

На правах рукописи

ВЕХОВА Евгения Евгеньевна

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ТРЕХ ВИДОВ
МИТИЛИД (BIVALVIA) ИЗ ЯПОНСКОГО МОРЯ В СВЯЗИ С
ОСОБЕННОСТЯМИ ИХ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

03.00.18 – гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток

2007

Работа выполнена в Лаборатории экологии беспозвоночных Института биологии моря имени А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения Российской Академии наук

Научный руководитель

кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
Селин Николай Иванович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
старший научный сотрудник
Латыпов Юрий Яковлевич

доктор биологических наук,
старший научный сотрудник
Раков Владимир Александрович

Ведущая организация

Зоологический институт РАН

Защита состоится “ 14 ” ноября 2007 г. в “ 10 ” часов на заседании диссертационного совета Д 005.008.02 при Институте биологии моря имени А.В. Жирмунского ДВО РАН по адресу: 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17. Телефон: (4232) 310-905; факс: (4232) 310-900; [E-mail: inmarbio@mail.primorye.ru](mailto:inmarbio@mail.primorye.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии моря имени А.В. Жирмунского ДВО РАН

Автореферат разослан “ 9 ” октября 2007 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Е.Е. Костина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Проблема широтной и вертикальной зональности в распределении гидробионтов всегда интересовала исследователей, поскольку закономерности, определяющие особенности расселения фауны и флоры, составляют важную часть хорологического направления современной гидробиологии. В настоящее время хорошо известно, что пространственное распределение морских организмов, в том числе и двустворчатых моллюсков семейства *Mytilidae* – большой группы донных животных, заселяющих разнообразные грунты от прибрежных мелководий до максимальных океанических глубин, в значительной мере определяется их термотерпимостью (Жирмунский, 1969, 1982; Скарлато, 1981). Однако в ряде случаев невозможно лишь термотерпимостью вида объяснить особенности пространственного распределения моллюсков в динамичных и “пёстрых” условиях сублиторали и литорали. Несомненно, что на их распределение кроме температуры воды существенное влияние оказывают и другие факторы среды, в частности гидродинамика, субстрат, продолжительность экспозиции на воздухе, обеспеченность пищей, обусловившие в процессе развития группы формирование определенных адаптивных черт организации каждого из видов.

Двустворчатые моллюски мидия Грея *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853), мидия блестящая *Mytilus coruscus* Gould, 1961 и модиолус *Modiolus modiolus* (Linnaeus, 1758) – обычные представители эпифауны верхней сублиторали южного Приморья. При высокой схожести внешней морфологии и образа жизни моллюски крайне редко встречаются в одном биотопе. Это свидетельствует как о сходстве, так и о различиях их адаптаций к условиям среды, и поэтому *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* представляют собой удобные объекты сравнительного анализа для выяснения общих закономерностей распределения прикрепленных животных в верхних отделах моря. Удобным подходом в таком исследовании может быть сравнение морфофизиологических особенностей раковины и биссусного аппарата митилид. Для таких массовых видов как *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* такие данные отсутствуют.

Цель и задачи работы. Цель исследования заключалась в выявлении

видоспецифических адаптаций двустворчатых моллюсков сем. Mytilidae к прикрепленному образу жизни, определяющих закономерности современной картины их пространственного распределения в верхней части сублиторали, на основе сравнительного изучения морфофизиологических особенностей раковины и биссусного аппарата трех представителей: *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus*.

Основные задачи сравнительного изучения моллюсков заключались в следующем:

1. Выявить особенности онтогенетической изменчивости формы раковины и возрастных изменений размера и массы тела исследуемых видов.

2. Изучить строение биссусного аппарата и морфологию биссусных нитей моллюсков с использованием возможностей световой и сканирующей микроскопии.

3. Выяснить характерные черты образования биссусных нитей и оценить влияние на интенсивность этого процесса таких факторов среды как температура и грунт.

4. В природных условиях оценить прочность прикрепления моллюсков к субстрату.

5. Сопоставить выявленные особенности морфологии раковины, строения и биомеханических свойств биссусного аппарата *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* с литературными данными о пространственном распределении этих видов.

Положения, выносимые на защиту.

1. Пространственное распределение прикрепленных двустворчатых моллюсков *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* в верхних отделах моря определяется не только их термотолерантностью, но и морфофизиологическими адаптациями к гидродинамическим условиям среды и субстрату.

2. Видоспецифические особенности морфологии раковины, степень и темпы развития биссусного аппарата исследуемых видов определяют их стабильность на грунте и колонизацию разных по гидродинамике биотопов верхней части сублиторали.

Научная новизна. Впервые проведен сравнительный анализ особенностей морфологии раковины и роста двустворчатых моллюсков *M. coruscus*, *C. grayanus*

и *M. modiolus*, как отражения их адаптации к жизни в разных биотопах.

Впервые изучено строение биссусного аппарата, проведен сравнительный анализ динамики и степени развития биссусных нитей у видов митилид, населяющих Дальневосточные моря России и установлены особенности поведения этих видов при повторном прикреплении к субстратам разного типа в широком диапазоне температур.

Впервые оценена прочность прикрепления дальневосточных митилид к грунту и показана зависимость прочности прикрепления биссусных моллюсков к субстрату от биомеханических свойств нитей.

Теоретическая и практическая значимость. Теоретическое значение полученных результатов заключается в том, что на основании анализа морфофизиологических особенностей раковины и биссусного аппарата трех массовых видов из сем. Mytilidae существенно дополнены современные представления о спектре адаптаций, лежащих в основе пространственного распределения прикрепленных двустворчатых моллюсков в контрастных условиях верхней сублиторали. Показано, что распределение моллюсков определяется не только их термотолерантностью, но и приспособлением каждого вида к обитанию в биотопах, различающихся по гидродинамике и грунту.

Выявленные особенности повторного прикрепления моллюсков к разным природным и антропогенным субстратам позволяют судить о возможности и перспективности разведения этих видов на искусственных субстратах, об адгезивных свойствах митилид, как одной из наиболее массовых групп морских организмов-обрастателей гидротехнических сооружений и корпусов судов. Полученные сведения о функциональной морфологии и физиологии моллюсков могут быть включены в курс практических занятий для студентов экологов, гидробиологов и зоологов.

Апробация работы. Основные результаты исследования и положения диссертационной работы были представлены на V и VI Региональных конференциях по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии студентов, аспирантов и молодых ученых Дальнего Востока России (Владивосток, 2002, 2003), Всероссийской конференции молодых ученых «Комплексные исследования и переработка морских и пресноводных

гидробионтов” (Владивосток, 2003), II Всероссийской Интернет-конференции молодых ученых “Актуальные проблемы изучения и использования водных биоресурсов” (Владивосток, 2004), Международной конференции “Моллюски северо-восточной Азии и северной Пацифики: биоразнообразие, экология, биогеография и история фауны” (Владивосток, ИБМ ДВО РАН, 2004), IX Съезде Гидробиологического общества РАН (Тольятти, 2006), научном семинаре Лаборатории морских исследований ЗИН РАН (Санкт-Петербург, 2006), а также ежегодных научных конференциях Института биологии моря имени А.В. Жирмунского ДВО РАН (Владивосток, 2002 – 2007).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 12 работ (6 печатных статей и 6 тезисов).

Структура и объем работы Диссертация изложена на 133 страницах и состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 194 источника, из которых 118 иностранные. Текст иллюстрирован 10 таблицами и 31 рисунком. Приложение на 14 страницах включает 13 таблиц.

Данная работа выполнена при финансовой поддержке грантов ДВО РАН (для молодых ученых проект № 04-3-Г-06-004) и Фонда содействия отечественной науке (для лауреатов конкурса “Лучшие аспиранты РАН”).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

В главе приведена краткая характеристика морских двустворчатых моллюсков. Основное внимание уделено разнообразию морфофизиологических адаптаций раковины и биссусного аппарата и их связи с образом жизни моллюсков. Рассмотрены факторы среды, оказывающие наиболее действенное влияние на пространственное распределение моллюсков, приведены современные принципы деления малакофауны в зависимости от температуры, солености, гидродинамики и грунта.

Глава 2. Материал и методы исследования

Объектом для настоящего исследования послужили мидия Грея *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853), мидия блестящая *Mytilus coruscus* Gould, 1861 и модиолус

Modiolus modiolus (Linnaeus, 1758). Все полевые и экспериментальные наблюдения выполняли на одиночно живущих моллюсках, собранных в заливе Восток (залив Петра Великого, Японское море) в 2001–2006 гг. на глубине 0.5–5.0 м с крупных валунов и скал на небольшом участке дна, представляющем собой умеренно защищенное побережье, относящееся к третьему биономическому типу сублиторали третьей степени прибойности (Лукин, Фадеев, 1982).

Результаты измерения по общепринятой схеме (Иванов, Стрелков, 1949; Скарлато, 1981) длины (L , мм), высоты (H , мм) и ширины (D , мм) раковины, а также показатели массы тела использовали для статистического анализа аллометрического роста моллюсков, позволяющего оценить изменения в онтогенезе пропорций их тела. Количественные характеристики группового линейного роста были получены ретроспективно по 28 экз. *S. grayanus*, 24 экз. *M. modiolus* и 20 экз. *M. coruscus*. Для этого последовательно измеряли расстояние от макушки до первого, второго и т.д. кольца задержки роста на поверхности раковины или годовой метки на продольном спице створки (Золотарев, 1974, 1989; Гоголев, 1981), а затем находили среднее значение длины раковины и прироста у всех моллюсков выборки на каждом году жизни. О возрастных изменениях массы тела моллюсков судили по расчетным данным, полученным с использованием соответствующих уравнений взаимосвязи между размером и массой тела.

Для сравнительного анализа параметров биссусных нитей у 11–24 экз. каждого вида с длиной раковины 15–140 мм оценивали количество функциональных нитей (прикрепленных к грунту), их общее количество, место локализации нитей на биссусном стебле, а также окраску, размер и морфологические особенности последнего. У каждой особи случайным образом брали по 30 неповрежденных нитей из разных частей биссусного стебля и измеряли их длину. Под биноклем оценивали толщину нитей в проксимальной и дистальной частях, размер этих участков, а также диаметр прикрепительного диска вдоль наибольшей и наименьшей осей. Полученные данные использовали для расчета средних для вида величин длины (l , мм), толщины (d , мм) нити, диаметра диска (B , мм) и уравнений регрессии, по которым судили об изменениях этих параметров в онтогенезе моллюсков.

Внешнюю морфологию биссусных нитей изучали методами световой (СМ) и

сканирующей электронной микроскопии (СЭМ), используя общепринятые приемы подготовки исходного материала (Миронов и др., 1994). Образцы исследовали на сканирующем электронном микроскопе Leo-430 (Carl Zeiss).

Экспериментальные исследования особенностей образования моллюсками биссусных нитей при разной температуре воды (19.8 ± 0.3 , 9.9 ± 0.4 и $0.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$, субстрат – стекло) и на разных субстратах (фрагменты скал, песок с включениями мелкой гальки, стекло, бетон, железо и дерево), а также долговременные наблюдения за динамикой биссусообразования, проводили в аквариумах в условиях постоянного протока морской воды. Моллюсков ($L = 60\text{--}105$ мм) предварительно акклимировали к конкретным условиям эксперимента в течение 1 сут. В ряде экспериментов для сравнения использовали *Mytilus trossulus*. В исследованиях влияния условий содержания моллюсков на темпы образования биссусных нитей продолжительность наблюдений составляла 5 сут, при анализе долговременной динамики – 28 сут. В зависимости от задачи учитывали число биссусных нитей, образованных моллюсками каждого вида за текущие сутки (неделю) и за весь период. Все эксперименты проводили не менее чем в трех повторностях, используя новую выборку мидий и модиолусов.

Прочность биссусной связи митилид ($L = 10\text{--}130$ мм) с субстратом оценивали в природных условиях по силе, которую необходимо приложить для отрыва одиночно живущего моллюска от грунта (F , кг). Для этого использовали пружинные динамометры (Price, 1980, 1982) с разной ценой деления и разной максимальной допустимой нагрузкой. У 24 экз. *S. grayanus*, 14 экз. *M. coruscus* и 12 экз. *M. modiolus* разного размера исследовали изменение в онтогенезе индивидуальной прочности нитей на разрыв (f , ньютон) (Price, 1981). Для этого у каждой особи тестировали по 30 нитей из разных частей биссуса, находили среднюю величину прочности нитей.

Изменение в онтогенезе пропорций раковины и массы тела моллюсков, размера, прочности биссусных нитей и других показателей аппроксимировали математическими моделями. Основанием для выбора той или иной модели служило наиболее удовлетворительное совпадение эмпирических и расчетных данных. Статистическую обработку данных выполняли с использованием обычных приемов корреляционно-регрессионного и дисперсионного анализа на ПК по

стандартным алгоритмам из 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 значимо превышала другую при уровне значимости не менее 95% и высоком значении критерия Фишера (Fфакт.).

Глава 3. Форма раковины и рост мидий и модиолуса

Двустворчатые моллюски *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* визуально довольно сходны: все три вида имеют треугольную при взгляде сбоку форму раковины, у которой макушки смещены от середины к ее суженной передней части. Степенной коэффициент b в уравнении простой аллометрии $Y = aX^b$, описывающем соотношение между длиной и высотой раковины (табл. 1) у этих моллюсков меньше 1, т.е. в онтогенезе высота изменяется относительно ее длины по типу отрицательной аллометрии, а ширина по типу положительной аллометрии ($b > 1$). Последняя особенность характерна и для изменения ширины раковины относительно её высоты.

Таблица 1

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

Вид	Коэффициенты		SElna*	SEb	R ²	P	n
	a	b					
$H = aL^b$							
<i>C. grayanus</i>	0.6243	0.9696	0.0490	0.0110	98.6	<0.001	114
<i>M. coruscus</i>	0.9917	0.8533	0.0807	0.0195	97.3	<0.001	56
<i>M. modiolus</i>	0.7099	0.9353	0.0470	0.0109	99.0	<0.001	70
$D = aL^b$							
<i>C. grayanus</i>	0.2536	1.1071	0.0718	0.0160	97.7	<0.001	114
<i>M. coruscus</i>	0.2604	1.0925	0.1309	0.0316	95.7	<0.001	56
<i>M. modiolus</i>	0.4217	1.0054	0.0520	0.0120	99.0	<0.001	70
$D = aH^b$							
<i>C. grayanus</i>	0.4553	1.1302	0.0765	0.0198	96.7	<0.001	114
<i>M. coruscus</i>	0.2943	1.2485	0.1573	0.0447	93.5	<0.001	56
<i>M. modiolus</i>	0.6303	1.0658	0.0636	0.0172	98.2	<0.001	70
$D/H = a + bL$							
<i>C. grayanus</i>	0.5994	0.0017	0.0218	0.0002	32.5	<0.001	114
<i>M. coruscus</i>	0.4695	0.0036	0.0305	0.0004	56.3	<0.001	56
<i>M. modiolus</i>	0.7140	0.0011	0.0206	0.0002	23.6	<0.001	70

*Для соотношения D/H приведено SEa.

Примечание. Здесь и далее по тексту: SE – стандартная ошибка; R² – коэффициент детерминации, %; P – уровень значимости; n – объем выборки, экз.; остальные обозначения в тексте.

Моллюски характеризуются и существенными различиями параметров раковины. Расчет средних значений параметров раковины по соответствующим уравнениям регрессии (табл. 1) свидетельствует, что при небольших размерах тела (например, 10 мм) наибольшую высоту раковины имеет *M. coruscus* (7.1 мм), а наименьшую *C. grayanus* (5.8 мм), промежуточной величиной характеризуется *M. modiolus* (6.1 мм). В онтогенезе этот параметр наиболее интенсивно увеличивается относительно длины раковины у *C. grayanus*, а наиболее медленно – у *M. coruscus*. Например, при длине раковины 120 мм ее высота у мидий равна в среднем 64.8 и 59.0 мм, соответственно; у модиолуса она составляет около 62.5 мм.

Межвидовые различия аллометрии роста раковины отчетливо прослеживаются при анализе соотношения ее высоты и ширины, а также изменения в онтогенезе моллюсков отношения этих показателей (индекс D/H). При одинаковой высоте молодые особи *M. modiolus* имеют бóльшую ширину раковины, чем *C. grayanus* и *M. coruscus*. В процессе роста моллюсков значения показателей сближаются: раковина становится все более выпуклой и цилиндрической. Среди наиболее крупных особей при равной длине *M. coruscus* характеризуется наибольшим значением отношения ширины к высоте, а *C. grayanus* наименьшим. Достаточно отметить, что у моллюсков размером 140 мм ширина раковины составляет в среднем у первого вида около 86% от ее высоты, у второго 80%, а у модиолуса 84%. Эти данные показывают, что хорошо известная для митилид картина сближения в онтогенезе величин высоты и ширины раковины до их полного равенства (Seed, 1968, 1980; Садыхова, 1970; Золотарев, Селин, 1983) у рассматриваемых видов реализуется с разной интенсивностью.

Попарное сравнение линий регрессии зависимостей между линейными параметрами раковины (табл. 1) показало наличие в большинстве случаев статистически значимых различий между видами ($F_{\text{факт.}} = 8.34\text{--}49.30$, $P < 0.010\text{--}0.001$). Лишь для соотношения между шириной и длиной раковины у *C. grayanus* и *M. coruscus* различия носили случайный характер ($F_{\text{факт.}} = 2.50$, $P = 0.117$).

Контур поперечного сечения раковины у *C. grayanus* близок к форме ромба, у *M. coruscus* – равнобедренного треугольника, у *M. modiolus* это, скорее всего, цилиндр. Различие в форме вентральной части раковины позволяет предположить, что моллюски по-разному контактируют с подстилающим субстратом. *C. grayanus*

и *M. modiolus* имеют килеватую раковину, а центр тяжести моллюска располагается на/выше уровня поперечной оси тела. Раковина у *M. coruscus* достигает максимальной ширины у сравнительно выровненного вентрального края, непосредственно контактирующего с поверхностью субстрата, т.е. центр тяжести у этого вида находится ниже, чем у мидии Грея и модиолуса, что благоприятствует плотному контакту моллюска с грунтом и обширному прикреплению к нему биссусными нитями. Благодаря этому и хорошей обтекаемости раковины, особенно после оседания личинки из планктона на дно, *M. coruscus* имеет бóльшую устойчивость к воздействию волн, чем *C. grayanus*, и тем более *M. modiolus*.

Стабильность моллюсков на грунте также связана с особенностью изменения в онтогенезе показателей массы (прижизненной массы, массы мягких тканей и массы раковины). Результаты показали, что при равной длине раковины несколько бóльшую прижизненную массу имеет *C. grayanus*. Однако наиболее высоким значением отношения массы мягких тканей к общей массе тела характеризуется *M. coruscus*, т.е. этот вид имеет сравнительно легкую раковину и хорошо развитые внутренние органы, включая ногу, систему желез, участвующих в образовании биссуса. *C. grayanus* при том же размере тела имеет гораздо более массивную раковину, меньшую относительную массу мягких тканей и в меньшей степени развитый биссусный комплекс, что, очевидно, ограничивает ее распространение на мелководные участки побережий с активным воздействием волн. Качества, свойственные *M. modiolus*, в том числе, относительно легкая тонкостворчатая раковина, скорее всего, отражают приспособленность этого моллюска к обитанию в условиях накопления осадка и опасности чрезмерного погружения в него.

Исследование роста моллюсков из поселений на твердых грунтах показало, что наибольший ежегодный прирост раковины имеет *M. coruscus* в первые четыре года жизни (около 15–20 мм), который в последующие 3–4 года резко снижается до 5–9 мм и у 14–15-летних моллюсков уже не превышает 1–2 мм (рис. 1А). У *C. grayanus* и *M. modiolus* максимальный прирост раковины (более 10 мм/год) наблюдается в первый год жизни. В последующие 5–6 лет жизни он также довольно значительный, но лишь у небольшого числа особей превышает 10 мм/год. У 15-летних модиолусов он, как правило, не превышает 1–2 мм/год, тогда как у *C. grayanus* столь низкие приросты отмечаются у моллюсков старше 20 лет.

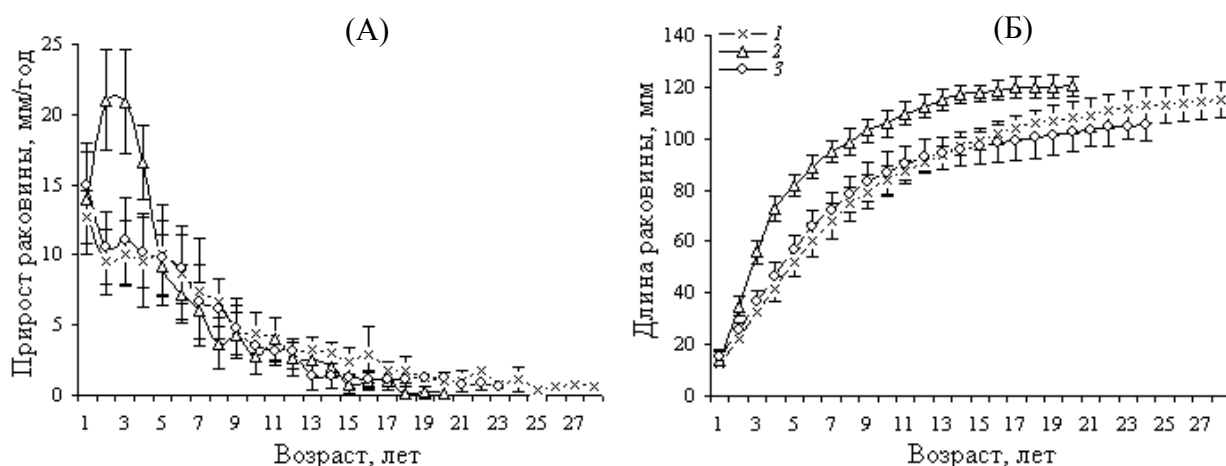


Рис. 1. Возрастные изменения ежегодных приростов (А) и длины (Б) раковины у *Crenomytilus grayanus* (1), *Mytilus coruscus* (2) и *Modiolus modiolus* (3). Вертикальные линии – стандартное отклонение.

В соответствии с изменениями ежегодных приростов раковины находится возрастная динамика размера раковины каждого вида (рис. 1Б). Среди моллюсков равного возраста наибольшую длину раковины имеет *M. coruscus*. В возрасте, например, 3-х лет *M. coruscus* имеет в среднем длину раковины около 60 мм, а *C. grayanus* и *M. modiolus* – 32–33 мм. В первые годы жизни особи *M. modiolus* несколько крупнее равных по возрасту *C. grayanus*, однако с 13–14 лет мидия Грея начинает превышать по длине одновозрастных модиолусов.

Наблюдаемые межвидовые различия отражают адаптации моллюсков к комплексу факторов среды и проявляются всякий раз, когда виды оказываются в сходных условиях обитания (Брыков и др., 1980; Селин, 1980, 1988; Селин, Понуровский, 1981). Рассматривая причины неравнозначности роста исследуемых видов моллюсков можно предположить, что необыкновенно быстрый рост *M. coruscus* является отражением адаптации этого теплолюбивого вида к обитанию на небольшой глубине в условиях высокой степени прибойности и обилия многочисленных хищников. Быстрый рост в первые годы жизни позволяет *M. coruscus* в короткий срок выйти из-под пресса хищников, сформировать достаточно прочный биссус, достичь половой зрелости и, таким образом, успешно конкурировать с другими гидробионтами (*Mytilus trossulus*, *Balanus* sp. и др.) за пространство, что постулировалось ранее и для других обитателей подобных биотопов (Paine, 1976; Seed, Brown, 1978).

Глава 4. Строение биссусного аппарата моллюсков

Исследуемые виды различаются строением биссуса при сохранении единого для митилид плана его организации (Brown, 1952; Waite, 1997), что обусловлено адаптацией моллюсков к обитанию в разных биотопах. Оценка соотношения функциональных и инертных нитей на биссусном стволе особей размером 15–140 мм показала, что у *M. coruscus* более 90% нитей участвуют в прикреплении. У *C. grayanus* и *M. modiolus* доля инертных нитей гораздо выше и составляет около 70%. По-видимому, в условиях высокой гидродинамики, характерной для мест обитания *M. coruscus*, отмирающие и поврежденные нити весьма не долго находятся на биссусном стволе, тогда как наличие отмерших структурных элементов биссуса у *C. grayanus* и *M. modiolus* вполне соответствует адаптации этих видов к существованию в более стабильных условиях.

В составе биссусной нити у *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* условно можно выделить рифленую проксимальную часть ($\frac{1}{3}$ длины) и относительно гладкую, упругую дистальную часть ($\frac{2}{3}$ длины), заканчивающуюся клейким диском, посредством которого моллюск прикрепляется к субстрату. Это характерно также для *Mytilus galloprovincialis*, *Mytilus edulis* и *Mytilus californianus* (Price, 1983; Bell, Gosline, 1996; Carrington, Gosline, 2004). Результаты корреляционно-регрессионного анализа показали, что между параметрами нити и длиной раковины моллюска существует тесная связь ($R^2 = 51.8\text{--}89.6\%$) (рис. 2). *M. coruscus* имеет наиболее короткие и толстые биссусные нити и значительно более крупные прикрепительные диски, чем *C. grayanus* и *M. modiolus*. У моллюсков размером, например, 30–120 мм длина нитей составляет в среднем соответственно 12–31, 6.7–27.5 и 14.6–33.0 мм, соответственно (рис. 2А). Ширина нитей у моллюсков того же размера составляет в среднем соответственно 0.1–0.28, 0.05–0.098 и 0.07–0.14 мм (рис. 2Б), а диаметр диска 0.45–0.74, 0.7–1.75 и 0.41–0.71 мм (рис. 2В). При попарном сравнении линий регрессии для *C. grayanus* и *M. coruscus*, а также *M. coruscus* и *M. modiolus* во всех случаях отмечены статистически значимые межвидовые различия ($F_{\text{факт.}} = 5.06\text{--}706.30$; $P < 0.050\text{--}0.001$); для зависимостей длины нити и диаметра диска от длины раковины различия, наблюдаемые между *C. grayanus* и *M. modiolus*, носят случайный характер (соответственно $F_{\text{факт.}} = 1.31$, $P = 0.262$; $F_{\text{факт.}} = 1.53$, $P = 0.225$).

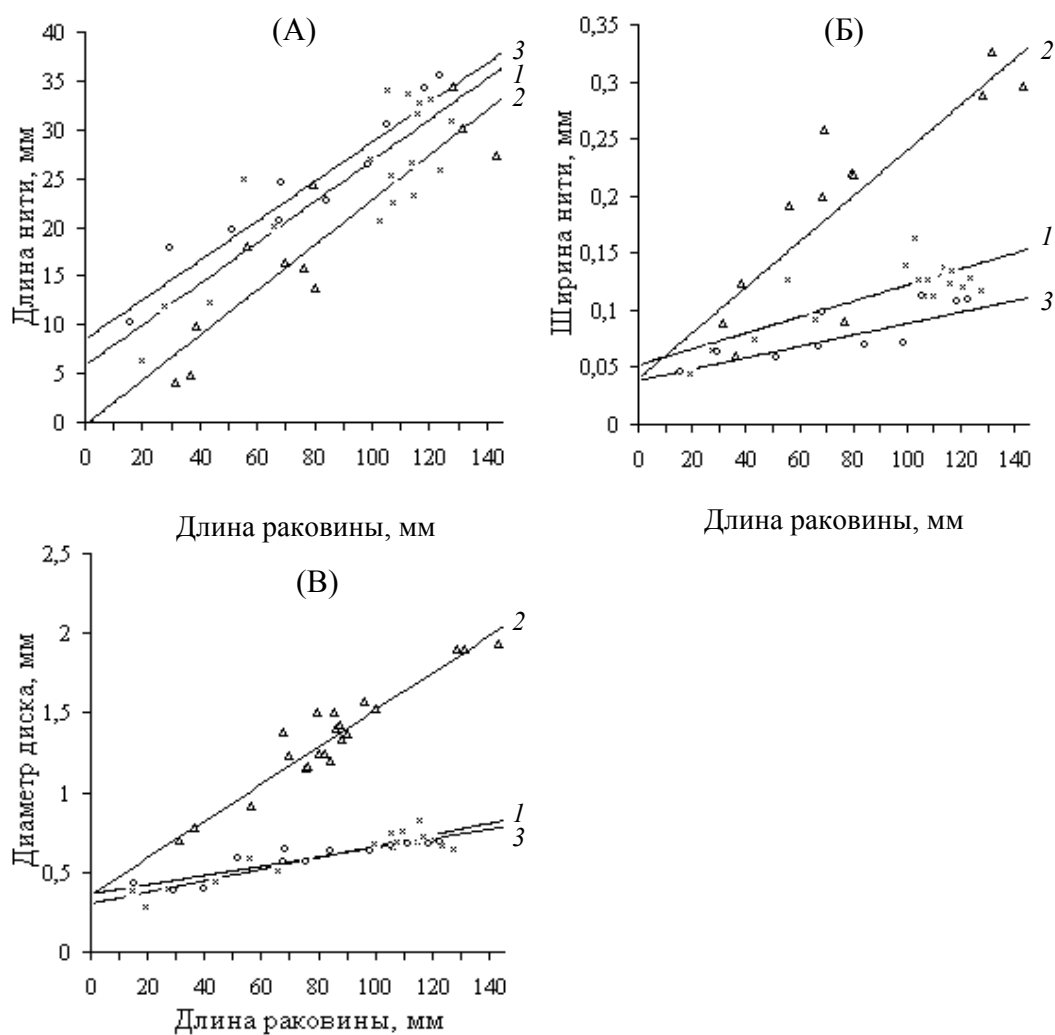


Рис. 2. Изменение в онтогенезе соотношения между параметрами биссусных нитей и размером у *Crenomytilus grayanus* (1), *Mytilus coruscus* (2) и *Modiolus modiolus* (3).

Результаты исследования внешней морфологии биссусных нитей посредством СЭМ (рис. 3) показали, что у моллюсков прикрепительный диск представляет собой уплощенную пластинку, форма которой сильно варьирует. На его поверхности имеются шнуровидные тяжи разной степени выраженности (рис. 3А, Б, В). Для всех трех видов характерны мощный передний, задний тяжи и от одного до четырех боковых, коротких тяжей, наиболее выраженных у *M. coruscus*. Количество тяжей у разных видов разное: у *M. coruscus* до шести тяжей, у *C. grayanus* и *M. modiolus* – не более четырех. У первого вида наиболее часто встречаются нити с 4 тяжами (43%); у *C. grayanus* – с 3 тяжами (50%); у *M. modiolus* – с 2 тяжами (75.6%).

Дистальная часть нити моллюсков чрезвычайно плотная и упругая, обычно цилиндрическая с относительно гладкой поверхностью (рис. 3Г, Д, Е). Вдоль ее

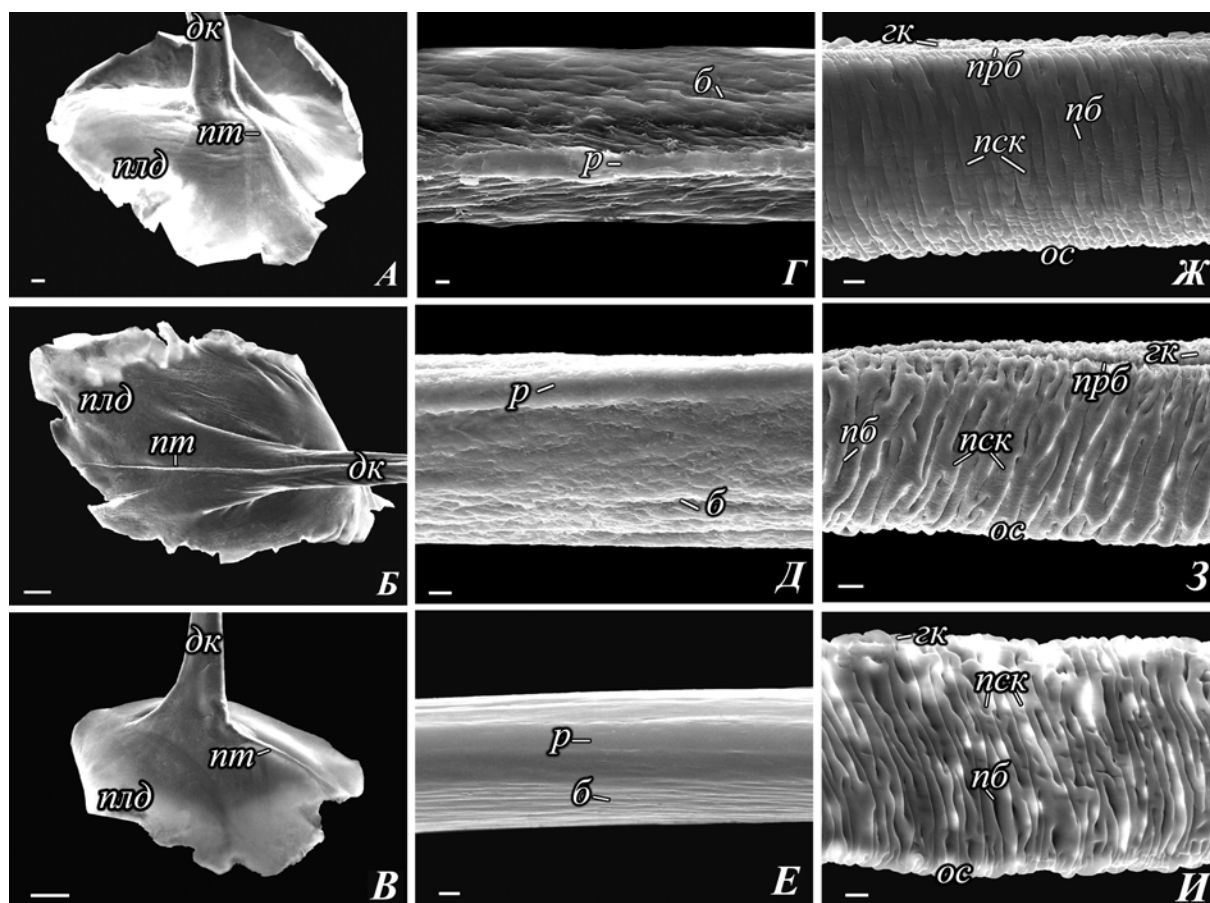


Рис. 3. Фрагменты биссусной нити *Crenomytilus grayanus* (А, Г, Ж), *Mytilus coruscus* (Б, Д, З) и *Modiolus modiolus* (В, Е, И) (СЭМ): б – борозды мелкого порядка, гк – гофрированная кайма, нт – передний тяж, дк – дистальный конец нити, р – ребро, ос – оппозитная сторона нити, плд – пластинка диска, прб – продольная бороздка, пб – поперечная бороздка, пск – поперечная складка. А, Б, В – поверхность диска, Г, Д, Е – дистальная часть, Ж, З, И – проксимальная часть нити. Масштаб: А, З – 30 мкм; Б, В – 100 мкм; Г, Д, Ж, И – 10 мкм; Е – 3 мкм.

латеральной поверхности, на одной из сторон нити, тянется хорошо заметный, округлый тяж – ребро нити, которое отделено продольной бороздой. Нити *M. coruscus* имеют наиболее мощное ребро и хорошо различимую продольную борозду, чем нити *C. grayanus*. Наименее выражены эти образования у нитей *M. modiolus*. У *M. coruscus* ширина этого участка составляет 120–150 мкм, у *C. grayanus* – 40–70 мкм, у *M. modiolus* – 20–55 мкм.

Широкий и уплощенный проксимальный участок нити моллюсков имеет складки, ориентированные почти перпендикулярно к продольной оси нити, которые разделены многочисленными поперечными бороздами (рис. 3Ж, З, И). У *M. coruscus* его ширина составляет 220–250 мкм, у *C. grayanus* – 100–135 мкм, у *M.*

modiolus – 50–110 мкм. В продольном направлении проходит гофрированная кайма, отделенная от поверхности нити продольной бороздой. Наиболее отчетливо эти структуры выражены у *M. coruscus*, а наименее заметны у *M. modiolus*.

Таким образом, *M. coruscus*, обитающей в условиях активной гидродинамики, в отличие от *C. grayanus* и *M. modiolus*, предпочитающих спокойные воды, свойственны наиболее короткие мощные биссусные нити и крупный прикрепительный диск, армированный дополнительными ребрами жесткости. Тонкие и длинные биссусные нити *M. modiolus* отражают адаптацию этого вида к обитанию не только на твердом, но и на мягком грунте, в который они глубоко проникают, прикрепляются к многочисленным частицам и, таким образом, придают моллюску устойчивое положение.

Глава 5. Особенности повторного прикрепления моллюсков к субстрату

Долговременные наблюдения показали, что моллюски характеризуются сходными закономерностями процесса биссусообразования. Временное изменение численности нитей хорошо аппроксимируются уравнением параболы (табл. 2). Интенсивность образования нитей на начальном этапе процесса неуклонно возрастала, достигая максимума к концу второй недели исследований. Затем еженедельное увеличение количества нитей плавно сокращалось и к концу экспериментов (через 28 сут) составляло 35–50% от максимальной величины. Общее количество вновь образованных нитей у моллюсков в первую половину эксперимента увеличивалось почти линейно в соответствии с динамикой темпа биссусообразования (табл. 2). Снижение интенсивности их образования в последующее время выразилось в изменении характера этой зависимости, в конечном итоге для всех трех видов соответствующей S-образной кривой.

На каждом этапе наблюдений и в конечном итоге *M. modiolus* образовал в среднем больше нитей, чем *C. grayanus* и тем более *M. coruscus*. Через месяц наблюдений каждая особь имела в среднем по 310, 163 и 53 нити, соответственно. Однако при изменении условий эксперимента, например, скорости протока или температуры воды, абсолютные величины этих показателей у моллюсков могут быть иными, о чем свидетельствуют результаты исследований количества нитей у моллюсков разного размера (массы тела) из природных условий (табл. 2), и данные,

Параметры уравнений, описывающих динамику численности вновь образуемых нитей в эксперименте, а также взаимосвязь между количеством нитей (N), размером (L) и массой тела (W) у *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* из природных условий

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

полученные на других видах митилид (VanWinkle, 1970; Allen et al., 1976).

Используя способность к повторному прикреплению в качестве показателя адаптации *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* к обитанию в мозаичных условиях мелководий, мы исследовали особенности образования биссусных нитей в краткосрочных экспериментах при разной температуре воды и с разными субстратами. Оказалось, что снижение температуры с 20 до 10°C, и тем более до 0°C в экспериментах на стекле сопровождается замедлением темпов образования биссусных нитей. Подобная реакция на температуру среды известна и для других двустворчатых моллюсков, ведущих прикрепленный образ жизни (VanWinkle, 1970; Allen et al., 1976; Young, 1985; Clarke, McMahon, 1996). Для каждого вида отмечены статистически значимые различия в обилии нитей при смене температурного режима ($F \geq 56.24$, $P < 0.001$).

При снижении температуры воды уменьшается количество моллюсков, образующих нити. В частности, при температуре 20°C моллюски формировали нити с первого дня их пребывания в условиях эксперимента и до его окончания. При 10°C общий характер процесса биссусообразования у моллюсков сохранялся,

однако некоторые из них формировали нити только на 2–4-ые сутки наблюдений, а около 2.5% особей *C. grayanus* и *M. modiolus* и 15% *M. coruscus*, сохранявших нормальную ритмику фильтрации, вовсе не секретировали их. При низкой температуре (0°C) 18% особей *C. grayanus*, 54.5% *M. modiolus* и 72.7% *M. coruscus* не образовали ни одной нити, а интенсивность этого процесса у каждого из видов была в 7–10 раз ниже, чем при температуре 10°C и в 15–17 раз ниже, чем при 20°C.

Темпы образования биссусных нитей существенно зависят и от субстрата, на который оседает молодь или попадает взрослый моллюск, по каким-то причинам потерявший прикрепление. При содержании моллюсков на естественных грунтах (валуны и песок) и стекле за 5 сут эксперимента *C. grayanus* и *M. coruscus* наиболее обильно формировали нити на твердых субстратах, в то время как *M. modiolus* – на песке (рис. 4). Моллюски проявляли избирательное отношение и к антропогенным субстратам: они успешнее прикреплялись к фрагментам бетона, а на железных пластинах образовали значительно меньшее количество нитей ($F_{\text{факт.}} = 4.40\text{--}5.60$, $P < 0.050\text{--}0.010$). Полученные данные хорошо согласуются с картиной пространственного распределения этих видов как на природных (Скарлато и др., 1967; Скарлато, 1981), так и антропогенных субстратах (Звягинцев, 2005).

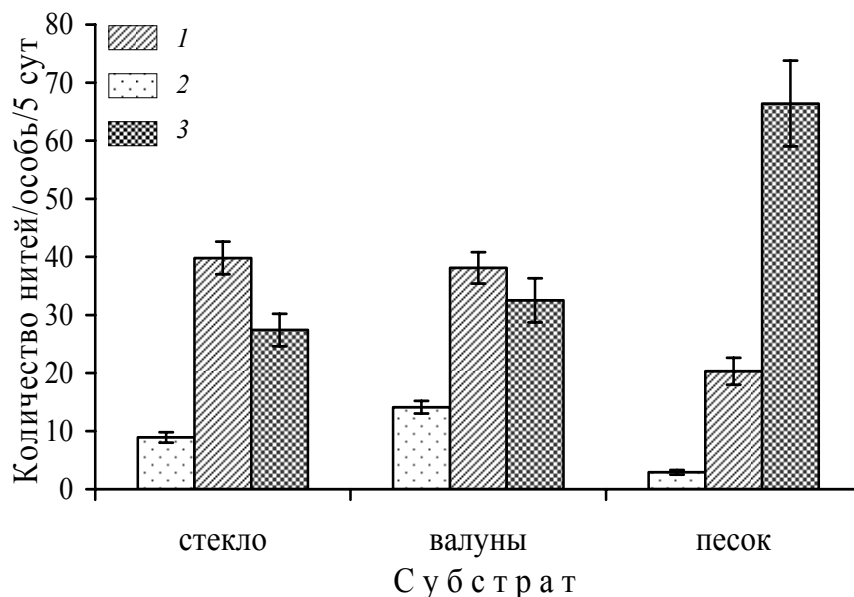


Рис. 4. Количество вновь образованных биссусных нитей у *Crenomytilus grayanus* (1), *Mytilus coruscus* (2) и *Modiolus modiolus* (3) при их содержании в течение 5 сут на разном субстрате при температуре 10°C. Вертикальные линии – стандартное отклонение.

Глава 6. Прочность прикрепления моллюсков к субстрату

При тестировании биссусных нитей на разрыв оказалось, что у *C. grayanus* в проксимальной части они разрушались в 61.5% случаев, в дистальной – в 38.5% случаев. У *M. coruscus* и *M. modiolus* это соотношение приблизительно сохраняется: 83.0 и 17%, 70.8 и 29.2%, соответственно. Наши результаты не противоречат литературным данным о механических свойствах отдельных частей нити у *M. trossulus*, *M. edulis*, *M. galloprovincialis*, для которых установлено, что дистальная часть является более прочной, чем диск и проксимальная часть (Bell, Gosline, 1996, 2004; Carrington, Gosline, 2004). Это предполагает, что наличие у представителей семейства Mytilidae дистального и проксимального участков – характерная функциональная особенность этой структуры.

Анализ линий регрессии, построенных по соответствующим степенным уравнениям регрессии (табл. 3), показал, что в онтогенезе по мере увеличения размера и возраста моллюсков прочность биссусных нитей возрастает, что отмечалось для *M. edulis* (Price, 1981). Наиболее интенсивно этот показатель изменяется у *M. coruscus*. В соответствии с этим при равной длине раковины и возрасте этот вид имеет наиболее прочные нити, а самые слабые – *M. modiolus*; нити *C. grayanus* характеризуются промежуточными значениями этого показателя. Например, при длине раковины 30 и 120 мм прочность нити у *C. grayanus* составляет в среднем 0.633 и 0.823 н, у *M. coruscus* – 0.825 и 2.281 н, у *M. modiolus* – 0.116 и 0.401 н (около 64.6 и 83.9 г, 84.1 и 232.7 г, 11.8 и 40.9 г, соответственно). Попарное сравнение линий регрессии показало наличие статистически значимых межвидовых различий (Fфакт. = 117.90–310.31, P < 0.001).

Анализ коэффициентов уравнений (табл. 3) и соответствующих им линий регрессии показал, что моллюски существенно различаются прочностью прикрепления. В онтогенезе этот параметр наиболее интенсивно увеличивается относительно размера тела у *M. coruscus*, а у двух других видов изменяется почти с равной интенсивностью. Например, для того чтобы в природе оторвать от субстрата моллюска размером 30 мм, в первом случае необходимо приложить усилие в 4.1 кг, во втором – в 2.5 кг, в третьем – 1.5 кг. Сходная картина наблюдается при анализе изменения в онтогенезе прочности прикрепления относительно возраста моллюсков. Например, прочность прикрепления к субстрату

молодых особей *M. coruscus* в 2–3 раза больше таковой особей равного возраста *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 наблюдаемые различия статистически значимы ($F_{\text{факт.}} = 27.60 - 335.40$, $P < 0.001$).

Таблица 3

Параметры уравнений, описывающих зависимость прочности биссусных нитей (f , н) и прочности прикрепления моллюсков к субстрату (F , кг) от размера (L), массы тела (W) и возраста (T) у *Crenomytilus grayanus*, *Mytilus coruscus* и *Modiolus modiolus*

Вид	Коэффициенты		SElna	SEb	R ²	P	n
	a	b					
$f = aL^b$							
<i>C. grayanus</i>	0.3339	0.1884	0.2090	0.0472	42.0	<0.001	24
<i>M. coruscus</i>	0.0681	0.7335	0.3931	0.0904	84.6	<0.001	14
<i>M. modiolus</i>	0.0191	0.6359	0.6484	0.1517	63.7	<0.001	12
$f = aT^b$							
<i>C. grayanus</i>	0.5647	0.1156	0.0765	0.0282	44.4	<0.001	23
<i>M. coruscus</i>	0.8554	0.3684	0.1225	0.0625	74.3	<0.001	14
<i>M. modiolus</i>	0.1114	0.5386	0.2088	0.1113	70.1	<0.001	12
$F = aL^b$							
<i>C. grayanus</i>	0.0157	1.4935	0.3876	0.0867	73.5	<0.001	114
<i>M. coruscus</i>	0.0123	1.7083	0.4301	0.1052	83.8	<0.001	56
<i>M. modiolus</i>	0.0055	1.6527	0.3643	0.0845	84.9	<0.001	70
$F = aT^b$							
<i>C. grayanus</i>	1.8565	0.7873	0.1474	0.0583	64.5	<0.001	114
<i>M. coruscus</i>	2.8134	1.2160	0.1191	0.0882	78.8	<0.001	56
<i>M. modiolus</i>	0.7459	1.1893	0.1543	0.0790	76.9	<0.001	70

Наблюдаемые межвидовые различия прочности нитей и биссусного прикрепления *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* отражают их адаптацию, прежде всего к гидродинамическим условиям среды. Из рассматриваемых нами видов наиболее адаптирован к существованию в условиях частого и значительного волнового воздействия *M. coruscus*, хуже всего – *M. modiolus*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Двустворчатые моллюски *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* широко распространены в верхней части сублиторали, но наибольших показателей обилия, как правило, достигают в разных биотопах и крайне редко встречаются все вместе (Голиков, Скарлато, 1967; Скарлато и др., 1967; Погребов, Кашенко, 1976;

Скарлато, 1981). *M. coruscus* обитает на открытых прибойных участках скалистых мысов от уреза воды до глубины 3–5 м, *C. grayanus* наиболее мощные скопления образует у открытых побережий на твердых грунтах на глубине 8–12 м или в бухтах на смешанных грунтах и биогенных субстратах, а поселения *M. modiolus* наибольшего развития достигают на мягких и смешанных грунтах в условиях отсутствия прямого воздействия волн. Эти особенности пространственного распределения моллюсков определяются комплексом адаптаций, выработанных в процессе развития группы и каждого вида. Поскольку это прикрепленные животные и успех осуществления их насущных жизненных функций, а в конечном итоге и выживаемость, зависит от физической стабильности на грунте, то несомненную важность имеют те адаптации, которые определяют прочность прикрепления моллюсков и дают возможность противостоять гидродинамической нагрузке или снизить ее воздействие.

Результаты проведенного исследования наглядно показали, что *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* существенно различаются формой раковины, от которой зависит сопротивление потокам воды, темпами образования и степенью развития биссусного аппарата, а также биомеханическими свойствами биссусных нитей, определяющими прочность прикрепления моллюсков к грунту. *M. coruscus* имеет наиболее обтекаемую раковину и хорошо развитый биссус из немногочисленных, но очень прочных биссусных нитей, что позволяет этому виду обитать на мелководных участках прибойных побережий. Степень развития этих качеств у двух других видов также разная, но более умеренная, чем у *M. coruscus*. В соответствии с этим *C. grayanus* и *M. modiolus* в местах обитания *M. coruscus* образуют лишь эфемерные скопления молодежи и заселяют разнообразные биотопы с умеренным воздействием волн.

ВЫВОДЫ

1. Особенности изменения пропорций тела в онтогенезе *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* обуславливают формирование разной формы раковины даже в тех случаях, когда моллюски обитают в сходных условиях. В основе межвидовых различий формы раковины лежат различия темпов линейного роста. Быстрый рост приводит к формированию хорошо обтекаемой уплощенной раковины, медленный – массивной и выпуклой.

2. *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* имеют единый с другими представителями рода *Mytilus* и *Modiolus* план строения биссусного аппарата. В этом проявляется общность его функционального значения и близкое родство видов. В соответствии со способностью выдерживать механическую нагрузку биссусные нити у *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* существенно различаются длиной и толщиной, протяженностью и степенью развития их отдельных участков биссусной нити, а также размерами и морфологией адгезивного прикрепительного диска. Наибольшую адаптацию к обитанию в условиях активной гидродинамики демонстрирует *M. coruscus*, наименьшую – *M. modiolus*.

3. Исследуемые моллюски характеризуются сходной картиной динамики образования биссусных нитей. Она включает три последовательных этапа: а) быстрое увеличение числа нитей до определенной величины; б) постепенное снижение темпа образования; в) незначительное увеличение их числа в качестве компенсации сравнительно немногочисленных нитей, разрушающихся в течение жизни моллюска от естественных причин.

4. Скорость образования и обилие биссусных нитей, оцениваемые при повторном прикреплении моллюсков к субстрату, видоспецифичны; изменение температуры среды влияет лишь на абсолютную величину этих показателей, которая максимальна у *M. modiolus* и наименьшая у *M. coruscus*.

5. Моллюски обладают разной способностью к колонизации жестких и мягких субстратов. *M. coruscus* и *C. grayanus*, в отличие от *M. modiolus*, наиболее успешно прикрепляются к твердым грунтам.

6. Прочность прикрепления к субстрату *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* определяется не только числом биссусных нитей на биссусном стебле, но и их биомеханическими свойствами. Прочность биссусной нити, равно как и биссусного прикрепления моллюсков, убывает в ряду: *M. coruscus* – *C. grayanus* – *M. modiolus*.

7. Морфология раковины, строение, свойства и функционирование биссусного аппарата у *C. grayanus*, *M. coruscus* и *M. modiolus* отражают длительный процесс 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.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Селин Н.И., **Вехова Е.Е.** Морфология двустворчатых моллюсков *Crenomytilus grayanus* и *Mytilus coruscus* в связи с особенностями их пространственного распределения в верхней сублиторали // Биол. моря. 2002. Т. 28, № 3. С 228–232.
2. Селин Н.И., **Вехова Е.Е.** Морфологические адаптации мидии *Crenomytilus grayanus* (Bivalvia) к прикрепленному образу жизни // Биол. моря. 2003. Т. 29, № 4. С. 262–267.
3. Селин Н.И., **Вехова Е.Е.** Влияние условий среды на образование биссусных нитей у некоторых представителей семейства Mytilidae из Японского моря // Биол. моря. 2004. Т. 30, № 5. С. 359–365.
4. 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.
5. **Вехова Е.Е.** Особенности повторного прикрепления некоторых представителей семейства Mytilidae (Bivalvia) к субстратам разного типа // Биол. моря. 2006. Т. 32, № 5. С. 363–366.
6. **Вехова Е.Е.** Сравнительная морфология биссусных нитей трех представителей семейства Mytilidae (Bivalvia) из Японского моря // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 2. С. 154–162.

ВЕХОВА Евгения Евгеньевна

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ТРЕХ ВИДОВ
МИТИЛИД (BIVALVIA) ИЗ ЯПОНСКОГО МОРЯ В СВЯЗИ С
ОСОБЕННОСТЯМИ ИХ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук