

УДК 591.4:594.124

СОСТАВ И СТРУКТУРА СМЕШАННЫХ ПОСЕЛЕНИЙ *CRENOMYTILUS GRAYANUS* (DUNKER, 1853) И *MODIOLUS KURILENSIS* (BERNARD, 1983) (BIVALVIA: MYTILIDAE) В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2018 г. Н. И. Селин

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского,
Национальный научный центр морской биологии (ННЦМБ) ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия
e-mail: nikselin@yandex.ru

Статья принята к печати 22.03.2018 г.

В ноябре–декабре 2015 г. изучали состав и структуру смешанного поселения двустворчатых моллюсков *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus kurilensis* в зал. Восток (зал. Петра Великого) Японского моря. На исследованном участке дна в диапазоне глубин от уреза воды до 11 м валуны постепенно замещались сильно заиленным песком, гидродинамическая активность среды снижалась. Характер пространственной организации скоплений мидии Грея и модиолуса изменялся от одиночно живущих особей до крупных агрегаций из 93–100 половозрелых моллюсков. С увеличением глубины плотность поселения мидии Грея и модиолуса возрастала и на горизонте 10–11 м в среднем составляла соответственно 101 ± 78 и 51 ± 41 экз/м² (без учёта сеголеток). На разной глубине на долю спата мидии Грея приходилось от 13.3 до 42.4% населения, модиолуса – от 1.9 до 5.2%; доля моллюсков пререпродуктивного размера (возраста) варьировала от 56.5 до 85.6% и от 13.2 до 31.5% соответственно. Наиболее многовозрастным составом характеризовались скопления мидии Грея на валунах на горизонте 0–1 м, с увеличением глубины возрастная шкала сужалась. Для модиолуса выявлена обратная тенденция. Самые старые особи мидии Грея найдены на валунах на горизонте 0–1 м (29 лет), а модиолуса – на заиленном песке на глубине 10–11 м (46 лет). Отмеченные различия обсуждаются с позиций морфофункциональных адаптаций моллюсков из родов *Modiolus* и *Mytilus* к существованию в разных биотопах.

Ключевые слова: мидия Грея, модиолус, смешанные поселения, размерный состав, возрастной состав, генеративный состав, воспроизводство, Японское море.

DOI: 10.1134/S0134347518050029

The composition and structure of a mixed population of *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) and *Modiolus kurilensis* (Bernard, 1983) (Bivalvia: Mytilidae) in Peter the Great Bay, the Sea of Japan. N. I. Selin (A. V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia)

The composition and structure of a mixed population of Gray's *Crenomytilus grayanus* and horse mussels *Modiolus kurilensis* were examined in November–December 2015 in Vostok Bay (Peter the Great Bay, the Sea of Japan). In the investigated area of the bottom, in the depth range from the water edge to 11 m, boulders were gradually replaced by strongly silted sand, the hydrodynamic activity reduced. The pattern of spatial organization of the Gray's and horse mussel population varied from solitary living individuals to large aggregations of 93–100 sexually mature mollusks. The population density of Gray's and horse mussels increased with increasing depth, and at 10–11 m depth it was an average of 101 ± 78 and 51 ± 41 ind./m², respectively (without taking into account young-of-the-year). At different depths, Gray's mussel spat made up 13.3 to 42.4% of the population and horse mussel spat were 1.9 to 5.2%; the proportion of mollusks of pre-reproductive size (age) varied from 56.5 to 85.6% and from 13.2 to 31.5%, respectively. The most multi-age composition was found in *C. grayanus* aggregations on boulders at 0–1 m, the age range narrowed with depth. For *M. kurilensis*, an opposite trend was found. The oldest individuals of Gray's mussel (29 years) were found on boulders at 0–1 m; of horse mussel (46 years) on silty sand at 10–11 m. The differences are discussed from the standpoint of the morpho-physiological adaptations of mollusks of the genera *Mytilus* and *Modiolus* to living in different biotopes. (Biologiya Morya, 2018, vol. 44, no. 5, pp. 307–316).

Keywords: Gray's mussel, horse mussel, mixed aggregations, size composition, age composition, generative composition, reproduction, Sea of Japan.

Донные сообщества, в которых преобладающим компонентом являются двустворчатые моллюски семейства Mytilidae, как правило, характеризуются необыкновенным видовым разнообразием и обилием сопутствующих морских организмов (Скарлато и др., 1967; Погребов, Кашенко, 1976; Sanderson et al., 2008, и др.).

В значительной мере это связано со способностью митилид к агрегированному существованию в виде щёток, или друз, в которых моллюски сростаются между собой многочисленными биссусными нитями, образуя полости, заполненные осадком и продуктами жизнедеятельности. В результате в скоплениях моллюсков и на прилежащих

участках дна формируются топические и трофические условия, способствующие развитию обильной фауны, включающей как подвижных, так и прикрепленных животных с разным способом питания – фильтраторов, хищников и т.д. От того, насколько условия среды благоприятны для существования доминирующего вида, зависит развитие его поселения и сообщества в целом (Lintas, Seed, 1994; Tsuchiya, 2002; Rees et al., 2008).

В зал. Петра Великого Японского моря основу таких сообществ составляют крупные двусторчатые моллюски мидия Грея *Crenomytilus grayanus* и модиолус *Modiolus kurilensis*. Поселения моллюсков первого вида наиболее обильны на твёрдых грунтах, второго – на мягких (Голиков, Скарлато, 1967; Скарлато и др., 1967; Скарлато, 1981), в ряде случаев моллюски образуют смешанные поселения. Особенности воспроизводства данных поселений, обычно оцениваемые по обилию и составу населения, к настоящему времени почти не изучены. Ранее были исследованы лишь черты пространственной организации отдельных смешанных агрегаций моллюсков этих видов и дана оценка их конкурентных межвидовых взаимодействий (Селин, 1977; Кутищев, Гоголев, 1983). Цель настоящей работы заключалась в изучении состава и структуры совместного поселения мидии Грея и модиолуса в типичных для этих видов биотопах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особенности пространственного распределения, состав и структуру смешанного поселения *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus kurilensis* изучали в ноябре и в первой половине декабря 2015 г. в зал. Восток (зал. Петра Великого Японского моря) в районе Морской биологической станции "Восток" ННЦМБ ДВО РАН. Плотность поселения мидии Грея и модиолуса оценивали на четырех горизонтах в соответствии с постепенным замещением валунного биотопа на заиленные осадки и с хорошо различимым визуальным изменением характера пространственной организации скоплений моллюсков при увеличении глубины. На горизонте 0–1 м на валунах, где моллюски не образуют агрегаций (друз), для оценки обилия мидии Грея и модиолуса использовали учётную рамку площадью 1 м², которую случайным образом с 10-кратной повторностью располагали на дне вдоль береговой черты. На глубине 3, 6 и 10 м животных учитывали вдоль 100-метровой размеченной трансекты, которую ориентировали по изобате. В полосе шириной 1 м вдоль каждой трансекты подсчитывали количество друз модиолуса и мидии Грея, а также оценивали размер агрегаций, измеряя у некоторых из них высоту, наибольший (d_1) и наименьший (d_2) диаметры основания. На горизонте 2–3 м случай-

ным образом отобрали 15 друз; на горизонтах 6–7 и 10–11 м, где визуально они были крупнее, отобрали по 5 друз. В лаборатории определили численность моллюсков каждого вида в друзьях и оценили их процентное соотношение. Данные по плотности расположения друз на каждом горизонте и средней численности мидий и модиолусов в друзьях служили основой для расчёта плотности поселения моллюсков в экземплярах на 1 м².

При изучении состава и структуры поселения мидии Грея и модиолуса на разных глубинах у моллюсков из друз и у собранных на учётных площадках животных с точностью до 0.1 мм штангенциркулем измеряли длину раковины (L) и на весах ВЛКТ-500 оценивали прижизненную массу тела (W) для расчёта биомассы. Индивидуальный возраст оценивали по структурным и цветовым меткам раковины, довольно хорошо различимым на просвет и на продольном спиле створки (Гоголев, 1981; Золотарев, 1989). На основе полученных результатов были построены гистограммы частотного распределения моллюсков по размеру и возрасту, по которым судили о размерном и возрастном составе, а также о соотношении пре- и репродуктивной частей населения мидии и модиолуса на разной глубине. В период проведения исследования гонады моллюсков находились в постнерестовом состоянии, что не позволяло идентифицировать пол визуальным способом, поэтому половозрелыми считали модиолусов с длиной раковины более 40 мм, мидий – более 60 мм (Дзюба, 1971; Свешников, 1977).

Для оценки гранулометрического состава грунта (см. таблицу) в районе отбора проб моллюсков в декабре трубчатым пробоотборником (длина трубки 20 см, диаметр – 5 см) брали почвенные колонки, по три повторности на каждом горизонте. Для характеристики грунта использовали общепринятую классификацию донных осадков (Парсонс и др., 1982).

Все расчёты выполнены статистическими методами с помощью пакета прикладных компьютерных программ SPSS17.0. При сравнении размерного и возрастного состава моллюсков из разных мест обитания использовали непараметрический U-тест Манна-Уитни, для оценки соотношения мидий и модиолусов – биномиальный тест.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика поселения

В районе исследования от уреза воды до глубины 1.5 м дно представляло собой пологий валунный с галькой, гравием и песчаными линзами участок побережья, подверженный непериодическому волновому воздействию. Друзы отсутствовали. Одиночные особи *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus kurilensis* окаймляли основание валунов, прикрепившись биссусными нитями как к ним, так и к заполняющим расщелины гальке и гравия (рис. 1). По мере удаления от берега крутизна

Гранулометрический состав грунта в местах совместного обитания *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus kurilensis*

Горизонт, м	Фракция грунта, %		
	гравий (2–10 мм)	песок (0.05–2 мм)	ил (0.05–0.002 мм)
0–1	52.3	47.7	< 0.1
2–3	48.5	49.1	2.4
6–7	13.3	77.7	9.0
10–11	1.9	45.4	52.7

Примечание. На горизонте 0–1 м исследован грунт из расщелин между валунами.

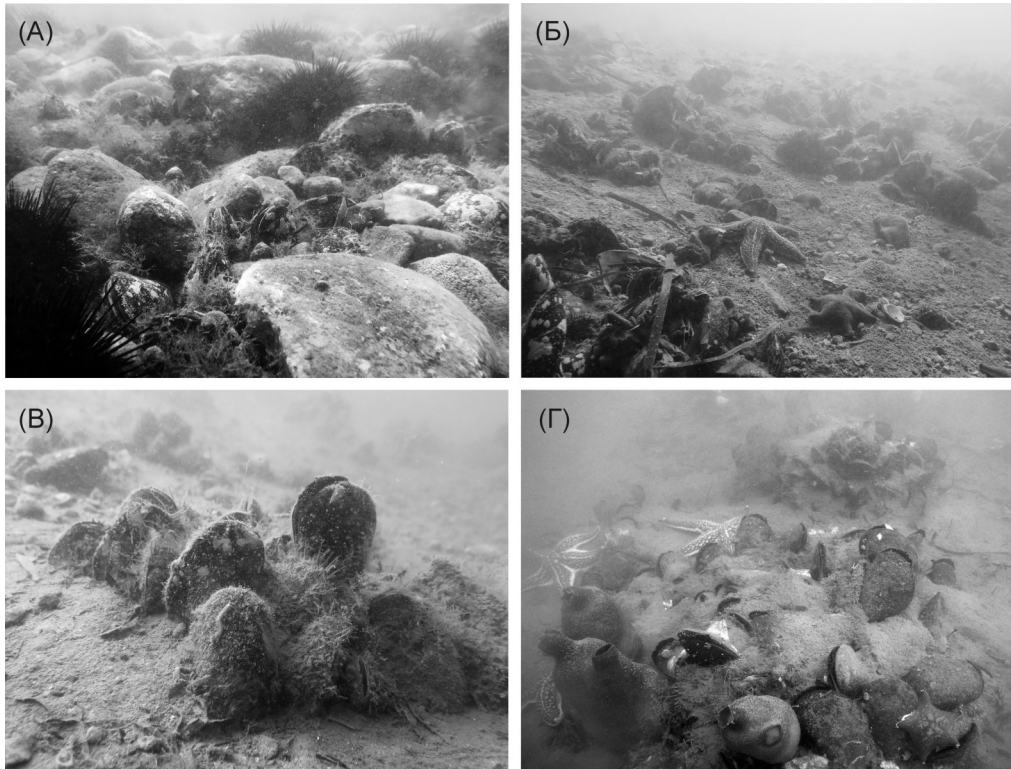


Рис. 1. Поселения моллюсков на разной глубине. А – горизонт 0–1 м; Б – 2–3 м; В – 6–7 м; Г – 10–11 м.

склона возрастала; на горизонте 2–3 м на мелком гравии с галькой, песком и редкими небольшими валунами мидии и модиолусы встречались в виде друз как совместно, так и раздельно. Сравнительно небольшие друзы из 4–14 половозрелых особей (рис. 2) располагались на поверхности грунта. Средний диаметр основания друзы, рассчитанный для каждой из них как $(d_1+d_2)/2$, составлял 16.9 ± 4.2 см, высота составляла 11.9 ± 3.1 см (количество просмотренных друз $n = 52$).

На глубине 6–7 м валуны отсутствовали; на песке (до 78% осадка) с редким мелким гравием был заметен поверхностный слой наилка мощностью до 1–3 см, встречались раковины брюхоногих и двустворчатых моллюсков в разной степени сохранности и остатки морской травы zostеры. Скопления мидии и модиолуса были представлены друзами из 6–93 половозрелых особей. Средний диаметр основания друз составлял 26.6 ± 7.8 см, высота достигала 17.2 ± 3.1 см ($n = 21$). Как правило,

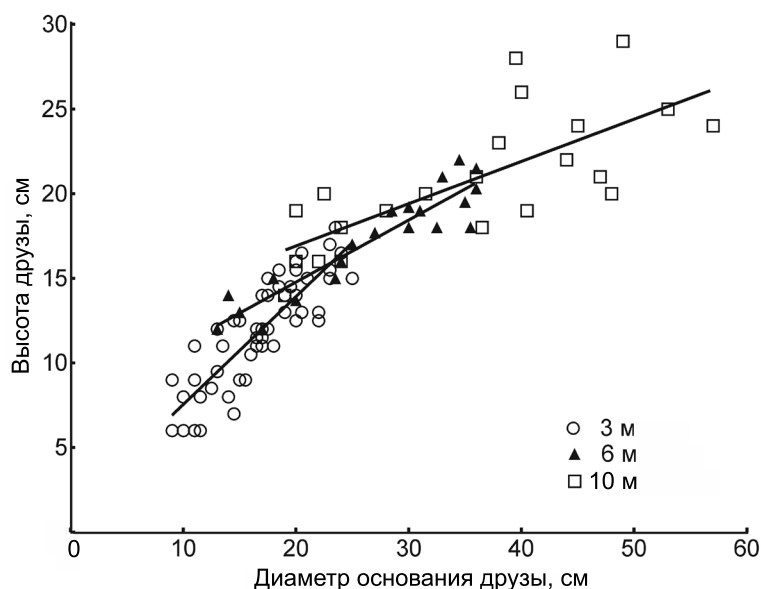


Рис. 2. Размерные характеристики друз *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus kurilensis* в смешанном поселении на разной глубине.

в основании друз находились крупные модиолусы, погруженные в осадок почти на половину длины раковины и прикрепленные биссусными нитями к створкам отмерших особей своего вида, а также мидии Грея и других *Bivalvia*. Мидии обычно располагались в верхней части агрегаций, возвышаясь над осадком.

На глубине 10–11 м уклон дна был едва заметен; осадок был представлен илом (почти на 53%) с песком и редкой мелкой галькой. Друзы состояли из 19–100 половозрелых моллюсков. Диаметр основания друз иногда превышал 50 см, но в среднем составлял 35.7 ± 11.8 см при средней высоте друзы 20.8 ± 4.0 см ($n = 22$). На этой глубине пространственная структура агрегаций почти не отличалась от таковой на горизонте 6–7 м. Часто друзы, погруженные в грунт более чем на 2/3 длины раковин модиолусов, формировавших каркас и основание друз, были в большей или меньшей степени занесены мелкой фракцией осадка и продуктами жизнедеятельности моллюсков. Наиболее крупные друзы иногда состояли из двух-трех частей, представлявших собой сросшиеся соседние друзы или фрагменты некогда большой агрегации.

При удалении от берега на максимальной для данной части зал. Восток глубине 11–12 м дно было ровным, а грунт вязким, поэтому агрегации моллюсков встречались здесь крайне редко.

Обилие моллюсков

Плотность поселения и биомасса моллюсков существенно изменялись с увеличением глубины (рис. 3). Наименьшие значения были характерны для горизонта 0–3 м, наибольшие – для глубины 10–11 м. Как правило, мидия Грея, преобладавшая по плотности поселения, уступала модиолусу по биомассе. На глубине 10 м плотность посе-

ления мидии без учёта сеголетков в среднем составляла 101 ± 78 экз/м² (максимальное значение – 197 экз/м²), биомасса модиолуса – 2868.67 ± 2067.14 г/м² (максимальное значение – 5103.08 г/м²).

Состав поселения

На исследованном участке дна на глубине от 0 до 11 м зарегистрировано смешанное поселение *C. grayanus* и *M. kurilensis*. На валунах вблизи береговой черты, как и на горизонте 6–7 м, моллюски встречались почти в равной пропорции (биномиальный тест, $P = 0.368$ и 0.920 соответственно). На горизонте 2–3 м численность модиолуса была заметно выше, чем мидии, а на горизонте 10–11 м преобладала мидия за счёт многочисленных сеголетков и мелких особей в возрасте 1–5 лет (рис. 4, 5).

Совокупную выборку мидии Грея составляли особи с длиной раковины от 2.5 до 150.5 мм (рис. 5), модиолуса – от 4.0 до 136.1 мм (рис. 6). Это были моллюски, пополнившие донное население в текущем году (сеголетки), и особи в возрасте от одного до 29 (*C. grayanus*) и 46 (*M. kurilensis*) лет. Их размерное и возрастное распределение обычно было бимодальным и значительно различалось у этих видов при сравнении как смешанных скоплений на каждом горизонте, так и совокупных массивов данных, полученных в исследовании (U-тест, $P < 0.001$). Межвидовые различия выражались не только в продолжительности жизни и размерах тела, которых достигали моллюски в поселении, но и в высокой численности сеголетков мидии Грея (в среднем 29.9% от объёма конкретной выборки), а также относительно мелких 1–5-летних особей, представлявших пререпродуктивную часть населения (в среднем 75.4% без учёта сеголетков). У модиолуса доля этих групп животных составляла соответственно

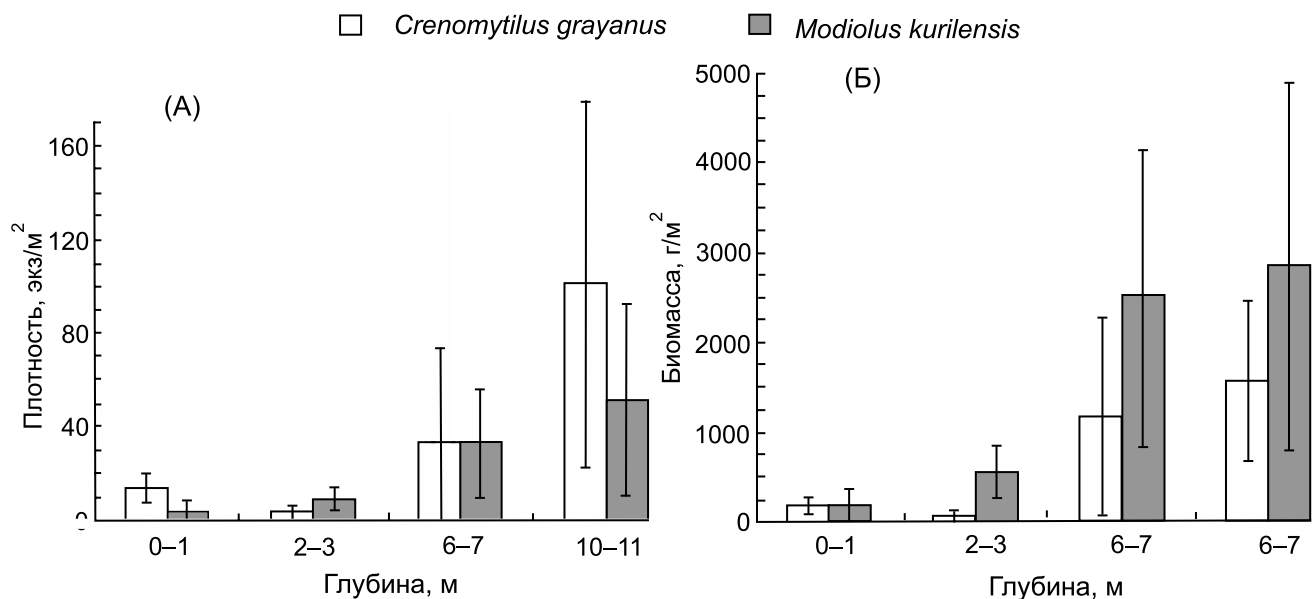


Рис. 3. Плотность поселения (А) и биомасса (Б) *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus kurilensis* (без учёта сеголетков) в смешанном поселении на разной глубине. Вертикальные линии – стандартное отклонение.

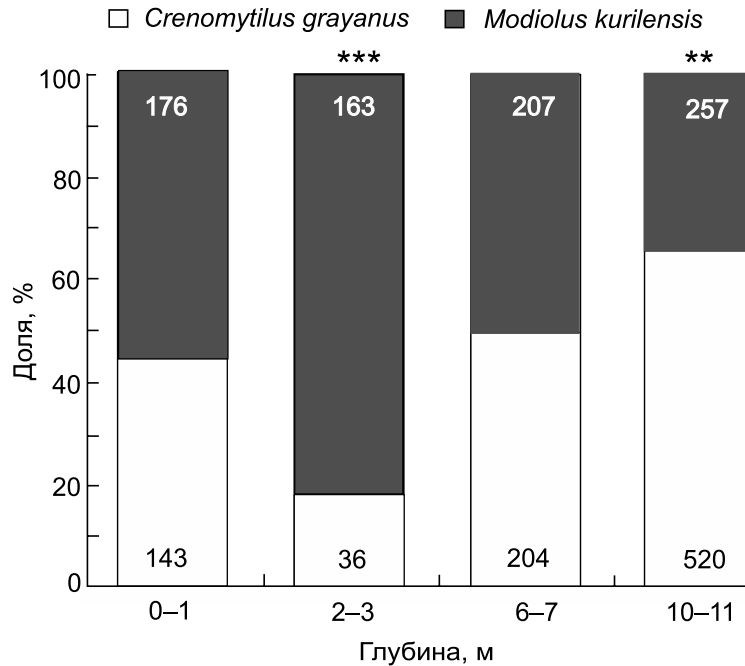


Рис. 4. Соотношение численности *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus kurilensis* (без учёта сеголеток) в смешанном поселении на разной глубине. Число в каждой колонке – объём выборки мидии Грея и модиолуса, экз.; звёздочки указывают на значимое превышение численности одного из видов (биномиальный тест: ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$).

лишь 3.6 и 23.3%, что практически не отличалось от значений, полученных для других размерно-функциональных категорий моллюсков.

С увеличением глубины состав и структура скопленных исследованных видов моллюсков в той или иной мере изменялись. Значимые различия ($P < 0.001$) размерных и возрастных распределений выявлены для мидии Грея на горизонте 0–1 м на валунах и глубже на смешанных и мягких осадках. Они выражались в сокращении возрастной шкалы, в увеличении дискретности в частотном распределении признаков (длины раковины и возраста), в росте плотности поселения сеголеток, их доли (с 13.3 до 35–42%) (рис. 7) и доли особей пререпродуктивной части населения (с 56.5 до 85.6%). Подобные изменения между горизонтами 2–3, 6–7 и 10–11 м у этого вида были менее очевидны ($P \geq 0.062$). У модиолуса данные изменения в ряде случаев имели иную направленность, чем у мидии Грея, т.е. наиболее многовозрастной состав отмечен на горизонте 10–11 м, а самая низкая продолжительность жизни зарегистрирована у моллюсков, обитавших на глубине 0–1 м на валунах. Возраст самых старых особей модиолуса с глубины 1, 3, 6 и 10 м – соответственно 27, 38, 44 и 46 лет. Значимые различия в размерном составе скопленных модиолуса отмечены для горизонтов 3 и 6 м, а также 6 и 10 м ($P < 0.05$), в возрастном составе – для горизонтов 0–1, 3 и 6, 6 и 10 м ($P < 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Структура популяций, часто рассматриваемая на уровне локального поселения – субпопуляционной структурной единицы, отражает свойственные виду осо-

бенности взаимодействия двух неразрывных процессов: рождаемости и смертности. В градиенте факторов среды количественное выражение их соотношения обычно изменяется в соответствии с присущими виду адаптациями. Это наглядно демонстрируют результаты проведенного исследования и анализ литературных данных, полученных в ходе изучения разных этапов жизненного цикла *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus kurilensis*. У этих моллюсков единый план строения, для них характерны прикрепленный образ жизни и наличие в развитии планктотрофной личинки. Поэтому механизм пополнения поселений молодью у мидии Грея и модиолуса в значительной мере сходен: пройдя в планктоне развитие от оплодотворенного яйца до стадии позднего великонха и достигнув размера 280–330 мкм, личинки, обладающие хемо- и тигмотаксисом, оседают в донные поселения взрослых особей, где завершают метаморфоз, прикрепляются биссусными нитями к поверхности субстрата, растут и развиваются на протяжении последующих лет жизни.

Литературные сведения свидетельствуют о том, что, как и у других митилид (Seed, 1976; Brown, 1984; Dinesen, Morton, 2014), созревание половых продуктов и время нереста у мидии Грея и модиолуса в зал. Петра Великого варьируют в зависимости от локальных условий. На основании изучения сезонных изменений в гонадах моллюсков установлено, что в б. Лазурная Уссурийского залива и в зал. Восток, расположенном в северной части зал. Петра Великого, нерест мидии Грея начинается при температуре воды выше 8–10°C в конце мая и продолжается до октября с двумя пиками в мае–июне и в августе

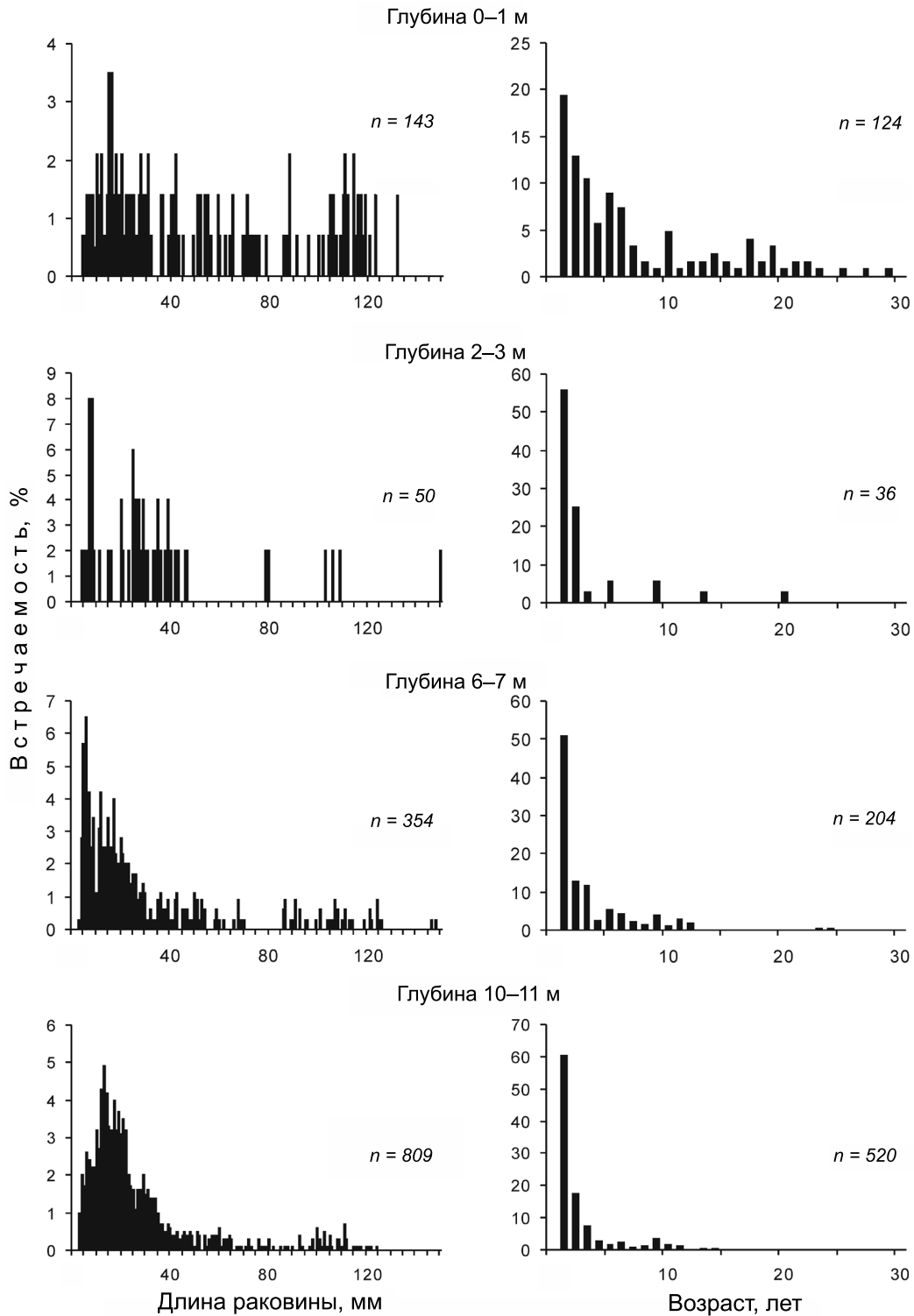


Рис. 5. Размерный (слева, с сеголетками) и возрастной (справа, без сеголеток) состав поселения *Crenomytilus grayanus* на разной глубине. Здесь и на рис 6.: n – объём выборки, экз.

(Касьянов и др., 1976; Свешников и др., 1976; Дзюба, Масленникова, 1983). Личинки встречаются в планктоне в июне–сентябре при температуре воды 15–22°C, а их оседание на дно регистрируется в виде двух пиков численности с июня до ноября (Селин, 1981, 1985). Созревание и нерест у модиолуса, как и оседание личинок

на дно, происходят на месяц позже, чем у мидии Грея, о чём косвенно свидетельствуют меньшие размеры спата у первого вида во время проведения нашего исследования, а также наблюдения за обилием личиночного пула в зал. Петра Великого (Касьянов и др., 1980; Semenikhina et al., 2008; Куликова и др., 2013, 2014).

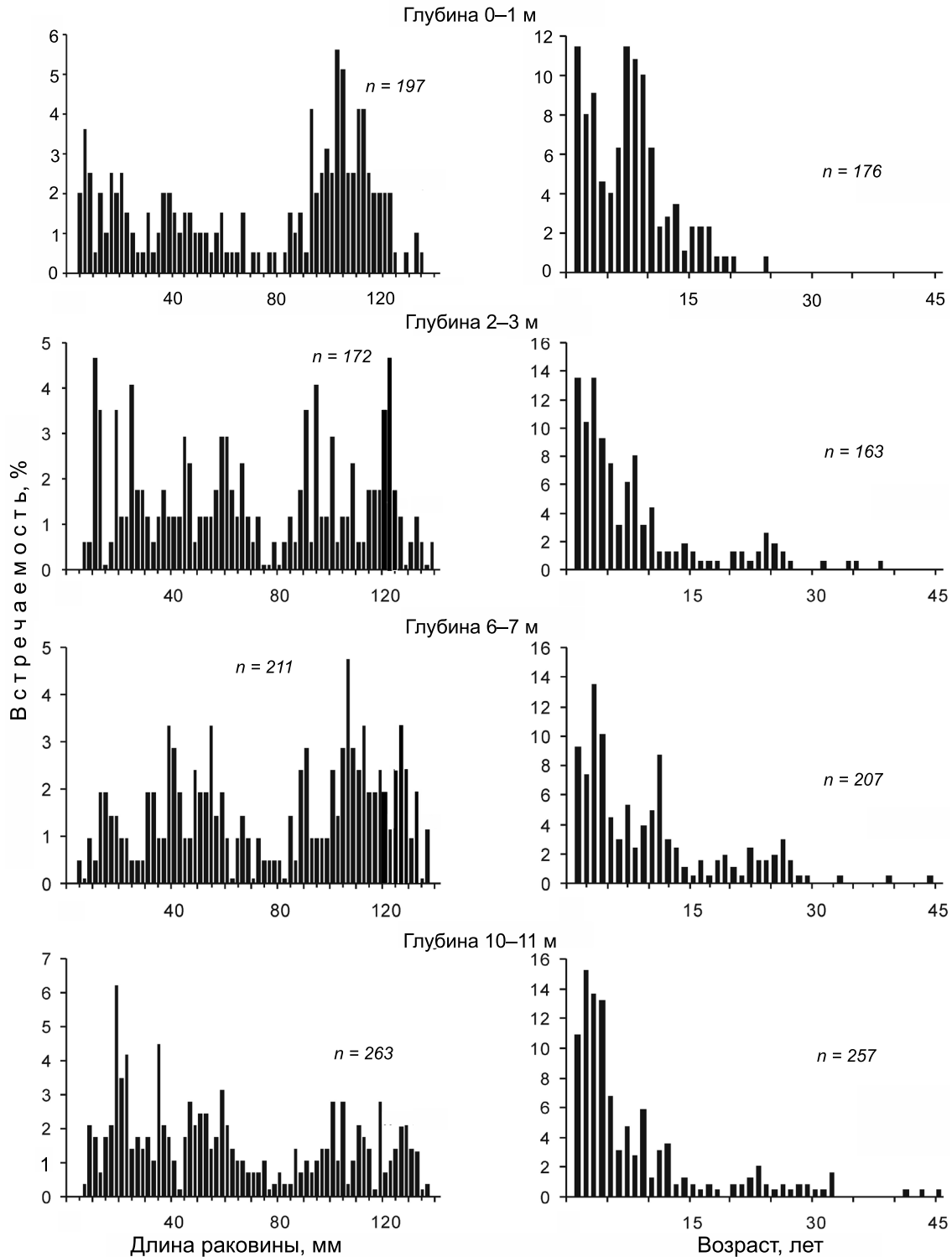


Рис. 6. Размерный (слева, с сеголетками) и возрастной (справа, без сеголеток) состав поселения *Modiolus kurilensis* на разной глубине.

Многолетние исследования демографических характеристик двустворчатых моллюсков северо-западной части Японского моря показали, что спат *S. grayanus* и *M. kurilensis* можно встретить в любое время года в поселениях митилид (мидии Грея, модиолуса и их совместных поселениях, *Mytilus trossulus* и т.д.). Это свидетельствует о том, что при оседании из планктона личинки

данных видов моллюсков испытывают сродство к взрослым особям не только своего вида, но и других митилид. В значительной мере это связано и с огромной индивидуальной плодовитостью моллюсков, которая у мидии Грея составляет 15–20 млн. яиц (Марковская, 1952), а у модиолуса – немногим более 1–2 млн. яиц (Микулич, Родин, 1963). Все это обуславливает формирование смешанных

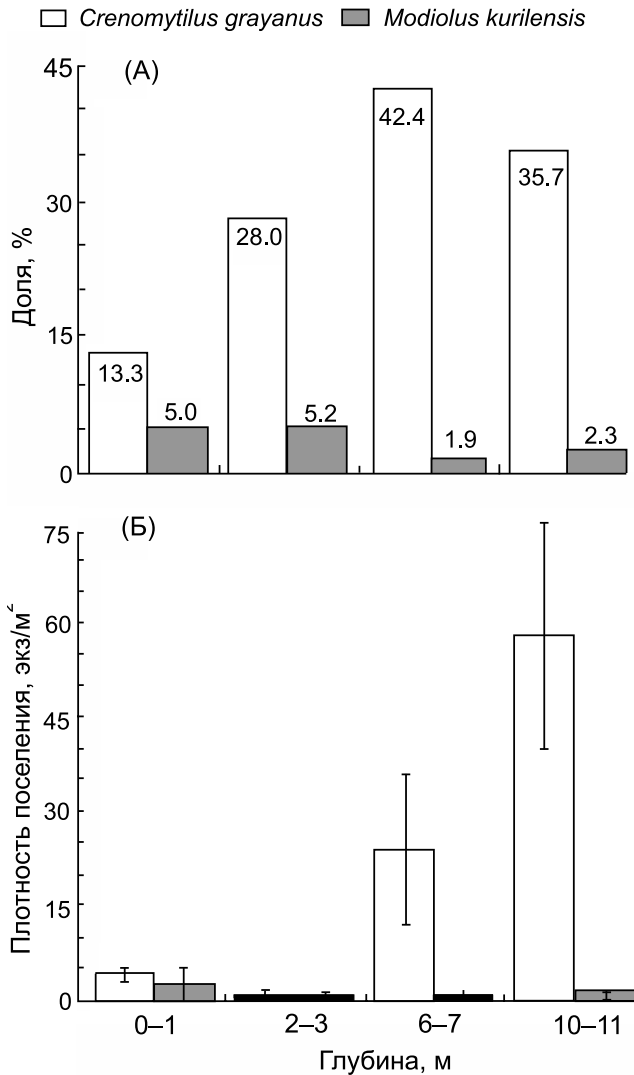


Рис. 7. Обилие сеголеток *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus kurilensis* в смешанном поселении на разной глубине. А – доля (число в колонках) сеголеток от объёма выборки мидии Грея и модиолуса; Б – плотность поселения сеголеток. Вертикальные линии – стандартное отклонение.

поселений исследованных видов, состав и структура которых определяются взаимодействием комплекса биотических и абиотических факторов.

По мере оседания личинок многочисленный спат мидии Грея можно обнаружить на поверхности раковин крупных особей в полостях эродированных участков, среди эпibiонтов и щетинок периостракума модиолуса, а также на биссусных нитях (Селин, 1981), привлекательных для великонхов (Кутищев, 1976; Свешников, 1977). Вскоре после массового оседания личинок численность спата в донных поселениях взрослых моллюсков резко сокращается. Это свидетельствует о его высокой смертности, вызванной, прежде всего, ограниченностью субстрата, подходящего для окончательного прикрепления и нормальной фильтрационной деятельности. Снижение численности спата связано и с активным истреблением молоди *Bivalvia* хищниками – морскими звездами, рако-

образными, брюхоногими моллюсками и рыбами и др. (Seed, Brown, 1975; Seed, 1976; Кутищев, 1983; Sebens, 1985, и мн. др.). В начале декабря, когда оседание личинок завершено, а пресс хищников существенно снижен из-за значительного охлаждения воды (0.5–1.5°C), на глубине 6–10 м сеголетки моллюсков в небольшом количестве сохраняются лишь между щетинками модиолуса. На меньшей глубине под защитой взрослых моллюсков единичные сеголетки выживают до этого времени ещё и на недавно образованных биссусных нитях, обращённых к субстрату и/или к другим особям агрегации.

Анализ состава и структуры моллюсков на разных горизонтах свидетельствует о том, что пополнение поселения мидии Грея и модиолуса молодью происходит регулярно и довольно обильно на протяжении многих лет в соответствии с увеличением с глубиной площади субстрата (размера агрегаций), пригодного для её закрепления. Вместе с тем очевидно, что мидия Грея и модиолус по-разному адаптированы к контрастным условиям исследованного участка побережья. Мидия Грея лучше, чем модиолус, приспособлена к жизни на твёрдых грунтах в условиях умеренной и повышенной гидродинамической активности благодаря обтекаемой раковине митилоидной формы и прочному прикреплению к субстрату (Stanley, 1972; Селин, Вехова, 2004). Поэтому на валунном грунте на глубине 1 м мидия Грея характеризуется наиболее разновозрастным составом среди рассматриваемых скоплений. Продолжительность жизни мидии достигает почти 30 лет, в то время как модиолус на этом горизонте представлен в основном сравнительно молодыми животными – возраст наиболее старой особи составил лишь 24 года. Следует отметить, что на мелководье относительно высокая гидродинамика ограничивает образование друз у этих моллюсков и, по-видимому, определяет их крайне низкую продолжительность жизни, которая в других условиях у мидии Грея может достигать 150 лет, а у модиолуса почти 50 лет (Золотарев, 1989; настоящее исследование). Свидетельством сложных условий существования моллюсков на этой глубине является также значительная истертость наружного слоя раковины у животных обоих видов старше 10–15 лет.

Волновое воздействие с увеличением глубины постепенно снижается, твёрдый грунт замещается мягкими осадками со всё возрастающей долей иловой фракции. В этих условиях моллюски способны формировать друзы. Однако на горизонте 2–3 м агрегации не достигают больших размеров, поскольку, разрастаясь, в какой-то момент под действием волн целиком или в виде отдельных особей и фрагментов скатываются по склону на большую глубину. Часть моллюсков из этих друз или их фрагментов, попадая на мягкий грунт, погибает, а оставшиеся дают начало новым агрегациям. Подобный механизм возможного расселения данных видов, как и ряда других митилид, ранее уже обсуждался (Кутищев, 1977; Кутищев, Свешников, 1983; Reusch, Chapman, 1995, и др.).

С увеличением глубины ухудшаются условия фильтрации (питания, дыхания) моллюсков из-за их погружения в заиленный песок, а также появления плотного придонного слоя тонкодисперсной минеральной взвеси в летне-осеннее время на глубине 6–12 м после обильного берегового стока и штормовой погоды. В этих условиях происходит массовая гибель молоди, особенно мидии Грея. Выживают немногочисленные моллюски, закрепившиеся в друзе на модиолусах над поверхностью субстрата и формирующие её верхнюю часть. *M. kurilensis* демонстрирует лучшую адаптацию к обитанию в подобных биотопах, что отражает особенности состава и структуры его населения. К числу адаптивных черт представителей этого рода относят наличие широкой легкой раковины с обильными щетинками периостракума и многочисленных длинных биссусных нитей, способствующих удержанию моллюска на поверхности осадка, а также строение фильтрационного и ротового аппаратов, позволяющее осуществлять фильтрацию в условиях повышенной концентрации взвеси (Stanley, 1972).

Таким образом, анализ состава и структуры совместного поселения мидии Грея и модиолуса свидетельствует о том, что эти моллюски успешно сосуществуют в разных биотопах. Высокая концентрация личинок данных видов в планктоне зал. Восток и прилежащих вод зал. Петра Великого обеспечивает обильное и регулярное пополнение донного населения моллюсков молодью. Несмотря на высокую смертность в первые дни и месяцы жизни, выживаемость молоди и взрослых особей мидии Грея и модиолуса определяется комплексом морфофизиологических адаптаций, характерных для представителей родов *Modiolus* и *Mytilus*, находящихся на разных этапах процесса перехода митилид от эндобентосного образа жизни к эпибентосному. Среди рассматриваемых видов мидия Грея представляет собой конечное звено данного процесса, поэтому на мягких осадках характеризуется сравнительно низкой продолжительностью жизни и более молодым возрастным составом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гоголев А.Ю. Определение возраста и темпов роста модиолусов *Modiolus diffilis* (Kuroda et Habe) по окраске внутренних слоёв раковины // Докл. АН СССР. 1981. Т. 258, № 1. С. 250–253.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. Моллюски залива Посьет (Японское море) и их экология // Тр. ЗИН АН СССР. 1967. Т. 42. С. 5–152.
- Дзюба С.М. Гаметогенез у некоторых морских двустворчатых моллюсков // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Л.: Наука. 1971. Сб. 4. С. 51–52.
- Дзюба С.М., Масленникова Л.А. Сезонные изменения гонад мидии Грея в южной части залива Петра Великого // Биология мидии Грея. М.: Наука. 1983. С. 29–34.
- Золотарев В.Н. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наукова думка. 1989. 112 с.
- Касьянов В.Л., Кукин А.Ф., Медведева Л.А., Яковлев Ю.М. Сроки размножения и состояние гонад в нерестовый период у массовых видов двустворчатых моллюсков и иглокожих залива Восток Японского моря // Биологические исследования залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976. С. 156–167.
- Касьянов В.Л., Медведева Л.А., Яковлев С.Н., Яковлев Ю.М. Размножение иглокожих и двустворчатых моллюсков. М.: Наука. 1980. 205 с.
- Куликова В.А., Колотухина Н.К., Омеляненко В.А. Пелагические личинки двустворчатых моллюсков Уссурийского залива Японского моря // Биол. моря. 2013. Т. 39, № 6. С. 452–458.
- Куликова В.А., Колотухина Н.К., Омеляненко В.А. Пелагические личинки двустворчатых моллюсков Амурского залива Японского моря // Биол. моря. 2014. Т. 40, № 5. С. 342–352.
- Кутищев А.А. Избирательная способность личинок дальневосточной мидии *Crenomytilus grayanus* при оседании на субстрат // Докл. АН СССР. 1976. Т. 230, № 3. С. 737–740.
- Кутищев А.А. Естественное размножение друз *Crenomytilus grayanus* (Dunker) // Докл. АН СССР. 1977. Т. 237, № 2. С. 490–492.
- Кутищев А.А. Характер воздействия хищных морских звезд на поселения мидии Грея // Биология мидии Грея. М.: Наука. 1983. С. 119–122.
- Кутищев А.А., Гоголев А.Ю. Взаимодействие видов мидии Грея и модиолуса диффицилиса в различных экологических условиях // Биология мидии Грея. М.: Наука. 1983. С. 115–119.
- Кутищев А.А., Свешников В.А. Биологические основы рационального использования запасов мидии Грея // Биология мидии Грея. М.: Наука. 1983. С. 129–135.
- Марковская Е.Б. К биологии мидии залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. 1952. Т. 37. С. 163–173.
- Микулич Л.В., Родин В.Е. К вопросу об использовании модиолуса // Уч. зап. ДВГУ. 1963. Вып. 6. С. 159–163.
- Парсонс Т.З., Такахаши М., Харгрейв Б. Биологическая океанография. М.: Легкая и пищевая пром-сть. 1982. 432 с.
- Погребов В.Б., Кашенко В.П. Донные сообщества твердых грунтов залива Восток Японского моря // Биологические исследования залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976. С. 63–82.
- Свешников В.А. Структура жизненного цикла дальневосточной мидии *Crenomytilus grayanus* (Dunker) // Докл. АН СССР. 1977. Т. 236, № 4. С. 1028–1031.
- Свешников В.А., Кутищев А.А., Кузнецова Н.Н., Замышляк Е.А. Характер осеннего нереста дальневосточной мидии *Crenomytilus grayanus* в заливе Петра Великого // Докл. АН СССР. 1976. Т. 230, № 1. С. 240–243.
- Селин Н.И. Строение друз мидии Грайана на заиленных грунтах // Всесоюз. науч. конф. по использованию промысловых беспозв. на пищевые, кормовые и техн. цели. Одесса. 1977. С. 83–84.
- Селин Н.И. Особенности распределения сеголеток мидии Грея в бухте Витязь (Японское море) // Биол. моря. 1981. № 6. С. 75–77.
- Селин Н.И. Влияние условий среды на формирование поселений и рост мидии Грея: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВНЦ АН СССР. 1985. 24 с.
- Селин Н.И., Вехова Е.Е. Динамика образования биссусных нитей у *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus modiolus* (Bivalvia) при повторном прикреплении к субстрату // Биол. моря. 2004. Т. 30, № 6. С. 476–478.
- Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука. 1981. 479 с.
- Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В. и др. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посьет (Японское море) // Исслед. фауны морей. 1967. Т. 5(13). С. 5–61.

- Brown R.A.* Geographical variations in the reproduction of the horse mussel, *Modiolus modiolus* (Mollusca: Bivalvia) // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1984. Vol. 64. P. 751–770.
- Dinesen G.E., Morton B.* Review of the functional morphology, biology and perturbation impacts on the boreal, habitat-forming horse mussel *Modiolus modiolus* (Bivalvia: Mytilidae: Modiolinae) // Mar. Biol. Res. 2014. Vol. 10, no. 9. P. 845–870.
- Lintas C., Seed R.* Spatial variation in the fauna associated with *Mytilus edulis* on a wave-exposed rocky shore // J. Molluscan Stud. 1994. Vol. 60. P. 165–174.
- Rees E.I.S., Sanderson W.G., Mackie A.S.Y., Holt R.H.F.* Small-scale variation within a *Modiolus modiolus* (Mollusca: Bivalvia) reef in the Irish Sea. III. Crevice, sediment infauna and epifauna from targeted cores // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2008. Vol. 88, no. 1. P. 151–156.
- Reusch T.B.H., Chapman A.R.O.* Storm effects on eelgrass (*Zostera marina* L.) and blue mussel (*Mytilus edulis* L.) beds // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1995. Vol. 192. P. 257–271.
- Sanderson W.G., Holt R.H.F., Kay L.* et al. Small-scale variation within a *Modiolus modiolus* (Mollusca: Bivalvia) reef in the Irish Sea. II. Epifauna recorded by divers and cameras // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2008. Vol. 88, no. 1. P. 143–149.
- Sebens K.P.* The ecology of the rocky subtidal zone // Amer. Sci. 1985. Vol. 73. P. 548–557.
- Seed R.* Ecology // Marine mussels: Their ecology and physiology. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1976. P. 13–65.
- Seed R., Brown R.A.* The influence of reproductive cycle, growth, and mortality on population structure in *Modiolus modiolus* (L.), *Cerastoderma edule* (L.), and *Mytilus edulis* L. (Mollusca: Bivalvia) // Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp. Aberdeen: Aberdeen Univ. Press. 1975. P. 257–274.
- Semenikhina O.Ya., Kolotukhina N.K., Evseev G.A.* Morphology of larvae of the family Mytilidae (Bivalvia) from the north-western part of the Sea of Japan // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 2008. Vol. 88, no. 2. P. 331–339.
- Stanley S.M.* Functional morphology and evolution of byssally attached bivalve mollusks // J. Paleontol. 1972. Vol. 46, no. 2. P. 165–212.
- Tsuchiya M.* Faunal structures associated with patches of mussels on East Asian coasts // Helgol. Mar. Res. 2002. Vol. 56. P. 31–36.