоценовым пресноводным, морским и единичным наземным моллюскам из археологических памятников (Раков, 2002; Вострецов, Раков, 2009; Саенко и др., 2015, 2019; Никитин и др., 2016; Лутаенко, Артемьева, 2017; Лутаенко и др., 2021, 2022).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Пещера Тетюхинская находится на правом берегу р. Инза (левый приток р. Тетюхэ) к юго-востоку от хребта Сихотэ-Алинь и севернее г. Дальнегорска (44°35' N, 135°36' E) (рис. 1). Пещера образовалась в карбонатных отложениях верхнего триаса. Вход в пещеру Тетюхинская расположен на высоте 410 м над ур. м., протяженность описанной части

пещеры 350 м (Гасилин и др., 2013). Пещера открыта в 1980 г., позже исследована В. А. Татарниковым (2008, 2011 гг.) и краеведческим клубом “Тетюхе” под руководством Г. Смирнова (в 2009–2010 гг.). При раскопках ходов в поисках продолжений пещеры спелеологи обнаружили костные остатки животных. Кости принадлежали позднеплейстоценовым и голоценовым млекопитающим, птицам и амфибиям (Гасилин и др., 2013). В 2012–2015 гг. М. П. Тиуновым было заложено в пещере 6 шурфов, 4 из них пройдены до скального дна. В процессе раскопок описаны восемь литологических слоев (сверху вниз): 1 – серовато-бурый суглинок, 2 – бурый суглинок с крупными фрагментами карбонатных пород, 3 – буроватый тяжелый суглинок с мелкими фрагментами пород, 4 – бурый суглинок с мелкими обломками пород, 5 – желтовато-бурый светлый суглинок с мелкими фрагментами карбонатных пород, 6 – буроватый легкий суглинок с щебнем, 7 – глина желтоватая с щебнем, 8 – темно-желтая влажная глина с многочисленным щебнем известняка. При раскопках шурфов рыхлый грунт снимали по десятисантиметровым уровням. Все отобранные пробы промывали в воде на ситах с диаметром ячеек 1 мм и высушивали в полевых условиях, далее в лаборатории изучали ископаемые остатки млекопитающих и моллюсков (рис. 2) (Osipova et al., 2024). Данная публикация описывает результаты малакологических исследований.

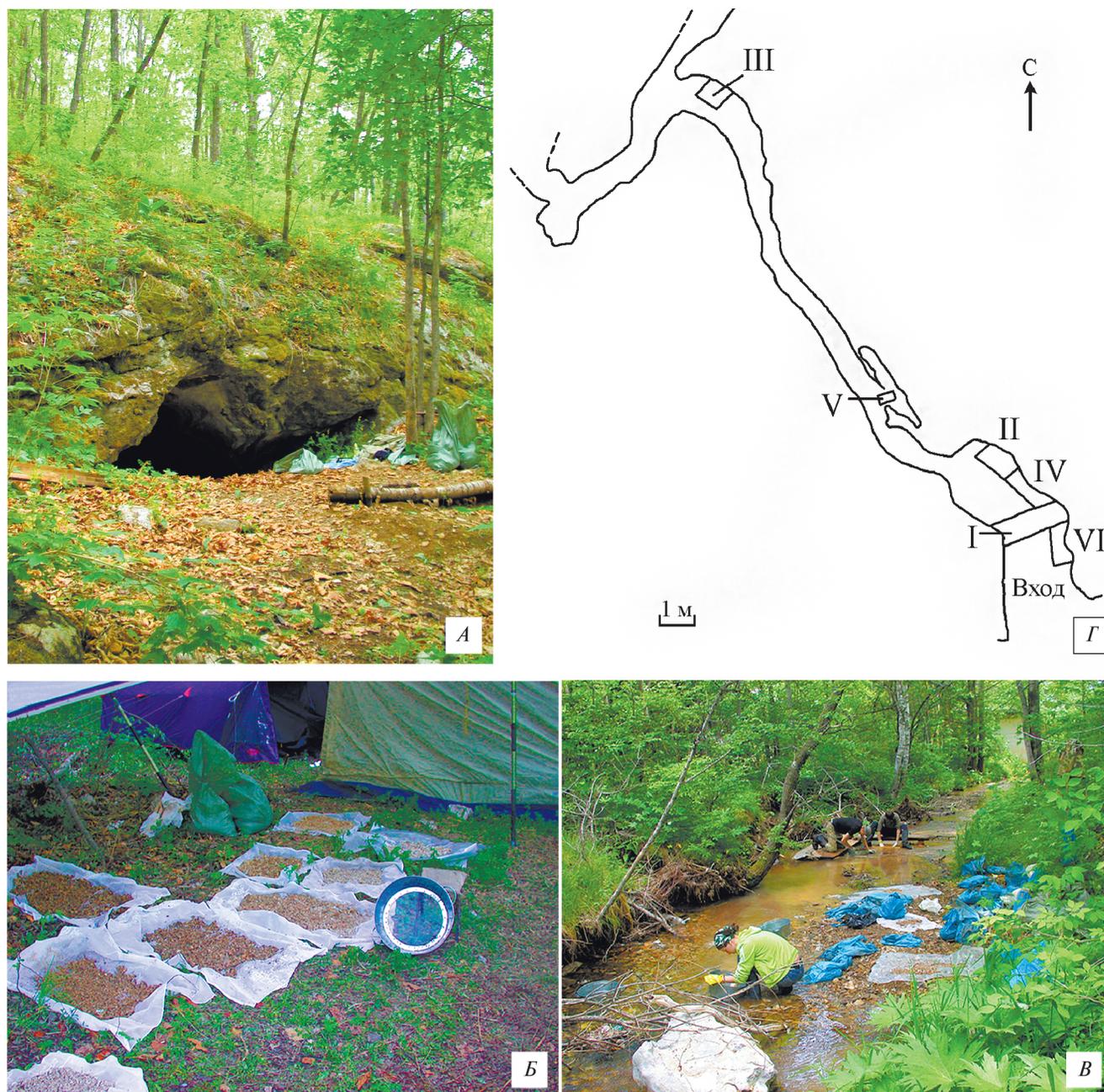


Рис. 2. Вход в пещеру (А); просеивание осадка, промывка и сушка отобранных проб на фаунистические остатки (Б, В); план пещеры (Г). Фото М. П. Тиунова. План пещеры составлен Д. А. Космач, Б. Е. Панасенко и Г. А. Исаевой (30.08.2011). Римскими цифрами обозначены номера шурфов.

В результате исследований были найдены 14 369 раковин наземных моллюсков, а также неопределимый детрит. Пробы содержали разное количество раковин (табл. 1). Количество раковин подсчитывали по методике Ложека (Ložek, 1964), согласно которой отдельные фрагменты раковины – макушка и нижний оборот с устьем – соответствовали одной раковине. Количество подсчитанных таким образом фрагментов прибавляли к целым экземплярам.

Процентные соотношения таксонов в пробах не подсчитывали, потому что, следуя методикам для правильного отражения данных, в одной пробе из аллювиальных отложений должно быть не менее 200 раковин (White et al., 2008), а в одной пробе из пещерных отложений – не менее 50 экз. (Szymanek et al., 2016). В большинстве же случаев в пещерных отложениях содержание раковин в пробах составляет менее 50 экз., что видно и на нашем материале.

Данные по средним показателям видов в конкретных слоях использованы для предварительных реконструкций палеоэкологических обстановок. Определения моллюсков сделаны по работам Лихарева и Раммельмейер (1952), Прозоровой с соавторами (2018), Сысоева и Шилейко (Sysoev, Shileyko, 2009) и даны в систематическом порядке согласно World Register of Marine Species (WoRMS).

Для описания малакозон (MZ) приняты следующие термины: абсолютный доминант (многочисленный) (более 50 %), доминант (часто встречающийся) (50–30 %), субдоминант (немногочисленный) (30–15 %), второстепенный (редкий) (15–5 %), малозначимый (единичный) вид (менее 5 %) (Баканов, 1987).

Для палеоэкологического анализа использованы данные о температуре воздуха, влажности и растительном покрове на основании изучения современных моллюсков, в т.ч. из Приморья (Россия), проанализирована литература по четвертичной малакофауне с упоминанием различных палеоэкологических факторов (Лихарев, Раммельмейер, 1952; Ložek, 1964; Riedel, 1967; Puisségur, 1976; Шилейко, 1978, 1984; Willis et al., 2000; Alexandrowicz, 2002; Прозорова и др., 2007, 2018; Sysoev, Shileyko, 2009) и с учетом других опубликованных данных (Germain, 1930; Adam, 1960; Kerney et al., 1983; Kerney, Cameron, 1999; www.animalbase.uni-goettingen.de).

Фотографии раковин моллюсков сделаны на стереомикроскопе Motic SMZ-171 с камерой Motiscam-10+. Коллекция раковин моллюсков (№ 389) хранится в Институте геологии УФИЦ РАН (г. Уфа, Россия).

Для уточнения возраста рыхлых пещерных отложений было проведено радиоуглеродное AMS-датирование: 39874±133 лет NSK-850, UGAMS-21786 (зуб *Ursus thibetanus* Cuvier 1823; шурф II, гл. 0.4–0.5 м, слой 3) (Kosintsev et al., 2016, 2020), 37673±950 лет NSKA-851 (зуб *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1839), шурф I, гл. 0.5–0.6 м, слой 3) (Osipova et al., 2023 в печати) и радиоуглеродное ¹⁴C датирование: 20 215±10 000 лет SPb-1057 (кости млекопитающих, шурф II, гл. 0.4–0.5 м, слой 3) (Kosintsev et al., 2020), 8590±40 лет RUSA14 (зуб *Panthera tigris* (Linnaeus 1758), шурф VI, гл. 0–0.2 м, слой 1?–2) (Sun et al., 2022 в печати), 8585±45 лет RUSA06 (зуб *Panthera tigris* (Linnaeus 1758), шурф II, гл. 0.1–0.2 м, слой 2) (Sun et al., 2022 в печати), 8570±60 лет RUSA04 (зуб *Panthera tigris* (Linnaeus 1758), шурф IV, гл. 0.2–0.3 м, слой 2) (Sun et al., 2022 в печати), 8650±70 лет RUSA12 (кость *Panthera tigris* (Linnaeus 1758), шурф IV, гл. 0–0.4 м, отвал) (Sun et al., 2022 в печати). Полученные даты позволили сопоставить рыхлые отложения с морскими изотопными стадиями МИС 3–1 и с хроностратиграфическими подразделениями начиная с позднего неоплейстоцена к голоцену.

Моллюски были условно разделены на три группы в соответствии с их предпочтением разных типов растительности (согласно P. Sümegi в Willis et al., 2000): лесные местообитания, открытые участки и промежуточные (табл. 2). В третью группу относят виды моллюсков, которые могут жить в различных типах растительности и в лесах, и на открытых пространствах, а также на увлажненных участках со скудной растительностью (влажные луга, леса, кустарники, болота и берега ручьев).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение раковин по глубинам в рыхлых отложениях шурфов. Раковины моллюсков распределены в осадочных породах неравномерно (рис. 3). Наибольшее количество раковин сосредоточено в шурфе VI на глубине 0.9–1.3 м (слои 4, низ – 6, середина); в шурфе I на глубине 0.8–1.2 м (слои 4, середина – 5); шурфе II на глубине 0.2–0.4 м (слой 3, верх), 0.6–0.8 м (слои 4, 7, верх) и 1–1.2 м (слой 7, низ). Меньшее количество раковин наблюдается в шурфе VI на глубине 0–0.2 м (верхняя часть слоя 1) и глубине 1.3–1.4 м (нижняя часть слоя 6); в шурфе I на глубине 0–0.1 м (верх слоя 1), глубине 0.2–0.3 м (верх слоя 2), 0.6–0.7 м (верх слоя 4), 1.2–1.3 м (слой 6); шурфе IV на глубинах 0.1–0.2 м (слой 2, верх), 0.5–0.6 м (слой 3, середина) и 0.7–1.1 м (слои 4–5); в шурфе II на глубине 0.9–1.0 м (слой 7, середина) и 1.2–1.5 (слой 8). В шурфе V количество раковин увеличивается вниз по глубине и максимальное их количество приурочено к глубине 0.6–0.7 м (низ слоя 1), а в шурфе III, наоборот, наибольшее количество раковин моллюсков было обнаружено на глубине 0–0.1 м (слой 1 верхняя часть), затем вниз по разрезу количество раковин значительно уменьшается.

Систематика. Найденные в отложениях пещеры раковины принадлежат только наземным моллюскам. Было определено 14 видов из 11 родов (*Carychium*, *Cochlicopa*, *Vallonia*, *Columella*, *Vertigo*, *Punctum*, *Discus*, *Euconulus*, *Hawaiiia*, *Perpolita*, *Karaftohelix*) 10 семейств (*Carychiidae*, *Cochlicopidae*, *Valloniidae*, *Pupillidae*, *Punctidae*, *Discidae*, *Zonitidae*, *Euconulidae*, *Agriolimacidae*, *Bradybaenidae*) (табл. 1, рис. 4–8).

Раковины *Carychium*, *Cochlicopa*, *Vallonia*, *Columella*, *Vertigo*, *Punctum*, *Discus*, *Hawaiiia* хорошей сохранности, встречаются целые экземпляры, белого цвета или с рыжеватым оттенком. На поверхности многих раковин наблюдается карбонатная корочка; раковины *Bradybaenidae* редко встречаются в целом виде, большинство находок представлено в виде отдельных фрагментов.

Ниже приведена краткая характеристика основных видов по семействам.

Ellobiidae. Род *Carychium*. Вид *Carychium pessimum* Pilsbry 1902. Раковина спиральнозавитая,

Таблица 1. Основные виды моллюсков и количество раковин в четвертичных отложениях пещеры Тетюхинская (Дальний Восток, Россия), 2012–2015 гг.

Малакозоны (MZ)	Репертиционный номер образца	Шурф	Слой	Глубина, см	<i>Carychium pessimum</i> Pilsbry 1902	<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller 1774) / <i>Cochlicopa</i> sp.	<i>Vallonia patens</i> Rehnardt 1883	<i>Vallonia puchellia</i> (Heude 1882)	<i>Vallonia</i> sp.	<i>Columella edentata</i> (Draparnaud 1805)	<i>Vertigo</i> cf. <i>japonica</i> Pilsbry and Hirase 1904	<i>Punctum ussuriense</i> Likhatchev and Rammelmeyer 1952	<i>Discus depressus</i> (Adams 1868)	<i>Eucornutus fulvus</i> (Müller 1774)	<i>Hawaita minuscula</i> (Binney 1841)	<i>Perronia petronella</i> (Feiffer 1853)	<i>Perronia</i> sp.	Agritollimacidae	<i>Karafiohelix maacki</i> (Gerstfeldt 1859)	<i>Karafiohelix</i> cf. <i>midlandorffii</i> (Gerstfeldt 1859)	<i>Karafiohelix dieckmanni</i> (Mousson 1887)	<i>Karafiohelix</i> sp. / Bradybaenidae	Фрагменты раковин	Общее количество раковин	
10	389/6676	VI	1	0–10		1	35						52	4	5	6									108
10	389/6677	VI	1	10–20		1	34						70	7	1	16			5				2	+	137
9	389/6678	VI	1	20–30		3	50						174	4	12	36			6				6	+	285
8	389/6679	VI	2	30–40		9	27						150	4	3	47							8	+	248
7	389/6680	VI	2	40–50		13	61	1					202	19	7	55			11				6	+	375
7	389/6681	VI	3	50–60		10	38	1					205	4		21		1	20				13	+	313
6	389/6682	VI	4	60–70		20	24						185	7		32		1	8				20	+	296
6	389/6683	VI	4	70–80		17	41						172	3	2	32		1				2	18	+	288
6	389/6684	VI	4	80–90		7	50						234	4	5	43					1	2	18	+	364
5	389/6685	VI	4	90–100		27	147	1					462	12		86						2	22	+	759
5	389/6686	VI	5	100–110		24	74	30					305	6	3	77						1	25	+	544
5	389/6687	VI	5	110–120		24	246	246					437	13	2	136							12	+	870
5	389/6688	VI	6	120–130		15		95					309	6		128							8	+	561
4	389/6689	VI	6	130–140				19					50	2		17		1				1	1	+	90
		VI		Всего раковин:	1	171	581	393					3007	95	40	732	3	50	1	5	159	5238			
10	389/6600, 389/6605, 389/6617	I	1	0–10		3	8						73	3		13	1						16	+	117
9	389/6601, 389/6606, 389/6618	I	1	10–20		7	41		3				153	36		19	1						22		282
8	389/6602, 389/6607, 389/6619	I	2	20–30		2	4						49	1		5							11	+	72
7	389/6603, 389/6608	I	2	30–40		14	24						104	23		35							30		230
7	389/6609, 389/6620	I	3	40–50		6	1						93	4		14							23		141
7	389/6610, 389/6621	I	3	50–60		17	42	2					155	25	2	22							4	+	288

6	389/6611, 389/6622	I	4	60–70						54	1							7					75
6	389/6612, 389/6623	I	4	70–80	13	1	2			144	6			8				8	5				194
5	389/6613, 389/6624	I	4	80–90	8	12	2			221	6	2						4	23				296
5	389/6614, 389/6625	I	4	90–100	4	7	6			232	3	3							13				295
5	389/6604, 389/6615, 389/6616, 389/6626	I	5	100–110	13	1	18			231	6			5	6				3				311
5	389/6627	I	5	110–120	17		72			455	22								17				647
5	389/6628	I	6	120–130	1		8			59									1				77
4	389/6629	I	6	130–140						4									1				6
		I		Всего раковин:	105	144	110	3		2027	136	7	2	43	9				169				3031
9	389/6656	IV	1	0–10	6	54				198	10	3							7				297
8	389/6657	IV	2	10–20	3	9				77	3								6				109
7	389/6658	IV	2	20–30	3	27	2			170	4	7							15				252
7	389/6659	IV	3	30–40	4	22	1			158	1								9				195
7	389/6701	IV	3	40–50	1	13				128	2	1							4				171
6	389/6660	IV	3	50–60	2	6	1			77	4			3					11				111
6	389/6661	IV	3	60–70	6	11	1			124	2			8					10				175
6	389/6662	IV	4	70–80	3	15	1			81	3			5									120
6	389/6663	IV	4	80–90	4	10	1			62	1	3		3									92
6	389/6664	IV	5	90–100	1	1				36	1			4									48
5	389/6665	IV	5	100–110	2					58	2			3									71
5	389/6666	IV	6	110–120		5	20			125	2								4				178
		IV		Всего раковин:	35	173	27			1294	35	14		26					66				1819
8	389/6631	II	2	0–10	6	44				112	25								12				214
7	389/6632	II	2	10–20	14	99		2		201	53	2		14					13				427
7	389/6633	II	3	20–30	14	108				247	53	10		1					15				486
7	389/6634	II	3	30–40	14	33	2			211	33	2		10									326
7	389/6635	II	3	40–50	10	24				188	25	1		6									281
6	389/6636	II	3	50–60	8	9				120	12								10				179
5	389/6637	II	3	60–70	17	24				201	23	1		7					10				312
5	389/6638	II	4	70–80	29	38				255	23	1		22					8				409
5	389/6639	II	5	80–90	16	26	1			241	17	3		10					5				343
3–4	389/6640	II	5	90–100	7	6				60	7												91
2	389/6641	II	5	100–110	13	4	1			217	13								17				292
2	389/6642	II	5	110–120	6	1	2			170	16			11									217

Таблица 1. Окончание

Малакозоны (MZ)	Регистрационный номер образца	Шурф	Слой	Глубина, см	<i>Carychium pessimum</i> Pilsbry 1902	<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller 1774) / <i>Cochlicopa</i> sp.	<i>Vallonia patens</i> Rehnardt 1883	<i>Vallonia puehella</i> (Heude 1882)	<i>Vallonia</i> sp.	<i>Colymbella edentata</i> (Draparnaud 1805)	<i>Vertigo</i> cf. <i>japonica</i> Pilsbry and Hirase 1904	<i>Punctum ussuriense</i> Likharev and Rammelmeyer 1952	<i>Discus depressus</i> (Adams 1868)	<i>Euconulus fulvus</i> (Müller 1774)	<i>Hawaita minuscula</i> (Bimey 1841)	<i>Perronia petronella</i> (Fieffer 1853)	<i>Perronia</i> sp.	Agrotiimacidae	<i>Karafonelix maacki</i> (Gerstfeldt 1859)	<i>Karafonelix</i> cf. <i>midendorffi</i> (Gerstfeldt 1859)	<i>Karafonelix dieckmani</i> (Mousson 1887)	<i>Karafonelix</i> sp. / <i>Bradybaenidae</i>	Фрагменты раковин	Общее количество раковин
1	389/6643	II	6	120–130		2	1	1					55	1		6							69	
1	389/6644	II	6	130–140		6							48	2		7						5	68	
1	389/6645	II	7	140–150									12			1						2	15	
		II		Всего раковин:		162	417	7	2	1	1	1	2338	303	20	294		4	80	3	97	3729		
10	389/6668	V	1	0–10		1	6						11	2	1	1							22	
10	389/6669	V	1	10–20		1	3						16	1								2	23	
10	389/6670	V	1	20–30		1	12						36	3		4			1				57	
10	389/6671	V	1	30–40		1	10						17			4			1				32	
9	389/6672	V	1	40–50		1	14						37	2	1	4						2	61	
9	389/6673	V	1	50–60			7						37	1		5			3				53	
9	389/6674	V	1	60–70		2	26						57	9	1	2			1				98	
		V		Всего раковин:		6	78						211	18	3	20			6			4	346	
9–10	389/6646	III	1	0–10		4	3						57	8		4			5				81	
7–8	389/6647	III	3	20–30									9									4	13	
7–8	389/6648	III	3	30–40		1							15						2				18	
7–8	389/6649	III	3	40–50		1							15	1		1						4	22	
7–8	389/6650	III	3	50–60		1							10	1					2				12	
7–8	389/6651	III	3	60–70									10										12	
7–8	389/6652	III	4	70–80									9	2								7	18	
5	389/6653	III	5	100–110			3						4			1						1	9	
5	389/6654	III	5	110–120		1	2	1					6										10	
5	389/6655	III	5	120–130				1					6	1		1						2	11	
		III		Всего раковин:		8	8	2					141	13		7			9			18	206	
				Общее количество раковин		487	1401	539	3	2	1	1	9018	600	84	1478	2	7	214	13	5	513	14369	

+ не подсчитанные фрагменты. Пустые клетки — нет данных. 389/6655 — номер коллекции/регистрационный номер образца.

Таблица 2. Экологические характеристики видов моллюсков, обнаруженных в верхнелейстоценовых-голоценовых отложениях пещеры Тетюхинская (Приморье, Россия)

№	Вид	Современное географическое распространение	Температура	Влажность	Экология (местообитание)	Литературные источники
1	<i>Sargyium pessimum</i> Pilsbry 1902	Палеарктика. Южное Приморье, Япония, Корея	Мезофильный	Гигрофильный	Промежуточные местообитания. Влажная среда (леса, луга в долинах рек, на болотах); под опавшими листьями, гнилой древесинной, на болотных кочках. Не переносит засухи. Выдерживает длительные паводки и затопления. Обитает на равнинах и в горах (до 1800 м)	Pilsbry, 1902; Лихарев, Раммельмейер, 1952; Sysoev, Shileyko, 2009; Прозорова и др., 2018; MolluscaBase
2	<i>Sochlicopa lubrica</i> (O. F. Müller 1774)	Палеарктика. От Западной Европы до Центральной Сибири (Иркутск), в Центральной Азии, Курильские острова	Мезофильный	Мезофильный / субгигрофильный	Промежуточные местообитания. Широкая экологическая амплитуда, обычно обитает в умеренно влажных местообитаниях, долинных лугах и лесах, под камнями и валунником. Переносит некарбонатные почвы. Обитает на равнинах и в горах (до 2600 м)	Germain, 1930; Лихарев, Раммельмейер, 1952; Ložek, 1964; Puisségur, 1976; Шилейко, 1984; Alexandrowicz, 2002; Sysoev, Shileyko, 2009; AnimalBase
3	<i>Vallonia patens</i> Reinhardt 1883	Палеарктика. Южное Приморье, Китай	Мезофильный	Мезофильный	Предпочитает лесные массивы (долинные широколиственные леса). Обитает во влажной лиственной подстилке	Лихарев, Раммельмейер, 1952; Шилейко, 1984; Sysoev, Shileyko, 2009; AnimalBase
4	<i>Vallonia pulchellula</i> (Heude 1882)	Палеарктика. Южное Приморье, Владивосток, Япония, Корея, Китай	Мезофильный	Субгигрофильный	Предпочитает лесные массивы (долинные широколиственные леса). Обитает во влажной лиственной подстилке, дернине, во влажных расщелинах скал вдоль побережья	Прозорова и др., 2018; Gerber, 1996
5	<i>Columella edentula</i> (Draparnaud 1805)	Голарктика. Европа, кроме южных районов, Кавказ, Закавказье, Сахалин, Курильские острова, Камчатка, полуостров Корея, Япония, частично Китай, Средняя Азия, Северная Америка	Мезофильный (эвритермный)	Субгигрофильный	Промежуточные местообитания. Населяет пойменные луга с высокой травой, обитает около водоемов, в лесах, в зарослях кустарников, на опушках лиственных лесов; часто поднимается по стеблям травы. Встречается на хорошо увлажненных склонах в осыпях и в трещинах скал. Не переносит засухи. Питается при дневной температуре 10°C. Обитает на равнинах и в горах (до 2300 м)	Лихарев, Раммельмейер, 1952; Ložek, 1964; Шилейко, 1984; Прозорова и др., 2007; Sysoev, Shileyko, 2009; AnimalBase

Таблица 2. Окончание

№	Вид	Современное географическое распространение	Температура	Влажность	Экология (местообитание)	Литературные источники
6	<i>Vertigo cf. japonica</i> Pilsbry et Hirase 1904	Палеарктика. Южное Приморье, Южные Курилы, Япония, Корея	Мезофиль- ный	Субгигро- фильный	Промежуточные местообитания. Населяет преимущественно опушки лиственных лесов и редколесья; живет в лиственной подстилке	Лихарев, Раммель- мейер, 1952; Ши- лейко, 1984; Sysoev, Shileyko, 2009
7	<i>Ripidium ussuriense</i> Likharev et Rammelmeyer 1952	Палеарктика. Южное Приморье, Сахалин	Мезофиль- ный	Мезо- фильный	Предпочитает лесные массивы или влажные открытые пространства. Обитает под опавшими листьями, валежником и камнями	Лихарев, Раммель- мейер, 1952; Sysoev, Shileyko, 2009
8	<i>Discus depressus</i> (A. Adams 1868)	Палеарктика. Северная Евразия от Европы до Вос- точной Сибири. В том числе: Даль- ний Восток, Саха- лин, Камчатка, Ку- рильские и Коман- дорские острова, север Хабаровского края, окрестности озера Байкал	Мезофиль- ный	Мезо- фильный	Предпочитает лесные массивы. Живет под опавшими листьями, под корой старых деревьев, на замшелых стволах, под сырым валежником и камнями Обитает на равнинах и в горах (до 2800 м)	Лихарев, Раммель- мейер, 1952; Sysoev, Shileyko, 2009; AnimalBase
9	<i>Eisopinus fubus</i> (O. F. Müller 1774)	Голарктика	Мезофиль- ный	Мезо- фильный	Предпочитает лесные массивы. Редко встречается на сухих лугах и в травяни- стых горных местообитаниях. Живёт в лиственной подстилке, под корой мертвых деревьев, во влажных лишайниках. Обитает на равнинах и в горах (до 2900 м)	Germain, 1930; Ли- харев, Раммель- мейер, 1952; Ložek, 1964; Puisségur, 1976; Alexandrowicz, 2002; Sysoev, Shileyko, 2009; Прозорова и др., 2018; AnimalBase
10	<i>Hawaiiia minuscula</i> (Binney 1841)	Палеарктика. Южное Приморье, Северная Америка, Аляска, Япония, Корея, Тайвань	Мезофиль- ный	Мезо- фильный	Промежуточные местообитания. Лиственные и смешанные леса, кустарники, среди камней на травянистых склонах, по обочинам дорог и на открытых местах. Оби- тает в лиственной подстилке или на голой земле	Лихарев, Раммель- мейер, 1952; Riedel, 1967; Kaszuba, Stworzewicz, 2008; Sysoev, Shileyko, 2009; AnimalBase

№	Вид	Современное географическое распространение	Температура	Влажность	Экология (местообитание)	Литературные источники
11	<i>Perpolita petronella</i> (L. Pfeiffer 1853)	Палеарктика. Европа, Кавказ, Сибирь, Забайкалье	Мезофильный	Мезофильный	Промежуточные местообитания. Леса, сырые луга, болота. Широкая экологическая амплитуда. Обитает на равнинах и в горах (до 2700 м)	Лихарев, Раммельмейер, 1952; Ložek, 1964; Alexandrowicz, 2002; Sysoev, Shileyko, 2009; AnimalBase
12	Agriolimacidae	Голарктика. В том числе: Алтай, Восточная Сибирь, Приморский край, бассейн среднего и южного Амура, Южный Сахалин	Мезофильный	Мезофильный	Предпочитает лесные массивы (смешанные и лиственные леса). Обитает во влажной лиственной подстилке, часто встречается по берегам рек и в пойменных лесах	Лихарев, Раммельмейер, 1952; Sysoev, Shileyko, 2009
13	<i>Karafiiohelix maacki</i> (Gerstfeldt 1859)	Палеарктика. Приморский край, бассейн нижнего и среднего Амура, Северный Китай (бассейн Янцзы), северная часть Корейского полуострова, территория Маньчжурии	Мезофильный	Мезофильный	Предпочитает лесные массивы (смешанные и лиственные леса). Наибольшей плотности достигает в лиственной подстилке влажных лесов. При высокой влажности перебирается на деревья. Населяет равнины (поймы) и поднимается на вершины холмов	Лихарев, Раммельмейер, 1952; Шилейко, 1978; Sysoev, Shileyko, 2009; Прозорова и др., 2018
14	<i>Karafiiohelix middendorffi</i> (Gerstfeldt 1859)	Палеарктика. Приморский край, бассейн нижнего и среднего Амура	Мезофильный	Мезофильный	Предпочитает лесные массивы (смешанные и долинные широколиственные леса). Обитает во влажных местах, в пойме (трава, кустарники), влажной лиственной подстилке, у воды; часто встречается в сырых оврагах	Лихарев, Раммельмейер, 1952; Шилейко, 1978; Sysoev, Shileyko, 2009; Прозорова и др., 2018
15	<i>Karafiiohelix dieckmanni</i> (Mousson 1887)	Палеарктика. Южное Приморье и близлежащие острова, бассейн нижнего и среднего Амура	Мезофильный	Субгигрофильный	Предпочитает лесные массивы. Встречаются чаще всего на заболоченных участках, среди зарослей травы	Лихарев, Раммельмейер, 1952; Шилейко, 1978; Sysoev, Shileyko, 2009

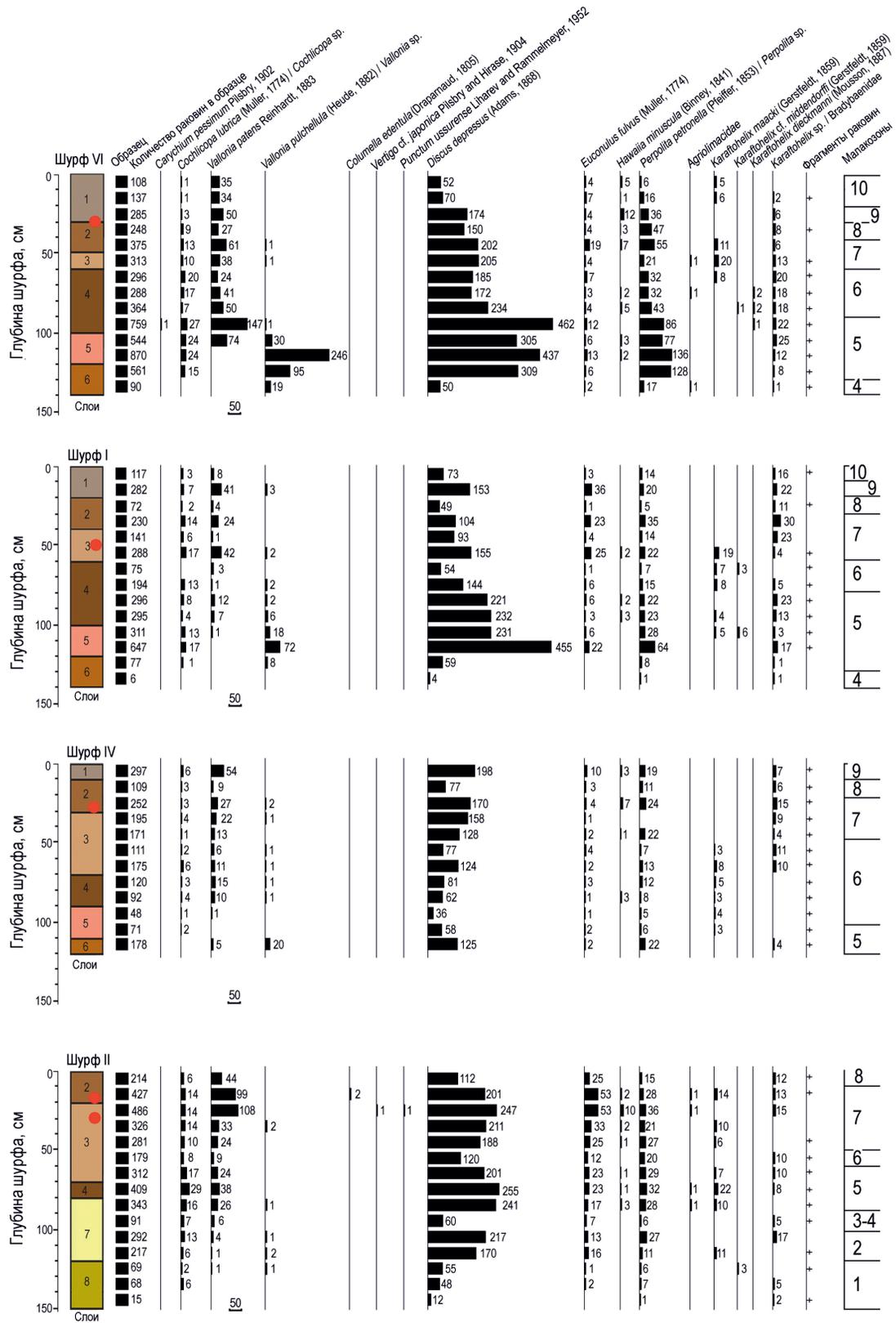


Рис. 3. Сводные диаграммы встречаемости наземных моллюсков и выделенные малакозоны в рыхлых отложениях, вскрытых шурфами VI, I, IV и II (перечислены от входа в глубину) пещеры Тетюхинская. Красными точками указаны места отбора радиоуглеродных дат. Сводное описание слоев в шурфах дано в тексте статьи.

веретеновидная (высота раковины 1.9 мм, диаметр 0.5 мм); оборотов 5.5, округлые, ступенчатые, покрытые тонкой штриховкой, разделенные глубоким швом. Макушка округлая, высокая. Устье овальное, слегка вдавленное с палатального края, края устья утолщены и отвернуты. В устье 2 зуба: колумеллярный и палатальный. Пупок узкий, прикрыт отворотом колумеллярного края (рис. 4А–4С).

Cochlicopidae. Род *Cochlicopa*. Вид *Cochlicopa lubrica* (Müller 1774) раковина спиральнозавитая, веретеновидно-коническая, гладкая (высота раковины 5–6 мм, диаметр 2–2.1 мм); состоит из 5.5–6 слабовыпуклых оборотов, на поверхности которых наблюдается сглаженная исчерченность. Обороты разделены неглубоким швом. Макушка округлая, сужающаяся кверху. Устье овальное, наверху заостренное, края устья не отвернуты, с утолщением. Пупок полностью закрыт отворотом колумеллярного края (рис. 5А–5С).

Valloniidae представлено родом *Vallonia* и двумя видами *Vallonia patens* Reinhardt 1883 и *Vallonia pulchellula* (Heude 1882).

Vallonia patens Reinhardt 1883 раковина спиральнозавитая в виде низкого конуса (высота раковины 0.8–1 мм, диаметр 2–2.1 мм); состоит из 3.5 округлых оборотов, покрытых тонкой штриховкой. Последний оборот к устью опущен и немного расширяется, сверху уплощен, по периферии угловатый. Макушка округлая, не выступающая. Устье овальное, места его прикрепления сближены; края устья отвернуты, с очень слабой губой. Пупок широкий, перспективный, просматриваются все обороты (рис. 6Е–6Н).

Vallonia pulchellula (Heude 1882) раковина спиральнозавитая, низко конической формы (высота раковины 1–1.1 мм, диаметр 2–2.1 мм); состоит из 3.5 округлых оборотов, покрытых неравномерной штриховкой. Последний оборот к устью расширяется и немного опускается. Макушка округлая, невысокая. Устье округлое, места его прикрепления сближены; края устья тонкие, не отвернуты. Пупок очень широкий (рис. 6I–6L).

Vertiginidae. Род *Vertigo*. Вид *Vertigo* cf. *japonica* Pilsbry et Hirase 1904. Раковина спиральнозавитая, овально-коническая, тонкостенная (высота раковины 1.9 мм, диаметр 0.8 мм); состоит из 5.5 выпуклых оборотов, покрытых тонкой штриховкой и разделенных глубоким швом. Последний оборот сужается книзу. Макушка округлая, высокая. Устье округлое, сверху скошенное, с вдавлением на палатальном крае. Края устья тонкие, слабо отвернуты. В устье 4 зуба: париетальный, колумеллярный и 2 палатальных. Пупок узкий, частично прикрыт отворотом колумеллярного края (рис. 4G–4I).

Truncatellinidae. Род *Columella*. Вид *Columella edentula* (Draparnaud 1805). Раковина спиральнозавитая, цилиндрическая, тонкостенная, с тонкой

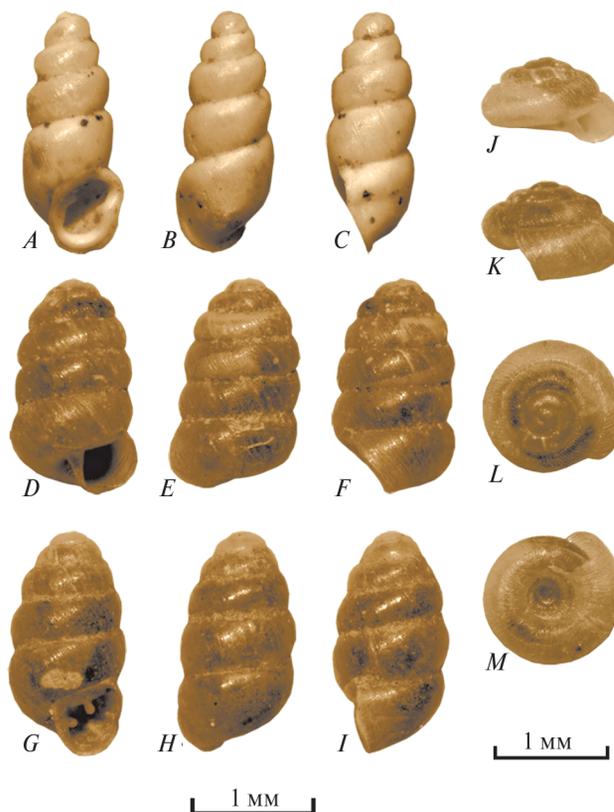


Рис. 4. Виды моллюсков родов *Carychium*, *Columella*, *Vertigo* и *Punctum* из рыхлых отложений позднего неоплейстоцена и голоцена пещеры Тетюхинская (Приморский край, Россия).

А–С–*Carychium pessimum*, ИГ № 389/6685/1, шурф VI, глубина 0.9–1 м (А – вид со стороны устья, В – вид со стороны, обратной устью, С – вид сбоку); D–F–*Columella edentula*, ИГ № 389/6632/5, шурф II, глубина 0.1–0.2 м (D – вид со стороны устья, E – вид со стороны, обратной устью, F – вид сбоку); G–I–*Vertigo* cf. *japonica*, ИГ № 389/6633/7, шурф II, глубина 0.2–0.3 м (G – вид со стороны устья, H – вид с обратной стороны устья, I – вид сбоку); J–M–*Punctum ussuriensis*, ИГ № 389/6633/8, шурф II, глубина 0.2–0.3 м (J – вид со стороны устья, K – вид сбоку, L – вид со стороны макушки, M – вид со стороны пупка). ИГ № 389/6685/1 – регистрационный номер образца.

и неравномерной штриховкой (высота раковины 2 мм, диаметр 1 мм). Оборотов 6–6.5, округлые, выпуклые, разделены глубоким швом. Ширина оборотов постепенно увеличивается сверху вниз. Макушка округлая, высокая. Устье округлое, сверху скошенное, края устья тонкие. Пупок узкий (рис. 4D–4F).

Punctidae. Род *Punctum*. Вид *Punctum ussuriense* Likharev et Rammelmeyer 1952. Раковина спиральнозавитая, низко коническая с куполовидным очертанием завитка (высота раковины 0.7 мм,

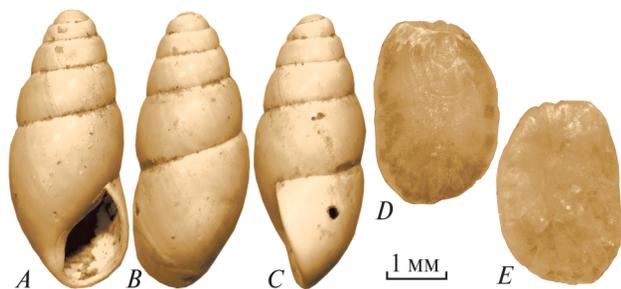


Рис. 5. Виды моллюсков рода *Cochlicopa* и семейства Agriolimacidae из рыхлых отложений позднего неоплейстоцена и голоцена пещеры Тетюхинская (Приморский край, Россия).

A–C – *Cochlicopa lubrica*, ИГ № 389/6701/2, шурф IV, глубина 0.4–0.5 м (*A* – вид со стороны устья, *B* – вид со стороны, обратной устью, *C* – вид сбоку); *D–E* – Agriolimacidae, ИГ № 389/6689/13, шурф VI, глубина 1.3–1.4 м (*D* – раковина со стороны нуклеуса, *E* – раковина с обратной стороны от нуклеуса). ИГ № 389/6701/2 – регистрационный номер образца.

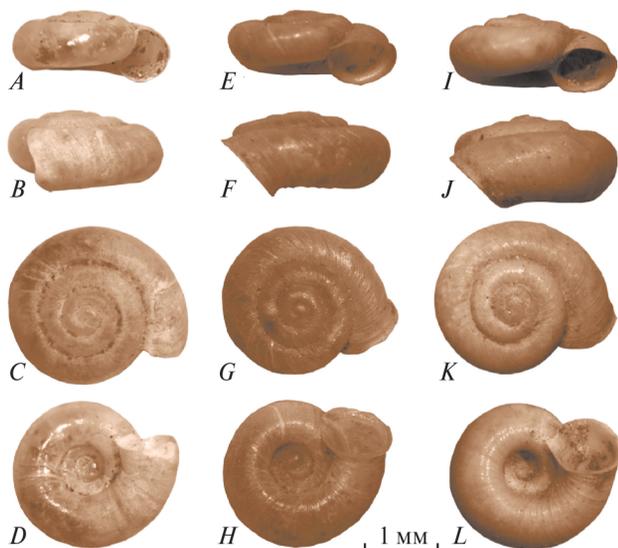


Рис. 6. Виды моллюсков родов *Hawaiiia* и *Vallonia* из рыхлых отложений позднего неоплейстоцена и голоцена пещеры Тетюхинская (Приморский край, Россия).

A–D – *Hawaiiia minuscula*, ИГ № 389/6667/10, шурф IV, глубина 0–0.7 м (*A* – вид со стороны устья, *B* – вид сбоку, *C* – вид со стороны макушки, *D* – вид со стороны пупка); *E–H* – *Vallonia patens*, ИГ № 389/6669/3, шурф V, глубина 0.1–0.2 м (*E* – вид со стороны устья, *F* – вид сбоку, *G* – вид со стороны макушки, *H* – вид со стороны пупка); *I–L* – *Vallonia pulchellula*, ИГ № 389/6687/4, шурф VI, глубина 1.1–1.2 м (*I* – вид со стороны устья, *J* – вид сбоку, *K* – вид со стороны макушки, *L* – вид со стороны пупка). ИГ № 389/6667/10 – регистрационный номер образца.

диаметр 1 мм); 3.5 сильновыпуклых оборота, покрытых тонкой и густой штриховкой, разделены глубоким швом. Макушка округлая, высокая. Устье округлое, скошенное; края тонкие, не отвернуты. Внутри устья на колумеллярной стороне находится небольшое уплотнение. Пупок очень широкий (рис. 4J–4M).

Discidae. Род *Discus*. Вид *Discus depressus* (Adams 1868). Раковина спиральнозавитая, низко коническая (высота раковины 2–3 мм, диаметр 4.5–5.5 мм); обороты 4–4.5, выпуклые, тонко ребристые, последний оборот угловатый. Макушка округлая, высокая. Устье округлое, скошенное, края тонкие. Пупок широкий, перспективный (рис. 7I–7L).

Gastrodontidae. Род *Perpolita*. Вид *Perpolita petronella* (Pfeiffer 1853). Раковина спиральнозавитая, низко коническая (высота раковины 1.9–2.1 мм, диаметр 2.5–4 мм); обороты 3.5–4, округлые, тонко исчерченные, разделены неглубоким швом. Последний оборот широкий. Макушка невысокая, округлая. Устье овальное, усеченное, вытянутое, опущено вниз. Пупок широкий, перспективный (рис. 7E–7H).

Pristilomatidae. Род *Hawaiiia*. Вид *Hawaiiia minuscula* (Binney 1841). Раковина спиральнозавитая, низко коническая, тонкостенная (высота раковины 1–1.1 мм, диаметр 2–2.1 мм); обороты 4–4.5, округлые, тонко и густо исчерченные, разделены глубоким швом. Макушка невысокая, закругленная. Устье округлое, немного скошенное; края устья тонкие, не отвернуты. Пупок широкий (рис. 6A–6D).

Euconulidae. Род *Euconulus*. Вид *Euconulus fulvus* (Müller 1774). Раковина спиральнозавитая, широко коническая (высота раковины 2–3 мм, диаметр 2–2.5 мм); обороты 5–6, выпуклые, покрытые тонкой и густой исчерченностью, разделенные глубоким швом. Последний оборот по периферии немного угловатый. Макушка высокая, округлая. Устье округлое, сверху скошенное, неширокое. Пупок закрыт колумеллярным краем устья (рис. 7A–7D).

Agriolimacidae. Представлены редуцированными раковинами моллюсков; известковые, утолщенные овальные пластинки белого цвета. Нуклеус (эмбриональная часть раковины) небольшой, сдвинут к краю пластины; на спатуле (основная часть пластины) находятся линии нарастания, которые выражены нечетко (длина спатулы 3–4.1 мм, ширина 2 мм) (рис. 5D–5E).

В связи с отсутствием сравнительных коллекций и недостаточностью литературных данных как по ископаемому, так и по рецентным материалам, касающихся описаний раковин слизней, авторы не стали относить найденные образцы к какому-либо роду и виду, а указали только семейство, название которого согласовано с П. В. Кияшко.

Caenaidae. Под *Karaftohelix*. Виды *Karaftohelix maackii* (Gerstfeldt 1859), *Karaftohelix* cf. *middendorffi* (Gerstfeldt 1859) и *Karaftohelix dieckmanni* (Mousson 1887).

Раковина *Karaftohelix maackii* (Gerstfeldt 1859) спиральнозавитая, кубаревидная, (высота раковины 8.5–13 мм, диаметр 14–19 мм); обороты 6.5–7, округлые, покрыты тонкой ребристостью, разделены глубоким швом. Последний оборот немного больше предпоследнего. На оборотах сохраняются спиральные полосы коричневого цвета, которые расположены под швом, на периферии последнего оборота и на нижней стороне раковины. Макушка широкая, округлая. Устье округлое, скошенное, оттянуто вниз и в сторону. Края устья тонкие, отвернутые. Пупок открытый, немного прикрыт отворотом колумеллярно-края (рис. 8I–8L).

Раковина *Karaftohelix* cf. *middendorffi* (Gerstfeldt 1859) спиральнозавитая, низко коническая, тонкостенная (высота раковины 10–17 мм, диаметр 14–19 мм); обороты 6–6.5, округлые, ребристо исчерченные с густыми и тонкими спиральными линиями. Последний оборот к устью не опущен; по периферии последнего оборота расположена темная полоса (может отсутствовать), плавно переходящая на предыдущие обороты, где тесно прилегает к основанию шва. Макушка округлая, широкая, невысокая. Устье округлое, усеченное, края устья отвернуты, с белой губой внутри. Пупок широкий (рис. 8E–8H).

Раковина *Karaftohelix dieckmanni* (Mousson 1887) спиральнозавитая, низко коническая, невысокая (высота раковины 5–7 мм, диаметр 12–13 мм); 5 округлых оборотов, ребристо исчерченных тонкими спиральными линиями. Макушка округлая, невысокая. Устье округлое, оттянуто в сторону и немного опущено вниз; края устья широкие и отвернутые (рис. 8A–8D).

Палеоэкологические данные. Чувствительность моллюсков к условиям окружающей среды, особенно к таким факторам, как температура, влажность и растительность, проявляется достаточно четко. Поэтому все изученные виды были охарактеризованы по указанным выше критериям. Анализ данных показал, что по температурному предпочтению найденные моллюски являются мезофилами, т.е. они предпочитают обитать в условиях умеренного климата. По отношению к влажности были выделены три группы моллюсков: субгигрофильные, гигрофильные (обитающие в условиях повышенной влажности) и мезофильные, переносящие умеренную влажность. По предпочтениям к различным типам растительности моллюски были разделены на виды, обитающие в лесной местности, и виды промежуточных местообитаний (табл. 2).

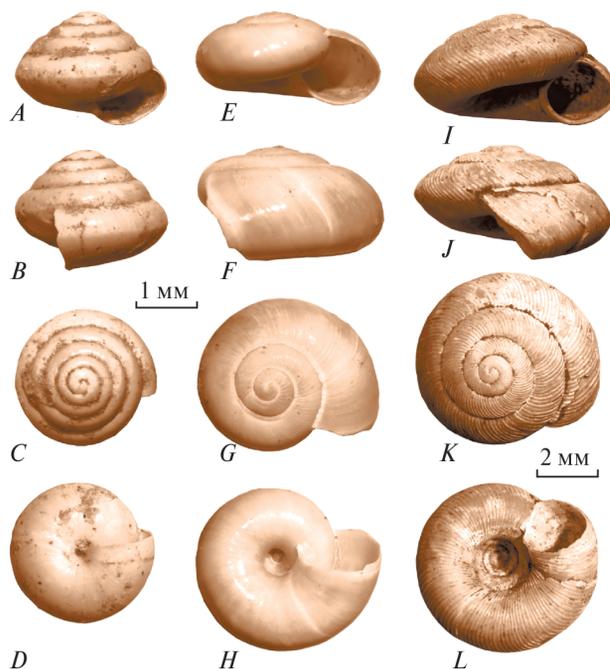


Рис. 7. Виды моллюсков родов *Discus*, *Euconulus* и *Perpolita* из рыхлых отложений позднего неоплейстоцена и голоцена пещеры Тетюхинская (Приморский край, Россия).

A–D – *Euconulus fulvus*, ИГ № 389/6627/11, шурф I, глубина 1.1–1.2 м (A – вид со стороны устья, B – вид сбоку, C – вид со стороны макушки, D – вид со стороны пупка); E–H – *Perpolita petronella*, ИГ № 389/6628/12, шурф I, глубина 1.2–1.3 м (E – вид со стороны устья, F – вид сбоку, G – вид со стороны макушки, H – вид со стороны пупка); I–L – *Discus depressus*, ИГ № 389/6664/9, шурф IV, глубина 0.9–1 м (I – вид со стороны устья, J – вид сбоку, K – вид со стороны макушки, L – вид со стороны пупка). ИГ № 389/6627/11 – регистрационный номер образца.

ОБСУЖДЕНИЕ

При составлении характеристик экологических зон нами были взяты за основу наиболее показательные данные по шурфам VI и I, тогда как материалы по другим шурфам мы используем как дополнительные, потому что от входа в глубь пещеры четко наблюдаются изменения в количественном и видовом составе комплексов моллюсков (рис. 3).

Анализ фаунистического состава показал, что все найденные раковины моллюсков по количеству и процентному соотношению относятся к трем категориям. Абсолютно доминирующим видом в отложениях всех шурфов является вид *Discus depressus*, он составляет 63 % от всех определенных раковин (табл. 1, рис. 3). Второстепенные (или редкие) виды – *Vallonia patens* и *Perpolita petronella*, они составляют 10 % от общего количества определенных раковин. Наименее малочисленные (или единичные) виды, доля которых составляет от 0.01 до

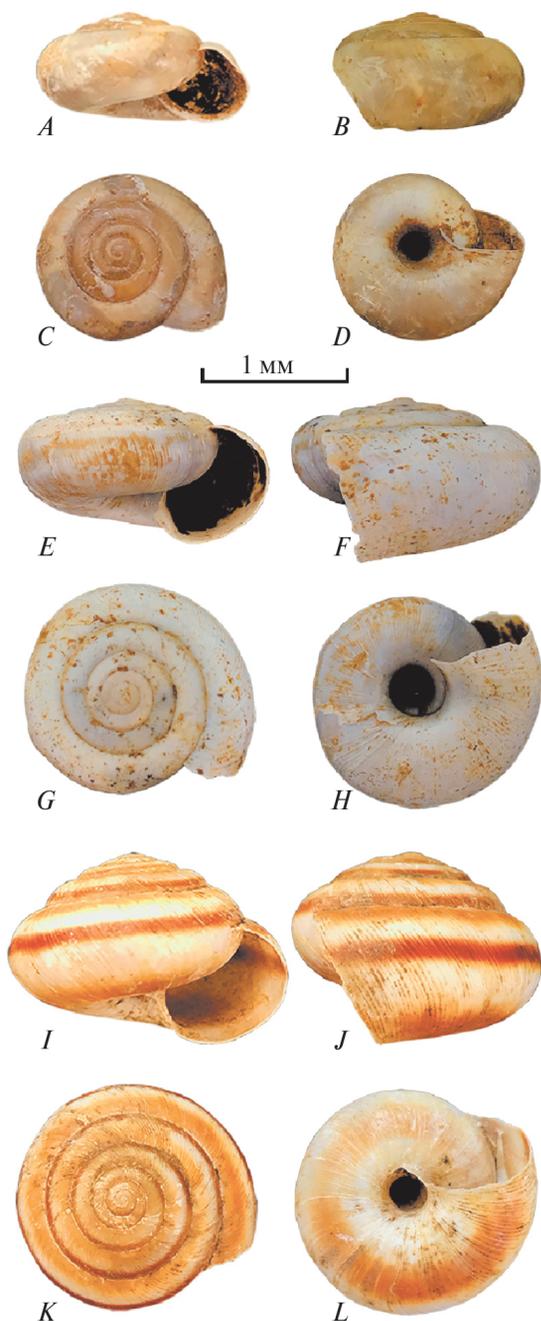


Рис. 8. Виды моллюсков рода *Karafiohelix* из рыхлых отложений позднего неоплейстоцена и голоцена пещеры Тетюхинская (Приморский край, Россия). *A–D* – *Karafiohelix dieckmanni*, ИГ № 389/6683/16, шурф VI, глубина 0.7–0.8 м (*A* – вид со стороны устья, *B* – вид сбоку, *C* – вид со стороны макушки, *D* – вид со стороны пупка); *E–H* – *Karafiohelix* cf. *middendorffi*, ИГ № 389/6626/15, шурф I, глубина 1–1.1 м (*E* – вид со стороны устья, *F* – вид сбоку, *G* – вид со стороны макушки, *H* – вид со стороны пупка); *I–L* – *Karafiohelix maacki*, ИГ № 389/6676/14, шурф VI, глубина 0–0.1 м (*I* – вид со стороны устья, *J* – вид сбоку, *K* – вид со стороны макушки, *L* – вид со стороны пупка). ИГ № 389/6683/16 – регистрационный номер образца.

4 % для разных видов, относятся к третьей категории. В результате анализа видового состава моллюсков и их экологических предпочтений выделены 10 малакозон (MZ); малакозоны сопоставлены со слоями в шурфах; на основе малакозон охарактеризованы палеобиотопы. Ниже приведена характеристика малакозон.

Малакозона 1 (MZ1) выделена в шурфе II (гл. 1.2–1.5 м, слой 8). Определено 152 раковины моллюсков, которые относятся к 7 видам. Большинство моллюсков являлись лесными видами (71 %, 5 видов) и предпочитали мезофильные условия по температуре и влажности. Некоторые виды характерны для промежуточных мест обитания (29 %, 2 вида). Во время накопления отложений ландшафт был представлен смешанными лесами на склонах и широколиственными лесами в долинах рек с влажной лиственной подстилкой, а также открытыми пространствами среди леса (опушки, поляны) и в долинах рек (влажные луга, кустарники). Вероятно, климат был умеренно-прохладным.

Малакозона 2 (MZ2) выделена в шурфе II (гл. 1–1.2 м, слой 7). Определено 509 раковин 7 видов. Так же как и в MZ1, преобладают лесные виды (71 %, 5 видов) и типичные виды промежуточных мест обитания (29 %, 2 вида), живущие в мезофильных условиях по температуре и влажности. Увеличение количества экземпляров *Vallonia pulchellula* и *Cochlicopa lubrica* снизу вверх по разрезу указывает на повышение влажности климата. Во время накопления отложений ландшафт оставался без изменений (как и во время формирования MZ1). Вероятно, климат был умеренным; но более влажным, по сравнению с MZ1, на что указывает трехкратное увеличение количества раковин.

Малакозона 3–4 (MZ3–4) выделена в шурфе II (гл. 0.9–1 м, слой 7). Определена 91 раковина моллюсков 6 видов. Преобладают лесные виды (4 вида, или 60 %), предпочитающие мезофильные условия обитания по температуре и влажности. Резкое уменьшение количества раковин моллюсков, по сравнению с MZ2, указывает на менее благоприятные условия обитания животных. По-прежнему на территории вокруг пещеры произрастали леса, но их площадь сократилась и увеличились площади, занятые промежуточными местообитаниями (2 вида, или 40 %). Вероятно, климат был умеренно-прохладным.

Малакозона 4 (MZ4) была выделена в шурфах VI и I (гл. 1.3–1.4 м, слой 6). Определено 96 раковин моллюсков, которые принадлежат 5 видам. Большинство видов предпочитали мезофильные условия обитания по температуре и влажности, также преобладают лесные виды. Зона характеризуется небольшим количеством раковин моллюсков, как и в MZ3–4, что также указывает на неблагоприятные условия обитания животных. На

территории вокруг пещеры продолжали произрастать леса (65 %, 4 вида) и существовали промежуточные пространства, занятые травянистой растительностью и кустарниками (35 %, 1 вид). Находки раковин слизней указывают на повышенную влажность в биотопах. Вероятно, климат все еще был умеренно-прохладным, но более влажным по сравнению с MZ3-4.

Малакозона 5 (MZ5) выделена в шурфе VI (гл. 0.9–1 м, слои 4–6) и шурфах I–IV. Зона охарактеризована 5703 раковинами моллюсков 11 видов. Большинство раковин принадлежит моллюскам лесных видов, которые предпочитали мезофильные условия обитания по температуре и влажности. Зона характеризуется большим количеством раковин и видов моллюсков по сравнению с другими зонами, что указывает на оптимально благоприятные условия их существования. Вокруг пещеры произрастали леса (61 %, 8 видов) с промежуточными пространствами, занятыми травянистой растительностью и кустарниками (39 %, 3 вида). Присутствие гигрофильных и субгигрофильных видов (*Sarychium pessimum*, *Cochlicopa lubrica*, *Karafthohelix dieckmanni*) указывает на повышенную влажность в биотопах. Вероятно, климат был умеренно-теплым, влажным.

Малакозона 6 (MZ6) выделена в шурфе VI (гл. 0.6–0.9 м, слой 4) и в шурфах I, IV, II. Было определено 1396 раковин моллюсков 11 видов. Преобладают лесные виды, которые жили в мезофильных условиях по температуре и влажности. Зона характеризуется в целом уменьшением количества раковин моллюсков по сравнению с MZ5, что указывает на некоторое ухудшение условий их существования. Пространства, занятые лесами (72.5 %, 8 видов), увеличились по сравнению с промежуточными местообитаниями (27.5 %, 3 вида). Вероятно, климат был умеренным и влажным.

Малакозона 7 (MZ7) выделена в шурфе VI (гл. 0.4–0.6 м, слои 2–3) и шурфах I, IV, II. Зона охарактеризована 3505 раковинами моллюсков 12 видов. Виды преимущественно лесные, обитали в мезофильных условиях по температуре и влажности. Зона характеризуется в целом увеличением количества раковин моллюсков, что указывает на некоторое улучшение условий их существования. Пространства, занятые лесами, немного уменьшились по площади (64.5 %, 7 видов) по сравнению с зоной MZ6, существовали и промежуточные местообитания (35.5 %, 5 видов). Вероятно, климат был умеренным и влажным.

Малакозона 8 (MZ8) была выделена в шурфе VI (гл. 0.3–0.4 м, слой 2) и шурфах I, IV, II. Определено 642 раковины моллюсков 7 видов. Большинство видов предпочитали мезофильные условия обитания по температуре и влажности. Зона характеризуется в целом уменьшением количества раковин моллюсков по сравнению с зоной MZ7,

что указывает на некоторое ухудшение условий их существования. Немного увеличилась площадь, занятая лесами (75 %, 5 видов) по сравнению с зоной MZ7; промежуточные местообитания составляли (25%, 2 вида). Вероятно, климат был умеренным (возможно, прохладным).

Малакозона 9 (MZ9) выделена в шурфе VI (гл. 0.2–0.3 м, слой 1) и в шурфах I, IV и V. Было определено 1059 раковин моллюсков 6 видов. Анализ моллюсков, согласно их современным экологическим предпочтениям, показывает, что большинство видов обитали в мезофильных условиях по температуре и влажности. Зона характеризуется в целом небольшим увеличением количества раковин моллюсков по сравнению с MZ8, что указывает на некоторое улучшение условий их существования. Пространства, покрытые лесами (50 %, 3 вида) и промежуточные местообитания (50 %, 3 вида), занимали примерно одинаковые площади. Вероятно, климат был умеренным.

Малакозона 10 (MZ10) выделена для шурфа VI (гл. 0–0.2 м, слой 1) и шурфов I и V. Было определено 362 раковины моллюсков 7 видов. Большинство видов предпочитали мезофильные условия обитания по температуре и влажности. Зона характеризуется в целом уменьшением количества раковин моллюсков по сравнению с MZ9, что указывает на некоторое ухудшение условий их существования. Пространства, занятые лесами (58.5 %, 4 вида) и промежуточные местообитания (41.5 %, 3 вида), были примерно одинаковыми по площади. Вероятно, климат был умеренным.

Сравнить полученные данные по ископаемой малакофауне с ныне живущими видами в окрестностях пещеры Тетюхинская на данном этапе затруднительно, т.к. сборы современных моллюсков в районе пещеры не проводились. Из публикаций по изучению фауны моллюсков в целом по региону и сопредельным территориям (Прозорова и др., 2007, 2018, 2020; Прозорова, 2012, 2020, 2020а; Прозорова, Фоменко, 2015), а также основываясь на литературных источниках, приведенных в табл. 2, известно, что практически все виды моллюсков, обитавшие в позднем плейстоцене и раннем голоцене по данным из пещеры Тетюхинская, обитают и сейчас на территории Приморья. Для видов *Cochlicopa lubrica* (Müller 1774) и *Perpolita petronella* (L. Pfeiffer 1853), по литературным данным, отсутствует указание на их распространение на территории Приморья: *Cochlicopa lubrica* обитает от Западной Европы до Центральной Сибири (Иркутск), в Центральной Азии и на Курильских о-вах (Pearce et al., 2002; Sysoev, Shileyko, 2009); *Perpolita petronella* обитает в лесах Восточно-Европейской равнины и Сибири (Sysoev, Shileyko, 2009), а также в Забайкалье (Лихарев, Раммельмейер, 1952). Изучение современных моллюсков на территории Приморья поможет уточнить ареалы этих видов.

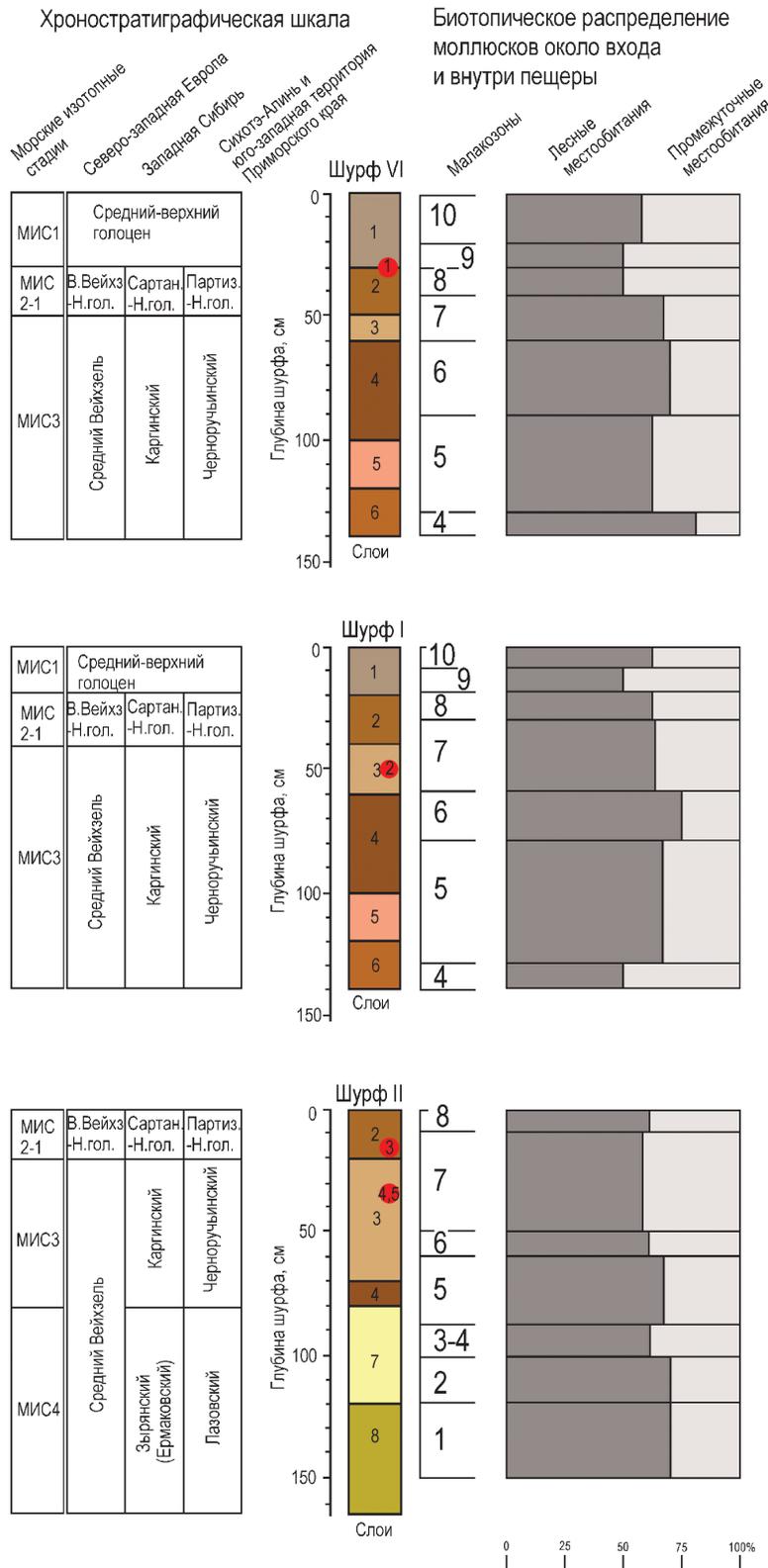


Рис. 9. Реконструкция палеоэкологических условий позднего неоплейстоцена и голоцена в районе пещеры Тетюхинская по данным, полученным в результате изучения видового и количественного разнообразия наземных моллюсков. Красными точками с цифрами указаны места отбора радиоуглеродных дат: 1—8590 ± 40 лет RUSA14; 2—37673 ± 950 лет NSKA-851; 3—39874 ± 133 лет NSK-850, UGAMS-21786; 4—20215 ± 10000 лет SPb-1057; 5—8585 ± 45 лет RUSA06. Хроностратиграфические данные приведены по: Cohen, Gibbard, 2019; Решения..., 1983, 1987.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения рыхлых отложений пещеры Тетюхинская были определены и изучены раковины наземных моллюсков 14 видов из 11 родов (*Carychium*, *Cochlicopa*, *Vallonia*, *Columella*, *Vertigo*, *Punctum*, *Discus*, *Euconulus*, *Hawaiiia*, *Perpolita*, *Karaftohelix*) и 10 семейств (*Carychiidae*, *Cochlicopidae*, *Valloniidae*, *Pupillidae*, *Punctidae*, *Discidae*, *Zonitidae*, *Euconulidae*, *Agriolimacidae*, *Bradybaenidae*). Для уточнения и дополнения материалов по четвертичным моллюскам Приморья были сделаны видовые описания и фотографии изученных раковин. Данные, полученные в результате изучения видового и количественного разнообразия наземных моллюсков, позволили в целом проследить изменения в структуре биотопов и восстановить палеоэкологические условия в районе пещеры Тетюхинской от позднего неоплейстоцена к голоцену (рис. 9).

В позднем неоплейстоцене (МИС 4-3), около 75–43 тыс. лет назад (Короткий и др., 1980; Стратиграфия СССР..., 1984) на изучаемой территории преобладала лесная растительность (широколиственные и смешанные леса), которая была развита как у входа в пещеру, так и вокруг нее. В окрестностях пещеры были широко распространены открытые и промежуточные местообитания – поляны и опушки с луговой растительностью, а по долинам рек – влажные луга и кустарники (шурф II, слой 8–7, MZ1–3; шурф VI, слой 6, MZ 4; слой 5–4 (нижняя часть), MZ5; слой 4, 3, 2 (нижняя часть), MZ6–7).

В позднем неоплейстоцене – раннем голоцене (МИС 2-1), около 30–8.5 тыс. лет назад (Короткий и др., 1980; Стратиграфия СССР..., 1984), вокруг пещеры в равной степени существовали промежуточные (открытые) местообитания и лесные биотопы (шурф VI, слой 2, 1 (нижняя часть), MZ8-9). Малакологическое исследование показало, что время накопления отложений верхней части слоя 2 (MZ8) было самым холодным и отложения нижней части слоя 1 (MZ9) также накапливались в холодных условиях. В целом климат был холодным и сухим.

Результаты изучения малакокомплекса среднего – позднего голоцена (МИС 1) указывают на умеренно теплый климат и преобладание лесных биотопов, в основном у входа в пещеру, и промежуточных биотопов в окрестностях пещеры (шурф VI, слой 1, MZ10).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Д. А. Бородиной за помощь в оформлении коллекций моллюсков. Благодарим Д. М. Палатова, П. В. Кияшко и анонимного рецензента за замечания и советы, улучшившие статью.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института геологии Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук в рамках Государственной программы (тема № FMRS-2022-0010) (изучение моллюсков) и Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук в рамках Государственного задания Минобрнауки России (тема № 121031000153–7) (полевые исследования). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных авторами.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баканов А.И.*, 1987. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах / Рукопись деп. в ВИНТИ 08.12.1987, № 8593-В87. 63 с.
- Вострецов Ю.Е., Раков В.А.*, 2009. Исследование раковинных куч памятников раннего железного века южного Приморья // Известия Алтайского государственного университета. Вып. 4–1. С. 46–54.
- Гасилин В.В., Панасенко В.Е., Васильева Л.Е., Татарников В.А.*, 2013. Палеофауна из пещеры Тетюхинская (Средний Сихотэ-Алинь) // Динамика современных экосистем в голоцене: материалы III Всероссийской научной конференции. Казань: Изд-во “Отечество”. С. 127–130.
- Короткий А.М., Караулова Л.П., Троицкая Т.С.*, 1980. Четвертичные отложения Приморья: стратиграфия и палеогеография. Новосибирск: Наука. 234 с.
- Лихарев И.М., Раммельмейер Е.С.*, 1952. Наземные моллюски фауны СССР. М. – Л.: Изд-во АН СССР. 511 с. (Определители по фауне СССР. Т. 43).
- Лутаенко К.А., Артемьева Н.Г.*, 2017. Моллюски из раковинной кучи памятника Теляковского 2 в южном Приморье (янковская археологическая культура), их палеоэкология и роль в палеоэкономике // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 21. № 1/2. С. 148–163.
- Лутаенко К.А., Саенко Е.М., Никитин Ю.Г.*, 2021. Моллюски из археологического памятника Но-

- вогордеевское-2 (Приморье) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 25. № 1/2. С. 71–97.
<https://doi.org/10.24866/1560-8425/2021-25/00-00>
- Лутаенко К.А., Никитин Ю.Г., Саенко Е.М., 2022. Моллюски из археологического памятника Николаевское II, с дополнительными сведениями о малакофауне Николаевское I (Приморье) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 26. № 1/2. С. 153–190.
<https://doi.org/10.24866/1560-8425/2022-26/153-190>
- Никитин Ю.Г., Саенко Е.М., Лутаенко К.А., 2016. Моллюски из археологического памятника Чернятино-2 в Приморье // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 20. № 2. С. 55–80.
- Прозорова Л.А., 2012. Первая находка редких островных наземных моллюсков на материковом побережье южного Приморья // Вестник ДВО РАН. № 6. С. 104–107.
- Прозорова Л.А., 2020. Редкие виды наземных моллюсков и червей, охраняемые в заповедниках Дальнего Востока России // Биологическое разнообразие: изучение и сохранение: материалы XIII Дальневосточной конференции по заповедному делу, Хабаровск. Ч. 1. Владивосток: Всемирный фонд дикой природы (WWF). С. 91–95.
- Прозорова Л.А., 2020а. К распространению и экологии редкой наземной улитки *Eostobilops coreana* (Pilsbry, 1927) (Gastropoda: Pulmonata: Strobilopsidae) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 24. № 1/2. С. 102–110.
<https://doi.org/10.24866/1560-8425/2020-24/102-110>
- Прозорова Л.А., Кавун К.В., Тиунов М.П., Панасенко В.Е., 2006. О распространении редчайшего вида наземных моллюсков юга Дальнего Востока // Вестник ДВО РАН. № 6. С. 83–85.
- Прозорова Л.А., Засыпкина М.О., Кавун К.В., 2007. Виды рода *Columella* Westerlund, 1878 (Gastropoda: Pulmonata: Truncatellinidae) в Сибири и на Дальнем Востоке России // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 11. С. 75–81.
- Прозорова Л.А., Фоменко К.В., 2015. Чужеродные виды наземных слизней на Дальнем Востоке России // Вестник ДВО РАН. № 1. С. 72–78.
- Прозорова Л.А., Фоменко К.В., Терновенко В.А., 2018. Редкие и новые виды организмов Дальневосточного морского заповедника. 4. Наземные моллюски (Mollusca: Gastropoda) // Биота и среда заповедных территорий. № 4. С. 82–91.
- Прозорова Л.А., Фоменко К.В., Сергеев М.Е., Баллан И.В., Макаренко В.П., Кудрашина А.В., 2020. Новые находки редких и охраняемых наземных моллюсков в заповедниках юга Дальнего Востока России // Биологическое разнообразие: изучение и сохранение: материалы XIII Дальневосточной конференции по заповедному делу, Хабаровск. Ч. 1. Владивосток: Всемирный фонд дикой природы (WWF). С. 96–98.
- Раков В.А., 2002. Моллюски из средневековых археологических памятников Приморья // Археология и культурная антропология Дальнего Востока и центральной Азии. Владивосток: ДВО РАН. С. 200–213.
- Решения Всесоюзного стратиграфического совещания по докембрию, палеозою и четвертичной системе Средней Сибири (Новосибирск, 1979). Ч. 3. Четвертичная система. Объяснительные записки к региональным стратиграфическим схемам четвертичных отложений Средней Сибири, 1983. Ленинград. 84 с.
- Решения Межведомственного стратиграфического совещания по четвертичной системе Востока СССР (Магадан, 1982). Объяснительные записки к региональным стратиграфическим схемам четвертичных отложений Востока СССР, 1987. Магадан: СВКНИИ ДВО АН СССР. 241 с.
- Саенко Е.М., Проконец С.Д., Лутаенко К.А., 2015. Моллюски из средневекового городища Николаевское I (Приморье): палеоэкологическое и археозоологическое значение // *Ruthenica*. Т. 25. № 2. С. 51–67.
- Саенко Е.М., Лутаенко К.А., Шарый-оол Ю.Г., Никитин Ю.Г., Пискарева Я.Е., 2019. Дополнительные сведения о моллюсках из археологического памятника Чернятино-2 (Приморье) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 23. № 1/2. С. 148–163.
- Стратиграфия СССР. Четвертичная система (полутом 2), 1984. М.: Недра. 556 с.
- Татарников В.А., 2012. Новые открытия краеведов // Записки краеведческого клуба «Тетюхе»: сборник материалов. Дальнегорск. Вып. 1. С. 66–67.
- Шилейко А.А., 1978. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Л.: Наука. 384 с. (Фауна СССР. Моллюски. Т. 3, вып. 6).
- Шилейко А.А., 1984. Наземные моллюски подотряда Pupillina (Gastropoda, Pulmonata, Geophila). Л.: Наука. 399 с. (Фауна СССР. Моллюски. Т. 3, вып. 3).
- Adam W., 1960. Faune de Belgique: Mollusques, 1. Mollusque Terrestres et Dulcicoles. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Bruxelles. 402 p.
- Alexandrowicz W., 2000. Molluscan assemblages from cave and slope sediments of the Szestochowa Upland (Poland) // *Folia Quat.* V. 71. P. 113–137.
- Alexandrowicz W., 2002. Mollusc assemblages of an ancient lake in Różyń near Skowarcz (Żuławy Wiślane, N Poland) // *Folia Malacol.* V. 10 (4). P. 215–224.
<https://doi.org/10.12657/folmal.010.013>
- AnimalBase. Режим доступа: n.d. www.animalbase.uni-goettingen.de (дата обращения: 15.03.2022)

- Cohen K.M., Gibbard P.L., 2019. Global chronostratigraphical correlation table for the last 2.7 million years // *Quat. Int.* V. 500. Fig. 1. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2019.03.009>
- Danukalova G., Yakovlev A., Osipova E., Kurmanov R., Kosintsev P. et al., 2020. Quaternary deposits and biostratigraphy in caves and grottoes located in the Southern Urals (Russia) // *Quat. Int.* V. 546. P. 84–124. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.02.007>
- Gerber J., 1996. Revision der Gattung *Vallonia* Risso, 1826 (Mollusca, Gastropoda: Valloniidae). *Schriften zur Malacologie aus dem Haus der Natur – Cismar*, 8. Germany: Ostholstein. 227 p.
- Germain L., 1930. Faune de France. Mollusques terrestres et fluviatiles. T. 21 et 22. Paris: Lechevalier. 893 p.
- Hajna N.Z., Mihevc A., Bosák P., Pruner P., Hercman H. et al., 2021. Pliocene to Holocene chronostratigraphy and palaeoenvironmental records from cave sediments: Račiška pečina section (SW Slovenia) // *Quat. Int.* V. 605–606. P. 5–24. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2021.02.035>
- Kaszuba M., Stworzewicz E., 2008. *Hawaiiia minuscula* (A. Binney, 1841) – another alien species in Poland (Mollusca: Gastropoda: Zonitidae) // *Folia Malacol.* V. 16 (1). P. 27–30. <https://doi.org/10.12657/folmal.016.004>
- Kerney M.P., Cameron R.A.D., 1999. Guide des Escargots et limaces d'Europe. Delachaux et Niestle S.A. Paris: Lausanne (Suisse). 370 p.
- Kerney M.P., Cameron R.A., Jungbluth J.H., 1983. Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. Ein Bestimmungsbuch für Biologen und Naturfreunde. Berlin: Paul Parey Publisher Hamburg. 384 p.
- Kosintsev P.A., Tiunov M.P., Gimranov D.O., Panov V.S., 2016. The first finding of Asian black bear (Carnivora, Ursidae, *Ursus*) *thibetanus* G. Cuvier, 1823) in the Late Pleistocene of Northern Eurasia // *Dokl. Biol. Sci.* V. 471 (1). P. 266–268. <https://doi.org/10.1134/S0012496616060041>
- Kosintsev P.A., Zykov S.V., Tiunov M.P., Shpansky A.V., Gasilin V.V. et al., 2020. The First Find of Merck's Rhinoceros (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae, *Stephanorhinus kirchbergensis* Jäger, 1839) remains in the Russian Far East // *Dokl. Biol. Sci.* V. 491 (1). P. 47–49. <https://doi.org/10.1134/S0012496620010032>
- Ložek V., 1964. Quartärmollusken der Tschechoslowakei. *Rozprawy Ustredniho ustuvu geologického* 31. 374 p.
- Ložek V., 2000. Holocene of the Bohemian Karst // *GeoLine.* V. 11. P. 101–103.
- MolluscaBase eds. MolluscaBase. *Carychium pessimum* Pilsbry, 1901. Режим доступа: <https://www.molluscabase.org/aphia.php?p=taxdetails&id=1324829> (дата обращения: 15.03.2022)
- Osipova E., Danukalova G., Brancaloni G., Krajcarz M.T., Abdykanova A., Shnaider S., 2021. Palaeoenvironmental conditions of the Palaeolithic–Neolithic transition in Fergana Valley (Central Asia) – new data inferred from fossil molluscs in Obishir-V rockshelter (Kyrgyzstan) // *Quat. Int.* V. 605–606. P. 287–299. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.11.009>
- Osipova E., Danukalova G., Tiunov M., 2023. Late Pleistocene and Holocene malacological and theriological faunas from the Tetyukhinskaya Cave (South Far East, Russia) and their palaeoecological implications // *Palaeoworld.* V. 33 (1). P. 241–256. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2022.12.007>
- Pearce T.A., Prozorova L.A., Kuwahara Y., 2002. Terrestrial mollusca on the Kuril Islands: previous records and problems for study // *Bulletin of the Far East Malacological Society.* V. 6. P. 89–101.
- Pilsbry H.A., 1902. New land mollusks of the Japanese Empire // *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia.* V. 53. P. 562–567.
- Puisségur J.-J., 1976. Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne. Significations stratigraphiques et climatiques. Rapports avec d'autres faunes boreales de France // *Memoires geologiques de l'Universite de Dijon.* V. 3. 241 p.
- Riedel A., 1967. Zonitidae (Gastropoda) aus Korea // *Ann. Zool.* V. 24. P. 361–366.
- Skoczylas-Śniaz S., Alexandrowicz W.P., 2022. Application of malacological analysis to reconstruction of regional and local environmental changes: the Cisowa Skała locality (the Carpathians, southern Poland) // *Geol. Quart.* V. 66 (5). P. 1–14. <http://dx.doi.org/10.7306/gq.1637>
- Stefaniak K., Tyc A., Socha P. (Eds), 2009. Karst of the Czeszochowa Upland and of the Eastern Sudetes: palaeoenvironments and protection. *Studies of the Faculty of Earth Sciences, University of Silesia.* № 56. Sosnowiec–Wrocław. 535 p.
- Sun X., Liu Y.-Ch., Tiunov M.P., Gimranov D.O., Zhuang Y., Han Y. et al., 2022. Ancient DNA Reveals China as a Historical Genetic Melting Pot in Tiger // *bioRxiv preprint.* <https://doi.org/10.1101/2022.09.14.507899> (submitted)
- Sysoev A., Shileyko A., 2009. Land snails and slugs of Russia and adjacent countries. Sofia–Moscow: Pensoft publishers. 312 p.
- Szymanek M., Krajcarz M., Krajcarz M.T., Alexandrowicz W.P., 2016. Holocene palaeoecological changes recorded in mollusc-bearing cave sediments, the Cave above the Słupska Gate (southern Poland) // *Geol. Acta.* V. 14 (3). P. 283–298. <https://doi.org/10.1344/GeologicaActa2016.14.3.5>
- Tiunov M.P., Gusev A.E., 2021. A new extinct ochotonid genus from the Late Pleistocene of the Russian Far East. *Palaeoword* 30 (3). P. 562–572. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2020.08.003>

- White D., Preece R., Shchetnikov A., Parfitt S., Dlussky K., 2008. A Holocene molluscan succession from floodplain sediments of the upper Lena River (Lake Baikal region), Siberia // *Quat. Sci. Rev.* V. 27 (9). P. 962–987.
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.01.010>
- Willis K., Rudher E., Sümege P., 2000. The Full-Glacial Forests of Central and Southeastern Europe // *Quat. Res.* V. 53 (2). P. 203–213.
<https://doi.org/10.1006/qres.1999.2119>
- World Register of Marine Species (WoRMS). Режим доступа: <https://www.marinespecies.org> (дата обращения: 15.03.2022)

THE USE OF THE MALACOFAUNISTIC METHOD FOR RECONSTRUCTING THE PALAEOECOLOGICAL CONDITIONS OF THE LATE LATE PLEISTOCENE TO HOLOCENE BASED ON MATERIAL FROM THE TETYUKHINSKAYA CAVE SITE, SOUTHERN FAR EAST, RUSSIA

E. M. Osipova^{1, *}, G. A. Danukalova^{1, **}, M. P. Tiunov^{2, ***}

¹*Institute of Geology Ufa Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Ufa, 450077 Russia*

²*Federal Scientific Centre of East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia*

**e-mail: myrte@mail.ru*

***e-mail: danukalova@ufaras.ru*

****e-mail: tiunov@biosoil.ru*

Results of the study of terrestrial mollusc shells from the unconsolidated deposits of the Tetyukhinskaya Cave, Dalnegorsk, Primorsky Krai, Russia are presented. Brief species descriptions of the molluscs and their images complete the scarce information on the fossil Quaternary mollusc fauna of the region. With the help of malacological analysis, characteristic zones and malacological complexes were identified, which were used as indicators of the habitats near the cave entrance and in the adjacent territory. The data concerning the palaeoecological conditions of individual mollusc species confirm the development of broad-leaved and mixed forests, alongside open meadows with herbage vegetation in the region near the cave, towards the end of the Late Pleistocene and in the Holocene.

Keywords: terrestrial molluscs, malacozones, Quaternary, Primorsky Krai, palaeoreconstructions