

АДАПТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ЛИЧИНОК ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *MYTILUS TROSSULUS* К КРАТКОВРЕМЕННЫМ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНЫМ ИЗМЕНЕНИЯМ ТЕМПЕРАТУРЫ И СОЛЕННОСТИ

© 2006 г. Л. М. Ярославцева, Э. П. Сергеева

Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток 690041
e-mail: inmarbio@mail.primorye.ru

Статья принята к печати 19.01.2005 г.

Исследованы адаптивные возможности личинок мидии *Mytilus trossulus* к продолжительным и кратковременным изменениям солености и температуры. Показано, что температура 4°C блокирует развитие и рост большинства личинок. Температура 20°C способствует ускоренному развитию и росту, но не является оптимальной, так как вызывает большую разнокачественность личинок, обусловленную разной скоростью их роста. Подобного явления при умеренных температурах (10 и 15°C) не отмечали. Быстрорастущие при 20°C личинки мидии проявляли высокую уязвимость к понижению температуры. Рост медленнорастущих особей не зависел от температуры в диапазоне от 10 до 20°C. Ежедневное изменение температуры на 3–8°C не оказывало существенного влияния на развитие и рост личинок. Однократное продолжительное (24 ч) понижение температуры на 3–8°C также почти не влияло на эти важные физиологические показатели. Понижение солености до 8‰ оказывало отрицательное воздействие лишь на начальных этапах развития, в дальнейшем личинки демонстрировали способность адаптироваться к столь значительному опреснению. Негативное влияние пониженной до 8‰ солености на личинок мидии усиливалось при повышении температуры до 20°C.

Ключевые слова: адаптация, личинки, мидия, соленость, температура.

Adaptability of *Mytilus trossulus* larvae to short- and long-term changes in temperature and salinity.
L. M. Yaroslavtseva, E. P. Sergeeva (Institute of Marine Biology, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041)

Adaptability of *Mytilus trossulus* larvae to short- and long-term changes in salinity and temperature was studied. At 4°C, development and growth of most larvae were arrested. A temperature of 20°C caused accelerated development and growth, but it was not optimal because growth rates of the larvae differed markedly. This was not observed at moderate temperatures (10 and 15°C); larvae slightly differed in size. Fast growing (at 20°C) larvae were very sensitive to lowering of temperature. Growth of slowly growing larvae was not dependent on temperature in the range of 10 to 20°C. Daily temperature variations of 3–8°C had no marked effect on larval development and growth. A continuous 24-h exposure to decreased (by 3–8°C) temperature virtually did not affect these important physiological indicator processes either. Lowering of salinity to 8‰ had an adverse effect only in the early development stages, and subsequently larvae were able to adapt to the strong dilution of sea water. The deleterious effect of reduced salinity (to 8‰) on mussel larvae was augmented by increased temperature (to 20°C). (Biologiya Morya, Vladivostok, 2006, vol. 32, no. 2, pp. 102–107).

Key words: adaptation, larvae, mussel, salinity, temperature.

Половозрелые особи двустворчатого моллюска *Mytilus trossulus* проявляют высокую адаптационную пластичность по отношению к изменениям естественных факторов среды: они выносят перегрев в литоральных ваннах, в течение двух месяцев выдерживают опреснение до 20‰, при медленном и постепенном понижении солености (ступенчатая акклимация, см.: Хлебович, 1974) выживают при опреснении до 8‰ (Ярославцева и др., 1986). Мидии имеют планктотрофную личинку. Нерест этого вида в зал. Петра Великого Японского моря происходит при прогреве воды до 8–19°C (Касьянов и др., 1980). Наибольшее число личинок *M. trossulus* в зал. Восток Японского моря отмечено при температуре на поверхности воды 15°C (Буяновский, Куликова, 1984). Продолжительность пребывания личинок тихоокеанской мидии в планктоне составляет от 2 нед. до 3 мес. (Вауне, 1976; Максимович, 1979, Ми-

лейковский, 1979; Касьянов и др., 1983). Личинки многих двустворчатых моллюсков на ранних стадиях развития чаще всего находятся вблизи поверхности водной толщи (Зайцев, 1970; Mann, Wolf, 1983; Garrison, Morgan, 1999). В зал. Восток личинки мидии концентрируются преимущественно в верхнем 2-метровом слое с наибольшей плотностью в горизонте от 0 до 0.5 м, глубже 10 м они почти не встречаются (Буяновский, Куликова, 1984). Однако на отдельных станциях личинки мидии все же присутствуют в пробах, взятых с глубины 20 м. Мы полагаем, что это связано с особенностями циркуляции воды в данных районах.

В экспериментальных условиях было показано, что на стадии бластулы и трохофоры личинки *M. trossulus* скапливаются в поверхностной пленке воды (Ярославцева, Сергеева, 2003). Подобное поведение личинок тихоокеанской мидии отмечено Куликовой и

Найденко (1987) не только на стадии бластулы и трохофоры, но и на стадии раннего велигера. Дневное прогревание или выпадение атмосферных осадков ведет к образованию у поверхности воды микрослоев, неоднородных по солености и температуре (Зайцев, 1970). Организмы, пребывающие в этих слоях, постоянно испытывают определенную нагрузку. Кроме того, горизонтальные токи воды перемещают личинок на большие расстояния, а вертикальная циркуляция заставляет их погружаться на большие глубины. В этом случае личинки на короткое или продолжительное время попадают в неблагоприятные для них по температуре и солености условия. Выяснить, каковы адаптивные возможности личинок *M. trossulus* по отношению к кратковременным и продолжительным изменениям солености и температуры, а также к совместному действию этих двух факторов внешней среды, – задача настоящего исследования. Поскольку состояние личинок в значительной степени обуславливает последующее выживание неполовозрелых особей (Phillips, 2002), поставленная задача представляет не только теоретический, но и практический интерес.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на личинках тихоокеанской мидии *Mytilus trossulus* на Морской биологической станции "Восток" Института биологии моря ДВО РАН (зал. Восток, Японское море). Нерест мидии в зал. Восток растянут с мая по сентябрь (Касьянов и др., 1983). Личинок получали в лабораторных условиях. Половозрелых моллюсков собирали в море в конце весны и в начале лета на глубине 2–3 м при температуре воды 10°C в один полевой сезон и при 12°C – в другой. Нерест стимулировали повышением температуры с 10 до 15°C в течение 2–3 ч. В опыт брали яйцеклетки и спермии от нескольких особей. Воду, профильтрованную через трехфракционный гравийный фильтр и простерилизованную ультрафиолетом, меняли через 1 сут. При этом использовали сита с диаметром ячеек 30 мкм. Личинок кормили один раз в сутки микроводорослями *Isochrysis galbani* и *Nannochloris maculata*, при концентрации микроводорослей 1×10^4 кл/мл (Sprung, 1984). Изучали влияние кратковременных и продолжительных изменений температуры и солености на раннее развитие и рост личинок. Таким образом мы попытались смоделировать ситуации, которые создаются в природе при нахождении личинок в планктоне, особенно в ранний период их развития (бластула и трохофора), когда личинки устремляются к поверхностной пленке воды (Ярославцева, Сергеева, 2003). Опыты поставлены в следующих вариантах.

В 1-й серии опытов личинок выращивали при постоянной температуре 4, 10, 12, 15 и 20°C со стадии бластулы. В течение первых 3 сут наблюдали развитие, определяя число особей, перешедших к концу этого срока на стадию велигера (Куликова, Найденко, 1987). Далее в течение 26 сут следили за ростом этих личинок, поскольку рост является наиболее часто контролируемым физиологическим параметром личинок морских моллюсков (Sprung, 1984; Mann, Gallager, 1985; MacDonald, 1988).

Во 2-й серии опытов группу личинок с момента оплодотворения содержали при постоянной температуре 20°C. Через 10 сут их разделили на крупных (средний размер 189.0 мкм) и мелких (средний размер 152.6 мкм) и разместили по разным сосудам, в которых в течение 1 нед. поддерживали темпера-

туру 10, 14 и 20°C. Когда возраст личинок от оплодотворения составил 17 сут, тестировали их размеры. Все варианты опытов с изменением температуры проходили при постоянной солености 32‰.

В 3-й серии опытов, чтобы выявить последствия временного понижения температуры, личинок, культивируемых при температуре 15°C, со стадии бластулы делили на две подгруппы и помещали в условия, когда температуру ежедневно понижали до 12°C на 2 ч (первая подгруппа) и на 6 ч (вторая подгруппа). Третью подгруппу личинок на стадии бластулы однократно помещали на 24 ч в воду, температура которой составляла 12°C. Тестировали развитие личинок и рост в течение 26 сут. Контролем служили личинки, культивируемые при 15°C. Аналогичные опыты были поставлены с перепадом температуры в 8°C (от 20 до 12°C).

Опыты по влиянию солености (4-я серия) поставлены с учетом нашей работы, в которой показано, что соленость 8‰ является критической как для взрослых особей *M. trossulus*, так и для личинок этого вида (Ярославцева и др., 1986). Эксперименты проводили по следующей схеме: личинок на стадии бластулы помещали в воду соленостью 8‰ на короткое (2 и 6 ч) и продолжительное (12 и 24 ч) время, затем возвращали в нормальные условия. Тестировали развитие личинок в течение 3 сут. Другую группу личинок подращивали при солености 32‰ (7 сут от оплодотворения) и далее, как и в опытах с личинками-бластулами, подвергали кратковременному или продолжительному воздействию пониженной солености. Тестировали рост личинок в течение 33 сут.

Последнюю, 5-ю, серию опытов по одновременному влиянию опреснения и различных температур проводили на личинках мидии, с момента оплодотворения содержащихся при нормальной солености 32‰ и температуре 10°C. Со стадии трохофоры этих личинок делили на подгруппы и содержали при температуре 10, 15 и 20°C. На стадии трохофоры каждую из подгрупп однократно помещали в воду соленостью 8‰ на 2, 4, 6, 8 и 72 ч. Затем личинок возвращали в условия нормальной солености (32‰). Наблюдали развитие личинок в течение 3 сут и дальнейший их рост в течение 6 сут.

Температурные условия в контроле соответствовали температуре воды в море во время постановки опытов. Длину личинок измеряли под бинокуляром; на каждую точку брали по 30–50 экз. Данные обрабатывали статистически. В таблицах приведены либо средние арифметические значения (M) и средние квадратические ошибки (m), либо данные, выраженные в процентах по отношению к контролю.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Наблюдения за ранним развитием личинок *Mytilus trossulus*, со стадии бластулы помещенных в различные температурные условия (1-я серия опытов), показали, что при 4°C до стадии велигера развилось лишь 12.5% зародышей (табл. 1), остальные особи либо не развивались, либо погибали. В диапазоне температуры от 10 до 20°C личинки не погибали, а переход на каждую следующую стадию развития осуществлялся тем быстрее, чем выше была температура в эксперименте. Наши данные согласуются с утверждением о том, что повышение температуры в оптимальном диапазоне ускоряет развитие и рост организмов (Бузников, Подмарев, 1975; Галковская, Сушеня, 1978; Pechenik et al., 1990; Nair, Appukuttan, 2003, и др.). К 70 ч наблюдения во всех вариантах опыта 100% зародышей перешло на стадию велигера. Дальнейшее наблюдение за ростом личинок в

Таблица 1. Количество личинок *Mytilus trossulus* (% от общего числа особей), перешедших со стадии бластулы на следующую стадию развития при различной постоянной температуре, а также в режиме ежедневного понижения температуры с 15 до 12°C на 2 и 6 ч и однократного на 24 ч

Температура, °C	Возраст личинок, ч; стадия развития			
	30	42	52	70
	трохофора	ранний велигер	велигер	велигер
4	0	0	0	12.5
10	79.0	82.1	96.1	100
12	80.0	93.5	100	100
15	80.8	97.0	100	100
20	88.0	96.0	100	100
15→12 (на 2 ч) →15	75.0	94.4	96.0	100
15→12 (на 6 ч) →15	84.0	75.0	91.9	100
15→12(на 24 ч) →15	Не определяли	90.4	91.7	100

течение 26 сут показало, что к концу этого срока средний размер контрольных личинок составил 216.8 мкм. При других значениях температуры личинки росли быстрее при более высокой температуре их содержания (табл. 2). Наибольший прирост отмечен у личинок при 20°C. Однако при этой температуре отмечены значительные различия в размерах личинок, выявлялись быстро- и медленно растущие особи. Подобной картины при более низкой температуре мы не наблюдали.

Как известно, фенотипическая изменчивость морфологических признаков минимальна в диапазоне оптимальных значений температуры и возрастает по мере отклонения от оптимума (Захаров, 1987; Ярославцева и др., 1992; Ярославцева, Сергеева, 1994, и др.). Факт большого разброса в размерах личинок мидии, развивающихся при температуре 20°C, в наших опытах свидетельствует о том, что, хотя в среднем личинки растут быстрее именно при этой температуре, она не является для них оптимальной. Подтверждением служат эксперименты по выбору личинками предпочитаемых температур в стратифицированном столбе воды, которые показали, что личинки-велигеры *M. trossulus* концентрируются в слоях воды с температурой ниже 15°C (Ярославцева, Сергеева, 2003).

Для исследования личинок, растущих с различной скоростью, во 2-й серии опытов зародышей с момента

оплодотворения выращивали при температуре 20°C в течение 10 сут. Когда отчетливо определилась высокая вариабельность размеров личинок (от 112 до 224 мкм), их, предварительно измерив, разделили на крупных и мелких и продолжали выращивать при температуре 10, 14 и 20°C в условиях одинаковой обеспеченности пищей. Известно, что обилие пищи в среде обитания имеет большое значение для роста личинок. Так, Филлипс (Phillips, 2002) показал, что при прочих равных условиях личинки мидии, растущие при высокой концентрации микроводорослей, значительно крупнее личинок, развивающихся в условиях низкой обеспеченности пищей. В нашем эксперименте крупные личинки хорошо росли при 14 и 20°C, за неделю их прирост составил 35.5 и 40.63% соответственно (табл. 3). Однако при температуре 10°C личинки из этой группы росли значительно медленнее, их размеры увеличились лишь на 4.87%. Изменилось также поведение крупных личинок при низкой температуре. Они, в отличие от активно плавающих особей, растущих при 14 и 20°C, были слабоподвижными, почти не всплывали в водную толщу, лежали на дне. Велюм при этом был выставлен, реснички слабо работали. Часть личинок (15%) погибла, тогда как при более высоких значениях температуры гибели крупных личинок за период наблюдения не отмечено.

Таблица 2. Относительные размеры личинок *Mytilus trossulus* (% от контроля), выращиваемых при различной температуре со стадии бластулы, а также в режиме ежедневного понижения температуры с 15 до 12°C и с 20 до 12°C на 2 и 6 ч

Температура, °C	Возраст личинок, сут					
	5	7	11	15	18	26
4	87.1	82.0	80.2	–	69.0	62.0
10	99.1	95.8	98.0	102.9	106.3	95.1
12	96.5	102.0	102.2	–	100.8	100.3
15 (контроль)	100	100	100	100	100	100
20	106.2	103.9	115.1	127.8	113.1	106.3
15→12 (на 2 ч) →15	96.9	101.8	111.0	103.1	105.5	102.1
15→12 (на 6 ч) →15	98.8	100.1	108.2	116.3	118.2	106.3
20→12 (на 2 ч) →20	88.8	96.3	96.3	94.0	98.2	97.2

Таблица 3. Рост крупных и мелких личинок *Mytilus trossulus* при разной температуре

Температура, °С	Размер личинок, мкм; возраст от оплодотворения, сут		Увеличение размеров	
	10	17	мкм	%
Крупные				
10	198.8±21.8	208.5±20.4	9.7	4.87
14	189.0±14.0	256.1±23.4	67.1	35.50
20	194.4±13.5	273.4±22.3	79.0	40.63
Мелкие				
10	147.7±17.3	181.5±25.2	33.8	22.88
14	152.8±13.9	197.5±26.8	44.7	29.5
20	143.2±10.2	196.5±37.0	53.3	37.22

Иная закономерность выявлена при выращивании мелких личинок (табл. 3). Они росли почти с одинаковой скоростью как при 10°C, так и при 20°C, за время культивирования их размеры увеличились на 22.88 и 37.22% соответственно. Сопоставив результаты опытов к концу наблюдений, отметили явные различия в размерах крупных личинок, содержащихся при разных температурах, в то время как размеры мелких личинок почти не зависели от температуры.

Отсутствие зависимости скорости роста личинок мидии от повышения температуры в диапазоне 14–20°C показано Бейном (Bayne, 1965) для популяции с побережья Дании. Наличие в когорте личинок мидии быстро- и медленно растущих групп выявлено на личинках, полученных от нескольких родительских пар (Del Rio Portella, Veamont, 2000). Различия в скорости роста личинок могут быть обусловлены генетически, что было продемонстрировано на потомстве 24 семей *Mytilus chinensis* (см.: Togo, Paredes, 1996).

Наши опыты по росту крупных и мелких личинок при различных температурных режимах показывают, что быстрорастущие личинки более уязвимы к понижению температуры, чем особи того же возраста, но растущие медленно. Это позволяет предположить, что занесенные потоками воды в придонные более холодные

Таблица 4. Количество личинок *Mytilus trossulus* (% от контроля), перешедших на следующую стадию развития после воздействия на стадии бластулы в течение 2, 6, 12 и 24 ч пониженной до 8‰ солености

Время воздействия, ч	Возраст личинок, ч; стадия развития	
	30	70*
	трохофора	велигер
–	Контроль, 32‰	
	80.8	100
2 6 12 24	Соленость 8‰	
	94.0	96.2
	85.1	94.0
	50.0	87.1
	50.0	79.0

*Личинок в нормальную соленость не возвращали.

слои крупные личинки при температуре 10°C и ниже приостанавливают свой рост, становятся малоактивными и в конечном итоге могут погибнуть. Мелкие личинки, попадающие в температурные условия в диапазоне от 10 до 20°C, как показали наши опыты, сохраняют активное поведение и практически не изменяют скорость роста.

В 3-й серии опытов ежесуточное понижение температуры с 15 до 12°C на 2 и 6 ч в течение 3 сут и однократное на 24 ч на начальных этапах незначительно замедляло развитие личинок-бластул (табл. 1). Однако к концу 3 сут наблюдения все личинки во всех вариантах опыта находились на стадии велигера. Продолжительные эксперименты по подращиванию личинок показали, что изменение температуры в таком режиме почти не отражалось и на их росте (табл. 2). В то же время более резкие ежедневные скачки температуры (с 20 до 12°C) вначале замедляли рост личинок, но к 26 сут эксперимента исследуемые личинки по размерам почти не отличались как от контрольных (табл. 2), так и от содержащихся при постоянной температуре 20°C.

Личинки, переносимые потоками воды на значительные расстояния, могут попадать в условия не только разной температуры, но и пониженной солености, особенно в период, когда их развитие приурочено к поверхности водной толщи. В следующей, 4-й, серии опытов оценивали воздействие на личинок-бластул однократного кратковременного понижения солености до 8‰ с последующим возвращением их в нормальные условия (табл. 4). Установлено, что к 30 ч от момента

Таблица 5. Относительные размеры личинок *Mytilus trossulus* (% от контроля), испытавших в возрасте 7 сут воздействие солености 8‰ в течение 6, 12 и 24 ч

Время воздействия, ч	Возраст личинок, сут	
	11	33
–	Контроль, 32‰	
	100	100
6 12 24	Соленость 8‰	
	95.7	98.0
	97.3	98.7
	101.3	95.0

Таблица 6. Количество личинок *Mytilus trossulus* (% от контроля), перешедших к 72 ч на стадию велигера после воздействия на стадии трохофоры солености 8‰ при различной температуре

Температура, °С	Время воздействия, ч					Контроль 32‰, 10°С
	2	4	6	8	24	
10	50	60	20	0	10	70
15	50	20	0	0	20	–
20	10	20	0	0	0	–

оплодотворения понижение солености на 2–6 ч не тормозило развитие личинок: переход со стадии бластулы на стадию трохофоры был осуществлен личинками, испытывавшими опреснение, даже несколько быстрее, чем контрольными. Более продолжительное воздействие (12 и 24 ч) пониженной солености значительно угнетало развитие личинок: лишь 50% особей со стадии бластулы перешли на стадию трохофоры к 30 ч развития.

Дальнейшие наблюдения показали, что к 70 ч от момента оплодотворения личинки в контрольных сосудах находились на стадии велигера. Почти все личинки, испытывавшие действие опреснения в течение 2–6 ч, к этому времени также перешли на стадию велигера. Однако продолжительное воздействие опреснения (12 и 24 ч) тормозило развитие личинок, и в этом эксперименте особей, перешедших на стадию велигера, было меньше, чем в контроле. Обращает на себя внимание важный, на наш взгляд, факт: личинки, испытывавшие длительное воздействие солености 8‰, к 70 ч наблюдения в значительной степени нивелировали отставание в развитии, явно выраженное к 30 ч наблюдения. Это позволяет предположить, что личинки мидии способны адаптироваться к опреснению такой интенсивности. В экспериментах, когда в условия опреснения попадали личинки на стадии хорошо развитого велигера (табл. 5), опреснение не оказывало существенного влияния на рост личинок, даже если оно было достаточно продолжительным (24 ч).

Опыты по одновременному влиянию опреснения и различных температур были поставлены на личинках-трохофорах (табл. 6), а также на более поздних личинках-велигерах, возраст которых составлял 3 сут (табл. 7). В первом случае тестировали переход на стадию велигера к концу 3 сут развития, во втором – измеряли длину раковины личинок к концу 6 сут культивирования. Личинки, подвергнутые воздействию пониженной солености на стадии трохофоры, отставали в развитии от контрольных при всех исследованных температурах. К 72 ч наблюдения 70% контрольных личинок

находились на стадии велигера; в сосудах с опытными личинками при всех температурах такого количества велигеров не отмечено и оно было тем меньше, чем дольше личинки находились в условиях опреснения. Сопоставление данных по развитию личинок, испытывавших воздействие опреснения на стадии бластулы (табл. 4), с результатами аналогичных опытов на личинках-трохофорах (табл. 6, температура 15°С) позволяет заключить, что ранние личинки менее чувствительны к подобному воздействию, чем более поздние. Так, стадии велигера после 24-часового пребывания в воде соленостью 8‰ достигли 79% личинок, испытывавших неблагоприятное воздействие со стадии бластулы, и лишь 20% личинок, подвергшихся опреснению со стадии трохофоры.

Результаты опытов по одновременному воздействию опреснения и различных температур на личинок, находящихся на стадии велигера, отличались от данных, полученных в опытах на личинках-трохофорах (табл. 7). При различных температурах временное понижение солености даже до 3 сут (72 ч) оказывало лишь незначительное влияние на рост личинок-велигеров.

Таким образом, на основании полученных данных можно сделать следующее заключение. Температура 4°С слишком низка для жизнедеятельности личинок мидии. Это позволяет предположить, что если зародыши с потоком воды попадут в холодные придонные слои воды, они приостановят свое развитие и рост. Температура 20°С способствует ускоренному развитию и росту личинок; они развиваются и растут быстрее, чем при умеренной (10 и 15°С) температуре. Однако именно при 20°С отмечена разнокачественность личинок, вызванная разной скоростью роста, чего не отмечено при умеренной температуре. Быстрорастущие личинки проявили крайнюю уязвимость к понижению температуры, (прекращение роста при снижении температуры до 10°С). В то же время рост медленно растущих особей не зависел от температуры в широком диапазоне ее значений – от 10 до 20°С.

Таблица 7. Размеры 6-суточных личинок *Mytilus trossulus* (мкм), испытывавших на стадии велигера (3 сут) воздействие солености 8‰ при разной температуре

Температура, °С	Время воздействия, ч					Контроль 32‰, 10°С
	2	4	6	8	72	
10	106.8±9.0	Не измеряли	106.2±6.3	104.7±9.1	102.2±6.3	119.3±14.5
15	112.8±10.2	104.2±13.2	114.8±10.2	107.7±8.8	105.6±9.5	–
20	117.0±8.6	Не измеряли	103.5±15.0	108.3±9.4	112.36±8.9	–

Ежесуточное изменение температуры на 3–8°C, как и однократное продолжительное (на 24 ч) ее понижение, существенно не влияло на развитие и рост личинок.

Понижение солености до 8‰ оказывало отрицательное воздействие на личинок лишь на начальных этапах их развития. В дальнейшем личинки демонстрировали способность адаптироваться к столь значительному опреснению. Исключение составили личинки-трохофоры, адаптивные способности которых были значительно ниже, чем у личинок-бластул и личинок-велигеров. Негативное влияние понижения солености до 8‰ на личинок мидии усиливалось при повышении температуры до 20°C.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бузников Г.А., Подмарев В.И. Морские ежи *Strongylocentrotus drobachiensis*, *S. nudus*, *S. intermedius* // Объекты биологии развития. М.: Наука. 1975. С. 188–214.
- Буяновский А.И., Куликова В.А. Распределение личинок мидии обыкновенной в планктоне и их оседание на коллекторах в заливе Восток Японского моря // Биол. моря. 1984. № 6. С. 52–56.
- Галковская Г.А., Суцены Л.И. Рост водных животных при переменных температурах. Минск: Наука и техника. 1978. 141 с.
- Зайцев Ю.П. Морская нейстонология. Киев: Наукова думка. 1970. 264 с.
- Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука. 1987. 216 с.
- Касьянов В.Л., Медведева Л.А., Яковлев С.Н., Яковлев Ю.М. Размножение иглокожих и двустворчатых моллюсков. М.: Наука. 1980. 206 с.
- Касьянов В.Л., Крючкова Г.А., Куликова В.А., Медведева Л.А. Личинки морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. М.: Наука. 1983. 215 с.
- Куликова В.А., Найдено Т.Х. Сравнительное исследование личинок съедобной мидии из Авачинской губы и залива Петра Великого // Биол. моря. 1987. № 3. С. 36–41.
- Максимович Н.В. Некоторые особенности репродуктивного цикла *Mytilus edulis* в губе Чупа Белого моря // Промысловые двустворчатые моллюски мидии и их роль в экосистеме. Л.: ЗИН АН СССР. 1979. С. 84–85.
- Милейковский С.А. Экология и поведение личинок мидий во время их пребывания в планктоне // Промысловые двустворчатые моллюски мидии и их роль в экосистеме. Л.: ЗИН АН СССР. 1979. С. 86–88.
- Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука. 1974. 230 с.
- Ярославцева Л.М., Найдено Т.Х., Сергеева Э.П., Ярославцев П.В. Отношение к опреснению съедобной мидии из Японского моря на разных стадиях развития // Биол. моря. 1986. № 4. С. 40–47.
- Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П., Зотин А.И. Определение значений температуры и солености, оптимальных для дробления яиц морского ежа // Биол. моря. 1992. № 3–4. С. 83–91.
- Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П. Определение оптимальных температур для дробления яиц морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* тремя методами // Биол. моря. 1994. Т. 20, № 4. С. 311–316.
- Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П. Реакция личинок *Mytilus trossulus* (Bivalvia, Mytilidae) на опреснение и повышенные температуры поверхности водного столба // Биол. моря. 2003. Т. 29, № 3. С. 184–188.
- Bayne B.L. Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.) // Ophelia. 1965. Vol. 2, no. 1. P. 1–47.
- Bayne B.L. The biology of mussel larvae // Marine mussels: their ecology and physiology. Cambridge.: Cambridge Univ. Press. 1976. P. 81–120.
- Del Rio Portella M.A., Beamont A.R. Larval growth, juvenile size and heterozygosity in laboratory reared mussels, *Mytilus edulis* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2000. Vol. 254, no. 1. P. 1–17.
- Garrison L.P., Morgan J.A. Abundance and vertical distribution of drifting post-larval *Macoma* spp. (Bivalvia, Tellinidae) in the York River, Virginia, USA // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1999. Vol. 182. P. 175–185.
- MacDonald B.A. Physiological energetics of Japanese scallop *Patinopecten yessoensis* larvae // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1988. Vol. 120. P. 155–170.
- Mann R., Gallager S.M. Physiological and biochemical energetics of larvae of *Teredo navalis* L. and *Bankia gouldi* (Bartsch) (Bivalvia: Teredinidae) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1985. Vol. 85. P. 211–228.
- Mann R., Wolf C.C. Swimming behaviour of larvae of the ocean quahog *Arctica islandica* in response to pressure and temperature // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1983. Vol. 13B, no. 2–3. P. 211–218.
- Nair R.M., Appukuttan K.K. Effect of temperature on the development, growth, survival and settlement of green mussel *Perna viridis* (Linnaeus, 1758) // Aquacult. Res. 2003. Vol. 34, no. 12. P. 1037–1045.
- Pechenic J.A., Eyster L.S., Widdows J., Bayne B.L. The influence of food concentration and temperature on growth and morphological differentiation of blue mussel *Mytilus edulis* L. larvae // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1990. Vol. 136, no. 1. P. 47–64.
- Phillips N.E. Effects of nutrition-mediated larval condition on juvenile performance in a marine mussel // Ecology. 2002. Vol. 83, no. 9. P. 2562–2574.
- Sprung M. Physiological energetics of mussel larvae (*Mytilus edulis*). I. Shell growth and biomass // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1984. Vol. 17, no. 3. P. 283–294.
- Toro J.E., Paredes L.I. Heritability estimates of larval shell length in the Chilean blue mussel *Mytilus chilensis* under different food densities // Aquat. Liv. Res. 1996. Vol. 9, no. 4. P. 347–350.