

УДК 594.1:551.463.6(265.54)

Д.А. Соколенко, М.В. Калинина, Ю.И. Зуенко, Л.Г. Седова*
Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ НА СРОКИ РАЗМНОЖЕНИЯ СПИЗУЛЫ САХАЛИНСКОЙ В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

Обсуждается влияние океанологических факторов на сроки размножения двусторчатого съедобного моллюска спизулы сахалинской (*Spisula sachalinensis*) в зал. Петра Великого. Исследованы четыре бухты, различающиеся по термическому режиму вод, что в основном обусловлено разной степенью влияния на них материкового стока. Сумма эффективных температур, необходимых для развития половых клеток и осуществления нереста *S. sachalinensis*, в этих бухтах составляет около 700 градусо-дней, но динамика стадий репродуктивного цикла спизулы в разных бухтах различна и согласуется с местными особенностями годового хода температуры воды. В бухтах Муравьиная и Нарва в течение осеннего периода реализуется примерно 43 % необходимой суммы температур, а в бухте Пограничной — лишь около 30 %. Сумма эффективных температур, реализуемая в весенне-летний период, в бухте Пограничной более высока (70 % необходимой суммы) и набирается за счет большего количества дней, протекающих в основном при низких положительных температурах. Период размножения *S. sachalinensis* в бухте Муравьиной длится с третьей декады мая по третью декаду июня, в бухте Нарва — с начала июня до третьей декады июля, в бухте Рейд Паллада со второй декады июня по третью декаду июля, а в бухте Пограничной — со второй декады июня по первую декаду августа.

Ключевые слова: *Spisula sachalinensis*, сроки нереста, океанологические условия, сумма эффективных температур, зал. Петра Великого, Японское море.

Sokolenko D.A., Kalinina M.V., Zuenko Yu.I., Sedova L.G. Environments influence on the terms of *Spisula sachalinensis* spawning in Peter the Great Bay (Japan Sea) // Izv. TINRO. — 2010. — Vol. 162. — P. 268–280.

Oceanographic factors influence on the terms of spawning is discussed for surf clam *Spisula sachalinensis* in four bays of Peter the Great Bay with different water regime. Features of structure and distribution of the clam settlements are similar in all bays, but the difference of water temperature and warming/cooling rate causes the different terms of its spawning: since late May to late June in the Muravyinaya Bay, since early June to late July in the Narva Bay, since mid June to late July in the Road Pallada Bay, and since mid June to early August in the Pogranichnaya Bay. The

* Соколенко Дмитрий Анатольевич, научный сотрудник, e-mail: sokolenko@tinro.ru; Калинина Марианна Витальевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: kalininatv@tinro.ru; Зуенко Юрий Иванович, доктор географических наук, заведующий сектором, e-mail: zuenko_yury@hotmail.com; Седова Людмила Георгиевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: sedova@tinro.ru.

cumulative sum of effective temperature necessary for successive development of gametal cells and spawning of *S. sachalinensis* is estimated as 700 degree-days for all bays. In autumn about 43 % of this sum is realized in the bays Muravyinaya and Narva, but only 30 % — in the Pogranichnaya Bay where the major part of this sum (70 %) is realized in spring because of longer period before the spawning in conditions of relatively low temperature.

Key words: *Spisula sachalinensis*, term of spawning, oceanographic conditions, cumulative sum of effective temperature, Peter the Great Bay, Japan Sea.

Введение

Двустворчатый закапывающийся моллюск *Spisula sachalinensis* (Schrenck, 1861) — тихоокеанский приазиатский низкобореальный вид, ареал которого простирается от юга Корейского полуострова (36° с.ш.) до Советской Гавани (49° с.ш.), включая северную часть о. Хонсю, о-ва Хоккайдо, Сахалин, Кунашир и все побережье Приморья от устья р. Туманной до мыса Золотого (Разин, 1934; Скарлато, 1981; Lutaenko et al., 2003; Соколенко, Седова, 2008).

Для беспозвоночных, живущих в сублиторали умеренных вод при значительных межсезонных колебаниях условий среды, основным фактором, регулирующим процессы гаметогенеза и нереста, является температура (Милейковский, 1970; Кауфман, 1977). Сроки размножения моллюска в разных частях ареала могут сильно различаться в зависимости от термических условий мест обитания: так, на юге Хоккайдо спизула нерестится в конце мая — начале июня (Takahashi, Takano, 1970; Takahashi, Yamamoto, 1970), а у Корейского полуострова — в июне-июле (Lee et al., 1997). По данным разных исследователей (Иванов, 1930; Касьянов и др., 1974, 1980; Медведева, 1976), в зал. Петра Великого (в центре ареала) нерест спизулы начинается в июне при температуре около 14 °С, а его продолжительность зависит от условий местообитания. Однако в разных бухтах зал. Петра Великого термические условия существенно различаются, что может проявиться в различиях сроков начала нереста и его продолжительности.

Цель настоящей работы — оценка влияния особенностей океанологического режима в бухтах разного типа на сроки размножения *S. sachalinensis*.

Материалы и методы

Биологический материал был получен при проведении учетных съемок промысловых скоплений спизулы сахалинской, выполненных в весенне-осенний период с 2003 по 2008 г. на НИС “Убежденный” (табл. 1). Работы проводили в зал. Петра Великого: бухтах Муравьиная (Уссурийский залив), Нарва (Амурский залив), Пограничная (о. Попова) и Рейд Паллада (зал. Посьета) (рис. 1).

Таблица 1
Объем использованного биологического материала (2003–2008 гг.)
Table 1

Район	Biological data description (2003–2008)			
	Весна	Лето	Осень	Итого
Бухта Муравьиная	22	138	137	297
Бухта Нарва	25	125	47	197
Бухта Пограничная	102	207	74	383
Бухта Рейд Паллада	49	148	32	229
Итого	198	618	290	1106

Отбор проб осуществляли водолазным способом. Линейные размеры моллюсков (длину раковины) определяли штангенциркулем с точностью ± 1 мм.

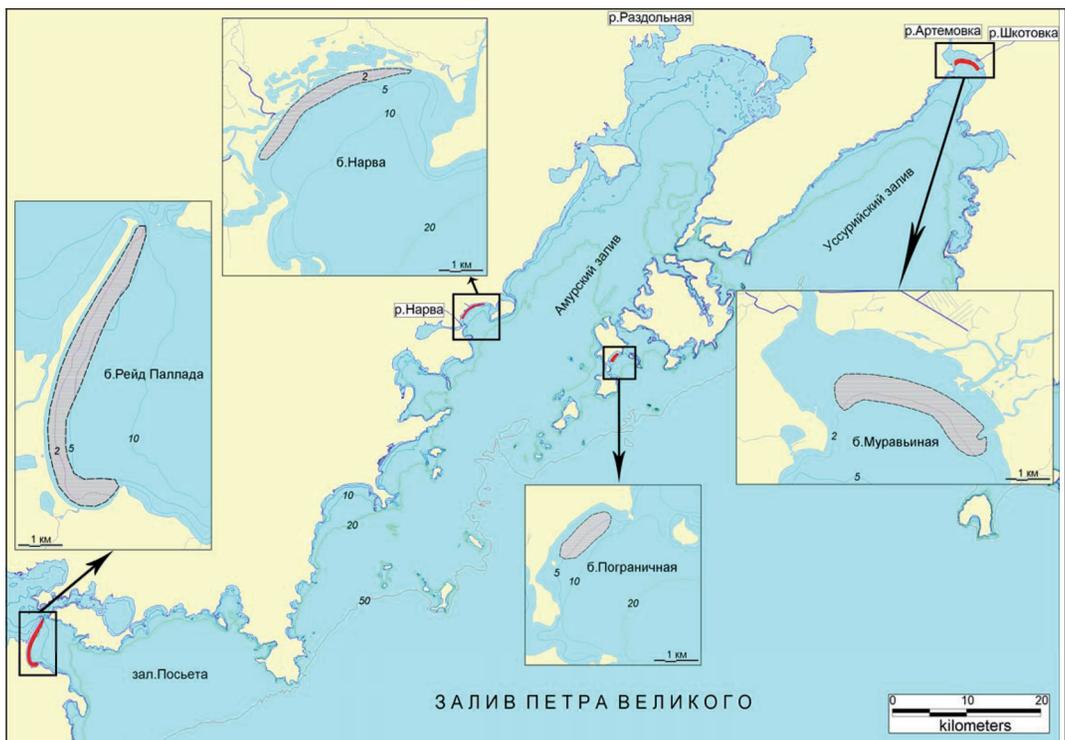


Рис. 1. Исследованные поселения *S. sachalinensis* в разных бухтах зал. Петра Великого

Fig. 1. Studied habitats of *S. sachalinensis* in Peter the Great Bay

Для изучения процессов размножения были взяты половозрелые особи *S. sachalinensis* с длиной раковины более 70 мм. Пол и стадию зрелости гонады моллюсков определяли на прижизненных мазках и на постоянных гистологических препаратах под микроскопом, используя следующую классификацию: 0 — стадия покоя, 1 — начала развития, 2 — активного гаметогенеза, 3 — преднерестовая, 4 — посленерестовая (Калинина, 2005). В нерестовый период отмечали животных с “текучими” гонадами, т.е. находящихся в состоянии нереста. Сроки массового нереста определяли по доле нерестящихся животных (свыше 30 %). Для гистофизиологических исследований кусочки гонады 5 x 5 мм фиксировали в 96 %-ном этиловом спирте с последующим помещением в 70 %-ный спиртовой раствор. Обработку зафиксированного материала проводили по стандартной методике (Ромейс, 1955). Парафиновые срезы окрашивали гематоксилином Эрлиха и эозином. Препараты просматривали и анализировали под микроскопом LABOVAL 4.

Репродуктивный цикл *S. sachalinensis* в зал. Петра Великого протекает в течение одного года, поэтому для описания сезонной изменчивости состояния гонад в зимний период нами были использованы литературные данные (Медведева, 1976; Касьянов и др., 1980).

Для характеристики океанологических условий обитания спизулы использованы все имеющиеся в базах данных ТИНРО-центра материалы наблюдений в мелководных частях рассматриваемых районов, собранные в квадратах: 42°56'–42°58' с.ш. 131°43'–131°45' в.д. (бухта Пограничная), 42°59'–43°01' с.ш. 131°29'–131°32' в.д. (бухта Нарва), 43°15'–43°18' с.ш. 132°15'–132°20' в.д. (бухта Муравьиная) и 42°33'–42°38' с.ш. 130°45'–130°50' в.д. (бухта Рейд Паллада) с 1984 по 2009 г.; температуру воды измеряли также во время сбора биологического материала. До середины 1990-х гг. измерения температуры производили глубоководными термометрами с отбором проб воды батометрами на соленость, которую определяли в лаборатории электросолемерами. Начиная с 1998 г. большинство

измерений температуры и солености выполнены океанологическими зондами Sea-Bird SBE-19plus, Sea-Bird SBE-25 и AST-1000p.

Как правило, океанологические съемки мелководий выполнялись в течение 1 сут по очень частой сетке из 3–12 станций. Всего в период с марта по ноябрь 1984–2009 гг. в бухте Пограничной выполнено 65 съемок, в бухте Нарва — 35, в бухте Муравьиной — 32 и в бухте Рейд Паллада — 14 съемок. Чтобы охарактеризовать океанологические условия обитания спизулы в бухте в целом, результаты измерений на всех станциях каждой съемки осредняли после их интерполяции на нужный горизонт. Для получения среднесезонного сезонного хода температуры и солености средние по съемкам данные осредняли для каждого месяца разных лет, а затем помесечно за все годы наблюдений. Графики среднесезонного сезонного хода температуры строили по среднемесячным данным (с учетом средних дат), используя сплайн-интерполяцию. Накопленные суммы тепла рассчитывали по интерполированным ежесуточным значениям температуры.

Результаты и их обсуждение

Характеристика районов обитания спизулы. Исследуемые бухты относятся к разным типам: бухта Муравьиная, расположенная в вершине Уссурийского залива, — к полуопресненному заилленно-защищенному типу, а бухты Нарва, Пограничная и Рейд Паллада — к морскому прибойно-намывному типу (Разин, 1934). Поселения спизулы обычно имеют ленточную форму, вытянутую вдоль береговой линии на песчаных грунтах, часто граничат с поясом зостеры, причем на границе с зостерой наблюдается повышенная концентрация моллюсков (рис. 1).

В полузакрытых бухтах наибольшие плотности поселения моллюсков наблюдаются на глубинах 1,5–3,0 м, а в открытых, сильно подверженных прибою — на глубинах 3,0–5,0 м. В зависимости от степени прибойности спизула имеет максимальный батиметрический диапазон обитания в бухте Пограничной, а минимальный — в бухте Муравьиной (табл. 2). Наибольшую протяженность и площадь имеет поселение в бухте Рейд Паллада, а наименьшие — в бухте Пограничной. Основную часть всех поселений составляют половозрелые особи размером 70–105 мм. Параметры скоплений спизулы из бухт разного типа между собой существенно не различаются.

Таблица 2

Характеристика исследованных поселений *S. sachalinensis*

Table 2

Description of the studied settlements of *S. sachalinensis*

Параметр	Бухты			
	Муравьиная	Нарва	Пограничная	Рейд Паллада
Батиметрический диапазон, м	0,7–3,0	1,3–4,6	2,0–8,0	1,4–5,5
Глубины с максимальным обилием моллюсков, м	1,2–2,6	2,0–3,0	3,0–5,0	1,8–3,0
Протяженность поселения, км	3,0	4,0	1,3	7,0
Ориентация поселения	W–E	SW–NE	SW–NE	SSW–NNE
Площадь, га	95	83	59	254
Размер и доля особей, составляющих основную часть поселения, мм	70–90 (70,3 %)	80–95 (90,6 %)	85–105 (78,3 %)	75–100 (71,8 %)

Поселения *S. sachalinensis* располагаются в поверхностном слое моря, которому свойственна сильная изменчивость океанологических характеристик, на обширных мелководьях со слабыми и неустойчивыми течениями, но активной прибойной гидродинамикой.

Различия океанологического режима исследованных бухт обусловлены в основном разной степенью влияния на них материкового стока, что выразилось в их типизации. Бухта Муравьяная находится во внешней эстуарии р. Артемовка, поэтому большую часть года занята распресненными эстуарными водами, хотя степень распреснения невелика, так как годовой сток р. Артемовка не превышает 1 км³. В бухту Нарва эстуарные воды проникают лишь эпизодически, обычно в конце лета. Бухты Пограничная и Рейд Паллада практически свободны от воздействия эстуарных вод, соленость их вод характеризуется стабильно высокими значениями (рис. 2). С другой стороны, зал. Посьета подвержен вторжениям теплых и соленых вод субтропического происхождения, особенно во второй половине лета, а во внутренние районы зал. Петра Великого эти воды не проникают.

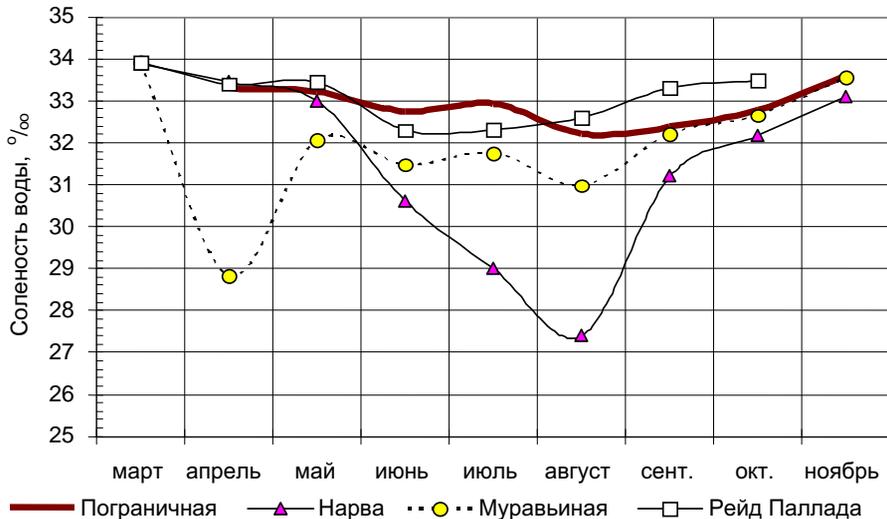


Рис. 2. Среднемесячные значения солёности воды на глубине 2 м в основных районах обитания спизулы

Fig. 2. Monthly salinity at the depth 2 m in the main habitats of *S. sachalinensis*

Различия, обусловленные влиянием эстуарных вод или, наоборот, — трансформированных субтропических вод, проявляются в изменчивости температуры воды. Все бухты зал. Петра Великого отличаются большой сезонной изменчивостью температуры, но темпы прогресса/выхолаживания и значения температуры в разные сезоны существенно различаются в разных бухтах в зависимости от их типа (рис. 3).

Зимой в исследованных бухтах температура во всей толще вод на мелководьях отрицательная, что сильно замедляет течение физиологических процессов у обитателей морского дна. Зимний сезон отличается также максимальной солёностью морской воды, ее хорошей аэрацией и насыщенностью биогенными элементами. Последний фактор в условиях достаточно малой глубины обуславливает развитие зимнего “цветения” фитопланктоном повсеместно на мелководьях зал. Петра Великого, в том числе подо льдом (Паутова, Силкин, 2000).

Весенне-летний прогрев поверхностного слоя начинается в марте и происходит очень бурно. Одновременно снижается солёность из-за таяния льда и усиления материкового стока. Темпы прогресса поверхностного слоя отчасти зависят от степени его распреснения, которое усиливает плотностную стратификацию вод и тем самым препятствует оттоку тепла в нижележащие слои моря. В наибольшей степени весеннему распреснению подвержена бухта Муравьяная, находящаяся непосредственно в эстуарии, поэтому в этой бухте прогрев идет наиболее быстро. Воды бухт морского типагреваются медленнее. Весеннее “цвете-

ние” в прибрежной зоне обычно происходит не столь бурно, как в открытом море, поскольку запас биогенных элементов здесь расходуется на фотосинтез уже в конце зимы (Коновалова, 1972). Однако продолжительность массового развития фитопланктона в прибрежной зоне больше: обычно оно продолжается до середины-конца мая (Надточий, Зуенко, 2001), а в бухте Муравьиной, как и повсеместно в эстуарных зонах, обеспечиваемых терригенными биогенными элементами, “цветение” не прекращается вообще.

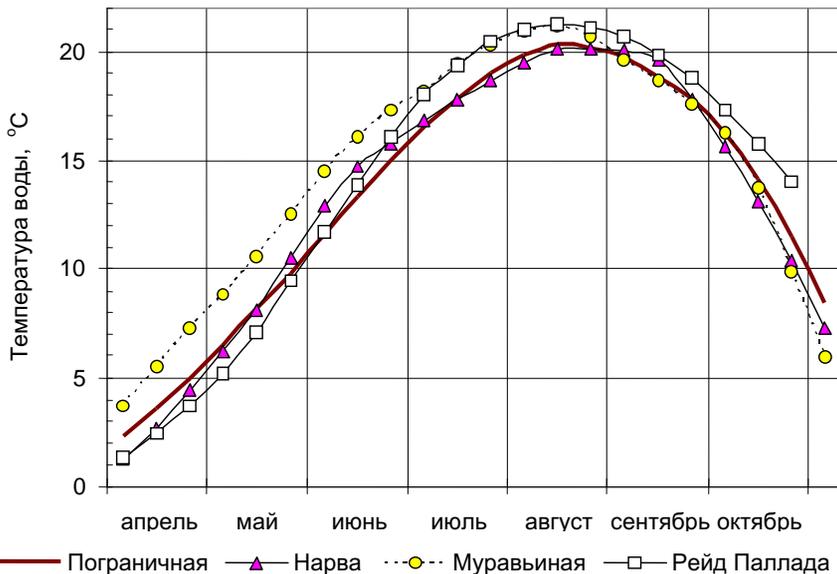


Рис. 3. Среднедекадные значения температуры воды на глубине 2 м в основных районах обитания *S. sachalinensis* (указанные значения температуры репрезентативны для всего поверхностного слоя моря)

Fig. 3. Mean 10-days temperature at the depth 2 m in the main habitats of *S. sachalinensis* (the values are representative for the whole surface layer)

В первой половине лета поверхностные воды бухты Муравьиной обычно на 1–2 °С теплее, чем воды остальных исследованных бухт. Самыми низкими летними температурами отличается бухта Пограничная, не подверженная влиянию адвекции ни эстуарных, ни субтропических вод. Годового максимума температура воды в морских бухтах обычно достигает в конце августа, а в полуопресненной бухте Муравьиной он наблюдается несколько раньше — в середине августа.

Темпы осеннего понижения температуры в значительной степени зависят от мезомасштабных динамических процессов (вертикального перемешивания, апвеллингов, вихреобразования), поэтому сильно различаются в пределах зал. Петра Великого. Если в начале осени усиление динамики вод имеет выхолаживающий эффект для верхнего слоя моря, то во второй ее половине вклад апвеллинга в баланс тепла на поверхности моря становится положительным, так как глубинные шельфовые воды имеют большой теплозапас. Поэтому в более мористых бухтах Пограничная и Рейд Паллада осеннее выхолаживание идет медленнее, чем в бухтах Муравьиная и Нарва. Уже во второй половине ноября в бухтах Муравьиная и Нарва температура воды понижается до отрицательных значений и начинается льдообразование, в бухтах Пограничная и Рейд Паллада лед обычно появляется в декабре (Якунин, 1987).

Сезонная изменчивость годового репродуктивного цикла спизулы.

Нерест у спизулы растянут во времени и носит порционный характер, его продолжительность в разных бухтах и в разные годы неодинакова. Начало нереста отмечается в период с конца мая до середины июня. В нерестовый период, по мере вымета зрелых гамет, в гонаде наблюдается дифференцировка и созревание

новых генераций половых клеток, поэтому за сезон размножения гонада несколько раз может заполняться зрелыми гаметами. Асинхронное образование гамет и, как следствие, наличие в гонаде клеток на разных стадиях дифференцировки обуславливают растянутость нереста.

В августе большая часть половых трубочек обычно уже пуста, а невыметанные половые клетки подвергаются резорбции (4-я стадия). В сентябре в гонадах идут процессы посленерестовой перестройки и восстановления (0-я стадия). В октябре в половых железах самок можно наблюдать начало развития второй (осенней) генерации ооцитов (осенняя активизация гаметогенеза, 1-я стадия). В половых железах самцов в это время в основном отмечаются пролиферативные процессы (0-я стадия).

При понижении температуры воды ниже 0 °С активный рост половых клеток практически полностью тормозится, что связано с уровнем терморезистентности гамет и характерно для двустворчатых моллюсков с планктотрофной репродуктивной стратегией (Андроников, 1986; Мотавкин и др., 1990). В местах обитания спизулы в зал. Петра Великого отрицательные температуры наблюдаются со второй половины ноября — начала декабря до первой половины марта. В это время у самок спизулы замедляется рост и происходит резорбция части ооцитов, а у самцов продолжается дифференцировка мужских гамет.

Активизация гаметогенеза начинается в конце февраля еще при слабоотрицательной температуре и усиливается в марте, когда вода прогревается выше 0 °С: у самок продолжают процессы малого и большого роста ооцитов, а у самцов появляются сперматоциты (2-я стадия). Весной, по мере прогрева воды, в половых железах *S. sachalinensis* наблюдается активизация репродуктивных процессов (2-я стадия зрелости гонады). В мае половые трубочки самок заполняются свободнолежащими ооцитами дефинитивных размеров, а у самцов — сперматоцитами и спермиями (3-я стадия).

Общая схема годового репродуктивного цикла спизулы сахалинской в исследованных бухтах представлена на рис. 4.

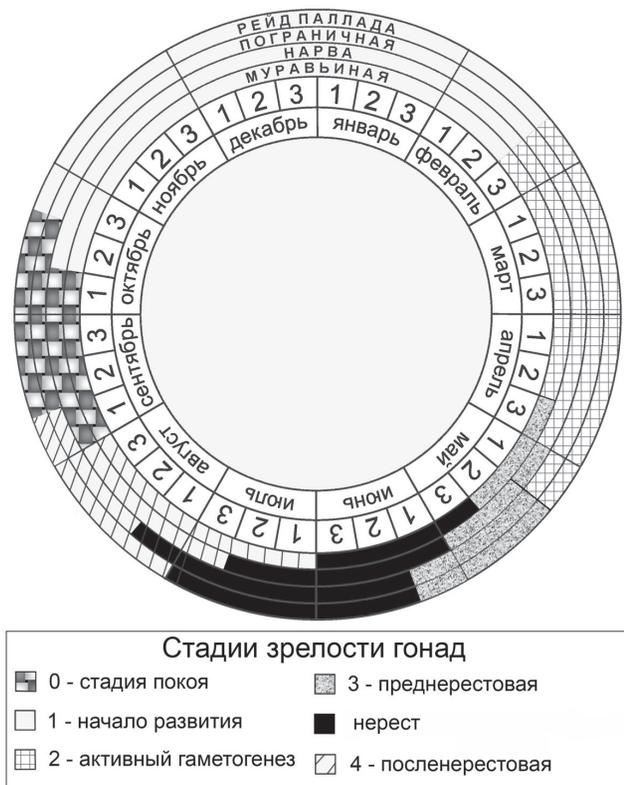


Рис. 4. Схема репродуктивного цикла *S. sachalinensis* в исследованных бухтах в течение года

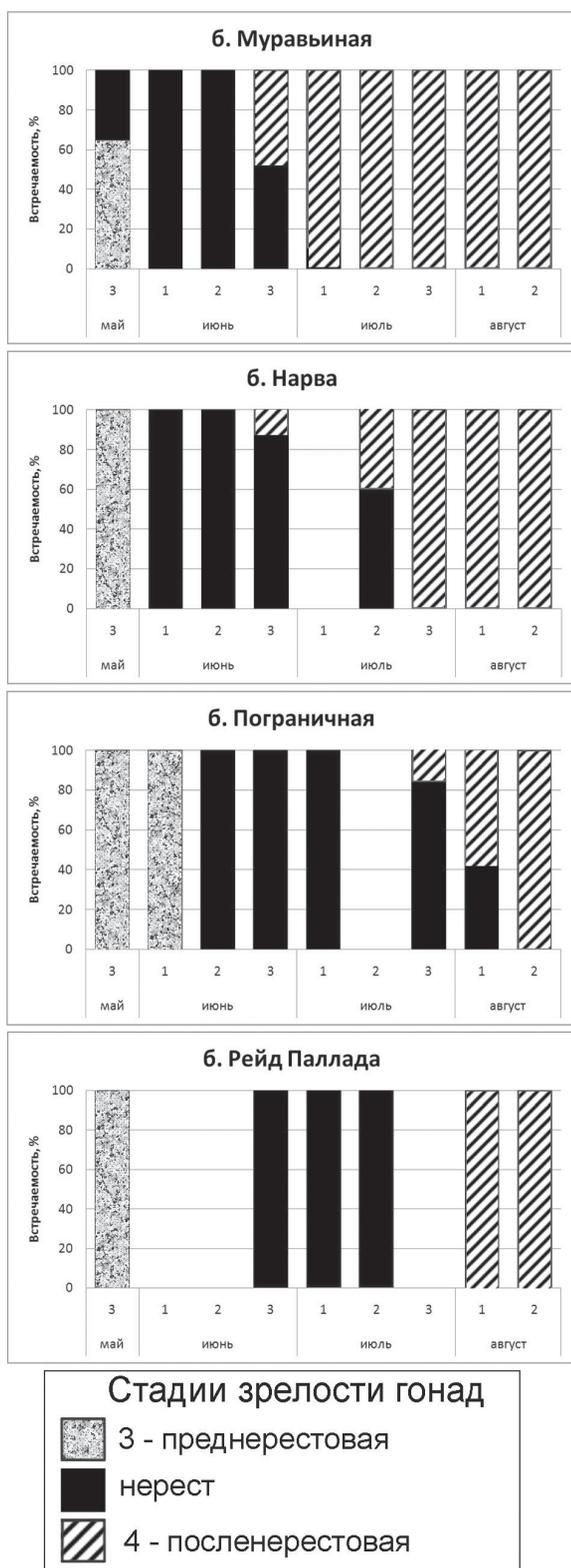
Fig. 4. Scheme of annual reproductive cycle of *S. sachalinensis* in the surveyed areas

Рассмотрим подробнее сроки размножения спизулы и влияющие на нерест факторы. Известно, что нерестовый — самый чувствительный к факторам внешней среды период репродуктивного цикла (Касьянов, 1989). Нерест могут вызывать разнообразные по природе факторы, скоррелированные с последующим появлением условий, обеспечивающих успешное личиночное развитие (Giese, Pearse, 1974; Касьянов и др., 1980). Основным условием успешного оплодотворения является, с одной стороны, окончательное созревание гонады, а с другой — наличие в среде обитания сигналов к нересту, общих для всех особей в поселении. У морских беспозвоночных с наружным оплодотворением одновременный нерест самок и самцов обеспечивается комплексом факторов, инициирующим вымет гамет (Мотавкин, Варакин, 1983; Мотавкин и др., 1990). К таким факторам относятся изменения температуры воды и солености, фотопериода, приливов (Милейковский, 1970, 1981; Walker, Heffernan, 1994), а также экстремальные изменения абиотических условий после шторма (Свешников и др., 1976). Массовому синхронному нересту морских беспозвоночных могут способствовать “цветение” диатомовых водорослей, которые являются основной пищей личинок (Кауфман, 1977), и появление в воде гомогенатов половых желез (Loosanoff, Davis, 1952).

В умеренных широтах у большинства представителей двустворчатых моллюсков с планктотрофной стратегией нерест происходит в весенне-летние месяцы, благоприятные для прохождения эмбриогенеза, личиночного развития, метаморфоза и оседания молоди, а гаметогенетические процессы смещаются на более холодный период (Касьянов, 1989). Быстрое прохождение личиночной стадии — важное условие успешного развития, так как его задержка, в частности из-за низкой температуры, увеличивает смертность личинок (Thorson, 1950; Милейковский, 1961). Поэтому в умеренных широтах личиночное развитие обычно приурочено к периоду самых высоких температур. Для успешного прохождения эмбриогенеза *S. sachalinensis* оптимальной является температура от 15 до 20 °С, а для личиночного развития — 21–24 °С при солености более 25 ‰ (Lee et al., 1996, 2002).

Среди исследованных бухт раньше всего массовый нерест спизулы происходит в бухте Муравьиной, где он начинается в третьей декаде мая и завершается в третьей декаде июня (рис. 5). В бухте Нарва спизула нерестится с начала июня до третьей декады июля, а в бухте Пограничной — со второй декады июня по первую декаду августа. В бухте Рейд Паллада в период с третьей декады июня по вторую декаду июля моллюски находятся в нерестовом состоянии, однако точные сроки начала и конца массового нереста спизулы здесь установить не удалось из-за отсутствия наблюдений в первой-второй декадах июня, третьей декаде июля и первой декаде августа (во второй декаде августа животные находились в посленерестовом состоянии). Сопоставляя ход температуры воды в бухте Рейд Паллада с известным диапазоном нерестовых температур *S. sachalinensis*, можно предположить, что период размножения здесь длится со второй декады июня по третью декаду июля.

Различия сроков нереста спизулы, обитающей в разных бухтах, хорошо согласуются с особенностями сезонного хода температуры воды в них (см. рис. 3). Во всех бухтах температурный диапазон массового нереста находится в пределах 14–20 °С, но сроки наступления таких температур различны. По средне-многолетним данным, раньше всего, в конце мая — начале июня, поверхностный слой моря прогревается до температуры 14 °С в полуопресненной бухте Муравьиной. В бухтах морского типа прогрев происходит медленнее: в бухтах Нарва и Рейд Паллада температура 14 °С достигается ближе к середине июня, а в бухте Пограничной — в третьей декаде июня. Температура, оптимальная для эмбриогенеза (15–20 °С), в бухте Муравьиной наблюдается в период с начала июня по середину октября, в бухте Нарва — с середины июня по первую декаду октября,



в бухте Рейд Паллада — с середины июня по третью декаду октября и в бухте Пограничной — с конца июня по середину октября.

В отдельные годы сроки размножения спизулы могут смещаться. Так, в 2004 г. в бухте Нарва единичные нерестящиеся особи отмечались еще в третьей декаде августа, а в бухте Пограничной их доля в это время составляла около 50 %. В 2007 г. в бухте Рейд Паллада единичные нерестящиеся особи были отмечены уже в конце третьей декады мая. Межгодовые различия в сроках и интенсивности нереста спизулы можно объяснить разницей в степени зрелости гонад моллюсков, которая зависит от условий обитания в период гаметогенеза. Такие различия наблюдаются не только в зал. Петра Великого. Так, по данным В.Д. Табункова (1971), в зал. Анива Охотского моря нерест у *S. sachalinensis* обычно начинается в середине июня и длится один месяц, но в более холодные годы, как 2004 г., он может продолжаться до двух месяцев.

Рис. 5. Динамика нереста *S. sachalinensis* в исследованных бухтах
Fig. 5. Spawning dynamics of *S. sachalinensis* in the surveyed areas

Сумма эффективных температур, необходимых для осуществления оогенеза и нереста спизулы. Интегральной характеристикой воздействия термических условий на физиологические процессы гидробионтов являются накопленные суммы температур, измеряемые в градусо-днях. Для созревания половых продуктов требуется определенная сумма эффективных температур, которая яв-

ляется постоянной величиной для данного вида в определенном местообитании (Кауфман, 1977; Милейковский, 1981; Мотавкин и др., 1990). Температурные требования разных стадий репродуктивного цикла различны, особенно четко они проявляются в отношении оогенеза. У двустворчатых моллюсков умеренных широт пролиферация оогониев отмечается дважды в течение годового цикла гонад: первый раз при снижении температуры воды осенью, второй раз при ее повышении весной (Мотавкин и др., 1990). При этом рост ооцитов и вителлогенез наблюдаются осенью при низкой положительной и весной при постепенно повышающейся температуре.

Соответственно особенностям сезонного хода температуры воды бухта Муравьиная заметно отличается от бухт морского типа большей накопленной суммой температур в весенне-летний период (рис. 6). Большой суммой градусо-дней тепла отличается и бухта Рейд Паллада, на которую тепляющее действие оказывает адвекция субтропических вод. Всего за год моллюски, обитающие на глубине 2 м в бухтах Нарва и Пограничная, обычно получают около 3100 градусо-дней тепла, а в бухтах Муравьиная и Рейд Паллада — около 3300 градусо-дней тепла.

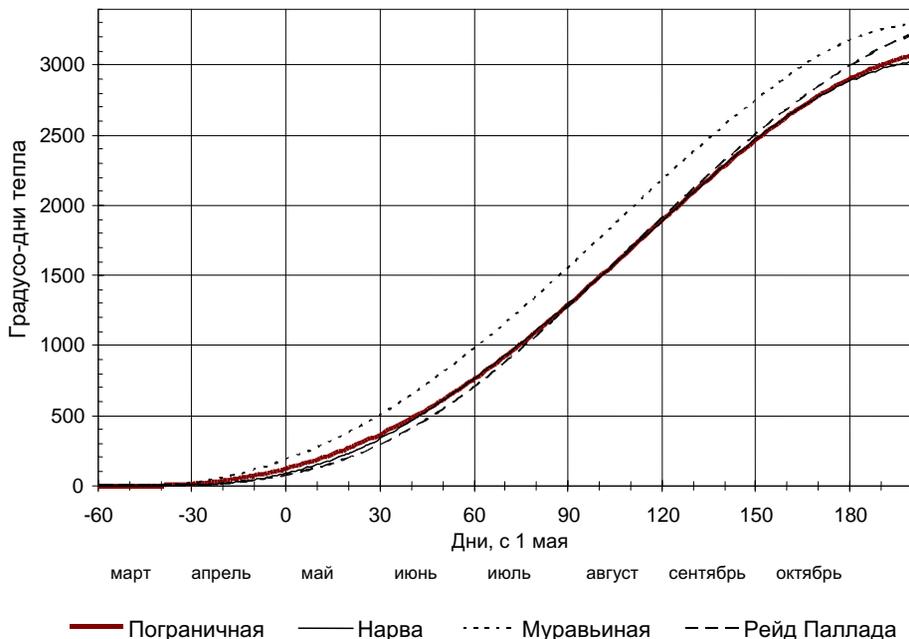


Рис. 6. Среднеголетние накопленные суммы температур воды на глубине 2 м в основных районах обитания *S. sachalinensis*

Fig. 6. Mean annual cumulative sum of temperature at the depth 2 m in the main habitats of *S. sachalinensis*

У спизулы зал. Петра Великого активизация гаметогенетических процессов после нереста начинается в октябре при температуре около 15 °С и продолжается по мере ее понижения до 0 °С. В это время гонада в основном заполняется превителогенными ооцитами и ооцитами начала трофоплазматического роста. В бухтах Муравьиная и Нарва этот период занимает около 40 дней (со второй декады октября по вторую декаду ноября), а в бухте Пограничной — около 50 дней (с третьей декады октября по первую декаду декабря). За это время сумма эффективных температур, использованная для развития ооцитов в бухтах Муравьиная и Нарва, составляет в среднем около 300 градусо-дней, а в бухте Пограничной — 200 градусо-дней (рис. 6). Для бухты Рейд Паллада подсчет суммы эффективных температур не проводили, поскольку точные сроки нереста спизулы в этой бухте не установлены.

В зимние месяцы при отрицательной температуре воды активных оогенетических процессов не происходит. Активация оогенеза начинается в конце февраля. В весенние месяцы при повышении температуры воды выше 0 °С в гонаде возобновляется активный трофоплазматический рост ооцитов, и к началу нереста около половины их достигают дефинитивных размеров. Период весенних положительных температур, предшествующих нересту, занимает от 80 дней в бухте Муравьиной до 100 дней в бухте Пограничной. Сумма эффективных температур за этот период составляет в среднем около 400 градусо-дней в бухтах Муравьиная и Нарва и около 500 градусо-дней в бухте Пограничной (рис. 6). Сравнительно большая сумма тепла, необходимая для завершения оогенеза в весенние месяцы, набирается за счет большего количества дней, протекающих в основном при низких положительных температурах.

В целом сумма эффективных температур, необходимая для развития половых клеток и осуществления нереста *S. sachalinensis*, во всех бухтах составляет около 700 градусо-дней. Соотношение вклада осеннего и весенне-летнего периодов в эту сумму эффективных температур в разных бухтах различно. По нашим расчетам, в бухтах Муравьиная и Нарва в течение осеннего периода реализуется примерно 43 % суммы эффективных температур, в то время как в бухте Пограничной — лишь около 30 %. Это объясняется тем, что в бухтах Муравьиная и Нарва активация гаметогенетических процессов начинается раньше (во второй декаде октября), чем в бухте Пограничной (в третьей декаде октября), что позволяет накопить сравнительно большую сумму тепла. В весенне-летний период в бухтах Муравьиная и Нарва сумма необходимых для завершения роста ооцитов эффективных температур (оставшиеся 57 %) реализуется в течение меньшего количества дней, чем в бухте Пограничной, где недостающие 70 % необходимой суммы тепла набираются в течение более длительного времени. Как следствие, нерест в бухте Пограничной начинается позже, чем в других бухтах.

Заключение

В рассмотренных районах зал. Петра Великого состав поселений спизулы и их пространственное распределение схожи, но темпы прогрева/выхолаживания и значения температуры воды в разные сезоны имеют существенные различия в связи с особенностями океанологического режима бухт. Период нереста *S. sachalinensis* длится в бухте Муравьиной с третьей декады мая по третью декаду июня, в бухте Нарва — с начала июня по третью декаду июля, в бухте Пограничной — со второй декады июня по первую декаду августа, в бухте Рейд Паллада — предположительно со второй декады июня по третью декаду июля, что определяется динамикой стадий репродуктивного цикла моллюска и согласуется с ходом температуры воды в бухтах. Сумма эффективных температур, необходимая для развития половых клеток и осуществления нереста *S. sachalinensis*, в исследованных бухтах составляет около 700 градусо-дней. При этом в бухтах Муравьиная и Нарва примерно 43 % этой суммы эффективных температур, а в бухте Пограничная — около 30 % этой суммы реализуется в течение осеннего периода. Доля необходимой суммы эффективных температур, реализуемая в весенне-летний период, в бухте Пограничной выше, чем в других бухтах (70 %), и она набирается за счет большого количества дней. Более позднее начало нереста в этой бухте обусловлено более поздним прогревом вод.

Список литературы

Андроников В.Б. Температурный максимум размножения пойкилотермных животных и переносимые гаметами и эмбрионами температуры // ДАН СССР. — 1986. — Т. 289, № 3. — С. 729–732.

Иванов А.В. Некоторые данные по биологии и промыслу белой ракушки (*Macra sachalinensis*, Schrenck) // Рыб. хоз-во Дальнего Востока. — 1930. — Т. 130, № 9–10–11. — С. 61–63.

Калинина М.В. Особенности репродуктивной биологии спизулы сахалинской в заливе Петра Великого (Японское море) // Мат-лы 2-й Междунар. конф. “Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки”. — М. : ВНИРО, 2005. — С. 48–50.

Касьянов В.Л. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих : монография. — Л. : Наука, 1989. — 179 с.

Касьянов В.Л., Кукин А.Ф., Медведева Л.А., Хомуло Н.П. Сроки размножения массовых видов двустворчатых моллюсков Японского моря // Биология морских моллюсков и иглокожих : мат-лы Сов.-Яп. симпоз. — Владивосток, 1974. — С. 69.

Касьянов В.Л., Медведева Л.А., Яковлев С.Н., Яковлев Ю.М. Размножение иглокожих и двустворчатых моллюсков : монография. — М. : Наука, 1980. — 208 с.

Кауфман З.С. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных : монография. — Л. : Наука, 1977. — 265 с.

Коновалова Г.В. Сезонная характеристика фитопланктона в Амурском заливе Японского моря // Океанол. — 1972. — Т. 12, № 1. — С. 123–128.

Медведева Л.А. Репродуктивный цикл сахалинской спизулы // Биологические исследования залива Восток. — Владивосток, 1976. — С. 131–135.

Милейковский С.А. Зависимость размножения и нереста морских шельфовых донных беспозвоночных от температуры воды // Сб. тр. ИОАН СССР. — 1970. — Т. 88. — С. 113–148.

Милейковский С.А. Некоторые проблемы экологии размножения морских донных беспозвоночных с пелагическим развитием // Сб. тр. ММБИ. — 1961. — Вып. 3(7). — С. 147–169.

Милейковский С.А. Экология размножения морского бентоса : монография. — М. : Наука, 1981. — 93 с.

Мотавкин П.А., Варакин А.А. Гистофизиология нервной системы и регуляция размножения у двустворчатых моллюсков : монография. — М., 1983. — 208 с.

Мотавкин П.А., Хотимченко Ю.С., Деридович И.И. Регуляция размножения и биотехнология получения половых клеток у двустворчатых моллюсков : монография. — М. : Наука, 1990 — 216 с.

Надточий В.В., Зуенко Ю.И. Сезонные изменения в планктоне северо-западной части Японского моря // Гидробиол. журн. — 2001. — Т. 37, № 6. — С. 10–18.

Паутова Л.А., Силкин В.А. Зимний фитопланктон северо-западной части Японского моря. Некоторые закономерности формирования структуры фитоцена в прибрежном мелководье // Океанол. — 2000. — Т. 40, № 4. — С. 553–561.

Разин А.И. Морские промысловые моллюски южного Приморья : монография. — М. : ОГИЗ; Хабаровск : ДАЛЬГИЗ, 1934. — 110 с.

Ромейс П.Н. Микроскопическая техника : монография. — М. : Иностран. лит-ра, 1955. — 718 с.

Свешников В.А., Кутищев А.А., Кузнецова Н.Н., Замышляк Е.А. Характер осеннего нереста дальневосточной мидии *Stenomytilus grayanus* в заливе Петра Великого // Дан СССР. — 1976. — Т. 230, № 1. — С. 240–243.

Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана : монография. — Л. : Наука, 1981. — 480 с.

Соколенко Д.А., Седова Л.Г. Распределение и ресурсы спизулы сахалинской *Spisula sachalinensis* в прибрежных водах Приморья // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 155. — С. 66–75.

Табунков В.Д. Биология *Spisula sachalinensis* (Schrenck) в бухте Лососей (залив Анива) // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения : автореф. докл. — Л. : Наука, 1971. — Сб. 4. — С. 57–58.

Якунин Л.П. Атлас ледовитости дальневосточных морей СССР. — Владивосток : ПУГКС, 1987. — 79 с.

Giese A.C., Pearse J.S. Introduction: general principles // Reproduction of marine invertebrates. — N.Y., etc. : Acad. Press, 1974. — P. 1–49.

Lee J.Y., Chang Y.J., Lee C.S. Reproductive cycle of surf clam, *Spisula sachalinensis* // J. of Korean Fish. — 1997. — Vol. 30(1). — P. 132–138.

Lee J.Y., Chang Y.J., Park Y.J. Spawning induction and egg development of surf clam, *Spisula sachalinensis* // J. of Aquaculture. — 1996. — Vol. 9(4). — P. 419–427.

Lee J.Y., Kim W.-K., Lee C-S., Park Y.J. Growth and survival of the surf clam, *Spisula sachalinensis* larvae according to rearing conditions // Bull. Natl. Fish. Res. Dev. Inst. Korea. — 2002. — Vol. 61. — P. 56–61.

Loosanoff V.L., Davis H.C. Repeated semiannual spawning of northern oysters // Science. — 1952. — Vol. 115. — P. 675–676.

Lutaenko K.A., Je J.G., Shin S.H. Bivalve Mollusks in Yeongil Bay, Korea, 1. Introductory Part and Annotated List of Species // Ocean and Polar Res. — 2003. — Vol. 25(2). — P. 155–182.

Takahashi N., Takano K. Histological studies on reproductive cycle of the surf clam, *Spisula sachalinensis* — I. Seasonal changes in the testis // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. — 1970. — Vol. 36(4). — P. 337–344.

Takahashi N., Yamamoto K. Histological studies on reproductive cycle of the surf clam, *Spisula sachalinensis* — II. Seasonal changes in the ovary // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. — 1970. — Vol. 36(4). — P. 345–352.

Thorson G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // Biol. Rev. — 1950. — Vol. 25. — P. 1–45.

Walker R.L., Heffernan P.B. Temporal and spatial effects of tidal exposure on the gametogenic cycle of the northern quahog, *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758) in coastal Georgia // J. Shellfish Res. — 1994. — Vol. 13. — P. 479–486.

Поступила в редакцию 4.03.10 г.