

Особенности повторного прикрепления к субстрату трех представителей семейства Mytilidae (Bivalvia) из Японского моря

Е.Е. Вехова

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия
e-mail: evechova@mail.ru

В экспериментальных условиях исследовали особенности повторного прикрепления к субстрату (стекло, валуны, песок) посредством образования новых биссусных нитей у трех обычных представителей Японского моря мидии Грея *Crenomytilus grayanus*, мидии блестящей *Mytilus coruscus* и модиолуса *Modiolus modiolus*. Установлено, что за 120 ч каждого эксперимента *C. grayanus* и *M. modiolus* формируют несравненно больше биссусных нитей, чем *M. coruscus*. Снижение температуры воды с 20°C до 10°C и тем более до 0°C приводит к замедлению темпов образования биссусных нитей. Наиболее отчетливо это наблюдается у *M. coruscus*, и менее всего характерно для *C. grayanus*. Установлено, что для каждого вида характерна избирательность субстрата. Показано, что процесс повторного прикрепления моллюсков складывается из нескольких последовательных этапов, занимающих в экспериментальных условиях при температуре воды 19±2°C около одного месяца. Наиболее высокие темпы образования биссусных нитей, чем у *C. grayanus* и тем более *M. coruscus*, и большее их количество к концу процесса формирования полноценного биссусного комплекса имеет *M. modiolus*. Показано, что в природных условиях эти моллюски характеризуются разной прочностью прикрепления к субстрату, обусловленной межвидовыми различиями биомеханических свойств биссусных нитей, а также различиями их морфологических показателей. Наблюдаемые различия объясняются адаптацией моллюсков к обитанию в разных биотопах верхней сублиторали.

Reattachment to substrate in three mytilid species (Bivalvia) from the Sea of Japan

E.E. Vekhova

A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia
e-mail: evechova@mail.ru

The ability to attach repeatedly to a substrate (glass, boulders, sand) in three common mussel species of the Sea of Japan, Gray's mussel *Crenomytilus grayanus*, the Korean mussel *Mytilus coruscus*, and northern horse mussel *Modiolus modiolus*, was studied under experimental conditions. It was found that during 120 h of the experiment *C. grayanus* and *M. modiolus* produced more byssal threads than *M. coruscus*. A decrease in the water temperature from 20 to 0°C slowed the rate of production of byssal threads down. This was more typical of *M. coruscus* and less typical of *C. grayanus*. Each of the investigated species exhibited substrate selectivity. It was shown that the process of repeated attachment to a substrate in the mollusks involved several successive stages which took *in vitro* about one month at a water temperature of 19±2°C. *M. modiolus* had a higher rate of byssal thread production than *C. grayanus* and especially *M. coruscus*, and a greater thread number by the end of the complete formation of the byssus complex. It was shown that in nature the mussels are characterized by a different attachment strength to a substrate, which provided by the interspecific differences in the biomechanical properties of the byssal threads, and also in their morphologic characteristics. The observed differences are explained by the adaptation of mollusks to habitation in different biotopes of the upper subtidal zone.

Как и другие представители семейства Mytilidae, двустворчатые моллюски мидия Грея *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853), мидия блестящая *Mytilus coruscus* Gould, 1961 и модиолус *Modiolus modiolus* (L., 1758) ведут неподвижный образ жизни, прикрепляясь к субстрату посредством многочисленных биссусных нитей. В отдельных случаях, особенно на стадии личинки, моллюски способны открепляться от субстрата и менять место обитания на более благоприятное для нормальной жизнедеятельности [Bayne, 1964; Mason, 1972].

Таким образом, процесс образования биссусной связи с субстратом отражает отношение того или иного вида к окружающим условиям, а скорость прикрепления и поведенческие реакции могут быть использованы для оценки степени приспособленности моллюсков к разным факторам среды и, тем самым, способствовать интерпретации особенностей их пространственного распределения. Основываясь на этом, для мидий было изучено влияние на этот процесс температуры и солености воды, течения и волнения, присутствия хищников и ряда других абиотических и биотических факторов [Бергер и др., 1985; Воронков, 1995; Кулаковский, Лезин, 1999; Glaus, 1968; Martella, 1974; Stern, Achituv, 1978; Waite, 1983; Young, 1985; Dolmer, Svane, 1994; Bell, Gosline, 1997; Kulakowski et al., 2001]. Однако эти данные были получены при проведении полевых и лабораторных экспериментальных наблюдений за весьма ограниченным числом видов, в основном за *Mytilus edulis* L., 1758. Продолжитель-

ность наблюдений, за исключением исследований, проводившихся на пресноводном виде *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) [Clarke, McMahon, 1995, 1996], как правило, составляла для митилид от нескольких часов до 7 сут. Как резонно отметил Юнг [Young, 1985], результаты краткосрочных исследований трудно экстраполировать на весь процесс биссусообразования, так как для нормальной жизнедеятельности моллюски формируют большее количество нитей, чем регистрируется во время подобных экспериментов.

В настоящее время исследований, в которых проводится сравнение приспособительных черт организации прикрепительного комплекса, физиологии и поведения разных видов мидий при повторной фиксации на субстрате в тех или иных условиях, крайне мало [Van Winkle, 1970; Meadows, Shand, 1989; Bell, Gosline, 1997]. В связи с этим целью данной работы было провести экспериментальное исследование, в котором в качестве показателя степени приспособленности *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* к обитанию в мозаичных условиях мелководий использовали их способность повторного прикрепления к разным субстратам и при разной температуре воды. Также в экспериментальных и природных условиях изучали адгезивные свойства биссусных нитей и особенности биссусного прикрепления к субстрату *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus*, рассматривая их как адаптации моллюсков к контрастным гидродинамическим условиям верхней сублиторали.

Материал и методы

Эксперименты проводили в аквариальных условиях на МБС «Восток» ИБМ ДВО РАН. В работе использовали аквариум размером 80×80 см, заполненный на высоту 15 см морской водой. Благодаря постоянному потоку, температура воды в море и в экспериментальной емкости была одинаковой. Во всех вариантах экспериментов схема подготовки исходного материала оставалась неизменной: у моллюсков, взятых из естественных мест обитания, предварительно измерив штангенциркулем с точностью до 0.1 мм длину раковины (L , мм), очищали ее поверхность от эпibiонтов и аккуратно без повреждения биссусного ствола ножницами обстригали биссусные нити. После этого моллюсков акклиматизировали к конкретным условиям эксперимента в течение 1 сут, а затем по одиночке помещали правой стороной тела на субстрат, который случайным образом располагали на дне аквариума. Все эксперименты проводили не менее чем в трех повторностях, используя новую выборку моллюсков. Во всех экспериментах при анализе темпов образования биссусных нитей учитывали лишь тех моллюсков, которые не отбрасывали биссус и образовали в течение всего периода наблюдений хотя бы одну биссусную нить.

Для оценки влияния температуры воды на образование биссусных нитей использовали моллюсков с длиной раковины 70–100 мм (средняя величина 83.9 ± 10.1 мм) и прижизненной массой тела 40–120 г (66.5 ± 23.5 г). Летом, осенью и зимой 2002 г. их содержали в течение 5 сут на стекле при температуре воды соответственно 19.8 ± 0.3 ,

9.9 ± 0.4 и 0.1 ± 0.1 °C. Проток воды составлял 3 л/мин. Результаты наблюдений аппроксимировали уравнением линейной зависимости вида $Y = a + bX$, где Y – количество биссусных нитей, образованных за X суток или при X температуре, a и b коэффициенты, рассчитываемые по эмпирическим данным.

В экспериментах по исследованию влияния естественных субстратов на образование биссусных нитей использовали моллюсков, размерный диапазон и массы тела которых не отличалась от таковых в предыдущих опытах. В качестве субстрата им были предложены взятые из моря массивные плоские фрагменты скал, а также песок с включениями мелкой гальки (диаметр частиц меньше 5 мм). Температура воды составляла 10 °C. Остальные условия экспериментов оставались прежними. В этом случае количество биссусных нитей, образованных каждой особью исследуемых видов мидий и модиолуса, подсчитывали лишь через 5 сут от начала эксперимента.

Для исследования долговременной динамики образования биссусных нитей в августе 2003 и 2004 гг. при температуре воды в море и в водоводе аквариального зала 19 ± 2 °C содержали на стекле моллюсков размером 80–105 мм с прижизненной массой тела 60–100 г. Проток воды составлял около 1 л/мин. В течение 1 мес через 7 сут подсчитывали общее количество биссусных нитей, образованных каждым из подопытных моллюсков за время от начала эксперимента (N , шт./особь) и за текущую неделю (ΔN , шт./особь/нед); расчи-

тывали средние величины этих показателей и доверительный интервал ($P=95\%$). Временные изменения общего количества нитей аппроксимировали уравнением S-образной кривой, темпов их увеличения – уравнением параболы. В первом случае уравнение имеет вид $N = \exp(a + b/T)$, во втором – $\Delta N = a + bT - cT^2$, где T – продолжительность эксперимента от его начала, a , b , c – коэффициенты, рассчитываемые по эмпирическим данным.

У 114 экз. *C. grayanus*, 56 экз. *M. coruscus* и 70 экз. *M. modiolus* ($L=10\text{--}130$ мм) измеряли прочность прикрепления к субстрату. Прочность бицсусной связи митилид с субстратом (F , кг) оценивали в природных условиях по силе, которую необходимо приложить для отрыва одиночно живущего моллюска от грунта, используя пружинные динамометры [Price, 1980, 1982] с ценой деления 500, 100 и 1 г и максимальной допустимой нагрузкой соответственно 25.0, 7.0 и 0.5 кг. У 24 экз. *C. grayanus*, 14 экз. *M. coruscus* и 12 экз. *M. modiolus* разного размера ис-

следовали индивидуальную прочность нитей на разрыв (f , ньютон) на устройстве, принципиально не отличавшемся от применявшегося в исследованиях с *Mytilus edulis* [Price, 1981]. Для этого у каждой особи тестировали по 30 нитей из разных частей бицсуса, отмечали место разрыва и находили среднюю величину прочности нитей. Полученные данные послужили для расчета уравнений регрессии.

Статистическую обработку данных выполняли с использованием обычных приемов корреляционно-регрессионного и дисперсионного анализов на ПК по стандартным алгоритмам, реализованным в ППП Statgraphics Plus for Windows и Microsoft Excel. Различие между одноименными парными зависимостями считали значимым, если сравниваемые линии регрессии различались углом наклона и/или одна из них значительно превышала другую при уровне значимости не менее 95% и высоком значении критерия Фишера ($F_{\text{факт.}}$).

Результаты и обсуждение

Образование бицсусных нитей при разной температуре. Хорошо известно, что температура воды, определяя скорость протекания всех обменных процессов, играет важную роль в распределении и развитии морских организмов. Результаты проведенных экспериментальных наблюдений за особенностями повторного прикрепления митилид к стеклу в условиях значительных колебаний температуры воды служат еще одним ярким тому примером. Для исследования были взяты моллюски сходного

размера, которых содержали 5 сут при температуре около 0, 10 и 20°C – значениях, характерных для естественных мест обитания *M. coruscus*, *C. grayanus* и *M. modiolus*. Полученные данные свидетельствуют, что интенсивность образования бицсусных нитей у всех подопытных моллюсков в течение периода наблюдений оставалась постоянной величиной (рис. 1). Исключение составляли низкие темпы бицсусообразования у модиолусов в первые сутки наблюдений. В целом же численность нитей на

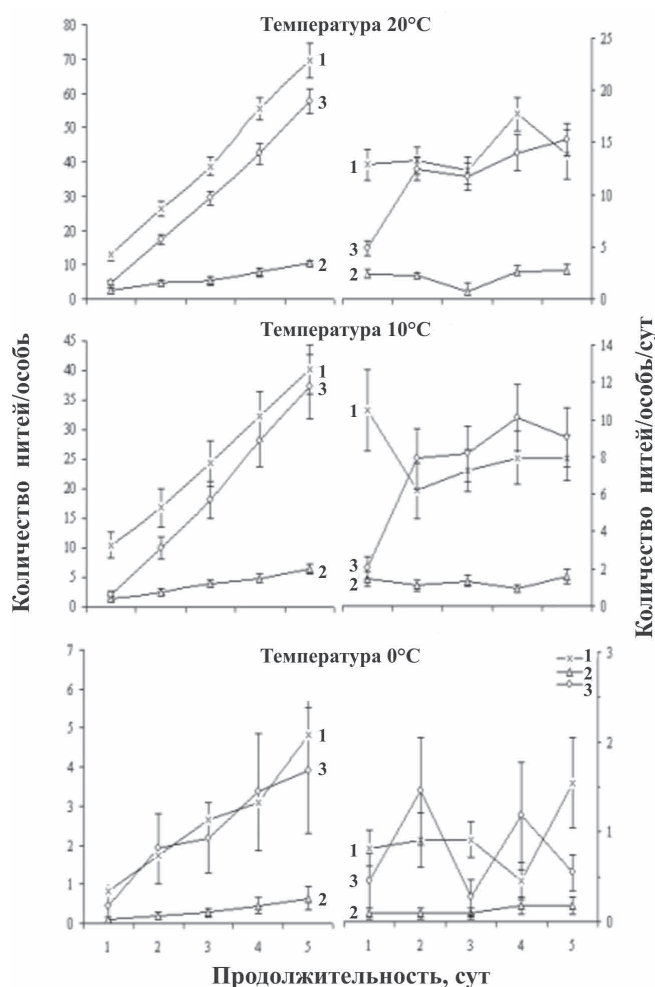


Рис. 1. Динамика общего количества нитей (слева) и ежесуточного увеличения (справа) числа биссусных нитей у *Crenomytilus grayanus* (1), *Mytilus coruscus* (2) и *Modiolus modiolus* (3) при разной температуре воды. Вертикальные линии – стандартная ошибка.

Fig. 1. Dynamics of the total number (left) and daily augmentation (right) of the number of byssal threads in *Crenomytilus grayanus* (1), *Mytilus coruscus* (2), and *Modiolus modiolus* (3) at different water temperatures. Vertical lines – standard error.

биссусном створе моллюсков за 5 сут неуклонно возрастала. Эта динамика хорошо аппроксимируется уравнением линейной зависимости (табл. 1).

Наряду с этим отчетливо видно, что снижение температуры воды с 20 до 0°C

сопровождалось уменьшением количества моллюсков, образующих биссусные нити, а также снижением темпа этого процесса (рис. 1, 2). Для каждого вида отмечены статистически значимые различия в обилии нитей при смене температурного режима (табл. 2). Больше всего биссусных нитей особи каждого вида ежесуточно секретировали при температуре воды около 20°C. Их количество у *C. grayanus* составило в среднем 14 нитей, у *M. coruscus* лишь 2.5 нити, у *M. modiolus* 12 нитей (рис. 1). При этом образование биссусных нитей у моллюсков происходило с первого дня их пребывания в условиях эксперимента и не прекращалось до его окончания. Сравнительный анализ показал, что между *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* существуют статистически значимые различия в обилии биссусных нитей при содержании моллюсков при том или ином температурном режиме ($F_{\text{факт.}}=6.07-221.20$, $P<0.050^{***}-0.001^*$). Лишь при температуре около 0°C

различия между мидией Грея и модиолусом носили случайный характер ($F_{\text{факт.}}=0.21$, $P=0.648$ нз).

При температуре воды около 10°C общий характер ежесуточных изменений количества биссусных нитей,

Таблица 1

Параметры уравнений, описывающих последовательное увеличение в течение 5 сут количества биссусных нитей, образуемых митилидами на стекле при разной температуре воды

Table 1

Parameters of the equations describing consecutive augmentation of the number of byssal threads formed by mytilids on glass at different water temperatures over 5 days

Вид	Коэффициенты		SEa	SEb	R ²	P	n
	a	b					
Температура 20°C							
C. grayanus	-2.2525	14.2675	3.3304	1.0042	50.5	<0.001*	199
M. coruscus	-0.2150	1.9750	1.0178	0.3069	28.7	<0.001*	104
M. modiolus	-8.9372	13.0860	2.4902	0.7508	58.2	<0.001*	219
Температура 10°C							
C. grayanus	2.3326	7.4952	3.5742	1.0777	30.0	<0.001*	114
M. coruscus	0.1670	1.2310	0.6565	0.1980	20.7	<0.001*	149
M. modiolus	-7.5267	8.8800	3.6317	1.0950	30.1	<0.001*	154
Температура 0°C							
C. grayanus	-0.1922	0.9365	0.5161	0.1556	24.3	<0.001*	114
M. coruscus	-0.0818	0.1364	0.1747	0.0527	5.6	0.0109 нз	114
M. modiolus	-0.1455	0.8364	1.1358	0.3424	5.0	0.0989 нз	114

Примечание. Здесь и далее по тексту: SE – стандартная ошибка; R² – коэффициент детерминации, %; P – уровень значимости; нз – между линиями регрессии нет статистически значимых различий на уровне 95(**), 99(**) или 99.9(*)% значимости; n – объем выборки, экз.; остальные обозначения в тексте.

Note. Here and next by text: SE – the standard error; R² – coefficient of determination, %; P – confidence; нз – not statistically significant distinction between the regression lines at significance level 95(**), 99(**) or 99.9(*)%, %; n – volume of sample, specimens; the rest of it are in the text.

образуемых мидиями и модиолусом за 5 сут наблюдений, и межвидовые различия их обилия были такими же, как у моллюсков, содержащихся при 20°C. Часть моллюсков начинала формировать биссусные нити только на вторые, третьи или четвертые сутки наблюдений, некоторые особи образовывали нити эпизодически. Кроме этого, 2.5% подопытных особей *C. grayanus*, 2.6% *M. modiolus* и 15% *M. coruscus*, сохранявших нормальную ритмику филь-

трации, не секретировали биссусные нити (рис. 2).

Результаты исследований свидетельствуют, что при низкой температуре воды около 0°C синхронность образования мидиями, и особенно модиолусом, биссусных нитей нарушалась в еще большей степени, что по-видимому, отражает эффект совместного воздействия на организм нескольких факторов, когда при снижении температуры воды фактором, ограничиваю-

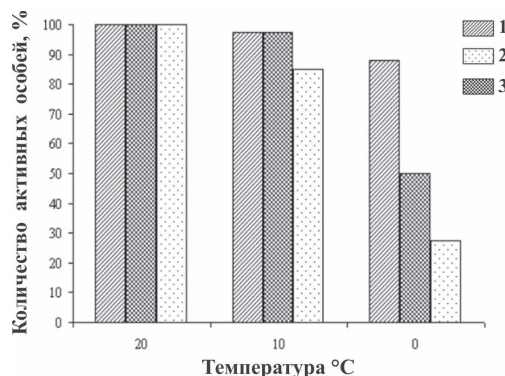


Рис. 2. Изменение количества моллюсков, участвующих в образовании биссусных нитей в зависимости от температуры воды. (1) – *Crenomytilus grayanus*, (2) – *Mytilus coruscus*, (3) – *Modiolus modiolus*.

Fig. 2. Variation in number of mollusks participating in the production of byssal threads depending on water temperature. (1) – *Crenomytilus grayanus*, (2) – *Mytilus coruscus*, (3) – *Modiolus modiolus*.

щим образование нитей, становится субстрат. Не исключено, что при более длительном, чем 5 сут, эксперименте синхронность образования нитей восстановится, и у всех подопытных моллюсков в этих температурных условиях биссусные нити будут формироваться со свойственной им интенсивностью.

За время эксперимента 18% подопытных особей *C. grayanus*, 54.5% *M. modiolus* и 72.7% *M. coruscus* не образовали ни одной нити. Интенсивность этого процесса у каждого из видов была в 7–10 раз ниже, чем при температуре воды 10°C и в 15–17 раз ниже, чем при 20°C. Наиболее существенно различались темпы образования биссусных нитей и их количество в первый, второй и последующие дни экспериментов у *C. grayanus* и *M. coruscus*, *M. coruscus* и *M. modiolus*. Попарное сравнение линий регрессии зависимостей между количеством нитей и временем экспозиции для этих видов свидетельствует о наличии статистически значимых различий ($F_{\text{факт.}}=12.74-90.32$, $P<0.001^*$). Между *C. grayanus* и *M. modiolus* в данном случае различия линий регрессии носили случайный характер.

Этот же порядок различий отмечен и для общего количества биссусных нитей, образованных моллюсками при разной температуре воды за весь период наблюдений (табл. 3, рис. 3).

Полученные данные наглядно показывают, что температура воды суще-

Таблица 2

Результаты дисперсионного анализа влияния температуры на количество повторно образуемых в эксперименте биссусных нитей у *Crenomytilus grayanus*, *Mytilus coruscus* и *Modiolus modiolus*

Table 2

Results of dispersion analysis of water temperature impact on number of repeatedly formed byssal threads in experiments with *Crenomytilus grayanus*, *Mytilus coruscus*, and *Modiolus modiolus*

Варьирование признака	Сумма квадратов отклонений	Степени свободы	Средний квадрат	F факт.	P
По температуре	73145.9	2	36573.0	90.32	<0.001*
По видам	45542.7	2	22771.4	56.24	<0.001*
За счет взаимодействия	20641.1	4	5160.27	12.74	<0.001*
Остаточная	100827.0	249	404.928	—	—
Общая	275568.0	257	—	—	—

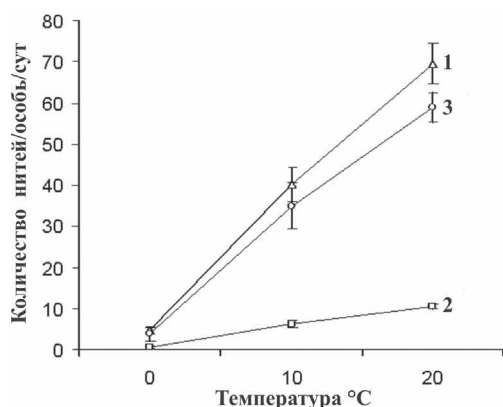


Рис. 3. Количество биссусных нитей, образованных *Crenomytilus grayanus* (1), *Mytilus coruscus* (2) и *Modiolus modiolus* (3) при их содержании в течение 5 сут при разной температуре воды. Вертикальные линии – стандартная ошибка.

Fig. 3. Number of byssal threads produced by *Crenomytilus grayanus* (1), *Mytilus coruscus* (2), and *Modiolus modiolus* (3) for their exposition to different water temperatures over 5 days. Vertical lines – standard error.

ственно влияет на процесс биссусообразования и это характерно не только для исследуемых видов, но и для других двустворчатых моллюсков, ведущих прикрепленный образ жизни [Glaus, 1968; Van Winkle, 1970; Allen et al., 1976; Stern, Achituv, 1978; Young, 1985; Clarke, McMahon, 1996].

Результаты данного исследования хорошо согласуются с общей картиной пространственного распределения мидий и модиолуса, определяемой, прежде всего, их термотолерантностью [Жирмунский, 1964, 1969, 1982; Скарлато, 1981] и наглядно подтверждают это.

Так, субтропический по происхождению моллюск *M. coruscus* у северной границы ареала обитает у входа в бухты от нижнего горизонта литорали и до глубины 3 м [Скарлато, 1981]. В этих условиях, как свидетельствуют результаты экспериментов по содержанию моллюсков при разных температурных режимах, при температуре, соответствующей летнему прогреву верхних слоев воды в зал. Петра Великого Японского моря, *M. coruscus* способен к активному образу жизни, но, оказавшись при благоприятной температуре в зоне частого волнового воздействия, моллюск вынужден адаптироваться к особенностям биотопа путем образования толстых и прочных нитей. Так, у особей *M. coruscus* размером 25–130 мм средняя длина нитей равна 5.5–30.0 мм, а ширина нитей – 0.09–0.30 мм. Таким образом, короткие, но значительные

Таблица 3

Параметры уравнений, описывающих связь между температурой воды и количеством биссусных нитей, образованных за 5 сут разными видами

Table 3

Parameters of the equations describing the relation between the environmental temperature and the number of byssal threads formed by different mytilid species for 5 days

Вид	Коэффициенты		SEa	SEb	R ²	P	n
	a	b					
<i>C. grayanus</i>	1.0722	3.8029	5.3860	0.4188	57.5	<0.001*	60
<i>M. coruscus</i>	-0.1553	0.5219	0.8501	0.0669	50.4	<0.001*	60
<i>M. modiolus</i>	-0.2635	3.3220	4.4984	0.3558	60.0	<0.001*	60

по толщине биссусные нити способны удержанию на грунте тесно прижатого к нему моллюска, имеющего хорошо обтекаемую раковину. Такая форма тела и подобное положение на субстрате сводят к минимуму лобовое сопротивление моллюска потокам воды [Селин, Вехова, 2002], как это происходит у *M. californianus* в местах активной гидродинамики [Harger, 1970; Bell, Gosline, 1997]. На больших глубинах при слабом волновом воздействии жизнедеятельность *M. coruscus* в этой части ареала ограничивается низкой температурой воды. Однако по мере продвижения в более южные районы обитания нижняя граница его распространения смещается до 20 м [Higo et al., 1999] в соответствии с распространением слоя воды с благоприятной температурой.

Обычные представители донных сообществ умеренных вод *C. grayanus* и *M. modiolus*, в условиях эксперимента демонстрируют большую, чем *M. coruscus*, устойчивость к снижению температуры воды в пределах диапазона, естественного для их мест обитания (рис. 2). Это позволяет им заселять обширные участки дна от литорали до глубины 200 и 60 м, соответственно. Однако к воздействию волн эти виды адаптированы хуже, чем *M. coruscus*, что обусловлено их длинными, более тонкими и слабыми по показателям нитей. Например, у особей *C. grayanus* и *M. modiolus* размером 25–130 мм длина биссусных нитей составляет в среднем соответственно 11.0–33.0 мм и 13.5–35.0 мм, ширина нитей – 0.07–0.14 мм у первого вида и 0.05–0.10 мм у второго вида соответственно. Таким образом, их много-

численные, но довольно тонкие и длинные биссусные нити, способны достаточно прочно удерживать моллюсков на поверхности грунта (или частично погруженными в него) лишь в условиях относительной стабильности водных масс. Такие условия создаются на защищенных от волнобоя участках побережий и/или приглубых мест, где обычно и встречаются скопления этих моллюсков в виде друз большего или меньшего размера или даже в форме так называемых щеток [Скарлато и др., 1967; Погребов, Кашенко, 1976; Comely, 1978], хорошо известных для *M. edulis* и *M. trossulus* Gould, 1850.

Образование биссусных нитей на разных субстратах. Облик поселений большинства морских донных беспозвоночных в значительной мере определяется способностью оседающих из планктона личинок выбирать субстрат, благоприятный для развития и роста организма. При этом, как свидетельствуют многочисленные лабораторные и полевые экспериментальные наблюдения, при выборе субстрата они ориентируются на его химическую природу и механические свойства, органическую составляющую, наличие скоплений взрослых особей того же вида и многие другие условия среды [Seed, 1976]. Исследования скорости погружения в осадок закапывающихся моллюсков и интенсивности образования биссусных нитей на различных грунтах эпифаунными видами показывают, что способность к закапыванию/повторному прикреплению и избирательное отношение к субстрату сохраняются у них и на более поздних стадиях онтогенеза [Селин, 1999; Pfitzenmeyer, Drobeck, 1967; Meadows, Shand, 1989]. Это

позволяет двустворчатым моллюскам, успешно пройдя метаморфоз и в дальнейшем расселяться, осваивать самые разнообразные субстраты, а также способствует восстановлению их локальных поселений после негативных природных воздействий.

Избирательность в выборе субстрата особенно хорошо прослеживается при изучении процесса биссусообразования у разных видов моллюсков [Вехова, 2007]. Результаты проведенного экспериментального исследования, в котором в качестве субстрата использовали естественные грунты (фрагменты скал и песок) и стекло (во всех случаях эксперимента температура воды составляла около 10°C) показали, что моллюски трех исследуемых видов существенно различаются темпами образования биссусных нитей в зависимости от типа субстрата (табл. 4). На всех тестируемых субстратах значимо наименьшее количество биссусных нитей образует *M. coruscus* (рис. 4), причем меньше всего на песчаном грунте – в среднем

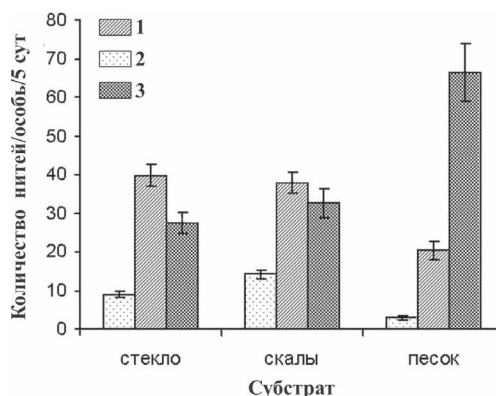


Рис. 4. Количество вновь образованных биссусных нитей у *Crenomytilus grayanus* (1), *Mytilus coruscus* (2) и *Modiolus modiolus* (3) при их содержании в течение 5 сут на разном субстрате. Вертикальные линии – стандартная ошибка.

Fig. 4. Number of newly formed byssal threads in *Crenomytilus grayanus* (1), *Mytilus coruscus* (2), and *Modiolus modiolus* (3) for exposition to different substrates over 5 days. Vertical lines – standard error.

у каждой особи за 5 сут образовалось по 3 нити ($F_{\text{факт.}} \geq 34.19$, $P < 0.001^*$). Наибольшее количество биссусных нитей (14) моллюски этого вида образовывали на валунах ($F_{\text{факт.}} \geq 12.19$, $P < 0.001^*$). При содержании на стекле

Таблица 4

Результаты дисперсионного анализа влияния субстрата на количество биссусных нитей, образуемых в эксперименте на валунах, песке и стекле у *Crenomytilus grayanus*, *Mytilus coruscus* и *Modiolus modiolus*

Table 4

Results of dispersive analysis of the substrate impact on the number of repeatedly formed byssal threads in the experiment on boulders, sand, and glass in *Crenomytilus grayanus*, *Mytilus coruscus*, and *Modiolus modiolus*

Варьирование признака	Сумма квадратов отклонений	Степени свободы	Средний квадрат	F факт.	P
По субстрату	925.089	2	462.544	1.34	0.264 нз
По видам	53742.6	2	26871.3	77.84	<0.001*
За счет взаимодействия	34800.3	4	8700.08	25.20	<0.001*
Остаточная	90095.4	261	345.193	—	—
Общая	179563.0	269	—	—	—

особи *M. coruscus* характеризовались промежуточными величинами этого показателя (9), в той же степени значимо отличающимися от обилия нитей, образованных этим видом при других условиях эксперимента ($F_{\text{факт.}} \geq 87.07$, $P < 0.001^*$).

У *C. grayanus* биссусные нити формировались сравнительно обильно на всех твердых субстратах (рис. 4). Их количество на валунах и стекле составило соответственно 38 и 40 нитей. Значимо меньше нитей образовывали моллюски, помещенные на песок – в среднем каждая особь сформировала только 20 нитей. При этом различия в их обилии у моллюсков на валунах и песке ($F_{\text{факт.}} \geq 24.52$, $P < 0.001^*$), песке и стекле ($F_{\text{факт.}} \geq 28.10$, $P < 0.001^*$) оказались достоверными, а на валунах и стекле носили случайный характер ($F_{\text{факт.}} = 0.19$, $P = 0.667$ нз).

Не зарегистрировано статистически значимых различий при формировании биссусных нитей особями *M. modiolus* на валунах и стекле ($F_{\text{факт.}} = 1.11$, $P < 0.295$ нз). Так, через 5 сут эксперимента каждая особь модиолуса имела в среднем соответственно по 27 и 33 нити (рис. 4). Гораздо больше (66) нитей за тот же период времени модиолусы формировали на песчаном грунте. Во всех случаях статистический анализ показал значимые различия в числе биссусных нитей, которые моллюск сформировал на песке ($F_{\text{факт.}} = 15.83\text{--}23.30$, $P < 0.001^*$).

Динамика образования и количество биссусных нитей. Очевидное удобство оценки различных аспектов аутоэкологии прикрепленных двустворчатых моллюсков по скорости образования биссусных нитей позволило, как

уже отмечалось, изучить в полевых и лабораторных условиях влияние на жизнедеятельность ряда видов морских и пресноводных моллюсков температуры и солености воды, течения, грунта и ряда других факторов среды [Кулаковский, Лезин, 1999; Glaus, 1968; VanWinkle, 1970; Allen et al., 1976; Martella, 1974; Stern, Achituv, 1978; Meadows, Chand, 1989; Dolmer, Svane, 1994; Bell, Gosline, 1997; Kulakowski et al., 2001]. Изучение особенности образования биссусных нитей у митилид в течение гораздо более длительного, чем обычно принято, периода времени, за который у моллюсков происходит достаточно полная акклиматизация к изменениям условий обитания и начинают нормально осуществляться жизненные функции, позволяет экстраполировать результаты на весь процесс биссусообразования, включающий формирование моллюском для нормальной жизнедеятельности как в лабораторных экспериментальных, так и в природных условиях большего количества нитей, чем фиксируется во время подобных экспериментов [Young, 1985].

Результаты данного исследования показали, что *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* характеризовались сходными закономерностями процесса биссусообразования, центральным моментом которого являются формирование биссусных нитей и их фиксация на грунте с помощью клейкого диска [Вехова, 2007]. Образование биссусных нитей у подопытных моллюсков при повторном прикреплении наблюдалось с первого же дня эксперимента. Как свидетельствуют результаты, интенсивность этого процесса на начальном этапе неуклонно возрастала, достигая

максимума к концу второй недели исследований (рис. 5А). Затем еженедельное увеличение количества нитей на биссусном стебле как у двух видов мидий, так и у модиолуса плавно сокращалось и к концу экспериментов составляло 35–50% от максимальной величины. Такое изменение во времени исследуемого показателя хорошо аппроксимируется уравнением параболы

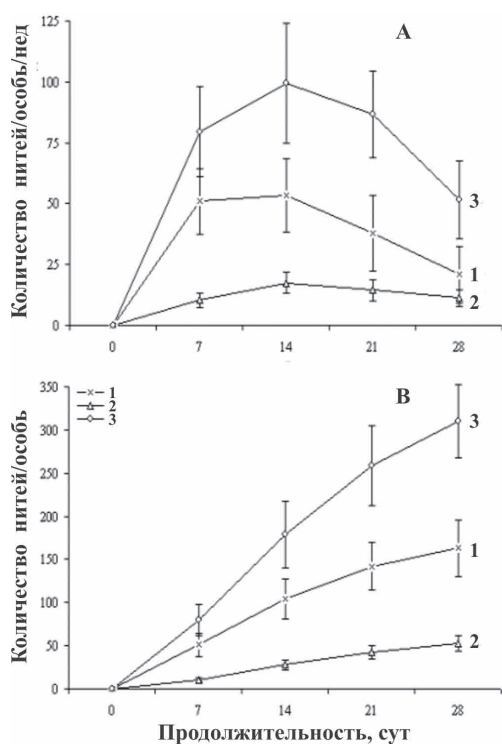


Рис. 5. Динамика скорости образования (А) и количества нитей на биссусном стебле (В) у *Crenomytilus grayanus* (1), *Mytilus coruscus* (2) и *Modiolus modiolus* (3) при повторном прикреплении. Вертикальные линии – 95% доверительный интервал.

Fig. 5. Dynamics (А) of the production rate and (В) of the number of threads on the byssal stalk in *Crenomytilus grayanus* (1), *Mytilus coruscus* (2), and *Modiolus modiolus* (3) upon reattachment of the mollusks to the substrate. Vertical lines – 95% confidence.

(табл. 5). Экстраполяция на последующий период кривой, отражающей динамику темпа образования биссусных нитей моллюсками, свидетельствует, что уже в течение одной недели прирост численности нитей может сократиться до минимальной величины, в природных условиях соответствующей интенсивности их естественной убыли.

Общее количество вновь образованных нитей у тестируемых моллюсков в первую половину эксперимента увеличивалось почти линейно в соответствии с динамикой темпа биссусообразования (рис. 5В; табл. 5). Снижение интенсивности их образования в последующее время выразилось в изменении характера этой зависимости, в конечном итоге для всех трех видов соответствующей S-образной кривой.

Наряду с общими закономерностями процесса повторного прикрепления к субстрату у *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* отмечены некоторые особенности. Они заключаются, прежде всего, в том, что *M. modiolus* образует нити интенсивнее, чем *C. grayanus* и тем более *M. coruscus* [Вехова, 2007]. Кроме того, поскольку период относительно интенсивного образования нитей у этих видов почти одинаковый, то вполне очевидно, что модиолус на каждом этапе наблюдений и в конечном итоге формирует в среднем большее их количество, чем два других вида. Различия особенно наглядны после первой недели содержания моллюсков в экспериментальных условиях. Так, через 14 сут наблюдений каждая особь *M. modiolus* имела на биссусном стволе в среднем по 180 нитей, *C. grayanus* – около 105, *M. coruscus* – лишь 28, а через месяц – 310, 163 и 53 нити, соответ-

Таблица 5

Параметры уравнений, описывающих динамику численности вновь образуемых нитей в эксперименте, а также взаимосвязь между количеством нитей, размером и массой тела у *Crenomytilus grayanus*, *Mytilus coruscus* и *Modiolus modiolus* из природных условий

Table 5

Parameters of the equations describing the dynamics of the number of threads formed again by mollusks in the experiment and the relation between the number of threads, shell length and body weight in *Crenomytilus grayanus*, *Mytilus coruscus*, and *Modiolus modiolus* from natural environments

Вид	Коэффициенты			SEa	SEb	SEc	R ²	P	n
	a	b	c						
$\Delta N = a + bT - cT^2$									
<i>C. grayanus</i>	4.0926	6.9097	0.2348	5.6719	0.9856	0.0340	41.5	<0.001*	13
<i>M. coruscus</i>	0.0765	1.8982	0.0543	1.5879	0.2726	0.0094	46.2	<0.001*	14
<i>M. modiolus</i>	3.9959	12.2634	0.3818	8.3535	1.4136	0.0484	50.5	<0.001*	15
$N = \exp(a + b/T)$									
<i>C. grayanus</i>	5.6217	-13.2539	–	0.1358	1.5929	–	58.1	<0.001*	13
<i>M. coruscus</i>	4.4399	-15.8271	–	0.1177	1.3813	–	70.8	<0.001*	14
<i>M. modiolus</i>	6.1078	-13.0056	–	0.1094	1.2838	–	65.5	<0.001*	15
$N = a + bL$									
<i>C. grayanus</i>	26.5741	6.6559	–	112.92	1.1183	–	65.1	<0.001*	21
<i>M. coruscus</i>	184.64	2.3666	–	81.506	0.9043	–	32.8	<0.001*	16
<i>M. modiolus</i>	-32.842	8.8930	–	165.60	2.0000	–	47.3	<0.001*	24
$N = a + bW$									
<i>C. grayanus</i>	277.395	2.4999	–	108.81	0.5800	–	55.3	<0.001*	17
<i>M. coruscus</i>	308.382	0.6762	–	42.661	0.2668	–	31.4	<0.001*	16
<i>M. modiolus</i>	300.002	4.5357	–	95.244	0.9789	–	49.4	<0.001*	24

ственно. Экстраполяция соответствующих зависимостей на более длительный период биссусообразования моллюсков в эксперименте дает основание предположить, что максимальное количество нитей, которое способен образовать модиолус, составляет в среднем почти 350, мидия Грея – около 200, мидия блестящая только 65. Естественно, что при изменении условий содержания

C. grayanus, *M. coruscus* и *M. modiolus*, например, скорости протока или температуры воды, абсолютные величины исследуемых показателей у этих моллюсков, как показано на других видах [VanWinkle, 1970; Allen et al., 1976], будут иными.

Таким образом, процесс образования биссусных нитей при повторном прикреплении мидии Грея, мидии блес-

тящей и модиолуса к субстрату включает несколько фаз. Первая фаза соответствует интенсивному увеличению скорости образования и количества биссусных нитей на начальном этапе фиксации моллюска к субстрату. В графическом виде ее можно представить восходящим коленом параболы (рис. 5А) и/или участком S-образной кривой до точки перегиба (рис. 5В). Вторая фаза характеризуется снижением скорости образования нитей. Это нисходящая часть параболы и участок S-образной кривой после точки перегиба. Фаза не столь резкая, как первая, и наступает в тот период, когда моллюск сформировал чуть больше половины нитей, необходимых ему для прочной фиксации на грунте, и уже находится в относительно безопасном (стабильном) состоянии. Поскольку в течение жизни моллюсков биссусные нити постепенно обновляются за счет отмирания старых и образования на биссусном стволе новых, то вполне обосновано выделение третьей фазы биссусообразования, характеризующей это состояние неустойчивого равновесия.

Наблюдаемые особенности процесса биссусообразования у *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* в экспериментальных условиях вполне согласуются с различиями в количестве биссусных нитей, образуемых этими моллюсками в природе. Проведенные исследования показали, что между количеством функционально активных нитей и параметрами тела моллюска существует тесная связь (коэффициент детерминации составляет от 31.4 до 65.1% при уровне значимости 99.9%), которая хорошо аппроксимируется уравнением линейной зависимости (табл. 5). Линии

регрессии (рис. 6), построенные по соответствующим уравнениям регрессии, свидетельствуют, что в онтогенезе моллюсков по мере увеличения длины раковины и массы тела количество нитей, удерживающих моллюска на субстрате возрастает, что экспериментально подтверждено рядом авторов [VanWinkle, 1970; Lee et al., 1990], хотя по некоторым данным молодые (мелкие) моллюски образуют большее количество

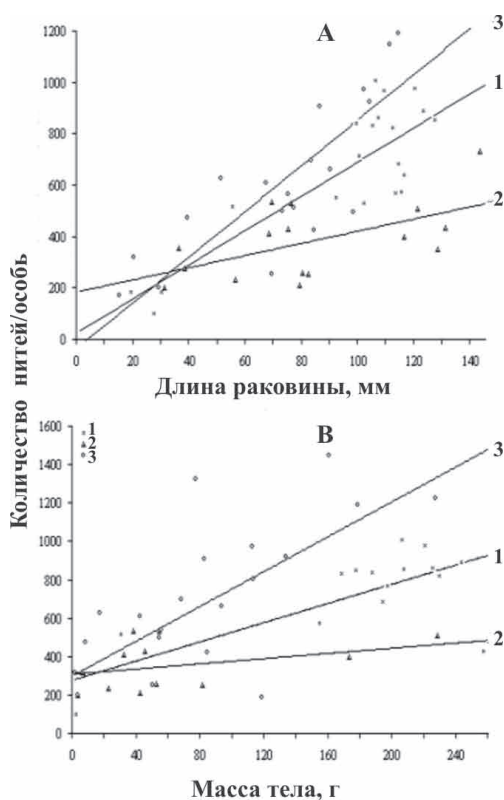


Рис. 6. Изменение в онтогенезе зависимости между количеством функционально активных нитей, размером и массой тела у *Crenomytilus grayanus* (1), *Mytilus coruscus* (2) и *Modiolus modiolus* (3).

Fig. 6. Changes of the relation between the number of functional threads, the linear dimensions of the shell and in the body weight during the ontogenesis in *Crenomytilus grayanus* (1), *Mytilus coruscus* (2), and *Modiolus modiolus* (3).

нитей, чем старые (крупные) особи [Бергер и др., 1985; Glaus, 1968; Reish, Ayers, 1968; Allen et al., 1976].

Анализ линий регрессии свидетельствует, что молодые особи *M. modiolus*, *C. grayanus* и *M. coruscus* размером менее 30–50 мм при массе тела до 40–50 г характеризуются почти одинаковым количеством биссусных нитей (рис. 6). Более отчетливо межвидовые различия прослеживаются среди крупных моллюсков. Так, при длине раковины, например, 90 мм (средний размер моллюсков, использованных в эксперименте) количество биссусных нитей у этих видов составляет в среднем соответственно около 770, 630 и 400 нитей. Различия по этому показателю между *C. grayanus* и *M. coruscus*, а также между *M. coruscus* и *M. modiolus* статистически значимы ($F_{\text{факт.}}=17.34-20.09$, $P<0.001^*$), а между *C. grayanus* и *M. modiolus* носят случайный характер ($F_{\text{факт.}}=3.45$, $P=0.071$ нз).

Сходная картина наблюдается и при анализе онтогенетической изменчивости количества биссусных нитей моллюсков относительно их прижизненной массы тела (рис. 6В; табл. 5). Например, при массе тела 100 г *M. modiolus* имеет в среднем 753 нити, *C. grayanus* – 527 нитей, *M. coruscus* – 376 нитей. Во всех случаях наблюдаемые межвидовые различия статистически значимы ($F_{\text{факт.}}=8.16-19.70$, $P<0.010^{**}-0.001^*$).

Наблюдаемая картина биссусообразования у *M. modiolus*, *C. grayanus* и *M. coruscus* как в экспериментальных, так и в естественных условиях вполне согласуется с адаптациями этих моллюсков к обитанию в определенных биотопах. Модииолус в природе предпочитает селиться на мягких осадках.

Здесь для успешного закрепления на сравнительно подвижном мелкозернистом субстрате модииолусу необходимо большое количество длинных, тонких нитей, прикрепленных, как было показано ранее [Meadows, Shand, 1989], к множеству частиц грунта. Эти же особенности сохраняются у него и при освоении твердых грунтов. В отличие от модииолуса, модия Грея формирует более короткие и толстые биссусные нити. Это позволяет данному виду при меньшем их количестве прочно закрепляться на твердых грунтах. Наиболее отчетливо эта тенденция просматривается при анализе морфологии и обилия нитей у *M. coruscus*, заселяющего скалы на небольшой глубине (обычно не глубже 1 м) в условиях сравнительно высокой гидродинамики.

Прочность прикрепления моллюсков к субстрату. Сохранение стабильного положения на субстрате и успех выживания *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* при постоянном воздействии волн в значительной мере зависят от прочности биссусной связи моллюсков с субстратом. Установленные различия в строении и обилии биссусных нитей [Вехова, 2007], а также особенности пространственного распределения [Скарлато и др., 1967; Скарлато, 1981] исследуемых видов дают основание предположить, что моллюски могут различаться и по биомеханическим свойствам нитей, а следовательно, и прочностью прикрепления к субстрату. В связи с этим мы выясняли характерные черты адаптации моллюсков к гидродинамическим условиям верхней сублиторали в связи с их прикрепленным образом жизни на поверхности грунта, исследуя в равных

природных и экспериментальных условиях прочность нитей на разрыв и прочность прикрепления моллюсков.

Полученные данные свидетельствуют, что анализируемые виды моллюсков существенно различаются прочностью прикрепления к субстрату. Это в значительной мере связано с формированием у них разных по прочности биссусных нитей. Проведенное тестирование биссусных нитей на разрыв показало, что *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* равного возраста существенно различаются по этому показателю (рис. 7А). Так, *C. grayanus* в возрасте, например, 5 и 15 лет биссусные нити выдерживают нагрузку в среднем соответственно до 0.680 и 0.772 н (69.4 и 78.7 г), а у *M. modiolus* – соответственно 0.265 и 0.479 н (27.0 и 48.8 г). У *M. coruscus* этого же возраста прочность биссусных нитей несравненно выше – соответственно 1.548 и 2.319 н (157.9 и 236.5 г). Во всех случаях попарное сравнение линий регрессии показало, что наблюдаемые межвидовые различия статистически достоверны ($F_{\text{факт.}}=117.90-322.20$, $P<0.001^*$). Сходная картина наблюдается при анализе изменения в онтогенезе прочности прикрепления относительно возраста моллюсков (рис. 7В). Достаточно отметить, что прочность прикрепления к субстрату молодых особей *M. coruscus* в 2–3 раза больше таковой равновозрастных особей *C. grayanus* и *M. modiolus*. С возрастом эта разница между *M. coruscus* и двумя другими видами увеличивается еще значительно, а между мидией Грея и модиолусом к 15 годам становится менее существенной. Во всех случаях наблюдае-

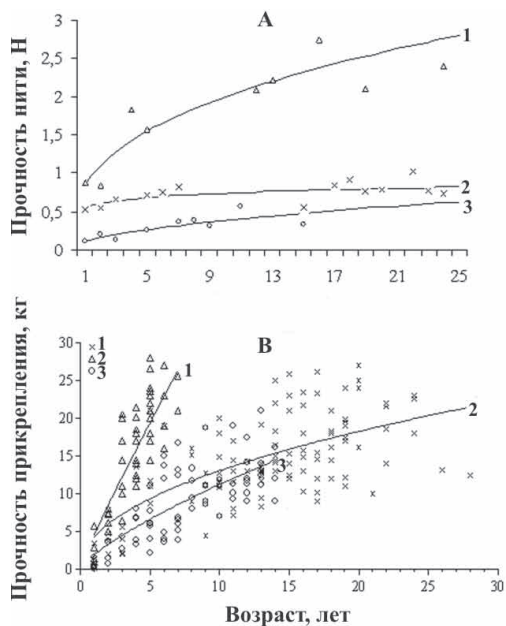


Рис. 7. Изменение в онтогенезе прочности биссусных нитей (А) и прочности прикрепления моллюсков к субстрату (В) у *Crenomytilus grayanus* (1), *Mytilus coruscus* (2) и *Modiolus modiolus* (3).

Fig. 7. Changes in the strength of the byssal threads (А) and attachment strength of the mussels (В) during the ontogenesis in *Crenomytilus grayanus* (1), *Mytilus coruscus* (2), and *Modiolus modiolus* (3).

мые различия статистически значимы ($F_{\text{факт.}}=27.60-335.40$, $P<0.001^*$).

Поскольку в исследовании тестировали моллюсков из одного и того же местообитания, то правомочно заключить, что биомеханические свойства нитей, так и кумулятивный эффект их функционирования отражают исторически выработанное приспособление *M. coruscus*, *C. grayanus* и *M. modiolus* к обитанию в разных биотопах, где каждый из видов достигает наибольшего расцвета и часто по показателям обилия доминирует в сообществе. Анализ литературных данных свидетельствует, что на обилие, прочность нитей и силу

прикрепления к грунту представителей рода *Mytilus*, как впрочем, и других моллюсков с биссусным способом фиксации на субстрате, влияют многие факторы. В частности это соленость и температура воды [Glaus, 1968; Allen et al., 1976; Young, 1985; Clarke, McMahon, 1996], физико-химические свойства субстрата и хищники [Waite, 1983; Кулаковский, Лезин, 1999], продолжительность экспозиции моллюсков на воздухе, обеспеченность пищей и степень их агрегированности [VanWinkle, 1970; Dolmer, Svane, 1994; Bell, Gosline, 1997], размер, возраст и стадия репродуктивного цикла [VanWinkle, 1970; Price, 1981; Lee et al., 1990] и ряд других. Эти же факторы, как правило, рассматриваются и при анализе краткосрочных или долгосрочных особенностей пространственного распределения митилид и причин, обуславливающих те или иные его черты.

Однако общепризнанным суждением является то, что колонизация митилидами мелководных участков обширных морских побережий связана с их адаптациями, прежде всего, к воздействию волн. Было показано, что умеренное волнение, обусловленное ветром или приливными колебаниями воды, стимулирует образование биссусных нитей, повышает их прочность, а в конечном итоге – прочность прикрепления моллюсков к грунту [Воронков, 1995; и др.; Dolmer, Svane, 1994]. Это особенно отчетливо прослеживается при анализе сезонных изменений прочности нитей, прочности прикрепления моллюсков к субстрату и колебаний гидродинамических условий среды, достигающих силы шторма или ударной волны на открытом океаническом

побережье [Price, 1980, 1982; Carrington, 2002; Carrington, Gosline, 2004; Moeser, Carrington, 2006].

Наблюдаемые межвидовые различия прочности нитей и биссусного прикрепления *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* отражают их адаптацию, прежде всего к гидродинамическим условиям среды (рис. 7). Из рассматриваемых нами видов наиболее адаптирован к существованию в условиях частого и значительного волнового воздействия *M. coruscus*, хуже всего – *M. modiolus*. В соответствии с этим связаны, уже отмечавшиеся ранее, особенности пространственного распределения *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* [Голиков, Скарлато, 1967; Скарлато и др., 1967; Скарлато, 1981; Nigo et al., 1999].

Таким образом, результаты исследования наглядно демонстрируют адаптации двустворчатых моллюсков *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* к обитанию в контрастных условиях верхней сублиторали. Пространственное распределение этих митилид определяется не только их термотолерантностью, но и в значительной степени наличием или отсутствием у моллюсков способности прикрепляться с помощью биссусных нитей к разным природным субстратам, скоростью этого процесса и обилием нитей. Особенности процесса биссусообразования у *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* отражают исторически выработанные адаптации этих видов к обитанию в разных биотопах, различающихся температурой, гидродинамикой и характером грунта. В соответствии с этим *M. coruscus* заселяет скальные прибойные участки морских побережий,

C. grayanus преобладает на разнообразных грунтах в местах с умеренной гидродинамикой, а *M. modiolus* наиболее обычен на мягких субстратах

в защищенных от воздействия волн бухтах и заливах [Голиков, Скарлато, 1967; Скарлато и др., 1967; Скарлато, 1981; Higo et al., 1999].

Благодарности

Автор выражает признательность Н.И. Селину за помощь в работе и критические замечания, а также сотрудникам водолазной службы ИБМ ДВО РАН

за помощь в сборе материала. Данная работа поддержана Фондом содействия отечественной науке (конкурс «Лучшие аспиранты РАН»).

Литература

- Бергер В.Я., Летунов В.Н., Вшивцов Г.В., Саранчова О.Л. 1985. Морфофункциональные и экологические аспекты биссусообразования у мидии (*Mytilus edulis* L.) // Экология образования в Белом море. Л.: ЗИН АН СССР. С. 67–75.
- Вехова Е.Е. 2007. Функциональная морфология и физиология трех видов митилид (*Bivalvia*) из Японского моря в связи с особенностями их пространственного распределения. Диссертация ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН. 133 с.
- Воронков А.Ю. 1995. Популяционные аспекты биссусообразования у мидий *Mytilus edulis* L. (Mollusca: Bivalvia) губы Чупа Белого моря // Труды Зоологического института РАН. Т. 264. С. 159–173.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. 1967. Моллюски залива Посыет (Японское море) и их экология // Труды Зоологического института Академии наук СССР. Т. 42. С. 5–152.
- Жирмунский А.В. 1964. Сравнительное исследование теплоустойчивости клеток морских беспозвоночных в связи с их географическим распространением и экологией // Клетка и температура среды. М.; Л.: Наука. С. 142–150.
- Жирмунский А.В. 1969. Сравнительное исследование теплоустойчивости клеток моллюсков Белого моря в связи с вертикальным распределением видов и историей формирования фауны // Журнал общей биологии. Т. 30, № 6. С. 686–703.
- Жирмунский А.В. 1982. Теплоустойчивость клеток беспозвоночных из залива Посыета (Японское море) в связи с вертикальным распределением в верхней сублиторали и условиями существования видов // Подводные гидробиологические исследования. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 108–119.
- Кулаковский Е.Е., Лезин П.А. 1999. Влияние морской звезды *Asterias rubens* (Forcipulata, Asteriidae) на жизнедеятельность двусторчатого моллюска – мидии (*Mytilus edulis*) (Mytilida, Mytilidae) // Зоологический журнал. Т. 78, № 5. С. 596–600.
- Селин Н.И. 1999. Закономерности вертикального распределения двусторчатых моллюсков инфауны песков верхней сублиторали в связи с морфо-функциональными адаптациями их раковин // Доклады Российской Академии наук. Т. 368, № 4. С. 571–573.
- Селин Н.И., Вехова Е.Е. 2002. Морфология двусторчатых моллюсков *Crenomytilus grayanus* и *Mytilus coruscus* в связи с особенностями их пространственного распределения в верхней сублиторали // Биология моря. Т. 28, № 3. С. 228–232.
- Скарлато О.А. 1981. Двусторчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука. 479 с.
- Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В. и др. 1967. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посыет (Японское море) // Исследование фауны морей. Т. 5(13). С. 5–61.
- Allen J.A., Cook M., Jackson D.J. et al. 1976. Observations on the rate of production and mechanical properties of the byssus threads of *Mytilus edulis* L. // Journal Molluscan Studies. V. 42, N 2. P. 279–289.
- Bayne B.L. 1964. Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* L. (Mollusca) // Journal of Animal Ecology. V. 33, N 3. P. 513–523.

- Bell E.C., Gosline J.M. 1997. Strategies for life in flow: tenacity, morphometry, and probability of dislodgement of two *Mytilus edulis* // Marine Ecology Progress Series. V. 159. P. 197–208.
- Carrington E. 2002. The ecomechanics of mussel attachment: from molecules to ecosystems // Integrative and Comparative Biology. V. 42, N 4. P. 846–852.
- Carrington E., Gosline J.M. 2004. Mechanical design of mussel byssus: load cycle and strain rate dependence // American Malacological Bulletin. V. 18, N 1–2. P. 135–142.
- Clarke M., McMahon R.F. 1995. Effects of current velocity on byssal thread production in the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) // Proceedings of the 5 th International Zebra Mussel and Other Aquatic Nuisance Organisms Conference. V. 1/2. P. 39–45.
- Clarke M., McMahon R.F. 1996. Effects of temperature on byssal thread production by the freshwater mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas) // American Malacological Bulletin. V. 13, N 1–2. P. 105–110.
- Comely C.A. 1978. *Modiolus modiolus* (L.) from the Scottish west coast. I. Biology // Ophelia. V. 17, N 2. P. 167–193.
- Dolmer P., Svane I. 1994. Attachment and orientation of *Mytilus edulis* L. in flowing water // Ophelia. V. 40, N 1. P. 63–74.
- Glaus K.J. 1968. Factors influencing the production of byssus threads in *Mytilus edulis* // Biological Bulletin. V. 135, N 2. P. 420.
- Harger J.R.E. 1970. The effect of wave impact on some aspects of the biology of sea mussels // Veliger. V. 12. P. 404–414.
- Higo S., Callomon P., Goto Y. 1999. Catalogue and Bibliography of the Marine Shell-Bearing Mollusca of Japan. Gastropoda, Bivalvia, Polyplacophora, Scaphopoda. Osaka: Elle Scientific Publications. 749 p.
- Kulakowski E.E., Arakelova K.S., Lesin P.A. 2001. Physiological response of blue mussel *Mytilus edulis* L. to the distant threat of sea star *Asterias rubens* L. // Proceedings of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences. V. 289. P. 117–124.
- Lee C.Y., Lim S.S.L., Owen M.D. 1990. The rate and strength of byssal reattachment by blue mussels (*Mytilus edulis* L.) // Canadian Journal of Zoology. V. 68. P. 2005–2009.
- Martella T. 1974. Some factors influencing byssus thread production in *Mytilus edulis* Linnaeus, 1978 (Mollusca: Bivalvia) // Water, Air, and Soil Pollution. V. 3, N 2. P. 171–177.
- Mason J. 1972. The cultivation of the European mussel, *Mytilus edulis* Linnaeus // Oceanography and Marine Biology: Annual Review. V. 10. P. 437–460.
- Meadows P.S., Shand P. 1989. Experimental analysis of byssus thread production by *Mytilus edulis* and *Modiolus modiolus* in sediments // Marine Biology. V. 101, N 2. P. 219–226.
- Moeser G.M., Carrington E. 2006. Seasonal variation in mussel byssal thread mechanics // Journal of Experimental Biology. V. 209, N 10. P. 1996–2003.
- Pfitzenmeyer H.T., Drobeck K.G. 1967. Some factors influencing reburrowing activity of soft-shell clam, *Mya arenaria* // Chesapeake Science. V. 8, N 3. P. 193–199.
- Price H.A. 1980. Seasonal variation in the strength of byssal attachment of the common mussel *M. edulis* L. // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 60, N 4. P. 1035–1037.
- Price H.A. 1981. Byssus thread strength in the mussel, *Mytilus edulis* // Journal of Zoology. V. 194. P. 245–255.
- Price H.A. 1982. An analysis of factors determining seasonal variation in the byssal attachment strength of *Mytilus edulis* // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 62, N 1. P. 147–155.
- Reish D.J., Ayers Jr. 1968. Studies on the *Mytilus edulis* community in Alamitos Bay, California. III. The effects of reduced dissolved oxygen and chlorinity concentrations on survival and byssus thread formation // Veliger. V. 10. P. 384–388.
- Seed R. 1976. Ecology of marine mussels // Marine Mussels: Their Ecology and Physiology. B.L. Bayne (Ed.). London: Cambridge University Press. P. 13–65.
- Stern S., Achituv Y. 1978. Effects of temperature and salinity on the metabolism and byssal formation of *Brachidontes variabilis* Krauss (Bivalvia) // Comparative Biochemistry and Physiology. V. 59A. P. 101–105.
- VanWinkle W. Jr. 1970. Effect of environmental factors on byssal thread formation // Marine Biology. V. 7. P. 143–148.
- Waite J. 1983. Adhesion in byssally attached bivalves // Biological Reviews, Cambridge Philosophical Society. V. 58, N 2. P. 209–231.
- Young G.A. 1985. Byssus-thread formation by the mussel *Mytilus edulis*: effects of environmental factors // Marine Ecology Progress Series. V. 24, N 3. P. 261–271.