

УДК 594.121:574.522(265.54)

Д.А. Соколенко, М.В. Калинина\*

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,  
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И СТРУКТУРА ЕСТЕСТВЕННЫХ  
ПОСЕЛЕНИЙ ТИХООКЕАНСКОЙ УСТРИЦЫ  
В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ АМУРСКОГО ЗАЛИВА  
(ЗАЛИВ ПЕТРА ВЕЛИКОГО, ЯПОНСКОЕ МОРЕ)**

Приведены данные анализа пространственного распределения и репродуктивного состояния естественных поселений тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* в северной части Амурского залива (зал. Петра Великого, Японское море), проведенного с использованием методов дистанционного и прямого учета. Оконтурированы 772 устричных агрегации (банок и рифов) общей площадью 284,6 га. Установлено, что 35 гигантских устричников (с площадью более 1 га) занимают 53,2 % площади, а средние и крупные составляют 79,8 % численности и 45,5 % площади. Определено, что окончательно половозрелой *C. gigas* становится при достижении размеров 50 мм. Среди мелкоразмерных особей преобладают самцы, а среди более крупных — самки. В целом за весь период исследований соотношение самцы : самки составило 1,0 : 1,5. Во всех локальных скоплениях отмечено присутствие значительного количества молоди (от 13,9 до 56,2 %) и особей, относящихся к основной репродуктивной группе (от 40,6 до 88,9 % взрослых моллюсков), что свидетельствует об активных процессах естественного воспроизводства и рифогенеза. Преобладание самок косвенным образом указывает на благоприятные условия для обитания *C. gigas* в данном районе. Состояние естественных поселений можно охарактеризовать как стабильное с наметившимися тенденциями к увеличению численности.

**Ключевые слова:** устрица тихоокеанская, *Crassostrea gigas*, двустворчатый моллюск, устричник, распределение, структура поселений, репродуктивное состояние, Амурский залив, залив Петра Великого, Японское море.

DOI: 10.26428/1606-9919-2018-195-48-60.

**Sokolenko D.A., Kalinina M.V.** Current state and structure of native aggregations of pacific oyster in the northern Amur Bay (Peter the Great Bay, Japan Sea) // Izv. TINRO. — 2018. — Vol. 195. — P. 48–60.

Spatial distribution and reproductive ability of the pacific oyster *Crassostrea gigas* aggregations in the northern Amur Bay (Peter the Great Bay, Japan Sea) are investigated using the data of direct and remote accounts. Totally 772 oyster banks and reefs are detected with the summary area of 284.6 hectares that is significantly larger than earlier assessments. The 35 giant beds (> 1 ha) occupy 53.2 % of the summary area, but 79.8 % of mollusks gather in medium and large aggregations which occupy 45.5 % of the summary area. Majority of the aggregations (> 95 %) are located on shallows with the depth less than 5 m. The oyster matur-

\* Соколенко Дмитрий Анатольевич, заведующий сектором, e-mail: dmitriy.sokolenko@tinro-center.ru; Калинина Марианна Витальевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: marianavk@rambler.ru.

Sokolenko Dmitry A., head of section, e-mail: dmitriy.sokolenko@tinro-center.ru; Kalinina Marianna V., Ph.D., senior researcher, e-mail: marianavk@rambler.ru.

ing is completed when it reaches the size of 50 mm. The ratio of males to females is 1.0 : 1.5, on average, that indicates indirectly favorable habitat conditions for *C. gigas*. Males prevail among the small-sized individuals, but females prevail among the large-sized ones that corresponds to reproductive strategy of pacific oyster and type of its reproduction. The males to females ratio changes from year to year. Portion of young mollusks is rather high (13.9–56.2 %), portion of the main reproductive groups changes from 40.6 to 88.9 % that indicates active processes of natural reproduction and the oyster reefs forming. Mollusks with high reproductive rate prevail among the main reproductive group with the size 70–130 mm (58.2 %). The largest number of such individuals is observed in the largest aggregations of oysters at Rechnoy Island (85.0 %) and at Skrebtsov Island (60.7 %). Spatial variations of the shells shape and ratio of size-physiological groups in the aggregations reflect patterns of the habitat conditions. Generally, the state of native oyster aggregations in the northern Amur Bay is stable with a tendency to their population increasing.

**Key words:** pacific oyster, *Crassostrea gigas*, bivalve mollusk, oyster bed, spatial distribution, structure of aggregation, reproductive ability, Peter the Great Bay, Japan Sea.

## Введение

Тихоокеанская устрица *Crassostrea gigas* является промысловым двустворчатым моллюском и объектом марикультуры во многих странах (<http://www.fao.org/fishery/species/3514/en>), история ее использования человеком длится с палеолита (Раков и др., 1996).

В северной части Амурского залива (зал. Петра Великого Японского моря) локализованы наиболее крупные скопления этого моллюска (Раков, 1984, 2008). В последние десятилетия на этой акватории наблюдаются изменения условий среды, обусловленные как антропогенной деятельностью, так и естественными процессами (Зуенко, Рачков, 2015; Ростов и др., 2015), что с учетом активизации с 2015 г. промысла устрицы может оказывать негативное влияние на состояние устричников.

Цель настоящей работы — представить результаты изучения пространственного распределения, структуры и репродуктивного состояния естественных поселений тихоокеанской устрицы в северной части Амурского залива.

## Материалы и методы

Изучение пространственного распределения и особенностей биологии естественных поселений *C. gigas* в северной части Амурского залива выполнено в ходе проведения двух комплексных водолазных гидробиологических съемок в августе-сентябре 2009 г. и августе 2015 г. на НИС «Убежденный» БИФ ТИНРО-центра. Кроме того, были использованы материалы водолазных исследований с применением подводной видеофиксации на мотоботе «Кальмар» РПР 3099 (октябрь 2017 г.). Исследования проводили по стандартной методике (Блинова и др., 2005), всего выполнено 295 станций (рис. 1). Оконтуривание устричных рифов и банок осуществляли в ГИС MapInfo Professional с использованием спутниковых снимков и собственных данных (Sokolenko, Vlasenko, 2017).

Для оценки репродуктивного состояния поселения сбор моллюсков осуществлялся водолажным способом с мая по октябрь 2015–2017 гг. в прибрежье о. Скребцова. Длину (L) и высоту (H) раковины измеряли с помощью штангенциркуля с точностью до 0,1 мм, характеристики массы (общую массу ( $W_{об}$ ), массу мягких тканей ( $W_{мт}$ ) и раковины ( $W_{рак}$ )) — на электронных весах с точностью до 0,1 г. Индекс мягких тканей (ИМТ) и индекс раковины (ИР) вычисляли как отношение массы мягких тканей/массы раковины к общей массе моллюска, выраженное в процентах. Пол и стадию зрелости гонады определяли на прижизненных мазках под микроскопом. Стадию зрелости гонады устанавливали по следующей классификации (Яковлев, 1978; Steele, Mulcahy, 1999): 0 — стадия покоя/восстановления («resorption») — характеризуется минимальной гаметогенной активностью, 1 — начала развития («initiation»), 2 — активного гаметогенеза («maturation»), 3 — преднерестовая или зрелой гонады («ripeness»), 4 — посленерестовая («after spawning»). Отдельно отмечали животных, находящихся в состоянии нереста (с гонадами разной степени опустошения). Самцов и самок дифференцировали на ювенильных и половозрелых по степени развития гонады (Lucas,

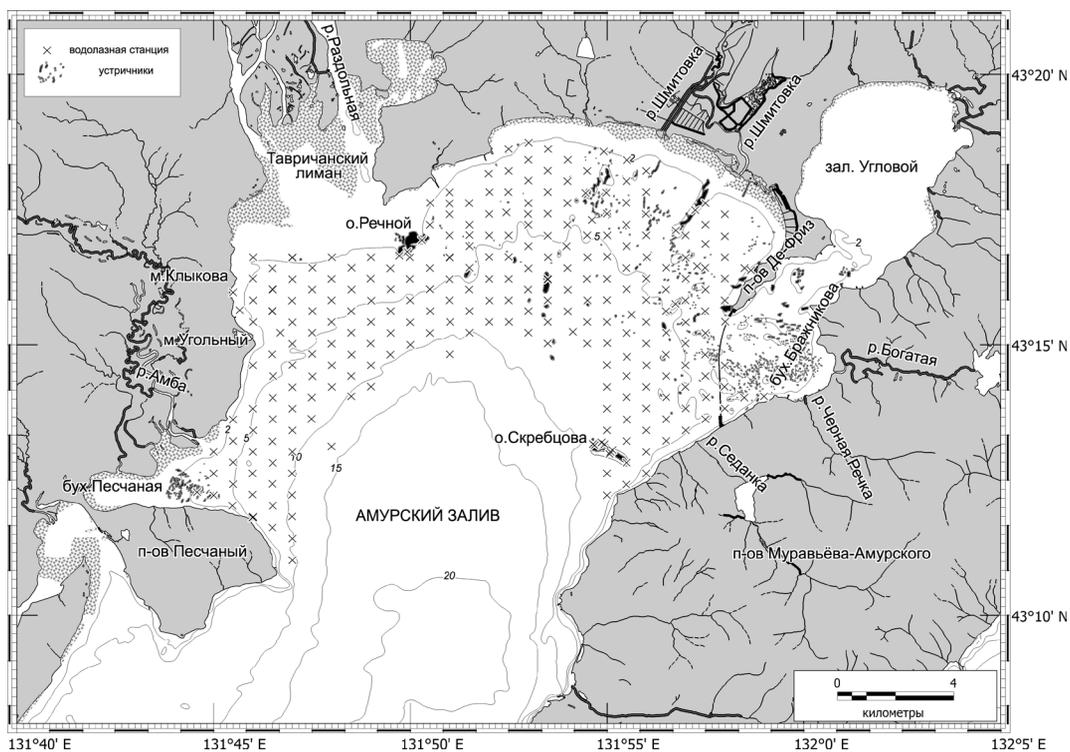


Рис. 1. Карта-схема водолазных станций (2015–2017 гг.) и устричников в северной части Амурского залива

Fig. 1. Scheme of scuba diving stations in 2015–2017 and oyster aggregations in the northern Amur Bay

1975). Минимальные размеры половозрелости определяли у моллюсков, находящихся в преднерестовом/нерестовом состоянии.

Всего было исследовано 1563 экз., из них полный биологический анализ с определением пола и стадии зрелости гонады был проведен у 354 экз. Статистическую обработку данных проводили с помощью программ Microsoft Excel и Statistica (Боровиков, 2003).

## Результаты и их обсуждение

### *Пространственное распределение и особенности экологии*

В северной части Амурского залива пространственное распределение поселений устрицы можно подразделить на две категории — диффузное (устричные поля) и агрегированное (банки и рифы) (Разин, 1934; Чельцова, 1969; Раков, 2008).

Устричные поля расположены на прибрежных илисто-песчаных мелководьях с глубинами от 0,7 до 2,0–3,0 м. Здесь моллюски обычно формируют небольшие дру́зы, состоящие из одной или нескольких среднеразмерных особей, обросших более мелкими, свободно лежащие на дне с плотностью 0,01–3,0 экз./м<sup>2</sup>. Максимального развития такие диффузные поселения достигают на несколько удаленных от мест впадения пресных водотоков участках: между устьями рек Седанка и Черная Речка, у п-ова Де-Фриз, между мысами Угольный и Клыкова. Суммарная площадь устричных полей превышает 600 га.

Устрицы отличаются высокой способностью к формированию разноразмерных агрегаций (Разин, 1934; Раков, 1984). Наиболее крупные из таких биогенных образований — устричные рифы и банки (рис. 1). Нами было околонуено 772 устричника, расположенных на глубинах от 1,5 до 8,0 м. Их площадь варьировала от 85 до 339723 м<sup>2</sup> (в среднем  $3668,7 \pm 621,7$  м<sup>2</sup>), периметр — от 39 до 4563 м (среднее —  $198,8 \pm 10,8$  м).

Суммарная площадь устричников оценена в 284,6 га, что составляет около 2,5 % всей акватории северной части Амурского залива, ограниченной изобатой 10 м, на которой потенциально могут обитать моллюски. Полученные данные существенно превышают более ранние оценки площади рифов и банок в этом районе: 52–54 га (Разин, 1934) и не менее 100 га (Раков, 2008).

По площади все устричные агрегации можно подразделить на 4 градации: мелкие, занимающие площадь менее 0,05 га, средние — от 0,05 до 0,20 га, крупные — от 0,2 до 1,0 га и гигантские — более 1,0 га (табл. 1).

Таблица 1  
Классификация устричных агрегаций северной части Амурского залива по площади  
Table 1

Ranking of oyster aggregations in the northern Amur Bay by their area

Градация	Диапазон значений площади, га	Количество		Занимаемая площадь	
		Шт.	%	Га	%
Мелкие	< 0,05	121	15,7	3,8	1,3
Средние	0,05–0,20	396	51,3	43,4	15,3
Крупные	0,20–1,0	220	28,5	86,0	30,2
Гигантские	> 1,0	35	4,5	151,4	53,2
<b>Всего</b>		<b>772</b>		<b>284,6</b>	

Численность гигантских устричников составляет 4,5 %, а занимаемая площадь — 53,2 % от общей площади всех агрегаций (табл. 1). Четыре из них имеют суммарную площадь 88 га (30,9 % от общей). Самый большой устричный риф расположен вокруг о. Речного на обширном мелководье с глубинами менее 2,5 м на площади 34 га. Вторым по величине риф находится на траверзе устья р. Шмитовка с глубинами 0,4–4,0 м и состоит из нескольких узких и вытянутых сегментов, примыкающих вплотную друг к другу, общая протяженность которых составляет 2,3 км, а площадь — 21,4 га. Третий крупнейший риф площадью 21,2 га расположен на отмели в районе о. Скребцова. Четвертый риф имеет площадь 11,5 га и находится мористее между о. Речным и южной оконечностью п-ова Де-Фриз, возвышаясь на 1,5–2,5 м над поверхностью илистой равнины с глубинами 6–7 м.

Доминирующие по численности средние агрегации (51,3 %) занимают 15,3 % площади, а крупные составляют 28,5 % численности и 30,2 % площади. Максимальное обилие мелких банок, имеющих преимущественно овальную форму, зафиксировано в восточной части исследованной акватории от низководного моста до бухты Бражника с глубинами менее 3,5 м. Устричные рифы из центральной и северной частей (районы 4–6) имеют более крупные размеры и вытянутую форму.

Подавляющая часть устричников (более 95 %) расположена на мелководье с глубинами менее 5 м. Глубже их состояние можно охарактеризовать как угнетенное, также нами было обнаружено несколько мертвых, занесенных илом банок.

Тихоокеанская устрица по способу питания является сестонофагом. Форма крупных агрегаций вытянута и ориентирована преимущественно перпендикулярно береговой линии, создавая барьер на пути господствующих вдольбереговых течений (Лучин, Сагалаев, 2005) для максимального захвата содержащихся в водной толще пищевых частиц.

Плотность поселения устрицы на банках и рифах изменялась в пределах 8–468 экз./м<sup>2</sup> (в среднем 219,4 ± 50,2 экз./м<sup>2</sup>), биомасса — от 2239 до 20124 г/м<sup>2</sup> (в среднем 12296,5 ± 1986,5 г/м<sup>2</sup>).

На трех крупнейших мелководных рифах, а также большинстве банок устрица является видом-эдификатором с абсолютным доминированием по биомассе, достигающей нескольких десятков килограммов на квадратный метр. Облик глубоководных устричников, помимо устрицы, формируют прикрепленные двустворчатые моллюски — мидия Грея *Crenomytilus grayanus*, модиолус *Modiolus kurilensis*, арка *Arca boucardi* и японский гребешок *Chlamys farreri*. Биомасса мегабентоса здесь редко превышает 10 кг/м<sup>2</sup>. С увеличением глубины устрица замещается мидией Грея, модиолусом и аркой.

Высокая экологическая пластичность *C. gigas* проявляется в особенностях размерного состава ее локальных поселений, расположенных на акваториях с различным гидрологическим режимом (рис. 2). На выходе из Тавричанского лимана (районы 2, 3) и в бухте Песчаной (район 1), где прослеживается максимальное влияние речного стока, отмечается доминирование мелкоразмерных неполовозрелых ( $H < 50$  мм) и среднеразмерных ( $H = 50–120$  мм) моллюсков. Похожая картина наблюдается и в районе мелководных устричных рифов (район 5), подверженных сильному волнению (рис. 2).

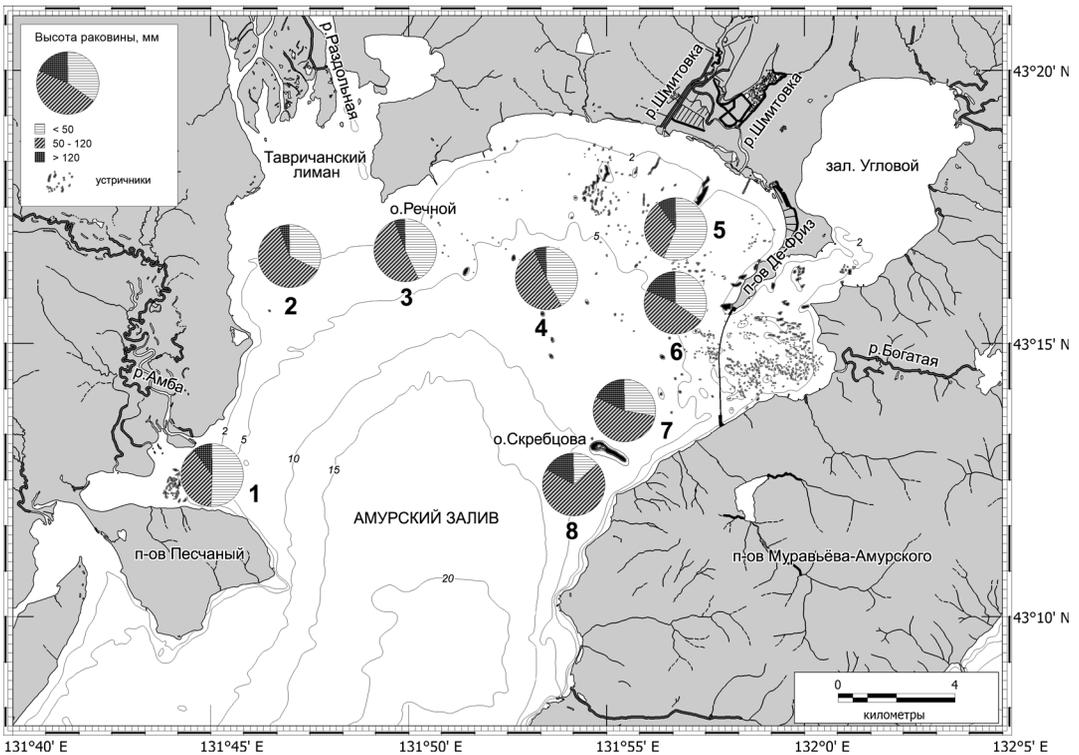


Рис. 2. Распределение размерных групп в локальных скоплениях *C. gigas* в северной части Амурского залива: 1–8 — районы размещения локальных скоплений

Fig. 2. Ratio of size groups in local aggregations of *C. gigas* in the northern Amur Bay: 1–8 — oyster aggregations

Промысловый размер устрицы установлен в 120 мм по высоте раковины (Приказ Минсельхоза России от 21.10.2013 № 385 (ред. от 20.04.2017)). В половине локальных скоплений исследованной акватории доля таких моллюсков не превышает 10 % общей численности (рис. 2). Максимальная доля промысловых особей (17–19 %) отмечена у п-ова Де-Фриз и о. Скребцова (районы 6–8), где прослеживается минимальное влияние терригенного стока.

Присутствие молоди, составляющей от 13,9 до 56,2 % общей численности моллюсков в исследованных районах (рис. 2), свидетельствует об активных процессах естественного воспроизводства. Кроме того, постоянное присутствие осевшего спата устрицы как на створках живых взрослых моллюсков, так и на ракуше, камнях, гальке и других твердых субстратах подтверждает тезис, что процессы рифогенеза продолжаются (Звягинцев, 2005).

Сравнение результатов исследований, выполненных в 2009 и 2015 гг., показало, что в целом состояние поселения *C. gigas* в кутовой части Амурского залива не претерпело значительных изменений (Соколенко и др., 2016). Наблюдаемые сдвиги в соотношении основных размерно-функциональных групп моллюсков в поселении обусловлены естественными демографическими процессами, имеющими циклический характер (Буяновский, 2004). Отмечены случаи экспансии устрицы на ранее незаселенные ею акватории, что, возможно, связано с глобальными изменениями условий среды (Chang et al., 2016).

Внешний вид раковины моллюсков очень изменчив и зависит от условий существования (Раков, 1984; Harding, Mann, 2006). Одиночно живущие особи обычно имеют более округлую форму и большой внутренний объем раковины, напротив, у моллюсков из плотных друз и устричных банок вытянутая раковина с небольшим объемом. Моллюски, обитающие на акваториях, подверженных постоянному влиянию речного стока, также характеризуются более вытянутой раковиной, чем животные из типично морских районов. Удлинение раковины устрицы происходит и в онтогенезе: отношение высоты к длине (Н/Л), характеризующее степень «вытянутости» раковины, увеличивается с увеличением размеров моллюсков (Соколенко и др., 2016).

Аллометрический анализ 6 выборок из разных локальных поселений с максимальным количеством морфометрических данных взрослых особей устрицы ( $N > 50$  мм) показал, что частотное распределение коэффициента Н/Л (рис. 3) подтверждает описанные выше закономерности. Наиболее вытянутые моллюски обитают на устричном рифе в районе о. Речного (район 3), максимально подверженного влиянию терригенного стока (Григорьев, Зуенко, 2005; Зуенко, Рачков, 2015), причем значительное изменение пропорций в сторону удлинения наблюдается во всех размерных группах. Доминирование особей со значением коэффициента в диапазоне от 2 до 3, составляющих 57–66 %, характерно для поселений, находящихся в западной и северной частях акватории (районы 2, 3, 5). Распределение коэффициента Н/Л у раковин устрицы, обитающей с разных сторон о. Скребцова (районы 7 и 8), практически не различается, моллюски имеют менее вытянутую форму, схожая картина наблюдается и в поселениях у п-ова Де-Фриз (район 6). Эти акватории имеют океанологический режим, более приближенный к типично морскому (Лучин, Сагалаев, 2005).

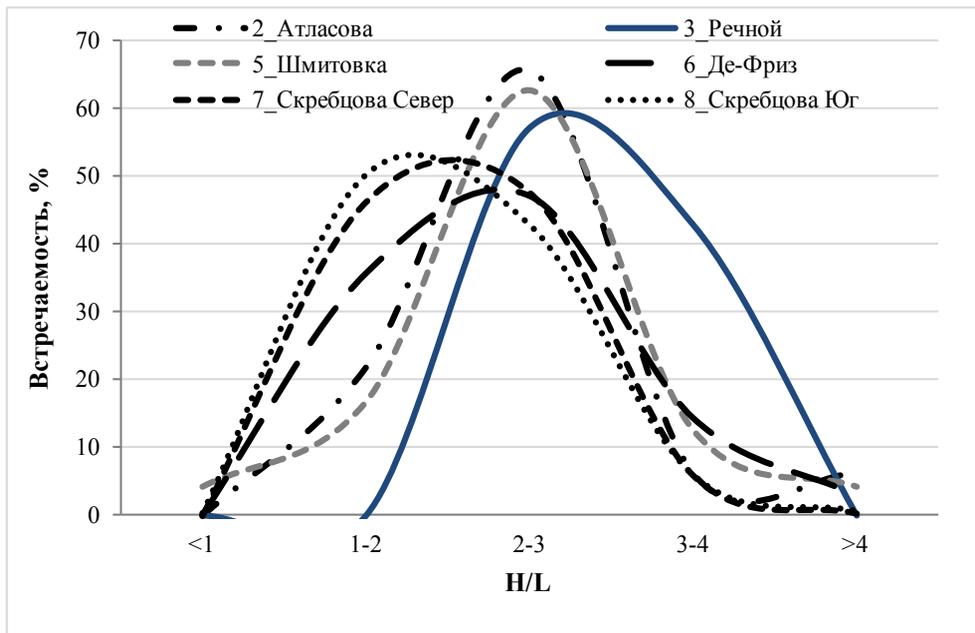


Рис. 3. Распределение значения индекса Н/Л взрослых особей устрицы из локальных поселений северной части Амурского залива

Fig. 3. Height/length index for adult oysters from the northern Amur Bay, by local aggregations

#### *Размерно-половая структура и половой состав*

Высота раковины половозрелых устриц, обитающих в прибрежье о. Скребцова, варьировала от 35 до 247 мм у самцов и от 40 до 200 мм у самок. При этом все особи крупнее 50 мм были половозрелыми. У моллюсков с высотой раковины менее 90 мм во всех размерных классах средние размеры были выше у самцов, а среди более крупных особей ( $N > 90$  мм), — напротив, у самок (табл. 2). В целом среди половозрелых особей

Shell height and sex ratio for *C. gigas* in the aggregation at Skrebtsov Island

Размерная группа, мм	Кол-во, экз.	Высота раковины, мм*		Соотношение полов (самцы : самки)
		Самцы	Самки	
< 50	10	44,7 ± 1,3	44,0 ± 4,5	2,3 : 1,0
50–69	24	60,0 ± 1,1	58,7 ± 1,4	1,0 : 1,7
70–89	67	79,1 ± 1,1	77,3 ± 1,0	1,0 : 1,0
90–129	115	105,6 ± 1,6	107,8 ± 1,2	1,0 : 2,2
≥ 130	65	150,7 ± 3,8	160,0 ± 4,7	1,0 : 1,5
Все половозрелые	281	100,7 ± 3,3	108,7 ± 2,8	1,0 : 1,5

\* Значения представлены в виде среднего и его ошибки.

средние размеры у самок были выше, чем у самцов, соответственно 108,7 и 100,7 мм, однако эти различия не были значимыми.

Среди мелкоразмерных особей ( $H < 50$  мм) отмечалось преобладание самцов (2,3 : 1,0), а среди более крупных моллюсков ( $H > 50$  мм) практически во всех размерных группах преобладали самки (табл. 2, рис. 4). Исключение составили особи с высотой раковины 70–89 мм, у которых соотношение полов было равным. В целом за весь период исследований соотношение самцы : самки составило 1,0 : 1,5. При этом в разные годы соотношение полов не было одинаковым: в 2015 г. оно составило 1,0 : 1,58, в 2016 г. было близко 1,0 : 1,0, а в 2017 г. — 1,0 : 1,86.

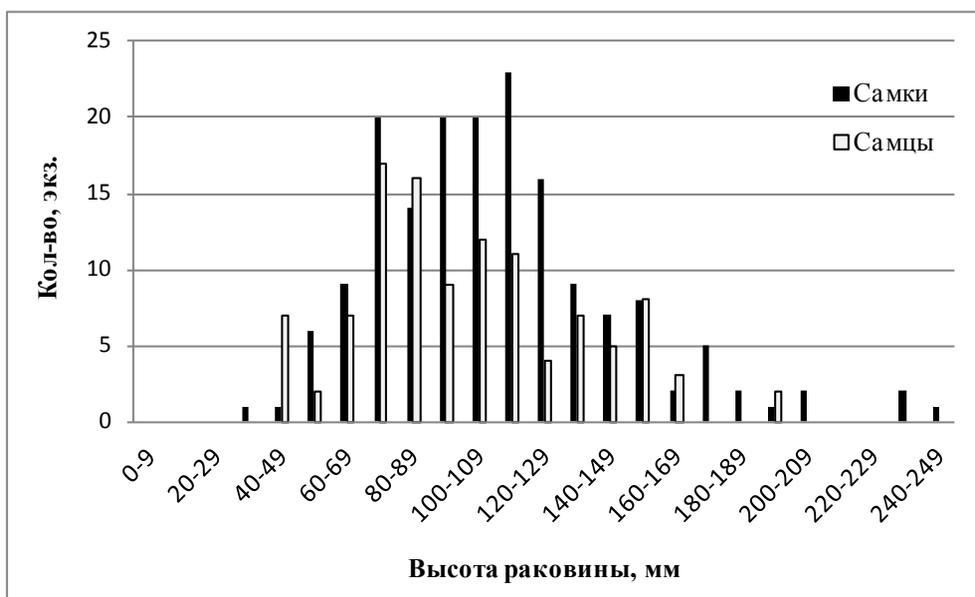


Рис. 4. Соотношение полов в разных размерных классах *C. gigas* у о. Скребцова  
Fig. 4. Sex ratio for *C. gigas* in the aggregation at Skrebtsov Island, by size groups

Размерная структура самцов и самок *C. gigas* представлена на рис. 5. Среди мелкоразмерных особей ( $H < 70$  мм) доля самцов (14,4 % от общего числа самцов) в 1,5 раза превышала долю самок (10,1 % от общего числа самок). Модальную группу среди самцов (58,6 %) составляли особи с размерами 70–119 мм, среди самок (66,9 %) — 70–129 мм. Среди крупноразмерных особей ( $H > 160$  мм) превалировали самки (соответственно 8,9 и 5,4 %). В размерной группе с  $H > 200$  мм присутствовали только самки.

Тихоокеанская устрица — раздельнополюый моллюск, однако в течение жизни смена пола носит изменчивый характер (последовательный протандрический гермафродитизм) и может происходить между двумя сезонами размножения после нереста

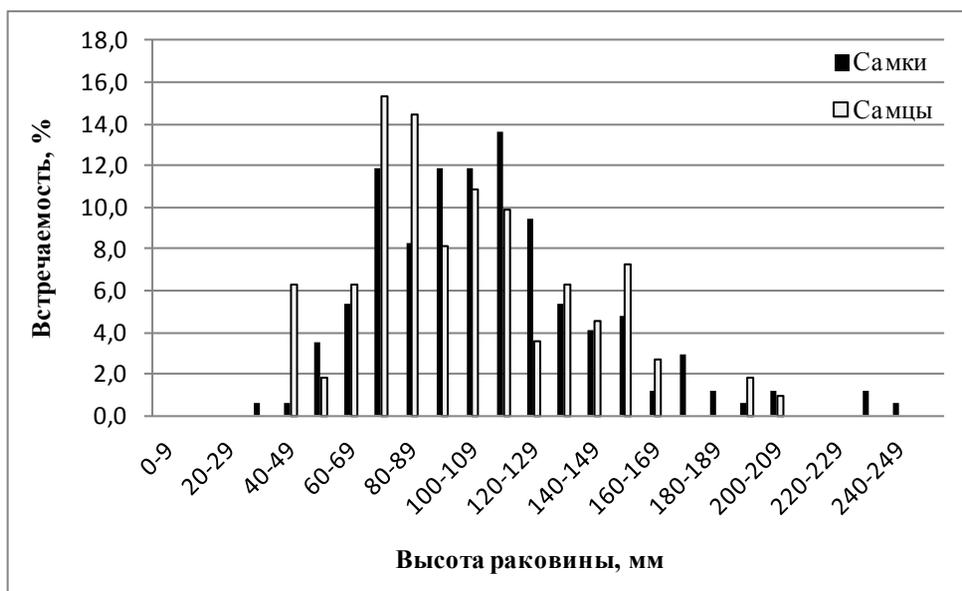


Рис. 5. Размерно-половая структура поселения *C. gigas* у о. Скребцова  
 Fig. 5. Sex-size composition of *C. gigas* aggregation at Skrebtsov Island

(Saksena, 1950; Яковлев, 1978). Этот процесс контролируется как на генетическом уровне (Guo et al., 1998), так и многими внешними факторами (условия внешней среды, размерный и возрастной состав поселения и др.), поэтому пол у *C. gigas* между двумя сезонами размножения может или меняться, или сохраняться (Kennedy, 1983; Долгов, 1984). Среди более молодых особей у нее обычно преобладают самцы, а среди особей старших возрастов — самки (Calvo, Morriconi, 1978). Также отмечается увеличение доли самцов в неблагоприятных условиях, например в условиях зимовки, и самок в благоприятных (Steele, Mulcahy, 1999; Fabioux et al., 2005). В определенных условиях ювенильная половозрелость у *C. gigas* может наступить в возрасте 1 мес. при достижении размера по высоте раковины 2–3 см, однако обычно окончательно половозрелыми моллюски становятся в возрасте 1–2 года (Quayle, 1969; Baghurst, Mitchell, 2002).

По нашим данным, окончательно половозрелой *C. gigas*, обитающая в кутовой части Амурского залива, становится при достижении размеров по высоте раковины 50 мм. Среди мелкоразмерных особей отмечается преобладание самцов, а среди более крупных — самок, при этом в разные годы соотношение полов носит изменчивый характер. Все это хорошо согласуется с типом размножения и репродуктивной стратегией тихоокеанской устрицы. Преобладание самок косвенным образом может указывать на благоприятные условия для *C. gigas* в данном местообитании.

#### Репродуктивные группы

На примере поселения *C. gigas*, обитающего в прибрежье о. Скребцова, нами была предпринята попытка выделить среди половозрелых особей репродуктивные группы по степени их вклада в воспроизводство. В сообществе величина общей плодовитости у способных к репродукции особей разных размеров неодинакова, поэтому репродуктивные группы выделялись в первую очередь по размеру, массе и индексу мягких тканей в преднерестовый период (использование показателя ИМТ объясняется тем, что *C. gigas* имеет необособленную гонаду). Наибольшие средние значения ИМТ (20,4 и 21,0 %) в преднерестовый период были отмечены у моллюсков размерных групп 50–70 и 70–130 мм по высоте раковины (табл. 3). У особей с размерами более 130 мм значения этого показателя были достоверно ниже ( $p = 0,000002$ , уровень значимости 0,95). При этом значимых различий по индексу раковины среди этих групп обнаружено не было. Масса мягких тканей увеличивалась с увеличением размеров моллюсков.

Таблица 3

Масса мягких тканей, индексы мягких тканей и раковины у *C. gigas* в преднерестовом состоянии

Table 3

Weight of soft tissues, index of soft tissue and index of shell for pre-spawning *C. gigas*

Размерная группа, мм	W <sub>мт</sub>		ИМТ, %		ИР, %	
	Среднее*	Пределы	Среднее*	Пределы	Среднее*	Пределы
50–70	7,8 ± 0,4	5,5–10,0	20,4 ± 0,8	16,0–23,5	67,6 ± 1,0	61,8–72,0
70–130	14,5 ± 0,7	9,6–28,0	21,0 ± 0,5	14,1–28,3	68,4 ± 0,7	61,6–77,0
> 130	36,3 ± 4,1	16,1–73,5	14,8 ± 1,3	8,2–23,1	73,6 ± 2,4	51,0–83,5

Примечания. W<sub>мт</sub> — масса мягких тканей; ИМТ — индекс мягких тканей; ИР — индекс раковины. \* Значения представлены в виде среднего и его ошибки.

Основной вклад в воспроизводство конкретного сообщества вносят особи с высокими репродуктивными показателями, к которым в первую очередь относится плодовитость. У мелкогазмерных особей значения этого показателя значительно ниже, чем у особей, относящихся к основной репродуктивной группе, а у «старовозрастных» особей крупных размеров репродуктивный потенциал снижается в силу физиологических причин, связанных с процессами старения (Анисимов, 2008; Седова и др., 2009). О величине плодовитости и репродуктивном потенциале *C. gigas* косвенно можно судить по массе мягких тканей и показателю ИМТ в преднерестовый период, когда гонада имеет максимальное наполнение — до 40 % от массы мягких тканей. С учетом этих показателей к основной репродуктивной группе следует отнести особей размерного класса 70–130 мм. Помимо относительно высоких средних и индивидуальных значений массы и индекса мягких тканей в размерном классе 70–89 мм этой группы отмечается выравнивание соотношения полов (см. табл. 2), что характерно для большинства двусторчатых моллюсков с планктотрофной репродуктивной стратегией и наружным оплодотворением в пределах толерантных условий (Касьянов, 1989). В целом соотношение самцы : самки у особей, отнесенных нами к основной репродуктивной группе, составило 1,0 : 1,6. У моллюсков с размерами более 130 мм, несмотря на самые высокие значения массы мягких тканей, достоверное снижение показателя ИМТ, вероятнее всего, указывает на старческую редукцию (физиологическую атрофию) половых желез и, как следствие, снижение их репродуктивного потенциала.

По нашим данным, в северной части Амурского залива среди взрослых моллюсков доля особей, относящихся к основной репродуктивной группе, составляет 58,2 %. В различных локальных скоплениях этот показатель варьирует от 40,6 до 88,9 % (табл. 4). Наибольшие его значения отмечены на мористом рифе, где отсутствовали старовозрастные моллюски, и у о. Речного.

Таблица 4

Соотношение репродуктивных групп среди взрослых особей *C. gigas* в северной части Амурского залива, %

Table 4

Ratio of reproductive groups for adult oysters in the northern Amur Bay, %

№ района	Название	Размерная группа, мм		
		50–70	70–130	> 130
1	П-ов Песчаный	40,6	44,9	14,5
2	Банка Атласова	50,0	40,6	9,4
3	О. Речной	7,2	85,7	7,1
4	Мористый	11,1	88,9	0
5, 6	Р. Шмитовка — п-ов Де-Фриз	25,5	56,4	18,1
7	О. Скребцова (северная часть)	17,9	56,2	26,3
8	О. Скребцова (южная часть)	19,6	63,5	17,0

Доля особей, отнесенных нами к «старовозрастным» (> 130 мм), в разных районах варьировала от 7,1 до 26,3 %. Наибольшие значения этого показателя отмечались

у о. Скребцова (до 20,5 %), причем с северной стороны острова таких особей было в 1,5 раза больше, чем с открытой (мористой) южной стороны.

### Заключение

Анализ пространственного распределения и репродуктивного состояния естественных поселений тихоокеанской устрицы в северной части Амурского залива показал, что площадь устричных полей с диффузным распределением моллюсков превышает 600 га. Оконтурено 772 устричника (банок и рифов) общей площадью в 284,6 га. Результаты типизации показали, что гигантские устричники (с площадью более 1 га) занимают 53,2 % площади. Средние и крупные агрегации составляют 79,8 % численности и 45,5 % площади. Аллометрические изменения пропорций раковины, а также соотношение размерно-физиологических групп моллюсков отражают условия существования в локальных скоплениях.

Установлено, что в северной части Амурского залива окончательно половозрелой *S. gigas* становится при достижении размеров 50 мм. Превалирование самцов среди мелкогабаритных особей и самок среди более крупных, а также изменчивый характер соотношения полов в разные годы согласуются с репродуктивной стратегией и типом размножения тихоокеанской устрицы. Доля особей с высокими репродуктивными показателями, относящихся к основной репродуктивной группе ( $N = 70\text{--}130$  мм), в целом составляет 58,2 %. Наибольшее число таких особей отмечено у наиболее крупных устричных рифов в районе о. Речного (85,0 %) и в прибрежье о. Скребцова (60,7 %).

Во всех локальных скоплениях отмечено присутствие значительного количества молоди (от 13,9 до 56,2 %) и особей, относящихся к основной репродуктивной группе (от 40,6 до 88,9 %), что свидетельствует об активных процессах естественного воспроизводства и рифогенеза. Преобладание самок косвенным образом указывает на благоприятные условия для *S. gigas* в данном местообитании. Таким образом, состояние естественных поселений устрицы можно охарактеризовать как стабильное с наметившимися тенденциями к увеличению численности.

### Список литературы

- Анисимов В.Н.** Молекулярные и физиологические механизмы старения : моногр. — 2-е изд., перераб. и доп. — СПб. : Наука, 2008. — Т. 1. — 481 с.
- Блинова Е.И., Вилкова О.Ю., Милютин Д.М. и др.** Методы ландшафтных исследований и оценки запасов донных беспозвоночных и водорослей морской прибрежной зоны : Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. Вып. 3. — М. : ВНИРО, 2005. — 139 с.
- Боровиков В.** Statistica. Искусство анализа данных на компьютере : моногр. — 2-е изд. — СПб. : Питер, 2003. — 688 с.
- Буяновский А.Н.** Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных : моногр. — М. : ВНИРО. 2004. — 306 с.
- Григорьев Р.В., Зуенко Ю.И.** Среднегодовое распределение температуры и солености в Амурском заливе Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 143. — С. 179–188.
- Долгов Л.В.** Реализация пола у молоди гигантской устрицы в пионерной и разновозрастной популяциях // Биол. моря. — 1984. — № 4. — С. 45–50.
- Звягинцев А.Ю.** Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — 432 с.
- Зуенко Ю.И., Рачков В.И.** Климатические изменения температуры, солености и концентраций биогенных элементов в Амурском заливе Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 183. — С. 186–199.
- Касьянов В.Л.** Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих : моногр. — Л. : Наука, 1989. — 181 с.
- Лучин В.А., Сагалаев С.Г.** Океанологические условия в Амурском заливе (Японское море) зимой 2005 г. // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 143. — С. 203–218.
- Разин А.И.** Морские промысловые моллюски южного Приморья : Изв. ТИРХ. — 1934. — Т. 8. — 106 с.

**Раков В.А.** Биологические основы культивирования тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* (Thunberg) в заливе Петра Великого : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1984. — 24 с.

**Раков В.А.** Распространение и экология устричных рифов северной части Амурского залива // Современное состояние и тенденции изменения природной среды залива Петра Великого Японского моря. — М. : ГЕОС, 2008. — С. 278–291.

**Раков В.А., Попов А.Н., Лугаенко К.А.** Сравнительный анализ комплексов моллюсков из неолитических стоянок Приморья и Хоккайдо (предварительное сообщение) // Поздний палеолит — ранний неолит Восточной Азии и Северной Америки : мат-лы Междунар. конф. — Владивосток : Институт истории, археологии и этнографии народов Дальнего Востока ДВО РАН, 1996. — С. 200–203.

**Ростов И.Д., Рудых Н.И., Ростов В.И.** Межгодовая динамика уровня загрязненности акваторий залива Петра Великого за последние 40 лет // Вестн. ДВО РАН. — 2015. — № 6. — С. 49–63.

**Седова Л.Г., Калинина М.В., Соколенко Д.А.** Влияние запрета промысла на состояние поселения анадары в Уссурийском заливе (залив Петра Великого, Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 159. — С. 101–109.

**Соколенко Д.А., Калинина М.В., Викторовская Г.И.** Современное состояние поселения устрицы тихоокеанской *Crassostrea gigas* в Амурском заливе (Японское море) // Морские биологические исследования: достижения и перспективы : сб. мат-лов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции. — Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. — Т. 1. — С. 294–297.

**Чельцова Н.А.** Значение микроструктуры раковины меловых устриц для их систематики : моногр. — М. : Наука, 1969. — 88 с.

**Яковлев Ю.М.** Репродуктивный цикл гигантской устрицы в Японском море // Биол. моря. — 1978. — № 3. — С. 85–87.

**Baghurst B.C., Mitchell J.G.** Sex-specific growth and condition of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas* Thunberg) // Aquacult. Res. — 2002. — Vol. 33, Iss. 15. — P. 1253–1263.

**Calvo J., Morriconi E.R.** Epibiontie et protandrie chez *Ostrea puelchana* // Haliotis. — 1978. — Vol. 9(1). — P. 85–88.

**Chang K.-I., Zhang C.-I., Park C. et al.** Oceanography of the East Sea (Japan Sea). — Cham : Springer International Publishing, 2016. — 460 p.

**Fabioux C., Huvet A., Le Souchu P. et al.** Temperature and photoperiod drive *Crassostrea gigas* reproductive internal clock // Aquaculture. — 2005. — Vol. 250, Iss. 1–2. — P. 458–470. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2005.02.038.

**Guo X., Hedgecock D., Hershberger W.K. et al.** Genetic determinants of protandric sex in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* Thunberg // Evolution. — 1998. — Vol. 52, № 2. — P. 394–402. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1998.tb01640.x.

**Harding J.M., Mann R.** Age and growth of wild Suminoe (*Crassostrea ariakensis*, Fugita 1913) and Pacific (*C. gigas*, Thunberg 1793) oysters from Laizhou Bay, China // J. Shellfish Res. — 2006. — Vol. 25, № 1. — P. 73–82. DOI: 10.2983/0730-8000(2006)25[73:AAGOWS]2.0.CO;2.

**Kennedy V.S.** Sex-ratios in oysters *Crassostrea virginica*, emphasizing from Chesapeake Bay, Maryland // Veliger. — 1983. — Vol. 25, № 4. — P. 329–338.

**Lucas A.** Sex differentiation and juvenile sexuality in bivalves molluscs // Pubbl. Staz. Zool. Napoli. — 1975. — Vol. 39 (Suppl.). — P. 532–541.

**Quayle D.B.** Pacific oyster culture in British Columbia : Fish. Res. Board of Canada. — 1969. — Vol. 169. — 192 p.

**Saksena S.P.** Studies on the sex in *Ostrea edulis* L. from the Bay of Naples // Pubbl. Staz. Zool. Napoli. — 1950. — Vol. 22, № 3. — P. 327–338.

**Sokolenko D.A., Vlasenko R.V.** GIS employment in investigation of Pacific oyster beds in the northern part of Amursky Bay (Sea of Japan) // Abstracts of the International Conference «Scientific and Technological Developments of Research and Monitoring of Marine Biological Resources». — Vladivostok : Far Eastern Federal University, 2017. — P. 101–102.

**Steele S., Mulcahy M.F.** Gametogenesis of the oyster *Crassostrea gigas* in southern Ireland // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. — 1999. — Vol. 79, Iss. 4. — P. 673–686.

## References

**Anisimov, V.N., Molekulyarnye i fiziologicheskie mekhanizmy stareniya** (Molecular and Physiological Mechanisms of Aging). St. Petersburg: Nauka, 2008, 2nd ed., vol. 1.

**Blinova, E.I., Vilkova, O.Yu., Milyutin, D.M., Pronina, O.A., and Shtrik, V.A.,** Methods of landscape studies and assessment of stocks of benthic invertebrates and algae in the marine coastal zone, in *Izuchenie ekosistem rybokhozyaistvennykh vodoemov, sbor i obrabotka dannykh o vodnykh biologicheskikh resursakh, tekhnika i tekhnologiya ikh dobychi i pererabotki* (Study of Ecosystems of Fishery Waterbodies, Collection and Processing of Data on Aquatic Biological Resources, Equipment and Technology of Their Harvesting and Processing), Moscow: VNIRO, 2005, no. 3.

**Borovikov, V.,** *Statistica. Iskustvo analiza dannykh na komp'yutere* (Statistica. The Art of Data Analysis on a Computer), St. Petersburg: Piter, 2003, 2<sup>nd</sup> ed.

**Buyanovskii, A.N.,** *Prostranstvenno-vremennaya izmenchivost' razmernogo sostava v populyatsiyakh dvustvorchatykh mollyuskov, morskikh ezhei i desyatinogikh rakoobraznykh* (Spatiotemporal Variability in the Size Composition in Populations of Bivalves, Sea Urchins, and Decapod Crustaceans), Moscow: VNIRO, 2004.

**Grigoriev, R.V. and Zuenko, Yu.I.,** Climatic distribution of water temperature and salinity in the Amur Bay (Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2005, vol. 143, pp. 179–188.

**Dolgov, L.V.,** Sex determination of juvenile Pacific oysters in pioneer and different age populations, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1984, vol. 10, no. 4, pp. 222–227.

**Zvyagintsev, A.Yu.,** *Morskoe obrastanie v severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana* (Marine Fouling in the North-West Part of Pacific Ocean), Vladivostok: Dal'nauka, 2005.

**Zuenko, Yu.I. and Rachkov, V.I.,** Climatic changes of temperature, salinity and nutrients in the Amur Bay of the Japan Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2005, vol. 143, pp. 186–199.

**Kasyanov, V.L.,** *Reproduktivnaya strategiya morskikh dvustvorchatykh mollyuskov i iglokozhihkh* (Reproductive Strategy of Marine Bivalve Mollusks and Echinoderms), Leningrad: Nauka, 1989.

**Luchin, V.A. and Sagalaev, S.G.,** Oceanographic conditions in the Amur Bay (Japan Sea) in winter of 2005, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2005, vol. 143, pp. 203–218.

**Razin, A.I.,** Marine commercial mollusks of southern Primorsky Krai, *Izv. Tikhookean. Inst. Rybn. Khoz.*, 1934, vol. 8.

**Rakov, V.A.,** Biological bases for the cultivation of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in Peter the Great Bay, Sea of Japan, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1984.

**Rakov, V.A.,** Distribution and ecology of oyster reefs in the northern part of the Amur Bay, in *Sovremennoe sostoyanie i tendentsii izmeneniya prirodnoi sredy zaliva Petra Velikogo Yaponskogo morya* (Current State and Trends in the Natural Environment of Peter the Great Bay, Sea of Japan), Moscow: GEOS, 2008, pp. 278–291.

**Rakov, V.A., Popov, A.N., and Lutaenko, K.A.,** Comparative analysis of complexes of mollusks from the Neolithic sites of the Primorye region and Hokkaido (preliminary report), in *Mater. Mezhdunar. konf. "Pozdnii paleolit — rannii neolit Vostochnoi Azii i Severnoi Ameriki"* (Proc. Int. Conf. "Late Paleolithic—Early Neolithic Periods in East Asia and North America), Vladivostok: Inst. Istorii, Arkheol. Etnogr. Narodov Dal'nego Vost. DVO RAN, 1996, pp. 200–203.

**Rostov, I.D., Rudykh, N.I., and Rostov, V.I.,** Interannual dynamics of pollution level of the Peter the Great Bay water areas for the last 40 years, *Vestn. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2015, no. 6, pp. 49–63.

**Sedova, L.G., Kalinina, M.V., and Sokolenko, D.A.,** Prohibition of fishery influence on condition of *Anadara broughtonii* settlement in the Ussuri Bay (Peter the Great Bay, Japan Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2009, vol. 159, pp. 101–109.

**Sokolenko, D.A., Kalinina, M.V., and Viktorovskaya, G.I.,** Current state of the Pacific oyster beds in Amur Bay (Sea of Japan), in *Sb. mater. Vseross. nauchno-prakt. konf. mezhdunar. uchastiem, priuroch. k 145-letiyu Sevastopol. biol. stn. "Morskie biologicheskie issledovaniya: dostizheniya i perspektivy"* (Collect. Mater. All-Russ. Sci. Pract. Conf. Int. Participation, Commem. 145th Anniv. Sevastopol Biol. Stn. "Marine Biological Research: Achievements and Prospects"), Sevastopol: EKOSI- Gidrofizika, 2016, vol. 1, pp. 294–297.

**Chel'tsova, N.A.,** *Znachenie mikrostruktury rakoviny melovykh ustrits dlya ikh sistematiki* (The Importance of the Microstructure of Shell of Cretaceous Oysters for Their Systematization), Moscow: Nauka, 1969.

**Yakovlev, Yu.M.,** Reproductive cycle of the Pacific oyster in the Sea of Japan, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1978, vol. 4, no. 3, pp. 703–706.

**Baghurst, B.C. and Mitchell, J.G.,** Sex-specific growth and condition of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas* Thunberg), *Aquacult. Res.*, 2002, vol. 33, no. 15, pp. 1253–1263.

**Calvo, J. and Morriconi, E.R.**, Epibiontie et protandrie chez *Ostrea puelchana*, *Haliotis*, 1978, vol. 9, no. 1, pp. 85–88.

**Oceanography of the East Sea (Japan Sea)**, Chang, K.-I., Zhang, C.-I., Park, C., Kang, D.-J., Ju, S.-J., Lee, S.-H., and Wimbush, M., eds., Cham, Switzerland: Springer-Verlag, 2016.

**Fabioux, C., Huvet, A., Le Souchu, P., Le Pennec, M., and Pouvreau, S.**, Temperature and photoperiod drive *Crassostrea gigas* reproductive internal clock, *Aquaculture*, 2005, vol. 250, nos. 1–2, pp. 458–470. doi 10.1016/j.aquaculture.2005.02.038

**Guo, X., Hedgecock, D., Hershberger, W.K., Cooper, K., and Allen, S.K.**, Genetic determinants of protandric sex in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* Thunberg, *Evolution*, 1998, vol. 52, no. 2, pp. 394–402. doi 10.1111/j.1558-5646.1998.tb01640.x

Harding, J.M. and Mann, R., Age and growth of wild Suminoe (*Crassostrea ariakensis*, Fugita 1913) and Pacific (*C. gigas*, Thunberg 1793) oysters from Laizhou Bay, China, *J. Shellfish Res.*, 2006, vol. 25, no. 1, pp. 73–82. doi 10.2983/0730-8000(2006)25[73:AAGOWS]2.0.CO;2

**Kennedy, V.S.**, Sex-ratios in oysters *Crassostrea virginica*, emphasizing from Chesapeake Bay, Maryland, *Veliger*, 1983, vol. 25, no. 4, pp. 329–338.

**Lucas, A.**, Sex differentiation and juvenile sexuality in bivalves molluscs, *Pubbl. Stn. Zool. Napoli*, 1975, vol. 39 (suppl.), pp. 532–541.

**Quayle, D.B.**, Pacific oyster culture in British Columbia, *Bull. - Fish. Res. Board Can.*, 1969, vol. 169.

**Saksena, S.P.**, Studies on the sex in *Ostrea edulis* L. from the Bay of Naples, *Pubbl. Stn. Zool. Napoli*, 1950, vol. 22, no. 3, pp. 327–338.

**Sokolenko, D.A. and Vlasenko, R.V.**, GIS employment in investigation of Pacific oyster beds in the northern part of Amursky Bay (Sea of Japan), *Abstr. Int. Conf. "Scientific and Technological Developments of Research and Monitoring of Marine Biological Resources"*, Vladivostok: Far East. Fed. Univ., 2017, pp. 101–102.

**Steele, S. and Mulcahy, M.F.**, Gametogenesis of the oyster *Crassostrea gigas* in southern Ireland, *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1999, vol. 79, no. 4, pp. 673–686.

Поступила в редакцию 26.09.2018 г.

После доработки 4.10.2018 г.

Принята к публикации 11.10.2018 г.