

УДК 591.52:594.124

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И ФОРМЫ РАКОВИНЫ ТРЕХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА MYTILIDAE (BIVALVIA)

© 2013 г. Е. Е. Вехова

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690059, Россия
e-mail: evechova@gmail.com

Поступила в редакцию 10.06.2009 г.
После доработки 25.10.2012 г.

Проведен сравнительный анализ роста и морфологии раковины двустворчатых моллюсков *Crenomytilus grayanus*, *Mytilus coruscus* и *Modiolus modiolus* из Японского моря. Показано, что изменения пропорций тела и формы раковины в онтогенезе *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* различны даже в тех случаях, когда моллюски развиваются в сходных условиях среды. Установлено, что быстрый рост приводит к формированию хорошо обтекаемой уплощенной раковины, медленный — массивной и выпуклой. Для каждого вида приведено уравнение роста Бергаланфи. Различия рассматриваются с позиций функциональной морфологии в связи с особенностями пространственного распределения митилид в прибрежных зонах моря.

Ключевые слова: функциональная морфология, митилиды, рост, форма раковины, биотоп, гидродинамическое воздействие, Японское море.

DOI: 10.7868/S0044513413040181

Проблема широтной и вертикальной зональности в распределении гидробионтов всегда интересовала исследователей. В настоящее время хорошо известно, что пространственное распределение морских двустворчатых моллюсков в значительной мере определяется их термотопией (Жирмунский, 1982; Скарлато, 1981). Несомненно, на их распределение кроме температуры воды существенное влияние оказывают и другие факторы среды, в частности гидродинамика, субстрат, продолжительность экспозиции на воздухе, обеспеченность пищей, обусловившие в процессе развития группы формирование определенных адаптивных черт организации каждого из видов. Известно, что обилие и верхняя граница вертикального распределения моллюсков, особенно ведущих прикрепленный образ жизни, зависят от гидродинамической активности среды (Скарлато и др., 1967). В настоящее время хорошо изучена картина пространственного распределения митилид, которая сходна во многих бухтах и заливах южного Приморья. Митилиды часто образуют мозаичный пояс (рис. 1), прерывающийся только на участках, не благоприятных для развития эпифауны (Голиков, Скарлато, 1967; Погребов, Кашенко, 1976; Скарлато, 1981).

Двустворчатые моллюски мидия Грея (*Crenomytilus grayanus* (Dunker 1853)), мидия блестящая (*Mytilus coruscus* Gould 1961) и модиолус (*Modiolus modiolus* (Linnaeus 1758)) — обычные представители эпифауны верхней сублиторали южного При-

морья. При высокой схожести внешней морфологии и образа жизни моллюски крайне редко встречаются в одном биотопе (рис. 1). Так, *C. grayanus* обитает на скалах, валунах и каменистых грунтах с примесью гальки и ракуши на глубине от 1 до 60 м: в защищенных от прибоя заливах и бухтах в массовом количестве встречается на небольшой глубине от 0.5 до 1.0 м, а у открытых побережий чаще всего на глубине от 3–5 до 20–30 м, уступая место другому виду — *M. coruscus*. Этот вид успешно селится на открытых сравнительно прибойных скалистых участках побережий, на глубине 0.2–3 м. *M. modiolus* обычно встречается в защищенных бухтах на мягких илистых или песчано-алевритовых грунтах, среди валунов и крупной гальки, на глубине не более 15 м.

Это свидетельствует как о сходстве, так и о различиях их адаптаций к условиям среды, и поэтому *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus*, в частности морфологические особенности раковины, представляют собой удобные объекты для выяснения общих закономерностей распределения прикрепленных животных в верхних отделах моря. Для таких массовых видов как *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* такие данные в литературе отсутствуют вовсе.

Целью исследования было сравнить особенности роста и формы раковины трех митилид Японского моря для выявления адаптации к прикрепленному образу жизни.

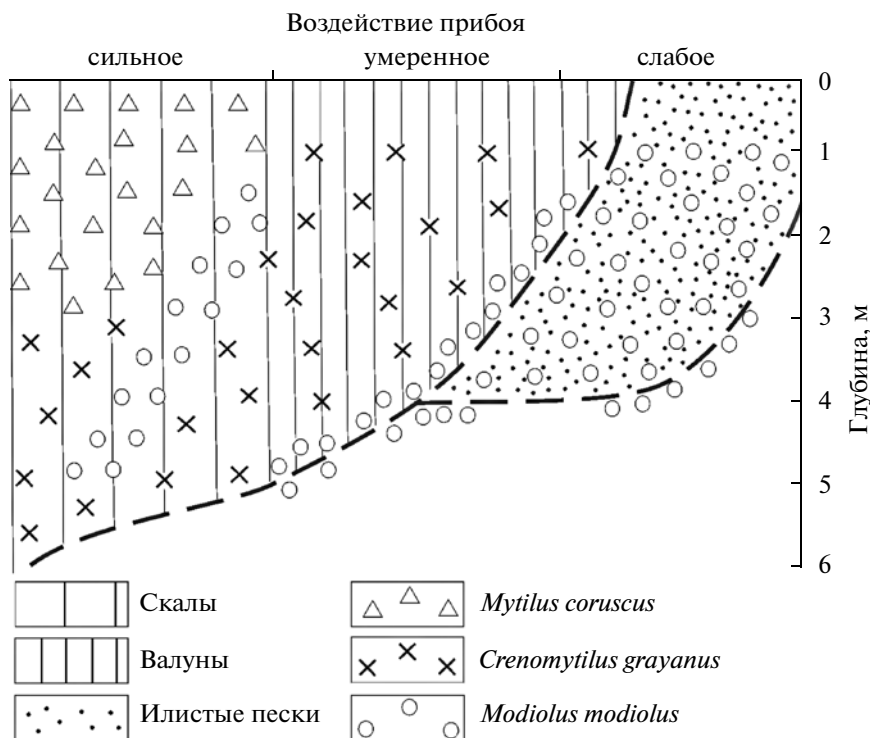


Рис. 1. Схема пространственного распределения поселений *Crenomytilus grayanus*, *Mytilus coruscus* и *Modiolus modiolus* у берегов южного Приморья (по: Гоголев, 1985 с дополнениями).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования брали одиночно живущих моллюсков из залива Восток (залив Петра Великого, Японское море), чтобы нейтрализовать фактор плотности, который является одним из решающих при формировании формы раковины (Сое, 1946; Seed, 1968, 1978, 1980; Brown et al., 1976). Материал собран летом 2002 и 2006 г. на глубине 0.5–1.5 м с крупных валунов и скал на участке дна, который представляет собой умеренно защищенный мыс и относится к третьему биономическому типу сублиторали (3-я степень прибойности) (Лукин, Фадеев, 1982). В лаборатории штангенциркулем с точностью до 0.1 мм измеряли длину (L), высоту (H) и ширину (D) раковины моллюсков по общепринятой схеме (Скарлато, 1981). Для анализа аллометрического роста моллюсков послужили 114 экз. *C. grayanus*, 56 экз. *M. coruscus* и 70 экз. *M. modiolus* с длиной раковины 14–120 мм. На основании измерений раковины, рассчитаны уравнения регрессии парных зависимостей, позволяющие статистически оценить изменения в онтогенезе пропорций их тела. В качестве математической модели использовали степенное уравнение $Y = aX^b$ и уравнение линейной зависимости $Y = a + bX$, где Y – зависимая переменная $H(D)$, X – независимая переменная L , a и b – коэффициенты, определяемые расчетным путем по эмпирическим данным. Критерием успешного подбора математической модели для

описания данных той или иной парной зависимости послужили высокие показатели совпадения расчетных и эмпирических данных.

Количественные характеристики группового линейного роста получали ретроспективно по 28 экз. *C. grayanus* (средний размер 96 ± 16 мм), 20 экз. *M. coruscus* (86 ± 30.4 мм) и 24 экз. *M. modiolus* (74 ± 30 мм). Для этого измеряли расстояние от макушки до первого, второго и т.д. кольца задержки роста на поверхности раковины или метки на продольном спице створки, а затем находили среднее значение ее длины и прироста для всех моллюсков выборки на каждый год их жизни. Индивидуальный возраст моллюсков (T) оценивали по кольцам задержки роста на поверхности раковины и по структурным меткам, выделяемым на продольном спице створки (Золотарев, 1989).

Возрастные изменения размера тела исследуемых видов двустворчатых моллюсков аппроксимировали уравнением роста Бергаланфи: $L_t = L_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]$, где L_t – длина моллюска в возрасте t , L_∞ – теоретическая максимальная длина, k и t_0 – константы роста, e – основание натуральных логарифмов.

Статистическую обработку данных выполняли с использованием обычных приемов корреляционно-регрессионного анализа на ПК по стандартным алгоритмам, реализованным в ППП Statgraphics Plus for Windows и Microsoft Excel. Различие между одноименными парными зави-

Таблица 1. Параметры уравнений, описывающих взаимосвязь между линейными параметрами раковины *Crenomytilus grayanus*, *Mytilus coruscus* и *Modiolus modiolus*

Вид	Коэффициенты		$SE\ln a^*$	SEb	R^2	p
	a	b				
			$H = aL^b$			
<i>C. grayanus</i>	0.6209	0.9708	0.050	0.0113	98.6	<0.001
<i>M. coruscus</i>	0.8616	0.8886	0.0708	0.0174	98.0	<0.001
<i>M. modiolus</i>	0.7103	0.9351	0.0426	0.0099	99.2	<0.001
			$D = aL^b$			
<i>C. grayanus</i>	0.2536	1.1071	0.0718	0.0160	97.7	<0.001
<i>M. coruscus</i>	0.2604	1.0925	0.1309	0.0316	96.5	<0.001
<i>M. modiolus</i>	0.4217	1.0054	0.0520	0.0120	99.2	<0.001
			$D = aH^b$			
<i>C. grayanus</i>	0.4553	1.1302	0.0765	0.0198	96.7	<0.001
<i>M. coruscus</i>	0.2943	1.2485	0.1573	0.0447	96.2	<0.001
<i>M. modiolus</i>	0.6303	1.0658	0.0636	0.0172	98.5	<0.001
			$D/H = a + bL$			
<i>C. grayanus</i>	0.6008	0.0016	0.0248	0.0002	32.5	<0.001
<i>M. coruscus</i>	0.5522	0.0021	0.0288	0.0004	30.8	<0.001
<i>M. modiolus</i>	0.7062	0.0012	0.0195	0.0002	27.5	<0.001

Примечание. Здесь и далее: SE – стандартная ошибка; R^2 – коэффициент детерминации, %; p – уровень значимости; остальные обозначения в тексте.

* Для соотношения D/H приведено SEa .

симостями считали значимым, если сравниваемые линии регрессии различались углом наклона и/или одна из них значимо превышала другую при уровне значимости (p) не менее 95% и высоком значении критерия Фишера ($F_{\text{факт.}}$). Для подготовки схем использовали программу CorelDraw 9.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменение в онтогенезе моллюсков пропорций раковины

Результаты показали, что между параметрами раковины существует тесная взаимосвязь, о чем свидетельствуют высокие значения коэффициента детерминации (табл. 1). Результаты корреляционно-регрессионного анализа свидетельствуют, что степенной коэффициент b в уравнении простой аллометрии, описывающем соотношение между длиной и высотой раковины (табл. 1), у этих моллюсков меньше 1, т.е. в онтогенезе высота изменяется относительно ее длины по типу отрицательной аллометрии, а ширина, исключая *M. modiolus*, по типу положительной аллометрии ($b > 1$). Последняя особенность характерна и для изменения ширины раковины относительно ее высоты (табл. 1).

Однако моллюски характеризуются не только отмеченными чертами сходства пропорций раковины, но и существенными различиями, проявляющимися при сравнительном анализе установленных зависимостей. Коэффициенты уравне-

ний регрессии и соответствующие им линии регрессии (табл. 1, рис. 2) свидетельствуют, что у трех сравниваемых видов при небольших размерах тела самую значительную высоту имеет *M. coruscus*, а наименьшую *C. grayanus*. Например, моллюски этих двух видов с длиной раковины 10 мм имеют высоту раковины в среднем соответственно 7.0 и 5.8 мм; модиолус – 6.1 мм. В онтогенезе этот параметр наиболее интенсивно увеличивается относительно длины раковины у *C. grayanus*, а самые медленные темпы изменения отмечены для *M. coruscus*. Например, при длине раковины 120 мм ее высота у этих видов в среднем соответственно 64.8 и 60.6 мм; у модиолуса около 62.5 мм (рис. 2а). Парное сравнение линий регрессии зависимости между длиной и высотой раковины (табл. 1) для этих трех видов моллюсков свидетельствует о наличии статистически значимых межвидовых различий ($F_{\text{факт.}} = 25.8, p < 0.001$).

Неэквивалентно у исследуемых моллюсков и отношение ширины раковины к ее длине. Наиболее выпуклая раковина молодых особей характерна для *M. modiolus*, наименее выпуклая – для *M. coruscus*, у которой она почти не отличается от таковой *C. grayanus*. В онтогенезе эта картина почти не изменяется (рис. 2б). При длине раковины, например, 10 и 120 мм ширина раковины этих видов составляет в среднем соответственно 4.3 и 51.9 мм; 3.2 и 48.7 мм; 3.2 и 50.8 мм. Сравнительный анализ линий регрессии зависимостей между линейными параметрами раковины (табл. 1) у

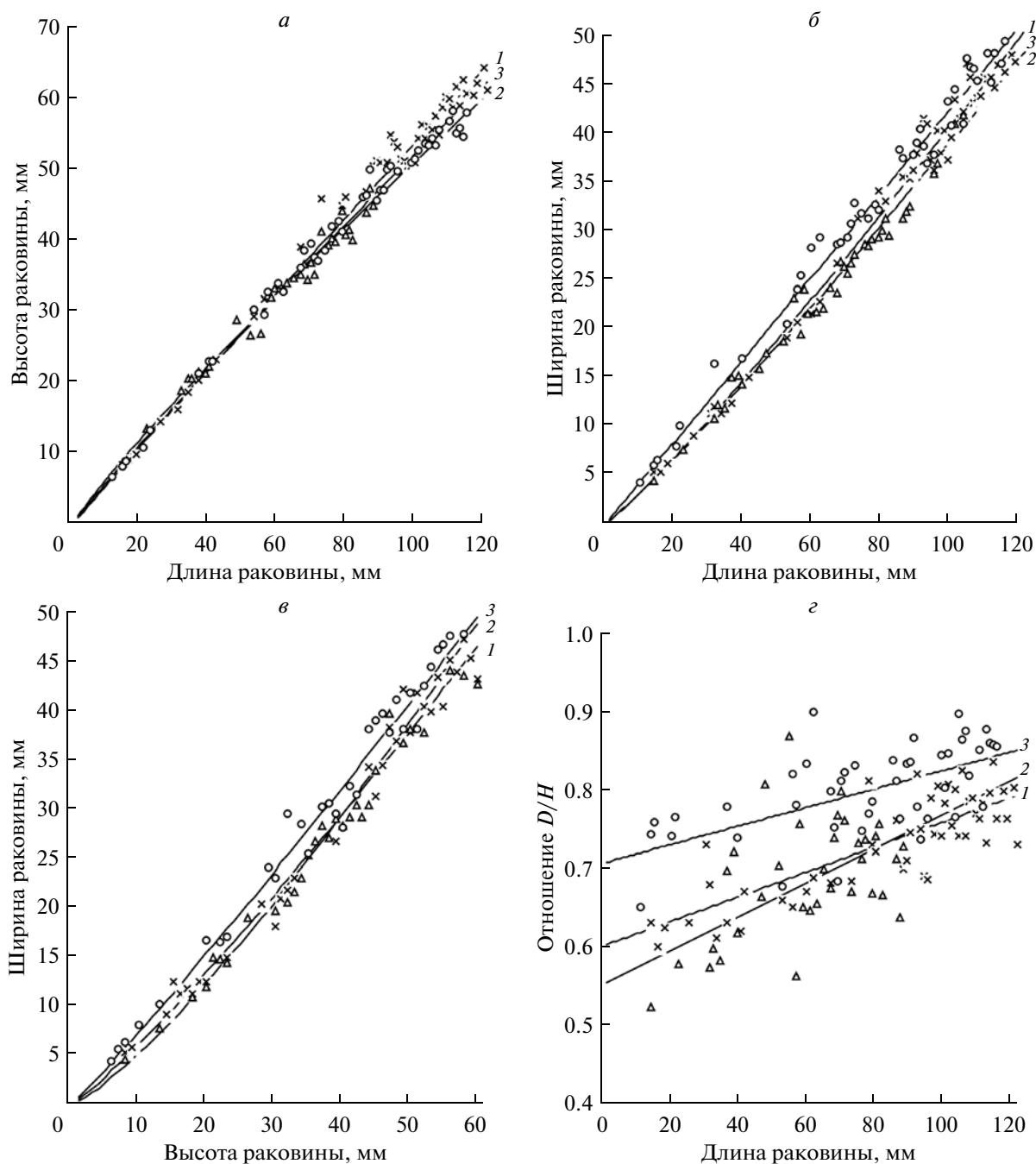


Рис. 2. Изменение в онтогенезе линейных параметров раковины у *Crenomytilus grayanus* (1), *Mytilus coruscus* (2) и *Modiolus modiolus* (3): а – изменение высоты раковины относительно ее длины, б – изменение ширины раковины относительно ее длины, в – изменение ширины раковины относительно ее высоты, г – изменение выпуклости раковины.

разных видов моллюсков свидетельствует о наличии статистически значимых различий лишь между мидиями и модиолусом (F факт. = 30.3, $p < 0.001$), а для соотношения между шириной и длиной раковины у *C. grayanus* и *M. coruscus* различия носили случайный характер (F факт. = 2.5, $p = 0.51$).

Межвидовые различия аллометрии роста раковины у мидий и модиолуса отчетливо просле-

живаются при анализе соотношения ее высоты и ширины, а также онтогенетической изменчивости отношения этих показателей (индекс D/H) (рис. 2в, 2г). На начальных стадиях развития при одинаковой высоте особи *M. modiolus* имеет большую ширину раковины, чем *C. grayanus* и *M. coruscus*. Так, при длине раковины 10 и 60 мм ее ширина составляет у первого вида 7.3 и 49.5 мм, у второго вида 6.1 и 46.5 мм, а у третьего – 5.2 и 49.0 мм,

соответственно (рис. 2в). В процессе роста моллюсков значения показателей сближаются, т.е. раковина становится все более выпуклой и цилиндрической. Интенсивность этого процесса у разных видов различная. Попарное сравнение линий регрессии указанной парной зависимости показало существенные различия между видами (F факт. = 3517.3, $p < 0.001$).

Результаты анализа свидетельствуют, что среди наиболее крупных особей при равной длине *M. coruscus* характеризуется наиболее высоким значением отношения ширины к высоте, а *C. grayanus* — наименьшим. У моллюсков размером более 120 мм ширина раковины составляет в среднем у первого вида около 86% от ее высоты, у второго 80%, а у модиолуса 84%. Однако картина сближения в онтогенезе величин высоты и ширины раковины до их полного равенства у рассматриваемых видов реализуется с разной интенсивностью (рис. 2в, 2г), о чем свидетельствует сравнительный анализ линий регрессии этих зависимостей (F факт. = 49.3, $p < 0.001$).

Возрастные изменения и межвидовые различия формы тела у разных видов моллюсков хорошо видны при анализе латеральных и фронтальных профилей их раковины (рис. 3 и 4). Заметно, что молодые особи более стройные, чем старые. Среди них у *M. coruscus* раковина самая высокая и уплощенная. Молодые особи *M. modiolus* характеризуются менее высокой, но более выпуклой раковиной, чем *M. coruscus* (рис. 3 и 4). Эти же особенности, но в несколько меньшей степени, характерны и для *C. grayanus*. Однако с возрастом картина меняется. Взрослые особи *C. grayanus* имеют более высокую и более плоскую раковину, чем другие виды. Ее макушки часто оттянуты вниз и направлены в стороны, а вентральная часть сильно выгнута. Контур поперечного сечения у *C. grayanus* близок к форме ромба, у *M. coruscus* — равнобедренного треугольника, тогда как у *M. modiolus* это цилиндр (рис. 4). Естественно, что моллюски обладают разной “парусностью” и как при боковом, так и при фронтальном воздействии воды испытывают разное гидродинамическое давление и либо погибают, либо формируют иные или дополнительные механизмы стабилизации на грунте.

Возрастные изменения размера моллюсков

Проведенное исследование роста трех видов моллюсков из поселений на твердых грунтах показало, что раковины каждого из них растут экспоненциально (рис. 5). Наиболее значительные ежегодные приросты раковины наблюдаются в первые годы жизни после оседания личинки на грунт; по мере роста приросты уменьшаются и в какой-то момент прекращаются вовсе. Процесс

замедления роста тела с возрастом представлен на графике выходом кривой на асимптоту (рис. 5а).

Полученные данные показывают, что возрастные изменения разных видов моллюсков протекают с разной интенсивностью. *M. coruscus* растет гораздо интенсивнее, чем *C. grayanus* и *M. modiolus*, для которых характерны довольно небольшие различия (рис. 5а). Ежегодный прирост раковины *M. coruscus* в первые четыре года составляет около 15–20 мм, в последующие 3–4 года резко снижается до 5–9 мм и у 14–15-летних моллюсков не превышает 1–2 мм. У *C. grayanus* и *M. modiolus* максимальные приросты раковины более 10 мм/год наблюдается в первый год жизни. В последующие 5–6 лет жизни он также довольно значительный, но лишь у небольшого числа особей превышает 10 мм/год. У 15-летних модиолусов он, как правило, не превышает 1–2 мм/год, столь низкие приросты отмечаются у особей *C. grayanus* старше 20 лет. Таким образом, ежегодный прирост и период относительно интенсивного роста раковины у разных видов исследуемых моллюсков различен.

В соответствии с этим находится возрастная динамика размера раковины каждого вида (рис. 5б). Среди особей одного возраста наибольшую длину раковины имеет *M. coruscus*. Например, в возрасте 3 лет *M. coruscus* имеет в среднем длину раковины около 60 мм, а *C. grayanus* и *M. modiolus* — 32–33 мм. В первые годы жизни особи *M. modiolus* несколько крупнее равных по возрасту *C. grayanus*, однако, начиная с 13–14 лет, картина меняется: особи мидии Грея превышают по длине одно-возрастных особей модиолуса. Промысловых размеров ($L = 100$ мм) *M. coruscus* достигает на девятом году жизни, а *C. grayanus* и *M. modiolus* — соответственно в 16 и 18 лет, т.е. на 7 и 9 лет позже, чем первый вид.

Различия возрастных изменений размера раковины исследуемых видов наглядно демонстрируют результаты аппроксимации этого процесса уравнением роста Бергаланфи (табл. 2). *M. coruscus* имеет наиболее высокое значение коэффициента k , который характеризует скорость замедления процесса роста. У мидии Грея и модиолуса эти показатели почти одинаковы, однако они существенно различаются расчетной величиной L_{∞} , что наглядно отражают кривые роста.

ОБСУЖДЕНИЕ

Двустворчатые моллюски *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* визуально довольно сходны. Давая качественную оценку, необходимо отметить, что все три вида имеют типичную митилоидную треугольную при взгляде сбоку форму раковины, у которой макушки смещены от середины к ее суженной передней части. У модиолуса макушки расположены на небольшом удалении от края (рис. 3), а у *C. grayanus* и *M. coruscus* занимают кра-

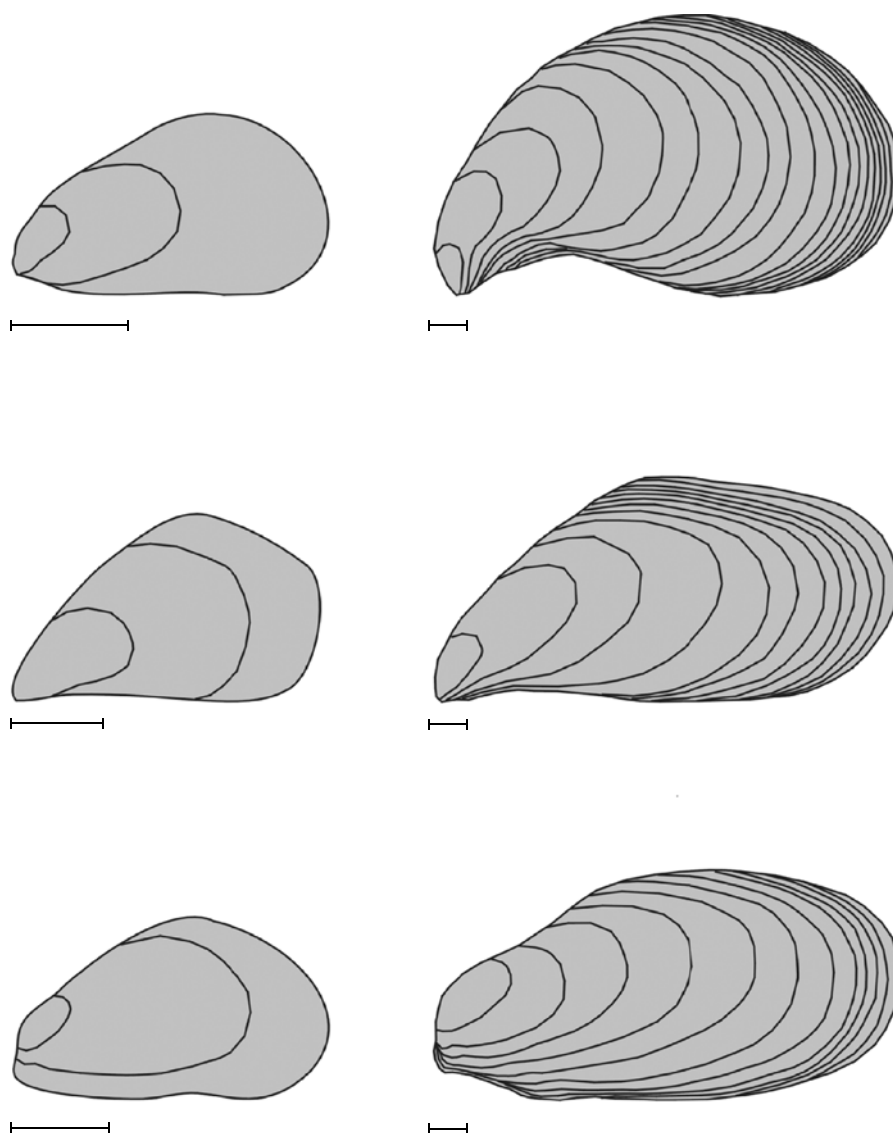


Рис. 3. Схема латерального профиля раковины у молодых (слева) и взрослых (справа) особей *Crenomytilus grayanus*, *Mytilus coruscus* и *Modiolus modiolus*. Масштаб 10 мм.

евого положение на переднем конце раковины (Скарлато, 1981). Отмеченное большое сходство внешнего облика и внутренней организации представителей семейства Mytilidae в значительной мере связано с историей становления этой группы организмов. Появление у них способности к прикрепленному образу жизни на поверхности донных осадков в условиях более или менее

выраженного гидродинамического воздействия (Stanley, 1972) предполагало выработку комплекса морфофизиологических черт, способствующих их физической стабильности на поверхности грунта. Однако межвидовые различия формы раковины можно характеризовать и количественно посредством анализа соотношения тех или иных ее параметров, используя отношения между дли-

Таблица 2. Параметры уравнений Бергаланфи, описывающих групповой линейный рост моллюсков

Вид	$L_{\infty} \pm SE$, мм	$k \pm SE$	$t_0 \pm SE$
<i>C. grayanus</i>	118.8 ± 0.5	0.1235 ± 0.0020	0.2625 ± 0.0518
<i>M. coruscus</i>	121.1 ± 0.8	0.2373 ± 0.0073	0.4601 ± 0.0639
<i>M. modiolus</i>	107.2 ± 0.7	0.1637 ± 0.0044	0.2681 ± 0.0739

ной, высотой и шириной и рассчитывая по эмпирическим данным необходимые уравнения регрессии (Селин, 1988), о чем свидетельствуют полученные данные (табл. 1, рис. 2). Вместе с этим данные показывают известную для митилид картину сближения в онтогенезе величин высоты и ширины раковины до их полного равенства (Seed, 1968, 1980; Садыхова, 1968, 1970; Золотарев, Селин, 1983), которая у рассматриваемых видов реализуется с разной интенсивностью и позволяет судить об обтекаемости формы раковины моллюсков. При этом контур поперечного сечения и “парусность” раковины различны между видами и коррелируют с условиями их обитания.

Контур поперечного сечения раковины и различия в форме ее вентральной части (рис. 3, 4) наглядно отражают условия обитания: моллюски по-разному контактируют с подстилающим субстратом. Так, *C. grayanus* и *M. modiolus* имеют килеватую раковину с сильно оттянутыми вниз макушками или во втором случае выпуклую и выступающую переднюю часть раковины, а центр тяжести располагается на уровне или даже выше уровня поперечной оси тела. Раковина *M. coruscus* (рис. 4) достигает максимальной ширины у сравнительно выровненного вентрального края, непосредственно контактирующего с поверхностью субстрата, т.е. центр тяжести у этого вида находится ниже, чем у мидии Грея и модиолуса, что обеспечивает плотный контакт моллюска с грунтом и прикрепление к нему прочными, мощными биссусными нитями (Вехова, 2007). Благодаря этому и хорошей обтекаемости раковины, особенно в первые годы после оседания личинки из планктона на дно, *M. coruscus* имеет большую устойчивость к воздействию волн, чем *C. grayanus* и тем более *M. modiolus*.

Проведенное исследование показало, что рост раковины всех трех видов митилид происходит по экспоненциальному типу (рис. 5). Такой тип роста присущ большинству организмов, в том числе и двусторчатым моллюскам (Мина, Клевезаль, 1976). Наблюдаемые межвидовые различия отражают адаптации моллюсков к комплексу факторов среды и проявляются всякий раз, когда виды оказываются в сходных условиях обитания. Как показали результаты этого исследования, у мидии Грея замедление абсолютного роста начинается с первого года жизни (рис. 5, табл. 2), что согласуется с литературными данными. Присущий мидии Грея из поселений залива Восток медленный рост (Вигман, 1979) накладывает свой отпечаток на морфологическое строение раковины, причем у особей крупнее 70 мм формируются сильно оттянутые вниз и в стороны макушки раковины и выгнутая вентральная сторона. С возрастом неоднократно отмечается подворачивание внутрь заднего края раковины у этой мидии, отчего раковина становится выпуклой (Садыхова, 1969, 1970;

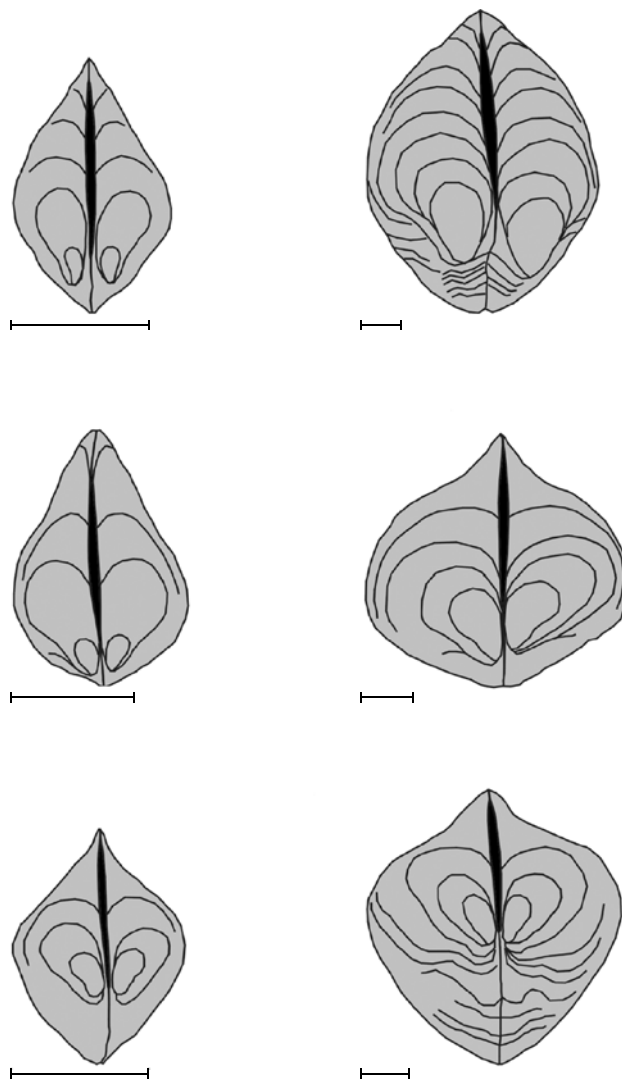


Рис. 4. Схема фронтального профиля раковины у молодых (слева) и взрослых (справа) особей *Crenomytilus grayanus*, *Mytilus coruscus* и *Modiolus modiolus*. Масштаб 10 мм.

Золотарев, Селин, 1983). Установлено, что особи мидии Грея и модиолуса в совместных поселениях на мягких грунтах растут также по-разному. При этом модиолус в первые годы жизни растет интенсивнее мидии Грея, но имеет не столь продолжительный период относительно интенсивного роста и поэтому со временем *C. grayanus* превосходит его в размерах тела (Селин, Понуровский, 1981). Высокая скорость роста, присущая *M. coruscus* в заливе Восток отмечалась рядом исследователей (Гоголев, 1983; Селин, 1988). Шепель (1982) отмечала высокие темпы линейного роста этих мидий в бухте Миноносск (залив Посьета, Японское море). Отсутствие других данных по росту *M. coruscus* в естественных биотопах других районов позволяют предположить, что быст-

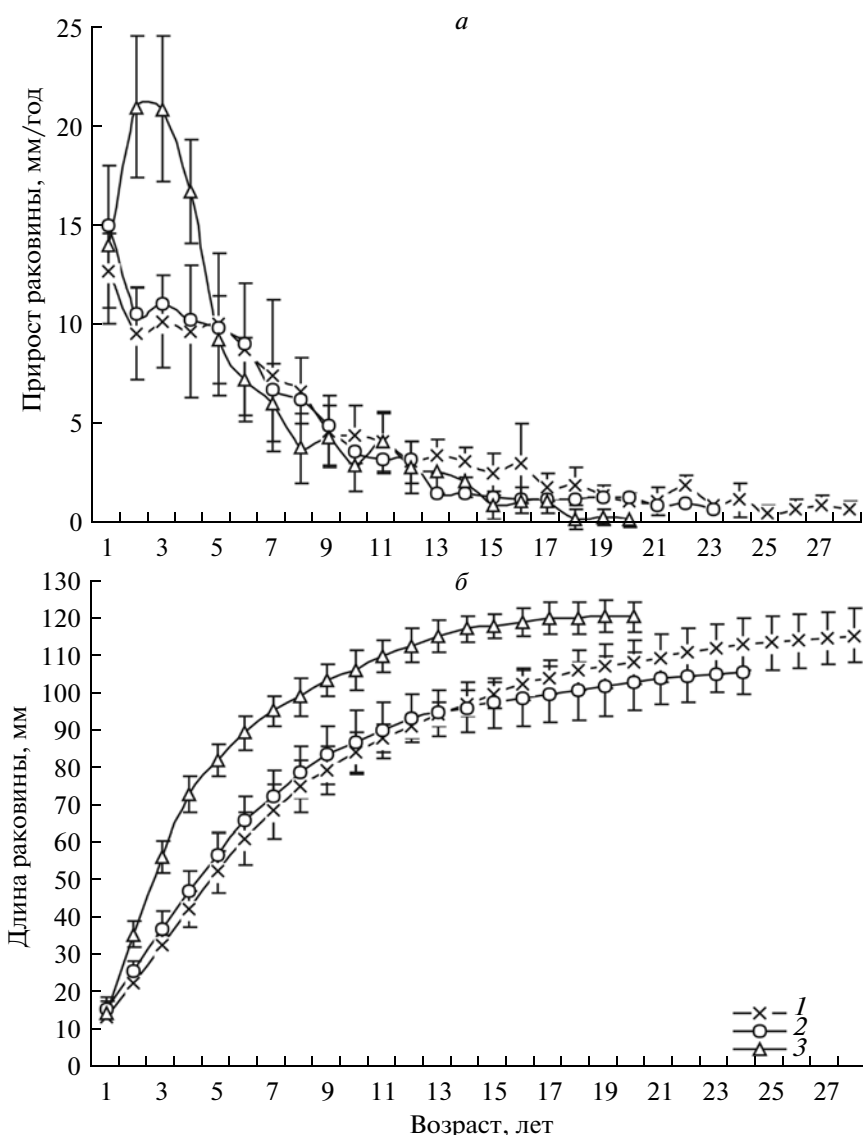


Рис. 5. Возрастные изменения ежегодных приростов (а) и длины (б) раковины у *Crenomytilus grayanus* (1), *Mytilus coruscus* (2) и *Modiolus modiolus* (3). Вертикальные линии — стандартное отклонение.

рый рост обусловлен обитанием этого вида в зоне значительного воздействия прилива.

Картину, отмеченную для моллюсков из поселения на естественных субстратах в заливе Восток, можно наблюдать и для другой пары видов из бухты Витязь (залив Посыета Японского моря), где было отмечено сообщество животных на антропогенном субстрате (Брыков и др., 1980). Установлено, что в обрастании железных якорных цепей *M. coruscus* растет гораздо интенсивнее мидии Грея (Селин, 1980, 1988). Длина раковины более 100 мм характерна для особей *M. coruscus* на пятом году жизни, а для особей *C. grayanus* на седьмом-девятом.

Рассматривая причины разного темпа роста исследуемых видов моллюсков, можно предположить, что необыкновенно быстрый рост *M. corus-*

cus является отражением адаптации этого теплолюбивого вида к обитанию на небольшой глубине в условиях высокой волновой активности и обилия многочисленных хищников. Быстрый рост в первые годы жизни позволяет мидии в короткий срок выйти из-под пресса хищников и успешно конкурировать с другими гидробионтами (*M. trosulus*, *Balanus* sp. и др.) за пространство, что поступилорвалось ранее и для других обитателей подобных биотопов (Paine, 1976; Seed, Brown, 1978), а также сформировать, по-видимому, достаточно прочный биссус и достигнуть половой зрелости.

Другие два вида митилид не выработали способности расти столь быстро. Сравнительно медленный рост способствует формированию менее обтекаемой формы раковины, чем у *M. coruscus*, что ограничивает возможности их обитания на

прибойных участках побережий с твердыми грунтами, хотя в период массового оседания личинок из планктона в подобных условиях всегда можно обнаружить большее или меньшее количество молоди мидии Грея и модиолуса. Достаточно отметить, что в августе 2001 г., как и в другие годы наблюдений за поселениями этих видов в заливе Восток (Селин, 1988; Селин, Вехова, 2002), среди биссусных нитей взрослых особей *M. coruscus* насчитывалось до 160 экз. молоди *S. grayanus*, но лишь текущего года с длиной раковины 1–6 мм. Столь же обильны они и в шетках *M. trossulus*, покрывающих прибойные участки скальных и валунных побережий. В первый же год жизни молодь мидии Грея и модиолуса уничтожается хищниками и/или смывается волнами в периоды штормов, особенно характерных для позднего лета–осени.

Полученные данные хорошо согласуются с общей картиной пространственного распределения этих видов мидий и модиолуса, определяемой, прежде всего, их термотипией (Жирмунский, 1982; Скарлато, 1981). Так, *M. coruscus* успешно заселяет открытые, сравнительно прибойные, скальные участки побережий в верхней сублиторали, где вполне успешно способен противостоять значительному гидродинамическому воздействию. В прибрежных водах Японского моря этот теплолюбивый вид обитает преимущественно на глубине от 0.2 до 3–5 м (Скарлато, 1981), а южнее, при более значительном прогреве водной толщи, распространяется до глубины 20 м (Higo et al., 1999). Случаи заселения *M. coruscus* мягких грунтов нам не известны. *S. grayanus* обитает на скалах, валунах и каменистых грунтах с примесью гальки и ракуши в гораздо более широком диапазоне глубин от мелководья до 60 м (Скарлато, 1981; Higo et al., 1999). В массовых количествах этот вид встречается в защищенных от прибоя заливах и бухтах на небольшой глубине от 0.5 до 1.0 м. У открытых побережий на этой глубине он малочислен и находится в угнетенном состоянии (Селин, 1991), а хорошо развитые агрегации и поселения в целом образует глубже 3–5 м. Довольно эвритопный и *M. modiolus*, отмеченный в заливах и бухтах на илисто-песчано-алевритовых грунтах, среди валунов и крупной гальки от литорали до 200 м (Скарлато и др., 1967; Скарлато, 1981; Soap et al., 2000). Однако, как и мидия Грея, он малочислен на литорали и крайне редок в местах с активной гидродинамикой, но процветает на защищенных от волнобоя участках дна с преобладанием мягких осадков (Comely, 1978).

Наблюдаемые межвидовые различия формы раковины отражают адаптации моллюсков к комплексу факторов среды и проявляются всякий раз, когда виды оказываются в сходных условиях обитания (Брыков и др., 1980; Селин, 1980, 1988; Селин, Понуровский, 1981).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пространственное распределение двустворчатых моллюсков *S. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* довольно отчетливо коррелирует с комплексом морфологических черт их раковины. Особи этих видов существенно различаются формой раковины, от которой зависит сопротивление потокам воды даже в тех случаях, когда моллюски обитают в сходных условиях. Межвидовые различия формы раковины обусловлены различиями темпов линейного роста.

Так, для *M. coruscus* характерен быстрый рост, который приводит к формированию хорошо обтекаемой уплощенной раковины, и хорошо развитый биссус из немногочисленных, но очень прочных биссусных нитей, что позволяет виду обитать на мелководных участках прибойных побережий. Степень развития этих качеств у двух других видов также разная, но более умеренная, чем у *M. coruscus*. В соответствии с этим *S. grayanus* и *M. modiolus* характеризуются более массивной и выпуклой раковиной. В местах обитания *M. coruscus* эти два вида образуют лишь эфемерные скопления молоди и заселяют разнообразные биотопы с умеренным воздействием волн (рис. 1).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана Фондом содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брыков В.А., Левин В.С., Овсянникова И.И., Селин Н.И., 1980. Вертикальное распределение массовых видов организмов в обрастании якорной цепи в бухте Витязь // Биол. моря. № 6. С. 27–34.
- Вехова Е.Е., 2007. Сравнительная морфология биссусных нитей трех представителей семейства Mytilidae (Bivalvia) из Японского моря // Зоол. журн. Т. 86. № 2. С. 154–162.
- Вигман Е.П., 1979. О темпах роста *Crenomytilus grayanus* (Cyrtonodontida, Mytilidae) в бухте Восток залива Петра Великого // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 4. С. 605–607.
- Гоголев А.Ю., 1983. Агрегированность и темп роста *Mytilus coruscus* (Bivalvia, Mytilidae) в заливе Восток Японского моря // Докл. АН СССР. Т. 271. № 4. С. 1012–1015.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А., 1967. Моллюски залива Посьет (Японское море) и их экология // Труды ЗИН АН СССР. Т. 42. С. 5–152.
- Жирмунский А.В., 1982. Теплоустойчивость клеток беспозвоночных из залива Посьета (Японское море) в связи с вертикальным распределением в верхней сублиторали и условиями существования видов // Подводные гидробиологические исследования. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 108–119.
- Золотарев В.Н., 1989. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наукова думка. 112 с.

- Золотарев В.Н., Селин Н.И., 1983. Возрастные изменения морфологии раковины у мидии Грея // Биология мидии Грея. М.: Наука. С. 73–82.
- Кафанов А.И., 1975. Об интерпретации логарифмической спирали в связи с анализом изменчивости и роста двустворчатых моллюсков // Зоол. журн. Т. 54. Вып. 10. С. 1457–1467.
- Лукин В.И., Фадеев В.И., 1982. Особенности планирования гидробиологических работ на акваториях большой протяженности // Подводные гидробиологические исследования. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 13–20.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А., 1976. Рост животных. М.: Наука. 219 с.
- Погребов В.Б., Кашенко В.П., 1976. Донные сообщества твердых грунтов залива Восток Японского моря // Биологические исследования залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 63–82.
- Садыхова И.А., 1968. Некоторые данные по росту дальневосточной мидии в заливе Петра Великого // Моллюски и их роль в экосистемах. Л.: Наука. С. 70–71. — 1969. Размер и форма раковины дальневосточной мидии (*Mytilus grayanus* Dunker) в различных условиях обитания // Труды ВНИРО. Т. 65. С. 429–435. — 1970. К аллометрии роста *Crenomytilus grayanus* (Dunker) залива Петра Великого // Труды мол. ученых ВНИРО. Вып. 3. С. 108–117.
- Селин Н.И., 1980. Рост мидии Грея на искусственных субстратах в заливе Посъета Японского моря // Биол. моря. № 3. С. 97–99. — 1984. Особенности роста мидии Грея в связи со степенью агрегированности особей // Биол. моря. № 3. С. 50–56. — 1988. Размерно-возрастной состав поселений и рост мидии *Mytilus coruscus* в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. № 5. С. 45–49. — 1991. Структура поселений и рост мидии Грея в сублиторали Японского моря // Биол. моря. № 2. С. 55–63.
- Селин Н.И., Понуровский С.К., 1981. Некоторые особенности роста мидии Грея и модиолуса длиннощетиного в бухте Витязь залива Посъета Японского моря // Биол. моря. № 6. С. 75–77.
- Селин Н.И., Вехова Е.Е., 2002. Морфология двустворчатых моллюсков *Crenomytilus grayanus* и *Mytilus coruscus* в связи с особенностями их пространственного распределения в верхней сублиторали // Биол. моря. Т. 28. № 3. С. 228–232.
- Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В. и др., 1967. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посъет (Японское море) // Исслед. фауны морей. Т. 5 (13). С. 5–61.
- Скарлато О.А., 1981. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука. 479 с.
- Brown R.A., Seed R., O'Connor R.J., 1976. A comparison of relative growth in *Cerastoderma* (= *Cardium*) *edule*, *Modiolus modiolus*, and *Mytilus edulis* (Mollusca: Bivalvia) // J. Zool. V. 179. № 3. P. 297–315.
- Coan E.V., Scott P.V., Bernard F.R., 2000. Bivalve seashells of western North America. Marine bivalve mollusks from arctic Alaska to Baja California. Santa Barbara: Santa Barbara Museum of Natural History. 766 p.
- Coe W.R., 1946. A resurgent population of the California Bay mussel *Mytilus edulis diegensis* // J. Exp. Zool. V. 99. P. 1–14.
- Comely C.A., 1978. *Modiolus modiolus* (L.) from the Scottish west coast. I. Biology // Ophelia. V. 17. № 2. P. 167–193.
- Higo S., Callomon P., Goto Y., 1999. Catalogue and bibliography of the marine shell-bearing mollusca of Japan. Gastropoda. Bivalvia. Polyplacophora. Scaphopoda. Elle Sci. Publ. 748 p.
- Paine R.T., 1976. Size-limited predation: an observational and experimental approach with the *Mytilus–Pisaster* interaction // Ecology. V. 57. № 5. P. 858–873.
- Seed R., 1968. Factors influencing shell shape in the mussel *Mytilus edulis* // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. V. 48. № 3. P. 561–584. — 1978. The systematics and evolution of *Mytilus galloprovincialis* Lamarck // The Genetics, Ecology, and Evolution of Marine Organisms (J.A. Beardmore and B. Battaglia, eds.). N. Y.: Plenum Press. P. 447–466. — 1980. Shell growth and form in the Bivalvia // Skeletal growth of aquatic organisms. Biological records of environmental change. London, N. Y.: Plenum Press. P. 23–67.
- Seed R., Brown R.A., 1978. Growth as a strategy for survival in two marine bivalves, *Cerastoderma edule* (L.) and *Modiolus modiolus* (L.) // J. Anim. Ecol. V. 47. P. 283–292.
- Stanley S.M., 1972. Functional morphology and evolution of byssally attached bivalve mollusks // J. Paleontol. V. 46. P. 165–212.

THE PECULIARITIES OF GROWTH AND SHELL MORPHOLOGY OF THREE MYTILIDAE (BIVALVIA) SPECIES FROM THE SEA OF JAPAN

E. E. Vekhova

Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690059, Russia
e-mail: evechova@gmail.com

The growth and shell morphology of *Crenomytilus grayanus*, *Mytilus coruscus* and *Modiolus modiolus* from the Sea of Japan were examined. The changes of body proportions and shell form in ontogenesis of *C. grayanus*, *M. coruscus* and *M. modiolus* are different even in the cases when the mussels develop in similar environmental conditions. The rapid growth makes for shaping a well-streamlined, flat form of shell; the slow growth leads to the formation of its massive and convex form. The parameters of the Bertalanffy growth curve for each species were calculated. The differences are discussed from the standpoint of functional morphology and spatial distribution patterns of mytilids in inshore coastal areas of the sea.