

Уровень воспроизводства двустворчатых моллюсков как показатель экологического состояния акватории

Д.Д. Габаев

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

В статье рассмотрен метод оценки экологического благополучия акватории по уровню воспроизводства наиболее массовых видов двустворчатых моллюсков, заселяющих искусственные субстраты в зал. Посъета Японского моря. Установлено, что совместное культивирование приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* и тихоокеанской мидии *Mytilus trossulus* в б. Миноносок зал. Посъета негативно влияет на их воспроизводство. На воспроизводство моллюсков влияют и климатические условия, поэтому, чтобы отличить климатическое воздействие от антропогенного или биотического, предлагается сравнивать воспроизводство на ряде ближайших акваторий, имеющих разные объемы культивирования.

Reproduction level of bivalve mollusks as an indicator of ecological health of coastal areas

D.D. Gabaev

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

The method of estimation of ecological health of the environment based on reproduction level of the most common species of bivalve mollusks occurring on artificial substrata in Possjet Bay of the Sea of Japan is described. Joint cultivation of the Yezo scallop *Mizuhopecten yessoensis* and the Pacific mussel *Mytilus trossulus* in Minonosok Bay (Possjet Bay) negatively influenced the reproduction level of these species. In order to distinguish between climatic, human, or biotic influences on cultivation of bivalves, comparisons of reproduction levels of molluscan populations in several close locations with different intensity of cultivation should be made.

Катастрофическое снижение биоразнообразия в прибрежных зонах морей и океанов, наблюдающееся в последние десятилетия, создает угрозу продовольственным ресурсам планеты, а также ускоряет процессы глобальных изменений. Интенсивно развивающаяся область человеческой деятельно-

сти – марикультура – также негативно влияет на окружающую среду и биоразнообразие [Bert, 2007]. В б. Миноносок зал. Посъета (Японское море) в течение десяти лет вместе с приморским гребешком *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) в промышленном масштабе культивировали тихоокеанскую

мидию *Mytilus trossulus* Gould, 1850, и в меньшем количестве – в б. Алексеева (о-в Попова) и в б. Северной Славянского залива (Амурский залив). О негативных последствиях такой «поликультуры» имеются многочисленные публикации (см: [Резниченко, 1983; Солдатова и др., 1985; Кучерявенко и др., 1986; Габаев и др., 1998; Силина, Овсянникова, 2000]), однако, некоторые морские фермеры и хозяйства до сих пор продолжают выращивать эти два вида на одной плантации.

Возросшее антропогенное или биотическое воздействие на морские акватории вызвало необходимость оценивать степень его влияния, для чего стали создаваться соответствующие методики. Широко известный метод сравнения биологического разнообразия до и после нарушения довольно трудоемок и требует участия специалистов высокой квалификации. Более простой, на наш взгляд, является оценка экологического благополучия акватории по уровню воспроизводства наиболее массовых видов, заселяющих искусственные субстраты. Жизненный цикл организма часто отражает условия среды его обитания [Бигон и др., 1989]. Сравнение уровня воспроиз-

водства какого-либо или нескольких видов в течение ряда лет на одной акватории не позволяет выявить экологическое неблагополучие из-за колебаний воспроизводства под влиянием климата [Габаев, 1981, 2009]. Достовернее сравнивать воспроизводство на «загрязненной» и «чистой» акватории. Возможности для такого сравнения в последние годы возросли в связи с созданием в Приморье многочисленных хозяйств марикультуры, экспонирующих коллекторы для сбора личинок приморского гребешка. Однако между различными районами наблюдаются асинхронные динамики численности спата [Габаев, 1988, 2009]. Для получения реальных представлений об экологических условиях в исследуемой бухте, воспроизводство двустворчатых моллюсков в ней нужно сравнивать с бухтой, имеющей синхронную с ней динамику численности моллюсков. В настоящей работе мы пытаемся установить возможность определения экологического состояния акватории по уровню воспроизводства ряда двустворчатых моллюсков в «загрязненных» и «чистых» районах, а также найти пути восстановления условий обитания приморского гребешка.

Материал и методика

Наблюдения за воспроизводством приморского гребешка проводили с помощью изучения динамики гонадного индекса. Каждые десять дней с середины мая до конца июня 1977–1990 гг. в б. Миносок зал. Посыта с помощью водолазного снаряжения отлавливали 25–30 экз. приморского гребешка, взвешивали общую массу моллюсков, массу мягких тканей, мускула и гонад

с точностью ± 0.02 г. Гонадный индекс у гребешков определяли по методу Ито и соавт. [Ito et al., 1975]. Разницу между максимальным и минимальным гонадным индексом в течение нерестового сезона считали выметанным «объемом» гонады. Время наступления нереста моллюсков определяли по резкому снижению гонадного индекса. Через неделю после нереста, раз в два-три

дня в 1977–1990 гг. и в 1995 и 1996 гг. станция 1) сетью Апштейна брали планктонные пробы. Размер ячеей мельничного сита – 100 мкм. Планктонные

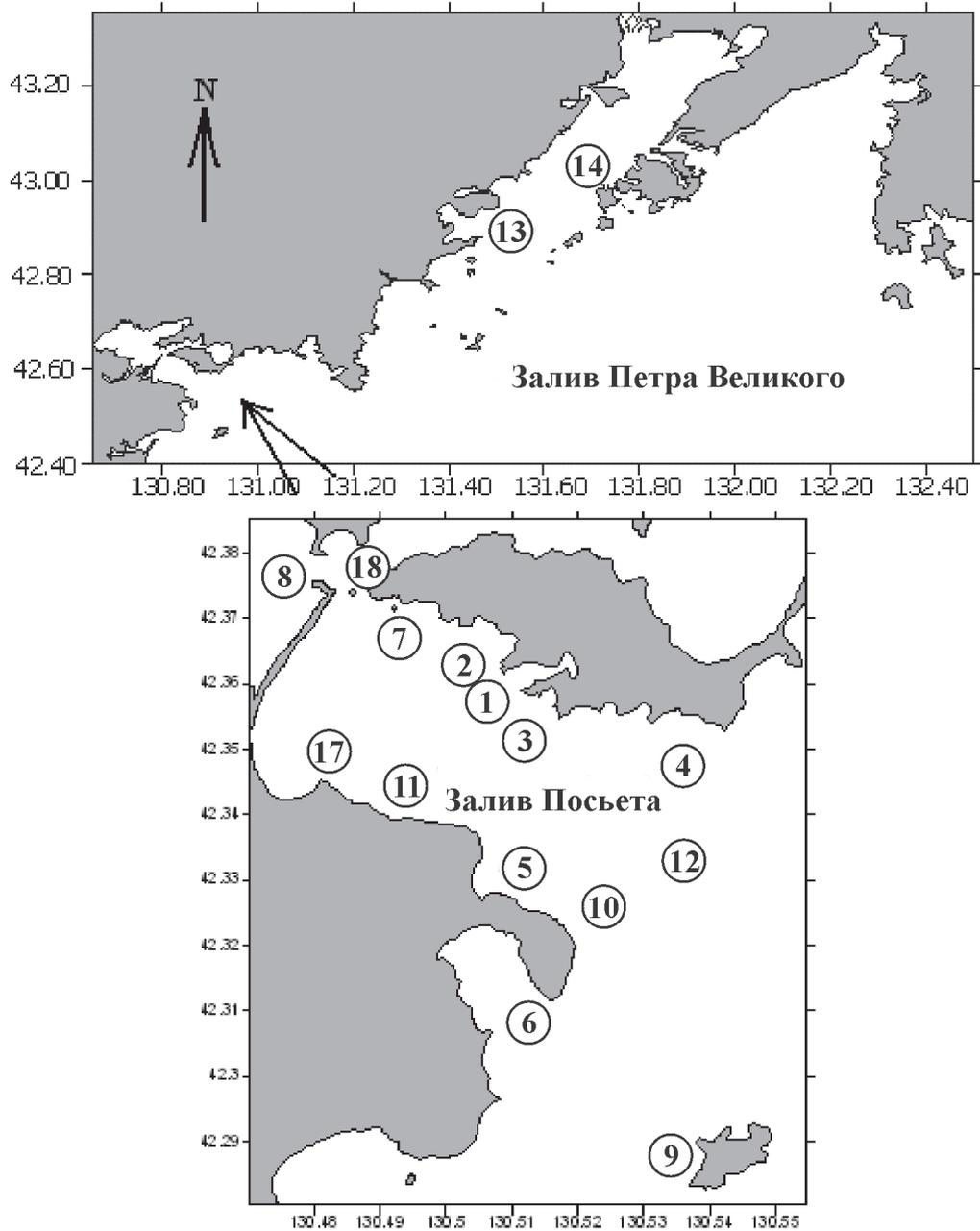


Рис. 1. Карта-схема станций отбора проб планктона и выставления гребешковых коллекторов.
Fig. 1. A schematic map showing sampling stations and sites of deployment of scallop's collectors.

пробы фиксировали 4% формальдегидом. Просчет и измерение личинок проводили в камере Богорова под микроскопом МБС-10, а численность личинок пересчитывали на 1 м³. Ежегодно, в каждом районе обрабатывалось 8–11 проб. Одновременно с отбором планктонных проб измеряли температуру воды на трех горизонтах (0, 5 и 10 м). Вследствие ежегодной изменчивости общей длительности пелагического периода у гребешка и колебаний обилия личинок, по планктонным пробам трудно оценить их общую численность. Для получения материала, сравнимого с обилием молоди, мы провели численное интегрирование (вычисляли площадь под кривой) результатов годового улова личинок в течение 14-ти лет по формуле Симпсона [Поллард, 1982].

После достижения личинками гребешка размера 250 мкм, на 12 станциях северо-западной части зал. Посьета в 1978–1982, 1985, 1988 и 1989 гг., в 1981–1986 гг. в Славянском заливе (рис. 1, станция 13) и б. Алексева о-ва Попова (рис. 1, станция 14) выставляли гирлянды мешочных коллекторов японской конструкции в горизонте 0–20 м. После достижения молодью гребешка размера 8–10 мм по высоте раковины, часть коллекторов поднимали на поверхность. Гребешок и сопутствующие виды – тихоокеанскую мидию *M. trossulus*, японского гребешка *Chlamys nipponensis* Kuroda, 1932, гребешка Свифта *Swiftopecten swiftii* (Bernardi, 1858) и хиателлу арктическую *Hiatella arctica* (Linnaeus, 1767), снимали с субстратов, подсчитывали и измеряли живых и мертвых

особей. Высоту раковин у 30–50 особей приморского гребешка измеряли штангенциркулем с точностью ± 0.1 мм. В 1995–2010 гг. изучали содержимое коллекторов, выставляемых морскими фермерами в зал. Посьета. В 1995, 1997 и 2000–2002 гг., для улучшения экологической обстановки в б. Миносок запускали установку искусственного апвеллинга, конструктивные особенности которой описаны и опубликованы ранее [Габаев и др., 1998].

Для исследования степени влияния абиотических факторов на воспроизводство приморского гребешка использовали ежесуточные значения температуры воды и солености на поверхности моря, количества осадков, скорости и направления ветра за 1977–2006 гг., собранные Гидрометеостанцией (ГМС) поселка Посьет и предоставленные автору сотрудником Тихоокеанского океанологического института ДВО РАН И.Д. Ростовым. Значения солнечной активности, выраженные в числах Вольфа, были взяты на сайте Национальной администрации США по атмосфере и океану (NOAA). Ошибку средней температуры воды на поверхности моря в июне каждого года вычисляли, а длительность ледового периода в мелководных бухтах получали путем сложения дней от устойчивого льдообразования до полного выноса льда из бухты. Полученные данные были проанализированы статистически с помощью открытой к свободному доступу программы KyPlot. Матрицу для многомерного шкалирования получали в факторном анализе. Значения регрессионного анализа были тестированы на уровне $\alpha=0.05$.

Результаты и обсуждение

Сопоставление гонадного индекса приморского гребешка и обилия спата на коллекторах показало, что в урожайные на ювенильных особей годы (1977, 1979, 1981, 1986 и 1988 гг.) гонадный индекс превышал 25%. В неурожайные годы (1980, 1982) он не достигал 20% [Габаев, 2009]. Однако сопоставление динамики гонадного индекса приморского гребешка и хода кривой динамики численности спата показало отсутствие достоверной взаимосвязи ($r=0.204$; $p=0.484$). В один из завершающих периодов промышленного культивирования тихоокеанской мидии в б. Миноносков (1987 г.), даже высокий гонадный индекс у гребешка не обеспечил высокого сбора спата. Очевидно, на процесс воспроизводства приморского гребешка значительное влияние оказывает степень вымета половых продуктов. Нормальный нерест сопровождается снижением величины гонадного индекса с 28–32 до 8–12%, а при аномальном нересте в конце периода эта величина достигает 20–24% [Белогрудов, 1987]. Основными причинами аномального нереста, по-видимому, являются резкое понижение температуры воды [Габаев, 1981], а также недостаток пищи [Габаев и др., 1998]. Стимулирующее воздействие пищи на нерест морских беспозвоночных отмечается многими авторами [Касьянов и др., 1978; Himmelman, 1975; Starr et al., 1990; Conrurier, 1993]. В результате недостатка пищи (вызванного красными приливами), полноценного нереста у производителей гребешка в 1980 и 1982 гг. не произошло, что привело к низкому обилию личинок в планктоне и незначительной численности молоди на кол-

лекторах [Габаев и др., 1998]. В 1995 г., также как в 1980 и 1982 гг., гребешок до начала июля не нерестился. Однако, через два дня работы в б. Миноносков установки искусственного апвеллинга, был обнаружен нерест гребешка в садках, вероятно, простимулированный появлением микроводорослей [Габаев и др., 1998]. Наши 14-летние наблюдения показали, что между выметанным объемом гонады и обилием молоди приморского гребешка на коллекторах $r=0.561$; $p=0.037$.

Анализ планктонных проб, собранных в зал. Посъета, обнаружил, что личинки приморского гребешка распределяются довольно однородно, с некоторым преобладанием в б. Миноносков, что подтверждается наблюдениями Е.А. Белогрудова [1982], либо на выходе из б. Рейд Паллада.

В годы, неурожайные на молодь приморского гребешка в б. Миноносков (1987, 1989 и 1990 гг.), наблюдалась, как правило, отрицательная взаимосвязь между личинками и температурой воды (табл. 1). В то же время между обилием личинок тихоокеанской мидии и температурой воды в эти годы наблюдалась, как правило, положительная взаимосвязь. В урожайный на молодь гребешка и мидии 1988 г. наблюдалась достоверная положительная взаимосвязь между обилием личинок гребешка и температурой воды в б. Миноносков и близкие значения взаимосвязи у личинок тихоокеанской мидии (табл. 1). Из четырех сравниваемых лет, только в 1988 г. между обилием личинок гребешка и мидии наблюдалась достоверная положительная взаимосвязь ($r=0.89$; $p=0.003$). Анализ имеющихся абиотических параметров

Таблица 1

Коэффициенты корреляции Пирсона между численностью личинок приморского гребешка, тихоокеанской мидии и температурой воды на трех горизонтах в б. Миноносок зал. Посъета

Table 1

Pearson's coefficients of correlation between number of larvae of the Yezo scallop (*Mizuhopecten yessoensis*), Pacific mussel (*Mytilus trossulus*) and water temperature at three horizons in Minonosok Bay, Possjet Bay

Глубина	Годы							
	1987		1988		1989		1990	
	Гребешок	Мидия	Гребешок	Мидия	Гребешок	Мидия	Гребешок	Мидия
0 м	-0.17	0.45	0.71*	0.62	-0.81	0.44	-0.49	-0.17
5 м	0.02	0.06	0.75*	0.71	-0.90*	0.22	0.02	0.41
10 м	0.15	0.17	0.76**	0.81**	-0.58	-0.60	0.29	0.49

* $p \leq 0.05$.

** $p < 0.03$.

Примечание. Жирным шрифтом обозначены достоверные коэффициенты корреляции.

Note. The bold numerals indicate positive coefficients of correlation.

позволил установить, что в 1988 г., по сравнению с тремя другими сравниваемыми годами (1987, 1989 и 1990 гг.), было более восточное направление ветра в июне – основном месяце встречаемости личинок гребешка и мидии в зал. Посъета. Среднее направление ветра в 1988 г. было 146.2° , в то время как в 1987, 1989 и 1990 гг. оно было 163.7° ; 175.4° и 175.4° соответственно. Это означает, что в 1988 г. ветровые течения приносили личинок гребешка и мидии из мелководных районов, где обитают их производители. Поэтому, повышение температуры воды сопровождалось увеличением численности личинок в планктоне, и между температурой воды и концентрацией личинок устанавливалась высокая положительная взаимосвязь. Эти течения в 1987, 1989 и 1990 гг. были направлены из южных районов

зал. Посъета, где производителей гораздо меньше, однако температура воды высокая, и это объясняет отрицательную взаимосвязь между температурой воды и численностью личинок в планктоне. Довольно существенное отличие 1988 г. от трех других сравниваемых лет выражено и в обилии осадков в июне. Между обилием осадков в июне и численностью гребешкового спата на коллекторах наблюдается высокая положительная взаимосвязь ($r=0.83$; $p=0.000$). Это же подтверждает многомерное шкалирование (рис. 2). Хорошо известно, что обилие дождей через терригенный сток обеспечивает биогенами фитопланктон – стимулятор нереста и пищу для личинок. У многих видов двусторчатых моллюсков личинки легко переносят опреснение поверхностных слоев воды [Ярославцева и др., 1986, 1988].

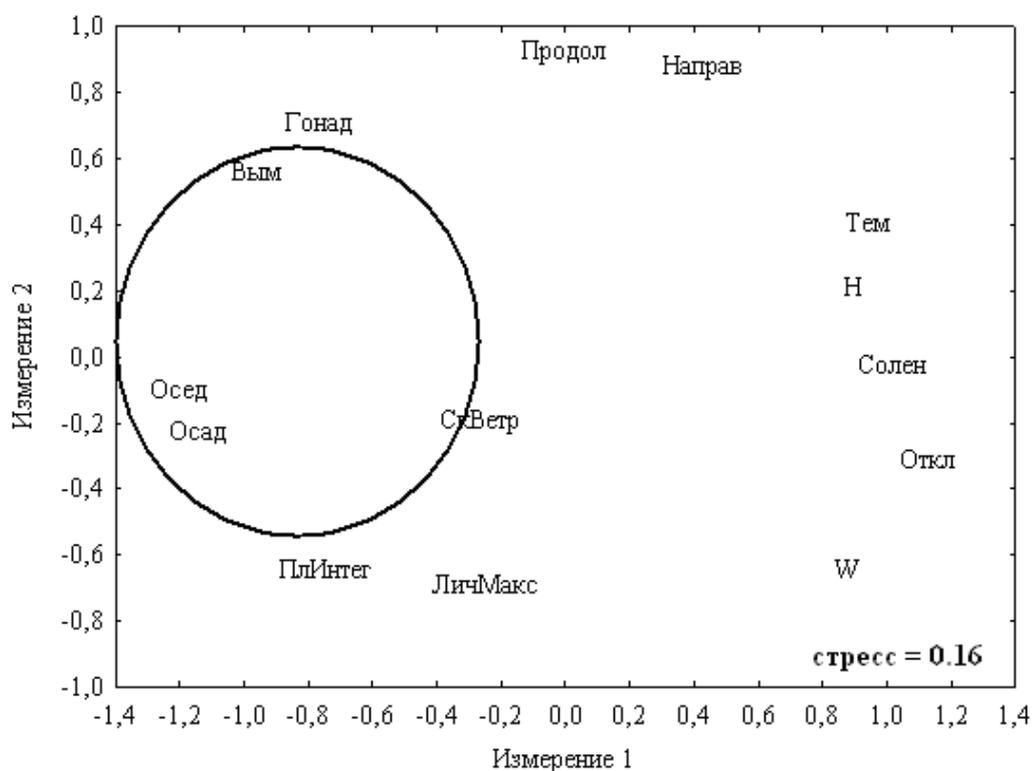


Рис. 2. Многомерное шкалирование факторов, определяющих уровень воспроизводства приморского гребешка. Осед – обилие молоди гребешка, экз./м²; W – солнечная активность, выраженная в числах Вольфа; ПлИнтег – интегральная численность личинок гребешка в планктоне; Н – размер спата гребешка 23 сентября каждого года; Вым – выметанный объем гонады; Тем – средняя температура воды на поверхности у ГМС п. Посьет в июне каждого года; Откл – ошибка средней температуры воды в июне у ГМС п. Посьет; Личмакс – максимальная численность личинок гребешка в планктоне; Продол – продолжительность личиночного периода у гребешка в б. Миноносок; Гонад – максимальный гонадный индекс производителей гребешка в б. Миноносок; Сол – соленость воды на поверхности б. Миноносок в июне; Осад – обилие осадков в п. Посьет в июне, мм; Скветр – скорость ветра в зал. Посьета в июне, м/с; Напр – среднее направление ветра в июне в градусах. Средняя численность личинок гребешка в планктоне изъята из анализа вследствие наложения на координаты точки Осед.

Fig. 2. Multidimensional analysis of factors defining the level of reproduction of the Yezo scallop (*Mizuhopecten yessoensis*). Осед – abundance of juveniles, ind. /m²; W – solar activity expressed in Wolf 's numbers; ПлИнтег – integrated number of scallop's larvae in plankton; Н – scallop's spat size on September 23 of each year; Вым – volume of empty gonad; Тем – mean surface water temperature at GMS *Possjet* in June of each year; Откл – error of mean surface water temperature at GMS *Possjet* in June; Личмакс – maximum number of the Yezo scallop larvae in plankton; Продол – duration of the larvae period for the Yezo scallop in Minonosok Bay; Gonads – maximum gonadal index of the spawning of the Yezo scallop in Minonosok Bay; Сол – salinity of surface water in Minonosok Inlet in June; Осад – precipitation in Possjet Village in June, mm; Скветр – speed of wind over Possjet Bay in June, m/s; Напр – mean wind direction in June. Mean number of larvae of the Yezo scallop in plankton was removed from analysis because of overlapping in coordinates of the point Осед.

В б. Рейд Паллада зал. Посъета и бухты второго порядка не впадают крупные реки, поэтому замутнение воды не опасно для личинок. Скорее всего, они способны переносить и большую концентрацию взвеси, поскольку в самой замутненной бухте зал. Посъета – б. Экспедиции оседание личинок приморского гребешка и тихоокеанской мидии в один из самых дождливых лет (1988 г.) достигало 1266.6 экз./м² и 4672.9 экз./м², соответственно.

Однородность распределения личинок приморского гребешка в заливе впоследствии не сказывается на распределении спата. В зависимости от климатических особенностей года разные районы демонстрируют преимущество в сборе молоди. Наиболее часто максимальная численность спата наблюдалась у Бакланьего Камня (рис. 1, станция 7). Средняя численность спата гребешка на этой станции составляет 290 экз./м². После промышленных отсадок годовалого гребешка на дно в б. Миноносок, начатых в 1977 г., и достижения моллюсками репродуктивного возраста, стало наблюдаться возрастание уровня воспроизводства гребешка в этой бухте. Тихоокеанской мидии, как правило, всегда было больше в б. Миноносок и на рядом расположенных станциях. Среднегодовалая численность мидии наиболее высока у м. Низменного – 647 экз./м². Там, в ризоидах ламинарий, довольно часто встречаются ее производители. Численность спата гребешка Свифта увеличивалась на станциях, расположенных в более мористых, чем б. Миноносок районах, а теплолюбивого японского гребешка – в б. Миноносок и на ближайших к ней станциях. Среднего-

голетняя численность спата гребешка Свифта была наибольшей в б. Пемзовая (рис. 1, станция 5) – 19 экз./м², а японского гребешка – у м. Шелеха (рис. 1, станция 8) – 238 экз./м². Наиболее высокая численность хиателлы наблюдалась в б. Миноносок, ее среднеголетняя численность составляла 215 экз./м². Взрослые особи хиателлы часто встречаются на гребешковых плантациях и в садках.

Межгодовые различия в оседании спата, как правило, выше, чем различия между станциями. Например, у приморского гребешка, попарное сравнение результатов сбора спата в 1978 и 1979 гг., и в 1979 и 1980 гг. показало достоверные различия. Уровни значимости *t*-критерия Стьюдента $p=0.01$ и 0.002 , соответственно. В то же время, сравнение результатов сбора спата гребешка между районами показывало меньшие различия. Уровень значимости *t*-критерия Стьюдента составлял 0.65 и 0.04 , соответственно. У других видов эта закономерность еще более очевидна (табл. 2).

Анализ многолетней динамики численности пяти видов двустворчатых моллюсков в зал. Посъета показал, что у всех, кроме хиателлы, наблюдаются случаи асинхронности. Приморский гребешок у м. Дегера демонстрирует асинхронную динамику численности с б. Миноносок, у тихоокеанской мидии динамика численности в б. Миноносок асинхронна станциям, расположенным на линии м. Дегера – м. Сулова, у японского гребешка б. Миноносок асинхронна южной части зал. Посъета (б. Калевала – о. Фуругельма), а у гребешка Свифта б. Миноносок асинхронна б. Клыкова (рис. 3).

Таблица 2

Уровень значимости *t*-критерия Стьюдента
при сравнении средних в двух группах данных

Table 2

Significance level of the *t*-Student criterion
in comparison of mean in two groups of data

Вид моллюсков	Между годами		Между станциями	
	1978/1979	1979/1980	Ст. 1/Ст. 3	Ст. 1/Ст. 7
<i>Mizuhopecten yessoensis</i>	0.01	0.002	0.65	0.04
<i>Mytilus trossulus</i>	0.06	0.23	0.67	0.95
<i>Chlamys nipponensis</i>	0.34	0.07	0.14	0.26
<i>Swiftopecten swiftii</i>	0.17	0.14	0.20	0.26
<i>Hiatella arctica</i>	0.41	0.28	0.31	0.28
Среднее	0.20	0.14	0.39	0.36

Примечание. Жирным шрифтом обозначены достоверные уровни значимости.

Note. Bold numerals indicate positive significance levels.

Кластерный анализ многолетнего распределения молодежи двустворчатых моллюсков в зал. Посьета показал высокое сходство для приморского и японского гребешков между соседними станциями 2 и 3, а для тихоокеанской мидии – между станциями 1 и 7 (рис. 4–6). Сравнение обилия приморского гребешка и тихоокеанской мидии на коллекторах, выставленных на 12 станциях в зал. Посьета, позволило установить, что климатические особенности года влияют сходным образом на всю северо-западную часть залива. Практически на всех исследованных станциях эти моллюски реагируют сходным образом на абиотические условия. Динамика численности приморского гребешка и тихоокеанской мидии в зал. Посьета совпадает также с таковой Славянского залива и б. Алексеева о-ва Попова (табл. 3). Сходная динамика численности при-

морского гребешка наблюдается и на других акваториях зал. Петра Великого и севернее, до м. Оларовского [Габаев, 1988, 2009]. Эти наблюдения о единстве условий воспроизводства приморского гребешка в зал. Петра Великого и севернее, до 43° с.ш., подтверждает сопоставление наших данных для зал. Посьета и двухлетних наблюдений Брыкова и др. [2003] и Ракова и др. [2007]. Только в б. Кит (среднее Приморье), имеющей противоположный зал. Петра Великого ход температуры воздуха [Покудов, Власов, 1980] и осадков [Бирман, 1985], наблюдаются обратные с б. Миноноска динамики численности у двустворчатых моллюсков [Габаев, 1988, 2009]. Поэтому, когда в 1989 г. низким оказался уровень воспроизводства приморского гребешка и мидии в б. Миноноска и высоким в соседней б. Клыкова (рис. 7), мы сделали однозначный вывод о том,

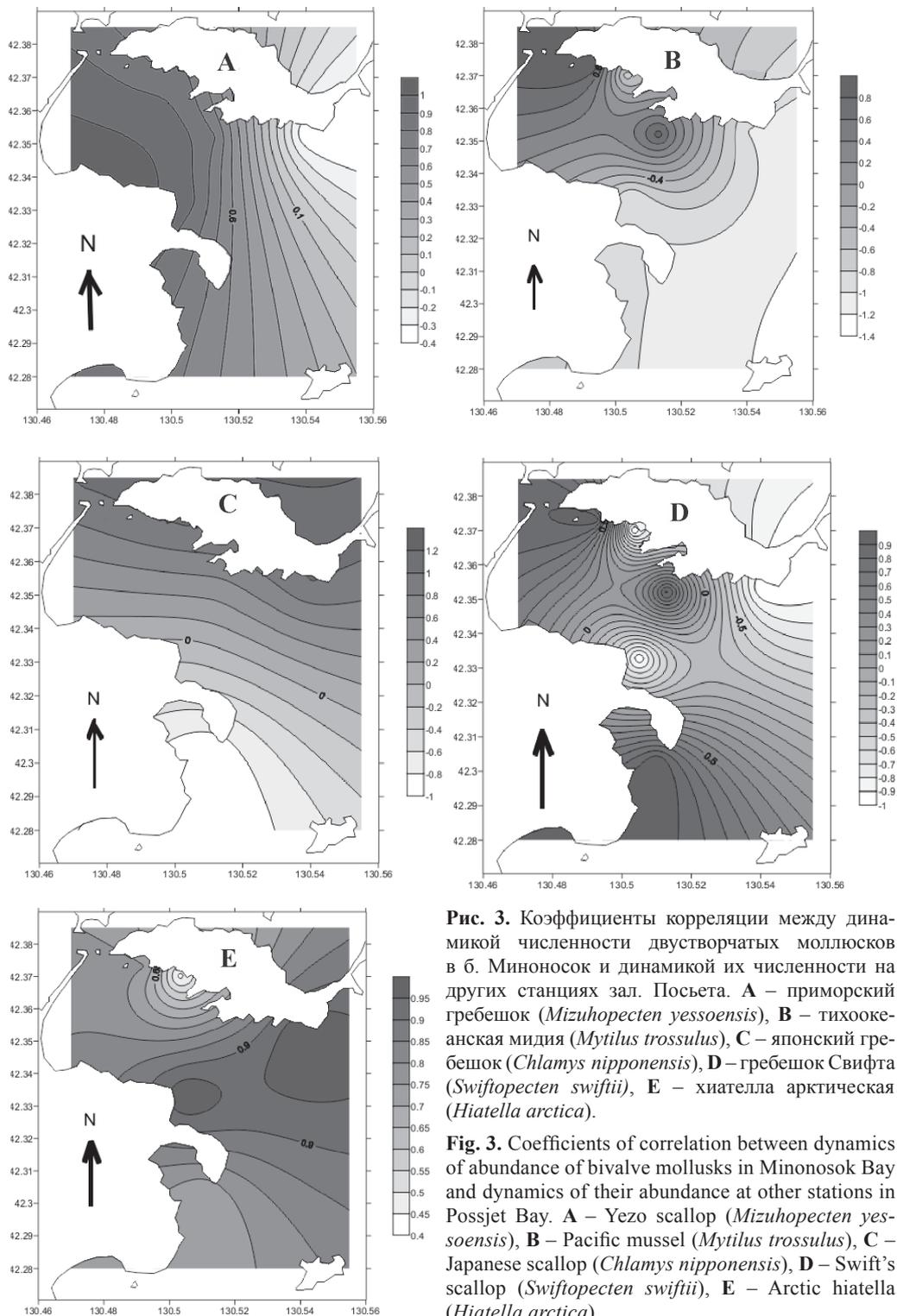


Рис. 3. Коэффициенты корреляции между динамикой численности двустворчатых моллюсков в б. Миносок и динамикой их численности на других станциях зал. Посъета. **А** – приморский гребешок (*Mizuhopecten yessoensis*), **В** – тихоокеанская мидия (*Mytilus trossulus*), **С** – японский гребешок (*Chlamys nipponensis*), **Д** – гребешок Свифта (*Swiftopecten swiftii*), **Е** – хиателла арктическая (*Hiatella arctica*).

Fig. 3. Coefficients of correlation between dynamics of abundance of bivalve mollusks in Minonosok Bay and dynamics of their abundance at other stations in Possjet Bay. **A** – Yezo scallop (*Mizuhopecten yessoensis*), **B** – Pacific mussel (*Mytilus trossulus*), **C** – Japanese scallop (*Chlamys nipponensis*), **D** – Swift’s scallop (*Swiftopecten swiftii*), **E** – Arctic hiatella (*Hiatella arctica*).

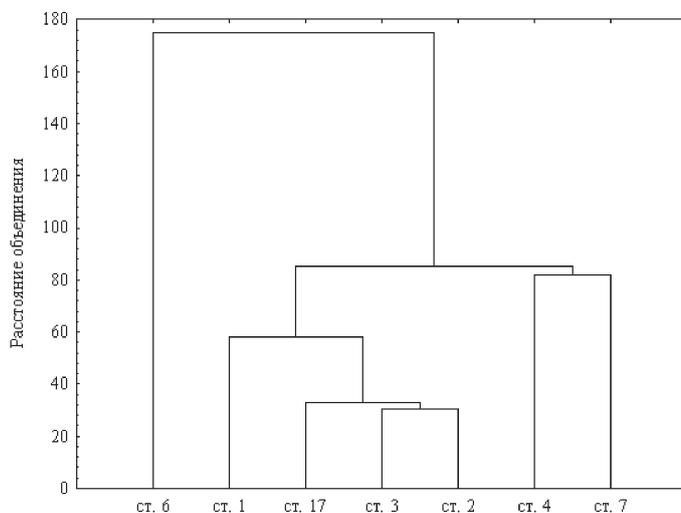


Рис. 4. Кластерный анализ горизонтального распределения молоди приморского гребешка на станциях в зал. Посъета. По оси ординат – расстояние объединения, по оси абсцисс – станции, взятые из рис. 1.

Fig. 4. Cluster analysis of the horizontal distribution of juveniles of the Yezo scallop at stations in Possjet Bay. Ordinate axis – interval of association, abscissa axis – stations as shown in Fig. 1.

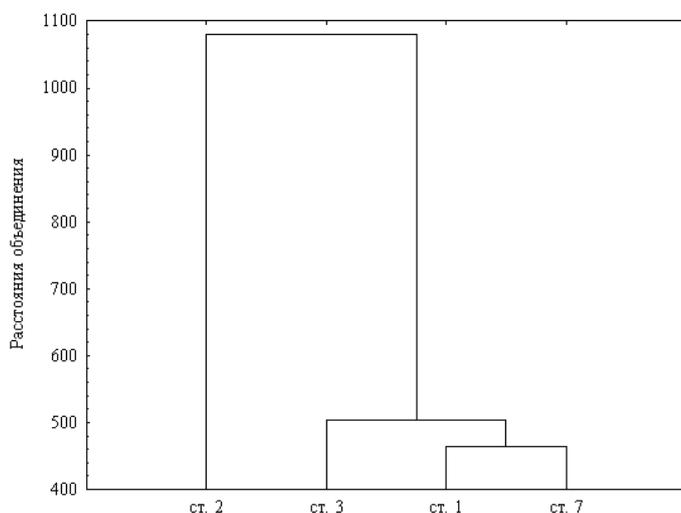


Рис. 5. Кластерный анализ горизонтального распределения молоди тихоокеанской мидии на станциях в зал. Посъета. По оси ординат – расстояние объединения, по оси абсцисс – станции, взятые из рис. 1.

Fig. 5. Cluster analysis of the horizontal distribution of juveniles of the Pacific mussel (*Mytilus trossulus*) at stations in Possjet Bay. Ordinate axis – interval of association, abscissa axis – stations as shown in Fig. 1.

что разведение тихоокеанской мидии в б. Миноносок отрицательно влияет там на экологические условия. Кроме воспроизводства, у приморского гребешка снизился темп роста и выживаемость ювенильных особей [Габеев и др., 1998]. За двадцать лет существования плантаций в б. Миноносок число видов бентоса снизилось на 20%, а в открытых участках залива – на 8–10% (Голиков и др., 1986). Тот факт, что экологическая обстановка в б. Миноносок негативно повлияла в основном на воспроизводство приморского гребешка и тихоокеанской мидии, можно объяснить тем, что личинки двух других видов моллюсков появляются в планктоне позже и лучше обеспечены пищей, объем которой увеличивается при прохождении тайфунов в августе и начале сентября.

В результате разведения в б. Миноносок приморского гребешка стало увеличиваться обилие тихоокеанской мидии, поскольку плантации служат субстратом для оседания личинок. Чтобы избежать конкурентного исключения, мы рекомендовали в 1977 г.

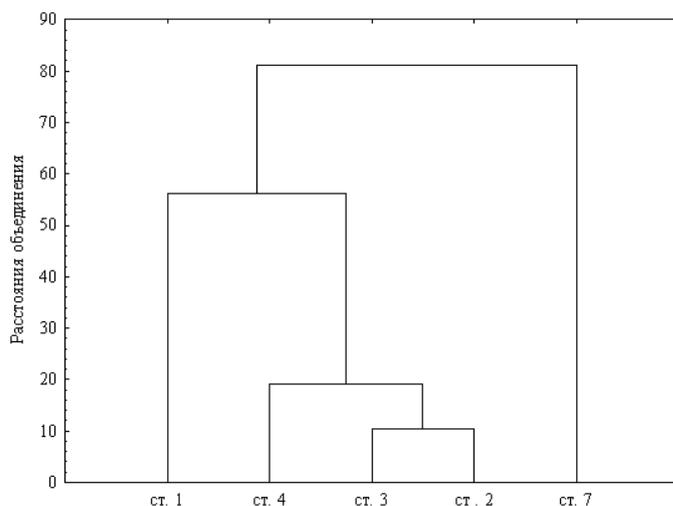


Рис. 6. Кластерный анализ горизонтального распределения молоди японского гребешка на станциях в зал. Посъета. По оси ординат – расстояние объединения, по оси абсцисс – станции, взятые из рис. 1.

Fig. 6. Cluster analysis of the horizontal distribution of juveniles of the Japanese scallop (*Chlamys nipponensis*) at stations in Possjet Bay. Ordinate axis – interval of association, abscissa axis – stations as shown in Fig. 1.

очищать бухту от мидии, поскольку она негативно влияет на других моллюсков [Габаев, Калашников, 1977]. Однако в 1979 г. Лаборатория культивирования двустворчатых моллюсков ТИНРО рекомендовала Экспериментальной морской базе Дальтехрыбпрома (ЭМБ «Посъет») промышленное разведение мидии в б. Миносок. Основанием для рекомендации послужила закрытость бухты от преобладающих ветров, наличие там морских плантаций и изобилие пищи, возникающее

Таблица 3

Оседание личинок приморского гребешка и тихоокеанской мидии на коллектор-садки (над чертой) и мешочные коллекторы (под чертой) в зал. Петра Великого

Table 3

Settlement of the larvae of Yezo scallop and Pacific mussel on collector-cages (above the line) and net bags (below the line) in Peter the Great Bay

Обилие молоди	№ станции	Годы					
		1981	1982	1983	1984	1985	1986
Численность приморского гребешка, экз./м ²	I	<u>1182.0</u>	<u>357.0</u>	<u>3447.0</u>	<u>428.7</u>	<u>109.0</u>	<u>541.2</u>
		256.6	159.7	829.0	192.7	30.5	443.4
	II	<u>1988.0</u>	<u>244.4</u>	<u>151.5</u>	<u>394.0</u>	<u>112.4</u>	<u>424.4</u>
		1389.0	189.5	—	118.0	—	—
	III	<u>1336.0</u>	<u>360.0</u>	<u>—</u>	<u>71.1</u>	<u>64.0</u>	<u>—</u>
		744.4	104.9	—	—	—	—
Численность тихоокеанской мидии, экз./м ²	I	<u>908.0</u>	<u>949.0</u>	<u>1479.0</u>	<u>1037.0</u>	<u>97.0</u>	<u>192.0</u>
		172.0	73.0	143.0	1481.0	11.0	739.0
	II	<u>1302.0</u>	<u>6256.0</u>	<u>5225.0</u>	<u>1657.0</u>	<u>210.0</u>	<u>415.0</u>
		283.0	17485.0	1261.0	276.0	—	—
	III	<u>1062.0</u>	<u>3600.0</u>	<u>—</u>	<u>1014.0</u>	<u>320.0</u>	<u>—</u>
		448.0	108000.0	—	—	—	—

Примечание. I – Зал. Посъета (рис. 1, ст. 1), II – Славянский залив (рис. 1, ст. 13), III – б. Алексева о-ва Попова (рис. 1, ст. 14); «—» – нет данных.

Note. I – Possjet Bay (Fig. 1, station 1), II – Slavjansky Bay (Fig. 1, station 13), III – Alekseeva Bay, Popov Island (Fig. 1, station 14); «—» – no data.

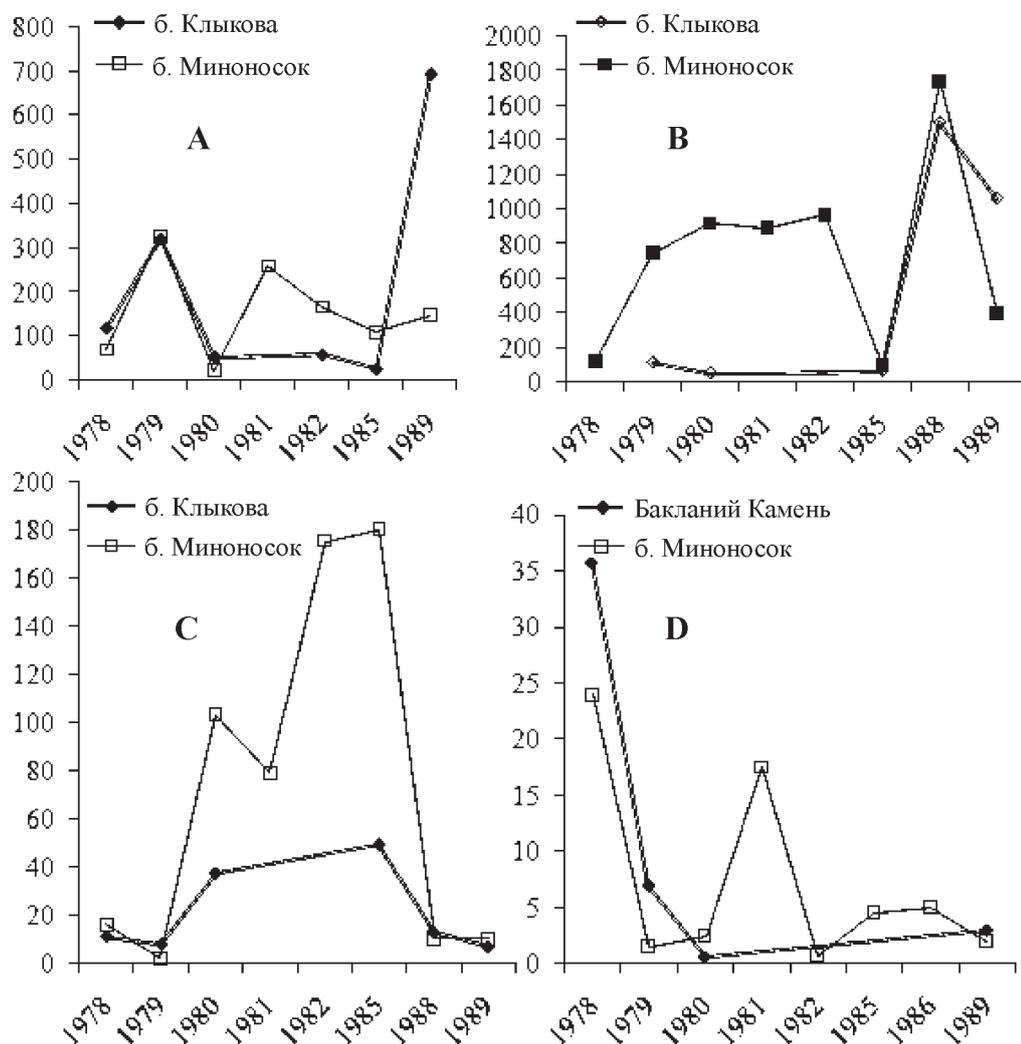


Рис. 7. Динамика численности молоди двустворчатых моллюсков на двух соседних станциях. А – приморский гребешок (*Mizuhopecten yessoensis*), В – тихоокеанская мидия (*Mytilus trossulus*), С – японский гребешок (*Chlamys nipponensis*), Д – гребешок Свифта (*Swiftopecten swiftii*). По оси ординат – численность молоди, экз./м², по оси абсцисс – годы наблюдений.

Fig. 7. Dynamics of abundance of juvenile bivalve molluscs at two adjacent stations. А – Yezo scallop (*Mizuhopecten yessoensis*), В – Pacific mussel (*Mytilus trossulus*), С – Japanese scallop (*Chlamys nipponensis*), Д – Swift's scallop (*Swiftopecten swiftii*). Ordinate axis – abundance of juveniles, ind./m², abscissa axis – years.

при процессах деструкции морских трав. По расчетам Вышкварцева [1979], органического вещества, синтезируемого в водах зал. Посъета, достаточно для культивирования 60–70 млн штук гребешка, достигших товарного разме-

ра. Однако более поздние исследования показали, что остатки zostеры практически не пополняют детрит в мелководных бухтах. Даже в закрытой б. Новгородской морские травы слабо участвуют в образовании осадков дна, а в других

бухтах остатки морских трав просто выносит в открытое море [Жакин, Кияшко, 1991]. Недавние же исследования в зал. Посьета, проведенные по новым методикам, обнаружили, что образовавшийся в кутовой части б. Новгородская детрит из морских трав не используется в пищу двусторчатыми моллюсками [Kharlamenko et al., 2001].

Если учесть, что до создания в б. Миносок подвесных плантаций там существовало экологическое равновесие, то создание в бухте плантаций для разведения приморского гребешка уже можно рассматривать в некотором роде как инвазию чужеродного вида. Если же вместе с гребешком начать культивировать в промышленном масштабе активного обрастателя – тихоокеанскую мидию, то такое ведение хозяйства является ошибочным. Уже на следующий после начала культивирования мидии год (1980 г.) в б. Миносок наблюдался рекордный неурожай молоди гребешка. При этом другие участки демонстрировали среднюю урожайность. Затем последовали неурожаи 1982, 1984 и 1985 гг. В 1990 г. в б. Миносок от культивирования мидии отказались, и оседание личинок гребешка в 1990–1999 гг. выросло по сравнению с 1979–1989 гг. в 1.6 раза. Однако темп роста гребешка еще долго оставался ниже по сравнению с периодом до начала культивирования мидий [Габаев и др., 1998]. Сейчас приморский гребешок, обитающий на дне б. Миносок, отличается от других районов истонченной раковиной и отслаивающимся мускулом.

В последние годы наметилась тенденция к снижению интенсивности осеннего пика численности микроводо-

рослей [Стоник, Орлова, 1998], по-видимому, связанная с более ранним прохождением тайфунов. Хорошо известно, что тайфуны сопровождаются обильными осадками и значительным выносом в море терригенного материала и растворенных веществ. В отсутствие дождей, концентрации аммиака и ортофосфата в поверхностных слоях близки к нулю и, вероятно, не благоприятствуют развитию фитопланктона [Пропп, Пропп, 1981]. В 1991, 1992, 1994 и 1996 гг. вторая половина августа и сентябрь были засушливыми и на гребешковых коллекторах в б. Миносок отмечалась повышенная гибель гребешка, не связанная с обилием морских звезд. К началу октября 1994 г. выживаемость спата гребешка снизилась до 16.4%. Через год, в 1996 г. численность личинок гребешка 18 июня составляла 1554 экз./м³, а на коллекторах оказалось рекордное количество молоди – более 20000 экз./м² [Габаев и др., 1998] и все моллюски в начале октября погибли. По-видимому, на эту ситуацию повлияла негативная экологическая обстановка в б. Миносок. В 1996 г. нами были выставлены гребешковые коллекторы в б. Троицы (северо-восточная часть зал. Посьета) и, несмотря на высокую численность гребешка на коллекторах, все моллюски осенью были живы. В 1999 г. в средней части б. Миносок на коллекторах площадью 1.44 м² численность спата гребешка не превышала 10 экз., а в садках площадью 0.12 м², размещенных на выходе из бухты, обилие жизнестойкого спата достигало 100 экз./садок.

Засушливая осень довольно часто наблюдается и в настоящее время, и, например, в 2002 г., в начале ноября, гибель гребешка на нижних коллекто-

рах достигала 50.5%. У молоди приморского гребешка, достигшего размера 5–6 мм (высота раковины), происходит перестройка жаберного аппарата от ктенидиевого к филаментному (более разветвленному). При недостатке пищи в этот период его гибель максимальна [Kingzett, Bourne, 1993]. Утверждения о том, что в эвтрофном водоеме не может быть недостатка пищи у моллюсков [Морозова и др., 2002] слабо обоснованы, поскольку обилие *Skeletonema costatum* – показателя эвтрофности вод, не означает обилия пищи. Эта диатомовая водоросль гребешками в пищу не используется [Robert, Trintignac, 1997]. Точно также как цветение сине-зеленых водорослей в эвтрофных пресноводных водоемах не свидетельствует об экологическом благополучии и приводит к уменьшению видового разнообразия [Левич и др., 1997]. Массовая гибель молоди гребешка в б. Миноносок в 1996 г., скорее всего, не связана и с постулируемым Брыковым и др. [1994] недостатком в воде кислорода. Хорошо известно, что заморы бывают в основном на дне, и, если случаются, то захватывают всех животных [Скарлато, Котенев, 1986]. В годы промышленного культивирования тихоокеанской мидии в б. Миноносок (1979–1989 гг.) мы часто проводили там водолазные работы [Габаев и др., 1998] и заморы на дне не наблюдали. После значительной гибели гребешка на коллекторах, подвешенных в 1994 г. в толще воды, по нашим наблюдениям, на дне не было массовой гибели животных. В 1996 г. гребешок погиб только внутри коллекторов. Снаружи коллекторов, на коллекторах, оставленных в 1995 г. на второй срок, и в садках с 2–3-годова-

лыми особями значительной гибели животных не наблюдалось. В настоящее время массовой гибели гребешка от недостатка пищи в б. Миноносок не наблюдается, по-видимому, потому, что морские фермеры уменьшили объемы культивирования и немногочисленные коллекторы для сбора спата располагают на выходе из бухты.

Условия воспроизводства приморского гребешка в б. Миноносок зал. Посьета, на наш взгляд, раскрывает регрессионный анализ факторов, наблюдаемых в июне 1977–2006 гг. (рис. 8). До промышленного культивирования тихоокеанской мидии (1977 г. и несколько последующих лет) фактические значения обилия спата на коллекторах превышали предсказанные по всем имеющимся материалам. К завершению промышленного культивирования мидии (1987, 1989 и 1990 гг.), фактическое оседание было ниже предсказанного. В 1989 г. количество фильтруемой воды культивируемыми в б. Миноносок гребешком и мидией превысило объем бухты, что сказалось на производственных показателях взрослого гребешка и на его воспроизводстве [Габаев и др., 1998]. Абиотические факторы могли обеспечить среднеурожайный год, однако он оказался неурожайным (рис. 8). После переноса мидийных коллекторов в конце 1989 г. в б. Клыкова, экологическая ситуация в б. Миноносок стала улучшаться и 1991 г. оказался более урожайным, чем предсказывалось. В последующем, оседание личинок гребешка превышало или было близко предсказанному в основном в те годы, когда мы запускали в бухте установку искусственного апвеллинга – 1995, 1997, 2000, 2001 и 2002 гг. (рис. 8).

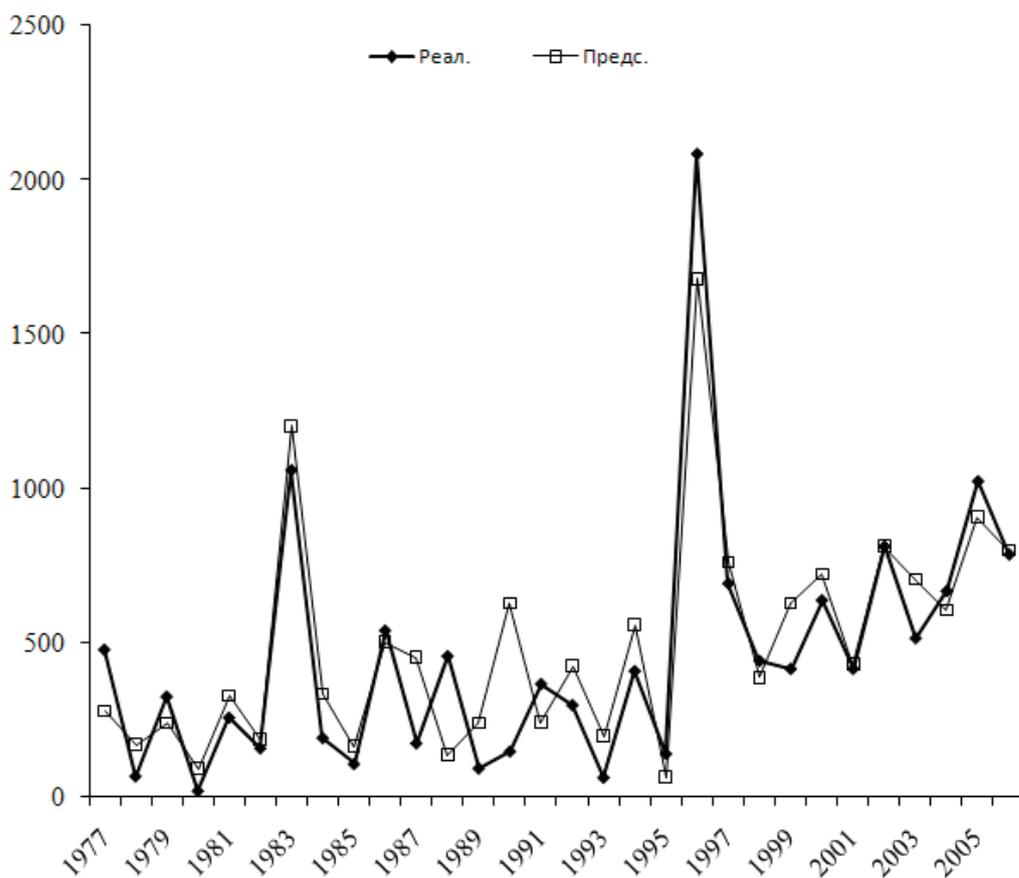


Рис. 8. Динамика численности спата приморского гребешка на коллекторах в б. Миноносок зал. Посъета (реал. – реальная и предс. – предсказанная). По оси абсцисс – численность молоди, экз./м², по оси абсцисс – годы наблюдений.

Fig. 8. Dynamics of abundance of juveniles of the Yezo scallop (*Mizuhopecten yessoensis*) in Minonosok Bay (Реал. – actual and Предс. – predicted). Ordinate axis – abundance of juveniles, ind./m², abscissa axis – years.

Публикаций о численности молоди приморского гребешка на коллекторах в б. Миноносок зал. Посъета после 1988 г. не было, поэтому данные Григорьевой и др. [2005] представляются недостоверными. Указанные авторы посчитали 1990 г. высокоурожайным (1154 экз./мешок), хотя по нашим наблюдениям, проведенным совместно с сотрудниками ЭМБ «Посъет» Г.В. Поликарповой и Е.Н. Шевченко, оседание было низким и не превышало

216 экз./мешок. Эти данные подтверждают наблюдения Лебедева и др. [2004]. После 1989 г., вплоть до 1994 г., не было посадочного материала для подращивания на дне. Однако, недостоверные данные Григорьевой с соавт. [2005] были повторены Гайко [2006] и этот автор, используя данные ГМС «Посъет» по количеству ледовых дней у метеостанции, сделала неверный вывод о том, что урожайные годы случаются после теплых зим. Вместе с тем, по нашим наблю-

дениям, между количеством ледовых дней в мелководных бухтах и обилием спата на коллекторах существует достоверная положительная взаимосвязь ($r=0.543$; $p=0.002$). О положительном влиянии низких зимних температур на воспроизводство морских беспозвоночных сообщают многие исследователи (см: [Габаев, 2009]). Полагаясь на количество ледовых дней как на основной предиктор, Гайко [2006] сделала рекомендацию не выставлять в море коллекторы в неурожайные годы. Поэтому, хозяйства марикультуры, которые уже сейчас влачат жалкое существование, внедрив эти рекомендации, могут потерпеть значительные убытки.

Зарождающиеся, маломощные морские хозяйства очень чувствительны к ошибкам и их ликвидации может способствовать не только ошибочный прогноз. Успех разведения какого-либо вида зависит и от местоположения плантаций. В исследованиях Белогрудова [1982], Брыкова и др. [2003], планктонные сетки и гребешковые коллекторы никогда не опускались ниже глубины 10 м. Не найдя точку перегиба в вертикальном распределении молоди гребешка, Е.А. Белогрудов в 1978 г. дал рекомендацию Приморрыбпрому ставить плантации в Славянском заливе и б. Алексеева о-ва Попова на глубинах 10 м. Однако этот опыт оказался неудачным, и плантации оказались не «гребешковыми», а «мидийными». Тихоокеанская мидия, для которой горизонт 0–10 м наиболее предпочтительный, забивала гребешковые коллекторы и садки, что уменьшало выживаемость и темп роста гребешка. Предприятия терпели убытки и через 10 лет убыточной деятельности их закрыли. Однако

негативный опыт не пошел на пользу и до сих пор в некоторых публикациях можно встретить рекомендацию использовать для приморского гребешка глубины до 10 м.

Как мы уже отмечали [Габаев, 2007], значимость факторов, определяющих уровень воспроизводства беспозвоночных, подчиняется законам Либиха–Шелфорда. Это означает, что как недостаток, так и превышение какого-то фактора негативно сказывается на размножении исследуемого вида. Суровые зимы положительно влияют на воспроизводство приморского гребешка, но до определенного предела. Превышение по ледовитости и длительности холодного периода, а также слабая циркуляция вод в 2010 г. негативно повлияли на нерест приморского гребешка. Даже в июле в мелководных бухтах зал. Посьета встречались не отнерестившиеся особи. Оседание личинок гребешка было слабым, но не везде. У Зарубинской базы флота (зал. Посьета), выставившей коллектор-садки на большие глубины (18–21 м), обилие спата достигало 265 экз./м². При этом обрастателей – конкурентов и хищников на коллекторах практически не было. В результате, в начале ноября, выживаемость у молоди достигала 100%, что позволяет выращивать ее без пересадки до товарного размера. Если бы в 2010 г. в б. Миносок запускали установку искусственного апвеллинга, то в результате конвективного перемешивания температура воды у дна достигла бы нерестовых значений, и многочисленное маточное стадо гребешка смогло бы участвовать в воспроизводстве.

Представленные материалы демонстрируют, что в б. Миносок, являющейся питомником для многих аква-

торий Приморья [Вышкварцев и др., 2005], существует возможность улучшать экологические условия, определяющие уровень воспроизводства приморского гребешка. Регулируя численность популяций, нужно стремиться либо увеличивать продуктивность полезных видов, либо свести к минимуму выживание вредителей [Уатт, 1971]. Тихоокеанская мидия у морских фермеров считается промысловым видом до первого урожая. Столкнувшись с ручным извлечением мяса из створок, ее тут же переводят в разряд непромысловых. Однако к этому времени она успевает нарушить экологическое равновесие в акваториях. Поэтому, если нет устройств, механизмирующих процесс извлечения мяса из створок,

ее лучше не культивировать в промышленном масштабе. Для уменьшения вредоносного воздействия мидии, гребешковые и мидийные плантации должны быть разнесены на несколько километров. Наши наблюдения позволили установить, что в зал. Петра Великого есть акватории, благоприятные для разведения гребешка, тогда как другие – для разведения мидии. Так, например, акватория у о-ва Попова в конце 1980-х гг. была неблагоприятной для сбора личинок гребешка (табл. 3). Однако, личинок тихоокеанской мидии там оседало больше, чем в б. Миноносков зал. Посъета. Поэтому, акваторию у о. Попова можно целиком использовать для культивирования тихоокеанской мидии.

Благодарности

Я искренне признателен бывшим сотрудникам Экспериментальной морской базы «Посъет» – Г.В. Поликарповой, Л.А. Золотовой, Н.Н. Коноваловой, Е.Н. Шевченко, В.Н. Григорьеву, В.Н. Регулеву, Т.А. Регулевой, С.А. Ка-

лашиковой, сотрудникам ТИНРО-Центра А.В. Кучерявенко и Н.А. Шепель, сотрудникам Лаборатории экологии беспозвоночных ИБМ ДВО РАН и сотруднику ТОИ ДВО РАН И.Д. Ростову за консультации и помощь в работе.

Литература

- Белогрудов Е.А. 1982. К экологии личинок приморского гребешка в заливе Посъета (Японское море) // Второй Всесоюзный съезд океанологов: Тезисы докладов. Севастополь. МГИ АН УССР. Вып. 6. С. 96–97.
- Белогрудов Е.А. 1987. Биология и культивирование приморского гребешка // Культивирование тихоокеанских беспозвоночных и водорослей. М.: Агропромиздат. С. 66–71.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир. 477 с.
- Бирман И.Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат. 208 с.
- Брыков В.А., Тюрин А.Н., Тяпкин В.С. 2004. Марикультура как потенциальный источник эвтрофирования прибрежных вод // Дальневосточный морской биосферный заповедник. Исследования. Т. 1. Владивосток. Дальнаука. С. 804–814.
- Брыков В.А., Колотухина Н.К., Таупек Н.Ю., Радовец А.В. 2003. Эффективность сбора молоди приморского гребешка на коллекторы, решение оптимизационной задачи // Вопросы рыболовства. Т. 4, № 2(14). С. 327–346.
- Вышкварцев Д.И. 1979. Особенности продукционных процессов в мелководных бухтах залива Посъета (Японское море). Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Владивосток: ИБМ ДВНЦ АН СССР. 251 с.

- Вышковарцев Д.И., Регулев В.Н., Регулева Т.А., Григорьев В.Н., Лебедев Е.Б. 2005. Роль старейшего хозяйства марикультуры в восстановлении запасов приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1856) в заливе Посъета Японского моря // Биология моря. Т. 31, № 3. С. 207–212.
- Габаев Д.Д. 1981. Оседание личинок двустворчатых моллюсков и морских звезд на коллекторы в заливе Посъета (Японское море) // Биология моря. № 4. С. 59–65.
- Габаев Д.Д. 1988. Динамика численности промысловых двустворчатых моллюсков на коллекторах и границы ее асинхронности // Третья Всесоюзная конференция по морской биологии: Тезисы докладов. Киев: ИНБЮМ АН СССР. Часть 2. С. 230–231.
- Габаев Д.Д. 2007. Экология воспроизводства камчатского краба // Экология. Т. 38, № 2. С. 124–130.
- Габаев Д.Д. 2009. Динамика численности некоторых двустворчатых моллюсков в российских водах Японского моря и ее прогноз // Океанология. Т. 49, № 2. С. 237–247.
- Габаев Д.Д., Кучерявенко А.В., Шепель Н.А. 1998. Антропогенное эвтрофирование залива Посъета Японского моря установками марикультуры // Биология моря. Т. 24, № 1. С. 53–62.
- Габаев Д.Д., Калашиников В.З. 1977. Экспериментальные работы по совершенствованию биотехники выращивания морского гребешка. Исследования по вопросам разведения приморского гребешка (1977 г., б. Миноносок). Отчет по теме 0412-22-2. Посъет. 16 с.
- Гайко Л.А. 2006. Марикультура: прогноз урожайности с учетом воздействия абиотических факторов. Владивосток: Дальнаука 204 с.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А., Бужинская Г.Н., Василенко С.В., Голиков А.А., Перестенко Л.П., Сиренко Б.И. 1986. Изменения бентоса залива Посъета (Японское море) за последние 20 лет как результат накопления органического вещества в донных отложениях // Океанология. Т. 26, № 1. С. 131–135.
- Григорьева Н.И., Регулев В.Н., Золотова Л.А., Регулева Т.А. 2005. Культивирование моллюсков в западной части залива Посъет (залив Петра Великого, Японское море) // Рыбное хозяйство. № 6. С. 63–66.
- Жакин А.В., Кияшко С.И. 1991. Соотношения $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и происхождение органического углерода в поверхностном слое донных осадков мелководных бухт залива Посъета Японского моря // Биология моря. № 5. С. 67–75.
- Касьянов В.Л., Коновалова Г.В., Крючкова Г.А., Горохова В.Н. 1978. Динамика численности личиночного планктона и фитопланктона в заливе Восток Японского моря // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. Л.: Наука. С. 27–29.
- Кучерявенко А.В., Макарова (Седова) Л.Г., Коновалова Н.Н., Поликарпова Г.В. 1986. Состояние и перспективы культивирования моллюсков в бухте Миноносок (залив Посъета) // Марикультура на Дальнем Востоке. Владивосток: ТИНРО. С. 57–64.
- Лебедев Е.Б., Вышковарцев Д.И., Григорьева Н.И. 2004. Марикультура в бухте Миноносок // Дальневосточный морской биосферный заповедник. Исследования. Т. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 795–803.
- Левич А.П., Максимов В.Н., Булгаков Н.Г. 1997. Теоретическая и экспериментальная экология планктонных водорослей. Управление структурой и функциями сообществ. М.: Изд-во НИЛ. 184 с.
- Морозова Т.В., Орлова Т.Ю., Селина М.С. 2002. Фитопланктон в районе хозяйства марикультуры бухты Миноносок залива Посъета Японского моря // Биология моря. Т. 28, № 2. С. 107–112.
- Покудов В.В., Власов Н.А. 1980. Температурный режим прибрежных вод Приморья и острова Сахалин по данным ГМС // Труды Дальневосточного научно-исследовательского гидрометеорологического института. Вып. 86. С. 109–118.
- Поллард Дж. 1982. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика. 344 с.
- Пропп М.В., Пропп Л.Н. 1981. Гидрохимические основы процесса первичного продуцирования в прибрежном районе Японского моря // Биология моря. № 1. С. 29–37.
- Раков В.А., Зуенко Ю.И., Свитинова А.Г. 2007. Особенности распространения личинок и роста спата приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в бухте Киевка Японского моря // Исследования морских экосистем и биоресурсов. М.: Наука. С. 519–530.
- Резниченко О.Г. 1983. Структурно-функциональная характеристика обрастания марикультуры гребешка в бухте Алексеева (зал. Петра Великого, Японское море) // IV Всесоюзное совещание по научно-техническим проблемам марикультуры: Тезисы докладов Владивосток: ТИНРО. С. 192–193.

- Силина А.В., Овсянникова И.И. 2000. Приморский гребешок и его эпибиоз в донной и подвешной культурах в бухте Алексева (Японское море) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 4. С. 103–105.
- Солдатова И.Н., Резниченко О.Г., Цихон-Луканина Е.А. 1985. Особенности обрастания устанки марикультуры морского гребешка // Океанология. Т. 25. № 3. С. 513–518.
- Стоник И.В., Орлова Т.Ю. 1998. Летне-осенний фитопланктон в Амурском заливе Японского моря // Биология моря. Т. 24, № 4. С. 205–211.
- Скарлато О.А., Котенев Б.Н. 1989. О книге Соколовой М.Н. «Питание и трофическая структура глубоководного макробентоса» М.: Наука. 1986. 208 с. // Биология моря. № 5. С. 77–79.
- Уатт К. 1971. Экология и управление природными ресурсами. Количественный подход. М.: Мир. 463 с.
- Ярославцева Л.М., Найденко Т.Х., Сергеева Э.П., Ярославцев П.В. 1986. Отношение к опреснению съедобной мидии из Японского моря на ранних стадиях развития // Биология моря. № 4. С. 40–47.
- Ярославцева Л.М., Найденко Т.Х., Сергеева Э.П., Ярославцев П.В. 1988. Влияние пониженной солености на приморского гребешка в онтогенезе // Биология моря. № 5. С. 55–60.
- Bert Th.M. 2007. Environmentally responsible aquaculture: reality and possibilities // Ecological and Genetic Implications of Aquaculture Activities. Th.M. Bert (Ed.). Berlin, etc.: Springer. P. 479–514.
- Conturier C. 1993. Spawning in sea scallop *Placopecten magellanicus* // Proceedings of the 9th International Pectinid Workshop, Nanaimo, B.C., Canada. Vol. 1. P. 138–146.
- Himmelman J.H. 1975. Phytoplankton as a stimulus for spawning in three marine invertebrates // Journal of the Experimental Marine Biology and Ecology. V. 20, N 2. P. 199–214.
- Ito S., Kanno H., Takahashi K. 1975. Some problems in culture of the scallop in Mutsu Bay // Bulletin of the Marine Biological Station Asamushi. V. 15, N 2. P. 89–100.
- Kharlamenko V.I., Kiyashko S.I., Imbs A.B., Vyshkvartzev D.I. 2001. Identification of food sources of invertebrates from the seagrass *Zostera marina* community using carbon and sulfur stable isotope ratio and fatty acid analyses // Marine Ecology Progress Series. V. 220. P. 103–117.
- Kingzett B., Bourne N. 1993. Suspension feeding in post-metamorphic Japanese scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay): implications for nursery rearing // Proceedings of the 9th International Pectinid Workshop, Nanaimo, B.C., Canada. Vol. 2. P. 203–204.
- Robert R., Trintignac P. 1997. Microalgues et nutrition larvaire en éclosion de mollusques // Haliotis. V. 26. P. 1–13.
- Starr M., Himmelman J.H., Therriault J.C. 1990. Direct coupling of marine invertebrate spawning with phytoplankton blooms // Science. V. 247. P. 1071–1074.