

Обзор методов прогноза урожайности спата моллюсков в хозяйствах марикультуры Приморья и возможное направление их совершенствования

Л.А. Гайко

*Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия
e-mail: gayko@yandex.ru*

Проведен обзор методик прогноза урожайности спата моллюсков, разработанных сотрудниками Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии, Института биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН и Экспериментальной морской базы (ЭМБ) «Посьет», расположенной в зал. Посьета (Японское море). Методики, опубликованные небольшими тиражами в местных изданиях, представляют собой большую ценность, так как были разработаны на основе уникальных экспериментов на научной базе в зал. Посьета. Наряду с результатами исследований отечественных ученых приведены также некоторые методики японских авторов, которые были взяты за основу при разработке основ культивирования моллюсков в марихозьяйствах Приморья.

Ключевые слова: абиотические факторы, гаметогенез, зал. Посьета, коллектор, личинки, марикультура, метод прогноза, моллюски, садок, спат, урожайность.

Review of methods for the forecast of mollusk's spat productivity in sea-farms of Primorye and probable ways of their enhancement

Larisa A. Gayko

*V.I. Il'ichev Pacific Oceanological Institute,
Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia
e-mail: gayko@yandex.ru*

A review of forecast methods of yield of mollusk's spat developed by the staff of the Pacific Fisheries Center (TINRO-center), former A. V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology FEB RAS and the EMB «Possjet» in Possjet Bay (Sea of Japan) previously presented in little-known publications. These techniques merit a greater attention as they were developed on the basis of unique experiments on a scientific-experimental farm in Possjet Bay. Additionally, some techniques of Japanese researchers are described forming the basis for development of cultivation of marine mollusks in marine farms in Primorye.

Key words: abiotic factors, gametogenesis, Possjet Bay, collectors, larvae, mariculture, methods of forecasting, mollusks, cages, spat, yield.

Для успешного промышленного культивирования моллюсков необходимо своевременное прогнозирование времени начала нереста, начала оседания личинок, а также плотности спата. Существующие методики прогнозирования в основном разработаны на Экспериментальной морской базе «Посьет». Знание сроков

нереста необходимо для прогнозирования оптимальных сроков выставления коллекторов, а также для определения временных границ преднерестового и личиночного периодов [Брегман и др., 1987]. Наблюдения за развитием личинок в планктоне позволяют краткосрочно прогнозировать по их размерам сроки установки коллекторов, а по численности – количество спата на коллекторах, в том числе и количество коллекторов. От правильного и своевременного прогнозирования времени и интенсивности оседания личинок зависит судьба будущего урожая, так как период интенсивного оседания личинок очень короткий и длится всего несколько дней [Белогрудов, 1981]. Но рассматриваемые в данном обзоре методики, как правило, основываются на выявлении эмпирических зависимостей между различными биологическими и гидротермальными показателями [Белогрудов, 1981; Брегман и др., 1987]. Возможно, в небольших марихозяйствах применение этих методик в настоящее время действительно даст положительные результаты. Но для крупных хозяйств марикультуры применение только этих методик не позволит составлять прогнозы с большой заблаговременностью. Поэтому в таких хозяйствах для повышения рентабельности необходимо использовать возможности гидрометеорологического обслуживания хозяйств марикультуры, как это практикуется, например, в агрометеорологии. В то же время имеют место примеры использования различных гидрометеорологических и космофизических предикторов при прогнозировании промысловой обстановки и запасов биоресурсов, которые могут быть использованы и для прогноза урожайности хозяйств марикультуры. Используемые для прогноза урожайности сельскохозяйственных культур физико-статистические методы также могут быть с успехом применены и к морскому фермерству [Гайко, 2004а, б, 2006, 2013, 2014а, б, 2016, 2017, Gayko, 1996, 1999, 2000а, б, с, 2011].

Исходные положения и материалы

Факторы среды влияют на любой этап годового гонадного цикла моллюска и варьируют из года в год [Касьянов и др., 1983]. Сложность составления прогноза для биологической системы состоит в том, что эта система является открытой и практически невозможно учесть все факторы, влияющие на процесс ее развития. Так, начало нереста зависит от сроков созревания половых продуктов и появления сигнального фактора, который провоцирует нерест, влияя через рецепторы на нервные центры [Мотавкин, Вараксин, 1983]. Сигнальными факторами, согласно разным авторам, являются: температура, лунная периодичность, соленость, тайфуны и ураганы, концентрация фитопланктона, длина светового дня [цит. по Касьянову, 1989]. Согласно правилу минимума, из всех факторов, влияющих на процесс, определяющим конечный результат, будет тот, который в данных условиях окружающей среды находится в минимуме, т.е. близок к экстремальным для данного вида значениям. Определяющими факторами для созревания гонад П.А. Мотавкин [1986] принимает температуру и пищевые условия.

Температуру воды можно рассматривать как фактор, значение которого неизменно велико на любой стадии развития моллюсков, так как все беспозвоночные – объекты марикультуры относятся к stenothermic животным, которые, не обладая специальными механизмами терморегуляции, особенно чувствительны к изменениям температуры.

Также о приоритете температуры в процессе созревания гонад в наших водах, расположенных в умеренных широтах, свидетельствует сезонность температурных колебаний [Милейковский, 1981; Дзюба, 1986]. Кратковременный период высоких летних температур используется беспозвоночными для нереста и личиночного развития, а гаметогенетические процессы сдвинуты на более холодный период [Касьянов, 1989]. Критическая температура для развития половых клеток приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) принимается за 0°C, так как при температуре ниже 0°C рост гамет практически прекращается [Дзюба, 1986]. Но на процесс гаметогенеза приморского гребешка и, возможно, других моллюсков, зимний период все же оказывает существенное влияние [Габаев, 1990].

Известно, что каждый вид размножается при определенной температуре, которая является для него оптимальной. При этом слишком высокие и слишком низкие температуры воды одинаково тормозят гаметогенез. Рост гонад у приморского гребешка происходит при низких положительных, но постепенно повышающихся, температурах. Постоянный подъем температуры воды ведет к интенсивному, происходящему в сжатые сроки, нересту. В случае значительных колебаний ее в этот период нерест бывает более продолжительным и менее интенсивным [Белогрудов, 1981]. Низкие температуры воды во время нереста приводят к его задержке, что часто ведет к уменьшению уровня воспроизводства моллюсков или к их смерти. С другой стороны, под сильным воздействием термических факторов моллюски могут выбрасывать не достигшие половой зрелости яйца, что также приводит к небольшому количеству личинок в планктоне [Габаев, 1990]. Отмечаются случаи, когда температура воды может изменяться на 1.5–2.0°C, не провоцируя икрометания [Белогрудов, 1981]. Личиночный период развития двустворчатых моллюсков также очень уязвим к воздействию внешних факторов среды, особенно их резких колебаний.

Для прохождения всего пелагического периода приморского гребешка от оплодотворения до оседания необходимо определенное количество градусодней. В 1927 г. Руннстрем [Rünnstrom, 1927] в своей известной схеме («схема Руннстрема») показал, что сроки созревания половых продуктов и нерест морских беспозвоночных происходят в пределах конкретных температурных диапазонов и зависят от суммы тепла, накопленного в течение вегетационного периода. Эта величина является физиологической константой. Например, для созревания гонад приморского гребешка, низкобореального вида, требуется 550–350 градусодней [Приморский гребешок..., 1986]. В настоящее время эти основные правила уточняются и дополняются, но не отвергаются. Вероятно, что необходимая сумма тепла для созревания гонад каждого вида закреплена генетически в форме теплоустойчивости клеток и тканей [Жирмунский, 1982].

В зал. Посъета учеными Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии (ранее ТИНРО, в настоящее время – Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр, ТИНРО-центр), Института биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН (ранее ИБМ ДВО РАН, в настоящее время – Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, ННЦМБ ДВО РАН) и сотрудниками Экспериментальной морской базы (ЭМБ) «Посъет» в течение длительного времени ежегодно собирались сведения о времени наступления нереста, динамике численности личинок моллюсков в планктоне, динамике интенсивности оседания личинок на коллекторы, размерной структуре личинок и спата. Было установлено, что приморский гребешок в рассматриваемом районе нерестится в мае–июне. Конец созревания гонад не совпадает с нерестом. Между полной зрелостью гонад и выведением половых клеток во внешнюю среду наблюдается промежуток в 1–2 недели. Также было отмечено, что в урожайные годы плотность осевшего на коллекторы спата гребешка порой в десятки раз выше, чем в неурожайные [Раков, 1977; Белогрудов, 1981]. Эти многолетние данные с учетом гидрометеорологических (температура, скорость и направление течений) и гидробиологических (развитие фитопланктона и других звеньев пищевой цепи) факторов использовались для разработки методики биологического прогнозирования сроков появления ранних стадий развития культивируемых двустворчатых моллюсков в зал. Посъета, сроков и интенсивности оседания личинок. За основу культивирования приморского гребешка в зал. Посъета был принят японский опыт разведения моллюсков [Ito et al., 1975], основанный на сборе личинок гребешка на искусственный субстрат. Японцами также широко используются фенологические прогнозы, составляемые на основе наблюдений за сроками цветения сакуры, прилета птиц и т.п., которые, вероятно, следует отнести к самым древним прогнозам.

На основании анализа литературных источников и материалов наблюдений выявлены следующие факторы, отвечающие за урожайность: качество половых продуктов; время наступления нереста (начало нереста); продолжительность личиночного развития; интенсивность оседания личинок; длительность периода I фазы развития гонад (осенью); длительность периода II фазы развития гонад (весной); длительность периода критической температуры для развития гонад.

Под урожайностью приморского гребешка в данном исследовании понимается количество осевшего спата на коллекторы (экз./колл.) или на м² коллектора (экз./ м²).

Основные методики прогноза

Существующие методики прогнозирования плотности спата приморского гребешка основываются на выявлении эмпирических зависимостей между различными биологическими и гидротермальными показателями [Брегман и др., 1987]:

– накопленной суммой тепла (Q_1 , градусодни) за первый период (промежутков времени от даты устойчивого перехода поверхностной температуры воды через 0°C до даты начала массового нереста) и величиной гонадного индекса (ГИ). Время наступления нереста определялось по резкому уменьшению ГИ. Гонадный индекс определяется как отношение массы гонады (m_g) к массе мягких тканей вместе с гонадой (после стекания мантийной жидкости) (m_{mk}), выраженное в процентах [Ito et al., 1975]:

$$ГИ = \frac{m_g}{m_{mk}} \times 100, \quad (1)$$

– плотностью собранного спата (r , экз./колл. – сетной мешочек) и длительностью ледового периода (L , сут),

– плотностью собранного спата и накопленной суммой «тепла» (Q_1 , градусодни), вариабельностью (V – коэффициент вариабельности, %), поверхностной температурой воды (t , $^\circ\text{C}$) в первый период (T_1 , сут) (от перехода температуры воды через 0°C весной до начала нереста),

– плотностью собранного спата и накопленной суммой «тепла» (Q_2 , градусодни), вариабельностью температуры воды (V_2 , %) во второй период (T_2 , сут) (от даты начала массового нереста до даты начала массового оседания личинок),

– между максимальной численностью личинок гребешка (экз./ м^3) перед оседанием (с глазком) и плотностью собранного спата на коллекторах (r , экз./колл. – сетной мешочек).

Эти объекты поодиночке или группами использовались в различных схемах прогнозов.

По заблаговременности все биологические прогнозы, применяемые в марикультуре для предсказания урожайности, можно разделить на три группы:

1. Долгосрочные прогнозы, имеющие заблаговременность до четырех месяцев. Составляются на основе многолетних биологических, гидрометеорологических и фенологических наблюдений. Точность долгосрочных прогнозов зависит от длительности ряда наблюдений и объема собранного многолетнего материала.

2. Краткосрочные прогнозы, охватывают период в несколько суток до начала нереста. Для прогноза из природных популяций делают выборку половозрелых моллюсков и производят биологический анализ.

3. Текущие прогнозы, выполняются после начала оседания личинок на коллекторы. Изучая динамику численности личинок в планктонных пробах в случае появления в планктоне новых генераций личинок можно рекомендовать дополнительный сбор спата или предлагать меры, предохраняющие коллекторы от избыточного оседания личинок [Раков, 1979].

По исполнению прогнозы разделяются на графические [Подольский, 1967] и расчетные [Белогрудов, 1981].

Перейдем к непосредственному обзору методов прогноза сроков нереста, оседания личинок и урожайности спата моллюсков в хозяйствах марикультуры Приморья.

Прежде, чем приступить к прогнозу сроков нереста моллюсков, необходимо предварительно провести *оценку качества половых продуктов*, т.е. определить полноценность их созревания. Для оценки предлагается использовать несколько методов.

1. Для определения полноценного созревания половых продуктов Ю.Э. Брегманом с соавторами [1987] была установлена эмпирическая зависимость между температурой воды, накоплением определенного количества градусодней до начала нереста (первый период) и величиной гонадного индекса [Брегман и др., 1987]. Половые продукты развиваются нормально и они полноценны, если при температуре воды 12°C соблюдается следующая зависимость:

$$Q_1 = 35.228GI - 451.88, \quad (2)$$

где Q_1 – количество градусодней за первый (преднерестовый) период, °C; GI – гонадный индекс, %.

Пр и м е р. У гребешка из б. Миносок 28.05.1987 г. $GI=24\%$. Рассчитанная по формуле (2) сумма градусодней $Q_1=394$, и это значение близко к ее фактической величине (384.1 градусодней). Осмотр гонад подтвердил, что развитие половых продуктов у гребешка в б. Миносок в 1987 г. шло нормально, и они были хорошего качества.

2. Сотрудник ЭМБ «Посьет» В.Г. Регулев [Отчеты..., 1975–1985; Регулев, 1982] предлагал определять полноценность половых продуктов двустворчатых моллюсков в зал. Посьета (на примере устрицы), рассчитывая градусодни от нулевой отметки температуры (0°C) до температуры начала нереста (18°C) по формуле:

$$Q = \sum_{t=0}^{18} t_i, \quad (3)$$

где Q – сумма градусодней, °C; t_i – среднесуточная температура воды, где $i = 0^\circ \dots 18^\circ$.

При отсутствии ежесуточных данных температуры воды можно пользоваться их среднемесячными значениями, умноженными на количество дней в месяце по формуле:

$$Q = \sum_{n=3}^6 \bar{t}_n \times m, \quad (4)$$

где Q – сумма градусодней, °C; \bar{t}_n – среднемесячная температура воды, °C, где n изменяется от 3 (март) до 6 (июнь); m – число дней в месяце (в марте – от даты достижения 0°C, в июне – по дату 18°).

Пример. В 1981 г. по данным ГМС Посыет поверхностная температура воды перешла через 0°C 20 марта и достигла температуры 18°C 25 июня. Сумма градусодней составила за этот период (по формуле 3) $Q=891$ град. дней.

Для того чтобы нерест начался своевременно, необходимо, чтобы число градусодней в текущем году (Q) было больше или равно среднему многолетнему значению:

$$Q \geq \bar{Q}. \quad (5)$$

В противном случае, даже если температура воды достигнет точки нереста, гонады будут недостаточно зрелыми. В 1981 г. это условие соблюдено: $891 > 871$ (пример расчета среднего многолетнего значения приведен ниже). Кроме этого, чтобы нерест наступил вовремя, необходимо, чтобы остальные параметры в это время, особенно соленость, были близки к норме.

3. В.Г. Регулев [л.с.] также предлагает графический метод расчета числа градусодней, откладывая по оси абсцисс даты, по оси ординат – среднемесячную температуру воды ($^{\circ}\text{C}$). Тогда число градусодней, необходимое для созревания половых продуктов, можно выразить площадью, заключенной между кривой температуры и перпендикуляром на ось X из точки с температурой 18°C , при этом точка $t=0^{\circ}\text{C}$ должна находиться в начале координат (рис. 1).

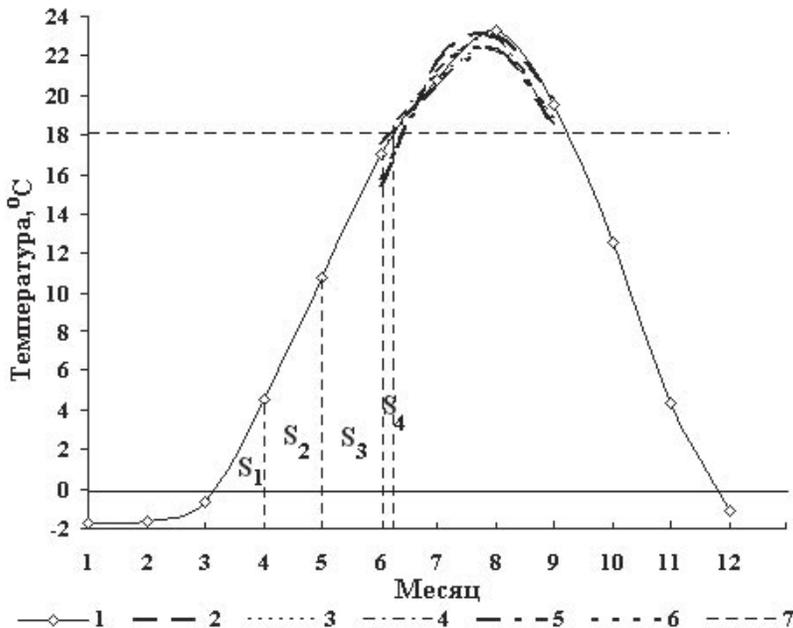


Рис. 1. Среднемесячная температура воды в б. Новгородская на поверхности: 1 – за период 1931–1973 гг.; 2 – за 1977 г.; 3 – за 1978 г.; 4 – за 1979 г.; 5 – за 1980 г.; 6 – за 1981 г.; 7 – температура нереста (18°C).

Fig. 1. Average monthly sea surface water temperature in Novgorodskaya Bay: 1 – for the period 1931–1973; 2 – for 1977; 3 – for 1978; 4 – for 1979; 5 – for 1980; 6 – for 1981; 7 – spawning temperature (18°C).

По графику многолетнего хода поверхностной температуры воды можно рассчитать количество градусодней, необходимое для развития гонад. Как видно из рис. 1, температура 18°C приходится на 9 июня. Средняя многолетняя температура переходит через 0°C 6 марта. Для расчета необходимого для развития гонад количества градусодней разбиваем площадь между перпендикуляром и кривой на трапеции:

$$Q = \sum S = S_1 + S_2 + S_3 + S_4 = \sum_{i=1}^4 \frac{t_i \times m}{2} = \frac{4.5 \times 22}{2} + \frac{(4.5 + 10.8) \times 30}{2} + \frac{(10.8 + 16.9) \times 31}{2} + \frac{(16.9 + 18.0) \times 6}{2} = 871 \quad (6)$$

где Q – количество градусодней; S – площадь между кривой температуры, перпендикуляром из точки 18°C и осью абсцисс; S_1, S_2, \dots, S_4 – площади трапеций с основаниями, равными количеству дней в каждом рассматриваемом месяце; t_i – температура на начало, конец периода и на начало каждого месяца (°C).

Этот метод может также быть применен для расчета числа градусодней, необходимых для созревания половых продуктов и у других моллюсков.

Прогнозирование сроков нереста моллюсков, сроков начала оседания личинок и сроков выставления коллекторов

1. Для прогнозирования сроков нереста Ю.Э. Брегман и др. [1987] используют расчет средней многолетней суммы «тепла», накопленной за первый период, и длительность этого периода. Для созревания половых продуктов гребешка требуется определенный температурный режим, при котором за преднерестовый период обеспечивается накопление определенной суммы «тепла». Для гребешка в б. Миносок за 12-летний период она составила 296.5 ± 27.9 град. дней (при стандартной ошибке $\sigma = 43.9$), а период накопления «тепла» занимает 42–66 сут (в среднем 54.7 ± 4.2 , $\sigma = 6.54$). Следовательно, отсчитав вперед от даты устойчивого перехода поверхностной температуры воды через 0°C среднюю длительность первого периода, можно определить возможную дату начала нереста. С момента начала нереста до оседания личинок гребешка в условиях южного Приморья проходит 25–35 дней. За 2–3 дня до этого срока необходимо выставить в море коллекторы для сбора спата.

2. Уточнить сроки выставления коллекторов можно, наблюдая за развитием планктонных личинок [Белогрудов, 1981]. Для этого Е.А. Белогрудов рекомендует производить отбор проб планктона через 10–14 сут после начала нереста ежедневно. От момента появления в планктоне личинок на стадии великонхи (у них есть глазок черного цвета) до их оседания в южном Приморье проходит обычно 4–5 сут. За это время необходимо выставить коллекторы. Но в связи с тем, что до начала оседания личинок коллекторы должны находиться в воде не менее двух суток, их выставление надо начинать при достижении личинками размеров 225–235 мкм.

3. Дату начала массового нереста можно определить, отбирая в первых числах мая каждые 3–4 дня пробы одновозрастных гребешков (4–5-летки высотой 11–13 см) в количестве 10 шт [Брегман, Седова, 1989]. Отбор и обработка проб повторяется, пока на поверхности гонад не менее чем у 50% особей появятся вмятины, а максимальные значения гонадного индекса (21–24%) резко не понизятся. Установленная таким образом дата будет с точностью ± 2 дня являться датой начала массового нереста. В зал. Посъета (б. Миноносок) за период с 1975 по 1987 г. нерест гребешка начинался с 10 по 28 мая.

4. Е.А. Белогрудов и Н.М. Скокленева [1983] строят свой прогноз, основываясь на том, что размножение гребешка, как и большинства донных животных, происходит при относительно постоянных температурах, сложившихся в преднерестовый период. На основании анализа температурных условий, сделанного ранее для б. Миноносок [Винокурова, Скокленева, 1980], в уравнениях регрессии для расчета поверхностной температуры в бухте (T_0) в качестве исходной использовалась средняя температура воды между ГМС Посъет и Гамов (t_0), расположенных соответственно в закрытой бухте и в открытой части залива:

$$T_0 = 1.05\bar{t}_0 - 0.5 \pm 1,0 \quad (\text{для входной части б. Миноносок}), \quad (7)$$

$$T_0 = 1,021\bar{t}_0 \pm 0,65 \quad (\text{для средней части б. Миноносок}). \quad (8)$$

За исследуемый ряд лет (1971–1979 гг.) был построен график взаимосвязи между датами начала нереста и суммой среднемесячных температур за март–апрель (период активного гаметогенеза и преднерестовая стадия). В качестве среднемесячных температур брались средние между температурами ГМС Посъет и Гамов (рис. 2).

Как показывает график, между датами начала нереста и суммой среднемесячных температур наблюдается примерно обратная прямолинейная зависимость. Эта зависимость аппроксимируется уравнением:

$$D_{mn} = -0.92 \times \bar{t}_0 + 16.38, \quad (9)$$

где D_{mn} – дата начала нереста, \bar{t}_0 – средняя температура воды на поверхности между ГМС Посъет и Гамов ($^{\circ}\text{C}$).

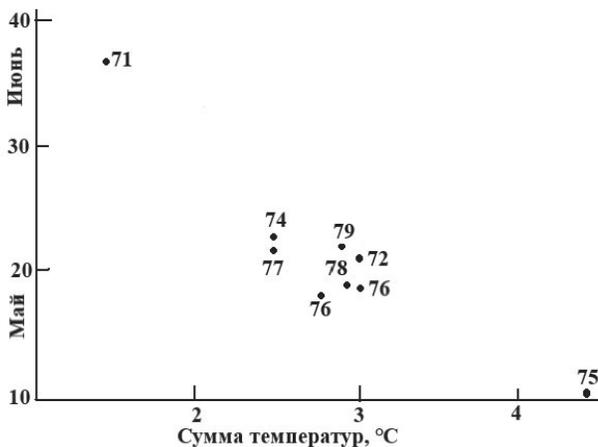


Рис. 2. График взаимосвязи между суммой средних месячных температур воды марта и апреля и датами начала нереста.

Fig. 2. Graph of relationship between the sum of the average monthly water temperatures of March and April and the start dates of spawning.

Проверка этой взаимосвязи действительно выявила высокую степень корреляции между этими параметрами ($r=-0.74$).

Согласно графику, годам, по термическим условиям близким к норме, соответствуют узкие диапазоны температур (2.5–3.0°C) и дат (18–23 мая). Среднепятилетняя дата начала нереста за исследуемый период приходится на 20–21 мая.

Используя график взаимосвязи на основании суммы температур конкретного года можно с точностью до ± 2 дней предсказать дату нереста гребешка в б. Миносок. В аномальные по термическому режиму годы, как в данном случае в холодном 1971 и теплом 1975 г., можно ожидать соответственно более позднего начала нереста при сумме температур меньше 2.0°C и более раннего – при сумме температур больше 4.0°C.

5. В.А. Раков [1977] сделал попытку применить метод биологического прогнозирования – метод номограмм, разработанный П.Г. Подольским [1967] для зерновых растений, на пойкилотермных животных (на примере тихоокеанской устрицы). Этот метод номограмм В.А. Раков применил для прогнозирования сроков оседания личинок устрицы в зал. Посыета и сделал вывод о пригодности его для этих целей.

Для расчета зависимости длительности созревания гонад от температуры воды использовался метод сумм эффективных температур, основанный на уравнении равносторонней гиперболы [Раков, 1977]:

$$d = \frac{Q}{t_{cp} - t_0}, \quad (10)$$

где d – длительность развития гонад, сут; t_{cp} – средняя температура за этот период, °C; t_0 – биологический «0» данного вида: температура, ниже которой развитие гонад не происходит (физиологическая константа), °C; Q – сумма градусо-дней, необходимая для созревания гонад данного вида (также биологическая константа), °C.

Таким образом, в уравнение входят две константы и две переменные (d и t), связанные обратно пропорциональной зависимостью, то есть, чем выше температура за период созревания гонад, тем короче этот период, и наоборот. Эта зависимость справедлива для культивируемых моллюсков, независимо от их биогеографической принадлежности. Этот же метод сумм эффективных температур, основанный на уравнении равносторонней гиперболы, В.А. Раков [1977, 1979] применил также для расчета продолжительности периода развития личинок устрицы. Для этого использовалось то же уравнение (формула 10), но там d – продолжительность периода развития личинок (сут); t_{cp} – средняя температура воды за этот период, °C; Q – константная сумма эффективных температур °C; t_0 – константный нижний порог эффективных температур, равный 18°C для зал. Петра Великого.

На основании взаимосвязи между динамикой численности личинок устрицы в планктоне и динамикой интенсивности оседания личинок на коллекторы В.А. Раков предлагает графический метод долгосрочного биологического прогнозирования путем построения номограмм для каждого конкретного района. Этот метод заключается в построении сетки среднепериодных температур или сетки тепловых ресурсов данного района залива. Графически решаются эмпирические уравнения, в которые входят характеристики тепловых ресурсов залива и тепловые потребности личинок. Уравнение тепловых ресурсов задается в виде линии, которая выражает закономерности изменения среднепериодной температуры воды в годовом цикле, в зависимости от продолжительности периодов, отчисляемых от единой даты. Линия среднепериодных температур воды обозначается этой датой. Разные исходные даты дают разные линии, которые, пересекаясь, образуют сетку среднепериодных температур или сетку тепловых ресурсов данного района залива.

При построении сетки тепловых ресурсов в зал. Посъета использовались среднепериодные температуры воды, вычисленные по среднедекадным многолетним данным поверхностной температуры воды на ГМС «Посъет». Номограмма получается при наложении на сетку тепловых ресурсов кривой продолжительности личиночного развития устриц в зависимости от температуры воды, выполненной в том же масштабе. Точки пересечения кривой развития личинок в планктоне и линии среднепериодных температур воды представляют собой даты оседания личинок устриц на коллекторы (рис. 3). Этот метод рекомендуется применять и для других моллюсков.

В последующем метод номограмм был применен для прогнозирования длительности созревания гонад и для приморского гребешка, и дал положительные результаты [Стенина, Раков, 1993]. Номограмма строилась для каждого конкретного года. Рассмотрим для примера 1972 г. На рис. 4 изображена сетка тепловых ресурсов б. Новгородская с кривой продолжительности созревания гонад приморского гребешка в зависимости от температуры.

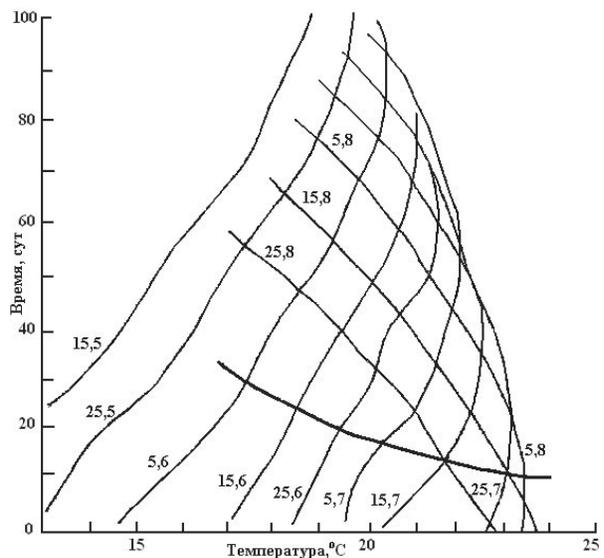


Рис. 3. Сетка термальных ресурсов зал. Посъета с кривой развития личинок тихоокеанской устрицы (номограмма) [Раков, 1977].

Fig. 3. A grid of thermal resources of waters of Possjet Bay and the curve line of development of larvae of the giant oyster *Crassostrea gigas* (nomogram) [Rakov, 1977].

Пр и м е р. Дата перехода через 0°C пришлось в 1972 г. на 8-ю декаду. Находим на графике линию 8-й декады и точку пересечения ее с кривой развития гонад. Эта точка соответствует 60 сут на оси ординат, следовательно длительность созревания гонад, начавших развитие в 8-ю декаду, равна 60 сут, т.е. нерест ожидается через 135 сут ($75 + 60 = 135$) после начала развития, т.е. в 14-той декаде. Действительно, в 1972 г. нерест гребешка в б. Новгородская начался в 14-той декаде.

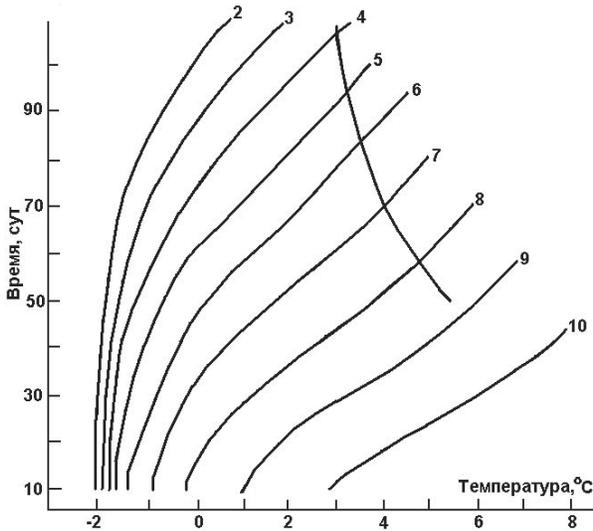


Рис. 4. Сетка термальных ресурсов зал. Посыета с кривой развития личинок приморского гребешка (номограмма для 1972 г.).

Fig. 4. A grid of thermal resources of waters of Possjet Bay and the curve line of development of larvae of the *Crassostrea gigas* (nomogram for 1972).

Также совпали даты нереста в 1970 и 1971 гг. В 1973 г. ошибка этого метода составила семь дней. Таким образом, из четырех рассмотренных случаев в трех нерест оказался предсказанным точно, поэтому можно рекомендовать прогнозировать начало нереста приморского гребешка с помощью графического метода номограмм.

6. Для определения начала нереста устрицы В.А. Раков [1977, 1979] предлагает уравнение регрессии, выражающее зависимость начала нереста устрицы от средней поверхностной температуры воды за период созревания гонад во второй фазе:

$$D_{mn} = -2.23 \times \bar{t}_0 + 23.2, \quad (11)$$

где D_{mn} – дата начала нереста; \bar{t}_0 – средняя поверхностная температура начала нереста устрицы в данном районе по многолетним наблюдениям.

Между параметрами выявлена высокая обратная взаимосвязь, коэффициент корреляции $r = -0.76$.

7. Для определения начала нереста приморского гребешка [Стенина, Раков, 1993] предлагается уравнение множественной корреляции, определяющее начало нереста:

$$D_{mn} = 11.9 + 0.14 \times h + 0.3 \times \bar{t}_0 - 0.7 \times \bar{t}_2, \quad (12)$$

где D_{mn} – дата начала нереста; h – глубина, на которой находится популяция, м; \bar{t}_0 – средняя поверхностная температура начала нереста приморского гребешка в данном районе по многолетним наблюдениям, $^{\circ}\text{C}$; \bar{t}_2 – средняя поверхностная

температура воды за два преднерестовых месяца (март–апрель) в данном районе в конкретный год, °С.

На рис. 5 приведены графики начала нереста приморского гребешка (1) и тихоокеанской устрицы (2), очевидно, что между ними существует тесная взаимосвязь, графики синхронны.

8. Используя постулат, что годовые изменения сроков нереста зависят от температуры воды и могут определяться по кумулятивной температуре, японский ученый К. Мару [Maru, 1985] предложил определять дату начала нереста по суммированию градусодней от точки перехода температуры воды через 2.2°С после 1 апреля до величины 285°С. Дата, на которую приходится эта сумма, и будет датой начала нереста. Суммируется среднесуточная (осредненная по четырехсрочным наблюдениям) температура воды. Также подмечено, что начало нереста гребешка совпадает с началом цветения сакуры.

Прогнозирование сроков и ожидаемой интенсивности оседания личинок (или плотности спата) гребешка

1. За срок сбора спата К. Мару [Maru, 1985] принимает дату, наступающую через 100 дней после пика нереста. Ожидаемая плотность осевшего спата рассчитывается по уравнению регрессии в зависимости от максимальной численности личинок в планктоне, имеющих размеры раковины более 200 мкм.

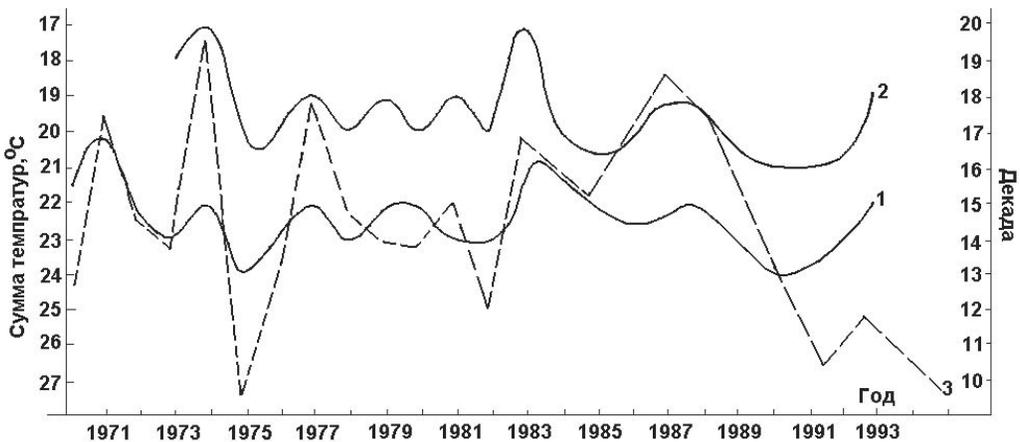


Рис. 5. Зависимость начала нереста приморского гребешка и тихоокеанской устрицы в зал. Петра Великого от суммы поверхностных температур (март–июнь): 1 – начало нереста приморского гребешка; 2 – начало нереста тихоокеанской устрицы; 3 – сумма поверхностных температур за период с марта по июнь.

Fig. 5. Dependence of start of spawning of the Japanese scallop and Pacific (giant) oyster in Peter the Great Bay on the sum of sea surface temperatures (March–June): 1 – beginning of spawning of the Japanese scallop; 2 – beginning of spawning of the Pacific oyster; 3 – sum of sea surface temperatures for the period from March to June.

2. Е.А. Белогрудовым установлено, что развитие личинок в планктоне от начала нереста гребешка до их оседания длится 22–30 дней, причем от начала нереста до появления личинок размером 150 мкм проходит 14–22 дня, а до оседания (до 250–275 мкм) они растут еще 7–10 дней [Белогрудов, Скокленева, 1983]. Как видно из рис. 6, амплитуда сроков развития личинок до 150 мкм значительно больше (до 8 дней), чем от 150 до 275 мкм (3 дня), поэтому прогнозировать сроки выставления коллекторов желательнее по второму периоду роста личинок и устанавливать коллекторы в зал. Посыета необходимо в этот же промежуток времени.

3. Ю.Э. Брегман с соавт. [1987] предложили методику прогноза плотности спата заблаговременностью 20–30 сут, основанную на использовании выявленной ранее [Брегман, Шаповалова (Гайко), 1986] взаимосвязи между плотностью спата (P , экз./колл. – сетной мешочек) и длительностью ледового периода от даты начала ледообразования до даты полного очищения ото льда (L , сут) накануне прогноза; суммой среднесуточных температур воды на поверхности в период от даты устойчивого перехода поверхностной температуры воды через 0°C до начала массового нереста гребешка ($Q_1, ^{\circ}\text{C}$). Длительность ледового периода, используемая в прогностических уравнениях [Брегман, Седова, 1989], определялась от даты устойчивого покрытия льдом всей акватории до даты полного выноса льда. Дата устойчивого перехода поверхностной температуры воды через 0°C ¹ рассчитывалась по данным ГМС «Посыет» (в южном Приморье этот переход происходит во второй половине марта – в первой декаде апреля). Сумма температур для каждого установленного периода времени определялась простым сложением среднесуточных температур воды на поверхности выбранной бухты.

По результатам обработки исходных данных (1975–1986 гг.) наибольшее влияние на плотность спата гребешка (P) оказывает сумма градусодней в I периоде ($Q_1, ^{\circ}\text{C}$):

$$P = 5.189Q_1 - (1221.83 \pm 53.51); r=0.790, \quad (13)$$

меньшее влияние оказывает длительность ледового периода (L , сут):

$$P = (3728.6 \pm 702) - 23.15L; r=0.594, \quad (14)$$

и незначительно влияет вариабельность температуры воды на поверхности (V_1) в тот же период, $r=-0.106$.

¹ Дата устойчивого перехода поверхностной температуры воды через 0°C рассчитывается следующим образом. Исследуется ряд срочных (измеренных в срок наблюдений) данных температуры воды, начиная с марта месяца, пока не выявится положительная температура. Далее, как правило, идет чередование положительных и отрицательных температур. Суммируются все, идущие последовательно, положительные и отрицательные температуры, и та дата, начиная с которой абсолютная сумма положительных температур превысит абсолютную сумму отрицательных, принимается за дату устойчивого перехода поверхностной температуры воды через 0°C весной. Например, ... -0.2°C , $+0.4^{\circ}\text{C}$, 0.0°C , $+0.3^{\circ}\text{C}$, -0.5°C , -0.2°C , -0.1°C , $+0.3^{\circ}\text{C}$, $+0.1^{\circ}\text{C}$, -0.1°C , -0.4°C , $+0.2^{\circ}\text{C}$, $+0.4^{\circ}\text{C}$, $+0.3^{\circ}\text{C}$, -0.1°C , $+0.5^{\circ}\text{C}$, + ... Суммируем: $\sum|+0.7^{\circ}\text{C}| < \sum|-0.8^{\circ}\text{C}| > \sum|+0.4^{\circ}\text{C}| < \sum|-0.5^{\circ}\text{C}| < \sum|+0.9^{\circ}\text{C}| > \sum|-0.1^{\circ}\text{C}| < \sum|+0.5^{\circ}\text{C}|$... Дата, когда температура составила 0.2°C (из $\sum+0.9^{\circ}\text{C}$), принимается за дату устойчивого перехода температуры воды через 0°C весной.

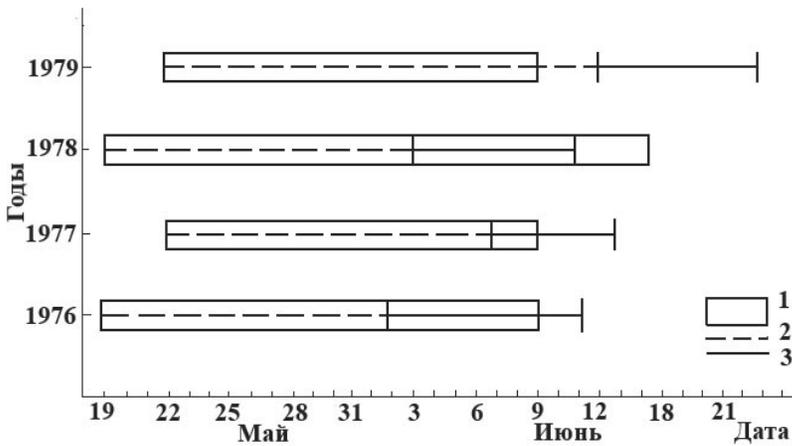


Рис. 6. Сроки нереста приморского гребешка (1), роста и развития его личинок в планктоне от начала нереста до размеров 150 мкм (2) и от 150 мкм до 250–275 мкм (3).

Fig. 6. Terms of spawning of the Japanese scallop (1), growth and development of its larvae in plankton from the beginning of spawning to the sizes of 150 microns (2) and from 150 microns to 250–275 microns (3).

Во II периоде, наоборот, вариабельность температуры воды (V_2) оказывает сильный обратный эффект на урожайность:

$$P = (1222.8 \pm 71.4) - 72.4V_2; r = -0.722. \quad (15)$$

Достаточно велико совместное влияние суммы градусодней и вариабельности температуры во II периоде:

$$P = -0.45Q_2 - 69.32V_2 + 1367.5; r = 0.730. \quad (16)$$

Но наибольший эффект на плотность спата оказывает совместное действие длительности ледового периода и суммы градусодней в I периоде ($r = 0.824$).

Заблаговременный прогноз плотности спата основан на использовании выявленной взаимосвязи между искомой величиной – P , экз./колл. (сетный мешочек) и длительностью ледового периода (L , сут) накануне прогноза, суммой среднесуточных температур воды на поверхности в период от даты устойчивого перехода температуры воды через 0°C до начала массового нереста гребешка ($Q_1, ^\circ\text{C}$) [Временная инструкция..., 1989]. Определение прогнозируемой плотности спата ведется по уравнению:

$$P = 4.32Q_1 - 10.48L + 581.44; r = 0.824. \quad (17)$$

Прогноз дается с 50%-ой ошибкой ($P \pm 0.5P$). Определение необходимого количества коллекторов определяется путем деления значения общего заплани-

рованного сбора спата на его прогнозируемую плотность. Например, если план составляет 30 млн экз., а плотность ожидается равной 200 экз./колл., необходимо выставить $30 \times 10^6 : 200 = 15 \times 10^4$ коллекторов.

Примеры прогнозирования плотности спата в б. Миноносок, зал. Посъета:

Пример 1. 1976 г.

1. $L=138$ сут.
 2. Дата устойчивого перехода температуры воды через 0°C – 12.03.1976 г.
 3. Дата начала массового нереста – 19.05.1976 г.
 4. Сумма среднесуточных температур воды с 12.03 по 19.05 – $Q_1=326.3^{\circ}\text{C}$.
- Подставляем значения L и Q_1 в уравнение 17 и получаем:

$$P = 4.3 \times 326.3 - 10.5 \times 138 + 581.4 = 535.5 \text{ (экз./колл.)},$$

50% от 535.5 составляет 268 экз./колл., таким образом, ожидаемая плотность спата равна 535.5 ± 268 экз./колл. Фактическая плотность составила в среднем 550 экз./колл.

Пример 2. 1983 г.

1. $L=136$ сут.
2. 20.03.1983.
3. 20.05.1983.
4. $Q_1=386.9^{\circ}\text{C}$.

$$P = 4.3 \times 386.9 - 10.5 \times 135 + 581.4 = 827.6 \text{ (экз./колл.)}.$$

Ожидаемая плотность спата равна 827.6 ± 414 экз./колл. Фактическая плотность спата составила 1030 экз./колл.

Сравнение рассчитанных по формулам 13, 14, 15, 16 и 17 значений и средней фактической плотностью спата по годам на коллекторах в б. Миноносок позволяет выделить урожайные годы и прогнозировать количество осевшего спата (см. таблицу). Наиболее близкое значение к ожидаемому количеству спата дает прогнозирование по сумме градусодней, накопленных в I период (формула 13). Данную величину можно уточнить по значениям вариабельности температуры во II периоде, что видно из средних значений, полученных по уравнениям 13 и 15 (см. таблицу), но это снижает заблаговременность прогноза. Отмечается сильное расхождение значений фактической и теоретической плотности спата в 1975 и 1980 гг. В первом случае несоответствие объяснить затруднительно, а в 1980 г. в июне–июле было отмечено необычайно сильное цветение ночесветки, что, несомненно, вызвало повышенную смертность личинок гребешка из-за пищевой конкуренции и нарушения химизма воды.

Таким образом, на основании регрессионного анализа было выявлено, что наибольшее влияние на плотность спата гребешка оказывает сумма градусодней за первый период ($r=0.79$), меньшее – длительность ледового периода ($r=0.59$) и незначительно влияет варьирование температуры воды на поверхности в I период ($r=-0.11$) [Временная инструкция..., 1989]. Во втором периоде значительный

Расчетные и фактические плотности спата приморского гребешка (P , экз./колл.)
в б. Миносок (зал. Посьета)
Calculated and actual densities of the Japanese scallop spat (P , ind./collector)
in Minonosok Inlet (Possjet Bay)

Годы	P	Плотность спата расчетная					P_{cp}
		I период			II период		
		13	14	17	15	16	
1975	50	394±54	140±71	302	165±72	86	280±63
1976	550	471±53	534±70	545	245±72	243	358±62
1977	450	478±52	48±70	332	397±72	414	438±62
1978	150	145±54	256±70	147	542±72	531	344±62
1979	510	530±54	395±70	531	332±72	316	431±62
1980	20	224±53	256±70	213	224±71	217	224±62
1981	330	193±54	349±70	229	303±72	328	248±62
1982	160	350±53	418±70	392	43±71	69	197±62
1983	1030	789±57	603±71	838	846±72	840	817±64
1984	150	-33±53	71±70	-85	303±72	338	135±62
1985	80	106±53	371±71	167	-	-	-
1986	318	152±53	349±70	195	-	-	-
1987	9	771±53	438±70	774	-	-	-

Примечание. P – фактическая средняя плотность спата, экз./колл.; 13, 14, 17, 15, 16 – номера формул; P_{cp} – средняя плотность спата по уравнениям 13 и 15, экз./колл.; I период – преднерестовый период; II период – период нереста.

Note. P – actual average density of spat, ind./collector; 13, 14, 17, 15, 16 – numbers of formulas; P_{cp} – average density of spat on based on formulas 13 and 15, ind./collector; I period – the pre-spawning period; II period – period of spawning.

обратный эффект оказывает варьирование температуры воды ($r=-0.72$), достаточно велико совместное влияние суммы градусодней и варьирование температуры во втором периоде ($r=0.73$). Но наибольший эффект на плотность спата оказывает совместное действие длительности ледового периода и суммы градусодней за первый период ($r=0.82$).

Заблаговременность прогноза можно увеличить, разработав методику прогнозирования хода температуры воды.

4. Д.Д. Габаев [1990] предложил составлять прогноз будущей численности молоди гребешка на коллекторах по количеству ледовых дней в мелководных заливах. Уравнение, характеризующее влияние продолжительности ледовых дней на численность молоди гребешка, имеет вид:

$$P = 25.2L - 2454.1; r=0.83; p<0.001, \quad (18)$$

где L – количество ледовых дней, определяется от даты устойчивого покрытия льдом всей акватории до даты полного выноса льда, сут; P – численность молоди приморского гребешка на коллекторах, экз./м².

На основании прогноза для получения оптимального количества осевших личинок предлагается принимать решение о способах и сроках установки коллекторов.

5. Е.А. Белогрудов [1981] учитывая, что наибольшее значение для нереста гребешка имеет тенденция сумм температур в последние два месяца перед нерестом (апрель–май), сделал попытку выяснить причины «урожайных» и «неурожайных» лет за период с 1970 по 1980 г. Анализ графиков (рис. 7) показал, что если сумма температур в мае перед нерестом больше, чем в апреле, то год будет «урожайным», если равна ей или незначительно больше – «среднеурожайным» (1974, 1978 гг.). Наименьшее количество спата отмечается в годы, когда сумма температур в мае меньше, чем в апреле (1975 г.). При такой ситуации количество личинок и спата зависит от «качества» нереста [Ito et al., 1975]. В этом случае возможен неполный вымет половых продуктов, нерест незрелыми половыми продуктами или появление нежизнеспособных личинок (1978 г.). Но для 1980 г. данный прогноз не оправдался. Нерест прошел в сжатые сроки, близкие к средне-многолетним и характеризовался как полноценный. Этот год прогнозировался как среднеурожайный (между 1974 и 1978 гг.), аномалий в ходе температуры в период развития личинок не наблюдалось. Однако в данном году количество личинок в планктоне и спата на коллекторах было минимальным за все годы. Причем, такое же количество личинок и спата отмечалось и в бухтах Алексеева и Северной.

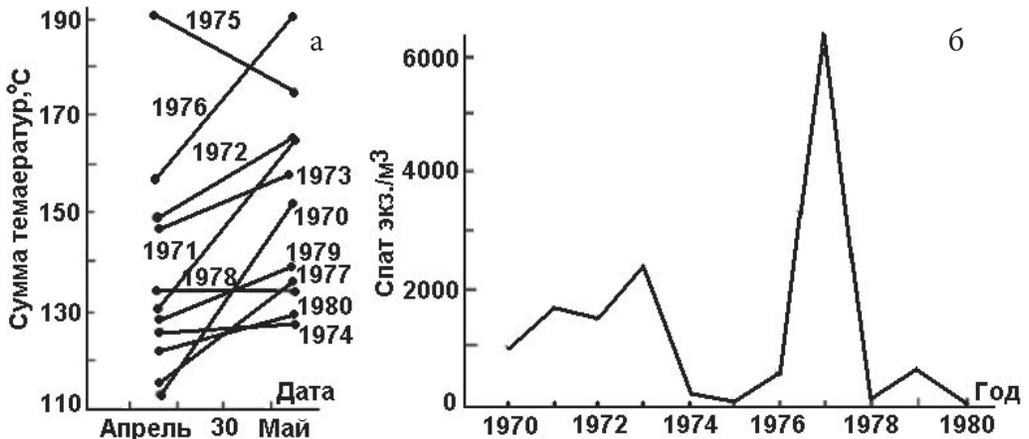


Рис. 7. Сумма температур перед нерестом приморского гребешка (а) и количество спата на коллекторах (б).

Fig. 7. The sum of temperatures before spawning of the Japanese scallop (a) and the number of spat on collectors (b).

Кроме того, в этот год зарегистрирована самая низкая численность личинок устриц на ранних стадиях развития, которые так и не доросли до стадии оседания. Отмечено также снижение численности личинок и спата мидии съедобной. Названные виды моллюсков экологически отличаются от гребешка, и одна лишь температура воды не могла влиять на всех однозначным образом. Есть предположение, что какой-то неблагоприятный сдвиг в среде обитания произошел из-за необычайно интенсивного развития в планктоне ночесветки *Noctiluca* sp., которая также необычно долго (с апреля до августа) образовывала высокие концентрации в большинстве районов зал. Петра Великого. В зал. Восток, где ночесветка отсутствовала, количество спата гребешка составило 250 экз./колл. Это говорит о том, что хотя температура воды и является важнейшим фактором для нормального течения репродуктивного цикла, но не всегда служит единственной причиной, что диктует необходимость изучения влияния и других факторов среды.

6. Краткосрочное прогнозирование плотности спата может осуществляться по эмпирической зависимости между максимальной численностью в планктоне личинок гребешка и плотностью спата на коллекторах. Наблюдения за развитием и динамикой численности личинок моллюсков в планктоне является наиболее точным способом прогнозирования. Между максимальной численностью личинок в планктоне и плотностью спата на коллекторах японскими учеными С. Ито и др. [Ito et al., 1975] была выявлена прямолинейная зависимость. Ими был построен график связи между количеством личинок в планктоне размером от 200 мкм и выше (когда их более 50% от общей численности) и количеством спата на коллекторах. Для условий зал. Посыета такая же зависимость была построена Е.А. Белогрудовым [1981]. При этом учитывались только личинки в стадии оседания (250–275 мкм), так как в период развития отмечается довольно высокая смертность. Отбор проб планктона производился через 10–14 сут после начала нереста ежедневно. При наличии в планктоне личинок размером 250–275 мкм

в количестве 25–30 экз./м³ на коллектор оседает от 200 до 500 экз. спата, при 100–150 экз./м³ – от 600 до 900–1000 экз. спата. Ожидаемая плотность спата определяется по графику (рис. 8).

Пример краткосрочного прогнозирования. Максимальная численность великонхов составляет 100 экз./м³. Откладывая эту величину по линии абсцисс (рис. 8), строим перпендикуляр до пересечения с прямой, по линии ординат определяем количество ожидаемого спата. В данном примере оно составляет около 600 экз./колл.

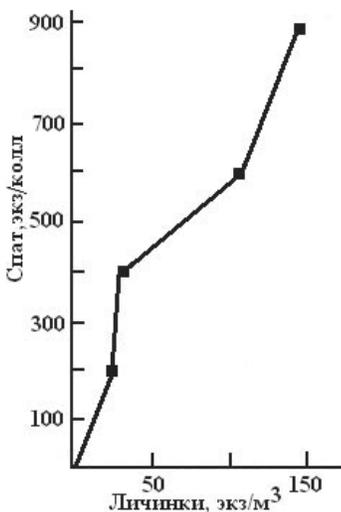


Рис. 8. Связь между количеством личинок гребешка в планктоне размером 250–275 мкм и количеством спата на коллекторах.

Fig. 8. The relationship between the number of the Japanese scallop larvae in plankton with a size of 250 to 275 μm and the number of spat on collectors.

Теоретическое обоснование схемы прогноза

1. Сопоставление данных о сумме температур, динамике и качества нереста, динамике численности личинок с привлечением дополнительных сведений о других элементах окружающей среды, позволяют прогнозировать урожайные и неурожайные годы. На основании своих исследований Е.А. Белогрудов [1987] предлагает следующую схему прогноза, представленную на рис. 9.



Рис. 9. Блок-схема прогнозирования сроков установки коллекторов и ожидаемого количества спата [Белогрудов, 1980].

Fig. 9. The block diagram of prediction timing for installation of collectors and the expected number of spat [Belogradov, 1980].

2. Схема прогнозирования сроков установки коллекторов и ожидаемого количества спата, предложенная Ю.Э. Брегманом и др. [1987], состоит в следующем:

1) В конце марта – начале апреля, то есть за 2 месяца до выставления коллекторов, дается прогноз сроков установки коллекторов по длительности ледового периода.

2) В конце мая – начале июня, то есть с месячной заблаговременностью, прогнозируется ожидаемое количество спата. Прогноз составляется следующим образом:

- от даты перехода поверхностной температуры воды через 0°C отсчитываются 42 и 66 суток (возможные крайние сроки начала нереста гребешка);
- по наблюдениям за динамикой *ГИ* и внешним видом гонад уточняются эти сроки;
- оценивается качество половых продуктов;
- рассчитывается сумма градусодней для первого периода;
- находится ожидаемая плотность спата.

3) В самом начале массового оседания личинок гребешка (середина–конец июня) необходимо определить сумму градусодней и коэффициент вариации температуры воды для второго периода, а затем рассчитать ожидаемую плотность спата. Заблаговременность такого прогноза 3–5 дней.

4) С этой же заблаговременностью прогноз можно дать и по графику Е.А. Белогрудова [Белогрудов, Скокленева, 1983] (см. рис. 8).

Обсуждение и рекомендации

Таким образом, рассмотренный выше подход к прогнозированию плотности спата приморского гребешка основывается на выявлении эмпирических зависимостей между различными биологическими (качество половых продуктов, величина гонадного индекса, количество личинок в планктоне) и гидротермальными (поверхностная температура воды, сумма градусодней, ледовые характеристики) показателями. Стоит отметить, что применение этих методик экономически обосновано в небольших фермерских марихозяйствах, и действительно может дать положительные результаты. Но для крупных хозяйств марикультуры использование только этих методик не позволит составлять прогнозы с большой заблаговременностью. Также надо иметь в виду, что в смежных областях, при прогнозировании промысловой обстановки и запасов биоресурсов, давно с успехом используются различные гидрометеорологические и космофизические предикторы. Так, например, для долгосрочного прогнозирования миграции сайры В.Ф. Воронина с соавт. рассматривала атмосферные процессы в предшествующие периоды года [Воронина, Павлычев, 1984]. Для оценки возможных изменений биоценоза мидии в Азовском море (средний возраст 5–6 лет) в качестве предикторов использованы средняя скорость ветра в летнее время, средняя за год площадь акватории с высокой соленостью, сумма температур воды в весенне-летний период, среднегодовая соленость моря за предшествующие пять лет и среднегодовой сток рек в предшествующие десять лет [Закутский и др., 1987]. В другой работе [Земская, Ревина, 1987] указано, что при промысловом прогнозировании большое значение имеют выявленные связи и цикличность между атмосферными, океанологическими и биологическими процессами. Для построения адаптивно-обучающейся модели долгосрочного прогнозирования состояния запасов черноморской хамсы [Васильев, Коробов, 1987] в качестве предикторов были выбраны солнечная активность, типы и индексы атмосферной циркуляции, колебания уровня моря, атмосферное давление, водность рек, поверхностная температура воды, глубина верхней границы сероводородной зоны, объемы вылова. С.Ю. Глебова [1988] связывает колебания численности дальневосточной сардины с изменчивостью синоптической ситуации над Восточной Азией. Ю.В. Новиков и С.Ю. Шершенков [1988] для краткосрочного прогнозирования вылова дальневосточной сардины в качестве предикторов используют метеорологические параметры (температуру воздуха, атмосферное давление, влажность и скорость ветра), осредненные по периодам элементарных синоптических процессов и естественным синоптическим периодам. В работе Л.Б. Кляшторина и Н.С. Сидоренкова [1996] в качестве предикторов, влияющих на флуктуацию численности пелагических рыб Пацифики, рассматриваются: глобальная и полушарная (Северное полушарие) средняя температура воздуха у поверхности Земли; изменение частот атмосферной циркуляции по Г.Я. Вангенгейму (ЧФА); индекс Алеутского минимума атмосферного давления (ALP-индекс) и скорость вращения Земли (индекс СВЗ).

Однако, по мнению некоторых отечественных и зарубежных авторов [Жирмунский, Левин, 1986; Магу, 1985] в обозримом будущем не представляется возможным прогнозировать влияние гидрологических и метеорологических изменений на колебание численности личинок и молоди приморского гребешка, с чем мы позволим себе не согласиться. Настало время смены парадигм, новая методология должна базироваться на моделировании причинно-следственных связей между гидрометеорологическими условиями и продуктивностью марихозяйств, т.е. необходимо соединение описательного гидробиологического подхода и агрометеорологического, с присущей ему комплексностью и глубиной анализа явлений и процессов на количественной основе. Основными методами, с помощью которых ведутся разработки прогностических моделей «погода-урожай» в сельском хозяйстве, являются статистические, динамико-статистические, физико-статистические и синоптико-статистические [Свинухов, 1977; Плотников, Якунин, 1980; Журавлева, 1981; Жуковский, 1981; Жуковский и др., 1990; Титов, 1993]. Статистические методы прогноза основаны на оценке как синхронных, так и асинхронных корреляционных зависимостей между значениями различных гидрометеорологических и гелиофизическими параметрами. Синоптико-статистический метод прогноза урожайности сельскохозяйственных культур разрабатывался на основе методов долгосрочных прогнозов погоды. Так как при составлении долгосрочных прогнозов погоды учитывается множество факторов, являющихся источниками долговременных аномалий погоды, то целесообразно строить многопараметрические схемы, которые включали бы наиболее значимые из них.

В работе Ю.И. Чиркова и Н.М. Пестеревой [1990] указывается, что механизм формирования климатических особенностей следует рассматривать как некую разрывную автоколебательную систему с непериодическим внешним воздействием, которая регулируется крупномасштабными атмосферными процессами, такими как циркумполярный вихрь (ЦПВ). Основным фактором, влияющим на развитие физических процессов в незамкнутой системе атмосфера – подстилающая поверхность, по мнению авторов, является атмосфера (циркуляция на нижнем уровне стратосферы), но также решающую роль играют и такие факторы, как тепловое влияние океана, влияние извержений вулканов, явления Эль-Ниньо, космические воздействия и другие причины, которые могут сказываться на характере связи между положением ЦПВ летом и последующей осенью.

Но в долгосрочном прогнозировании урожая, помимо погодных условий, необходим учет и факторов, связанных с биологическими особенностями культуры и технологией выращивания [Чирков, Пестерева, 1990]. При использовании этих методов применительно к агрометеорологии необходимо учитывать реально существующие связи между погодой, особенностями атмосферной циркуляции и состоянием подстилающей поверхности в предшествующий период с одной стороны и урожайностью сельскохозяйственных культур, формирующейся под влиянием этих условий, с другой стороны [Пасов, 1971]. Эти методы позволяют

составлять прогнозы урожайности различной заблаговременности, в том числе и до сева, и в тех случаях, когда отсутствует информация о метеорологических и биометрических показателях, используемых, как правило, в качестве предикторов.

Временной ряд урожайности, как в сельскохозяйственном производстве, так и в марикультуре, является нестационарным, т.к. колебания урожайности обусловлены уровнем агротехники, долгопериодными колебаниями климата и т.п. Как любой нестационарный процесс он может быть представлен в виде суммы двух основных составляющих – неслучайной и случайной. Известный агрометеоролог А.Н. Полевой [1988] предложил в качестве неслучайной составляющей ряда урожайности (E_t) использовать трендовую, обусловленную культурой агротехники и долгопериодными колебаниями климата; а в качестве случайной составляющей урожайности (ΔP_t) – отклонения урожая от тренда, обусловленные, преимущественно, погодой конкретного года (t):

$$P_t = E_t \pm \Delta P_t, \quad (19)$$

Это предположение легло в основу разработанного нами метода долгосрочного прогноза урожайности гребешка. Сложные процессы взаимодействия океана и атмосферы над Дальним Востоком приводят к формированию определенного погодного режима в Приморье и, в частности, в районах расположения хозяйств марикультуры. Подобный подход применительно к марикультуре (для прогноза урожайности гребешка) был применен автором впервые [Гайко, 2006]. За основу была взята трехуровневая модель прогноза урожая риса [Чирков, Пестерева, 1990]. В качестве схемы долгосрочного прогноза урожая моллюсков (ΔP) была принята разработанная автором модель прогноза, учитывающая одновременно состояние морской среды, подстилающей поверхности, тропосферную циркуляцию, циркуляцию в стратосфере и гелиофизические факторы [Гайко, 2006]. С учетом этих факторов модель прогноза имеет следующий вид:

$$\Delta P = a_1 (A_1, A_2) + a_2 B + a_3 (C_1, C_2, C_3) + a_4, \quad (20)$$

где a_1, a_2, a_3 и a_4 – коэффициенты уравнения; A_1, A_2 – предикторы, учитывающие гелио-физические факторы и циркуляцию стратосферы; B – предикторы, учитывающие циркуляцию тропосферы; C_1, C_2, C_3 – предикторы, учитывающие особенности приземного состояния атмосферы над поверхностью того района, по которому прогнозируется урожай; особенности состояния подстилающей поверхности данного района; биологические особенности объекта культивирования.

Схемы прогноза строились для марихозяйства, расположенного в б. Миноносек, зал. Посъета. На основании анализа особенностей гидрометеорологического режима акватории зал. Посъета, термогалинных условий различных периодов годового цикла развития гребешка, литературного анализа абиотических факторов, влияющих на приморский гребешок, и с учетом того, что прогностическая схема должна быть многоуровневой, был проведен качественный отбор возможных предсказателей. Полученные предикторы были сгруппированы по группам:

Группа I (А) – космофизические: солнечная активность (числа Вольфа), солнечные и лунные затмения, солнечное сияние; *циркуляция стратосферы:* положение и интенсивность циркумполярного вихря.

Группа II (В) – синоптические: формы атмосферной циркуляции, типы синоптических процессов.

Группа III (С) – метеорологические: аномалии температуры воздуха, давление воздуха, сумма атмосферных осадков за весенне-летний период, скорость ветра, число дней с различными типами погоды; *гидрологические:* аномалии поверхностной температуры и солености морской воды, продолжительность ледового периода; *биологические:* продолжительность периодов жизненного циклов гребешка (периоды нереста, оседания личинок, гаметогенеза); термогалинные характеристики этих периодов; *комплексные:* сумма градусодней воды за отдельные месяцы, разность температур воды и воздуха в теплый и холодный периоды, а также по отдельным месяцам; коэффициенты вариации; суммы градусодней и значений солености, т.е. суммы среднесуточных значений элементов для каждого из четырех периода от даты начала периода до даты его окончания.

Блок-схема физико-статистического прогноза урожайности спата приморского гребешка представлена на рис. 10. Блок-схема состоит из блока исходной информации, блока преобразования и блока прогноза. Основные положения исследования изложены в работе автора [Гайко, 2006].

Для создания конкретной прогностической физико-статистической модели и расчетного способа прогноза урожайности, например, спата приморского гребешка, необходимо выполнить следующие этапы:

- выявить особенности влияния факторов внешней среды (гелио-физические факторы, атмосферная циркуляция, тепло- и солесодержание подстилающей поверхности и др.) на преднерестовый, нерестовый и личиночный периоды в годы с высоким и низким урожаями;
- провести формализацию представленной схемы прогноза;
- проверить работу схемы на фактическом материале;
- проанализировать результаты и отобрать оптимальные схемы прогноза.

Поскольку алгоритм схемы прогноза основан на статистических методах с учетом гелиофизических, синоптических и гидрометеорологических особенностей, то правильнее её назвать физико-синоптико-статистической.

Основой для принятия решений в хозяйствах марикультуры (определение сроков выставления и количества коллекторов, притапливание установок и т.д.) могут являться долгосрочные прогнозы погоды, прогнозы урожайности моллюсков и специализированные (связанные с биологическими параметрами) прогнозы.

Для наглядности и маневренности в принятии решений согласно полученным прогнозам рекомендуется составлять гидрометеоролого-технологические схемы (рис. 11).

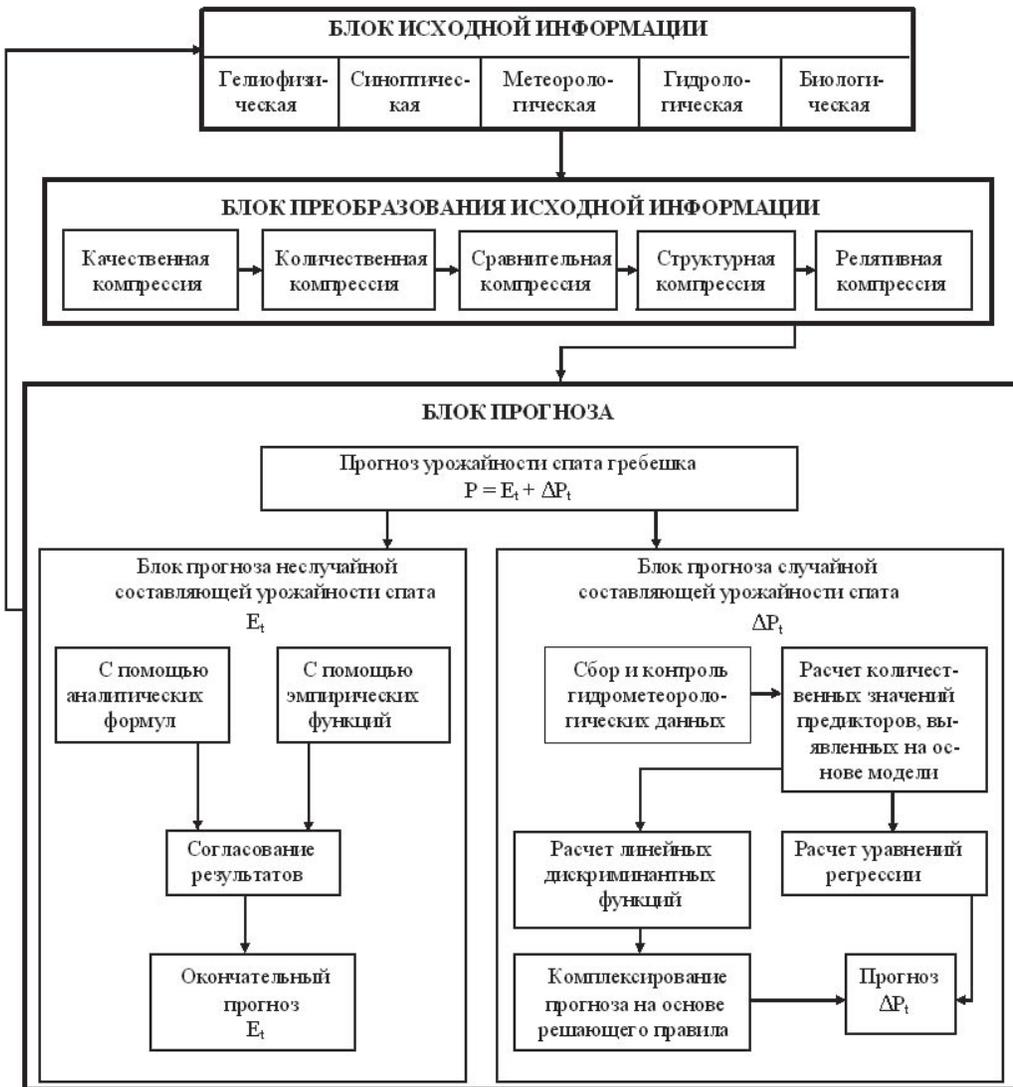


Рис. 10. Блок-схема физико-статистического прогноза урожайности спата приморского гребешка.

Fig. 10. The block diagram of physical-statistical forecast of yield of spat of the Japanese scallop.

Важным прикладным направлением морской агрометеорологии является создание систем различного уровня для информационного обслуживания марихозяйств, составление гидрометеоролого-технологических блок-схем хозяйственных решений [Жуковский, 1981], гидрометеорологических прогнозов различной заблаговременности (до 9 месяцев), необходимых для их принятия, и рекомендации по выбору хозяйственных решений, связанных с производством приморского гребешка.

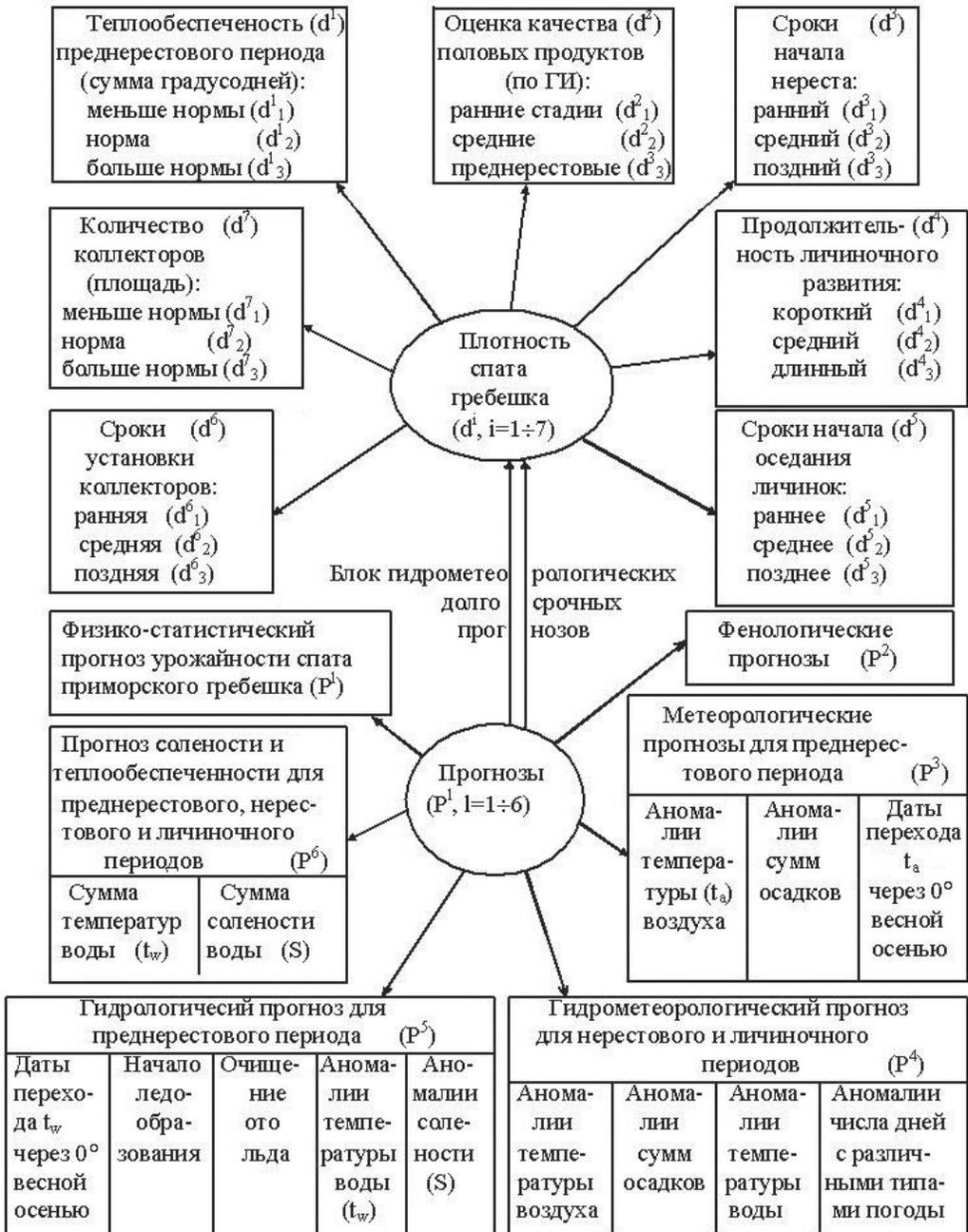


Рис. 11. Гидрометеоролого-технологическая блок-схема хозяйственных решений (d^i) и гидрометеорологических долгосрочных прогнозов (P^i), необходимых для их принятия.

Fig. 11. Hydrometeorological-technological block diagram of economic decisions (d^i) and hydrometeorological long-term forecasts (P^i) necessary for their adoption.

Таким образом, применение методов агрометеорологии к марикультуре представляется обоснованным и прогрессивным. Морское направление агрометеорологии изучает реально существующие связи между погодой, атмосферной циркуляцией и параметрами водной среды в предшествующий период с одной стороны и урожайностью культивируемых культур, формирующейся под влиянием этих условий, с другой стороны, и также основано на методах математической статистики и теории вероятности.

Заключение

В данной работе проведён обзор методик прогноза урожайности спата моллюсков, разработанных научными сотрудниками ТИНРО-центра, ИБМ ДВО РАН и ЭМБ «Посъет» на экспериментальной базе в зал. Посъета, которые представляют собой большую ценность, так как были разработаны на основе уникальных научных экспериментов, проводимых на ЭМБ «Посъет». В настоящее время, когда марикультура в нашем крае получает всё большее развитие, появляется много мелких фермерских хозяйств, результаты этих исследований могут оказать им неоценимую помощь для эффективного выращивания объектов марикультуры. Но для крупных марихозяйств рассмотренный выше подход к прогнозированию плотности спата, основанный на выявлении эмпирических зависимостей между биологическими и гидрологическими показателями, значительно ограничивает возможности гидрометеорологического обслуживания хозяйств и не позволяет составить прогнозы с большой заблаговременностью. Для решения этой задачи необходимо применить принципиально новый подход, основанный на методах математической статистики, который давно и с успехом используются при составлении прогнозов в сельском хозяйстве. В качестве схемы долгосрочного прогноза урожая моллюсков предлагается разработанная автором модель прогноза, в основу которой положен физико-статистический метод, позволяющий учитывать одновременно состояние морской среды, подстилающей поверхности, тропосферную циркуляцию, циркуляцию в стратосфере и гелиофизические факторы. Эта модель подробно описана в монографии автора [Гайко, 2006]. С её помощью можно добиться высокой эффективности хозяйственной деятельности и минимизации ущербов от влияния внешних факторов. Также автором предложены блок-схема принятия хозяйственных решений, рекомендации по их выбору для повышения рентабельности производства приморского гребешка, которые могут быть использованы при составлении долгосрочного прогноза урожайности в хозяйствах марикультуры Приморья.

Литература

- Белогрудов Е.А. 1981. Биологические основы культивирования приморского гребешка *Patinopecten yessoensis* (Jay) (Mollusca, Biv.) в зал. Посъета (Японское море): автореферат дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 23 с.
- Белогрудов Е.А. 1987. Биология и культивирование приморского гребешка // Культивирование тихоокеанских беспозвоночных и водорослей. М.: Агропромиздат. С. 66–71.

- Белогрудов Е.А., Скокленева Н.М.* 1983. Прогнозирование сроков установки коллекторов и количества спата приморского гребешка // *Марикультура на Дальнем Востоке*. Владивосток: ТИНРО. С. 10–13.
- Брегман Ю.Э., Шаповалова (Гайко) Л.А.* 1986. Гидротермальные условия и плотность спата на коллекторах // *Совершенствование биотехники культивирования моллюсков и трепанга: Отчет о НИР (промежуточный)*. ТИНРО (№ ГР 01826005266; Арх. № 19935). Владивосток. С. 31, 105–109.
- Брегман Ю.Э., Седова Л.Г., Викторовская Г.И.* 1987. Методические рекомендации по прогнозированию плотности спата приморского гребешка на коллекторах. Владивосток: ТИНРО. 15 с.
- Брегман Ю.Э., Седова Л.Г.* 1989. Временная инструкция по прогнозированию плотности спата приморского гребешка на коллекторах. Владивосток: ТИНРО. 8 с.
- Васильев А.С., Коробов С.А.* 1987. Адаптивно обучающиеся модели долгосрочного прогнозирования биологических ресурсов моря // *Третий съезд советских океанологов. Секция биологии океана: Тезисы докладов*. Л.: Гидрометеиздат. Ч. 1. С. 75–76.
- Винокурова Т.Т., Скокленева Н.М.* 1980. Временная изменчивость гидрологических условий в различных районах залива Посыета // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Известия ТИНРО)*. Т. 104. С. 29–35.
- Воронина В.Ф., Павлычев В.П.* 1984. О возможности долгосрочного прогнозирования сроков миграции сайры в районе Южных Курильских островов // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Известия ТИНРО)*. Т. 109. С. 67–72.
- Временная инструкция по прогнозированию плотности спата приморского гребешка на коллекторах*. 1989. Владивосток: ТИНРО. 8 с.
- Габаев Д.Д.* 1990. Биологическое обоснование новых методов культивирования некоторых промысловых двустворчатых моллюсков в Приморье: автореферат дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 18 с.
- Гайко Л.А.* 2004а. Гидрометеорологическое обеспечение хозяйств марикультуры // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра (Известия ТИНРО)*. Т. 137. С. 352–359.
- Гайко Л.А.* 2004б. Изменчивость урожайности приморского гребешка под воздействием абиотических факторов // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра (Известия ТИНРО)*. Т. 137. С. 360–377.
- Гайко Л.А.* 2006. *Марикультура: прогноз урожайности с учетом воздействия абиотических факторов*. Владивосток: Дальнаука. 204 с.
- Гайко Л.А.* 2013. Морское направление агрометеорологии, изучающее связи между факторами среды и урожайностью гидробионтов // 5-я Всероссийская научно-техническая конференция «Технические проблемы освоения Мирового океана», 30 сентября – 4 октября 2013 г., Владивосток, Россия: материалы конференции. Владивосток. С. 330–334.
- Гайко Л.А.* 2014а. Влияние термических условий на урожайность хозяйств марикультуры в прибрежной зоне зал. Петра Великого (Японское море) // *Вестник Северо-восточного научного центра Дальневосточного отделения Российской академии наук*. № 3. С. 60–68.
- Гайко Л.А.* 2014б. Морское направление агрометеорологии, изучающее связи между факторами среды и урожайностью гидробионтов // *Материалы XVI конференции по промышленной океанологии*. Калининград: АтлантНИРО. С. 50–52.
- Гайко Л.А.* 2016. Возможность использования в прогностических целях для хозяйств марикультуры климатической информации // *Международная научная конференция «Инновации в биотехнологии аквакультуры и водных биоресурсов Японского моря»: материалы, 07–12 июня 2016 г., ДВФУ, г. Владивосток [Электронный ресурс]*. Владивосток: ДВФУ. С. 51–54.
- Гайко Л.А.* 2017. Современные подходы к прогнозированию урожайности гидробионтов в хозяйствах марикультуры с использованием климатической информации // *Научно-практические вопросы регулирования рыболовства: материалы докладов IV Международной научно-технической конференции*. Владивосток: Дальрыбвтуз. С. 101–104.

- Глебова С.Ю. 1988. Об изменении синоптической ситуации в периоды низкой и высокой численности дальневосточной сардины // Конференция молодых ученых «Оценка и освоение биологических ресурсов океана», Владивосток, 26–28 апреля 1988 г.: тезисы докладов. Владивосток. С. 3–4.
- Дзюба С.М. 1986. Половая система и гаметогенез // Приморский гребешок. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 118–131.
- Жирмунский А.В. 1982. Теплоустойчивость клеток беспозвоночных из залива Посыета (Японское море) в связи с вертикальным распределением в верхней сублиторали и условиями существования видов // Подводные гидробиологические исследования. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 108–119.
- Жирмунский А.В., Левин В.С. 1986. Перспективы развития марикультуры в Приморье. Методические рекомендации. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 20 с.
- Жуковский Е.Е. 1981. Метеорологическая информация и экономические решения. Л.: Гидрометеоиздат. 302 с.
- Жуковский Е.Е., Септ Ю.В., Тооминг Х.Г. 1990. Вероятностные прогнозы эталонных урожаев // Метеорология и гидрология. № 1. С. 95–102.
- Журавлева Т.М. 1981. Синоптико-статистическая схема прогноза аномалии температуры воздуха в зимних сезонах в Приморском крае. Деп. в ИЦ ВНИГМИ-МЦД, № 88. 37 с.
- Закутский В.П., Гарзона Ю.М., Куропаткин А.П., Шишкин В.М., Резниченко О.Г. 1987. Влияние элементов гидрологического режима на некоторые гидробионты // Третий съезд советских океанологов: Тезисы докладов секции биологии океана. Часть 2. Л.: Гидрометеоиздат. С. 14–16.
- Земская К.А., Ревина Н.И. 1987. Методические основы и актуальные проблемы промыслового прогнозирования // Третий съезд советских океанологов: тезисы докладов секции биологии океана. Часть 2. Л.: Гидрометеоиздат. С. 20–21.
- Касьянов В.Л. 1989. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. М.: Наука. 181 с.
- Касьянов В.Л., Крючкова Г.А., Куликова В.А., Медведева Л.А. 1983. Личинки морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. М.: Наука. 216 с.
- Кляшторин Л.Б., Сидоренков Н.С. 1996. Долгопериодные климатические изменения и флюктуации численности пелагических рыб Пацифики // Известия Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра (Известия ТИНРО). Т. 119. С. 33–54.
- Милейковский С.А. 1981. Экология размножения морского бентоса. М.: Наука. 92 с.
- Мотавкин П.А. 1986. Предисловие // Приморский гребешок. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 5.
- Мотавкин П.А., Вараксин А.А. 1983. Гистофизиология нервной системы и регуляция размножения у двустворчатых моллюсков. М.: Наука. 208 с.
- Новиков Ю.В., Шершенков С.Ю. 1988. Исследование взаимосвязи метеоусловий и некоторых характеристик промысла дальневосточной сардины в пределах естественного синоптического периода // Оценка и освоение биологических ресурсов океана: Тезисы докладов конференции молодых ученых, Владивосток, 26–28 апреля 1988 г. Владивосток. С. 36–38.
- Отчеты Экспериментальной морской базы «Посыет». 1975–1985. Приморрыбпром. Владивосток.
- Пасов В.М. 1971. Путь увеличения заблаговременности составления прогноза урожая сельскохозяйственных культур // Труды Института экспериментальной метеорологии. Вып. 22. С. 82–88.
- Плотников В.В., Якунин Л.П. 1980. Опыт разработки физико-статистической схемы прогноза площади зоны тяжелого льда для Охотского моря // Труды Дальневосточного регионального научно-исследовательского института (ДВНИИ). Вып. 86. С. 127–132.
- Подольский П.Г. 1967. Новое в фенологическом прогнозировании (математический прогноз в экологии). М.: Колос. 232 с.
- Полевой А.Н. 1988. Прикладное моделирование и прогнозирование продуктивности посевов. Л.: Гидрометеоиздат. 176 с.
- Приморский гребешок. 1986. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 244 с.

- Раков В.А. 1977. Материалы по биологии, экологии и биотехнике культивирования тихоокеанской устрицы в заливе Петра Великого: отчет о НИР (промежуточный). ВНИЦентр (Арх. № 15764). Владивосток: ТИНРО. 25 с.
- Раков В.А. 1979. Рост и выживаемость личинок тихоокеанской устрицы (*Crassostrea gigas*) в планктоне залива Посъета (Японское море) // Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Известия ТИНРО). Т. 103. С. 79–85.
- Регулев В.Г. 1982. Океанологическое обеспечение марикультуры (на примере Экспериментальной морской базы в зал. Посъета, Японское море): дипломная работа. Владивосток: ДВГУ. 70 с.
- Свинухов Г.В. 1977. Синоптико-статистические методы долгосрочных прогнозов погоды на Дальнем Востоке // Труды Дальневосточного регионального научно-исследовательского гидрометеорологического института (ДВНИГМИ). Вып. 65. С. 1–168.
- Стенина Н.В. 1993. Разработка методов прогнозирования сроков нереста культивируемых двусторчатых моллюсков: курсовая работа. Владивосток: ДВГУ. 43 с.
- Титов В.Б. 1993. Статистический анализ вековых рядов приземной температуры воздуха в Черноморском регионе // Метеорология и гидрология. № 10. С. 105–107.
- Чирков Ю.И., Пестерева Н.М. 1990. Использование ресурсов климата и погоды в рисоводстве. Л.: Гидрометеиздат. 160 с.
- Gayko L.A. 1996. Hydrometeorological data and productivity prognosis of marine culture of Japanese scallop *Patinopecten yessoensis* (Jay) in Posieta Bay (Sea of Japan) // Proceedings of the Workshop on the Okhotsk Sea and Adjacent Areas (PICES Scientific Reports N 6). P. 417–422.
- Gayko L.A. 1999. Interrelation between hydrometeorological and biological parameters of marine farms (on a example of economy, located on Japan sea north-western coast) // International Symposium on Circulation Research of the East Asian Marginal Seas (CREAMS), Fukuoka, Japan, January 26–28, 1999: Proceedings. Fukuoka. P. 249–253.
- Gayko L.A. 2000a. Influence of abiotic factors on mariculture yield in Primorsky Krai (Sea of Japan) // Symposium on Humanity and World Ocean: Interdependence at the Dawn of New Millenium, PACON 99 International Symposium, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia, June 23–25, 1999: Proceedings. Honolulu. P. 428–438.
- Gayko L.A. 2000b. Long-term physical-statistical method of the forecast of mollusks' yield of marine farms // International Symposium on Oceanography of the East Marginal Seas (CREAMS'2000), May 15–16, 2000, Vladivostok, Russia: Abstracts. Vladivostok. P. 27.
- Gayko L.A. 2000c. The use of long-term physical and statistical methods to forecast yield of mollusks on marine farms // North Pasific Marine Science Organization (PICES): Ninth Annual Meeting, Hakodate, Hokkaido, Japan, October 20–28, 2000: Abstracts. Hakodate. P. 55–56.
- Gayko L.A. 2011. Influence of the climate change to development of mollusks on marine farms (for Possyet Bay, Japan/East Sea) // Current Development in Oceanography. V. 2, N 2. P. 105–114.
- Ito S., Kanno H., Takahashi K. 1975. Some problems on culture of the scallop in Mutsu Bay // Bulletin of the Marine Biological Station Asamushi. V. 15, N 2. P. 89–100.
- Maru K. 1985. Ecological studies on the seed production of scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay) // Scientific Report of the Hokkaido Fisheries Experimental Station. N 27. P. 1–53.
- Runnström S. 1927. Über die Thermopathie der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere in Beziehung zu ihrer geographischen Verbreitung // Bergens Museums årbok. Naturvitenskapelig rekke. N 2. P. 1–67.

Published online December 27, 2018