

УДК 594.117(265.54)

А.Ю. Баранов¹, И.Р. Левенец², Л.И. Сабитова², Е.Б. Лебедев^{3*}

¹ Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4;

² Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17;

³ Дальневосточный морской заповедник,
Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17

МАКРОЭПИБИОЗ ТРЕХ ВИДОВ ГРЕБЕШКА В ВОДАХ ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ

Изучены состав и распределение эпибионтов трех видов гребешков: Свифта, приморского и японского — в 13 районах южного Приморья. Средняя биомасса эпибиоза варьировала от 0,15 до 35,52 г/дм², плотность поселения организмов — от 1 до 220 экз./дм². По числу видов и частоте встречаемости лидировали красные водоросли, двустворчатые и брюхоногие моллюски; по биомассе чаще доминировали усонogie раки, полихеты, моллюски, реже — губки, водоросли, мшанки. В эпибиозе приморского гребешка из трех групп водорослей по числу видов в большинстве районов преобладали Rhodophyta. На створках гребешка Свифта встречены только красные водоросли. В культивируемых поселениях *Mizuhopecten yessoensis* основными эпибионтами были полихеты, ракообразные, моллюски и водоросли. В естественных поселениях *M. yessoensis* руководящие группы в чистых районах полихеты, водоросли и моллюски, в загрязненных — усонogie раки, полихеты и двустворчатые моллюски. В эпибиозах *Swiftopecten swiftii* и *Azumapecten farreri* доминировали губки и водоросли. Выявленные в составе эпибиозов различия обусловлены районом, типом поселения, возрастом гребешка, характером грунта и глубиной.

Ключевые слова: гребешок, эпибионты, макроводоросли, залив Петра Великого, южное Приморье.

DOI: 10.26428/1606-9919-2017-191-196-209.

Baranov A.Yu., Levenets I.R., Sabitova L.I., Lebedev E.B. Macroepibiosis of three species of scallops in the waters of southern Primorye // *Izv. TINRO.* — 2017. — Vol. 191. — P. 196–209.

* Баранов Артем Юрьевич, младший научный сотрудник, аспирант, e-mail: baranoff.art@yandex.ru; Левенец Ирина Романовна, кандидат биологических наук, научный сотрудник, e-mail: iralevenetz@rambler.ru; Сабитова Людмила Ивановна, кандидат биологических наук, научный сотрудник, e-mail: popovali@mail.ru; Лебедев Евгений Борисович, младший научный сотрудник, e-mail: ev-lebedev@mail.ru.

Baranov Artem Yu., junior researcher, postgraduate student, e-mail: baranoff.art@yandex.ru; Levenets Irina R., Ph.D., researcher, e-mail: iralevenetz@rambler.ru; Sabitova Ludmila I., Ph.D., researcher, e-mail: popovali@mail.ru; Lebedev Evgeny B., junior researcher, e-mail: ev-lebedev@mail.ru.

Composition and distribution of macroepibionts on scallops *Swiftopecten swiftii*, *Mizuhopecten yessoensis* and *Azumapecten farreri* (Pectinidae, Bivalvia, Mollusca) are investigated in 13 shallow-water areas at southern Primorye. The epibionts were collected from the upper and lower valves of living specimens of scallops in 1979–2016. The scallops (1150 specimens in total) were sampled by divers from natural and cultured dense populations of the mollusks. The depth and the type of bottom substrate were determined at each station. The sample size ranged from 10 to 72 individuals of scallops. All epibionts were removed from scallop shells, then fixed with 4 % formalin and preserved in 70 % alcohol, except algae; the algae were dried on air or frozen. The sampled macroepibionts were identified to species level and counted, except of amorphous encrusting organisms as hydroids, bryozoans and algae. Occurrence of boring polychaetes and sponges were determined by presence of the drilling traces. For common epibionts, the settlement density and biomass were determined for each scallop, mean values of these indices were calculated for entire sample, taking also into account the scallops without epibionts, then the biomass and density were recounted by a square decimetre. The epibionts were categorized into four groups, as the dominant, subdominant, typical, and others, with the biomass > 45 %, 15–30 %, 5–10 %, and < 5 %, respectively. The mean total biomass of epibiosis varied from 0.15 to 35.52 g/dm², and the settlement density — from 1 to 220 ind./dm². Mollusks, polychaetes and algae prevail in the most of areas both by the species number and occurrence. The highest biomass of crustaceans and polychaetes is recorded in suspended culture of *M. yessoensis* in the Ussuri Bay. High biomass of cirripedes is recorded in natural populations of *M. yessoensis* and *A. farreri* at Vladivostok and in natural settlement of *S. swiftii* in the Vostok Bay. High biomass of polychaetes in epibiosis of *M. yessoensis* is recorded in the mixed settlement in the Posyet Bay and in natural population in the Nakhodka Bay. Mean total biomass and settlement density are generally higher in polluted and eutrophic areas where the most of epibionts (algae, cirripedes, serpulid polychaetes, oysters, bryozoans, ascidians) evidently suffer from siltation and prefer to attach to barnacle shells, dead or living, which are raised above the surface of scallop shells submerged into silt. Barnacles and serpulid polychaetes dominate in these communities. In pure areas, as the southwestern Peter the Great Bay, the mean total biomass and settlement density of epibionts are lower. Macroalgae, bivalve and gastropod mollusks dominate by number and form the bulk of epibiosis biomass there. In on-bottom plantations of *M. yessoensis* where the scallops lie on the ground usually on the lower valve, the macroepibionts preferably colonize the upper valves of shells. In suspended plantations of this species, the total biomass of epibiosis is on average 10 times higher in comparison with on-bottom plantations; polychaetes, macroalgae (mostly Rhodophyta), crustaceans and ascidians are common epibionts there. In mixed settlements of *M. yessoensis*, the epibioses are the most diverse and abundant — the main taxa there are Polychaeta, Algae, Porifera and Mollusca; their total biomass is measured in grams per dm². In natural scallop populations of *M. yessoensis*, the epibiotic communities are formed mainly on the upper valves of shells, but the epibioses have multilayer structure. Barnacles, polychaetes and bivalves are the basic epibionts for native *M. yessoensis* in polluted areas, but macroalgae, bivalves and gastropods — in pure areas. Infestation of scallop shells by boring polychaetes *Polydora* spp. and *Dipolydora* spp. increases with silting of bottom sediments from 27 to 100 %. Biomass of Cirripedia increases in epibiosis of native *M. yessoensis* to tens of grams per dm². Composition of epibionts on scallops *A. farreri* and *S. swiftii* is investigated for the first time in 2 and 1 areas of southern Primorye, respectively. The epibioses of *A. farreri* include 6 groups of animals (Porifera and Bryozoa as the basic ones) and *S. swiftii* — 4 groups (basically Bryozoa and Polychaeta). *A. farreri* and *S. swiftii* in their natural settlements often attach themselves to oyster or mussel druses and so they have different orientation in the near-bottom layer. Therefore, epibiotic communities could be formed both on the lower valves and upper valves of their shells. In opposite to *M. yessoensis*, cirripedes and polychaetes never dominate in epibiotic community of *A. farreri* and *S. swiftii*. The epibiotic flora of three scallop species has 87 species, including 49 red algae, 16 brown algae, and 22 green algae. The red algae only (9 species) are recorded on the valves of *S. swiftii*. 16 algal species are found on the valves of *A. farreri*: 13 red, 1 brown, and 2 green algae. Rhodophyta dominate in terms of species number in the epibiosis of *M. yessoensis*, except of its natural populations in the Nakhodka Bay where 50 % of algal species belong to Chlorophyta and in the Vostok Bay (41 %) and also suspended culture in the Ussuri Bay (41.5 % of Chlorophyta species). Brown algae have the maximum species number in the epibiosis of the natural scallop population at Vladivostok (28.5 %) and on-bottom culture in the Posyet Bay (27.0 %). Besides of the species and habitat differences, composition of epibioses depends on age of scallop and depth.

Key words: scallop, epibiont, macroalga, Peter the Great Bay, southern Primorye.

Введение

Эпибиотические сообщества легко формируются в водной среде на любых живых поверхностях. Они состоят из сидячих, малоподвижных и подвижных микро- и макроорганизмов и представляют собой значительную часть морской биоты. Особенностью живых субстратов является постоянное увеличение их площади по мере роста. Донные эпибиозы образуют самостоятельную экотопическую группировку в составе более крупных, трактуемых в разных классификациях как «сообщества твердых субстратов (или грунтов)», «обрастание (или биообрастание)» и «перифитон» (Звягинцев, 2005; Наумов, 2006; Раилкин, 2008; Протасов, 2010). Изучение состава и структуры сообществ эпибионтов актуально в теоретическом плане, поскольку эпибиоз может служить упрощенной моделью сообществ твердых грунтов. Такие знания необходимы и для решения практических проблем, возникающих при культивировании промысловых видов.

Эпибиотические сообщества, будучи пространственными ассоциациями бази- и эпибионтов (Wahl, 1997), имеют сложную консортивную структуру (Парталы, 2003; Antoniadou et al., 2013). Взаимодействия организмов в них разнообразны: специфические или общие, слабые или сильные, прямые или косвенные, полезные или вредные (Raiklin, 2004; Wahl, 2008). Хотя эпибиоз описан у десятков тысяч видов, большинство базибионтов относится к Mollusca и Crustacea (Wahl, 2009). Многие Bivalvia, в том числе гребешки сем. Pectinidae, ценные объекты промысла и культивирования, поэтому их изучению уделяется особое внимание. Естественные популяции пектинид в Арктике (Денисенко, Савинов, 1984; Наумов, 2006), Антарктике (Cerrano et al., 2006), Пацифике (Davis, White, 1994) и Атлантике (Fuller et al., 1998; Schejter, Bremec, 2007a, b) исследуют как дополнительные твердые субстраты, а их эпибиозы — как источник увеличения биоразнообразия на рыхлых грунтах. Особое внимание уделяют изучению эпибионтов в культивируемых поселениях различных видов гребешка на латиноамериканском шельфе (Uribe et al., 2001; Rupp, Parsons, 2006; Carraro et al., 2012) и у берегов Китая (Su Zhenxia et al., 2008).

В водах южного Приморья распространены три промысловых вида гребешков: приморский *Mizuhopecten yessoensis*, японский *Azumapecten farreri* и гребешок Свифта *Swiftopecten swiftii*. Их эпибиозы обильны, разнообразны и могут оказывать негативное воздействие на моллюсков. Приморский гребешок — основной вид, выращиваемый в донной и подвесной культуре, а японский и гребешок Свифта нередко сопутствуют ему. В связи с этим проводятся физиолого-экологические исследования данных видов (Брегман, 1982; Чан, 1986; Афейчук и др., 1988; Афейчук, 1990; Полякова, 2003; Колпаков, 2005; Седова, Соколенко, 2009; Гостюхина, 2016; и др.).

Кроме того, выявляются симбиотические и конкурентные взаимоотношения гребешков с организмами-перфораторами (Овсянникова, 1989; Силина, Жукова, 2008; Silina, Zhukova, 2009) и конкурентные взаимоотношения с другими, сопутствующими гребешкам, видами Bivalvia (Gabaev, 2015). Анализируют воздействие эпибионтных животных на культивируемых базибионтов, особенно на ювенильных стадиях (Овсянникова, Левин, 1982; Габаев, 2013; и др.). Предыдущими исследованиями установлен состав эпибионтов в естественных поселениях приморского гребешка из загрязненных портовых районов, а также в естественных и смешанных поселениях из чистых заповедных районов зал. Петра Великого (Левенец и др., 2005, 2010). В юго-западной части зал. Петра Великого изучен вклад Algae и Cnidiaria в структуру эпибиоза *M. yessoensis* (Баранов и др., 2012, 2013).

Настоящая работа посвящена обобщению и анализу как собственных, так и опубликованных данных по составу и структуре эпибиоза приморского гребешка южного Приморья в естественных, смешанных и культивированных поселениях. Дополнен список эпибионтных водорослей *M. yessoensis*. Кроме того, впервые представлены данные об эпибионтах малоизученных видов гребешка *A. farreri* и *S. swiftii*.

Материалы и методы

Эпибионтов приморского, японского гребешка и гребешка Свифта изучали в 13 прибрежных районах южного Приморья (рис. 1). Сборы были выполнены сотрудниками



Рис. 1. Карта-схема южного Приморья: I–XIII — исследованные районы
 Fig. 1. Schematic map of southern Primorye: I–XIII — investigated areas

ТИНРО-центра, ИБМ ДВО РАН и ДВГМЗ ДВО РАН водолажным гидробиологическим методом в 1979–2016 гг. в естественных, культивируемых и смешанных поселениях на глубине 2–20 м.

Обследование донных плантаций и естественных поселений приморского гребешка в ходе оценки естественного воспроизводства промысловых видов беспозвоночных и мониторинга состояния бентосных сообществ проводили на полигонах ТИНРО-центра в июне и октябре 2014 г. (рис. 2). Донные плантации приморского гребешка обследовали в прол. Старка, подвесные — в бухте Подъяпольского, смешанные поселения — в бухтах Киевка и Воевода. Гребешок Свифта был собран в бухте Тихая Заводь, япон-

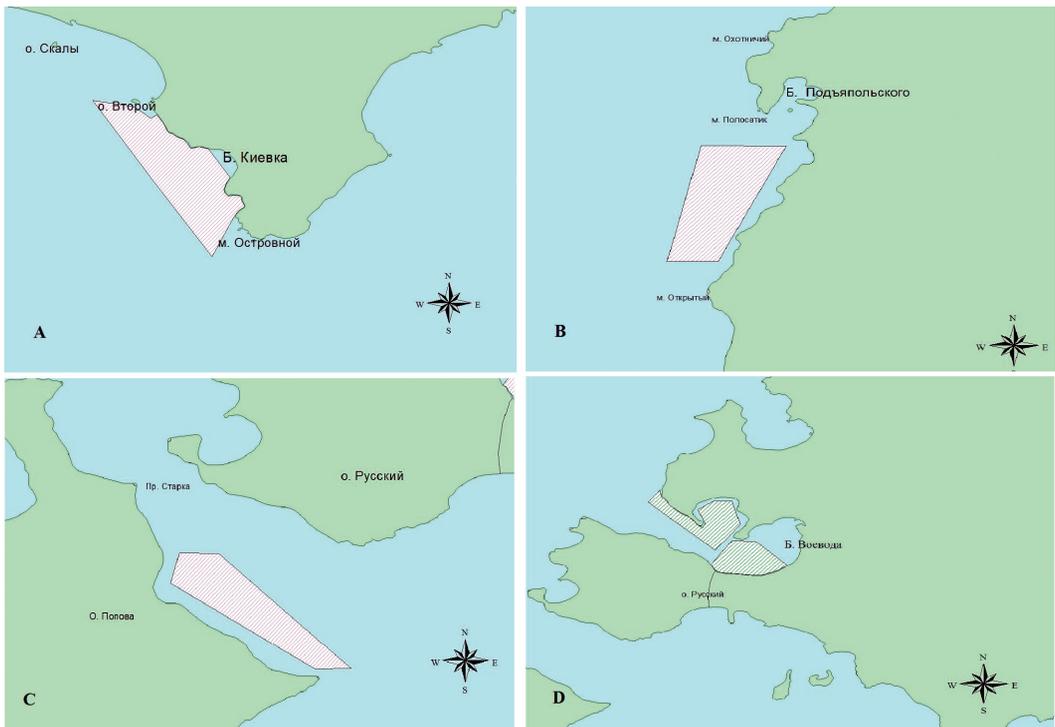


Рис. 2. Карта-схема водолажных разрезов на полигонах ТИНРО-центра: А — бухта Киевка; В — бухта Подъяпольского; С — прол. Старка; D — бухта Воевода
 Fig. 2. Scheme of diving transects: A — Kievka Bay; B — Podjapolsky Bay; C — Stark Strait; D — Voevoda Bight

ский гребешок — в бухте Новик и прибрежной зоне г. Владивосток в естественных поселениях в летний период 2015 г.

Методика отбора проб была стандартной для ресурсных исследований (Блинова и др., 2003). Расстояние между разрезами в зависимости от рельефа дна и характера распределения гидробионтов составляло от 100 до 300 м, расстояние между станциями на разрезе — до 50 м. Позиционирование осуществляли с помощью спутникового навигатора «Garmin GPS 76», глубину определяли с помощью эхолота. На гидробиологическом разрезе выполняли 2–5 станций. На каждой станции определяли глубину, тип грунта, плотность распределения и отбирали пробы.

В бухте Киевка смешанное поселение расселенных и диких особей приморского гребешка находится в восточной части бухты на глубине 10–20 м на илисто-песчаном, песчаном, а также в районе мыса Островного на галечном и галечно-песчаном грунте (рис. 2, А). В бухте Подъяпольского осуществляется культивирование приморского гребешка подвесным способом на участке ОАО «Рыболовецкий колхоз «Приморец»» (рис. 2, В).

В прол. Старка плантация *M. yessoensis* расположена на илистом грунте на глубине 8–10 м (рис. 2, С). В бухте Воевода на участке ООО «ДальСТАМ» подвесным способом выращивают приморского и японского гребешка. Глубина в бухте достигает 15 м. В западной части бухты Воевода с глубины 3 м начинается заиленный песок и ил; с 4–6 м (в бухте Круглой — с глубины 2–3 м) преобладает вязкий черный ил. Смешанные поселения находятся на глубине 3–5 м (рис. 2, D).

Высоту раковины гребешка измеряли штангенциркулем с точностью до 1 мм. Верхние и нижние створки обследовали на наличие обрастаний. Всего проанализировано около 1150 экз. приморского гребешка, 20 экз. японского гребешка и 10 экз. гребешка Свифта. Макроводоросли и моллюски во всех районах идентифицированы до вида, остальные животные — по возможности до вида либо до таксона более высокого ранга (рода, семейства или отряда). Учет эпибионтов проводили по уточненной методике (Овсянникова, Левенец, 2004). Виды разделяли на следующие группы: руководящие (доминанты и субдоминанты), характерные и второстепенные. Доминантными считали виды, биомасса которых составляла не менее 45 % биомассы эпибионтов. Биомасса субдоминантных видов варьировала от 15 до 30 %, а на характерные виды приходилось от 5 до 10 % общей биомассы.

Результаты и их обсуждение

В результате систематической обработки материала был установлен состав эпибиоза в различных типах скоплений трех видов гребешка: культивированных, естественных и смешанных. На раковинах моллюсков в 13 районах южного Приморья встречено 87 видов макроводорослей из 3 отделов: Ochrophyta (бурые) — 16, Rhodophyta (красные) — 49, Chlorophyta (зеленые) — 22. В эпибиозах трех видов гребешка отмечены микроэпифиты: Cyanobacteria (синезеленые) и Bacillariophyta (диатомовые водоросли), а также макроэпизоиты: представители от 3 до 11 групп беспозвоночных животных.

Число видов Rhodophyta в одном районе варьировало от 2 (бухта Врангеля) до 26 (бухта Миноносок) (рис. 3). В бухтах Подъяпольского, Новик, Киевка, Витязь, Троицы встречено 5–7 видов. В бухтах Калевала, Воевода, вблизи г. Владивосток и бухтах зал. Восток в эпибиозе было обнаружено по 14–15 видов красных водорослей. Значительное число видов обнаружено в прол. Старка — 24 вида — и в бухте Сивучьей — 22 (за весь период многолетних исследований).

Больше всего бурых водорослей в эпибиозе приморского гребешка (12 видов) найдено в бухте Миноносок. Одним видом представлены они в бухте Врангеля. По 2–3 вида отмечено в бухтах Киевка, Подъяпольского, Воевода, Витязь, Троицы, Калевала. По 5–7 видов встречено в прибрежной зоне г. Владивосток, в прол. Старка и в бухте Сивучьей.

Число видов зеленых водорослей изменялось от 2 (бухты Киевка, Новик) до 11–12 (бухта Миноносок, прол. Старка). По 3 вида встречено в бухтах заливов Восток

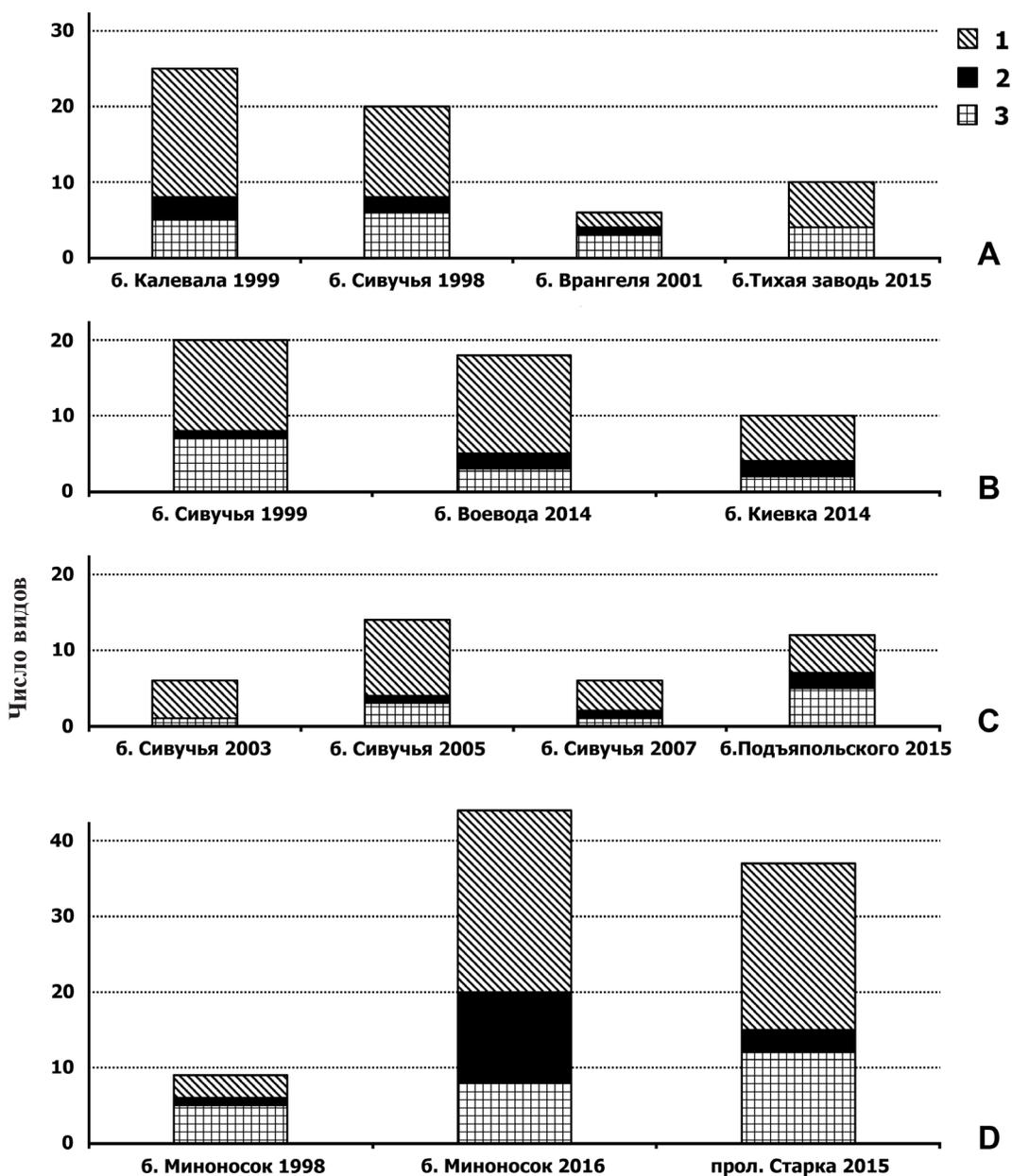


Рис. 3. Таксономический состав флоры эпибиоза в различных поселениях приморского гребешка в южном Приморье: **A** — естественные поселения, **B** — смешанные поселения, **C** — подвесная и донная культура, **D** — донная культура и смешанные поселения; 1 — красные, 2 — бурые, 3 — зеленые водоросли (Левенец и др., 2005, 2010; Баранов и др., 2012, 2013; оригинальные данные)

Fig. 3. Taxonomic composition of epibiotic flora in different settlements of Japanese scallop at southern Primorye: **A** — natural settlements, **B** — mixed settlements, **C** — suspended and bottom plantations, **D** — bottom culture and mixed settlements; 1 — red algae, 2 — brown algae, 3 — green algae (from: Левенец и др., 2005, 2010; Баранов и др., 2012, 2013; original data)

и Находка, а также в бухте Воевода. По 5–6 видов отмечено в бухтах Подъяпольского, Витязь, Троицы и Калевала. По 8–9 видов найдено в прибрежной зоне г. Владивосток и в бухте Сивучьей (рис. 3).

На створках гребешка Свифта встречены только красные водоросли, на створках японского гребешка — красные и зеленые. Rhodophyta обычно преобладают в составе флоры эпибиоза приморского гребешка. Их доля колеблется от 41,5 до 83,0 % (от обще-

го числа видов) в культивируемых, от 33,0 до 68,0 — в естественных и составляет 60,0–72,0 % в смешанных поселениях.

Зеленые водоросли преобладают по количеству видов в эпибиозе приморского гребешка в его естественных поселениях в заливах Находка и Восток (50,0 и 41,0 %), а также в подвесной культуре в бухте Подъяпольского (41,5 %). Их доля минимальна в эпибиозе моллюсков, выращиваемых в донной культуре в бухте Сивучьей (15 %). Доля бурых водорослей максимальна в эпибиозе приморского гребешка в естественном поселении вблизи г. Владивосток (28,5 %) и на донной плантации в бухте Миносок (27,0 %). В большинстве районов они составляют от 7 до 17 % всех видов водорослей, а в зал. Восток отсутствуют.

Основные группы животных в эпибиозе трех видов гребешка — усоногие и разноногие ракообразные, двустворчатые и брюхоногие моллюски, полихеты, губки, актинии, мшанки, гидроиды (см. таблицу). Полихеты, моллюски и ракообразные отмечаются в составе эпибиозов почти во всех районах южного Приморья. Ракообразные создают наибольшую биомассу в подвесной культуре *M. yessoensis* в бухте Подъяпольского. Высокая биомасса ракообразных отмечена в естественных поселениях *M. yessoensis* и *A. farreri* вблизи Владивостока и *S. swiftii* в бухте Тихая Заводь. Биомасса полихет в эпибиозе *M. yessoensis* максимальна в подвесной культуре в бухте Подъяпольского, значительна в смешанном поселении в бухте Миносок и естественном поселении в бухте Врангеля. Полихеты и моллюски также охотно поселяются на створках гребешка Свифта.

Средняя биомасса основных групп эпибиоза гребешка в прибрежье южного Приморья, г/дм²
Mean biomass of the main groups of epibiosis on japanese scallop in shallow waters
at southern Primorye, g/dm²

Район	Вид гребешка	Alg	Cru	Mol	Bry	Hyd	Pol	Act	Por
I	<i>M. yessoensis</i>	8,700	0,400	0,300	0,010	0,010	0,300	0,100	0,100
II		12,500	0,100	0,300	0,010	0,010	0,400	0,300	0,100
III		0,400	0,003	0,001	—	—	3,300	—	0,003
IV		0,010	0,100	0,010	0,001	0,002	0,050	0,010	0,002
V		0,010	0,100	0,020	0,001	0,002	0,040	0,002	0,001
VI		0,200	0,100	—	0,001	0,001	0,100	—	—
VII		0,700	0,002	0,020	—	—	0,100	0,100	0,001
VIII	<i>A. farreri</i>	0,600	—	0,030	0,001	0,001	0,100	—	0,700
IX		0,500	0,200	—	0,400	—	—	—	0,800
IX	<i>M. yessoensis</i>	1,800	26,600	0,500	0,030	0,040	6,200	0,300	0,030
X		0,002	0,900	0,800	0,010	0,600	3,300	0,900	0,010
XI	<i>S. swiftii</i>	0,030	—	0,030	—	—	0,090	—	—
XI		0,260	0,100	0,300	1,040	—	0,300	—	—
XII	<i>M. yessoensis</i>	0,002	11,800	0,700	—	—	1,500	0,100	—
XIII		0,500	0,002	0,010	—	—	0,010	0,001	0,020

Примечание. I — бухта Сивучья, II — бухта Калевала, III — бухта Миносок, IV — бухта Витязь, V — бухта Троицы, VI — прол. Старка, VII — бухта Воевода, VIII — бухта Новик, IX — прибрежная зона г. Владивосток, X — бухта Подъяпольского, XI — бухта Тихая Заводь, XII — бухта Врангеля, XIII — бухта Киевка; Alg — водоросли, Cru — ракообразные, Mol — моллюски, Bry — мшанки, Hyd — гидроиды, Pol — полихеты, Act — актинии, Por — губки.

Актинии, гидроиды и мшанки создают значимую биомассу только в бухте Подъяпольского. В других поселениях они отмечаются редко, с низкими показателями обилия. Губки и макроводоросли преобладают в эпибиозе *A. farreri* в бухте Новик и прибрежной зоне г. Владивосток.

Японский гребешок — приазиатский субтропическо-низкобореальный вид. Он живет до 9 лет, имеет раковину высотой до 12 см и массу особи до 190 г. Селится на каменистом грунте, прикрепляясь к субстрату, в закрытых и полужакрытых бухтах на глубине 0,5–25,0 м (Атлас..., 2000). Гребешок Свифта — приазиатский низкобореальный, сублиторальный вид, встречающийся в элиторали (Скарлато, 1981). Он живет до 15 лет, имеет раковину высотой до 12,7 см и массу особи до 330 г (Атлас..., 2000). Селится на скалистых, каменистых и галечных грунтах на глубине от 2 до 50 м, при-

крепляясь к субстрату. Наибольшие скопления он образует в водах северной части Японского моря. В зал. Петра Великого *S. swiftii* отмечен в районах скальных мысов и на крупной гальке (Атлас..., 2000).

Приморский гребешок имеет тот же ареал, что и у гребешка Свифта. Температурный оптимум *M. yessoensis* находится в диапазоне от 4 до 16 °С (Голиков, Скарлато, 1972). Поэтому длительное действие температур 20–24 °С, наблюдаемое в восточной части Уссурийского залива в отдельные годы (Гаврилова, Ким, 2016), губительно для его молоди. На промысловые запасы гребешка негативно влияют и другие факторы: а) межгодовые колебания численности поселений; б) интенсивность взаимодействия с другими видами, особенно хищниками (Зироян, 1986); в) браконьерский промысел; г) ветровые волны и зыби на мелководье (Калашников, 1983); д) сильные шторма в открытых районах; е) парусность эпибионтов (Кучерявенко и др., 2006).

Эпибиоз приморского гребешка в зал. Находка, в прибрежной зоне Владивостока и в юго-западной части зал. Петра Великого изучался и ранее. Установлено, что таксономический состав эпибиоза гребешка в заиленном естественном поселении в бухте Врангеля самый бедный. Большинство групп представлено 1–3 видами (Левенец и др., 2005). При этом общая биомасса и особенно плотность поселения эпибионтов достигают очень высоких значений. Это происходит из-за того, что доминирующий вид усоногих раков, *Hesperibalanus hesperius*, образует плотные многоярусные поселения. Роль других групп эпибионтов, поселяющихся как на верхних, так и на нижних створках гребешка, в сообществе незначительна (Овсянникова, 2004).

В Амурском заливе в естественном поселении вблизи г. Владивосток состав эпибиоза *M. yessoensis* достаточно разнообразен, однако многие виды моллюсков и водорослей встречены в угнетенном состоянии. Пораженность гребешка сверлящими полихетами постоянно увеличивалась; частота их встречаемости достигла 100 % к концу периода наблюдений. Виды *Cirripedia*, *H. hesperius* и *Balanus rostratus*, конкурировали друг с другом. Они доминировали в эпибиозе, сменяя друг друга, и создавали максимальную общую среднюю биомассу сообщества. Субдоминантными и характерными были толерантные к заилению и загрязнению виды моллюсков, водорослей, актиний и полихет (Овсянникова, Левенец, 2003, 2004).

В бухтах Сивучья и Калевала на створках приморского гребешка найдено 68 видов из 11 групп эпибионтов, 70 % из которых — водоросли. При явном доминировании водорослей макроэпибиоз характеризовался низкой общей биомассой и угнетенным состоянием *Cirripedia*. Водоросли в этом районе часто образуют сплошной покров на верхней створке *M. yessoensis*. Они встречаются и по краю нижней створки, обычно лишенной макрофитов. Вследствие этого молодь баянусов, предпочитающая брюшной край раковины, испытывает недостаток свободного места для оседания. В случаях более раннего оседания *Cirripedia* на створки гребешка *Algae* поселяются на их домики и крышечки спустя 3–4 мес. Интенсивный рост водорослей ухудшает условия жизнедеятельности баянусов, приводя к их угнетению и гибели. Высокая смертность и малое количество молоди *Cirripedia* являются особенностью эпибиоза приморского гребешка в юго-западной части зал. Петра Великого (Баранов и др., 2012).

В бухте Сивучьей в естественных поселениях *M. yessoensis* (в начале периода наблюдений) в составе обрастаний доминировали усонogie раки, в смешанных (в середине) — зеленые водоросли *Codium fragile* и *C. yezoense*, а в культивируемых (в конце) — красные водоросли *Sparlingia pertusa* и *Cirripedia*. По мере старения гребешка и при смене естественных поселений смешанными число видов водорослей и фитомасса резко увеличивались (Баранов и др., 2013).

В донной культуре *M. yessoensis* в прол. Старка в октябре 2015 г. найдено 37 видов водорослей, в том числе 3 вида бурых, 23 — красных и 11 — зеленых. Эпибиоз отмечен в основном на верхних створках 4–9-летних гребешков. Характерно присутствие микроводорослей, диатомовых и синезеленых. Биомасса макроводорослей на створку обычно измеряется тысячными и десятками долями грамма, но может достигает 6–9 г. Большую биомассу на 8-летних особях создает красная водоросль *Masudaphycus irregu-*

laris. Эпибиоз включает 7 групп животных: Polychaeta, Ascidia, Cirripedia, Amphipoda, Hydrozoa, Bryozoa, Nematoda. Однако постоянный компонент сообщества, усоногие раки, почти всегда отмечены в мертвом состоянии. Плотность поселения и биомасса других животных незначительны. Средняя биомасса эпибиоза составляет 0,3 г/дм².

В смешанном поселении *M. yessoensis* в бухте Воевода (Амурский залив) в июне 2014 г. на заиленных, преимущественно верхних створках раковин диких и расселенных 3–5-летних гребешков найдено 18 видов водорослей, в том числе 2 вида бурых, 13 видов красных и 3 вида зеленых. На макроводорослях обильно развивались колониальные микроэпифитные диатомовые.

В данном районе биомасса водорослей на створку обычно измерялась десятими долями грамма, но в отдельных случаях достигала 9–12 г. Эпибиоз гребешка был также сформирован разнообразными животными: Polychaeta, Nemertini, Porifera, Actiniaria, Gastropoda, Bivalvia, Amphipoda и Ascidia. Однако их биомасса и плотность поселения, как правило, незначительны. Общая средняя биомасса эпибиоза составляла 0,93 г/дм².

В смешанном поселении приморского гребешка в бухте Миноносок (зал. Посъета) в июне 2016 г. эпибионты встречены в основном на верхних створках раковин диких и расселенных 2–9-летних гребешков. Найдено 44 вида водорослей, в том числе 12 — бурые, 24 — красные и 8 — зеленые. На макроводорослях и на раковинах гребешка в большом количестве были отмечены микроэпифитные диатомовые водоросли.

Общая биомасса водорослей на створку обычно измеряется десятими долями грамма. Иногда она составляет 2–3 г, а в отдельных случаях достигает 19 г. Эпибиоз *M. yessoensis* также формируют животные: Polychaeta в известковых трубках (из сем. Serpulidae и Spirorbidae), Polyplacophora, Gastropoda, Bivalvia, Porifera, Cirripedia, Echinodermata и Ascidia. Биомасса и плотность поселения их в эпибиозе обычно превышают таковые водорослей. Общая средняя биомасса эпибиоза составляет 0,85 г/дм².

В смешанном поселении *M. yessoensis* в бухте Киевка в мае 2014 г. в эпибиозе встречено 10 видов водорослей, из них 6 видов красных, по 2 — бурых и зеленых. Общими с эпибиозом гребешка в бухте Миноносок являются 4 вида: *Polysiphonia morrowii*, *S. pertusa*, *Ralfsia* sp. и *Rhizoclonium riparium*. Животные макроэпибиоза представлены губками, полихетами, моллюсками, ракообразными, актиниями и прочими группами с незначительной биомассой. В общей биомассе эпибиоза (0,55 г/дм²) преобладают водоросли, их доля составляет 90 %.

В подвесной культуре гребешка в бухте Подъяпольского в ноябре 2015 г. обнаружено 12 видов водорослей: 2 вида бурых и по 5 — красных и зеленых. Они встречены редко или единично, с низкой биомассой. На кустистых и пластинчатых макроформах развиваются микроэпифитные виды Rhodophyta: *Erythrotrichia carnea*, *Stylonema alsidii* и *Colaconema daviesii*. Основную роль в эпибиозе играют следующие группы животных: многощетинковые черви сем. Serpulidae, разноногие раки сем. Caprellidae, двустворчатые моллюски сем. Mytilidae и актинии. Постоянно встречается мелкий брюхоногий моллюск-фитофаг *Difflaba picta*. Общая средняя биомасса (6,62 г/дм²) создается полихетами (50,0 %), ракообразными и актиниями (по 13,5 %), а также моллюсками (12,0 %) и гидроидами (10,0 %).

В бухте Тихая Заводь гребешки *M. yessoensis* и *S. swiftii* обитают на черных сероводородных илах. Эпибиоз приморского гребешка с общей биомассой 0,15 г/дм² крайне беден. Отмечены в основном мертвые полихеты. Кроме 12 видов водорослей (7 — красные и 5 — зеленые), встречаются фитофаги хитоны и эктопаразиты из числа гастропод.

На створках гребешка Свифта из 9 видов Rhodophyta значимую биомассу создает мелкая кустистая водоросль *Dasya sessilis*. Из животных на раковинах *S. swiftii* постоянно встречаются корковые мшанки; Bryozoa покрывают до 60–70 % створок. Также отмечены единичные усоногие раки, полихеты и эктопаразитические гастроподы. Общая средняя биомасса эпибиоза *S. swiftii* — 2,0 г/дм² — заметно выше, чем таковая *M. yessoensis*. Это объясняется тем, что прикрепляющийся биссусом к друзе модиолусов *Modiolus kurilensis* гребешок Свифта и его эпибионты оказываются в более выгодных условиях, чем погруженный в ил приморский гребешок.

В эпибиозе японского гребешка *A. farreri* в бухте Новик найдено 5 групп животных и 8 видов водорослей, 6 из которых — Rhodophyta. Они представлены мелкими кустистыми формами родомеловых, керамиевых и гелидиевых водорослей с низкой биомассой и редкой встречаемостью. Постоянно встречается на створках лишь один вид, *Gelidium vagum*. Доминируют в эпибиозе губки и зеленая водоросль *C. fragile* (до 15 г на створку). В прибрежной зоне г. Владивосток (Амурский залив в районе ст. Чайка) эпибиоз японского гребешка образуют Porifera (60–75 % покрытия раковины), усонogie раки *B. rostratus* (7–10 экз. на створку), корковые и кустистые Bryozoa (15–25 % покрытия створки), Polychaeta, Hydrozoa и Algae. Бурые водоросли представлены одним видом, *Saccharina cichorioides*, с биомассой 0,2–1,3 г на створку, красные — 7 видами. Постоянно встречается в эпибиозе мелкая кустистая багрянка *Nienburgella angusta*. Ее биомасса на нижней створке может достигать 0,7 г, тогда как на верхней не превышает 0,1 г. Другие виды имеют значения фитомассы не более 0,1–0,2 г на створку.

Как видно, красные и зеленые водоросли, усонogie ракообразные, мшанки, двустворчатые и брюхоногие моллюски, полихеты и гидроиды образуют «ядро» эпибиоза всех трех видов гребешка. Пик поселения эпибионтов отмечен для гребешков 4–6-летнего возраста. Эпибиоз *M. yessoensis* в прибрежье южного Приморья обычно формируют сидячие беспозвоночные животные. Это свободноживущие и сверлящие раковину полихеты, усонogie раки, двустворчатые и брюхоногие моллюски. Они имеют плотные покровы или живут в трубках и раковинах, поэтому создаваемая ими биомасса может быть весьма значительна и измеряться десятками граммов на створку. Однако общие средние значения плотности поселения и биомассы эпибионтов приморского гребешка в отдельных районах сильно различаются. Наибольшая общая средняя биомасса эпибиоза — 35,52 г/дм² — отмечена в естественном поселении вблизи Владивостока, наименьшая — 0,15 и 0,20 г/дм² — в бухтах Тихая Заводь и Витязь. Максимальная общая плотность поселения — 220 экз./дм² — характерна для многоярусных естественных поселений в бухте Врангеля, минимальная — 1,0 и 1,5 экз./дм² — для естественных поселений в бухте Тихая Заводь и для донной культуры в бухте Троицы.

По числу видов и частоте встречаемости в большинстве изученных районов в составе эпибиоза приморского гребешка лидируют красные водоросли и двустворчатые моллюски. По биомассе чаще доминируют усонogie раки, полихеты, двустворчатые моллюски и, реже, губки, водоросли или актинии.

Различия в составе эпибиозов *M. yessoensis* в донной и подвесной культуре связаны со способами выращивания базибионта в районах с разным гидрологическим режимом. Плантации приморского гребешка в южном Приморье в полузакрытых бухтах включают коллекторные и садковые установки, а также донные плантации. В открытых районах Уссурийского залива, где нельзя использовать технику выращивания моллюсков в садках из-за штормов, преобладают донные плантации для их пастбищного выращивания (Гаврилова, Ким, 2016). Оба типа выращивания в Приморье обычно сосредоточены в прибрежной зоне до глубины 15 м.

По нашим данным, в подвесных садках гидробионты активно поселяются как на верхних, так и на нижних створках *M. yessoensis*. Основными группами являются полихеты-серпулиды, амфиподы-капреллиды, двустворчатые моллюски-митилиды, актинии, брюхоногие моллюски, гидроиды. Среди водорослей преобладают Rhodophyta и Chlorophyta, представленные одинаковым числом видов — 5. Общая средняя биомасса эпибиоза составляет несколько граммов на квадратный дециметр.

На донных плантациях приморского гребешка, малоподвижного моллюска, лежащего на дне одной створкой, макроэпибионты закономерно заселяют преимущественно верхние створки. Основными группами являются полихеты, водоросли, ракообразные, асцидии. Виды Rhodophyta доминируют над другими Algae. Общая средняя биомасса эпибиоза *M. yessoensis* в донной культуре обычно на порядок ниже, чем в подвесной.

В смешанных поселениях *M. yessoensis* эпибиозы самые богатые и разнообразные. Основными группами эпибионтов являются Polychaeta, Algae, Porifera, Mollusca. Общая средняя биомасса эпибиоза обычно невелика и не превышает 1 г/дм² или несколько.

В естественных поселениях *M. yessoensis* эпибиоз образуется преимущественно на верхних створках и имеет многоярусную структуру. В относительно чистых районах основными группами эпибионтов являются полихеты, водоросли, двустворчатые и, реже, брюхоногие моллюски, в загрязненных — усоногие раки, полихеты и двустворчатые моллюски. В чистых участках зал. Петра Великого Algae доминируют над животными по числу видов и, нередко, по биомассе. В заиленных и эвтрофированных местообитаниях степень поражения раковин гребешка перфораторами может достигать 100 %, а биомасса видов *Cirripedia* — несколько десятков граммов на квадратный дециметр.

В естественных поселениях *A. farreri* и *S. swiftii*, прикрепляющихся к другим моллюскам и поэтому по-разному ориентированных в придонном слое, эпибиоз формируется на верхних и нижних створках раковины. В данном локальном месте обитания *A. farreri* и *S. swiftii* были найдены на друзьях *M. kurilensis*. Основными группами эпибионтов японского гребешка являются губки, водоросли и мшанки, а гребешка Свифта — водоросли, мшанки и полихеты. Усоногие раки и полихеты-перфораторы не являются доминантами в их эпибиотических сообществах.

Исследователи эпибиозов гребешка в других районах Мирового океана акцентируют свое внимание на их животном компоненте. Установленный ими состав эпифауны, ассоциированной с различными видами гребешков, разнообразен и включает фораминифер, губок, гидроидов, кораллы, мшанок, полихет, моллюсков, ракообразных и асцидий (Davis, White, 1994; Fuller et al., 1998; Наумов, 2006; Cerrano et al., 2006; Schejter, Bremec, 2007a, b; Carraro et al., 2012). Algae в этих естественных поселениях либо отсутствуют, либо представлены 1–2 видами и в небольшом количестве. На шельфе Антарктики водоросли, вероятнее всего, выпадают из состава эпибиозов из-за преобладания рыхлых грунтов на средних глубинах (15–25 м). На шельфе юго-восточной Атлантики водорослей, видимо, нет потому, что скопления гребешка расположены на больших глубинах (40–100 м), препятствующих фотосинтетической деятельности.

Были изучены эпибиозы культивированных поселений 4 видов гребешков в Китае, Венесуэле, Мексике и Бразилии. По результатам исследований, сильное повреждение их раковин перфораторами *Polydora* spp. наблюдается в местообитаниях с илисто-песчаными грунтами, предпочтительными для этих сверлящих полихет. В районах с песчаными грунтами их обилие невысоко, и они не оказывают отрицательного влияния на базибионтов (Cerrano et al., 2006; Carraro et al., 2012). В прибрежье Приморья для эпибиозов *M. yessoensis* получены сходные результаты (Овсянникова, Левенец, 2004; Левенец и др., 2005; Силина, Жукова, 2008; Габаев, 2013; и др.).

Один вид зеленых водорослей, *Ulva rigida*, найден в естественных скоплениях патагонского гребешка в Магеллановом проливе (Rosso, Sanfilippo, 1991) и в культивируемых поселениях средиземноморской мидии в Эгейском море (Antoniadou et al., 2013). Два вида Rhodophyta, *Lithothamnion* sp. и *Ahnfeltia plicata*, встречаются в эпибиозе исландского гребешка в Баренцевом море (Денисенко, Савинов, 1984). Известковые багрянки (Corallinales) указываются в эпибиозе патагонского гребешка в Аргентинском море (Schejter, Bremec, 2007a).

Таким образом, для гребешков, обитающих в Атлантике, Арктике и Антарктике, имеются весьма скудные сведения об эпибионтных макроводорослях. Между тем водоросли-макрофиты являются основными компонентами эпибиозов *M. yessoensis* в зал. Анива (Охотское море) и зал. Петра Великого (Японское море) (Левенец и др., 2005, 2010; Кучерявенко и др., 2006; Баранов и др., 2012, 2013). В поселениях зал. Анива доля гребешков с крупными водорослями достигает 85 %, а масса водорослей на 1 моллюска — 80 % массы животного (Кучерявенко и др., 2006). Это способствует перемещению моллюсков течениями и выбросу их на берег под действием штормов (Гайл, 1936; Lutaenko, Levenets, 2015). В то же время эпибионтные водоросли могут служить субстратом для оседания спата и тем самым способствовать стабильному воспроизводству скоплений моллюсков.

Заключение

Полученные при изучении состава и распределения макроэпибионтов трех видов гребешков *M. yessoensis*, *S. swiftii* и *A. farreri* в 13 районах южного Приморья результаты показали, что общая средняя биомасса и плотность поселения эпибионтов гребешков выше в загрязненных и эвтрофированных районах, где доминируют виды Cirripedia, субдоминантами являются Polychaeta и Bivalvia, реже Actiniaria и Ascidia. В относительно чистых районах общее видовое богатство как эпибиоза в целом, так и его флоры высокое при низкой биомассе сообщества. При этом доминируют Algae, часто совместно с Cirripedia, Bivalvia, Gastropoda. Флора эпибиоза трех видов гребешка содержит 87 видов (красные — 49, бурые — 16, зеленые — 22). Красные водоросли преобладают по числу видов в эпибиозе *M. yessoensis* в большинстве районов. Зеленые водоросли преобладают по числу видов в естественных поселениях гребешка в заливах Находка (50,0%), Восток (41,0%) и в подвесной культуре в Уссурийском заливе (41,5%). Доля бурых водорослей максимальна в естественном поселении вблизи г. Владивосток (28,5%) и на донной плантации в бухте Миносок (27,0%). Выявленные в составе эпибиозов различия обусловлены районом, типом поселения и возрастом гребешка, характером грунта и глубиной.

Впервые установлен состав макроэпибиоза японского гребешка *A. farreri* в 2 районах и гребешка Свифта *S. swiftii* в 1 районе южного Приморья: он включает соответственно 6 и 4 группы беспозвоночных животных. Из водорослей в эпибиозе *A. farreri* встречено 15 видов (красные — 12, бурые — 1, зеленые — 2), на раковинах *S. swiftii* — 9 видов красных. Основными эпибионтами японского гребешка являются губки, водоросли и мшанки, гребешка Свифта — водоросли, мшанки и полихеты. В отличие от эпибиоза *M. yessoensis*, усонogie раки и полихеты не являются доминантами в эпибиотических сообществах *A. farreri* и *S. swiftii*.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Объединенного гранта ДВО 15-1-6-012 о «Устойчивость и безопасность морских и прибрежных экосистем в современных условиях».

Список литературы

- Атлас двустворчатых моллюсков дальневосточных морей России / сост. С. В. Явнов. — Владивосток : Дюма, 2000. — 168 с.
- Афейчук Л.С. Анализ размерно-возрастной структуры популяции японского гребешка (*Chlamys farreri*) с целью его культивирования // 5-я Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным : тез. докл. — М. : ВНИРО, 1990. — С. 102–103.
- Афейчук Л.С., Габаев Д.Д., Раков В.А. Особенности размножения японского гребешка *Chlamys farreri nipponensis* в мелководных бухтах залива Петра Великого // Сырьевые ресурсы и биологические основы рационального использования промысловых беспозвоночных : тез. докл. Всесоюз. совещ. — Владивосток : ТИНРО, 1988. — С. 111–112.
- Баранов А.Ю., Левенец И.Р., Овсянникова И.И. Флора эпибиоза приморского гребешка в заливе Петра Великого (Японское море) // Изв. Самар. науч. центра РАН. — 2012. — Т. 14, № 1(7). — С. 1693–1696.
- Баранов А.Ю., Левенец И.Р., Овсянникова И.И., Лебедев Е.Б. Водоросли-макрофиты и усонogie раки в эпибиозе гребешка в юго-западной части зал. Петра Великого // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 175. — С. 254–262.
- Блинова Е.И., Вилкова О.Ю., Милютин Д.М. и др. Методические рекомендации по учету запасов промысловых гидробионтов в прибрежной зоне. — М. : ВНИРО, 2003. — 80 с.
- Брегман Ю.Э. Биология и культивирование гребешка *Chlamys farreri nipponensis* // Биология шельфовых зон Мирового океана : тез. докл. 2-й Всесоюз. конф. по мор. биологии. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1982. — Ч. 3. — С. 58–60.
- Габаев Д.Д. Влияние обрастателей на приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay) в заливе Петра Великого (Японское море) // Океанол. — 2013. — Т. 53, № 2. — С. 207–215. DOI: 10.7868/S0030157413020020.
- Гаврилова Г.С., Ким Л.Н. Эффективность культивирования приморского гребешка (*Mizuhopecten yessoensis*) в Уссурийском заливе (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 185. — С. 240–250.

- Гайл Г.И.** Ламинариевые водоросли дальневосточных морей // Вестн. ДВФАН СССР. — 1936. — № 19. — С. 31–65.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А.** Об определении оптимальных температур обитания морских пойкилотермных животных путем анализа температурных условий на краях их ареалов // ДАН СССР. — 1972. — Т. 203, № 5. — С. 1190–1192.
- Гостюхина О.Б.** Перспективы культивирования приморского гребешка *Mizuchopecten yessoensis* (Jay, 1857) и гребешка Свифта *Swiftopecten swifti* (Bernardi, 1858) в бухте Киевка (Японское море) // Морские биологические исследования: достижения и перспективы : сб. матлов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастоп. биол. станции. — Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. — Т. 3. — С. 360–363.
- Денисенко С.Г., Савинов В.М.** Обрастания исландского гребешка в районе Семи Островов Восточного Мурмана // Бентос Баренцева моря. — Апатиты : Кольск. фил. АН СССР, 1984. — С. 102–112.
- Звягинцев А.Ю.** Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — 432 с.
- Зироян М.А.** Количественный анализ динамики взаимодействия приморского гребешка и морских звезд // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана : тез. докл. Третьей регион. конф. мол. ученых и специалистов Дальнего Востока. — Южно-Сахалинск : ДВНЦ АН СССР, 1986. — С. 20.
- Калашников В.З.** Гидродинамическое воздействие на некоторые промысловые виды донной фауны залива Посыета (Японское море) // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана : тез. докл. Второй регион. конф. мол. ученых и специалистов Дальнего Востока. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1983. — С. 34.
- Колпаков Е.В.** Распределение, размерно-возрастной состав и рост двустворчатого моллюска *Chlamys swiftii* в прибрежных водах северного Приморья // Вопр. рыб-ва. — 2005. — Т. 6, № 4(24). — С. 666–674.
- Кучерявенко А.В., Гаврилова Г.С., Ляшенко С.А. и др.** Перспективы культивирования приморского гребешка *Mizuchopecten yessoensis* в зал. Анива (Охотское море) // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 147. — С. 374–384.
- Левенец И.Р., Овсянникова И.И., Лебедев Е.Б.** Водоросли-макрофиты в эпибиозе приморского гребешка в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. — 2010. — Т. 36, № 5. — С. 338–345.
- Левенец И.Р., Овсянникова И.И., Лебедев Е.Б.** Состав макроэпибиоза приморского гребешка *Mizuchopecten yessoensis* в зал. Петра Великого Японского моря // Бюл. Дальневост. малакол. о-ва. — Вып. 9. — С. 155–168.
- Наумов А.Д.** Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа : моногр. — СПб. : ЗИН РАН, 2006. — 367 с.
- Овсянникова И.И.** Распределение усонюгих раков на раковинах приморского гребешка при выращивании в подвесной культуре // Биол. моря. — 1989. — № 4. — С. 71–76.
- Овсянникова И.И.** Усонюгие раки в макроэпибиозе раковин приморского гребешка *Mizuchopecten yessoensis* из бухты Врангеля (залив Находка, Японское море) // Бюл. Дальневост. малакол. о-ва. — 2004. — Вып. 8. — С. 117–129.
- Овсянникова И.И., Левенец И.Р.** Макроэпибионты гребешка *Mizuchopecten yessoensis* в загрязненной части Амурского залива Японского моря // Биол. моря. — 2003. — Т. 29, № 6. — С. 441–448.
- Овсянникова И.И., Левенец И.Р.** Межгодовая динамика эпибионтов приморского гребешка *Mizuchopecten yessoensis* в восточной части Амурского залива // Бюл. Дальневост. малакол. о-ва. — 2004. — Вып. 8. — С. 61–74.
- Овсянникова И.И., Левин В.С.** Динамика роста балануса *Solidobalanus hesperius* на створках приморского гребешка в условиях донного выращивания // Биол. моря. — 1982. — Т. 8, № 4. — С. 44–51.
- Парталы Е.М.** Обрастание в Азовском море : моногр. — Мариуполь : Рената, 2003. — 378 с.
- Полякова С.Ф.** Гребешок Свифта (*Swiftopecten swifti*) как объект марикультуры // Комплексные исследования и переработка морских и пресноводных гидробионтов : тез. докл. Всерос. конф. мол. ученых. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2003. — С. 69–71.
- Протасов А.А.** Перифитон как экотопическая группировка гидробионтов // J. of Siberian Federal University. Biology. — 2010. — Vol. 3(1). — P. 40–56.
- Раилкин А.И.** Колонизация твердых тел бентосными организмами : моногр. — СПб. : СПбГУ, 2008. — 427 с.

Седова Л.Г., Соколенко Д.А. Ресурсы трех видов гребешков в прибрежных водах Приморья (Японское море) // Тез. докл. 10-го съезда Гидробиол. о-ва при РАН. — Владивосток : Дальнаука, 2009. — С. 354–355.

Силина А.В., Жукова Н.В. Трофические взаимоотношения в сообществе морского двустворчатого моллюска и полихеты-сверлильщика // Океанол. — 2008. — Т. 48, № 6. — С. 889–894.

Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана. — Л. : Наука, 1981. — 480 с. (Определители по фауне СССР, изд. ЗИН АН СССР; вып. 126.)

Чан Г.М. Эмбриональное и личиночное развитие японского гребешка *Chlamys farreri nipponensis* (Kuroda) в лабораторных условиях // Марикультура на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИПРО, 1986. — С. 78–82.

Antoniadou Ch., Voultsiadou E., Rayann A., Chintiroglou Ch. Sessile biota fouling farmed mussels: diversity, spatio-temporal patterns, and implications for the basibiont // J. Mar. Biol. Ass. U.K. — 2013. — Vol. 93, Iss. 6. — P. 1593–1607.

Carraro J.L., Rupp G.S., Mothes B. et al. Characterization of the fouling community of macroinvertebrates on the scallop *Nodipecten nodosus* (Mollusca, Pectinidae) farmed in Santa Catarina, Brazil // Ciencias Marinas. — 2012. — Vol. 38, № 3. — P. 577–588. DOI: 10.7773/cm.v38i3.1982.

Cerrano C., Calcinai B., Bertolino M. et al. Epibionts of the scallop *Adamussium colbecki* (Smith, 1902) in the Ross Sea, Antarctica // Chemistry and Ecology. — 2006. — Vol. 22, Suppl. 1. — P. 235–244.

Davis A.R., White G.A. Epibiosis in a guild of sessile subtidal invertebrates in south-eastern Australia: a quantitative survey // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. — 1994. — Vol. 177. — P. 1–14.

Fuller S., Kenchington E., Davis D. et al. Associated fauna of commercial scallop grounds in the Lower Bay of Fundy // Marine Issues Committee. Special Publication Number 2. — Halifax : Ecology Action Centre, 1998. — P. 16–38.

Gabaev D.D. Variations in vertical distribution of the young of two commercial bivalve species depending on some factors // Americ. J. Mar. Sci. — 2015. — Vol. 3, № 1. — P. 22–35. DOI: 10.12691/marine-3-1-3.

Lutaenko K.A., Levenets I.R. Observations on seaweed attachment to bivalve shells in Peter the Great Bay (East Sea) and their taphonomic implications // Korean J. Malacol. — 2015. — Vol. 31, № 3. — P. 221–232.

Railkin A.I. Marine biofouling: Colonization Processes and Defenses. — Boca Raton ; London : CRC Press. New York, Washington, 2004. — 179 p.

Rosso A., Sanfilippo R. Epibionts distribution pattern of *Chlamys patagonica* (King and Broderip) of the Magellan Strait // Memorie di Biologia Marina e di Oceanografia. — 1991. — Vol. 19. — P. 237–240.

Rupp G.S., Parsons G.J. Scallop aquaculture and fisheries in Brazil // Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture. — N.Y. : Elsevier Science Publishing Co., 2006. — P. 1225–1250.

Schejter L., Bremec C. Benthic richness in the Argentine continental shelf: the role of *Zygochlamys patagonica* (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae) as settlement substrate // J. Mar. Biol. Ass. U.K. — 2007a. — Vol. 87. — P. 917–925. DOI: 10.1017/S0025315407055853.

Schejter L., Bremec C.S. Epibionts on *Flexopecten felipponei* (Dall, 1922), an uncommon scallop from Argentina // Amer. Malac. Bull. — 2007b. — Vol. 22(1). — P. 75–82.

Silina A.V., Zhukova N.V. Topical and trophic relationships in a boring polychaete–scallop association: fatty acid biomarker approach // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2009. — Vol. 394. — P. 125–136.

Su Zhenxia, Xiao Hui, Yan Yan, Huang Liangmin. Effect of fouling organisms on food uptake and nutrient release of scallop (*Chlamys nobilis* Reeve) cultured in Daya Bay // J. Ocean Univ. China. — 2008. — Vol. 7, № 1. — P. 93–96. DOI: 10.1007/s11802-008-0093-2.

Uribe E., Lodeiros C., Félix-Pico E. et al. Epibiontes en Pectinidos de Iberoamérica // Los moluscos pectinidos de Iberoamérica: ciencia y acuicultura. — Mexico : McGraw-Hill, 2001. — P. 249–266.

Wahl M. Ecological lever and interface ecology: epibiosis modulates the interactions between host and environment // Biofouling. — 2008. — Vol. 24, № 6. — P. 427–438. DOI: 10.1080/08927010802339772.

Wahl M. Epibiosis: ecology, effects and defences // Marine Hard Bottom Communities. — Heidelberg : Springer, 2009. — P. 61–72.

Wahl M. Living attached: aufwuch, fouling, epibiosis // Fouling organisms in the Indian Ocean: biology and control technology. — New Delhi : Oxford and IBH Publ. Co., 1997. — P. 31–83.

Поступила в редакцию 1.07.17 г.

Принята в печать 23.10.17 г.