

УДК 594.124:591.159:639.3 (262.5)

Н.К.Ревков, И.А.Дивавин, В.К.Мачкевский, Н.А.Валовая

АНОМАЛИИ МИДИЙ В АКВАКУЛЬТУРЕ¹

Известно, что элементы внешнего и внутреннего строения черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis* L a m a r c k, 1819) характеризуются широким диапазоном фенотипической изменчивости [5]. В популяциях этих моллюсков одновременно могут присутствовать особи, представляющие различные экологические морфы вида: типичную, *dilatata*, *trepida* и *frequens* [12]. Тем не менее, большинство авторов считает возможным выявление тенденции преобладания тех или иных морфологических особенностей [4, 5, 12], а также и цветовых морф [7] в некоторых типичных местообитаниях мидий, причем определяющая роль в формировании экологически значимых адаптаций моллюсков отводится среде обитания.

В предлагаемой работе рассмотрены особенности структуры поселения, элементы внешнего и внутреннего строения, а также физиологические и биохимические характеристики некоторой аномальной субпопуляции мидии, представители которой на ограниченном участке пространства, в условиях культивирования в толще воды, имели ряд признаков, отличающих их от массы себе подобных.

Материал и методика исследований². Мидии с внешне аномальными сходными признаками формы раковин (в дальнейшем «дефектные мидии») были обнаружены в ноябре 1993 г. в двух районах их культивирования в Каламитском заливе Черного моря с координатами 33° 33,1' в.д., 44° 55,5' с.ш. и 33° 33,5' в.д., 45° 01,7' с.ш. Последующему анализу была подвергнута выборка мидии из первого района.

Форму раковин моллюсков определяли по отношениям основных морфометрических параметров: H/L (вытянутость), D/L (саггитальная кривизна), где L — длина, H — высота и D — ширина раковины, мм.

Степень развития жабр, заднего аддуктора оценивали соответственно по отношениям площади проекции первых и площади сечения последнего к площади проекции створок в саггитальной плоскости; степень развития лигамента — по отношению его длины к длине раковины; развитие биссусного ствола — по отношению его диаметра в корневой части к длине раковины [5, 14]. При анализе развития лигамента и биссусного ствола мидий учитывали степень заиленности коллекторов (наличие и толщину наилка на поверхности коллекторных поселений мидии), определяемую по показаниям водолазов.

Аппроксимацию сухой массы створок моллюсков проводили в логарифмической системе координат: $\ln W = a + b \ln L$, где W — сухая масса створок, г; L — длина раковины, мм.

¹ Часть исследований выполнена при финансовой поддержке Международного Научного Фонда Дж. Соррора.

² В выполнении химического анализа принимала участие Л.И.Хакалина.

Выполняли сравнительный анализ элементного и биохимического состава тела одноразмерных (3—4 см, по 30 экз.) дефектных и нормальных мидий. Последних отбирали с соседних участков коллекторов, вне мест локализации мидий с аномальными признаками роста. Содержание основных классов органических веществ определяли по разработанной методике [18], фракционный состав липидов — методом ТСХ [9] в трех повторностях. Анализ концентраций хлорорганических пестицидов (ХОП), в том числе ДДТ, проводили методом газожидкостной хроматографии, тяжелых металлов — кадмия, свинца, меди, цинка — методом атомно-абсорбционной спектроскопии, мышьяка — по ГОСТ 26930-86 калориметрическим методом, ртути — по ГОСТ 26922-86 методом беспламенной атомной абсорбции.

В качестве физиологического критерия оценки состояния дефектных мидий была выбрана степень резистентности моллюсков к инвазии их церкариями трематоды *Parvatrema duboisi* Bar t o l i, 1974 (Gymnophallidae). Поставленную задачу решали посредством натурального эксперимента. По 50 экз. одноразмерных дефектных и контрольных моллюсков в плавучих садках помещали в море в зону наиболее вероятного естественного контакта с расселительными личинками паразита. Первая партия подопытных мидий была подвергнута паразитологическому вскрытию после недельной экспозиции, вторая — через две недели, третья — через семь месяцев.

Результаты исследований и их обсуждение³

Элементы внешнего и внутреннего строения моллюсков. Прежде чем приступить к описанию результатов исследований, дадим краткую характеристику внешним признакам, определившим наше внимание к исследуемым моллюскам.

Раковины моллюсков имели признаки «старческого роста» [6]. У части из них был явно выражен перегиб поверхности раковины, у большинства отмечались сближенные грубые линии нарастания раковины. Периостракум у 5—10 % особей в отдельных местах оказался «сточенным» до перламутрового слоя. «Сточенные» участки раковин не имели определенной локализации и располагались как в зоне контакта щетки мидии с внешней средой, так и внутри самих поселений — на макушках раковин, обращенных к субстрату.

Моллюски плотными щетками покрывали как участки линейного коллектора длиной 3—10 м, так и верхнюю, обращенную к урезу воды плоскость пенопластовых наплавов. Последнее является весьма важным и исключает в вопросе о механизме образования плотной щетки как основной момент трения коллекторов о песчано-илистое дно в период их возможного заглубления за счет нарастания биомассы. Моллюски в щетках прочно удерживались на субстрате. Рядом с ними на продолжении коллектора находились нормальные мидии.

В щетках дефектные мидии располагались в один слой, макушками были ориентированы к субстрату, сифональными краями раковин — наружу. Сформированной таким образом поверхности самой щетки деформированные задние участки раковин придавали сглаженный характер. На поверхности щетки располагались редкие одиночные моллюски, раковины которых были сжаты в спинно-брюшном направлении.

В щетках преобладали (67 %) моллюски длиной 30—40 мм. Их средний возраст, согласно времени постановки коллекторов (сентябрь 1991 г.) и динамике пула личинок мидии в акватории Каламитского залива [15], опреде-

³ Консультации при обсуждении результатов были любезно даны М.И.Киселевой.

ляющей массовое пополнение ее коллекторных поселений, оценивается в 1,5 года.

Большинство (71 %) моллюсков имело трехугольную форму раковины, более характерную для скальных биотопов с повышенной волновой активностью; моллюски с односторонне-, двусторонне-округлой и параллельностворчатой раковиной [4] составляли соответственно 15, 7 и 7 %. Другой «статистически характерный», хотя и не являющийся исключительным явлением для скальных форм мидии, признак — наличие загнутых макушек [4] — не имел достаточного развития у дефектных мидий и был обнаружен лишь у 25 % особей. Образование «крючковой раковины» связывается со специфической нагрузкой на вентральные края мантии в области биссусной щели в результате усилия подтягивания и удержания на нитях биссуса у моллюсков из прибойных мест обитания [5]. В выборке преобладали моллюски с отогнутыми макушками (50 %); моллюски с прямыми макушками составляли 25 %.

Морфометрический анализ дефектных моллюсков, длина которых составляла 19,5—42,3 мм (средняя — 29), дал следующие значения вытянутости и саггитальной кривизны раковин: $H/L = 0,616 \pm 0,044$; $D/L = 0,442 \pm 0,037$.

Расчетные величины морфометрических коэффициентов лежат в области максимума соответствующих параметров раковины, приводимых [4] для черноморской мидии из различных биотопов, где средние диапазоны относительной изменчивости раковин по высоте и ширине указываются равными соответственно 0,472—0,551 и 0,373—0,414. В скальных биотопах прибойной зоны чаще формируются поселения мидии в форме плотных щеток, моллюски оказываются более округлыми, имеют большие значения соответствующих морфометрических коэффициентов. Мидии из иловых биотопов имеют более уплощенную и вытянутую раковину. Сравнение морфометрических коэффициентов показывает на сходство анализируемой выборки дефектных моллюсков с мидиями из прибойных мест скальных биотопов.

Масса раковин дефектных и нормальных коллекторных мидий района Каламитского залива описывается соответствующими уравнениями:

$$\ln Wd = 2,423 \ln Ld - 7,543 \quad (b = 2,423 \pm 0,108; a = -7,543 \pm 0,374; R = 0,949),$$

$$\ln Wn = 2,815 \ln Ln - 9,397 \quad (b = 2,815 \pm 0,017; a = -9,397 \pm 0,054; R = 0,998),$$

где Wd и Wn — масса створок дефектных и нормальных коллекторных мидий; Ld и Ln — длина раковины дефектных и нормальных коллекторных мидий.

Створки дефектных моллюсков оказываются более массивными; в диапазоне длин 17—48 мм они тяжелее, чем у нормальных коллекторных мидий, в 1,4—2,1 раза.

Аналогичные описанному выше изменения в форме раковины и структуре образуемых мидией поселений были нами визуальными отмечены ранее в районе бухты Ласпи (Южный берег Крыма). Аномальная субпопуляция моллюсков располагалась в приповерхностном горизонте на небольшом (1,5—2 м) участке линейного коллектора в 100 м от берега.

Как показали дальнейшие исследования, большинство (72 %) дефектных моллюсков имело в области сифональных отверстий редуцированные участки жабр. Внутренняя полужабра при этом по отношению к внешней была редуцирована в большей степени. У части моллюсков редукции подвергся нижний центральный участок обеих полужабр. Несмотря на редуцию жаберных пластин, их относительная площадь оказалась равной $0,313 \pm 0,043$, т.е. почти такой же, как у иловых (0,281), но больше, чем у скальных (0,208) форм мидий [5]. Таким образом, полученные данные не противоречат общей закономерности увеличения относительной площади жабр у черноморской мидии с глубиной обитания (ориентировочная глубина нахождения коллектора с дефектными мидиями — 12—18 м). Однако верхние границы относительной площади в большинстве хотя и редуцированных жабр у дефектных мидий оказываются в целом выше известных значений для черноморской мидии. Это указывает на относительно неблагоприятные условия питания и дыхания моллюсков в исследуемом микробиотопе, что в совокупности требует компенсаторного усиления работы вододвижущего аппарата моллюсков-фильтраторов за счет увеличения его относительной площади [5].

По относительному развитию лигамента дефектные мидии оказались ближе к моллюскам из скальных биотопов прибойной зоны (табл. 1). Для удержания более массивных створок в нужном положении, их раскрытия необходимы большие усилия. Дополнительной нагрузкой на лигамент дефектных мидий (как и в условиях прибойной зоны скального биотопа) является затрудненность в раскрытии створок из-за стеснения соседними особями в образуемых поселениях типа плотных щеток. Достаточно очевидной является также зависимость относительной длины лигамента от заиленности самих коллекторов. Условия их повышенной заиленности, возникающие в результате пониженного водообмена и влияющие на степень развития лигамента, экологически близки к таковым в донных поселениях иловых форм мидии.

1. Значения относительного развития лигамента (*Li*), аддуктора (*Ad*) и относительного диаметра бисусного ствола мидий (*Db*) (данные авторов)

Экотипы мидий	<i>Li</i>	<i>Ad</i>	<i>Db</i>
С коллекторов			
дефектная	$0,514 \pm 0,044$	$0,020 \pm 0,06$	$0,026 \pm 0,077$
из «слабо» заиленных поселений	$0,438 \pm 0,025$	$0,043 \pm 0,06$	$0,019 \pm 0,006$
из «сильно» заиленных поселений	$0,412 \pm 0,024$	$0,027 \pm 0,04$	$0,012 \pm 0,002$
Скальная	0,51	—	0,020
Иловая	0,38	—	0,010

Примечание. Для скальной и иловой мидий значения показателей приведены по данным литературы [5].

Замыкающие мышцы раковины, или аддукторы, считаются функциональными антагонистами лигамента. Последний, в силу своей эластичности, раскрывает створки, когда задний аддуктор находится в состоянии покоя [8]. Таким образом, степень их развития должна быть взаимоскоррелирована. Однако у дефектных мидий наблюдается некоторое несоответствие. Довольно мощному лигаменту (как у мидии из прибойных зон скальных биотопов) у дефектных моллюсков противопоставлен сравнительно более слабый

задний аддуктор, относительное сечение которого даже чуть меньше, чем у иловых форм мидий (см. табл. 1).

У дефектных мидий зарегистрирован наибольший относительный диаметр биссусного ствола, превышающий его развитие у скальных форм моллюсков (см. табл. 1). Экологическая обусловленность внутривидовой изменчивости толщины биссусного ствола у двух других выборок нормальных мидий с коллекторов различной степени заиленности выражена вполне определенно. Большая заиленность коллекторов отражает условия меньшей гидродинамической активности водных масс. Это определяет развитие менее сильного аппарата прикрепления, характерного для моллюсков из иловых поселений.

Таким образом, в результате проведенного нами комплексного анализа отмечены явные нарушения в развитии дефектных моллюсков: редукция участка жабр, «старческий» характер роста раковины и некоторое «неадекватное» развитие морфологических структур, по которым моллюсков тестируемой выборки можно отнести как к скальным, так и к иловым морфам. По степени развития жаберной поверхности, аддуктора и отогнутости макушек раковин дефектные моллюски оказались ближе к мидиям из иловых биотопов. В то же время форма раковины, ее вытянутость и сагитальная кривизна, сам тип поселений моллюсков в форме плотной щетки, а также развитие лигамента и биссусного ствола характеризуют их как более близких к мидиям из скальных биотопов прибойной зоны.

Биохимический анализ. По результатам биохимического анализа выборки дефектных и контрольных мидий различаются по всем параметрам, кроме содержания белка. В теле дефектных мидий выявлено большее содержание углеводов (основного энергетического материала двустворчатых моллюсков) и энергоемких липидов (табл. 2).

Снижение концентрации нуклеиновых соединений (РНК и ДНК) вдвое и увеличение на 20 % количества каротиноидов может являться косвенным свидетельством влияния на исследуемых моллюсков неблагоприятных факторов химической природы. Подобные отклонения наблюдаются, например, при углеводородной интоксикации моллюсков [3].

2. Содержание органических веществ в тканях мидий (% на сухую массу)

Компоненты	Контроль	Дефектные мидии
Нуклеиновые соединения	3,50±0,21	1,75±0,07
Углеводы резервные	5,92±0,40	8,54±0,35
Углеводы структурные	0,77±0,04	0,43±0,04
Белок	37,40±2,50	41,80±3,60
Каротиноиды	1,62±0,07	1,94±0,08
Липиды	3,42±0,20	5,40±0,16

Во фракционном составе липидов различия недостоверны только по содержанию алкоксиллипидов и свободных жирных кислот (табл. 3). Можно отметить, что в теле дефектных мидий более интенсивно проходит процесс липолиза, в результате которого возрастает относительное количество продуктов распада триглицеридов.

К сожалению, анализ содержания токсикантов в теле контрольных и дефектных мидий был выполнен в одной повторности; поэтому оказывается затруднительным в этом отношении делать корректные заключения. Тем не

менее отметим, что содержание в теле анализируемых выборок мидий кадмия и ртути сопоставимо. Концентрация ДДТ и ХОП в целом в дефектных мидиях по сравнению с контролем — ниже. Остальные компоненты находятся в концентрации, превышающей контроль, например мышьяк и медь — соответственно в 4,7 и 3,7 раза. Несмотря на отмеченные различия, полученные данные в целом соответствуют уровню накопления отдельных токсикантов в коллекторных поселениях мидии в Каламитском заливе. Исключением является только медь, концентрация которой в теле дефектных мидий оказалась выше средних значений по району в 3 раза (табл. 4).

3. Фракционный состав липидов, % суммы липидов

Фракции	Контроль	Дефектные мидии
Фосфолипиды	18,1±0,10	17,3±0,10
Алкоксилипиды	29,2±1,50	34,6±1,90
Триглицериды	18,0±1,10	13,1±0,70
Диглицериды	1,0±0,03	0,3±0,01
Моноглицериды	5,3±0,16	4,6±0,18
Свободные жирные кислоты	15,6±0,80	14,2±0,50
Эфиры жирных кислот	2,4±0,10	1,6±0,10
Стерины	4,2±0,12	6,7±0,25
Эфиры стериннов	3,5±0,11	4,1±0,13

4. Содержание токсикантов (мг/кг сырой массы) в теле коллекторных мидий

Компоненты	Контроль	Дефектные мидии	Нормальные мидии*
Σ ДДТ	0,0336	0,0160	0,019±0,011
Всего ХОП	0,0338	0,0174	0,019±0,011
Кадмий	0,23	0,23	0,218±0,066
Ртуть	0,02	0,02	0,020±0,010
Мышьяк	0,32	1,51	1,265±0,531
Медь	0,94	3,44	1,054±0,258
Свинец	0,09	0,15	0,364±0,307
Цинк	23,76	29,52	17,500±7,037

* Данные предоставлены Л.И.Хакалиной.

Инвазия. Трематода *Parvatrema duboisi* использует мидию как дополнительного хозяина [11, 19]. Расселительные личинки гермафродитного поколения *P. duboisi* заражают хозяина благодаря собственной активности и фильтрационной деятельности последнего. Личинки покоящейся стадии — метациркарии поселяются в мантии и экстрапаллиальной полости мидий.

После недельной экспозиции как дефектные, так и контрольные мидии не восприняли инвазию церкариями *P. duboisi*. Спустя две недели от начала натурального эксперимента одиночные метациркарии были обнаружены у 60% дефектных мидий (индекс обилия — $0,6 \pm 0,125$), нормальные моллюски были свободны от паразитов. Через 7 мес мидии в обоих садках оказались на 100% зараженными метациркариями *P. duboisi*, но с различной степенью интенсивности (индекс обилия: дефектные — $31 \pm 5,61$, нормальные — $58 \pm 9,85$).

В течение первых недель опыта происходила адаптация к условиям садкового содержания мидии: освоение нового субстрата, формирование дружи и т.п. Сопряженные с этим физиологические изменения в организме моллюсков, вероятно, обусловили резистентность к инвазии личинками *P. duboisi*. Несколько быстрее адаптировались к новым условиям дефектные мидии, однако скорость нарастания инвазии в них в последующий период происходила медленнее. Через семь месяцев плотность гемипопуляции метацеркарий в дефектных мидиях оказалась в 1,9 раза ниже, чем в контрольных. Вполне вероятно предположить, что расселительные личинки *P. duboisi*, обладающие реакцией хемотаксиса [1], предпочитали нормальных мидий. Однако не исключено, что и сами моллюски оказались более устойчивыми к паразитам вследствие наблюдаемых биохимических отклонений. В любом случае условия обитания, определившие комплекс отмеченных морфологических и биохимических отклонений у дефектных моллюсков, вызвали и их повышенную устойчивость в отношении инвазии церкариями трематоды *Parvatrema duboisi*.

Возможные причины наблюдаемых изменений у дефектных моллюсков. Редуцированные участки жабр дефектных мидий находятся в области вводного сифона. При работе фильтрационного аппарата моллюсков именно эта часть жаберных пластин первой контактирует с поступающими в мантийную полость порциями воды. Создающийся водоток увеличивает интенсивность воздействия любого из содержащихся в воде агентов в зоне его контакта с тканями мидии. Естественно, таким образом, предположить о некотором «раздражающем» действии на ткани мидии со стороны приносимых в процессе фильтрации моллюсков компонентов.

Таким компонентом, определившим редукцию участка жаберных пластин и нарушение роста раковины, могла оказаться медь, повышенная концентрация которой нами отмечена в теле дефектных мидий. Ее соединения широко используются при борьбе с обрастаниями гидротехнических сооружений, судов, встречаются в промышленных сточных водах.

По влиянию различных форм соединений меди на гидробионтов в настоящее время накоплена обширная литература. Отмечается, в частности, ингибирующее действие меди на некоторые ферменты энергетического обмена моллюсков [2, 23], чувствительность цилиарных клеток к ионам меди и превалирующая аккумуляция металла именно в жаберной ткани мидии [21, 22]. Интоксикация ионами меди может приводить к ряду последующих биохимических изменений в тканях моллюсков [16, 17].

Аналогичный отмеченному эффект редукции жаберных пластин в районе сифональных отверстий был описан [14] у другой черноморской мидии — *Modiolus phaseolinus* из Прибосфорского района Черного моря. Причины изменений остались неизвестными. По-видимому, и фазеолина и мидия характеризуются одним и тем же механизмом ответных реакций близкородственных видов, по типу питания относящихся к фильтраторам-сестонофагам, на повышение в среде концентрации некоторых токсикантов.

Сходные отклонения в развитии раковин обнаружены у другой черноморской двустворки — *Cerastoderma glaucum* (Mollusca: Bivalvia) на небольшом участке дна в Севастопольской бухте [13]. Анализ характера аномального роста и его проявления позволил авторам предположить, что причиной явились периодические воздействия локальных химических загрязнений.

Последние определили нарушение секреторной активности мантийного эпителия, формирующего раковину.

Однако фактор химической природы не является исключительным в механизме, определяющем нарушение обычных ритмов нарастания раковин моллюсков. Многие исследователи [6, 10, 20 и др.] отмечают возможность образования, в частности, дополнительных колец роста в результате воздействия перепадов температуры, при нересте, шторме, нападении хищников и при иных непериодических изменениях условий среды.

Поселения мидии характеризуются некоторыми взаимообусловленными адаптациями. К последним в аномальной субпопуляции мидии относят, например, тип поселения в форме щетки, общую округлость формы раковины при нарушении ее роста в длину, хорошее развитие биссусного ствола и лигамента. Следует признать, что тип надорганизменной организации поселений моллюсков является определяющим; форма их раковин, степень развития лигамента и биссуса в определенной степени производны и формируются в рамках типа поселения. Подобный наблюдаемому у дефектных мидий тип поселений мы находим у моллюсков из скальных биотопов с повышенным гидродинамическим режимом. Однако в условиях культивирования мидии в толще воды, в силу явных отличий биотопов, причина подобной организации поселений должна быть иной. В механизме ее образования фактор нестабильности субстрата прикрепления моллюсков и возможность периодического трения коллекторов о дно также стоит исключить, так как дефектные мидии располагались и на верхней, обращенной к урезу воды поверхности массивных пенопластовых наплавов. Трудно также представить аналогию действия некоторого медьсодержащего источника, который бы мог повлиять на форму организации поселений мидии, как при объяснении механизма нарушения формообразования раковины и редукции части жабр. Накопление же в теле дефектных моллюсков значительного количества меди могло явиться результатом некоторых ранних нарушений обменных процессов под действием иных природных факторов локального характера. По-видимому, причины, обусловившие формирование определенного типа поселения и нарушившие целостность структуры поверхности жабр, должны быть одного порядка и являться производными от некоторого общего неизвестного источника, имеющего локальный характер действия.

Заключение

Проведенный анализ дополняет картину широких адаптивных морфофункциональных реакций черноморской мидии в условиях ее культивирования в открытой части акватории Каламитского залива. В отмеченной аномальной субпопуляции мидии наблюдаются различия структурного и функционального характера по сравнению с соседними коллекторными, а также скальными и иловыми поселениями мидии. Одной из причин, определивших наблюдаемые изменения, может быть токсическое действие меди, накопление которой в теле дефектных мидий оказалось в 3 раза выше, чем в среднем по району. Однако многоплановость проявленных отклонений от известных параметров развития мидий затрудняет однозначную интерпретацию полученных данных. В любом случае, на данном этапе исследования интересным представляется само обнаружение субпопуляций аномальных форм мидии, тем более на участке акватории ее массового культивирования.

**

Наведено дані щодо появи на колекторах у районі Каламитської затоки (Чорне море, Західне узбережжя Криму) субпопуляції мідії з аномальними ознаками. Розглянуто структуру утворених молюсками поселень, особливості формування черпашки, ступінь розвитку заднього адуктора, біуса, лігаменту, накопичення токсикантів і біохімічний склад тіла. Відмічено редуцію частини поверхні зябер біля сифональних отворів у 72 % молюсків досліджуваної субпопуляції. Виявлено підвищену стійкість до інвазії дефектних молюсків церкаріями трематоди *Parvatrema duboisi*.

**

The information about emergence of mussel subpopulations with abnormalous development on collectors in Kalamitsky Bay (the Black Sea, W. coast of the Crimea) is presented. The mussel population structure, peculiarities of shell-forming, back adductor, bissus and ligament developmental degree, and also accumulation of pollutants and body biochemical composition have been considered. The more high resistance on parasite *Parvatrema duboisi* (Trematoda) and the partial reduction of syphonal gills surface up to 72% of mussels in abnormalous subpopulation have been revealed.

**

1. Гинецинская Т.А. Трематоды (их жизненные циклы, биология и эволюция). — Л.: Наука, 1968. — 411 с.
2. Горомосова С.А., Шапиро А.З. Основные черты биохимии энергетического обмена мидий. — М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1984. — 120 с.
3. Дивавин И.А., Копытов Ю.П., Белоуваненко В.И. Обменные процессы в тканях мидий в период адаптации к углеводородной интоксикации и изменениям условий среды обитания // Изв. АН СССР, сер. биол. — 1989. — № 2. — С. 204—211.
4. Драголи А.А. К вопросу о взаимосвязи между вариациями черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis* L a m.) // Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. — Киев: Наук. думка, 1966. — С. 3—15.
5. Заика В.Е., Валовая Н.А., Повчун А.С., Ревков Н.К. Митилиды Черного моря. — Киев: Наук. думка, 1990. — 205 с.
6. Золотарев В.Н. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. — Киев: Наук. думка, 1989. — 112 с.
7. Иванов В.Н., Холодов В.И., Пиркова Н.В. и др. Биология культивируемых мидий. — Киев: Наук. думка, 1989. — 100 с.
8. Класс двустворчатые моллюски (Lamellibranchiata, Bivalvia) // Руководство по зоологии / Под ред. В.А.Догеля. — М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1940. — Т.2. — С.466—547.
9. Копытов Ю.П. Новый вариант тонкослойной хроматографии липидов и углеводов // Экология моря. — 1983. — Вып. 13. — С. 76—80.
10. Марковская Е.Б. К биологии мидии зал. Петра Великого // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. — 1952. — 37. — С. 163—173.
11. Мачкевский В.К. Особенности биологии и экологии трематоды *Parvatrema duboisi* — паразита черноморской мидии // Паразитология. — 1989. — 32. — № 1. — С. 60—67.
12. Милашевич К.О. Моллюски Черного и Азовского морей // Моллюски русских морей. — Петроград: Имп. Акад. наук, 1916. — Т. 1. — 312 с.
13. Петров А.Н., Заика В.Е. Патологические изменения структуры раковин *Cerastoderma glaucum* P o i r e t (Mollusca: Bivalvia) в Севастопольской бухте // Экология моря. — 1993. — Вып. 43. — С. 56—60.
14. Ревков Н.К. Рост, размножение и структура популяций *Mytilaster lineatus* (G m e l.) и *Modiolus phaseolus* (P h i l.) в Черном море: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь, 1989. — 25 с.
15. Ревков Н.К. Сезонная динамика личинок мидии в планктоне Каламитского залива // Тез. докл. I-го съезда гидрокол. об-ва Украины, Киев, 16—19 сент. 1993 г. — Киев, 1994. — С. 43.
16. Таможняя В.А., Горомосова С.А. Биохимические показатели метаболизма мидий при действии на них токсинов // Экология моря. — 1985. — Вып. 21. — С. 64—68.
17. Танеева А.И. К механизму действия меди на черноморских мидий // Там же. — 1986. — Вып. 23. — С. 83—87.

18. Цымбал И.М., Копытов Ю.П., Дивавин И.А. К методике определения биохимического состава бентосных водорослей. — Киев, 1986. — 13 с. — Рукопись деп. в ВИНТИ, № 7629-B86.
19. Bartoli P. Recherches sur les gymnophallidae F.N.Morozov, 1955 (Digenea) parasites d'oiseaux des cotes de Camargue: Systematique, biologie et ecologie // These, Univ. Aix Marseille. — 1974. — 339 p.
20. Clark G.R. Growth lines in invertebrate skeletons // Annu. Rev. Earth Planet. Sci. — 1974. — 2. — P. 77—99.
21. Delhaye M., Cornet D. Contribution to the study of the effect of copper on *Mytilus edulis* during reproductive period // Comp. Biochem. and Physiol. — 1975. — 50, N 3. — P. 511—518.
22. Lakshmanan P.T., Nambisan P.N.K. Bioaccumulation and depuration of some trace metals in the mussel *Perna viridis* (L i n n a e u s) // Bull. Environ. Contam. and Toxicol. — 1989. — 43, N 1. — P. 131—138.
23. Steinert S.A., Pickwell G.V. Multiple forms of lysozyme in copper stressed mussels (*Mytilus edulis*) // Mar. Environ. Res. — 1985. — 17, N 2—4. — P. 211—214.

Институт биологии южных морей НАН Украины, Севастополь

Поступила 15.12.06