

УДК 594.124(265.54.04)

**ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ
CRENOMYTILUS GRAYANUS И *MODIOLUS KURILENSIS* (BIVALVIA, MYTILIDAE)
В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)**

© 2023 г. Л. Г. Седова, Д. А. Соколенко

Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»), Владивосток, Российская Федерация

E-mail: ludmila.sedova@tinro-center.ru

Поступила в редакцию 14.10.2021; после доработки 24.03.2022;
принята к публикации 20.10.2022; опубликована онлайн 14.03.2023.

Двустворчатые моллюски семейства Mytilidae — мидия Грея *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) и модиолус курильский *Modiolus kurilensis* Bernard, 1983 — тихоокеанские, приазиатские виды, массовые представители эпифауны верхней сублиторали прибрежных вод залива Петра Великого Японского моря. Мидия Грея является традиционным, а модиолус — перспективным объектом промысла; оба вида имеют значительные ресурсы. Цель работы — выполнить сравнительный анализ пространственного распределения и обилия *C. grayanus* и *M. kurilensis* на разных типах грунта и глубинах обитания в заливе Петра Великого. Исследования проводили в 2007–2019 гг. с использованием стандартных водолазных гидробиологических методов на глубинах до 20 м. Выполнено 5911 станций; на 1635 из них обнаружены митилиды. У митилид определяли прижизненную массу каждой особи и среднюю биомассу. Ландшафтное разнообразие дна залива Петра Великого обуславливает почти повсеместное распространение *C. grayanus* и *M. kurilensis*, что отражает хорошую адаптацию моллюсков к условиям, характерным для этой части их ареала. Моновидовые друзы *C. grayanus* преобладали как на твёрдых, так и на мягких субстратах (78,6 и 38,2 % от общего количества станций с митилидами соответственно), а смешанные друзы обоих видов — на мягких грунтах (38,3 %). Моновидовые друзы *M. kurilensis* на мягких субстратах встречались чаще (23,5 %), чем на твёрдых (8,1 %). В заливе Петра Великого средняя биомасса *C. grayanus* на твёрдых грунтах составляла (728 ± 47) г·м⁻², варьируя от 524 г·м⁻² (Амурский залив) до 922 г·м⁻² (восточная часть залива Петра Великого); на мягких грунтах — (491 ± 51) г·м⁻², изменяясь от 228 г·м⁻² (Уссурийский залив) до 829 г·м⁻² (Амурский залив), за исключением юго-западной части залива Петра Великого и бухты Бойсмана, где значение было ниже 50 г·м⁻². Средняя биомасса *M. kurilensis* на твёрдых грунтах составляла (370 ± 74) г·м⁻², варьируя от 18 г·м⁻² (бухта Баклан) до 656 г·м⁻² (акватории архипелага Императрицы Евгении); на мягких грунтах — (335 ± 37) г·м⁻², изменяясь от 77 г·м⁻² (юго-западная часть залива Петра Великого) до 456 г·м⁻² (Амурский залив), за исключением бухт Бойсмана и Баклан, где вид встречался единично. В заливе Петра Великого максимальные значения средней биомассы обоих видов отмечены на глубинах 1–10 м (*C. grayanus* — 664–805 г·м⁻², *M. kurilensis* — 347–485 г·м⁻²); с возрастанием глубины их обилие снижалось. Значения средней биомассы *C. grayanus*, обитающей на глубинах от 10 до 20 м на твёрдых субстратах, также достаточно высоки — 431–507 г·м⁻². На мягких грунтах с изменением глубины от 10–15 до 15–20 м её средняя биомасса уменьшалась от (204 ± 33) до (27 ± 11) г·м⁻². Средняя биомасса *M. kurilensis* на глубинах 10–15 м составляла 121–194 г·м⁻², а на глубинах 15–20 м — 11–60 г·м⁻² на обоих типах грунта.

Ключевые слова: митилиды, Mytilidae, мидия Грея, *Crenomytilus grayanus*, модиолус курильский, *Modiolus kurilensis*, биомасса, распределение, грунт, глубина обитания, залив Петра Великого, Японское море

Двустворчатые моллюски семейства Mytilidae — мидия Грея *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) и модиолус курильский *Modiolus kurilensis* Bernard, 1983 — тихоокеанские, приазиатские виды, массовые представители эпифауны верхней сублиторали прибрежных вод залива Петра Великого (далее — ЗПВ) Японского моря. *C. grayanus* является низкобореальным видом, заходящим в субтропические воды, а *M. kurilensis* — субтропическо-бореальным [Голиков, Скарлато, 1967; Скарлато, 1981]. Низкобореальные виды, как правило, населяют заливы и открытые участки шельфа, а тепловодные (субтропические) виды предпочитают наиболее прогреваемые участки заливов и бухт. Сосуществование *C. grayanus* и *M. kurilensis* в ЗПВ обусловлено его расположением на стыке двух климатических зон: здесь встречаются воды холодного Приморского течения, оказывающего основное влияние на данный район, и тёплого Восточно-Корейского [Зуенко, 2008]. Воды ЗПВ зимой имеют характеристики арктических, а летом — субтропических [Мануйлов, 1990].

У берегов Приморского края мидия Грея является традиционным [Разин, 1934; Седова, 2020], а модиолус — перспективным объектом промысла. Ресурсы этих видов в ЗПВ значительны: *C. grayanus* — 54,8 тыс. т, *M. kurilensis* — 27,1 тыс. т [Седова, Соколенко, 2019, 2021а]. В настоящее время данные виды при ведении промысла мидии Грея часто не разделяют, так как визуально их раковины и размеры сходны, как и вкусовые качества. Однако отличия имеются (рис. 1).

У *C. grayanus* верхний край раковины дугообразный, а нижний обычно вогнут, макушка оттянута вниз, поверхность раковины гладкая; у *M. kurilensis* передняя часть раковины выступает впереди макушек, створки покрыты чёрно-коричневым периостракумом, щетинкообразные выросты которого являются длинными и густыми, что более выражено у молодых особей [Волова, Скарлато, 1980]. При одной и той же длине у *C. grayanus* раковина более массивная.

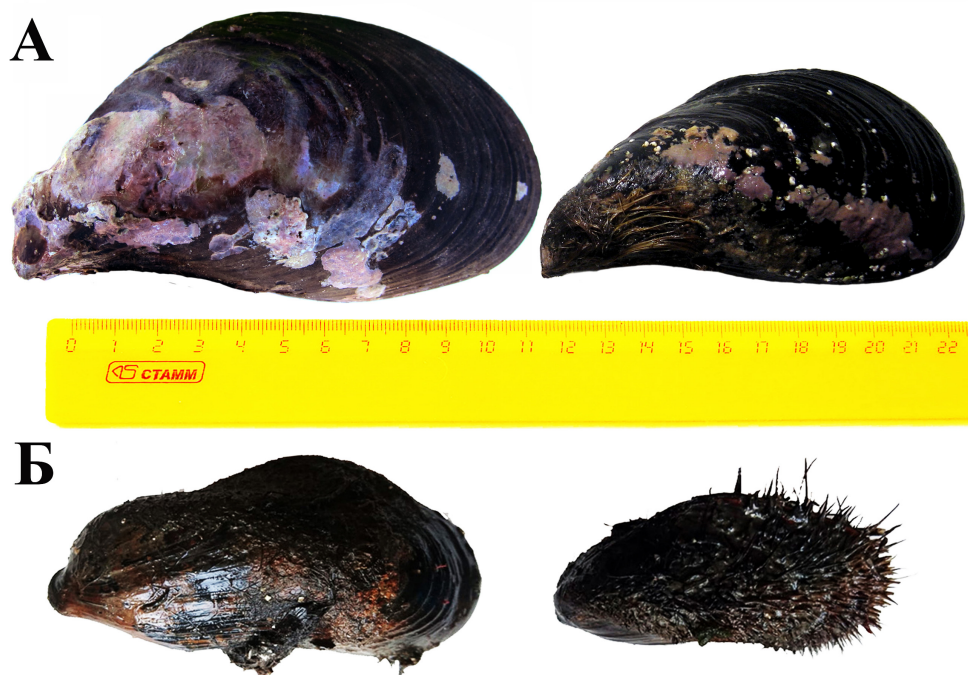


Рис. 1. *Crenomytilus grayanus* (А) и *Modiolus kurilensis* (Б)

Fig. 1. *Crenomytilus grayanus* (A) and *Modiolus kurilensis* (B)

Митилиды редко встречаются одиночными особями, чаще формируют друзы (рис. 2), состоящие из скреплённых биссусными нитями моллюсков (количество особей может достигать десятков или даже сотен). Иногда друзы образуют «щётки» значительной протяжённости или «банки».

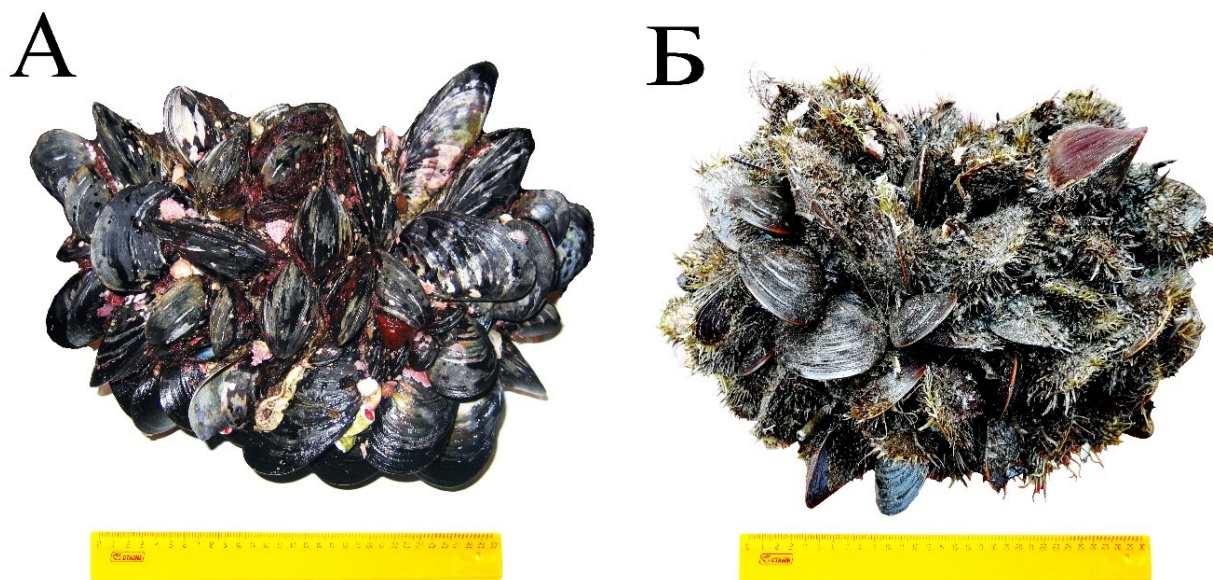


Рис. 2. Друзы *Crenomytilus grayanus* (А) и *Modiolus kurilensis* (Б)

Fig. 2. Aggregations (druses) of *Crenomytilus grayanus* (А) and *Modiolus kurilensis* (Б)

Распределение *C. grayanus* и *M. kurilensis* в ЗПВ зависит как от разнообразия грунтов в прибрежной зоне, так и от гидрологических условий [Мануйлов, 1990; Преображенский и др., 2000; Разин, 1934; Скарлато, 1981]. Существенным фактором, определяющим состав донных отложений, является изолированность акваторий, которая объясняется сильной изрезанностью береговой линии ЗПВ вторичными заливами и бухтами, а также прилегающими многочисленными островами. Из-за своей разной способности к заселению твёрдых и мягких субстратов *C. grayanus* и *M. kurilensis* обычно занимают различные биотопы, однако могут создавать моновидовые и смешанные поселения на разных типах грунта [Кутищев, Гоголев, 1983; Селин, 2018а; Селин, Вехова, 2002; Седова, Соколенко, 2018а, б, с, 2020а, б, 2021b]. В опубликованных работах поселения митилид были рассмотрены только на отдельных участках ЗПВ. В настоящее время нет полного представления о распределении *C. grayanus* и *M. kurilensis* в ЗПВ в зависимости от типа грунта и глубин обитания, однако это имеет важное практическое значение для организации рационального промысла и для планирования мероприятий по сохранению ресурсов митилид.

Цель данной работы — провести сравнительный анализ пространственного распределения и обилия *C. grayanus* и *M. kurilensis* на разных типах грунта и глубинах обитания в заливе Петра Великого.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены результаты регулярных научных исследований, проводимых на НИС «Убеждённый» Базы исследовательского флота ТИНРО в августе — октябре 2007–2019 гг. на разных участках ЗПВ водолажным способом. Поселения митилид, ведущих прикрепленный образ жизни, в течение длительного времени сохраняют свою пространственную структуру и численность при отсутствии неблагоприятных абиотических условий, антропогенного воздействия и интенсивного промысла [Седова, Соколенко, 2019].

Залив условно был поделён на участки: 1 — юго-западная часть ЗПВ (от устья реки Туманная до мыса Суслова); 2 — залив Посыета (от мыса Суслова до мыса Гамова); 3 — бухта Бойсмана; 4 — бухта Баклан; 5 — Амурский залив (южная граница — линия, соединяющая мыс Брюса с островом Желтухина); 6 — акватории архипелага Императрицы Евгении (острова Русский, Шкота, Попова, Рейнеке, Рикорда и прилегающие мелкие острова); 7 — Уссурийский залив (южная граница — линия, соединяющая южные оконечности островов Желтухина и Аскольд); 8 — восточная часть ЗПВ (от мыса Сысоева до мыса Поворотный, включая акватории островов Путятина и Аскольд) [Люция северо-западного берега Японского моря, 1984] (рис. 3).

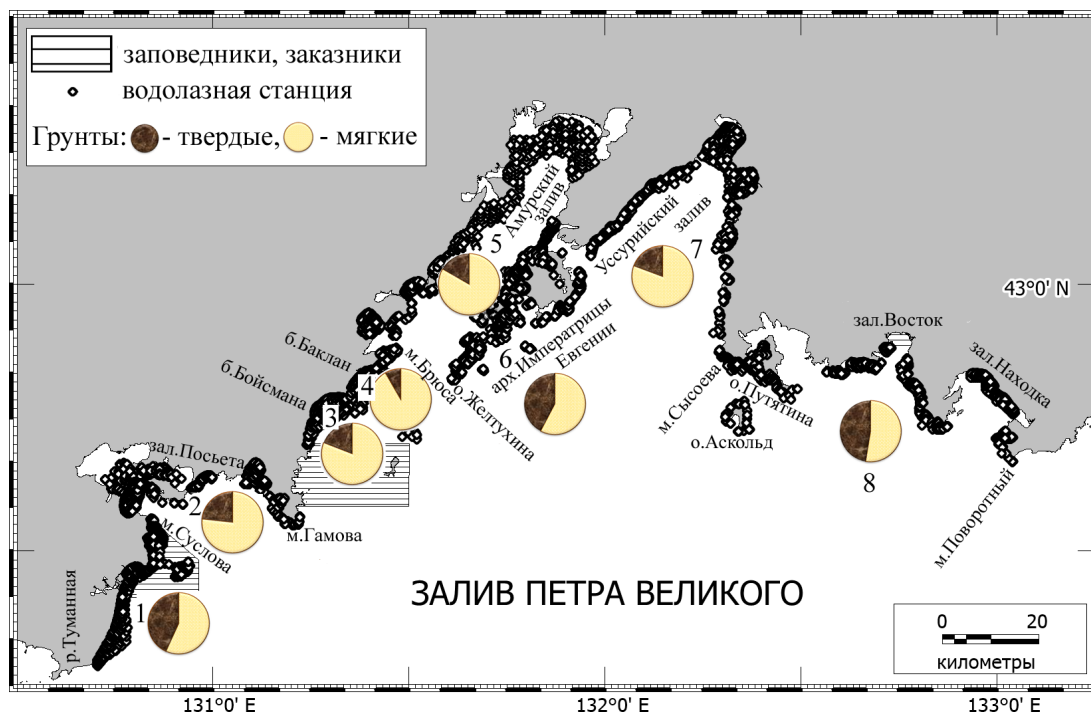


Рис. 3. Карта-схема района исследований и сбора материала; соотношение твёрдых и мягких грунтов на отдельных участках залива Петра Великого (Японское море)

Fig. 3. Map of the research and sampling area; ratio of hard and soft bottom sediments in Peter the Great Bay (the Sea of Japan)

Для получения данных о пространственном распределении и обилии моллюсков использовали стандартные водолазные гидробиологические методы. В зависимости от ороеграфии и характера донных ландшафтов расстояние между станциями на перпендикулярных берегу разрезах составляло 100–500 м [Седова, Соколенко, 2019]. На обширных участках относительно ровного дна котловин заливов и бухт применяли регулярную сетку станций. Учитывая это и принимая в расчёт площади исследуемых участков на глубинах от 1 до 20 м, на них выполнили разное число станций (табл. 1). Всего проанализированы данные с 5911 станций, расположенных вдоль всего побережья ЗПВ, за исключением запретных для плавания районов (рис. 3).

На участках с плотным поселением моллюсков водолаз производил отбор проб с помощью мерной рамки с одного кв. м (в трёх повторностях). В разреженных поселениях использовали метод трансект, осуществляя подсчёт и периодический отбор проб животных в зоне видимости на определённом участке дна. Тип грунта оценивали визуально. Песчаные, илисто-песчаные и илистые субстраты относили к мягким грунтам; скалы, глыбы, валуны, камни и гальку — к твёрдым. Из выполненных станций 1708 пришлось на твёрдые грунты, 4203 — на мягкие (табл. 1).

Таблица 1. Объём выполненных учётных станций и биомасса митилид в заливе Петра Великого (2007–2019)**Table 1.** Number of stations surveyed and Mytilidae biomass in Peter the Great Bay (2007–2019)

Район исследований	Площадь, км ²	Количество станций, в скобках — процент от учётных станций				Средняя биомасса митилид ± ошибка средней, в скобках — стандартное отклонение, под чертой — диапазон значений, г·м ⁻²	
		учётных	на твёрдых грунтах	на мягких грунтах	на которых обнаружены митилиды	<i>C. grayanus</i>	<i>M. kurilensis</i>
Залив Петра Великого	1005,8	5911	1708 (28,9 %)	4203 (71,1 %)	1635 (27,7 %)	<u>645 ± 36 (1333)</u> 0,1–14120	<u>347 ± 35 (869)</u> 0,1–8512
1. Юго-западная часть ЗПВ	70,2	475	205 (43,2 %)	270 (56,8 %)	133 (28,0 %)	<u>628 ± 141 (1519)</u> 3,5–14120	<u>84 ± 20 (71)</u> 1,2–242
2. Залив Посьета	129,2	1164	271 (23,3 %)	893 (76,7 %)	352 (30,2 %)	<u>563 ± 59 (1017)</u> 0,3–6000	<u>252 ± 57 (729)</u> 0,5–6000
3. Бухта Бойсмана	41,1	440	84 (19,1 %)	356 (80,9 %)	67 (15,2 %)	<u>593 ± 129 (954)</u> 0,6–4555	<u>46 ± 39 (153)</u> 0,4–600
4. Бухта Баклан	40,9	240	20 (8,3 %)	220 (91,7 %)	27 (11,2 %)	<u>660 ± 156 (767)</u> 1–2600	<u>14 ± 11 (41)</u> 0,5–150
5. Амурский залив	348,7	934	156 (16,7 %)	778 (83,3 %)	194 (20,8 %)	<u>671 ± 122 (1508)</u> 0,1–9610	<u>350 ± 118 (1062)</u> 0,1–8000
6. Акватории архипелага Императрицы Евгении	109,9	1043	441 (42,3 %)	602 (57,7 %)	504 (48,3 %)	<u>597 ± 61 (1272)</u> 0,2–11180	<u>493 ± 67 (1023)</u> 0,3–8512
7. Уссурийский залив	168,1	837	162 (19,4 %)	675 (80,6 %)	156 (18,6 %)	<u>739 ± 111 (1356)</u> 0,1–9500	<u>344 ± 100 (560)</u> 0,2–2360
8. Восточная часть ЗПВ	97,7	778	369 (47,4 %)	409 (52,6 %)	202 (26,0 %)	<u>832 ± 135 (1754)</u> 0,1–11448	<u>228 ± 71 (533)</u> 0,1–3018

Всех добытых гидробионтов поднимали на борт судна, друзья разбирали, устанавливали видовой состав моллюсков, у митилид определяли прижизненную массу каждой особи. Среднюю биомассу митилид определяли с учётом станций, где они были найдены (табл. 1). После этого моллюсков в живом виде отпускали в места изъятия. *C. grayanus* и *M. kurilensis* были обнаружены на 1635 станциях (табл. 1).

Для подготовки картографических материалов применяли ГИС MapInfo Pro (<https://mapinfo.ru/product/mapinfo-professional>). Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием программ Microsoft Excel и Statistica (<http://statsoft.ru/>) (определяли средние значения показателей, стандартное отклонение и ошибку среднего при 5%-ном уровне значимости). Соотношения биомасс митилид оценивали *t*-критерием для двух независимых выборок. Для сравнения биомасс *C. grayanus* и *M. kurilensis*, обитающих в разных условиях, использовали критерий Манна — Уитни (непараметрический аналог *t*-критерия для независимых выборок) [Боровиков, 2003]. Нулевую гипотезу отвергали при 5%-ном уровне значимости ($p \leq 0,05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Пространственное распределение *C. grayanus* и *M. kurilensis* в зависимости от типа грунта. ЗПВ простирается от устья реки Туманная на западе до мыса Поворотный на востоке в северо-западной части Японского моря [Люция северо-западного берега Японского моря, 1984] (рис. 3). Грунты в заливе весьма разнообразны. Скалы, глыбы и валуны обычны у крутых берегов и мысов бухт на глубинах до 10–14 м; с увеличением глубины они сменяются на гальку, песок, песчано-илистый либо илистый субстрат. В вершинах бухт преобладают мягкие грунты — песок, илистый песок, ил. Более подробное описание состава грунтов для каждого из выделенных участков ЗПВ приведено в наших предыдущих работах [Седова, Соколенко, 2018a, b, c, 2020a, b, 2021b]. По всему ЗПВ на глубинах до 20 м отмечено преобладание мягких грунтов, на которые пришлось 71,1 % выполненных станций (соответственно, на твёрдые грунты — 28,9 %) (табл. 1). Для отдельных участков ЗПВ это соотношение имело разные значения. Твёрдые грунты наиболее представлены (42,3–47,4 %) в юго-западной и восточной частях ЗПВ, в акваториях архипелага Императрицы Евгении (табл. 1, рис. 3).

На остальных участках количество станций, пришедшихся на твёрдые грунты, варьировало от 8,3 % (бухта Баклан) до 23,3 % (залив Посьета). Митилиды были обнаружены на 27,7 % от всех выполненных учётных станций (табл. 1). Встречались как моновидовые, так и смешанные друзья моллюсков.

На разных участках ЗПВ на твёрдых субстратах (скалах, глыбах, валунах, камнях и гальке) моновидовые друзья мидии Грея составляли 47,4–90,7 %, модиолуса — 2,7–13,7 % (за исключением бухты Баклан), смешанные друзья — 1,7–18,6 %, а в бухте Баклан — 52,6 % (табл. 2). Встречаемость моновидовых друзей мидии Грея на мягких грунтах составляла 25,0–73,1 %, модиолуса — 9,7–50,0 %, смешанных друзей — 7,7–48,7 %. На обоих типах грунта моновидовые друзья мидии Грея доминировали в юго-западной части ЗПВ, в Амурском и Уссурийском заливах, а модиолуса — на мягких грунтах в бухте Бойсмана и в восточной части ЗПВ (табл. 2). Смешанные друзья преобладали на мягких грунтах в заливе Посьета и в акваториях архипелага Императрицы Евгении и на твёрдых субстратах в бухте Баклан.

В целом по ЗПВ (рис. 4) преобладание моновидовых друзей мидии Грея отмечено на 783 станциях (79 % от общего числа станций с митилидами) на предпочтительных для вида твёрдых субстратах, а смешанных друзей обоих видов — на мягких грунтах; эти отличия статистически значимы ($p = 0,001$ и $p = 0,002$ соответственно). Существенных различий в распределении *M. kurilensis* на твёрдых и мягких грунтах не выявлено ($p = 0,341$).

Таблица 2. Соотношение станций с моновидовыми и смешанными друзами митилид и биомасса *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus kurilensis* на твёрдых и мягких грунтах в заливе Петра Великого

Table 2. Ratio of stations with monospecific and mixed aggregations of Mytilidae and biomass values for *Crenomytilus grayanus* and *Modiolus kurilensis* on hard and soft bottom sediments in Peter the Great Bay

Район исследований	Количество станций, в скобках — процент от общего количества станций с митилидами			Средняя биомасса митилид ± ошибка средней, в скобках — стандартное отклонение, под чер- той — диапазон значений, г·м ⁻²	
	<i>C. grayanus</i>	<i>M. kurilensis</i>	<i>C. grayanus</i> + <i>M. kurilensis</i>	<i>C. grayanus</i>	<i>M. kurilensis</i>
Твёрдые грунты					
1. Юго-западная часть ЗПВ	97 (90,7 %)	7 (6,5 %)	3 (2,8 %)	<u>743 ± 166 (1637)</u> 4–14120	<u>88 ± 21 (56)</u> 1–121
2. Залив Посъета	133 (76,0 %)	18 (10,3 %)	24 (13,7 %)	<u>731 ± 87 (1085)</u> 0,1–6000	<u>393 ± 185 (1197)</u> 1–6000
3. Бухта Бойсмана	50 (84,7 %)	8 (13,6 %)	1 (1,7 %)	<u>639 ± 137 (976)</u> 1–4555	<u>77 ± 65 (196)</u> 0,1–600
4. Бухта Баклан	9 (47,4 %)	0	10 (52,6 %)	<u>743 ± 196 (832)</u> 1–2600	<u>18 ± 15 (46)</u> 1–150
5. Амурский залив	70 (73,7 %)	13 (13,7 %)	12 (12,6 %)	<u>524 ± 147 (1309)</u> 0,1–9610	<u>115 ± 30 (148)</u> 0,1–580
6. Акватории архипелага Императрицы Евгении	202 (73,7 %)	21 (7,7 %)	51 (18,6 %)	<u>614 ± 84 (1336)</u> 0,1–11180	<u>656 ± 177 (1498)</u> 0,1–8512
7. Уссурийский залив	97 (84,3 %)	3 (2,7 %)	15 (13,0 %)	<u>907 ± 140 (1477)</u> 1–9500	<u>362 ± 119 (506)</u> 0,1–1940
8. Восточная часть ЗПВ	125 (85,2 %)	11 (7,2 %)	16 (10,6 %)	<u>922 ± 158 (1874)</u> 0,1–11448	<u>113 ± 77 (402)</u> 0,1–2068
Мягкие грунты					
1. Юго-западная часть ЗПВ	19 (73,1 %)	5 (19,2 %)	2 (7,7 %)	<u>41 ± 20 (86)</u> 4–353	<u>77 ± 43 (95)</u> 12–242
2. Залив Посъета	57 (32,2 %)	38 (21,5 %)	82 (46,3 %)	<u>374 ± 76 (901)</u> 0,1–5040	<u>203 ± 42 (464)</u> 1–3110
3. Бухта Бойсмана	2 (25,0 %)	4 (50,0 %)	2 (25,0 %)	<u>3,3 ± 1,1 (2,1)</u> 1–5	<u>1,3 ± 0,2 (0,4)</u> 1–2
4. Бухта Баклан	5 (62,5 %)	2 (25,0 %)	1 (12,5 %)	<u>411 ± 204 (500)</u> 2–1199	<u>1,8 ± 0,6 (1,1)</u> 1–3
5. Амурский залив	43 (43,4 %)	26 (26,3 %)	30 (30,3 %)	<u>829 ± 198 (1692)</u> 0,1–8000	<u>456 ± 169 (1263)</u> 1–8000
6. Акватории архипелага Императрицы Евгении	69 (30,0 %)	49 (21,3 %)	112 (48,7 %)	<u>575 ± 88 (1180)</u> 0,1–7252	<u>420 ± 56 (710)</u> 0,1–3762
7. Уссурийский залив	28 (68,3 %)	4 (9,7 %)	9 (22,0 %)	<u>228 ± 114 (692)</u> 0,1–3870	<u>320 ± 180 (649)</u> 1–2360
8. Восточная часть ЗПВ	21 (42,0 %)	22 (44,0 %)	7 (14,0 %)	<u>379 ± 155 (823)</u> 2–3843	<u>334 ± 115 (620)</u> 1–3018

Биомассы *C. grayanus* и *M. kurilensis* на отдельных участках ЗПВ, как и соотношение твёрдых и мягких грунтов на этих участках, различны (рис. 3, табл. 1, 2). Среднее значение биомассы *C. grayanus* на твёрдых грунтах варьирует от 524 г·м⁻² в Амурском заливе до 922 г·м⁻² в восточной части ЗПВ (табл. 2). На мягких грунтах наиболее высокое значение средней биомассы *C. grayanus* зафиксировано в Амурском заливе (829 г·м⁻²), самое низкое (менее 50 г·м⁻²) — в бухте Бойсмана и в юго-западной части ЗПВ. Среднее значение биомассы *M. kurilensis* на твёрдых грунтах варьировало от 18 г·м⁻² (бухта Баклан) до 656 г·м⁻² (акватории архипелага Императрицы Евгении),

а на мягких — от 77 г·м⁻² (юго-западная часть ЗПВ) до 456 г·м⁻² (Амурский залив), за исключением открытых бухт Бойсмана и Баклан, где вид встречался единично (табл. 2). В заливах Посьета, Амурском и Уссурийском, в акваториях архипелага Императрицы Евгении и в восточной части ЗПВ средние значения биомассы каждого из двух видов составляли более 100 г·м⁻² как на твёрдых, так и на мягких субстратах.

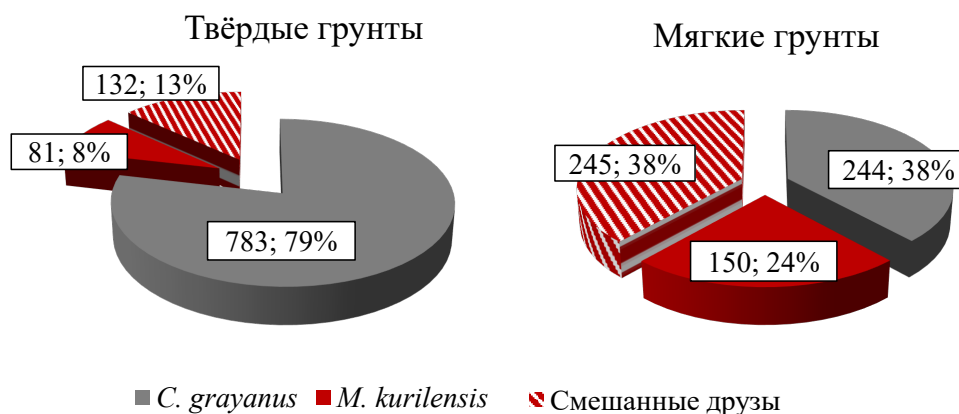


Рис. 4. Соотношение моновидовых и смешанных друз *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus kurilensis* на твёрдых и мягких грунтах в заливе Петра Великого (количество станций; процент от общего количества станций с митилидами)

Fig. 4. Ratio of monospecific and mixed aggregations of *Crenomytilus grayanus* and *Modiolus kurilensis* on hard and soft bottom sediments in Peter the Great Bay (number of stations; percentage of total stations with Mytilidae)

В ЗПВ средние значения биомассы *C. grayanus* и *M. kurilensis* статистически существенно различались ($p = 0,0004$), составляя 645 и 347 г·м⁻² соответственно (табл. 1). Сравнение значений биомассы видов по отдельности на твёрдых и мягких грунтах также продемонстрировало существенные различия ($p = 0,001$ и $p = 0,019$ соответственно). Показатели средних значений биомассы *C. grayanus*, обитающей на твёрдых и мягких субстратах, достоверно отличались ($p = 0,001$), составляя 728 и 491 г·м⁻² соответственно, в то время как между значениями для *M. kurilensis* (370 и 335 г·м⁻²) различий не выявлено ($p = 0,643$) (табл. 3).

Таблица 3. Средняя биомасса митилид на твёрдых и мягких грунтах в заливе Петра Великого, г·м⁻²

Table 3. Mean Mytilidae biomass on hard and soft bottom sediments in Peter the Great Bay, g·m⁻²

Грунты	<i>C. grayanus</i>			<i>M. kurilensis</i>		
	Средняя биомасса ± ошибка средней	Стандартное отклонение	Диапазон значений	Средняя биомасса ± ошибка средней	Стандартное отклонение	Диапазон значений
Твёрдые	728 ± 47	1422	0,1–14120	370 ± 74	1070	0,1–8512
Мягкие	491 ± 51	1134	0,1–8000	335 ± 37	741	0,1–8000

Вертикальное распределение. На твёрдых грунтах в юго-западной части ЗПВ, заливе Посьета и бухте Бойсмана более высокие значения средней биомассы *C. grayanus* отмечены на глубинах 1–14,9 м, в бухте Баклан — на 1–20 м, в акваториях архипелага Императрицы Евгении и в восточной части ЗПВ — на 1–9,9 и 15–20 м, в Уссурийском заливе — на 1–9,9 м (табл. 4). На мягких грунтах в юго-западной части ЗПВ, бухтах Бойсмана и Баклан на глубинах до 5 м

C. grayanus не встречалась, а в Уссурийском заливе и в восточной части ЗПВ она имела низкую биомассу. Более высокие значения отмечены на глубинах 1–9,9 м в заливах Посъета и Амурском и в акваториях архипелага Императрицы Евгении, а также на глубинах 5–9,9 м в бухте Баклан и в восточной части ЗПВ (табл. 4). Поселения *M. kurilensis* с биомассой более 300 г·м⁻² выявлены на твёрдых грунтах на глубинах до 10 м в заливе Посъета и в акваториях архипелага Императрицы Евгении и на глубинах 10–14,9 м в бухте Бойсмана, а на мягких субстратах — на глубинах 5–9,9 м в Амурском заливе и в восточной части ЗПВ и на глубинах 1–10 м в акваториях архипелага Императрицы Евгении (табл. 5).

Таблица 4. Распределение средней биомассы *Crenomytilus grayanus* на твёрдых и мягких грунтах в зависимости от глубины обитания в заливе Петра Великого, г·м⁻²

Table 4. Distribution of mean biomass of *Crenomytilus grayanus* on hard and soft bottom sediments depending on the habitat depth in Peter the Great Bay, g·m⁻²

Участок \ Глубина	1–4,9 м	5–9,9 м	10–14,9 м	15–20 м
	Средняя биомасса ± ошибка средней, в скобках — стандартное отклонение, под чертой — диапазон значений			
Твёрдые грунты				
1. Юго-западная часть ЗПВ	<u>767 ± 161 (992)</u> 4–3530	<u>791 ± 394 (2367)</u> 4–14120	<u>800 ± 302 (1209)</u> 4–3883	<u>239 ± 155 (409)</u> 4–1059
2. Залив Посъета	<u>610 ± 104 (849)</u> 0,3–3900	<u>856 ± 168 (1232)</u> 0,3–6000	<u>930 ± 278 (1390)</u> 1–5100	<u>395 ± 220 (731)</u> 1–2500
3. Бухта Бойсмана	<u>480 ± 191 (787)</u> 1–2615	<u>862 ± 259 (1217)</u> 1–4555	<u>545 ± 216 (683)</u> 1–2070	<u>3 ± 2 (3)</u> 1–5
4. Бухта Баклан	<u>592 ± 405 (993)</u> 1–2592	<u>613 ± 124 (351)</u> 190–1098	<u>977 ± 813 (1408)</u> 80–2600	1000
5. Амурский залив	<u>639 ± 234 (1533)</u> 0,2–9610	<u>418 ± 177 (1019)</u> 0,7–5760	<u>58 ± 46 (80)</u> 3,4–150	0
6. Акватории архипелага Императрицы Евгении	<u>858 ± 158 (1661)</u> 1–11180	<u>483 ± 119 (1109)</u> 1–7854	<u>278 ± 103 (654)</u> 0,4–2882	<u>479 ± 241 (965)</u> 2–2892
7. Уссурийский залив	<u>506 ± 210 (1092)</u> 0,6–5325	<u>994 ± 326 (1459)</u> 1–5000	<u>325 ± 169 (478)</u> 1–1320	<u>282 ± 278 (393)</u> 3–560
8. Восточная часть ЗПВ	<u>964 ± 225 (1770)</u> 0,1–9562	<u>1162 ± 310 (2280)</u> 1–11448	<u>200 ± 138 (572)</u> 0,1–2336	<u>502 ± 333 (941)</u> 1,2–2450
Мягкие грунты				
1. Юго-западная часть ЗПВ	0	<u>107 ± 82 (165)</u> 4–353	4	<u>34 ± 17 (55)</u> 4–177
2. Залив Посъета	<u>555 ± 208 (1247)</u> 0,3–5040	<u>392 ± 119 (916)</u> 0,3–5000	<u>248 ± 71 (421)</u> 0,7–1582	<u>29 ± 20 (61)</u> 0,6–189
3. Бухта Бойсмана	0	0,6	2,5	5
4. Бухта Баклан	0	<u>493 ± 296 (591)</u> 2–1199	<u>247 ± 245 (347)</u> 2–492	0
5. Амурский залив	<u>693 ± 305 (1139)</u> 0,9–4000	<u>1045 ± 302 (2026)</u> 0,9–8000	<u>290 ± 115 (414)</u> 0,1–1200	80
6. Акватории архипелага Императрицы Евгении	<u>1012 ± 280 (1731)</u> 1–7252	<u>736 ± 147 (1246)</u> 0,2–7200	<u>218 ± 57 (408)</u> 0,2–2060	<u>32 ± 25 (104)</u> 0,5–436
7. Уссурийский залив	<u>77 ± 63 (166)</u> 0,2–450	<u>221 ± 146 (506)</u> 0,1–1800	<u>8 ± 3 (8)</u> 1,5–22	<u>0,8 ± 0,3 (0,4)</u> 0,5–1,1
8. Восточная часть ЗПВ	<u>13 ± 10 (14)</u> 3–22	<u>1030 ± 475 (1344)</u> 2–3842	<u>194 ± 74 (257)</u> 3–744	<u>3 ± 0,4 (0,9)</u> 1,6–3,7

Рассматривая весь ЗПВ, можно отметить, что поселения с наибольшей биомассой *C. grayanus* образует на глубинах от 1 до 20 м на твёрдых грунтах (средняя биомасса — 431–805 г·м⁻²) и до 10 м на мягких (рис. 5). При этом средние значения биомассы на глубинах 1–4,9 и 5–9,9 м достоверно не отличались для *C. grayanus*, обитающей на обоих типа грунта ($p = 0,495$ и $p = 0,425$ соответственно). Существенных различий между этими показателями (рис. 5) не обнаружено и у моллюсков, обитающих на твёрдых грунтах на глубинах 10–14,9 и 15–20 м ($p = 0,920$). Между тем средние значения биомассы *C. grayanus* для моллюсков, обитающих на тех же глубинах на мягких грунтах, достоверно отличались ($p = 0,0002$).

Таблица 5. Распределение средней биомассы *Modiolus kurilensis* на твёрдых и мягких грунтах в зависимости от глубины обитания в заливе Петра Великого, г·м⁻²

Table 5. Distribution of mean biomass of *Modiolus kurilensis* on hard and soft bottom sediments depending on the habitat depth in Peter the Great Bay, g·m⁻²

Участок \ Глубина	1–4,9 м	5–9,9 м	10–14,9 м	15–20 м
	Средняя биомасса ± ошибка средней, в скобках — стандартное отклонение, под чертой — диапазон значений			
Твёрдые грунты				
1. Юго-западная часть ЗПВ	81 ± 40 (69) 1–121	121	121	12
2. Залив Посьета	341 ± 216 (1146) 1–6000	860 ± 507 (1717) 1–5048	22 ± 14 (24) 6–50	$2,4 \pm 0,4$ (0,8) 2–3,3
3. Бухта Бойсмана	14 ± 1 (2) 12–15	15 ± 1 (1) 14–17	301 ± 299 (423) 2–600	0,4
4. Бухта Баклан	5 ± 4 (8) 1–15	24 ± 21 (56) 1–150	0	0
5. Амурский залив	132 ± 54 (179) 0,1–580	128 ± 38 (127) 0,2–350	$1,3 \pm 0,4$ (0,6) 0,8–2	0
6. Акватории архипелага Императрицы Евгении	1002 ± 369 (2055) 0,4–8512	490 ± 174 (936) 1–4204	155 ± 59 (166) 1–417	182 ± 180 (360) 0,5–722
7. Уссурийский залив	40	29 ± 14 (24) 2–50	190 ± 187 (266) 2–378	0
8. Восточная часть ЗПВ	205 ± 186 (618) 0,7–2068	57 ± 53 (151) 0,1–432	85 ± 82 (143) 2–250	18 ± 17 (39) 0,7–88
Мягкие грунты				
1. Юго-западная часть ЗПВ	242	61	0	28 ± 16 (28) 12–61
2. Залив Посьета	267 ± 83 (557) 0,5–3110	205 ± 68 (467) 0,6–2496	116 ± 50 (229) 0,5–900	7 ± 2 (6) 1–16
3. Бухта Бойсмана	0	0,7	1,4	1,5
4. Бухта Баклан	0	1,1	1,2	3,0
5. Амурский залив	271 ± 127 (458) 0,5–1640	615 ± 280 (1609) 0,9–8000	235 ± 71 (188) 2–500	18 ± 15 (27) 2–50
6. Акватории архипелага Императрицы Евгении	668 ± 185 (1095) 1,6–3762	464 ± 68 (584) 0,3–2738	254 ± 82 (506) 0,3–1933	13 ± 10 (36) 0,6–126
7. Уссурийский залив	0	157 ± 87 (150) 1–300	8	$1,4 \pm 0,3$ (0,5) 1,1–1,8
8. Восточная часть ЗПВ	219 ± 68 (205) 1–532	609 ± 276 (917) 1–3018	168 ± 136 (332) 1–834	$1,2 \pm 0,03$ (0,05) 1,2–1,3

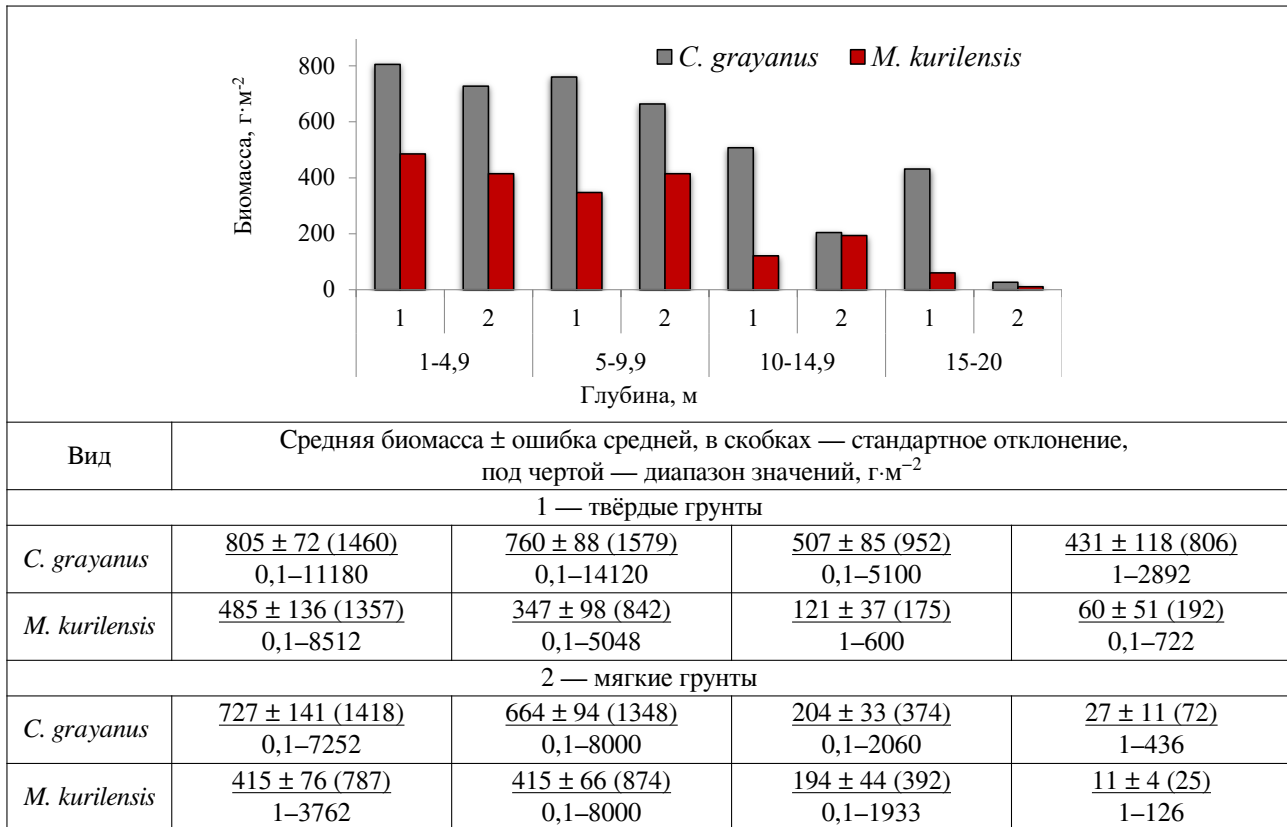


Рис. 5. Распределение средней биомассы *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus kurilensis* в заливе Петра Великого в зависимости от глубины обитания

Fig. 5. Distribution of mean biomass of *Crenomytilus grayanus* and *Modiolus kurilensis* depending on the habitat depth in Peter the Great Bay

M. kurilensis преобладал на глубинах 1–10 м на обоих типах грунта (рис. 5). Средние значения биомассы *M. kurilensis*, обитающего как на твёрдых, так и на мягких субстратах, на глубинах 1–4,9 и 5–9,9 м существенных различий не имели ($p = 0,508$ и $p = 0,985$ соответственно), в то время как на глубинах 10–14,9 и 15–20 м средние значения биомассы вида достоверно отличались ($p = 0,019$ и $p = 0,001$ соответственно).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования и анализ литературных источников подтвердили существование как моновидовых, так и смешанных поселений *C. grayanus* и *M. kurilensis*. По полученным данным, в ЗПВ моновидовые друзы *C. grayanus* преобладали как на твёрдых, так и на мягких субстратах, а смешанные друзы обоих видов — на мягких осадках (рис. 4). Подобные исследования по пространственному распределению митилид на разных типах субстрата по всему ЗПВ ранее не проводили.

Стабильное положение митилид на грунте обеспечивается наличием биссусных нитей, которые смягчают неблагоприятное гидродинамическое воздействие среды [Вехова, 2007]. Известно, что *C. grayanus* более успешно прикрепляется к твёрдым субстратам, а *M. kurilensis* — к мягким [Вехова, 2013, 2019; Селин, 2018b; Селин, Вехова, 2002, 2004; Rees et al., 2008]. Это связано с морфологией и размером биссусных нитей. Мидия Грея, благодаря обтекаемой раковине митилоидной формы и прочному прикреплению к субстрату с помощью мощного биссусного аппарата, предпочитает селиться на твёрдых скально-валунных грунтах на участках прибрежий с умеренным воздействием волн [Скарлато, 1981]. На мягких субстратах мидия Грея

может образовывать поселения только при попадании на прочную основу — на редкие валуны, россыпи камней, раковины моллюсков [Селин, Вехова, 2004]. Модиюлус, имеющий широкую лёгкую раковину с щетинками периостракума и многочисленные длинные тонкие биссусные нити, которые могут глубоко проникать в осадок, тем самым способствуя удержанию моллюска на его поверхности, обычно заселяет защищённые от волнобоя глубинные участки дна заливов и бухт [Вехова, 2007; Селин, 2018a]. При одиночном прикреплении к твёрдым субстратам толщина его биссусных нитей не позволяет удерживаться на их поверхности и образовывать друзы.

Формирование смешанных друз обусловлено тем, что личинки *C. grayanus* и *M. kurilensis* могут оседать на друзы как своего вида, так и другого; это позволяет моллюскам занимать несвойственные им биотопы [Кутищев, Гоголев, 1983; Селин, 1977, 2018a; Lindenbaum et al., 2008; Tsuchiya, 2002]. По литературным данным, в смешанных друзах, сформированных на твёрдых субстратах, обычно сохраняется структура друз *C. grayanus*, а на мягких — *M. kurilensis*. Более устойчивые агрегации создаются в основном на твёрдых субстратах (скалах, глыбах, валунах, камнях) и состоят из средних и крупных друз с плотной пространственной структурой, что повышает эффективность оседания личинок митилид [Вигман, 1983; Кутищев, Гоголев, 1983]. В смешанных друзах на твёрдом субстрате обитание модиюлуса возможно за счёт компенсации его крепления более мощным биссусным аппаратом мидии Грея.

Оседание личинок *C. grayanus* и *M. kurilensis* происходит в донные поселения взрослых особей. После завершения метаморфоза они прикрепляются своими биссусными нитями к поверхности раковин, к биссусным нитям крупных митилид, между щетинок периостракума у модиюлусов [Селин, 2018a]. Однако на мягких грунтах условия оседания молоди затруднены большей засорённостью взрослых особей заиленным песком (из-за этого личинок оседает меньше, чем на твёрдых субстратах). Оседание личинок *C. grayanus* в друзы *M. kurilensis* происходит ежегодно, и при вытеснении особей модиюлуса из смешанных друз могут образовываться моновидовые друзы мидии Грея на мягких грунтах [Селин, 1991]. В благоприятных условиях гидродинамической нагрузки *C. grayanus* могут формировать обширные поселения и на мягких субстратах [Селин, 2018a; Селин, Вехова, 2003; Скарлато и др., 1967]. Успешное сосуществование митилид на разных типах грунта было показано Н. И. Селиным [2018a] на локальном участке залива Восток (ЗПВ).

Доля биомассы *C. grayanus* (от общей биомассы двух видов) на разных участках ЗПВ варьировала от 54,8 до 97,9 %, составляя в среднем по всему заливу 76,9 %. На твёрдых субстратах показатель был выше этого значения (79,0 %), а на мягких — ниже (61,0 %). Меньшие средние значения биомассы *M. kurilensis*, чем у *C. grayanus* (табл. 3), можно объяснить и его субтропическим происхождением, так как акватория большей части ЗПВ наиболее приемлема для обитания низкобореальных видов, а субтропическо-бореальные виды населяют преимущественно мелководные, хорошо прогреваемые летом прибрежные участки, защищённые заливы и бухты [Голиков, Скарлато, 1967; Скарлато, 1981].

Наибольших значений биомасса рассмотренных видов в ЗПВ как на твёрдых, так и на мягких субстратах преимущественно достигала на глубинах от 1 до 10 м, а на глубинах 10–20 м — только биомасса *C. grayanus* на твёрдых грунтах (рис. 5), что не противоречит литературным данным. Известно, что с возрастанием глубин происходит уменьшение показателей встречаемости и биомассы почти всех групп бентоса, за исключением бореально-арктических видов [Голиков, Скарлато, 1967]. Как правило, субтропические виды обитают на глубинах до 5 м, а глубже (до 20 м) преобладают низкобореальные виды [Скарлато и др., 1967].

В юго-западной части ЗПВ, заливе Посьета, бухтах Бойсмана и Баклан наибольшие биомассы мидии Грея на твёрдых грунтах выявлены на глубинах до 15 м, на остальных участках — до 10 м; на мягких грунтах в заливах Посьета и Амурском — до 10 м, а в бухте Баклан и в восточной части ЗПВ — на глубинах 5–10 м (табл. 4). Наибольшие биомассы модиюлуса отмечены на глубинах

до 10 м в заливе Посьета на твёрдых грунтах, а в акваториях архипелага Императрицы Евгении — на обоих типах грунта; на мягких грунтах — на глубинах 5–10 м в Амурском заливе и в восточной части ЗПВ (табл. 5).

Заключение. Ландшафтное разнообразие дна залива Петра Великого (Японское море) обуславливает почти повсеместное распространение *C. grayanus* и *M. kurilensis*, что отражает хорошую адаптацию моллюсков к условиям, характерным для этой части их ареала. Обилие *C. grayanus* и *M. kurilensis* на разных участках залива варьирует в широких пределах, однако средние показатели биомассы мидии Грея на твёрдых грунтах превышают их значение на мягких в 1,5 раза, а биомассу модиолуса как на твёрдых, так и на мягких грунтах — в 2 раза. Разницы между средними значениями биомассы *M. kurilensis* на твёрдых и мягких субстратах не отмечено. Как на твёрдых, так и на мягких грунтах преобладают моновидовые друзы мидии Грея, а смешанные друзы обоих видов доминируют на мягких субстратах.

При планировании промысла митилид в заливе Петра Великого необходимо учитывать следующее: поселения с максимальной биомассой оба вида образуют на глубинах до 10 м (*C. grayanus* — на твёрдых грунтах, *M. kurilensis* — на мягких), что позволяет вести добычу водолазным способом.

Благодарность. Авторы искренне благодарны анонимным рецензентам за конструктивные замечания и рекомендации, которые были нами учтены при подготовке данной статьи к публикации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Боровиков В. П. *STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере*. 2-е изд. Москва [и др.] : Питер, 2003. 688 с. [Borovikov V. P. *STATISTICA. Iskusstvo analiza dannykh na komp'yutere*. 2nd ed. Moscow [et al.] : Piter, 2003, 668 p. (in Russ.)]
2. Вехова Е. Е. Сравнительная морфология биссусных нитей трёх представителей семейства Mytilidae (Bivalvia) из Японского моря // *Зоологический журнал*. 2007. Т. 86, № 2. С. 154–162. [Vekhova E. E. Comparative morphology of byssal threads in three Mytilidae (Bivalvia) species from the Sea of Japan. *Zoologicheskii zhurnal*, 2007, vol. 86, no. 2, pp. 154–162. (in Russ.)]
3. Вехова Е. Е. Особенности роста и формы раковины трёх представителей семейства Mytilidae (Bivalvia) // *Зоологический журнал*. 2013. Т. 92, № 4. С. 399–408. [Vekhova E. E. The peculiarities of growth and shell morphology of three Mytilidae (Bivalvia) species from the Sea of Japan. *Zoologicheskii zhurnal*, 2013, vol. 92, no. 4, pp. 399–408. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0044513413040181>
4. Вехова Е. Е. Адаптивная морфология биссуса у *Mytilus coruscus*, *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus modiolus* (Mytilidae, Bivalvia) из Японского моря // *Зоологический журнал*. 2019. Т. 98, № 3. С. 245–259. [Vekhova E. E. Byssus adaptive morphology in *Mytilus coruscus*, *Crenomytilus grayanus* and *Modiolus modiolus* (Mytilidae, Bivalvia) from the Sea of Japan. *Zoologicheskii zhurnal*, 2019, vol. 98, no. 3, pp. 245–259. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S0044513419020193>
5. Вигман Е. П. Структура друз мидии Грея // *Биология мидии Грея*. Москва : Наука, 1983. С. 88–108. [Vigman E. P. Structure of Gray's mussel clumps. In: *Biologiya midii Greya*. Moscow : Nauka, 1983, pp. 88–108. (in Russ.)]
6. Волова Г. Н., Скарлато О. А. *Двустворчатые моллюски залива Петра Великого*. Владивосток : Дальневосточное книжное издательство, 1980. 95 с. [Volova G. N., Skarlato O. A. *Dvustvorchatye molluski zaliva Petra Velikogo*. Vladivostok : Dal'nevostochnoe knizhnoe izdatel'stvo, 1980, 95 p. (in Russ.)]
7. Голиков А. Н., Скарлато О. А. Моллюски залива Посьет (Японское море) и их экология. Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фаун // *Труды Зоологического института АН СССР*. 1967. Т. 42. С. 5–154. [Golikov A. N., Skarlato O. A. Molluscs of the Possiet Bay (the Sea of Japan) and their ecology. *Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR*, 1967, vol. 42, pp. 5–154. (in Russ.)]

8. Зуенко Ю. И. *Промысловая океанология Японского моря*. Владивосток : ТИНРО-Центр, 2008. 227 с. [Zuenko Yu. I. *Promyslovaya okeanologiya Yaponskogo morya*. Vladivostok : TINRO-Tsentr, 2008, 227 p. (in Russ.)]
9. Кутишев А. А., Гоголев А. Ю. Взаимодействие видов мидии Грея и модиолуса диффицилиса в различных экологических условиях // *Биология мидии Грея*. Москва : Наука, 1983. С. 115–118. [Kutishchev A. A., Gogolev A. Yu. Interaction of *Crenomytilus grayanus* and *Modiolus diffcilis* mussel species under different ecological conditions. In: *Biologiya midii Greya*. Moscow : Nauka, 1983, pp. 115–118. (in Russ.)]
10. *Лоция северо-западного берега Японского моря. От реки Туманная до мыса Белкина*. Санкт-Петербург : Гл. упр. навиг. и океаногр., 1984. 319 с. [Lotsiya severo-zapadnogo berega Yaponskogo morya. Ot reki Tumannaya do mysy Belkina. Saint Petersburg : Gl. upr. navig. i okeanogr., 1984, 319 p. (in Russ.)]
11. Мануйлов В. А. *Подводные ландшафты залива Петра Великого*. Владивосток : Издательство Дальневосточного университета, 1990. 168 с. [Manuilov V. A. *Podvodnye landshafty zaliva Petra Velikogo*. Vladivostok : Izdatel'stvo Dal'nevostochnogo universiteta, 1990, 168 p. (in Russ.)]
12. Преображенский Б. В., Жариков В. В., Дубейковский Л. В. *Основы подводного ландшафтоведения. Управление морскими экосистемами*. Владивосток : Дальнаука, 2000. 352 с. [Preobrazhensky B. V., Zharikov V. V., Dubeikovskiy L. V. *Basics of Underwater Landscape Studies. Management of Marine Ecosystems*. Vladivostok : Dal'nauka, 2000, 352 p. (in Russ.)]
13. Разин А. И. *Морские промысловые моллюски южного Приморья* : Предварительные результаты Япономорской экспедиции ТИРХа по изучению промысловых моллюсков в 1931–32 гг. / под ред. В. В. Заостровского. Москва ; Хабаровск : Дальневосточное краев. изд-во, 1934. 106 с. (Известия / Тихоокеанск. науч. инст. рыбного хозяйства ; т. 8). [Razin A. I. *Morskie promyslovyye mollyuski yuzhnogo Primor'ya* : Predvaritel'nye rezul'taty Yaponomorskoj ekspeditsii TIRKha po izucheniyu promyslovykh mollyuskov v 1931–32 gg. / V. V. Zaostrovskii (Ed.). Moscow ; Khabarovsk : Dal'nevostochnoe kraev. izd-vo, 1934, 106 p. (Izvestiya / Tikhookeansk. nauch. inst. rybnogo khozyaistva ; vol. 8). (in Russ.)]
14. Седова Л. Г. Промысел и ресурсы двустворчатых моллюсков в прибрежье Приморского края (Японское море) // *Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование* : материалы XI Национальной (Всероссийской) научно-практической конференции, 24–25 марта 2020 г. Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2020. С. 54–58. [Sedova L. G. Bivalve mollusks fishery and resources at the coast area of Primorsky Krai (Japan Sea). In: *Prirodnye resursy, ikh sovremennoe sostoyanie, okhrana, promyslovoe i tekhnicheskoe ispol'zovanie* : materialy XI Natsional'noi (Vserossiiskoi) nauchno-prakticheskoi konferentsii, 24–25 March, 2020. Petropavlovsk-Kamchatsky : KamchatGTU, 2020, pp. 54–58. (in Russ.)]
15. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Распределение и ресурсы мидии Грея и модиолуса курильского в Амурском заливе (залив Петра Великого, Японское море) // *Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана* : материалы V Международной научно-технической конференции, Владивосток, 22–24 мая 2018 г. : [в 2 ч.]. Владивосток : Дальрыбвтуз, 2018а. Ч. I. С. 184–189. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. Distribution and resources of mussel *Crenomytilus grayanus* and horsemussel *Modiolus kurilensis* in the Amur Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan). In: *Urgent Problems of the World Ocean Biological Resources Development* : proceedings of the V International scientific & technical conference, Vladivostok, 22–24 May, 2018 : [in 2 pt.]. Vladivostok : Dal'rybvuz, 2018a, pt. 1, pp. 184–189. (in Russ.)]
16. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Распределение мидии Грея *Crenomytilus grayanus* и модиолуса курильского *Modiolus kurilensis* в заливе Посыета (залив Петра Великого, Японское море) // *Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование* : материалы IX Всероссийской научно-практической конференции, 20–22 марта 2018 г. Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2018b. С. 88–92. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. Distribution of mussel *Crenomytilus grayanus* and horsemussel *Modiolus kurilensis* in the Posyet Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan). In: *Prirodnye resursy, ikh sovremennoe sostoyanie, okhrana,*

- promyslovoe i tekhnicheskoe ispol'zovanie* : materialy IX Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, 20–22 March, 2018. Petropavlovsk-Kamchatsky : KamchatGTU, 2018b, pp. 88–92. (in Russ.)]
17. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Ресурсы и распределение мидии Грея и модиолуса курильского в бухтах Бойсмана и Баклан (залив Петра Великого, Японское море) // *Актуальные вопросы рыболовства, рыбоводства (аквакультуры) и экологического мониторинга водных экосистем* : материалы Международной научно-практической конференции, посвящённой 90-летию Азовского научно-исследовательского института рыбного хозяйства, 11–12 декабря 2018 г. Ростов-на-Дону : АЗНИИРХ, 2018с. С. 215–219. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. Stock and distribution of mussel *Crenomytilus grayanus* and horse mussel *Modiolus kurilensis* in the Boysman and Baklan bays (Peter the Great Gulf, the Sea of Japan). In: *Aktual'nye voprosy rybolovstva, rybovodstva (akvakul'tury) i ekologicheskogo monitoringa vodnykh ekosistem* : materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, posvyashchennoi 90-letiyu Azovskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva, 11–12 December, 2018. Rostov-on-Don : AzNIIRKh, 2018с, pp. 215–219. (in Russ.)]
 18. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Состояние поселений, ресурсы и промысел мидии Грея *Crenomytilus grayanus* в прибрежье Приморского края (Японское море) // *Известия ТИНРО*. 2019. Т. 198. С. 33–45. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. State of settlements, resources and fishery of Gray mussel *Crenomytilus grayanus* at the coast of Primorsky Region (Japan Sea). *Izvestiya TINRO*, 2019, vol. 198, pp. 33–45. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-198-33-45>
 19. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Распределение и ресурсы мидии Грея и модиолуса курильского в Уссурийском заливе (залив Петра Великого, Японское море) // *Промысловые беспозвоночные* : материалы IX Всероссийской научной конференции, Керчь, 30 сентября – 2 октября 2020 г. Симферополь : АРИАЛ, 2020а. С. 102–107. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. Distribution and resources of mussel *Crenomytilus grayanus* and horse mussel *Modiolus kurilensis* in the Ussuri Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan). In: *Promyslovye bespozvonochnye* : materialy IX Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii, Kerch, 30 September – 2 October, 2020. Simferopol : ARIAL, 2020a, pp. 102–107. (in Russ.)]
 20. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Распределение мидии Грея и модиолуса курильского в северо-восточной части залива Петра Великого (Японское море) // *Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование* : материалы II Международной научно-практической конференции, Керчь, 27–30 мая 2020 г. Симферополь : АРИАЛ, 2020б. С. 436–441. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. Distribution of mussel *Crenomytilus grayanus* and horse mussel *Modiolus kurilensis* in the north-eastern Peter the Great Bay (Sea of Japan). In: *Biologicheskoe raznoobrazie: izuchenie, sokhranenie, vosstanovlenie, racional'noe ispol'zovanie* : materialy II Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, Kerch, 27–30 May, 2020. Simferopol : ARIAL, 2020b, pp. 436–441. (in Russ.)]
 21. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Ресурсы и состав поселений модиолуса курильского *Modiolus kurilensis* в заливе Петра Великого (Японское море) // *Морской биологический журнал*. 2021а. Т. 6, № 2. С. 83–94. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. Resources and structure of horse mussel *Modiolus kurilensis* settlements in Peter the Great Bay (the Sea of Japan). *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2021a, vol. 6, no. 2, pp. 83–94. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2021.06.2.06>
 22. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Пространственное распределение мидии Грея и модиолуса курильского в районе архипелага Императрицы Евгении (залив Петра Великого, Японское море) // *Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование* : материалы XII Национальной (Всероссийской) научно-практической конференции, 28–29 апреля 2021 г. : [в 2 ч.]. Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2021б. Ч. 1. С. 71–75. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. Distribution of mussel *Crenomytilus grayanus* and horse mussel *Modiolus kurilensis* in the waters of Archipelago of Empress Eugenia (Peter the Great Bay, Japan Sea). In: *Prirodnye resursy, ikh sovremennoe sostoyanie, okhrana, promyslovoe*

- i tekhnicheskoe ispol'zovanie* : materialy XII Natsional'noi (Vserossiiskoi) nauchno-prakticheskoi konferentsii, 28–29 April, 2021 : [in 2 pt.]. Petropavlovsk-Kamchatsky : KamchatGTU, 2021b, pt. I, pp. 71–75. (in Russ.)]
23. Селин Н. И. Строение друз мидии Грайана на заиленных грунтах // *Всесоюзная конференция по использованию промысловых беспозвоночных на пищевые, кормовые и технические цели*, Одесса, 22–25 ноября 1977 г. : тезисы докладов. Москва : [б. и.]. С. 83–84. [Selin N. I. Stroenie druz midii Graiana na zaïlennykh gruntakh. In: *Vsesoyuznaya konferentsiya po ispol'zovaniyu promyslovykh bespozvochnykh na pishchevye, kormovye i tekhnicheskiye tseli*, Odesa, 22–25 November, 1977 : tezisy dokladov. Moscow : [s. n.], pp. 83–84. (in Russ.)]
 24. Селин Н. И. Структура поселений и рост мидии Грея в сублиторали Японского моря // *Биология моря*. 1991. № 2. С. 55–63. [Selin N. I. Population structure and growth of the mussel *Crenomytilus grayanus* in the subtidal zone of the Sea of Japan. *Biologiya morya*, 1991, no. 2, pp. 55–63. (in Russ.)]
 25. Селин Н. И. Состав и структура смешанных поселений *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) и *Modiolus kurilensis* (Bernard, 1983) (Bivalvia: Mytilidae) в заливе Петра Великого Японского моря // *Биология моря*. 2018a. Т. 44, № 5. С. 307–316. [Selin N. I. The composition and structure of a mixed population of *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) and *Modiolus kurilensis* (Bernard, 1983) (Bivalvia: Mytilidae) in Peter the Great Bay, Sea of Japan. *Biologiya morya*, 2018a, vol. 44, no. 5, pp. 307–316. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S0134347518050029>
 26. Селин Н. И. Онтогенетическая изменчивость прочности биссусного прикрепления к субстрату у *Modiolus kurilensis* F. R. Bernard, 1983 (Bivalvia: Mytilidae) в связи с дружным характером организации // *Биология моря*. 2018b. Т. 44, № 6. С. 418–420. [Selin N. I. Ontogenetic variation in byssal attachment strength of *Modiolus kurilensis* F. R. Bernard, 1983 (Bivalvia: Mytilidae) in connection with spatial organization in druses. *Biologiya morya*, 2018b, vol. 44, no. 6, pp. 418–420. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S106307401806010X>
 27. Селин Н. И., Вехова Е. Е. Морфология двустворчатых моллюсков *Crenomytilus grayanus* и *Mytilus coruscus* в связи с особенностями их пространственного распределения в верхней сублиторали // *Биология моря*. 2002. Т. 28, № 3. С. 228–232. [Selin N. I., Vekhova E. E. Morphology of the bivalve mollusks *Crenomytilus grayanus* and *Mytilus coruscus* in relation to their spatial distribution in the upper subtidal zone. *Biologiya morya*, 2002, vol. 28, no. 3, pp. 228–232. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1023/A:1016809823033>
 28. Селин Н. И., Вехова Е. Е. Морфологические адаптации мидии *Crenomytilus grayanus* (Bivalvia) к прикрепленному образу жизни // *Биология моря*. 2003. Т. 29, № 4. С. 262–267. [Selin N. I., Vekhova E. E. Morphological adaptations of the mussel *Crenomytilus grayanus* (Bivalvia) to attached life. *Biologiya morya*, 2003, vol. 29, no. 4, pp. 262–267. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1023/A:1025480725601>
 29. Селин Н. И., Вехова Е. Е. Динамика образования биссусных нитей у *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus modiolus* (Bivalvia) при повторном прикреплении к субстрату // *Биология моря*. 2004. Т. 30, № 6. С. 476–478. [Selin N. I., Vekhova E. E. Dynamics of byssal thread production in *Crenomytilus grayanus* and *Modiolus modiolus* (Bivalvia) upon reattachment to substrate. *Biologiya morya*, 2004, vol. 30, no. 6, pp. 476–478. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1007/s11179-005-0008-7>
 30. Скарлато О. А. *Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана*. Ленинград : Наука, 1981. 480 с. (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР ; вып. 126). [Skarlato O. A. *Dvustvorchatye mollyuski umerennykh shirot zapadnoi chasti Tikhogo okeana*. Leningrad : Nauka, 1981, 480 p. (Opredeliteli po faune SSSR, izdavayemye Zool. in-tom AN SSSR ; iss. 126). (in Russ.)]
 31. Скарлато О. А., Голиков А. Н., Василенко С. В., Цветкова Н. Л., Грузов Е. Н., Несис К. Н. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива По-сьет (Японское море) // *Исследование фауны морей*. 1967. Т. 5 (13). С. 5–61. [Skarlato O. A., Golikov A. N., Vasilenko S. V., Tsvetkova N. L., Gruzov E. N., Nesis K. N. Composition, structure and distribution of bottom biocoenoses in the coastal waters of the Possjet Bay (the Sea of Japan). In: *Explorations of the Fauna of the Seas*, 1967, vol. 5 (13), pp. 5–61. (in Russ.)]

32. Lindenbaum C., Bennell J. D., Rees E. I. S., McClean D., Cook W., Wheeler A. J., Sanderson W. G. Small-scale variation within a *Modiolus modiolus* (Mollusca: Bivalvia) reef in the Irish Sea: I. Seabed mapping and reef morphology. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2008, vol. 88, iss. 1, pp. 133–141. <https://doi.org/10.1017/S0025315408000374>
33. Rees E. I. S., Sanderson W. G., Mackie A. S. Y., Holt R. H. F. Small-scale variation within a *Modiolus modiolus* (Mollusca: Bivalvia) reef in the Irish Sea. III. Crevice, sediment infauna and epifauna from targeted cores. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2008, vol. 88, iss. 1, pp. 151–156. <https://doi.org/10.1017/S0025315408000052>
34. Tsuchiya M. Faunal structures associated with patches of mussels on East Asian coasts. *Helgoland Marine Research*, 2002, vol. 56, pp. 31–36. <https://doi.org/10.1007/s10152-001-0099-2>

**FEATURES OF SPATIAL DISTRIBUTION
OF *CRENOMYTILUS GRAYANUS* AND *MODIOLUS KURILENSIS*
(BIVALVIA, MYTILIDAE)
IN PETER THE GREAT BAY (THE SEA OF JAPAN)**

L. G. Sedova and D. A. Sokolenko

Pacific branch of “VNIRO” (“TINRO”), Vladivostok, Russian Federation

E-mail: ludmila.sedova@tinro-center.ru

The bivalves of the family Mytilidae – *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) and *Modiolus kurilensis* Bernard, 1983 – are Pacific, Asian species and mass representatives of upper sublittoral epifauna in coastal waters of Peter the Great Bay (the Sea of Japan). *C. grayanus* is a traditional commercial species, and *M. kurilensis* is a promising one; resources of both molluscs are significant. The aim of the work is the comparative analysis of spatial distribution and biomass of *C. grayanus* and *M. kurilensis* on different types of bottom sediments and habitat depths in Peter the Great Bay. The investigation was carried out in 2007–2019 by scuba diving hydrobiological techniques at depths of down to 20 m. The data were analyzed for 5,911 stations; Mytilidae representatives were found at 1,635 stations. For mytilids, vital mass of each individual was determined, and mean biomass was estimated. The landscape diversity of Peter the Great Bay bottom determines an almost ubiquitous distribution of *C. grayanus* and *M. kurilensis*, and this reflects good adaptation of molluscs to conditions typical for this part of their area. Monospecific aggregations of *C. grayanus* prevailed both on hard and soft bottom sediments (78.6 and 38.2% of total stations with Mytilidae, respectively), while mixed aggregations of both species prevailed on soft bottom sediments (38.3%). On soft bottom sediments, monospecific aggregations of *M. kurilensis* were more common (23.5%) than on hard ones (8.1%). In Peter the Great Bay, mean biomass of *C. grayanus* on hard bottom sediments was $(728 \pm 47) \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ varying from $524 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ (the Amur Bay) to $922 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ (eastern Peter the Great Bay). The value for mean biomass of *C. grayanus* on soft bottom sediments was $(491 \pm 51) \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ varying from $228 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ (the Ussuri Bay) to $829 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ (the Amur Bay), except for southwestern Peter the Great Bay and Boisman Bay, where the value was below $50 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$. Mean biomass of *M. kurilensis* on hard bottom sediments was $(370 \pm 74) \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ varying from $18 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ (Baklan Bay) to $656 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ (the Empress Eugénie Archipelago water areas). The value for mean biomass of *M. kurilensis* on soft bottom sediments was $(335 \pm 37) \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ varying from $77 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ (southwestern Peter the Great Bay) to $456 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ (the Amur Bay), except for Boisman and Baklan bays where the species was rare. In Peter the Great Bay, maximum values of the mean biomass for both species were recorded at depths of 1–10 m (*C. grayanus*, $664\text{--}805 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$; *M. kurilensis*, $347\text{--}485 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$); with increasing habitat depth, the abundance of both species decreased. The mean biomass of *C. grayanus* inhabiting hard bottom sediments at 10–20 m was quite high as well – $431\text{--}507 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$. On soft bottom sediments, with a shift in depth from 10–15 to 15–20 m, its mean biomass decreased from (204 ± 33) to $(27 \pm 11) \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$. The mean biomass of *M. kurilensis* inhabiting both types of bottom sediments at 10–15 m was $121\text{--}194 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$, and at 15–20 m, the value was $11\text{--}60 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$.

Keywords: mytilids, Mytilidae, Gray mussel, *Crenomytilus grayanus*, horsemussel, *Modiolus kurilensis*, biomass, distribution, bottom sediments, habitat depth, Peter the Great Bay, Sea of Japan