

Распространение и экология ювенильных двустворчатых моллюсков в южной части залива Петра Великого (Японское море)

Г.А. Евсеев

*Институт биологии моря ДВО РАН,
Владивосток, 690041, Россия*

Изучали таксономическое разнообразие, экологический состав, зонально-географическую структуру и распространение ювенильных двустворчатых моллюсков в 3 бухтах зал. Петра Великого в июне и августе 1999 г. При общем видовом богатстве 42 вида в июне в живом состоянии обнаружено 12, а в августе – 19 видов. Пополнение происходило в основном за счет рекуррентных и транзитных форм из общего личиночного пула, но в разной гидродинамической обстановке. Однако, несмотря на гидрологические различия, биотопы характеризуются рядом общих тенденций в изменении их экологических показателей. Пик пополнения, если о нем судить по таксономическому и зонально-географическому составу сеголетних особей 1998 г., приходится на конец августа–начало сентября.

Space-temporal ecology of juvenile bivalves in southern part of Peter the Great Bay (Sea of Japan)

George A. Evseev

*Institute of Marine Biology, 690041,
Vladivostok, Russia*

Taxonomical diversity, ecological and zoogeographical composition of juvenile bivalves from 3 inlets in June and August 1999 were studied. In June the number of living species was not more than 12, in August it increased to 19 with total species richness for the inlets about 42 species. The spat recruitment proceeded with an active role of the recurrent and transit forms from common larval pool, but in different hydrodynamic conditions. However, despite of hydrological distinctions, biotopes are characterized by the similar tendency in temporal variation of their ecological indexes. The spatfall peak, in view of the taxonomical and zoogeographical composition of the 1-year age forms 1998, can be expected at the end of August and at the beginning of September.

Ювенильная стадия послеличиночного развития – это сравнительно короткий переходный период от пелагической или вынашиваемой формы к форме взрослой особи, занимающий после оседания личинки и ее метаморфоза от 1-2 нед до нескольких

месяцев. При этом для большинства моллюсков лишь начальная фаза ювенильной стадии характеризуется высокой плотностью осевших особей и сравнительно широким их распространением в поверхностном слое донных отложений. По мере удаления от момента оседания плотность ювенильных особей катастрофически уменьшается [Guillon, Tartu, 1994; Gosselin, Qian, 1997], а первоначальные поселения сокращаются до небольших эфемерных пятен, своевременно обнаружить и изучить которые не всегда удается.

Помимо низкой выживаемости ювенильных стадий моллюсков, поселения их на открытых участках мелководной зоны подвержены волновому воздействию, вызывающему турбулентное разрушение первоначальных пятен, придонное транспортирование особей и вынос их за границы обычного биотопа [Dobbs, Vozagic, 1983; Gunter, 1992; Snelgrove et al., 1993]. Ювенильные формы других видов двустворчатых моллюсков способны после оседания и метаморфоза временно переходить в пелагическое состояние и покидать пределы их первоначальных поселений [Bonsdorff, 1991; Baker, Mann, 1997]. В связи с этим распространность ювенильных стадий, выживаемость их отдельных когорт, общее и локальное пополнение популяции и другие экологические показатели в бухтах и на открытых участках побережья могут колебаться в широких пределах и не совпадать во времени.

В зал. Петра Великого видовое богатство двустворчатых моллюсков превышает 100 видов. Сравнительно хорошо изучены их таксономический состав как для залива в целом [Скарлато, 1981; Адрианов, Кусакин, 1998], так и его отдельных акваторий [Голиков, Скарлато, 1967; Москалец, 1990], пространственное и вертикальное расселение, распространение и роль в донных биоценозах [Дерюгин, 1939; Скарлато и др., 1967] и другие вопросы экологии. Однако все эти работы касаются взрослых особей моллюсков. Работы по ювенильным двустворчатым посвящены в основном эмбрионально-личиночным [Малахов, Медведева, 1985, 1991] и личиночным стадиям [Куликова, Колотухина, 1989] некоторых распространенных видов или видов промыслового значения, послеличиночное развитие которых изучалось также на искусственных субстратах [Белогрудов, 1973; Раков, 1979]. Вместе с тем на естественных субстратах залива экология и видовое разнообразие послеличиночных стадий, от пространственно-временных характеристик которых могут зависеть состав, плотность и размерно-возрастная структура взрослых поселений, в настоящее время не изучены.

Наши исследования касаются видового и размерно-возрастного состава, распространения и зонально-географической структуры ювенильных стадий двустворчатых моллюсков на открытом побережье и в 3 бухтах, расположенных на южном участке Дальневосточного морского заповедника.

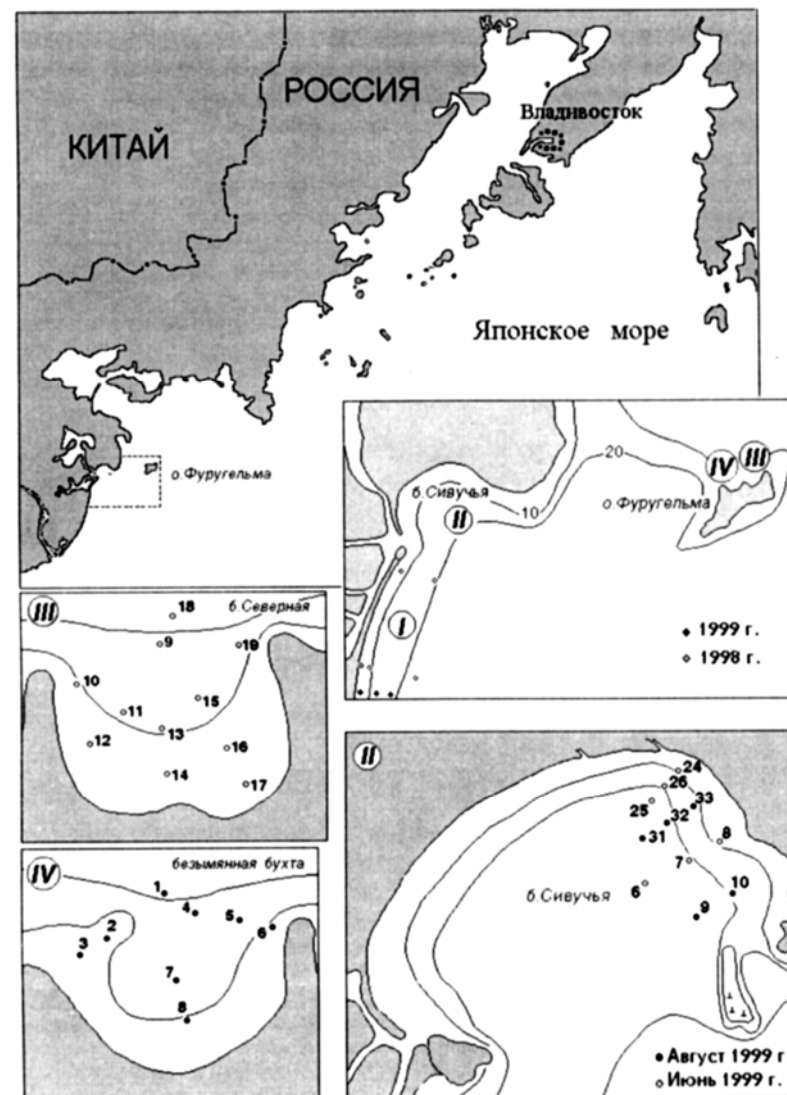
МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученные материалы представлены живыми ювенильными стадиями моллюсков и их пустыми раковинами, собранными из поверхностного слоя донных отложений. Пробы отбирали с борта НИС ДВГМЗ "Внимательный". Работы проводили: на открытом побережье к югу от бух. Сивучья (рис. 1, I) – 6 августа 1998 г. и 3 августа 1999 г., в бухтах Сивучья (рис. 1, II) и Северная (рис. 1, III) – с 18 по 21 июня 1999 г., в безымянной бухте на северном побережье о-ва Фуругельма (рис. 1, IV) и повторно в бух. Сивучья – с 31 июля по 5 августа 1999 г. Всего было выполнено более 40 водолазных станций на глубинах от 1-2 до 20-22 м.

При опробывании аккуратно снимали поверхностный слой грунта на глубину до 1-2 см. Площадь отбора составляла 400-600 см². Ювенильные стадии и раковинный материал из проб грунта выделяли в стационарных условиях. Для этого пробы грунта промывали через набор стандартных почвенных сит с минимальным размером ячейки 0,25 мм. Отмытые моллюски с размерами более 500 мкм разбирали под биноклем по таксономическим группам, фиксировали в 70%-ном этаноле, а затем идентифицировали в лабораторных условиях. Живые особи и их пустые раковины изучали отдельно, немногочисленные и трудно идентифицируемые экземпляры с размерами раковины менее 500 мкм, обычно не учитывали. Всего было собрано и определено более 30 видов, представленных 800 экз.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Участок открытого побережья к югу от бух. Сивучья. Список живых ювенильных форм, собранных на этом участке в августе 1998 г., составляют *Peronidia venulosa* (5 экз.), *Mactra chinensis* (4), *Spisula sachalinensis* (3), *Acila insignis* (2), *Mya priapus* (2), *Axinopsi-*



da subquadrata (1), *Siliqua alta* (1) и *Alvenius ojanus* (1). Особи *Mizuhopecten yessoensis* представлены только пустыми раковинами. В 1999 г. к этому списку добавлена еще *Mercenaria stimpsoni*, представленная также пустыми раковинами.

Плотность живых особей на станциях (ст) колеблется от 1 до 4 экз./ст при среднем значении 2,5 экз./ст. Пустые ювенильные раковины сравнительно редки. Соотношение их с живыми особями составляет 1:3. Таким образом, в августе на участке открытого побережья обнаружено 10 видов ювенильных двустворчатых моллюсков, среди которых 2 вида были представлены только мертвыми створками.

Бухта Сивучья. Июньский список ювенильных двустворчатых моллюсков и их пустых раковин составляют 30 видов (табл. 1). Верхнюю половину списка занимают сравнительно распространенные формы, ранжированные по их встречаемости на станциях. Эти же формы представлены в материале наибольшим количеством особей, численность которых колеблется от 3-4 до 60-70 экз./ст, или, в пересчете на площадь, — от 60-80 до 1000 экз./м². В целом же на биотопе средняя плотность особей составляет около 50 экз./ст. Однако если исключить пустые раковины, то плотность живых особей не превышает 8 экз./ст (160 экз./м²), или в среднем около 4 экз./ст, а из 30 видов списка в живом состоянии можно встретить только 7: *Alvenius ojanus* (14), *Acila insignis* (5), *Turtonia minuta* (2), *Mactromeris voyi* (2), *Mya priapus* (1), *Thracia kakumana* (1) и *Cadella lubrica* (1). Остальные виды как нижней, так и верхней половины списка представлены пустыми раковинами.

Второй список, составленный по материалам августовских сборов, содержит 29 видов (табл. 2), из которых более половины (58%) — общие формы, встречавшиеся и в июне. По отношению к июньским, живые и мертвые особи августа можно разделить на четыре экологические группы:

Рис. 1. Район работ и расположение станций на участке открытого побережья (I), в бух. Сивучья (II), в бух. Северная (III) и в безымянной бухте (IV) на северном побережье о-ва Фуругельма в августе 1998 г. и в июне и августе 1999 г.

Fig. 1. Schematic maps of sampling area and stations in August 1998 and June and August 1999. I — open coast; II — Sivuch'ya Bight; III — Severnaya Bight; IV — unnamed bight on the northern coast of Furugel'm Island

Таблица 1

Минимальная длина раковины (в мм) живых (v) и мертвых (d) двустворчатых моллюсков бух. Сивучья Японского моря, 18–21 июня 1999 г.

Вид	Станция					
	6	7	8	25	26	24
Распространенные						
<i>Turtonia minuta</i>	-	0,5v	0,8d	0,9d	d	0,7d
<i>Felaniella usta</i>	-	2,7d	1,3d	5,5d	3,2d	2,0d
<i>Cadella lubrica</i>	2,3v	4,5d	1,1d	1,8d	-	1,2d
<i>Acila insignis</i>	0,9v	1,0v	-	16,0d	3,3d	12,0v
<i>Callista brevisiphonata</i>	1,8d	1,9d	1,2d	-	2,3d	9,0d
<i>Alvenius ojanus</i>	-	1,6v	-	0,6v	1,0v	1,1v
<i>Thracia kakumana</i>	5,8d	2,8d	4,0v	-	-	3,9d
Обычные						
<i>Mactra chinensis</i>	-	3,0d	3,8d	-	2,2d	1,5d
<i>Anisocorbula venusta</i>	-	2,0d	5,0d	-	2,3d	4,0d
<i>Hiatella arctica</i>	-	2,2d	2,0d	-	-	1,3d
<i>Protothaca</i> sp.	-	0,8d	-	-	1,5d	2,1d
<i>Mya priapus</i>	-	2,0v	1,5d	2,0d	-	-
<i>Mactromeris voyi</i>	-	-	1,0v	-	-	6,0d
<i>Glycymeris yessoensis</i>	-	-	2,8d	-	-	2,1d
<i>Spisula sachalinensis</i>	-	-	-	-	9,0d	1,7d
<i>Macoma nipponica</i>	-	1,0d	-	-	3,5d	-
<i>Pillucina pisidium</i>	-	-	2,5d	4,0d	-	-
<i>Nipponomysella obesa</i>	-	-	-	1,2d	-	1,3d
<i>Raeta pulchella</i>	d	-	-	d	-	-
Редкие						
<i>Ruditapes philippinarum</i>	-	-	5,0d	-	-	-
<i>Septifer keeni</i>	-	-	3,0d	-	-	-
<i>Modiolus</i> sp.	-	-	-	-	-	0,6d
<i>Acinopsida subquadrata</i>	1,7d	-	-	-	-	-
<i>Nuttalia</i> sp.	-	3,0d	-	-	-	-
<i>Crassostrea gigas</i>	-	4,0d	-	-	-	-
<i>Leionucula ovatotruncata</i>	-	2,0d	-	-	-	-
<i>Yoldia notabile</i>	-	-	-	-	10,0d	-
<i>Mercenaria stimpsoni</i>	-	-	-	-	-	3,8d
<i>Mizuhopecten yessoensis</i>	-	-	-	-	-	d
<i>Peronidia venulosa</i>	-	-	-	-	-	3,2d

Примечание: Здесь и в табл. 2-4 виды генерации 1999 г. подчеркнуты, размеры сеголетних особей 1999 г. выделены курсивом.

Таблица 2

Минимальная длина раковины (в мм) живых (v) и мертвых (d)
двустворчатых моллюсков бух. Сивучья Японского моря,
31 июля–5 августа 1999 г.

Вид	Станция				
	9	10	31	32	33
Распространенные					
<i>Felaniella usta</i>	0,7v	0,8d	-	0,6v	0,9v
<i>Alvenius ojanus</i>	0,9d	1,0v	-	1,5v	1,4d
<i>Anisocorbula venusta</i>	4,5d	5,0d	-	1,6d	3,0d
<i>Acila insignis</i>	0,9v	16,0v	-	1,1v	2,9v
<i>Turtonia minuta</i>	-	1,2d	-	1,0d	0,7d
<i>Protothaca sp.</i>	0,8v	1,5d	-	0,6v	-
<i>Macoma nipponica</i>	1,2d	2,0d	-	-	1,2d
<i>Callista brevisiphonata</i>	2,0d	3,4v	-	-	0,9d
<i>Hiatella arctica</i>	0,9v	-	-	1,3d	1,6d
Обычные					
<i>Raeta pulchella</i>	-	-	8,0d	1,8v	-
<i>Spisula sachalinensis</i>	-	-	-	2,0v	1,5v
<i>Axinopsis subquadrata</i>	3,0v	-	-	1,2v	-
<i>Mizuhopecten yessoensis</i>	-	3,3d	-	0,8d	-
<i>Macra chinensis</i>	-	3,1d	-	-	4,6d
<i>Thracia kakumana</i>	-	4,9d	-	-	10,0d
<i>Mercenaria stimpsoni</i>	-	4,8d	-	-	1,2d
<i>Leionucula ovatotruncata</i>	0,9v	-	4,0d	-	-
<i>Solen krusensteri</i>	-	5,0v	-	2,2d	-
Редкие					
<i>Pillucina pisidium</i>	-	-	-	-	2,1d
<i>Mya priapus</i>	-	-	-	1,0v	-
<i>Yoldia notabile</i>	1,2v	-	-	-	-
<i>Glycymeris yessoensis</i>	-	-	-	-	1,5d
<i>Crassostrea gigas</i>	-	-	-	-	3,5d
<i>Crenella decussata</i>	-	-	-	-	0,6d
<i>Mytilus sp.</i>	-	-	-	-	d
<i>Dosinia japonica</i>	-	-	-	-	11,0d
<i>Panomya sp.</i>	-	2,8d	-	-	-
<i>Bornioopsis (?) sp.</i>	-	4,9d	-	-	-
<i>Mactromeris voyi</i>	-	8,5d	-	-	-

а) живые транзитные формы, представленные живыми особями в июне и сохраняющие этот статус в августе (*Acila insignis*, *Alvenius ojanus* и *Mya priapus*);

б) восполняющие рекуррентные формы – в июне были представлены только пустыми раковинами, но в августе были обнаружены в живом состоянии (*Callista brevisiphonata*, *Felaniella usta*, *Hiatella arctica*, *Protothaca sp.*, *Spisula sachalinensis*, *Raeta pulchella*, *Axinopsis subquadrata*, *Leionucula ovatotruncata* и *Yoldia notabile*);

в) невосполняющие рекуррентные формы, существовавшие в июне в живом состоянии, но в августе представленные пустыми раковинами (*Turtonia minuta*, *Thracia kakumana* и *Mactromeris voyi*); очевидно, к этой же группе можно отнести и *Cadella lubrica* – единственный вид из распространенных, встречающийся в живом состоянии в июне, но не обнаруженный в августе ни в живом, ни в мертвом состоянии;

г) мертвые транзитные формы, представленные в июне и августе только пустыми раковинами (*Anisocorbula venusta*, *Macra chinensis*, *Macoma nipponica*, *Glycymeris yessoensis*, *Pillucina pisidium*, *Crassostrea gigas*, *Mizuhopecten yessoensis* и *Mercenaria stimpsoni*);

д) новые формы августа – *Bornioopsis (?) sp.*, *Crenella decussata*, *Mytilus sp.*, *Dosinia japonica* и *Solen krusensteri*, из которых первый вид ранее не был обнаружен в зал. Петра Великого и его таксономическая принадлежность установлена предварительно. Для мелких холодноводных форм *Crenella decussata* характерны обычно более глубоководные биотопы, а тепловодные *Solen krusensteri* и *Dosinia japonica* могут быть послеавгустовскими восполняющими рекуррентами.

Если сравнить живые и мертвые формы июня и августа, то наиболее заметные изменения в августе обусловлены восполняющими рекуррентами. Благодаря их появлению на рассматриваемом биотопе средняя плотность популяций возросла до 11–12 экз./ст, или в пересчете на площадь – до 200–250 экз./м². Плотность транзитных форм осталась неизменной, а дефицит невосполнившихся форм составил всего лишь 5 особей. Средняя плотность живых особей на станциях увеличилась в августе, по сравнению с июнем, почти в 2 раза. Вместе с тем средняя плотность мертвых особей (около 50 экз./ст) в августе понизилась почти до 40 экз./ст, а число видов, представленных только мертвыми особями, – до 16. Это может свидетельствовать о том, что

одновременно с пополнением популяций моллюсков за счет интенсивного оседания пелагических личинок на биотопе происходит удаление за его пределы части пустых раковин, вместе с которыми могут транспортироваться и мелкие формы моллюсков или недавно осевшие ювенильные стадии.

В июне виды ювенильных моллюсков были представлены живыми сеголетними особями (генерация 1999 г.), мертвыми сеголетними особями, а также живыми и мертвыми особями более старшего возраста (табл. 1). В группе редких видов сеголетние, но мертвые особи обнаружены только у *Modiolus* sp. Остальные 10 форм — это отмершие особи генерации 1998 г. В группе обычных форм 10 видов из 12 представлены мертвыми особями генерации 1998 г., 2 — живыми сеголетними особями и 3 (*Hiatella arc-tica*, *Protothaca* sp. и *Macoma nipponica*) — мертвыми сеголетними, но, возможно, генерации 1998 г. В группе распространенных видов живые сеголетние особи отмечены у 5 таксонов из 7, живые генерации 1998 г. — у 2 (*A. insignis* и *A. ojanus*), мертвые сеголетние генерации 1999 г. — у *Callista brevisiphonata* и мертвые сеголетние генерации 1998 г. — у *Felaniella usta*. У всех таксонов этой группы обнаружены мертвые формы генерации 1998 г., а в некоторых случаях — 1997 г.

Таким образом, из 12 видов, особи которых достигают сеголетних размеров, 7 видов, собранные в живом состоянии, и 2 вида, представленные пустыми створками (*Callista brevisiphonata* и *Modiolus* sp.) в конце мая—начале июня 1999 г. уже находились в состоянии нереста. По отношению к температурным условиям обитания, *Acila insignis* и *Alvenius ojanus* являются тепловодными, *Turtonia minuta*, *Mactromeris voyi* и *Mya priapus* — холодноводными, а остальные относятся к умеренноводным, основной ареал которых расположен в северной части Японского моря [Скарлато, 1981]. При этом *Turtonia minuta*, *Alvenius ojanus* и *Thracia kakumana* — это формы, вынашивающие ювенильные стадии в специальных капсулах или в жаберной полости и имеющие более растянутый период нереста, начинающийся раньше, чем у форм с пелагической личинкой. Для развития личинок *A. insignis*, оседающих вблизи взрослых особей и образующих массовые поселения, очевидно, характерен очень короткий пелагический период. Ювенильные особи *Cadella lubrica*, *Modiolus* sp. и *Callista brevisiphonata* обычно встречаются вместе с взрослыми. Однако взрослые особи этих видов в рассматриваемом биотопе не обнаружены.

В августе у 21 вида, что составляет около 72% общего числа видов этого периода, встречаются сеголетние особи генерации 1999 г. (см. табл. 2). В живом состоянии отмечены 13 видов. По отношению к температурным условиям обитания 28% из них являются тепловодными, 28% — холодноводными и 44% — умеренноводными.

Живые транзитные формы *Acila insignis* и *Alvenius ojanus*, представленные в июне сеголетними и взрослыми особями, в августе также состояли из сеголетних и взрослых. При этом минимальная длина особей в августовских пробах, по сравнению с июньскими, осталась почти неизменной, что может указывать на продолжающееся пополнение биотопа и в августе.

Распространенные и обычные восполняющие рекурренты августа — это в основном виды, минимальные размеры которых составляют от 0,6 до 1,5–2,0 мм, что, очевидно, связано с началом нереста их во второй половине июня и первой половине июля. Исключение составляют *Callista brevisiphonata* и, возможно, *Spisula sachalinensis*. Спат их, судя по его размерам, может свидетельствовать о нересте в конце мая—начале июня. К числу форм, пополнявших биотоп ювенильными стадиями в августе, относятся также сравнительно редкие *Yoldia notabile* и *Solen krusenstermi*. Вместе с тем у ряда других форм (*Turtonia minuta*, *Thracia kakumana*, *Mactromeris voyi*, *Panomya* sp.) период нереста и оседания в начале августа, по-видимому, закончился.

Таким образом, к началу августа рассматриваемый биотоп бух. Сивучья пополнился ювенильными стадиями 21 вида, среди которых 2 распространенных (*Acila insignis* и *Alvenius ojanus*) и 1 обычный вид (*Mya priapus*) были унаследованы с июня. В числе других восполняющих 6 видов также июньского происхождения, но представленных в августовских материалах только пустыми ювенильными раковинами. Один из них (*Turtonia minuta*) в июне встречался в живом состоянии, другие — как мертвые формы генерации 1998 г. (*Anisocorbula venusta*, *Mizuhopecten yessoensis*, *Glycymeris yessoensis*, *Macoma nipponica*, *Mercenaria stimpsoni*). Две мертвых ювенильных формы августа (*Crenella decussata*, *Panomya* sp.) являются новыми. Следовательно, к послеиюньскому пополнению можно отнести *Felaniella usta*, *Protothaca* sp., *Hiatella orientalis*, *Raeta pulchella*, *Leionucula ovatotruncata*, *Solen krusenstermi* и *Yoldia notabile*, а также *Spisula sachalinensis* и *Axinopsida subquadrata*, нерест которых завершился, вероятно, в первой половине июня,

но в период июньского сбора материала размеры ранних послеличиночных стадий еще не превышали 0,4-0,5 мм.

Бухта Северная. В списке ювенильных моллюсков и пустых раковин этого района насчитываются 24 вида, ранжированные по их встречаемости на станциях (табл. 3). В числе распространен-

Таблица 3

Минимальная длина раковины (в мм) живых (v) и мертвых (d) двустворчатых моллюсков бух. Северная о-ва Фуругельма (Японское море), 19-21 июня 1999 г.

Вид	Станция											
	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
Распространенные												
<i>Felaniella usta</i>	2,0v	2,1d	2,5d	1,7d	1,8d	2,2d	2,5d	-	7,3d	1,0v	3,1d	
<i>Pillucina pisidium</i>	-	3,0d	3,0d	2,0d	-	-	2,8d	-	4,1d	d	-	
<i>Turtonia minuta</i>	-	1,9d	3,5d	-	3,0d	-	-	1,3d	2,8d	-	1,4d	
<i>Macoma nipponica</i>	9,5d	4,2d	8,8d	-	-	5,8d	d	-	-	-	3,0d	
<i>Cadella lubrica</i>	-	2,0d	-	1,9v	2,5d	-	3,1d	-	-	-	2,0d	
<i>Thracia kakumana</i>	2,0v	5,0d	-	3,9d	-	4,5d	-	-	-	2,1v	-	
Обычные												
<i>Anisocorbula venusta</i>	-	6,1d	-	5,5d	-	5,2d	-	-	6,5d	-	3,5d	
<i>Callista brevisiphonata</i>	1,3v	3,5d	-	-	-	-	-	-	1,6d	-	2,0d	
<i>Mactromeris voyi</i>	1,0d	7,0d	-	1,3v	-	-	-	-	-	-	2,0v	
<i>Mizuhopecten yessoensis</i>	-	5,6d	-	8,0d	7,0d	-	-	-	-	d	-	
<i>Nuttalia sp.</i>	d	3,3d	-	1,9v	-	-	-	-	-	-	2,8d	
<i>Nipponomysella obesa</i>	-	-	-	-	-	-	2,0d	3,0d	2,0d	-	2,9d	
<i>Glycymeris yessoensis</i>	-	-	5,0d	1,2d	-	2,2d	-	-	-	-	-	
<i>Alveolus ojanus</i>	1,0v	-	-	-	-	-	-	-	-	0,9v	-	
<i>Ruditapes philippinarum</i>	-	2,3d	-	1,0v	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Protothaca euglypta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2,5d	-	3,0d	
Редкие												
<i>Hiatella arctica</i>	-	3,5d	-	-	-	-	-	-	2,2d	-	-	
<i>Septifer keeni</i>	-	d	-	-	-	-	-	-	5,0d	-	-	
<i>Keenocardium californiense</i>	-	-	-	-	-	4,0d	-	-	-	1,1d	-	
<i>Arca boucardi</i>	-	4,0d	-	-	-	-	-	-	-	-	5,0d	
<i>Mya priapus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,9v	-	
<i>Mactra chinensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	9,0d	-	-	-	
<i>Mytilus trossulus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	5,0d	-	-	
<i>Modiolus sp.</i>	-	3,2d	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

ных форм 6 видов, из которых 4 в июньском списке бух. Сивучья имели примерно такой же ранг. Подобная структура характерна и для обычных форм. Некоторые отличия от бух. Сивучья прослеживаются по редким формам. В составе их 3 вида (*Keenocardium californiense*, *Arca boucardi* и *Mytilus trossulus*), не встречавшиеся в бух. Сивучья в июне. Однако все остальные виды являются для этих бухт общими.

Численность особей на станциях колеблется от 3-7 до 25-32, составляя в среднем около 15 экз./ст. Однако живые ювенильные особи встречаются сравнительно редко. Средняя плотность их здесь около 2 экз./ст, или 40-50 экз./м², что примерно в 2 раза ниже, чем в бух. Сивучья. Вместе с тем в живом состоянии в бух. Северная обнаружены 9 видов. В числе их *Alveolus ojanus* (9 экз.), *Felaniella usta* (5), *Mactromeris voyi* (3), *Thracia kakumana* (2), *Ruditapes philippinarum* (2), *Cadella lubrica* (1), *Callista brevisiphonata* (1), *Mya priapus* (1) и *Nuttalia sp.* (1).

Ювенильные моллюски бух. Северная в июне были представлены в основном генерациями 1998 и 1999 гг. Из 9 видов, собранных в живом состоянии, ювенильные стадии *Cadella lubrica*, *Thracia kakumana*, *Callista brevisiphonata*, *Mactromeris voyi*, *Nuttalia sp.*, *Alveolus ojanus* и *Mya priapus* относятся к генерации 1999 г. Для одного вида (*Felaniella usta*) данные о нересте и его сроках отсутствуют. Возможно, он относится к генерации 1999 г. Особи второго вида — тепловодного *Ruditapes philippinarum*, также с размерами около 1 мм — это поздний спат 1998 г. [Куликова, Колотухина, 1989].

Таким образом, в бух. Северная, как и в июньских материалах из бух. Сивучья, преобладают мертвые особи генерации 1998 г., виды которой составляют более 90% общего списка. На долю видов генерации 1999 г. приходится около 30%. Соотношение числа видов генерации 1998 г. и генерации 1999 г. — 2,8:1,0, т. е. значение его существенно отличается от июньского бух. Сивучья, где оно достигает 3,3:1,0.

Безымянная бухта на северном побережье о-ва Фуругельма. Бухта расположена к западу от бух. Северная, отделяясь от нее узким перешейком и открываясь, как и Северная, в сторону континентального побережья. В составе ее ювенильных моллюсков, собранных 31 июля, 24 вида (табл. 4). Из них 19 (80%) являются общими для данной бухты и бух. Северная.

Таблица 4

Минимальная длина раковины (в мм) живых моллюсков (v) и раковин (d) безымянной бухты на северном побережье о-ва Фуругельма (Японское море), 31 июля 1999 г.

Вид	Станции							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Распространенные								
<i>Alvenius ojanus</i>	1,0v	-	1,0d	1,4v	1,4v	0,8d	-	-
<i>Cadella lubrica</i>	-	2,7v	1,0v	5,0d	-	-	1,5v	4,0v
<i>Felaniella usta</i>	-	-	-	1,1v	2,3d	1,8d	0,9d	2,5d
<i>Callista brevisiphonata</i>	-	-	-	3,5d	1,5v	2,2d	1,3v	13,0d
<i>Mya priapus</i>	3,7d	-	-	3,1v	4,0v	1,5v	5,0d	-
<i>Macoma nipponica</i>	-	-	-	-	4,0d	4,7d	3,0v	3,3d
<i>Mizuhopecten yessoensis</i>	0,9v	-	-	1,4v	-	3,5d	-	2,3v
Обычные								
<i>Mactromeris voyi</i>	-	-	3,3v	-	-	-	3,6v	8,0d
<i>Thracia kakumana</i>	-	-	1,2v	-	-	-	-	3,5d
<i>Nipponomysella obesa</i>	-	-	-	-	2,6v	2,9d	-	-
<i>Hiatella arctica</i>	-	-	-	5,0d	-	2,3d	-	-
<i>Macra chinensis</i>	-	-	-	-	-	1,5d	-	-
<i>Turtonia minuta</i>	-	-	-	-	-	0,8d	-	-
<i>Acila insignis</i>	-	-	-	-	-	2,9v	-	-
<i>Protothaca sp.</i>	-	-	-	-	-	2,9d	-	-
Редкие								
<i>Anisocorbula venusta</i>	-	-	-	-	-	6,0d	-	-
<i>Keenocardium californiense</i>	-	-	-	-	1,8d	-	-	-
<i>Ruditapes philippinarum</i>	-	-	-	-	-	-	-	3,0d
<i>Modiolus sp.</i>	-	-	1,0v	-	-	-	-	-
<i>Mytilus trossulus</i>	-	-	-	-	-	4,0d	-	-
<i>Lyonsia nuculaniformis</i>	-	-	5,0v	-	-	-	-	-
<i>Thracia itoi</i>	-	-	-	2,0d	-	-	-	-
<i>Pododesmus macrochisma</i>	-	-	-	-	-	3,0d	-	-
<i>Crenella decussata</i>	-	2,0d	-	-	-	-	-	-

В числе распространенных форм 7 видов, представленных живыми особями и пустыми раковинами. Плотность живых колеблется от 1-3 до 8-11 экз./ст, а пустых раковин — от 1-2 до 15-20 экз./ст. Общая средняя плотность живых особей распростра-

ненных и обычных форм превышает 8 экз./ст, или 150-160 экз./м². Число видов с живыми особями, как в этот период в бух. Сивучья, достигает 13. В составе их: *Thracia kakumana* (15 экз.), *Cadella lubrica* (15), *Alvenius ojanus* (12), *Mya priapus* (5), *Callista brevisiphonata* (4), *Mizuhopecten yessoensis* (4), *Mactromeris voyi* (3), *Acila insignis* (2), *Felaniella usta* (1), *Macoma nipponica* (1), *Nipponomysella obesa* (1), *Modiolus sp.* (1) и *Lyonsia sp.* (1).

Если ювенильные стадии форм, населяющих эту бухту, рассматривать в свете временных экологических категорий более позднего этапа, по сравнению с бух. Северная, то здесь можно выделить также 5 групп:

а) живые транзитные формы — *Alvenius ojanus*, *Thracia kakumana*, *Cadella lubrica*, *Felaniella usta*, *Callista brevisiphonata*, *Mya priapus* и *Mactromeris voyi*; первые два вида — это формы, вынашивающие потомство, которое после выхода из материнской особи образует вблизи ее агрегированные поселения; по типу расселения к ним близко примыкает *Cadella lubrica*, личинка которой, вероятно, имеет короткую пелагическую стадию (ювенильные стадии также формируют агрегации);

б) восполняющие рекуррентные формы — *Macoma nipponica*, *Mizuhopecten yessoensis*, *Nipponomysella obesa* и *Modiolus sp.*; появление их в бухте связано с началом оседания пелагической личинки в конце июня — начале июля; исключение составляют сравнительно редкие форма *Nipponomysella obesa*;

в) невосполняющие рекуррентные формы — *Ruditapes philippinarum*;

г) мертвые транзитные формы — *Anisocorbula venusta*, *Macra chinensis*, *Hiatella arctica*, *Turtonia minuta*, *Protothaca euglypta*, *Keenocardium californiense* и *Mytilus trossulus*; для одних форм, обитающих вблизи литорали (*Anisocorbula venusta*, *Mytilus trossulus*) или в более холодных водах сублиторали (*Turtonia minuta*) условия изученного биотопа, очевидно, неблагоприятны, у других форм (*Keenocardium californiense*, *Macra chinensis*) появление спата приходится на более поздние сроки;

д) новые формы — *Acila insignis*, *Thracia itoi*, *Lyonsia sp.*, *Pododesmus macrochisma* и *Crenella decussata*.

Таким образом, в этой бухте, в отличие от бух. Сивучья, пополнение популяций *Bivalvia* в конце июля происходило в основном за счет живых транзитных форм, число которых здесь почти в 2 раза выше, чем в бух. Сивучья. Благодаря этим формам,

а среди них особенно вынашивающим молодь видам, плотность живых особей возросла до 7 экз./ст, или в пересчете на площадь — до 130-140 экз./м². Вклад восполняющих рекуррентов и новых форм, если его оценивать по изменению плотности, составляет около 1 экз./ст, или примерно 12%.

Из 8 июньских видов бух. Северная, имевших сеголетние формы генерации 1999 г., в безымянной бухте о-ва Фуругельма, где материалы собирали спустя почти 40 сут, были обнаружены 7, которые и здесь также были представлены живыми сеголетними особями. У одного из них (*Alvenius ojanus*) стадия спата, вероятно, закончилась, у остальных была близка к завершению. Помимо этого в составе генерации 1999 г. встречаются 5 восполняющих рекуррентов и 4 вновь поселившихся. Среди рекуррентов 2 вида (*Macra chinensis* и *Turtonia minuta*) собраны в мертвом состоянии. У первого из них оседание спата только еще начинается, а у второго — период размножения, вероятно, закончился. Появление в живом состоянии двух других рекуррентов (*Mizuhopecten yessoensis* и *Modiolus sp.*) связано с началом оседания их спата. Однако единственный живой экземпляр *Macoma nipponica*, возможно, относится к генерации 1998 г. У вновь вселившихся форм, среди которых 2 найдены лишь в мертвом состоянии, период размножения уже закончился. Следовательно, общее число видов генерации 1999 г. в безымянной бухте в начале августа составляет 15-16, а соотношение по видам генерации 1998 г. и 1999 г. близко к 1.

ОБСУЖДЕНИЕ

Из внешних факторов, оказывающих влияние на распространение, структуру и пространственно-временную квазистабильность ювенильных поселений, наиболее важными являются температурные условия и гидродинамический режим биотопа. При этом оценка роли температурного фактора, который определяет начало нереста, продолжительность пелагического периода личинок и начало их оседания, а также темпы роста и развития после оседания, как правило, должна включать состояние водной толщи обширного региона, являющегося потенциальным источником личиночного материала. В нашем же случае, касающемся эфемерной биоты небольшой и открытой акватории, более существенна видовая термотопия недавно осевших сеголетних особей.

В общем списке двустворчатых моллюсков, собранных в июне и августе, насчитывается 42 вида. Из них к тепловодным, обитающим при летних температурах воды выше 17-18°C, относятся 14-15 видов (35%), к холодноводным, для которых оптимальные летние температуры существования обычно не выше 8-10°C, — 11 видов (26%), а остальные 16-17 (39%) — умеренноводные виды, для большинства которых центр их ареалов приходится на зал. Петра Великого [Скарлато, 1981]. Это соотношение характеризует в данном случае усредненные температурно-гидродинамические условия, существовавшие на рассматриваемых биотопах на протяжении одного полного и второго неполного периода весенне-летнего оседания личинок.

Однако осевшие особи по тем или иным причинам выживают не все. Следовательно, если учитывать только живые послеличиночные стадии, то соотношение тепловодных и холодноводных форм может отличаться от вышеуказанных средних значений для ближайших акваторий, полученных по живым взрослым формам. Так, в июньских материалах бухт Сивучья и Северная количество тепловодных форм составляет примерно 22%, а в августе в бухтах Сивучьей и безымянной число их увеличивается до 25-28% (рис. 2). Содержание холодноводных форм колеблется в более широком диапазоне, изменяясь от 22 до 33%. При этом в бух. Сивучья количество их к августу понижается от 33 до 28%. В бух. Северная они составляют 22%, а в безымянной — 31%, что, возможно, связано с различиями гидрологического режима соседних бухт. Средние же значения тепловодных и холодноводных видов наших материалов несколько выше, чем в открытой части зал. Посыета, где содержание их составляет 20 и 25% [Скарлато и др., 1967]. Такова зонально-географическая структура поселений живых сеголетних форм генерации 1999 г.

Иную картину дает генерация 1998 г., которая представлена в основном мертвыми особями. Количество тепловодных форм этой генерации в бух. Сивучья в июне достигало 41%, а в августе — 59%. В бухтах о-ва Фуругельма число этих форм составляло в июне 33%, в августе — 36%. Во всех случаях, как и в целом, содержание тепловодных форм в генерации 1999 г. ниже по сравнению с генерацией 1998 г. Это наводит на мысль, что к началу августа зонально-географический состав генерации 1999 г. по тепловодным формам далеко неполный, а пик смертности тепловодных, очевидно, приходится на весенне-летний период, когда их возраст приближается к году.

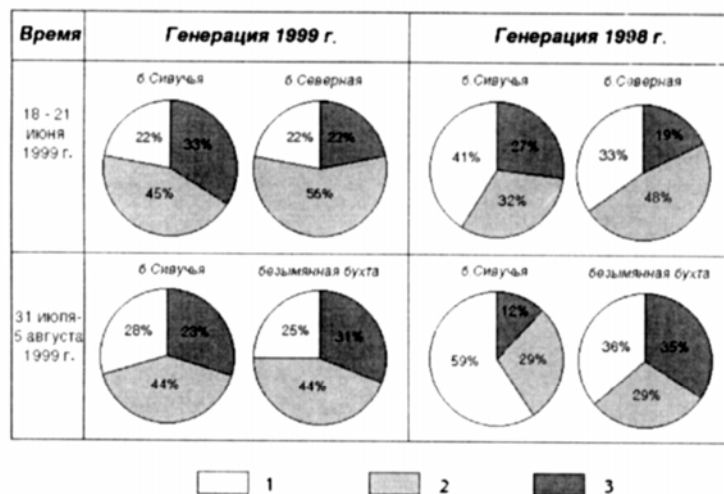


Рис. 2. Зонально-географический состав сеголетних двустворчатых моллюсков бухт Сивучья, Северная и безымянная (о-в Фуругельма) в июне и августе 1999 г.: 1 – тепловодные, 2 – умеренноводные, 3 – холодноводные виды

Fig. 2. Zonal-geographical composition of the bivalve spat in June and August 1999 in Sivuch'ya Bight, Severnaya Bight and unnamed bight (Furughelm Island). 1 - warm-water species; 2 - temperate-water species; 3 - cold-water species

Количество умеренно- и холодноводных форм в генерации 1998 г. бухт Сивучья и Северная ниже, чем в генерации 1999 г. Следовательно, по отношению к этим формам генерация 1999 г. может рассматриваться как полная. Исключение составляют холодноводные представители безымянной бухты, где, возможно, существуют локальные особенности гидрологического режима.

Таким образом, живые ювенильные стадии двустворчатых моллюсков бух. Сивучья и бухт северного побережья о-ва Фуругельма сходны по видовому и зонально-географическому составу и характеризуются общими тенденциями в пополнении обитающих здесь популяций. Это может свидетельствовать о том, что рассмотренные биотопы снабжаются личинками из единого пула, состав которого изменяется во времени по мере вступления в стадию размножения моллюсков низкобореального и субтропического распространения.

Сходство между бухтами прослеживается также по ряду других экологических показателей, и в первую очередь, по одинаковым тенденциям временных изменений (табл. 5). Например, к началу августа плотность живых особей, как и число живых видов, в бух. Сивучья и в безымянной бухте увеличились примерно на одну и ту же величину (6-7 экз./ст и 4-6 видов). Плотность мертвых особей в этих бухтах, напротив, к августу уменьшилась, как и сократилось число видов, представленных только мёртвыми особями. В итоге соотношение ювенильных генераций 1999 г. и 1998 г., отражающее в основном соотношение живых и мертвых видов, в бух. Сивучья и на северном побережье о-ва Фуругельма сходны не только по тенденции, но и по их значениям.

Вместе с тем, несмотря на общий личиночный пул и общие тенденции временных трансформаций, между биотопами бух. Си-

Таблица 5

Экологическая характеристика бухт по распределению живых и мертвых ювенильных стадий двустворчатых моллюсков в южной части зал. Петра Великого (Японское море) в июне-августе 1999 г.

Экологические показатели	Акватории и даты наблюдений			
	Бух. Сивучья, 18-21.06	Бух. Сивучья, 31.07-5.08	Бух. Северная, 19-21.06	Безымянная бухта, 31.07
Количество станций	6	5	11	8
Живые особи, экз.	26	57	25	65
Плотность живых особей, экз./ст	4,3	11,4	2,3	8,1
Виды живых особей	7	13	9	13
Мертвые особи, экз.	295	192	149	86
Плотность мертвых особей, экз./ст	49,2	38,4	13,5	10,8
Виды мертвых особей	23	16	15	11
Соотношение живых и мертвых особей	1,0:11,3	1,0:3,4	1,0:6,0	1,0:1,3
Соотношение живых и мертвых видов	1,0:3,3	1,0:1,2	1,0:2,8	1,0:0,8
Соотношение видов генераций 1998 и 1999 гг.	27:9	17:21	22:8	15:16
Общее число видов	30	29	24	24

вучья и бухтами северного побережья о-ва Фуругельма существуют некоторые различия. Например, июньская плотность живых особей в бух. Северная почти в 2 раза ниже, чем в бух. Сивучья. К августу величина этой плотности в бух. Сивучья и в безымянной бухте, расположенной по соседству с бух. Северная, возрастает, но разрыв между значениями сохраняется. Плотность мертвых особей в бух. Сивучья в июне почти в 4 раза выше, чем в бух. Северная. К началу августа в бух. Сивучья и на о-ва Фуругельма первоначальное значение плотности падает, но при этом различия, как в соотношении живых и мертвых особей, по-прежнему сохраняются. Общее число видов в бухтах о-ва Фуругельма не достигает видового разнообразия бух. Сивучья.

Одна из причин этого — разная экспозиция бухт о-ва Фуругельма и бух. Сивучья по отношению к доминирующему направлению дрейфовых течений, транспортирующих личиночные поля, а также ветровых волн и волн зыби, формирующих потоки донных отложений и содержащихся в них ювенильных раковин. Бухта Сивучья ориентирована таким образом, что в период летнего муссона, когда преобладают ветры юго-восточного и южного направлений, она открыта прямому воздействию штормовых волн и волновых придонных течений. В связи с этим в центральной части бухты раковины ювенильных стадий встречаются редко или отсутствуют (рис. 3, А), а участки их аккумуляции, независимо от времени и происхождения раковинного материала (рис. 3, Б), располагаются на подводном склоне выше, между изобатами 10-12 и 2-4 м, в зоне разгрузки обратных волновых потоков [Леонтьев, 1981].

Несколько иная картина наблюдается в отношении живых ювенильных стадий. Станции их наибольшей плотности в июне и августе располагаются вблизи нижней границы зоны аккумуляции пустых раковин (рис. 3, В и Г). Выше и ниже этой зоны живые формы редки. В связи с этим следует обратить внимание также на открытый участок к югу от бух. Сивучья (см. рис. 1, Д). Наши попытки собрать здесь 3 августа 1999 г. количественные и качественные материалы по ювенильным стадиям на 6 станциях оказались безуспешными. Живые ювенильные формы не были обнаружены, а из пустых ювенильных раковин найдена лишь *Истворка* (*Mercenaria stimpsoni*). Таким образом, редкость живых особей в бух. Сивучья выше изобаты 10-12 м, очевидно, является следствием трансформации первоначального распределения спата, в ходе

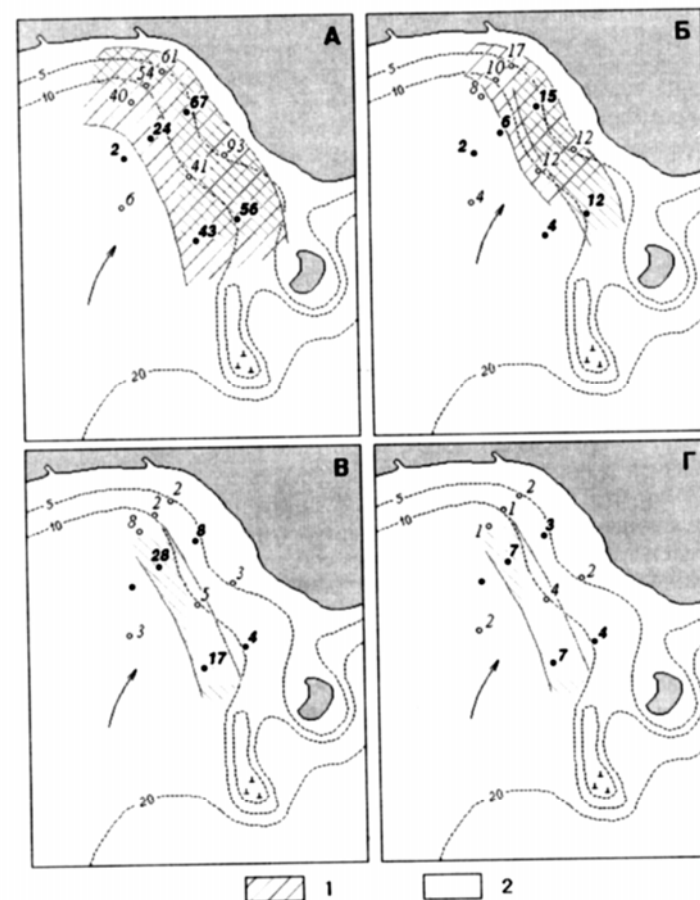


Рис. 3. Количественное распределение (экз./ст) и зоны наибольшего скопления пустых раковин (А), видов, определенных по пустым раковинам (Б), особей живых моллюсков (В) и видов, определенных по живым особям (Г) в донных отложениях бух. Сивучья 18-21 июня (светлый курсив) и 31 июля—5 августа (жирный курсив) 1999 г.: 1 — зоны наибольшей плотности в июне, 2 — зоны наибольшей плотности в августе

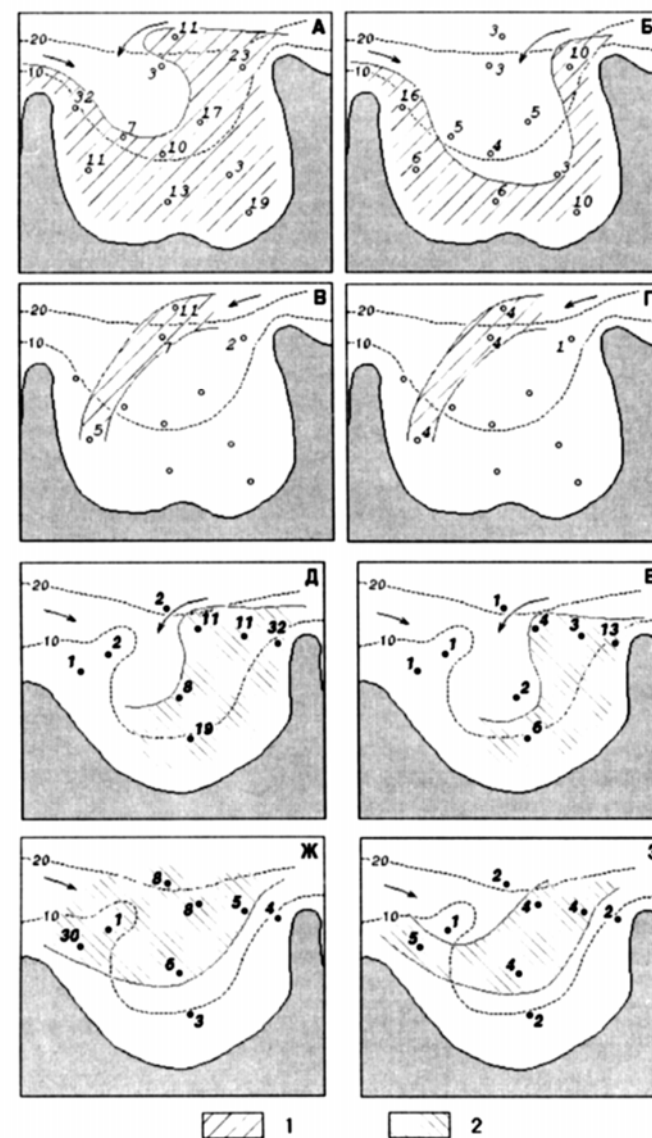
Fig. 3. Number of bivalves on the stations and zones of the higher density in Sivuch'ya Bight 18-21 June (italic, 1) and 31 July—5 August (bold italic, 2) 1999. А — empty shells; Б — empty shell species; В — live individuals; Г — live individual species

которой, как полагают [Bell, Sherman, 1980; Grant, 1981], часть особей погибает, а другая после ее ресуспензирования образует новые поселения.

Бухты о-ва Фуругельма открыты на север, в сторону зал. Посыета, на мелководных участках которого встречаются такие тепловодные виды, как *Anadara broughtoni*, *Musculista senhousia*, *Pillucina pisidium*, *Laternula limicola* и *Crassostrea gigas* [Голиков, Скарлато, 1967]. Однако в период нереста северное побережье о-ва Фуругельма находится под влиянием дрейфовых течений и волнового режима летнего муссона. При этом в бухты попадают не фронтально-прямые волновые и дрейфовые течения, распространяющиеся с юга или юго-востока, а энергетически ослабленные вдольбереговые, огибающие восточное или западное побережья острова (рис. 4). Асимметричное распределение пустых ювенильных раковин, с более выраженными шлейфами за восточными мысами обеих бухт острова и более высоким содержанием раковинного материала в бух. Северная, показывает, что доминирующую роль здесь могут играть течения восточного направления (рис. 4, А и Д). Вместе с тем высокие плотности пустых раковин по обе стороны мыса, разделяющего бухты, очевидно, являются следствием перераспределения раковин под воздействием волновых потоков, огибающих остров и с запада.

Пространственное распределение живых форм бух. Северная и безымянной бухты (рис. 4, В, Г и Е, Ж) в отличие от бух. Сивучья в августе носит почти случайный характер. Вместе с тем большая часть станций, на которых плотность особей выше 5-6 экз./ст, расположена у входа в бухты, где проходит основное русло вдольберегового огибающего течения, ответвления которого, входящие в бухты с востока, образуют слабовыраженные циркуляции в центральной части бухт. Глубина распространения живых форм здесь колеблется от 5-6 до 22 м. Однако общее видовое разнообразие их ниже, чем в бух. Сивучья. Очевидно, это связано с тем, что планктонные поля, дрейфующие из центральной части зал. Петра Великого, где они формируются в основном за счет выноса личинок из бухт и заливов второго порядка, не захватывают на их пути к о-ву Фуругельма наиболее обогащенные пелагическими личинками воды прибрежной зоны между островом и континентом.

Резюмируя вышеприведенные материалы по ювенильным двустворчатым моллюскам бух. Сивучья и северного побережья



о-ва Фуругельма, отметим некоторые важные с нашей точки зрения результаты.

Использование в наших исследованиях послеличиночных ювенильных стадий живых и мертвых особей даёт возможность более детально дифференцировать сеголетнее разнообразие биотопов и выявить основные факторы, определяющие их пополнение двусторчатными моллюсками.

Бухты северного побережья о-ва Фуругельма и бух. Сивучья являются гидродинамическими ловушками для пелагических личинок. Однако транспортируемые дрейфовыми течениями личинки в период летнего муссона попадают в бухты разными путями. В бух. Сивучья они подходят с юга, со стороны доминирующих ветров и волнового фронта, аккумулируя личиночные поля прибрежной мелководной зоны. На северное побережье острова личинки подходят в основном с востока, со стороны рефракционных волн и огибающих остров дрейфовых течений, несущих более обедненный планктон из открытой части зал. Петра Великого.

В связи с этим рассматриваемые бухты различаются также по пространственно-временному распределению осевшей молоди, особенностям восполнения и видовому разнообразию. Для бухт острова, по сравнению с бух. Сивучья, характерно более широкое батиметрическое распределение ювенильных стадий, очевидно, сохраняющееся во времени, меньшая плотность ювенильных поселений и формирование этих поселений в основном за счет устойчивого ядра — живых транзитных форм, меньшее видовое богатство при оценке его по двум генерациям живых и мертвых особей. В бух. Сивучья восполнение происходит в основном за счет рекуррентных форм, в составе которых к концу августа — началу сентября следует ожидать, если об этом судить по генерации 1998 г., высокое доминирование тепловодных видов. Пространственное распределение спата в бух. Сивучья находится под воздей-

ствием волнового режима, трансформирующего, в зависимости от высоты волн, границы первоначальных поселений молоди до сравнительно узких зон или разрушающего поселения, удаляя молодь вместе с поверхностным слоем донных отложений за пределы биотопа.

Вместе с тем для формирования поселений ювенильных стадий в разных бухтах характерны некоторые общие особенности. В зонально-географическом составе живых форм доминируют умеренноводные виды, а содержание холодноводных колеблется в небольших пределах. Сходным является число осевших видов к определенному времени и тенденции в выравнивании соотношений живых и мертвых особей, связанные как с динамикой восполнения, так и с деструкционными процессами или волновым транспортированием пустых раковин за пределы биотопов.

Работа выполнена в рамках подпрограммы “Биологическое разнообразие: справочник по морским беспозвоночным Дальневосточного государственного морского заповедника” (руководитель — академик А.В. Жирмунский, Институт биологии моря ДВО РАН, грант № 35).

Литература

- Адрианов А.В., Кусакин О.Г. 1998. Таксономический каталог биоты залива Петра Великого Японского моря. Владивосток: Дальнаука. 350 с.
- Белогрудов Е.А. 1973. О характере оседания и особенностях роста морского гребешка на различных субстратах // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток. Вып. 4. С. 87-90.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. 1967. Моллюски залива Посыета (Японское море) и их экология // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 42. С. 5-154.
- Дерюгин К.М. 1939. Зоны и биоценозы залива Петра Великого (Японское море) // Сборник, посвященный научной деятельности Н.М. Книповича (1885-1939). М.: Л. С. 115-142.
- Куликова В.А., Колотухина Н.К. 1989. Пелагические личинки двусторчатых моллюсков Японского моря. Методы, морфология, идентификация / Институт биологии моря, Камчатский отдел природопользования Тихоокеанского института географии ДВО АН СССР. Владивосток. 60 с. (Препринт 21.)
- Леонтьев И.О. 1981. Обзор современных представлений о циркуляции воды в береговой зоне, обусловленной волнением // Литодинамика и гидродинамика контактной зоны океана. М.: Наука. С.128-153.
- Малахов В.В., Медведева Л.А. 1985. Эмбриональное и личиночное развитие *Mytilus edulis* // Зоологический журнал. Т. 64, вып.12. С. 1808-1815.
- Малахов В.В., Медведева Л.А. 1991. Эмбриональное развитие двусторчатых моллюсков в норме и при воздействии тяжелых металлов. М.: Наука. 134 с.

Рис. 4. Количественное распределение (экз./ст) и зоны наибольшего скопления пустых раковин в бухтах Северная (А) и безымянной (Д), видов, определённых по пустым раковинам в этих бухтах (Б, Е), живых особей двусторчатых моллюсков (В, Ж) и видов, определённых по живым особям (Г, З) 19-21 июня и 31 июля 1999 г. Остальные обозначения см. рис. 3

Fig. 4. Number of bivalves on the stations and zones of the higher density in Severnaya Bight 19-21 June (italic, 1) and in the unnamed bight (Furugelhm Island) 31 July (bold italic, 2) 1999. А, Д — empty shells; Б, Е — empty shell species; В, Ж — live individuals; Г, З — live individual species

- Москалец И.П. 1990. Зонально-географический состав и распределение двусторчатых моллюсков на мягких грунтах в сублиторали Дальневосточного морского заповедника // Систематика и экология гидробионтов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 124-130.
- Раков В.А. 1979. Рост и выживаемость личинок тихоокеанской устрицы (*Crassostrea gigas* Thunberg) в планктоне залива Посыета (Японское море) // Известия Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии. Т. 103. С. 79-85.
- Скарлато О.А. 1981. Двусторчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука. 480 с.
- Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В. и др. 1967. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах зал. Посыета (Японское море) // Исследования фауны морей. Т. 5 (13). С. 5-61.
- Baker P., Mann R. 1997. The postlarval phase of bivalve mollusks: a review of functional ecology and new records of postlarval drifting of Chesapeake Bay bivalves // Bulletin of Marine Sciences. V. 61, N 2. P. 409-430.
- Bell S.S., Sherman K.M. 1980. A field investigation of meiofaunal dispersal: tidal resuspension and implications // Marine Ecology. V. 3. P. 245-249.
- Bonsdorff E. 1991. Drifting algae and zoobenthos – effects on settling and community structure // Netherland Journal of Sea Researches. V. 30. P. 57-62.
- Dobbs F.C., Vozarik J.M. 1983. Immediate effects of a storm on coastal infauna // Marine Ecology. V. 11. P. 273-279.
- Gosselin L.A., Qian P.Y. 1997. Juvenile mortality in benthic marine invertebrates // Marine Ecology. V. 146. P. 265-282.
- Grant J. 1981. Sediment transport and disturbance on an intertidal sandflat: infaunal distribution and recolonization // Marine Ecology. V. 6. P. 249-255.
- Guillon J., Tartu C. 1994. Post-larval and juvenile mortality in a population of the edible cockle *Cerastoderma edule* (L.) from northern Brittany // Netherland Journal of Sea Researches. V. 33, N 1. P. 103-111.
- Gunter C.P. 1992. Dispersal of intertidal invertebrates: a strategy to react to disturbances of different scales? // Netherland Journal of Sea Researches. V. 30. P. 45-56.
- Snelgrove P.V.R., Butman C.A., Grassle J.P. 1993. Hydrodynamic enhancement of larval settlement in the bivalve *Mulinia lateralis* (Say) and the polychaete *Capitella* sp.I in microdepositional environments // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. V. 168. P. 71-109.