

УДК 594.124:591.3

Э. Е. Кулаковский, Л. П. Флячинская

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

**ОСОБЕННОСТИ ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ
БЕЛОМОРСКИХ МИДИЙ (*MYTILUS EDULIS* L.).
ФОРМИРОВАНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ РЕГУЛЯТОРНЫХ СИСТЕМ**

Исследовано формирование элементов регуляторных систем в ходе личиночного развития мидий. Используя методики гистохимического выявления биологически активных веществ выявлена их локализация и соотношение на полутонких срезах. Показаны аномальные картины личиночного развития. Обсуждаются вопросы регуляции процесса личиночного развития мидий в связи с задачами марикультуры.

Важным звеном в комплексе исследований, имеющих целью создание теоретических основ марикультуры, являются данные по онтогенетическому развитию объекта культивирования. Наличие достаточного количества личинок в тех или иных акваториях в соответствующее время является необходимым условием функционирования промышленной мидиевой марикультуры, делающей сейчас свои первые шаги на Белом море (Кулаковский, 1987). С точки зрения марикультуры мидий большое значение имеют не только количественные, но также и качественные данные о состоянии личиночного пула в планктоне акватории. Дело в том, что практически ежедневно, в течение ряда лет, в летний сезон (июль—сентябрь), анализируя распределение личинок мидий в акватории губы Чупа (вблизи от ББС ЗИН РАН, мыс Каргеш), мы обратили внимание на случаи обнаружения в планктоне погибших личинок, причем иногда в довольно значительных количествах. Так, в августе 1992 г. в 11:00 при взятии проб в поверхностном горизонте (0—1 м) было выявлено до 50% погибших личинок на стадии велигера. При взятии повторной пробы в тот же день и в том же месте, но в 15:00, погибших личинок отмечено не было.

Имеющиеся к этому времени наши данные по личиночному развитию мидий в лабораторных условиях, вместе с наблюдением за качественным состоянием личинок в планктоне, позволили

предположить об имеющихся аномалиях в личиночном развитии этих животных и поставить вопрос о специальном их изучении в связи с задачами марикультуры. Поскольку развитие животных в значительной степени определяется функционированием элементов их регуляторных систем, включая, в частности, для моллюсков, регуляцию метаморфоза и процессов оседания (Morse, 1990), в настоящей работе значительное внимание уделяется становлению элементов регуляторных систем (нервной и нейро-секреторной) в норме и при различных аномалиях в личиночном развитии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в июле—августе 1988—1991 гг. на Беломорской биологической станции Зоологического института РАН, расположенной в Чупинской губе Кандалакшского залива Белого моря.

Для работы использовали материал, полученный в условиях массовых лабораторных культур. Поздние стадии отбирали из планктона. Для получения половых продуктов использовали 3- и 4-летних мидий (50—60 мм) из экспериментального мидневого хозяйства. Способы стимуляции нереста были следующие:

1. Инъекция в гонаду готового к нересту животного 0.5 М раствора хлористого калия из расчета 1 мл на особь. Нерест наступает через 1.5—2 ч после стимуляции.

2. Постепенное, в течение 2—3 ч, повышение температуры на 5—6°C по сравнению с температурой воды в природе. Нерест наступал через 3—4 ч. По нашим наблюдениям данный способ позволял получить более жизнеспособное потомство.

Искусственное осеменение производилось путем добавления 4—5 капель взвеси спермиев в стакан объемом 300 мл с профильтрованной морской водой, в котором находилась приблизительно четверть яиц, выметанных единовременно одной самкой. Процесс оплодотворения контролировался визуально, при помощи микроскопа. После появления направительных телец сперма удалялась.

Дальнейшее развитие происходило в сосудах объемом 1000 мл с ежедневной сменой воды на 1/3 от общего объема. Температура поддерживалась около 10°C, поскольку темпы развития в таких условиях были наиболее адекватны целям наших исследований. Кормление личинок с 3-го дня развития осуществлялось одноклеточными водорослями *Monochrysis* sp. и *Dunaliella* sp.

Выявление элементов регуляторных систем осуществлялось следующими методами.

1. Выявление биогенных моноаминов с помощью глиоксиловой кислоты (De La Torre, Surgeon, 1976). Для работы с мелкими личинками (до 250 мкм) использовался следующий вариант оригинальной методики. Живые личинки помещались на 5 мин в каплю раствора на предметном стекле (раствор: 46 мг глиоксиловой

кислоты растворяли в 2/3 мл дистиллированной воды. Содой (NaHCO_3) pH этого раствора доводили до 7.0. Затем добавляли 1/3 мл фосфатного буфера и 5 мг сахара. Препарат после удаления раствора высушивали в термостате при температуре 60°C в течение 15—20 мин. После этого на объект наносили вазелиновое масло и препарат просматривали в люминесцентном микроскопе «Люмам-1». В качестве контроля использовали инкубацию личинок в вышеприведенном растворе, но без глиоксиловой кислоты.

2. Выявление ацетилхолинэстераз путем осаждения комплекса тиохолин—йод ацетатом меди с последующей обработкой препарата сульфидом натрия (Koelle, Fridenvald, 1949). В качестве субстрата реакции использовали тиохолин фирмы «Serva».

Методику использовали в следующем варианте:

Раствор 1. Ацетилхолин (АХ) — 28 мг,
 H_2O дист.— 4 мл,

Ацетат меди — 0.52 мл 2% раствора,

Раствор 2. Ацетат натрия — 6.0 мл 8.2% раствора,
Уксусная кислота — 0.8 мл 6% раствора,
Ацетат меди — 0.4 мл 2% раствора,
Глицин — 0.8 мл 0.19% раствора.

Раствор 1 (после проявления в нем красно-коричневого осадка) профильтровывали в раствор 2. В полученную смесь растворов добавляли 10 мл дистиллированной воды.

Личинки фиксировали 10 мин в 4% нейтральном формалине и после тщательной отмычки в дистиллированной воде помещали в приготовленный раствор. Появление окраски контролировали при помощи микроскопа. Время инкубации составляло не менее 6 ч. После инкубации хорошо отмытые в дистиллированной воде личинки фиксировали в 10% растворе формалина и помещали в глицерин для последующего просмотра.

В качестве контрольных использовали следующие приемы:

а) инкубация личинок в среде без добавления субстрата гистохимической реакции;

б) инкубация объектов в среде без осаждения тиохолин-иода ацетатом меди.

Для получения полутонких срезов личинок фиксировали в 0.5% растворе глютаральдегида в течение 1 ч. После отмычки производили дофиксацию в 4% растворе четырехокиси осмия. Затем следовала еще одна отмычка и помещение в спирт. Все растворы приготавливали на фосфатном буфере (pH 7.4). Оsmолярность доводили до 730 милиосмоль при помощи сахара. Фиксированных личинок заключали в эпон. Полутонкие срезы были получены на ультратоме LKB-1. Окрашивание срезов осуществляли по методу Хамфри—Питтмана (Hamphrey, Pittman, 1974).

Условные обозначения на рисунках ю — яйцевые оболочки; нт — направительное тельце; пл — полярная лопасть; рс — реснички; рп — ресничный пояс; ас — султанчик; ро — ротовое отверстие; арх — архентерон; рж — раковинная железа; рк — створки раковины; п — парус; па — передний аддуктор; за — задний аддуктор; н — нога; 1 — клетки (зоны), обладающие ацетилхолинэстеразной активностью на вегетативном полюсе личинки, предположительно закладка висцеропаретальных ганглиев; 2 — зоны ацетилхолинэстеразной активности на анимальном полюсе личинки, предположительно закладка цереброплевральных ганглиев; 3 — колцеобразная структура в районе анимальной зоны ацетилхолинэстеразной активности; 4 — зоны ацетилхолинэстеразной активности, предположительно закладка педальных ганглиев; 5 — клетка в основании паруса, дающая реакцию наmonoамины; 6 — отростки предположительно monoaminergicих клеток, кольцом охватывающие парус; 7 — клетки в районе глотки, дающие реакцию на monoамины; 8 — цереброплевральные ганглии; 9 — педальные ганглии; 10 — висцеропаретальные ганглии; 11 — коннективы; 12 — церебровисцеральный коннектив; 13 — церебропедовисцеральный коннектив; 14 — циркумпаллиальный нерв.

Основные стадии развития личинки *M. edulis* в норме описаны в соответствующей работе (Флячинская, Кулаковский, 1992).

В дальнейшем изложении мы будем сначала вкратце ссылаясь на картины нормального развития и приводить встреченные отклонения от нормы. Последовательные стадии развития эмбриона до стадии бластулы в норме показаны на рис. 1, А—Д. Наиболее ранние нарушения развития нами обнаружены на стадии 4 бластомеров. Отклонения заключаются в том, что разрушаются яйцевые оболочки и бластомеры отделяются друг от друга (рис. 1, Е). Другим отклонением являлось то, что некоторые эмбрионы имели 4 абсолютно равновеликих бластомера (рис. 1, Ж).

Через 6—8 ч после оплодотворения личинка достигает стадии бластулы. Бластула представляет собой сначала один, затем два одинаковых макромера, покрытых шапочкой микромеров (рис. 1, З, И). На этой стадии выявленные нами отклонения в развитии выражались в различии величины макромеров (рис. 1, І, рис. 4, а, вклейка). Встречались и более глубокие аномалии, при которых эмбрион представлял собой неупорядоченную массу клеток, где невозможно было выделить макро- и микромеры (рис. 1, К; рис. 4, б).

Через 8—10 ч после оплодотворения (начало гаструляции) образующиеся личинки приобретают способность к активному плаванию. Начинает формироваться апикальный пучок ресничек. Движение личинок становится упорядоченным: вместо первоначальных хаотических перемещений наблюдается спиралеобразное поступательное движение, сопровождаемое вращением вокруг передне-задней оси.

Через 2—4 ч после начала активного плавания появляются фото- и гравитационные таксисы, выражющиеся в том, что личинки поднимаются к самой поверхности воды. После гаструляции (10—18 ч после оплодотворения) личинка мидии представляет собой конхостому и имеет характерную грибовидную форму (рис. 2, А, Б). Форма конхостомы обусловлена наличием двух

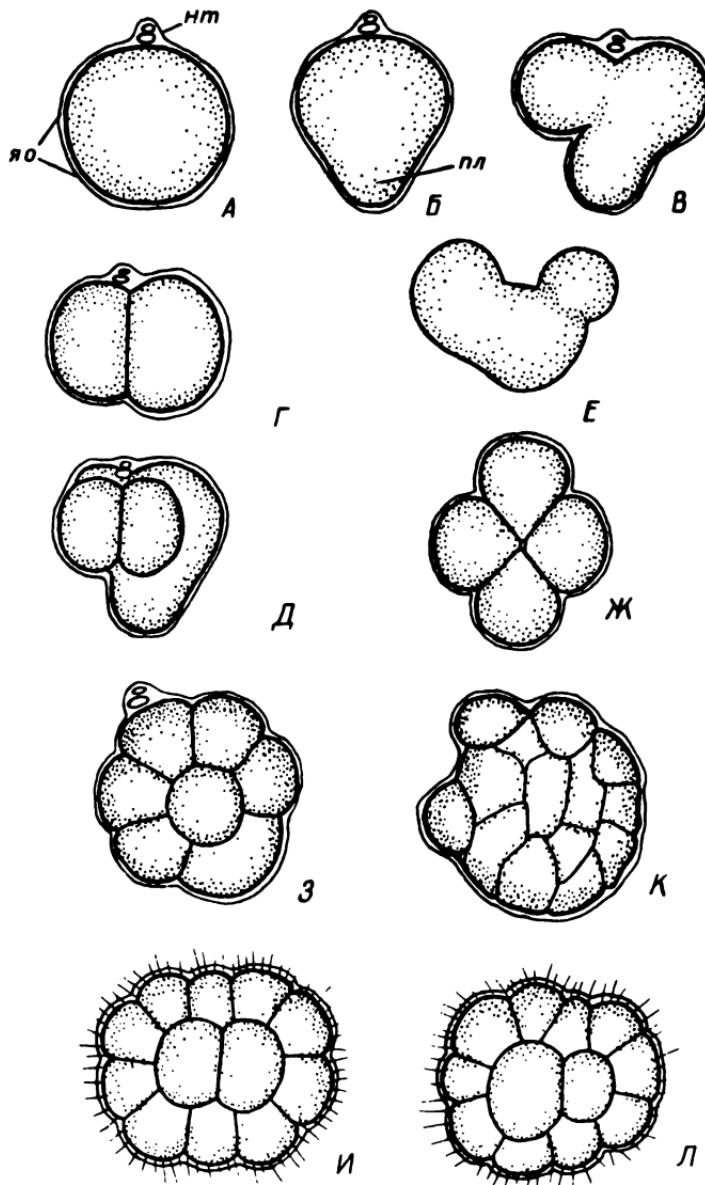


Рис. 1. Ранние этапы эмбрионального развития *Mytilus edulis* L. Норма и патология (схема):

А — норма, появление направительных телец, 1 ч после оплодотворения; *Б* — норма, образование 1 полярной лопасти, 1,5–2 ч после оплодотворения; *В* — норма, образование 1 борозды дробления, стадия «трилистника», 2 ч после оплодотворения; *Г* — норма, стадия 2 бластомеров, 3 ч после оплодотворения; *Д* — норма, стадия 4 бластомеров, 4 ч после оплодотворения; *Е*, *Ж* — отклонения в развитии, встречающиеся через 4 ч после оплодотворения; *З* — норма, стадия 8 бластомеров, бластула, 5 ч после оплодотворения; *И* — норма, стадия 16 бластомеров, бластула, 6–8 ч после оплодотворения; *К*, *Л* — отклонения в развитии, встречающиеся через 6–8 ч после оплодотворения

впячиваний — архентерона и раковинной железы. У аномальных личинок на данной стадии апикальный пучок ресничек, характерный для конхостомы, не образуется. Все тело покрывается ресничками одинаковой длины. Характер движения и таксисы у не-нормальных особей, однако, не отличаются от нормы. Изучение личинок на полуточных срезах показало отсутствие у части из них раковинной железы (рис. 2, В; рис. 6, *вклейка*). Вероятно, это явилось следствием аномального развития макромеров — предшественников раковинной железы.

Трохофора (18—30 ч после оплодотворения, рис. 2, Г, Г') представляет собой активно плавающую личинку, имеющую архентерон, зародыш раковины, ресничный пояс в апикальной части личинки и апикальный султанчик. На стадии трохофоры впервые обнаруживается и ацетилхолинэстеразная активность. На вегетативном полюсе личинки появляются две клетки, проявляющие ацетилхолинэстеразную активность, которые немного позднее смешиваются на брюшную сторону. Эти структуры, вероятно, соответствуют зародышу висцеропариетального ганглия (рис. 3, А, А'; рис. 7, *вклейка*).

Следует отметить, что локализацию ацетилхолинэстеразной активности относительно определенных клеток можно установить используемой методикой только в самый ранний момент проявления реакции. В дальнейшем изложении будет идти речь о зонах ацетилхолинэстеразной активности, так как выявить отдельные клетки в пределах этих зон пока не представляется возможным.

У аномальных животных на этой стадии нельзя обнаружить ни одного из перечисленных выше признаков. Вся личинка равномерно покрыта ресничками (рис. 2, Е, Д; рис. 5, *вклейка*). Однако картины ацетилхолинэстеразной активности у таких животных очень схожи с нормальными. Аномальные животные активно двигаются и обладают фото- и гравитационными таксисами.

На стадии поздней трохофоры к началу формирования велигера (30—34 ч после оплодотворения) зона ацетилхолинэстеразной активности возникает и на анимальном полюсе личинки (рис. 3, Б, Б'; рис. 8, *вклейка*). Эта зона, вероятно, соответствует формированию церебральных ганглиев. В пределах зоны отчетливо видна кольцеобразная структура, расположенная в основании паруса. У аномальных личинок также появляется подобная зона, однако рассмотреть внутри нее кольцеобразную структуру, как правило, не удается. В таком состоянии эти аномальные личинки, по временным параметрам соответствующие стадии велигера, в норме (рис. 2, Ж; рис. 9, *вклейка*) существуют 10—15 дней без изменения морфологии (рис. 2, З, 4; рис. 10, *вклейка*). В силу того, что пищеварительная система у аномальных личинок не формируется, они не способны активно питаться, вероятно, поэтому их увеличение в размерах оказывается, даже по истечении довольно длительного времени, очень незначительным по сравнению с исходным (с 60 мкм до 90—100 мкм) и происходит, по-видимому,

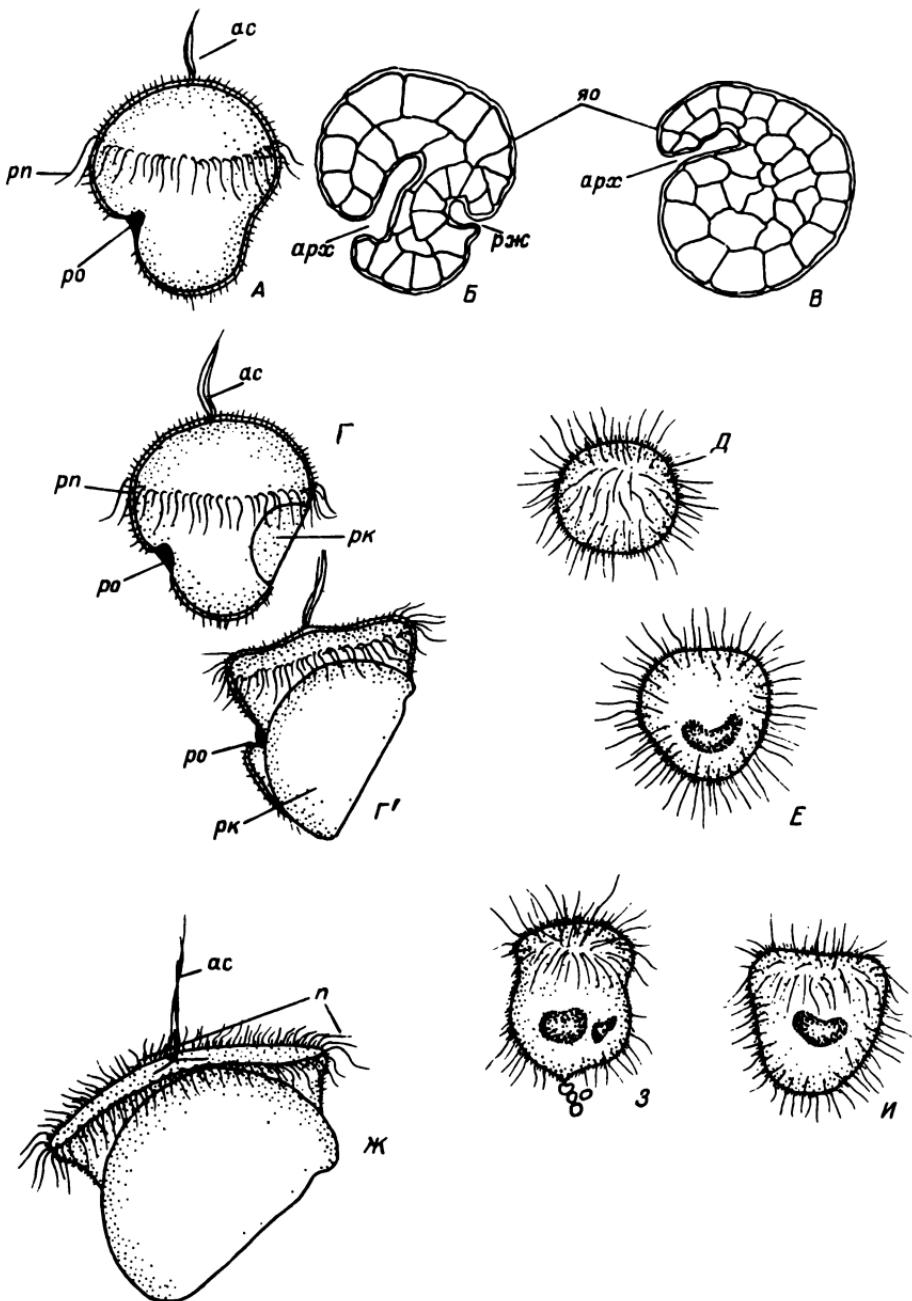


Рис. 2. Позднее эмбриональное и личиночное развитие *Mytilus edulis* L. Норма и отклонения (схема):

A — норма, конхостома, 10—18 ч после оплодотворения; *Б* — то же, сагиттальный срез; *В* — отклонение в развитии, встречающееся на стадии конхостомы, сагиттальный срез; *Г* — норма, ранний трохофора, 18—20 ч после оплодотворения; *Г'* — норма, поздняя трохофора, 20—30 ч после оплодотворения; *Д, Е* — отклонения в развитии, встречающиеся на стадии трохофоры, 18—30 ч после оплодотворения; *Ж* — норма, велигер, 3—12 суток после оплодотворения; *З, И* — отклонения, встречающиеся на стадии велигера

только за счет находящихся в воде органических веществ. За это время их нормальные ровесники, активно питаясь, достигают размера 250 мкм.

На стадии велигера (50—56 ч после оплодотворения) появляются еще две зоны ацетилхолинэстеразной активности, по всей видимости, означающие формирование педальных ганглиев (рис. 3, В, В'; рис. 11, *вклейка*). Немного позднее зачатки церебрального, педального и висцеропариетального ганглиев начинают соединяться коннективами (рис. 12, *вклейка*). Затем образуется комиссюра между зачатками висцеропариетальных ганглиев. На 5—8 сутки развития происходят следующие изменения. Единая (судя по окрашиванию) церебральная ганглионарная масса начинает подразделяться на два церебральных ганглия, соединенных комиссурой. Педальные ганглии начинают сближаться, и между ними также появляется комиссюра (рис. 3, Г, Г').

В таком состоянии выявленные структуры сохраняются до появления ноги.

Биогенные моноамины впервые выявляются через 46—48 ч после оплодотворения, на стадии хорошо развитого велигера. Вначале можно наблюдать ярко-зеленое свечение в основании паруса, благодаря локализации здесь крупной клетки с отростками. При дальнейшем развитии отростки удлиняются и кольцом охватывают парус. Позднее в районе глотки можно наблюдать еще две клетки, соединенные отростками с клетками в основании паруса (рис. 3, В, В'). Дальнейшее развитие моноаминовых элементов в нервной системе личинки при помощи использованной методики нам проследить не удалось, в основном из-за раковины, препятствующей проведению реакции.

Интересны изменения нервной системы, выявленные после обработки глиоксиловой кислотой аномальных личинок. Нервное кольцо в основании паруса оказывается как бы «втиснутым» в уродливую личинку, не будучи «привязанным» к каким-либо морфологическим структурам.

На стадии педивелигера (20—30 дней после оплодотворения) в нервной системе личинки происходят следующие изменения. Педальные ганглии настолько сближаются, что выглядят как единая двулопастная структура. Формируются образования, видимо, соответствующие церебрапедовисцеральным коннективам взрослой мидии. Таким образом, на этой стадии у личинки уже присутствуют основные компоненты нервной системы взрослого животного (рис. 3, Д, Д'; рис. 13, *вклейка*). Непосредственно перед оседанием формируется циркумпалиальный нерв, иннервирующий край мантии.

После оседания личинки происходит лишь изменение пропорций нервной системы, не затрагивающее структурных ее компонентов.

Приведенные нами данные несколько отличаются от предыдущих, полученных для беломорских мидий (Евдонин, 1986; Оспо-

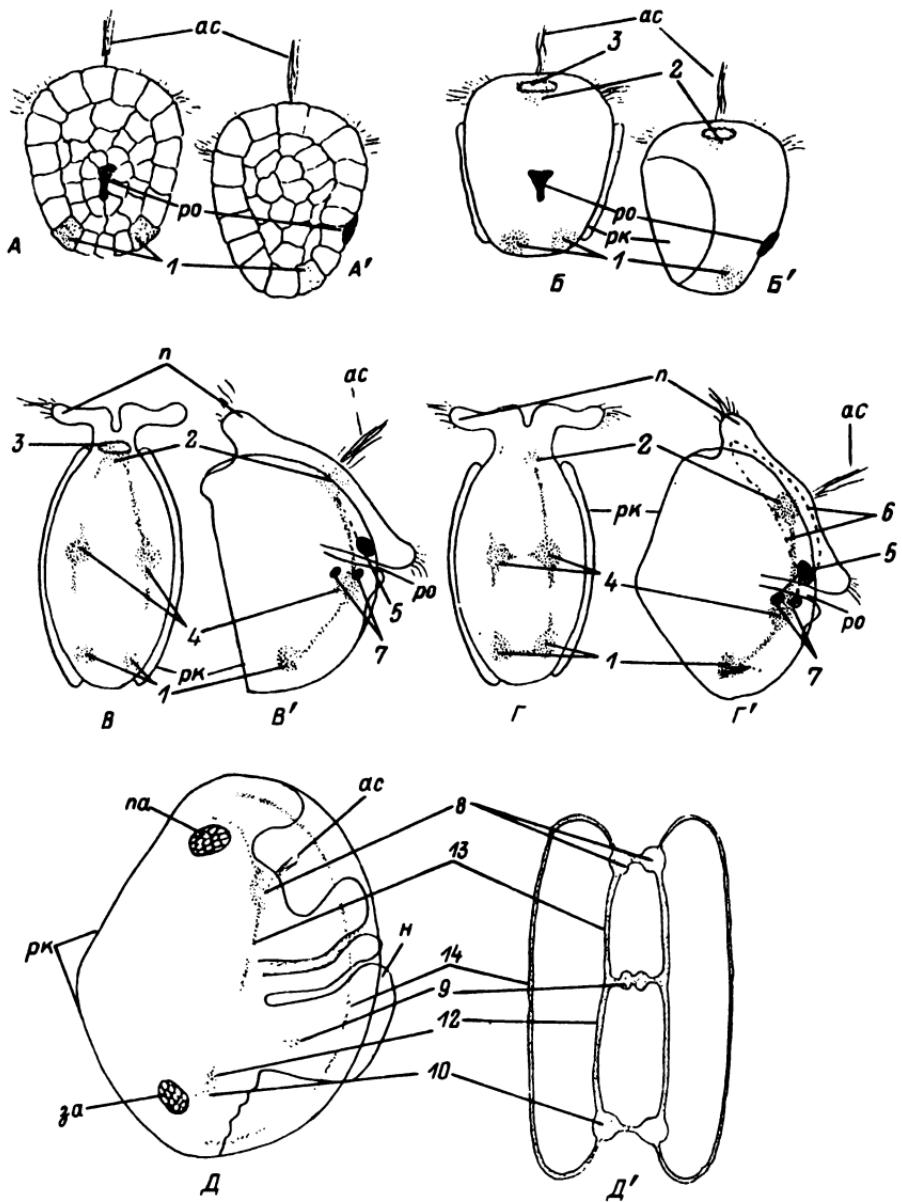


Рис. 3. Закладка и формирование холинергических (заштрихованы) и моноаминергических элементов нервной системы *Mytilus edulis* L. (схема):
 А — поздняя конхостома — ранняя трохофора, 20–25 ч после оплодотворения, вид спереди; А' — вид сбоку; Б — трохофора, 30–34 ч после оплодотворения, вид спереди; Б' — вид сбоку; В — велiger, 50–56 ч после оплодотворения, вид спереди; В' — вид сбоку; Г — велигер, 3 суток после оплодотворения, вид спереди; Г' — вид сбоку. Д — педивелигер, вид спереди; Д' — нервная система педивелигера, вид спереди

ват, Кулаковский, 1985; Осповат и др., 1989). Так, в этих работах отмечалось, что холинэстеразная активность впервые проявляется у личинок со стадии бластулы, и она соотносится с формированием нервной системы. Использование полутонких срезов личинок известного возраста, что выполнено в настоящем исследовании, позволило уточнить, что дифференциация элементов нервной системы начинается позднее, со стадии поздней конхостомы. Первые зоны холинестеразной активности появляются на вегетативном полюсе личинок. Церебральный ганглий, по нашему мнению, первоначально закладывается в виде единого образования (ганглионарная масса) на анимальном полюсе личинок на стадии трохофоры. На стадии велигера нервная система личинки мидий состоит из пары висцеропариетальных, пары педальных и пары цереброплевральных ганглиев. Биогенныеmonoамины нами выявлены, начиная со стадии раннего велигера, у которого появляется зеленое свечение в виде кольца, охватывающего парус, и нескольких клеток в районе паруса и глотки. Представляется вполне естественным, что элементы нервной системы, присущие только личинкам, связаны прежде всего с иннервацией личиночных локомоторных структур. Несмотря на то, что нервная система мидий закладывается очень рано и сразу по ганглионарному типу (Осповат, Кулаковский, 1985), тем не менее можно говорить, что у личинок имеется и специализированная нервная система. Эта система представлена, как уже упоминалось, кольцом в основании паруса, а также несколькими monoаминовыми клетками в районе глотки и паруса.

Результаты настоящего исследования позволяют в общих чертах определить основные этапы становления регуляторных элементов (систем) в связи со стадиями развития личинок мидий (Флячинская, Кулаковский, 1991) и в дальнейшем перейти к анализу структурных компонентов и выяснению их взаимосвязей.

Представленные данные, на наш взгляд, интересны по крайней мере в двух отношениях. Во-первых, имеющиеся аномалии в развитии личинок, приводящие к их гибели, могут быть на различных стадиях и обуславливаются или разными причинами, или их совокупным действием. Одной из причин наблюдаемых нами аномалий на ранних стадиях развития в условиях лабораторного культивирования может быть величина плотности личинок. Замечено, что при высокой плотности имеется и высокая численность «уродливых» личинок. Подобное явление отмечено и в литературе (Loosanoff, 1963). В природных условиях личинки чрезвычайно чувствительны к воздействию загрязняющего фактора как химической, так и механической природы (Малахов и др., 1992). В нашем случае массовая гибель личинок на стадии педивелигер в акватории опытно-промышленного мидиевого хозяйства была замечена во время работ в этой акватории судна типа «РС». Визуально было заметно сильное помутнение воды из-за работы винта судна. По всей вероятности, мельчайшие частицы грунта

и явились причиной массовой гибели личинок. Подобное явление может быть и при сильных ветрах, особенно в прибрежных районах моря. Именно в этих районах и сосредоточено большинство личинок мидий (Кулаковский и др., 1988). После сильного ветра нами неоднократно отмечались случаи нахождения в планктоне погибших личинок мидий. Во-вторых, на развитие личинок, включая и процессы оседания, существенное влияние могут оказывать биологически активные вещества, присутствующие в морской воде, благодаря жизнедеятельности организмов. Известно, что в акваториях, занятых крупными мидиевыми хозяйствами на Белом море, имеется повышенное содержание растворенных органических веществ, среди которых имеются и биологически активные соединения (Галкина и др., 1982). Спектр их действия может быть чрезвычайно разнообразный (Hashimoto, 1979; Colwell, 1984), что вытекает из принципов общеорганизменной регуляторной химической коммуникации (Кулаковский, 1988). Показано, что функционирующие хозяйства оказывают существенное влияние на оседание и рост молоди мидий вблизи них (Кулаковский, Шамарин, 1989).

Таким образом, исследование становления и развития регуляторных систем в ходе личиночного развития мидий позволяет не только констатировать те или иные отклонения от нормы и выявить их причины, но также являются необходимыми при искусственном культивировании личинок с последующими селекционными задачами.

ЛИТЕРАТУРА

- Галкина В. Н., Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Влияние аквакультуры мидий в Белом море на окружающую среду // Океанология, 1982. Т. XXII, № 2. С. 321—324.
- Евдонин Л. А. Нервная система ранних личиночных стадий *Mytilus edulis* // Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря: Матер. конфер. (Мурманск, 1986 г.).— Мурманск, 1986. С. 230—231.
- Кулаковский Э. Е. Исследования по марикультуре мидий Белого моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1987. (Проект «Белое море»). С. 64—67.
- Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л., Миничев Ю. С., Максимович Н. В. Распределение личинок мидий (*Mytilus edulis*) в губе Чупа Кандалакшского залива в связи с развитием мидиевой марикультуры на Белом море // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. Т. 39(47). С. 83—88.
- Кулаковский Э. Е. Эволюционные аспекты явления нейросекреции // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. Т. 183. С. 15—23.
- Кулаковский Э. Е., Шамарин А. Ю. Особенности оседания и роста молоди мидий (*Mytilus edulis* L.) в условиях опытно-промышленного культивирования на Белом море // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1989. Т. 203. С. 63—75.
- Малахов В. В., Медведева Л. А., Гореева З. В. Токсическое действие грунтов из района антропогенного загрязнения Кандалакшского залива Белого моря на эмбриональное развитие мидии съедобной // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Матер. конфер. (Петрозаводск, 1992).— Петрозаводск, 1992. С. 264—265.

- Основат М. Ф., Кулаковский Э. Е. Изучение личиночного развития беломорской мидии // Проблемы изучения, разработки использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Матер. конфер. (Архангельск, 1985).— Архангельск, 1985. С. 153—154.*
- Основат М. Ф., Кулаковский Э. Е., Флячинская Л. П. Некоторые аспекты выявления медиаторных систем в раннем онтогенезе мидии (*Mytilus edulis*) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1989. Т. 203. С. 76—83.*
- Флячинская Л. П., Кулаковский Э. Е. Личиночное развитие двустворчатого моллюска *Mytilus edulis* (*Mytilida, Mytilidae*) // Зоол. журн., 1991. Т. 70. № 11. С. 23—29.*
- Bayne B. L. Some effects of stress in the adult on the larval development of *Mytilus edulis* // Nature, 1972. Vol. 237. P. 459.*
- Colwell R. R. The industrial potential of Marine Biotechnology // Oceanus, 1984. Vol. 27. N 1. P. 321—324.*
- Hashimoto Y. Marine toxins and other bioactive marine metabolites // Tokyo: Japan scientific societies press, 1979. 369 p.*
- Koelle G. B., Fridenvald J. S. A histochemical method for localizing of cholinesterase activity // Proc. Soc. Biol. and Med., 1949. Vol. 7. P. 617—622.*
- Loosanoff V. L., Davis H. C. Rearing of bivalve mollusks // Adv. Mar. Biol., 1963. N 1. P. 1—136.*
- Morse D. E. Recent progress in larval settlement and metamorphosis: closing the gaps between molecular biology and ecology // Bull. Mar. Sci., 1990. Vol. 46. N 2. P. 465—483.*
- De la Torre J. C., Surgeon J. W. Histochemical fluorescens of tissue and brain monoamines result in 18 minutes using SPG method // Neuroscience, 1976. Vol. 1. P. 451—453.*

Summary

E. E. Kulakowski, L. P. Fliatchinskaya

**THE PECULIARITIES OF THE LARVAL DEVELOPMENT
THE WHITE SEA'S MUSSELS (*MYTILUS EDULIS* L.).
THE FORMING OF THE REGULATORY SYSTEMS ELEMENTS**

The forming of the regulatory system in the mussels larval development was studied. The abnormal features in the process of larval development are shown. The questions of the mussel's larval regulation in connection with the mariculture tasks are discussed.