

Перемещение раковин двустворчатых моллюсков при помощи водорослей в Уссурийском заливе (Японское море)

К.А. Лутаенко

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток 690059, Россия
e-mail: lutaenko@mail.ru

Летом 2011 г. на пляже и в самой верхней сублиторали б. Суходол Уссурийского залива Японского моря наблюдали массовое прикрепление зеленых водорослей *Ulva* к раковинам двустворчатых моллюсков *Anadara broughtonii* (Schrenck, 1867), *Spisula sachalinensis* (Schrenck, 1861) и *Mya japonica* Jay, 1857. Ранее, в 1980–1990-е гг., на пляжах открытой части залива находили *Arca boucardi* Jousseaume, 1894 и *Entodesma navicula* (A. Adams et Reeve, 1850) с прикрепившимися саргассовыми водорослями; в б. Соболев тогда же были обычны выбросы водорослей с очень мелкой (до 3 мм) двустворчатой *Turtonia minuta* (Fabricius, 1780). Эти данные, вкуче с кратким литературным обзором явления прикрепления водорослей к живым моллюскам и их пустым раковинам и их дальнейшего переноса, показывают, что данный комидологический процесс должен учитываться при эколого-тафономических интерпретациях танатоценозов прибрежной зоны.

Ключевые слова: раковины моллюсков, тафономия, перемещение, водоросли, прибрежная зона, Японское море.

Transportation of bivalve shells with attached algae in Ussuriysky Bay (Sea of Japan)

K.A. Lutaenko

A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690059, Russia
e-mail: lutaenko@mail.ru

In summer of 2011, mass attachment of the green algae *Ulva* to shells of the bivalve mollusks *Anadara broughtonii* (Schrenck, 1867), *Spisula sachalinensis* (Schrenck, 1861) and *Mya japonica* Jay, 1857 was observed on the beach and in the upper subtidal zone (down to 0.5 m deep) of Sukhodol Bay (Ussuriysky Bay of the Sea of Japan). In the 1980–1990s, findings of *Arca boucardi* Jousseaume, 1894 and *Entodesma navicula* (A. Adams et Reeve, 1850) with attached sargasso were recorded on beaches of the open part of Ussuriysky Bay; another case was minute shells (up to 3 mm in length) of *Turtonia minuta* (Fabricius, 1780) attached to algae and usually washed ashore in Sobol Bay. These observations, along with briefly reviewed literature data, show that this comidological (transportation) process and its consequences should not be ignored in ecological and taphonomic interpretations of thanatocoenoses of the coastal zone.

Key words: molluscan shells, taphonomy, transportation, algae, coastal zone, Sea of Japan.

Тафономические наблюдения в прибрежной зоне морей показывают, что перемещение раковин моллюсков осуществляется повсеместно и различными способами и путями. Среди факто-

ров транспортировки раковин в условиях современных мелководий выделяют штормовой (включая вдольбереговые течения) и ледовый разнос, перенос с помощью птиц и прикрепившихся

водорослей, перенос раками-отшельниками, потоками стекания на литорали и даже ветром во время бурь [Батулин, Колоколов, 1940; Алексеев, Найдин, 1973; Иванова, 1973; Султанов и др., 1975; Аверина, 1980; Денисенко, Алексеев, 1988; Тарасов, 1997; Warme, 1971; Trewin, Welsh, 1972; Alexandrowicz, 1978; Lindberg, Kellogg, 1982; Dörjes et al., 1986; Staff et al., 1986; Frey, Dörjes, 1988a, b; Frey et al., 1988; Cadée, 1989, 1992; Powell et al., 1989; Walker, 1989; Petersen, 1990; Fürsich, Flessa, 1991; Avila-Serrano, Téllez-Duarte, 2000; Cintra-Buenrostro et al., 2002; Cadée, Wesslingh, 2005]. Мы назвали разнообразие путей транспортировки «комидологической дифференциацией» [Лутаенко, 1992]; комидология – раздел актуопалеонтологии, изучающий закономерности помертвой транспортировки остатков организмов [Richter, 1928].

Пляжевые танатоценозы двустворчатых моллюсков Уссурийского залива, в том числе и б. Суходол, изучались в 1980–1990-е гг. К.А. Лутаенко [1990, 1994], при этом основное внимание уделялось анализу их качественного состава и распределения в связи с литолого-экологическими обстановками прилегающих акваторий. Аналогичные исследования были также проведены в заливах Амурском и Посыета [Лутаенко, 1994; Lutaenko, 1994]. При обсуждении процессов транспортировки раковин мы отметили, что на побережье открытой части Уссурийского залива встречаются единичные раковины *Arca boucardi* Jousseaume,

1894 (Arcidae) и *Entodesma navicula* (A. Adams et Reeve, 1850) (Lyonsiidae) с прикрепившимися к ним саргассовыми водорослями [Лутаенко, 1994, с. 28]. В июле 2011 г. нам удалось наблюдать перемещение раковин двустворок с прикрепившимися водорослями в прибрежной зоне б. Суходол в значительных количествах, что позволяет обратить большее внимание на этот феномен в пляжево-литоральных и верхнесублиторальных обстановках южного Приморья. В срединной части бухты (между устьями рек Суходол и Петровка), на обширном песчаном пляже, местами с примесью ила, и такой же илисто-песчаной литорали и в самой верхней (до глубины 0.5 м) сублиторали, отмечалось большое количество пустых раковин *Anadara broughtonii* (Schrenck, 1867) (Arcidae), *Spisula sachalinensis* (Schrenck, 1861) (Mactridae) и *Mya japonica* Jay, 1857 (Myidae) с прикрепленными к ним водорослями рода *Ulva* (по устному сообщению И.Р. Левенец, это могут быть *Ulva prolifera* O.F.Müller, 1778 или *Ulva linza* Linnaeus, 1753). Водоросли прикреплялись вдоль переднего и вентрального краев мии, по дорсальному краю или по всей раковине списулы, что говорит о том, что они поселились на раковинах после смерти моллюсков (рис. 1, 2). На литорали и глубже водоросли с моллюсками располагались в виде пояса (рис. 3). Примечательно, что внутри почти всех крупных раковин находились самцы краба *Hemigrapsus* cf. *penicillatus* (de Haan, 1835) (рис. 4)¹.

¹ Этот вид обычен под камнями, на литорали эстуариев и лагун в Японии, на Сахалине, Корее и Китае и распространился в Европе, в Испании и Франции. Однако недавно из Японии был описан близкий вид *H. takanoi* Asakura et Watanabe, 2005, сначала электрофоретически, а затем разделен и по морфологии, но самки этих видов идентичны; второй вид также проник в Европу [Gollasch, 1999; Asakura, Watanabe, 2005; Dauvin et al., 2009]. Поэтому мы не уверены в точной видовой идентификации особей крабов из б. Суходол.



Рис. 1. Водоросли *Ulva*, прикрепленные к раковине *Mya japonica* Jay, 1857, б. Суходол, Уссурийский залив, июль 2011 г., литораль.

Fig. 1. Algae *Ulva* attached to a shell of *Mya japonica* Jay, 1857, Sukhodol Bay, Ussuriysky Bay, July 2011, intertidal zone.



Рис. 2. Водоросли *Ulva*, прикрепленные к раковине *Spisula sachalinensis* (Schrenck, 1861), б. Суходол, Уссурийский залив, июль 2011 г., литораль.

Fig. 2. Algae *Ulva* attached to a shell of *Spisula sachalinensis* (Schrenck, 1861), Sukhodol Bay, Ussuriysky Bay, July 2011, intertidal zone.

Представители космополитного рода *Ulva* Linnaeus, 1753 имеют простое строение, короткие жизненные циклы и широкие ареалы. Мультизональный вид *U. prolifera* обитает во всех дальневосточных морях России и выдерживает широкий диапазон солености и температуры. Бореально-арктическо-нотальный вид *U. linza* обитает в Беринговом, Охотском и Японском морях, поселяясь как в кутах бухт, так и на промываемых берегах. Однако за пределы заливов *U. linza* не выходит,

выдерживает незначительное опреснение и хорошо растет в богатых органикой водах [Виноградова, 1979]. В зал. Петра Великого *U. linza* вегетирует летом, и за это время сменяется два поколения: июнь – начало июля и конец июля – август; наибольшей массовости достигает в защищенных эвтрофированных участках [Перестенко, 1980]. Период вегетации *U. prolifera* шире, с февраля по ноябрь; за это время сменяется несколько поколений водоросли [Виноградова, 1974].

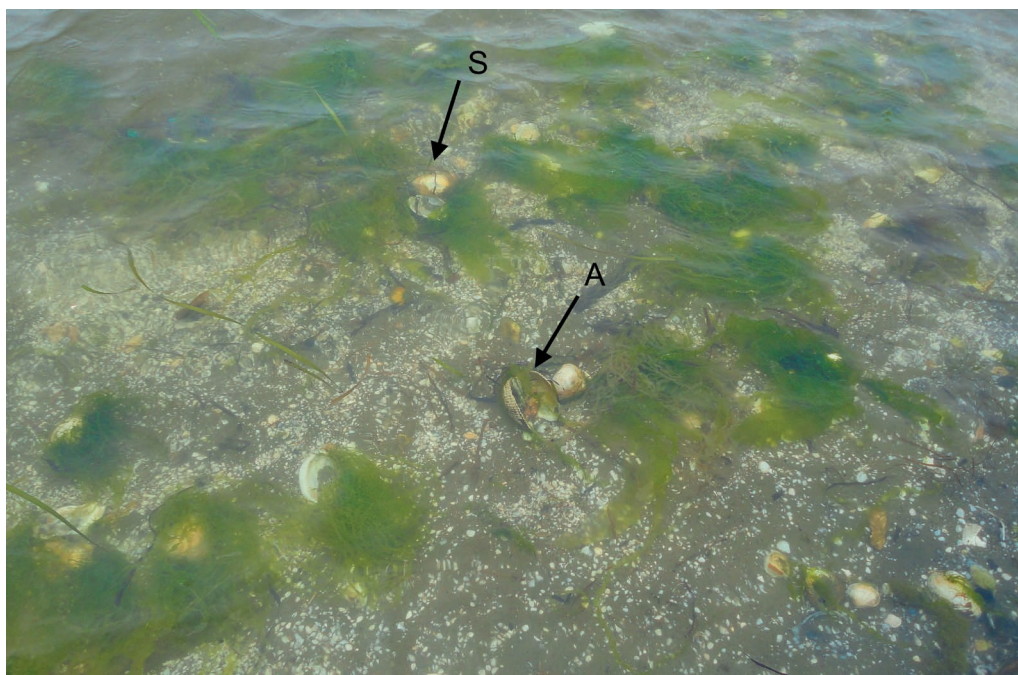


Рис. 3. Раковины двустворчатых моллюсков с прикрепившимися водорослями *Ulva* на литорали б. Суходол, Уссурийский залив: **A** – *Anadara broughtonii* (Schrenck, 1867), **S** – *Spisula sachalinensis* (Schrenck, 1861).

Fig. 3. Shells of bivalve mollusks with attached *Ulva* in the intertidal zone of Sukhodol Bay, Ussuriysky Bay: **A** – *Anadara broughtonii* (Schrenck, 1867), **S** – *Spisula sachalinensis* (Schrenck, 1861).

В пользу предположения о посмертном поселении водорослей на раковинах свидетельствуют и данные о глубине закапывания, по крайней мере, для *M. japonica* – этот вид имеет длинные сифоны и зарывается в грунт на глубину до 30 см [Kondo, 1987, 1989]. Сифоны анадар и мактрид очень короткие и эти моллюски зарываются на глубину нескольких сантиметров. Однако даже в условиях низкоэнергетических приливо-отливных осушек наблюдается транспортировка пустых раковин мидий [Tanabe, Arimura, 1987], на которых затем могут поселиться водоросли.

Витмэн и Сучанек [Witman, Suchanek, 1984] показали, что ламинарии (*Laminaria saccharina* (Linnaeus,

1753) J.V. Lamouroux, 1813 – современное название *Saccharina latissima* (Linnaeus, 1753) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders, 2006), обрастающие раковины мидий *Mytilus edulis* L., 1758 (Mytilidae) и *M. californianus* Conrad, 1837 (Mytilidae), увеличивают силу увлекающего потока (flow-induced forces) от 2 до 6 раз в сравнении с силой, действующей на необросших мидий и, таким образом, эти водоросли и другие эпибионты увеличивают риск отрыва от субстрата и перемещения мидий. Прямые наблюдения над перемещением гальки с прикрепившимися водорослями показывают, что галечник может легко перемещаться путем осцилляционных движений, если соотношение вес



Рис. 4. Самцы крабов *Hemigrapsus* cf. *penicillatus* (de Haan, 1835), обнаруженные в пустых раковинах двустворчатых моллюсков, б. Суходол; экземпляр слева: длина карапакса – 23.5 мм, высота – 20.5 мм (Зоомузей ДВФУ № X 31858/Cr-1380), экземпляр справа: длина карапакса – 24.6 мм, высота – 22.2 мм (Зоомузей ДВФУ X 31859/Cr-1381).

Fig. 4. Males of the crabs *Hemigrapsus* cf. *penicillatus* (de Haan, 1835) found inside empty shells of bivalve mollusks, Sukhodol Bay, Ussuriysky Bay; left specimen: carapace length (width) – 23.5 mm, carapace height – 20.5 mm (Zoological Mus., Far East Federal Univ. reg. no. X 31858/Cr-1380); right specimen: carapace length (width) – 24.6 mm, height – 22.2 mm (Zoological Mus., Far East Federal Univ. reg. no. X 31859/Cr-1381).

гальки/вес влажных водорослей меньше или равно примерно 3 [Kudrass, 1974]. Более того, считается, что обрастания водорослями мидий замедляют рост и размножение последних [Dittman, Robles, 1991]. Другими словами, водоросли ухудшают среду обитания обрастаемых моллюсков и способствуют их отрыву и перемещению в прибрежной зоне, оказывая тем самым влияние на донные сообщества и распространение и гибель живых моллюсков и разнос пустых раковин, что в конечном счете приводит к «экологическому смешиванию» (environmental mixing) в современных танатоценозах [Powell et al., 1989; Parsons, Brett, 1991; и др.].

Существуют и другие примеры перемещения двустворчатых моллюсков водорослями в зал. Петра Вели-

кого, помимо вышеописанных. Мелкий (длиной до 3 мм) двустворчатый моллюск *Turtonia minuta* (Fabricius, 1780) (Veneridae) неоднократно наблюдался в 1980–1990-е гг. в выбросах б. Соболя в открытой части Уссурийского залива, будучи прикрепленным к кустистым бурым и красным водорослям *Coccophora langsdoeffii* (Turner, 1811) Greville, 1830, *Neohodomela aculeata* (Perestenko, 1967) Masuda, 1982 и *Sargassum* sp. (определения А.В. Чернышева)²; очевидно, что это явление имеет место и в других открытых районах зал. Петра Великого. По данным А.Н. Голикова и О.А. Скарлато [1967], этот вид двустворок является компонентом фитали в зал. Посыета, где обитает от литорали до глубины 10 м на грунте или прикрепляясь к водорослям, реже

² В настоящее время пляж в этой бухте почти уничтожен массивной стройкой береговой скоростной дороги.

к морским травам. Его плотность поселения достигает 3000 экз./0.1 м², а на елочковидной водоросли *C. langsdoxfii*, которую он сплошь усыпает, плотности поселений достигают 35000 экз./0.1 м²! Понятно, что транспортировка водорослей с моллюсками приводит к более широкому распространению раковин *T. minuta*.

Примеры обрастания раковин моллюсков водорослями в зал. Петра Великого хорошо документированы на примере приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1856) [Силина, Овсянникова, 1995; Левенец и др., 2005, 2010; Левенец, Овсянникова, 2011; и др.]. На раковинах этого моллюска отмечено 56 видов макрофитов, принадлежащих к трем отделам, основу видового богатства флоры эпибиоза приморского гребешка составляют красные водоросли, бурые водоросли представлены наименьшим числом видов. По биомассе во флоре эпибиоза *M. yessoensis* преобладают виды Chlorophyta, а основные формы таллома водорослей-эпибионтов – кустистые и нитчатые. Водоросли часто образуют сплошной покров на верхней створке гребешка [Левенец и др., 2005]. Хотя гребешок – животное, способное относительно быстро передвигаться, совершенно очевидно, что наличие водорослей на раковине увеличивает парусность и силу увлекающего потока при штормах. Выбросы гребешков иногда принимают поистине массовый характер, когда на берег после сильных штормов попадают десятки тысяч животных [Калашников, 1984].

В зал. Петра Великого имеются также «поля» анфельции – это неприкрепленные, переплетающиеся тал-

ломы красной водоросли *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsubara, 1932) Makienko, 1979, населенные различными животными и растениями [Иванова и др., 1994]. Они образуют относительно подвижные придонные скопления в виде пласта толщиной от 5 до 100 см и более на глубине 1–30 м и включают, например, в пр. Старка 130 видов животных и растений, в том числе 20 видов двустворчатых моллюсков [Л.с.]. Плотность поселений прикрепляющихся видов *Vilasina pillula* Scarlato, 1960 и *Hiattella arctica* (L., 1767) достигает при этом 523 экз./м² и 30 экз./м², соответственно; обнаружена молодь *Mytilus trossulus* A.A. Gould, 1850, *Modiolus kurilensis* Bernard, 1983, *Cryptomya busoensis* (Yokoyama, 1922) [Иванова и др., 1994]. Сообщество анфельции подвергается интенсивному воздействию водного движения в «горле» пролива Старка, где проходит сточное течение из Амурского залива, также наблюдались процессы сноса анфельции из пролива в понижения дна (глубина 15 м) во время сильных штормов, что свидетельствует о перемещении и ассоциированных животных.

Наблюдения в различных водоемах Мирового океана свидетельствуют о широком распространении процессов транспортировки моллюсков, как живых, так и их пустых раковин, при помощи водорослей. Одним из первых это явление описал Р. Валлентин [Vallentin, 1895] на побережье Великобритании: «I have been fortunate enough to secure two specimens of bivalve mollusks while being dispersed by floating seaweed ... one was a specimen of *Cardium edule* ... this mollusk was secured a mile from land...» [Л.с., 420]. Кроме инфаунного

кардиума, этот автор находил эпифаунных *M. edulis* и *Ostrea edulis* L., 1758 с прикрепившимися к ним основаниями хорды (*Chorda filum* (L., 1753) Stackhouse, 1797).

По данным А.Г. Тарасова и С.З. Казанцевой [Тарасов, 1997; Tarasov, Kazantseva, 1994], прижизненный и посмертный перенос живых моллюсков и раковин из предустьевое пространство рек в Каспийское море на сплавинах мягкой погруженной растительности (валиснерии, зостеры, руппии) носит массовый характер. Переносятся гастроподы *Lymnaea* sp., *Planorbis* sp., *Bythiniidae*. Раковины *Viviparus viviparus* (L., 1758) встречаются в современных донных отложениях большей части северного Каспия [Тарасов, 1997]. Дальность переноса составляет в данном случае несколько десятков километров, а различие с процессами переноса в зал. Петра Великого состоит в том, что водоросли не прикрепляются к раковинам. Тем не менее, эти комидологические процессы весьма важны для региональных палеоэкологических интерпретаций [Tarasov, Kazantseva, 1994].

И.-Н.В. Иванова [1973], изучавшая танатоценозы Белого и Баренцева морей, описывает случаи выбросов на валуны верхней литорали и супралиторали ризоидов ламинарий со всеми организмами, связанными с ними. Это крупные сублиторальные баянусы, двустворчатые моллюски – мидии, мускулюсы, мелкие саксикавы (очевидно, имеются в виду *Hiatella* – К.Л.), мшанки, губки и др. «Здесь интересен сам факт возможности перемещения всего биоценоза полностью в неподходящие для его жизни условия. Конечно, в данном случае о прочном захороне-

нии говорить не приходится, налицо лишь случай бесспорного танатоценоза в современном понимании этого термина» [И.с., с. 108].

На восточном побережье Шотландии в июле 1984 г., на песчаных пляжах было обнаружено большое количество двустворчатых моллюсков *Donax vittatus* (da Costa, 1778), которые были перемещены вместе с обраставшими их водорослями нескольких видов [Ansell et al., 1988]. В обычном состоянии, без обрастаний, моллюски способны быстро обратно закапываться в случае размыва донных отложений. Однако в данном случае сила волочения моллюсков с водорослями обрастания была усилена, и штормовое воздействие вызвало смертность моллюсков в результате перемещения на пляж, причем погибли в основном старые особи – молодые не имели или почти не имели прикрепившихся к раковине водорослей [Ansell et al., 1988]. В прибрежной зоне Нидерландов раковины моллюсков могут перемещаться на длительные расстояния (сотни километров) при прикреплении к ним водорослей *Himanthalia* [Cadée, Wesselingh, 2005].

В Белом море многочисленны плавающие бурые водоросли родов *Fucus*, *Chorda* и *Chordaria*, в составе скоплений которых обнаружены в общей сложности 82 вида животных и растений, причем прикрепленные животные встречаются в 38% случаев [Халаман, Бергер, 2006]. В составе плавающих объектов встречается также гравий, мертвые водоросли, пустые створки моллюсков и другой неживой материал органического происхождения, хотя доля таких компонентов невелика (около 2.7% от веса плавающих объектов) и обна-

ружены они в 11.26% общего числа проб [Л.с.]. Следует отметить, что в составе плавающих скоплений водорослей идентифицировано 8 видов двусторчатых моллюсков, причем ряд из них – виды инфауны (*Macoma balthica* (L., 1758), *Mya arenaria* L., 1758), явно попавшие на плавающие объекты при отрыве водорослей от дна.

Е. Оливейра с соавт. [Oliveira et al., 1979] обнаружили в скоплениях саргассовых водорослей (*Sargassum hystrix* J. Agardh, 1847 и *Sargassum platycarpum* Montagne, 1842) в водах Бразильского течения на расстоянии примерно 100 км от берега сообщество ассоциированных животных (мелких крабов, усоногих раков, моллюсков, мшанок и гидроидов) и водорослей. При этом флора из скоплений соответствовала бентосной флоре прилегающего материка. Эти исследователи подчеркивают роль саргассов в переносе и распространении различных организмов.

Макрофауна скоплений плавающих водорослей, обнаруженных в прибрежной зоне Исландии на расстоянии до 117 км от берега, состояла из 39 видов животных, в том числе двух видов *Bivalvia* [Ingólfsson, 1995]. Автор отмечает, что дрейфующие водоросли с прикрепленными и ассоциированными организмами представляют важный механизм разноса (dispersal) литоральных животных на большие расстояния, предположительно сотни километров и более. В этой же статье, а также в работе бельгийских авторов [Vandendriessche et al., 2006] приводятся и другие примеры, в том числе из литературы, о переносе ассоциированных организмов водорослями.

Таким образом, роль переноса раковин и живых моллюсков водорослями

в комидологических процессах формирования танатоценозов прибрежной зоны не должна недооцениваться. Водоросли выступают как один из тафономических агентов и играют такую же роль, как, например, птицы или раки-отшельники, но пассивно, перемещая иногда значительные количества раковинного материала и способствуя экологическому смешиванию в пляжево-литоральных и сублиторальных обстановках осадконакопления. Посмертные скопления раковин моллюсков и иных остатков организмов в случае формирования в сублиторали представляют собой миксоценозы (где смешиваются автохтонные и аллохтонные элементы) [Лутаенко, Олейник, 1992], а пляжевые танатоценозы содержат значительное количество субавтохтонных (мало-перемещенных и отражающих общую обстановку существования живых организмов остатков) элементов. По нашей классификации, в случае переноса моллюсков формируются 1, 3 и 4 типы танато-ареалов [Лутаенко, 1993]. В таких случаях биотоп отделен зоной переноса от танатотопа и тафотоп (отмирание живых моллюсков на пляже, частичное захоронение); биотоп и танатотоп пространственно совпадают и отделены от тафотоп зоной переноса (отмирание моллюсков в том месте, где они живут, захоронение раковин на пляже); биотоп отделен от танатотопа зоной переноса, причем последний совпадает с зоной полной деструкции (смерть после переноса, разрушение раковин на пляже). Дальнейшее изучение всех комидологических агентов позволит понять комплексную природу формирования танатоценозов в прибрежной зоне зал. Петра Великого.

Благодарности

Автор искренне признателен к.б.н. И.Р. Левенец и д.б.н. А.В. Чернышёву (Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН) за ценные консультации, Д. Риду (D. Reid,

Natural History Museum, London) за присылку недостающей литературы и И.Е. Волвенко (Зоологический музей ДВФУ) за изготовление фотографий крабов.

Литература

- Аверина Г.Ю. 1980. Актуопалеонтологический анализ танатоценозов Кандалакшского залива Белого моря. Автореферат диссертации ... кандидата геолого-минералогических наук. М.: МГУ. 20 с.
- Алексеев А.С., Найдин Д.П. 1973. Наблюдения за условиями переноса и захоронения раковин некоторых двустворчатых моллюсков на литорали приливного моря // Комплексные исследования природы океана. Вып. 4. М.: Изд-во МГУ. С. 155–164.
- Батурин В.Н., Колоколов А.А. 1940. Танатоценозы ракушников восточной части среднего Каспия // Доклады Академии наук СССР. Новая серия. Т. 26, № 2. С. 213–216.
- Виноградова К.Л. 1974. Ульвовые водоросли (Chlorophyta) морей СССР. Л.: Наука. 166 с.
- Виноградова К.Л. 1979. Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли. Л.: Наука. 147 с.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. 1967. Моллюски залива Посыет (Японское море) и их экология // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 42. С. 5–154.
- Денисенко С.Г., Алексеев В.В. 1988. О критериях генетической типизации карбонатных танатоценозов Баренцева моря // Известия Всесоюзного географического общества. Т. 120, вып. 2. С. 165–168.
- Иванова И.-Н.В. 1973. Двустворчатые моллюски и условия осадконакопления (литолого-палеоэкологический и актуалистический анализ позднепалеозойских угленосных отложений юга Западной Сибири и мелководья некоторых морей СССР). М.: Наука. 163 с.
- Иванова М.Б., Новожилов А.В., Цурпало А.П. 1994. Условия существования и некоторые особенности флоры-фаунистического состава эксплуатируемых природных полей анфельдии тобучинской в проливе Старка (залив Петра Великого, Японское море) и заливе Измены (остров Кунашир, Курильские острова) // Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Т. 113. С. 83–99.
- Калашиников В.З. 1984. Влияние ветрового нагона тайфуна «Эллис» на популяцию приморского гребешка *Patinopecten yessoensis* в заливе Посыета Японского моря // Биология моря. № 1. С. 55–59.
- Левенец И.Р., Овсянникова И.И. 2011. Водоросли-эпибионты приморского гребешка из залива Петра Великого Японского моря // Фундаментальные науки и практика: сборник научных работ с материалами 4-й международной телеконференции. Томск: Крокус. С. 129–133.
- Левенец И.Р., Овсянникова И.И., Лебедев Е.Б. 2005. Состав макроэпибиоза приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в заливе Петра Великого Японского моря // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 9. С. 155–168.
- Левенец И.Р., Овсянникова И.И., Лебедев Е.Б. 2010. Водоросли-макрофиты в эпибиозе приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в заливе Петра Великого Японского моря // Биология моря. Т. 36, № 5. С. 338–345.
- Лутаенко К.А. 1990. Двустворчатые моллюски в береговых выбросах залива Петра Великого (Японское море). Владивосток: Институт биологии моря ДВО АН СССР. Препринт № 28. 51 с.
- Лутаенко К.А. 1992. Комидологическая дифференциация гетерохронного раковинного материала в прибрежной зоне моря // Палеонтологический журнал. № 4. С. 64–66.
- Лутаенко К.А. 1993. О танато-ареалах бентосных беспозвоночных прибрежной зоны моря // Биология моря. № 1. С. 75–82.
- Лутаенко К.А. 1994. Актуопалеонтологическое изучение пляжевых танатоценозов двустворчатых моллюсков Японского моря // Палеонтологический журнал. № 2. С. 21–30.

- Лутаенко К.А., Олейник А.Э. 1992. Актюпа-
леонтология и формирование неполноты
палеонтологической летописи // Известия
Академии наук. Серия биологическая. № 4.
С. 582–589.
- Перестенко Л.П. 1980. Водоросли залива Петра
Великого. Л.: Наука. 232 с.
- Силина А.В., Овсянникова А.В. 1995. Многолет-
ние изменения в сообществе приморского
гребешка и его эпибионтов в загрязненной
части Амурского залива Японского моря // *Биология моря*. Т. 21, № 1. С. 59–66.
- Султанов К.М., Исаев С.А., Эфендиев Х.М. 1975.
Танатоценозы двустворчатых моллюсков
современных осадков материковой отмели
южного Каспия // *Палеонтологический жур-
нал*. № 1. С. 32–40.
- Тарасов А.Г. 1997. Трансграничный перенос
раковин моллюсков: ошибки интерпретации
и значение в палеоэкологических исследо-
ваниях // *Известия Академии наук. Серия
биологическая*. № 2. С. 224–227.
- Халаман В.В., Бергер В.Я. 2006. Плавающие
водоросли и ассоциированная с ними фауна
в Белом море // *Океанология*. Т. 46, № 6.
С. 878–884.
- Alexandrowicz S.W. 1977 [1978]. A quantita-
tive study of the origin of *Dreissena polymorpha*
shell accumulations in Szczecin Bay, Baltic
Sea // *Bulletin de l'Académie Polonaise des
Sciences. Série des Sciences de la Terre*. V. 25,
N 2. P. 75–82.
- Ansell A.D., Robb L., Powell H.T. 1988. Algal-
induced dislodgement as a cause of bivalve
mortality on some Scottish beaches // *Journal
of the Marine Biological Associations of the
United Kingdom*. V. 68. P. 219–233.
- Asakura A., Watanabe S. 2005. *Hemigrapsus taka-
noi*, new species, a sibling species of the com-
mon Japanese intertidal crab *H. penicillatus*
(Decapoda: Brachyura: Grapsoidea) // *Journal
of Crustacean Biology*. V. 25, N 2. P. 279–292.
- Avila-Serrano G.E., Téllez-Duarte M.A. 2000.
Taphonomic processes in Recent thanatocoen-
oses at Playa El Pelicano, Baja California // *Ciencias Marinas*. V. 26, N 4. P. 677–694.
- Cadée G.C. 1989. Size-selective transport of shells
by birds and its palaeoecological implications // *Palaeontology*. V. 32, Pt. 2. P. 429–437.
- Cadée G.C. 1992. Eolian transport and left/right
sorting of *Mya* shells (Mollusca, Bivalvia) // *Palaaios*. V. 7. P. 198–202.
- Cadée G.C., Wesselingh F. 2005. From living mol-
lusc to fossil shell: taphonomy of shells from
Dutch beaches // *Spirula*. N 343. P. 36–52.
[In Dutch with English abstract].
- Cintra-Buenrostro C.E., Foster M.S., Meldahl K.H.
2002. Response of nearshore marine assem-
blages to global change: a comparison of
molluscan assemblages in Pleistocene and modern
rhodolith beds in the southwestern Gulf
of California, México // *Palaeogeography,
Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 183.
P. 299–320.
- Dauvin J.-C., Rius A.T., Ruellet T. 2009. Recent
expansion of two invasive crabs species
Hemigrapsus sanguineus (de Haan, 1835) and
H. takanoi Asakura and Watanabe, 2005 along
the Opal coast, France // *Aquatic Invasions*.
V. 4, N 3. P. 451–465.
- Dörjes J., Frey R.W., Howard J.D. 1986. Origins of,
and mechanisms for, mollusk shell accumula-
tions on Geogria beaches // *Senckenbergiana
Maritima*. Bd. 18, N 1/2. P. 1–43.
- Frey R.W., Dörjes J. 1988a. Fair- and foul-weather
shell accumulations on a Georgia beach // *Palaaios*. V. 3. P. 561–576.
- Frey R.W., Dörjes J. 1988b. Carbonate skeletal
remains in beach-to-offshore sediments, Pen-
sacola, Florida // *Senckenbergiana Maritima*.
Bd. 20, N 1/2. P. 31–57.
- Frey R.W., Hong J.-S., Hayes W.B. 1988. Physical
and biological aspects of shell accumulation
on a modern macrotidal flat, Inchon, Korea // *Netherlands Journal of Sea Research*. V. 22,
N 3. P. 267–278.
- Fürsich F.T., Flessa K.W. 1991. The origin and inter-
pretation of Bahia la Choya (northern Gulf of
California) taphocoenoses: implications for
paleoenvironmental analysis // *Zitteliana*.
Bd. 18. P. 165–169.
- Gollasch S. 1999. The Asian decapod *Hemigrap-
sus penicillatus* (de Haan, 1835) (Grapsoidea,
Decapoda) introduced to European waters:
status quo and future perspective // *Helgoländer
Meeresuntersuchungen*. Bd. 52. S. 359–366.
- Ingólfsson A. 1995. Floating clumps of seaweed
around Iceland: natural microcosm and a means
of dispersal for shore fauna // *Marine Biology*.
V. 122. P. 13–21.
- Kondo Y. 1987. Burrowing depth of infaunal
bivalves – observation of living species and its
relation to shell morphology // *Transactions and
Proceedings of the Palaeontological Society of
Japan. New Series*. N 148. P. 306–323.
- Kondo Y. 1989. A method of analyzing mode of
occurrence of bivalve fossils – comparison of
position and orientation of living and fossil

- bivalves // Benthos Research. N 37. P. 73–82. [In Japanese with English abstract].
- Lindberg D.R., Kellogg M.G.* 1982. Bathymetric anomalies in the Neogene fossil record: the role of diving marine birds // *Paleobiology*. V. 8, N 4. P. 402–407.
- Lutaenko K.A.* 1994. Beach molluscan thanatocoenoses in Possjet Bay, Sea of Japan: comparison between open and sheltered beaches // *Benthos Research*. N 47. P. 1–12.
- Oliveira E.C., de, Ugadim Y., Paula, E.J., de.* 1979. Associated epibiota on *Sargassum* floating on the waters of the Brazilian Current – biogeographical remarks // *Boletim do Botanica, Universidade de Sao Paulo*. V. 7. P. 5–9.
- Parsons K.M., Brett C.E.* 1991. Taphonomic processes and biases in modern marine environments: an actualistic perspective on fossil assemblage preservation // *The Processes of Fossilization*. S.K. Donovan (Ed.). New York: Columbia University Press. P. 22–65.
- Petersen D.W.* 1990. Assessing environmental parameters and transport from the spatial distribution of a mollusc-dominated modern shell concentration in a restricted subtropical lagoon, Long Key Lake, Florida Keys, USA // *Compass Sigma Gamma Epsilon*. V. 67, N 1. P. 15–29.
- Powell E.N., Staff G.M., Davies D.J., Callender W.R.* 1989. Macrobenthic death assemblages in modern marine environments: formation, interpretation, and application // *Critical Reviews in Aquatic Sciences*. V. 1, N 4. P. 555–589.
- Richter R.* 1928. Aktuopälaontologie und Paläobiologie, eine Abgrenzung // *Senckenbergiana*. Bd. 10, Hf. 6. S. 285–292.
- Staff G.M., Stanton R.J., Powell E.N., Cummins H.* 1986. Time-averaging, taphonomy, and their impact on paleocommunity reconstruction: death assemblages in Texas bays // *Geological Society of America Bulletin*. V. 97. P. 428–443.
- Tanabe K., Arimura E.* 1987. Ecology of four infaunal bivalve species in the Recent intertidal zone, Shikoku, Japan // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 60. P. 219–230.
- Tarasov A.G., Kazantseva S.Z.* 1994. Post-mortem transport of freshwater mollusc shells in the northern Caspian Sea: a cautionary note on the implications for palaeoecological reconstructions // *International Journal of Salt Lake Research*. V. 3. P. 49–52.
- Trewin N.H., Welsh W.* 1972. Transport, breakage and sorting of the bivalve *Macra corallina* on Aberdeen beach, Scotland // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 12. P. 193–204.
- Vallentin R.* 1895. Some remarks on the dispersal of marine animals by means of seaweeds // *Annals and Magazine of Natural History*. V. 16. P. 418–423.
- Vandendriessche S., Vincx M., Degraer S.* 2006. Floating seaweed in the neustonic environment: a case study from Belgian coastal waters // *Journal of Sea Research*. V. 55. P. 103–112.
- Walker S.E.* 1989. Hermit crabs as taphonomic agents // *Palaos*. V. 4. P. 439–452.
- Warne J.E.* 1971. Paleoecological aspects of a modern coastal lagoon // *University of California Publications in Geology*. V. 87. P. 1–133.
- Witman J.D., Suchanek T.H.* 1984. Mussels in flow: drag and dislodgement by epizoans // *Marine Ecology Progress Series*. V. 16. P. 259–268.