

УДК 579.6:594

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ

**КУЛЬТИВИРУЕМАЯ САПРОТРОФНАЯ
МИКРОБИОТА ПРИМОРСКОГО ГРЕБЕШКА
MIZUHOPECTEN YESSOENSIS (JAY, 1857)
(MOLLUSCA: BIVALVIA) ИЗ ЗАЛ. АНИВА
(О. САХАЛИН)**

**А. В. Полтева (a.polteva@sakhniro.ru),
Е. В. Галанина**

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии» (ФГБНУ «ВНИРО»)

Сахалинский филиал («СахНИРО»)
Россия, г. Южно-Сахалинск, 693023, ул. Комсомольская, 196

Полтева А. В., Галанина Е. В. Культивируемая сапротрофная микробиота приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) (Mollusca: Bivalvia) из зал. Анива (о. Сахалин) // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Труды «СахНИРО». – Южно-Сахалинск : «СахНИРО», 2022. – Т. 18. – С. 91–102.

Приведены данные по составу культивируемых сапротрофных бактерий, выделенных из внутренних органов, тканей и полостной жидкости приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857), собранного на одном из участков обитания моллюсков в зал. Анива. Изучение микробиоты моллюсков проводилось с мая по сентябрь 2011–2013 гг. За период исследований была выделена и протестирована 71 чистая культура бактерий. Таксономически выделенные микроорганизмы принадлежали к 14 родам из 12 семейств. По числу видов доминировали два рода – *Vibrio* и *Pseudomonas*. Видовой состав сапротрофной микробиоты год от года менялся. Ежегодно встречались патогенные для моллюска *Vibrio alginolyticus* и *Vibrio vulnificus*.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: остров Сахалин, залив Анива, приморский гребешок, *Mizuhopecten yessoensis*, бактерии.

Табл. – 3, ил. – 1, библиогр. – 43.

Polteva A. V., Galanina E. V. Cultivated saprotrophic microbiota of the scallop *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) (Mollusca: Bivalvia) sampled in Aniva Bay (Sakhalin Island) // Water life biology, resources status and condition of inhabitation in Sakhalin-Kuril region and adjoining water areas : Transactions of the “SakhNIRO”. – Yuzhno-Sakhalinsk : “SakhNIRO”, 2022. – Vol. 18. – P. 91–102.

The data on the composition of cultivated saprotrophic bacteria isolated from the internal organs, tissues and cavity fluid of the scallop *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) collected at one of the sites of mollusk habitat in the Aniva Bay are presented.

The study of microbiota of mollusks was conducted from May to September 2011–2013. During the research period, 71 pure bacterial cultures were isolated and tested. The taxonomically

isolated microorganisms belonged to 12 genera from 10 families. According to the number of species, two genera dominated among the isolated bacteria – *Vibrio* and *Pseudomonas*. The species composition of the isolated saprotrophic microbiota varied from year to year. Pathogenic for the mollusk *Vibrio alginolyticus* and *Vibrio vulnificus* were isolated annually.

KEYWORDS: Sakhalin Island, Aniva Bay, scallop, *Mizuhopecten yessoensis*, bacteria.

Tabl. – 3, fig. – 1, ref. – 43.

ВВЕДЕНИЕ

Приморский гребешок является одним из перспективных объектов искусственного воспроизводства в прибрежных водах острова Сахалин. Мониторинг популяций гребешка в Сахалино-Курильском регионе ведется с 60-х гг. прошлого столетия. Хорошо изучены состояние ресурсов гребешка и особенности его воспроизводства (Шпакова, 2004; Галанин и др., 2019). Есть данные о популяционно-генетической структуре (Долганов, Пудовкин, 1998) и паразитарной зараженности (Курочкин, Цимбалюк, 1982; Стексова, 2008; Стексова, Ширманкина, 2008). Однако сведений о микрофлоре моллюска за весь период исследований получено не было.

В последние десятилетия накоплены некоторые данные о микрофлоре двустворок из природных скоплений и морских хозяйств Приморья, где моллюски воспроизводятся в условиях, довольно сходных с сахалинскими. Установлено, что микрофлора гребешков, мидий и устриц в основном состоит из сапротрофных грамотрицательных и грамположительных бактерий, а также споровых форм и дрожжеподобных грибов (Авдеева и др., 1991; Беленева и др., 2003, Беленева, 2008). Моллюски могут являться носителями условно-патогенных бактерий рр. *Vibrio*, *Pseudomonas*, *Aeromonas*, которые входят в состав планктонной микробиоты морей (Коваленко, 1989; Беленева, Жукова, 2009; Беленева, 2020). Во внутренних органах и тканях моллюсков, развивающихся в загрязненных водах, как правило, присутствуют бактерии из сем. Enterobacteriaceae, причем в количествах, значительно превышающих их содержание в воде (Григорьева, 2005).

В настоящей работе приведены результаты исследований, цель которых состояла в изучении сапротрофной микробиоты, легко выделяемой на питательных средах простого состава и контаминирующей внутренние органы и ткани приморского гребешка из прибрежного естественного поселения в зал. Анива.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования микрофлоры приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* были проведены с 2011 по 2013 г. Моллюсков собирали водолазным способом на глубине 10–17 м в северо-восточной части зал. Анива по траверзу м. Утесный (рис.).

Моллюсков доставляли в лабораторию в живом виде охлажденными в термодержателях. Всего был исследован 71 экз. Из них 64 имели промысловый размер (высота раковины >12 см). Средний вес моллюсков в выборках приведен в таблице 1.

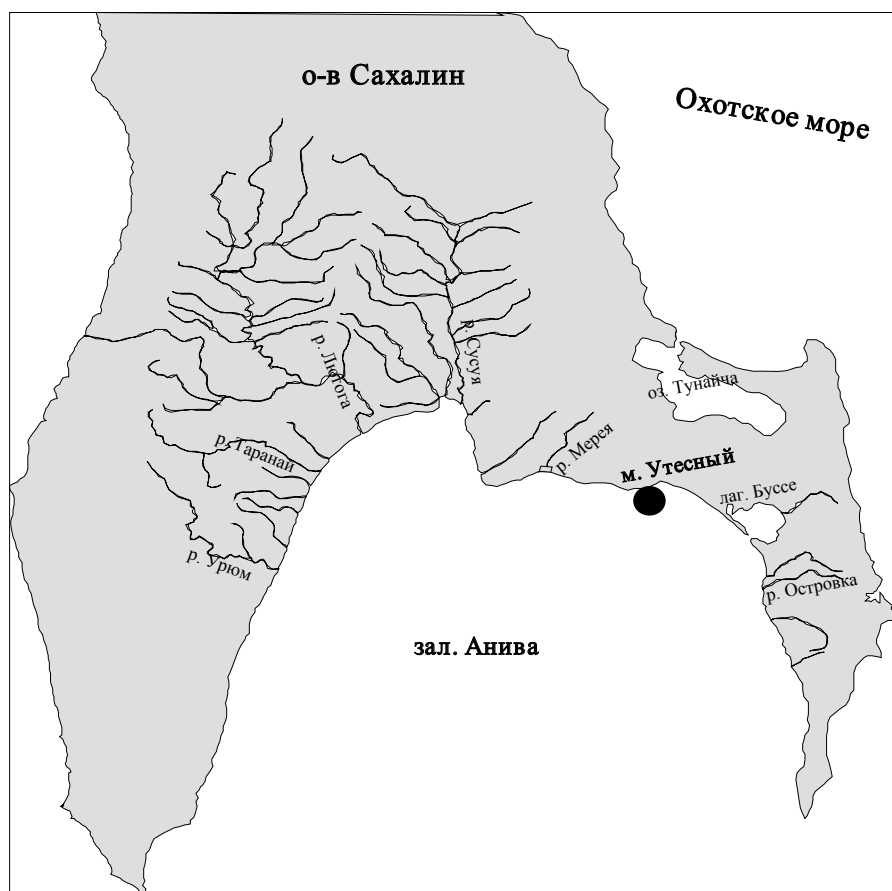


Рис. Район отбора проб приморского гребешка в 2011–2013 гг.

Fig. The sampling area of the scallop *Mizuhopecten yessoensis* in 2011–2013

Таблица 1

Размер выборки/Средний вес моллюсков в выборке, экз./г

Table 1

Sample size/average weight of mollusks in the sample, specimens/g

Год исследований	Сроки отбора				
	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь
2011	—*	10/305,50	5/386,60	5/389,10	6/359,75
2012	5/474,40	10/439,00	5/401,00	5/427,10	—
2013	10/462,70	5/264,20	—	5/281,20	—

* Исследования не проводились.

Бактериологическому исследованию у моллюсков подвергались мускул-аддуктор, печень (пищеварительная железа), жабры, мантийная (полостная) жидкость. Необходимо отметить, что при проведении описываемых исследований авторы намеренно отказались от метода средней пробы, довольно часто используемого для анализа микрофлоры моллюсков, который предполагает

выполнение посевов из гомогената органов и тканей от нескольких особей. Посевы моллюсков выполнялись от каждой особи отдельно, что при небольшой выборке в 5–10 экз. позволяет выявить и оценить особенности контаминации отдельных органов и тканей.

Перед посевами раковины гребешка очищали от обрастаний, затем асептически вскрывали специальным ножом. Нож перед вскрытием фламбировали. Из печени и мускула материал отбирали петлей, проворачивая ее в исследуемых тканях. Перед отбором материала поверхность органа прижигали раскаленным скальпелем, далее, соблюдая стерильность, делали небольшой разрез для удобства отбора материала крупной петлей. Для выделения бактерий с поверхности жабр посев выполняли небольшим отсеченным фрагментом органа, тщательно растирая его по всей поверхности среды в чашке. Мантийную жидкость объемом 0,1 мл отбирали стерильной пипеткой, вносили в чашку и распределяли равномерно по поверхности среды шпателем.

Охватить все разнообразие микроорганизмов, заселяющих органы и ткани моллюсков, не являлось целью исследований. Усилия были сосредоточены на группе сапротрофных бактерий, которые хорошо развивались на агаровой среде после выделения и активно росли при многократных пересевах. Для первичного выделения этой группы использовали среду простого состава – ГРМ-агар (ФБУН «ГНЦ ПМБ», Оболенск), приготовленную на морской воде из залива. Посевы инкубировали при комнатной температуре в течение 5–6 суток для отчетливого проявления морфологии колоний.

Параллельно с посевами на ГРМ-агар выполняли посевы из органов и тканей на дифференциально-диагностический агар (ДДА) (**МУК 4.2.2046-06, 2006**) для обнаружения бактерий из р. *Vibrio*, в том числе видов возбудителей инфекционных заболеваний гребешка.

Бактерии, формировавшие на ГРМ-агаре морфологически однотипные колонии, выделяли в чистую культуру. Подозрительные на вибрионы колонии также проверяли на чистоту. У чистых культур на первом этапе определяли форму клеток, подвижность, грампринадлежность, наличие цитохромоксидазы, каталазы, аргининдигидролазы, лизин- и орнитиндекарбоксилазы, а также способность окислять/ферментировать глюкозу на среде Хью-Лейфсона. Далее, руководствуясь схемами для идентификации и рекомендациями, приводимыми в методической литературе (**Лабораторный практикум..., 1983; Suggested procedure..., 1994; Пивоваров, Королик, 2000; МУК 4.2.1793-03, 2004; МУК 4.2.2046-06, 2006**), определяли более широкий спектр культурально-биохимических свойств выделенных бактерий. Для чего применяли дифференциально-диагностические среды, а также тест-системы API 20E (для идентификации энтеробактерий) и API 20NE (для идентификации грамотригативных палочек неэнтеробактерий) (“bioMérieux”, Франция), использовали постановку различных тестов.

Таксономическую принадлежность бактерий устанавливали по совокупности культуральных, морфологических, физиолого-биохимических характеристик, используя схемы и ключи идентификации бактерий из методических руководств (**Лабораторный практикум..., 1983; Suggested procedure..., 1994; Пивоваров, Королик, 2000**), а также «**Определитель бактерий Берджи**» (1997, 1997а) и «**Определитель нетривиальных патогенных грамотрицательных бактерий**» (1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных в 2011–2013 гг. исследований из органов, тканей и мантийной жидкости моллюсков была выделена и протестирована 71 чистая культура сапротрофных микроорганизмов, которые по итогам идентификации были отнесены к 14 родам из 12 семейств (**табл. 2**). Участвовали в контаминации внутренних органов и тканей моллюсков факультативно-анаэробные бактерии pp. *Vibrio*, *Aeromonas*, *Photobacterium*, *Pasteurella*, *Edwardsiella*, аэробные *Pseudomonas*, *Stenotrophomonas*, *Moraxella*, *Comamonas*, *Delfia*, *Brevundimonas*, *Alcaligenes*, *Wautersia*. Представители перечисленных таксонов – граммотрицательные подвижные бактерии с активной цитохромоксидазой и каталазой, с окислительным либо бродильным типом метаболизма. Грамположительная флора была представлена одним родом – *Bacillus*. По числу видов доминировали два рода – *Vibrio* и *Pseudomonas*.

Большая часть видов, изолированных из внутренних органов моллюсков, – обычные представители микробного ценоза морских вод и донных осадков. Их можно обнаружить на поверхности макрофитов, внешних покровах и в кишечном тракте морских позвоночных и беспозвоночных животных (**Беленева, 2008; Лаженцева, 2012**). Треть из выделенных и представленных в **таблице 2** видов могут в определенных условиях провоцировать развитие различных заболеваний у морских обитателей, в связи с чем их относят к условно-патогенным микроорганизмам.

Анализ полученных данных показал, что состав выделяемых от гребешка сапротрофных бактерий ежегодно меняется. В 2011 г. наряду с представителями доминантных родов – *Vibrio* и *Pseudomonas*, из гребешка были выделены бактерии из р. *Aeromonas* (**см. табл. 2**). Некоторые виды подвижных аэромонад являются возбудителями геморрагической септицемии у рыб и беспозвоночных (**De Silva, Wickramanayake, 2021; Gilani et al., 2021**). Один из таких видов – *Aeromonas hydrophila*, был обнаружен среди бактериальных изолятов в августе 2011 г. (**см. табл. 2**). Осенью 2011 г. в контаминации жабр и полостной жидкости (**см. табл. 2; табл. 3**) участвовали редко описываемые в литературе в качестве возбудителей заболеваний гидробионтов бактерии из р. *Pasteurella* (**Reid, Birkbeck, 2015**), непатогенные комменсалы животных и морских рыб бактерии из р. *Chryseobacterium*, а также типичные представители микробного сообщества донных осадков – споровые палочки из р. *Bacillus* (**Беленева, 2008**).

Для микробиоты моллюсков, выделенной в 2012 г., характерным было видовое разнообразие псевдомонад и вибрионов (**см. табл. 2**). Из пяти видов обнаруженных вибрионов четыре способны вызывать заболевания у разводимых моллюсков, беспозвоночных и рыб (**Valente, Wan, 2021**). Так, *V. harveyi* провоцирует развитие вибриоза лососевых рыб (**Zhang, Austin, 2000**). *V. alginolyticus* – автохтонный представитель морского бактериопланктона, часто упоминается в литературе в связи с описанием случаев массовой смертности разводимых креветок, устриц на морских фермах (**Lee et al., 1996; Hannan et al., 2019**). Не являясь облигатным патогеном, *V. vulnificus* при неблагоприятных условиях может быть причиной гибели личинок культивируемых креветок (**Austin, Austin, 1999; Valente, Wan, 2021**). *V. pelagius* потенциально опасны для личинок камбалобразных (**Ханайченко, 2005**), двустворчатых моллюсков (**Castro et al., 2002**).

Таблица 2

Таксономический состав бактерий, выделенных в ходе исследований приморского гребешка *M. yessoensis* из зал. Анива в 2011–2013 гг.

Table 2

Taxonomic composition of bacteria isolated during studies of the scallop *Mizuhopecten yessoensis* from Aniva Bay in 2011–2013

Таксон		Год, месяц исследований														
семейство	род	вид	2011			2012			2013							
			07	08	09	06	07	08	09	05	06	07	09			
Vibrionaceae	<i>Vibrio</i>	<i>Vibrio alginolyticus</i>	+		+			+					+		+	
		<i>Vibrio navarrensis</i>							+							
		<i>Vibrio harveyi</i>						+								
		<i>Vibrio vulnificus</i>			+								+			
		<i>Vibrio ordalii</i>			+											
		<i>Vibrio pelagius</i> biov. 2											+			
	<i>Photobacterium</i>												+		+	
Aeromonadaceae	<i>Aeromonas</i>	<i>Aeromonas hydrophila</i>		+												
		<i>Aeromonas</i> sp.		+												
		<i>Aeromonas eucrenophila</i>													+	
Pseudomonadaceae	<i>Pseudomonas</i>	<i>Pseudomonas anguilliseptica</i>							+							
		<i>Pseudomonas alcaligenes</i>							+							
		<i>Pseudomonas vranovensis</i>								+						
		<i>Pseudomonas fulva/parafulva</i>											+			
		<i>Pseudomonas marincola</i>														+
Xanthomonadaceae	<i>Stenotrophomonas</i>															
Moraxellaceae	<i>Moraxella</i>			+								+			+	
		<i>Pasteurella</i>			+											+
Comamonadaceae	<i>Comamonas</i>								+							
		<i>Delftia</i>														
		<i>Delftia acidovorans</i> (syn. <i>Comamonas/Pseudomonas acidovorans</i>)											+			

Таксон		Год, месяц исследований											
		2011			2012			2013					
семейство	род	вид	07	08	09	06	07	08	09	05	06	07	09
Caulobacteraceae	<i>Brevundimonas</i>	<i>Brevundimonas diminuta</i>			+		+	+		+	+	+	
Enterobacteriaceae	<i>Edwardsiella</i>	<i>Brevundimonas vesicularis</i>	+	+					+	+			
Alcaligenaceae	<i>Alcaligenes</i>	<i>Edwardsiella tarda</i>					+						
Burkholderiaceae	<i>Wautersia</i>	<i>Alcaligenes</i> sp.											+
Vacillaceae	<i>Bacillus</i>	<i>Wautersia eutropha</i> (syn. <i>Alcaligenes eutrophus</i>)									+		
		<i>Bacillus</i> sp.		+			+		+				

Примечание. Выделены цветом виды бактерий, относящиеся к условно-патогенным, «+» – обнаружен.

В отличие от выделенных вибрионов большая часть псевдомонад, обнаруженных в полостной жидкости у моллюсков в ходе исследований 2012 г., не представляет опасности для морских обитателей. Виды *P. alcaligenes*, *P. vranovensis*, *P. fulva/parafulva* являются аллохтонными представителями бактериопланктона морей, *P. marincola* встречается в составе ассоциативной микробиоты морских организмов. Вместе с ними был изолирован условно-патогенный вид *P. anguilliseptica*, провоцирующий развитие септических заболеваний у различных видов рыб стран Европы и Азии (Hossain, Chowdhury, 2009; Wiklund, 2016).

Ежемесячно с июня по сентябрь в 2012 г. из внутренних органов моллюсков выделялись непатогенные *Comamonas testosterone*. В июле в посевах из полостной жидкости гребешка были обнаружены бактерии *Edwardsiella tarda* – одного из серьезных патогенов рыб, поражающих как культивируемые, так и дикие виды рыб. Исследования по эдвардсиеллезу показали, что этот вид бактерий имеет широкий диапазон хозяев и географическое распространение. В качестве возбудителей их выделяют от пресноводных и морских рыб, а также морских беспозвоночных и млекопитающих (Panangala et al., 2005; Park et al., 2012).

Отличительной особенностью видового состава сапротрофной микробиоты моллюска в 2013 г. было присутствие бактерий *Alcaligenes* sp., *Wautersia eutropha*, *Photobacterium* sp., которые не были обнаружены в посевах предыдущих лет (см. табл. 2, 3).

Бактерии из родов *Alcaligenes* – аэробные неферментирующие микроорганизмы, не патогенные для обитателей морей. Различные виды из р. *Alcaligenes* входят в состав микробного сообщества пищеварительного тракта рыб (Ringø et al., 1995). В сентябре 2013 г. в ходе исследований штамм *Alcaligenes* sp. был выделен из печени моллюсков. В мае, июне в полостной жидкости и на жабрах гребешка были обнаружены неидентифицированные до вида бактерии из рода *Photobacterium* – представители автохтонной морской микробиоты. Существующие у данного вида два подвида subsp. *damselae* и subsp. *piscicida* (Gauthier et al., 1995) являются возбуди-

телями заболеваний. Вид *P. damsela* subsp. *damsela* способствует развитию геморрагической септицемии у диких и разводимых морских рыб, а также морских животных (Pedersen et al., 2009). Как этиологический агент *P. damsela* subsp. *piscicida* описан при пастереллезе рыб (Chiu et al., 2013).

Таблица 3
Межгодовые различия в составе сапротрофной микробиоты,
выделенной из органов и тканей приморского гребешка *M. yessoensis*

Table 3
Interannual differences in the composition of saprotrophic microbiota
isolated from organs and tissues of the scallop *M. yessoensis*

№ п/п.	Вид	Год исследований									
		2011			2012			2013			
		ж	м	пж	пч	ж	пж	пч	ж	м	пж
1.	<i>V. alginolyticus</i>	+		+			+	+	+	+	+
2.	<i>V. navarrensis</i>						+				
3.	<i>V. harveyi</i>						+				
4.	<i>V. vulnificus</i>	+	+	+		+	+	+	+		
5.	<i>V. ordalii</i>	+									
6.	<i>V. pelagius</i> biov. 2					+	+	+			
7.	<i>V. metschnikovii</i>										+
8.	<i>Photobacterium</i> sp.								+		
9.	<i>A. hydrophila</i>			+							
10.	<i>A. eucrenophila</i>						+				+
11.	<i>Aeromonas</i> sp.			+							
12.	<i>P. anguilliseptica</i>						+				
13.	<i>P. alcaligenes</i>						+	+			+
14.	<i>P. vranovensis</i>						+				
15.	<i>P. fulva/parafulva</i>				+						
16.	<i>P. marincola</i>						+				+
17.	<i>S. maltophila</i>	+									
18.	<i>Moraxella</i> sp.	+		+		+	+				+
19.	<i>Pasteurella</i> sp.	+		+					+		
20.	<i>C. testosteroni</i>				+	+	+				
21.	<i>D. acidovorans</i> (syn. <i>Comamonas/Pseudomonas</i>)								+		+
22.	<i>B. diminuta</i>	+					+				+
23.	<i>B. vesicularis</i>	+	+	+			+	+			+
24.	<i>E. tarda</i>						+				
25.	<i>Alcaligenes</i> sp.							+			+
26.	<i>W. eutropha</i> (syn. <i>Alcaligenes eutrophus</i>)										+
27.	<i>Bacillus</i> sp.	+		+		+	+				

Примечание: пч – печень, ж – жабры, м – мускул, пж – полостная жидкость, «+» – обнаружено.

Ежегодно в посевах от моллюсков присутствовали бактерии из родов *Moraxella* и *Brevundimonas*, встречающиеся как в пресных, так и в морских водах. Первых относят к банальной транзитной микрофлоре рыб (Ларцева, 1998).

Как правило, посеы из мускула-аддуктора, деликатесной части моллюска, не дают роста. Однако дважды (в 2011 и 2013 гг.) была выявлена контаминация мускула условно-патогенными бактериями *V. vulnificus*, *V. alginolyticus*, *V. vesicularis* без видимых внешних изменений мышечной ткани и других органов (см. табл. 2, 3).

Следует отметить, что различные виды бактерий в ходе микробиологических исследований выделялись в поликультуре. При этом рост отдельных видов на агаровых средах был единичным. Патологических изменений со стороны внутренних органов и тканей у моллюсков за период исследований отмечено не было. Для выделенных бактерий не была характерна органотропность. Одни и те же виды могли высеваться как из мантийной жидкости, так и из печени и с поверхности жабр. Более разнообразной в видовом отношении закономерно была микрофлора полостной жидкости. Из 27 видов бактерий, выделенных за весь период исследований, здесь были отмечены 22, в печени присутствовали лишь четыре.

Видовой состав сапротрофных бактерий, выделенных от гребешка в зал. Анива, сопоставим с данными российских авторов, изучавших микробиоту приморского гребешка (Беленева и др., 2004; Беленева, 2008; Лаженцева, 2012; Беленева, 2020). Согласно данным китайских ученых, в список условно-патогенных видов, которые могут вызывать патологические процессы у приморского гребешка при низких температурах, можно включить *Vibrio splendidus* (Liu et al., 2013). В ходе наших исследований от сахалинского приморского гребешка этот вид не был выделен, однако постоянно присутствовали в посевах другие патогенные виды вибрионов, опасные в эпидемическом отношении как для моллюсков, так и для человека, употребляющего его в пищу. К ним относились *V. alginolyticus* и *V. vulnificus*. В июле 2012 г. был выделен еще один патогенный для моллюсков вид – *V. harveyi*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом, анализ сапротрофной микробиоты, выделенной в 2011–2013 гг. от приморского гребешка из промышленного скопления зал. Анива, показал, что большая часть бактерий, в том числе и условно-патогенных, – это представители бактериального сообщества морской воды и донных осадков. Обнаружение их в полостной жидкости, жабрах и печени приморского гребешка во многом объясняется физиологией моллюска и анатомическими особенностями его строения. Присутствуя изначально в окружающей моллюска среде, бактерии транзитом поступают в организм при дыхании, питании, в ходе фильтрации воды и детрита. Общий спектр выделенных сапротрофных бактерий включал 27 видов. По числу видов доминировали два рода – *Vibrio* и *Pseudomonas*. На долю потенциальных возбудителей заболеваний гидробионтов приходилась треть от общего количества идентифицированных культур. Ежегодно из печени, жабр и полостной жидкости моллюсков выделялись условно-патогенные *V. alginolyticus* и *V. vulnificus*, что может свидетельствовать о персистировании этих бактерий в природном биотопе залива.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность сотрудникам лаборатории аквакультуры беспозвоночных и водорослей Сахалинского филиала ФГБНУ «ВНИРО», а также советнику кандидату биологических наук Д. А. Галанину за помощь в отборе и доставке проб гребешка для исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Авдеева Н. В., Коваленко Л. М., Матросов В. В. Эпизоотическая ситуация на промышленных плантациях культивируемых моллюсков в заливе Петра Великого // Рац. исполыз. биоресурсов Тихого океана : Тез. докл. Всесоюз. конф. (8–10 окт. 1991 г.). – Владивосток : ТИНРО, 1991. – С. 175–177.

Беленева И. А., Жукова К. В., Масленникова Э. Ф. Сравнительное изучение структуры микробных сообществ мидии *Mytilus trossulus* из культивируемой и природной популяций залива Петра Великого // Микробиология. – 2003. – Т. 72, № 4. – С. 528–534.

Беленева И. А., Масленникова Э. Ф., Магарламов Т. Ю. Физиолого-биохимические свойства галофильных вибрионов *Vibrio parahaemolyticus* и *V. alginolyticus*, изолированных из гидробионтов залива Петра Великого Японского моря // Биология моря. – 2004. – Т. 30, № 2. – С. 114–119.

Беленева И. А. Особенности распространения и свойства бактерий рода *Bacillus*, ассоциированных с гидробионтами и водой залива Петра Великого, Японское море // Микробиология. – 2008. – Т. 77, № 4. – С. 558–565.

Беленева И. А., Жукова К. В. Сезонная динамика численности и биоразнообразия морских гетеротрофных бактерий, населяющих беспозвоночные животные и воду залива Петра Великого, Японское море // Микробиология. – 2009. – Т. 78, № 2. – С. 414–420.

Беленева И. А. Вибриофлора гидробионтов и воды заливов Петра Великого (Японское море) и Нячанг (Южно-Китайское море) // Биология моря. – 2020. – Т. 46, № 5. – С. 338–348.

Галанин Д. А., Прохорова Н. Ю., Сергеев В. А., Чернышова Ю. С., Шпакова Т. А. Распределение и ресурсы приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в Сахалино-Курильском регионе по итогам их эксплуатации с 2000 по 2011 г. // Изв. ТИНРО. – 2019. – Т. 198, № 3. – С. 46–60.

Григорьева Н. И. Экологические условия воспроизводства промысловых моллюсков в бухтах Миноносок и Халовой (залив Посъета, Японское море) // Бюл. дальневост. малакол. о-ва. – 2005. – Вып. 9. – С. 97–221.

Долганов С. М., Пудовкин А. И. Популяционно-генетическая структура гребешка *Mizuhopecten (Patinopecten) yessoensis* на Сахалине и южных Курильских островах // Генетика. – 1998. – № 10. – С. 1411–1419.

Коваленко Л. М. Изучение микрофлоры гребешков и среды обитания на донной плантации о. Попова // Науч.-техн. проблемы мариккультуры в стране : Сб. тез. Всесоюз. конф. – Владивосток, 1989. – С. 175–176.

Курочкин Ю. В., Цимбалюк Е. М. Об изменении степени пораженности раковин приморского гребешка и устрицы полихетами-сверлильщиками за большие промежутки времени // Проблемы рац. исполыз. промысловых беспозвоноч. : Тез. докл. III Всесоюз. конф. – Калининград : АтлантНИРО, 1982. – С. 226–227.

Лабораторный практикум по болезням рыб / В. А. Мусселиус, В. Ф. Ванятинский, А. А. Вихман и др. – М. : Лег. и пищ. пром-ть, 1983. – 296 с.

Лаженцева Л. Ю. Распространенность галофильных вибрионов в морских промысловых объектах и продуктах из них. Обзор // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-вост. части Тихого океана. – 2012. – Вып. 26. – С. 33–52.

Ларцева Л. В. Гигиеническая оценка по микробиологическим показателям рыбы и рыбных продуктов Волго-Каспийского региона : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 1998. – 44 с.

МУК 4.2.1793-03. Лабораторная диагностика заболеваний, вызываемых паразитическими и другими патогенными для человека вибрионами. – М. : Фед. центр госсанэпиднадзора Минздрава России, **2004.** – 26 с.

МУК 4.2.2046-06. Методические указания. Методы выявления и определения паразитических вибрионов в рыбе, нерыбных объектах промысла, продуктах, вырабатываемых из них, воде поверхностных водоемов и других объектах. – М. : Фед. центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора, **2006.** – 26 с.

Определитель бактерий Берджи: В 2-х т. Т. 1. Пер. с англ. / Под ред. Дж. Хоулта, Н. Крига, П. Снита и др. – М. : Мир, **1997.** – 432 с.

Определитель бактерий Берджи: В 2-х т. Т. 2. Пер. с англ. / Под ред. Дж. Хоулта, Н. Крига, П. Снита и др. – М. : Мир, **1997а.** – 368 с.

Определитель нетривиальных патогенных грамотрицательных бактерий (аэробных и факультативно-анаэробных). Пер. с англ. – М. : Мир, **1999.** – 791 с.

Пивоваров Ю. П., Королик В. В. Санитарно-значимые микроорганизмы (таксономическая характеристика и дифференциация). – М. : ИКАР, **2000.** – 268 с.

Стексова В. В. Жемчужные образования некоторых промысловых моллюсков прибрежных вод юга Сахалина // Тр. СахНИРО. – **2008.** – Т. 10. – С. 201–207.

Стексова В. В., Ширманкина Л. С. Плодовитость и некоторые аспекты биологии краба-горошины *Holothuriophilus (Pinnaxodes) mutuensis* Sakai, 1939 (Decapoda, Pinnotheridae) юга Сахалина // Тр. СахНИРО. – **2008.** – Т. 10. – С. 165–172.

Ханайченко А. Н. Микробиологические проблемы культивирования морских рыб на ранних стадиях развития (на примере камбалообразных) и пути их решения // Морский уологичний журнал. – **2005.** – Т. IV, № 2. – С. 23–37.

Шпакова Т. А. Распределение и ресурсы приморского гребешка в заливе Анива (о. Сахалин) // Рыб. хоз-во. – **2004.** – № 4. – С. 34.

Austin B., Austin D. A. Bacterial fish pathogens: disease of farmed and wild fish, 3rd ed. Springer. – Praxis, Chichester, UK, **1999.** – 457 p.

Castro D., Pujalte M. J., Lopez-Cortes L., Garay E. B. et al. Vibrios isolated from the cultured Manila clam (*Ruditapes philippinarum*): numerical taxonomy and antibacterial activities // J. Appl. Microbiol. – **2002.** – Vol. 93, Issue 3. – P. 438–447.

Chiu T. H., Kao L. Y., Chen M. L. Antibiotic resistance and molecular typing of *Photobacterium damsela* subsp. *damsela*, isolated from seafood // J. Appl. Microbiol. – **2013.** – Vol. 114, Issue 4. – P. 1184–1192.

De Silva L. A. D. S., Wickramanayake M. V. K. S., Heo G.-J. Virulence and antimicrobial resistance potential of *Aeromonas* spp. associated with shellfish // Lett. Appl. Microbiol. – **2021.** – Vol. 73, Issue 2. – P. 176–186. – doi: 10.1111/lam.13489.

Gauthier G., Lafay B., Ruimy R. et al. Small-subunit rRNA sequences and whole DNA relatedness concur for the reassignment of *Pasteurella piscicida* (Snieszko et al.) Janssen and Surgalla to the genus *Photobacterium* as *Photobacterium damsela* subsp. *piscicida* comb. nov. // Int. J. Syst. Bacteriol. – **1995.** – Vol. 45. – P. 139–144.

Gilani J. T., Goudarztalejerdi A., Yavari M., Kalourazi M. N. Isolation and identification of *Aeromonas hydrophila* from *Cyprinidae* suspected with hemorrhagic septicemia in pools of warm water fishes in Gilan Province // Int. J. Nutr. Sci. – **2021.** – Vol. 6, Issue 1. – P. 52–58.

Hannan A., Rahman M., Mondal N. et al. Molecular identification of *Vibrio alginolyticus* causing vibriosis in shrimp and its herbal remedy // Pol. J. Microbiol. – **2019.** – Vol. 68, Issue 4. – P. 429–438. – doi: 10.33073/pjm-2019-042.

Hossain M. M., Chowdhury B. R. *Pseudomonas anguilliseptica* as a pathogen of Tilapia (*Oreochromis niloticus*) culture in Bangladesh // Bangladesh Research Publication Journal. – **2009.** – Vol. 2, Issue 4. – P. 712–721.

Lee K. K., Yu S. R., Chen F. et al. Virulence of *Vibrio alginolyticus* isolated from diseased tiger prawn, *Penaeus monodon* // Curr. Microbiol. – **1996.** – Vol. 32. – P. 229–231.

Liu R., Qiu L., Yu Z. et al. Identification and characterisation of pathogenic *Vibrio splendidus* from Yesso scallop (*Patinopecten yessoensis*) cultured in a low temperature environment // Journal of Invertebrate Pathology. – **2013**. – Vol.114, Issue 2. – P. 144–150.

Panangala V. S., Van Santen V. L., Shoemaker C. A., Klesius P. H. Analysis of 16S–23S intergenic spacer regions of the rRNA operons in *Edwardsiella ictaluri* and *Edwardsiella tarda* isolates from fish // J. Appl. Microbiol. – **2005**. – Vol. 99. – P. 657–669.

Park S. B., Aoki T., Jung T. S. Pathogenesis of and strategies for preventing *Edwardsiella tarda* infection in fish // Vet. Research. – **2012**. – Vol. 43, Issue 1. – P. 67–78.

Pedersen K., Skall H. F., Lassen-Nielsen A. M. et al. *Photobacterium damsela* subsp. *damsela*, an emerging pathogen in Danish rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), mariculture // J. Fish Dis. – **2009**. – Vol. 32. – P. 465–472.

Reid H. I., Birkbeck T. H. Characterization of two groups of *Pasteurella skyensis* isolates from Atlantic salmon, *Salmo salar* L., based on serotype and 16S rRNA and rpoB gene partial sequences // J. Fish Dis. – **2015**. – Vol. 38, Issue 4. – P. 405–408.

Ringø E., Strøm E., Tabachek J. A. Intestinal microflora of salmonids: a review // Aquacult. Res. – **1995**. – Vol. 26, Issue 10. – P. 773–789.

Suggested procedures for the detection and identification of certain finfish and shellfish pathogens / Thoesen J. C., Editor. Fish Health Section, American Fisheries Society. – Bethesda, Maryland, **1994**. – 4th ed., Version 1. – 294 p.

Valente C. S., Wan A. H. L. *Vibrio* and major commercially important vibriosis diseases in decapod crustaceans // J. of Invert. Path. – **2021**. – Vol. 181. – P. 1–18. – doi.org/10.1016/j.jip.2020.107527.

Wiklund T. *Pseudomonas anguilliseptica* infection as a threat to wild and farmed fish in the Baltic Sea // Microbiology Australia. – **2016**. – Vol. 37, Issue 3. – P. 135–136. – doi: 10.1071/MA16046.

Zhang X. H., Austin B. Pathogenicity of *Vibrio harveyi* to salmonids // J. Fish Dis. – **2000**. – Vol. 23, Issue 2. – P. 93–102.