

УДК 594.1(265.54)

Е.В. Колпаков¹, Н.В. Колпаков¹, В.В. Слободскова^{2*}

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

² Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Балтийская, 43

**ПРОДУКЦИОННО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
И ГЕНОТОКСИЧЕСКИЙ СТАТУС ЯПОНСКОЙ КОРБИКУЛЫ
CORBICULA JAPONICA (BIVALVIA, CORBICULIDAE)
ЭСТУАРИЯ РЕКИ АВВАКУМОВКА (ЗАЛИВ ОЛЬГИ,
СЕВЕРО-ЗАПАДНАЯ ЧАСТЬ ЯПОНСКОГО МОРЯ)**

В мезогалинном эстуарии р. Аввакумовка (43°42' с.ш.) корбикула *Corbicula japonica* встречается в основном русле и придаточной системе на расстоянии до 5 км от устья на песчаных и заиленных песчаных грунтах на глубинах свыше 0,5 м. Наиболее плотные ее концентрации приурочены к устьевым участкам проток с умеренной скоростью течения. Разрозненные поселения корбикулы в разных частях эстуарной зоны различаются по показателям обилия, размерной и возрастной структуре, а также темпам роста моллюсков. Плотность поселения данного вида в исследуемой популяции достигает 175 экз./м², биомасса — 3882 г/м², длина раковины моллюсков — 53 мм, масса тела — 43 г, продолжительность жизни — 13 лет. Локальная изменчивость характеристик роста корбикулы в пределах эстуария сравнима с их широтной изменчивостью. Максимальный линейный прирост раковины происходит в первый год жизни, весовой — в возрасте 5–7 лет. Промысловыми (длина раковины более 20 мм) моллюски становятся на 3–4-м годах жизни. Годовая продукция не превышает 17,8 гС/м², величина *P/B*-коэффициента — 0,37. Количество потребленной за год корбикулой пищи превосходит ее среднегодовую биомассу в 2,0–2,4 раза. В р. Аввакумовка моллюски рассматриваемого вида практически не подвергаются генотоксическому воздействию, а сам эстуарий можно охарактеризовать как чистый, в минимальной степени подверженный антропогенному загрязнению.

Ключевые слова: распределение, размерно-возрастная структура, рост, продукция, генотоксичность, двустворчатый моллюск корбикула *Corbicula japonica*, эстуарий, р. Аввакумовка, зал. Ольги.

Kolpakov E.V., Kolpakov N.V., Slobodskova V.V. Production and biological characteristics and genotoxic status of clam *Corbicula japonica* (Bivalvia, Corbiculidae) in the estuary of Avvakumovka River (Olga Bay, northwestern Japan Sea) // *Izv. TINRO.* — 2016. — Vol. 187. — P. 145–159.

* Колпаков Евгений Викторович, научный сотрудник, e-mail: kolpakovternei@mail.ru; Колпаков Николай Викторович, кандидат биологических наук, заведующий отделом, e-mail: kolpakov_nv@mail.ru; Слободскова Валентина Владимировна, кандидат биологических наук, научный сотрудник, e-mail: slobodskova@list.ru.

Kolpakov Evgeny V., researcher, e-mail: kolpakovternei@mail.ru; Kolpakov Nikolay V., Ph.D., head of department, e-mail: kolpakov_nv@mail.ru; Slobodskova Valentina V., researcher, e-mail: slobodskova@list.ru.

In the mesohaline estuary of the Avvakumovka River (43°42' N), the clam *Corbicula japonica* inhabits sand and silt-sandy grounds on the depths > 0.5 m in the main channel and tributaries from the mouth to 5 km upstream. The highest density (up to 175 ind./m², 3882 g/m²) is observed in the mouths of tributaries with low velocity of the flow. Settlements in different parts of estuary differ by abundance of *C. japonica*, its size-age structure, and growth rates. The maximum observed shell size was 53 mm, the maximum weight of mollusk — 43 g, the maximum age — 13 years. The growth rate variability within the estuary is comparable with its latitudinal variation. The clam has the maximal linear increment of shell length in the first year of its life and the maximal weight increment — in the age of 5–7 years. It reaches the commercial size (shell length 20 mm) in 3–4 years old. The annual secondary production of *C. japonica* does not exceed 17.8 gC/m², with P/B-ratio 0.37. Its annual consumption exceeds its biomass in 2.0–2.4 times. *Corbicula japonica* in the Avvakumovka River is practically unaffected by genotoxic influence; the estuary is defined as a clean, low-polluted area.

Key words: clam distribution, size-age structure, mollusk growth, secondary production, genotoxicity, *Corbicula japonica*, estuary, Avvakumovka River, Olga Bay.

Введение

В эстуариях Приморья одним из основных компонентов макрозообентоса являются двустворчатые моллюски (Волова, 1970; Комендантов, Орлова, 2003; Колпаков, Надточий, 2012). Особенно плотные поселения формирует японская корбикула *Corbicula japonica* (Явнов, Раков, 2002; Астахов, Надточий, 2005). Помимо того что этот вид играет значимую роль в функционировании водоемов (Комендантов, Орлова, 1990), он является ценным промысловым объектом. Существовавший в водах Приморья до конца 1930-х гг. промысел корбикулы (Явнов, Раков, 2002) был возрожден в начале 1990-х гг., и теперь ее ежегодный вылов составляет 0,3–0,5 тыс. т (Явнов, 2000; Борисовец, Седова, 2010). В то же время биология вида изучена недостаточно полно. Имеющаяся в литературе информация в основном сводится к описанию особенностей количественного распределения корбикулы, а такие важные для организации рациональной эксплуатации ее ресурсов характеристики, как продолжительность жизни, рост, смертность и продукция, отражены фрагментарно (Мандрыка, 1981; Дуванская, Брегман, 1997; Дуванская, Кривошеева, 1998; Комендантов, Орлова, 2003; Раков, Опарей, 2005; Колпаков, 2011; Астахов, 2015). При организации промысла данного вида полезно также иметь представление и о качестве среды его обитания, о чем, в частности, можно судить по величине деструктивных изменений в геноме моллюсков (Слободскова и др., 2011).

В настоящей работе представлены сведения по количественному распределению, размерной и возрастной структуре, линейному и весовому росту, продукции, а также уровню поврежденности молекул ДНК малоизученной популяции корбикулы из эстуария р. Аввакумовка (зал. Ольги, северо-западная часть Японского моря).

Материалы и методы

Материал собран в мае, июле и сентябре 2012 г. в эстуарии р. Аввакумовка (рис. 1). Количественный учет макрозообентоса выполнен по перпендикулярным берегу разрезам на глубинах до 1,2 м. На глубинах до 0,5 м пробы отбирали водолазным зубчатым дночерпателем (площадь раскрытия 0,03 м², глубина врезания 0,10–0,25 м, 3 пробы на станцию) от 0,5 до 1,2 м в зависимости от типа грунта: на иле и илистом песке — дночерпателем Дулькейта (площадь вырезания 0,13 м², глубина врезания 0,20–0,25 м, 2 пробы на станцию), на плотных заиленных песках — лопатой с сетчатым мешком (площадь выемки 0,02–0,04 м², глубина врезания 0,25–0,30 м, ячея дели 5 мм, 2 пробы на станцию) и на рыхлом песке — сачком (площадь облова 0,25–0,30 м², глубина врезания 0,10–0,15 м, ячея дели 5 мм, 1 проба на станцию). Всего собрано и обработано 219 количественных проб с 73 станций. В месте взятия проб отмечали глубину, визуально оценивали тип донных осадков и скорость течения, а также с помощью гидрологического зонда EscoSense 300 регистрировали температуру и соленость воды у дна. Грунт промывали через плавающее сито с ячеей 1 мм. Животных фиксировали 4 %-ным раствором формальдегида. Обработку материала проводили в

лабораторных условиях. Для каждой станции пересчитывали биомассу и численность особей на 1 м² поверхности дна.

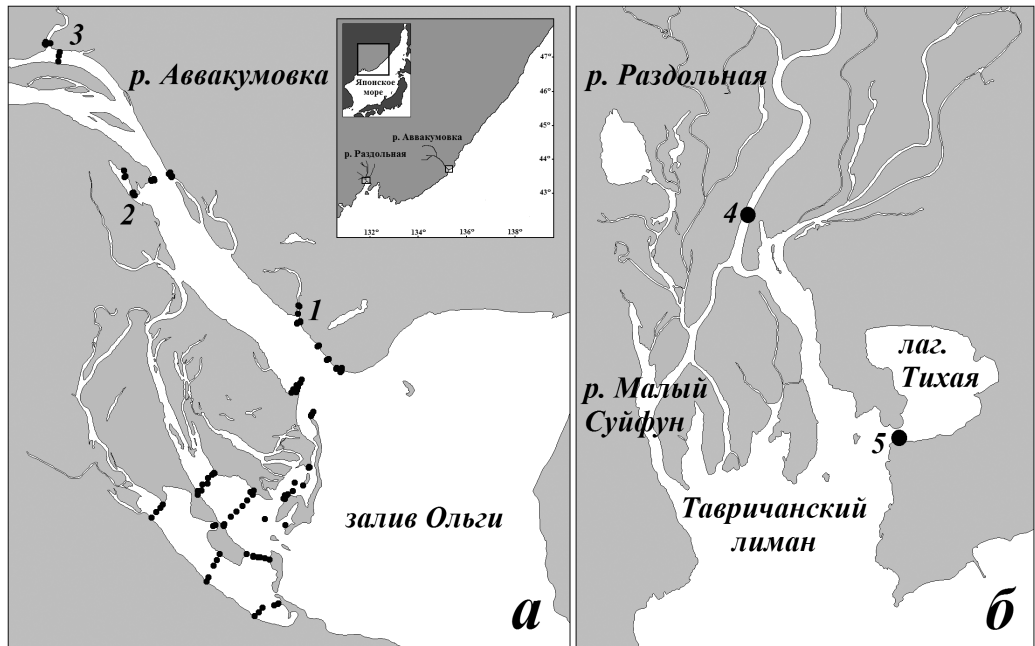


Рис. 1. Карта-схема района исследований: а — эстуарий р. Аввакумовка (1 — «нижняя» протока, 2 — «средняя» протока, 3 — «верхняя» протока; черные точки — станции гидробиологической съемки); б — эстуарий р. Раздольной (4 — р. Малый Суифун; 5 — Тавричанский лиман; черные круги — места отбора проб *C. japonica*)

Fig. 1. Scheme of studied area: а — estuary of Avvakumovka River (1 — lower channel, 2 — middle channel, 3 — upper channel; black points — sites of sampling); б — estuary of Razdolnaya River (4 — Maly Suifun; 5 — Tavrichansky Liman; black circles — *C. japonica* samplings)

Размерную и возрастную структуру, а также рост исследуемого вида изучали в трех протоках, в разной степени удаленных от устья реки («нижняя», «средняя» и «верхняя») (рис. 1). Одновременные выборки моллюсков получены в сентябре при помощи сачка в приустьевой части проток. Всего промерено 338 экз. Длину раковины (L , мм) измеряли на свежем материале штангенциркулем с точностью до 0,1 мм, общую массу тела (W , г) — на электронных весах «Vibra» с точностью до 0,001 г. Для расчета соотношения между общей массой тела и длиной раковины использовали уравнение простой аллометрии (Алимов и др., 1990). Индивидуальный возраст определяли по кольцам задержки роста на поверхности раковины в соответствии с известными методиками (Oshima et al., 2004; Ryu et al., 2005). Поскольку пробы живых моллюсков были добыты сразу же после сезона размножения (Калинина и др., 2006), возраст всех особей был отнесен к целым годам.

Количественные характеристики группового линейного роста получены по 25 крупноразмерным особям из каждой протоки. Для уточнения роста моллюсков на первых годах жизни (у старшевозрастных животных макушки раковин корродированны) дополнительно промерено еще по 25 экз. длиной до 20 мм. Для сравнения в работу также включены данные за июль 2016 г. по линейному росту корбикулы из двух участков эстуария р. Раздольной (основного русла и восточной части Тавричанского лимана у входа в лагуну Тихую (по 20 экз.)) (рис. 1). В качестве модели линейного роста использовали уравнение Берталанфи:

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}],$$

где L_t — длина раковины моллюска, мм; t — возраст, г; L_∞ — теоретически предельная длина раковины; k — коэффициент, характеризующий скорость затухания процесса роста; t_0 — возраст, в котором длина раковины равна нулю (Мина, Клевезаль, 1976).

Производство корбикулы ориентировочно оценивали физиологическим методом по скорости трат кислорода на обмен (Заика, 1983):

$$P = R_i K_2 / (1 - K_2),$$

где P — продукция, гС/м² в сутки; R_i — траты на обмен при температуре t , °С, гС/м² в сутки; K_2 — коэффициент использования ассимилированной энергии пищи на образование продукции (принят равным 0,26) (Умнов, Алимов, 1979).

Энергетические траты корбикулы на 1 м² рассчитаны по уравнению:

$$R_i = 24RN,$$

где R — скорость потребления кислорода в расчете на одну особь за час; N — средняя плотность животных, экз./м².

Уравнение зависимости дыхания (R , кал/час) от средней массы особи (w , г) имеет вид: $R = 0,31w^{0,57}$ (при $t = 20$ °С) (Орлова, 1990). Для приведения скорости дыхания к наблюдаемой температуре вычисляли соответствующую поправку по формуле (Дулепов, 1995) $T_{cor} = 4,76e^{-0,075t_0}$. Калорийность корбикулы взята равной 0,38 ккал/г сырой массы (Жирков, 2010). Для пересчета трат на обмен в единицы массы углерода (гС) использовано известное соотношение: 1 мгС = 10,7 кал (Алимов, 1989). Продолжительность вегетационного сезона приняли равной 180 сут (Комендантов, Орлова, 1990). Физиологический рацион (количество потребленной пищи) определяли по балансовому равенству (Винберг, 1956):

$$D = A/U,$$

где A — ассимилированная энергия; U — коэффициент усвояемости пищи.

Ассимилированная энергия рассчитана по формуле (Заика, 1983) $A = P + R_i$. Коэффициент усвояемости пищи равен 0,6 (Комендантов, Орлова, 2003).

Для генотоксикологического анализа отобраны половозрелые особи корбикулы из «нижней» (20 экз.) и «средней» (25 экз.) проток (рис. 1). Использовали щелочной вариант кометного анализа (Singh et al., 1988), адаптированного к морским организмам (Mitchelmore et al., 1998). Визуализацию и регистрацию ДНК-комет осуществляли с помощью сканирующего флуоресцентного микроскопа (Zeiss, AxioImager A1), оснащенного цифровой фотокамерой AxioCam MRc. Обработка цифровых изображений выполнена посредством компьютерной программы CometScore Freeware v1.5 (http://www.autocomet.com/products_cometscore.php). Для каждой кометы определяли два параметра: долю ДНК в хвосте кометы и длину хвоста кометы. Для обсчета изображений комет применяли метод визуальной классификации (Collins et al., 1995) и на его основе высчитывали индекс генетического повреждения:

$$\text{ИГП} = (C_1 + 2C_2 + 3C_3 + 4C_4) / (\Sigma C_{0-4}),$$

где C_0, C_1, C_2, C_3, C_4 — класс комет разной степени поврежденности (Cavas, Konen, 2008).

В каждой экспериментальной группе анализировали по 2 слайда (1 слайд = 1 параллель), содержащих не менее 100 комет в каждом. Статистическую оценку результатов проводили по каждому эксперименту путем сравнения среднегрупповых показателей ($P < 0,05$) поврежденности ДНК в обеих группах моллюсков с использованием непараметрического критерия Даннета.

Результаты и их обсуждение

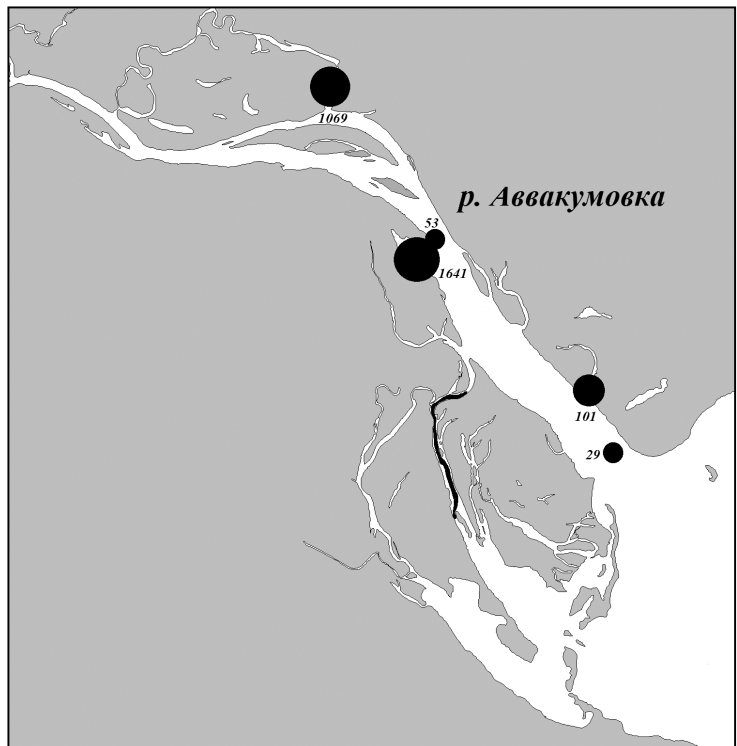
Краткая характеристика р. Аввакумовка. Горная река, впадает в зал. Ольги. Ее общая протяженность около 67 км, площадь бассейна 3170 км², общее падение реки 770 м. Суммарный сток 1 817 600 тыс. м³. Река течет среди крупнохолмистой местности. Долина глубокая, преимущественно прямая. Ширина долины 2–3 км, в приустьевой части 4–5 км. В ритральной зоне ширина реки — 20–25 м, глубина — 0,4–0,8 м, скорость течения — 0,8–1,4 м/с, дно галечное. Весеннее половодье чаще всего бывает смешанным. Его максимум обычно приурочен к середине апреля, наибольшая высота составляет 0,4–0,6 м. В конце апреля — начале мая весеннее половодье оканчивается. В теплую часть года по реке проходят 2–3, иногда до 5 дождевых паводков,

причем в августе или сентябре они достигают наибольшей силы и высоты (высота над меженным уровнем 2,0–2,5 м). Длина внутреннего эстуария 11 км. Максимальная ширина в устье 800,0 м, средняя глубина в эстуарии 1,5 м. Лагуны мелководные, на большей акватории их глубина менее 0,6 м. Преобладающий тип грунта — песок, ил. Эстуарий р. Аввакумовка относится к мезогалинному типу, его воды имеют типичную для эстуариев Приморья двухслойную структуру: верхний слой почти пресный (0–5 ‰), нижний — осолоненный (14–24 ‰). Температура воды характеризуется сезонной изменчивостью и по нашим данным в придонном слое в мае составляла 8,8–14,9 °С, в июле — 14,0–24,0 °С и в сентябре — 15,9–22,5 °С.

Распределение корбикулы. Полученные материалы дополняют литературные сведения (Явнов, Раков, 2002) и свидетельствуют о том, что в нижнем течении р. Аввакумовка корбикула обитает на расстоянии до 5 км вверх от устья (рис. 2). Моллюски селятся на песчаных и заиленных песчаных грунтах на глубинах от 0,5 до 1,5 м в протоках (Явнов, Раков, 2002; наши данные) и от 0,5 до 1,2 м (предельная глубина исследований) в основном русле. Локальные скопления приурочены к протокам с умеренной скоростью течения. В приустьевых пространствах проток плотность поселения моллюсков в 1996 г. достигала 262 экз./м² (Явнов, Раков, 2002), в 2012 г. — 175 экз./м² (наши данные). В «нижней» протоке этот показатель в среднем равен $7,7 \pm 0,6$ (0–20,0) экз./м², биомасса — $101,1 \pm 16,8$ (0–450,3) г/м², в «средней» — $79,6 \pm 12,3$ (3,9–175,0) экз./м² и $1641,4 \pm 272,5$ (105,9–3882,0) г/м², в «верхней» протоке — $68,4 \pm 15,4$ (3,9–108,0) экз./м² и $1069,3 \pm 242,3$ (85,9–1765,8) г/м² (рис. 2). В основном русле реки корбикула не так обильна — до 4,0 экз./м² и 53,4 г/м²*. В приустьевой зоне р. Аввакумовка она при средней плотности поселения $11,0 \pm 1,9$ экз./м² и биомассе $29,0 \pm 0,9$ г/м² встречается у левого берега совместно с довольно многочисленной здесь нутталлией *Nuttallia obscurata* (до 67,0 экз./м² и 238,0 г/м²). Корбикула не отмечена в приливно-отливной полосе, на отмелях основного русла, в мелководных лагунах и протоках со слабой динамикой вод (Явнов, Раков, 2002; наши данные).

Рис. 2. Распределение *S. japonica* в эстуарии р. Аввакумовка: черная полоса — по: Явнов, Раков, 2002; черные круги — наши данные (цифры — средняя биомасса, г/м²)

Fig. 2. *S. japonica* distribution in the estuary of Avvakumovka River: black strip — by: Явнов, Раков, 2002; black circles — authors' original data (numerals — biomass, g/m²)



* В наиболее глубоких участках эстуария корбикула, по-видимому, отсутствует из-за высокой солености придонного слоя воды. Хотя однозначно этого утверждать нельзя, поскольку исследованиями не были охвачены глубины от 1,5 до 5,0 м.

Таким образом, в отличие от олигогалинных и мезогалинных (Колпаков, 2016) эстуариев рек зал. Петра Великого (реки Раздольная, Гладкая, Артемовка, Шкотовка, Петровка), где корбикула распределяется в основном русле и крупных протоках одной широкой полосой на пригодных для обитания глубинах либо двумя полосами (у каждого берега) (Явнов, Раков, 2002; Астахов, Надточий, 2005), в мезогалинном эстуарии р. Аввакумовка она распределена так же, как в другой североприморской реке Киевка (Картаева, 2000): неравномерно в виде разрозненных локальных скоплений, приуроченных в основном к протокам придаточной системы. Максимальные показатели биомассы корбикулы ($3,9 \text{ кг/м}^2$) в исследуемом водотоке хотя и высокие, но существенно ниже, чем в олигогалинных эстуариях (в р. Раздольной более 40 кг/м^2 (Волова, 1972)).

На количественное распределение корбикулы влияют различные факторы окружающей среды, но зачастую оно определяется их совокупным действием (Fuji, 1955; Baba, 2006; Астахов, 2014). В эстуариях рек Приморья лимитирующее значение в распределении макрозообентоса принадлежит солености (Колпаков, Надточий, 2012). Соленостный толерантный диапазон корбикулы лежит в пределах 0–24,5 ‰ (Kado, Murgata, 1974; Ярославцева, 1981; Комендантов, Орлова, 2003), и с этой точки зрения условия в эстуарии р. Аввакумовка для нее не вполне благоприятны. Со скоростью течения и глубиной обитания можно связать отсутствие корбикулы на мелководьях. Осевшая на такие участки молодь, вероятно, вымывается из грунта во время паводков и наводнений (в основном русле) или подвергается губительному для нее промерзанию водоема в зимний период (в придаточной системе).

Размерная и возрастная структура. В водах Приморья корбикула достигает предельных для данного вида размера и возраста. В р. Раздольной встречаются особи с длиной раковины до 52 мм и возрастом до 14+ лет (Явнов, Раков, 2002; Астахов, 2015). В р. Аввакумовка этот вид также характеризуется крупными размерами и высокой продолжительностью жизни. Длина раковины самых крупных особей в наших сборах составила 53 мм, наибольший возраст — 13 лет. Так же, как и в других водоемах (Картаева, 2000; Явнов, Раков, 2002), размерная и возрастная структура корбикулы на разных участках реки различается (рис. 3).

В поселении из «нижней» протоки моллюски были представлены особями с длиной раковины 7,1–52,5 мм ($29,7 \pm 1,0$ мм) в возрасте 1–13 лет ($5,4 \pm 0,3$ года). В выборке преобладали мелко- и среднеразмерные моллюски 16–32 мм (56,0 %) младших и средних возрастных групп 3–6 лет (66,0 %). Гистограммы размерного и возрастного состава полимодальные.

В «средней» протоке диапазон размерных и возрастных признаков корбикулы также был широким: 4,5–53,0 мм ($38,3 \pm 0,9$ мм) и 1–13 лет ($8,0 \pm 0,2$ года). Однако здесь основу поселения формировали крупные особи 36–48 мм (68,8 %) старших возрастов — 7–10 лет (65,2 %). Размерная и возрастная структуры характеризовались полимодальностью.

В «верхней» протоке пределы изменчивости размеров и возраста моллюсков были значительно уже. Длина раковины моллюсков изменялась от 24,8 до 42,8 мм ($34,8 \pm 0,4$ мм), возраст — от 4 до 11 лет ($8,3 \pm 0,2$ года). Наиболее многочисленными были среднеразмерные особи 28–40 мм (86,0 %) средних и старших возрастов — 8–11 лет (71,1 %). В этом случае размерная структура соответствует уни-, а возрастная — полимодальному распределению.

Можно предположить, что низкая частота встречаемости мелкоразмерных (младших возрастных) групп в «средней» протоке либо их отсутствие в «верхней» является следствием ослабления, а в последнем случае даже прекращения процесса пополнения этих поселений жизнеспособной молодью. У двустворчатых моллюсков пополнение обычно блокируют взрослые животные того же вида (Буяновский, 2004). В пользу этого свидетельствует тот факт, что после изъятия из поселения корбикулы крупных особей на освободившейся площади возрастает количество ее молодежи (Явнов, 2000; Бобовский, 2011). Полимодальный тип распределения размерной и возрастной структуры у исследуемого вида, по-видимому, формируется в результате межгодовых

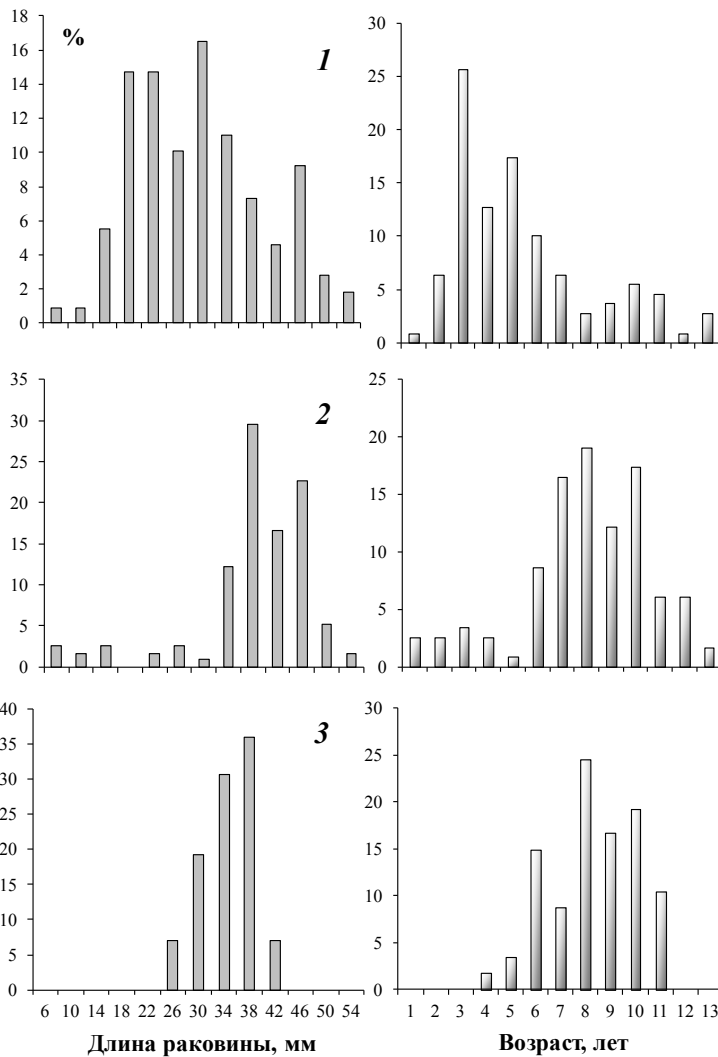


Рис. 3. Размерная (слева) и возрастная (справа) структуры *C. japonica* в эстуарии р. Аввакумовка в 2012 г.: 1 — «нижняя», 2 — «средняя», 3 — «верхняя» протоки
 Fig. 3. Size (left) and age (right) composition of *C. japonica* in the Avvakumovka River in 2012: 1 — lower channel, 2 — middle channel, 3 — upper channel

вариаций обилия оседающих из планктона личинок разной выживаемости тех или иных размерных (возрастных) групп, а также различий в темпах роста моллюсков одного поколения.

Пост. Соотношение между массой тела и длиной раковины корбикулы в эстуарии р. Аввакумовка удовлетворительно аппроксимируется уравнением простой аллометрии (табл. 1). Однако параметры уравнений из разных мест обитания различаются. Так, в «нижней» и «средней» протоках степенной коэффициент оказался близок к 3, в «верхней» — заметно меньше 3, т.е. в первых двух случаях моллюски растут в онтогенезе с сохранением геометрического подобия, в последнем — по принципу отрицательной аллометрии. По нашему мнению, такие различия в росте связаны не столько с условиями обитания животных, сколько с тем, что для расчета уравнений использованы разнокачественные выборки. В частности, выборка из «верхней» протоки включала только крупноразмерных моллюсков (молодь на данном участке отсутствовала). Это вполне согласуется с известными заключениями о различном характере линейно-веса-вого роста у беспозвоночных ювенильных и половозрелых особей (Мина, Клевезаль, 1976; Кафанов, Федотов, 1982; Кафанов, Ромейко, 1987).

Параметры зависимости длина раковины L — масса W ($W = aL^b$) *C. japonica* эстуария р. Аввакумовка

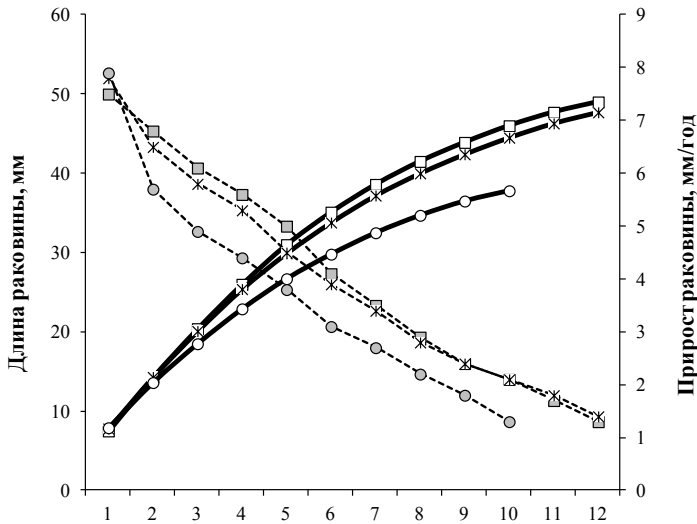
Table 1

Coefficients of size-weight relationship ($W = aL^b$) for *C. japonica* from the estuary of Avvakumovka River

Биотоп	Коэффициенты		SE ln a	SE b	R ²	lim	M ± SE	n
	a	b						
«Нижняя» протока	0,0004	2,984	0,0754	0,0351	98,1	7,1–52,5	29,7 ± 1,0	109
«Средняя» протока	0,0004	2,972	0,0715	0,0489	99,0	4,5–53,0	38,3 ± 0,9	115
«Верхняя» протока	0,0039	2,329	0,0647	0,0412	88,8	24,8–42,8	34,8 ± 0,4	114

Примечание. R² — коэффициент детерминации; lim — пределы варьирования длины раковины, мм; M ± SE — среднее значение ± стандартная ошибка, мм; n — объем выборки, экз.

Динамика возрастных изменений длины раковины корбикулы из эстуария р. Аввакумовка подчиняется общей для двустворок закономерности, когда линейные размеры, хотя и с замедлением, увеличиваются в течение всей жизни (Заика, 1983). При этом у особей из «нижней» и «средней» проток нарастание длины раковины в среднем происходит интенсивнее, чем в «верхней» протоке (рис. 4). Вне зависимости от места обитания наибольший прирост раковины наблюдается на первом году жизни. К 9–10 годам жизни моллюски достигают 70–80 % от физиологически возможной предельной величины длины раковины (табл. 2).



Промысловыми (длина раковины более 20 мм) моллюски становятся на третьем-четвертом годах жизни. Возрастные изменения общей массы тела корбикулы в эстуарии р. Аввакумовка находятся в соответствии с изменением ее размеров и описываются S-образной кривой. Максимальные весовые приросты приходятся на возраст 5–7 лет (рис. 4).

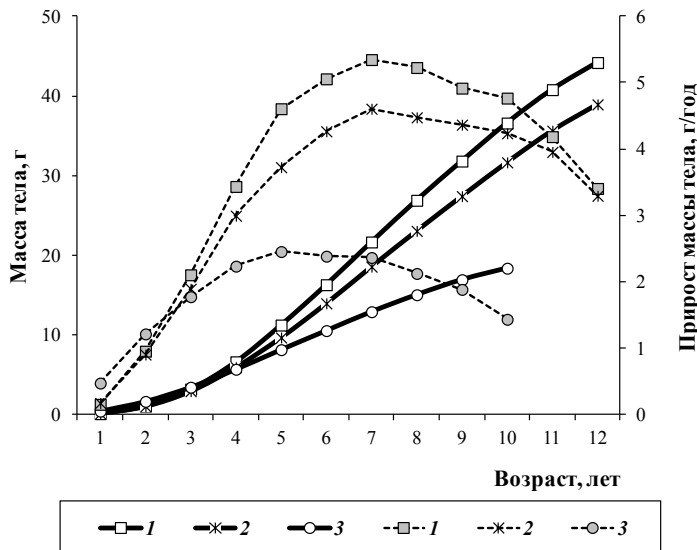


Рис. 4. Кривые линейного (сверху) и весового роста (снизу) *C. japonica* из эстуария р. Аввакумовка: 1 — «нижняя», 2 — «средняя», 3 — «верхняя» протоки. Сплошные линии — линейный и весовой рост; пунктир — линейные и весовые приросты

Fig. 4. Growth curves for linear (up) and weight (down) growth of *C. japonica* from the estuary of Avvakumovka River: 1 — lower channel, 2 — middle channel, 3 — upper channel. Solid lines — linear and weight growth curves; dotted lines — curves of linear and weight increments

Таблица 2
 Параметры уравнений Бергаланфи, описывающих групповой линейный рост *C. japonica*
 из эстуария р. Аввакумовка

Table 2

Parameters of von Bertalanffy equations for group linear growth of *C. japonica*
 from the estuary of Avvakumovka River

Биотоп	$L_{\infty} \pm SE$	$K \pm SE$	t_0	n
«Нижняя» протока	$58,9 \pm 2,1$	$-0,150 \pm 0,0123$	0,006	25
«Средняя» протока	$58,2 \pm 1,9$	$-0,143 \pm 0,0112$	0,041	25
«Верхняя» протока	$47,0 \pm 2,3$	$-0,162 \pm 0,0145$	0,179	25

Таким образом, моллюски в равной мере быстро растут как на песчаных («нижняя» протока), так и на заиленных песчаных («средняя» протока) грунтах. А вот в сопоставимых по средней удельной плотности массовых поселениях «средней» и «верхней» проток ежегодные приросты раковин различаются. Очевидно, что темпы роста корбикулы определяются комплексом факторов, в том числе и трофическим. По типу питания этот моллюск является фильтратором, потребляющим взвешенный детрит, фитопланктон и донные микроводоросли (Kasai, Nakata, 2005; Kasai et al., 2006). Есть основания полагать, что поселения корбикулы в «нижней» и «средней» протоках р. Аввакумовка приурочены к зоне маргинального фильтра (Лисицын, 1994), в котором происходит седиментация большей части взвешенного вещества речного стока, включая детрит, а также, как показано для других эстуариев Приморья, формируются повышенные концентрации бактериопланктона, фитопланктона и бактериобентоса (Колпаков, Терехова, 2013; Колпаков, Бегун, 2014). Исходя из этого, а также учитывая тот факт, что состав и количество пищи у корбикулы пропорционально плотности и составу кормовых объектов в толще воды (Лабай и др., 2003), следует, что моллюски здесь существуют в наиболее благоприятных для питания условиях.

Полученные эмпирические кривые группового линейного роста корбикулы хорошо соответствуют модельным кривым. С помощью уравнения Бергаланфи также описан рост моллюсков этого вида в водоемах Японии (Utoh, 1981; Oshima et al., 2004) и Кореи (Kwon et al., 2002; Ryu et al., 2005). В противоположность этим данным в Амурском лимане и ряде озер Сахалина у корбикулы между размерами раковины и возрастом установлена линейная зависимость (Лабай и др., 2003; Лабай, Чижиков, 2008; Дуленина, Дуленин, 2009, 2011). С такими заключениями нельзя согласиться. Прямолинейный тип роста обычно наблюдается в незрелых популяциях моллюсков, основу которых составляет быстрорастущая молодежь со слабым возрастным уменьшением годовых приростов (Шурова и др., 2004). В цитируемых же публикациях речь идет о росте животных, достигших половой зрелости в возрасте до 6 лет (Амурский лиман), 10 лет (оз. Невское) и 14 лет (оз. Тунайча). О неверной интерпретации полученных исследователями результатов можно судить по графикам «размерно-возрастной зависимости японской корбикулы» (Дуленина, Дуленин, 2009: рис. 6; Дуленина, Дуленин, 2011: рис. 3), на которых четко видно несоответствие общей тенденции к понижению с возрастом фактических значений ежегодных приростов раковины с расчетной прямой линией.

В сравнении с имеющимися в литературе количественными характеристиками линейного роста корбикулы из других частей ареала моллюски из эстуария р. Аввакумовка отличаются достаточно высокими темпами роста (табл. 3). Более интенсивный рост имеют обитатели рек п-ова Корея и р. Раздольной (южное Приморье), а моллюски из «верхней» протоки уступают в размерах еще и одновозрастным особям из ряда биотопов оз. Синдзи (о. Хонсю) и оз. Абасири (о. Хоккайдо). Широкая изменчивость роста, размеров раковины и продолжительности жизни, часто наблюдающаяся при анализе роста морских *Bivalvia* из разных географических районов (Матвеева, 1976; Кафанов, 1978; Veukema, Meehan, 1985; Селин и др., 1991; Озернюк, Зотин, 2006; Силина, 2009; и мн. др.), у анализируемого вида не прослеживается (табл. 3). Так происходит потому, что температурный режим внутренних вод определяется не только их географическим положением, но и типом водоема, его гидрографическими параметрами. Немаловажно

Таблица 3
Зависимость средней длины раковины (мм) от возраста и характеристики группового линейного роста *S. japonica* в разных частях ареала
Table 3
Mean shell length (mm) dependence on age and parameters of group linear growth for *S. japonica* from different parts of its natural habitat

Район	Регион	Широта, с.ш.	Возраст, годы												k , год ⁻¹	L_{∞} , мм	Источник данных	
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12				
Оз. Круглое	Приморье	44°37'	6,7	11,7	16,1	19,9	23,3	26,0	28,0	29,5	30,5	—	—	—	—	0,180	38,0	I
Р. Аввакумовка, 1	Приморье	43°72'	7,5	14,3	20,4	26,0	31,0	35,1	38,6	41,5	43,9	46,0	47,7	49,0	—	0,150	58,9	II
Р. Аввакумовка, 2	Приморье	43°73'	7,8	14,3	20,1	25,4	29,9	33,8	37,2	40,0	42,4	44,5	46,3	47,7	—	0,143	58,2	II
Р. Аввакумовка, 3	Приморье	43°75'	7,9	13,6	18,5	22,9	26,7	29,8	33,5	34,7	36,5	37,8	—	—	—	0,162	47,0	II
Оз. Абасири	Япония	43°57'	5,5	11,4	15,6	18,6	20,6	22,1	23,1	23,8	24,3	24,7	—	—	—	0,354	25,5	III
Оз. Абасири	Япония	43°57'	5,7	11,0	15,7	20,0	23,8	27,2	30,3	33,1	35,6	37,9	—	—	—	0,106	58,0	III
Оз. Абасири	Япония	43°57'	5,3	13,6	20,2	25,5	29,8	33,2	36,0	38,2	40,0	41,4	—	—	—	0,221	47,2	III
Р. Раздольная, 4	Приморье	43°30'	10,9	17,9	24,1	29,6	34,0	37,2	39,3	40,7	—	—	—	—	—	0,219	49,2	II
Р. Раздольная, 5	Приморье	43°30'	9,4	16,1	22,3	27,7	32,0	35,2	37,5	39,1	—	—	—	—	—	0,205	48,7	II
Оз. Огавара	Япония	40°48'	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,250	36,1	IV
Оз. Огавара	Япония	40°48'	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,195	28,0	IV
Р. Намдэ	Корея	38°00'	10,5	17,5	23,5	28,1	32,0	—	—	—	—	—	—	—	—	0,204	49,0	V
Р. Кохчан	Корея	35°32'	10,4	21,9	27,5	32,1	36,8	40,4	—	—	—	—	—	—	—	0,338	46,5	VI
Оз. Синдзи	Япония	35°26'	10,3	15,5	18,0	19,9	21,3	22,0	—	—	—	—	—	—	—	0,502*	22,9*	VII
Оз. Синдзи	Япония	35°26'	12,4	17,0	20,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,362*	27,5*	VII
Оз. Синдзи	Япония	35°26'	8,6	14,7	17,3	18,7	20,3	21,3	22,8	—	—	—	—	—	—	0,331	28,2	VIII
Р. Кандо	Япония	35°21'	5,4	10,4	14,7	18,6	22,2	25,3	28,1	30,5	32,8	34,7	—	—	—	0,115	50,9	IX

Примечание. I — Коллаков, 2011; II — наши данные; III — Utoh, 1981; IV — Fuji, 1997 (цит. по: Oshima et al., 2004); V — Kwon et al., 2002; VI — Ryu et al., 2005; VII — Takada et al., 2001; VIII — Oshima et al., 2004; IX — Kawashima et al., 1988.

* Наши расчеты. Обозначения биотопов рек Аввакумовка (1–3) и Раздольная (4, 5) как на рис. 1.

и то, что помимо температуры на рост японской корбикулы существенное влияние оказывают и другие факторы среды (Oshima et al., 2004), в частности соленость воды, состав грунта, обеспеченность пищей. В результате локальная изменчивость темпов роста моллюсков в пределах одного водоема (оз. Синдзи, оз. Абасири и р. Аввакумовка) перекрывает их широтную изменчивость.

Продукция. По нашим расчетам суточная продукция корбикулы (при $t = 20\text{ }^{\circ}\text{C}$) в «нижней» протоке эстуария р. Аввакумовка равна $8,2\text{ мгС/м}^2$, в «средней» — $109,1\text{ мгС/м}^2$, в «верхней» — $80,1\text{ мгС/м}^2$. Эти оценки вполне согласуются с опубликованными ранее для других водоемов. Так, в эстуариях зал. Посьета (р. Гладкая, лагуны Тегерте, Лебязья) в различных биоценозах продукция данного вида изменялась в пределах от $0,5$ до $719,0\text{ мгС/м}^2$ при биомассе от $0,1$ до $189,1\text{ гС/м}^2$ (Комендантов, Орлова, 2003), а в оз. Тунайча (южный Сахалин) — от $0,4$ до $188,8\text{ мгС/м}^2$ при биомассе от $0,03$ до $13,90\text{ гС/м}^2$ (Лабай, Роготнев, 2005). Удельная продукция (P/B , сут^{-1}) является функцией массы тела (w , г): $P/B = 0,0069w^{-0,43}$, поэтому наблюдаемый широкий разброс значений, кроме собственно биомассы, определяется различиями размерной структуры корбикулы в каждом из изученных водоемов.

Элементы годового энергетического баланса корбикулы в разных протоках эстуария р. Аввакумовка представлены в табл. 4. Траты на обмен этим видом находились в пределах $3,8\text{--}50,7\text{ гС/м}^2$, продукция — $1,3\text{--}17,8\text{ гС/м}^2$, ассимилированная энергия — $5,1\text{--}68,5\text{ гС/м}^2$. Количество потребленной моллюсками за год пищи (физиологический рацион) составило $8,5\text{--}114,2\text{ гС/м}^2$, т.е. превосходило их среднегодовую биомассу в $2,0\text{--}2,4$ раза. Величина годового P/B -коэффициента как сравнительно долгоживущего вида не превышала $0,31\text{--}0,37\text{ год}^{-1}$ *

Таблица 4

Элементы годового энергетического баланса *C. japonica* из эстуария р. Аввакумовка, гС/м^2
Table 4
Elements of annual energy balance for *C. japonica* in the estuary of Avvakumovka River, гС/м^2

Протока	R_i	P	A	D	B	F	P/B
«Нижняя»	3,8	1,3	5,1	8,5	3,6	3,4	0,37
«Средняя»	50,7	17,8	68,5	114,2	58,3	45,7	0,31
«Верхняя»	37,2	13,1	50,3	83,8	38,0	33,5	0,34

Примечание. R_i — траты на обмен; P — продукция; A — ассимилированная энергия; D — физиологический рацион; B — среднегодовая биомасса; F — фекалии; P/B — отношение продукции к биомассе (P/B -коэффициент).

Генотоксический статус. Генотоксический анализ корбикулы методом ДНК-комет из ряда эстуарных местообитаний зал. Петра Великого позволил ранжировать последние по степени загрязнения от самых «грязных» до самых «чистых» в следующий ряд: эстуарий р. Раздольной (включая лагуну Тихую), лагуна Лебязья (бухта Нарва, Амурский залив), эстуарии рек Партизанская и Артемовка (Слободскова, 2012). Молекула ДНК корбикулы из эстуария р. Аввакумовка практически не имеет деструктивных изменений (рис. 5, а), так как ДНК образует симметричное яркое ядро с незначительным количеством повреждений. Значения индекса генетического повреждения (ИГП) и доли (%) ДНК в хвосте комет у корбикулы р. Аввакумовка самые минимальные из исследованных (табл. 5). Для сравнения, в клетках жабр моллюсков, отобранных в эстуарии р. Раздольной, молекула ДНК образует хорошо выраженные кометы (рис. 5, б), а величины ИГП и доля (%) ДНК в хвосте комет в несколько раз выше, чем у моллюсков из других акваторий (табл. 5). Таким образом, корбикула в р. Аввакумовка практически не подвергается генотоксическому воздействию, а сам эстуарий можно охарактеризовать как чистый, в минимальной степени подверженный антропогенному загрязнению.

* В оз. Тунайча, где в сборах корбикулы присутствовало значительное количество молодежи (средняя масса особей в разных биоценозах $0,2\text{--}0,7\text{ г}$), величина годового P/B -коэффициента была более высокой — $0,8$ (Лабай и др., 2003).

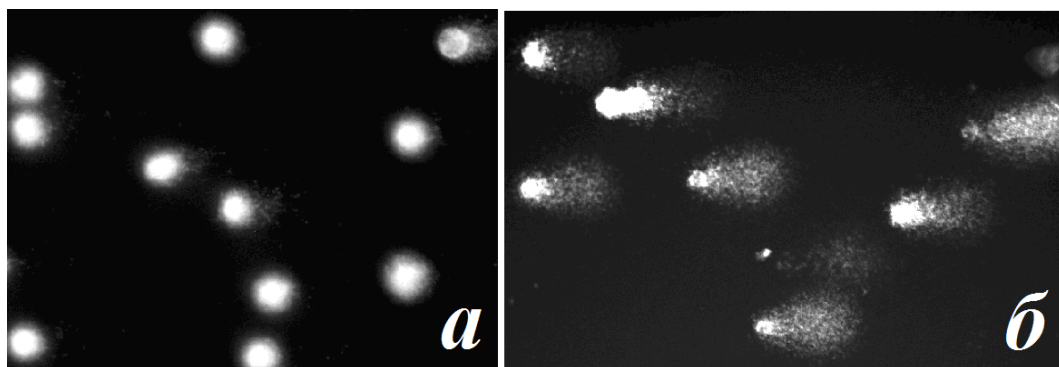


Рис. 5. Микрофотографии ДНК-комет, образованных клетками жабр *C. japonica*: **а** — р. Аввакумовка (оригинальные данные); **б** — р. Раздольная (по: Слободскова, 2012)

Fig. 5. Microphotographies of DNA-comets formed by gill cells of *Corbicula japonica*: **a** — from the Avvakumovka estuary (original data); **b** — from the Razdolnaya estuary (by: Слободскова, 2012)

Таблица 5

Основные параметры ДНК-комет клеток жабр *C. japonica* из ряда эстуариев Приморья (Слободскова, 2012; оригинальные данные)

Table 5

Main parameters of DNA-comets formed by gill cells of *C. japonica* from some estuaries of Primorye (original data and data from: Слободскова, 2012)

Водоем	Повреждение ДНК	
	Доля ДНК в «хвосте» кометы, %	ИГП
Р. Артемовка	4,3 ± 2,1	0,6
Р. Партизанская	14,8 ± 6,5	0,7
Р. Раздольная	36,6 ± 6,0	3,2
Лагуна Тихая	35,1 ± 5,3	3,1
Лагуна Лебяжья	23,2 ± 5,3	2,0
Р. Аввакумовка («средняя» протока)	4,2 ± 2,0	0,6
Р. Аввакумовка («нижняя» протока)	3,7 ± 1,9	0,5

Заключение

В эстуарии р. Аввакумовка корбикула встречается в основном русле и придаточной системе на расстоянии до 5 км от устья на песчаных и заиленных песчаных грунтах на глубинах от 0,5 до 1,5 м. Распределена неравномерно, преимущественно в виде разрозненных локальных скоплений, приуроченных к протокам с умеренной скоростью течения. При минимуме антропогенной нагрузки на водоем уровень повреждения генома моллюсков невысокий. Однако неоднородность и значительная изменчивость факторов среды сказывается на показателях обилия, размерной и возрастной структуры, а также темпах роста моллюсков в разных поселениях. В более благоприятных условиях находятся особи в поселениях проток нижней и средней частей эстуария. На этих участках наблюдаются регулярное пополнение молодью, высокая скорость линейного и весового роста, а также происходит достижение моллюсками максимальных размеров и возраста. Благодаря массовости корбикула в придаточной системе играет важную роль в трансформации органического вещества. Количество потребленной моллюсками за год пищи превосходит их среднегодовую биомассу в 2,0–2,4 раза.

Авторы глубоко благодарны начальнику Ольгинского наблюдательного пункта ТИНРО-центра А.И. Васильченко и заведующему континентальной научно-исследовательской станцией ТИНРО-центра Н.А. Черных за помощь в организации полевых исследований.

Список литературы

Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию : моногр. — Л. : Гидрометеоздат, 1989. — 152 с.

- Алимов А.Ф., Макарова Г.Е., Максимович Н.В.** Методы расчета продукции // Методы изучения двустворчатых моллюсков. — Л. : АН СССР, 1990. — С. 179–195.
- Астахов М.В.** Исследование популяции *Corbicula japonica* Prime, 1864 (Bivalvia) реки Раздольной (Приморье) // Теоретические проблемы экологии и эволюции : мат-лы 6-х Любимцевских чтений с общей темой «Проблемы популяционной экологии». — Тольятти : Кассандра, 2015. — С. 53–56.
- Астахов М.В.** Исследование *Corbicula japonica* Prime, 1864 (Bivalvia) из эстуарной зоны р. Киевка (Приморский край) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2014. — Вып. 6. — С. 50–58.
- Астахов М.В., Надточий В.А.** Сообщество корбикулы (*Corbicula japonica*) некоторых эстуарных систем южного Приморья // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — Вып. 3. — С. 130–138.
- Бобовский А.О.** Состояние поселения и ресурсы корбикулы японской (*Corbicula japonica*) в р. Раздольная // Актуальные проблемы экологии, морской биологии и биотехнологии : мат-лы 10-й регион. конф. студ., аспирантов и науч. организаций Дальнего Востока России. — Владивосток : ДВФУ, 2011. — С. 37–40.
- Борисовец Е.Э., Седова Л.Г.** Ресурсы промысловых беспозвоночных в прибрежных водах Приморья // ТИНРО–85. Итоги десятилетней деятельности. 2000–2010. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010 — С. 129–140.
- Буяновский А.И.** Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных : моногр. — М. : ВНИРО, 2004. — 306 с.
- Винберг Г.Г.** Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб : моногр. — Минск : БГУ, 1956. — 252 с.
- Волова Г.Н.** К фауне и экологии некоторых представителей бентоса солоноватых водоемов юга Приморья Японского моря // Гидробиол. журн. — 1970. — Т. 6, № 3. — С. 17–23.
- Волова Г.Н.** Классификация водоемов морского побережья южного Приморья по составу фауны // Фауна и рыбохозяйственное значение прибрежных вод северо-западной части Тихого океана. — Владивосток : ДВГУ, 1972. — Т. 60. — С. 117–133.
- Дуванская Н.А., Брегман Ю.Э.** Размерно-весовая структура и рост корбикулы японской в бассейне реки Киевка // Биомониторинг и рациональное использование гидробионтов : тез. докл. конф. молодых ученых. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1997. — С. 19–20.
- Дуванская Н.А., Кривошеева А.В.** Размерная структура и рост корбикулы японской в лагуне Лебяжьей (Южное Приморье) // Регион. конф. по актуальным проблемам морской биологии и экологии студентов, аспирантов и молодых ученых : тез. докл. — Владивосток : ДВГУ, 1998. — С. 37–38.
- Дуленина П.А., Дуленин А.А.** Обоснование вывода корбикулы японской (*Corbicula japonica*, Prime 1864) из Красной книги Хабаровского края // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 165. — С. 65–73.
- Дуленина П.А., Дуленин А.А.** Распределение и биологические показатели корбикулы японской (*Corbicula japonica*) в Амурском лимане // Состояние морских экосистем, находящихся под влиянием стока реки Амур. — Владивосток : Дальнаука, 2009. — С. 176–183.
- Дуленов В.И.** Продукционные процессы в популяциях водных животных : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1995. — 246 с.
- Жирков И.А.** Жизнь на дне. Биогеография и биоэкология бентоса : моногр. — М. : КМК, 2010. — 453 с.
- Заика В.Е.** Сравнительная продуктивность гидробионтов : моногр. — Киев : Наук. думка, 1983. — 208 с.
- Калинина Г.Г., Матросова И.В., Евдокимова А.В., Евдокимов В.В.** Сезонная характеристика гаметогенеза корбикулы японской *Corbicula japonica* // Цитол. — 2006. — Т. 48, № 2. — С. 149–152.
- Каргаева Л.В.** Размерно-весовая характеристика и характер распределения скоплений корбикулы японской рек Киевка, Лебединой, Раздольной и лагуны Лебяжьей // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 320–325.
- Кафанов А.И.** Температурная изменчивость линейного роста и продолжительность жизни у шести видов подсемейства Clinocardiinae Kafanov, 1975 (Mollusca, Cardiidae) // Зоол. журн. — 1978. — Т. 57, вып. 10. — С. 1480–1488.
- Кафанов А.И., Ромейко Л.В.** Морфометрическая изменчивость мидии *Mytilus edulis* в северо-западной части Японского моря // Фауна и распределение моллюсков: Северная Пасифика и Полярный бассейн. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1987. — С. 104–114.

- Кафанов А.И., Федотов П.А.** Зависимость между длиной и массой тела у некоторых амфипод литорали бухты Витязь (Японское море) // Биол. моря. — 1982. — № 4. — С. 12–19.
- Колпаков Е.В.** Рост и продолжительность жизни двустворчатого моллюска *Corbicula japonica* (Corbiculidae) в озере Круглое (Тернейский район, Приморский край) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2011. — Вып. 5. — С. 160–165.
- Колпаков Н.В.** Продукция рыб в эстуариях Приморья // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 184. — С. 3–22.
- Колпаков Н.В., Бегун А.А.** Состав и распределение микроводорослей в эстуарии реки Суходол (Уссурийский залив, залив Петра Великого) в осенний период. 1. Фитопланктон // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 115–126.
- Колпаков Н.В., Надточий В.А.** Макрозообентос эстуариев южного Приморья: состав, структура, пространственно-временная изменчивость // Мат-лы Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летию юбилею ФГУП «КамчатНИРО». — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2012. — С. 467–480.
- Колпаков Н.В., Терехова В.Е.** Количественные оценки сообществ бактерий планктона, бентоса и эпифитона эстуариев рек Суходол и Раздольная (залив Петра Великого) в летний период // Научно-практические вопросы регулирования рыболовства : мат-лы 2-й междунар. науч.-практ. конф. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2013. — С. 201–208.
- Комендантов А.Ю., Орлова М.И.** Дальнейшее изучение макрозообентоса реки Гладкой (залив Посьета, Японское море) // Тр. ЗИН АН СССР. — 1990. — Т. 218. — С. 161–174.
- Комендантов А.Ю., Орлова М.И.** Экология эстуарных двустворчатых моллюсков и полихет Южного Приморья : моногр. — СПб. : ЗИН РАН, 2003. — 162 с.
- Лабай В.С., Заварзин Д.С., Мотылькова И.В., Коновалова Н.В.** Корбикула *Corbicula japonica* (Bivalvia) озера Тунайча: условия обитания, некоторые аспекты морфологии и биологии вида // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2003. — Вып. 2. — С. 143–152.
- Лабай В.С., Роготнев М.Г.** Состав, структура и сезонная динамика макробентоса озера Тунайча (южный Сахалин) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — Вып. 3. — С. 62–94.
- Лабай В.С., Чижиков С.О.** Сравнительный анализ параметров роста некоторых крупных двустворчатых моллюсков (Bivalvia) из пресных и солоноватых вод о. Сахалин // Тр. СахНИРО. — 2008. — Т. 10. — С. 147–156.
- Лисицын А.П.** Маргинальный фильтр океанов // Океанол. — 1994. — Т. 34, № 5. — С. 735–747.
- Мандрыка О.Н.** Исследование популяций двустворчатого моллюска *Corbicula japonica* Prime из солоноватых озер побережья Японского моря // Вест. ЛГУ. — 1981. — № 15, вып. 3. — С. 18–25.
- Матвеева Т.А.** Биология двустворчатого моллюска *Turtonia minuta* в различных частях ареала // Биол. моря. — 1976. — № 6. — С. 33–39.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.** Рост животных : моногр. — М. : Наука, 1976. — 291 с.
- Озернюк Н.Д., Зотин А.А.** Сравнительный анализ роста мидий *Mytilus edulis* из разных районов Белого моря // Изв. РАН. Сер. биол. — 2006. — № 2. — С. 188–192.
- Орлова М.И.** Экология эстуарных двустворчатых моллюсков Южного Приморья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л. : ЗИН АН СССР, 1990. — 20 с.
- Раков В.А., Опарей А.А.** Популяционная структура и рост меченых пресноводных и солоноватоводных двустворчатых моллюсков Лазовского района Приморского края // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — Вып. 3. — С. 432–455.
- Селин Н.И., Гоголев А.Ю., Буяновский А.И.** Локальная и широтная изменчивость линейного роста двустворчатого моллюска *Modiolus kurilensis* // Биол. моря. — 1991. — № 3. — С. 45–54.
- Силина А.В.** *Ruditapes philippinarum* (Bivalvia) из субтропических и низкобореальных районов Японского моря: сравнение субфоссильных скоплений раковин // Бюл. Дальневост. малакол. общ-ва. — 2009. — Вып. 13. — С. 70–77.
- Слободскова В.В.** Оценка воздействия неблагоприятных факторов среды на морских двустворчатых моллюсков с помощью метода ДНК-комет : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТОИ ДВО РАН, 2012. — 19 с.
- Слободскова В.В., Солодова Е.Е., Челомин В.П.** Использование моллюска *Corbicula japonica* (Bivalvia) для оценки генотоксичности эстуарных вод // Вест. МГОУ. — 2011. — № 3. — С. 86–91.

Умнов А.А., Алимов А.Ф. Соотношение продукции с общим потоком энергии через популяцию // Общие основы изучения водных экосистем. — Л. : Наука, 1979. — С. 133–139.

Шурова Н.М., Варигин А.Ю., Стадниченко С.В. Изменение популяционных характеристик черноморской мидии в условиях эвтрофирования и гипоксии морских прибрежных вод // Экол. моря. — 2004. — Вып. 65. — С. 94–99.

Явнов С.В. Некоторые результаты изучения и промысла моллюсков рода *Corbicula* (Bivalvia) в бассейне реки Раздольной // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 334–341.

Явнов С.В., Раков В.А. Корбикула : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 145 с.

Ярославцева Л.М. Исследование адаптаций к опреснению некоторых морских моллюсков Японского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1981. — 20 с.

Baba K. Ecological study on spawning and early life stage of the brackish water bivalve *Corbicula japonica* in Lake Abashiri // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. Stn. — 2006. — № 71. — P. 1–41.

Beukema J.J., Meehan B.W. Latitudinal variation in linear growth and other shell characteristics of *Macoma balthica* // Mar. Biol. — 1985. — Vol. 90, № 1. — P. 27–33.

Cavas T., Konen S. *In vivo* genotoxicity testing of the amnesic shellfish poison (demonic acid) in piscine erythrocytes using the micronucleus test and the comet assay // Aquat. Toxicol. — 2008. — Vol. 90. — P. 154–159.

Collins A.R., Ma A.G., Duthie S.J. The kinetics of repair of oxidative DNA damage (strand breaks and oxidized pyrimidine) in human cells // Mutation Res. — 1995. — Vol. 336. — P. 69–77.

Fuji A. Some ecological aspects of Zyusan-Gata with special reference to the habitats of *Corbicula japonica* group // Bull. Fac. Fish. Hokk. Univ. — 1955. — Vol. 8, № 3. — P. 178–184.

Kado Y., Murata O. Responses of brackish-water and fresh-water clams *Corbicula japonica* and *Corbicula leana* to variation of salinity // J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 1 (Zool.). — 1974. — Vol. 25, № 2. — P. 217–224.

Kasai A., Nakata A. Utilization of terrestrial organic matter by the bivalve *Corbicula japonica* estimated from stable isotope analysis // Fish. Sci. — 2005. — Vol. 71, Iss. 1. — P. 151–158.

Kasai A., Toyohara H., Nakata A. et al. Food sources for the bivalve *Corbicula japonica* in the foremost fishing lakes estimated from stable isotope analysis // Fish. Sci. — 2006. — Vol. 72, Iss. 1. — P. 105–114.

Kawashima T., Yamane Y., Yamamoto K. Growth of *Corbicula japonica* in River Kando and morphological difference from *Corbicula japonica* in Lake Shinji-ko // Rep. Fish. Res. Stat. Shimane Prefect. — 1988. — Vol. 5. — P. 94–102.

Kwon D.H., Kang Y.J., Kim W.K., Lee C.S. Population dynamics of *Corbicula* (*Corbicula japonica* Prime from Nandae Stream in Yangyang, Korea // J. Kor. Fish. Soc. — 2002. — Vol. 35, № 6. — P. 686–695.

Mitchelmore C.L., Birmelin C., Livingstone D.R., Chipman J.K. Detection of DNA strand breaks in isolated mussel (*Mytilus edulis* L.) digestive gland cells using the «Comet» assay // Ecotoxicol. Env. Safety. — 1998. — Vol. 41. — P. 51–58.

Oshima K., Suzuki N., Nakamura M., Sakuramoto K. Shell growth and age determination of the brackish water bivalve *Corbicula japonica* in Lake Shinji, Japan // Fish. Sci. — 2004. — Vol. 70. — P. 601–610.

Ryu D.K., Chung E.Y., Kim Y.H. Age and growth of the brackish water clam, *Corbicula japonica* Prime on the West Coast of Korea // Kor. J. Malacol. — 2005. — Vol. 21, № 1. — P. 57–64.

Singh N.P., McCoy M.T., Tice R.R., Scheider E.L. A simple technique for quantification of low levels of DNA damage in individual cells // Exp. Cell Res. — 1988. — Vol. 237. — P. 123–130.

Takada Y., Sonoda T., Nakamura M., Nakao S. Growth and settlement of the Bivalve, *Corbicula japonica* population in Lake Shinji // Nippon Suisan Gakkaishi. — 2001. — Vol. 67. — P. 678–686.

Utoh H. Growth of the brackish-water bivalve, *Corbicula japonica* Prime, in Lake Abashiri // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. Stn. — 1981. — V. 23. — P. 65–81.

Поступила в редакцию 3.10.16 г.