

Д. А. Аристов, А. И. Гранович

РАЦИОН ХИЩНОГО МОЛЛЮСКА *AMAUROPSIS ISLANDICA* (MÜLLER, 1776) (CAENOGASTROPODA: NATICIDAE) НА БЕЛОМОРСКОЙ ЛИТОРАЛИ

Брюхоногие моллюски семейства Naticidae являются специализированными хищниками-сверлильщиками. Они перфорируют раковины брюхоногих и двустворчатых моллюсков за счет химического и механического воздействия радулы и специальных желез [1]. Пустые просверленные раковины жертв, обнаруживаемые в районе обитания натицид, могут служить источником информации как об интенсивности их питания, так и об их пищевых предпочтениях [2]. Рацион представителей Naticidae в целом изучен довольно хорошо [3]. Однако анализ спектра питания конкретных видов этого семейства сопряжен с большими затруднениями в связи с тем, что хищники не обнаруживают существенной видовой специфичности в характере оставляемых перфораций на раковинах жертв.

Для Белого моря отмечены четыре вида натицид: *Cryptonatica clausa* Broderip et Sowerby, 1829, *Pseudopolinices nanus* (Møller, 1842), *Lunatia pallida* (Broderip et Sowerby, 1829) и *Amauropsis islandica* (Müller, 1776). Все перечисленные натициды населяют сходные местообитания и практически не отличаются по размеру (кроме более мелкого *Pseudopolinices nanus*) [4, 5]. Предварительная оценка спектра питания Naticidae Кандалакшского залива Белого моря, выполненная по находкам просверленных раковин, показала, что в число жертв этих моллюсков входит, по меньшей мере, 13 видов брюхоногих и 19 двустворчатых моллюсков [6]. Аналогичный анализ, проведенный А. В. Артемьевой и соавторами в районе Соловецкого архипелага, позволил выявить число жертв двух представителей натицид (*Cryptonatica clausa* и *Pseudopolinices nanus*) — 12 видов двустворчатых моллюсков [2]. Кроме того, имеются отдельные сообщения о питании конкретного вида хищника определенными видами жертв. Так, для *Cryptonatica clausa* на литорали показано питание мидиями *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 [7]. Однако систематического исследования спектров питания и пищевых предпочтений отдельных видов натицид на Белом море не проводилось.

В 1974 г. на литорали Южной губы о-ва Ряжков было описано поселение *Amauropsis islandica*, характеризующееся высокой плотностью (В. В. Федяков, неопубликованные данные). Таким образом, представилась возможность оценить рацион конкретного вида натицид. Для *Amauropsis islandica* подобные исследования не проводились.

В связи с этим нами предпринят анализ пищевого спектра *Amauropsis islandica*, а также оценка пищевых предпочтений хищников в отношении видов жертв путем сравнения пула просверленных раковин и живых моллюсков разных видов. Исследование просверленных раковин позволяет точно оценить разнообразие пищевых объектов хищника (качественно оценить спектр его питания). В то же время количественная оценка рациона может быть затруднена высокой вариацией времени разрушения створок раковин. Следствием этого является возможность «накопления» створок в определенных биотопах и снижение корреляции их численности с активностью питания

хищника в год исследования. Однако необходимо отметить, что метод сопоставления частот с успехом применялся для анализа избирательности питания других натицид [2, 8, 9]. Основываясь на данных авторов указанных работ, а также на собственных наблюдениях, полагаем, что существенного накопления перфорированных раковин не происходит, а количество найденных раковин отражает активность питания хищника в год исследования. Настоящая работа включает данные единовременных и многолетних сборов.

Материал и методы исследования

Материал собран в двух точках Северного архипелага (Кандалакшский залив Белого моря): на литорали о-ва Большой Ломнишный (66°58' N, 32°37' E) и в Южной губе о-ва Ряжков (67°00' N, 32°34' E) (рис. 1). Оба участка закрыты от волнового воздействия. Литораль в районе исследований представляет собой песчаный пляж с примесью ила с вкраплениями крупных валунов. Спуск в сублитораль пологий, отчетливо выраженный пояс фукоидов отсутствует. Население представлено типичными формами, такими как *Arenicola marina*, *Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Hydrobia ulvae*, *Microspio* sp. и др. (Д. А. Аристов, неопубликованные данные).

В обеих точках производили сборы по следующей методике: в районе нуля глубин во время отлива в пределах участков случайным образом выбирали и обследовали несколько площадок. Поскольку радиусы индивидуальной активности *A. islandica* и предполагаемых жертв (двустворчатых моллюсков) существенно различаются, в пределах каждой площадки брали пару проб методом вложенных рамок. Первую пробу из пары (1/4 м²) брали для учета *A. islandica*. Грунт из пробы тщательно перебирали вручную, всех найденных представителей сем. Naticidae подсчитывали и определяли их видовую принадлежность. Вторая проба (1/30 м²) была взята для учета потенциальных жертв — двустворчатых моллюсков. Грунт из нее промывали на сите с диаметром ячеек 1 мм, а затем остаток разбирали в фотографической кювете с белым дном. Из грунта соби-

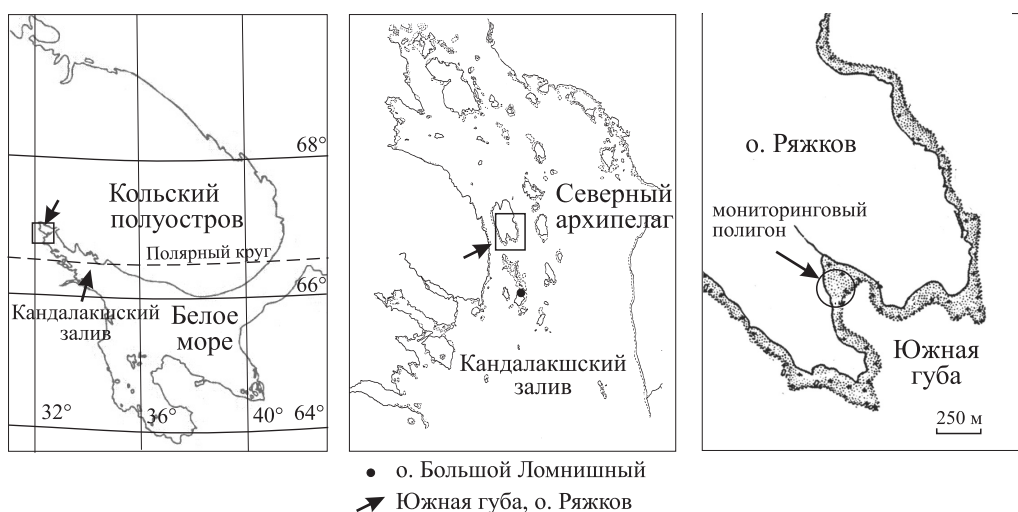


Рис. 1. Карта-схема района исследований

рали просверленные раковины двустворчатых и брюхоногих моллюсков и определяли их видовую принадлежность. Чтобы минимизировать эффект накопления раковин в грунте, в анализ включались данные по численности лишь тех перфорированных раковин, парные створки которых были соединены лигаментом (для *Mya arenaria* — в случае, если левая и правая створки находились в одной пробе). На о-ве Ломнишный таким образом были взяты 10 пар проб 17. 07. 2007. На о-ве Ряжков ежегодно во второй декаде июля брали от 12 до 16 проб (табл. 1).

Таблица 1. Характеристика материала многолетних исследований

Год	Даты взятия проб	Количество проб
2001	15.07–20.07	12
2002	13.07–18.07	16
2003	13.07–18.07	15
2004	15.07–20.07	13
2005	12.07–13.07	15
2006	13.07–14.07	12
2007	15.07–16.07	15

На основании полученных данных рассчитаны средние и ошибки средних. Для оценки достоверности изменений обилия были построены линейные уравнения регрессии, после чего выяснялась достоверность наклона полученных регрессионных прямых с помощью *t*-критерия. Для решения вопроса о пропорциональности потребляемых в пищу *Bivalvia* были составлены таблицы сопряженности χ^2 , в ячейках которых были значения суммарных численностей отдельных категорий двустворчатых моллюсков (живые моллюски, перфорированные створки) за год, для каждого вида *Bivalvia* в отдельности. Поскольку при ряде сравнений ячейки таблицы содержали значения < 5 [10], был произведен однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), а также тест Крускала—Уоллиса. В обоих случаях зависимую переменную определяло отношение перфорированных раковин к живым моллюскам того же вида, трансформированное с помощью ϕ -преобразования Фишера. Кроме того, для выявления взаимосвязи между плотностью живых двустворчатых моллюсков и просверленных створок для каждого года мониторинговых исследований на основании попарного их сравнения с помощью коэффициента Брея—Кёртиса были составлены 2 треугольные матрицы сходств (данные переводили в относительные величины с целью уменьшения разнородности пула перфорированных раковин и живых моллюсков). Далее вычисляли коэффициент корреляции Спирмена между элементами матриц. Достоверность полученного коэффициента устанавливали с помощью пермутационных методов. Во всех случаях нулевая гипотеза отвергалась на 95%-ном уровне значимости. Расчеты производили с помощью пакетов Microsoft Excel, Primer for Windows ver. 5.2.4. и STATISTICA (data analysis software system), version 7.

Результаты исследования

Плотность поселений *A. islandica* на двух участках беломорской литорали в разные периоды исследований варьировалась от 3,6 экз./м² до 23,7 особей на м² (табл. 2). Плотность *A. islandica* в Южной губе в 2001 г. характеризовалась максимальным зарегист-

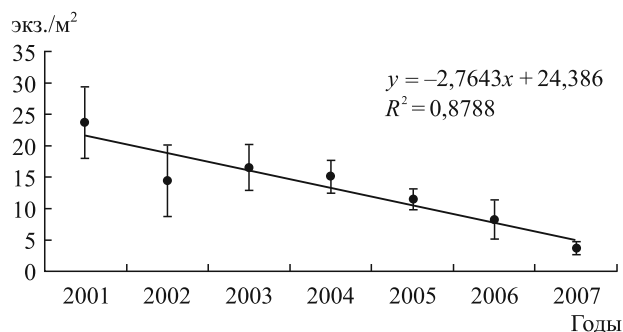


Рис. 2. Динамика плотности *A. islandica* на литорале о-ва Ряжков за исследованный период

По оси абсцисс — годы исследования; по оси ординат — плотность моллюска (экз./м²). Приведены средние значения и ошибки среднего; линией показано уравнение регрессии; даны уравнения регрессии и коэффициент детерминации.

рированным за весь период исследования значением, после чего понижалась, достигая минимума в 2007 г. (наклон прямой линии регрессии достоверно отличается от нуля ($t=6,02$; $p<0,05$)) (см. табл. 2; рис. 2). В обеих точках обнаружены перфорированные *A. islandica* раковины *Macoma balthica* и *Mytilus edulis*. В Южной губе о-ва Ряжков помимо этого найдены перфорированные створки *Mya arenaria*, а также раковины *Littorina littorea* (Linnaeus, 1758) и *A. islandica*. Находки перфорированных раковин Gastropoda были редки (всего за период исследования были найдены девять раковин *L. littorea* и одна раковина *A. islandica*) и не включались в дальнейший анализ.

Таблица 2. Плотность поселений *Amauropsis islandica* и двустворчатых моллюсков — потенциальных жертв на исследованных участках беломорской литорали

Участок	Год	Средняя плотность, экз./м²			
		<i>A. islandica</i>	<i>Mac. balthica</i>	<i>Mya arenaria</i>	<i>Myt. edulis</i>
о-в Ряжков	2001	23,7±5,7	945±209,1	135±70,1	10±7,7
то же	2002	14,5±5,7	1220,6±213,6	15±5,5	1,9±1,9
>>	2003	16,5±3,6	1909,3±334,1	14±5,8	36±12,8
>>	2004	15,1±2,6	1922,3±579,5	4,6±3,1	25,4±13,9
>>	2005	11,5±1,7	842±169,2	12±8,2	30±13,7
>>	2006	8,3±3,1	845±204,2	2,5±2,5	7,5±5,4
>>	2007	3,7±1,0	1426±395	0±0	0±0
о-в Большой Ломнишный	2007	3,6±2,3	501±88,7	0±0	15±8,1

Плотность поселений вышеперечисленных двустворчатых моллюсков в Южной губе во все года сильно разнится (см. табл. 2; 3). За весь период исследований отмечено, что плотность поселения *Mac. balthica* самая большая. *Mya arenaria* и *Myt. edulis* встречается в гораздо меньшем количестве. Плотность поселения *Mya arenaria* отличалась от плотности поселения мидий, однако значительные отличия были выявлены лишь в 2002 г. (см. табл. 3). Сравнение соотношений между количеством найденных

Таблица 3. Значения *t*-критерия для пар сравнения плотности *Mac. balthica*, *Mya arenaria* и *Mytilus edulis* на о-ве Рязков за исследованный период

Год	Пары сравнений		
	<i>Mac. balthica</i>		<i>Mya arenaria</i>
	<i>Mya arenaria</i>	<i>Mytilus edulis</i>	<i>Mytilus edulis</i>
2001	3,67	4,47	1,77
2002	5,64	5,71	2,27
2003	5,26	5,19	-1,56
2004	3,31	3,27	-1,45
2005	4,9	4,78	-1,13
2006	4,13	4,1	-0,84
2007	3,61	3,61	-

Примечание. В 2007 г. *Mya arenaria* и *Mytilus edulis* на исследованных участках обнаружены не были. Жирным шрифтом выделены достоверные отличия.

живых моллюсков и перфорированных створок соответствующих видов свидетельствует о том, что в большинстве случаев они пропорциональны, что подтверждается результатами однофакторного дисперсионного анализа и анализа с помощью критерия Крускала—Уоллиса, не показывающих достоверного влияния фактора «Вид» на отношение перфорированных раковин к живым моллюскам ($F=1,37$, $p=0,28$; $H=3,85$, $p=0,15$) (табл. 4). И все же данные 2002 г. показывают существенное отклонение пропорций плотности поселения живых двустворчатых моллюсков от соотношения видов найденных просверленных раковин (см. табл. 4). Парное сравнение групп видов за 2002 г. выявило, что любая из них вносит достоверные отклонения от ожидаемых распределений (значения χ^2 от 0,01 до 2,76, $p>0,05$).

Корреляция между матрицами сходств живых моллюсков трех видов и численностей перфорированных створок также оказалась достоверной (коэффициент корреляции Спирмена $Rho=0,711$; $p<0,05$).

Обсуждение результатов исследования

Представители семейства Naticidae — обычный компонент сублиторальных сообществ Белого моря [4]. Устойчивые поселения натицид на беломорской литорали редки. В литературе существует одно упоминание о поселении *Cryptonatica clausa* на литорали в небольшой губе Круглая (губа Чупа, Кандалакшский залив), что подтверждено и нашими находками [7, 11]. Кроме того, факт нахождения литоральных поселений *Amauropsis islandica* в Кандалакшском заливе указан в общей сводке по биологии брюхоногих моллюсков Белого моря [12]. Нами найдено два подобных поселения.

Плотность поселения *A. islandica* в Южной губе довольно высока, В. В. Федяков отмечает для Южной губы плотность *A. islandica* (в работе указывается синоним *Acrybia islandica*) 3,7 экз./м² (В. В. Федяков, неопубликованные данные). Это значительно превышает аналогичные показатели для других видов натицид (сублитораль) в других районах: 0,79 и 2,91 экз./м² для *Cryptonatica clausa* и *Pseudopolinices nanus* соответственно (акватория Соловецкого архипелага) [2]; 0,9 экз./м² для видов рода *Polinices* у побере-

Таблица 4. Суммарное количество найденных в Южной губе живых моллюсков и перфорированных раковин соответствующих видов

Год	Вид моллюска	Живые моллюски/ перфорированные створки	χ^2	<i>p</i>
2001	<i>Macoma balthica</i>	378/198	4,64	0,1
	<i>Mya arenaria</i>	54/45		
	<i>Mytilus edulis</i>	4/3		
2002	<i>Macoma balthica</i>	651/117	8,83	0,01
	<i>Mya arenaria</i>	8/6		
	<i>Mytilus edulis</i>	½		
2003	<i>Macoma balthica</i>	891/247	4,42	0,11
	<i>Mya arenaria</i>	7/4		
	<i>Mytilus edulis</i>	18/1		
2004	<i>Macoma balthica</i>	833/133	4,98	0,08
	<i>Mya arenaria</i>	2/2		
	<i>Mytilus edulis</i>	11/3		
2005	<i>Macoma balthica</i>	421/139	4,91	0,09
	<i>Mya arenaria</i>	6/2		
	<i>Mytilus edulis</i>	15/0		
2006	<i>Macoma balthica</i>	338/85	1,16	0,56
	<i>Mya arenaria</i>	1/1		
	<i>Mytilus edulis</i>	3/1		
2007	<i>Macoma balthica</i>	713/65	0,9	0,64
	<i>Mya arenaria</i>	0/0		
	<i>Mytilus edulis</i>	0/0		

П р и м е ч а н и я. Приведены значения χ^2 для пар сравнений, показывающие степень соответствия пвидового распределения перфорированных раковин распределению живых особей соответствующих видов потенциальных жертв. Жирным шрифтом выделены достоверно различающиеся соотношения ($p < 0,05$). Поскольку в 2007 г. *Mya arenaria* и *Mytilus edulis* обнаружены не были, для вычисления критерия χ^2 в соответствующие ячейки были поставлены виртуальные значения 0,1.

жья Австралии [13]; 0,62 экз./м² для *Polinices duplicatus* [14], 0,06 экз./м² (600 экз./га) для *Polinices pulchellus* из акваторий у берегов Англии [15]; 0,03 экз./м² для *Polinices lewitsii* из Британской Колумбии [16]. Возможно, что повышенная плотность *A. islandica* в районе исследования приводит к экспансии этого хищника в литоральную зону. Это вполне вероятно для тех мест побережья, в которых отсутствует резкий «свал» в области нуля глубин, что характерно как раз для островов Ряжков (Южная губа) и Большой Ломнишный.

При этом интересно отметить, что плотность литоральной части поселения *A. islandica* оказывается даже выше, чем сублиторальной (наши данные). Более того, указанная плотность поселения *A. islandica* на литорали Южной губы в 2001 г. превышала известную из литературных источников максимальную плотность этого вида в Белом море [4].

Для натицид характерен широкий спектр питания [13]. Так, например, в Белом море их жертвами становятся 12% фауны брюхоногих и 48% фауны двустворчатых моллюсков [4, 6]. Однако в данном случае остается непонятным, в какой степени столь разнообразное питание натицид как семейства определяется пищевым поведением конкретных видов этих гастропод.

Спектр питания *A. islandica* на литорали прежде изучен не был, так как перфорирование створок жертв натицид не видоспецифично, а поселения натицид в сублиторали, как правило, смешанные. Любопытно, что в спектр питания *A. islandica* на литорали Южной губы входят все найденные в данном районе виды двустворчатых моллюсков. Кроме того, нами зарегистрированы спорадические нападения хищников и на брюхоногих моллюсков (*Littorina littorea*, *Amauropsis islandica*). То, что пищевой спектр *A. islandica* на побережье о-ва Большой Ломнишный представлен меньшим количеством видов, может являться следствием малой плотности хищников и недостаточной степенью изученности этого участка. Отметим, что до сих пор в литературе лишь один вид двустворчатых моллюсков, выходящих на литораль (*Mytilus edulis*), был упомянут в качестве жертв натицид (*Cryptonatica clausa*) [7]. Перфорированные створки мидий встречаются в Южной губе гораздо реже створок других *Bivalvia* (см. табл. 4). Исходя из полученных данных можно подтвердить ранее высказанное предположение [17] о том, что, по крайней мере, в двух точках беломорской литорали *Macoma balthica* играет главную роль в питании *A. islandica*.

Анализ соотношения перфорированных створок разных видов литоральных двустворчатых моллюсков не выявил предпочтений в питании *A. islandica* к какому-либо виду двустворчатых моллюсков (см. табл. 4). Лишь в 2002 г. в Южной губе наблюдается диспропорция в потреблении жертв видом *A. islandica*. Вероятно, это связано с аномально низкой плотностью поселения мидий (см. табл. 2), что могло отразиться на результатах анализа. Таким образом, в целом мы не можем отвергнуть гипотезу о потреблении *A. islandica* жертв пропорционально численности живых моллюсков в окружающих популяциях соответствующих видов. Следует отметить, что вопрос о предпочтении каких-то видов для натицид изучен в основном по палеонтологическим остаткам путем сравнения перфорированных и интактных раковин в отложениях [18–22], для рецентных видов такие исследования единичны [9]. В частности, в последней работе указывается, что среди обитающих на побережье Италии двустворчатых моллюсков, только *Glycymeris insubrica* (Brocchi, 1814), *Chamelea gallina* Linnaeus, 1758 и *Donax trunculus* Linnaeus, 1758 являются видами, которых натициды атакуют наиболее часто. При этом, указанные виды в исследованных авторами биотопах — не самые многочисленные. Однако статистически эти данные в работе не обоснованы.

Неравное использование пищевых объектов разного вида у хищных организмов может быть обусловлено двумя компонентами: а) активным выбором пищевого объекта из имеющихся в наличии; б) различной доступностью жертв [23]. На изученной территории диспропорции в потреблении различных видов жертв не выявлено, несмотря на то, что их доступность для хищников различается.

В работах, посвященных питанию натицид, как правило, рассматривается лишь один вид жертвы в качестве основной [16, 24], что связано с повышенной численностью этого вида жертв в данном районе. Такая же ситуация складывается и в Южной губе (см. табл. 3), где основной жертвой является *Mac. balthica*. Стоит оговориться, что, несмотря на предпринятые предосторожности, связанные с подсчетом перфорированных раковин, остается открытым вопрос о возможности накопления или, наоборот, дифференциального разрушения таких раковин в грунте. Действительно, тонкостенные раковины маком могут быстрее разрушаться в грунте по сравнению, скажем, с массивными раковинами *Mya arenaria*. Однако в этом случае наша оценка роли *Mac. balthica* в питании хищника окажется заниженной по сравнению с реальной ситуацией.

Таким образом, характер питания беломорской натициды *Amauropsis islandica* в целом типичен для других представителей семейства. Можно предположить, что, поскольку в пределах осушенной зоны *A. islandica* питается всеми доступными двустворчатými моллюсками, в сублиторали спектр ее питания будет гораздо шире, так как количество видов *Bivalvia* и *Gastropoda*, доступных для питания этого вида натицид, заметно больше.

Используемый нами метод сравнения соотношения перфорированных створок разных видов с соотношением живых моллюсков позволяет сделать первый шаг в решении проблемы селективности питания *A. islandica*. Более точной оценки можно достичь с учетом показателя доступности различных жертв, который не анализируется в этой работе. Тем не менее, считаем, что полученные нами данные имеют некоторое преимущество перед экспериментальными работами по питанию натицид [25], так как лишены методических недостатков, связанных с возможными различиями условий в эксперименте и в природе.

* * *

Авторы благодарны В. В. Бианки (КГПЗ), а также администрации Кандалакшского государственного природного заповедника за предоставление возможности работы на его территории, всем участникам беломорских экспедиций Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии) СПбГДТЮ 2001–2007 гг., помогавшим на полевых этапах работы, а также А. Д. Наумову, А. А. Сухотину (ЗИН РАН), В. М. Хайтову (СПбГДТЮ) и Е. Л. Яковису (СПбГУ) за ценные замечания в ходе подготовки рукописи статьи.

Литература

1. Fretter V., Graham A. British Prosobranch molluscs. Their functional anatomy and ecology. London: The Ray Society, 1962. 755 p.
2. Роль хищных сверлящих улиток в бентосном сообществе: раковины жертв как источник информации / Артемьева А. В., Гришанков А. В., Николаева М. А., Фокин М. В., Шунатова Н. Н., Яковис Е. Л. // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3: Биология. 2004. Вып. 4. С. 5–9.
3. Kabat A. R. Predatory ecology of naticid gastropods with a review of shell boring predation // *Malacologia*. 1990. Vol. 32, N 1. P. 155–193.
4. Голиков А. Н. Класс *Gastropoda* // Моллюски Белого моря. Л.: Наука, 1987. С. 41–205.
5. Федяков В. В. Закономерности распределения моллюсков Белого моря. Л.: ЗИН АН СССР, 1986. 126 с.
6. Полоскин А. В. Особенности питания представителей семейства Naticidae Forbes в Кандалакшском заливе Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. СПб., 1995. С. 87–88.

7. Алякринская И. О. Морфофункциональные особенности питания некоторых хищных брюхоногих моллюсков // Известия АН. Сер. биол. 2002. № 6. С. 718–732.
8. Cook N. A., Bendell-Young L. Determining the ecological role of *Euspira lewisii*: Pt. I: feeding ecology // J. shellfish research. 2010. Vol. 29, N1. P. 223–232.
9. Vignali R., Galleni L. Naticid predation on soft bottom bivalves: a study on a beach shell assemblage // Oebalia. 1986. Vol. 13. P. 157–177.
10. Гланц С. Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 1998. 459 с.
11. Аристов Д. А., Полоскин А. В. Экология и питание представителей семейства Naticidae (Pectinibranchia) на литорали Кандалакшского залива Белого моря // IV Научная сессия Морской биологической станции СПбГУ: тез. докл. Санкт-Петербург, 6 февраля 2003. С. 46–47.
12. Голиков А. Н., Кусакин О. Г. Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР // Серия: Определители по фауне СССР. Л.: ЗИН АН СССР «Наука», 1978. 292 с.
13. Green R. H. Mortality and stability in a low diversity subtropical intertidal community // Ecology. 1968. Vol. 49, N 5. P. 848–854.
14. Hunter W., Grant D. C. Estimates of population density and dispersal in the naticid gastropod, *Polinices duplicatus*, with a discussion of computational methods // Biol. Bull. 1966. Vol. 131. P. 292–307.
15. Richardson C. A., Kingsley-Smith P. R., Seed R. Age and growth of the naticid gastropod *Polinices pulchellus* (Gastropoda: Naticidae) based on length frequency analysis and statolith growth rings // Mar. Biol. 2005. Vol. 148. P. 319–326.
16. Peitso E. Predation by the moon snail, *Polinices lewisii* (Gould) in the littleneck clam *Protothaca staminea* (Conrad). MS thesis / Simon Fraser University, Burnaby, BC, 1980. 81 p.
17. Аристов Д. А. Динамика системы «хищник-жертва» на примере локальных поселений *Amauropsis islandica* (Naticidae: Gastropoda) и *Macoma balthica* (Tellinidae: Bivalvia) // Тезисы IV (XXVII) Международной конференции «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского севера». Вологда, 5–10 декабря. 2005. С. 21–23.
18. Arua I. Predatory gastropod boreholes in an Eocene molluscan assemblage from Nigeria // Lethaia. 1989. Vol. 22. P. 49–59.
19. Grey M., Boulding E. G., Brookfield M. E. Estimating multivariate selection gradients in the fossil record: a naticid gastropod case study // Paleobiology. 2006. Vol. 32(1). P. 100–108.
20. Harper E. M., Forsythe G. T. W., Palmer T., Harper M. Taphonomy and the Mesozoic Marine Revolution: Preservation State Masks the Importance of Boring Predators // Palaios. 1998. Vol. 13(4). P. 352–360.
21. Kelley P. H., Hansen T. A. Comparisons of class- and lower taxon-level patterns in naticid gastropod predation, Cretaceous to Pleistocene of the U.S. Coastal Plain // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2006. Vol. 236, N 3–4. P. 302–320.
22. Prey Selection by Naticid Gastropods: Experimental Tests and Application to Application to the Fossil Record / Kitchell J. A., Boggs C. H., Kitchell J. F., Rice J. A., Boggs H., Kitchell A. // Paleobiology. 1981. 7(4). P. 533–552.
23. Sih A., Christensen B. Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? // Animal behaviour. 2001. N 61. P. 379–390.
24. Kingsley-Smith P. R., Richardson C. A., Seed R. Stereotypic and size-selective predation in *Polinices pulchellus* (Gastropoda: Naticidae) Risso 1826 // J. Exper. Mar. Biol. and Ecol. 2003. Vol. 295. P. 173–190.
25. Bernard F. R. Studies on the biology of the naticid clam drill *Polinices lewisii* (Gould) (Gastropoda Prosobranchia) // Fisheries Research Board of Canada: Technical Report. 1967. Vol. 42. P. 1–41.

Статья поступила в редакцию 9 июня 2011 г.