



УДК 594.124 (591.523)

## ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ СЪЕДОБНОЙ МИДИИ *MYTILUS EDULIS* L.

П.А. Лезин

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;  
e-mail: kartesh@gmail.com

### РЕЗЮМЕ

В серии лабораторных экспериментов исследована двигательная активность мидии *Mytilus edulis* L. разных размерных групп. Проанализирована скорость движения мидий с длиной раковины от 1 до 60 мм. Показано, что при кратковременных измерениях скорость движения мало отличается у моллюсков разного размера и составляет в среднем от 8 до 12 мм/мин. Движение мидий неравномерное, с периодическими остановками. У молодых мидий остановки редки, животные большую часть времени находятся в движении. С увеличением размера моллюсков остановки во время движения становятся чаще, их продолжительность возрастает. Соответственно, у мидий разного размера различается средняя скорость движения, рассчитанная за все время эксперимента. Наиболее высокие значения этого показателя отмечены у мидий размером 1–30 мм, более крупные моллюски перемещаются значительно медленнее. Полученные результаты обсуждаются в связи со сменой поведения мидий в процессе онтогенеза.

**Ключевые слова:** двигательная активность, мидии, поведение моллюсков, *Mytilus edulis*

## LOCOMOTOR ACTIVITY OF THE BLUE MUSSEL *MYTILUS EDULIS* L.

P.A. Lezin

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;  
e-mail: kartesh@gmail.com

### ABSTRACT

Locomotor activity of the blue mussels *Mytilus edulis* L. was investigated in the laboratory experiments. Movement speed of molluscs with shell length from 1 to 60 mm was analysed. Average values of motion measured during short-time intervals ranged from 8 to 12 mm/min and did not depend on the mussel size. Generally, movement of the mussels was uneven with periods of inactivity (breaks). Young mussels moved continuously with rare and short breaks. Frequency and duration of the breaks increased with mussel's size. The rate of movement estimated for the period of experimental time changed according to the duration of breaks. Mussels with a shell length of 1–30 mm showed the maximal movement speed, while the motion activity of the bigger molluscs was significantly lower. The obtained results are discussed in view of behavioural changes in mussels during ontogenesis.

**Key words:** locomotor activity, mussels, mollusc's behaviour, *Mytilus edulis*

## ВВЕДЕНИЕ

Мидии *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 большую часть своей жизни проводят, прикрепившись биссусными нитями к субстрату (Вауне 1976). Несмотря на прикрепленный образ жизни, мидии

всех возрастных групп сохраняют способность к активному движению. Высокая подвижность моллюды мидий хорошо известна и подробно описана в литературе (Maas Geesteranus 1942; Ошурков и Оксов 1983; Bertness and Grosholz 1985; Райлкин 1998 и др.). После оседания спат мидий способен

преодолевать большие расстояния за счет как пассивного переноса течениями, так и активного направленного движения, переползая к месту постоянного прикрепления (Maas Geesteranus 1942; Bertness and Grosholz 1985; Cáceres-Martínez et al. 1994; Erlandsson and Porri 2008). Помимо миграционных перемещений молоди мидий, отмечаются также и спорадические передвижения взрослых моллюсков в пределах постоянных местообитаний. Мидии в таких поселениях способны к перемещению на короткие дистанции, причем как молодые, так и взрослые особи (Paine 1974; Paine and Levin 1981; Hunt and Scheibling 2002). Отмечается, что даже плотные мидиевые банки представляют собой динамичную и постоянно меняющуюся за счет перемещения моллюсков структуру (McGrorty and Goss-Custard 1995; Hunt and Scheibling 2002; Schneider et al. 2005; Nicastro et al. 2008). Надо заметить, что и формирование самих поселений может происходить не только за счет недавно осевших моллюсков, но и вследствие направленной миграции молоди и крупных особей (Hunt and Scheibling 1998; Littorin and Gilek 1999). Кроме того, оторванные от субстрата внешними воздействиями моллюски способны активно перемещаться и встраиваться в существующие агрегации (Maas Geesteranus 1942; Paine and Levin 1981; Witman and Suchanek 1984; Максимович и др. 2003).

Несмотря на значительное число исследований, посвященных экологии и поведению мидий, данные о двигательной активности мидий остаются весьма отрывочными. Экспериментальные исследования обычно охватывают только небольшой диапазон размерных групп моллюсков (Senawong 1970; Uryu et al. 1996; Côté and Jelnikar 1998). Кроме того, вследствие различий в методических подходах, оценки скорости движения и радиуса активности мидий, сделанные разными авторами, оказываются несопоставимыми и могут различаться на порядок (Senawong 1970; Bertness and Grosholz 1985; Uryu et al. 1996; Hunt and Scheibling 2002).

Целью настоящей работы является изучение особенностей движения мидий *Mytilus edulis* L. в экспериментальных условиях. В задачи исследования входили анализ скорости движения мидий разных размерных групп от спата до взрослых моллюсков и оценка траектории движения моллюсков. Движение мидий не является непрерывным про-

цессом, моллюски периодически делают остановки во время перемещения (Lesin et al. 2006; Лезин 2009). По этой причине в задачи работы включено исследование частоты чередования и длительности фаз двигательной активности мидий.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена в течение летних сезонов 2010–2011 гг. на базе Беломорской биологической станции Зоологического института РАН (Кандалакшский залив Белого моря). Моллюсков для экспериментов получали с опытно-промышленного хозяйства по выращиванию мидий, расположенного в б. Круглая вблизи биостанции. Отобранные особи акклиматизировались к лабораторным условиям в течение как минимум 3 суток перед началом экспериментов.

Все экспериментальные работы проводили в изотермической камере при температуре 12 °С и солености воды 24‰. Исследования двигательной активности проходили в плексигласовых плоскодонных аквариумах с площадью дна 0.1 м<sup>2</sup> и объемом 15 л. Для регистрации результатов над аквариумом на штативе закрепляли видеокамеру Creative WebCam NX Ultra, подключенную к персональному компьютеру.

Перед началом эксперимента у каждой мидии с помощью штангенциркуля определяли длину раковины (с точностью 0.1 мм). Затем моллюска помещали в центр экспериментального аквариума (ориентацию раковины и положение животного выбирали случайным образом). Одновременно начинали видеорегистрацию эксперимента. Видеокамера в автоматическом режиме производила съемку дна аквариума с частотой 1 кадр/мин. Частота съемки была выбрана на основе серии предварительных экспериментов таким образом, чтобы обеспечить максимально точную передачу движения моллюсков, не перегружая массив результатов излишними деталями. Отснятый материал сохранялся на жестком диске персонального компьютера.

Регистрацию эксперимента прекращали, когда

- мидия останавливалась и не перемещалась более 15 мин,
- мидия останавливалась и прикреплялась бисусом,
- мидия начинала двигаться вдоль или по вертикальной стенке аквариума.

Продолжительность экспериментов составляла от 15 мин до 2 ч. Средняя продолжительность экспериментов составила 40 мин. Всего за период исследований были протестированы более 300 мидий с длиной раковины от 5 до 60 мм.

В серии отдельных опытов определяли скорость движения спата мидий. В качестве экспериментальной посуды использованы пластиковые чашки Петри диаметром 100 мм, съемку движения животных производили через бинокулярный микроскоп МБС-10 с помощью устройства визуализации DCM 130MD. Съемку проводили при увеличении 5× и частоте 24 кадра/с. Продолжительность съемки составляла от 1 до 10 мин. Всего было протестировано 50 молодых мидий с длиной раковины от 1 до 4 мм. Полученные видеозаписи преобразовывали в последовательность изображений при помощи видеоредактора и далее обрабатывали по общей методике.

В результате экспериментов для каждой особи получали серию из нескольких десятков последовательных кадров (изображений) движения животного. Затем материалы подвергали компьютерной обработке. На предварительном этапе с помощью графического редактора удаляли лишние детали и артефакты съемки. Дальнейшая обработка проводилась в среде специализированной программы анализа изображений *UTHSCSA ImageTool* (<http://compdent.uthscsa.edu/dig/itdesc.html>). При помощи встроенных алгоритмов поиска и анализа объектов в каждом кадре идентифицировали изображение раковины мидии и определяли координаты положения моллюска. Для вычисления координат использовали метод центроида (средние значения всех  $x$  и  $y$  координат точек, составляющих изображение объекта). Таким образом, для каждого эксперимента получали последовательность координат, описывающих траекторию движения объекта.

Абсолютное значение перемещения мидии между двумя точками вычисляли следующим образом:

$$s = \sqrt{(x_2 - x_1)^2 + (y_2 - y_1)^2},$$

где  $s$  – перемещение (мм),  $x$  и  $y$  – координаты моллюска. Учитывая фиксированный временной интервал между кадрами (1 мин), скорость дви-

жения мидии на отрезке между двумя точками определялась как  $v = s$ , где  $v$  – скорость (мм/мин)\*.

Относительную скорость движения рассчитывали как:

$$v_{rel} = v/L,$$

где  $L$  – длина раковины мидии (мм).

Для расчета средних значений показателей моллюски были объединены в размерные группы путем округления длины раковины до целых чисел. В оценке двигательной активности мидий использовали следующие показатели.

*Максимальная скорость движения* – максимальное значение скорости, отмеченное для особи в течение эксперимента.

*Средняя скорость движения* – среднее значение скорости перемещения особей в периоды активного движения. *Активным движением* считались перемещения, превышающие 0.1 длины тела особи в минуту. Пороговое значение было выбрано на основе анализа полученных результатов, и оно соответствует минимальной скорости локомоции. Более низкие (или нулевые) значения линейного перемещения отвечают ошибке измерений при смене положения тела животного, движению (поворотам) мидии на месте или неподвижности моллюска.

*Интегральная (средняя интегральная) скорость движения* – среднее (среднегрупповое) значение скорости движения, рассчитанное за все время эксперимента, включая периоды остановок.

Одной из важных характеристик двигательной активности является конфигурация траектории движения. Для оценки сложности (извилистости) траектории обычно используется индекс *NGDR* (net-to-gross displacement ratio), представляющий собой отношение расстояния между начальной и конечной точками движения к пройденному пути (Buskey 1984). Значение индекса *NGDR* отражает кривизну траектории и число поворотов во время движения: меньшие значения индекса соответствуют сложной траектории движения, близкие к единице – линейному перемещению (Doall et al. 1998). Индекс *NGDR* вычисляли по следующей формуле:

$$NGDR = \frac{ND}{GD},$$

\* В экспериментах с молодой мидий значения скорости, измеренные по видеозаписи, приводили к размерности мм/мин.

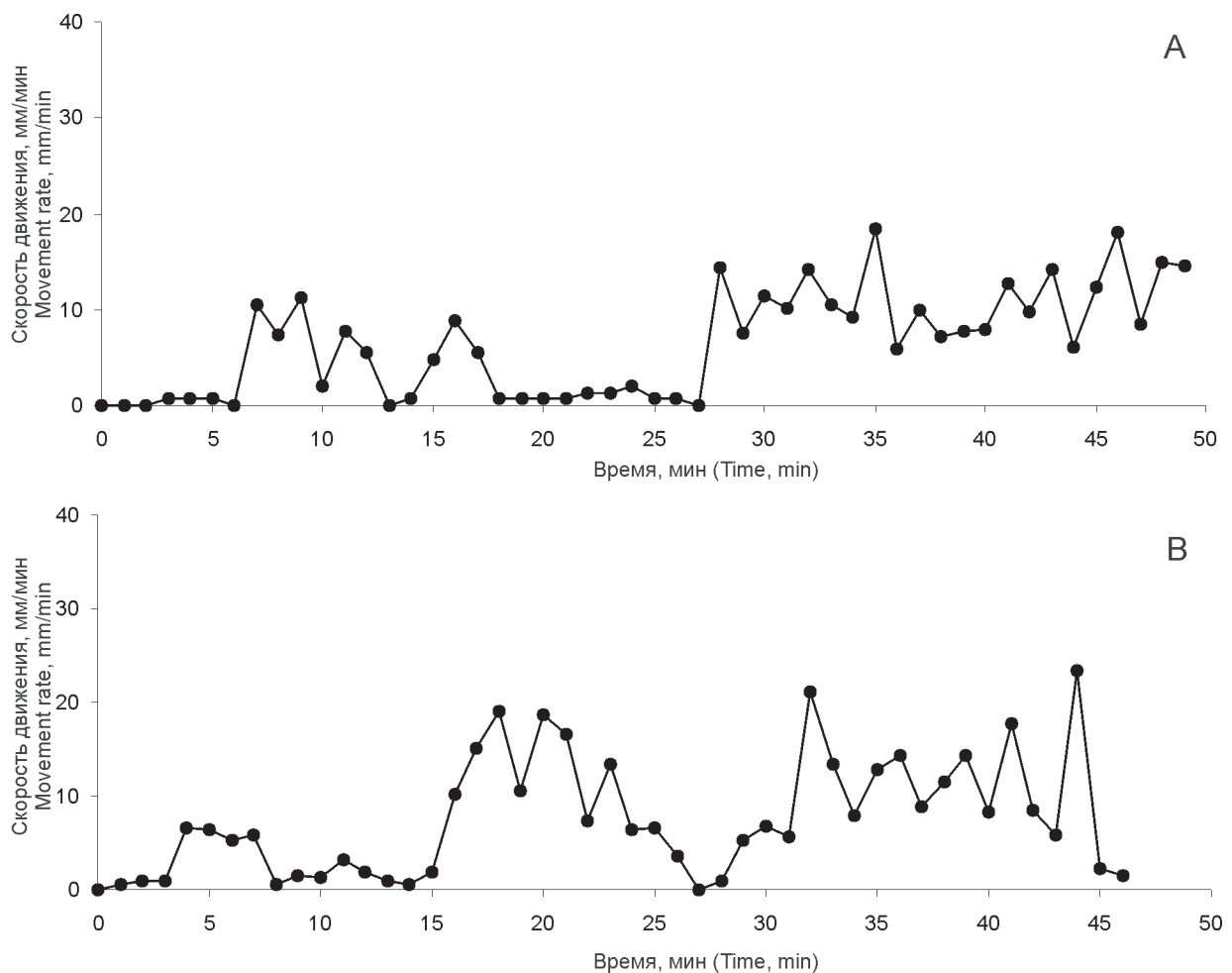
где  $ND$  – расстояние между начальной и конечной точками движения, а  $GD$  – сумма всех перемещений (Buskey 1984). Показатель  $NGDR$  имеет фрактальную природу, и его значения зависят от масштаба измерений (Doall et al. 1998). По этой причине данные, полученные с помощью видеоруляра (измерения скорости движения мидий 1–4 мм), не были включены в общий анализ.

Полученные данные обработаны с использованием стандартных методов линейной статистики. В качестве показателя варьирования указан 95% доверительный интервал.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

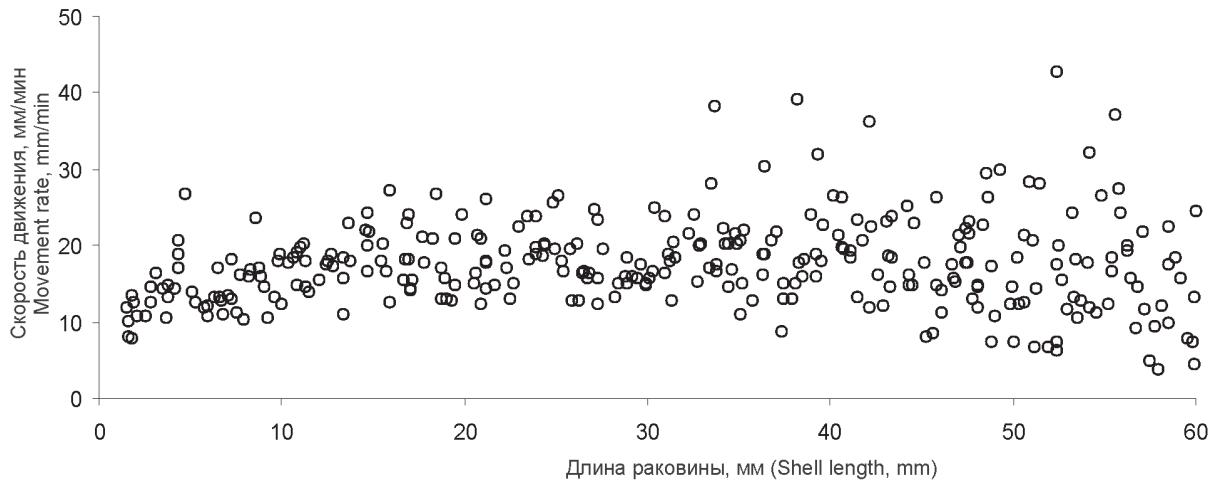
Помещенные в аквариум мидии, как правило, в течение нескольких минут лежат неподвижно, а после открывают створки, выпускают ногу и начинают двигаться. Движение мидий неравномерное, животные часто меняют скорость и периодически останавливаются (Рис. 1).

Скорость движения моллюсков сильно варьирует в зависимости от фазы движения и размера мидий. Максимальные значения показателя от-

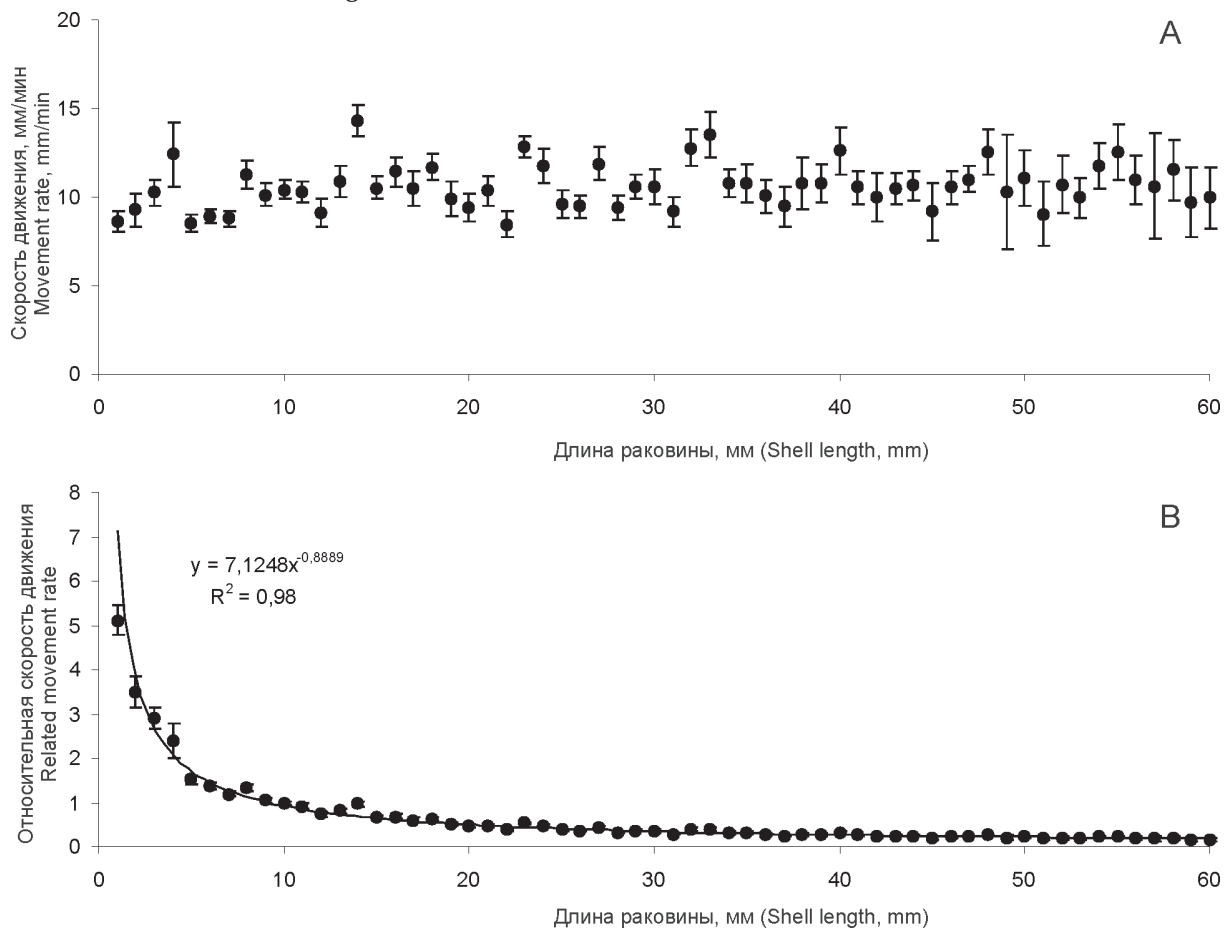


**Рис. 1.** Примеры диаграмм скорости движения мидий в эксперименте. А – мидия №134, длина раковины – 31.6 мм. В – мидия №197, длина раковины – 40.5 мм

**Fig. 1.** Examples of mussel activity records in the experiments. А – mussel N134, shell length – 31.6 mm. В – mussel N197, shell length – 40.5 mm.



**Рис. 2.** Максимальные значения скорости движения мидий разного размера  
**Fig. 2.** Maximal movement rates of the mussels of different size.



**Рис. 3.** Средняя скорость движения мидий разного размера. А – абсолютные значения скорости движения. В – отнесенные к длине раковины.

**Fig. 3.** Average movement rate of the mussels of different size. A – absolute values, B – values related to the shell length.

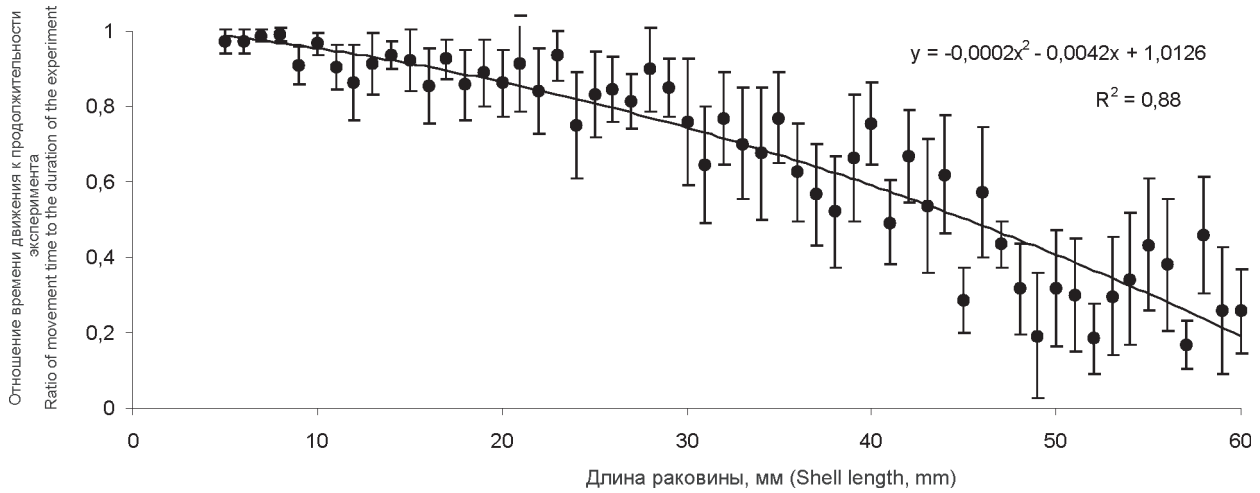


Рис. 4. Отношение времени активного движения к общему времени эксперимента у мидий разного размера.

Fig. 4. Ratio of movement time to the total time of the experiment of the mussels of different size.

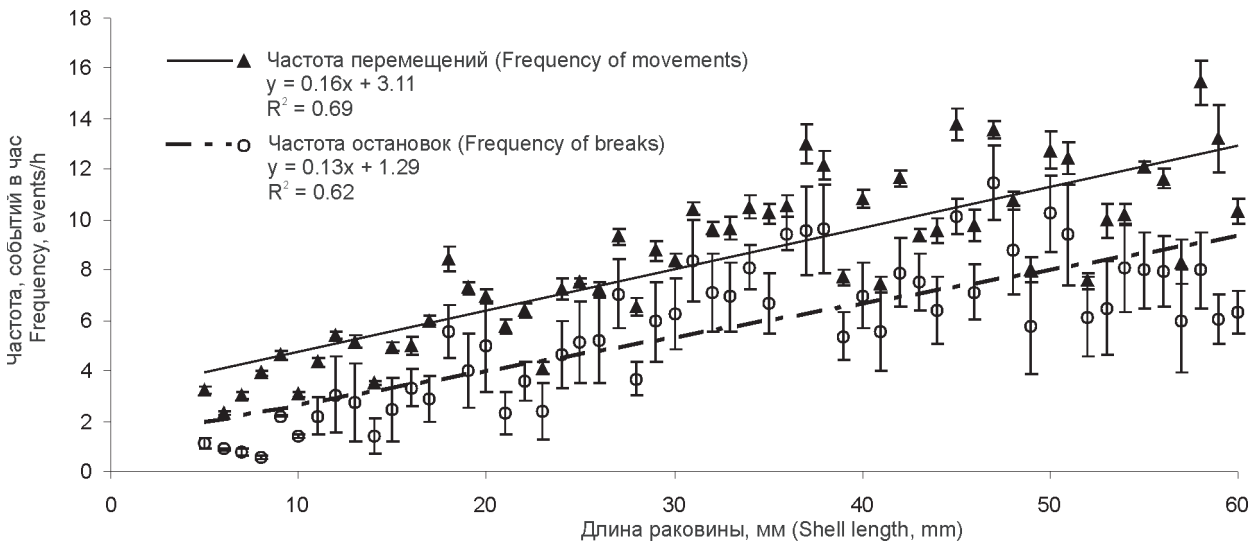


Рис. 5. Средняя частота перемещений и остановок у мидий разного размера.

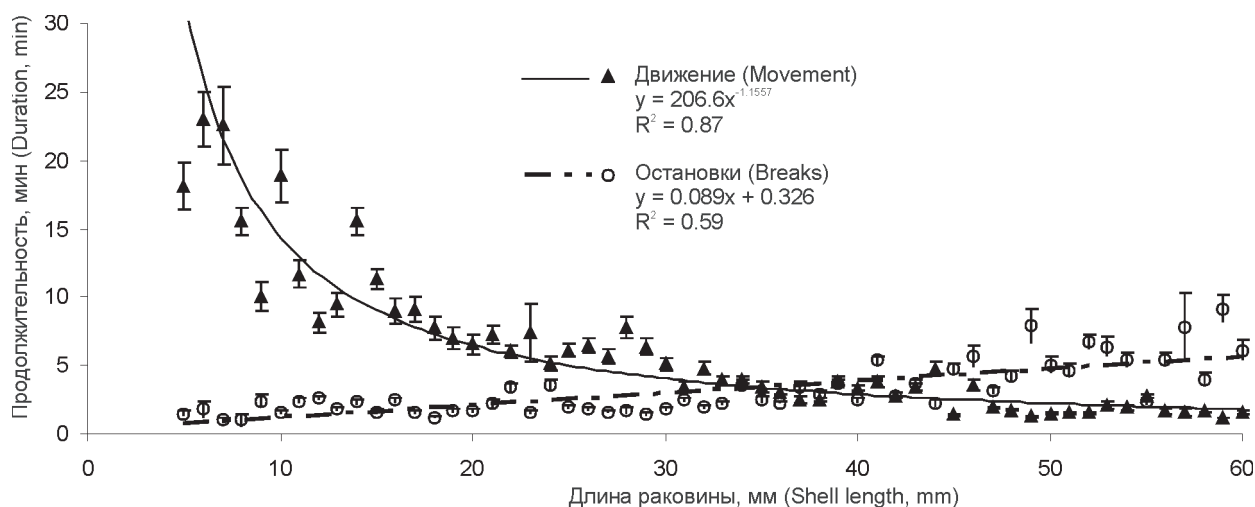
Fig. 5. Average frequency of movement and breaks of the mussels of different size.

мечены у взрослых животных с длиной раковины 35–60 мм. Максимальные значения скорости движения некоторых особей этой размерной группы могут достигать 30–40 мм/мин (Рис. 2).

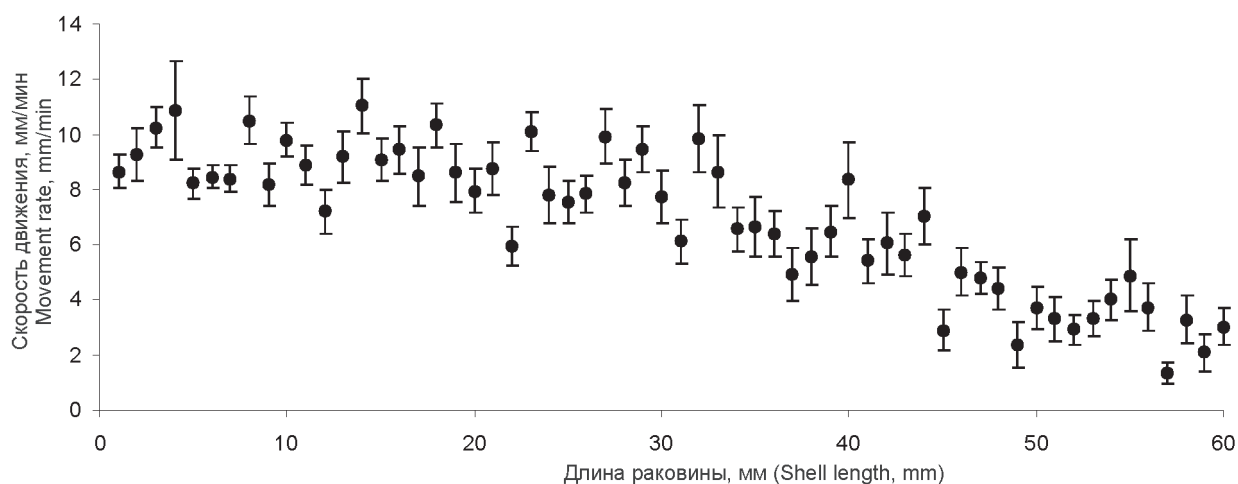
Тем не менее средние значения скорости движения мало различаются у мидий разного размера и составляют 8–12 мм/мин (Рис. 3А). Относительная средняя скорость движения существенно выше у молоди мидий: моллюски размером 1–5 мм способны преодолевать в минуту

расстояние эквивалентное 3–5 длинам тела (Рис. 3В). С увеличением размера животных значения этого показателя резко уменьшаются, достигая минимума у взрослых особей.

В большинстве случаев фазы активного движения чередуются с остановками, когда моллюск медленно поворачивается на одном месте или лежит неподвижно. У молодых мидий (размером до 25–30 мм) такие остановки редки, моллюск практически все время пребывает в движении



**Рис. 6.** Средняя продолжительность движения и остановок у мидий разного размера.  
**Fig. 6.** Average duration of movement and breaks of the mussels of different size.



**Рис. 7.** Средняя интегральная скорость движения мидий разного размера.  
**Fig. 7.** Average rate of movement of the mussels of different size estimated for the period of experimental time.

(Рис. 4). С увеличением размера активность животных постепенно снижается. У крупных особей время активного движения составляет не более 40–50% от всего времени эксперимента. Такое снижение активности обусловлено увеличением частоты и длительности остановок в процессе движения. Так, если молодь мидий делает всего одну–две остановки в час продолжительностью не более 3 мин, то крупные мидии могут останавливаться до 7–10 раз в течение часа (Рис. 5, 6).

При этом средняя продолжительность остановок возрастает до 5–8 мин (Рис. 6). Сходным образом изменяется активность моллюсков: с 2–3 перемещений в час у молоди до 8–12 у крупных мидий (Рис. 5). Одновременно снижается и продолжительность периодов активности. Длительность отдельных перемещений молодых особей составляет в среднем 15–20 мин, с увеличением размера продолжительность периодов движения резко снижается (Рис. 6).

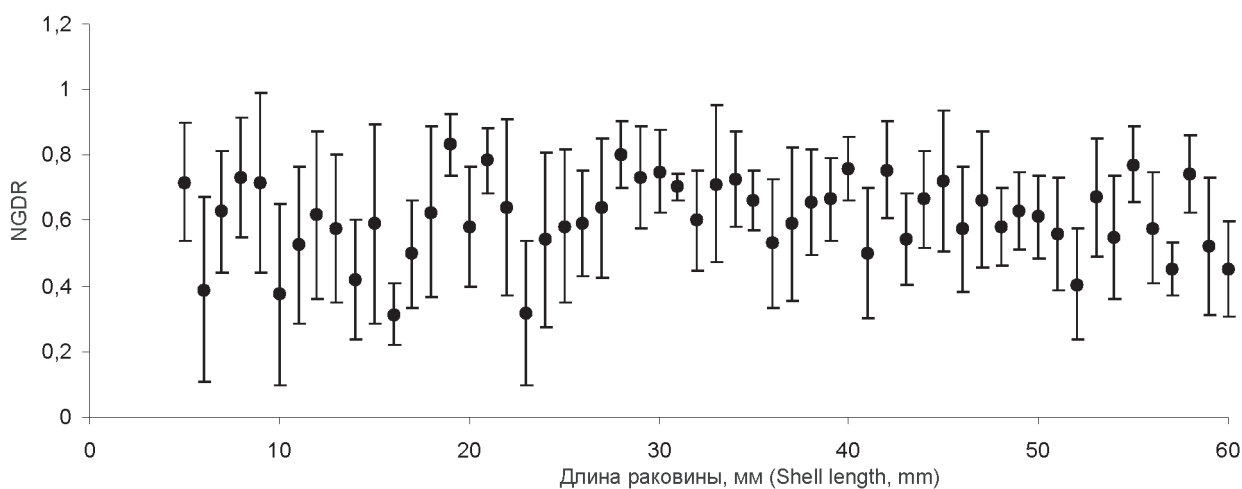


Рис. 8. Средние значения индекса NGDR у мидий разного размера.

Fig. 8. Average values of net-gross displacement ratio (NGDR) of the mussels of different size.

Включив в расчеты те периоды, когда моллюски не перемещаются, несложно определить среднюю скорость движения мидий за все время эксперимента (интегральную скорость движения). Подобный показатель скорости учитывает все время остановок и более объективно отражает локомоторную активность животных (Рис. 7). Согласно полученным данным, наиболее активны моллюски размером от 1 до 30 мм, скорость их движения составляет в среднем 8–12 мм/мин (Рис. 7). У более крупных особей скорость движения снижается с увеличением длины раковины, достигая минимальных значений 2–3 мм/мин у самых крупных из протестированных мидий.

Анализ значений индекса *NGDR* у мидий показал, что средние значения индекса у моллюсков разного размера лежат в пределах 0.4–0.8 (Рис. 8). Зависимость показателя от длины раковины мидий не обнаружена. Стоит отметить также высокие значения показателей варьирования индекса, свидетельствующие о существенных различиях формы траекторий движения даже в пределах одной размерной группы.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные показывают, что моллюски всех размерных групп способны к активному движению. Средняя скорость движения при точном измерении мало различается у мидий

разного размера и составляет 8–12 мм/мин. Известно, что скорость движения и двигательная активность митилид зависят от сезона (Hunt and Scheibling 2002; de Vooy 2003; Nicasastro et al. 2008), концентрации растворенной органики (de Vooy 2003), присутствия хищников (Côté and Jelnikar 1998; Ishida and Iwasaki 2003) и размера моллюсков (Савилов 1953; Senawong 1970; Bertness and Grosholz 1985; Uryu et al. 1996; Côté and Jelnikar 1998). Длительные измерения скорости движения митилид в природных местообитаниях показывают, что за сутки моллюски могут проползти до нескольких десятков сантиметров (Bertness and Grosholz 1985; Hunt and Scheibling 2002). Более высокие значения скорости движения отмечаются при исследованиях двигательной активности мидий в лабораторных условиях. При измерениях скоростей движения *Hormotya mutabilis* (Gould, 1861) значения показателя были зафиксированы в пределах 7–13 мм/мин (Senawong 1970), что сопоставимо с данными, полученными в настоящей работе. Несколько ниже были измеренные скорости движения при исследованиях локомоторной активности пресноводной митилиды *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Uryu et al. 1996). За 23 ч эксперимента моллюски преодолевали расстояние от 1 до 3 м, что соответствует скорости движения от 0.7 до 2.2 мм/мин. В то же время в экспериментальных исследованиях активности *Mytilus edulis* суточные перемещения составля-



ли от 13 до 97 мм (Côté and Jelnikar 1998), что существенно ниже полученных нами значений скорости движения мидий. Такие расхождения в результатах могут быть обусловлены различиями в методических подходах. Как показали результаты настоящей работы, активное перемещение мидий в условиях лабораторного эксперимента длится от 15 мин до 2 ч, после чего животное обычно прикрепляется биссусом. Значения скорости, рассчитанные только за время перемещений и за время суточного эксперимента, будут различаться на порядки. Вычисленные значения показателя *NGDR* показывают умеренную сложность траектории движения животных (средние значения индекса колеблются в пределах 0.4–0.8). Вместе с тем ни одна из размерных групп мидий не продемонстрировала линейных траекторий движения. Таким образом, расчет скорости движения за длительные промежутки времени и без учета траектории движения также будет занижать реальные значения показателя.

В большинстве экспериментальных работ отмечается более высокая скорость движения молодых митилид по сравнению со взрослыми особями (Senawong 1970; Bertness and Grosholz 1985; Uryu et al. 1996; Côté and Jelnikar 1998). Описана отрицательная корреляция между скоростью движения и размером мидий (Senawong 1970; Bertness and Grosholz 1985; Côté and Jelnikar 1998), причем зависимость скорости движения от размера может носить нелинейный характер: в ряде экспериментальных исследований показано, что наиболее подвижны особи с длиной раковины около 10 мм; моллюски меньшего размера демонстрируют более низкую скорость движения (Tap 1975; Uryu et al. 1996; Erlandsson and Porri 2008). Представленные в настоящей работе данные, однако, показывают, что средняя скорость движения мидий в активной фазе не зависит от размера моллюсков. Интегральная скорость движения в среднем выше у молодых мидий с длиной раковины 1–30 мм, тем не менее полученная зависимость не носит характера обратной корреляции. Также не отмечено достоверного увеличения скорости движения у молодых моллюсков отдельных размерных интервалов.

Более высокую подвижность молодых мидий обычно связывают с расселительной функцией и защитой от таких экстремальных воздействий внешней среды, как отрыв от субстрата, осушка,

хищничество (Uryu et al. 1996; Iwasaki 1997; Côté and Jelnikar 1999; Erlandsson and Porri 2008). Высокая двигательная активность помогает более уязвимой молодежи быстро найти место для постоянного прикрепления (Uryu et al. 1996; Erlandsson and Porri 2008), тем не менее в настоящий момент отсутствуют объяснения причин различий в скоростях движения взрослых и молодых мидий. Так, И. Урию (Uryu et al. 1996) с соавторами прямо указывают на невозможность объяснить с позиций биомеханики способность молодежи преодолевать большие расстояния. В качестве возможных гипотез рассматриваются отличия в соотношении размеров ноги и тела у мидий разных возрастов (Uryu et al. 1996) или онтогенетические изменения локомоторной активности в процессе роста моллюсков (Erlandsson and Porri 2008). Полученные результаты показывают отсутствие значимых различий в средней скорости движения мидий разного размера. Потенциально возможная скорость движения и радиус активности, следовательно, одинаковы у молодежи и взрослых особей. Способность молодых мидий перемещаться на значительные расстояния и с большей скоростью, очевидно, обусловлена поведенческими особенностями и (конкретно) более низкой частотой и меньшей продолжительностью остановок в процессе движения. Полученные данные подтверждают предположение о смене поведенческих особенностей движения мидий в процессе онтогенеза (Erlandsson and Porri 2008). Надо отметить, что функциональное назначение и причины таких остановок во время движения остаются на настоящий момент неясными. Полученные ранее данные показывают, что периодические остановки мидий в процессе движения могут быть связаны с поиском места прикрепления и формированием временных биссусных нитей (Lesin et al. 2006; Лезин 2009), тем не менее этот вопрос требует дополнительных исследований.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований двигательной активности мидий *Mytilus edulis* в лабораторных условиях показано, что при кратковременных измерениях скорость движения мало различается у мидий разных размерных групп и составляет в среднем 8–12 мм/мин. Полученные значения существенно выше значений скорости движения,

отмеченных в литературных источниках для данного вида. Такие различия могут быть обусловлены разницей в методических подходах и, в первую очередь, частотой регистрации результатов.

Значения скорости движения, рассчитанные за все время эксперимента (интегральная скорость движения), зависят от длительности и частоты остановок во время движения. Такие остановки редки и непродолжительны у молодых мидий, длительность и частота остановок увеличиваются с размером животных. Соответственно, максимальные значения интегральной скорости движения наблюдаются у молодежи мидий; с увеличением размера активность животных снижается. Полученные результаты позволяют объяснить способность молодежи мидий перемещаться с большей скоростью, чем взрослые моллюски, и преодолевать значительные расстояния.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает свою искреннюю признательность сотрудникам Беломорской Биологической станции ЗИН РАН А.А. Сухотину и Л.П. Флячинской за ценные критические замечания и помощь при подготовке рукописи.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Лезин П.А. 2009. Особенности агрегативного поведения и пространственная организация друз беломорской мидии *Mytilus edulis* L. Автореферат диссертации кандидата биологических наук. Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 24 с.
- Максимович Н.В., Максимович А.Н. и Герасимова А.В. 2003. Об организации поселений мидий *Mytilus edulis* L. в условиях литорали Белого моря. *Вестник СПбГУ*, 3(4): 44–53.
- Ошурков В.В. и Оксов И.В. 1983. Оседание личинок обрастателей в Кандалакшском заливе Белого моря. *Биология моря*, 4: 25–32.
- Раилкин А.И. 1998. Процессы колонизации и защита от биообрастания. СПбГУ, Санкт-Петербург, 280 с.
- Савилов А.И. 1953. Рост и его изменчивость у беспозвоночных Белого моря *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* и *Balanus balanoides* Ч.1. *Труды института Океанологии АН СССР*, 7: 198–258.
- Вауне В.Л. 1976. Marine mussels: Their ecology and physiology. Cambridge University Press, Cambridge, GB, 506 p.
- Bertness M.D. and Grosholz E. 1985. Population dynamics of the ribbed mussel, *Geukensia demissa*: the costs and benefits of an aggregated distribution. *Oecologia*, 67: 192–204.
- Buskey E.J. 1984. Swimming pattern as an indicator of the roles of copepod sensory systems in the recognition of food. *Marine Biology*, 79: 165–175.
- Cáceres-Martínez J., Robledo J.A.F. and Figueras A. 1994. Settlement and post-larvae behaviour of *Mytilus galloprovincialis*: field and laboratory experiments. *Marine Ecology Progress Series*, 112: 107–117.
- Côté I.M. and Jelnikar E. 1999. Predator-induced clumping behaviour in mussels (*Mytilus edulis* Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 235: 201–211.
- de Vooy C.G.N. 2003. Effect of a tripeptide on the aggregational behaviour of the blue mussel *Mytilus edulis*. *Marine Biology*, 142: 1119–1123.
- Doall M.H., Colin S.P., Strickler J.R. and Yen J. 1998. Locating a mate in 3D: the case of *Temora longicornis*. *Philosophical Transactions of the Royal Society. Biological Sciences*, 353: 681–689.
- Erlandsson J. and Porri F. 2008. Ontogenetic changes in small-scale movement by recruits of an exploited mussel: implications for the fate of larvae settling on algae. *Marine Biology*, 153: 365–373.
- Hunt H.L. and Scheibling R.E. 1998. Spatial and temporal variability of patterns of colonization by mussels (*Mytilus trossulus*, *M. edulis*) on a wave-exposed rocky shore. *Marine Ecology Progress Series*, 167: 155–169.
- Hunt H.L. and Scheibling R.E. 2002. Movement and wave dislodgment of mussels on a wave-exposed rocky shore. *Veliger*, 45(4): 273–277.
- Ishida S. and Iwasaki K. 2003. Reduced byssal thread production and movement by the intertidal mussel *Hormomya mutabilis* in response to effluent from predators. *Journal of Ethology*, 21: 117–122.
- Lesin P.A., Khalaman V.V. and Flyachinskaya L.P. 2006. Heterogeneity of the byssal threads in *Mytilus edulis* L. on different stages of attachment. *Proceedings of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences*, 310: 107–112.
- Littorin B. and Gilek M. 1999. A photographic study of the recolonization of cleared patches in a dense population of *Mytilus edulis* in the northern Baltic proper. *Hydrobiologia*, 393: 211–219.
- Maas Geesteranus R.A. 1942. On the formation of banks by *Mytilus edulis* L. *Archives Neerlandaises de Zoologie*, 6: 283–326.
- McGrorty S. and Goss-Custard J. 1995. Populations dynamics of *Mytilus edulis* along environmental gradients: density-dependent changes in adult mussel numbers. *Marine Ecology Progress Series*, 129: 197–213.
- Nicastro K.R., Zardi G.I. and McQuaid C.D. 2008. Movement behaviour and mortality in invasive and indigenous mussels: resilience and resistance strategies at different spatial scales. *Marine Ecology Progress Series*, 372: 119–126.

- Paine R.T. 1974.** Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia*, **15**(2): 93–120.
- Paine R.T. and Levin S.A. 1981.** Intertidal landscapes: Disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Monographs*, **51**(2): 145–178.
- Schneider K.R., Wethey D.S., Helmuth B.S.T. and Hilbish T.J. 2005.** Implications of movement behavior on mussel dislodgement: exogenous selection in a *Mytilus* spp. hybrid zone. *Marine Biology*, **146**: 333–343.
- Senawong C. 1970.** Biological studies of a littoral mussel, *Нормотыа mutabilis* (Gould) I. Preliminary observations on the moving ability. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, **18**: 233–242.
- Tan W.H. 1975.** The effects of exposure and crawling behaviour on the survival of recently settled green mussels (*Mytilus viridis* L.). *Aquaculture*, **6**: 357–368.
- Uryu Y., Iwasaki K. and Hinoue M. 1996.** Laboratory experiments on behaviour and movement of a freshwater mussel, *Limnoperna fortunei* (Dunker). *Journal of Molluscan Studies*, **62**: 327–341.
- Witman J.D. and Suchanek T.H. 1984.** Mussels in flow: drag and dislodgement by epizoans. *Marine Ecology Progress Series*, **16**: 259–268.

Представлена 15 мая 2013; принята 30 августа 2013.